

**Composición de la dieta de macroinvertebrados bentónicos a lo largo de un gradiente de  
uso del suelo en una microcuenca del Páramo de Berlín**

**Pablo Emilio Mojica Pradilla**

**Trabajo de Grado para Optar el título de Biólogo**

**Director**

**Yasmin Plata Díaz**

**Magister en Biología**

**Codirector**

**Hernando Ovalle Serrano**

**Magister en Biología**

**Universidad Industrial de Santander**

**Facultad de Ciencias**

**Escuela de Biología**

**Bucaramanga**

**2022**

### **Dedicatoria**

A Dios, quien es guía y sabiduría

A mi madre, por su apoyo y amor incondicional

A mi padre, por haberme criado y seguir siendo mi soporte, aunque ya no esté aquí conmigo

A mi hermano, por haberme ayudado a soportar los altibajos del proceso

A mi familia y amigos, por servirme de ayuda y motivación

**Agradecimientos (Opcional)**

A Dios, por haberme dado la fortaleza y sabiduría para afrontar todo el proceso

A mi madre, por haber sido mi sustento y apoyo incondicional

A mi padre, por haber sido mi soporte desde donde sea que esté

A mi hermano, por haberme transportado durante todas mis sesiones de trabajo

A mi familia y amigos, por la motivación para alcanzar las metas

A mi directora Yasmin Plata y mi codirector Hernando Ovalle, por haberme dado la oportunidad de desarrollar este trabajo y haberme acompañado durante el proceso

A los profesores Björn Reu y Sergio Marchant, por haberme abierto las puertas de sus laboratorios para poder trabajar

Al grupo de investigación en recursos hídricos y saneamiento ambiental (GPH-UIS), por haberme incluido en el proyecto

A la Universidad Industrial de Santander (UIS) y toda la Escuela de Biología, por haberme ayudado en mi formación como profesional y permitirme alcanzar el desarrollo de mis habilidades

**Tabla de Contenido**

Introducción .....	12
Competencias .....	14
1. Objetivos .....	15
1.1 Objetivo General .....	15
1.2 Objetivos Específicos .....	15
2. Marco referencial .....	16
2.1 Páramo de Berlín – Complejo Santurbán .....	17
2.2 Macroinvertebrados bentónicos .....	18
3. Metodología .....	20
3.1 Área de estudio .....	20
3.2 Variables fisicoquímicas .....	21
3.3 Muestreo de macroinvertebrados bentónicos .....	24
3.4 Análisis de contenidos estomacales .....	25
3.5 Análisis descriptivo de la información .....	28
3.6 Análisis multivariado de la información .....	28
4. Resultados .....	29
4.1 Variables fisicoquímicas .....	29
4.2 Comunidad de macroinvertebrados bentónicos .....	31
4.3 Caracterización de los ítems alimenticios y las dietas .....	31
4.4 Relación entre las dietas y el uso del suelo .....	50
5. Discusión .....	54
5.1 Variables fisicoquímicas .....	54
5.2 Caracterización de los ítems alimenticios y las dietas .....	55
6. Conclusiones .....	62

Recomendaciones para posteriores estudios .....	63
Competencias desarrolladas durante la pasantía.....	63
Referencias Bibliográficas .....	64
Apéndices.....	87

**Lista de Tablas**

<b>Tabla 1.</b> <i>Puntos de muestreo y descripción del uso del suelo.</i> .....	22
<b>Tabla 2.</b> <i>Descripción de los ítems alimenticios tenidos en cuenta para el estudio.</i> .....	26
<b>Tabla 3.</b> <i>Variables fisicoquímicas a lo largo del gradiente espacial y temporal (Media <math>\pm</math> Error estándar).</i> .....	30
<b>Tabla 4.</b> <i>Categorías biológicas tenidas en cuenta para el análisis de correspondencia difusa (ACD).</i> .....	53

### Lista de Figuras

<b>Figura 1.</b> <i>Ubicación de los puntos de muestreo en el área de estudio.</i> .....	21
<b>Figura 2.</b> <i>Filtrado en columna de tamices granulométricos de 850 <math>\mu\text{m}</math> y 250 <math>\mu\text{m}</math>.</i> .....	24
<b>Figura 3.</b> <i>Porcentaje de representatividad de los ítems alimenticios del estudio.</i> .....	31
<b>Figura 4.</b> <i>Porcentaje de representatividad de los ítems alimenticios durante la temporada seca.</i> .....	33
<b>Figura 5.</b> <i>Porcentaje de representatividad de los ítems alimenticios durante la temporada lluviosa.</i> .....	34
<b>Figura 6.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos en cada punto de muestreo para todos los taxones estudiados.</i> .....	36
<b>Figura 7.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos durante ambas temporadas para todos los taxones estudiados.</i> .....	37
<b>Figura 8.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Helicopsyche a lo largo del gradiente espacial y temporal.</i> .....	38
<b>Figura 9.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Nectopsyche a lo largo del gradiente espacial y temporal.</i> .....	39
<b>Figura 10.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Smicridea a lo largo del gradiente espacial y temporal.</i> .....	40
<b>Figura 11.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Hydroptila a lo largo del gradiente espacial y temporal.</i> .....	41
<b>Figura 12.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Tipula a lo largo del gradiente espacial y temporal.</i> .....	42
<b>Figura 13.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Molophilus a lo largo del gradiente espacial y temporal.</i> .....	43
<b>Figura 14.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Limonia a lo largo del gradiente espacial y temporal.</i> .....	44
<b>Figura 15.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Tabanus a lo largo del gradiente espacial y temporal.</i> .....	45
<b>Figura 16.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Chelifera a lo largo del gradiente espacial y temporal.</i> .....	46

<b>Figura 17.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Orthocladiinae a lo largo del gradiente espacial y temporal.</i> .....	47
<b>Figura 18.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Podonominae a lo largo del gradiente espacial y temporal.</i> .....	47
<b>Figura 19.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Heterelmis a lo largo del gradiente espacial y temporal.</i> .....	48
<b>Figura 20.</b> <i>Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumido según el nivel de intervención.</i> .....	49
<b>Figura 21.</b> <i>Análisis de correspondencia difusa (ACD) para la dieta y demás rasgos biológicos seleccionados junto con la representación de los puntos.</i> .....	51
<b>Figura 22.</b> <i>Representación del componente de intervención junto a los puntos para los ejes F1 y F2 del análisis de correspondencia difusa (ACD).</i> .....	52

**Lista de Apéndices**

**Apéndice A.** Lista taxonómica de los macroinvertebrados bentónicos analizados a lo largo de un gradiente de uso del suelo en la microcuenca del río Jordán en el Páramo de Berlín. .... 87

## Resumen

**Título:** Composición de la dieta de macroinvertebrados bentónicos a lo largo de un gradiente de uso del suelo en una microcuenca del Páramo de Berlín \*

**Autor:** Pablo Emilio Mojica Pradilla \*\*

**Palabras Clave:** Macroinvertebrados, páramo, dieta, uso del suelo

**Descripción:** La presión de las actividades antrópicas han modificado las características fisicoquímicas, así como los elementos riparios de los ecosistemas acuáticos de los páramos, los cuales son considerados ecosistemas estratégicos en la regulación del ciclo hídrico a nivel local y regional. Una aproximación para evaluar el impacto que genera la pérdida de la integridad de elementos bióticos y abióticos de los ecosistemas acuáticos es a través de la caracterización de las dietas en macroinvertebrados bentónicos. Por consiguiente, el objetivo de esta investigación fue evaluar la dieta y composición trófica de los macroinvertebrados bentónicos en una microcuenca del Páramo de Berlín a lo largo de un gradiente de uso del suelo. Durante las temporadas de sequía y lluvia, se muestrearon 5 puntos de una microcuenca con diferentes alteraciones en el uso del suelo (2 sin alteración, 1 zona de cultivos, 1 zona de pastos y 1 cultivos-pecuarios). En cada punto se colectaron macroinvertebrados bentónicos, realizando un análisis de contenido intestinal. Del análisis se encontró que detritus es el ítem alimenticio más frecuente (61.1%), presente en todos los organismos, seguido por material vegetal (29%), material animal (3.1%), algas blandas filamentosas (2.8%), diatomeas (2%), hongos (1.8%), algas blandas no filamentosas (0.1%) y cianobacterias (0.1%). Algunos taxones como *Helicopsyche*, *Nectopsyche*, *Smicridea*, *Hydroptila*, *Tipula*, *Molophilus*, *Chelifera* y *Heterelmis* reflejaron las diferencias en la dieta a lo largo del gradiente espacial. Además, se evidenció un cambio significativo en el consumo de detritus, material vegetal y diatomeas según el uso del suelo. Los resultados observados permiten inferir que gran parte de la dieta de los macroinvertebrados bentónicos proviene principalmente de la descomposición de la materia orgánica, seguido del aporte alóctono proveniente de la vegetación riparia y, por último, de los productores primarios del ficoperifiton.

---

\* Trabajo de Grado

\*\* Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Yasmin Plata Díaz. Magíster en Biología. Codirector: Hernando Ovalle Serrano. Magíster en Biología.

### Abstract

**Title:** Diet composition of benthic macroinvertebrates along a land use gradient in a micro-basin of the Berlin Paramo \*

**Author:** Pablo Emilio Mojica Pradilla\*\*

**Key Words:** Macroinvertebrates, paramo, diet, land use

**Description:** The pressure of human activities has modified the physicochemical characteristics, as well as the riparian elements of the aquatic ecosystems of the paramos, which are considered strategic ecosystems in the regulation of the water cycle at the local and regional level. An approach to evaluate the impact generated by the loss of integrity of biotic and abiotic elements of aquatic ecosystems is through the characterization of diets in benthic macroinvertebrates. Therefore, the objective of this research was to evaluate the diet and trophic composition of benthic macroinvertebrates in a micro-watershed in the Paramo de Berlín along a land use gradient. During the dry and rainy seasons, 5 points of a micro-basin with different alterations in land use were sampled (2 without alteration, 1 crop area, 1 pasture area and 1 crop-livestock). At each point, benthic macroinvertebrates were collected, performing an analysis of intestinal content. From the analysis it was found that detritus is the most frequent food item (61.1%), present in all organisms, followed by plant material (29%), animal material (3.1%), soft filamentous algae (2.8%), diatoms (2 %), fungi (1.8%), non-filamentous soft algae (0.1%) and cyanobacteria (0.1%). Some taxa such as *Helicopsyche*, *Nectopsyche*, *Smicridea*, *Hydroptila*, *Tipula*, *Molophilus*, *Chelifera* and *Heterelmis* reflected differences in diet along the spatial gradient. In addition, a significant change was evidenced in the consumption of detritus, plant material and diatoms according to land use. The results observed allow us to infer that a large part of the diet of benthic macroinvertebrates comes mainly from the decomposition of organic matter, followed by the allochthonous contribution from the riparian vegetation and, finally, from the primary producers of the phycoperiphyton.

---

\* Degree Work

\*\* Science Faculty. School of Biology. Director: Yasmin Plata Díaz. Master in Biology. Co-director: Hernando Ovalle Serrano. Master in Biology.

## Introducción

Los páramos son ecosistemas fundamentales para la regulación hídrica, además de servir como proveedores de múltiples servicios ecosistémicos (Minambiente, 2002; Hofstede, 2011). Aproximadamente el 50% de todos los páramos del mundo se encuentran en Colombia, generando gran parte del agua que abastece al país, por lo que se les considera de gran importancia y es muy útil el estudio de los procesos que ocurren dentro de ellos (IDEAM, 2002; Garavito, 2015).

El Páramo de Berlín, ubicado al Nororiente del departamento de Santander y al Suroccidente del departamento de Norte de Santander, hace parte de la unidad biogeográfica de Santurbán (Jurisdicciones Santurbán-Berlín) y tiene una extensión de 44.272 hectáreas (ha), con una altura entre los 2.200 – 4.100 metros sobre el nivel del mar (ms.n.m.). (CORPONOR, 2008). Este páramo, aunque sirve como sustento de agua para las comunidades, actualmente presenta fuerte deterioro a causa de la intensificación de la agricultura, ganadería, minería y demás actividades antrópicas que allí se desarrollan (CORPONOR, 2010; Avellaneda-Torres et al., 2014; Díaz et al., 2013; Callejas, 2015; Rodríguez, 2016).

Con el fin de evaluar el impacto de estas actividades sobre el ecosistema, se han utilizado a los macroinvertebrados bentónicos como bioindicadores. En cuanto al estudio de estos organismos en ríos de Colombia, los esfuerzos se han centrado principalmente en el análisis de la calidad del agua y poco se ha trabajado en ríos de páramo (Rivera et al., 2013; Madera et al., 2016; Walteros et al., 2016; Forero, 2017; Ayala et al., 2019; López et al., 2020). La información de este tipo de estudios es escasa y en su mayoría se han enfocado a la diversidad y asociaciones con macrófitas (Castellanos & Serrato, 2008; Posada-García et al., 2008; Butakka et al., 2014; Alba-Hincapié et al., 2016). De igual manera, hasta la fecha, pocos estudios se han hecho sobre

la dieta de macroinvertebrados bentónicos en páramos y los que se han realizado suelen basarse en un grupo pequeño en particular, en sistemas lénticos o no tienen en cuenta un gradiente de uso del suelo (Granados, 2013; Gómez et al., 2016; Caleño et al., 2018).

La presente pasantía de investigación fue desarrollada en marco del proyecto titulado “Análisis Participativo de la Influencia del Uso del Suelo en los Servicios Hidrológicos de Suministro y Regulación Ofertados por el Ecosistema de Páramo Seco. Caso: Berlín (Complejo Santurbán)”, perteneciente al Grupo de Investigación Saneamiento y Recursos Hídricos Ambiental (GPH) de la Escuela de Ingeniería Civil de la UIS. Con base en la pregunta de cómo cambia la composición de la dieta según el gradiente, el propósito del estudio fue evaluar la dieta y composición trófica de los macroinvertebrados bentónicos en una microcuenca del Páramo de Berlín a lo largo de un gradiente de uso del suelo, planteando así la hipótesis de un mayor consumo de material vegetal en los puntos de referencia en comparación con los intervenidos. Con el fin de lograr el cumplimiento de los objetivos, el estudio contempló distintas etapas, dentro de las que se encontraban el análisis del contenido estomacal de los grupos de macroinvertebrados bentónicos, la determinación de los factores que pueden estar influenciando las variaciones en la dieta de los grupos a lo largo del gradiente espacial y temporal, y la correlación del uso de suelo con el tipo de dieta y algunos rasgos biológicos de los grupos de macroinvertebrados bentónicos. Este trabajo se realizó en coordinación con otro acerca de la biodiversidad de macroinvertebrados bentónicos encontrados durante el desarrollo del proyecto.

