

Artículo original

Larvas de Trichoptera en un gradiente altitudinal en un río neotropical

Trichoptera larvae in an altitudinal gradient in a Neotropical river

✉ Jorge D. Oliveros-Villanueva*, ✉ Cesar E. Tamaris-Turizo, ✉ Daniel J. Serna-Macias

Grupo de Investigación en Biodiversidad y Ecología Aplicada, Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia

Resumen

Se evaluó la diversidad de larvas de tricópteros en cuatro sitios establecidos a lo largo del río Gaira, Sierra Nevada de Santa Marta. Se valoraron la diversidad y la abundancia de los ensamblajes y se examinaron características ambientales y su relación con la distribución de los taxones. La recolección de los organismos se hizo manualmente y con una red Surber. Se recolectaron 443 organismos de 10 familias y 21 géneros, 11 de los cuales constituyen los primeros registros en el río Gaira y uno de estos el primero en Colombia. Los géneros exclusivos en los tramos de mayor altitud (San Lorenzo y La Cascada) correspondieron a *Amazonatolica*, *Cyrnellus*, *Nectopsyche* y *Polycentropus*, con 97 en San Lorenzo y 112 en La Cascada. En la parte media del río fueron *Ochotrichia*, *Cerasmatrichia* y *Metrichia*, tramo donde se presentó la menor abundancia (69 individuos). Por último, en la estación ubicada en la parte baja se encontraron individuos de *Protophila*, *Mortoniella*, *Oecetis* y *Chimarra* y, además, las mayores abundancias (165 individuos) y diversidad de géneros (13). En cuanto al gradiente de distribución altitudinal, los géneros que presentaron los rangos más amplios fueron *Smicridea*, *Leptonema* y *Xiphocentron*. Se registró un 51,1 % de los géneros de tricópteros descritos en diferentes ríos y altitudes del territorio nacional.

Palabras clave: Trichoptera; Larvas; Río Gaira; Diversidad; Gradiente altitudinal.

Abstract

We evaluated the diversity of Trichoptera larvae at four sites along an altitudinal gradient in the Gaira River, Sierra Nevada de Santa Marta. We examined the diversity and abundance of the assemblages, as well as the environmental characteristics and their relationship with the distribution of taxa. Organisms were collected using a Surber network and manual capture for a total of 443 organisms from 10 families and 21 genera, 11 of which are first records for the Gaira River and one of them is a new record of distribution for Colombia. The genera identified in high-altitude sites (San Lorenzo and La Cascada) corresponded to *Amazonatolica*, *Cyrnellus*, *Nectopsyche*, and *Polycentropus* (97 in San Lorenzo and 112 in La Cascada). In La Victoria, the middle part of the river (lower abundance with 69 individuals), we found *Ochotrichia*, *Cerasmatrichia*, and *Metrichia*. Finally, in the lower part of the river, we found *Protophila*, *Mortoniella*, *Oecetis*, and *Chimarra* with the highest abundance (165 individuals) and diversity of genera (13). Regarding the altitudinal distribution gradient, the genera that show the widest ranges were *Smicridea*, *Leptonema*, and *Xiphocentron*. We recorded 51,1 % of the genera of Trichoptera described in different rivers and altitudinal gradients in the country.

Keywords: Trichoptera; Larvae; Gaira River; Diversity; Altitudinal gradient.

Citación: Oliveros-Villanueva JD, Tamaris-Turizo CE, Serna-Macias DJ. Larvas de Trichoptera en un gradiente altitudinal en un río neotropical. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 44(171):493-506, abril-junio de 2020. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1148>

Editor: Gabriel Roldán

***Correspondencia:**

Jorge Oliveros Villanueva;
jorgeoliveros327@gmail.com

Recibido: 20 de enero de 2020

Aceptado: 6 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

Trichoptera es un orden de insectos holometábolos compuesto por el superorden Amphimesmenoptera (Holzenthall, *et al.*, 2007; Malm, *et al.*, 2013), que a su vez se divide en tres subórdenes: Annulipalpia, Spicipalpia e Integripalpia (Wiggins, 1996). Los estados

inmaduros (larvas y pupas) de estos organismos se desarrollan en ambientes acuáticos con excepción de *Enoicyla pusilla* (Trichoptera: Limnephilidae) (Burmeister, 1839), en tanto que los adultos son terrestres y habitan muy cerca del lugar de donde emergen (Martínez-Menéndez, 2014). Las larvas tienen un papel importante en la transferencia de energía y en la dinámica de los nutrientes de los ecosistemas acuáticos, ya que explotan una variedad de recursos y son fuente de alimentos para peces, aves y otros vertebrados (Flint, *et al.*, 1999; González & Cobo, 2004; Domínguez & Fernández, 2009). Además, se utilizan como bioindicadores de la calidad del agua, pues algunas familias son muy sensibles a los cambios en las variables fisicoquímicas (Springer, 2006; Stein, *et al.*, 2008; Jaramillo-Londoño, 2006), por lo cual responden adecuadamente a la polución de los sistemas acuáticos (Roldán, 2003; 2016).

A pesar de que en la última década se han desarrollado en Colombia importantes trabajos sobre la biodiversidad del grupo, la información disponible aún es incipiente (Holzenthall & Calor, 2017). Actualmente se conocen cerca de 211 especies distribuidas en 15 familias y 45 géneros (Muñoz-Quesada, 2004; Spies, *et al.*, 2006; Domínguez & Fernández, 2009), siendo la región andina colombiana la de mayor número de registros, con 14 familias y 35 géneros (Zúñiga, *et al.*, 1993; Ballesteros, *et al.*, 1997; Rincón, 1999; Posada & Roldán, 2003; Guevara, *et al.*, 2005; Guevara-Cardona & Reinoso-Flórez, 2013, 2014; López, *et al.*, 2015). En la región Caribe se conocen 11 familias y 26 géneros en los departamentos Magdalena, Cesar y La Guajira, con 22, 15 y 13 géneros, respectivamente (Rúa-García, *et al.*, 2015; Serna, *et al.*, 2015; Jaimes-Contreras & Granados-Martínez, 2016). En Magdalena la mayoría de los estudios se ha centrado en aspectos ecológicos como los hábitos alimentarios (Granados-Martínez, 2013; Guzmán-Soto & Tamaris-Turizo, 2014), la deriva (Tamaris-Turizo, *et al.*, 2013), la bioindicación (Guerrero-Bolaño, *et al.*, 2003) y la distribución (Serna, *et al.*, 2015). En este último estudio se incluye un aspecto ecológico relacionado con el gradiente altitudinal, pero en un reducido rango espacial y temporal (entre 100 y 400 m y durante seis meses de muestreo), pero no hay otros estudios a mayor escala espacial o temporal.

Los sistemas fluviales de montaña pueden albergar una gran diversidad de microhábitats: grava, hojarasca, salpicadura, piedras y macrófitas, que ofrecen muchos recursos y favorecen el establecimiento de una amplia variedad de taxones de macroinvertebrados (Steven, 1992). Los tipos y la cantidad de microhábitats pueden variar según el gradiente altitudinal (Rapoport, 1982; Stevens, 1992), pues la geomorfología y la heterogeneidad del río cambian a medida que aumenta o descende el gradiente altitudinal. El objetivo de este estudio fue establecer cómo varía la diversidad de larvas de Trichoptera en un gradiente altitudinal del río Gaira y cuál es la relación entre la abundancia de los taxones y las principales variables ambientales.

