

Grupos funcionales alimentarios de macroinvertebrados acuáticos en el río Gaira, Colombia

Javier Rodríguez-Barrios¹, Rodolfo Ospina-Tórres² & Rodrigo Turizo-Correa³

1. Grupo de Biodiversidad y Ecología Aplicada, Instituto de Investigaciones Tropicales, Universidad del Magdalena, Carrera 32 No 22-08, Santa Marta, Colombia. PBX: 4217940; jarodriguezba@gmail.com
2. Laboratorio de Insectos Acuáticos, Universidad Nacional de Colombia-Bogotá, Carrera 45 No 26-85, Bogotá, Colombia, PBX 3165000; rospinat@unal.edu.com
3. Grupo de Limnología Neotropical, Instituto de Investigaciones Tropicales, Universidad del Magdalena Carrera 32 No. 22-08, Santa Marta, Colombia. PBX 4217940; turizortc@yahoo.es

Recibido 25-X-2010. Corregido 06-III-2011. Aceptado 04-IV-2011.

Abstract: Functional feeding groups of macroinvertebrates in Gaira river, Colombia. Tropical rivers are frequently described on their biodiversity but few studies have considered the ecological value of this richness in their food webs. We determined the trophic structure of aquatic macroinvertebrate communities (expressed in the richness and abundance of taxa and biomass proportions of different functional feeding groups) at the level of the river, stretch and microhabitats (functional units - UFs). We evaluated the spatial and temporal variation of these descriptors during wet and dry events, and selected three sites associated with different altitudinal belts. We reported 109 taxa, with 11 167 individuals who contributed 107.11g of biomass. Density of macroinvertebrates was favored with increasing height, and biomass showed the opposite pattern ($K-W=10.1$, $d.f.=1$, $p<0.05$), due to the addition of large crustaceans (*Macrobrachium*), and the taxa diversity was higher in the middle stretch of the river ($H'=3.16$). The Gaira stream runs through a mid-sized river basin, for this reason we found mainly bedrock (epilithon=50.5%), gravel and sand (43.7%). The functional unit with more habitat and food resources that contains a higher abundance of leaf litter macroinvertebrates was foliage followed by epilithon, fine sediment and gravel-sand ($K-W=25.3$, $d.f.=3$, $p<0.05$). The biomass values of these organisms were higher in leaves followed by gravel-sands, epilithon and sediment ($K-W=15.3$, $d.f.=3$, $p<0.05$). Autochthonous biomass input by different functional feeding groups can be considered very low, but they define the functionality of the stream, being represented almost exclusively by shredders (*Macrobrachium*, 73%), present only in the lower reaches, followed by shredder *Leptonema* with 15%, located mostly in the upper reaches and predatory stoneflies of the genus *Anacroneria* to 6.56%, which dominated in the middle stretch of stream. Excluding *Macrobrachium* from the analysis, there was dominance of *Anacroneria* in the lower reaches. Between rainfall and drought events, biomass of functional feeding groups was higher in rain ($W=10.1$, $d.f.=1$, $p<0.05$), favoring the growth of decapods, but the abundance was much higher during drought events. Rev. Biol. Trop. 59 (4): 1537-1552. Epub 2011 December 01.

Key words: aquatic macroinvertebrates, food functional groups, functional units, tropical stream mountain, biomass.

La inmensa diversidad de la biota de los ríos tropicales, dificulta obtener un conocimiento completo sobre la estructura de sus comunidades, siendo la diversidad biológica uno de los temas centrales de las investigaciones, junto con la descripción y distribución de sus especies (Jackson & Sweeney 1995). La

mayoría de estudios sobre la biota de ríos de Sur América, se ha utilizado como herramienta para el diagnóstico de la calidad ambiental del agua, sin tener en cuenta el papel trófico y otros aspectos ecológicos y funcionales de estas especies (Greathouse & Pringle 2006). Por lo tanto se debe generar información que integre

elementos de la estructura de las comunidades y la función de estos organismos en los ecosistemas fluviales. De esta manera se podrán obtener modelos ecológicos que permitan hacer mejores generalizaciones conceptuales sobre la estructura y funcionamiento de estas corrientes tropicales (Tomanova *et al.* 2006).

Allan & Castillo (2007), establecen que las comunidades de macroinvertebrados acuáticos, presentes en los ecosistemas fluviales, representan un importante vínculo entre los recursos de materia orgánica (MO), tales como la hojarasca, algas, detritus, entre otros aspectos, y los consumidores de niveles superiores en la red trófica. Estos autores hacen énfasis en los cambios en la proporción o abundancia relativa de la biomasa de los llamados grupos funcionales alimentarios (GFA) de macroinvertebrados acuáticos bentónicos a lo largo del río, e intentan explicar estos cambios a través de la oferta de alimento (fracciones de MO) y los hábitos para la obtención de este recurso por cada GFA. Para Colombia, la información sobre los GFAs de macroinvertebrados acuáticos es muy escasa, concentrándose en pequeñas quebradas andinas (Gutiérrez 2006, Chara *et al.* 2010). Para la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM), sólo se cuenta con el reporte de estudios sobre la dieta de plecópteros recolectados en condiciones naturales (Tamarís *et al.* 2007). Con base en los resultados de Tomanova *et al.* (2006) y Chara *et al.* (2010), se prefirió utilizar la literatura neotropical para la clasificación de GFA, debido a que las historias de vida de muchos táxones de estas latitudes, presentan diferencias con sus congéneres de regiones templadas (Merritt & Cummins 1996).

El objetivo del presente trabajo consistió en evaluar la estructura trófica a nivel de GFAs de la comunidad de macroinvertebrados presentes en tres localidades dentro del gradiente altitudinal del río Gaira y durante un año de muestreos, con el fin de determinar: (1) la distribución de los GFAs a escala de microhábitats o unidades funcionales (UF) y entre tramos ubicados en un gradiente altitudinal del río y (2) el efecto de los periodos de lluvia y sequía sobre la composición de los GFAs. Estos

elementos espacio-temporales se consideran modeladores de la estructura y función en ecosistemas torrentosos como los de la SNSM.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de los sitios: El presente estudio se realizó entre abril 2008 y marzo 2009 en el río Gaira, ubicado en la vertiente noroccidental de la SNSM en el departamento del Magdalena-Colombia (11°52'06"-11°10'08" N - 74°46'22"-74°11'07" W), el cual nace a una altura de 2 750m, en una zona que corresponde a una transición de bosque muy húmedo subtropical y bosque muy húmedo montano bajo (Tamarís-Turizo & López 2006), con una longitud aproximada de 32.53km desde su nacimiento hasta su desembocadura en el mar Caribe (Frayter *et al.* 2000).

Se seleccionaron tres zonas o tramos de estudio, abarcando el gradiente altitudinal de este río. El tramo alto (A) se ubica en el sector de "San Lorenzo" (11°04'26" N - 74°02'31" W) a una altura aproximada de 1 650m, con una temperatura promedio y precipitación anual de 12.8°C y 2 446.2mm respectivamente, representado por el bosque muy húmedo subtropical (bmhST) (Espinal & Montenegro 1963). El tramo medio (B) se ubica en el sector de "La Victoria" (11°07'47" N - 74°05'42" W), a una altura aproximada de 900m, con una temperatura promedio de 21.5°C y precipitación anual de 2 491.2mm, representado por el bosque húmedo subtropical (bhST). El tramo bajo (C) se ubica en el sector de "Puerto Mosquito" (11°10'23" N - 74°10'37" W) a una altura aproximada de 50m, con una temperatura promedio y precipitación anual de 27.1°C y 860.4mm respectivamente, representado por el monte espinoso tropical (me-T).