### **Competencias**

- Adquiere habilidades en el reconocimiento de características funcionales y ecológicas de los macroinvertebrados bentónicos.
- Obtiene destreza en técnicas de laboratorio para el estudio de macroinvertebrados bentónicos.
- Maneja herramientas estadísticas para el análisis de datos en estudios limnológicos.
- Aplica los principios que determinan las interacciones entre organismos, su ambiente y los factores que los alteran.
- Propone modelos explicativos de fenómenos biológicos, mediante el uso de herramientas estadísticas.

## **1. Objetivos**

### **1.1 Objetivo General**

Evaluar el efecto del uso del suelo sobre la composición de la dieta de los géneros de macroinvertebrados bentónicos en una microcuenca del Páramo de Berlín.

### **1.2 Objetivos Específicos**

- Analizar el contenido estomacal de los grupos de macroinvertebrados bentónicos.
- Determinar los factores que pueden estar influenciando las variaciones en la dieta de los grupos a lo largo del gradiente espacial y temporal.
- Correlacionar el uso del suelo con el tipo de dieta de los grupos de macroinvertebrados bentónicos.

## 2. Marco referencial

El páramo es un ecosistema localizado principalmente en la región de alta montaña de la cordillera de los Andes, entre las nieves perpetuas y el bosque, encontrándose a una altura entre los 3.000 – 4.800 ms.n.m. (Morales-Betancourt & Estévez-Varón, 2006).

En Colombia, los páramos se extienden a lo largo de gran parte del territorio nacional, cubriendo un área de 14.434 km<sup>2</sup>, equivalente a un 49% de los páramos del planeta y a un 1.3% de la extensión continental del país. Como consecuencia, son el origen del agua que abastece al 70% de la población colombiana, siendo esta una de las razones por las cuales se les considera fundamentales para la regulación hídrica (IDEAM, 2002; Castaño-Uribe et al., 2004).

La vegetación particular de este ecosistema, caracterizada por una alta biodiversidad, es la principal responsable del óptimo proceso de captación, regulación, protección y recarga de acuíferos (Ibáñez, 2011; Garavito, 2015). En los páramos se puede encontrar gran variedad de musgos, gramíneas, frailejones, arbustos y hasta animales como el oso de anteojos y el cóndor, por lo que son considerados los ecosistemas más biodiversos de alta montaña en todo el mundo, con hasta 4.000 especies de plantas vasculares en Sudamérica, muchas de las cuales son endémicas y se han adaptado a las condiciones extremas del ambiente y el suelo. Es precisamente esta vegetación, en conjunto con el suelo, lo que protege de la erosión a las zonas bajas (Rangel, 2000; IDEAM, 2002; Díaz-Granados et al., 2005; Keating, 2008; Llambí et al., 2012; Garavito, 2015).

Por otra parte, la geomorfología en el páramo está influenciada por glaciaciones, lo que ha formado numerosos humedales que sirven como reservorios de agua. Se cree que en Colombia existen hasta más de 2.000 lagunas, las cuales son muy numerosas en las cordilleras Central y Oriental, pero escasas en la Occidental (Morales et al., 2007; Hofstede et al., 2014).

Los suelos, por su parte, suelen ser variables, pero principalmente son de origen glaciar y volcánico, siendo más rocosos y poco profundos en páramos de elevada altitud; en general, el pH de los suelos es estable y moderado (Llambí et al., 2012).

Los páramos, al presentar un papel importante en la economía de los seres humanos, están expuestos a situaciones de explotación ambiental. Los efectos de las actividades antrópicas alteran la estructura del ecosistema, modificando la composición de los suelos y cuerpos de agua, además de provocar una reducción en la diversidad de plantas y animales (Salamanca, 1986; Domínguez, 1999).

### **2.1 Páramo de Berlín – Complejo Santurbán**

El Páramo de Berlín hace parte del Complejo Jurisdicciones Santurbán-Berlín, el cual se compone de aproximadamente 142.000 ha, de las que aporta 44.272. Este páramo, que se ubica entre los 2.200 – 4.100 ms.n.m., es compartido por los departamentos de Santander (28% del área y 15 municipios beneficiados) y Norte de Santander (72% del área y 33 municipios beneficiados), sirviendo como fuente hídrica para más de 2.3 millones de personas. El complejo Santurbán, además de albergar una gran cantidad de cuerpos de agua, abastece a grandes afluentes de la región e incluso sirve de suministro para cuerpos de agua vecinos como el Lago Maracaibo en Venezuela (CORPONOR, 2008; COLPARQUES, 2021).

El clima en este páramo se caracteriza por temperaturas que pueden fluctuar entre menores a 0°C hasta mayores a 15°C, con una humedad relativa promedio por encima del 80%. En cuanto a las temporadas de alta precipitación, estas suelen presentarse entre abril-mayo y septiembre-noviembre (julio-agosto y diciembre-enero para las temporadas secas), con unos valores anuales de precipitación de 700 mm (COLPARQUES, 2021).

Por otro lado, la vegetación se destaca por un paisaje de pajonales, musgos, arbustos y algunas gramíneas, en general con una prominencia de plantas vasculares y rocas que rodean los exteriores limítrofes. El paisaje característico de páramo hace que sean comunes distintas actividades antrópicas tales como la agricultura (especialmente cultivos de papa y cebolla) y cultivos pecuarios, así como megaminería y turismo (CDMB, 2011; Sarmiento-Pinzón et al., 2014; Trujillo, 2018; Peña et al., 2020). Estas actividades, que llevan ya muchos años presentándose y son las principales responsables de la transformación del paisaje, el suelo y los cuerpos de agua al representar más del 10% del total de la cobertura del páramo, han sido abordadas por la jurisdicción de la región debido al alto impacto ambiental y con el fin de reducir el desgaste en el territorio (CORPONOR, 2007).

## **2.2 Macroinvertebrados bentónicos**

Se conocen como macroinvertebrados bentónicos a aquellos organismos que viven en ríos y lagos, adheridos a sustratos como vegetación, troncos y rocas. El nombre proviene del tamaño que tienen, el cual va desde 0.5 mm hasta 5.0 mm en algunos casos, permitiendo que sean observados a simple vista (Roldán-Pérez, 2016). Así pues, se conocen diversas especies de macroinvertebrados bentónicos, representados por Phylum como Annelida, Mollusca, Nematomorpha, Nematoda, Platyhelminthes y Arthropoda. Dentro del grupo de los artrópodos se encuentran los efemerópteros, tricópteros, plecópteros y coleópteros, órdenes de insectos comúnmente utilizados en ecología para el estudio de calidad del agua y dieta (Perla et al., 2014; Roldán et al., 2014; Roldán-Pérez, 2016).

Los ciclos de vida de estos organismos varían según la especie, siendo algunos totalmente acuáticos y otros, por el contrario, pasan parte de su vida en el agua y la etapa adulta la

desarrollan en tierra; el tiempo de desarrollo varía según la naturaleza del taxón, el ambiente externo y la alimentación (Cressa & Barrios, 2002; Jacobsen et al., 2008; Roldán & Ramírez, 2008; Thorp & Covich, 2014). Por otra parte, los macroinvertebrados bentónicos cumplen un papel fundamental a nivel trófico ya que ayudan con el procesamiento y transformación de la materia, permitiendo que se abastezca de alimento a otros organismos vivos del ecosistema (Ospina et al., 1999; Paggi, 1999; Chará-Serna et al., 2012).

A nivel de dieta, los macroinvertebrados bentónicos se pueden clasificar en colectores, filtradores, trozadores, raspadores y depredadores, clasificación hecha en base al aparato bucal y a lo que consumen, como detritus, hongos, material vegetal, material animal y algas. (Tomanova et al., 2006; Reynaga & Rueda, 2014; Rosi-Marshall et al., 2016; Caleño et al., 2018). Los alimentos que consumen pueden provenir de sistemas alóctonos (terrestres-externos) o autóctonos (acuáticos-propios), moldeando así los hábitos alimenticios y ayudando a delimitar la riqueza y productividad de los macroinvertebrados en ríos (Velásquez & Miserendino, 2003; Villamarín, 2008; Hamada et al., 2014; Gutiérrez-Garaviz et al., 2016). Dentro de los grupos según el hábito trófico, la comunidad de trozadores suele tener un papel importante en la transformación de la materia ya que ayudan a convertir la hojarasca en materia orgánica particulada fina (Patrick, 2013).

En Colombia, los primeros estudios sobre macroinvertebrados bentónicos empezaron a hacerse en la década de los setenta, realizando trabajos de identificación para el territorio colombiano, aunque todavía existe una deficiencia en la información taxonómica y ecológica de muchos grupos (Roldán et al., 1973; Pérez & Roldán, 1978; Roldán, 1988; Roldán-Pérez, 2016). En lo que respecta al estudio de dieta en el país, hace falta información, especialmente en ríos de páramo (Rodríguez et al., 2011; Rivera et al., 2013; Granados, 2013; Contreras & Téllez, 2015;

Caleño et al., 2018; Tamaris-Turizo, 2018). La mayoría de estudios con macroinvertebrados bentónicos en páramos se encuentran enfocados hacia calidad de agua, además de ceñirse a grupos pequeños en específico (Gavilán et al., 2000; Castellanos & Serrato, 2008; Posada-García et al., 2008; Walteros-Rodríguez & Daza-Castro, 2011; Bota-Sierra, 2014; Ramírez et al., 2018). Para el estudio de dieta, se ha encontrado que algunos rasgos fisiológicos como la respiración y adaptaciones como la forma del cuerpo, son aspectos que pueden relacionarse con recursos alimenticios, niveles de oxígeno en agua y modificaciones en los sustratos, por lo que suelen usarse para determinar si existe relación significativa entre la alimentación y el impacto en el ecosistema (Lytle & Poff, 2004).

### **3. Metodología**

#### **3.1 Área de estudio**

El presente estudio se desarrolló en una microcuenca del río Jordán (Páramo de Berlín) ubicada entre 07° 06' 10,3" N 72° 56' 33,9" W y 07° 07' 6,2" N y 72° 56' 26,8" W, en la franja altitudinal entre los 3.383 – 3.529 ms.n.m. La microcuenca (Figura 1), de acuerdo con la clasificación de Strahler (1964), está compuesta por dos ríos de primer orden que, posteriormente, se unen y forman uno de segundo orden.

En el área de estudio se delimitaron 5 puntos distribuidos a lo largo de un gradiente de uso del suelo (Tabla 1, Figura 1). En cada punto se delimitó un tramo de 20 metros, en donde se realizó una descripción hidrogeomorfológica del sitio, la cual incluía la cuantificación visual de la composición del lecho, el porcentaje de materia orgánica fina y gruesa y el porcentaje de vegetación en el tramo. Asimismo, se realizó una clasificación de los puntos de muestreo (referencia e intervenidos) según la presencia o ausencia de actividades antrópicas en el tramo

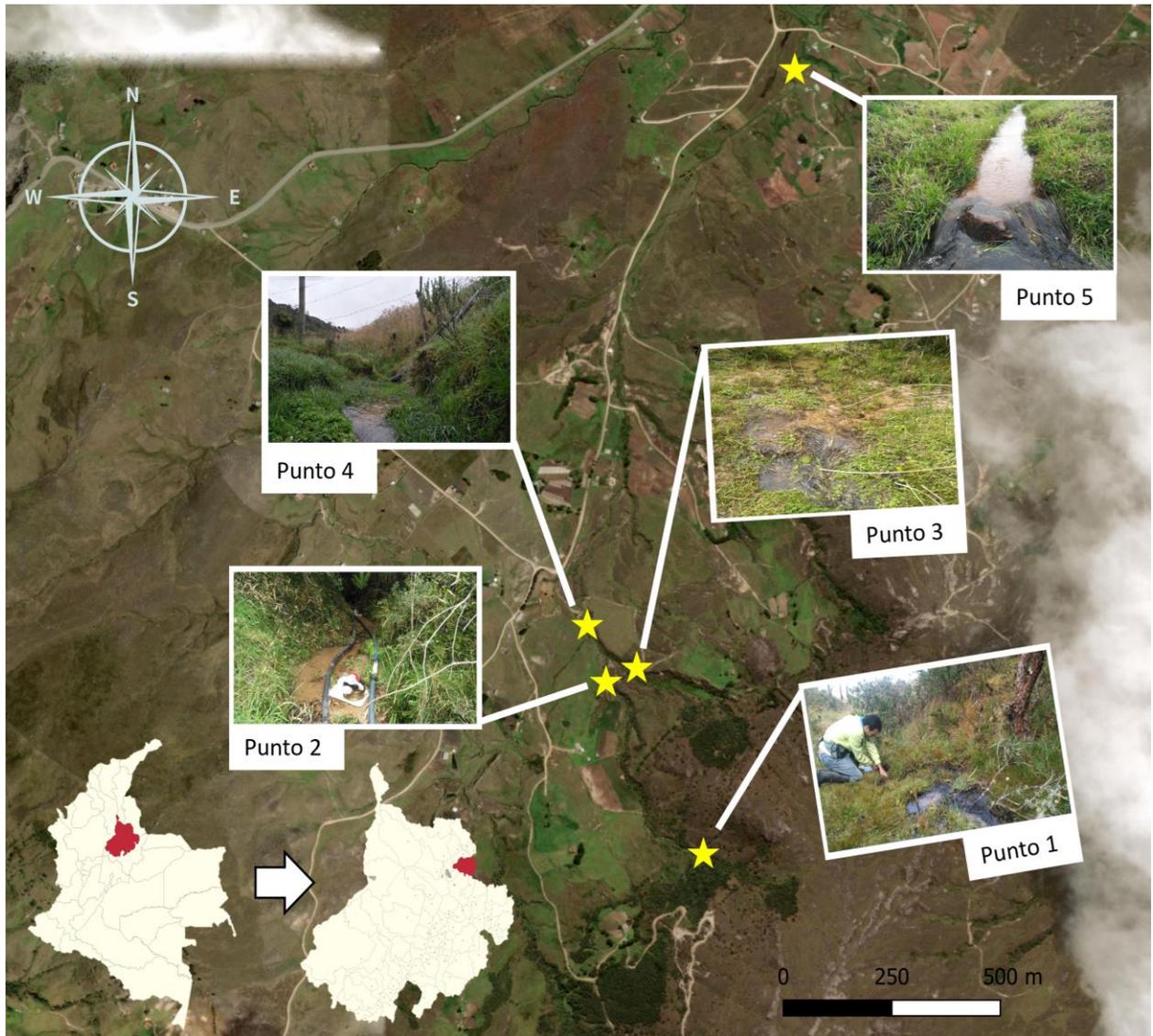
correspondiente (Tabla 1). Los dos sitios de referencia corresponden a aquellos que no presentan cultivos ni zonas de pastoreo y poseen cobertura vegetal propia de páramo, mientras que el resto de los puntos se encuentran rodeados de matrices donde dominan las actividades agrícolas. Se realizaron dos salidas de campo, una durante la temporada seca (27 de febrero del 2020) y otra durante la temporada lluviosa (05 de noviembre del 2020).