Materiales y métodos

Área de estudio

El río Gaira se ubica en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta. Es la principal fuente de agua potable para la población de los sectores turísticos de Gaira y El Rodadero en el distrito de Santa Marta. El río limita al norte con la cuenca del río Manzanares, al sur con la del río Toribio, al este con el río Guachaca y al oeste con el mar Caribe. Tiene una extensión aproximada de 10,464 ha y una longitud de 32,53 km desde su nacimiento hasta su desembocadura en el mar Caribe (Frayter, *et al.*, 2000; Tamaris-Turizo, *et al.*, 2013). La cuenca tiene un rango altitudinal entre los 0 y los 2,750 m del lugar de su nacimiento en la cuchilla de San Lorenzo, que es la parte más alta de la cuenca y registra una precipitación promedio multianual de 2.010 mm, de 1.800 mm en la parte media y de 470 mm en la parte baja (Pro-Sierra, 2017). A lo largo de la cuenca del río Gaira se determinaron cuatro sitios de muestreo (Figura 1) cuya localización y características ambientales se documentaron detalladamente (Tabla 1).

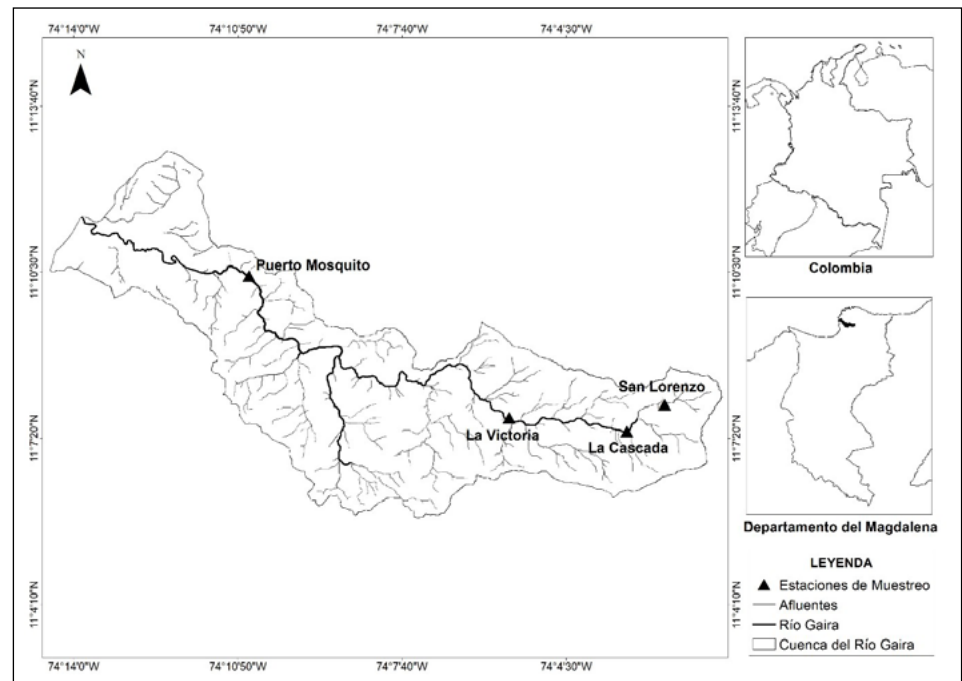


Figura 1. Mapa de ubicación de los sitios de muestreo en el río Gaira, Santa Marta, Colombia

Tabla 1. Localización y algunas características ambientales de los sitios de muestreo a lo largo del río Gaira

Sitio/ tramo	Coordenadas geográficas	Altitud (msnm)	Tipo de bosque (Espinal & Montenegro, 1963)	Formación vegetal	Temperatura ambiente promedio
SL-TA	11°07'59.0"N; 74°02'36"W	2 000	Bmh-ST	Bosque de galería, ripario	19,8 °C
LC-TA	11° 13' 36.9" N; 73° 41' 59.0" W	1 700	Bmh-ST	Bosque de galería, ripario	20,2 °C
LV-TM	11°07'44"N; 74°05'36"W	900	Bh-ST	Bosque de galería, vegetación secundaria	21,5 °C
PM-TB	11°10'26" N; 74°10'37" W	65	Me-T	Bosque ribereño	28,2 °C

SL-TA: tramo alto, San Lorenzo; LC-TA: tramo alto, La Cascada; LV-TM: tramo medio, La Victoria; PM-TB: tramo bajo, Puerto Mosquito. Bmh-ST: bosque muy húmedo subtropical; Bh-ST: bosque húmedo subtropical; Me-T: monte espinoso tropical (Espinal & Montenegro, 1963)

Toma de muestras

Entre los meses de abril y mayo de 2018 se hicieron dos muestreos intensivos en cada sitio durante el periodo seco. En cada sitio se seleccionó un tramo representativo del afluente de 50 m, aproximadamente. Teniendo en cuenta el criterio de heterogeneidad microgeomorfológica y el sistema de rápidos y remansos (Dunne & Leopold, 1978; Frissell, *et al.*, 1986; Angrisano & Sganga, 2009). Las muestras se recolectaron en los microhábitats de grava, macrófitas, hojarasca, piedras y zonas de salpicaduras. La grava y las macrófitas se muestrearon con una red Surber de 0,09 m² y 250 µm de abertura de malla. Para la recolección de los organismos asociados con la hojarasca se usó una red triangular (250 µm de abertura de malla). Se hizo una revisión manual de las zonas de

salpicadura y piedras (aproximadamente 20 cm de diámetro) y estas últimas se rasparon cuidadosamente con cepillo de dientes durante 10 minutos. Las muestras tomadas de los diferentes microhábitats se unificaron formando una muestra compuesta, la cual se preservó con etanol al 96 % en un frasco de 800 ml previamente rotulado con los datos de cada sitio de muestreo. Por último, las muestras se almacenaron y se transportaron en neveras plásticas al Laboratorio de Limnología del Grupo de Investigación en Biodiversidad y Ecología Aplicada (GIBEA) de la Universidad del Magdalena.

Variables ambientales

En cada sitio de muestreo se utilizó una sonda multiparamétrica WTW35i0, para medir las siguientes variables ambientales: temperatura del agua (°C), conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$), oxígeno disuelto (mg/L) y pH. Además, se tomaron 400 ml de agua del río y se almacenaron en botellas plásticas que luego se refrigeraron y se transportaron al Laboratorio de Calidad del Agua de la Universidad del Magdalena para estimar las concentraciones de nitratos (NO_3 , $\mu\text{g L}^{-1}$), nitritos (NO_2 , $\mu\text{g L}^{-1}$) y fosfatos (PO_4 , $\mu\text{g L}^{-1}$) siguiendo los protocolos propuestos por la *American Public Health Association (APHA)* (1992).

Identificación organismos

Las muestras de individuos inmaduros recolectadas en campo se analizaron en estereoscopios ZEISS Stemi 305 y, de ser necesario, en microscopios ZEISS Primo Star para observar algunas estructuras morfológicas relevantes en la identificación del organismo a nivel de género siguiendo las claves y guías taxonómicas para larvas neotropicales: **Roback** (1966), **Holzenthal** (1988), **Wiggins** (1996), **Merrit & Cummins** (1996), **Angrisano & Sganga** (2009), **Posada-García & Roldán** (2003) y **Springer** (2006).

