

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

**Hifomicetes tropicales de páramo y su rol en la
descomposición de hojarasca**

María José Rendón Cedeño

Tesis de grado presentada como requisito para la obtención del título de:
Ecología y Manejo de Recursos naturales mención en
Ecología Aplicada

Quito, Marzo de 2012

Universidad San Francisco de Quito
Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

HOJA DE APROBACIÓN DE TESIS

**Hifomicetes tropicales de páramo y su rol en la
descomposición de hojarasca**

María José Rendón Cedeño

Andrea Encalada, Ph.D.
Directora y Comité del Proyecto Final
Coordinadora del Área de Ecología

Esteban Suárez, Ph.D.
Comité de Proyecto Final
Director de la Maestría en Ecología

Dra. Blanca Ríos-Touma
Comité del Proyecto Final
Investigadora Asociada

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

Quito, Mayo de 2012

© Derechos de autor
María José Rendón Cedeño
2012

Agradecimientos

Agradezco a mi directora de tesis Andrea C. Encalada, por todo el esfuerzo realizado durante esta investigación, por sus enseñanzas tanto en el campo como en el laboratorio y por su paciencia a lo largo de todo el estudio y por su incondicional ayuda. También agradezco a Blanca Ríos Touma por su colaboración en el campo, por sus sugerencias y por el aporte académico en la bioestadística.

También agradezco a los integrantes del Laboratorio de Ecología Acuática de la Universidad San Francisco (LEA-USFQ), en especial a Maja Celinscak, por su aporte en el campo, pero sobre todo por su increíble aporte logístico en el laboratorio. A Esteban Suárez por su apoyo en algunas salidas de campo y por sus valiosos comentarios tanto estadísticos como de contenido. A Pablo Riera, por manejar toda el área de laboratorios y facilitarme los materiales necesarios y contar con su apoyo durante todo el proceso.

Quisiera agradecer a mi familia, en especial a mi madre por todo su apoyo a lo largo de este estudio, por los ánimos que me dio cada día y en especial por ser mi fortaleza. Por último, agradezco a todos mis amigos que me brindaron ayuda tanto en el campo, como en el laboratorio: Isabel Villaruel, Cristina Vintimilla, Denisse Dalgo, Camila Acosta, Gabriela Galarza, Juliana Gómez, María Emilia Balarezo y otros compañeros. En especial a José Pontón, que no solo fue mi compañero de trabajo durante esta tesis, sino un gran amigo que me ayudo incondicionalmente.

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. El objetivo de este estudio fue analizar la importancia de los Hiphomicetes en la descomposición de hojarasca en ríos de altura ubicados en zonas tropicales, entre dos tipos de ríos de páramo. Se condujo un experimento en tres ríos que atraviesan zonas de Bosque de *Polylepis* y Páramo Mixto en un rango altitudinal de 3700-3900 msnm. En cada río, se estudió la descomposición de tres especies diferentes de plantas, cada una con diferente calidad foliar: *Alnus acuminata* (Betulaceae), *Baccharis latifolia* (Asteraceae), *Gynoxis spp* (Asteraceae), utilizando bolsas de malla fina (0.5 mm de ojo de red) durante un período de 63 días. Estas mallas permitieron discriminar el ingreso de invertebrados para así poder analizar la actividad microbiana. El porcentaje de pérdida de masa no fue significativamente diferente entre tipos de páramos. Sin embargo, las tasas de descomposición de cada tipo de planta si fue significativamente diferente, en donde la tasa más alta presentó *B. latifolia*, seguido de *Gynoxis spp.* y por último *A. acuminata*. Las tasas de descomposición obtenidas sugieren que la descomposición en páramos no es lenta después de comparar con otros estudios en zonas tropicales y templadas. Los hallazgos muestran que los Hiphomicetes presentan selectividad hacia el tipo de sustrato que colonizan de tal forma que determinan que materia orgánica se va a descomponer más rápido. Sin embargo, el proceso de descomposición es complejo y se ve afectado por factores intrínsecos de cada ecosistema. Este estudio remarca la importancia de investigar más acerca de qué factores tanto físicos como químicos hacen que ciertas hojas sean más seleccionadas que otras. A su vez, también se deberían hacer más investigaciones que involucren otros procesos como la productividad primaria, la retención de materia orgánica, etc. de tal forma que se pueda tener una visión más grande sobre el funcionamiento de estos ecosistemas, que hoy en día se encuentran bajo fuerte presiones antropogénicas.

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. The objective of this study was to examine the importance of Hyphomycetes 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 fine mesh bags (0.5 mm) during a period of 63 days. These bags limited the access of invertebrates to the leaves, allowing us to analyze just the effect of Hyphomycetes. Percentage of mass loss was not significantly different between *Polylepis* forest and mix shrub-land. However, percentage of mass loss was higher for *B.latifolia* than for *Gynoxis spp.* than for *A. acuminata*. After comparing the percentages of mass loss with other studies made in tropical and temperate zones, data suggest that decomposition in paramos is not slow. Also, data shows that Hyphomycetes present selectivity towards the type of leaf that they colonize, influencing in the decomposition rates by making some leaf litter degrade faster than other. However, the decomposition process is complex and is affected by many intrinsic factors of each ecosystem. This study highlights the value of investigating what chemical and physical characteristics make some leaves to be chosen by Hyphomycetes more than others. Also, is important to study ecological processes in poorly-known ecosystems such as the páramo, and its relation with the structure and composition of lotic communities, taking care that these ecosystems are under strong anthropogenic pressures.

Tabla de Contenido

Agradecimientos.....	iv
Resumen.....	v
Abstract.....	vi
Lista de Tablas.....	vii
Lista de Figuras.....	x
Introducción.....	1
Métodos.....	8
Resultados.....	16
Discusión.....	20
Referencias.....	27
Tablas.....	32
Figuras.....	46

Lista de Tablas

Tabla 1. Datos geográficos de los ríos muestreados para el estudio de descomposición orgánica en la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Tabla 2. Datos sobre la calidad ecológica de los tres ríos muestreados para el experimento de descomposición en la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. En los datos de la cobertura del dosel, se especifica la media \pm error estándar.

Tabla 3. Datos de los parámetros físico-químicos de los ríos muestreados en la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Se especifica la media \pm error estándar

Tabla 4. Detalle de los Análisis químicos de las muestras de agua para Nitritos, Nitratos, Fosfatos y Sulfatos, de los ríos muestreados en la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Se especifica la media \pm error estándar.

Tabla 5. Datos obtenidos 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 6. Datos obtenidos 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 7. Datos obtenidos del cálculo del Índice de hábitat fluvial (IHF) para los ríos de estudiados de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Tabla 8. . Detalle de los resultados obtenidos del análisis de varianza de Kruskal-Wallis entre los tipos de páramo (*Polylepis*, Mixto) en cuanto a los factores físico-químicos y de calidad ecológica para los ríos muestreados en la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Valores con * presentan significancia estadística ($p < 0,05$). Columnas de la derecha indican los resultados de la prueba estadística: significativamente mayor (+), significativamente menor (-), y no existen diferencias significativas (=).

Tabla 9. 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.

Tabla 10. Detalle de las especies más representativas en los ríos de Páramo Mixto y Bosque de *Polylepis*, de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Tabla 11. Detalle de las morfo-especies y especies encontradas exclusivamente en ríos de Bosque de *Polylepis* y Páramo Mixto, de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Tabla 12. Resumen del análisis de covarianza (ANCOVA) para las medidas de comunidad: riqueza (S), abundancia (N), diversidad (N_1) 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 13. Comparación de taxones que contribuyen a disimilitud entre fechas 1 y 5 mediante el análisis de disimilitud SIMPER, para ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Tabla 14. Número de mallas finas con presencia de invertebrados. Detalle de las fechas, el tipo de páramo y especie de planta en donde se encontraron los macroinvertebrados.

Lista de Figuras

Figura 1. Mapa de la Sub-Cuenca del Río Guayllabamba que forma parte de la Gran Cuenca del Río Esmeraldas, en donde se muestrearon los ríos de la zona de Paluguillo.

Figura 2. Foto del Bosque de *Polylepis*, uno de los tipos de páramo por donde pasan los ríos estudiados para el análisis de descomposición.

Figura 3. Foto de Páramo Mixto, uno de los tipos de páramo por donde pasan los ríos estudiados para el análisis de descomposición.

Figura 4. Mallas de plástico utilizadas en los experimentos de descomposición en ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador: mallas finas (izquierda; utilizadas en este experimento, y mallas gruesas (derecha; no utilizadas en este experimento).

Figura 5. Promedio (± 1 error estándar) de % AFDMr en la 5^{ta} fecha de recolección del experimento de descomposición entre tipos de páramo: *Polylepis* y Páramo Mixto, categorizado entre especies de plantas: *Alnus acuminata*, *Gynoxis spp.* y *Baccharis latifolia* para ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Figura 6. Comparación de %AFDMr en el tiempo entre especies de plantas en experimento de descomposición en ríos de la zona de Paluguillo, Ecuador: a) *Alnus*, b) *Gynoxis* y c) *Baccharis*.

Figura 7. Comparación de %AFDMr en el tiempo entre tipos de páramos en experimento de descomposición de ríos de la zona de Paluguillo, Ecuador: a) *Polylepis*, b) Páramo Mixto.

Figura 8. Medidas de comunidad en el tiempo en base a las especies de hojas (*Alnus*, *Baccharis*, *Gynoxis*): a) riqueza de especies (S), b) abundancia (N), c) diversidad (N_1), 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 9. Análisis espacial (MDS) de las comunidades de Hiphomicetes 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 especie de planta (*Alnus*, *Baccharis*, *Gynoxis*). Las agrupaciones se realizaron mediante CLUSTER y se establecieron para un índice de similitud del 30%.

Figura 10. Medida de la tasa de esporulación de los Hiphomicetes en el tiempo: a) en base al tipo de páramo (Mixto o de *Polylepis*), b) en base a las especies de hojas (*Alnus*, *Baccharis*, *Gynoxis*). Cada punto significa el promedio (± 1 error estándar) entre ríos estudiados para cada fecha.

Introducción

La descomposición de materia orgánica constituye un proceso clave y limitante en los ciclos de los nutrientes, por lo que desde hace mucho tiempo se ha intentado comprender los mecanismos que lo controlan (Álvarez 2005). Es un proceso complejo, ya que se manifiesta a nivel de comunidad siendo un proceso compuesto e integrador en donde los mecanismos de funcionamiento varían entre distintos sistemas (Álvarez 2005), y es regulado por procesos tanto bióticos (descomponedores y el tipo de materia orgánica) como abióticos (ej., temperatura) (Cousteaux, Bottner y Berg 1995).

En ecosistemas lóticos existen dos fuentes principales de materia orgánica, la materia que se origina por procesos fotosintéticos y la materia de origen terrestre que proviene de la vegetación aledaña. El proceso de fotosíntesis es una fuente importante de energía para ecosistemas que no están cubiertos por el dosel de la vegetación ribereña, es decir son autótrofos (Abelho 2001). Por esto, ciertos autores argumentan que conforme los cuerpos de agua van subiendo de orden, la autotrofía se vuelve más importante en la generación de materia orgánica ya que disminuye el efecto de sombra (Abelho 2001). No obstante, los cuerpos de agua o ríos de primer orden generalmente están cubiertos por el dosel de la vegetación ribereña y tienen temperaturas bajas, características que limitan la producción primaria (Abelho 2001). Es así que en estos ecosistemas, la materia orgánica proveniente de la vegetación ribereña es la fuente más importante de energía (Abelho, Cressa y Graca 2005; Gulis, Ferreira y Graça 2006), y su descomposición, libera nutrientes al sistema y por tanto es un proceso esencial para la funcionalidad de los mismos (es decir es un sistema heterótrofo).