### **3.2 Variables fisicoquímicas**

Para conocer de manera general las condiciones ambientales de cada tramo y corroborar la anterior clasificación, se cuantificaron variables fisicoquímicas in situ, así como mediciones de nutrientes. Con ayuda de un equipo portátil multiparamétrico Mettler Toledo (modelo S678-FK2), se tomaron mediciones de variables fisicoquímicas in situ tales como pH, oxígeno disuelto (OD) (mg/L) y conductividad eléctrica (CE) ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ ). Al mismo tiempo, se calculó el caudal medio (Q) (L/s) con el método volumétrico (Samanez et al., 2014) y se tomaron muestras para análisis de sólidos totales (ST) y disueltos (SD) (mg/L), nitratos ( $\text{NO}_3^-$ ) (mg  $\text{NO}_3^-/\text{L}$ ), nitritos ( $\text{NO}_2^-$ ) (mg  $\text{NO}_2^-/\text{L}$ ), nitrógeno orgánico total Kjeldahl (NKJ) (mg NKJ/L), nitrógeno total (NT) (mg N/L), fósforo reactivo soluble (PRS) (mg P- $\text{PO}_4/\text{L}$ ), fósforo total (PT) (mg P/L) y demanda bioquímica de oxígeno (DBO5) (mg  $\text{O}_2/\text{L}$ ).

### **Figura 1.**

*Ubicación de los puntos de muestreo en el área de estudio.*



Nota: Mapa tomado de Gómez (2021) y Hernández (2021).

**Tabla 1.**

*Puntos de muestreo y descripción del uso del suelo.*

Punto de muestreo	Descripción de los usos del suelo	Acrónimo	Tipo de Intervención
-------------------	-----------------------------------	----------	----------------------

<b>1</b>	Nacimiento río 1. Área no intervenida con alto porcentaje de vegetación riparia.	P1	Referencia
<b>2</b>	Aguas abajo del punto 1. Presencia de cultivos de cebolla y extracción de agua.	P2	Intervenido
<b>3</b>	Aguas abajo nacimiento río 2. Área no intervenida con alto porcentaje de vegetación riparia, con rastros de antiguo paso de bovinos.	P3	Referencia
<b>4</b>	Aguas abajo de la confluencia de los puntos 2 y 3. Vegetación riparia dominada por pastos, con posible entrada de aguas residuales de asentamientos.	P4	Intervenido
<b>5</b>	Parte baja de la microcuenca o zona receptora. Vegetación riparia dominada por pastos, extracción de agua para riego y varios sistemas agrícolas y pecuarios.	P5	Intervenido

Nota: Tomado y modificado de Gómez (2021) y Hernández (2021).

### 3.3 Muestreo de macroinvertebrados bentónicos

Los macroinvertebrados bentónicos fueron capturados utilizando una red tipo Surber modificada de 15x15 cm que abarcó un área de 0.0225 m<sup>2</sup>, lo suficiente para alcanzar el ancho del cauce de los nacimientos, el cual era inferior a 30 cm. Para cada punto, la red se dispuso en 3 sectores diferentes en composición de sustrato y aspecto del flujo, con un esfuerzo de muestreo de 20 minutos para cada uno. Mediante un filtrado en columna de dos tamices granulométricos de 850  $\mu\text{m}$  y 250  $\mu\text{m}$  (Figura 2) se evitó el daño en las muestras por la fricción entre los distintos tipos de materia orgánica e inorgánica. Finalmente, las muestras fueron depositadas en frascos plásticos de 500 mL apropiadamente rotulados y preservadas en alcohol al 70% v/v para el respectivo análisis en laboratorio.

La determinación taxonómica fue realizada por Gómez (2021) como parte del macroproyecto del que hace parte el presente estudio.

#### Figura 2.

*Filtrado en columna de tamices granulométricos de 850  $\mu\text{m}$  y 250  $\mu\text{m}$ .*



Nota: Fotografía tomada de Gómez (2021).

### **3.4 Análisis de contenidos estomacales**

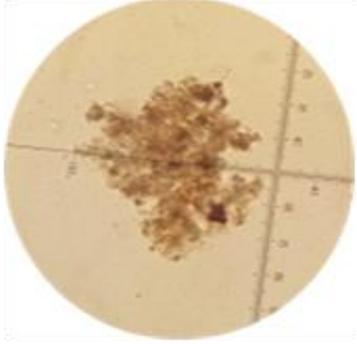
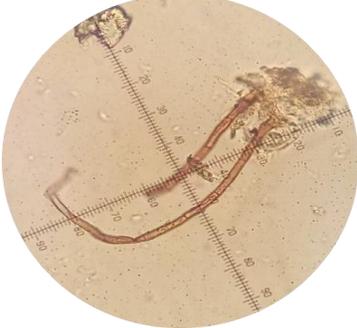
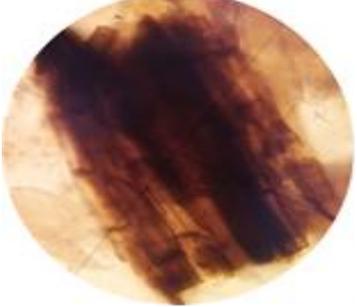
Para extraer los contenidos estomacales y realizar el análisis de la dieta, las muestras fueron analizadas en el Laboratorio de Biología de la Conservación (GIEFIVET), en la sede Guatiguará de la Universidad Industrial de Santander (UIS). Se tuvieron en cuenta solamente las larvas de los insectos acuáticos ya que fueron los de mayor riqueza y representatividad en el estudio, permitiendo un análisis más homogéneo (Gómez, 2021).

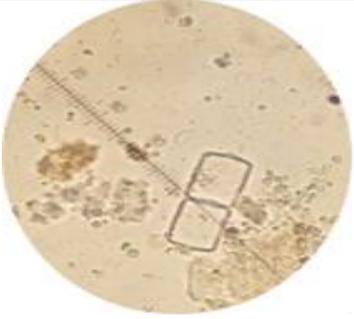
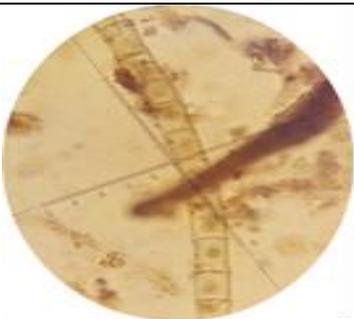
Primero se prepararon los individuos para la disección, seleccionando en lo posible 5 individuos por taxón en cajas de Petri debidamente marcadas. Posteriormente, en un estereoscopio Carl Zeiss (Stemi 305) y con ayuda de pinzas entomológicas, se hizo la disección de los contenidos estomacales teniendo en cuenta los puntos de muestreo.

El contenido estomacal de los macroinvertebrados bentónicos se analizó extrayendo el intestino y la materia que contenían sobre láminas portaobjetos previamente marcadas. Mediante laminillas se maceró el contenido estomacal, se aplicó glicerina y posteriormente se sellaron de manera temporal con esmalte para evitar la evaporación del contenido. Los ítems alimenticios fueron identificados y fotografiados con ayuda de un microscopio óptico con ocular micrométrico (Olympus CH-2), clasificándolos en detritus, hongos, material vegetal, material animal, diatomeas, algas blandas filamentosas, algas blandas no filamentosas y cianobacterias, según como propone Rosi-Marshall et al. (2016). (Tabla 2). Para su cuantificación, se ubicaron campos al azar y se fotografiaron diez (10) campos ópticos a 40X para cada individuo. Las fotografías del contenido estomacal fueron analizadas mediante el software ImageJ, cuantificando el área ocupada de cada uno de los ítems alimenticios en cada campo y el porcentaje de representatividad de cada uno de ellos para cada taxón.

**Tabla 2.**

*Descripción de los ítems alimenticios tenidos en cuenta para el estudio.*

Ítem	Acrónimo	Descripción	Imagen
Detritus	DET	Detritus constituyente de la materia orgánica particulada fina	
Hongos	HON	Esporas, hifas y otros restos de organismos Fungi	
Material vegetal	VEG	Restos de material vegetal (hojas, troncos)	
Material animal	ANI	Restos de invertebrados	

Diatomeas	DIA	Diatomeas	
Algas blandas filamentosas	FIL	Algas blandas filamentosas	
Algas blandas no filamentosas	BLA	Algas blandas no filamentosas	
Cianobacterias	CIA	Algas verde-azules	

### **3.5 Análisis descriptivo de la información**

Con el fin de determinar las dietas de los macroinvertebrados bentónicos a lo largo del gradiente espacial y temporal, se calculó el porcentaje de representatividad de cada ítem alimenticio por punto y temporada, teniendo en cuenta el número de individuos analizados por taxón y las áreas. Mediante el uso de un gráfico de torta, se representó a nivel general la dieta de los organismos en la microcuenca. Para representar la dieta entre taxones según el gradiente y comparar la variabilidad de los ítems, se realizaron gráficos tipo boxplot y gráficos de barras apiladas, utilizando la librería “ggplot2” (Wickham, 2016). Mediante un test de comparación de medias ‘t.test’, se evaluó si existen diferencias significativas en el consumo de los ítems según el nivel de intervención. Todos los análisis estadísticos fueron realizados mediante el software RStudio (R core team, 2020).

### **3.6 Análisis multivariado de la información**

Para relacionar las dietas con el uso del suelo, se realizó un análisis de correspondencia difusa (ACD). Según Chevenet et al. (1994), este análisis es un método estadístico multivariado (análisis indirecto de gradientes) basado en distancias euclidianas y utilizado para sintetizar y estructurar distintos rasgos biológicos con el fin de evaluar si sus distribuciones pueden discriminarse según algún componente como la intervención. En este procedimiento se utilizan los ‘scores’ como indicadores de la afinidad de los rasgos respecto al determinado componente.

Para cumplir con lo anterior, se realizó una matriz de abundancia y otra de rasgos. Para la matriz de rasgos se tuvieron en cuenta 4 rasgos biológicos, incluidos los tróficos (dieta y hábito), fisiológicos (respiración) y adaptaciones (forma del cuerpo). Estos dos últimos rasgos biológicos fueron incluidos debido a que, en base a otros trabajos, se ha encontrado que no solamente las

dietas se asocian a efectos de intervención, sino que también hay otros rasgos donde se pueden evidenciar y permiten discriminar mejor el aporte que tienen los ítems alimenticios (Lytle & Poff, 2004; Tomanova et al., 2008; Díaz-Rojas et al., 2020).

Con base en Tomanova et al. (2006) y Usseglio-Polatera & Tachet (1994), se utilizó una escala categórica para asignar un criterio de afinidad o codificación difusa a los rasgos biológicos de cada taxón: nula (0), leve (1), media (2) y fuerte (3), la cual fue elaborada con ayuda de literatura (Poff et al., 2006; Vieira et al., 2006; Tomanova et al., 2008; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014). La matriz de rasgos fue multiplicada por la matriz de abundancia de los taxones para obtener una matriz de rasgos por abundancias según los puntos, información con la cual se realizó el ACD.

Finalmente, con el fin de conocer los rasgos que responden significativamente al uso del suelo, se realizó una correlación de Pearson entre los 'scores' de rasgos biológicos y el eje que explica la variación según la intervención. Todos los análisis estadísticos fueron realizados mediante el software RStudio (R core team, 2020).

## **4. Resultados**

### **4.1 Variables fisicoquímicas**

De acuerdo con los resultados, el PT, los  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$ , el NKJ y la conductividad eléctrica fueron más elevados en los puntos intervenidos (P2, P4 y P5), mientras que el pH y el OD presentaron los niveles más elevados en los puntos de referencia (P1 y P3). El caudal, los ST, SD y el NT presentaron los valores más altos en el tramo final de la microcuenca (P5). (Tabla 3).

**Tabla 3.**

*Variables fisicoquímicas a lo largo del gradiente espacial y temporal (Media  $\pm$  Error estándar).*

Variable	P1		P2		P3		P4		P5	
	Sequía	Lluvia	Sequía	Lluvia	Sequía	Lluvia	Sequía	Lluvia	Sequía	Lluvia
<b>DBO5</b>	1.70 $\pm$ 0	2.86 $\pm$ 0.64	1.80 $\pm$ 0.10	3.03 $\pm$ 0.54	1.23 $\pm$ 0.34	3.23 $\pm$ 0.62	1.90 $\pm$ 0	2.80 $\pm$ 0.46	1.50 $\pm$ 0.20	3.10 $\pm$ 0.45
<b>PRS</b>	0.02 $\pm$ 0.01	0.01 $\pm$ 0.002	0.02 $\pm$ 0.01	0.01 $\pm$ 0.002	0.02 $\pm$ 0	0.02 $\pm$ 0.01	0.02 $\pm$ 0	0.02 $\pm$ 0.01	0.01 $\pm$ 0.01	0.01 $\pm$ 0.01
<b>PT</b>	0.02 $\pm$ 0.01	0.02 $\pm$ 0.002	0.04 $\pm$ 0.01	0.04 $\pm$ 0.02	0.04 $\pm$ 0	0.02 $\pm$ 0.004	0.05 $\pm$ 0.01	0.03 $\pm$ 0.01	0.03 $\pm$ 0.01	0.03 $\pm$ 0.01
<b>NO<sub>3</sub><sup>-</sup></b>	0	0.01 $\pm$ 0.01	1.40 $\pm$ 0.16	1.01 $\pm$ 0.03	0.20 $\pm$ 0.01	0.19 $\pm$ 0.01	0.58 $\pm$ 0.12	0.63 $\pm$ 0.01	2.56 $\pm$ 0.06	2.53 $\pm$ 0.18
<b>NO<sub>2</sub><sup>-</sup></b>	0	0.004 $\pm$ 0.003	0	0.004 $\pm$ 0.003	0	0.004 $\pm$ 0.003	0.001 $\pm$ 0.001	0.003 $\pm$ 0.003	0.003 $\pm$ 0.002	0.009 $\pm$ 0.003
<b>NKJ</b>	0.28 $\pm$ 0.12	0.56 $\pm$ 0.06	0.32 $\pm$ 0.10	0.91 $\pm$ 0.16	0.24 $\pm$ 0.03	0.70 $\pm$ 0.26	0.49 $\pm$ 0.22	0.71 $\pm$ 0.08	0.31 $\pm$ 0.10	0.71 $\pm$ 0.07
<b>NT</b>	0.28 $\pm$ 0.12	0.57 $\pm$ 0.05	1.71 $\pm$ 0.22	1.92 $\pm$ 0.14	0.44 $\pm$ 0.03	0.90 $\pm$ 0.24	1.07 $\pm$ 0.12	1.34 $\pm$ 0.09	2.87 $\pm$ 0.14	3.25 $\pm$ 0.20
<b>ST</b>	35 $\pm$ 1.15	41.67 $\pm$ 2.33	64 $\pm$ 7.21	59.33 $\pm$ 6.17	54.67 $\pm$ 5.67	47.67 $\pm$ 0.88	78 $\pm$ 4.16	52.07 $\pm$ 1.15	88.67 $\pm$ 6.96	71.67 $\pm$ 3.38
<b>SD</b>	32.73 $\pm$ 0.62	38.77 $\pm$ 0.79	56.47 $\pm$ 4.14	46.27 $\pm$ 3.19	46.63 $\pm$ 1.39	45.75 $\pm$ 0.66	53.83 $\pm$ 4.10	43.85 $\pm$ 2.18	77.30 $\pm$ 5.05	62.57 $\pm$ 3.62
<b>Q</b>	1.37 $\pm$ 0.05	3.20 $\pm$ 0.03	1.49 $\pm$ 0.47	3.93 $\pm$ 0.20	2.15 $\pm$ 0.03	2.28 $\pm$ 0.09	4.20 $\pm$ 0.53	7.17 $\pm$ 0.55	23.69 $\pm$ 2.74	48.46 $\pm$ 4.85
<b>pH</b>	7.79 $\pm$ 0.12	7.74 $\pm$ 0.06	7.47 $\pm$ 0.06	7.62 $\pm$ 0.05	7.37 $\pm$ 0.05	7.28 $\pm$ 0.30	7.32 $\pm$ 0.05	7.46 $\pm$ 0.09	7.32 $\pm$ 0.07	7.27 $\pm$ 0.02
<b>CE</b>	29.60 $\pm$ 2.41	32.86 $\pm$ 2.41	45.27 $\pm$ 1.48	42.33 $\pm$ 1.58	34.87 $\pm$ 0.34	41.57 $\pm$ 1.77	39.12 $\pm$ 1.71	45.68 $\pm$ 2.78	58.33 $\pm$ 3.09	68.41 $\pm$ 9.15
<b>OD</b>	7.28 $\pm$ 0.03	7.22 $\pm$ 0.05	7.02 $\pm$ 0.03	7.03 $\pm$ 0.12	6.98 $\pm$ 0.05	6.78 $\pm$ 0.06	6.82 $\pm$ 0.11	6.77 $\pm$ 0.12	6.73 $\pm$ 0.06	6.30 $\pm$ 0.12