Análisis y procesamiento de datos

Se analizó la contribución de los géneros de tricópteros del río Gaira en cada sitio mediante del cálculo de la abundancia relativa. Para conocer la composición del orden se estimaron los números efectivos de taxones a nivel de género con la serie de números de Hill (N_0 , N_1 y N_2) (**Jost**, 2006, 2010), en la cual la diversidad de orden cero (N_0) está representada por la riqueza genérica (S), N_1 por el número de géneros abundantes estimado con base en el exponente del índice de diversidad de Shannon-Weiner (H'), y N_2 por el número de especies muy abundantes, el cual se estima con base en el inverso de Simpson (λ) (**Chao, et al.**, 2014). Cabe aclarar que a pesar de que la conversión del número efectivo está diseñada para especies, también se ha empleado a nivel de géneros (**Barragán, et al.**, 2016), con el fin de dar una interpretación más adecuada de los datos de abundancia respondiendo al concepto de diversidad a partir de la conversión de los índices de diversidad a número efectivo de especies (géneros en este caso). Para conocer la similitud entre sitios a partir de las abundancias de los ensamblajes, se hizo un análisis de conglomerados según una matriz de Bray-Curtis (con medida de distancia euclidiana). Para conocer la relación entre las abundancias de las larvas de tricópteros en los sitios de muestreo se recurrió a un análisis de componentes principales (ACP). Por último, para explorar la relación entre las variables ambientales (temperatura, pH, conductividad, nitratos, nitritos, oxígeno disuelto y fosfatos) y la abundancia de larvas de Trichoptera por sitio se hizo un análisis de correspondencia canónica (ACC). Los análisis de diversidad alfa se realizaron en la plataforma iNext (<https://chao.shinyapps.io/iNEXTOnline/>). Todos los análisis estadísticos se hicieron en el programa PAST (3.x) (**Hammer, et al.**, 2001).

Resultados

Caracterización ambiental

La mayor temperatura, conductividad y concentración de fosfatos se observó en Puerto Mosquito, con 24,84 °C; 115,71 $\mu\text{S cm}^{-1}$ y 8,11 $\text{PO}_4 \mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente, en tanto que la menor temperatura, conductividad y pH se registraron en San Lorenzo, pero también en este sitio se reportaron los valores más altos de nitritos y oxígeno disuelto (1,15 $\text{NO}_2 \mu\text{g}$

L⁻¹ y 8,24 OD mg L⁻¹, respetivamente). Por otro lado, la menor concentración de fosfatos se registró en La Victoria, con 2,36 PO₄ μg L⁻¹. En La Cascada se presentaron las menores concentraciones de nitratos (0,21 NO₃ μg L⁻¹) y los más bajos valores de nitritos se dieron en Puerto Mosquito, con 0,47 NO₂ μg L⁻¹ (**Tabla 2**).

Estructura de comunidades

En total se recolectaron 443 larvas pertenecientes a 10 familias y 21 géneros, de los cuales 11 son nuevos registros para el río Gaira y uno es nuevo para Colombia (cf. *Amazonatolica*) (**Anexo A**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1148/2753>). Las familias más diversas fueron Hydropsychidae (cinco géneros) y Leptoceridae (cuatro géneros), seguidas de Hydropsychidae, Phylloptamidae, Polycentropodidae y Glossosomatidae con dos, en tanto que las demás familias presentaron un solo género. Hydropsychidae fue la más abundante (40,6 %), seguida de Calamoceratidae (12,4 %), y Glossomatidae (1,6 %) y Helicosychidae (1,4 %) presentaron las menores abundancias (**Anexo A**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1148/2753>). Entre los 21 géneros, *Smicridea* y *Leptonema* fueron los más frecuentes y abundantes, con 22,1 y 18,5 %, respectivamente (**Figura 2**).

Tabla 2. Valores promedio de las variables físicas y químicas tomadas en cada estación de muestreo

Variable	SL-TA 2000 m	LC-TA 1700 m	LV-TM 900 m	PM-TB 65 m
Temperatura. (°C)	14,8	15,18	18,29	*24,84
Conductividad (μS cm ⁻¹)	50,03	58,6	64,81	*115,71
pH	7,28	7,32	*7,48	7,36
Oxígeno disuelto (mg L ⁻¹)	*8,24	8,19	7,68	8,21
Nitritos NO ₂ (μg L ⁻¹)	*1,15	0,91	0,7	0,47
Nitratos NO ₃ (μg L ⁻¹)	0,23	0,21	*4,52	0,24
Fosfatos PO ₄ (μg L ⁻¹)	4,52	5,24	2,36	*8,11

SL-TA: tramo alto, San Lorenzo; LC-TA: tramo alto, La Cascada; LV-TM: tramo medio, La Victoria; PM-TB: tramo bajo, Puerto Mosquito. * valores más altos en cada sitio

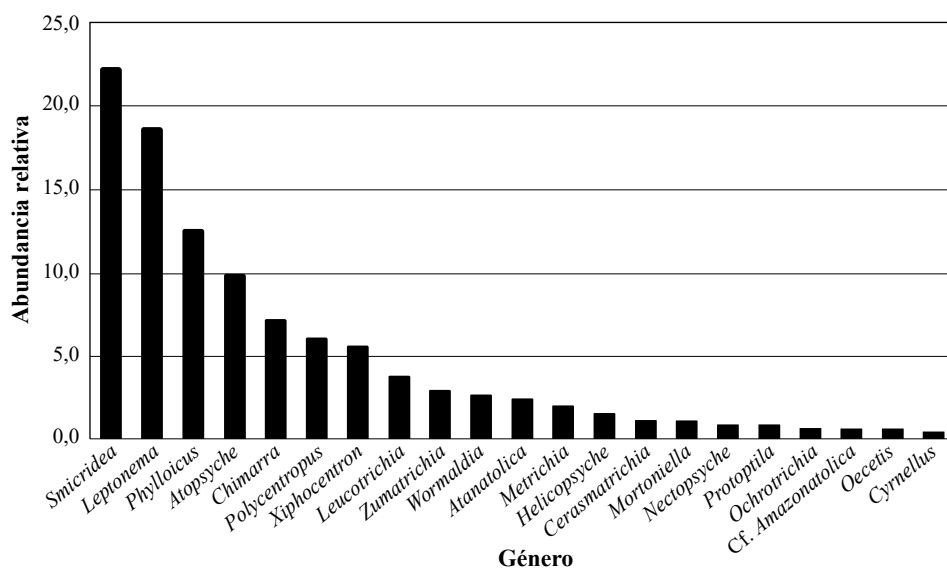


Figura 2. Abundancia relativa de los géneros de las larvas del orden Trichoptera recolectadas en todos los sitios de muestreo del gradiente altitudinal en el río Gaira

cf. *Amazonatolica*, *Cyrnellus*, *Nectopsyche* y *Polycentropus* fueron los taxones exclusivos de la parte alta del río Gaira (San Lorenzo y La Cascada). En estos sitios se registraron abundancias de 97 y 112 y los menores valores de diversidad con 9 y 6 taxones, respectivamente (**Tabla 3**). Los taxones exclusivos encontrados en La Victoria (parte media) fueron *Ochotrichia*, *Cerasmatrixia* y *Metrichia*. Por su parte, en Puerto Mosquito (parte baja) se registró la mayor abundancia y diversidad de géneros (N0=13) (**Tabla 3**), siendo *Protophila*, *Mortoniella*, *Oecetis* y *Chimarra* los taxones exclusivos de este sitio. En cuanto al rango de distribución altitudinal, los géneros que presentaron los rangos más amplios de distribución fueron *Smicridea* y *Leptonema* y *Xiphocentron* (**Anexo A**, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1148/2753>) (**Figura 3**). Los índices de completitud de los muestreos y de cobertura de las muestras (**Anexo B**, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1148/2754>) evidenciaron que el esfuerzo de muestreo estuvo cerca del 100 % en todos los sitios, con excepción de La Victoria (parte media del río).

