

Artículo original

Macroinvertebrados y pérdida de masa de hojas de *Eucalyptus* sp. y *Tibouchina lepidota* en una quebrada altoandina con influencia minera (Manizales, Colombia)

Macroinvertebrate and leaf mass loss of *Eucalyptus* sp. and *Tibouchina lepidota* in an Andean headwater stream with mining influence (Manizales, Colombia)

✉ Danae Salazar-Castellanos¹, ✉ Ana María Meza-Salazar^{1,2}, ✉ Giovany Guevara^{3,*}

¹Grupo de Investigación BIONAT, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Caldas, Manizales, Caldas

²Department of Applied Ecology, College of Agriculture and Life Sciences, North Carolina State University, North Carolina, United States

³Grupo de Investigación en Zoología (GIZ), Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

Resumen

El objetivo de este estudio fue evaluar la colonización de macroinvertebrados y el porcentaje de pérdida de masa seca de hojas de *Eucalyptus* sp. y *Tibouchina lepidota* en una quebrada afectada por la actividad minera ubicada en la parte alta de la cuenca del río Chinchiná (Manizales, Colombia). Se seleccionaron dos áreas de muestreo: una reconocida como de referencia al no mostrar evidencia de impactos antropogénicos, y otra con influencia de actividades mineras auríferas. Se utilizaron 192 bolsas con 5 g de hojas senescentes de las especies seleccionadas y de una mezcla (1:1), y se extrajeron cuatro réplicas por punto de muestreo en tiempos predeterminados (+3, 7, 15, 30, 45, 60, 75 y 90 días). Se recolectaron 18.070 individuos distribuidos en ocho órdenes, 24 familias y 34 géneros. En la zona de referencia se obtuvo, comparativamente, una mayor riqueza, densidad y diversidad de macroinvertebrados. Se aspira a que los resultados de este trabajo contribuyen al conocimiento de la dinámica de la colonización de macroinvertebrados acuáticos y su papel en la descomposición de hojas de especies exóticas y nativas en microcuencas altoandinas de Colombia.

Palabras clave: Colonización; Descomposición; *Eucalyptus* sp.; Macroinvertebrados acuáticos; *Tibouchina lepidota*.

Abstract

The objective of this study was to evaluate the colonization of macroinvertebrates and the dry mass loss percentage of *Eucalyptus* sp. and *Tibouchina lepidota* leaves in a headwater stream with mining impact located in the upper part of the Chinchiná River basin (Manizales, Colombia). Two sampling areas were selected: One recognized as a reference zone with no evidence of anthropogenic impacts and another with the influence of gold mining activities. We used 192 bags containing 5 g of senescent leaves of the selected species and a mixture (1:1) and we extracted four replicates per sampling point at predetermined times (+3, 7, 15, 30, 45, 60, 75, and 90 days). We collected 18,070 individuals belonging to 8 orders, 24 families, and 34 genera. In the reference area, we registered a greater richness, density, and diversity of macroinvertebrates. The results of this study will contribute to the knowledge of the dynamics of the colonization of aquatic macroinvertebrates and their role in the decomposition of leaves of exotic and native species in Colombian high Andean micro-catchments.

Keywords: Aquatic macroinvertebrates; Colonization; Decomposition; *Eucalyptus* sp.; *Tibouchina lepidota*.

Citación: Salazar-Castellanos D, Meza-Salazar AM, Guevara G. Macroinvertebrados y pérdida de masa de hojas de *Eucalyptus* sp. y *Tibouchina lepidota* en una quebrada altoandina con influencia minera (Manizales, Colombia). Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 44(171):593-605, abril-junio de 2020. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1059>

Editor: María Isabel Ríos Pulgarin

***Correspondencia:**
Giovany Guevara; gguevara@ut.edu.co

Recibido: 31 de octubre de 2019

Aceptado: 31 de mayo de 2020

Publicado: 30 de junio de 2020



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

Introducción

Para muchos invertebrados la entrada de materia orgánica a los cuerpos de agua constituye una importante fuente de alimento y hábitat (Quinn, *et al.*, 2000). La hojarasca que llega a los arroyos como materia orgánica en partículas gruesas (MOPG) genera una dinámica permanente en los procesos de producción, permitiendo que las comunidades biológicas se estructuren en ríos de pequeño orden (Quinn, *et al.*, 2000; Rincón, *et al.*, 2005; Guevara, *et al.*, 2009). Tan pronto las hojas ingresan al sistema acuático, se inicia el proceso de descomposición por la acción de factores mecánicos, fisicoquímicos y biológicos que permiten que el material depositado sea aprovechado en forma inmediata (Eyes-Escalante, *et al.*, 2012). Entre los factores biológicos se destaca el papel de los macroinvertebrados en la transformación de la materia orgánica, ya que aceleran el proceso de fragmentación y descomposición (Quinn, *et al.*, 2000; Guevara, *et al.*, 2009).

La colonización de la hojarasca por macroinvertebrados acuáticos es un proceso de sucesión ecológica o degradativa en el que se da un reemplazo progresivo de una comunidad por otra, lo que implica no solo el cambio en la composición de la biota sino también de su biomasa y de las condiciones ambientales (Brower & Zar, 1984). Este reemplazo progresivo facilita el flujo de nutrientes a medida que la MOPG es metabolizada y mineralizada (Begon, *et al.*, 2000). Además de la acción de los macroinvertebrados en la degradación de la hojarasca, existe una combinación de factores que contribuyen a su dinámica en los sistemas acuáticos, entre los que se encuentran las propiedades fisicoquímicas del agua, el uso del suelo y la composición química de las hojas (Medina-Villar, *et al.*, 2015). Algunos compuestos secundarios de las hojas pueden ser tóxicos, interferir con la digestión o dar un sabor amargo, y actúan como un impedimento en el momento de ser consumidos o colonizados por diversos organismos, lo que puede afectar la densidad y diversidad de los macroinvertebrados (Graça, 2001; Medina-Villar, *et al.*, 2015).

Además de las características de la hoja, los cambios en la vegetación ribereña por actividades antropogénicas tienen efecto en la cantidad y la calidad de la materia orgánica que entra a los cuerpos de agua, así como en el tiempo requerido para su fragmentación (Golladay, *et al.*, 1987; Webster, *et al.*, 1990; Tuchman & King, 1993; Delong & Brusven, 1994). Las alteraciones en los aportes de tipo alóctono pueden conllevar un impacto en las comunidades acuáticas, especialmente en quebradas donde la principal fuente de energía se basa en la materia orgánica de origen terrestre (Cummins, *et al.*, 1989; Graça, 1993). Este es el caso de la minería, la cual es una de las perturbaciones antropogénicas que causa afectaciones tanto en los cuerpos de agua como en sus zonas ribereñas, pues la descarga de sedimentos como resultado de esta actividad acelera la erosión y altera el tipo y la abundancia relativa de los microhábitats acuáticos (Hammond, *et al.*, 2013).