#### **4.2 Comunidad de macroinvertebrados bentónicos**

Según los resultados obtenidos por Gómez (2021), un total de 9.905 individuos fueron colectados durante el estudio, los cuales se distribuyeron en los Phylum Arthropoda, Annelida, Mollusca y Platyhelminthes. De ellos, fueron tenidos en cuenta los macroinvertebrados bentónicos pertenecientes a la Clase Insecta, para un total de 6 órdenes (Trichoptera, Diptera, Coleoptera, Ephemeroptera, Plecoptera y Odonata) y 25 géneros. Para el estudio de la dieta, un total de 36 taxones fueron analizados, incluyendo géneros, familias y subfamilias.

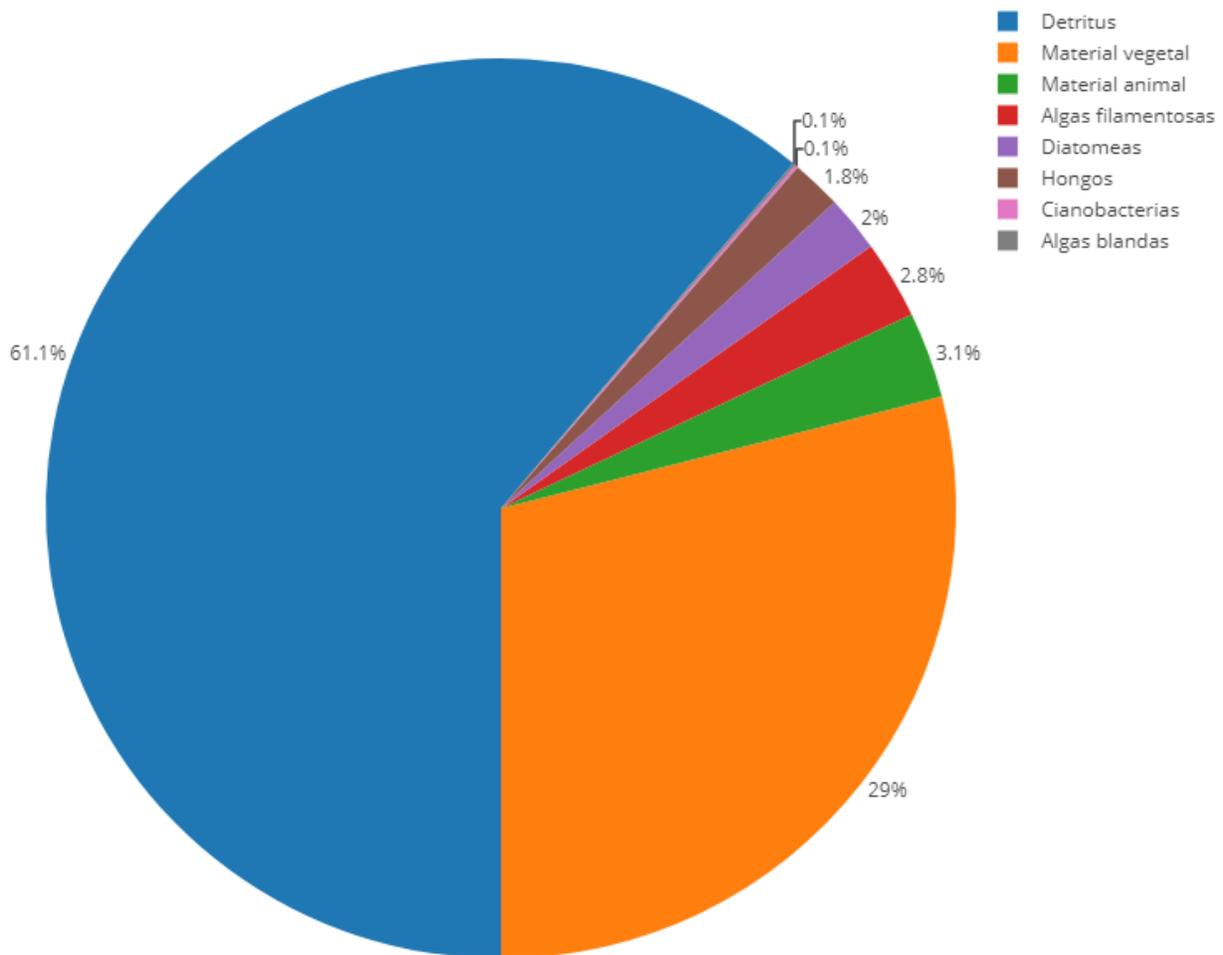
Los órdenes más abundantes fueron Diptera (17.19%) y Trichoptera (14.57%), mientras que el punto 3 registró la mayor densidad de individuos (201244.0 ind/m<sup>2</sup>). El punto 2, por su parte, registró la menor densidad de individuos (20222.3 ind/m<sup>2</sup>) (Gómez, 2021).

#### **4.3 Caracterización de los ítems alimenticios y las dietas**

En cuanto a los ítems alimenticios, se encontró que el detritus fue el más predominante del estudio, representando el 61.1% de la dieta de los macroinvertebrados bentónicos y estando presente en la totalidad de los organismos. El material vegetal, por su parte, representó el 29% de la dieta y en algunos individuos fue más abundante que el detritus. Las algas (5%) fueron el tercer ítem más representativo en la dieta, seguido por material animal (3.1%). Los hongos, a pesar de estar presentes en gran cantidad de organismos, representaron sólo el 1.8%. (Figura 3).

#### **Figura 3.**

*Porcentaje de representatividad de los ítems alimenticios del estudio.*



El detritus fue el ítem de preferencia por los macroinvertebrados bentónicos en los cinco puntos y durante las dos temporadas. En los puntos más intervenidos (P4 y P5) se registró la mayor representatividad de detritus en la dieta de los organismos, especialmente en el P4 de la temporada lluviosa, mientras que en los puntos de referencia (P1 y P3) fue consumido en menor cantidad.

El material vegetal, segundo ítem de mayor preferencia por los macroinvertebrados bentónicos, fue consumido en todos los puntos y especialmente durante la temporada seca. Los puntos de referencia (P1 y P3) registraron la mayor cantidad de material vegetal, especialmente

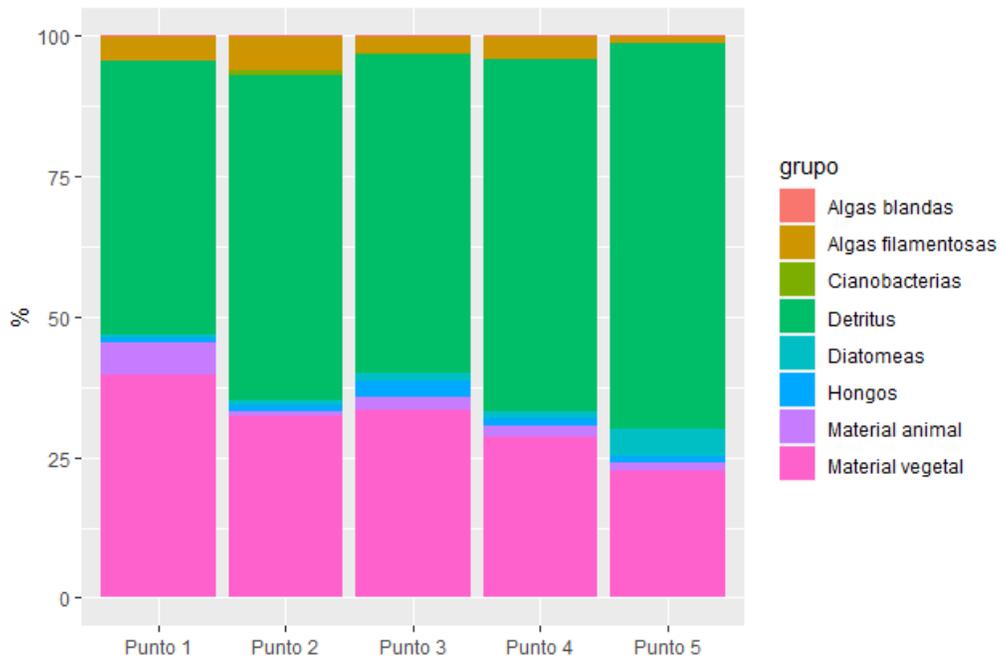
el P1 de la temporada seca, mientras que el punto intervenido P4 registró la menor cantidad. El material animal, por su parte, fue el tercer ítem más frecuente en la dieta, representado principalmente por restos de extremidades. Se presentó en mayor cantidad en la zona del nacimiento (P1) y registró su mayor valor en el punto intervenido P4 de la temporada lluviosa.

Las algas blandas filamentosas fueron el ítem más frecuente dentro del grupo de las algas, mientras que las diatomeas fueron el quinto ítem más preponderante y se presentaron en mayor cantidad en la zona receptora de la microcuenca (P5), siendo *Gomphonema*, *Navicula*, *Melosira* y *Fragilaria* los taxones más observados. Tanto cianobacterias como algas blandas no filamentosas constituyeron una mínima parte de la dieta de los macroinvertebrados bentónicos.

Los hongos, por su parte, se encontraron casi en la totalidad de taxones del estudio, con la particularidad de que en la mayoría de los casos el porcentaje de consumo fue muy pequeño, encontrándose principalmente en forma de hifas. (Figura 4, Figura 5).

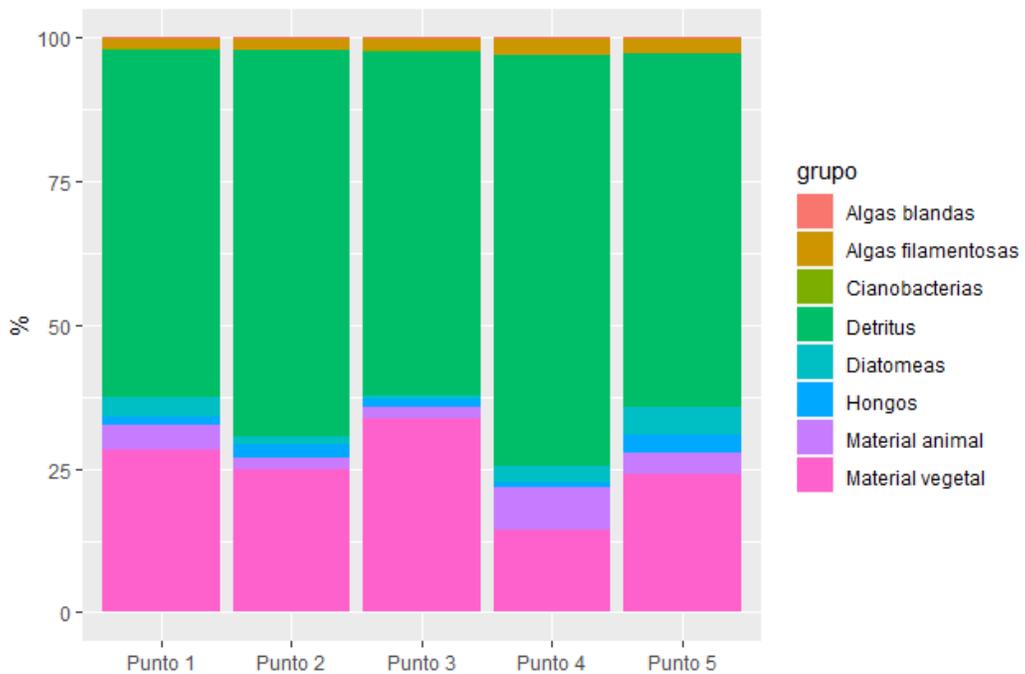
**Figura 4.**

*Porcentaje de representatividad de los ítems alimenticios durante la temporada seca.*



**Figura 5.**

*Porcentaje de representatividad de los ítems alimenticios durante la temporada lluviosa.*



Las familias Ceratopogonidae sp. 2, Chironominae, Coenagrionidae y Scirtidae sp. 2, y los géneros *Alluaudomyia*, *Pericoma*, *Prionocyphon*, *Scirtes*, *Simulium*, fueron los que presentaron un mayor consumo de detritus y basaron sus dietas principalmente en este ítem. *Nectopsyche*, *Phylloicus*, *Tipula* y *Triplectides* consumieron principalmente material vegetal, mientras que *Anacroneuria*, *Atopsyche*, *Hydroptila* y *Smicridea* consumieron el ítem material animal en mayor proporción que el resto de taxones.

*Helicopsyche*, *Hydroptila* y Orthocladiinae, por su parte, consumieron algas blandas filamentosas y diatomeas en mayor proporción que el resto de taxones.

En general, la familia Chironomidae consumió en mayor proporción el ítem diatomeas en comparación al resto de taxones. De igual manera, Chironomidae y *Heterelmis* consumieron en mayor proporción el ítem hongos en comparación con el resto de los taxones. Las cianobacterias y las algas blandas no filamentosas no fueron consumidas con frecuencia en el estudio y no se encontró preferencia para un taxón en específico.