El conglomerado de similitud mostró que Puerto Mosquito (parte baja) conformó un grupo separado de los demás sitios de muestreo por sus altas abundancias; en contraste, La Cascada (parte alta) y La Victoria (parte media) fueron los sitios más similares, conformando un grupo aparte del sitio San Lorenzo, que presentó las menores abundancias (**Figura 4**). Por otro lado, el análisis de componentes principales (ACP) presentó una

Tabla 3. Abundancia e índices que valoran la estructura de los ensamblajes de larvas de tricópteros.

Sitio	N	H'	λ	J'	N0	N1	N2
SL-TA	97	1,6	1,2	0,7	9	5,2	0,8
LC-TA	112	1,5	0,2	0,8	6	4,6	4,0
LV-TM	69	2,3	0,1	0,9	12	10,5	9,5
PM-TB	165	1,9	0,2	0,7	13	6,8	4,7

SL-TA: tramo alto, San Lorenzo; LC-TA: tramo alto, La Cascada; LV-TM: tramo medio, La Victoria; PM-TB: tramo bajo, Puerto Mosquito. N=número de individuos; H'=diversidad de Shannon-Weiner; λ=dominancia de Simpson; J'=equidad de Pielou; N0=riqueza; N1=taxones comunes; N2=taxones dominantes

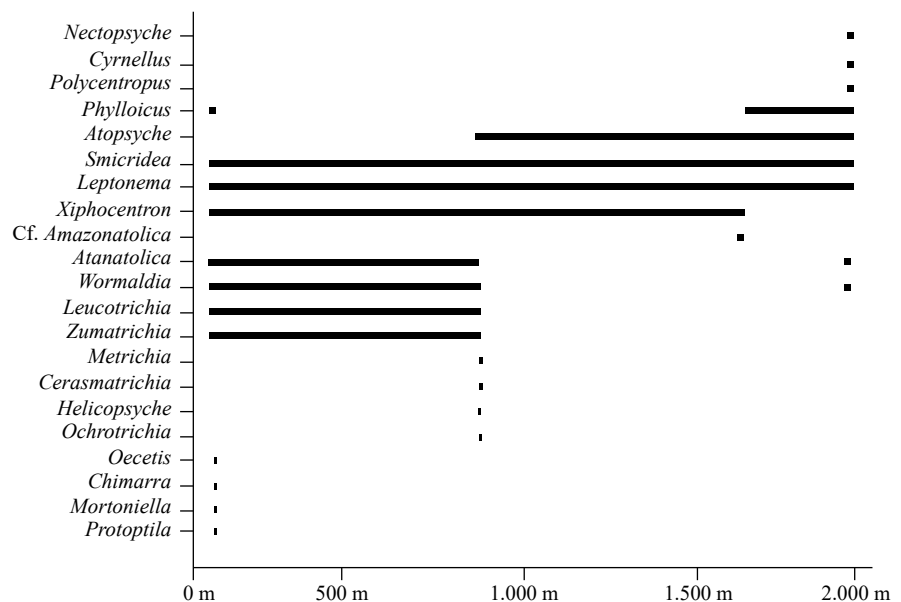


Figura 3. Distribución altitudinal de los géneros de Trichoptera del río Gaira

varianza acumulada del 87,5 % en los dos primeros ejes. En este análisis se destacaron la gran abundancia de *Chimarra* y *Smicridea*, *Wormaldia* y *Zumatrichia* en Puerto Mosquito. La Victoria se destacó por la gran abundancia de *Metrichia* y *Cerasmatrichia*, San Lorenzo por la de *Phylloicus* y *Polycentropus* y La Cascada por la de *Atopsyche* (**Figura 5**).

En el análisis de correspondencia canónica (ACC) en los dos primeros ejes la varianza acumulada fue del 99,9 %. Los altos valores de nitratos observados en La Victoria se asociaron con la gran abundancia de *Metrichia*, *Ochrotrichia* y *Leucotrichia*. En Puerto Mosquito la gran abundancia de *Smicridea*, *Zumatrichia* y *Nectopsyche* se relacionó con los altos valores de fosfatos y conductividad, en tanto que la mayor abundancia de *Polycentropus* y *Cyrnellus* se presentó en San Lorenzo, y La Cascada, con los mayores valores de oxígeno disuelto y nitritos, se caracterizó por la presencia de cf. *Amazonatolica* (**Figura 6**).

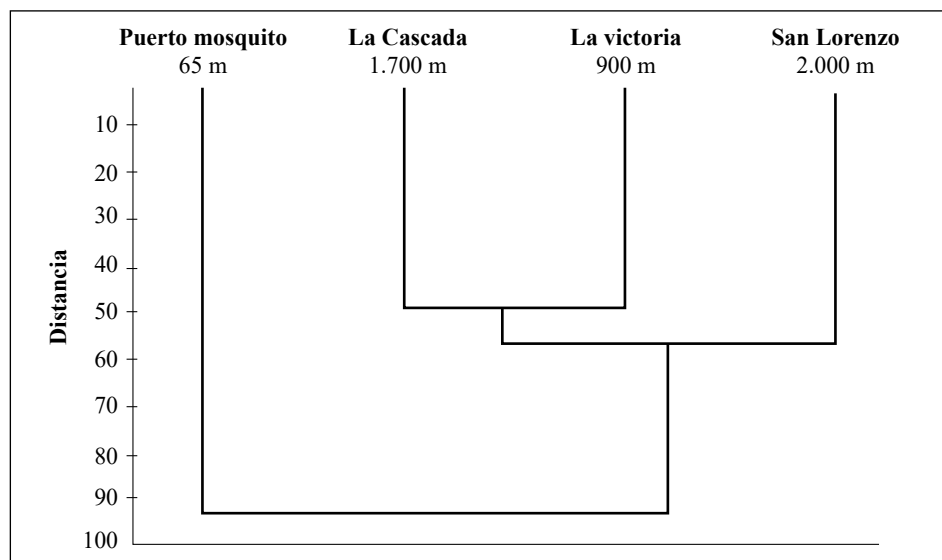


Figura 4. Conglomerado de similitud de las abundancias de los géneros de tricópteros en los sitios de muestreos

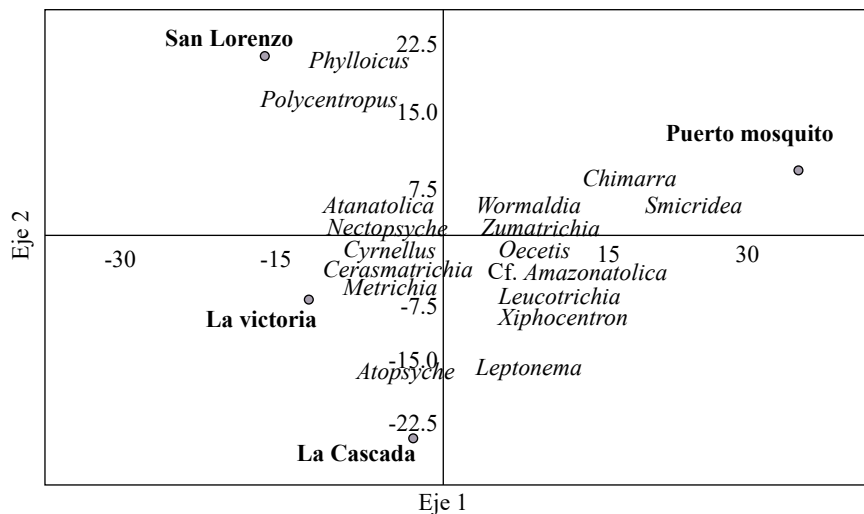


Figura 5. Análisis de los componentes principales de los géneros de tricópteros con relación a los cuatro sitios de muestreo.