Se realizaron 10 muestreos (M1-M10), entre marzo 2008 y abril 2009. Este periodo abarcó eventos de sequía y de lluvias (P1 y P2 respectivamente) (Fig. 1A-C). El primer muestreo (M1) se realizó entre el 20 y 23 de marzo, el segundo (M2) entre el 27 de abril y siete de mayo, el tercero (M3) entre el 20 y 17 de junio, el cuarto (M4) fue durante el 26 de julio y el

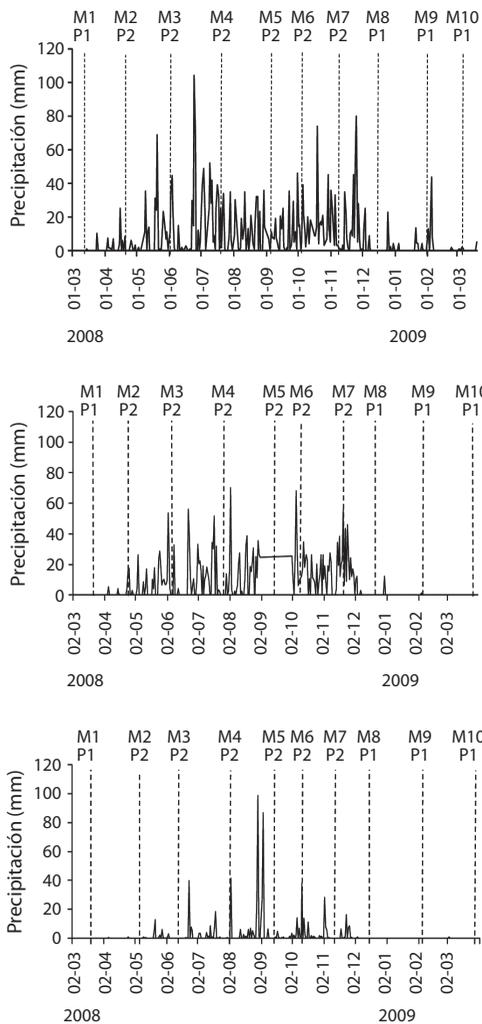


Fig. 1. Patrón de precipitación diaria en los tramos de estudio (A) tramo alto (A), (B) tramo medio, (C) tramo bajo (C). M1, M2,..., M10=campañas de muestreo. P1, P2=eventos de sequía y de lluvia respectivamente.
Fig. 1. Pattern of daily precipitation in the study sections (A) high reaches (A), (B) middle reaches, (C) lower reaches (C). M1, M2,..., M10=sampling campaigns. P1, P2=drought and wet events respectively.

dos de agosto, el quinto (M5) entre el 13 y el 15 de septiembre, el sexto (M6) durante el tres y el seis de octubre, el séptimo (M7) del 11 al 14 de noviembre, el octavo (M8) entre el 13 y 16 de diciembre, el noveno (M9) durante el 31 de

enero y el tres de febrero y el décimo muestreo entre el 27 de marzo y primero de abril.

El río Gaira, presenta valores altos de velocidad de la corriente, bajos niveles de nutrientes, el pH es ligeramente básico y la temperatura muestra una variación importante entre los tramos evaluados (Cuadro 1).

Muestreo: Se seleccionaron tres tramos de 200m, de acuerdo a las consideraciones espaciales de Frisell *et al.* (1986), con el criterio de suficiente heterogeneidad microgeomorfológica y el sistema de rápidos y remansos desarrollado por Dunne & Leopold (1978), que consiste en tomar un tramo de la quebrada que presente un conjunto de rápidos y remansos (mínimo tres de cada uno) por cada tramo. La heterogeneidad de microhábitas en estos tramos fue subdividida en cuatro tipos de UF, con distintos componentes bióticos y abióticos, que representan a microambientes en los cuales se desarrollan los GFAs. Las UF seleccionadas fueron: hojarasca (HOJ), epilítion (EPI), gravas y arena (GRA) y sedimento fino (SED) (modificado de Gutiérrez 2006).

Para conocer la representatividad de la cobertura presente para cada UF, en los tramos de estudio se delimitó un sector con suficiente heterogeneidad micro-geomorfológica de acuerdo con la propuesta de Frisell *et al.* (1986), con un conjunto de rápidos y remansos. En este sector se cuantificó el área ocupada por cada UF, utilizando cuadrantes de 1m² con divisiones de 0.01m².

En cada muestreo realizado y con la ayuda de una red surber con ojo de malla de 200µm (área de muestreo=0.09m²), se recolectaron los macroinvertebrados acuáticos presentes en las distintas UF, de acuerdo a los procedimientos modificados de Merritt & Cummins (1996). En cada tramo y muestreo se recolectó un total de tres muestras por UF. El material extraído por la red, fue almacenado en bolsas de polietileno y almacenado en alcohol etílico al 90%.

En el laboratorio, las muestras fueron revisadas bajo el estereoscopio y cuando fue necesario se realizaron montajes para observación al microscopio. El material biológico

CUADRO 1
Caracterización física y química del río Gaira

TABLE 1
Physical and chemical characterization of Gaira stream

	Tramo	A		B		C	
		Promedio	(±)	Promedio	(±)	Promedio	(±)
Velocidad	m/s	0.56	0.27	0.56	0.27	0.36	0.18
Caudal	m ³ /s	0.37	0.27	0.35	0.32	1.43	1.05
Nitratos	μg/L	0.181	0.087	0.223	0.102	0.240	0.122
Nitritos	μg/L	0.791	0.263	0.790	0.399	1.422	1.112
Fosfatos	μg/L	4.406	2.476	4.769	3.315	4.619	3.157
Oxígeno	mg/L	8.308	1.353	8.003	1.544	7.889	1.386
pH		7.191	1.048	6.791	1.230	7.358	0.724
Conductividad	μS/cm	33.45	17.80	106.80	209.65	98.71	34.28
Temperatura	°C	15.51	2.50	18.49	1.17	24.17	2.20
TDS		31.84	16.43	49.42	23.50	100.68	31.01
Luz	μE/m ² .s	357.04	164.1	844.6	841.5	779.15	523.8

A, B y C corresponden a los tramos alto, medio y bajo, respectivamente.
A, B and C correspond high, medium and low reaches, respectively.

fue determinado hasta el nivel taxonómico más específico posible (en la mayoría de los casos hasta género), utilizando las claves taxonómicas y descripciones de Lopretto (1995), Merritt & Cummins (1996) y Fernández & Domínguez. (2001). Debido a la limitación taxonómica para poder llegar hasta el nivel de especies con larvas, se acogieron las propuestas de Dolédec *et al.* (2000) y Gayraud *et al.* (2003), quienes demuestran que la resolución hasta nivel de especie no es indispensable en estudios de diversidad funcional, considerando al género como el máximo nivel necesario. Todo el material identificado fue corroborado y reposa en la colección de referencia del laboratorio de invertebrados acuáticos de la Universidad Nacional de Colombia.

Los GFA considerados en este trabajo fueron: colectores-filtradores (C-F), colectores-recolectores (C-R), raspadores (R), depredadores (D) y fragmentadores (T). La asignación de los GFA de macroinvertebrados se realizó de acuerdo con la literatura especializada para táxones neotropicales (Tomanova *et al.* 2006, Chara *et al.* 2010) y con la ayuda de expertos.

La biomasa se estimó mediante regresiones de longitud-peso de cada taxon identificado, utilizando las regresiones propuestas por Benke *et al.* (1999) y Cressa (1999).