Una forma de evaluar los efectos de estas actividades antropogénicas sobre el recurso hídrico es a través de la colonización de macroinvertebrados acuáticos con el uso de sustratos artificiales o naturales, que incluyen desde tejas de barro y bandejas de roca y sedimento hasta hojas artificiales o naturales en bolsas de malla plástica (Carvalho, *et al.*, 2008). A pesar de los esfuerzos de distintos investigadores para determinar el papel de los macroinvertebrados en la descomposición de la MOPG, los estudios en el trópico siguen siendo pocos comparados con los realizados en Norte América y Europa (Marchant, 1989; Cortés, *et al.*, 1997; Quinn, *et al.*, 2000; Graça, 2001; Waters, *et al.*, 2005). En Colombia los trabajos recientes de diversos investigadores en varias regiones (Guevara, *et al.*, 2008; González, 2009; Eyes-Escalante, *et al.*, 2012; Meza-Salazar, *et al.*, 2012; Gutiérrez-López, *et al.*, 2016), destacan el papel ecológico de los macroinvertebrados acuáticos en la colonización, la descomposición de la hojarasca, el reciclaje de nutrientes, y la transferencia de energía a través de la cadena trófica, así como su valor de bioindicadores de la calidad del agua (Zúñiga-Céspedes, *et al.*, 2018).

En el departamento de Caldas se conocen pocos trabajos relacionados con la descomposición de hojarasca por macroinvertebrados acuáticos. Hasta ahora las investigaciones se han enfocado en la cuenca del río Chinchiná (Meza-Salazar, *et al.*, 2012; Gutiérrez-

López, *et al.*, 2016; Rubio-M., *et al.*, 2016), por lo que es preciso profundizar en el tema debido a la importancia de esta cuenca para la región, ya que ofrece muchos bienes y servicios ambientales para el desarrollo social y económico de la subregión Centro-Sur (Secretaría Técnica de los Pactos, 2012). El objetivo de este estudio fue evaluar la colonización de macroinvertebrados acuáticos en hojas individualizadas y mixtas (1:1) de *Tibouchina lepidota* y *Eucalyptus* sp. en la quebrada La Elvira, la cual ha sido afectada por la actividad minera aurífera en Caldas. La hipótesis propuesta es que las actividades resultantes de la minería ejercen un efecto negativo sobre la colonización de macroinvertebrados acuáticos debido a las alteraciones estructurales (pérdida de vegetación ribereña), físicas y químicas en la quebrada.

Materiales y métodos

Área de estudio

La quebrada La Elvira se localiza en el municipio de Manizales (Caldas, Colombia) y forma parte de la cuenca del río Chinchiná; allí se seleccionaron dos estaciones de muestreo, una denominada referencia y la otra, de minería. La estación de referencia se ubica a 2.766 m de altitud (05°03' 10,9" N, 75°24' 33,6" O), presenta vegetación ribereña compuesta principalmente por las familias Asteraceae, Urticaceae y Solanaceae y no ha sufrido impacto antropogénico evidente. En la misma quebrada, aguas abajo, se localiza la estación de minería, a 2.725 m de altitud (05°03' 4,4" N, 75°24' 33,1" O), la cual presenta efectos visibles de las actividades de minería aurífera y una zona ribereña donde predominan pastos como *Pennisetum clandestinum* y algunas herbáceas como *Erigeron bonariensis*, *Hypochaeris radicata* y *Taraxacum officinale*.

Variables ambientales y fisicoquímicas

En cada estación se determinó la velocidad del agua, el ancho y profundidad del cauce y la vegetación ribereña. Se registraron algunas variables fisicoquímicas *in situ* como el pH, la temperatura del agua, el oxígeno disuelto y el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto con un equipo multiparamétrico (Lutron™). Además, se tomaron muestras puntuales de agua para el cálculo de variables fisicoquímicas asociadas con procesos mineros y los efectos potenciales sobre la integridad del recurso hídrico. Los análisis se hicieron en el laboratorio certificado ACUATEST S.A. (Manizales, Colombia).

Colonización de macroinvertebrados acuáticos

Se emplearon 192 bolsas plásticas (*litterbags* de 15 x 15 cm y ojo de malla de 6 mm), las cuales contenían 5 g de hojas secas senescentes de *Eucalyptus* sp. (planta exótica), *Tibouchina lepidota* (Bonpl.) Baill. (planta nativa) y una mezcla (1:1) de las dos especies para determinar si un recurso heterogéneo puede ser más atractivo para los invertebrados. En cada punto de muestreo (en adelante referencia y minería) se ubicaron 96 paquetes con hojas (3 tratamientos x 8 eventos de muestreo x 4 réplicas), dispuestos de forma alterna: *Eucalyptus* sp., *T. lepidota* y mixto (*Eucalyptus* sp. + *T. lepidota*). Se retiraron cuatro réplicas de cada tratamiento en tiempos predeterminados (3, 7, 15, 30, 45, 60, 70, 90 días). En cada evento de muestreo las bolsas retiradas se introdujeron en bolsas plásticas de cierre hermético con alcohol al 96 % y se transportaron al Laboratorio de Ecología de la Universidad de Caldas. Los organismos se separaron cuidadosamente de las hojas mediante lavado manual en tamices (250-150 μ m) y, posteriormente, se identificaron hasta el nivel de género con las claves y descripciones taxonómicas de Merritt & Cummins (1996), Roldán (1996), Domínguez, *et al.* (2006) y Domínguez & Fernández (2009). Las hojas se secaron en un horno a 70 °C durante 48 horas, y ya secas se pesaron en una balanza electrónica de precisión (Pioneer de Ohaus™; 0,0001 g).

Análisis de datos

Para el cálculo de las tasas de descomposición de los diferentes tratamientos (*Eucalyptus* sp., *T. lepidota*, mixto), se empleó la ecuación de Olsen (1963):

$$k = \frac{-\text{Ln}(X_t/X_0)}{t}$$

donde k es la constante de descomposición (día^{-1}), X_t es el peso de la hojarasca en un tiempo dado (g), X_0 es el peso inicial de la hojarasca en el tiempo cero (g) y t , el tiempo expresado en días.

La densidad de macroinvertebrados (ind./m^2) se estimó a partir de los organismos recolectados en las bolsas de hojarasca en cada evento de muestreo. Para comparar la riqueza y la densidad de los macroinvertebrados y el porcentaje de remanencia de masa seca entre tratamientos, se realizó un MANOVA no paramétrico con el programa RStudio, versión 0.96.122 (RStudio, 2012). La diversidad se estimó con base en el número efectivo de morfotipos o diversidad orden q (qD) (Chao & Jost, 2012):

$$D = (\sum_{i=1}^S p_i^q)^{1/(1-q)}$$

donde p_i es la abundancia relativa (abundancia proporcional) de la i -ésima especie, S es el número de especies y q el orden de la diversidad. Cuando q equivale a 0, se obtiene la riqueza, la cual está definida por la incidencia de los morfotipos raros en el muestreo (*singletons* y *doubletons*). Cuando $q \approx 1$, se obtiene la diversidad típica, que equivale a la exponencial del índice de entropía de Shannon y no presenta sesgo por los morfotipos raros o abundantes del muestreo. Por último, cuando q es igual a 2, el valor de diversidad indicará el número efectivo de morfotipos más abundante en el muestreo y equivale al inverso del índice de entropía de Simpson (Moreno, et al., 2011). La comparación de la diversidad (qD) se realizó bajo la misma completitud o cobertura de muestreo (\hat{C}_m), la cual indica la proporción de la comunidad que está representada en el número de especies (o morfotipos) capturadas y varía entre 0 (baja completitud) y 100 % (alta completitud) (Chao & Jost, 2012).

Para el análisis de la sucesión degradativa se aplicó la fórmula propuesta por Brower & Zar (1984): $RN_j = N_j / \sum N$, donde RN_j es la densidad relativa de una especie en un periodo sucesional j (día de muestreo), N_j es la densidad de la especie en un periodo j y $\sum N$ es la suma de las densidades de las especies en todos los días de muestreo; con estos valores se llevó a cabo un ANOVA multifactorial sin interacción, se realizó la prueba de Fisher y, posteriormente, gráficas para evidenciar dichas respuestas.