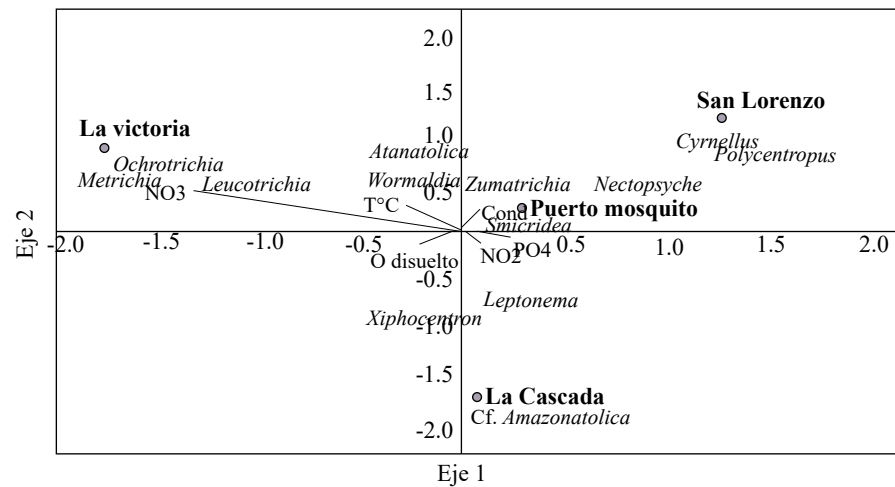


Figura 6. Ordenamiento de las variables ambientales y la abundancia de las larvas de tricópteros en los sitios de muestreo mediante el análisis de correspondencia canónica (ACC)

Discusión

En este estudio se observó que la estructura del río Gaira es la típica de los ríos tropicales de alta montaña, con una notable variación ecosistémica a lo largo de su gradiente altitudinal, similar a los ríos estudiados por **Jaimes & Granados (2016)**, **Serna, et al. (2015)** y **Rúa, et al. (2015)**, y una abundante vegetación ribereña en sus zonas más altas. A pesar de ser diferentes ríos, hacen parte de la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM) y mantienen el mismo patrón altitudinal en lo esencial. Los ríos estudiados en otras regiones del país (**Lopez-Delgado, et al., 2015**; **Ballesteros, et al., 1997**; **Guevara-Cardona, et al., 2007**; **Posada-García & Roldán-Pérez, 2003**; **Zúñiga, et al., 1993**), por ejemplo los de las zonas andinas, presentan un patrón altitudinal diferente, suelen ser caudalosos en gran parte de su cauce, de mayor tamaño y con pendientes más inclinadas que provocan corrientes de agua fuertes, tramos de rápidos y cascadas que contribuyen a la retención de oxígeno, a diferencia de los ríos que han sido estudiados en la Sierra Nevada de Santa Marta, donde las pendientes más inclinadas se encuentran en sus partes más altas y son más horizontales a lo largo de su cauce, por lo que se aprecian más sitios de remansos, así como fluctuación del factor antrópico. Sin embargo, la acumulación del material orgánico a lo largo del cauce, que corre hacia las partes bajas, da pie a la formación de ríos heterotróficos que favorecen el establecimiento de gran diversidad de organismos (**Vannote, et al., 1980**).

Según **Vásquez-Ramos, et al. (2010, 2014)** existen organismos que se han adaptado a vivir en tramos específicos de los ríos, en este caso, cf. *Amazonatolica*, *Cyrnellus*, *Nectopsyche* y *Polycentropus*, taxones exclusivos de las partes altas del río (San Lorenzo y La Cascada), donde las aguas son muy oxigenadas, las temperaturas bajas y la contaminación de origen antrópico, poca. En la parte media del río fueron *Ochotrichia*, *Cerasmatrixia* y *Metricchia*, tramo donde se presentó la menor abundancia probablemente porque en esta zona existen grandes extensiones de cultivos de café y otros cultivos transitorios como maíz y frutales, los cuales pueden superar las 300 ha, y en algunos sectores se desarrollan actividades ganaderas de baja intensidad. En la estación ubicada en la parte baja (Puerto Mosquito) se encontraron los taxones exclusivos *Protophila*, *Mortoniella*, *Oecetis* y *Chimarra*, además de la mayor abundancia y diversidad de géneros. Este fenómeno se sustenta en lo expuesto por **Vannote, et al. (1980)** en el sentido de que las partículas finas de materia producto de la fragmentación resultante de los procesos físicos, químicos y biológicos que terminan en la parte baja del río, así como la luz que promueve la proliferación de algas y la alta carga de minerales acumulados a lo largo del cauce, generan microhábitats propicios para la proliferación y diversidad de tricópteros.

En cuanto a los atributos ambientales, se logró establecer su relación con la abundancia de los géneros. El pH se mantuvo dentro del rango de la neutralidad (7,28 – 7,48), una de las características propias de los ecosistemas oligotróficos (Roldán, 1992), como es el caso de algunos ríos de la Sierra Nevada de Santa Marta (ProSierra, 1998). El oxígeno disuelto presentó valores entre 7,5 y 8,5 mg/L, lo que favorece el asentamiento y desarrollo de una gran densidad biológica de entomofauna acuática debido a la significativa oxigenación de los ríos (Guerrero, *et al.*, 2003). Por otra parte, los nitratos, nitritos, fosfatos y la conductividad registraron diferencias según el gradiente altitudinal, lo que se reflejó en las zonas media y baja del río. El incremento de estas variables podría explicarse por la moderada actividad agropecuaria en proximidades de la estación Puerto Mosquito.

De los 53 géneros de tricópteros registrados para Colombia (García & Moreno, 2000; Muñoz-Quesada, 2000; Grimaldo, 2001; Fuentes & Carmona, 2001; Manjarrés & Manjarrés-Pinzon, 2004; Muñoz-Quesada, 2004; López-Delgado, *et al.*, 2015), 20 se encuentran en el río Gaira. Se reporta aquí por primera vez *cf. Amazonatolica* para la región y para el país, por lo que el número de géneros asciende a 54 y sugiere que existe una gran diversidad del orden en un solo río de la Sierra Nevada de Santa Marta. En este estudio, la riqueza genérica fue mayor a la registrada por Serna, *et al.* (2015), quienes registraron 14 géneros en un gradiente altitudinal entre los 60 y 360 m del río Manzanares (río vecino del Gaira), y la reportada por Rúa, *et al.* (2015), quienes registran nueve géneros en un rango altitudinal de 0 a 900 m en el río Gaira. Uno de los factores determinantes de estas diferencias podría estar relacionado con el gradiente altitudinal más amplio considerado en el presente estudio, entre los 65 y los 2.000 m s.n.m.

La parte baja del río (Puerto Mosquito) fue la de mayor número de taxones, una gran diversidad comparada con los tramos medio y alto (Anexo B, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1148/2754>). Moreno, *et al.* (2011), lo que confirma que el uso del método de los números efectivos de especie promueve una mejor comprensión a la hora de interpretar la diversidad de las comunidades debido a que se unifican diferentes componentes que permiten establecer comparaciones entre sitios diferentes. La Victoria (parte media) presentó el mayor número de taxones en abundancia similar, lo que evidencia que la abundancia se repartió de forma similar entre los géneros y podría estar asociado con características propias de zonas intermedias, que usualmente poseen una gran diversidad y comparten taxones en la cabecera y la parte baja de los ríos (González & García, 1984; Posada & Roldán, 2003; Rivera, *et al.*, 2008).