La cantidad de materia orgánica producida en los bosques que ingresa a los cuerpos de agua varía considerablemente y depende de varios factores como: el clima, la vegetación, tipo de suelo, edad de los árboles, y características morfológicas de los ríos. Su composición incluye hojas, flores, ramas, frutas, entre otras partes de las plantas (Lamberti y Gregory 2006). No obstante, las hojas son generalmente el elemento más importante, ya que constituyen entre el 41 al 98% de esta fuente de energía (Abelho 2001).

En sistemas lóticos, la materia orgánica que entra al ecosistema proviene desde río arriba, por movimientos verticales (caída de hojarasca del dosel) o lateralmente desde la ribera por deslizamiento y acción del viento (Abelho 2001; Elozegi y Pozo 2005). Cuando esta materia ingresa al entorno acuático se encuentra en forma de materia orgánica en partículas gruesa (MOPG), la cual tiene un tamaño > 1 mm y generalmente es retenida en ríos de bajo orden o de cabecera hasta que se fracciona y se convierte en materia orgánica de partículas fina (MOPF, $0.5 \mu\text{m} - 1$ mm), que es más fácil de ser transportada (Whiles y Wallace 1997). Esta conversión de materia ocurre por procesos físicos y actividad biológica (Berg y McClaugherty 2008) y su descomposición es el proceso clave que enlaza los ciclos de los nutrientes con la productividad de los ríos (Graca 2001).

La descomposición de hojarasca se da por cuatro procesos fundamentales: lixiviación, degradación por actividad microbiana, alimentación de macroinvertebrados, y fragmentación (Abelho, Cressa y Graça 2005); procesos que se dan al mismo tiempo y son interactivos entre sí (Gonçalves *et al.* 2006). La tasa o velocidad con la que se da este proceso está determinado por varios factores ambientales como temperatura, especies de plantas, abundancia de microorganismos, invertebrados, acidez, y cantidad de oxígeno y nutrientes disueltos en el

ecosistema (Webster y Benfield 1986). Debido a esto, se puede afirmar que este proceso depende de la estructura de la comunidad de vegetación aledaña ya que es la fuente más importante de energía, y cambios en su composición pueden alterar los procesos físico-químicos del ecosistema e influenciar el tiempo, cantidad y calidad de materia orgánica particulada que entra al río (Graca *et al.* 2002; Whiles y Wallace 1997; Abelho 2001).

Los microbios (bacterias y hongos) juegan un rol fundamental en este proceso ya que son los primeros colonizadores de la superficie de las hojas (Abelho, Cressa y Graca 2005; Berg y McClaugherty 2008). Los Hifomicetes (Hongos Indoldianos) son los encargados de producir enzimas capaces de romper y degradar el material orgánico como la celulosa, que luego es incorporado a su biomasa, y de macerar las hojas de tal forma que sean más palatables para los macroinvertebrados (Graca *et al.* 2002; Bärlocher, Gessne & Graca 2005). Algunos estudios de laboratorio muestran que los Hifomicetes y las bacterias tienen relaciones sinérgicas en donde cada una crece significativamente más rápido en presencia de la otra; sin embargo, la biomasa de los hongos es mucho mayor dominando así el proceso de colonización de las hojas (Abelho 2001).

Existe una relación entre la calidad y cantidad de hojarasca que ingresa al ecosistema, ya que estos factores influyen las propiedades fisiológicas, el tamaño, composición, y función de las comunidades microbianas, aspectos que a su vez determinan el grado de descomposición y los cambios químicos que se dan durante la descomposición (Berg, y McClaugherty 2008). Mientras más acelerado es este proceso, más rápido se libera energía y nutrientes al sistema aumentando así la productividad del mismo (Abelho 2001). Se ha demostrado, por ejemplo, que taninos y los compuestos secundarios involucrados en los

mecanismos de defensa de las plantas, pueden interferir con las enzimas producidas por microbios y en la actividad alimenticia de invertebrados detritívoros, dando como resultado tasas de descomposición más bajas (Graça *et al.* 2002). Por otro lado, hojas ricas en nitrógeno y otros nutrientes tienen tasas de descomposición más rápidas ya que son preferidas por los trituradores y otros organismos acuáticos (Galizzi y Marchese 2009).

Durante el proceso de colonización los sustratos suaves y de alta calidad son preferidos por los descomponedores (Ferreira, Encalada y Graça *in press*), y los Hifomicetes acuáticos rápidamente reemplazan a los descomponedores terrestres (Graça *et al.* 2002). Esta colonización de hojas o sustratos puede ocurrir por varios métodos; sin embargo, el más predominante se da por esporas asexuales que llegan a la superficie de las hojas y se quedan ahí para empezar la descomposición (Dang, Gessner y Chauvet 2006). En ríos templados, las interacciones entre la cantidad de materia orgánica, descomponedores y factores físicos son relativamente bien conocidas y han sido ampliamente estudiados (Wallace y Webster 1996; Graça 2001). En contraste, no se conoce mucho acerca del funcionamiento de los ríos tropicales y existe una falta de información acerca de la cantidad, el almacenamiento y el ciclo de descomposición de materia orgánica que entra a los ecosistemas, a pesar de que en algunos de estos ríos, la hojarasca es la fuente más importante de energía (Ríos-Touma, Encalada y Prat 2009; Encalada *et al.* 2010). Además, hay muy poca información acerca de la actividad y colonización microbiana y su rol en la descomposición e influencia en las comunidades de macroinvertebrados (Abelho, Cressa y Graca 2005; Cressa y Smits 2007).

Se considera que tanto los microorganismos como los invertebrados trituradores tienen un rol importante en la descomposición de hojarasca porque convierten una gran parte del

detrito a CO₂, materia orgánica disuelta, materia orgánica en partículas finas y generan biomasa (Mathuriau, Chauvet 2002). Sin embargo, algunos autores consideran que la importancia relativa entre la descomposición ocasionada por macroinvertebrados trituradores vs la actividad microbiana aumenta en latitudes más altas y frías a lo largo del gradiente latitudinal, ya que en zonas tropicales los microorganismos se ven favorecidos por las temperaturas más altas que incrementan su actividad biológica (Abelho, Cressa y Graca 2005; Wantzen, y Wagner 2006; Irons *et al.* 1994; Boyero *et al.* 2011).

Una de las características más importantes que diferencian los ríos de zonas templadas con ríos tropicales es el constante ingreso de materia orgánica a lo largo del año ya que no hay estacionalidad; de tal forma que los picos de ingreso de materia orgánica en estos ecosistemas se pueden deber a tormentas ocasionadas por el inicio o fin de la época lluviosa, o a cambios fenológicos de las plantas debido a la época seca (Ríos-Touma, Encalada y Prat. 2009). En ríos de las montañas de los trópicos, también hay un ingreso importante de material orgánico desde la vegetación de ribera (Ríos-Touma, Encalada y Prat. 2009). Sin embargo, se sabe muy poco de la dinámica de materia orgánica en estos ecosistemas, por ejemplo cuanto se retiene en el lecho del río o cuanto se transporta por la columna de agua. Así mismo, se conoce muy poco sobre la estructura de la comunidad de descomponedores acuáticos, tanto microbianos (bacterias y hongos) como no-microbianos (e.j. invertebrados acuáticos). Además, aún no se entiende cómo funcionan los procesos ecosistémicos y concretamente la descomposición de materia orgánica en ríos tropicales de altura (i.e. en los ecosistemas del páramo). Entender sobre la ecología de estos ríos de páramo es primordial ya que son fundamentales en la purificación del agua, prevención de la erosión, provisión del agua y la conservación del suelo y la diversidad (Encalada, *et al.* 2011).

El páramo es un ecosistema único y esencial porque tiene un importante valor científico y ecológico, ya que es considerado como la "fábrica" de agua, o la "cuna" del sistema hídrico de los neotrópicos (Hofstede, 1997). Además, mucha del agua que se usa en ciudades Andinas viene de los ríos y embalses de las zonas de páramo (Ordoñez 2011). Sin embargo, las regiones Andinas están altamente pobladas y los ecosistemas naturales se encuentran bajo una alta presión antropogénica (Encalada *et al.* 2011). En los páramos del Ecuador, hay un elevado endemismo tanto de especies vegetales como animales (Vásconez 2001), sin embargo la mayor parte de la vegetación del páramo ya ha sido transformada debido a prácticas agrícolas y ganaderas extensivas (Hofstede *et al.* 2002). Este cambio generalizado del uso del suelo, causa disminución de la vegetación ribereña, aumento en la erosión y cambia procesos ecológicos transcendentales en los ecosistemas lóticos (Encalada *et al.* 2011). Es esencial que se conduzcan estudios experimentales dentro de ecosistemas lóticos en páramos para entender esta dinámica y sus principales descomponedores. A pesar de que existen algunos estudios sobre invertebrados descomponedores en ríos Andinos (Ríos-Touma, Encalada y Prat 2009; Acosta y Prat 2011), no existen estudios de descomponedores microbianos en ríos de los páramos. Los hongos hifomicetes, son de especial importancia porque, como se mencionó anteriormente, condicionan la hojarasca y la hacen más palatable para que otros organismos mayores la puedan aprovechar. Es importante que entendamos como hojas de diferente valor nutricional, propias de estos ecosistemas, así como las condiciones ambientales de los ríos influyen sobre la abundancia, diversidad o biomasa de estos hongos acuáticos, que son generalmente los principales descomponedores microbianos en ecosistemas lóticos, y que por lo tanto contribuyen fuertemente en el proceso de descomposición de hojarasca (Albeho 2001; Cressa y Smits 2007; Petit *et al.* 2012).

En este contexto, el objetivo de este estudio es comparar las tasas de descomposición de tres diferentes tipos de hojas, que varían en su calidad y composición, entre dos tipos de páramo (páramo mixto arbustivo y páramo arbóreo de *Polylepis incana*), y conocer más acerca de la comunidad de Hifomicetes involucrados en este proceso. En consecuencia, aprender más acerca de la descomposición en ríos tropicales de páramo, poder entender su funcionamiento y aportar esta información para un adecuado manejo del ecosistema. De acuerdo a lo planteado anteriormente, se esperaría que las tasas de descomposición en ríos de *Polylepis* sean más lentas que en páramo mixto, ya que tiene una mayor cobertura de dosel, posiblemente temperaturas más bajas y por tanto las tasas metabólicas y los procesos de descomposición y actividad microbiana serían más lentos o menos eficientes.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se llevo a cabo durante los meses de enero a abril del 2012, en ríos que se encuentran en la zona de Paluguillo, en la cuenca del Guayllabamba, que a su vez son parte de la gran cuenca del Esmeraldas que drena al Océano Pacífico (Fig. 1). Se escogió tres ríos (Warmihuayco, Carihuayco y Saltana) que se encuentren en condiciones ambientales similares y se realizó los experimentos en seis sitios de muestreo, tres en localidades donde la zona ribereña era de Páramo mixto y tres en zonas de bosque de *Polylepis* (Tabla 1, Fig. 2, 3). Los páramos son un conjunto de ecosistemas de alta montaña (3000 a 4500 m) que se caracterizan por una alta pluviosidad, un alto rango de fluctuación diaria de la temperatura y un alto endemismo de especies vegetales y animales (Encalada, *et al.* 2011; Bernal, *et al.* 2006). Los ríos de páramo, debido a los amplios gradientes altitudinales, se caracterizan por ser rápidos, fríos, turbulentos, bien oxigenados y contienen un sin número de organismos acuáticos claves para el funcionamiento del ecosistema (Encalada, *et al.* 2011).