La estadística inferencial se realizó preliminarmente mediante análisis de varianza, que requirieron la comprobación de los supuestos de normalidad y homogeneidad de sus residuos, resultando no ser cumplidos en la mayoría de los casos, por lo que todo el análisis fue realizado con pruebas no paramétricas. La prueba de Kuskal-Wallis (K-W) fue utilizada para la comparación de las proporciones de GFA entre tramos, complementado con gráficas de cajas y cinturas. La prueba W de Mann Whitney (W) se utilizó para analizar la distribución de los GFA entre épocas climáticas, complementado con gráficas de cajas y cinturas. Finalmente, para establecer la relación entre los tramos y las épocas climáticas con los GFA, se realizó una ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) acoplado a un análisis de varianza multifactorial con interacción basado en permutaciones (PERMANOVA). Para todos los análisis se utilizó el programa estadístico

RESULTADOS

Cobertura de las UFs: En términos generales, el río Gaira se encuentra representado en su recorrido por un sustrato rocoso con proporciones significativas de EPI y GRA. En el tramo alto, el sustrato EPI es el de mayor cobertura con 61% (± 24.2), seguido de GRA con 43% (± 20.56). El tramo medio es caracterizado por EPI con 57% (± 34.9), seguido de GRA con 43% (± 24.1). El tramo bajo es dominado por GRA con 57% (± 24.7), seguido de EPI con 33.4% (± 21.3) y SED presenta valores importantes de cobertura con 5.93% (± 4.9).

A lo largo de las tres estaciones, las mayores acumulaciones de EPI se presentan en la época de lluvias (P2), por ser el sustrato que soporta el estrés hídrico en mayor proporción, con excepción del tramo alto en donde no hay mayor efecto de la lluvia sobre la cobertura de esta UF (Fig. 2). Los sustratos GRA y HOJ presentan un patrón inverso a EPI, principalmente HOJ, pues es un sustrato que sufre un estrés

Patrón de abundancia, biomasa y diversidad: Durante las diez campañas de muestreo realizadas en los tres tramos, se recolectó un total de 11 167 individuos, distribuidos en 12 ordenes, 52 familias y 109 táxones de macroinvertebrados, los cuales aportaron una biomasa total de 107.11g de peso seco/32.4m² de área muestreada con la red surber (3.306g/m²) (Cuadro 2). A nivel de tramos, la mayor abundancia se presentó en el tramo alto (A), seguido del tramo medio (B) y tramo bajo (C) con 5 034, 3 501 y 2 632 individuos respectivamente (Cuadro 2). El tramo con mayor aporte de biomasa fue el tramo bajo, seguido de los tramos medio y alto con 81.4, 13.4 y 12.48g respectivamente (K-W=10.1, gl=1, p=0.0015).

Un patrón similar al presentado por la abundancia, se encontró en la riqueza de táxones, por cuanto el tramo alto presentó el mayor valor con 81 táxones, seguido de B y C con 75 y 63 táxones, pudiéndose determinar una relación directa entre la altura y la riqueza de táxones. Los valores promedio de diversidad de táxones, expresados mediante el índice de Shannon-Wiener (H'), fueron mayores en el tramo medio con 3.16, seguidos de los tramos bajo y alto con 2.65 y 2.58 respectivamente.

A nivel de las UFs, HOJ presentó la mayor abundancia con 4 508 individuos (promedio=450.8 \pm 196.4), seguida de EPI con 3 237 individuos (promedio=693.6 \pm 1348.8), SED con 1 862 individuos (promedio=354.6 \pm 483.2) y GRA con 1 559 individuos (promedio=524.1 \pm 980.8). Esta variación en el patrón de abundancias no fue significativa (K-W=1.37, gl=2, p=0.5).

Los valores de biomasa total también fueron mayores en HOJ con 88.7g (promedio=8.9 \pm 9.5), seguida de EPI con 12.5g (promedio=1.3 \pm 0.8), GRA con 5.1g (promedio=0.5 \pm 0.4) y SED con 0.9g (promedio=0.09 \pm 0.07). La variación en la abundancia y biomasa por tramos es reportada en el Cuadro 2. La UF con una mayor diversidad de Shannon

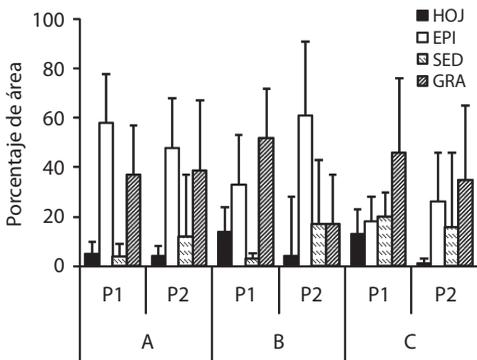


Fig. 2. Cobertura de unidades funcionales entre tramos y periodos climáticos. Las barras representan la cobertura promedio de los diez muestreos y las líneas acotadas a una desviación estándar encima del promedio. P1=Periodo de lluvia, P2=Periodo de sequía.

Fig. 2. Functional units area between reaches and climatic periods. Bars represent the average cover of ten samples and bounded lines one standard deviation above average. P1=wet period, P2=drought period.

CUADRO 2
 Descriptores de la estructura de la comunidad para macroinvertebrados bentónicos
 en un gradiente altitudinal clasificado por tres tramos del río Gaira

TABLE 2
 Descriptors of community structure for benthic macroinvertebrates in altitudinal gradient classified
 in three reaches of Gaira stream

Tramo	UF	Abundancia			Biomasa (g)			Riqueza de Táxones			Shannon		
		Total	Prom.	(±)	Total	Prom.	(±)	Total	Prom.	(±)	Total	Prom.	(±)
A	EPI	2042	204.2	220.3	7.6	0.02	0.10	54	17.7	5.5	2.2	1.9	0.5
	GRA	473	47.3	38.4	0.3	0.00	0.01	45	13.1	6.7	3.0	2.1	0.6
	HOJ	1742	174.2	111.5	2.1	0.01	0.06	49	18.0	5.4	2.5	2.0	0.4
	SED	777	77.7	131.2	2.5	0.01	0.02	38	8.9	5.4	1.7	1.4	0.6
	Subtotal	5034			12.5								
B	EPI	819	91.0	109.4	4.4	0.02	0.06	50	17.1	6.6	2.9	2.3	0.3
	GRA	515	51.5	50.7	2.2	0.01	0.03	47	13.7	7.6	3.2	2.2	0.4
	HOJ	1695	169.5	114.5	6.3	0.02	0.07	52	16.4	2.9	2.7	2.0	0.2
	SED	472	47.2	36.3	0.5	0.00	0.01	37	9.2	5.9	2.5	1.5	0.6
	Subtotal	3501			13.4								
C	EPI	377	47.1	54.7	0.1	0.00	0.01	39	9.8	6.7	3.0	1.8	0.4
	GRA	571	71.4	69.7	0.3	0.00	0.01	37	9.0	6.0	2.6	1.5	0.5
	HOJ	1071	133.9	92.0	80.3	0.34	1.87	43	15.4	4.7	2.6	2.0	0.4
	SED	613	76.6	108.5	0.6	0.00	0.00	21	4.9	3.3	1.1	0.9	0.4
	Subtotal	2632			81.4								
	Total	11167			107.2								

(A=tramo alto, B=tramo medio y C=tramo bajo) y entre UF (EPI, HOJ, SED, GRA). Prom.=número promedio de individuos entre muestreos y replicas en 0.09m², (±) = una desviación estándar por encima y por debajo del promedio.
 (A=upper reaches, B=middle reaches, C=lower section) and UFs (EPI, HOJ, SED, GRA). Prom.=average number of individuals on 0.09m², (±) = standard deviation above and below average.

fue GRA, seguida de HOJ, EPI y SED con 3.3, 2.9, 2.8 y 2.01 respectivamente (Cuadro 2).

El análisis taxonómico arrojó que los dípteros presentaron la mayor abundancia con 5 571 individuos (promedio557.1±341.7), seguidos de los efemerópteros con 2 089 individuos (promedio208.9±110.3) y tricópteros con 1 360 individuos (promedio136.0±134.2). Los valores de biomasa fueron dominados ampliamente por los decápodos con 78.25g (promedio13.04±8.25), tricópteros con 16.47g (promedio1.65±0.88), plecópteros con 7.03g (promedio0.7±0.34) y coleópteros con 1.57g (promedio0.16±0.19).