La gran abundancia y distribución de la familia Hydropsychidae se debe a que su historia natural exhibe un amplio rango de distribución, ya que es una de las familias más diversas de los tricópteros del Neotrópico, con cerca de 500 especies (Holzenthall & Calor, 2017), y tiene la habilidad de colonizar diferentes tipos de sustratos como rocas, arena, grava, cieno y hojarasca (López, *et al.*, 2015; Vásquez, *et al.*, 2008). Otro factor está asociado con el hecho de que los géneros *Smicridea* y *Leptonema* pueden tolerar cambios en las condiciones ambientales y construir redes extensas de seda que les permiten fijarse al sustrato y capturar gran cantidad de alimento (García, *et al.*, 2009; Vásquez-Ramos, *et al.*, 2010; Zúñiga, *et al.*, 2013; López-Delgado, *et al.*, 2015).

Por otra parte, la poca abundancia de Helicopsychidae y Glossosomatidae coincide con lo hallado en otros estudios en ríos andinos (Guevara, *et al.*, 2005; Vásquez-Ramos, *et al.*, 2010), lo que se explica por el hecho de que estas larvas habitan sustratos específicos. La gran riqueza de las familias Hydroptilidae y Leptoceridae fue similar a la registrada por Rúa, *et al.* (2015), lo que se debe a que son grupos con un alto número de géneros y especies a nivel global (Holzenthall & Calor, 2017) y sus géneros son capaces de colonizar una gran diversidad de sustratos debido a sus diversos comportamientos tróficos (Posada & Roldán, 2003). Su amplio rango de distribución puede explicarse porque los géneros de estas familias están asociados con ríos y quebradas de diferentes corrientes y temperaturas (Rincón, 1999), por su gran tolerancia a cambios en las condiciones ambientales y su alimentación con perifiton, en especial las diatomeas, que proliferan en las rocas de las zonas de salpicadura y tienen la capacidad de construir refugios en forma cónica

que les brindan protección y los hacen poco visibles a los depredadores (Correa, *et al.*, 1981; Ballesteros, *et al.*, 1997; Muñoz-Quesada, 2000; Posada, *et al.*, 2000; Muñoz-Quesada, 2004; Guevara-Cardona, *et al.*, 2007; García, *et al.*, 2009; Vásquez-Ramos, *et al.*, 2010; López-Delgado, *et al.*, 2015).

En La Victoria (parte media) y Puerto Mosquito (parte baja) se encontró la mayor riqueza, en contraste con La Cascada y San Lorenzo (partes altas). Según Townsend & Hildrew (1994) y Rosenzweig (1995) son muchos los factores que pueden influir en la abundancia y la riqueza de taxones, incluidos la diversidad, la heterogeneidad del hábitat y el gradiente altitudinal. En estudios como los de Ballesteros, *et al.* (1997), Guevara-Cardona, *et al.* (2007), Posada-García & Roldán-Pérez, (2003), Zúñiga, *et al.* (1993) en rangos altitudinales de la región Andina similares a los del presente trabajo, se ha evidenciado una tendencia notoria a una mayor abundancia y riqueza de géneros en las cuencas de mayor tamaño y caudal, lo cual es consistente con una mayor disponibilidad de microhábitats que favorecen la diversidad.

Conclusión

La familia Hydropsychidae fue la más abundante y se encontró en cada sitio de muestreo, con dos géneros solamente: *Leptonema* y *Smicridea*, cuyas larvas fueron las más abundantes en el río Gaira (40,6 %) y las de mayor rango de distribución altitudinal, lo que evidencia su capacidad para colonizar diferentes tipos de sustratos y tolerar ambientes diversos.

A pesar de que la estructura de los ensamblajes de tricópteros fue similar en la mayoría de los tramos, se encontró un gran número de taxones exclusivos en el tramo bajo (Puerto Mosquito), el medio (La Victoria) y el alto (San Lorenzo). Esto evidencia que algunos géneros tienen limitada distribución y deben estudiarse con base en su autoecología. Además, la gran diversidad de tricópteros en el Gaira se refleja en el elevado número de géneros (21) encontrados en un solo río, de los cuales 11 son nuevos registros para el río y uno lo es para Colombia (cf. *Amazonatolica*).

Información Suplementaria

Anexo A. Tabla de las abundancias de los géneros encontrados en los sitios de muestreos del río Gaira donde SL-TA es el tramo alto San Lorenzo, LC-TA el tramo alto La Cascada, LV-TM el tramo medio La Victoria y PM-TB el tramo bajo Puerto Mosquito, Sierra Nevada de Santa Marta. Ver el anexo A en <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1148/2753>

Anexo B. 1) Curvas de cobertura de géneros durante los muestreos. Se observa que LC, PM y LV lograron una buena cobertura y que en PM se presentó la mayor acumulación de géneros. 2) Cobertura de los muestreos respecto a la diversidad de géneros. LV fue el sitio donde la curva no se quebró lo que indica la falta de muestreo, los demás sitios estuvieron bien representados. 0, 1 y 2 indican los números efectivos de géneros (N) o números de Hill. Las líneas continuas indican la parte interpolada de los modelos, y las discontinuas indican la extrapolada. Las áreas sombreadas indican los intervalos de confianza del 95%. LC-TA: La Cascada, SL-TA: San Lorenzo, LV-TM: La Victoria y PM-TB: Puerto Mosquito. Ver el anexo B en <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1148/2754>

Agradecimientos

Al grupo de Investigación en Biodiversidad y Ecología Aplicada - GIBEA, por su colaboración y asesoría en la elaboración de este estudio. A Colciencias, por la financiación de la beca doctoral de C.E.T.T. (convocatoria 6172 de 2013). A Juan Fuentes Reinés, por sus comentarios al manuscrito.

Contribución de los autores

JDOV, CETT y DJSM participaron en el proceso de conceptualización de la revisión, el trata-miento de la información y la escritura del manuscrito.