La vegetación de páramo mixto se caracteriza por tener formaciones vegetales como cojines o almohadillas (e.g. *Azorella* spp.), pajonal (*Calamagrostis* sp. *Festuca* sp.), y arbustos esclerófilos (*Gynoxis* spp., *Diplostephium* spp.) entre otros. En la zona alta de Paluguillo, el páramo mixto, se encuentra en buenas condiciones y hay poca alteración de la vegetación cerca de los ríos, a excepción de ganado vacuno en algunas haciendas (Ordoñez 2011). Los bosques del género *Polylepis*, son muy tupidos y probablemente hace varias décadas había mayores extensiones de diferentes especies de este género en los páramos (Segovia 2011). Los ríos que recorren el páramo mixto, en general reciben más luz que

aquellos que pasan por los bosques de *Polylepis*, que tienen mayor cobertura de dosel, por lo que la cantidad de luz es limitada.

Caracterización de parámetros ambientales de los ríos

Para caracterizar y ver las diferencias entre los dos diferentes tipos de ríos del estudio (*Polylepis* y páramo mixto), se midieron varios parámetros ambientales de los ríos y su entorno. Se tomaron, una sola vez, los puntos GPS de los sitios muestreados, la altitud y se analizó la cobertura vegetal de dosel por medio de un densiómetro esférico; se tomó los datos en tres lugares diferentes a lo largo del tramo muestreado y se calculó el promedio de los datos. Para cada río muestreado, se realizó un análisis del índice de calidad de la vegetación de la rivera andina (QBR-And) tanto para comunidades arbóreas (sitios de *Polylepis*) como para comunidades de pajonal de páramos y punas (sitios de Páramo Mixto) (Tablas 5 y 6 respectivamente); y también se realizó un estudio del Índice de hábitat fluvial (IHF) (Tabla 7). Estos índices se aplicaron de acuerdo al protocolo C.E.R.A (Calidad Ecológica de Ríos Altoandinos) de Acosta *et al.* (2009).

En cada unas de las fechas del experimento (ver abajo), se hicieron mediciones de pH, porcentaje y concentración de oxígeno, temperatura, y conductividad. Para realizar las mediciones de pH y conductividad se utilizó un dispositivo portátil YSI63 de pH y conductividad y para los datos de oxígeno y temperatura se utilizó un dispositivo YSI 550 A de oxígeno disuelto. También se realizó un transecto en donde se midió la velocidad, profundidad y tipo de sustrato para obtener datos del caudal de cada río; este transecto se realizó de preferencia en el mismo lugar y se utilizó un velocímetro electrónico GW111 para

calcular la profundidad y la velocidad (Tablas 2 y 3). Por último, se tomaron muestras de agua para análisis químicos de nitritos, nitratos, fosfatos y sulfatos (Tabla 4).

Para analizar si existían diferencias significativas entre páramo mixto y bosque de *Polylepis* en base a sus factores físico-químicos y calidad ecológica, se realizaron análisis de varianza de Kruskal-Wallis ya que estos datos no tuvieron una distribución paramétrica. La mayoría de las variables físico-químicas fueron significativamente más altas en ríos de *Polylepis* que en Páramo Mixto, con excepción del pH, la concentración de oxígeno y el tipo de sustrato (Tabla 8). No se realizaron análisis del índice de calidad de la vegetación de la rivera (QBR-And) ya que estos índices no son los mismos para cada tipo de páramo, y su calidad fue buena.

Diseño del experimento

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, en 5 fechas de recolección).

Se condujo un experimento con mallas finas (Fig. 4) (cada malla tenía un tamaño de 15 cm x 17 cm, con un ojo de red de 0.5 mm) para estimar el porcentaje de descomposición microbiana, en donde se probaron dos factores: el tipo de vegetación (páramo mixto vs bosque de *Polylepis*) y tres especies de plantas: Aliso, *Alnus acuminata* (Familia Betulaceae);

Quishuar, *Gynoxis spp.* (Familia Asteraceae) y Chilca, *Baccharis latifolia* (Familia Asteraceae). En cada malla se colocó 3 ± 0.05 g de hojas secas al aire libre de cada una de las plantas. Estas mallas han sido utilizadas ampliamente para discriminar únicamente la influencia de la actividad microbiana de la de los macroinvertebrados, en este caso de los Hiphomicetes (Encalada, *et al.* 2011). Dos de las tres especies de hojas fueron seleccionadas por su abundante presencia en las localidades estudiadas y por sus componentes químicos y características particulares, mientras que *Alnus acuminata* fue utilizada debido a que se han realizado varios estudios con este género y de esta manera se puede comparar las tasas de descomposición del páramo con otras zonas tropicales y zonas templadas (Encalada *et al.* 2010; Encalada *et al.* en prensa; Gurvich, Easdale y Pérez-Harguindeguy 2003; Canhoto y Graca 1996).

Las hojas fueron enviadas para análisis foliares de C y N al IMAR (Institute of Marine and Aquatic Research Universidad 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. Para establecer diferencias en la calidad de cada especie de hoja, se midió la dureza (g/mm^2) con ayuda de un penetrómetro. Esta medición consiste en medir el peso de agua necesario para traspasar una hoja (sumergida antes del experimento en agua por un tiempo aprox. de 8 minutos) con una aguja de 0,79 o 1,55 mm de diámetro. Se realizaron 5 mediciones por hoja y 10 réplicas por especie.

Al principio del experimento (27-01-2012), un total de 270 mallas finas fueron colocadas en los ríos según el diseño de 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. Las mallas con las replicas para cada experimento fueron ancladas al sustrato del río usando una barrilla de metal para amarrar las mallas y piedras para que no floten, se buscaron áreas poco profundas y menos corrientosas para así evitar la pérdida de muestras. Tres réplicas de cada tratamiento fueron retiradas en 5 fechas diferentes. La primeras réplicas fueron retiradas a los 3 días para así determinar la pérdida de masa a causa del proceso de lixiviación (Berg, McClaugherty. 2008.), y luego en los días 7, 32, 49, y 63 para analizar la materia orgánica remanente respectivamente con cada muestreo, con excepción del Río Carihuayco en donde el segundo muestreo fue a los 10 días debido a una crecida del río. Durante la colección de las muestras, cada una de las mallas fue guardada en una funda plástica individual, para evitar perder material orgánico, y se transportaron al laboratorio en frío.

En el laboratorio, las hojas fueron enjuagadas suavemente para remover el sedimento, se las colocó en bandejas de aluminio y se las dejó secar al aire libre por alrededor de 24 horas. Después de que las hojas estaban parcialmente secas, se las metió en el horno durante 24h a 90 °C y luego se las pesó para calcular la cantidad de materia orgánica seca. Luego se prosiguió a triturar las muestras y colocarlas en el horno mufla por 4 horas a 550 °C, para así poder calcular el peso de la masa orgánica remanente seca libre de ceniza (AFDM, por sus siglas en inglés).

Estudio de la actividad microbiana y comunidades de Hiphomicetes

Se analizó la actividad reproductiva de los Hiphomicetes (esporulación), abundancia, riqueza y diversidad para una de las réplicas de cada tratamiento de las fechas 1, 3 y 5 (18 muestras por cada fecha). De cada muestra se cortaron 10 discos de hojas (diámetro, 1cm) utilizando un perforador de corcho. El proceso de esporulación de los Hiphomicetes fue estimulado mediante la incubación de 5 discos de hojas en Erlenmeyers de 250 ml, que contenían un volumen de 150 ml de agua proveniente de los ríos muestreados (en cada Erlenmeyer se colocó discos de hojas y agua del mismo río). Estas muestras fueron colocadas en un Orbital Shaker por 48 horas a una temperatura de 23°C y a velocidad constante intermedia. Después de la incubación, la suspensión con conidias o esporas fue filtrada a través de un filtro membranoso (47 mm, 8 µm MF-Milliporos, Irlanda), y cada filtro fue teñido con una solución de Trypan azul al 0.1% para teñir y conservar las esporas (Igbal y Webster, 2009). Después se prosiguió a preparar placas para poder observar los Hiphomicetes en el microscopio, de cada filtro se extrajo 4 cuadrados (tamaño, 1 cm² aproximadamente) y se observó en el microscopio (tamaño de magnificación, 10X y 40X) para poder identificar las especies y estimar la tasa de esporulación (número de conidias por miligramo de AFDM por día) (ver detalle abajo).

Los otros 5 discos de hojas fueron utilizados para estimar el peso de los discos utilizados en el proceso de esporulación y poder realizar el cálculo de materia orgánica remanente (AFDMr), que se describe en detalle anteriormente (ver arriba).

Análisis de datos

Descomposición de hojarasca

Se midió la descomposición de materia orgánica usando un modelo exponencial negativo: $M_t = M_0 e^{k t}$, en donde M_t es la masa en tiempo t , M_0 es la masa a tiempo 0, k es el coeficiente exponencial y t es el tiempo en días (Boulton y Boon 1991). K representa la tasa de descomposición de la hojarasca a través del tiempo. Se realizó una prueba estadística de análisis de varianza (ANOVA), para saber si hay diferencias en las tasas de descomposición donde la variable respuesta fue k y los dos factores fueron el tipo de vegetación (Páramo mixto y *Polylepis*) y la especie de planta (*A. acuminata*, *Gynoxis* y *Baccharis*). Para entender si el porcentaje de pérdida de hojarasca (expresado como %AFDM), fue diferente entre los mismos tratamientos a lo largo del tiempo, se condujo una prueba de co-varianza (ANCOVA), en donde el tiempo fue la co-variable, y el tipo de vegetación y la especie de hoja fueron los dos factores. Con ambas pruebas se realizó análisis pareados a posteriori (post hoc) utilizando el test Tukey para ver las diferencias significativas a lo largo de los niveles específicos de cada tratamiento en la descomposición. Para todas las pruebas se utilizó el programa STATISTICA 8.0 (Tulsa, 2007).

Comunidad de Hifomicetes

Para el análisis de la comunidad de Hifomicetes se calculó parámetros que describen la comunidad como riqueza de especies (S), abundancia (N) y diversidad (Número de Hill 1, $N1$). Para la diversidad se utilizó el número de Hill 1 ($N1$) que es el exponencial del índice de Shannon y mide el número efectivo de especies igualmente comunes presentes en una muestra (Chao, Huo Chiu y Jost, 2010). Para poder analizar las diferencias se corrió la prueba ANCOVA, en donde las variables dependientes eran: S , N , $N1$, y los factores eran el tipo de páramo y la especie de planta y el tiempo era la co-variable. Para el análisis de similitud de

las comunidades se utilizó el programa PRIMER 6.1.5 (Plymouth, 2006) con los datos de abundancia transformados logarítmicamente, en el que se corrió la prueba ANOSIM con la distancia de Bray-Curtis para comparar la similitud de las comunidades por cada tratamiento. También se realizó un análisis de escalamiento multidimensional (MDS) y se sobrepuso un análisis de agrupación (CLUSTER), para agrupar las comunidades que más se asemejen en un plano espacial. Por último, se realizó un análisis SIMPER utilizando de igual manera la distancia de Bray Curtis, entre el factor tiempo y especie de planta para analizar las diferencias de las comunidades y la contribución de cada especie a los resultados de la disimilitud.

