

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

**El rol de los macroinvertebrados acuáticos en la descomposición de
hojarasca en ríos altoandinos tropicales**

José Fernando Pontón Cevallos

Tesis de grado presentada como requisito para la obtención del título de Licenciado en
Biología

Quito

Mayo de 2012

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

HOJA DE APROBACIÓN DE TESIS

**El rol de los macroinvertebrados acuáticos en la descomposición de
hojarasca en ríos altoandinos tropicales**

José Fernando Pontón Cevallos

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

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

Esteban Suárez, Ph. D.
Miembro del Comité de Tesis

Stella De La Torre, Ph. D.
Decana del Colegio de Ciencias
Biológicas y Ambientales

Quito, 18 de Mayo de 2012

© Derechos de autor

José Fernando Pontón Cevallos

2012

Agradecimientos

Agradezco a mi directora de tesis Andrea C. Encalada, por su esfuerzo y dedicación y por coordinar todos los aspectos de esta investigación y a mi co-directora Blanca Ríos Touma por sus valiosas sugerencias y aporte académico, en especial con la identificación de los macroinvertebrados acuáticos y con la estadística aplicada a la investigación.

Agradezco a los integrantes del Laboratorio de Ecología Acuática de la Universidad San Francisco (LEA-USFQ), en especial a Maja Celinscak, por su aporte logístico en el laboratorio y/o ayuda en el campo y a Natalia García por sus sugerencias y ayuda con detalles técnicos.

Quisiera agradecer a las partes involucradas en el PROYECTO FUCARA (código D/031149/10), tanto a la Agencia Española de Cooperación Internacional para el Desarrollo, que financió el proyecto, como a la acción integrada de la Universidad San Francisco de Quito y Universitat de Barcelona, que brindaron el soporte técnico y académico para que se pudiera realizar esta investigación.

Agradezco a otras personas que me brindaron ayuda tanto en el campo, como en el laboratorio: Esteban Suárez, Isabel Villaruel, Cristina Vintimilla, Denisse Dalgo, Camila Acosta, Daniel Palacios, y otros compañeros.

Por último quisiera agradecer a mis padres y familia, por el apoyo y los ánimos brindados en todo momento durante el desarrollo de esta tesis.

Resumen

Los ríos de altura en los trópicos poseen bajas temperaturas durante todo el año, por lo que se espera que la descomposición de materia orgánica sea lenta. Además, se ha reportado una baja abundancia de trituradores en ríos de altura y en general, en los trópicos. El objetivo de este estudio fue examinar la importancia relativa de los macroinvertebrados en el procesamiento de hojarasca entre dos tipos de ríos de páramo. Se condujo un experimento en tres ríos que cruzan por páramo mixto y bosque de *Polylepis*, en un rango altitudinal de 3700-3900 msnm. En cada río, se determinó la descomposición de tres especies de plantas con diferente calidad foliar: *Alnus acuminata* (Betulaceae), *Gynoxis* spp. (Asteraceae) y *Baccharis latifolia* (Asteraceae), utilizando bolsas de malla gruesa (10 mm de ojo de red) durante un período de 63 días. Estas mallas permitieron el acceso de invertebrados a las hojas. El porcentaje de pérdida de masa fue significativamente más alto en ríos de *Polylepis* que en ríos de Páramo Mixto, y más alto en *B. latifolia* que en *Gynoxis* spp. que en *A. acuminata*. La abundancia relativa de trituradores fue más alta en ríos de *Polylepis* (22%) que en ríos de Páramo Mixto (17%), a pesar de que no se encontraron diferencias significativas. Estos resultados sugieren que las tasas de descomposición en ríos de zonas de altura tropicales son de intermedias a rápidas, comparado con otros estudios en zonas tropicales bajas y/o en zonas templadas. Además, los hallazgos indican que ríos de páramo con diferente tipo de vegetación ribereña tienen tasas de procesamiento de materia orgánica. Ríos que pasan por bosque de *Polylepis* descomponen más rápido la hojarasca que viene de la vegetación y esto destaca la importancia del tipo de vegetación, tipo de hoja (y calidad foliar), y también las cualidades intrínsecas de los ríos, en este proceso ecosistémico clave. Este procesamiento puede ser explicado por la variación en la composición de las comunidades de invertebrados acuáticos en los dos tipos de páramo, ya que hubo mayor diversidad y mayor dominancia de invertebrados trituradores en ríos que pasan por bosque de *Polylepis*. Este estudio resalta el valor de investigar procesos ecológicos en ecosistemas poco conocidos como los páramos, y su relación con la estructura y composición de organismos de comunidades lóaticas.

Abstract

High-altitude tropical streams have very low water temperature throughout the year; therefore, decomposition rates of decaying organic matter are expected to be slow. Moreover, in general, shredders have been reported to be scarce in high-altitude tropical streams. The objective of this study was to examine the relative importance of macroinvertebrates in litter processing in two types of high-altitude páramo streams. A decomposition experiment was conducted in three streams running through mix shrub-land páramo and *Polylepis* forest, all between 3700-3900 masl. In each stream, leaf decomposition of three plant species of different foliar quality was determined: *Alnus acuminata* (Betulaceae), *Gynoxis* spp. (Asteraceae) and *Baccharis latifolia* (Asteraceae), using coarse mesh bags (10 mm) during a period of 63 days. These bags allowed access of invertebrates to the leaves. Percentage of mass loss was significantly higher in *Polylepis* forest than in mix shrub-land, higher for *B. latifolia* than for *Gynoxis* spp. than for *A. acuminata*. Relative abundance of shredders in *Polylepis* forest streams (22%) was higher than in mix shrub-land streams (17%), although not significant differences were found. The results suggest that decomposition rates in tropical high-altitude streams are between intermediate and fast, compared to similar studies in tropical low-altitude and temperate zones. Moreover, these findings show that paramo streams with different type of riverside vegetation have different decomposition rates of organic matter. Streams that go through *Polylepis* forest decompose fast litter coming from the vegetation, and this highlights the importance of vegetation type, leaf quality, and streams intrinsic qualities, in this key ecosystemic process. This processing can be explained because of the variation of the aquatic invertebrate community composition between the two types of paramo, since *Polylepis* forest streams had more diversity and dominance of invertebrate shredders. This study highlights the value of investigating ecological processes in poorly-known ecosystems such as the paramo, and its relation with the structure and composition of lotic communities.

Tabla de Contenido

Agradecimientos.....	iv
Resumen.....	v
Abstract.....	vi
Lista de Tablas.....	viii
Lista de Figuras.....	x
Introducción.....	1
Métodos.....	12
Resultados.....	20
Discusión.....	24
Referencias.....	33
Tablas.....	41
Figuras.....	54

Lista de Tablas

Tabla 1. Datos geográficos y de calidad ecológica de los tres ríos utilizados en el experimento de descomposición en la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. En el caso de la cobertura del dosel, se especifica la media \pm error estándar.

Tabla 2. Parámetros físico-químicos para los tres ríos utilizados en el experimento de descomposición en ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Media \pm error estándar con rango en paréntesis especificado para todos los parámetros.

Tabla 3. Detalle del cálculo del Índice de calidad de la vegetación de la ribera andina (QBR-And) para los ríos de *Polylepis* de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Tabla 4. Detalle del cálculo del Índice de calidad de la vegetación de la ribera andina (QBR-And) para los ríos de Páramo Mixto de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Tabla 5. Detalle del cálculo del Índice de hábitat fluvial (IHF) para los ríos de estudiados de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Tabla 6. Resultado del análisis de varianza de Kruskal-Wallis entre factores físico-químicos y de calidad ecológica y tipos de páramo (bosque de *Polylepis* y Páramo Mixto) para los ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Valores con * presentan significancia estadística ($p < 0,05$). Columnas de la derecha indican la dirección del análisis estadístico: significativamente mayor (+), significativamente menor (-), y no existen diferencias significativas (=).

Tabla 7. Resumen de las tasas de descomposición (k) de tres especies de plantas: *Alnus*, *Gynoxis* y *Baccharis* y dos tipos de páramo: *Polylepis* y Páramo Mixto en los ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Cada dato corresponde al promedio de las tasas de descomposición de los 3 ríos estudiados.

Tabla 8. Totales y promedios de medidas de comunidad: riqueza (S), abundancia (N) y diversidad (N_1 = número efectivo de especies igualmente comunes) para macroinvertebrados encontrados en las bolsas de hojarasca entre tipos de páramo: *Polylepis* y Páramo Mixto, para los ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Tabla 9. Resumen del análisis de covarianza (ANCOVA) para las medidas de comunidad: riqueza (S), abundancia (N), diversidad (N_1 = número efectivo de especies igualmente comunes) entre diferentes factores (tiempo, tipo de páramo, especie de planta) para los ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Los valores con * presentan significancia estadística ($p < 0,05$).

Tabla 10. Abundancia relativa de macroinvertebrados por taxón en ríos de *Polylepis* y Páramo Mixto con su grupo funcional de alimentación (GFA) en ríos de Paluguillo, Ecuador.

Tabla 11. Comparación del Análisis de similitud de comunidades (ANOSIM) entre fechas de recolección de malla y entre tipos de páramo (*Polylepis* y Páramo Mixto), en ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Tabla 12. Matriz de disimilitudes entre fechas y entre tipos de páramo (*Polylepis* y Páramo Mixto) mediante el análisis SIMPER para ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. En rojo se muestra la mayor disimilitud entre las fechas.

Tabla 13. Comparación de taxones que contribuyen a disimilitud entre fechas 2 y 5 (las de mayor disimilitud según Tabla 12) mediante análisis de SIMPER y entre tipos de páramo para ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Lista de Figuras

Figura 1. Comparación de tipos de páramo estudiados para experimento de descomposición en ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador: páramo de *Polylepis* (izquierda); páramo mixto (derecha).

Figura 2. Mallas de plástico utilizadas en los experimentos de descomposición en ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador: mallas finas (izquierda; no utilizadas en este experimento), y mallas gruesas (derecha; utilizadas en este experimento).

Figura 3. Promedio (± 1 error estándar) de % AFDMr en la 5^{ta} fecha de recolección de experimento de descomposición entre tipos de páramo: *Polylepis* y Páramo Mixto, categorizado entre especies de plantas: *Alnus*, *Gynoxis* y *Baccharis* para ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Letras diferentes denotan diferencias significativas ($p < 0,05$) entre especies de planta para cada tipo de páramo.

Figura 4. Comparación de % AFDMren el tiempo entre especies de plantas en experimento de descomposición de ríos de la zona de Paluguillo, Ecuador: a) *Alnus*, b) *Gynoxis* y c) *Baccharis*. Cada punto significa el promedio (± 1 error estándar) entre ríos estudiados para cada fecha de recolección. Regresión exponencial diagramada.

Figura 5. Comparación de % AFDMren el tiempo entre tipos de páramos en experimento de descomposición de ríos de la zona de Paluguillo, Ecuador: a) *Polylepis*, b) Páramo Mixto. Cada punto significa el promedio (± 1 error estándar) entre ríos estudiados para cada fecha de recolección. Regresión exponencial diagramada.

Figura 6. Comparación de curvas de rango-abundancia entre tipos de páramo (*Polylepis* y Páramo Mixto) para los taxones de macroinvertebrados encontrados en las mallas de descomposición en los ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Regresión lineal representada.

Figura 7. Medidas de comunidad en el tiempo en los dos tipos de páramo (*Polylepis* y Páramo Mixto): a) riqueza de especies (S), b) abundancia (N), c) diversidad (N_1), y d) abundancia relativa de trituradores (%), para experimentos de descomposición realizados en ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Cada punto significa el promedio (± 1 error estándar) entre ríos estudiados para cada fecha.

Figura 8. Abundancia relativa (%) de GFA por malla de descomposición entre tipos de páramo: *Polylepis* (arriba) y Páramo Mixto (abajo), para experimentos realizados en ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Figura 9. Análisis espacial (MDS) de las comunidades de macroinvertebrados encontradas en las mallas de descomposición para los experimentos realizados en los ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Los números indican las fechas de recolección y los símbolos el tipo de páramo (*Polylepis* y Páramo Mixto). Las agrupaciones diagramadas se realizaron mediante CLUSTER y se establecieron para un índice de similitud del 30%.

Introducción

La descomposición de materia orgánica en ríos es un proceso continuo que involucra tanto factores bióticos (descomponedores y detritívoros) como abióticos (abrasión física) (Graça 2001; Mathuriau y Chauvet 2002; Gonçalves *et al.* 2006). En sistemas acuáticos, la descomposición generalmente es más rápida que en sistemas terrestres debido al constante lavado de compuestos secundarios, la permanente acción física del agua, y los cambios menos bruscos de temperatura (Cebrian y Lartigue 2004; Ribas, Tanaka y De Souza 2006; Capps *et al.* 2011), aunque se ha demostrado en ciertos estudios que pueden existir excepciones (Capps *et al.* 2011). Los ríos de menor orden o de cabeceras, están generalmente cubiertos de vegetación, reciben poca entrada de luz (lo que inhibe la fotosíntesis), y su principal fuente de energía es la materia orgánica que proviene de manera alóctona (Graça 2001; Nakajima *et al.* 2006; Tanaka, Ribas y de Souza 2006; Encalada *et al.* 2010; Ferreira, Encalada y Graça en prensa). Esta materia, a su vez, ingresa en los ríos: i) en forma de hojarasca desde río arriba, ii) verticalmente (caída directa de las hojas), iii) lateralmente (por la acción del viento; Elosegi y Pozo 2005), o iv) en forma de troncos grandes (Lamberti y Gregory 2006; Comiti *et al.* 2008). Desde esta perspectiva, estos ríos son considerados heterótrofos, a pesar de que poseen una gran cantidad de algas y musgos como productores primarios (Ylla, Romaní y Sabater 2007). Parte de la materia orgánica de estos ríos es utilizada por los consumidores y transformada a CO₂, materia orgánica disuelta, materia orgánica particulada fina (“FPOM”, por sus siglas en inglés), y biomasa viva, mientras que el resto, es exportado río abajo por la corriente del río (Whiles y Wallace 1997; Mathuriau y Chauvet 2002; Wantzen y Wagner 2006). Según el

“concepto del continuo del río” (river continuum concept, en inglés), los ríos poseen un gradiente longitudinal de condiciones físicas, químicas y biológicas; por ejemplo, la temperatura y la carga de nutrientes aumentan a lo largo de este continuo, mientras que la abundancia de descomponedores decrece; por lo que la descomposición debería ser similar entre ríos de bajo y alto orden (Dodds 1997; Graça, Ferreira y Coimbra 2001).

En las zonas templadas, el vínculo entre la materia orgánica entrante y los descomponedores ha sido ampliamente estudiado. En los trópicos, por el contrario, se conoce poco sobre la entrada, almacenamiento y ciclos de la materia orgánica, pese a que los ríos de estas regiones drenan zonas con abundante vegetación en los que la principal fuente de energía es la materia orgánica alóctona (Wantzen y Wagner 2006; Ríos-Touma 2009). A diferencia de los ríos de zonas templadas, en donde la entrada de materia orgánica es estacional (reciben hojarasca principalmente en otoño, cuando las hojas se caen de los árboles), en ríos tropicales la entrada es más constante durante todo el año, a pesar de que pueden existir pulsos esporádicos de entrada de hojarasca relacionados con tormentas, o con el advenimiento o el final de la temporada lluviosa (Ramirez y Pringle 1998; Graça 2001; Gonçalves Jr., França y Callisto 2006; Ríos-Touma 2008). Como consecuencia, las condiciones en los ríos tropicales podrían ser favorables para un mayor input de materia orgánica y a su vez para una mayor producción secundaria anual de insectos (Ramirez y Pringle 1998). Por otra parte, la morfología y heterogeneidad del canal de los ríos son otros factores importantes, ya que influyen sobre la capacidad retentiva de la materia orgánica entrante (Elosegi 2005; Lamberti y Gregory 2006). En general, los ríos más angostos y con fondos más rugosos retienen más material, mientras que los ríos anchos y con fondos más arenoso o de grava, tienden a retener menores cantidades (Elosegi 2005; Lamberti y Gregory 2006; Tanaka, Ribas y de Souza

2006). Sin embargo, en ríos tropicales en los que el caudal del río es muy inestable debido a la fuerte estacionalidad de la precipitación, la acumulación bentónica de materia orgánica y, por ende, la colonización por ciertos grupos de invertebrados están relacionadas a la magnitud y variabilidad del caudal (Ríos-Touma, Encalada y Prat 2011; Ríos-Touma, Prat y Encalada 2012). En épocas de caudal alto la materia orgánica se mueve más y se redistribuye en el fondo del río, disminuyendo así, la capacidad retentiva (Colón-Gaud *et al.* 2008). No obstante, existen pocos estudios sobre la dinámica de la entrada, almacenamientos y ciclos de los materiales alóctonos en ríos tropicales (Colón-Gaud *et al.* 2008; Ríos-Touma, Encalada y Prat 2009).