Referencias

- American Public Health Association - APHA.** (1998) Standard Methods for the examination of water and waste water American Public Health Association. 874 p.
- Angrisano, E. B. & Sganga, J. V.** (2009). Trichoptera. En: Domínguez, E. & Fernández, H. (Eds). Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología. Fundación Miguel Lillo. Tucumán, Argentina. p. 255-307.
- Ballesteros, Y. V., Zúñiga, M. C., Rojas, A. M.** (1997). **Distribution and structure of the order Trichoptera in various drainages of the Cauca River basin, Colombia, and their relationships to water quality.** Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera, Ohio Biological Survey, Columbus, p. 19-23.
- Barragán, M. F., Tamaris-Turizo, C., Rúa-García, G.** (2016). Comunidades de insectos acuáticos de los tres flancos de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Biota Colombiana*. **17** (2): 47-176.
- Burmeister, Burmeister, J.** (1839). New Autecological Data for *Enoicyla pusilla* (Burmeister, 1839) (Trichoptera: Limnephilidae) from the Worcestershire Malvern Hills. *Entomologist's Gazette*. **58**: 26-28.
- Blahnik, R. J. & Holzenthal, R. W.** (2008). Revision of the Mexican and Central America species of *Mortoniella* (Trichoptera: Glossosomatidae: Protoptilinae). *Zootaxa*. **1711**: 1-72.
- Calderón, J.** (2004). Evaluación de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos y la calidad fisicoquímica del agua en la parte alta de la quebrada el Carracá del Municipio de los Santos departamento Santander. Monografía para Especialización, Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Santander, Colombia.
- Chao, A. J., Gotelli, N., Hsieh, T. C., Sander, E., Ma, K. H., Colwell, R., Ellison, A.** (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*. **84**: 45-67.
- Correa, T. & Machado, G.** (1981). Taxonomía y ecología del orden Trichoptera en el departamento de Antioquia a diferentes pisos altitudinales. *Actualidades Biológicas*. **10**: 35-48
- Domínguez, E. & Fernández, H. R.** (2009). Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. *Sistemática y Biología*. ResearchGate. Fecha de consulta: 20 de septiembre de 2019. Disponible en: [2018https://www.researchgate.net/publication/260417584_Macroinvertebrados_benticos_Sudamericanos_Sistemática_y_Biología](https://www.researchgate.net/publication/260417584_Macroinvertebrados_benticos_Sudamericanos_Sistemática_y_Biología)
- Dunne, T. & Leopold, L. B.** (1978). *Water in Environmental Planning*, W. H. Freeman Co., San Francisco, 818 p.
- Espinal, L.S. & Montenegro, E.** (1963). Formaciones vegetales de Colombia. Memoria explicativa del mapa ecológico. IGAC.
- Frissell, C.A., Liss, W.J., Warren, C.E. Hurley., M.D.** (1986). A hierarchical framework for stream habitat classification: Viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*. **10**: 199-214.
- Flint, O. S. Jr., Holzenthal, R., Harris, S.** (1999). Nomenclatural and Systematic Changes in the Neotropical Caddisflies (Insecta: Trichoptera). *Insecta Mundi*. **13** (1-2): 73-84.
- Frayter, V., Jiménez, E., Pabón, R., Valero, O.** (2000). Plan de manejo integral de la cuenca hidrográfica del río Gaira. pp. 46-47. Tesis Ingeniero Agrónomo y Economía, Universidad del Magdalena, Santa Marta.
- Fuentes, J. M. & Carmona, A.** (2001). Contribución al conocimiento de algunos tricópteros y su distribución en la parte baja del río Guachaca (Trabajo inédito de especialización). Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia.
- García, C. & Moreno, I.** (2000). Primera lista de la composición macrofaunal de la parte baja del río Toribio, departamento del Magdalena, y aproximación preliminar a su dinámica temporal de corto plazo. *Actualidades Biológicas*. **22** (73): 169-175.
- García, J. F., Cantera, J., Zúñiga, M. C., Montoya J.** (2009). Estructura y diversidad de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en la cuenca baja del río Dagua (Andén Pacífico Vallecaucano-Colombia). *Revista de Ciencias de la Universidad del Valle*. **13**: 25-48.
- González, M. & García, D.** (1984). Restauración de ríos y riberas. Escuela Técnica Superior de Ingenieros. Fundación Conde del Valle de Salazar. Madrid (España) 1984, p. 319.
- González, M. A. & Cobo, F.** (2004). Macroinvertebrados de las aguas dulces de Galicia. Fecha de consulta: 20 de september, 2018. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/259466506_Macroinvertebrados_de_las_aguas_dulces_de_Galicia
- González, M. A. & Martínez-Menéndez.** (2011). Checklist of the caddisflies of the Iberian Peninsula and Balearic Island (Trichoptera). *Zoosymposia*. **5**: 115-135.

- Guevara-Cardona, G., López-Delgado, E. O., Reinoso-Flórez, G., Villa-Navarro, F.** (2007). Structure and distribution of the Trichoptera fauna in a Colombian Andean river basin (Prado, Tolima) and their relationship to water quality. Columbus, Ohio, p. 129-134.
- Guerrero-Bolaño, F., Manjarrés-Hernández, A., Nuñez-Padilla, N.** (2003). Los macroinvertebrados bentónicos de Pozo Azul (Cuenca del Río Gaira, Colombia) y su relación con la calidad del agua. *Acta Biológica Colombiana*. **8** (2): 43-55.
- Guzmán-Soto, C. J. & Tamaris-Turizo, C. E.** (2014). Hábitos alimentarios de individuos inmaduros de Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera en la parte media de un río tropical de montaña. *Revista de Biología Tropical*. **62** (2): 169-178.
- Granados-Martínez, C. E.** (2013). Análisis de la dieta de macroinvertebrados bentónicos en un gradiente altitudinal de la cuenca del Río Gaira (Sierra Nevada de Santa Marta – Colombia). Trabajo de grado, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad de Zulia, Venezuela. 67 p.
- Grimaldo, M.** (2001). Inventario de los macroinvertebrados asociados a las macrófitas acuáticas en el río Gaira, departamento del Magdalena (Tesis inédita de pregrado). Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia.
- Hammer, Ø., Harper, D.A., Ryan, P.D.** (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. **4** (1): 9-18.
- Holzenthall, R., Blahnik, R., Prather, A., Kjer, K.** (2007). *Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies*. *Zootaxa*. **1668**: 639-698.
- Holzenthall, R. W.** (1988). Catálogo Sistemático de Los Tricópteros. Fecha de consulta: 20 de september, 2018. Disponible en: [https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Cat%C3%A1logo+sistem%C3%A1tico+de+los+tric%C3%B3pteros+de+Costa+Rica+\(Insecta:+Trichoptera\)&author=Holzenthall+R.+W.&publication_year=1988&journal=Brenesia&volume=29&issue=1&pages=51-82](https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Cat%C3%A1logo+sistem%C3%A1tico+de+los+tric%C3%B3pteros+de+Costa+Rica+(Insecta:+Trichoptera)&author=Holzenthall+R.+W.&publication_year=1988&journal=Brenesia&volume=29&issue=1&pages=51-82)
- Holzenthall, R. W. & Pes, A. M.** (2004). A new genus of long-horned caddisfly from the Amazon basin (Trichoptera: Leptoceridae: Grumichellini). *Zootaxa*. **621**: 1-16.
- Holzenthall, R. W. & Calor, A. R.** (2017). Catalog of the Neotropical Trichoptera (Caddisflies). *ZooKeys*. **654**: 1-566.
- Jaimes-Contreras, A. M. & Granados-Martínez, C.** (2016). Tricópteros asociados a siete afluentes de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. **87** (2): 436-442.
- Jaramillo Londoño, J. C.** (2006). Estudio de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en el área del embalse Porcè II y su relación con la calidad del agua. *Revista Ingenierías Universidad de Medellín*. **11** (5): 45-58.
- Jost, L.** (2006). Entropy and diversity. *Oikos*. **113** (2): 363-375.
- Jost, L.** (2010). The relation between evenness and diversity. *Diversity*. **2** (2): 207-232.
- López-Delgado, E. O., Vásquez-Ramos, J.M., Reinoso-Flórez, G.** (2015). Listado taxonómico y distribución de los tricópteros inmaduros del departamento del Tolima. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **39** (150): 42-49.
- Malm, T., Johanson, A., Wahlberg N.** (2013). The Evolutionary History of Trichoptera (Insecta): A Case of Successful Adaptation to Life in Freshwater. *Systematic Entomology*. **38** (3): 459-473.
- Manjarrés, G. & Manjarrés-Pinzón, G.** (2004). Contribución al conocimiento hidrobiológico de la parte baja de los ríos de la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Revista Intropica*. **3** (1): 39-50.
- Martínez-Menéndez, J.** (2014). Biodiversidad de los tricópteros (Insecta: Trichoptera) de la península ibérica: estudio faunístico y biogeográfico. Ph.D. Thesis. Fecha de consulta: 20 de septiembre, 2018. Disponible en: <https://www.tdx.cat/handle/10347/11721>
- Merritt, R. W. & Cummins, K. W.** (Eds.). (1996). *An Introduction to the Aquatic Insects of North America* (3th ed.). USA: Kendall /Hunt, Dubuque. p. 50.
- Morse, J. C.** (2012). Trichoptera World Checklist. Fecha de consulta: 20 de septiembre, 2018. Disponible en: <https://entweb.sites.clemson.edu/database/trichopt/search.php>
- Moreno, C.E., Barragán, F., Pineda, E., Pavón, N.P.** (2011). Reanálisis de la diversidad alpha: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. **82**: 1249-1261.
- Muñoz-Quesada, F.** (2000). Especies del orden Trichoptera (Insecta) en Colombia. *Biota Colombiana*. **1**: 267-288.
- Muñoz-Quesada, F.** (2004). El orden Trichoptera (Insecta) en Colombia, II: inmaduros y adultos, consideraciones generales. En F. Fernández, M. G. Andrade, y G. Amat (Eds.), *Insectos de Colombia* (pp. 319-349). Santafé de Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