El taxon más abundante en los tres tramos fue Chironominae con 2 108 individuos

(promedio702.67±229.69), seguido de *Simulium* con 2 008 individuos (promedio669.33±801.72) y *Leptohyphes* con 674 individuos (promedio224.67±150.75). A nivel de UF *Macrobrachium* con 78.25g (promedio13.04±8.25) dominó en biomasa, seguido de *Leptonema* con 14.96g (promedio1.5±0.89) y *Anacroneuria* con 7.03g (promedio0.7±0.34) (Cuadro 3).

Variación espacial de los GFA: A escala de río, los colectores-recolectores dominaron en riqueza y abundancia con 29 táxones y 5 228 individuos (H'=1.95), seguidos por los depredadores con 28 táxones y 1426 individuos (H'=2.29), los raspadores con 23 táxones y

CUADRO 3
Abundancia (Número de individuos) y biomasa (g de los táxones con mayor aporte de biomasa en los tres tramos y UF, clasificados en sus diferentes GFA)

TABLE 3
Abundance (individuals) and biomass (taxa with greater biomass contribution in all three reaches and FUs, classified in different GFA)

Tramo	UF	Taxon	GFA	Abundancia			Biomasa			
				Total	Prom.	(±)	Total	Prom.	(±)	
A	EPI	<i>Leptonema</i>	T	102	13	10	6.20	0.775	0.626	
		<i>Simulium</i>	C-F	951	95	164	0.17	0.017	0.029	
		<i>Anacroneuria</i>	D	19	3	2	0.51	0.085	0.064	
	GRA	<i>Leptonema</i>	T	38	6	4	2.31	0.385	0.251	
		<i>Atopsyche</i>	D	30	5	2	0.06	0.010	0.004	
		<i>Chironominae</i>	C-R	65	9	10	0.01	0.002	0.002	
	HOJ	<i>Anacroneuria</i>	D	31	5	2	0.83	0.138	0.052	
		<i>Leptonema</i>	T	13	2	1	0.79	0.132	0.071	
		<i>Simulium</i>	C-F	569	57	67	0.10	0.010	0.012	
	SED	<i>Chironominae</i>	C-R	495	62	115	0.10	0.013	0.024	
		<i>Rhagovelia</i>	D	47	8	10	0.01	0.002	0.002	
		<i>Tanypodinae</i>	D	41	10	17	0.01	0.001	0.002	
	B	HOJ	<i>Anacroneuria</i>	D	113	13	8	3.02	0.336	0.210
			<i>Leptonema</i>	T	30	6	7	1.82	0.365	0.412
			<i>Staphylinidae</i>	D	323	40	58	0.73	0.092	0.131
EPI		<i>Leptonema</i>	T	36	5	7	2.19	0.313	0.403	
		<i>Anacroneuria</i>	D	35	4	4	0.94	0.104	0.107	
		<i>Corydalus</i>	D	12	2	1	0.68	0.114	0.051	
GRA		<i>Leptonema</i>	T	14	4	2	0.85	0.213	0.116	
		<i>Corydalus</i>	D	12	2	2	0.68	0.136	0.125	
		<i>Anacroneuria</i>	D	14	2	1	0.37	0.053	0.031	
SED		<i>Limnocois</i>	D	57	6	12	0.19	0.021	0.039	
		<i>Chironominae</i>	C-R	112	14	18	0.02	0.003	0.004	
		<i>Rhagovelia</i>	D	91	10	9	0.02	0.002	0.002	
C		HOJ	<i>Macrobrachium*</i>	T	12	2	1	78.25	13.042	8.248
			<i>Anacroneuria</i>	D	41	7	7	1.10	0.183	0.194
			<i>Leptonema</i>	T	9	2	1	0.55	0.137	0.030
	SED	<i>Chironominae</i>	C-R	408	58	74	0.09	0.012	0.016	
		<i>Tricorythodes</i>	C-R	66	17	19	0.00	0.0002	0.0002	
		<i>Leptohyphes</i>	C-R	57	19	28	0.01	0.003	0.004	
	EPI	<i>Leptonema</i>	T	3	2	1	0.18	0.091	0.043	
		<i>Corydalus</i>	D	2	2	0	0.11	0.114	0.000	
		<i>Anacroneuria</i>	D	4	1	1	0.11	0.036	0.015	
	GRA	<i>Culoptila</i>	R	49	25	9	0.13	0.066	0.025	
		<i>Tricorythodes</i>	C-R	98	25	31	0.00	0.000	0.000	
		<i>Chironominae</i>	C-R	81	10	11	0.02	0.002	0.002	
			Total general		4 080			103.17		

Se acoge el rol trófico de fragmentador de acuerdo a Moutton *et al.* (2010), pero puede presentar hábitos adicionales (recolector – Ramírez & Pringle 1998 y depredador – Mantel & Dudgeon (2004) y Rueda-Delgado *et al.* 2006), a pesar que sus aportes de biomasa son muy elevados, se excluyen del resto de análisis por la falta de claridad en su función trófica como lo sugiere Cheshire *et al.* (2005).

Prom. = número promedio de individuos, (±) = una desviación estándar por encima y por debajo del promedio.

Prom. = average number of individuals, (±) = standard deviation above and below average.

1 510 individuos ($H'=1.99$), los fragmentadores con 12 táxones y 543 individuos ($H'=1.64$) y los colectores-filtradores con 9 táxones y 2 443 individuos ($H'=0.73$).

Del 100% de biomasa encontrada en los diferentes GFA, el 52.3% fue aportado por los fragmentadores, el 36% por los depredadores y el 12% de la biomasa remanente se encontró en los colectores-recolectores, los colectores-filtradores y los raspadores. Estos aportes fueron significativamente diferentes ($K-W=165.81$, $gl=5$, $p<0.001$).

A escala de tramo los fragmentadores dominaron ampliamente en el tramo alto (75% de la biomasa) ($K-W=122.6$, $gl=5$, $p<0.001$). El tramo medio fue representado por los depredadores (53% de la biomasa), seguidos por los fragmentadores (37% de la biomasa) ($K-W=96.94$, $gl=5$, $p<0.001$) y la identidad trófica de la comunidad ubicada en el tramo bajo fue definida por depredadores (50% de la biomasa), fragmentadores (24% de la biomasa) y colectores-recolectores (18% de la biomasa) ($K-W=24.52$, $gl=5$, $p<0.001$).

A escala de UFs, se presenta una variabilidad en el patrón de distribución de los diferentes GFA ($W=14.5$, $gl=1$, $p=0.0023$) (Fig. 3A). Los fragmentadores y raspadores tienden a concentrarse en sustratos rocosos y arenosos definidos por EPI y GRA. Los depredadores se distribuyen en todos los microhábitats, principalmente en HOJ y SED y con bajas proporciones a mayor altura. Los colectores suelen encontrar mayor oferta de recursos en el sustrato fino determinado por SED (Fig. 3A), posiblemente la alta frecuencia de los depredadores en este sustrato se deba a la oferta de colectores y su preferencia por este tipo de habitat.

Variación temporal de los GFA: El aporte de biomasa en el periodo seco fue del 57%, superior al 42.5% reportado durante lluvias ($W=10.4$, $gl=1$, $p=0.001$). Este incremento en la sequía se debe al aumento de los depredadores como *Anacroneria*. La abundancia fue también superior en aguas bajas con 7 322 individuos (65.5% del total), frente a aguas altas con 3 833 individuos (34.4% del total)

($W=4.05$, $gl=1$, $p=0.04$). La distribución porcentual de los GFA en los diferentes sustratos (UF), fue similar entre eventos de lluvia y sequía, a excepción de SED en donde se presenta un aporte importante de los colectores-recolectores en P1 (Fig. 3B).