Para calcular las diferencias en la tasa de esporulación, se realizó una prueba estadística de análisis de varianza (ANOVA), en donde la variable respuesta fue la tasa de esporulación (conidia mg AFDM⁻¹ día⁻¹) y los dos factores fueron el tipo de vegetación (Páramo mixto y *Polylepis*) y la especie de planta (*A. acuminata*, *Gynoxis* y *Baccharis*).

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 ($F_{1,80} = 158.709$; $p < 0,001$), como por la especie de planta ($F_{2,80} = 65.905$; $p < 0,001$), mas no hubo diferencias significativas en cuanto al tipo de páramo ($F_{1,80} = 0.872$; $p = 0,353$) ni entre la interacción tipo de páramo-especie de planta ($F_{2,80} = 0,454$; $p = 0,6369$). Analizando únicamente la última fecha, la cantidad de materia orgánica remanente (% AFDMr) no fue significativamente diferente entre los tipos de páramos (Mixto y *Polylepis*) y fue mayor para *A. acuminata*, seguida de *Gynoxis spp.*, siendo *Baccharis latifolia* la especie de planta con menor porcentaje de AFDMr (Fig. 5). Es decir, que *Baccharis latifolia* fue la especie que más se descompuso en el tiempo. El análisis Post-Hoc de Tukey HSD reveló que existieron diferencias significativas entre todos los tipos de hojas en cuanto a su descomposición, es decir hubo diferencia entre *Alnus* y *Baccharis* ($p < 0,001$), *Alnus* y *Gynoxis* ($p < 0,001$), y *Gynoxis* y *Baccharis* ($p < 0,001$) (Fig. 6, 7).

En lo que respecta a las tasas de descomposición (valores de k), se observó que la descomposición no fue diferente entre los ríos que atraviesan Páramo Mixto o Bosque de *Polylepis*. No obstante, la tasa de descomposición de cada especie de planta si fue diferente, siendo la tasa de descomposición de *B. latifolia* la más alta, seguida de *Gynoxis spp.* y por último *A. acuminata* (Tabla 9). La prueba estadística ANOVA encontró que las diferencias significativas se deben a la especie de planta ($F_{2,12} = 64.39$; $p < 0,001$). El análisis Post-Hoc

de Tukey HSD reveló que las diferencias significativas existentes se dan entre todos los tipos de hojas; *Alnus*, *Baccharis* y *Gynoxis* ($p < 0,005$).

Comunidad de Hifomicetes

Un total de 115 especies fueron encontradas al final del estudio. La especie más abundante en los dos sitios fue la morfo-especie 4 (Tabla 10), representando el 51.91 % del total de esporas encontradas en las muestras de los ríos de Bosque de *Polylepis* y el 48. 20% del total de las esporas de los ríos de Páramo Mixto. Esta especie representa el 49.7 % del total de esporas muestreadas para los dos tipos de páramo. La segunda especie más representativa fue *morfo-especie 106* (5.05%) para la comunidad de *Polylepis*, y *Anguillospora sp.* (7.04%) para la comunidad de Páramo mixto.

Algunas especies solo se encontraron en ríos de Bosque de *Polylepis*, como por ejemplo: *Campylospora sp.*, *Campylospora párvula*, *sp134*, *sp108*, *sp116*, *sp128*, *sp139*, entre otras. Mientras que otras sp. se encontraron solo en ríos de Páramo mixto: *Alatospora constricta*, *Camposporium antennatum*, *Subulispora sp.*, *Condylospora flexuosa*, *Condylospora sp.*, *Mycocentrospora angulata*, *Pyramidospora fluminea*, entre otras (Tabla 11).

Hifomicetes de la hojarasca

El análisis de covarianza ANCOVA encontró que las diferencias de los Hifomicetes de las placas analizadas se deben al tiempo, tanto para la riqueza de especies (S) ($F_{1,47}$; $p < 0.05$), como para abundancia (N) ($F_{1,47} = 11.28$; $p < 0,001$); también se encontró que existían diferencias significativas en la abundancia (N) ($F_{2,47} = 4.564$; $p < 0,01$) de Hifomicetes en relación con el tipo de planta (*Alnus acuminata*, *Baccharis latifolia*, *Gynoxis spp.*). No se

encontraron diferencias significativas debido al tipo de páramo y tampoco se encontró diferencias en la diversidad (N1) debidas al tipo de páramo u hoja (Tabla 12, Fig. 8). El análisis Post-Hoc Tukey-HSD mostró que para la abundancia (N) existen diferencias significativas entre las especies de plantas *Baccharis- Gynoxis*, independientemente del tipo de páramo.

En cuanto al análisis de similitud (ANOSIM) de comunidades de Hifomicetes, se observó que existe una similitud muy baja dentro de todas fechas a través de los Tipos de Páramo ($R = 0,252$; $p = 0,001$), y dentro de los Tipos de Páramo a través de todas las Fechas ($R = 0,252$; $p = 0,001$). Las comunidades que más se asemejan son la 3era con la 5ta, y las más diferentes son la 1era con la 5ta. El análisis espacial (MDS) nos permitió denotar la similitud entre la 3ra y 5ta fecha, ya que agrupo los datos en un plano espacial en donde junto con el análisis de agrupación (utilizando el promedio del grupo) se corrobora la semejanza existente (average CLUSTER, similitud del 30%) (Figura 9). Por último el análisis SIMPER demostró que la mayor disimilitud se encuentra entre las comunidades de las fecha 1 y 5 (Tabla 13), en donde las especies o morfo-especies que más contribuyen a esta disimilitud son la Morfo-especie 4, Morfo-especie 106, *Anguillospora sp.* Morfo-especie 6, Morfo-especie 5.

En lo que respecta al análisis de la tasa de esporulación (conidia mg AFDM⁻¹ día⁻¹) de los Hiphomicetes, la prueba estadística ANOVA mostró que no existen diferencias significativas en la tasa de esporulación entre los ríos que atraviesan Páramo Mixto o Bosque de *Polylepis*. Sin embargo, este análisis mostró que si existen diferencias significativas en la tasa de esporulación de cada especie de planta estudiada ($F_{2, 50} = 4.55$; $p < 0,01$). El análisis Post-Hoc de Tukey HSD reveló que las diferencias significativas existentes se dan entre la

especie de planta *Baccharis latifolia* y *Gynoxis spp.*, siendo *Gynoxis spp.* la especie de planta con mayor tasa de esporulación (Fig. 10).

Discusión

El principal propósito de esta investigación era analizar si existían diferencias significativas en las tasas de descomposición de hojarasca debidas a los Hiphomicetes, entre ríos que atraviesan diferentes tipos de páramo (Páramo Mixto, Bosque de *Polylepis*), utilizando tres especies de hojas cada una con diferente cantidad de nutrientes, compuestos secundarios y dureza (*Alnus acuminata*, *Baccharis latifolia*, *Gynoxis spp.*).

De acuerdo con la literatura se espera que en zonas tropicales las tasas de descomposición sean más altas que en zonas templadas (Encalada *et al*, 2010; Ferreira, Encalada y Graça en prensa). Sin embargo, los ríos de páramo son ecosistemas particulares ya que se determinan por ser rápidos, fríos, turbulentos, con sustratos inestables, etc. (Encalada *et al*, 2011), características que nos permitirían pensar que las tasas de descomposición en estos ecosistemas son bajas. Sin embargo, en nuestro estudio se encontró que las tasas de descomposición de las hojas, utilizadas en este experimento, fueron altas en relación a tasas de descomposición conocidas en otras partes del mundo ($k > 0,01$ para *Baccharis*), intermedias ($0.01 > k > 0.005$ para *Gynoxis*) y bajas ($k < 0.005$) literatura (Rueda-Delgado, Wantzen y Tolosa 2006, Abelho 2001); por lo que, la descomposición en estos ríos de páramo no fue lenta como se esperaba, con excepción de *A. acuminata*. No obstante, un factor que puede haber influenciado en los resultados de estas tasas de descomposición, es la presencia de ciertos macroinvertebrados que se encontraron en algunas de las mallas y que deben haber entrado en forma de huevos (Tabla 14), acelerando así el proceso de degradación de las hojas.

En cuanto a la diferencia en las tasas de descomposición (K) entre ríos que atraviesan Páramo Mixto y Bosques de *Polylepis*, nuestros datos muestran que en bosques de *Polylepis* la

descomposición de hojarasca es ligeramente más rápida. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre la velocidad con la que se degrada la materia orgánica en estos dos ecosistemas, siendo la hipótesis original rechazada. Esta similitud en las tasas de descomposición, entre tipos de páramos, puede ser explicada por la distribución de los Hiphomicetes, ya que se considera que estos tienen una distribución cosmopolita (Santos-Flores, Betancourt 1997), además estos microorganismos tienen estructuras determinadas para facilitar su transporte en los ecosistemas acuáticos y así facilitar su dispersión (Gulis y Suberkropp 2006). De tal forma, que se los puede encontrar tanto ríos de Páramo Mixto como en ríos de Bosque de *Polylepis*. Por otro lado, vale recalcar que en las áreas muestreadas no existían grandes parches de ríos circundados solo por Bosque de *Polylepis* o por Páramo Mixto, por lo que tampoco había ningún tipo de aislamiento entre estos dos ecosistemas.

En lo que respecta a la diferencia de descomposición dependiendo del tipo de planta, los análisis estadísticos encontraron que si hay diferencias significativas como se esperaba, sin embargo el orden en el que se descompusieron las plantas (*Baccharis* > *Gynoxis* > *Alnus*) fue de gran sorpresa ya que se esperaba que *Gynoxis sp.*, por la dureza de su hoja, tenga la tasa de descomposición más lenta y *Alnus acuminata* la tasa más alta ya que ha sido utilizada en varios estudios, en donde se ha descompuesto rápidamente, debido a una variedad de factores característicos como su fragilidad, cantidad de fósforo, nitrógeno, lignina, etc. (Graça *et al.* 2001; Bärlocher, Gessner, Graca 2005). En este experimento, las tasas de descomposición de *Alnus* fueron de 0.004 día⁻¹, tanto en bosques de *Polylepis* como en Páramo Mixto (Tabla 9). Al comparar los resultados de la tasa de descomposición del género *Alnus* con la literatura existente en otras zonas tropicales, se encontró que en la Amazonía del Ecuador la descomposición es más lenta (0,0014día⁻¹) (Ferreira, Encalada y Graça en prensa). Mientras

que al comparar nuestros resultados con datos de descomposición en bosques montanos del Ecuador, se encontró que las tasas de descomposición en estos bosques son más altas ($0,024\text{día}^{-1}$) (Encalada *et al* 2010). En cuanto a estudios realizados en zonas templadas Gulis, Ferreira y Graça (2006) encontraron valores de descomposición más altos para este género ($0,02$ a $0,07\text{día}^{-1}$) en ríos de Portugal, de igual manera, Canhoto y Graca (1996) ($0,016\text{ día}^{-1}$) en otro estudio también realizado en Portugal y Wantzen y Wagner (2006) ($0,0089$ a $0,0095\text{día}^{-1}$) en una investigación realizada en ríos de Alemania.