Estudios realizados (principalmente en zonas templadas) han demostrado que los macroinvertebrados usan la materia orgánica como alimento (en el caso de los trituradores), o como refugio (Graça 2001). Los anfípodos gamáridos, muchos plecópteros, tricópteros, y algunos dípteros y tipúlidos, son ejemplos típicos del gremio de trituradores en los ríos, aunque en muchos casos la ausencia de estos grupos, promueve que otras especies llenen este nicho (Graça 2001). Sin embargo, en zonas tropicales el grupo alimenticio de los trituradores parece no tener tanta importancia o prevalencia (Graça *et al.* 2001; Mathuriau y Chauvet 2002; Boyero *et al.* 2011), potencialmente debido a que su origen evolutivo fue en las zonas templadas (Boyero *et al.* 2012). En este contexto, los microorganismos acuáticos podrían ser los mayores responsables de la descomposición de la materia vegetal en estos ecosistemas tropicales, debido a las altas temperaturas del agua que favorecen su crecimiento y reproducción (Ramirez y Pringle 1998; Ribas, Tanaka y De Souza 2006; Wantzen y Wagner 2006), junto a los procesos físicos de los ríos (Boyero, Pearson y Camacho 2006). Además, la gran abundancia de estos microorganismos acuáticos es una de las razones que se han propuesto

para explicar las elevadas tasas de descomposición que se reportan en zonas tropicales (Graça, Ferreira y Coimbra 2001), junto a la presencia de grandes omnívoros como peces y crustáceos decápodos (Ribas, Tanaka y De Souza 2006). A pesar que muchos reportes sugieren que la diversidad de trituradores en ríos tropicales es baja, también hay estudios que, concluyen que este componente de la diversidad béntica no ha sido suficientemente estudiado, e incluso podría ser importante (en especial en ríos de montaña; Camacho *et al.*, 2009; Cheshire, Boyero y Pearson 2005; Encalada *et al.* en prensa; Wantzen y Wagner 2006). Además, los macroinvertebrados en los trópicos podrían ser más generalistas en cuanto al aprovechamiento del alimento, por lo que pueden pertenecer a más de un nivel trófico dependiendo de las condiciones ambientales (Covich 1988; Tomanova, Goitia y Helešic 2006; Camacho *et al.* 2009). Por ello, el consumo de materia orgánica alóctona por macroinvertebrados en ríos tropicales podría depender más de la cantidad y calidad de la materia orgánica en el río, y su influencia sobre los patrones de consumo por macroinvertebrados que posiblemente poseen hábitos alimenticios flexibles (Wantzen y Wagner 2006; Ríos-Touma 2008). En general, se ha observado en los trópicos que la hojarasca recién caída es más importante para formar una matriz de colonización para los invertebrados, retener FPOM, y formar un escondite contra los depredadores, que como fuente de alimento (Wantzen *et al.* 2005; Paul, Meyer y Couch 2006). Es así, que la distribución espacial de los trituradores en un río está fuertemente influida por las fuerzas hidráulicas responsables de la acumulación de detrito, por la respuesta directa de los macroinvertebrados a la acumulación de alimento, o por un incremento de la heterogeneidad del hábitat (Graça 2001; Gonçalves Jr., França y Callisto 2006; Nakajima *et al.* 2006).

Como se mencionó antes, los trituradores se alimentan mayoritariamente de hojas en descomposición (Whiles y Wallace 1997), y su ingestión depende en gran medida de la calidad nutricional de la hoja, por lo que ciertos tipos de hojas les pueden ser más apetecibles que otras (Graça *et al.* 2001; Boyero *et al.* 2012). En general se ha observado que tres factores regulan la selectividad de hojas: la dureza, el contenido nutricional, y la presencia de compuestos secundarios en las hojas (defensas químicas; Graça 2001). La dureza constituye una barrera física para el consumo, dado que las hojas más duras son más difíciles de penetrar que las más suaves (Balseiro y Albariño 2006). El contenido nutricional es importante también, y se ha observado en laboratorio, que los animales prefieren hojas con mayor contenido nutricional, en especial, nitrógeno (Graça 2001; Graça *et al.* 2001). En general, los consumidores primarios (tanto, herbívoros, como detritívoros) tienen que lidiar con mayores diferencias entre el alimento y la estequiometría de sus cuerpos que los consumidores secundarios, lo que los obliga a incrementar su consumo mientras la calidad del alimento decrece o el ratio C:N incrementa (Balseiro y Albariño 2006). Finalmente, algunos compuestos secundarios permanecen en la hoja después de su senescencia, y están posiblemente involucrados en la defensa de la planta, ya que interfieren con su digestión, o dan a la hoja un sabor amargo. Entre estos compuestos, los principales son los polifenoles (taninos, ligninas, etc.), aunque también pueden estar los terpenoides, saponinas, pigmentos flavonoides, y alcaloides (Graça 2001; Mathuriau y Chauvet 2002; Balseiro y Albariño 2006; Wantzen y Wagner 2006). Estos compuestos, se encuentran frecuentemente o en mayores concentraciones en hojas de zonas tropicales, ya que necesitan mayores defensas químicas, lo que las hace menos apetecibles para los trituradores (Graça *et al.* 2001; Graça y Cressa 2010; Boyero *et al.* 2012).

En términos generales, todo proceso de descomposición tiene tres fases: lixiviación (“leaching” en inglés), condicionamiento (por microorganismos) y fragmentación (por macroinvertebrados y abrasión física). Estas fases no son sucesivas, sino más bien se solapan entre ellas (Gonçalves *et al.* 2006). Se ha reportado que el condicionamiento de las hojas, producido por hifomicetes acuáticos y bacterias, facilita que los macroinvertebrados puedan consumirlas posteriormente (Graça *et al.* 2001). Como consecuencia, la abundancia de macroinvertebrados tiende a incrementar en las fases finales de la descomposición (Gonçalves *et al.* 2006). Por su parte, la descomposición microbiana en los ríos se da casi exclusivamente por hifomicetes acuáticos (Gulis y Suberkropp 2003; Cressa y Smits 2007), mientras que la actividad bacteriana puede ser más importante en momentos en que la actividad de hongos es reprimida por algún contaminante (*e.g.* Pascoal y Cássio 2004). Los invertebrados, en general no pueden digerir los compuestos de las paredes celulares de las hojas, aunque en algunos casos poseen endosimbiontes intestinales (Canhoto y Graça 1995). En ese contexto, la previa colonización de hongos y bacterias, permite que estos compuestos se rompan y liberen otros más simples y más fáciles de asimilar por los detritívoros (Graça 2001). Adicionalmente, se ha reportado que los macroinvertebrados consumen hojas condicionadas debido al alto contenido nutricional de los hongos presentes en las hojas (Chung y Suberkropp 2009). En general, las hojas senescentes, poseen menos contenido nutricional que las hojas nuevas, debido a que la planta puede reabsorber los nutrientes (Graça 2001). Debido a esto, los macroinvertebrados prefieren consumir hojas condicionadas con hongos (el 10-15% de la masa de las hojas en descomposición corresponde a la biomasa de hongos). De hecho, los macroinvertebrados pueden obtener micronutrientes de los hongos que no obtienen normalmente de las hojas, o

discriminar entre hojas colonizadas por diferentes especies de hongos debido a su contenido nutricional (Graça 2001; Chung y Suberkropp 2009).

Los trituradores tienen el potencial de potenciar la descomposición en ríos, ya que incorporan algunos nutrientes en la producción secundaria, aceleran la fragmentación de hojarasca, y producen materia fecal abundante (Graça 2001; Gonçalves *et al.* 2006; Yang 2006; Boyero *et al.* 2012). No obstante, existen reportes contradictorios sobre qué grupo (macroinvertebrados o hifomicetes acuáticos) aporta más a la descomposición (Mathuriau y Chauvet 2002; Encalada *et al.* en prensa). La forma clásica de medir estas contribuciones involucra experimentos con hojarasca confinada en bolsas de malla fina (para restringir el paso de los invertebrados) y malla gruesa (para permitir su paso) y ha producido resultados contradictorios: algunos autores han encontrado mayor descomposición en mallas gruesas (*e.g.* Gulis, Ferreira y Graça 2006), mientras otros no han encontrado diferencias (*e.g.* Ferreira, Encalada y Graça en prensa).

Asimismo, se debe destacar el importante rol de la vegetación de ribera en la descomposición, ya que provee la materia orgánica que se encuentra en los ríos (Graça 2001). En especial, en los trópicos esta vegetación de ribera al ser más diversa, provee de mayor cantidad y diversidad de hojarasca a los ríos, a comparación de las zonas templadas (Chara *et al.* 2007; Ferreira, Encalada y Graça en prensa). De hecho, se ha observado que en paquetes de hojarasca multiespecíficos ciertas plantas como *Alnus*, ayudan a la descomposición de todo el paquete debido a que son más palatables para los macroinvertebrados por su calidad nutricional. Desde esta perspectiva, la desaparición de especies clave como *Alnus acuminata* puede tener efectos ecológicos considerables (Ferreira, Encalada y Graça en prensa). Además, la estructura de la vegetación de ribera puede afectar a la dispersión de insectos adultos que

poseen estadíos larvales acuáticos (Delettre y Morvan 2000). Debido a esto, se puede concluir que la vegetación de ribera influye directamente en las poblaciones de detritívoros (Graça 2001; Encalada *et al.* en prensa), y forman un ciclo complejo en el que la cantidad de detritívoros afecta la cantidad de detrito disponible, y la cantidad de detrito proveniente de la ribera influye sobre la composición de la comunidad de macroinvertebrados trituradores (Gonçalves Jr., França y Callisto 2006; Yang 2006).

Este tipo de estudios tiene una gran aplicabilidad, ya que el desarrollo social y económico ha ocasionado que los ríos y sus humedales hayan sido más afectados que otros tipos de ecosistemas, casi obstaculizando nuestra capacidad para estudiar su ecología (Bayley 1995), especialmente debido al cambio del uso del suelo que ha remplazado prácticas más tradicionales y amigables con el ambiente, por transformaciones mayores en la estructura del paisaje, acompañada de contaminación, fragmentación y destrucción de hábitats, introducción de especies exóticas y pérdida general de la biodiversidad. Un ejemplo de estos cambios es la agricultura moderna, que emplea químicos y grandes extensiones de tierra para desarrollarse (Farley 2007; Cabaneiro *et al.* 2008; Podwojewski, Janeau y Leroux 2008). Estos cambios en el uso del suelo, influyen directamente los procesos ecosistémicos de los ríos, como la descomposición (Paul, Meyer y Couch 2006), y la dinámica de la materia orgánica (Bañuelos *et al.* 2004). Por ejemplo, el incremento de la concentración de nutrientes (*e.g.* fósforo, nitrógeno) por el uso de fertilizantes en zonas agrícolas, puede incrementar las tasas de descomposición de la materia orgánica (Rosemond *et al.* 2002; Gulis y Suberkropp 2003; Paul, Meyer y Couch 2006); aunque otros contaminantes pueden causar disminución de la misma (Gulis, Ferreira y Graça 2006). De la misma manera, las plantaciones de especies exóticas como los eucaliptos, pueden afectar a la dinámica de descomposición y el rol de las

comunidades de macroinvertebrados (Bañuelos *et al.* 2004; Buytaert 2007; Boyero *et al.* 2012). Se ha observado, asimismo, que los organismos acuáticos en respuesta a la deforestación, han sufrido incrementos a corto plazo en sus tasas metabólicas debido al incremento de la temperatura del agua y cambios en el transporte y retención de la materia orgánica (Clapcott y Barmuta 2010). En este contexto, es importante entender cómo funcionan estos procesos en zonas tropicales, en especial, en ecosistemas tan frágiles y con tantas presiones antropogénicas, como los que se abordan en este trabajo.

Los riachuelos altoandinos tropicales han sido relativamente bien estudiados en cuanto a la estructura y composición de macroinvertebrados a nivel de familia (Jacobsen, Schultz y Encalada 1997; Jacobsen y Encalada 1998; Ríos-Touma 2008; Acosta 2009; Ríos-Touma, Encalada y Prat 2011). Sin embargo, poco se sabe sobre los procesos ecológicos clave, como la producción primaria, descomposición y metabolismo en estos ecosistemas extremos, como los de altura de los Andes tropicales (Dangles *et al.* 2010). Es de especial interés el proceso de descomposición, que recicla nutrientes en el ecosistema, transforma la materia orgánica y por lo tanto incide en la liberación o acumulación de carbono (Ribas, Tanaka y De Souza 2006). En ecosistemas altoandinos, y especialmente en el páramo, las bajas temperaturas, los altos niveles de radiación y la particularidad foliar de la mayoría de formaciones vegetales sugieren que el procesamiento de materia orgánica debería ser lento y dependiente de la variación de compuestos foliares de las plantas, y por tanto de la vegetación circundante al río (Dangles *et al.* 2010). Sus ríos, además, presentan cambios de caudal rápidos y poco predecibles, turbulencia e inestabilidad de sustratos del fondo, lo que provoca alteraciones en las comunidades de macroinvertebrados que habitan en ellos (Ríos-Touma, Encalada y Prat 2011). Los páramos, asimismo, se caracterizan por poseer un mosaico de diferentes

microhábitats, algunos de los cuales están densamente cubiertos de vegetación arbórea, mientras que en otros predominan los pajonales y arbustos pequeños (Acosta 2009; Ríos-Touma, Encalada y Prat 2009). Uno de estos microhábitats dentro de los páramos que caracterizan las zonas andinas, es el bosque de *Polylepis*. Como su nombre lo indica, estos bosques están dominados por árboles de este género, los mismos que funcionan como barreras naturales contra el viento, generando así condiciones de temperatura y humedad diferentes al resto del páramo (Kessler 2006). Sin embargo, las especies de este género de plantas, y en general las especies vegetales del páramo están en peligro de extinción debido al crecimiento de la frontera agrícola e introducción de especies exóticas (Kessler 2006).

En este estudio se escogieron ríos que pasan por “bosque de *Polylepis*”, y ríos que pasan por “páramo mixto”, conformado por una mezcla de pajonales, herbáceas y pequeños arbustos (Fig. 1). A partir de esto, se hipotetiza que, i) la descomposición de hojarasca por macroinvertebrados va a ser menor en ríos que cruzan ecosistemas de páramo, a comparación de ríos de otras zonas tropicales, debido a que la temperatura es más baja y más fluctuante (influyendo en el metabolismo de los organismos); ii) la descomposición va a ser mayor en ríos que cruzan páramos con bosque de *Polylepis*, que en ríos que cruzan por páramo mixto, debido al efecto amortiguador de las condiciones climáticas que poseen este tipo de microhábitats; y iii) la composición de la comunidad de invertebrados sería diferente en ríos que pasan por bosques de *Polylepis*, que por páramos mixtos, que liberarán hojas de diferentes tipos y por lo tanto con mayor heterogeneidad de sustrato.

Con base en estas premisas, los objetivos de este estudio fueron, 1) comparar las tasas de descomposición de distintas especies de plantas (autóctonas de la zona) con distintos niveles de calidad (dureza, composición de nutrientes y compuestos secundarios) entre dos

tipos de páramo o pajonal altoandino (páramo mixto y bosque de *Polylepis*); y 2) determinar la contribución de los macroinvertebrados bentónicos encontrados en las mallas de descomposición (en especial, del grupo funcional de los trituradores) a la descomposición de hojarasca.

Métodos

Área de estudio

El estudio se realizó entre enero a abril de 2012 en el noreste de la provincia de Pichincha, Ecuador, en la subcuenca alta del Río Guayllabamba (824789,74 ha), perteneciente a la cuenca del río Esmeraldas, que desemboca en el Océano Pacífico. La zona de estudio pertenece al área de amortiguamiento del Parque Nacional Cayambe-Coca y limita con la Reserva Ecológica Antisana (Vimos 2010). Se encuentra dentro de la Estación Biológica Paluguillo, que es propiedad de The Nature Conservancy y es manejada por la Universidad San Francisco junto a la Fundación Antisana, para conservación del páramo y del recurso agua (Fundación Antisana 2005). Además, esta zona geográfica es considerada una de las zonas más diversas del Ecuador (Vásconez *et al.* 2002).