En el tramo alto se presenta una tendencia sucesional marcada, con el incremento en la proporción de depredadores y raspadores al inicio y final de la sequía (M8 a M10 y M1

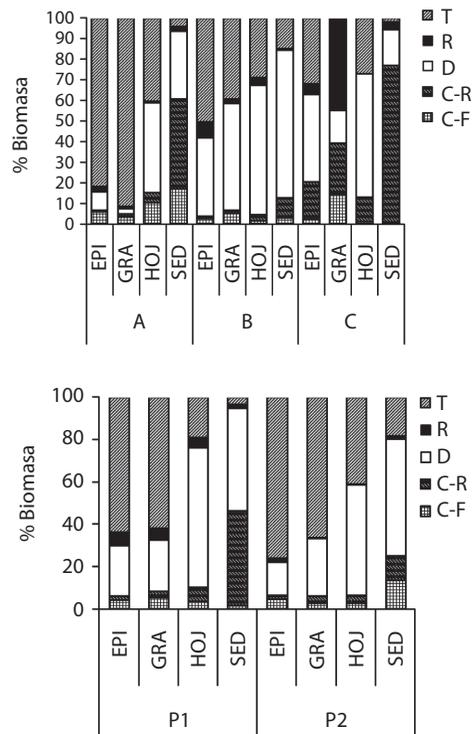


Fig. 3. (A) Porcentaje de biomasa aportada por los GFA entre UF y tramos, **(B)** Porcentaje de biomasa aportada por los GFA entre UFs y eventos de lluvia y sequía. A, B y C=Tramos. T=Fragmentadores, R=Raspadores, D=Depredadores, C-R=Colectores-Recolectores, C-F=Colectores-Filtradores. P1 y P2=Eventos de lluvia y sequía respectivamente.

Fig. 3. (A) Values of biomass percentage provided by the GFA between UF and sections, **(B)** Values of biomass percentage provided by the GFA between UFs and wet and drought events. A, B and C=reaches. T=Shredders, R=Scrapers, D=Predators, CR=Collectors-Gathers, CF=Collector-Filtered. P1 and P2=drought and wet events respectively.

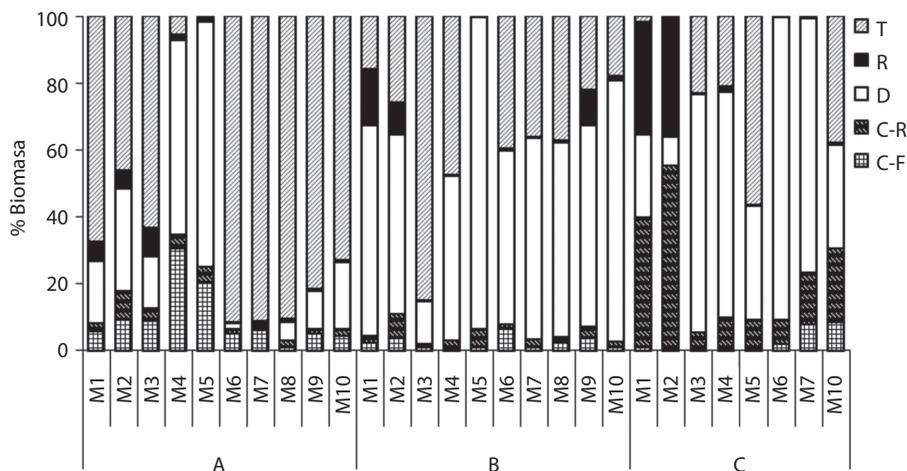


Fig. 4. Variación en el porcentaje de biomasa de los tramos (A, B, C) y durante los 10 muestreos (M1...M10).
Fig. 4. Variation in the biomass percentage of reaches (A, B, C) and 10 samples (M1,..., M10).

a M5); ésta, disminuye de manera importante con la entrada de las lluvias en M5, favoreciendo el aumento y posterior dominancia de los fragmentadores entre M6 y M10 (Fig. 4). En el tramo medio, la dominancia de depredadores seguida de los fragmentadores es más homogénea, relacionado con bajas proporciones de raspadores y colectores. En el tramo bajo, el periodo seco es más prolongado y con menores niveles de precipitación en la época de lluvias (Fig. 1). En este tramo hay una mayor proporción de colectores-recolectores y raspadores durante los muestreos de periodo seco (M7 a M10 y M1 a M2). Los fragmentadores dominan desde el inicio de las lluvias, representado por M3 a M6 (Fig. 4), debido a que en este periodo se presentó un aumento en la frecuencia de grandes pupas de *Leptonema*, ubicadas debajo de rocas.

La caracterización de los tramos a lo largo de los diez muestreos, se determina por altos valores de biomasa para los fragmentadores y colectores-filtradores en el tramo alto, mientras que los tramos medio y bajo fueron caracterizados por la biomasa de depredadores y colectores-recolectores. Los raspadores incrementaron de manera importante en el muestreo

1 (P1) del tramo medio (Fig. 4). El análisis de PERMANOVA indica que los tramos evaluados presentan una diferencia en cuanto al rol trófico de sus GFA representativos (Seudo $F=7.53$, g.l. 2, $p=0.005$) (Fig. 5), reafirmando la importancia de los fragmentadores en los tramos de cabecera (A y B) y de los depredadores y colectores-recolectores en el tramo bajo.

DISCUSIÓN

Cobertura de las UFs: La heterogeneidad espacial, descrita por las UFs, se encuentra influenciada por la condición geomorfológica del río, principalmente por ser una cuenca de tamaño mediano (máximo orden=6), de alta pendiente y bajo potencial de almacenamiento de materiales, condiciones que promueven a una dominancia importante de sustratos rocosos (EPI), principalmente en los tramos altos y medio (Allan & Castillo 2007).

Patrón de abundancia, biomasa y diversidad: Los datos reportados para el río Gaira, demuestran que a pesar de su corto recorrido, es un ecosistema fluvial de alta diversidad y abundancia faunística, con 11 167 individuos

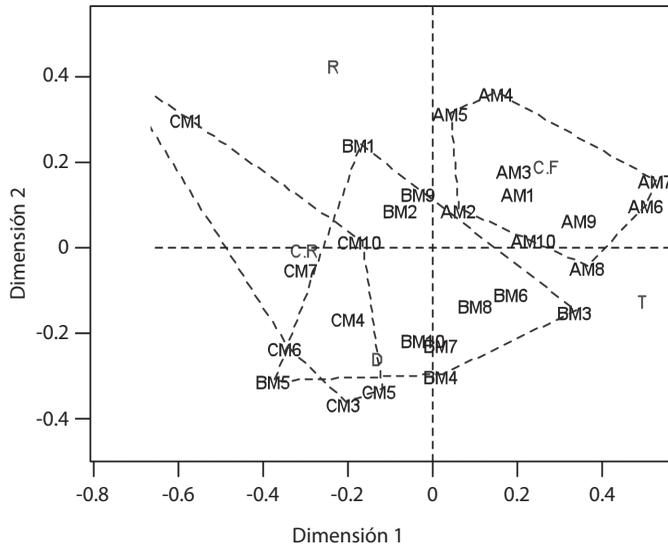


Fig. 5. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), que representa a la variación espacio-temporal del río Gaira caracterizada por los diferentes GFA de macroinvertebrados bentónicos. Las líneas punteadas representan el agrupamiento de cada tramo (A, B y C) con sus diferentes muestreos (M1,..., M10). T=Fragmentadores, R= Raspadores, D=Depredadores, C-R=Colectores-Recolectores, C-F=Colectores-Filtradores.