Estos datos nos muestran que la descomposición es un proceso complejo que se ve afectado por variaciones intrínsecas de cada ecosistema lótico, independientemente del sitio geográfico en el que cada río se encuentre. Un claro ejemplo son los resultados obtenidos en la Amazonía del Ecuador ya que se esperaba que las tasas de descomposición sean altas dado a que es una zona tropical y las temperaturas son altas, no obstante, variaciones en ciertos factores variaciones como el pH y la acidez afectaron la sobrevivencia de los Hiphomicetes y la descomposición fue baja (Ferreira, Encalada y Graça en prensa).

En este estudio, como se mencionó anteriormente, *Alnus acuminata* presentó una baja tasa de descomposición, esto puede haber ocurrido porque esta especie no se encontraba en los sitios muestreados ya que se desarrolla en alturas más bajas, y fue seleccionada para este estudio para utilizarla como una moneda de comparación. Durante el experimento, se observó que con el pasar del tiempo las hojas de *Baccharis* y *Gynoxis* se tornaban babosas y tenían una textura suave, mientras que esto no ocurría con *Alnus* ya que esta hoja se fragmentaba en pedazos más pequeños más no perdía su textura. Esto nos lleva a pensar que *Alnus* no sufrió el mismo proceso de condicionamiento por parte de los Hiphomicetes (Graca 2001), de tal forma

que su descomposición fue más lenta. Sin embargo, los análisis estadísticos no mostraron diferencias significativas en cuanto a la presencia de Hiphomicetes, por lo que se considera que la disimilitud en el condicionamiento de *Alnus* se debe a diferencias funcionales dentro de la comunidad (Descals, Sanders y Ugalde 1977).

Los parámetros de comunidad utilizados para los Hiphomicetes acuáticos muestran patrones interesantes. Si bien es cierto, que algunas de las especies y morfo-especies que encontramos en este estudio, habitan exclusivamente en ríos de bosque de *Polylepis* o de Páramo Mixto (Tabla 11), los análisis estadísticos no mostraron diferencias significativas en cuanto a la composición de la comunidad de Hiphomicetes ni en la riqueza (S), abundancia (N) o la diversidad (N1), demostrando que a grande escala las comunidades de Hiphomicetes en estos dos ecosistemas son parecidos. (Gulis y Suberkropp, 2006).

En cambio, al analizar las comunidades de Hiphomicetes de acuerdo a la especie de planta, si se encontraron diferencias significativas en cuanto a la abundancia de Hiphomicetes presentes en *Gynoxis spp.* y en *Baccharis latifolia*, en donde *Gynoxis spp.* tuvo una mayor abundancia. Estos datos muestran que los Hiphomicetes tienen una colonización selectiva del sustrato (Gulis 2001). Esta selectividad depende de varios factores, en donde la composición química inicial del detrito es muy relevante ya que algunas moléculas (proteínas y carbohidratos) pueden facilitar el proceso, mientras que otras (lignina y fenoles) causan que la degradación tome más tiempo (Gonçalves, *et al.* 2006). Además, se considera que los microorganismos descomponedores responden a la calidad del recurso, de tal forma que procesan o colonizan las hojas de mayor calidad más rápido (Lecerf, *et al.* 2007). De esta manera, se podría decir que tanto *Baccharis latifolia* como *Gynoxis spp.*, tuvieron un sustrato

de buena calidad ya que *Baccharis latifolia* fue la que más rápido se descompuso, mientras que *Gynoxis spp.* mostró tener la mayor abundancia. Sin embargo, estos resultados son paradójicos ya que se esperaría que *A. acuminata* fuera la escogida ya que como se mencionó anteriormente, tiene la mayor cantidad de nitrógeno, no es dura y en otros estudios ha tenido tasas de descomposición altas. No obstante, hay que recalcar que *A. acuminata* no se encuentra naturalmente en los ecosistemas estudiados por lo que, las adaptaciones de las comunidades de Hiphomicetes pueden no haber sido las más aptas para colonizar este tipo de sustrato (Abelho 2001).

En lo que respecta a la tasa de esporulación de los Hiphomicetes, tampoco se encontraron diferencias significativas entre los tipos de páramo, pero de igual manera, si hubo diferencias en las tasas de esporulación dependiendo del tipo de hoja. En donde *Gynoxis spp.* tuvo la mayor tasa de esporulación a comparación de *Baccharis latifolia* y *Alnus acuminata*, y todas presentaron una mayor esporulación durante los primeros días. Estos datos también pueden ser explicados por factores de colonización, sucesión y tipos de sustratos mencionados anteriormente, en donde se recalca que los Hiphomicetes son los principales colonizadores de las hojas durante las primeras etapas del proceso de descomposición (Abelho 2001).

Sin embargo, hay que recalcar que este experimento se lo realizó ex situ de tal forma que las condiciones ambientales eran diferentes y podrían haber afectado a los resultados, ya que en el Orbital Shaker la temperatura fue de 23 °C mientras que en condiciones normales las temperaturas de los ríos muestreados eran más bajas (Tabla 2). Este es un factor importante que hay que considerar ya que, como se conoce, la actividad de estos microorganismos es influenciada por la temperatura (Irons 1994), y ciertos estudios demuestran que la variación de

temperatura puede afectar a la tasa de esporulación de cada especie, inhibiendo o acelerando el proceso (Chauvet y Suberkropp 1998).

En cuanto a los resultados de similitud, se observó que las fechas 3 y 5 son las más parecidas entre sí, ya que presentan una menor abundancia de Hiphomicetes, mostrando así que los hongos cumplen una función más importante durante las primeras etapas de la descomposición. De acuerdo a la literatura, este resultado es el esperado ya que los hongos tienen una mayor biomasa durante el inicio de la descomposición que va disminuyendo conforme avanza el proceso, mientras que ocurre lo inverso con la biomasa de las bacterias ya que aumenta con el tiempo; por lo que se argumenta que estas cumplen un rol más importante en procesos tardíos de la degradación (Abelho 2001; Gonçalves, *et al.* 2006). El tiempo que este proceso de sucesión tome, depende de factores ambientales como: temperatura, pH, concentración de nutrientes, etc. y del tipo de hoja que se vaya a colonizar (Abelho 2001). A su vez, después de la colonización de los microorganismos los macroinvertebrados, en especial los trituradores, juegan un papel importante en este proceso de descomposición ya que se alimentan de estas hojas condicionadas compitiendo así con los Hiphomicetes por los nutrientes (Gessner *et al.* 1999), e influenciando en su abundancia.

En lo que respecta a las comunidades estudiadas, se puede ver que tanto en páramo mixto como en bosque de *Polylepis* hay una especie dominante de Hiphomicete (Morfoespecie 4), ya que representa aproximadamente la mitad de la abundancia encontrada. Esto es muy importante porque justifica el porqué no hay diferencias significativas en la descomposición entre tipos de páramos, debido a que está presente en los dos ecosistemas. Además, este hallazgo es muy importante ya que podría tratarse de una especie clave en el

ecosistema. Es por esto que es importante identificarla y realizar análisis funcionales sobre esta especie.

Para resumir, al comparar las tasas de descomposición de las hojas utilizadas con otros estudios realizados en diferentes zonas tropicales y templadas se puede afirmar que la descomposición en páramos no es lenta como se pensaba originalmente. En segundo lugar, la descomposición no fue significativamente diferente entre tipos de páramos debido a que los Hiphomicetes pueden viajar fácilmente de un ecosistema a otro. En tercer lugar, la descomposición, la abundancia y la tasa de esporulación de los Hiphomicetes fue diferente entre especies de hojas, a lo que se atribuye la selectividad de estos microorganismos por los sustratos de mejor calidad y a factores físicos como pH, acidez, etc. que afectan su actividad. Finalmente, se puede concluir que este estudio es muy importante porque contribuye al conocimiento del funcionamiento de ríos de altura. No obstante, se deberían hacer más estudios para conocer sobre las características foliares, tanto químicas como físicas, que hacen que ciertos sustratos sean preferidos por los Hiphomicetes y los colonicen más rápido que otros. También se recomienda que se hagan más estudios sobre las fuentes energéticas que modelan el procesamiento de estos ríos, en donde también se tome en cuenta la productividad primaria, la cantidad de materia orgánica que entra al sistema, se realicen estudios de retención de materia orgánica, etc., para así enmarcar todos estos estudios con la finalidad de tener un mejor conocimiento sobre la ecología y funcionalidad de estos ecosistemas; que en la actualidad se ven bajo grandes presiones antropogénicas.

Referencias

- Abelho, M., C. Cressa, M. Graca. (2005). "Microbial Biomass, Respiration, and Decomposition of *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae) Leaves in a Tropical Stream". *Biotropica*: 397-402.
- Abelho, M. (2001). "From litterfall to breakdown in streams: a review." *The scientific world*: 656-680.
- Acosta, R. and Prat, N. (2011). "Trophic Ecology of *Hyaletta* sp. (Crustacea: Amphipoda) in a High Andes Headwater River with Travertine Deposits". *International Review of Hydrobiology*, 96: 274–285.
- Álvarez, S. (2005). "La descomposición de materia orgánica en humedales: la importancia del componente microbiano". *Ecosistemas*. Madrid, España.
- Bärlocher, F. and M. Graça. (2002). "Exotic riparian vegetation lowers fungal diversity but not leaf decomposition in Portuguese streams". *Freshwater Biology*, 47: 1123-1135.
- Bärlocher, F. M, Gessner. M, Graca. (2005). "Methods to study litter decomposition, a practical guide" Capítulo 34. Springer. Dordrecht, Holanda.
- Bärlocher, F. M, Gessner. M, Graca. (2005). "Methods to study litter decomposition, a practical guide" Capítulo 6. Springer. Dordrecht, Holanda.
- Bärlocher, F. M, Gessner. M, Graca. (2005). "Methods to study litter decomposition, a practical guide" Capítulo 8. Springer. Dordrecht, Holanda.
- Beltrán, K., S. Salgado, F. Cuesta., S. León-Yáñez, K. Romoleroux, E. Ortiz, A. Cárdenas y A. Velástegui. (2009). "Distribución Espacial, Sistemas Ecológicos y Caracterización Florística de los Páramos en el Ecuador". *EcoCiencia*, Proyecto Páramo Andino y Herbario QCA. Quito.
- Bernal, E. Celis, S. Galíndez, C. Sánchez, J. García, D. (2006). "Microflora cultivable y endomicorrizas obtenidas en hojarasca de Bosque (páramo guerrero - finca puente de tierra) Zipaquirá, Colombia".
<<http://www.virtual.unal.edu.co/revistas/actabiol/PDF/s/v11n2/v11n2a10.pdf>>
- Berg, B. y C. McLaugherty. (2008). "Plant Litter. Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration". Capítulo 4. Segunda edición. Springer. Berlin, Alemania.
- Berg, B. y C. McLaugherty. (2008). "Plant Litter. Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration". Capítulo 5. Segunda edición. Springer. Berlin, Alemania.
- Boulton, A.J. and Boon, P.I. (1991) A review of methodology used to measure leaf litter decomposition in lotic environments: time to turn over an old leaf? *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 42, 1–43.