Se escogieron para este estudio tres ríos de cabecera (Río Carihuayco, Río Warmihuayco y Río Saltana) de primer y segundo orden de similares condiciones físico-químicas y ecológicas (ver detalle abajo), que cruzaran por dos tipos de “páramo” o pajonal andino: páramo mixto y bosque de *Polylepis* (es decir, dos secciones por río, dando un total de seis estaciones) (Fig. 1). Los páramos son ecosistemas exclusivamente andinos que se caracterizan por su altitud (3000 a 4500 m), alta pluviosidad (1000 a 2000 mm anuales), bajas temperaturas (de 4 a 10 °C), alta humedad, suelos profundos y orgánicos, y un alto grado de endemismo de especies vegetales y animales (Balslev y Luteyn 1992; Farley 2007). Incluyen varias formaciones vegetales características, predominando los pajonales (herbáceas) y zonas mixtas dominadas por varias especies de árboles y arbustos esclerófilos como *Baccharis sp.*,

Hypericum sp., *Loricaria thuyoides*, *Gynoxis acostae*, *Polylepis* sp., *Diplotephium ericoides*, entre otros (Sklenár y Ramsey 2001; Arellano y Rangel 2008).

Medición de parámetros físico-químicos de los ríos

Para evaluar si había diferencias importantes entre ambos tipos de ríos (que pasan por bosque de *Polylepis* y páramo mixto) y caracterizar cada uno de los ríos del experimento, en cada estación, se tomaron datos físico-químicos del agua, de la morfología del río, del canal y de la ribera. Para cada visita (en total seis, el día inicial y cinco fechas más de retiro de muestras), se registraron datos de pH y conductividad (a temperatura actual del agua y a temperatura estándar de 25° C), utilizando un dispositivo portátil YSI63 de pH y conductividad; datos de oxígeno disuelto en agua (en % y en mg/L) y temperatura del agua (°C) con un dispositivo YSI 550A de oxígeno disuelto; datos de caudal (L/s) con un velocímetro electrónico GW111, y de tipo de sustrato del río, mediante la realización de un transecto en un punto específico del mismo. Por último, se tomaron una sola vez, puntos GPS de la ubicación de las estaciones, datos de cobertura de dosel utilizando un densiómetro en tres puntos del río (principio, medio y final de la sección), y estimaciones del Índice de calidad de la vegetación de la ribera andina (QBR-And) para comunidades arbóreas (en el caso de las estaciones “*Polylepis*”) y para comunidades de pajonales de páramos y punas (en el caso de las estaciones “Páramo Mixto”), y del Índice de hábitat fluvial (IHF), para determinar la calidad ecológica de los ríos andinos (Tabla 1, 3, 4 y 5). Estos índices se aplicaron según el protocolo presentado en Acosta *et al.* (2009).

Para evaluar si existen diferencias significativas entre los tipos de páramo estudiados en cuanto a sus factores físico-químicos (Tabla 1 y 2) y de calidad ecológica (Tabla 3, 4 y 5)

(pH, conductividad, temperatura, oxígeno disuelto, caudal, cobertura de dosel, IHF, porcentaje de arcilla y arena, porcentaje de grava y canto y porcentaje de piedra y bloque), se realizaron análisis de varianza de Kruskal-Wallis, debido a que los datos no tuvieron una distribución paramétrica y su replicación fue muy baja (N=6). La mayoría de variables físico-químicas fueron significativamente más altas en ríos de *Polylepis* que en Páramo Mixto (para un $p < 0,005$) (Tabla 6), con excepción del pH, la concentración de oxígeno (mg/L), el porcentaje de arena y arcilla, el porcentaje de grava y canto, y el porcentaje de piedra y bloque, en donde no se encontraron estas diferencias. En cuanto al QBR-And, no se realizaron pruebas estadísticas, ya que se utilizaron diferentes versiones del índice para ríos de *Polylepis* y para ríos de páramo mixto, y su calidad fue buena y muy buena (Tablas 3 y 4).

Experimento de descomposición de hojarasca

Para entender cómo se da el procesamiento de diferentes especies de plantas (hojarasca) en ríos de ambos tipos de páramo, se realizó un experimento de descomposición de hojarasca que tuvo el siguiente diseño general: dos tipos de páramo (ríos de *Polylepis* y de páramo mixto) (tres ríos de cada uno), tres tipos de plantas: Aliso, Quishuar y Chilca (ver detalle abajo) y en cinco fechas de análisis. Es decir, para cada sitio se calcularon tasas de descomposición por tipo de páramo y por especie de planta para el período expuesto (63 días).

Se utilizaron hojas de tres especies de plantas autóctonas de la cuenca hidrográfica estudiada: Aliso: *Alnus acuminata* (Familia Betulaceae), Quishuar: *Gynoxis* spp. (Familia Asteraceae) y Chilca: *Baccharis latifolia* (Familia Asteraceae). *Gynoxis* spp. y *B. latifolia* son muy comunes en el área de estudio, mientras que *A. acuminata* se encuentra en la cuenca hidrográfica pero en altitudes más bajas; sin embargo, su uso es muy importante, debido a

que el género *Alnusha* sido ampliamente utilizado en este tipo de estudios y sirve como una referencia que permite la comparación para estudios realizados en zonas templadas y otras zonas tropicales (e.g. Graça, Ferreira y Coimbra 2001; Pascoal y Cássio 2004; Gulis, Ferreira y Graça 2006; Wantzen y Wagner 2006; Encalada *et al.* 2010; Encalada *et al.* en prensa; Ferreira, Encalada y Graça en prensa). Se realizó una colección de hojas de estas plantas, tratando de eliminar la mayor cantidad de tallos y peciolo. Las hojas se secaron al aire libre por 2-3 días y se guardaron en seco antes de ser pesadas y colocadas en mallas. Las hojas fueron enviadas para análisis foliares de C y N al IMAR (Institute of Marine and Aquatic Research Universidade de Coimbra) y se obtuvo que *A. acuminata* (49,94% C - 3,18% N) posee un radio C:N de 15,70; *Gynoxis* spp. (42,20% C - 1,43% N), un radio C:N de 29,51; y *B. latifolia* (47,13% C - 2,45% N), un radio C:N de 19,24. Además, se realizaron pruebas de dureza de las hojas (g/mm^2) por medio de pruebas de penetrometría, la cual consiste en medir el peso de agua necesario para traspasar una hoja (sumergida antes del experimento en agua por un tiempo de 10 minutos) con una aguja de 0,79 o 1,55 mm de diámetro. Se realizaron cinco mediciones por hoja y diez réplicas por especie (50 mediciones por especie y 150 mediciones en total). Se encontró que las hojas de *Gynoxis* spp. ($301,09 \pm 14,11 \text{ g/mm}^2$) son las de mayor dureza, seguido de las hojas de *A. acuminata* ($225,01 \pm 20,85 \text{ g/mm}^2$) y finalmente, las de *B. latifolia* ($82,07 \pm 5,91 \text{ g/mm}^2$).

Para el experimento de descomposición, se utilizaron bolsas de malla plástica de 20 x 15 cm y de 10 mm de ojo de red (Fig. 2). Se llenaron las mallas con $3,00 \pm 0,05 \text{ g}$ de hojarasca (de cada una de las especies de plantas), que fueron pesadas en una balanza analítica y se cosieron en el extremo abierto con hilo de nylon para evitar su caída. En total se llenaron 270 mallas para todos los tratamientos (3 ríos x 2 tipos de páramo x 3 tipos de hoja x 5 fechas de

retiro x 3 réplicas). Además, se prepararon 3 mallas extras (1 por especie de planta) para retirar el día 0 de experimento, y poder corregir los efectos por manipulación y por humedad. Estas bolsas de malla son ampliamente utilizadas para medir la contribución de los macroinvertebrados en la descomposición de hojarasca en ríos (*e.g.* Whiles y Wallace 1997; Mathuriau y Chauvet 2002; Gonçalves *et al.* 2006; Paul, Meyer y Couch 2006; Encalada *et al.* 2010), ya que el ojo de red permite la entrada tanto de macroinvertebrados bentónicos, así como de microorganismos acuáticos que se alimentan de este material orgánico.

Las bolsas de descomposición se llevaron al campo y se colocaron, cuando fue posible, en zonas de baja profundidad y poca corriente, similares para todos los ríos. Las mismas se ataron a una varilla de metal (por fecha de retiro) y se las aseguró con piedras del mismo río. Las fechas de retiro se realizaron al día 3, 7, 32, 49 y 63 (5 fechas), con la excepción de la segunda fecha de retiro del Río Carihuayco, que se realizó en el día 10 en vez del 7, debido a un incremento substancial del caudal que dificultó su remoción. Las bolsas de descomposición colectadas fueron colocadas individualmente en fundas de plástico, y transportadas al laboratorio.

En el laboratorio, las hojas se colocaron bajo el agua de la llave a baja presión, para remover los sedimentos adheridos, y se colocaron en bandejas de plástico con agua para remover los macroinvertebrados asociados a las mallas. Posteriormente, se colocaron en bandejas de aluminio y se las dejó secar al aire libre por alrededor de 24 horas. Una vez que las hojas estuvieron parcialmente secas y no adheridas al fondo de la bandeja de aluminio, se colocaron en el horno por 24 horas a 90°C y luego se pesaron para el cálculo de biomasa seca. El contenido de masa seca libre de ceniza del remanente de hojas (AFDM, por sus siglas en inglés), se estimó al pesar cada muestra después de triturarlas y colocarlas en crisoles en el

horno mufla a 550°C por 4 horas. La pérdida de masa por descomposición, se expresó mediante el porcentaje de AFDMr: masa seca libre de ceniza o “ash-free dry mass” remanente (% AFDMr, de ahora en adelante). Las tasas de descomposición se calcularon mediante regresiones exponenciales negativas del % de AFDMr durante el tiempo de duración del experimento (Benfield 2006) (ver detalle de análisis abajo).

Macroinvertebrados de la hojarasca

Los macroinvertebrados que ingresaron a las mallas fueron colectados y guardados en frascos de plástico con etanol al 96%. Posteriormente, se contó su abundancia en cada muestra y se realizó su identificación hasta género (cuando era posible) en base a las guías de Merritt y Cummins (1996), Tachet *et al.* (2000), Domínguez y Fernández (2009) y Prat *et al.* (2011). Posteriormente, se asignó cada taxón identificado a un grupo funcional de alimentación o “functional feeding group (FFG)”, mediante la clasificación que hacen Merritt y Cummins (1996), Mathuriau y Chauvet (2002), Rueda-Delgado, Wantzen y Tolosa (2006), Wantzen y Wagner (2006), Ríos-Touma, Encalada y Prat (2009) y Acosta (2009). Los macroinvertebrados se asignaron cinco categorías: depredadores (“predators”), trituradores (“shredder”), filtradores (“collector’-filterers”), colectores (“collector-gatherers”) y raspadores (“scrapers”).

Análisis de Datos

Para el experimento, las tasas de descomposición en cada tratamiento fueron calculadas de acuerdo al modelo exponencial negativo utilizado en estudios de zonas templadas: $M_t = M_0 \cdot e^{-kt}$, en donde M_t = masa al tiempo t ; M_0 = masa al tiempo 0; k = coeficiente exponencial de descomposición (día^{-1}); y t = tiempo en días (Graça, Bärlocher y Gesner 2005). Se encontró

Para los análisis estadísticos, se utilizó el paquete estadístico STATISTICA 8.0 (Tulsa, 2007), y se fijó el nivel de significancia estadística a $p < 0,05$. Se utilizó un análisis de ANOVA factorial para comparar las tasas de descomposición (valor k en día^{-1}) entre los diferentes tratamientos (tipo de páramo y especie de planta), y un análisis de ANCOVA para comparar el %AFDMr de todas las fechas (con transformación de arcoseno previa) entre tratamientos (tipo de páramo y especie de planta), con el tiempo como co-variable. Debido a que la temperatura y el caudal fueron más altos en ríos de *Polylepis* que en ríos de páramo mixto (ver arriba), y que esto puede influenciar tanto en la tasa de metabolismo de los organismos acuáticos (Ribas, Tanaka y De Souza 2006), como en la abrasión física que reciben las hojas (Graça, Ferreira y Coimbra 2001), respectivamente; se realizaron dos análisis especiales para descartar el efecto de la temperatura o del caudal en las tasas de descomposición. Se realizó un análisis de ANCOVA utilizando el %AFDMr (transformado) de la cuarta fecha de recolección (ya que fue la última fecha en donde se recuperaron completamente todas las muestras de los ríos) como variable dependiente, el río como variable independiente y la temperatura promedio (de cada estación) como co-variable; y se obtuvo que las diferencias observadas no fueron causadas por la temperatura ($F_{1,49} = 2,57; p = 0,115$). Además, se realizó este mismo análisis, pero en este caso se utilizó el caudal promedio (de cada estación) como co-variable; y se obtuvo que las diferencias en descomposición no fueron causadas tampoco, por el caudal ($F_{1,49} = 1,93; p = 0,171$).

En cuanto al análisis de comunidades de macroinvertebrados, en primer lugar, se calcularon parámetros de comunidad como la riqueza de especies (S), abundancia (N) y diversidad. Para la diversidad, se utilizó el número de Hill 1 (N_1), el cual mide el “número efectivo de especies, o especies igualmente comunes” presentes en una muestra y permite

comparar el número de especies que dominan cuantitativamente en cada biotopo. N_1 es el exponencial del índice de Shannon-Wiener, índice que es muy utilizado en estudios de diversidad (Jost 2006). Además, se realizaron curvas de rango-abundancia (con la abundancia relativa transformada a logaritmo base diez) en ríos de *Polylepis* y Páramo Mixto, y se calcularon las pendientes de las regresiones lineales de cada curva, con la finalidad de comparar la equidad de cada comunidad de macroinvertebrados. Las diferencias se analizaron utilizando un análisis de ANCOVA, donde la variable respuesta eran las medidas de comunidad (N , S o N_1) y el tiempo era el co-variable. Además, se realizaron comparaciones entre la abundancia relativa (con transformación de arcoseno) de cada grupo funcional de alimentación (GFA) en cada malla con los otros factores utilizando un análisis de ANCOVA (con el tiempo como co-variable). Para el análisis de similitud de comunidades, se utilizó el software PRIMER 6.1.5. (Plymouth, 2006) con los datos de abundancia promedio, transformados logarítmicamente. Utilizando los datos de abundancia, se realizó un análisis ANOSIM con la distancia de Bray-Curtis para comparar la similitud de las comunidades por tratamientos. Se observó que las comunidades se diferencian por el tiempo y por el “tipo de páramo”, por lo que los análisis siguientes se realizaron utilizando solo estos factores. Posteriormente, se realizaron análisis de escalamiento multidimensional (MDS) y de agrupación (Average CLUSTER) para agrupar las comunidades en un plano espacial. De la misma forma, se realizó un análisis SIMPER utilizando la distancia de Bray-Curtis, entre el factor tiempo y el factor “tipo de páramo”, para calcular la disimilitud de las comunidades de macroinvertebrados y la contribución de cada taxón a dicha disimilitud para cada tratamiento (fecha-“tipo de páramo”) y entre grupos.

Resultados

Descomposición de hojarasca

Se encontraron diferencias significativas mediante el análisis de ANCOVA para los valores de % AFDMr de todas las fechas. Estas diferencias fueron ocasionadas, tanto por el tiempo ($F_{1,274} = 666,08$; $p < 0,001$), por el tipo de páramo ($F_{1,274} = 19,63$; $p < 0,001$), como por la especie de planta ($F_{2,274} = 77,95$; $p < 0,001$), mas no por la interacción tipo de páramo-especie de planta ($F_{2,274} = 0,178$; $p = 0,837$). Analizando únicamente la última fecha, la biomasa de hojarasca remanente (% AFDMr) fue mayor en ríos de Páramo Mixto que en ríos de *Polylepis* y también fue mayor para *Alnus* que para *Gynoxis*, que a su vez fue mayor que para *Baccharis* (Fig. 3). Es decir, *Alnus* fue la especie que menos se descompuso en el tiempo (Fig. 4) y hubo menos descomposición en ríos de Páramo Mixto que en ríos de *Polylepis* (Fig. 5). El análisis Post-Hoc de Tukey HSD reveló que existieron diferencias significativas entre *Alnus* y *Gynoxis* ($p = 0,007$), *Alnus* y *Baccharis* ($p < 0,001$), y *Gynoxis* y *Baccharis* ($p < 0,001$) en cuanto a su descomposición, es decir entre todas las combinaciones del factor “especie de planta”.