Resultados

Variables ambientales y fisicoquímicas

Los resultados de las variables ambientales y fisicoquímicas fueron contrastantes entre las zonas de referencia y minería. El ancho de la vegetación ribereña fue mayor en la de referencia que en la de minería (>15 m y 2 m, respectivamente), así como los registros de *Escherichia coli* (540 *Vs.* 337 UFC/100 mL), oxígeno disuelto (~1,8 veces mayor; 9,3 *Vs.* 5,2 mg O_2 /L) y sólidos suspendidos totales (63 *Vs.* 56 mg/L). En la estación de minería se registraron valores más altos para los sólidos disueltos totales (395 *Vs.* 111 mg/L), sulfatos (56 *Vs.* 21 mg/L), hierro (1,3 *Vs.* 0,4 mg/L), cloruros (2,9 *Vs.* 2,5 mg/L), fosfatos (1,2 *Vs.* 0,7 mg/L), grasas y aceites (0,9 *Vs.* 0,4 mg/L), conductividad (132 *Vs.* 108 $\mu\text{S/m}$), y coliformes totales (3.156 *Vs.* 2.983 UFC/100 mL). Las demás variables no mostraron diferencias relevantes o registraron valores por debajo del límite de detección (Tabla 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1059/2768>).

Colonización de macroinvertebrados y pérdida de masa seca

En todos los tratamientos se recolectaron 18.070 individuos distribuidos en ocho órdenes, 24 familias y 34 géneros. En la estación de referencia se recolectaron 8.342 organismos: 2.197 asociados con hojas de *Eucalyptus* sp., 3.105 con *T. lepidota* y 3.040 con el sustrato mixto. En la estación de minería se recolectaron 9.728 organismos, 2.737 en *Eucalyptus* sp., 3.513 en *T. lepidota* y 3.478 en el tratamiento mixto. En ambas estaciones la familia más representativa fue Chironomidae (subfamilia Orthoclaadiinae), con 7.634 (78,5 %) en la estación de minería y 5.499 (66 %) en la de referencia (Tabla 2S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1059/2769>).

El porcentaje de masa seca remanente presentó diferencias significativas ($p < 0,001$) entre las estaciones, los tratamientos y los eventos de muestreo. En el día 90 la estación de referencia presentó el mayor porcentaje de remanencia en el tratamiento de *Eucalyptus* sp., con 17,4 %, y menor porcentaje en el tratamiento mixto, con 7,3 %. En la estación de minería el mayor porcentaje de remanencia se presentó en el tratamiento con *T. lepidota*, con 27,8 %, y el menor, con *Eucalyptus* sp., 18,6 % (**Figura 1**). Las tasas de descomposición mostraron el siguiente patrón (**Tabla 1S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1059/2768>): *Eucalyptus* sp. (estación de minería) > *T. lepidota* (estación de referencia) > mixta (estación de referencia). Ambas estaciones presentaron diferencias significativas en las tasas de descomposición entre los eventos de muestreo (referencia, $p = 0,025$; minería, $p < 0,001$), pero no en la riqueza de géneros (referencia, $p = 0,825$; minería, $p = 0,108$) (**Tabla 3S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1059/2770>).

En la estación de referencia los valores más altos de densidad para los tres tratamientos se registraron en el día 75: en *T. lepidota* se recolectaron 27.689 ind./m²; en *Eucalyptus* sp., 15.511 ind./m² y en el tratamiento mixto, 16.089 ind./m². En la estación de minería las mayores densidades se registraron en el día 60 en el tratamiento mixto, con 21.067 ind./m², en el día 75 en *Eucalyptus* sp., con 13.644 ind./m², y en el día 45 en *T. lepidota*, con 16.800 ind./m² (**Figura 1**). La densidad fue significativamente diferente entre las estaciones de muestreo ($p < 0,01$) (**Tabla 3S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1059/2770>).

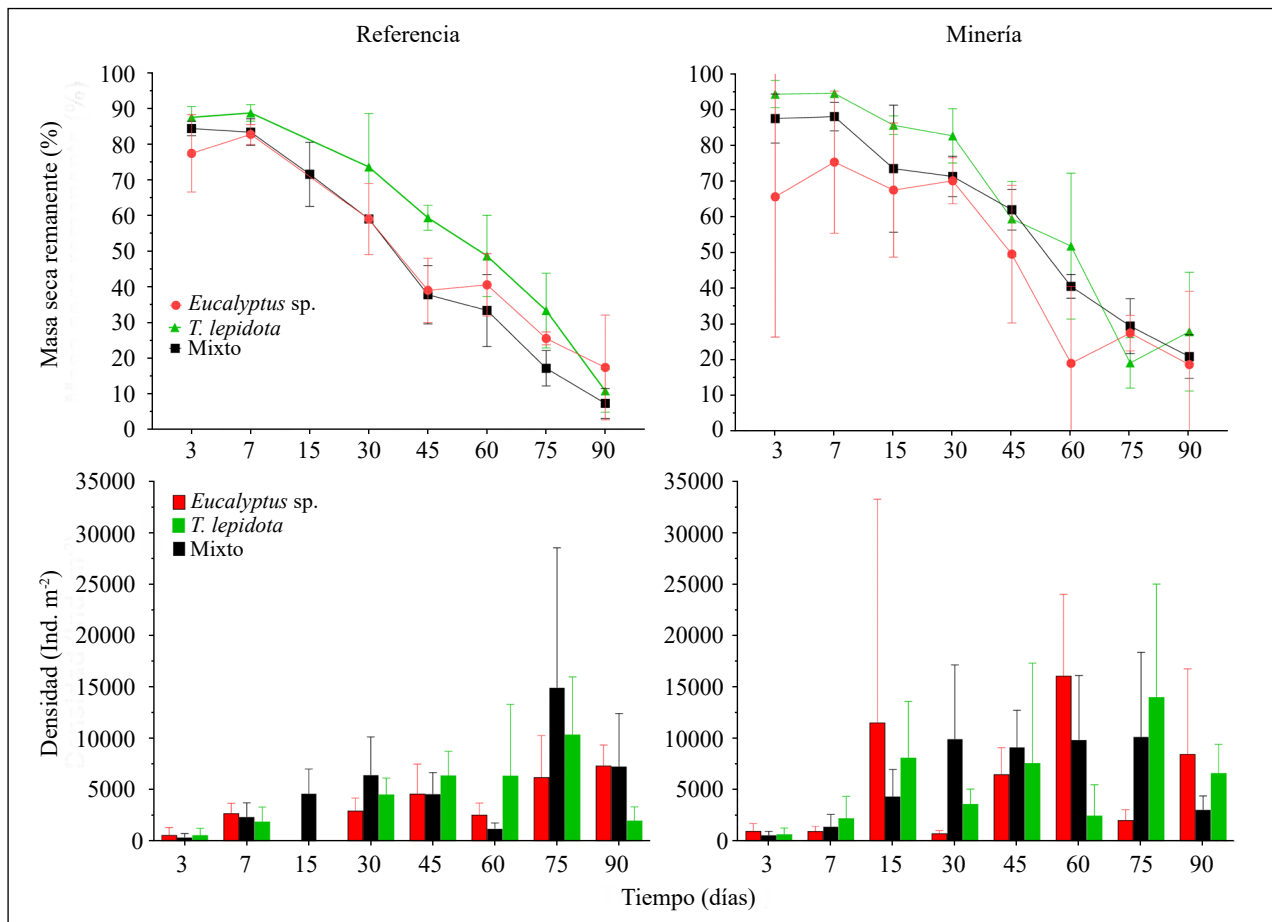


Figura 1. Descomposición de hojas (promedio \pm DE) y variación temporal de la densidad de macroinvertebrados acuáticos (promedio \pm DE) bajo tres tratamientos en dos puntos de muestreo de la quebrada La Elvira (Manizales, Colombia)