Fig. 5. Nonmetric multidimensional scaling (nMDS), which represents the spatial and temporal variations of Gaira river characterized by different GFA of benthic macroinvertebrate. The dotted lines represent the grouping of each reaches (A, B and C) with different samples (M1,..., M10). T=Shredders, R=Scrapers, D=Predators, C-R=Collectors-Gathers, C-F=Collector-Filtered.

agrupados en 109 táxones, cifras que superan a varios estudios de la región tropical, así como a estudios para la región andina realizados por Chara *et al.* (2010), quienes encontraron 2 019 individuos, 52 familias y 71 táxones presentes en ocho quebradas de la cuenca del río la Vieja. Gutiérrez (2006), en una quebrada de la Sabana de Bogotá y a escala de tramo, reporta 82 táxones. Para la región amazónica colombiana, Rueda-Delgado *et al.* (2006), reportan en HOJ 5 456 individuos en 39 táxones. Para el sector medio y bajo del río, en el presente estudio se citan 3 501 y 2 632 individuos, superando al único reporte precedente, en esos sectores por Rueda (2005), quien encontró 1 076 y 1 950 individuos en 27 familias. En ríos del trópico de Vietnam se ha logrado encontrar una mayor riqueza de táxones a la del presente estudio, con reportes de hasta 230 géneros y 91 familias (Nguyen *et al.* 2001, Hoang & Bae 2006). Para

ríos de Brasil, Landeiro *et al.* (2010) encontraron una cifra inferior, representada por 8 365 individuos distribuidos en 35 táxones.

La diversidad de Shannon (H'), fue superior en el tramo medio, seguido del tramo bajo y el tramo alto. Ecosistemas fluviales que presentan una estabilidad ambiental suelen presentar baja diversidad biótica, a diferencia de ecosistemas con alto grado de variación ambiental que exhiben un aumento en la diversidad de especies o la complejidad funcional (Vannote *et al.* 1980). Según McCoy (1990), la distribución de las especies se reduce en mayores alturas por la severidad del clima y la reducción en la oferta de recursos, mientras que a bajas alturas la diversidad se encuentra afectada por la presión de la depredación. Se ha demostrado que las limitaciones del área y la geometría a lo largo de gradientes de altura en un ecosistema fluvial, generan una distribución

unimodal (en forma de campana), explicada por la mayor diversidad hacia alturas intermedias (MacArthur 1972, Rahbek 1995, Colwell & Less 2000). De acuerdo a Sanders (2002) este patrón de incremento de la diversidad en el tramo medio se puede atribuir al efecto Rapoport, en donde este descriptor ecológico es influenciado por la geometría de las montañas, junto a otros factores geográficos.

Como en la mayoría de reportes para ríos colombianos (Gutiérrez 2006, Rodríguez 2006, Rodríguez-Barrios *et al.* 2007), la caracterización en términos de abundancia se encuentra dominada por los Dípteros (Chironomidae y Simuliidae), seguida de los Efemerópteros (eg. dípteros: Rueda-Delgado 2005, efemerópteros: Ramírez & Pringle 1998). A pesar que Chironomidae y *Simulium* representaron el 19 y 18% de abundancia con 2 108 y 2 008 individuos, solo aportaron el 0.4 y 0.3% de la biomasa total (1.5 y 1.2% sin incluir a *Macrobrachium*), similar a los resultados de Ramírez & Pringle (1998) para ríos de Puerto Rico, en donde Chironomidae y Tipulidae aportaron más del 10% de la abundancia total, pero la contribución de biomasa por estos táxones no superó el 2% del total. Landeiro *et al.* (2010), reportan resultados similares para microambientes de HOJ, dominados inicialmente por Chironomidae con 5395 individuos y posteriormente por Leptophlebiidae con 515 individuos.

La mayor biomasa fue dominada por *Macrobrachium*, *Leptonema*, *Anacroneturia* y *Coridalus* (Cuadro 3), los cuales caracterizan a los tramos bajo, alto y medio respectivamente por su aporte en peso. Ramírez & Pringle (1998), reportan que para algunos ríos de Puerto Rico la mayor abundancia y biomasa está representada por insectos efemerópteros (*Thraulodes*) con el 10% y entre el grupo de los “no-insectos” *Macrobrachium* representa el 40% del aporte total de biomasa.

Variación espacial de los GFA: Los colectores-recolectores y los depredadores dominaron en la riqueza general del río. En términos de abundancia se encuentran los colectores-recolectores, seguidos de los

colectores-filtradores, pero la biomasa fue dominada por los fragmentadores y depredadores. Autores como Chara *et al.* (2010) plantean que aunque los colectores sean abundantes pero de poco tamaño, su importancia ecológica no supera a otros grupos con menos abundancia pero que aportan mayor biomasa, como los fragmentadores y los depredadores.

En términos generales, los aportes de biomasa fueron dominados por el fragmentador macro-consumidor *Macrobrachium*, quien con sólo 12 individuos recolectados en el tramo bajo, representó el 73% de la biomasa total del río. Este taxon fue excluido del análisis, pues sus valores de peso no son comparables con el resto de táxones y por falta de claridad en su rol trófico al ser incluido en diferentes GFA, como lo propone Cheshire *et al.* (2005), quienes además plantean que la importancia de grandes invertebrados en el trópico no es clara. Otros trabajos demuestran limitantes a la hora de reconocer el rol trófico de este crustáceo. Según Moulton *et al.* (2010), no hay evidencias que atribuyan el aumento de la fragmentación de la hojarasca a estos crustáceos. Silveira & Moulton (2000) atribuyen a *Macrobrachium* la inhibición de baetidos herbívoros. Lau *et al.* (2009) encontraron que estos organismos muestran preferencias por el material alóctono y autores como Britto *et al.* (2006) soportan la idea del insumo alóctono como recurso en estos crustáceos. Mantel *et al.* (2004) reportan en ríos del trópico asiático una importante reducción en la densidad y riqueza de macroinvertebrados por la depredación de *Macrobrachium*.

Los fragmentadores dominaron con el 52.3% de la biomasa, seguidos de los depredadores con el 36% y el 12% restante fue para los colectores-recolectores, los colectores-filtradores y los raspadores, respectivamente. Estos registros responden al importante papel que juegan los fragmentadores en este río, coincidiendo con otros estudios que resaltan el papel de los fragmentadores y depredadores en ríos tropicales. Cheshire *et al.* (2010), reportan en ríos del trópico australiano que los fragmentadores y depredadores dominan en biomasa con el 15% y 36% respectivamente. Para

Colombia, Chara *et al.* (2010) reportan que el 64% y 19% corresponde a fragmentadores y depredadores. La disminución hacia tramos bajos que sufrieron los colectores-filtradores de nuestro estudio, concuerda con los reportes de Greathouse & Pringle (2006), contradiciendo a las predicciones de trabajos para la región templada (Vannote *et al.* 1980, Grubaugh *et al.* 1996) en donde no hay un efecto de la altura sobre estos grupos tróficos, o en donde se reporta un patrón de incremento para tramos medios y altos (Minshall *et al.* 1985).

Otros trabajos en ríos tropicales reportan una baja proporción de fragmentadores (Ramírez & Pringle 1998, Greathouse & Pringle 2006, Gutiérrez 2006, Rueda-Delgado *et al.* 2006, Wantzen & Wagner 2006), atribuyendo este patrón a que su función es reemplazada por raspadores y recolectores. Cheshire *et al.* (2005) atribuyen la baja proporción de fragmentadores en estudios como los anteriores, al mal uso de la clasificación funcional de los macroinvertebrados, pues son trabajos en los que se suele utilizar la clasificación de GFA de zonas templadas como la de Merritt & Cummis (1996), siendo que el rol trófico y las historias de vida de estos organismos difiere en varios casos para nuestras regiones. En este sentido se sugiere la revisión de contenidos estomacales o la utilización de estudios que hayan realizado este procedimiento en el trópico. Quizá el primer reporte válido para el trópico en el que se pondera poco a los aportes de biomasa por los fragmentadores, lo desarrollaron Tomanova *et al.* (2006) en ríos de Bolivia y Chara *et al.* (2010) para Colombia. Estos últimos destacan a *Leptonema* como un fragmentador importante por su gran tamaño. Otros autores resaltan la dominancia de los colectores debido a que su caracterización se desarrolla con base en las abundancias y no en la biomasa (eg. Hoang & Bae 2006 en el Trópico de Vietnam, Dudgeon 1994, en Hong Kong y Dudgeon & Bretschko 1996, en Nueva Guinea), remitiéndose a referencias de GFA de regiones templadas.