- 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.
- Canhoto, C. y M. A. S. Graça (1996). "Decomposition of Eucalyptus globulus leaves and three native leaf species (*Alnus glutinosa*, *Castanea sativa* and *Quercus faginea*) in a Portuguese low order stream" *Hydrobiologia* Vol. 333, 79-85.
- Chao, A., Huo Chiu, C., Jost, L. (2010). "Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers". *The Royal Biological Sciences*. 365, 3599-3609.
- Chauvet, E., Suberkropp, K. (1998). "Temperature and sporulation of aquatic hyphomycetes". *Applied and environmental microbiology*. 1522-1525.
- Couteaux, M., P. Bottner and B., Berg (1995) "Litter decomposition climate and litter quality ". *Tree*. Vol 10.
- <http://www.fcnym.unlp.edu.ar/catedras/ecocomunidades/Couteaux_Descomposicion.pdf>
- Cressa, C., G., Smits. (2007). "Aquatic hyphomycetes in two blackwater streams of Venezuela". *Ecotropicos*: 82-85.
- Dang, C., M. Gessner y E. Chauvet. (2006). Influence of conidial traits and leaf structure on attachment success of aquatic hyphomycetes on leaf litter. *Mycologia*.
- Del Valle-Arango, J. (2003). "Descomposición de la hojarasca fina en bosques pantanosos del pacífico colombiano". *INCI*, vol.28, p.148-153. ISSN 0378-1844.
- 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., M. Rieradevall, B. Ríos-Touma, N. García y N. Prat (2011). "Protocolo Simplificado y Guía de Evaluación de la Calidad Ecológica de Ríos Andinos (CERA-S)". Quito, USFQ, UB, AECID, FONAG.
- 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*.
- 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*

- Descals, E, P. Sanders y U. Ugalde (1977). "Hifomicetos ingoldianos del país vasco". Sociedad de Ciencias ARANZADI. 237-260
- Galizzi, M. y Marchese, M. (2009). "Colonización de hojas en descomposición de *Eucalyptus camaldulensis* Dehnhardt por invertebrados en un cauce secundario del río Paraná medio". *Hidrobiológica*. vol.19, n.2 pp. 141-149.
- García, N. y A. C. Encalada (no publicado). "Effect of an *Eucalyptus grandis* Plantation on the Structure and Function of Lowland Neotropical Streams." En proceso de ser sometido en *Fundamental and Applied Limnology*.
- Gessner, M. O., E. Chauvet and M. Dobson. (1999) "A perspective on leaf litter breakdown in stream". *Oikos* 85: 377-384.
- Gonçalves, J. F., et al. (2006). "Leaf Breakdown in a Tropical Stream." *International Review of Hydrobiology* 91(2): 164-177.
- Graca, M.S.A, Pozo, J., Canhoto, C. & Elosegui, A. (2002) "Effects of *Eucalyptus* Plantations on Detritus, Decomposers, and Detritivores in Streams". *The ScientificWorld JOURNAL* 2, 1173- 1185.
- Graça, M. A. S., et al. (2001). "Food Quality, Feeding Preferences, Survival and Growth of Shredders from Temperate and Tropical Streams." *Freshwater Biology* 46: 947-957.
- Graça, M. A. S., (2001). "The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – A review." *Internat. Rev. Hydrobiol.* **86**: 383–393.
- Gulis, V. (2001). "Are there any substrate preferences in aquatic hyphomycetes?". *Mycologia*.
- 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. Suberkropp. K. (2006). "Fungi: Biomass, Production, and Sporulation of Aquatic hyphomycetes". Capítulo 15. *Methods in Stream Ecology*. Department of Biological Sciences. University of Alabama.
- Gurvich, D. E., Easdale, T. A. and Pérez-Harguindeguy, N. (2003). "Subtropical montane tree litter decomposition: Links with secondary forest types and species' shade tolerance". *Austral Ecology*, 28: 666–673.
- Hofstede, Robert. (1997). "La importancia hídrica del Páramo y Aspectos de su manejo". Conferencia Electrónica "Estrategias para la Conservación y Desarrollo Sostenible de Páramos y Punas en la Ecorregión Andina: Experiencias y Perspectivas". <http://www.infoandina.org/sites/default/files/recursos/La_Importancia_H_drica_del_P_amo_y_Aspectos_de_su_Manejo.pdf>
- Hofstede, R. R.Coppus, P. Vásquez, P.Segarra, J. Wolf y J. Sevink. (2002). "El estado de conservación de los páramos de pajonal en el Ecuador". *ECOTROPICOS* 15: 3-18.

- Igal, S. y J. Webster. (2009). "Aquatic hyphomycete spora of the River Exe and its tributaries". *Transactions of the British Mycological Society*. Volume 61, Issue 2, 1973, Pages 331–346.
- Irons J.G., Oswood M.W., Stout R.J. & Pringle C.M. (1994). "Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important?" *Freshwater Biology*, 32, 401–411.
- Kessler, M. (2006). "Bosques de *Polylepis*". *Botánica Económica de los Andes Centrales*. La Paz: 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.
- Lecerf A., Risnoveanu G., Popescu C., Gessner M.O. & Chauvet E. (2007). "Decomposition of diverse litter mixture in streams". *Ecology*, 88, 219–227.
- 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.
- Ordoñez, Verónica. (2011). "Influencia del uso del suelo y la cobertura vegetal natural en la integridad ecológica de los ríos altoandinos al noreste del Ecuador". USFQ. Quito, Ecuador.
- Pettit, N., T. Davies, et al. (2012). "Leaf litter chemistry, decomposition and assimilation by macroinvertebrates in two tropical streams." *Hydrobiologia* 680(1): 63-77.
- Ríos-Touma, B., A. C. Encalada y N. Prat F. (2009). "Leaf Litter Dynamics and Its Use by Invertebrates in a High Altitude Tropical Andean Stream." *International Review of Hydrobiology* 94(4): 357-371.
- 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.
- Santos, C. y Betancourt C. (1997). *Aquatic and Water borne Hyphomycetes, In streams of Puerto Rico (including records from other Neotropical locations)*.
- Segovia, M. (2011). "Los riesgos de la reforestación de los páramos con especies exóticas: el caso *Polylepis racemosa*". Condesan. Cuarta edición. Quito, Ecuador.
- Vascónez, P. (2001). "La biodiversidad de los páramos en el Ecuador". *Los páramos del Ecuador*.
- Wallace, J. B. and J. R. Webster. (1996). "The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function". – *Annu. Rev. Entomol.* 41: 115–139.
- 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.

- Wantzen, K. M., C. M. Yule, J. M. Mathooko & C. M. Pringle, (2008). "Organic matter processing in tropical streams". Chapter 3. In Dudgeon, D. (ed.), *Tropical Stream Ecology*. Elsevier, London: 44-64.
- Webster, J. R. & E. F. Benfield. (1986). "Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems". *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 567–594.
- Whiles, M. R. y J. B. Wallace. (1997). "Leaf Litter Decomposition and Macroinvertebrate Communities in Headwater Streams Draining Pine and Hardwood Catchments." *Hydrobiologia* 353(1): 107-119.

Tablas

Tabla 1: Datos geográficos de los ríos muestreados para el estudio de descomposición orgánica en la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Localidad	Puntos GPS	Altitud (m)
Warmihuayco Polylepis	0,28719° S, 78,24559° O	3639
Warmihuayco Páramo Mixto	0,29970° S, 78,22128° O	3802
Carihuayco Polylepis	0,32199° S, 78,22483° O	3721
Carihuayco Páramo Mixto	0,34546° S, 78,22097° O	3840
Saltana Polylepis	0,31738° S, 78,22422° O	3735
Saltana Páramo Mixto	0,31645° S, 78,22009° O	3857

Tabla 2. Datos sobre la calidad ecológica de los tres ríos muestreados para el experimento de descomposición en la zona de Palugullo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. En los datos de la cobertura del dosel, se especifica la media \pm error estándar.

		Cobertura del dosel (%)	QBR-And	IHF	Tipos de Sustrato			
					Arcilla + Arena (%)	Grava + Canto (%)	Piedra + Bloque (%)	Otros (%)
Carihuayco	Polylepis	68,5 \pm 3,0	100	92	9,4	62,3	26,4	1,9
	Páramo Mixto	26,8 \pm 2,8	75	86	0,0	37,1	62,9	0,0
Warmihuayco	Polylepis	85,6 \pm 4,1	90	77	6,3	35,0	58,8	0,0
	Páramo Mixto	36,0 \pm 0,8	60	73	14,3	63,3	20,4	2,0
Saltana	Polylepis	84,2 \pm 3,3	95	95	13,7	27,5	52,9	5,9
	Páramo Mixto	43,2 \pm 12,1	75	88	2,1	17,0	80,9	0,0

Tabla 3. Datos de los parámetros físico-químicos de los ríos muestreados en la zona de Palugullo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Se especifica la media \pm error estándar

		pH	Temperatura agua (°C)	Oxígeno disuelto		Conductividad ($\mu\text{S/cm}$)		Caudal (L/s)
				%	mg/L	Temp. actual	Temp. estándar	
Carihuayco	Polylepis	$7,3 \pm 0,1$	$7,3 \pm 0,2$	$67,9 \pm 0,5$	$8,2 \pm 0,1$	$51,3 \pm 2,1$	$77,0 \pm 3,2$	$165,9 \pm 31,2$
	Páramo Mixto	$7,3 \pm 0,1$	$6,3 \pm 0,1$	$67,7 \pm 0,3$	$8,3 \pm 0,1$	$40,9 \pm 2,0$	$64,2 \pm 3,2$	$48,4 \pm 11,4$
Warmihuayco	Polylepis	$7,3 \pm 0,2$	$8,4 \pm 0,2$	$68,2 \pm 0,2$	$8,0 \pm 0,1$	$48,0 \pm 0,8$	$69,7 \pm 1,0$	$249,0 \pm 22,7$
	Páramo Mixto	$7,2 \pm 0,1$	$8,0 \pm 0,2$	$66,5 \pm 0,3$	$8,0 \pm 0,1$	$33,4 \pm 0,4$	$48,8 \pm 0,3$	$131,2 \pm 17,6$
Saltana	Polylepis	$7,6 \pm 0,2$	$6,8 \pm 0,1$	$68,4 \pm 0,2$	$8,3 \pm 0,1$	$45,5 \pm 0,8$	$68,3 \pm 0,1$	$109,0 \pm 10,6$
	Páramo Mixto	$7,26 \pm 0,1$	$6,1 \pm 0,0$	$67,5 \pm 0,2$	$8,4 \pm 0,0$	$44,5 \pm 1,1$	$65,6 \pm 2,5$	$113,7 \pm 13,3$

Tabla 4. Detalle de los Análisis químicos de las muestras de agua para Nitritos, Nitratos, Fosfatos y Sulfatos, de los ríos muestreados en la zona de Palugullo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Se especifica la media \pm error estándar.

Análisis Químicos				
	Nitritos (mg/L)	Nitratos (mg/L)	Fosfatos (mg/L)	Sulfatos (mg/L)
Páramo Mixto	0.0046 \pm 0.000	0.194 \pm 0.017	0.5658 \pm 0.013	3.111 \pm 0.89
Bosque de <i>Polylepis</i>	0.0038 \pm 0.000	0.166 \pm 0.016	0.580 \pm 0.005	1.055 \pm 0.055

Tabla 5. Datos obtenidos 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 6. Datos obtenidos 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 7. Datos obtenidos 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 8. Detalle de los resultados obtenidos del análisis de varianza de Kruskal-Wallis entre los tipos de páramo (*Polylepis*, Mixto) en cuanto a los factores físico-químicos y de calidad ecológica para los ríos muestreados en la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Valores con * presentan significancia estadística ($p < 0,05$). Columnas de la derecha indican los resultados de la prueba estadística: 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 ($\mu\text{S/cm}$)	17,194	0,000*	+	-
Conductividad a temp. estándar de 25 °C ($\mu\text{S/cm}$)	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 9. 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.