En cuanto a las tasas de descomposición (valores de k), se observó que la descomposición fue más rápida en ríos de *Polylepis* que en ríos de Páramo Mixto, en cuanto al tipo de páramo, y la tasa de descomposición de *Baccharis* fue mayor que para *Gynoxis*, y esta a su vez mayor que para *Alnus*, en cuanto a la especie de planta (Tabla 7). El análisis de ANOVA encontró que las diferencias significativas se deben tanto a la especie de planta ($F_{2,12} = 8,06$; $p = 0,006$), como al tipo de páramo ($F_{1,12} = 4,93$; $p = 0,046$), mas no por la interacción tipo de páramo-especie de planta ($F_{2,12} = 0,29$; $p = 0,753$), a pesar de que su valor p es muy

próximo al nivel de significancia establecido de 0,05 (diferencias aún son grandes entre tipo de páramo). El análisis Post-Hoc de Tukey HSD reveló que existen diferencias significativas entre *Alnus* y *Baccharis* ($p = 0,005$).

Macroinvertebrados de la hojarasca

Se encontró que existe una mayor riqueza taxonómica en ríos de Páramo Mixto (33 spp.) que en ríos de *Polylepis* (29 spp.), con un total de 37 taxones encontrados. El mismo patrón ocurre para abundancia total de invertebrados en todas las mallas (Tabla 8). Si se comparan promedios, se observa que los ríos de Páramo Mixto poseen mayor riqueza de especies (S) y más abundancia (N) que los ríos de *Polylepis* por malla; mientras que los ríos *Polylepis* poseen una mayor diversidad (N_1) de especies que los ríos de Páramo Mixto por malla (Tabla 8). En cuanto a la composición de macroinvertebrados, observamos que los taxones con mayor abundancia relativa (contribución al total en cada malla) en ríos de *Polylepis* son: Orthoclaadiinae sp. (Chironomidae: Diptera), seguida de Oligochaeta sp. 1, *Claudioperla* sp. (Gripopterygidae: Plecoptera), *Gigantodax* sp. (Simuliidae: Diptera), *Parochlus* sp. (Chironomidae: Diptera) y *Anomalocosmoecus* sp. (Trichoptera: Limnophilidae) (Tabla 10). Para ríos de Páramo Mixto, las especies más abundantes en porcentaje son: Orthoclaadiinae sp. (Chironomidae: Diptera), *Hyaella* sp. (Hyaellidae: Amphipoda), *Gigantodax* sp. (Simuliidae: Diptera), *Parochlus* sp. (Chironomidae: Diptera), *Anomalocosmoecus* sp. (Trichoptera: Limnophilidae) y *Austrelmis* sp. (Elmidae: Coleoptera) (Tabla 10). Sin embargo, los dos tipos de páramos poseen una equidad parecida a nivel de comunidades (Fig. 6), siendo los ríos de *Polylepis* (menor pendiente de regresión lineal $m = -$

0,079; $R^2 = 0,898$) un poco más equitativos a nivel de comunidad que los ríos de Páramo Mixto (mayor pendiente $m = -0,087$; $R^2 = 0,960$).

El análisis de ANCOVA encontró que, para las variables de comunidad de macroinvertebrados, las diferencias se deben al tiempo, tanto para la riqueza de especies (S), para la abundancia (N), como para la diversidad (N_1); y debido al tipo de páramo, tanto para la abundancia (N), como para la diversidad (N_1). En ninguno de los parámetros de comunidad, se encontraron diferencias significativas debidas a la especie de planta (Tabla 9). Debido a esto, las siguientes comparaciones solamente se realizaron entre tipos de páramo, mas no entre especies de plantas. La abundancia (N) siempre fue mayor en ríos de Páramo Mixto que en ríos de *Polylepis*; mientras que la diversidad (N_1) muestra el patrón contrario. La riqueza taxonómica (S), muestra un patrón más complejo, ya que comienza más alta en ríos de *Polylepis* que en ríos de Páramo Mixto en las primeras fechas, y termina de forma opuesta en las últimas fechas (Figura 7).

Con respecto a la abundancia relativa por malla de grupos funcionales de alimentación (GFA o FFG por sus siglas en inglés), observamos que en ambos tipos de páramo hay una abundancia mayor de colectores, seguida de trituradores. Los otros grupos se encuentran en menor proporción (Figura 8). El análisis de ANCOVA reveló que existen diferencias significativas para los filtradores a través del tiempo ($F_{1,81} = 17,13$; $p < 0,001$); para los colectores a través del tiempo ($F_{1,81} = 7,06$; $p = 0,010$), y entre tipos de páramo ($F_{1,81} = 5,16$; $p = 0,03$); y para los depredadores, entre tipos de páramo ($F_{1,81} = 19,34$; $p < 0,001$). No existieron diferencias significativas en la abundancia relativa para los raspadores y trituradores, y el factor especie de planta no ocasionó diferencias significativas para ningún caso (como se predijo anteriormente). Al comparar la dinámica del grupo de trituradores en el

tiempo (que es el grupo importante para la descomposición de la hojarasca), se obtuvo que en ríos de *Polylepis* la abundancia relativa de trituradores es muy grande al principio, crece hasta la tercera fecha y decrece mucho en las dos últimas fechas; mientras que en ríos de Páramo Mixto, la abundancia es baja al principio y empieza a crecer gradualmente hasta la quinta fecha (Fig. 67).

En cuanto al análisis de similitud (ANOSIM) de comunidades de macroinvertebrados, se observó que existe una similitud muy baja dentro de todas las fechas a través de los tipos de páramo ($R = 0,221$; $p = 0,001$), y dentro de los tipos de páramo a través de todas las fechas ($R = 0,158$; $p = 0,001$). Las comunidades que más se asemejan son la 1^{era} con la 2^{nda}, y después la 3^{era} con la 4^{ta}, y la 4^{ta} con la 5^{ta} (Tabla 11). El análisis espacial (MDS) corroboró estas similitudes, agrupándolas en un plano de variación (con una similitud del 30% realizada por CLUSTER) (Fig. 9). Por último el análisis SIMPER demostró que la mayor disimilitud se encuentra entre la fecha 2 y 5 (79,75 %) (Tabla 12) y es ocasionada por la diferencias de abundancia de *Orthoclaadiinae*, *Parochlus*, *Hyaella*, *Oligochaetasp.*, *Anomalocosmoecus*, *Austrelmis*, etc. en dicho orden, siendo todos estos taxones más abundantes en la Fecha 5 que en la Fecha 2 (Tabla 13). Mientras que entre tipos de páramo (disimilitud 71,03 %) las diferencias son ocasionadas por abundancias de *Orthoclaadiinae sp.*, *Hyaella*, *Gigantodax*, *Parochlus*, *Claudioperla*, *Anomalocosmoecus*, etc., en dicho orden, siendo estos taxones más abundantes en ríos de Páramo Mixto que en ríos de bosque de *Polylepis*, con excepción de *Claudioperla* (Tabla 13).

Discusión

El propósito principal de esta investigación era comprobar si existían diferencias en las tasas de descomposición entre diferentes tipos de páramo a partir del uso de hojas con diferente calidad nutricional, dureza y cantidad de compuestos secundarios. Si bien en los experimentos no se puede diferenciar exclusivamente el aporte de los mismos en la descomposición (ya que al ser estas bolsas de malla gruesa, pueden ingresar también microorganismos acuáticos), la comparación de los grupos taxonómicos encontrados en las bolsas de hojarasca, permite entender la dinámica de descomposición, tal como se discute en los siguientes párrafos.

Si bien, la literatura sugiere que la descomposición en los trópicos debería ser más rápida que en zonas templadas (Brown *et al.* 2004; Ferreira, Encalada y Graça en prensa), los ecosistemas de páramo poseen una serie de condiciones ecológicas (*e.g.* temperaturas en el aire bajas y fluctuantes, agua con temperatura muy baja, ríos rápidos, sustratos inestables, cambios impredecibles de caudal, baja diversidad de especies), que harían suponer que las tasas de descomposición deberían ser lentas. Sin embargo, se observó que las tasas de descomposición de las especies de plantas utilizadas como hojarasca en este estudio fueron rápidas ($k > 0,01$ para *Gynoxis* y *Baccharis*), e intermedias ($0,01 > k > 0,005$ para *Alnus*) en relación a la literatura (Rueda-Delgado, Wantzen y Tolosa 2006); por lo tanto, la descomposición no fue lenta como se pensaba. En general, se ha observado que la diversidad en los páramos es baja (Balslev 1992); no obstante, la descomposición no está basada solamente en la diversidad de organismos descomponedores, sino en la predominancia de ciertas especies muy abundantes y mejor aprovechadoras del recurso que otras (Encalada *et al.* 2010). Es así que nuestros datos sugieren, que en ecosistemas como los páramos, existen pocas especies

tritadoras de hojarasca, pero algunas son muy abundantes al no tener competencia con otras especies, por lo que su consumo de hojarasca es alto. Por ejemplo, especies como *Hyaella* sp., que en otros sistemas se alimentan principalmente de FPOM, en el páramo, posiblemente se alimentaron esencialmente de hojarasca y CPOM, como también indicaron Acosta y Prat (2011) y Ríos-Touma, Encalada y Prat (2009). Adicionalmente, algunos estudios han encontrado que organismos, como los hifomicetes acuáticos prefieren aguas frías, aireadas y en constante movimiento (Ferreira, Encalada y Graça en prensa), lo cual es consistente con las condiciones predominantes de muchos ríos del páramo (Ríos-Touma, Encalada y Prat 2011). Este factor, sumado a la detritivoría de invertebrados acuáticos y a la fuerte abrasión física de los ríos, posiblemente ocasionó que las tasas de descomposición sean relativamente altas en este tipo de ecosistema.

En concordancia con nuestra hipótesis original, se encontraron diferencias significativas en las tasas de descomposición de hojarasca entre los dos tipos de páramos: *Polylepis* y Páramo Mixto ($0,024 \text{ día}^{-1}$ frente a $0,015 \text{ día}^{-1}$). Esto demuestra que la descomposición fue mayor en ríos de *Polylepis* que en ríos de Páramo Mixto. Evidentemente, estas diferencias en el procesamiento de materia orgánica entre los dos tipos de páramo, se deben a factores intrínsecos de los dos tipos de ríos. Los efectos físicos del caudal y la temperatura del agua, factores ambientales que fueron significativamente diferentes entre ambos tipos de ríos, pudieron haber ocasionado un efecto descomponedor de por sí (Boyero, Pearson y Camacho 2006). Sin embargo, estos factores no variaron consistentemente y en asociación con la descomposición de hojarasca. Es decir, en nuestro experimento, ríos más calientes o con más caudal, no fueron necesariamente los que mayor descomposición tuvieron en el experimento. Por lo tanto, estas diferencias se podrían justificar gracias a factores

bióticos, como la mayor abundancia relativa y dominancia de macroinvertebrados trituradores en el primer tipo de páramo a comparación del segundo (como se explicará más abajo).

En términos generales, los análisis estadísticos encontraron diferencias significativas en la descomposición de hojarasca entre las diferentes especies de planta, pero no en la dirección que se esperaba. El orden de descomposición *Alnus* < *Gynoxis* < *Baccharis*, resultó sorprendente, ya que en teoría *Gynoxis* posee una hoja más dura que *Alnus*, y otros estudios, han reportado que *Alnus* se descompone rápidamente debido a una combinación de factores, como su alto contenido nutricional, baja dureza y alta fragilidad (Graça *et al.* 2001). En este experimento, las tasas de descomposición de *Alnus* fueron de 0,01 día⁻¹ y 0,006 día⁻¹, en *Polylepis* y Páramo Mixto, respectivamente (Tabla 7). Al comparar los resultados de descomposición del género *Alnus* en la literatura con otras zonas tropicales, se encontró que autores como Ferreira, Encalada y Graça (en prensa), encontraron valores más bajos de descomposición para *Alnus* en la Amazonía ecuatoriana (0,0014 día⁻¹); mientras que Encalada *et al.* (2010) y Encalada *et al.* (en prensa) encontraron valores más altos en bosque montano del Ecuador (0,024 día⁻¹), al igual que Wantzen y Wagner (2006), en los pantanales de la cuenca alta del río Paraguay (0,035 día⁻¹). En cuanto a zonas templadas Graça, Ferreira y Coimbra (2001) encontraron valores de *k* mucho mayores para esta género (0,018 a 0,052 día⁻¹ en otoño/invierno y 0,051 a 0,064 día⁻¹ en primavera/verano), al igual que Gulis, Ferreira y Graça (2006) en Portugal (0,02 a 0,07 día⁻¹; ambos en ríos de Portugal), mientras que Wantzen y Wagner (2006), encontraron valores menores (0,0089-0,0095 día⁻¹) en ríos de Alemania. Estos datos sugieren que cada sistema posee sus diferencias intrínsecas independientemente de la latitud y altitud. Por ejemplo, en el caso de Ferreira, Encalada y Graça (en prensa), se observó

que las tasas de descomposición de este mismo género de planta en el bosque húmedo tropical fueron bajas, posiblemente como respuesta a las condiciones de anoxia y pH bajo del agua, que inhibieron el crecimiento de hifomicetes.

Como ya se mencionó, en este estudio la tasa descomposición de *Alnus* fue la menor en comparación con las otras especies de plantas utilizadas; sin embargo, en los resultados reportados por otros autores en sus estudios (*e.g.* Wantzen y Wagner 2006; Encalada *et al.* en prensa; Ferreira, Encalada y Graça en prensa) se observó que las plantas de este género muchas veces son las de mayor descomposición. En este estudio se observó, por ejemplo, que las hojas de *Gynoxis* y *Baccharis* adquirirían una textura suave y babosa con el pasar del tiempo, mientras que *Alnus* solamente se fragmentaba en pedazos más pequeños, lo que pudo haber sido causado por la acción de los macroinvertebrados y la abrasión física, mas no por colonización microbiana. Esto nos lleva a pensar que *Alnus* podría haber sido menos condicionada por microorganismos que las otras hojas, lo que podría a su vez causar que su tasa de descomposición sea un poco más lenta. Esto concuerda con los resultados de los análisis estadísticos, que revelaron que la estructura y composición de las comunidades no fue diferente entre especies de planta, y por lo tanto se encontró una baja asociación entre invertebrados y las especies utilizadas como hojarasca. Este patrón sugiere que las diferencias en descomposición encontradas entre especies de hojas, se podrían deberse a otros factores, como la presencia de hongos descomponedores, como ha sucedido con otros estudios (Mathuriau y Chauvet 2002; Rueda-Delgado, Wantzen y Tolosa 2006). Como se explicó antes, todo proceso de descomposición posee una fase de condicionamiento, en donde los microorganismos rompen los compuestos de las paredes celulares y permiten que los macroinvertebrados tengan acceso a ellos (Graça 2001). En este experimento, los

microorganismos posiblemente contribuyeron en mayor medida a la descomposición diferencial de especies de plantas, y luego se dio la colonización de macroinvertebrados a las mallas. Este patrón se ha observado en otros estudios (García y Encalada com. pers.), y recalca el papel muy importante del condicionamiento en la descomposición. Sin embargo, para comprobar esto se necesitan estudios donde se pueda discriminar entre descomposición microbiana y descomposición por detritívoros.

Los parámetros de comunidad utilizados para los macroinvertebrados acuáticos encontrados en las mallas de hojarasca, sugieren patrones de asociación interesantes. Por ejemplo, si bien la descomposición fue más rápida en *Polylepis* que en Páramo Mixto, tanto la abundancia total, como la riqueza total de taxones, fueron mayores en este segundo tipo de páramo. Sin embargo, la diversidad (medida a través del número de Hill 1) y equidad, fue mayor en ríos de *Polylepis*. Por lo tanto, si bien existió una mayor abundancia y riqueza de macroinvertebrados en Páramo Mixto, los ríos de *Polylepis* poseen menos especies dominantes. Esto es sumamente interesante, ya que este menor número de taxones en los ríos de *Polylepis*, están procesando el material orgánico más rápidamente que aquellos invertebrados más abundantes de ríos de páramo mixto. Además, si analizamos la dinámica temporal de la composición de la fauna, estas diferencias se pueden deber a que la descomposición al ser más rápida en *Polylepis* que en Páramo Mixto, en la última fecha de recolección es de esperar que decaiga la comunidad en este primer tipo de páramo, mientras que en el segundo, siga aumentando. Posiblemente, si se hubiera dejado más tiempo a las mallas de ríos de Páramo Mixto, se habría observado el mismo patrón de decaimiento de la comunidad que en ríos *Polylepis*. Asimismo, estas últimas comunidades pudieron haber sido más diversas, pero al ser su descomposición más rápida, algunos organismos se habrían

perdido de ser encontrados en las mallas, en especial en las últimas fechas, donde hay un intervalo mayor de tiempo entre recolecciones.