Diversidad

La mayor riqueza usando la diversidad de orden $q=0$ (0D) se registró en la estación de referencia, con 42 taxones: en el tratamiento mixto se registraron 28 morfotipos, seguido por *T. lepidota*, con 25 y, por último, *Eucalyptus* sp., con 22. En la estación de minería se registraron 38 taxones: en *T. lepidota*, 22, en *Eucalyptus* sp., 21 y en el tratamiento mixto, 20 morfotipos. La riqueza presentó diferencias significativas entre las estaciones ($p<0,001$) (Figura 2).

La mayor diversidad $q=1$ (1D) se registró en la estación de referencia en el tratamiento de *Eucalyptus* sp., con 4,3 morfotipos efectivos, en tanto que la menor se registró en la estación de minería en el tratamiento mixto con 2,5 morfotipos efectivos (Figura 2). Estos resultados evidencian que el tratamiento con la especie exótica en la estación de referencia fue 1,8 (55 %) veces más diverso que el tratamiento mixto en la estación de minería. Con la medida de diversidad $q=2$ (2D), que es sensible a las especies más abundantes, los resultados fueron similares, es decir, los valores más altos se presentaron en la estación de referencia en *Eucalyptus* sp. y en el tratamiento mixto y, el valor más bajo se encontró en la estación de minería en el tratamiento mixto, con 1,4 morfotipos efectivos (Figura 2).

En la estación de referencia, en *Eucalyptus* sp., la mayor densidad relativa se presentó a los 45 días (0,27 ind./m²) y a los 90 (0,26 ind./m²); en el tratamiento mixto, en los días 30 (0,21 ind./m²) y 90 (0,22 ind./m²), y en *T. lepidota*, en los días 3 (0,39 ind./m²) y 30 (0,22 ind./m²) (Figura 3). En la estación de minería los datos mostraron un patrón similar: el tratamiento con *Eucalyptus* sp. presentó la mayor densidad relativa a los 45 días (0,23 ind./m²) y a los 30 días (0,15 ind./m²); el de *T. lepidota* y el mixto en los días 45 y 90 (0,30, 0,18; 0,22, 0,19 ind./m², respectivamente) (Figura 3). El proceso de degradación de las hojas permitió evidenciar cinco categorías de colonización (temprana, tardía, inconsistente, intermedia y permanente), con algunos géneros representativos para cada categoría (Figura 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1059/2771>).

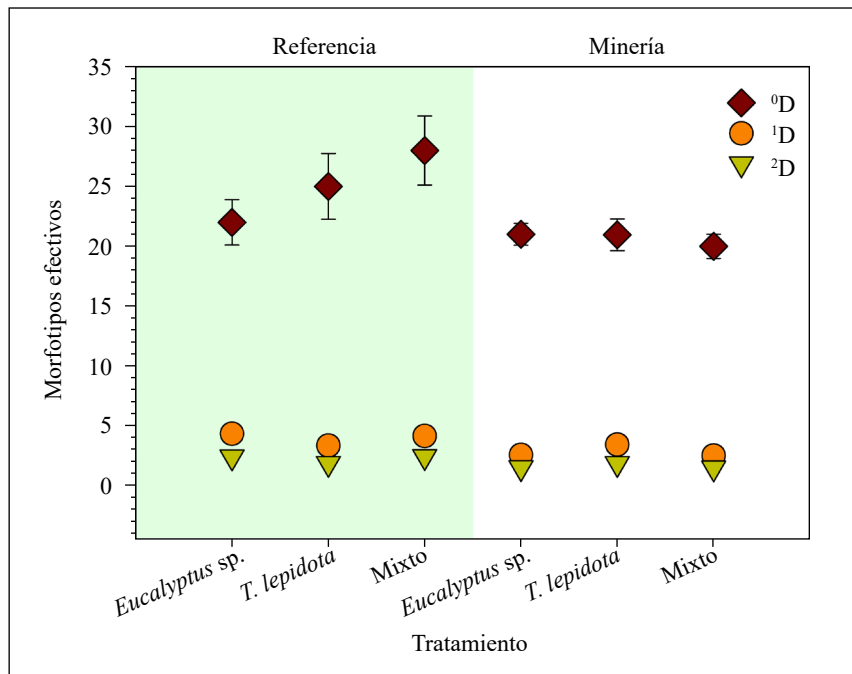


Figura 2. Diversidad de macroinvertebrados acuáticos con base en los números de Hill (promedio \pm DE) asociados con la descomposición de hojas bajo tres tratamientos en dos estaciones de muestreo en la quebrada La Elvira (Manizales, Colombia)