A nivel espacial, se evidenció un mayor consumo de detritus, hongos, material animal y algas por parte de los taxones en los puntos intervenidos (P2, P4 y P5), mientras que el consumo de material vegetal fue mayor en los puntos de referencia (P1 y P3). Por otro lado, a nivel temporal, se evidenció un mayor consumo de material vegetal y algas filamentosas por parte de los taxones durante la temporada seca, mientras que el comportamiento contrario se encontró para el caso del detritus, material animal y diatomeas. Asimismo, se encontró que dentro de los mismos grupos taxonómicos pueden existir diferencias en la composición de la dieta y que existen algunos taxones generalistas. (Figura 6, Figura 7).

Figura 6.

Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos en cada punto de muestreo para todos los taxones estudiados.



**Figura 7.**

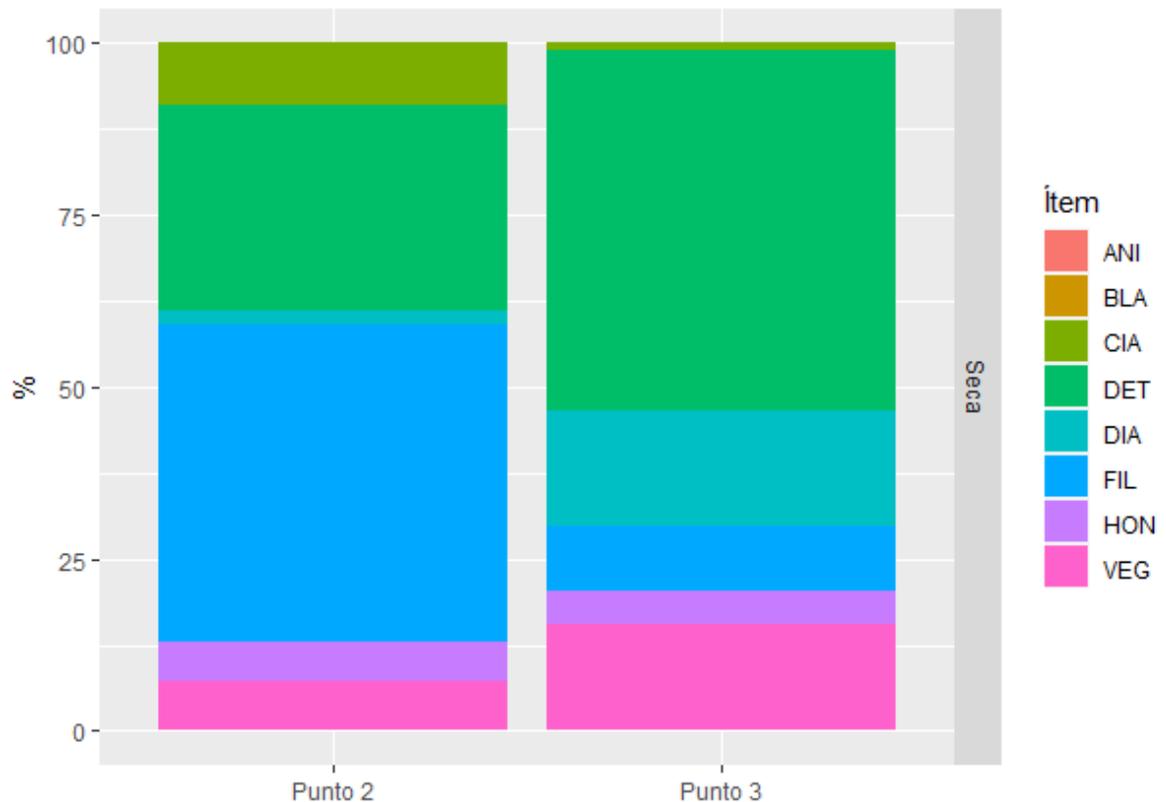
*Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos durante ambas temporadas para todos los taxones estudiados.*



En cuanto a la variabilidad de la dieta de los taxones según el gradiente espacial y temporal, se encontraron algunas particularidades. Dentro del orden Trichoptera se destaca el género *Helicopsyche*, el cual se encontró durante la temporada seca y consumió principalmente algas blandas filamentosas en el punto intervenido P2 (46.2%), mientras que en el punto de referencia P3 basó su dieta en detritus y, al mismo tiempo, consumió una mayor cantidad de diatomeas (16.9%). (Figura 8).

### Figura 8.

*Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por *Helicopsyche* a lo largo del gradiente espacial y temporal.*



*Nectopsyche* consumió principalmente material vegetal a lo largo de los puntos (mayor a 60%), con excepción de los más intervenidos (P4 y P5), en donde consumió una alta cantidad de detritus. El consumo de algas filamentosas fue mayor en el punto intervenido P2 durante la temporada seca (15.7%). (Figura 9).

### Figura 9.

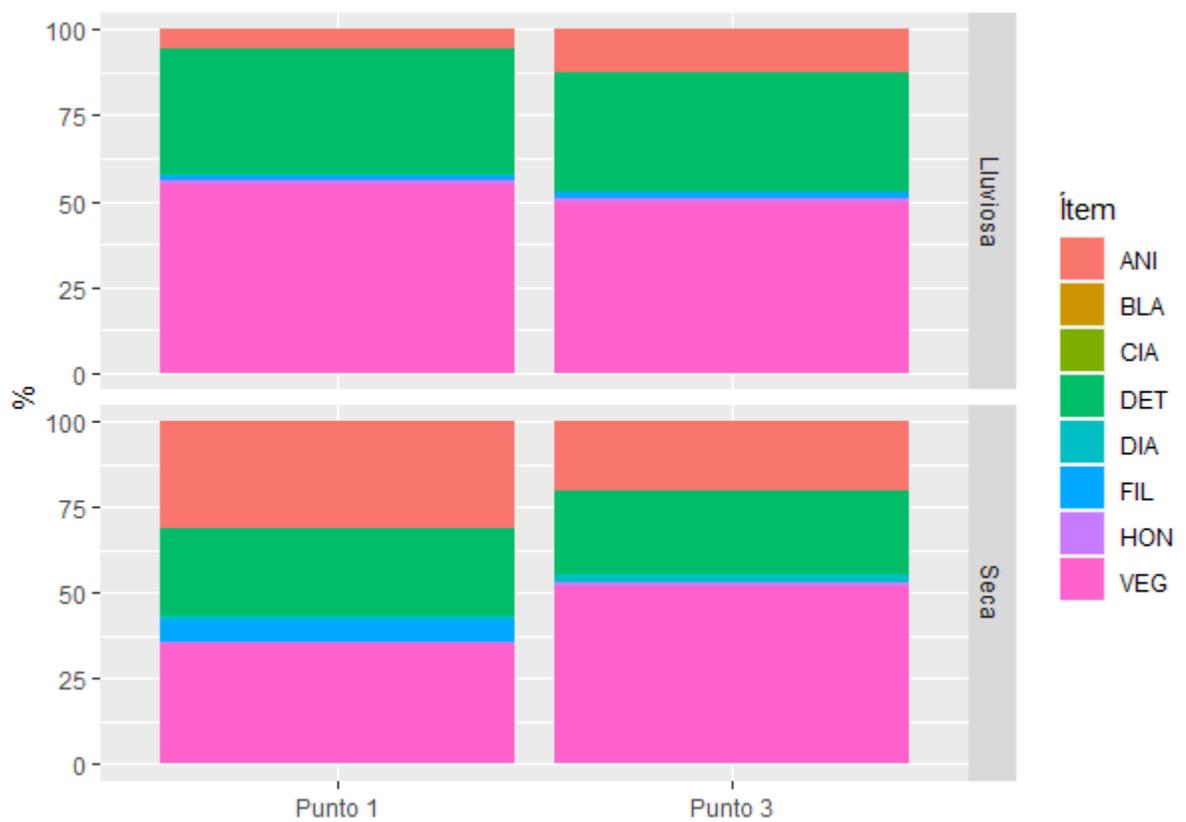
*Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Nectopsyche a lo largo del gradiente espacial y temporal.*



*Smicridea*, por su parte, durante la temporada seca, consumió una mayor cantidad de material animal en comparación con lo registrado durante la temporada lluviosa, llegando casi a basarse en este ítem en la zona del nacimiento (P1) (31%). (Figura 10).

**Figura 10.**

*Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Smicridea a lo largo del gradiente espacial y temporal.*

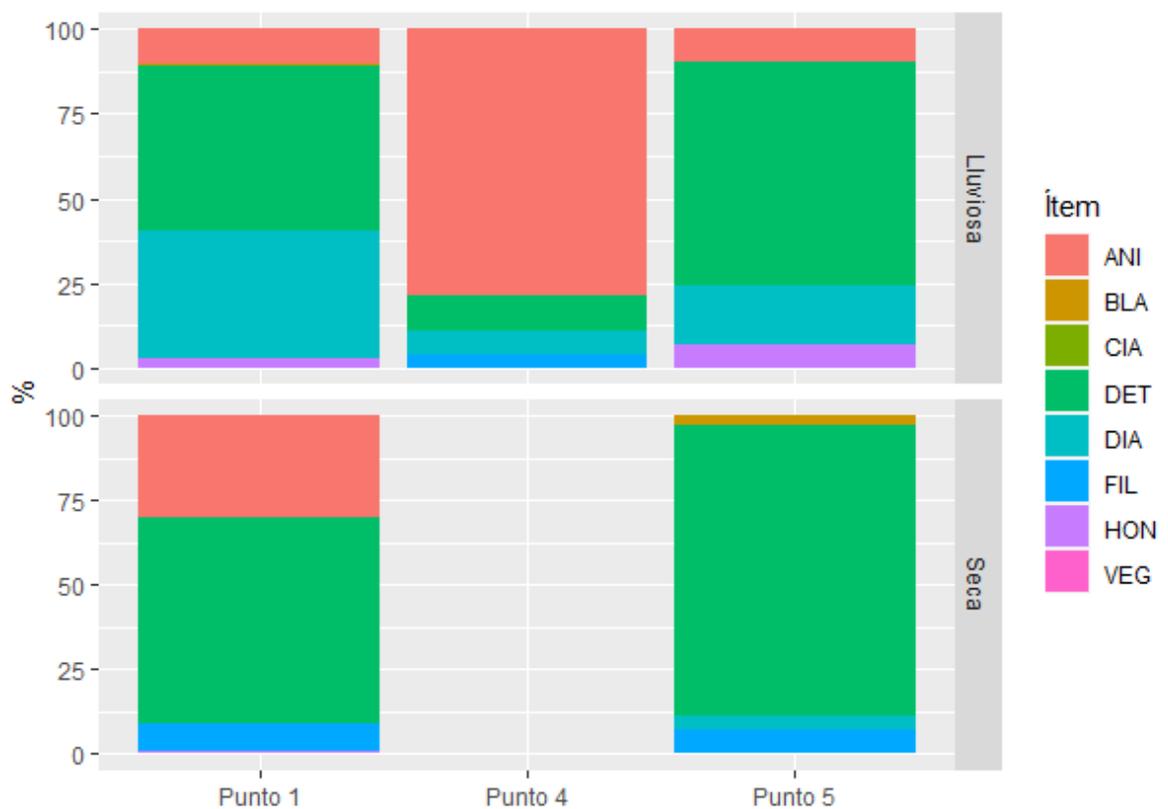


*Hydroptila*, en el punto intervenido P4 durante la temporada lluviosa, basó su dieta en el consumo de material animal (79%), mientras que en el resto de puntos consumió detritus como ítem principal. El consumo de material animal en la zona del nacimiento (P1) durante la

temporada seca (29.9%) fue considerable respecto al evidenciado en la zona receptora (P5) (0%). La mayor representación de diatomeas se evidenció en el P1 durante la temporada lluviosa (38.3%). (Figura 11).

**Figura 11.**

*Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por *Hydroptila* a lo largo del gradiente espacial y temporal.*



Dentro del orden Diptera, *Tipula* presentó una dieta con alto consumo de detritus en los puntos intervenidos P2 y P4 durante la temporada lluviosa (cercano al 50%), contrastando con la alimentación a base de material vegetal que mostró en el resto de puntos y durante la temporada seca. (Figura 12).

**Figura 12.**

*Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Tipula a lo largo del gradiente espacial y temporal.*

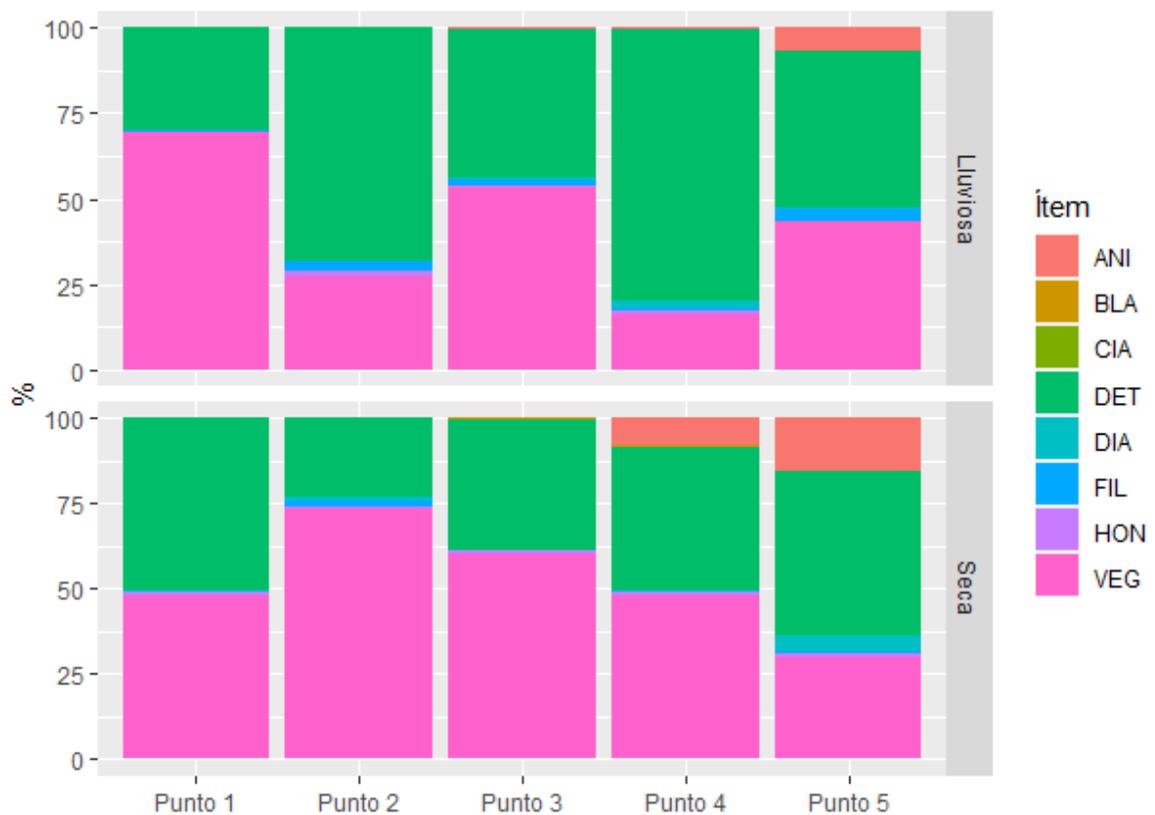


Asimismo, *Molophilus* presentó una dieta en base a detritus en los puntos intervenidos P2 y P4 durante la temporada lluviosa, representando más del 70%, así como una mayor proporción de este ítem y material animal en los puntos más intervenidos (P4 y P5). De manera general, se evidenció un mayor consumo de material vegetal durante la temporada lluviosa en los puntos de referencia (P1 y P3), mientras que durante la temporada seca se destacaron los puntos con mayor intervención (P4 y P5) por presentar porcentajes más equitativos de estos ítems y un mayor

consumo de diatomeas (0.5% y 4.8%, respectivamente) y material animal (8.3% y 15.8%, respectivamente). (Figura 13).