Algo importante de recalcar es que los análisis de similitud (ANOSIM) revelaron que el factor primordial para agrupar a las comunidades de macroinvertebrados, son el tiempo y el tipo de páramo (mas no la especie de planta, como se explicó anteriormente). En términos de abundancia, hay una similitud grande entre las comunidades de las fechas 1 y 2, entre la 3 y la 4, y entre la 4 y la 5. Esto concuerda claramente con la dinámica de colonización temporal de los macroinvertebrados a los parches de comida y la dinámica de desaparición de la materia orgánica (Ríos-Touma 2009). En un principio, cuando las hojas estaban poco condicionadas, y no habían desprendido sus compuestos secundarios (lixiviación) (fecha 1), la abundancia se mantenía baja; mientras que, a medida que la descomposición aumentaba, la colonización se comportaba de la misma forma. Esto permite concluir, que este proceso de lixiviación es muy importante en los trópicos, ya que sus hojas son más recalcitrantes, a diferencia de las de zonas templadas (Graça y Cressa 2010) y por ende, una vez que liberan estos compuestos, son colonizadas por diferentes macroinvertebrados (Ribas, Tanaka y De Souza 2006).

Por otro lado, si se considera solamente el GFA de los trituradores, los ríos de *Polylepis* poseen una mayor abundancia de los mismos en el tiempo, y una mayor dominancia de ciertas especies (como *Oligochaeta* sp. 1) que los ríos de Páramo Mixto, a pesar de que los análisis estadísticos no encontraron diferencias significativas. A pesar de que no se encontró una correlación significativa entre número de trituradores y descomposición, hay un claro patrón en esta asociación, a diferencia de las otras medidas de la composición de la comunidad. El análisis de SIMPER entre ambos tipos de páramos revela que las diferencias de abundancia son originadas principalmente por *Orthoclaadiinae* sp. (*Chironomidae*), pero hay

una notable contribución de *Hyaella* sp. y *Claudioperla* sp. a las diferencias, las cuales son especies trituradoras. Sin embargo, *Hyaella* sp. es más abundante en Páramo Mixto, mientras que *Claudioperla* sp. es más abundante en *Polylepis*. Por el contrario, la especie de Oligochaeta 1, que no aporta en gran medida a la disimilitud entre los dos tipos de páramo, es muy dominante en ríos de *Polylepis*, y al ser una especie de gran tamaño, su consumo de hojarasca podría ser más elevado que el de otras especies con menor biomasa.

Vale recalcar también, que solo una minoría de los macroinvertebrados encontrados en las mallas de hojarasca, pertenecía al GFA de los trituradores (o fueron categorizados dentro de este grupo). Esto va de la mano con la idea de que los trituradores son menos abundantes y menos diversos en los trópicos, al menos para ríos de alto orden (Neiff y Neiff 1990), y que posiblemente existe una plasticidad mucho mayor en cuanto a la alimentación por parte de los macroinvertebrados bentónicos (Covich 1988; Tomanova, Goitia y Helešic 2006; Camacho *et al.* 2009). Muchos autores, han observado que los paquetes de hojarasca funcionan como mini-ecosistemas, al menos para ríos con condiciones tan dinámicas, como en los páramos. Muchos de los organismos que colonizan estos paquetes pertenecen al grupo funcional de los colectores y filtradores, como es el caso de los Chironomidae Ortocladiinae (Mathuriau y Chauvet 2002), aunque existen ciertas especies de Chironomidae que tienen el potencial de minar las hojas y contribuir a su descomposición (Callisto, Gonçalves Jr. y Graça 2007). Estos organismos utilizan la hojarasca como hábitat para esconderse de los depredadores, y para obtener más fácilmente su alimento (al ser oportunistas), ya que al alimentarse de FPOM, esperan que los trituradores fragmenten la hojarasca, y así puedan obtener su alimento (Mathuriau y Chauvet 2002). Además, en términos de biomasa, son generalmente organismos mucho más pequeños, por lo que se los puede encontrar en abundancias relativas mucho más

grandes en las mallas, a diferencia de las zonas templadas (Wantzen y Wagner 2006). Además, es importante recalcar que los organismos clasificados como trituradores en el experimento: *Nectopsyche*, *Hyaella*, *Tipula*, *Claudioperla* y *Oligochaeta* sp 1., en términos de biomasa, son mucho más grandes que otros organismos como los Chironomidae o Simuliidae que se alimenten de FPOM, por lo que su abundancia es normalmente menor en estos micro-ecosistemas (Wantzen y Wagner 2006).

Para resumir, en primer lugar, la descomposición en páramos no fue lenta, como se pensaba originalmente, al comparar las tasas de descomposición de las especies de plantas utilizadas como hojarasca con estudios en otras latitudes y altitudes dentro de los trópicos. Los páramos posiblemente tienen condiciones ambientales favorables para el desarrollo de organismos descomponedores, como hongos acuáticos y macroinvertebrados trituradores. En segundo lugar, la descomposición fue significativamente mayor en ríos de *Polylepis* que en ríos de Páramo Mixto, debido a las diferencias de factores bióticos, como la dominancia de ciertas especies de invertebrados trituradores sobre otras. Esto nos permite inferir, que las comunidades en ríos que pasan por bosque de *Polylepis* están más adaptadas al consumo de hojarasca, al vivir en ríos con riberas mayormente cubiertas de vegetación que las comunidades de ríos de páramo mixto. En tercer lugar, la descomposición fue diferente entre especies de hojas, pero no se pueden atribuir dichas diferencias a la influencia de los macroinvertebrados, es decir, los mismos no estaban discriminando entre tipos de hojas en ecosistemas como el páramo. Posiblemente, otros organismos descomponedores como los hifomicetes acuáticos son más selectivos entre diferentes calidades foliares y aportaron a esta descomposición diferencial. Finalmente, a pesar de que esta investigación permitió entender de mejor manera el proceso ecosistémico de descomposición en páramos, es de gran

importancia realizar más estudios que combinen estos experimentos con cuantificaciones de la productividad primaria y secundaria, acompañados de estudios de retención y dinámica de la materia orgánica, con la finalidad de enmarcar estos resultados dentro de otros procesos ecosistémicos que se dan en los ríos y que no se conocen lo suficiente. Además, los constantes y rápidos cambios que las actividades humanas producen en este tipo de ríos, ejercen una presión por entender el funcionamiento de estos procesos, antes que se pierdan completamente estos ecosistemas.

Referencias

- Acosta, R. (2009). Estudio de la Cuenca Altoandina del Río Cañete (Perú): Distribución Altitudinal de la Comunidad de Macroinvertebrados Bentónicos y Caracterización Hidroquímica de sus Cabeceras Cársticas. Facultat de Biologia – Departament d'Ecologia. Barcelona, Universitat de Barcelona.
- Acosta, R. y N. Prat (2011). "Trophic Ecology of *Hyaella* sp. (Crustacea: Amphipoda) in a High Andes Headwater River with Travertine Deposits." *International Review of Hydrobiology***96**(3): 274-285.
- Acosta, R., B. Ríos-Touma, M. Rieradevall y N. Prat F. (2009). "Propuesta de un Protocolo de Evaluación de la Calidad Ecológica de Ríos Andinos (CERA) y su Aplicación a Dos Cuencas en Ecuador y Perú." *Limnetica***28**(1): 35-64.
- Arellano, P. H. y C. J. O. Rangel (2008). "Patterns in the Distribution of Vegetation in Paramo Areas: Heterogeneity and Spatial Dependence." *Caldasia***30**: 355-411.
- Balseiro, E. y R. Albariño (2006). "C–N Mismatch in the Leaf Litter–Shredder Relationship of an Andean Patagonian Stream Detritivore." *Journal of the North American Benthological Society***25**(3): 607-615.
- Balslev, H. y J. L. Luteyn (1992). Páramo: An Andean Ecosystem Under Human Influence. Londres, Academic Press.
- Bañuelos, R., S. Larranaga, A. Elozegi y J. Pozo (2004). "Effects of *Eucalyptus* Plantations on CPOM Dynamics in Headwater Streams: a Manipulative Approach." *Archiv für Hydrobiologie***159**(2): 211-228.
- Bayley, P. B. (1995). "Understanding Large River: Floodplain Ecosystems." *Bioscience***45**(3): 153-158.
- Benfield, E. F. (2006). Decomposition of Leaf Material. *Methods in Stream Ecology*. F. R. Hauer y G. A. Lamberti. San Diego, CA, Academic Press/Elsevier.
- Boyero, L., R. G. Pearson y R. Camacho (2006). "Leaf Breakdown in Tropical Streams: the Role of Different Species in Ecosystem Functioning." *Archive für Hydrobiologie***166**(4): 453-466.
- Boyero, L., R. G. Pearson, D. Dudgeon, V. Ferreira, M. A. S. Graça, M. O. Gessner, A. J. Boulton, E. Chauvet, C. M. Yule, R. J. Albariño, A. Ramírez, J. E. Helson, M. Callisto,

- M. Arunachalam, J. Chará, R. Figueroa, J. M. Mathooko, J. F. Gonçalves Jr, M. S. Moretti, A. M. Chará-Serna, J. N. Davies, A. Encalada, S. Lamothe, L. M. Buria, J. Castela, A. Cornejo, A. O. Y. Li, C. M'Erimba, V. D. Villanueva, M. del Carmen Zúñiga, C. M. Swan y L. A. Barmuta (2012). "Global Patterns of Stream Detritivore Distribution: Implications for Biodiversity Loss in Changing Climates." *Global Ecology and Biogeography***21**(2): 134-141.
- Boyero, L., R. G. Pearson, D. Dudgeon, M. A. S. Graça, M. O. Gessner, R. J. Albariño, V. Ferreira, C. M. Yule, A. J. Boulton, M. Arunachalam, M. Callisto, E. Chauvet, A. Ramírez, J. Chará, M. S. Moretti, J. F. Gonçalves, J. E. Helson, A. M. Chará-Serna, A. C. Encalada, J. N. Davies, S. Lamothe, A. Cornejo, A. O. Y. Li, L. M. Buria, V. D. Villanueva, M. C. Zúñiga y C. M. Pringle (2011). "Global Distribution of a Key Trophic Guild Contrasts with Common Latitudinal Diversity Patterns." *Ecology***92**(9): 1839-1848.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage y G. B. West (2004). "Toward a Metabolic Theory of Ecology." *Ecology***85**(7): 1771-1789.
- Buytaert, W., V. Iñiguez y B. D. Bièvre (2007). "The Effects of Afforestation and Cultivation on Water Yield in the Andean Paramo." *Forest Ecology and Management***251**(1-2): 22-30.
- Cabaneiro, A., I. Fernandez, L. Pérez-Ventura y T. Carballas (2008). "Soil CO₂ Emissions from Northern Andean Páramo Ecosystems: Effects of Fallow Agriculture." *Environmental Science & Technology***42**(5): 1408-1415.
- Callisto, M., J. F. Gonçalves Jr. y M. A. S. Graça (2007). "Leaf Litter as a Possible Food Source for Chironomids (Diptera) in Brazilian and Portuguese Headwater Streams." *Revista Brasileira de Zoologia***24**: 442-448.
- Camacho, R., L. Boyero, A. Cornejo, A. Ibáñez y R. G. Pearson (2009). "Local Variation in Shredder Distribution can Explain their Oversight in Tropical Streams." *Biotropica***41**(5): 625-632.
- Canhoto, C. y M. A. S. Graça (1995). "Food Value of Introduced Eucalypt Leaves for a Mediterranean Stream Detritivore: *Tipula lateralis*." *Freshwater Biology***34**(2): 209-214.
- Capps, K. A., M. A. S. Graça, A. C. Encalada y A. S. Flecker (2011). "Leaf-litter Decomposition Across Three Flooding Regimes in a Seasonally Flooded Amazonian Watershed." *Journal of Tropical Ecology***27**(02): 205-210.

- Cebrian, J. y J. Lartigue (2004). "Patterns of Herbivory and Decomposition in Aquatic and Terrestrial Ecosystems." *Ecological Monographs* **74**(2): 237-259.
- Clapcott, J. E. y L. A. Barmuta (2010). "Forest Clearance Increases Metabolism and Organic Matter Processes in Small Headwater Streams." *Journal of the North American Benthological Society* **29**(2): 546-561.
- Colón-Gaud, C., S. Peterson, M. Whiles, S. Kilham, K. Lips y C. Pringle (2008). "Allochthonous Litter Inputs, Organic Matter Standing Stocks, and Organic Seston Dynamics in Upland Panamanian Streams: Potential Effects of Larval Amphibians on Organic Matter Dynamics." *Hydrobiología* **603**(1): 301-312
- Comiti, F., et al. (2008). "Wood Storage in Three Mountain Streams of the Southern Andes and its Hydro-morphological Effects." *Earth Surface Processes and Landforms* **33**(2): 244-262.
- Comiti, F., A. Andreoli, L. Mao y M. A. Lenzi (2008). "Wood Storage in Three Mountain Streams of the Southern Andes and its Hydro-morphological Effects." *Earth Surface Processes and Landforms* **33**(2): 244-262.
- Covich, A. P. (1988). "Geographical and Historical Comparisons of Neotropical Streams: Biotic Diversity and Detrital Processing in Highly Variable Habitats." *Journal of the North American Benthological Society* **7**(4): 361-386.
- Cressa, C. y G. Smits (2007). "Aquatic Hyphomycetes in Two Blackwater Streams of Venezuela." *Ecotropicos* **20**(82-85).
- Chara, J., D. Baird, T. Telfer y L. Giraldo (2007). "A Comparative Study of Leaf Breakdown of Three Native Tree Species in a Slowly-Flowing Headwater Stream in the Colombian Andes." *International Review of Hydrobiology* **92**(2): 183-198.
- Cheshire, K., L. Boyero y R. G. Pearson (2005). "Food Webs in Tropical Australian Streams: Shredders are not Scarce." *Freshwater Biology* **50**(5): 748-769.
- Chung, N. y K. Suberkropp (2009). "Effects of Aquatic Fungi on Feeding Preferences and Bioenergetics of *Pycnopsyche gentilis* (Trichoptera: Limnephilidae)." *Hydrobiología* **630**(1): 257-269.
- Dangles, O., V. Crespo-Pérez, P. Andino, R. Espinosa, R. Calvez y D. Jacobsen (2010). "Predicting Richness Effects on Ecosystem Function in Natural Communities: Insights from High-elevation Streams." *Ecology* **92**(3): 733-743..
- Delettre, Y. R. y N. Morvan (2000). "Dispersal of Adult Aquatic Chironomidae (Diptera) in Agricultural Landscapes." *Freshwater Biology* **44**(3): 399-411.

- Dodds, W. K. (1997). "Distribution of Runoff and Rivers Related to Vegetative Characteristics, Latitude, and Slope: A Global Perspective." *Journal of the North American Benthological Society***16**(1): 162-168.
- Domínguez, E. y Fernández, H. R. (2009) Macroinvertebrados Bentónicos Sudamericanos: Sistemática y Biología, 1a edición. Tucumán, Fundación Miguel Lillo.
- Elosegi, A. (2005). Litter Retention. *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. M. A. S. Graça, F. Bärlocher y M. O. Gessner. Dordrecht, Springer.
- Elosegi, A. y J. Pozo (2005). Litter Input. *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. M. A. S. Graça, F. Bärlocher y M. O. Gessner. Dordrecht, Springer.
- Encalada, A. C., J. Calles, V. Ferreira, C. M. Canhoto y M. A. S. GraÇA (2010). "Riparian Land Use and the Relationship between the Benthos and Litter Decomposition in Tropical Montane Streams." *Freshwater Biology***55**(8): 1719-1733.
- Encalada, A. C., C. M. Canhoto, J. Calles y M. A. S. Graça (en prensa). "Ecological Processes in Montane Tropical Streams: Litter Dynamics, Decomposition and Associated Decomposers." *Sometido a JNABS*.
- Encalada, A. C., M. Rieradevall, B. Ríos-Touma, N. García y N. Prat (2011). Protocolo Simplificado y Guía de Evaluación de la Calidad Ecológica de Ríos Andinos (CERAS). Quito, USFQ, UB, AECID, FONAG.
- Farley, K. A. (2007). "Grasslands to Tree Plantations: Forest Transition in the Andes of Ecuador." *Annals of the Association of American Geographers***97**(4): 755-771.
- Ferreira, V., A. C. Encalada y M. A. S. Graça (en prensa). "Effects of Litter Diversity on Decomposition and Biological Colonization of Submerged Litter in Temperate and Tropical Streams." *Sometido a Freshwater Science*.
- Fundación Antisana. (2005). "Estudio de Impacto Ambiental: Proyecto de Construcción del Centro de Investigación para la Conservación en la Reserva Privada de Palugullo." Programa Parques en Peligro.
- García, N. y A. C. Encalada (com. pers.). "Effect of an *Eucalyptus grandis* Plantation on the Structure and Function of Lowland Neotropical Streams." A ser sometido en *Fundamental and Applied Limnology*.