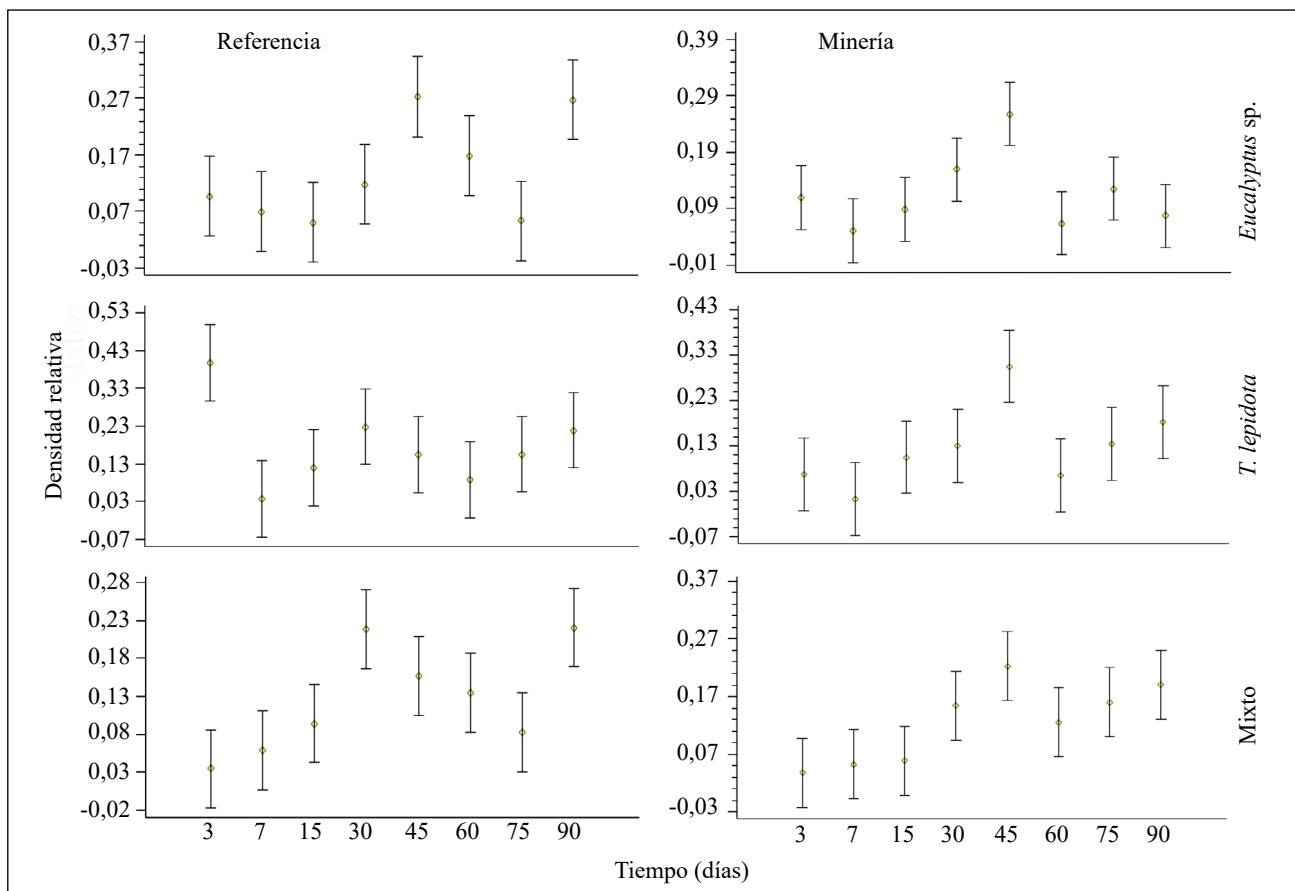


Figura 3. Prueba de Fisher de mínima diferencia significativa (LSD) para la densidad relativa (promedio \pm DE) de macroinvertebrados acuáticos y la sucesión degradativa en los tratamientos de hojarasca en dos estaciones de la quebrada La Elvira (Manizales, Colombia)

Discusión

Las altas densidades registradas para la subfamilia Orthoclaadiinae tanto en la estación de referencia como en la de minería, es un resultado relativamente común en las zonas templadas y tropicales donde se ha evaluado la dinámica de los macroinvertebrados en sistemas acuáticos bajo influencia minera (Cranston, *et al.*, 1997; Czechowski, *et al.*, 2020; De Bisthoven, *et al.*, 2005). Además, estos organismos cumplen una función ecológica como recolectores (Henriques-Oliveira, *et al.*, 2003; Galizzi, *et al.*, 2012), pues se alimentan de la materia orgánica en partículas finas (MOPF) disponible en este tipo de experimentos desde el inicio de la descomposición de las hojas, y es empleada como potencial fuente de energía o como hábitat (Nessimian & Henriques-de-Oliveira, 2005; Callisto, *et al.*, 2007; Chará-Serna, *et al.*, 2010). La mayor abundancia de esta subfamilia también se ha reportado en otros estudios con paquetes de hojarasca en zonas templadas (Casas, *et al.*, 2000; Abelho, 2008) y en el Neotrópico (Mathuriau & Chauvet, 2002; Carvalho & Uieda, 2004; Nessimian & Henriques-Oliveira, 2005; Callisto, *et al.*, 2007; Carvalho, *et al.*, 2008; Meza-Salazar & Rubio, 2010). Estos organismos pueden tolerar las condiciones de elevada acidez (pH=3,3) resultantes de procesos de minería en desarrollo o asociadas con procesos de lixiviación de minas abandonadas (Czechowski, *et al.*, 2020; De Bisthoven, *et al.*, 2005). En la estación de minería se presentaron valores comparativamente más altos de sólidos totales disueltos (~4 veces más altos), sulfato, hierro, cloruros y fosfatos (Tabla 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1059/2768>), asociados con la mayor presencia de estos quironómidos.

Los valores más altos de densidad, riqueza y diversidad de macroinvertebrados en la estación de referencia se asociaron con registros más bajos de masa seca remanente, principalmente en el tratamiento mixto, lo que corrobora nuestra predicción de que el sustrato más heterogéneo puede facilitar la colonización de una mayor riqueza o densidad de macroinvertebrados. Como es común, al final del experimento el material vegetal se encuentra en un estado avanzado de descomposición, lo que favorece el aumento de la MOPF disponible para los macroinvertebrados (Capello, *et al.*, 2004). Además, la mayor presencia de vegetación ribereña en esta estación (Tabla 1S, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1059/2768>) contribuyó a la entrada de material alóctono adicional disponible para los macroinvertebrados como alimento y refugio (Fisher & Likens, 1973; Abelho, 2001; Carvalho & Uieda, 2004; Ribeiro & Uieda, 2005). Por el contrario, en la estación de minería los valores de masa seca remanente al final del experimento fueron relativamente altos y se asociaron con menores valores de riqueza, densidad y diversidad de macroinvertebrados, así como con registros mayores de conductividad, sulfatos, grasas y aceites, y sólidos disueltos totales (Tabla 1S, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1059/2768>). Además, la escasa vegetación ribereña no contribuye con el aporte de hojarasca para facilitar la presencia, la densidad y la biomasa de la fauna bentónica como se ha observado en otras microcuencas altoandinas (Guevara, *et al.*, 2018). Estos resultados coinciden con los de otros estudios en los que se ha encontrado que, ante la ausencia de macroinvertebrados, los procesos de fragmentación y disolución de los compuestos de las hojas son más lentos (Quinn, *et al.*, 2000; Graça, *et al.*, 2002; Eyes-Escalante, *et al.*, 2012).

La mayor masa seca remanente de *Eucalyptus* sp. en la estación de referencia se asoció con las características fisicoquímicas y la interacción de la comunidad de macroinvertebrados durante la colonización de las hojas y el reemplazo de los taxones. A pesar de no contar con información sobre la calidad química de las hojas, varios autores han resaltado que estas diferencias se relacionan con sus componentes secundarios, entre los que se encuentran fenoles y terpenos con actividad antimicótica, lo que interfiere con la acción fúngica y con la alimentación de los macroinvertebrados, los cuales no toleran estos compuestos, condicionando así su fragmentación (Graça, 2001; Graça, *et al.*, 2002; Medina-Villar, *et al.*, 2015). Asimismo, estos resultados coinciden con lo reportado por otros autores sobre la menor fragmentación de las hojas de especies vegetales exóticas en comparación con las hojas de especies nativas (Eyes-Escalante, *et al.*, 2012). Si bien en condiciones naturales este suele ser el patrón en la descomposición, en el caso de la estación de minería la mayor masa remanente fue para *T. lepidota*. Durante el experimento se observó que este mayor porcentaje estaba representado por el material disponible de la venación de la hoja, aunque los demás componentes ya se habían degradado. Es probable que el cambio en la masa remanente de esta hoja entre las dos estaciones se relacione con alguna característica intrínseca de la planta, que podría reaccionar con algún factor químico presente en mayor cantidad en dicha estación (Tabla 1S, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1059/2768>).

En la estación de referencia la sucesión degradativa evidenció que los tratamientos de *Eucalyptus* sp. y el mixto tuvieron “máximos de colonización” similares, lo que podría deberse a que en los periodos intermedio y final ocurre un aumento en la heterogeneidad del recurso alimentario, permitiendo que una mayor cantidad de organismos puedan aprovecharlo (Capello, *et al.*, 2004; da Silva, *et al.*, 2011). En el tratamiento con *T. lepidota* el patrón fue inverso, es decir, su periodo de colonización máximo se presentó al inicio y en el intermedio, lo que indica la estrecha relación entre los macroinvertebrados y esta planta nativa. En la estación de minería el patrón fue relativamente homogéneo: en *Eucalyptus* sp. el máximo periodo fue el intermedio, y en *T. lepidota* y el tratamiento mixto fueron el intermedio y el final.