Valores de K (día ⁻¹)			
Sp. Planta	Polylepis	P. Mixto	Promedio de K por sp. planta
Alnus	0.004	0.004	0.004
Gynoxis	0.01	0.008	0.009
Baccharis	0.018	0.018	0.018
Promedio de K por tipo de páramo	0.010	0.01	

Tabla 10. Detalle de las especies más representativas en los ríos de Páramo Mixto y Bosque de *Polylepis*, de la zona de Palugullo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Sp. Representativas	Bosque de Polylepis	Páramo Mixto
<i>Morfo-especie 4</i>	51.91%	48.20%
<i>Morfo-especie 106</i>	5.05%	6.55%
<i>Anguillospora sp.</i>	2.26 %	7.04%

Tabla 11. Detalle de las morfo-especies y especies encontradas exclusivamente en ríos de Bosque de *Polylepis* y Páramo Mixto, de la zona de Palugullo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

Bosque de <i>Polylepis</i>	Páramo Mixto
<i>Campylospora sp.</i>	<i>Alatospora constricta</i>
<i>Campylospora párvula</i>	<i>Camposporium antennatum</i>
<i>Morfo-especie 134</i>	<i>Subulispora sp.</i>
<i>Morfo-especie 108</i>	<i>Condylospora flexuosa</i>
<i>Morfo-especie 116</i>	<i>Condylospora sp.</i>
<i>Morfo-especie 128</i>	<i>Mucocentrospora angulata</i>
<i>Morfo-especie 13</i>	<i>Pyramidospora fluminea</i>

Tabla 12. Resumen del análisis de covarianza (ANCOVA) para las medidas de comunidad: riqueza (S), abundancia (N), diversidad (N_1) 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	240,8469	0,000
Tiempo	1	4,8109	0,033*
Tipo de Páramo	1	1,4218	0,239
Sp. Planta	2	0,8212	0,446
Tipo de Páramo*Sp. Planta	2	0,2343	0,7920
Error	47		
N			
	g.l.	F	P
Intercepción	1	173.5399	0,000
Tiempo	1	11,281	0,001*
Tipo de Páramo	1	3,4264	0,070
Sp. Planta	2	4,5646	0,01*
Tipo de Páramo*Sp. Planta	2	0,1977	0,8212
Error	47		
N_1			
	g.l.	F	P
Intercepción	1	215,63	0,000
Tiempo	1	0.0122	0,9125
Tipo de Páramo	1	0.4095	0,5253
Sp. Planta	2	1,1078	0,3387
Tipo de Páramo*Sp. Planta	2	0,5096	0,603
Error	47		

Tabla 13. Comparación de taxones que contribuyen a disimilitud entre fechas 1 y 5 mediante el análisis de disimilitud SIMPER, para ríos de la zona de Palugullo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

SIMPER: Disimilitud entre Fecha 1 y 5 (Disimilitud promedio = 79, 25%)			
Especies	Abundancia promedio Fecha 1	Abundancia promedio Fecha 5	Contribución %
<i>Morfo-especie 4</i>	2.54	1.31	10,74
<i>Morfo-especie 106</i>	0,10	0,91	5.69
<i>Anguillospora sp.</i>	0,33	0,38	4.03
<i>Morfo-especie 6</i>	0,30	0,44	4.00
<i>Morfo-especie 5</i>	0,49	0,16	3.45

Tabla 14. Número de mallas finas con presencia de invertebrados. Detalle de las fechas, el tipo de páramo y especie de planta en donde se encontraron los macroinvertebrados.

Fecha	Días	Páramo Mixto	Páramo de <i>Polylepis</i>
1	3	0	0
2	7	0	0
3	32	0	1 (<i>Baccharis</i>)
4	49	2 (<i>Alnus</i>)	3 (<i>Alnus</i>)
		2 (<i>Baccharis</i>)	6 (<i>Baccharis</i>)
		1 (<i>Gynoxis</i>)	7 (<i>Gynoxis</i>)
5	63	4 (<i>Alnus</i>)	4 (<i>Alnus</i>)
		6 (<i>Baccharis</i>)	6 (<i>Baccharis</i>)
		7 (<i>Gynoxis</i>)	6 (<i>Gynoxis</i>)

Figuras

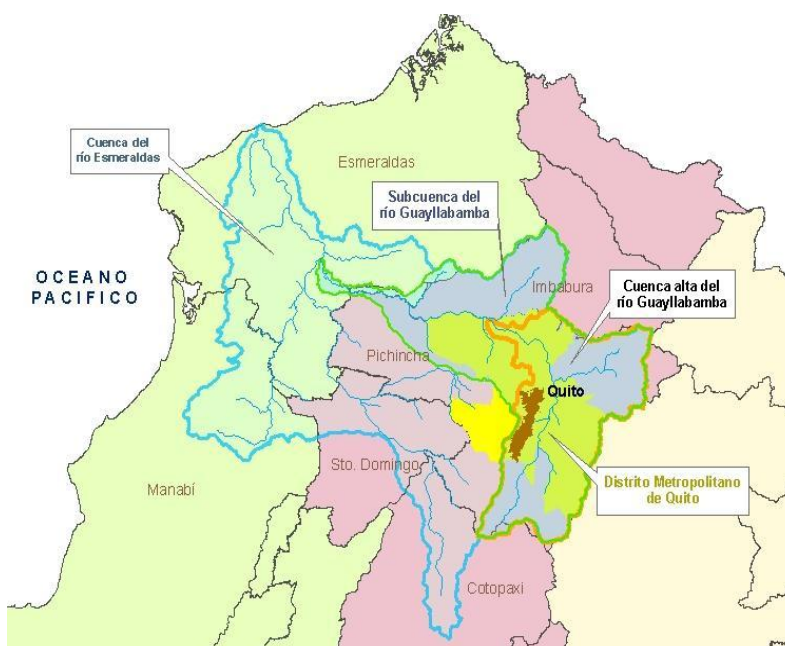


Figura 1: Mapa de la Sub-Cuenca del Río Guayllabamba que forma parte de la Gran Cuenca del Río Esmeraldas, en donde se muestrearon los ríos de la zona de Paluguillo.



Figura 2. Foto del Bosque de *Polylepis*



Figura 3. Foto de Páramo Mixto



Foto: Andrea Encalada

Figura 4: Mallas de plástico utilizadas en los experimentos de descomposición en ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador: mallas finas (izquierda; utilizadas en este experimento, y mallas gruesas (derecha; no utilizadas en este experimento).

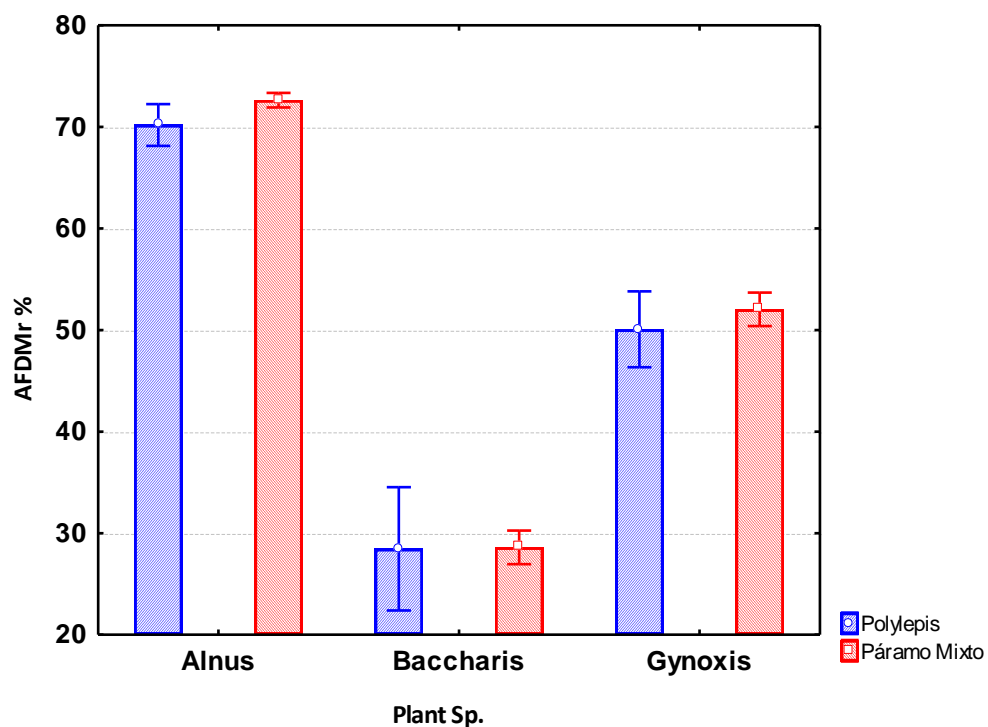


Figura 5: Promedio (± 1 error estándar) de % AFDMr en la 5^{ta} fecha de recolección del experimento de descomposición entre tipos de páramo: *Polylepis* y Páramo Mixto, categorizado entre especies de plantas: *Alnus acuminata*, *Gynoxis spp.* y *Baccharis latifolia* para ríos de la zona de Palugillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador.