**Figura 13.**

*Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por *Molophilus* a lo largo del gradiente espacial y temporal.*

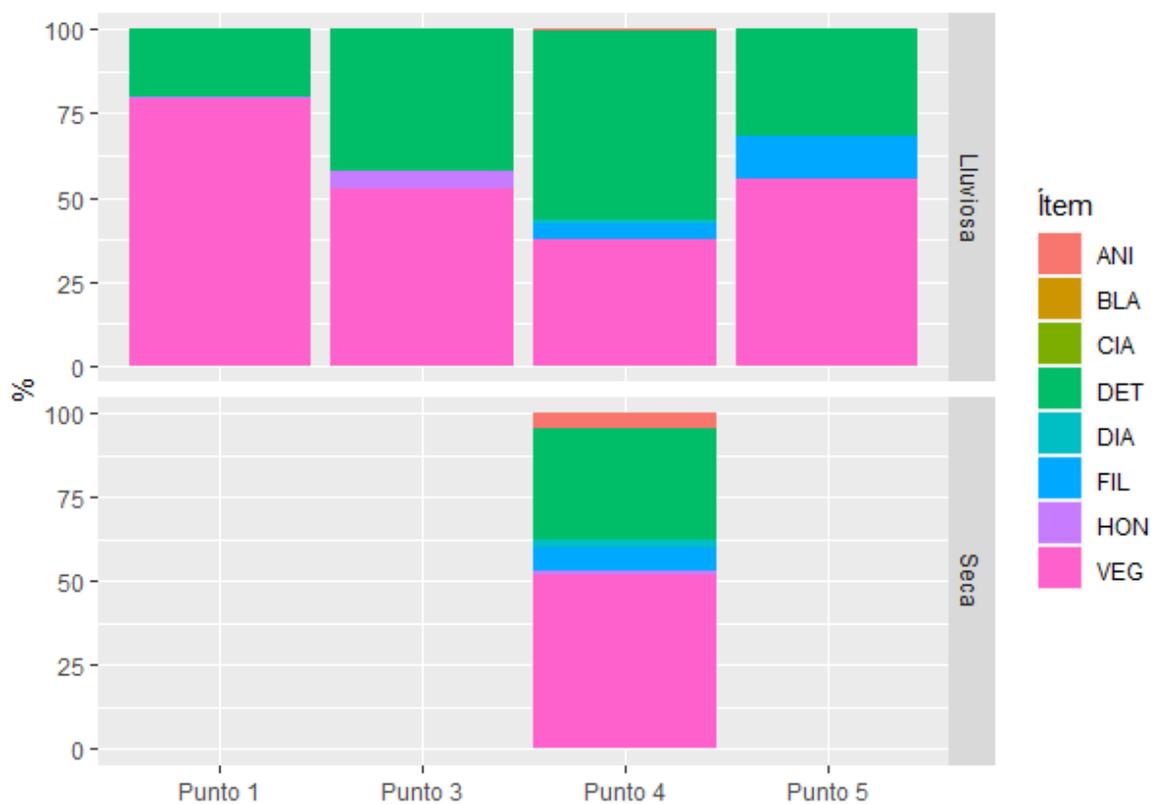


*Limonia* presentó una dieta de consumo de material vegetal mayor al 50% en todos los puntos y durante ambas temporadas a excepción del punto intervenido P4 de la temporada lluviosa, en donde consumió principalmente detritus. El consumo de algas blandas filamentosas

fue mayor en los puntos más intervenidos, especialmente en el P5 durante la temporada lluviosa (12.9%). (Figura 14).

**Figura 14.**

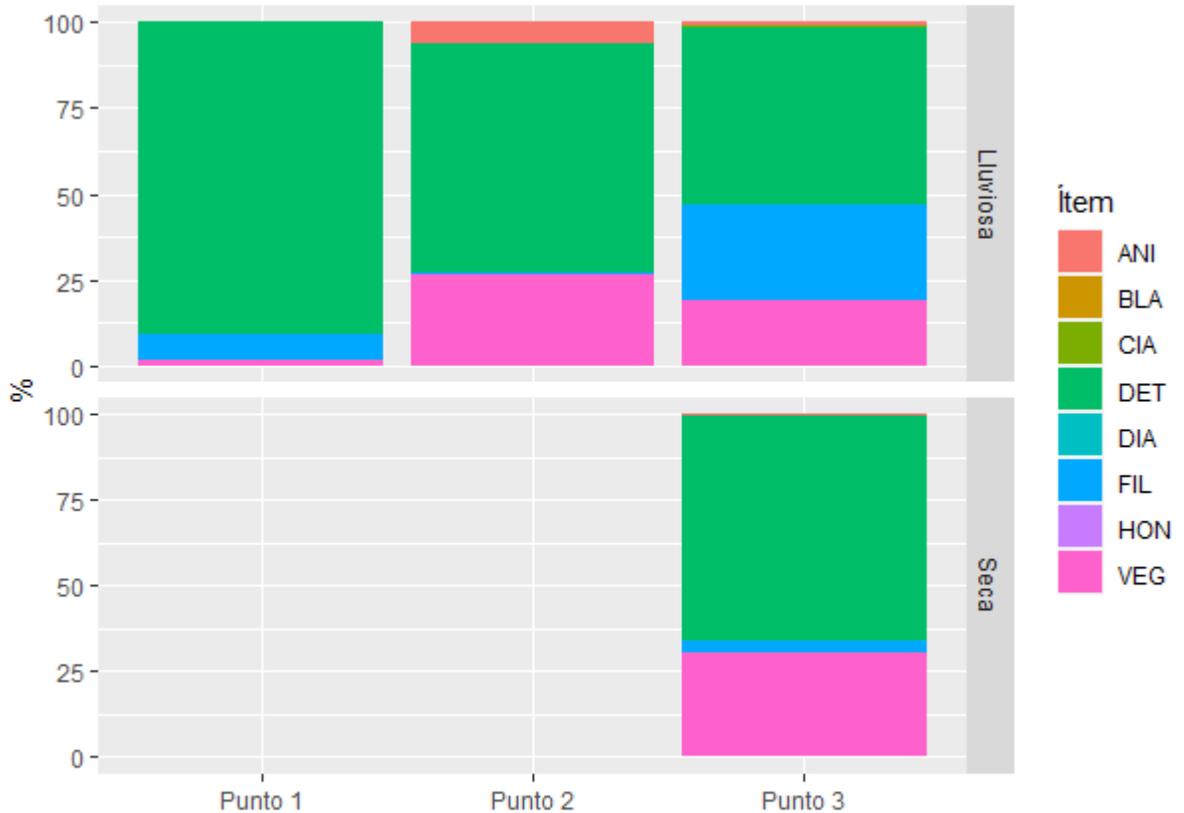
*Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Limonia a lo largo del gradiente espacial y temporal.*



*Tabanus* consumió una elevada cantidad de algas blandas filamentosas en el punto de referencia P3 durante la temporada lluviosa (27.6%), mientras que en el resto de estaciones consumió preferentemente detritus. (Figura 15).

**Figura 15.**

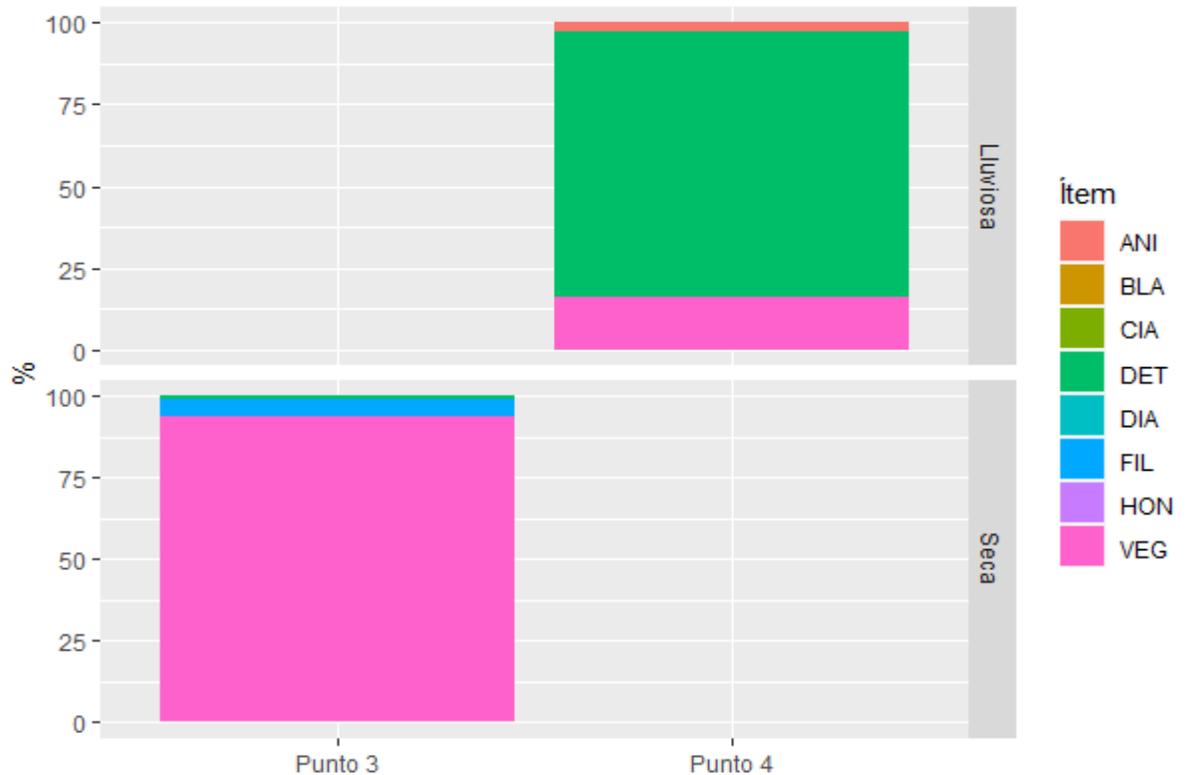
*Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Tabanus a lo largo del gradiente espacial y temporal.*



*Chelifera* presentó una dieta fundamentada en detritus en el punto de referencia P3 durante la época seca, mientras que en el punto intervenido P4 durante la temporada lluviosa la preferencia marcada fue el material vegetal, con una representatividad superior al 80% en ambos casos. (Figura 16).

**Figura 16.**

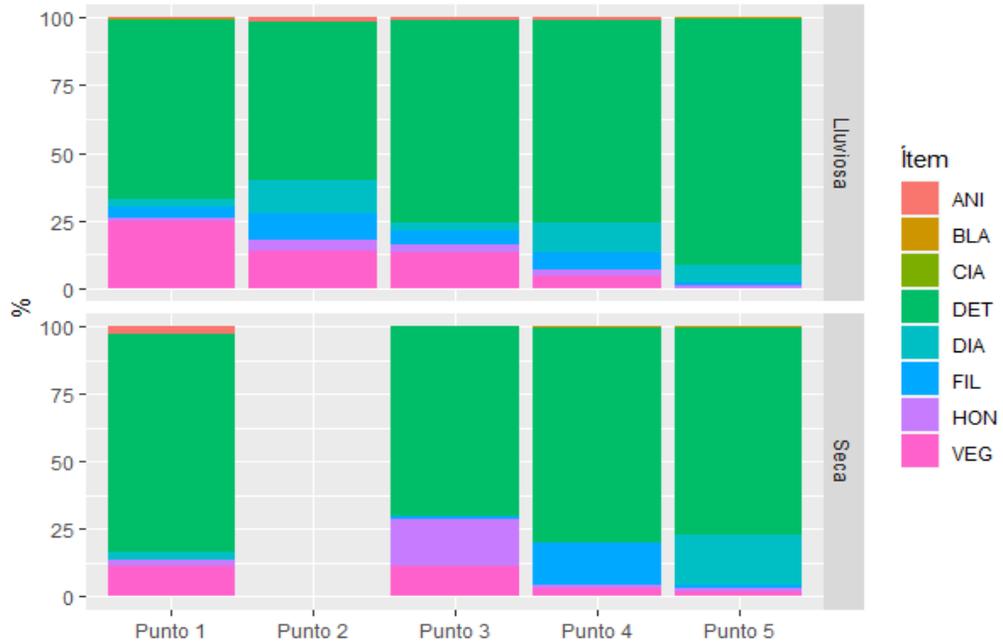
*Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Chelifera a lo largo del gradiente espacial y temporal.*



En cuanto a la familia Chironomidae, Orthoclaadiinae presentó una dieta amplia a pesar de un consumo de detritus mayor al 50% en todos los puntos. El consumo de diatomeas fue mayor en los puntos intervenidos (P2, P4 y P5), mientras que la representatividad de hongos fue alta en el punto de referencia P3 durante la temporada seca (17%). (Figura 17). Podonominae, por su parte, también presentó una dieta en base a detritus, con la particularidad de que en los puntos 1 y 2 durante la temporada lluviosa ingirió altos contenidos de diatomeas (29.1%) y material vegetal (32.9%), respectivamente. (Figura 18).