Las categorías de colonizadores tempranos e intermedios correspondieron a Chironominae y *Baetodes*, respectivamente, ambos organismos colectores, lo que indica que se alimentan de MOPF, la cual se encuentra desde el inicio del proceso (Meier, *et al.*, 1979;

Nessimian & Henriques-de-Oliveira, 2005; Chará-Serna, *et al.*, 2012 y Oliveira, *et al.*, 2014), también reportaron la presencia de la subfamilia Chironominae desde los primeros días de muestreo, lo que quizá se deba a que los taxones menos especializados llegan primero al área, modificándola y permitiendo así que otros más especializados lleguen después (Carvalho & Uieda, 2004). Por otra parte, la presencia de *Baetodes* en el periodo intermedio del estudio se debió probablemente a que este organismo se alimenta de materia orgánica ya condicionada, es decir, que ha pasado por un proceso de descomposición previo (Quinn, *et al.*, 2000; Carvalho & Uieda, 2004), como fue reportado por Capello, *et al.* (2004) en un estudio en el río Paraná en Argentina. Entre los colonizadores permanentes se encontró el género *Atopsyche*, descrito como depredador por Chará-Serna, *et al.* (2010), el cual se presentó durante todos los eventos de muestreo. El recambio de organismos y potenciales presas durante la fase de colonización y descomposición a lo largo del experimento contribuyó a una mayor oferta alimentaria.

El organismo representante de la categoría de colonizadores que apareció como inconsistente fue *Simulium*, catalogado por Cummins, *et al.* (2005) como colector-filtrador. Su fuente de alimento son las partículas suspendidas en la columna de agua y, generalmente, muestra un comportamiento inestable cuando se ve afectado por cambios en los factores abióticos o por las fluctuaciones en la oferta del recurso (Motta, *et al.*, 2016). El representante de los colonizadores tardíos fue *Maruina*, clasificado como raspador (Cummins, *et al.*, 2005), cuya alimentación consiste en perifiton y algas adheridas a cualquier superficie. Sin embargo, se ha resaltado que los organismos raspadores son escasos en las quebradas de cabecera (Chará-Serna, *et al.*, 2010), por lo tanto, la mayor densidad hacia el final de los muestreos se relacionaría con el hecho de que en la superficie de las bolsas de malla plástica utilizadas para el estudio pueden crecer algas o perifiton que sirve de alimento.

Conclusiones

El proceso de colonización de macroinvertebrados acuáticos sobre hojas individualizadas y mixtas de *Tibouchina lepidota* y *Eucalyptus* sp. evidenció que un sustrato más heterogéneo en zonas sin impacto antropogénico evidente (estación de referencia), puede facilitar el reemplazo progresivo de macroinvertebrados asociados con una mayor riqueza o densidad de determinados grupos (coleópteros [*Heterelmis*, *Anchytarsus*], dípteros [*Probezzia*], anélidos [Naididae] y tricópteros [*Nectopsyche*]), comparado con el de zonas impactadas por actividades mineras. Sin embargo, aunque en la estación de minería se obtuvo una menor riqueza total, la densidad global fue comparativamente mayor (Tabla 2S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1059/2769>), la cual se reflejó en la presencia de algunos efemerópteros (*Baetodes*), dípteros (Orthocladiinae, Chironominae, *Maruina*) y tricópteros (*Hydroptila*). Asimismo, estos resultados pueden estar asociados con la mayor concentración de determinadas variables fisicoquímicas en áreas con actividades mineras y con una mayor cobertura de la vegetación ribereña en áreas de referencia (Tabla 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1059/2768>).

La hipótesis propuesta fue coherente con los resultados encontrados. Sin embargo, el análisis debe hacerse con precaución, tanto el de las variables fisicoquímicas como el de los descriptores biológicos (riqueza, diversidad, densidad, pérdida de masa seca y tasas de descomposición). En general, se encontró una mayor densidad de macroinvertebrados colonizadores asociada con la especie nativa (*T. lepidota*) que con la exótica (*Eucalyptus* sp.), independientemente del efecto (referencia o minería) en la quebrada de estudio (Tabla 2S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1059/2769>).

El presente estudio permitió dilucidar cómo se dan los reemplazos progresivos de unos organismos por otros en la sucesión degradativa de hojas de *T. lepidota* y *Eucalyptus* sp. en la quebrada La Elvira (Manizales, Colombia). Además, contribuye al conocimiento de la dinámica de la colonización de macroinvertebrados acuáticos y su papel funcional en la descomposición de MOPG en sistemas lóticos altoandinos. Esta información es fundamental

para predecir futuros efectos de otras presiones antropogénicas, como la agricultura y la ganadería, sobre la vegetación ribereña y su relevancia para el flujo de nutrientes y descriptores ecológicos de los macroinvertebrados acuáticos en sistemas lóticos.

Información suplementaria

Tabla 1S. Variables ambientales y fisicoquímicas registradas en las estaciones de muestreo de la quebrada La Elvira (Manizales, Colombia). Se resaltan los valores más altos en cada zona y se muestran las tasas de descomposición globales de los tratamientos con hojas de eucalipto, siete cueros y mixtas durante el desarrollo del experimento (promedio \pm DE). Ver la tabla 1S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1059/2768>

Tabla 2S. Abundancias de macroinvertebrados en dos estaciones de muestreo de la quebrada La Elvira (Manizales, Colombia). Ver la tabla 2S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1059/2769>

Tabla 3S. Resultados de las comparaciones estadísticas con base en el perMANOVA. La significación se estableció con los valores de *** $p \leq 0,001$, ** $p \leq 0,01$ y * $p \leq 0,05$. Ver la tabla 3S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1059/2770>

Figura 1S. Taxones representativos de las categorías de colonizador temprano (A. Chironominae), intermedio (B. *Baetodes*), permanente (C. *Atopsyche*), inconsistente (D. *Simulium*) y tardío (E. *Maruina*). Ver la figura 1S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1059/2771>

Agradecimientos

A Colciencias por el financiamiento del macroproyecto “Evaluación del impacto minero, agrícola y ganadero mediante respuestas genéticas y ecológicas de macroinvertebrados acuáticos en la cuenca del Río Chinchiná (Caldas, Colombia); Código No. 1127-569-34563, contrato RC 0006-2013”. Al profesor Jaime Esteves de la Universidad de Caldas por su apoyo en el laboratorio para desarrollar esta investigación. A los editores y revisores que con sus sugerencias contribuyeron a mejorar la presentación final del manuscrito.