La biomasa de GFA que se encontró en las diferentes UF, demuestra que no se puede hacer una generalización a escala de río o de

tramo, como lo sugiere Vannote *et al.* (1980), pues se subestima el patrón de distribución y preferencia de microhábitats por los GFA, asumiendo que quizá no sea posible generalizar el rol trófico de los macroinvertebrados a meso y macroescalas.

El patrón de abundancia, diversidad y biomasa de táxones encontrada en las UFs, demuestra que HOJ y EPI aportan más recursos para los macroinvertebrados, por ser sustratos que ofrecen mayor heterogeneidad de hábitats principalmente para los colectores en términos de abundancia y los fragmentadores y depredadores en términos de biomasa. Estos resultados concuerdan con varios trabajos para la región templada en donde la HOJ soporta la mayor diversidad y abundancia a pesar de ser un recurso efímero por la estacionalidad de estos ecosistemas (Mackay & Kalf 1969, Allan & Castillo 2007). Estudios para ríos tropicales de cabecera reportan resultados similares (Reice 1980, Ramírez & Pringle 1998, Gutiérrez 2006), demostrando que la mayor abundancia se concentra en HOJ por ser un sustrato que ofrece una buena fuente de alimento y energía. Otros reportes que resaltan la importancia de sustratos rocosos como EPI, ofrecen resistencia a la erosión, flujo constante de agua, nutrientes y oxígeno para sucesiones de mayor duración (Stout & Vandermeer 1975, Drake 1984, Grubaugh *et al.* 1996, Greathouse & Pringle 2006).

GRA y SED a pesar de presentar altas densidades de colectores-recolectores, presentan baja biomasa de organismos, posiblemente por su baja estabilidad mecánica al efecto de la corriente, como lo sugiere Gutiérrez (2006) en SED. Autores como Huryn & Wallace (1987) y Ramírez & Pringle (1998), sugieren una menor oferta de hábitat para comunidades de macroinvertebrados en sustratos de remansos (pools), en donde dominan los sedimentos. Para ríos tropicales, Pringle (1996) sugiere que estos tipos de hábitat soportan mayor presión de los peces, camarones y macroinvertebrados depredadores. Se sabe además que los SED y GRA son sustratos que ofrecen una buena oferta de refugios para sostener la mayor densidad de macroinvertebrados (Arunachalam *et al.* 1991).

Variación temporal de los GFA: En la época seca se presentaron condiciones que propician el incremento de la abundancia y la biomasa de los macroinvertebrados, principalmente depredadores como *Anacroneria*. En ríos amazónicos caracterizados por la poca inclinación, se ha demostrado el poco efecto de las lluvias y del incremento del caudal sobre la composición y abundancia de los GFA (Landeiro *et al.* 2010), la cual depende principalmente del tipo de hojarasca aportada por las diferentes formaciones vegetales. Por el contrario Rueda-Delgado *et al.* (2006), encontraron en estos ríos una disminución de refugios ofrecidos por HOJ de tamaño pequeño, durante eventos de máxima precipitación y descarga, que genera a su vez una reducción del número y la biomasa de macroinvertebrados acuáticos y de la materia orgánica particulada.

El incremento de la biomasa de depredadores en el tramo alto, generó un efecto bien marcado sobre la presencia de fragmentadores, quienes se distribuyen de manera inversa a los depredadores, disminuyendo en sequía y aumentando significativamente en el periodo de lluvias. Estos GFs se estructuran en términos de biomasa a la comunidad del río en estudio. Los colectores-filtradores presentaron una biomasa importante hacia el tramo bajo, en donde el periodo de lluvias es menos importante, este grupo trófico dependió mucho de bajos niveles de precipitación para aumentar su tamaño poblacional y aportar mayor biomasa al ecosistema en su tramo bajo.

Los resultados demuestran que el río Gaira, por su ubicación y tamaño, mantiene una dependencia funcional alóctona, en donde la biomasa viva que aportan estos GFs es mínima, comparada al suministro orgánico proveniente de la vegetación ribereña, que ingresa, se almacena y se moviliza a lo largo del río. Es así como las comunidades de macroinvertebrados, en respuesta a su ambiente, incrementan su rol trófico en sus proporciones de fragmentadores, para aprovechar el suministro particulado alóctono típico de estos ríos de cabecera (Allan & Castillo 2007, Vannote *et al.* 1980). Los depredadores, juegan un importante papel

como el segundo rol trófico en importancia, en relación con la alta abundancia de grupos como los colectores y fragmentadores, estos últimos tienden a disminuir sus tamaños con el incremento de depredadores. En este sentido, se puede afirmar que el tramo alto es caracterizado por macroinvertebrados acuáticos fragmentadores, el tramo medio por el papel trófico de los depredadores y fragmentadores y el tramo bajo por una mayor complejidad funcional representada por los depredadores, colectores-recolectores y raspadores.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la División de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia (DIB) por la financiación del proyecto “Descriptorios funcionales de un sistema fluvial de montaña” con el cual se pudo llevar a cabo este trabajo. También se agradece a los grupos GIBEA y GILIN de la Universidad del Magdalena, así como a Gaspar Polanco, por su apoyo en el desarrollo exitoso del presente trabajo, tanto en la fase de campo como en la de laboratorio. Agradecimientos especiales al señor Micky Weber por permitirnos hacer el estudio de manera exitosa en la Hacienda la Victoria.

RESUMEN

Para Colombia, la información sobre grupos funcionales alimentarios de macroinvertebrados acuáticos es muy escasa. Por lo tanto, en este estudio se determinó la riqueza, abundancia y biomasa de los GFAs de estos organismos a escala de río, tramo y unidades funcionales, con el objeto de evaluar su variación espacio-temporal. Se seleccionaron tres tramos de 200m. En total se reportan 109 táxones, con una abundancia de 11 167 individuos que aportaron una biomasa de 107.11g. La densidad de los macroinvertebrados se vio favorecida con el incremento en la altura, la biomasa presentó un patrón inverso pues fue mayor hacia el tramo bajo y la diversidad de táxones fue mayor en el tramo medio del río ($H' = 3.16$). Los valores de biomasa de estos organismos fueron mayores en hojarasca seguida de gravas-arenas, epiliton y sedimento. El tramo bajo fue dominado por *Macrobrachium* con el 73%, seguido de *Leptonema* con el 15 % en el tramo alto y *Anacroneria* con el 6.56 %, en el tramo medio del río. Entre eventos de lluvia y sequía, la biomasa aportada por los grupos

funcionales alimentarios fue mayor en lluvia, pero la abundancia fue muy superior durante eventos de sequía.

Palabras clave: macroinvertebrados acuáticos, grupos funcionales alimentarios, unidades funcionales, río tropical de montaña, biomasa.