- Muñoz-Quesada, F., Gutiérrez, L., Zúñiga, M. C.** (1999). Trichoptera from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Bulletin of the North American Benthological Society*. **16**: 229.
- Oliveira, L., & Froehlich, C.** (1996). Natural History of Three Hydropsychidae (Trichoptera, Insecta) in “Cerrado” Stream from Northeastern São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira De Zoologia*. **13** (3): 755-762.
- Posada-García, J. & Roldán, G.** (2003). Clave ilustrada y diversidad de las larvas de Trichoptera en el nor-occidente de Colombia. *Caldasia*. **25** (1): 169-192.
- PRO-SIERRA.** (2017). Evaluación ecológica rápida: definición para áreas críticas para la conservación en la Sierra Nevada de Santa Marta. Fecha de consulta: mayo de 2017. Disponible en: www.prosierra.org
- Rapoport, E. H.** (1982). *Areography: Geographical Strategies of Species*. Pergamon Press, Oxford. Spicer. p. 269.
- Rincón, M. E.** (1996). Aspectos bioecológicos de los tricópteros de la quebrada Carrizal (Boyacá, Colombia). *Revista Colombiana de Entomología*. **22** (1): 53-60.
- Rincón, M. E.** (1999). Estudio preliminar de la distribución altitudinal y espacial de los tricópteros en la Cordillera Oriental (Colombia). *Insectos de Colombia, II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Bogotá, D.C.* pp. 267-284.
- Rivera-Usme, J. J., Camacho-Pinzón, D., Botero-Botero, A.** (2008). Estructura numérica de la entomofauna acuática en ocho quebradas del departamento del Quindío-Colombia-Acta Biologica Colombiana. **13** (2): 133-146.
- Roback, S. W.** (1966). The Trichoptera larvae and pupae. In R. Patrick (Ed.). *The Catherwood Foundation Peruvian-Amazon Expedition: Limnological and Systematics Studies* (pp. 235-303). USA: Monographs of the Academy of Natural Science of Philadelphia.
- Roldán, G.** (2003). Bioindicación de la calidad del agua en Colombia propuesta para el uso del método BMWP/col. Ed. Universidad de Antioquia (Colombia). 2003; p. 170.
- Roldán, G.** (2016). Los macroinvertebrados como bioindicadores de la calidad del agua: cuatro décadas de desarrollo en Colombia y Latinoamérica. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.* **40** (155): 254-274.
- Rosenzweig, M. L.** (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. p. 436.
- Rúa-García, G., Tamaris-Turizo, C., Zúñiga, M del C.** (2015). Composición y distribución de los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (Insecta) en ríos de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Revista de Ciencias*. **19** (2): 11-29.
- Serna, D., Tamaris, C. E., Gutierrez, L.** (2015). Spatial and Temporal Distribution of Trichoptera (Insecta) Larvae in the Manzanares River Sierra Nevada of Santa Marta (Colombia). *Revista de Biología Tropical*. **63** (2): 465-477.
- Spies, M, Froehlich, C., Kotzian, C.B.** (2006). Composition and diversity of Trichoptera (Insecta) larvae communities in the middle section of the Jacuí River and some tributaries, State of Rio Grande do Sul, Brazil *Iheringia, Sér.* **96**: 389-398.
- Springer, M.** (2006). Clave taxonómica para larvas de las familias del orden Trichoptera (Insecta) de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* **54**: 14.
- Springer, M.** (2008). Aquatic Insect Diversity of Costa Rica: State of Knowledge. *Rev. Biol. Trop.* **56**: 25.
- Springer, M.** (2010). Trichoptera. En: Springer, M., Ramírez A. & P. Hanson (eds.). *Macroinvertebrados de agua dulce de Costa Rica I*. *Rev. Biol. Trop.* **58** (Suppl. 4): 151-198.
- Stein, H., Springer, M., Kohlmann, B.** (2008). Comparison of two sampling methods for biomonitoring using aquatic macroinvertebrates in the Dos Novillos River, Costa Rica. *Ecological Engineering*. **34**: 267-275
- Stevens, G.** (1992). The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am. Nat.* **140**: 893-911.
- Tamaris-Turizo, C. E., López-Salgado, H.J.** (2006). Aproximación a la zonificación climática de la cuenca del río Gaira. *Intropica*: 69-76.
- Townsend, C. R., A. G. Hildrew, A.G.** (1994). Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*. **31**: 265-275.
- Tamaris-Turizo, C., Rodríguez-Barríos, J., Ospina-Torres, R.** (2013). Deriva de macroinvertebrados acuáticos a lo largo del río Gaira, vertiente noroccidental de la Sierra Nevada De Santa Marta, Colombia. *Caldasia*. **35** (1): 149. Fecha de consulta: 27 de septiembre de 2018. Disponible en: <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/39103>

- Vannote, R. L., Minshall, G.W., Cummins, K. W., Sedell, J., Cushing, C. E.** (1980). The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **37** (1): 130-137.
- Vásquez, J., Ramírez, Reinoso, G., Guevara, G.** (2008). Hydroptílicos (Trichoptera) de la cuenca del río Totaré, Tolima-Colombia. E. Peña, J. Cantera, M. Zúñiga, S. Duque, E. Londoño, L. Aguirre, *et al.* (Eds.), Resúmenes del VIII Seminario Colombiano de Limnología y I Reunión Internacional de Cuencas Bajas y Zonas Estuarinas, Universidad Autónoma de Occidente, Santiago de Cali (2008)
- Vásquez-Ramos, J., Ramírez-Díaz, F., Reinoso-Flórez G.** (2010). Distribución espacial y temporal de los tricópteros inmaduros en la cuenca del río Totaré (Tolima-Colombia). *Caldasia*. **32**: 129-148.
- Vásquez-Ramos, J., Guevara-Cardona, G., Reinoso-Flórez, G.** (2014). Factores ambientales asociados con la preferencia de hábitat de larvas de tricópteros en cuencas con bosque seco tropical (Tolima, Colombia). *Revista de Biología Tropical*. **62** (Suppl. 2): 21-40.
- Wiggins, G. B.** (1996). Review of Larvae of the North American Caddisfly Genera (Trichoptera). *Journal of the North American Benthological Society*. **15** (3): 403-405.
- Yu, H. T.** (1994). Distribution and abundance of small mammals along a subtropical elevational gradient in central Taiwan. *J. Zool.* **234**: 577-600.
- Zúñiga, M. C., Rojas, A. M., Caicedo, G.** (1993). Indicadores ambientales de calidad de agua en la cuenca del río Cauca. *Ainsa*. **13**: 17-28.