Contribución de los autores

DSC, escritura y elaboración de tablas y figuras del manuscrito; AMMS y GG, escritura, revisión y corrección del manuscrito

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Referencias

- Abelho, M.** (2001). From Litterfall to Breakdown in Streams: A Review. *TheScientificWorld JOURNAL*. **1**: 656-680. Doi: 10.1100/tsw.2001.103
- Abelho, M.** (2008). Effects of Leaf Litter Species on Macroinvertebrate Colonization during Decomposition in a Portuguese Stream. *International Review of Hydrobiology*. **93** (3): 358-371. Doi: 10.1002/iroh.200711019
- Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R.** (2000). *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Barcelona: Ediciones Omega, S.A. 900 p.
- Brower, J. E. & Zar, J. H.** (1984). *Field and laboratory methods for general ecology*. Dubuque, Iowa: WM. C. Brown Company Publishers. 288 p.
- Callisto, M., Gonçalves Jr, J. F., Graça, M. A. S.** (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
- Capello, S., Marchese, M., Ezcurra de Drago, I.** (2004). Descomposición y colonización por invertebrados de hojas de *Salix humboldtiana* en la llanura aluvial del río Paraná medio. *Amazoniana*. **18** (1/2): 125-143. http://web.evolbio.mpg.de/amazoniana/18_10Capello.pdf

- Carvalho, E. M., Uieda, V. S.** (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. M., Uieda, V. S., Motta, R. L.** (2008). Colonization of rocky and leaf pack substrates by benthic macroinvertebrates in a stream in Southeast Brazil. *Bioikos, Campinas*. **22** (1): 37-44. <https://pdfs.semanticscholar.org/a436/9520bcbe7e7f1880212f8452e78470caffb2.pdf>
- Casas, J. J., Zamora-Muñoz, C., Archila, F., Alba-Tercedor, J.** (2000). The effect of a headwater dam on the use of leaf bags by invertebrate communities. *Regulated Rivers: Research & Management*. **16** (6): 577-591. Doi: 10.1002/1099-1646(200011/12)16:6<577::AID-RRR587>3.0.CO;2-P
- Chao, A. & Jost, L.** (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*. **93** (12): 2533-2547. Doi: 10.1890/11-1952.1
- Chará-Serna, A. M., Chará, J. D., Zúñiga, M. d. C., Pedraza, G. X., Giraldo, L. P.** (2010). Clasificación trófica de insectos acuáticos en ocho quebradas protegidas de la ecorregión cafetera colombiana. *Universitas Scientiarum*. **15** (1): 27-36. Doi: <https://doi.org/10.11144/javeriana.SC15-1.tcoa>
- Chará-Serna, A. M., Chará, J. D., Zúñiga, M. d. C., Pearson, R. G., Boyero, L.** (2012). Diets of leaf litter-associated invertebrates in three tropical streams. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*. **48** (2): 139-144. doi: <https://doi.org/10.1051/limn/2012013>
- Cortes, R. M. V., Abelho, M., Rebelo, S. B.** (1997). The macroinvertebrate colonization of leaf bags: Is there a pattern? *Limnetica*. **13** (2): 71-75. http://limnetica.com/Limnetica/Limne13/L13b071_Macroinvertebrate_colonization_leaf_bags.pdf
- Cranston, P. S., Cooper, P. D., Hardwick, R. A., Humphrey, C. L., Dostine, P. L.** (1997). Tropical acid streams - the chironomid (Diptera) response in northern Australia. *Freshwater Biology*. **37**: 473-483. Doi: 10.1046/j.1365-2427.1997.00136.x
- Cummins, K. W., Wilzbach, M. A., Gates, D. M., Perry, J. B., Taliaferro, W. B.** (1989). Shredders and Riparian Vegetation: Leaf litter that falls into streams influences communities of stream invertebrates. *BioScience*. **39** (1): 24-30. Doi: 10.2307/1310804
- Cummins, K. W., Merritt, R. W., Andrade, P. C. N.** (2005). The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. **40** (1): 69-89. Doi: 10.1080/01650520400025720
- Czechowskia, P., Stevens, M. I., Madden, C., Weinsteing, P.** (2020). Steps towards a more efficient use of chironomids as bioindicators for freshwater bioassessment: Exploiting eDNA and other genetic tools. *Ecological Indicators*. **110**: 105868. Doi: 10.1016/j.ecolind.2019.105868
- da Silva, F. L., Oliveira, H. R. N., Escarpinati, S. C., Fonseca-Gessner, A. A., Paula, M. C. d.** (2011). Colonization of leaf litter of two aquatic macrophytes, *Mayaca fluviatilis* Aublet and *Salvinia auriculata* Aublet by aquatic macroinvertebrates in a tropical reservoir. *Ambiente e Água - An Interdisciplinary Journal of Applied Science*. **6** (1): 30-39. http://www.ambi-agua.net/seer/index.php/ambi-agua/article/view/497/pdf_407
- De Bisthoven, L. J., Gerhardt, A., Soares, A. M. V. M.** (2005). Chironomidae larvae as bioindicators of an acid mine drainage in Portugal. *Hydrobiologia*. **532**: 181-191. Doi: 10.1007/s10750-004-1387-z
- Delong, M. D. & Brusven, M. A.** (1994). Allochthonous input of organic matter from different riparian habitats of an agriculturally impacted stream. *Environmental Management*. **18** (1): 59-71. Doi: 10.1007/BF02393750
- Domínguez, E. & Fernández, H. R.** (2009). Macroinvertebrados bentônicos sudamericanos: sistemática y biología. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. 656 pp.
- Domínguez, E., Molineri, C., Pescador, M., Hubbard, M. D., Nieto, C.** (2006). Aquatic Biodiversity in Latin America. Pensoft, Sofia-Moscow, v.2: Ephemeroptera of South America. 646 pp.
- Eyes-Escalante, M. D. C., Rodríguez-Barrios, J. A., Gutiérrez-Moreno, L. C.** (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. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/actabiol/article/view/19991>
- Fisher, S. G. & Likens, G. E.** (1973). Energy Flow in Bear Brook, New Hampshire: An Integrative Approach to Stream Ecosystem Metabolism. *Ecological Monographs*. **43** (4): 421-439. Doi: 10.2307/1942301
- Galizzi, M. C., Zilli, F., Marchese, M.** (2012). Diet and functional feeding groups of Chironomidae (Diptera) in the Middle Paraná River floodplain (Argentina). *Iheringia. Série Zoologia*. **102** (2): 117-121. Doi: 10.1590/S0073-47212012000200001