- Gonçalves, J. F., J. S. França, A. O. Medeiros, C. A. Rosa y M. Callisto (2006). "Leaf Breakdown in a Tropical Stream." *International Review of Hydrobiology* **91**(2): 164-177.
- Gonçalves Jr., J. F., J. S. França y M. Callisto (2006). "Dynamics of Allochthonous Organic Matter in a Tropical Brazilian Headstream." *Brazilian Archives of Biology and Technology* **49**: 967-973.
- 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.
- Graça, M. A. S., F. Bärlocher y M. O. Gessner (2005). *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Dordrecht, Springer.
- Graça, M. A. S. y C. Cressa (2010). "Leaf Quality of Some Tropical and Temperate Tree Species as Food Resource for Stream Shredders." *International Review of Hydrobiology* **95**(1): 27-41.
- Graça, M. A. S., C. Cressa, M. O. Gessner, M. J. Feio, K. A. Callies y C. Barrios (2001). "Food Quality, Feeding Preferences, Survival and Growth of Shredders from Temperate and Tropical Streams." *Freshwater Biology* **46**: 947-957.
- Graça, M. A. S., R. C. F. Ferreira y C. N. Coimbra (2001). "Litter Processing along a Stream Gradient: The Role of Invertebrates and Decomposers." *Journal of the North American Benthological Society* **20**(3): 408-420.
- Gulis, V., V. Ferreira y M. A. S. Graça (2006). "Stimulation of Leaf Litter Decomposition and Associated Fungi and Invertebrates by Moderate Eutrophication: Implications for Stream Assessment." *Freshwater Biology* **51**(9): 1655-1669.
- Gulis, V. y K. Suberkropp (2003). "Leaf Litter Decomposition and Microbial Activity in Nutrient-enriched and Unaltered Reaches of a Headwater Stream." *Freshwater Biology* **48**(1): 123-134.
- Jacobsen, D. y A. C. Encalada (1998). "The Macroinvertebrate Fauna of Ecuadorian Highland Streams in the Wet and Dry Season." *Archiv für Hydrobiologie* **142**(1): 53-70.
- Jacobsen, D., R. Schultz y A. C. Encalada (1997). "Structure and Diversity of Stream Invertebrate Assemblages: the Influence of Temperature with Altitude and Latitude." *Freshwater Biology* **38**(2): 247-261.
- Jost, L. (2006). "Entropy and Diversity." *Oikos* **113**(2): 363-375.

- Kessler, M. (2006). "Bosques de *Polylepis*." *Botánica Económica de los Andes Centrales*: 110-120.
- Lamberti, G. A. y S. V. Gregory (2006). CPOM Transport, Retention, and Measurement. *Methods in Stream Ecology*. F. R. Hauer y G. A. Lamberti. San Diego, CA, Academic Press/Elsevier.
- Mathuriau, C. y E. Chauvet (2002). "Breakdown of Leaf Litter in a Neotropical Stream." *Journal of the North American Benthological Society* **21**(3): 384-396.
- Merritt, R. W. y K. W. Cummins (1996). An Introduction to the Aquatic Insects of North America. Dubuque, Kendall/Hunt Pub. Co.
- Nakajima, T., T. Asaeda, T. Fujino y A. Nanda (2006). "Coarse Particulate Organic Matter Distribution in the Pools and Riffles of a Second-order Stream." *Hydrobiología* **559**(1): 275-283.
- Neiff, J. y A. Neiff (1990). "Litterfall, Leaf Decomposition and Litter Colonization of *Tessaria integrifolia* (Compositae) in the Parana River Floodplain." *Hydrobiología* **203**(1): 45-52.
- Pascoal, C. y F. Cássio (2004). "Contribution of Fungi and Bacteria to Leaf Litter Decomposition in a Polluted River." *Applied and Environmental Microbiology* **70**(9): 5266-5273.
- Paul, M. J., J. L. Meyer y C. A. Couch (2006). "Leaf Breakdown in Streams Differing in Catchment Land Use." *Freshwater Biology* **51**(9): 1684-1695.
- Podwojewski, P., J. L. Janeau y Y. Leroux (2008). "Effects of Agricultural Practices on the Hydrodynamics of a Deep Tilled Hardened Volcanic Ash-soil (Cangahua) in Ecuador." *CATENA* **72**(1): 179-190.
- Prat, N., R. Acosta, C. Villamarín y M. Rieradevall (2011). Guía para el Reconocimiento de las Larvas de Chironomida (Diptera) de los Ríos Altoandinos de Ecuador y Perú: Clave para la Determinación de los Principales Morfotipos Larvarios, Grupo de Investigación F.E.M.: Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona.
- Primer-E Ltd. (2006). Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research (PRIMER), version 6.1.5. Plymouth. www.primers-e.com.

- Ramírez, A. y C. M. Pringle (1998). "Structure and Production of a Benthic Insect Assemblage in a Neotropical Stream" *Journal of the North American Benthological Society* **17**(4): 443-463.
- Ribas, A. C. A., M. O. Tanaka y A. L. T. De Souza (2006). "Evaluation of Macrofaunal Effects on Leaf Litter Breakdown Rates in Aquatic and Terrestrial Habitats." *Austral Ecology* **31**(6): 783-790.
- Ríos-Touma, B. (2008). Comunidades de Macroinvertebrados en un Río Altoandino: Importancia del Microhábitat, Dinámica de la Deriva, Papel de la Materia Orgánica y Relevancia de la Ovoposición. Facultat de Biología - Departament d'Ecologia. Barcelona, Universitat de Barcelona: 184.
- Ríos-Touma, B., A. C. Encalada y N. Prat (2009). "Leaf Litter Dynamics and Its Use by Invertebrates in a High-Altitude Tropical Andean Stream." *International Review of Hydrobiology* **94**(4): 357-371.
- Ríos-Touma, B., A. C. Encalada y N. Prat (2011). "Macroinvertebrate Assemblages of an Andean High-Altitude Tropical Stream: The Importance of Season and Flow." *International Review of Hydrobiology* **96**(6): 667-685.
- Ríos-Touma, B., N. Prat y A. C. Encalada (2012). "Invertebrate Drift and Colonization Processes in a Tropical Andean Stream." *Aquatic Biology* **14**(3): 233-246.
- Rosemond, A. D., C. M. Pringle, A. Ramírez, M. J. Paul y J. L. Meyer (2002). "Landscape Variation in Phosphorus Concentration and Effects on Detritus-Based Tropical Streams." *Limnology and Oceanography* **47**(1): 278-289.
- Rueda-Delgado, G., K. M. Wantzen y M. B. Tolosa (2006). "Leaf-litter Decomposition in an Amazonian Floodplain Stream: Effects of Seasonal Hydrological Changes." *Journal of the North American Benthological Society* **25**(1): 233-249.
- Sklenár, P. y P. M. Ramsay (2001). "Diversity of Zonal Páramo Plant Communities in Ecuador." *Diversity and Distributions* **7**(3): 113-124.
- StatSoft, Inc. (2007). STATISTICA (Data Analysis Software System), version 8.0. Tulsa. www.statsoft.com.
- Tachet, H., P. Richoux, M. Bournaud y P. Usseglio-Polatera (2000). Invertebrates d'Eau Douce: Systematique, Biologie, Ecologi. Paris, CNRS Editions.

- Tanaka, M. O., A. C. A. Ribas y A. L. T. de Souza (2006). "Macroinvertebrate Succession During Leaf Litter Breakdown in a Perennial Karstic River in Western Brazil." *Hydrobiología***568**(1): 493-498.
- Tomanova, S., E. Goitia y J. Helešić (2006). "Trophic Levels and Functional Feeding Groups of Macroinvertebrates in Neotropical Streams." *Hydrobiología***556**(1): 251-264.
- Vásconez, J. J., G. Remache, F. Cuesta, E. Terneus, M. Peralvo y B. Ríos-Touma (2002). Caracterización de Ecosistemas Acuáticos a Través de Variables Abióticas de la Vertiente Oriental de la Reserva Ecológica Cayambe-Coca, Ecuador. Quito, Fundación AGUA, The Nature Conservancy y Fundación EcoCiencia.
- Vimos, D. (2010). Efectos de las Truchas Exóticas en los Productores Primarios y Secundarios de Ríos Tropicales Alto-andinos. Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales. Quito, Universidad San Francisco de Quito.
- Wantzen, K. M., F. R. Rosa, C. O. Neves y C. N. d. Cunha (2005). "Leaf Litter Addition Experiments in Riparian Ponds with Different Connectivity to a Cerrado Stream in Mato Grosso, Brazil." *Amazoniana***XVIII**(3/4): 387-396.
- Wantzen, K. M. y R. Wagner (2006). "Detritus Processing by Invertebrate Shredders: a Neotropical–Temperate Comparison." *Journal of the North American Benthological Society***25**(1): 216-232.
- Whiles, M. R. y J. B. Wallace (1997). "Leaf Litter Decomposition and Macroinvertebrate Communities in Headwater Streams Draining Pine and Hardwood Catchments." *Hydrobiología***353**(1): 107-119.
- Yang, L. (2006). "Interactions Between a Detrital Resource Pulse and a Detritivore Community." *Oecologia***147**(3): 522-532.
- Ylla, I., A. M. Romaní y S. Sabater (2007). "Differential Effects of Nutrients and Light on the Primary Production of Stream Algae and Mosses." *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* **170**(1): 1-10.

Tablas

Tabla 1. Datos geográficos y de calidad ecológica de los tres ríos utilizados en el experimento de descomposición en la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. En el caso de la cobertura del dosel, se especifica la media \pm error estándar.

		Coordenadas	Altitud (m)	Cobertura del dosel (%)	QBR-And	IHF	Tipos de Sustrato			
							Arcilla + Arena (%)	Grava + Canto (%)	Piedra + Bloque (%)	Otros (%)
Carihuayco	Polylepis	0,32199° S 78,22483° O	3721	68,5 \pm 3,0	100	92	9,4	62,3	26,4	1,9
	Páramo Mixto	0,34546° S 78,22097° O	3840	26,8 \pm 2,8	75	86	0,0	37,1	62,9	0,0
Warmihuayco	Polylepis	0,28719° S 78,24559° O	3639	85,6 \pm 4,1	90	77	6,3	35,0	58,8	0,0
	Páramo Mixto	0,29970° S 78,22128° O	3802	36,0 \pm 0,8	60	73	14,3	63,3	20,4	2,0
Saltana	Polylepis	0,31738° S 78,22422° O	3735	84,2 \pm 3,3	95	95	13,7	27,5	52,9	5,9
	Páramo Mixto	0,31645° S 78,22009° O	3857	43,2 \pm 12,1	75	88	2,1	17,0	80,9	0,0

Tabla 2. Parámetros físico-químicos para los tres ríos utilizados en el experimento de descomposición en ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Media \pm error estándar con rango en paréntesis especificado para todos los parámetros.

		pH	Temperatura agua (°C)	Oxígeno disuelto		Conductividad (μ S/cm)		Caudal (L/s)
				%	mg/L	Temp. actual	Temp. estándar	
Carihuayco	Polylepis	7,3 \pm 0,1 (7,1 - 7,4)	7,3 \pm 0,2 (6,5 - 7,8)	67,9 \pm 0,5 (66,3-69,6)	8,2 \pm 0,1 (8,0 - 8,5)	51,3 \pm 2,1 (41,2 - 54,8)	77,0 \pm 3,2 (61,3 - 81,7)	165,9 \pm 31,2 (104,7 - 315,3)
	Páramo Mixto	7,3 \pm 0,1 (7,0 - 7,6)	6,3 \pm 0,1 (5,8 - 6,6)	67,7 \pm 0,3 (66,5 - 69,0)	8,3 \pm 0,1 (8,1 - 8,4)	40,9 \pm 2,0 (31,9 - 45,4)	64,2 \pm 3,2 (49,7 - 70,0)	48,4 \pm 11,4 (22,5 - 102,6)
Warmihuayco	Polylepis	7,3 \pm 0,2 (6,6 - 7,8)	8,4 \pm 0,2 (8,0 - 8,9)	68,2 \pm 0,2 (67,5 - 69,0)	8,0 \pm 0,1 (7,8 - 8,1)	48,0 \pm 0,8 (45,1 - 49,7)	69,7 \pm 1,0 (66,5 - 72,4)	249,0 \pm 22,7 (181,0 - 330,2)
	Páramo Mixto	7,2 \pm 0,1 (7,0 - 7,5)	8,0 \pm 0,2 (7,4 - 8,8)	66,5 \pm 0,3 (65,7 - 68,0)	8,0 \pm 0,1 (7,6 - 8,6)	33,4 \pm 0,4 (31,9 - 34,3)	48,8 \pm 0,3 (47,6 - 49,4)	131,2 \pm 17,6 (87,8 - 196,6)
Saltana	Polylepis	7,6 \pm 0,2 (7,3 - 7,8)	6,8 \pm 0,1 (6,4 - 7,2)	68,4 \pm 0,2 (67,7 - 69,1)	8,3 \pm 0,1 (8,2 - 8,5)	45,5 \pm 0,8 (44,4 - 49,6)	68,3 \pm 0,1 (68,1 - 68,6)	109,0 \pm 10,6 (69,0 - 145,4)
	Páramo Mixto	7,26 \pm 0,1 (7,1 - 7,5)	6,1 \pm 0,0 (6,0 - 6,2)	67,5 \pm 0,2 (66,9 - 68,3)	8,4 \pm 0,0 (8,3 - 8,5)	44,5 \pm 1,1 (42,1 - 49,6)	65,6 \pm 2,5 (53,1 - 68,4)	113,7 \pm 13,3 (78,9 - 153,6)

Tabla 3. Detalle del cálculo del Índice de calidad de la vegetación de la ribera andina (QBR-And) para los ríos de *Polylepis* de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Índice de calidad de la vegetación de la ribera andina (QBR-And)			
Calidad de la ribera para comunidades arbóreas	Carihuayco	Warmihuayco	Saltana
	<i>Polylepis</i>	<i>Polylepis</i>	<i>Polylepis</i>
Grado de cubierta de la zona de ribera	25	15	25
Estructura de la cubierta	25	25	25
Calidad de la cubierta	25	25	25
Grado de naturalidad del canal fluvial	25	25	20
TOTAL	100	90	95
Nivel de calidad QBR-And	Muy buena	Buena	Buena

Tabla 4. Detalle del cálculo del Índice de calidad de la vegetación de la ribera andina (QBR-And) para los ríos de Páramo Mixto de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Índice de calidad de la vegetación de la ribera andina (QBR-And)			
Calidad de la ribera para comunidades de pajonales de páramos y punas	Carihuayco	Warmihuayco	Saltana
	P. Mixto	P. Mixto	P. Mixto
Grado de cubierta de la zona de ribera	25	25	25
Calidad de la cubierta	25	10	25
Grado de naturalidad del canal fluvial	25	25	25
TOTAL	75	60	75
Nivel de calidad QBR-And	Muy buena	Buena	Muy buena

Tabla 5. Detalle del cálculo del Índice de hábitat fluvial (IHF) para los ríos de estudiados de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Calidad de hábitat fluvial (IHF)	Carihuayco		Warmihuayco		Saltana	
	<i>Polylepis</i>	Páramo Mixto	<i>Polylepis</i>	Páramo Mixto	<i>Polylepis</i>	Páramo Mixto
1. Inclusión de rápidos	5	5	5	0	10	5
2. Frecuencia de rápidos	10	10	10	10	10	10
3. Composición del sustrato	17	17	17	17	20	20
4. Regímenes de velocidad/profundidad	10	8	10	10	10	10
5. Porcentaje de sombra en el cauce	10	10	10	5	10	10
6. Elementos de heterogeneidad	10	6	10	6	10	8
7. Cobertura de vegetación acuática	30	30	15	25	25	25
TOTAL	92	86	77	73	95	88

Tabla 6. Resultado del análisis de varianza de Kruskal-Wallis entre factores físico-químicos y de calidad ecológica y tipos de páramo (bosque de *Polylepis* y Páramo Mixto) para los ríos de la zona de Palugullo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Valores con * presentan significancia estadística ($p < 0,05$). Columnas de la derecha indican la dirección del análisis estadístico: significativamente mayor (+), significativamente menor (-), y no existen diferencias significativas (=).