**Figura 17.**

*Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Orthoclaadiinae a lo largo del gradiente espacial y temporal.*



**Figura 18.**

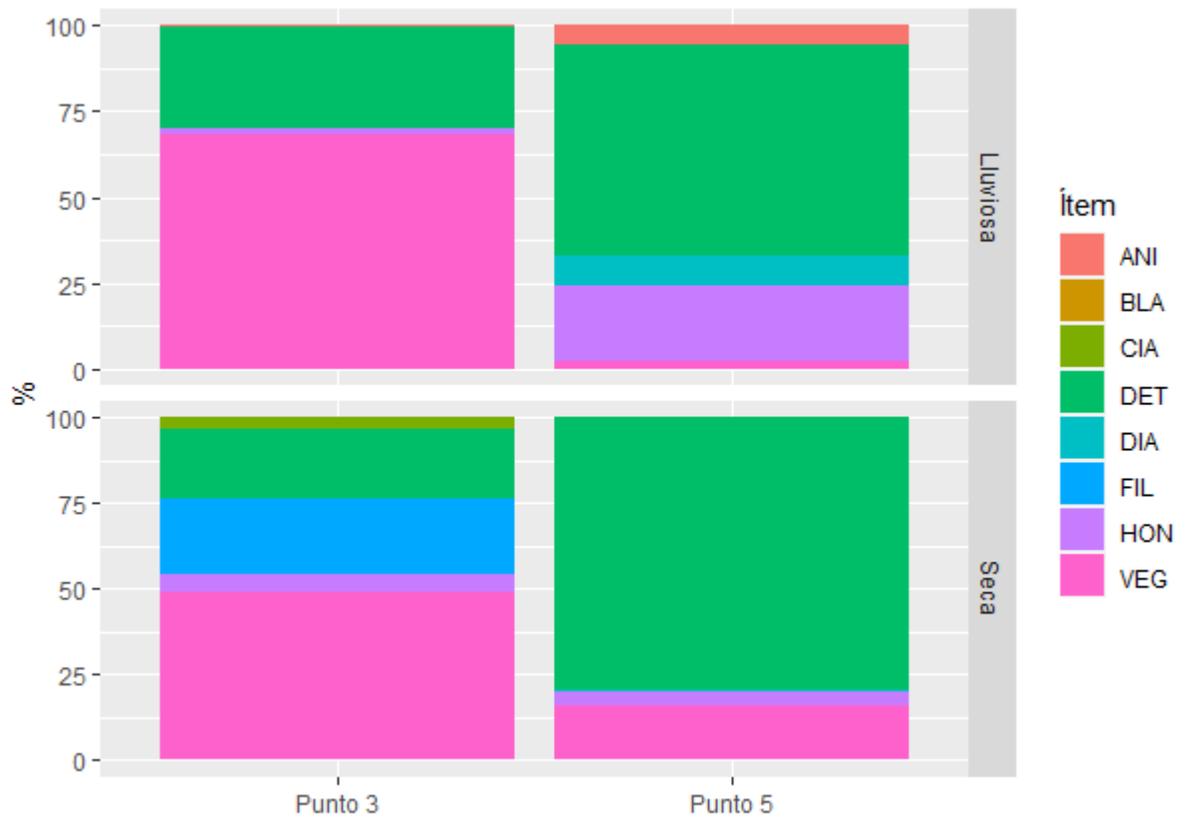
*Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Podonominae a lo largo del gradiente espacial y temporal.*



Dentro del orden Coleoptera, *Heterelmis* presentó una dieta basada principalmente en material vegetal en el punto de referencia P3 (48.8% y 68.1%) y en detritus en la zona receptora (P5) durante ambas temporadas (79.7% y 61.4%). El consumo de algas blandas filamentosas en el P3 durante la temporada seca fue alto (21.6%), además de evidenciarse un elevado consumo de hongos para la zona receptora (P5) durante la temporada lluviosa (22.1%). (Figura 19).

**Figura 19.**

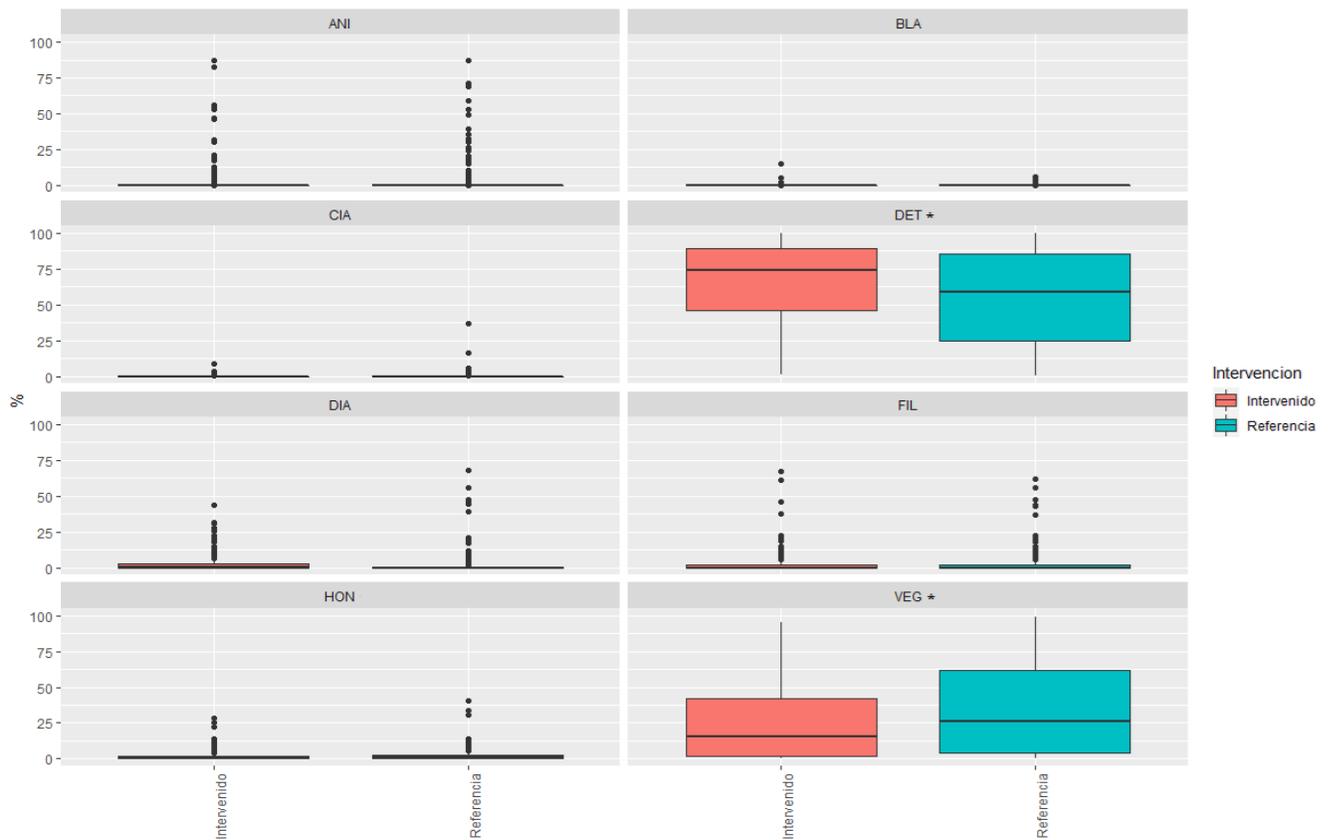
*Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumidos por Heterelmis a lo largo del gradiente espacial y temporal.*



En cuanto a la distribución de los ítems según el nivel de intervención, se nota una mayor representatividad de detritus consumido en los puntos relacionados con actividades antrópicas (P2, P4 y P5). En el caso del material vegetal, también se nota una diferencia, evidenciando un mayor consumo de este ítem en los puntos de referencia (P1 y P3). Los resultados del 't.test' arrojaron una significancia estadística para estos dos ítems, mientras que el resto no presentaron diferencias según la intervención. (Figura 20).

**Figura 20.**

*Porcentajes de representatividad de los ítems alimenticios consumido según el nivel de intervención.*



Nota: \* $p < 0.05$

#### 4.4 Relación entre las dietas y el uso del suelo

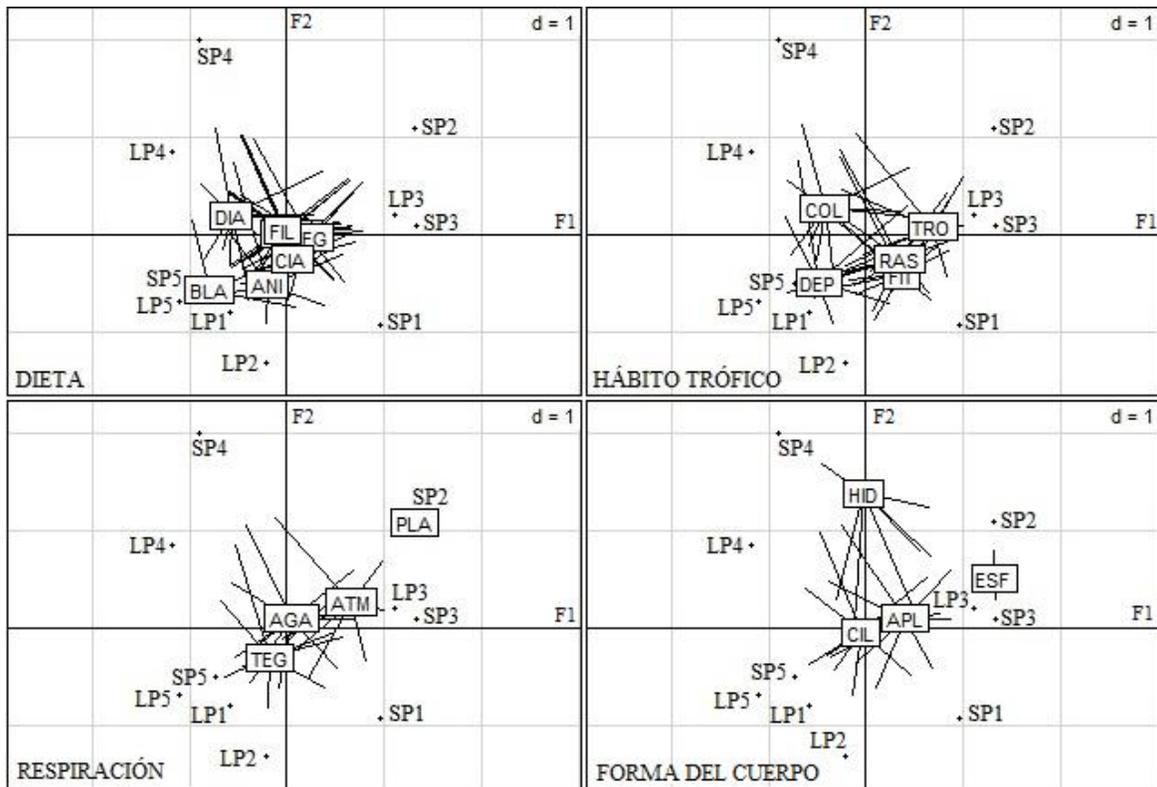
En el ACD, los ejes F1 y F2 resumen el 48.9% y 26.1% de la variabilidad total de los datos de rasgos biológicos, respectivamente. El eje F1 describe el gradiente de uso del suelo según la perturbación antrópica (Intervenido y Referencia). Los 'scores' negativos obtenidos para el primer eje se asocian fuertemente con el tramo más intervenido, particularmente los P4 y P5 en ambas temporadas y el P2 en la temporada lluviosa, mientras que los positivos están relacionados al tramo de referencia, particularmente el P3 en ambas temporadas y el P1 en la temporada seca. (Figura 21, Figura 22, Tabla 4).

Se destaca la mayoría de las categorías de los rasgos biológicos por presentar una relación diferencial con el gradiente de uso de suelo. Hongos, algas blandas filamentosas, cianobacterias, algas, forma cilíndrica y forma hidrodinámica fueron las categorías que no presentaron mucha diferenciación respecto a la intervención.

Dentro de la dieta, las diatomeas se asociaron más con los puntos P4, P5 y LP1, mientras que material animal se asoció especialmente con LP2 y material vegetal con P3, SP1 y SP2; las algas blandas no filamentosas se relacionaron principalmente con LP4. En cuanto al hábito trófico, los colectores y depredadores se asociaron especialmente con SP4, SP5, LP1 y LP2, mientras que raspadores, filtradores y trozadores lo hicieron con P3, SP1 y SP2, especialmente los trozadores. En referencia a la respiración, tegumento se relacionó especialmente con LP1 y LP2, mientras que atmosférico y plastrón se relacionaron con P3, SP1 y SP2, en especial plastrón. Finalmente, en cuanto a la forma del cuerpo, aplanado se relacionó más con P3, SP1 y SP2, mientras que esférico lo hizo solamente con SP2 y SP3.

**Figura 21.**

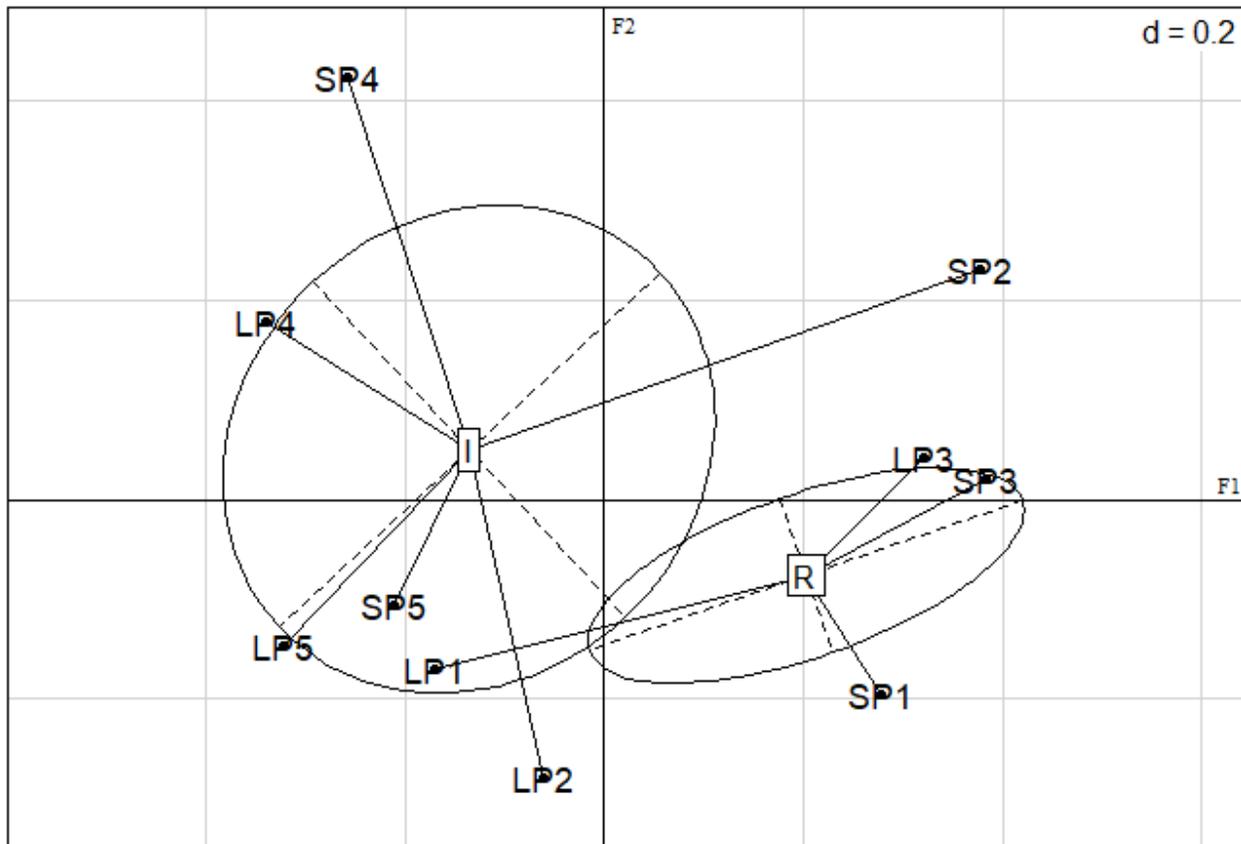
*Análisis de correspondencia difusa (ACD) para la dieta y demás rasgos biológicos seleccionados junto con la representación de los puntos.*



Nota: S = Temporada seca; L = Temporada lluviosa; ver Tabla 4 para los acrónimos

**Figura 22.**

*Representación del componente de intervención junto a los puntos para los ejes F1 y F2 del análisis de correspondencia difusa (ACD).*



*Nota:* I = Intervenido; R = Referencia; S = Temporada seca; L = Temporada lluviosa

En la correlación entre los 'scores' de rasgos biológicos y los del primer eje del análisis, se obtuvieron algunos valores estadísticamente significativos para las diferentes categorías. Además, se obtuvo también la tendencia de los rasgos y categorías en relación con la perturbación antrópica, en donde + significa un incremento en relación a esta y – significa una reducción. (Tabla 4).