- Golladay, S. W., Webster, J. R., Benfield, E. F.** (1987). Changes in Stream Morphology and Storm Transport of Seston Following Watershed Disturbance. *Journal of the North American Benthological Society*. **6** (1): 1-11. Doi: 10.2307/1467519
- González-Ortega, M.** (2009). Comparación de la tasa de descomposición de hojas de *Pteridium aquilinum* y *Miconia latifolia* en dos quebradas con diferentes condiciones de nutrientes (Reserva Forestal Caminos de Santa Ana, Bogotá). Bogotá. Trabajo de grado de pregrado (Ecología). Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana. p. 120. Fecha de consulta: 10 de marzo de 2019. Disponible en: <https://oab.ambientebogota.gov.co/descargar/3900/>
- Graça, M. A. S.** (1993). Patterns and processes in detritus-based stream systems. *Limnologica*. **23**: 107-114.
- Graça, M. A. S.** (2001). The Role of Invertebrates on Leaf Litter Decomposition in Streams – a Review. *International Review of Hydrobiology*. **86** (4-5): 383-393. Doi: 10.1002/1522-2632(200107)86:4/5<383::AID-IROH383>3.0.CO;2-D
- Graça, M. A. S., Pozo, J., Canhoto, C., Elozegi, A.** (2002). Effects of *Eucalyptus* Plantations on Detritus, Decomposers, and Detritivores in Streams. *TheScientificWorldJOURNAL*. **2**: 1173-1185. Doi: 10.1100/tsw.2002.193
- Guevara, G., Reinoso, G., García, J. E., Franco, L. M., García, L. J., Yara, D. C., Briñez, N., Ocampo, M. L., Quintana, M. I., Pava, D. Y., Flórez, N. Y., Ávila, M. F., Hernández, E. E., Lozano, L. A., Guapucal, M., Borrero, D. A., Olaya, E. D.** (2008). Aportes para el análisis de ecosistemas fluviales: una visión desde ambientes ribereños. *Revista Tumbaga*. **3**: 109-127.
- Guevara, G., Godoy, R., Boeckx, P., Jara, C., Oyarzún, C.** (2009). Leaf litter dynamics in head-water streams of the Chilean Andes: Influence of shredders and silvicultural activities. Ghent, Belgium Academia Press. p. 41-54.
- Guevara, G., Godoy, R., Franco, M.** (2018). Linking riparian forest harvest to benthic macro-invertebrate communities in Andean headwater streams in southern Chile. *Limnologica*. **68**: 105-114. Doi: 10.1016/j.limno.2017.07.007
- Gutiérrez-López, A., Meza-Salazar, A. M., Guevara, G.** (2016). Descomposición de hojas y colonización de macroinvertebrados acuáticos en dos microcuencas tropicales (Manizales, Colombia). *Hidrobiológica*. **26** (3): 347-357. Doi: 10.24275/uam/izt/dcbh/hidro/2016v26n3/Guevara
- Hammond, D. S., Rosales, J., Ouboter, P. E.** (2013). Gestión del impacto de la explotación minera a cielo abierto sobre el agua dulce de América Latina. Banco Interamericano de Desarrollo. p. 40. Disponible en: <https://publications.iadb.org/es/publicacion/15335/gestion-del-impacto-de-la-explotacion-minera-cielo-abierto-sobre-el-agua-dulce-en>
- Henriques-Oliveira, A. L., Nessimian, J. L., Dorvillé, L. F. M.** (2003). Feeding habits of Chironomid larvae (Insecta: Diptera) from a stream in the Floresta da Tijuca, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*. **63** (2): 269-281. Doi: 10.1590/S1519-69842003000200012
- Marchant, R.** (1989). Changes in the benthic invertebrate communities of the Thomson River, southeastern Australia, after dam construction. *Regulated Rivers: Research & Management*. **4** (1): 71-89. Doi: 10.1002/trr.3450040107
- Mathuriau, C. & Chauvet, E.** (2002). Breakdown of leaf litter in a Neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society*. **21** (3): 384-396. Doi: 10.2307/1468477
- Medina-Villar, S., Alonso, A., Vásquez de Aldana, B. R., Pérez-Corona, E., Castro-Díez, P.** (2015). Decomposition and biological colonization of native and exotic leaf litter in a Central Spain stream. *Limnetica*. **34** (2): 293-310. Doi: 10.23818/limn.34.23
- Meier, P. G., Penrose, D. L., Polak, L.** (1979). The rate of colonization by macro-invertebrates on artificial substrate samplers. *Freshwater Biology*. **9** (4): 381-392. Doi: 10.1111/j.1365-2427.1979.tb01522.x
- Merritt, R. W. & Cummins, K. W.** (1996). *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Second Ed. Kendall /Hunt Publishing, Iowa. 862 p.
- Meza-Salazar, A. M. & Rubio-M., J.** (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. Colombia. 52 p.
- Meza-Salazar, A. M., Rubio-M., J., G-Días, L., Walteros, J. M.** (2012). Calidad de agua y composición de macroinvertebrados acuáticos en la subcuenca alta del río Chinchiná. *Caldasia*. **34** (2): 443-456. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/39163/41024>
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., Pavón, N. P.** (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista mexicana de biodiversidad*. **82** (4): 1249-1261. <http://www.scielo.org.mx/pdf/rmbiodiv/v82n4/v82n4a19.pdf>

- Motta Díaz, Á., Ortega Corredor, L., Niño Fernández, Y., Aranguren Riaño, N.** (2016). Grupos funcionales alimenticios de macroinvertebrados acuáticos en un arroyo tropical (Colombia). *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*. **19** (2): 425-433. <http://www.scielo.org.co/pdf/rudca/v19n2/v19n2a19.pdf>
- Nessimian, J. L. & Henriques-de-Oliveira, A. L.** (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. *Entomologia y Vectores*. **12** (2): 159-172. Doi: 10.1590/S0328-03812005000200003
- Oliveira, V. C., Gonçalves, E. A., Alves, R. G.** (2014). Colonisation of leaf litter by aquatic invertebrates in an Atlantic Forest stream. *Brazilian Journal of Biology*. **74** (2): 267-273. Doi: 10.1590/1519-6984.10512
- Olson, J. S.** (1963). Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*. **44**: 322-331. Doi: 10.2307/1932179
- Quinn, J. M., Smith, B. J., Burrell, G. P., Parkyn, S. M.** (2000). Leaf litter characteristics affect colonisation by stream invertebrates and growth of *Olinga feredayi* (Trichoptera: Conoesucidae). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. **34** (2): 273-287. Doi: 10.1080/00288330.2000.9516932
- Ribeiro, L. O. & Uieda, V. S.** (2005). Estrutura da comunidade de macroinvertebrados bentônicos de um riacho de serra em Itatinga, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. **22** (3): 613-618. Doi: 10.1590/S0101-81752005000300013
- Rincón, J. E., Martínez, I., León, E., Ávila, N.** (2005). Procesamiento de la hojarasca de *Anacardium excelsum* en una corriente intermitente tropical del noroeste de Venezuela. *Interciencia*. **30** (4): 228-234. <https://www.redalyc.org/pdf/339/33910308.pdf>
- Roldán, G.** (1996). Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del departamento de Antioquía. FEN-Colombia, COLCIENCIAS - Universidad de Antioquia, Medellín. 234 p.
- Rubio-M., J., Meza-S., A. M., Díaz-G., L.** (2016). Colonización de macroinvertebrados acuáticos en hojas de *Miconia* sp. y *Eucalyptus* sp. en la subcuenca alta del río Chinchiná, Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*. **20** (2): 45-56. Doi: 10.17151/bccm.2016.20.2.4
- RStudio.** (2012). RStudio: Integrated development environment for R (Version 0.96.122) [Computer software]. Boston, MA. <http://www.rstudio.org/>
- Secretaría Técnica de los Pactos.** (2012). Plan de Acción 2013 - 2017. Manizales. Fecha de consulta: 11 de marzo de 2019. Disponible en: <https://www.chec.com.co/sostenibilidad/gestion-ambiental-integral/programas-ambientales/participacion-interinstitucional#Pactos-como-proceso-98>
- Tuchman, N. C. & King, R. H.** (1993). Changes in mechanisms of summer detritus processing between wooded and agricultural sites in a Michigan headwater stream. *Hydrobiologia*. **268** (2): 115-127. doi: 10.1007/BF00006882
- Waters, N. M., Auro, M. E., Hagen, T., Dumont, K. L.** (2005). How Colonization Time Influences Macroinvertebrate Community Measures on Artificial Substrates. *Journal of Freshwater Ecology*. **20** (1): 9-16. Doi: 10.1080/02705060.2005.9664931
- Webster, J. R., Golladay, S. W., Benfield, E. F., D'Angelo, D. J., Peters, G. T.** (1990). Effects of Forest Disturbance on Particulate Organic Matter Budgets of Small Streams. *Journal of the North American Benthological Society*. **9** (2): 120-140. Doi: 10.2307/1467446
- Zúñiga-Céspedes, B., Zúñiga, M. del C., Chará, J.** (2018). The effect of macroinvertebrate exclusion on leaf breakdown rates in two upland Colombian streams. *Revista de Biología Tropical*. **66** (1): 457-467. Doi: 10.15517/rbt.v66i1.28070