REFERENCIAS

- Allan, J.D. & M.M. Castillo. 2007. Stream ecology, structure and function of running waters. Chatman & Hall, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Arunachalam, M., K.C. Madhusoodan, J. Vijverberg, K. Kortmulder & H. Suriynarayanans. 1991. Substrate selection and seasonal variation in densities of invertebrates in stream pools of a tropical river. *Hydrobiologia* 213: 141-141.
- Benke, A.C., A.D. Huryn, L.A. Smock & J.B. Wallace. 1999. Length-mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeastern United States. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 18: 308-343.
- Britto, E.F., T.P. Moulton, M.L. Souza & S.E. Bunn. 2006. Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream of Southeast Brazil. *Aust. J. Ecol.* 31: 623-633.
- Chara, A.M., J.D. Chara, M. Zúñiga, G.X. Pedraza & L.P. Giraldo. 2010. Clasificación trófica de insectos acuáticos en ocho quebradas protegidas de la ecorregión cafetera colombiana. *U. Scient.* 15: 27-36.
- Cheshire, K., L. Boyero & R.G. Pearson. 2005. Food webs in tropical Australian streams: shredders are not scarce. *Freshwater Biol.* 50: 748-769.
- Colwell, R.K. & D.C. Lees. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends Ecol. Evol.* 15: 70-76.
- Cressa, C. 1999. Dry mass estimates of some tropical aquatic insects. *Rev. Biol. Trop.* 47: 133-141.
- Dolédéc, S., J.M. Olivier & B. Statzner. 2000. Accurate description of the abundance of taxa and their biological traits in stream invertebrate communities: effects of taxonomic and spatial resolution. *Arch. Hydrobiol.* 148: 25-43.
- Drake, J.A. 1984. Species aggregation: the influence of detritus in a benthic invertebrate community. *Hydrobiologia* 112: 109-115.
- Dudgeon, D. 1994. The influence of riparian vegetation on macroinvertebrate community structure and functional organization in six New Guinea streams. *Hydrobiologia* 294: 65-85.
- Dudgeon, D. & G. Bretschko. 1996. Allochthonous inputs in land-water interactions in seasonal streams: tropical Asia and temperate Europe, p. 161-179. *In* F. Schiemer & K.T. Boland (eds.). *Perspectives in tropical limnology*. Academic, Amsterdam, Holanda.
- Dunne, T. & L. Leopold. 1978. *Water in Environmental Planning*. W.H. Freeman, San Francisco, California, EEUU.
- Espinal, L.S. & E. Montenegro. 1963. Formaciones vegetales de Colombia. Memoria explicativa del mapa ecológico. Inst. Geogra. Agustín Codazzi, Bogotá, Colombia.
- Fernández, H.R. & E. Domínguez. 2001. Guía para la determinación de artrópodos bentónicos sudamericanos. Universitaria de Tucumán, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- Frayter, V., E. Jiménez, R. Pabón & V. Rivera. 2000. Plan de manejo integral de la cuenca hidrográfica del río Gaira. Tesis de Grado, Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia.
- Frisell, C.A., W.J. Liss, C.E. Warren & M.D. Hurley. 1986. A hierarchical framework for stream classification: viewing streams in a watershed context. *Environ. Manag.* 10: 199-214.
- Gayraud, S., B. Statzner, P. Bady, A. Haybach, F. Scholl, P. Usseglio-Polatera & M. Bacchi. 2003. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biol.* 48: 1-20.
- Greathouse, E.A. & C.M. Pringle. 2006. Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63: 134-152.

- Grubaugh, J.W., J.B. Wallace & E.S. Houston. 1996. Longitudinal changes of macroinvertebrate communities along an Appalachian stream continuum. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 896-909.
- Gutiérrez, J.D. 2006. Caracterización del metabolismo y de la oferta de recursos de materia orgánica para la fauna de macroinvertebrados bentónicos en una quebrada de montaña de orden menor. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Hoang, D.H. & Y.J. Bae. 2006. Aquatic insect diversity in a tropical Vietnamese stream in comparison with that in a temperate Korean stream. *Limnology* 7:45-55.
- Hurny, A.D. & J.B. Wallace. 1987. Local geomorphology as a determinant of macrofaunal production in a mountain stream. *Ecology* 68: 1932-1942.
- Jackson, J.K. & B.W. Sweeney. 1995. Research in tropical streams and rivers: introduction to a series of papers. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 14: 2-4.
- Landeiro, V.L., N. Hamada, B.S. Godoy & A.S. Melo. 2010. Effects of litter patch area on macroinvertebrate assemblage structure and leaf breakdown in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia* 649: 355-363.
- Lau, D.C., K.M. Leung & D. Dudgeon. 2009. Are autochthonous foods more important than allochthonous resources to benthic consumers in tropical headwater streams? *J. N. Am. Benthol. Soc.* 28: 426-439.
- Lopretto, E. 1995. Crustacea Eumalacostraca, p. 250-265. In C.E. Lopretto & G. Tell (eds.). *Ecosistemas de aguas continentales: Metodologías para su estudio*. Ediciones del Sur, La Plata, Argentina.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row, Nueva York, EEUU.
- McCoy, E.D. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos* 58: 313-332.
- Mackay, R.J. & J. Kalf. 1969. Seasonal variation in standing crop and species diversity of insects communities in a small Quebec stream. *Ecology* 50: 101-109.
- Mantel, S.K., M. Salas & D. Dudgeon. 2004. Foodweb structure in a tropical Asian forest stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 23: 728-755.
- Merritt, R.W. & K.W. Cummins. 1996. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall Hunt, Dubuque, Iowa, EEUU.
- Minshall, G.W., K.W. Cummins, R.C. Petersen, D.A. Bruns & C.E. Cushing. 1985. Developments in stream ecosystem theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1045-1055.
- Moulton, T.P., S.A. Magalhaes-Fraga, E.F. Brito & F.A. Barbosa. 2010. Macroconsumers are more important than specialist macroinvertebrate shredders in leaf processing in urban forest streams of Rio de Janeiro, Brazil. *Hydrobiologia* 638: 55-66.
- Nguyen, V.V., D.H. Hoang, T.K. Cao, X.Q. Nguyen, Y.J. Bae. 2001. Altitudinal distribution of aquatic insects from Tam Dao National Park in northern Vietnam, p. 123-133. In Y.J. Bae (ed.). *The 21st century and aquatic entomology in East Asia*, Jeonghaengsa, Seoul, Corea.
- Pringle, C.M. 1996. Atyid shrimps (Decapoda: Atyidae) influence the: spatial heterogeneity of algal communities over different scales in tropical montane streams, Puerto Rico. *Freshwater Biol.* 35: 125-140.
- R. Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing [2.11.1]. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (disponible en línea: <http://www.R-project.org>).
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18: 200-205.
- Ramírez, A. & C.M. Pringle. 1998. Structure and production of a benthic insect assemblage in a neotropical stream. *Rev. Biol. Trop.* 17: 443-463.
- Reice, S.R. 1980. The role of substratum in benthic macroinvertebrate microdistribution and litter decomposition in a woodland stream. *Ecology* 61: 580-590.
- Rodríguez, J.A. 2006. Dinámica de la materia orgánica en la cabecera de una quebrada de montaña. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Rodríguez-Barrios, J., R. Ospina-Torres, J.D. Gutiérrez & H. Ovalle. 2007. Densidad y biomasa de macroinvertebrados acuáticos derivantes en una quebrada tropical de montaña (Bogotá, Colombia). *Caldasia* 29: 397-412.

- Rueda-Delgado, G. 2005. Lineamientos de un Programa de aseguramiento de la oferta hídrica del río Gaira a partir de la evaluación de la Integralidad biológica de la cuenca. DADMA. Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia.
- Rueda-Delgado, G., K.M. Wantzen & M. Beltrán. 2006. Leaf-litter decomposition in an Amazonian floodplain stream: effects of seasonal hydrological changes. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25: 233-249
- Sanders, N.J. 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography* 25: 25-32.
- Silveira, M.L. & T.P. Moulton. 2000. Modelling the food web of a stream in Atlantic forest. *Acta Limnol. Bras.* 12: 63-71.
- Stout, J. & J.H. Vandermeer. 1975. Comparison of species richness for stream-inhabiting insects in tropical and mid-latitude: streams. *Am. Nat.* 109: 263-280.
- Tamaris-Turizo, C. & H.J. López. 2006. Aproximación a la zonificación climática de la cuenca del río Gaira. *Inotrópica* 3: 69-76.
- Tamaris, C., R. Turizo & M. del C. Zúñiga. 2007. Distribución espacio-temporal y hábitos alimentarios de ninfas de *Anacroneturia* (Insecta: Plecoptera: Perlidae) en el río Gaira (Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia). *Caldasia* 29: 375-385.
- Tomanova, S., E. Goitia & J. Helešic. 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia* 556: 251-264.
- Vannote, R.L., G.W. Minshall, K.W. Cummins, J.R. Sedell & C.E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137.
- Wantzen, K.M. & R. Wagner. 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25: 216-232.