Parámetros físico-químicos	$H_{1,36}$	p	<i>Polylepis</i>	Páramo Mixto
pH	3,373	0,066	=	=
Temperatura (°C)	6,915	0,009*	+	-
Concentración de oxígeno (%)	9,853	0,002*	+	-
Concentración de oxígeno (mg/L)	1,091	0,296	=	=
Conductividad a temp. actual ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	17,194	0,000*	+	-
Conductividad a temp. estándar de 25 °C ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	12,574	0,000*	+	-
Caudal (L/s)	9,418	0,002*	+	-
Parámetros de calidad ecológica de río	$H_{1,6}$	p		
Cobertura del dosel (%)	27,000	0,000*	+	-
IHF	8,333	0,004*	+	-
Arena + Arcilla (%)	3,000	0,083	=	=
Grava + Canto (%)	0,333	0,564	=	=
Piedra + Bloque (%)	3,000	0,083	=	=

Tabla 7. Resumen de las tasas de descomposición (k) de tres especies de plantas: *Alnus*, *Gynoxis* y *Baccharis* y dos tipos de páramo: *Polylepis* y Páramo Mixto en los ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Cada dato corresponde al promedio de las tasas de descomposición de los 3 ríos estudiados.

Especies de Planta	k	Error Estándar
<i>Polylepis</i>		
<i>Alnus</i>	0,012	0,003
<i>Gynoxis</i>	0,023	0,008
<i>Baccharis</i>	0,037	0,009
Promedio	0,024	0,007
Páramo Mixto		
<i>Alnus</i>	0,007	0,001
<i>Gynoxis</i>	0,013	0,002
<i>Baccharis</i>	0,024	0,004
Promedio	0,015	0,005
Promedio		
<i>Alnus</i>	0,009	0,002
<i>Gynoxis</i>	0,015	0,002
<i>Baccharis</i>	0,029	0,006

Tabla 8. Totales y promedios de medidas de comunidad: riqueza (S), abundancia (N) y diversidad (N_1 = número efectivo de especies igualmente comunes) para macroinvertebrados encontrados en las bolsas de hojarasca entre tipos de páramo: *Polylepis* y Páramo Mixto, para los ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Medida de Comunidad		General	Tipo de Páramo	
			Polylepis	Páramo Mixto
Total	S	37	29	33
	N	5437	1712	3725
Promedio	S	5,10 ± 0,18	4,88 ± 0,22	5,31 ± 0,27
	N	20,59 ± 1,36	13,27 ± 0,97	27,59 ± 2,34
	N_1	3,47 ± 0,10	3,80 ± 0,16	3,15 ± 0,13

Tabla 9. Resumen del análisis de covarianza (ANCOVA) para las medidas de comunidad: riqueza (S), abundancia (N), diversidad (N_1 = número efectivo de especies igualmente comunes) entre diferentes factores (tiempo, tipo de páramo, especie de planta) para los ríos de la zona de Palugullo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Los valores con * presentan significancia estadística ($p < 0,05$).

S			
	g.l.	F	p
Intercepción	1	148,533	0,000
Tiempo	1	160,766	0,000*
Tipo de Páramo	1	1,271	0,261
Sp. Planta	2	2,076	0,127
Tipo de Páramo*Sp. Planta	2	0,890	0,412
Error	257		
N			
	g.l.	F	p
Intercepción	1	6,218	0,013
Tiempo	1	131,242	0,000*
Tipo de Páramo	1	40,971	0,000*
Sp. Planta	2	0,095	0,909
Tipo de Páramo*Sp. Planta	2	0,033	0,968
Error	257		
N_1			
	g.l.	F	p
Intercepción	1	274,646	0,000
Tiempo	1	67,737	0,000*
Tipo de Páramo	1	15,252	0,000*
Sp. Planta	2	1,272	0,282
Tipo de Páramo*Sp. Planta	2	0,530	0,590
Error	257		

Tabla 10. Abundancia relativa de macroinvertebrados por taxónen ríos de *Polylepis* y Páramo Mixto con su grupo funcional de alimentación (GFA) en ríos de Paluguillo, Ecuador.

Taxones	Abundancia relativa Páramo Mixto (%)	Abundancia relativa <i>Polylepis</i> (%)	GFA
Orthoclaadiinae sp.	47,61 ± 2,89	29,10 ± 3,40	Colector
<i>Hyalella</i>	11,66 ± 2,54	4,77 ± 1,32	Triturador
<i>Gigantodax</i>	8,49 ± 3,02	6,02 ± 1,72	Filtrador
<i>Parochlus</i>	4,53 ± 1,14	5,94 ± 1,69	Colector
<i>Anomalocosmoecus</i>	4,43 ± 1,00	5,05 ± 1,44	Depredador
<i>Austrelmis</i> (larva + adultos)	3,87 ± 0,74	2,94 ± 1,09	Colector
Scirtidae sp.	3,13 ± 1,15	1,85 ± 0,52	Filtrador
<i>Claudioperla</i>	2,82 ± 0,87	7,28 ± 1,81	Triturador
Empididae sp.	1,80 ± 0,41	0,80 ± 0,38	Depredador
<i>Chironomus</i>	1,43 ± 0,70	0,69 ± 0,28	Colector
<i>Nectopsyche</i>	1,26 ± 0,47	0,79 ± 0,35	Triturador
<i>Andesiops</i>	1,24 ± 0,38	3,42 ± 1,10	Colector
Planariidae sp.	1,18 ± 0,36	4,20 ± 1,18	Depredador
Ceratopogoninae sp.	1,06 ± 0,27	0,75 ± 0,31	Depredador
Oligochaeta sp. 1	1,04 ± 0,33	8,35 ± 2,07	Triturador
<i>Pedrowygomyia</i>	0,74 ± 0,43	0,46 ± 0,26	Filtrador
Oligochaeta sp. 2	0,57 ± 0,18	3,58 ± 1,14	Colector
<i>Metrichia</i>	0,46 ± 0,44	-----	Raspador
Pentaneurini sp.	0,45 ± 0,14	2,27 ± 0,89	Depredador
<i>Atopsyche</i>	0,41 ± 0,23	2,05 ± 0,74	Depredador
Eriopterini sp.	0,39 ± 0,16	2,25 ± 0,87	Colector
Hydracarina sp.	0,37 ± 0,12	4,48 ± 1,27	Depredador
<i>Paratanytarsus</i>	0,30 ± 0,12	1,03 ± 0,39	Filtrador
<i>Tipula</i>	0,27 ± 0,20	0,61 ± 0,27	Triturador
<i>Podonomus</i>	0,17 ± 0,08	0,51 ± 0,26	Colector
Hirudinea sp.	0,10 ± 0,05	-----	Depredador
<i>Ecuaphlebia</i>	0,05 ± 0,04	-----	Raspador
<i>Tanytarsus</i>	0,04 ± 0,03	-----	Filtrador
<i>Clognia</i>	0,04 ± 0,03	-----	Colector
<i>Rheotanytarsus</i>	0,03 ± 0,03	-----	Filtrador
<i>Contulma</i>	0,03 ± 0,03	-----	Colector
Sphaeridae sp.	0,02 ± 0,02	-----	Filtrador
Tabanidae sp.	0,02 ± 0,02	0,03 ± 0,03	Depredador
Limoniini sp.	-----	0,39 ± 0,24	Colector
<i>Laccobius</i> (adulto)	-----	0,26 ± 0,24	Depredador
Collembola sp.	-----	0,08 ± 0,08	Depredador
Hexatomini sp.	-----	0,03 ± 0,03	Depredador

Tabla 11. Comparación del Análisis de similitud de comunidades (ANOSIM) entre fechas de recolección de malla y entre tipos de páramo (*Polylepis* y Páramo Mixto), en ríos de la zona de Palugullo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

ANOSIM		
Diferencias entre fechas para tipos de páramo		
Comparación entre fechas	Estadístico R	Nivel de Significancia %
1, 2	0,03	5,9
1, 3	0,345	0,1
1, 4	0,45	0,1
1, 5	0,411	0,1
2, 3	0,189	0,1
2, 4	0,282	0,1
2, 5	0,217	0,1
3, 4	0,066	0,7
3, 5	0,154	0,1
4, 5	0,061	0,7
Global	0,221	0,1
Diferencias entre tipos de páramo para todas las fechas		
Global	0,158	0,1

Tabla 12. Matriz de disimilitudes entre fechas y entre tipos de páramo (*Polylepis* y Páramo Mixto) mediante el análisis SIMPER para ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. En rojo se muestra la mayor disimilitud entre las fechas.

SIMPER: Disimilitud promedio (%) dentro de todas las Fechas a través de los Tipos de Páramo					
Fecha	1	2	3	4	5
1		76,64	75,02	78,17	78,89
2	76,64		76,62	79,69	79,75
3	75,02	76,62		61,38	64,77
4	78,17	79,69	61,38		61,47
5	78,89	79,75	64,77	61,47	
SIMPER: Disimilitud promedio dentro de los Tipos de Páramo a través de todas las Fechas					
Disimilitud promedio (%)			71,03		

Tabla 13. Comparación de taxones que contribuyen a disimilitud entre fechas 2 y 5 (las de mayor disimilitud según Tabla 12) mediante análisis de SIMPER y entre tipos de páramo para ríos de la zona de Palugullo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

SIMPER: Disimilitud entre Fecha 2 y 5 (Disimilitud promedio = 79,65 %)					
Taxones	Abundancia promedio Fecha 2	Abundancia promedio Fecha 5	Disimilitud promedio	Disimilitud/DE	Contribución %
Orthoclaudiinae sp.	0,84	2,2	13,6	1,44	17,06
<i>Parochlus</i>	0,12	0,69	6,86	0,8	8,6
<i>Hyaella</i>	0,42	0,77	6,56	0,8	8,22
Oligochaeta sp. 2	0	0,62	6,09	0,86	7,64
<i>Anomalocosmoecus</i>	0,16	0,47	4,84	0,7	6,07
<i>Austrelmis</i>	0,04	0,61	4,43	0,81	5,56
SIMPER: Disimilitud entre Tipos de Páramo (Disimilitud promedio = 71,03 %)					
Especies	Abundancia promedio <i>Polylepis</i>	Abundancia promedio P. Mixto	Disimilitud promedio	Disimilitud/DE	Contribución %
Orthoclaudiinae sp.	1,15	2,11	12,31	1,03	17,33
<i>Hyaella</i>	0,28	0,77	6,86	0,71	9,66
<i>Gigantodax</i>	0,22	0,25	5,11	0,47	7,19
<i>Parochlus</i>	0,33	0,42	4,4	0,62	6,2
<i>Claudioperla</i>	0,41	0,25	4,28	0,66	6,02
<i>Anomalocosmoecus</i>	0,35	0,36	4,25	0,76	5,99

Figuras



Foto: Esteban Suárez

Foto: Andrea C. Encalada

Figura 1. Comparación de tipos de páramo estudiados para experimento de descomposición en ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador: páramo de *Polylepis* (izquierda); páramo mixto (derecha).



Foto: Andrea C. Encalada

Figura 2. Mallas de plástico utilizadas en los experimentos de descomposición en ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador: mallas finas (izquierda; no utilizadas en este experimento), y mallas gruesas (derecha; utilizadas en este experimento).

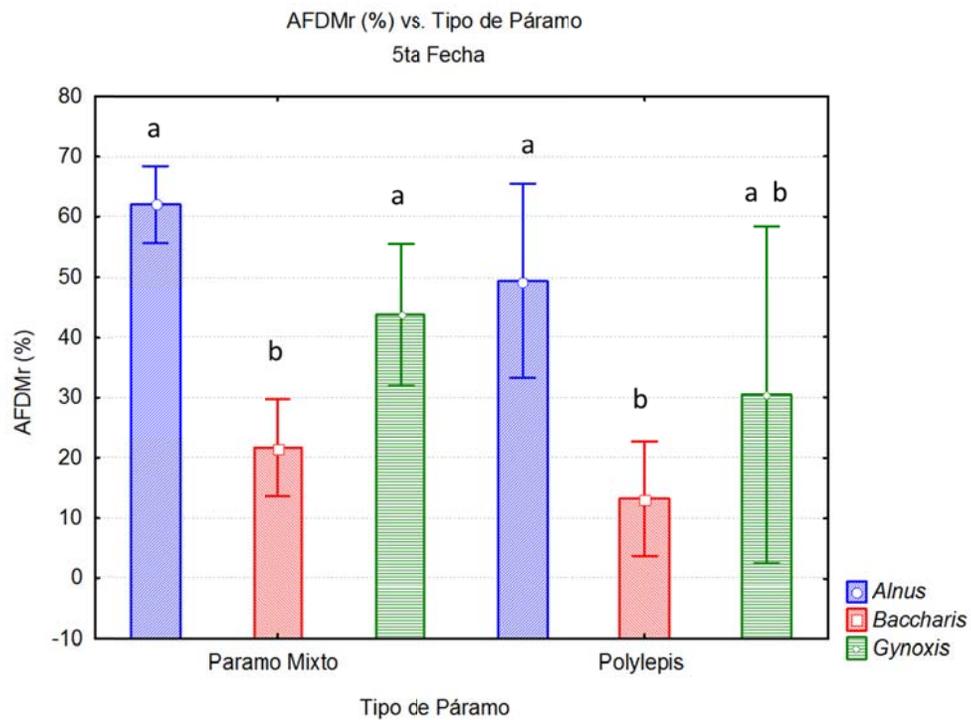


Figura 3. Promedio (± 1 error estándar) de % AFDMr en la 5^{ta} fecha de recolección de experimento de descomposición entre tipos de páramo: *Polylepis* y Páramo Mixto, categorizado entre especies de plantas: *Alnus*, *Gynoxis* y *Baccharis* para ríos de la zona de Palugullo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Letras diferentes denotan diferencias significativas ($p < 0,05$) entre especies de planta para cada tipo de páramo.

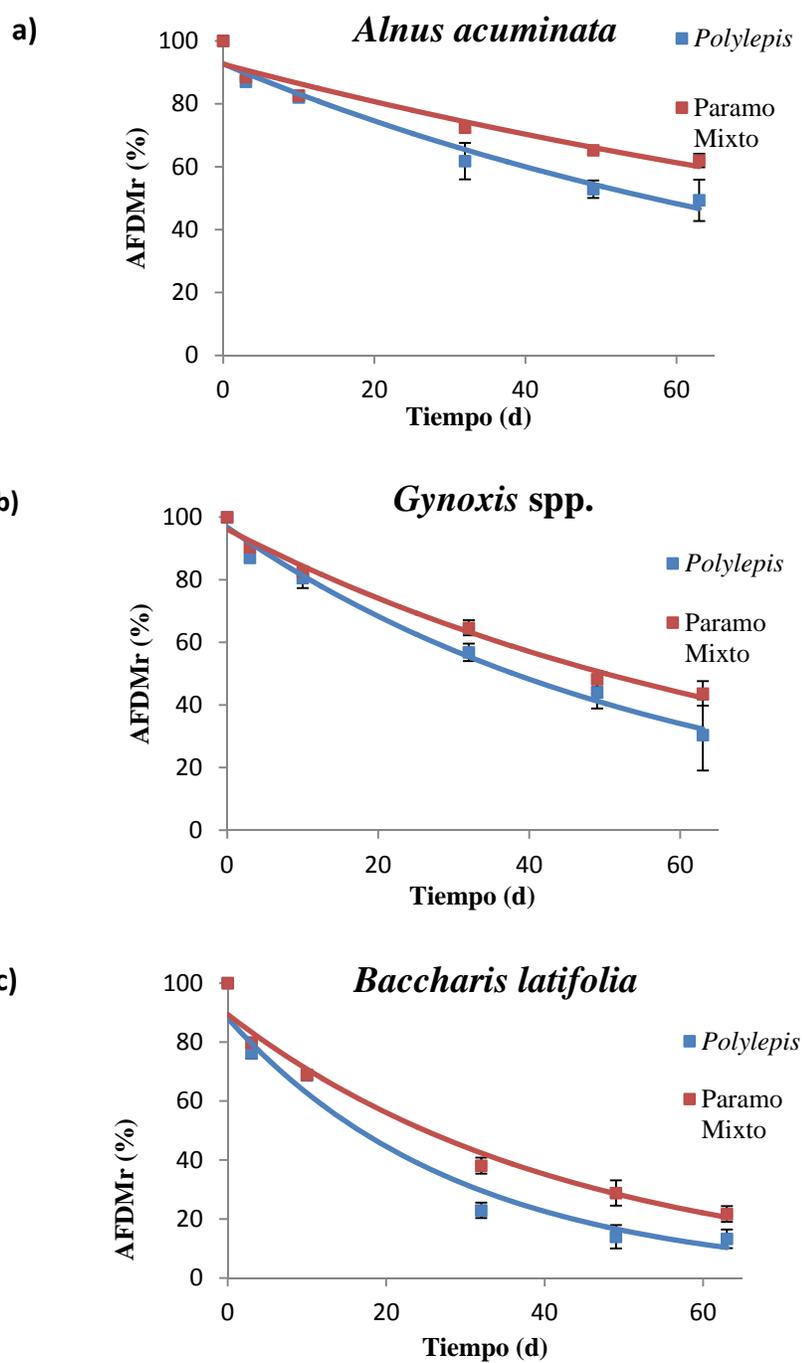


Figura 4. Comparación de %AFDMren el tiempo entre especies de plantas en experimento de descomposición de ríos de la zona de Paluguillo, Ecuador: a) *Alnus*, b) *Gynoxis* y c) *Baccharis*. Cada punto significa el promedio (± 1 error estándar) entre ríos estudiados para cada fecha de recolección. Regresión exponencial diagramada.