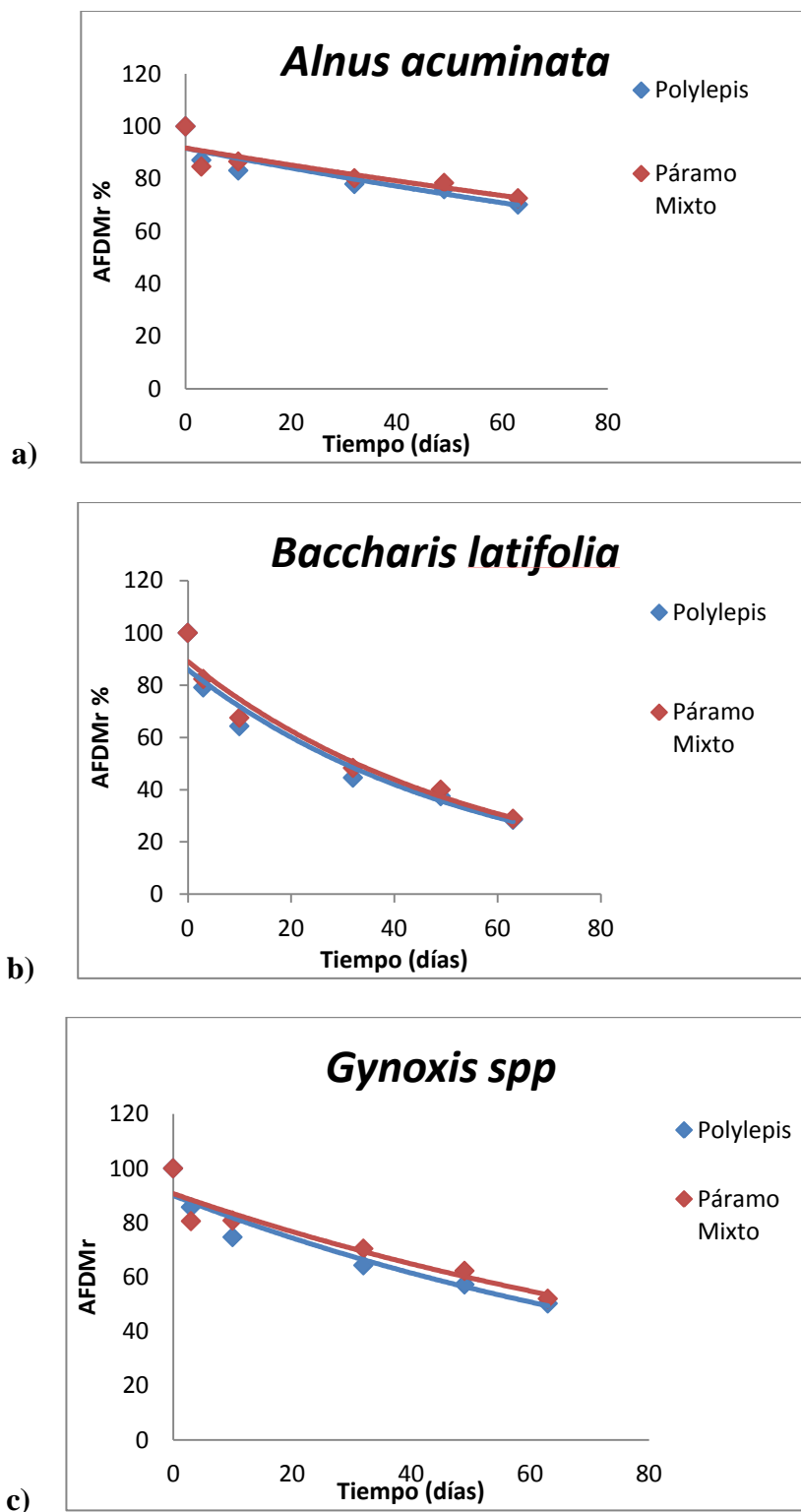
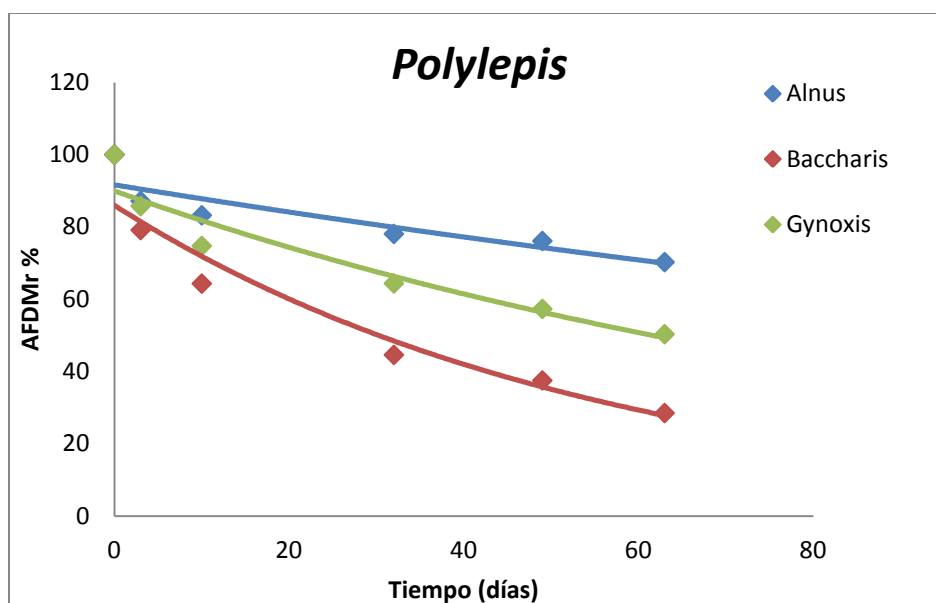


Figura 6: Comparación de %AFDMr en el tiempo entre especies de plantas en experimento de descomposición en ríos de la zona de Palugillo, Ecuador: a) *Alnus*, b) *Gynoxis* y c) *Baccharis*.

a)



b)

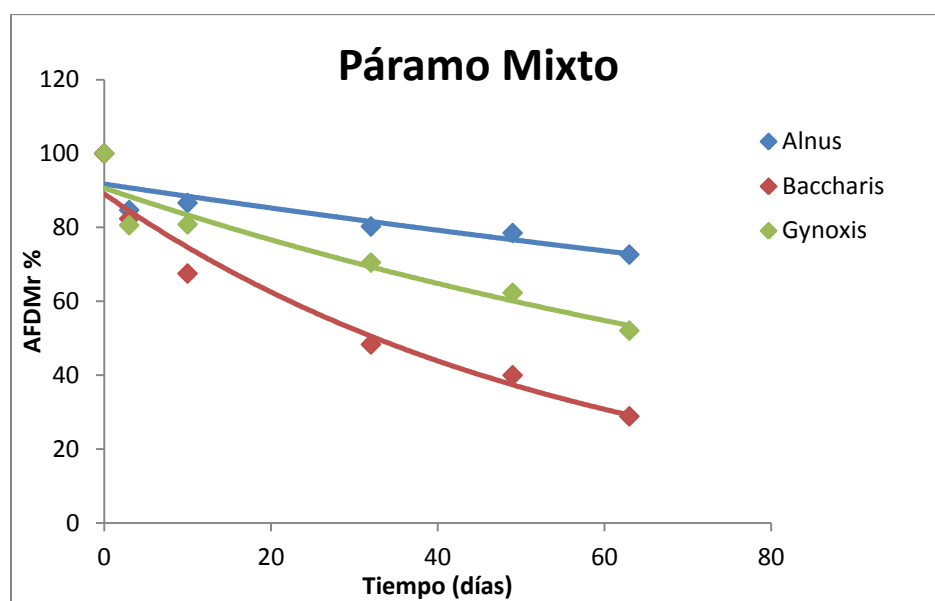


Figura 7: Comparación de %AFDMr en el tiempo entre tipos de páramos en experimento de descomposición de ríos de la zona de Palugillo, Ecuador: a) *Polylepis*, b) Páramo Mixto.

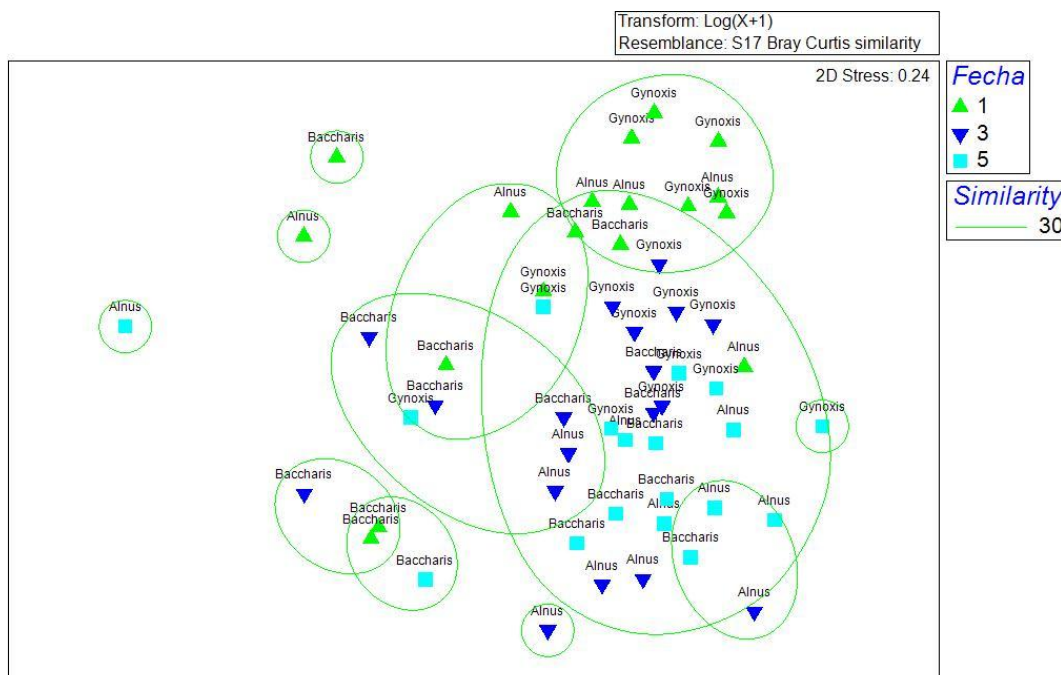


Figura 9. Análisis espacial (MDS) de las comunidades de Hiphomicetes encontradas en las mallas de descomposición para los experimentos realizados en los ríos de la zona de Paluguillo, cuenca del Guayllabamba, Ecuador. Los números indican las fechas de recolección y los símbolos el tipo de especie de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

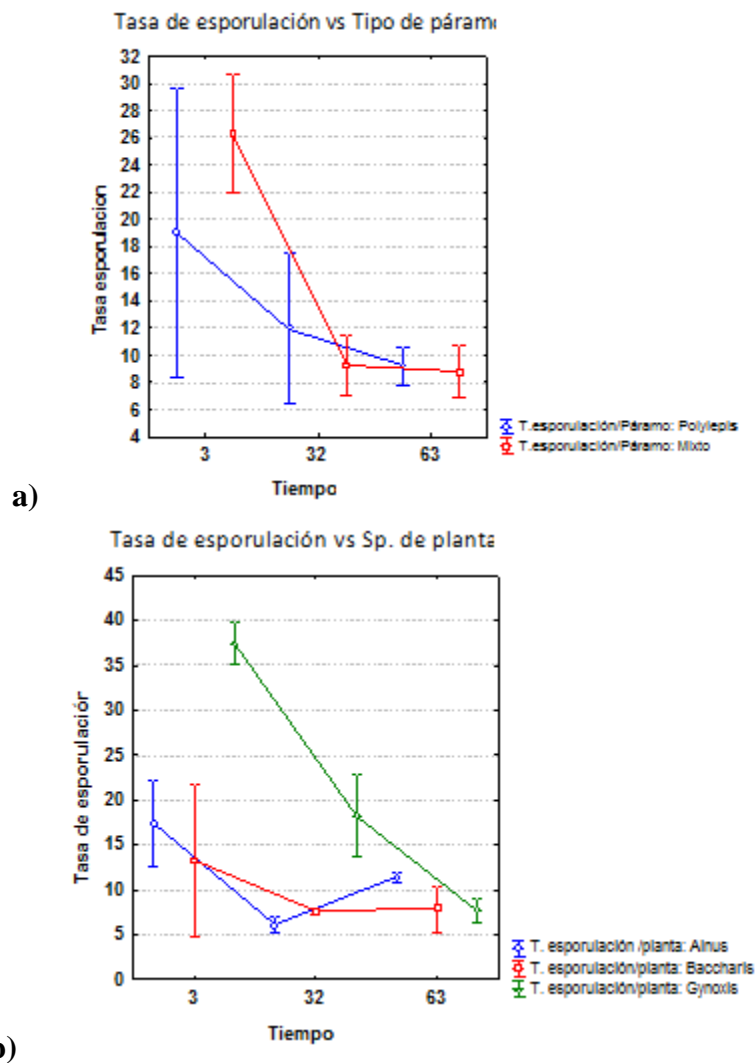


Figura 10. Medida de la tasa de esporulación de los Hiphomicetes en el tiempo: a) en base al tipo de páramo (Mixto o de *Polylepis*), b) en base a las especies de hojas (*Alnus*, *Baccharis*, *Gynoxis*). Cada punto significa el promedio (± 1 error estándar) entre ríos estudiados para cada fecha.