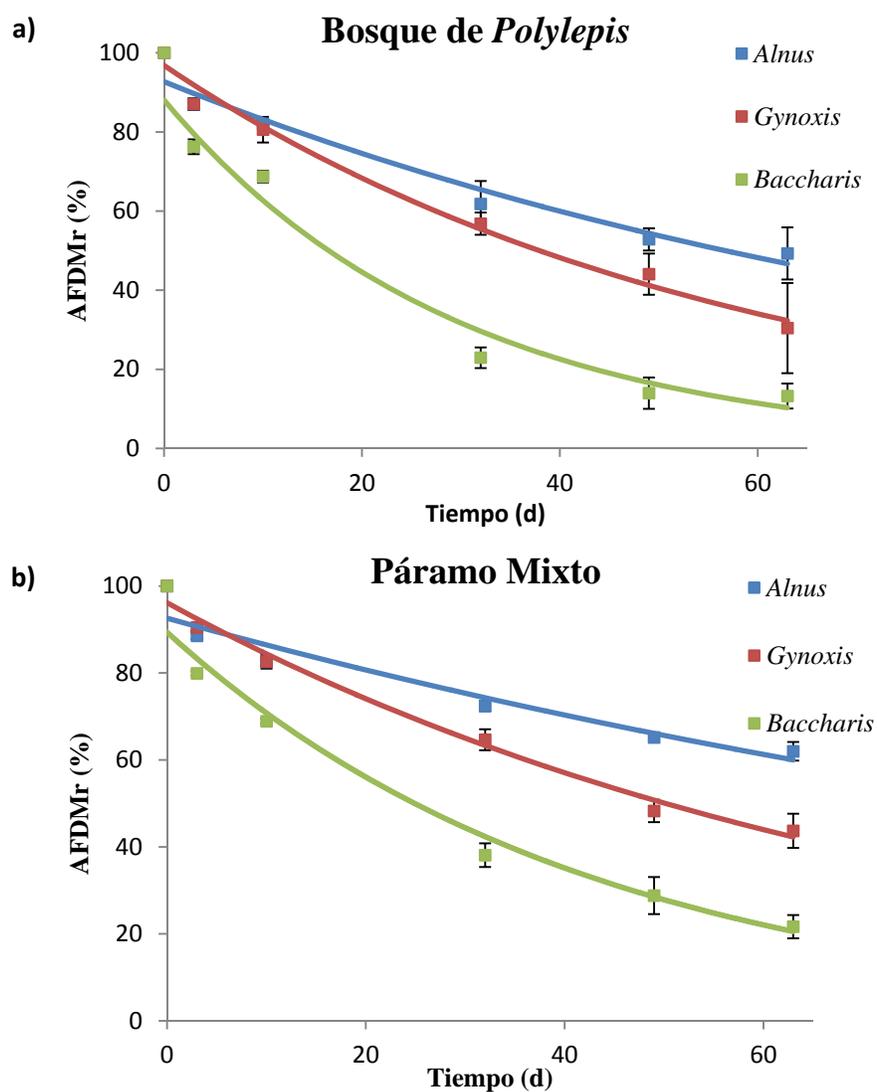


Figura 5. Comparación de %AFDMren el tiempo entre tipos de páramos en experimento de descomposición de ríos de la zona de Palugillo, Ecuador: a) *Polylepis*, b) Páramo Mixto. Cada punto significa el promedio (± 1 error estándar) entre ríos estudiados para cada fecha de recolección. Regresión exponencial diagramada.

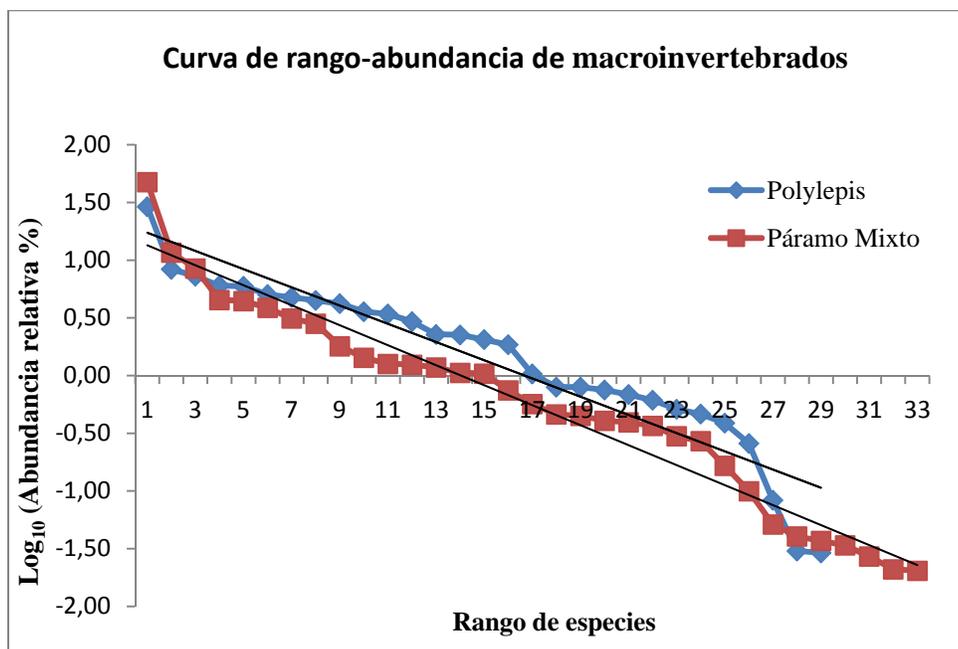


Figura 6. Comparación de curvas de rango-abundancia entre tipos de páramo (*Polylepis* y Páramo Mixto) para los taxones de macroinvertebrados encontrados en las mallas de descomposición en los ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Regresión lineal representada.

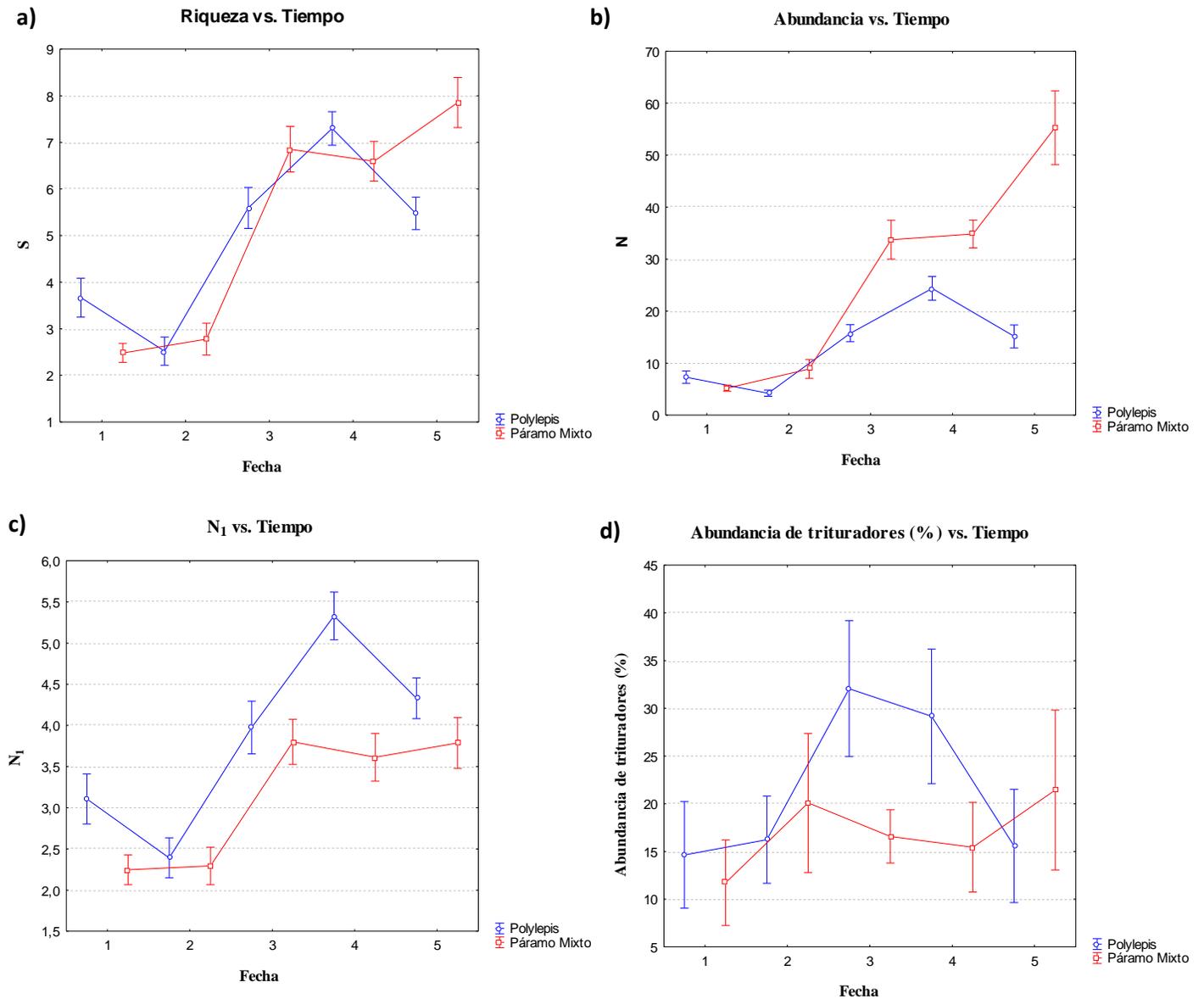


Figura 7. Medidas de comunidad en el tiempo en los dos tipos de páramo (*Polylepis* y Páramo Mixto): a) riqueza de especies (S), b) abundancia (N), c) diversidad (N_1), y d) abundancia relativa de trituradores (%), para experimentos de descomposición realizados en ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Cada punto significa el promedio (± 1 error estándar) entre ríos estudiados para cada fecha.

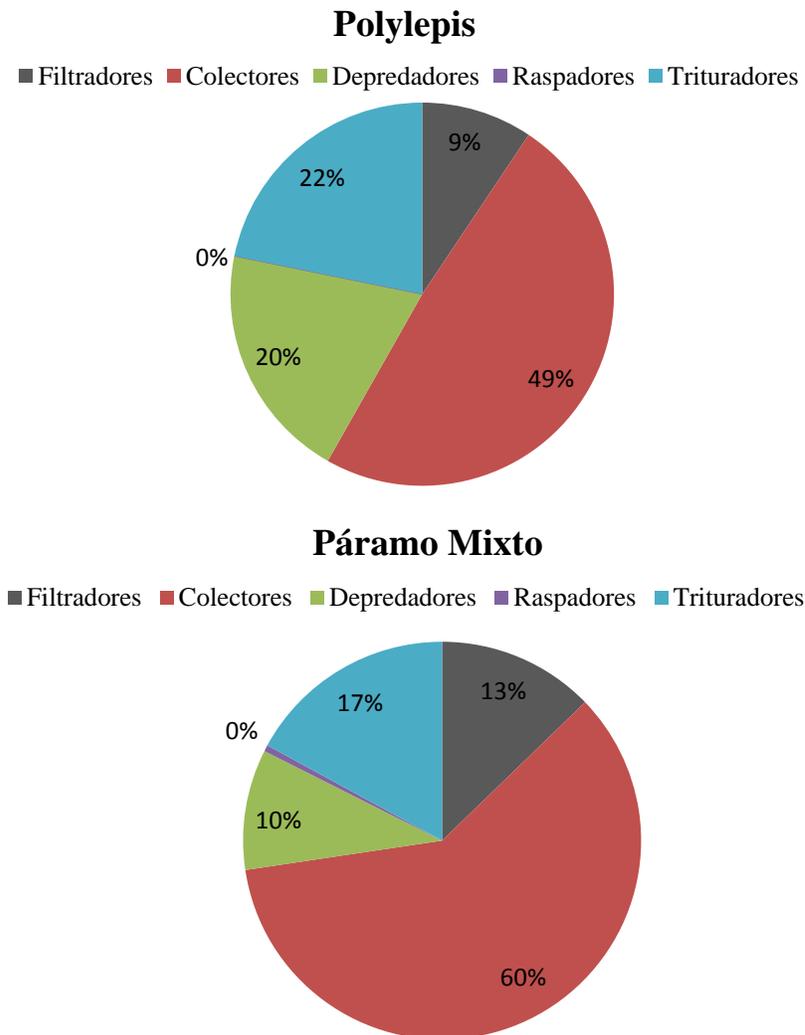


Figura 8. Abundancia relativa (%) de GFA por malla de descomposición entre tipos de páramo: *Polylepis* (arriba) y Páramo Mixto (abajo), para experimentos realizados en ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

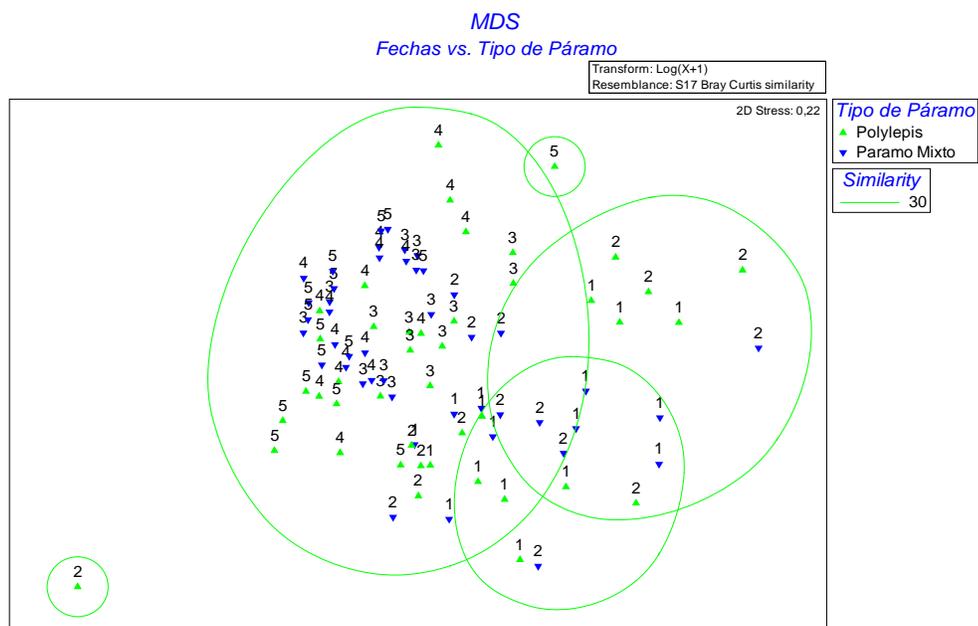


Figura 9. Análisis espacial (MDS) de las comunidades de macroinvertebrados encontradas en las mallas de descomposición para los experimentos realizados en los ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Los números indican las fechas de recolección y los símbolos el tipo de páramo (*Polylepis* y Páramo Mixto). Las agrupaciones diagramadas se realizaron mediante CLUSTER y se establecieron para un índice de similitud del 30%.