**Tabla 4.**

*Categorías biológicas tenidas en cuenta para el análisis de correspondencia difusa (ACD).*

Rasgo biológico	Categoría	Acrónimo	Tendencia	p-valor
Dieta	Detritus	DET	+	ns
	Hongos	HON	+	ns
	Material vegetal	VEG	-	***
	Material animal	ANI	+	ns
	Diatomeas	DIA	+	**
	A. Filamentosas	FIL	+	ns
	Cianobacterias	CIA	-	ns
	A. No filamentosas	BLA	+	ns
Hábito trófico	Depredador	DEP	+	*
	Filtrador	FIT	-	ns
	Colector	COL	+	**
	Trozador	TRO	-	ns
	Raspador	RAS	-	*
Respiración	Tegumento	TEG	+	ns
	Agallas	AGA	-	ns
	Plastrón	PLA	-	ns
	Atmosférico	ATM	-	ns
Forma del cuerpo	Aplanado	APL	-	**
	Cilíndrico	CIL	+	ns
	Hidrodinámico	HID	+	ns
	Esférico	ESF	-	*

Nota: \*p < 0.05; \*\*p < 0.01; \*\*\*p < 0.001; ns = no significativo

## 5. Discusión

### 5.1 Variables fisicoquímicas

De acuerdo con los resultados fisicoquímicos, el área de estudio posee un gradiente relacionado con el uso del suelo, dado que en los puntos de referencia (P1 y P3), tanto el N como P y la conductividad eléctrica, presentaron valores inferiores a lo registrado en los puntos intervenidos (P2, P4 y P5) (Gómez, 2021).

## 5.2 Caracterización de los ítems alimenticios y las dietas

En cuanto a los ítems alimenticios encontrados, se destaca la dominancia del detritus. Granados (2013) sugiere que esto puede deberse a la abrasión física, a la actividad digestiva de los trozadores y también a la actividad microbiana, a pesar de no ser alta en los páramos (Giller & Malmqvist, 1997). La alta recurrencia del detritus en la dieta de los macroinvertebrados bentónicos ha sido ampliamente reportada para ambientes tropicales, incluidos ecosistemas de alta montaña (Tomanova et al., 2006; Cuadrado-Argel et al., 2010; Chará-Serna et al., 2010; Meza et al., 2012; Silva-Poma & Huamantínco-Araujo, 2020) y en páramos, como lo reportado por Padrón (2019) en riachuelos del páramo del Macizo del Cajas (Ecuador) y el de Caleño et al. (2018) en el páramo de Chingaza (Colombia). Estos autores reflejan la importancia de este recurso alimenticio en ríos neotropicales.

El detritus fue consumido generalmente en mayor proporción durante la temporada lluviosa, lo cual podría explicarse por la composición de macroinvertebrados bentónicos del estudio según la temporada y la disponibilidad de materia orgánica (Gómez, 2021). Asimismo, el mayor consumo de detritus en los puntos intervenidos (P2, P4 y P5) podría deberse a la matriz del paisaje dominada por pastos, por lo que se podría asociar al uso del suelo por efectos de la escorrentía, y también a una mayor actividad microbiana, la cual aumenta por efectos de la contaminación a pesar de generalmente presentar niveles reducidos a causa de las bajas temperaturas en los páramos (Mora-Delgado, 1999; Saigo et al., 2009).

Por otro lado, el segundo ítem en importancia fue el material vegetal, lo cual coincide con la abundancia de trozadores en el área de estudio. Los trozadores han sido ampliamente

reportados en ríos tropicales (Cheshire et al., 2005; Wright & Covich, 2005; Camacho et al., 2009; Chará-Serna et al., 2010) y en el caso de ríos de alta montaña también suelen ser muy recurrentes (Londoño et al., 2017; Padrón, 2019). Según reporta Touma et al. (2009), la retención y disponibilidad de hojas y material vegetal es mayor durante las temporadas con baja precipitación, coincidiendo con el mayor consumo encontrado de material vegetal durante la temporada seca.

Tanto el material vegetal como el detritus están colonizados por hongos, algas y restos de invertebrados, lo cual es todo ingerido en conjunto y soporta el hecho de que en los ambientes acuáticos gran parte de los macroinvertebrados bentónicos consumen diversos ítems alimenticios, aunque sea en poca representatividad (Muñoz et al., 2009). La baja representatividad de algunos ítems en la dieta puede relacionarse a las condiciones ambientales de los páramos, las cuales promueven una oferta de alimentos limitada (Mason et al., 2005).

El poco consumo de algas, especialmente durante la temporada lluviosa, se puede explicar por el fenómeno de escorrentía, el cual disminuye la disponibilidad de perifiton y provoca que los macroinvertebrados bentónicos se resguarden y consuman lo que esté más disponible (Guzmán-Soto & Tamaris-Turizo, 2014; Caleño et al., 2018). De igual manera, los raspadores, aquellos macroinvertebrados bentónicos que normalmente se alimentan de algas, son comunes en arroyos de baja altitud, pero no tanto en ríos de alta montaña (Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014). El consumo de este ítem fue mayor durante la temporada seca, relación que suele asociarse a una mayor representatividad de vegetación riparia y al hecho de que la disponibilidad de perifiton es mayor en condiciones de baja corriente (Biggs & Close, 1989; Granados, 2013).

El consumo de diatomeas concuerda con lo encontrado por Hernández (2021), quien demostró que las diatomeas presentaron una mayor riqueza durante la temporada lluviosa, en el P5 y en general en los puntos intervenidos. Estudios pasados como el de Arcos-Pulido & Gómez-Prieto (1978) sugieren que las comunidades de diatomeas son más diversas cuando el nivel de intervención es moderado, como es el caso del presente estudio. Asimismo, la mayor riqueza de especies encontrada por Hernández (2021) durante la temporada lluviosa podría explicarse por una mayor distribución de diatomeas en la microcuenca a causa del aumento en el nivel del caudal (Lamers et al., 2006).

Por otro lado, y a pesar de una mayor demanda en los puntos 1 y 4, el poco consumo de material animal puede deberse a la mínima representatividad de macroinvertebrados bentónicos depredadores en este estudio (Gómez, 2021).

En cuanto al comportamiento trófico de los taxones, la preferencia a nivel general del detritus por parte de los individuos de la familia Scirtidae (*Prionocyphon*, *Scirtes*, Scirtidae sp. 2) y Ceratopogonidae sp. 2, coincide con lo encontrado por Rojas-Sandino et al. (2018) y Pelz-Stelinki et al. (2011), mientras que la dieta detritívora de Chironominae se asemeja a lo reportado por Henriques-Oliveira et al. (2003), Galizzi et al. (2012) y Rivera et al. (2013). Asimismo, el alto contenido de detritus consumido por *Alluaudomyia*, *Pericoma* y *Simulium*, coincide con lo reportado por Tamaris-Turizo (2018). Se conoce que el hábito trófico de estos organismos es fundamentalmente el de colector o filtrador, por lo que es muy común en ellos el alto consumo de detritus y demás partículas orgánicas, ítem sobre el cual basan en gran parte sus dietas (De la

Lanza et al., 2000; Elliott, 2008; Castro-Rebolledo et al., 2014; Ronderos et al., 2018; Antczak-Orlewska et al., 2021).

Al igual que lo reportado por Chará-Serna et al. (2010) y Granados (2013), los taxones *Phylloicus*, *Tipula* y *Triplectides* presentaron una dieta herbívora, habitando principalmente aguas que favorecen el hábito trófico trozador que les asocia fuertemente con la materia orgánica gruesa en descomposición como restos de hojas y troncos caídos (Cazorla, 2017; Tamaris-Turizo et al., 2020).

El elevado consumo de diatomeas por parte de *Helicopsyche* e *Hydroptila*, concuerda con la alta abundancia relativa encontrada para esos puntos en el estudio, así como el hábito trófico reportado para estos grupos (Tomanova et al., 2006; Hernández, 2021).

En este estudio, los géneros *Anacroneuria*, *Atopsyche* y *Smicridea* presentaron un alto consumo de material animal. Se destaca el caso de *Anacroneuria* por presentar una alta preferencia por este ítem al ser un grupo de insectos con una dieta marcada por la depredación, además de habitar aguas oxigenadas, de corriente rápida y con bajos niveles de nitrógeno y fósforo, explicando así su presencia sólo en el punto más cercano al nacimiento (P1) y sus preferencias ecológicas reportadas por Tomanova et al. (2006) y Tamaris-Turizo & Turizo-Correa (2007).

El alto consumo de hongos por parte de *Heterelmis*, en comparación con el resto de taxones, podría explicarse por el hecho de que los coleópteros, en especial los élmidos, suelen consumir este ítem en mayor proporción debido a que se consideran una fuente importante de energía para sus larvas (Sajamí, 2015; Hincapié-Montoya, 2017).

Algunos taxones presentaron cambios en los hábitos tróficos según el punto de muestreo. En particular, *Helicopsyche* se comportó como raspador en el P2, hábito trófico reportado por Reynaga (2009) en un estudio en un río intervenido. Para el P3 lo hizo como colector, su hábito reportado por Chará-Serna et al. (2010) y Padrón (2019) en estudios en ríos protegidos. Debido a que suele relacionarse con aguas altamente oxigenadas y restos de vegetación (Roldán, 2003), su consumo de material vegetal fue mayor durante el P3, además de presentar una ingesta elevada de algas blandas filamentosas y diatomeas. *Smicridea*, de hábito colector, aunque con tendencia a consumir alto contenido de material vegetal según Álvarez-Soraca et al. (2017), se comportó como trozador al encontrarse solamente en las zonas prístinas (P1 y P3), mientras que en el P1 durante la temporada seca consumió principalmente material animal, resultado similar al reportado por Reynaga (2009) en un estudio en temporada de aguas bajas. *Hydroptila* consumió un elevado contenido de diatomeas, en especial en el punto más cercano al nacimiento (P1) durante la temporada lluviosa, en donde representó el mayor porcentaje de este ítem en el estudio, tal y como lo reportó Keiper (2009) en uno de los pocos estudios que se conoce que involucran a las diatomeas como componente específico de la dieta de los macroinvertebrados bentónicos.

La familia Chironomidae, especialmente las subfamilias Orthocladiinae y Podonominae, presentaron las dietas con menor especificidad del estudio al consumir gran variedad de ítems y en cantidades considerables, algo que se soporta por el hábito omnívoro que presentan sus larvas (Cummins & Klug, 1979 y Henriques-Oliveira et al., 2003). Este hábito omnívoro también puede explicar por qué los organismos de esta familia no presentan grandes alteraciones en la dieta según la intervención en los puntos, presentando ingesta de diferentes ítems. Según Rivera et al.

(2013), las larvas de quironómidos presentan baja selectividad en la dieta y tienden a ser generalistas.

Los taxones *Nectopsyche*, *Tipula*, *Molophilus*, *Limonia*, *Chelifera* y *Heterelmis* representaron de mejor manera el cambio en la preferencia alimenticia o hábito trófico según el nivel de intervención, presentando dietas de colector en los puntos intervenidos (P2, P4 y P5) y dietas de trozador en los puntos de referencia (P1 y P3). Tanto esto como el hecho de que a nivel general los macroinvertebrados bentónicos consumieron una mayor cantidad de detritus en los puntos intervenidos y de material vegetal en los puntos de referencia, puede explicarse por los efectos que tienen las actividades antrópicas, las cuales afectan la vegetación riparia, reducen la diversidad vegetal y modifican el flujo natural de la materia y los sustratos (Jorcin & Nogueira, 2008; Sabogal & Quinteros, 2013; Pérez, 2015), provocando que los organismos, al estar limitados a los sustratos más directos, consuman más o menos detritus o material vegetal según sea el caso. Otra explicación al cambio en la alimentación de estos taxones puede ser el hecho de que sus dietas son más variables y así es más fácil que ocurra un cambio según la intervención de los puntos (Saigo et al., 2009; Chará-Serna et al, 2010; Cuadrado-Argel et al, 2010; Granados, 2013; Padrón, 2019). *Nectopsyche*, por ejemplo, caracterizado por su dieta de trozador en ríos neotropicales (Touma et al., 2009), es un género que suele encontrarse en amplia variedad de hábitats y adaptarse a la disponibilidad de alimento (Springer, 2010). Hay grupos que, aunque exista una escasez de trozadores, tienen dietas variables que cumplen un papel clave en la producción secundaria y de alimentos para otros organismos acuáticos de los sistemas lóticos ya que ayudan con el flujo de energía y transformación de la materia particulada (Wen, 1992; Giorgi & Tiraboschi, 1999; Poretti et al., 2003).

En cuanto a la relación de la dieta con el uso del suelo, el ACD demostró que material vegetal, diatomeas, depredadores, colectores, raspadores, tegumento, forma aplanada y forma esférica son ítems alimenticios y rasgos biológicos que están significativamente relacionados con el nivel de intervención o perturbación por actividades humanas. En general, la tendencia en la ingesta de detritus, material vegetal y material animal coincide con lo reportado por Tomanova et al. (2008).

Los macroinvertebrados bentónicos tienden a ingerir menos material vegetal cuando hay mayor nivel de intervención antrópica, lo cual, junto con la mayor presencia de colectores en estos puntos, puede también explicar la mayor ingesta de detritus en las estaciones bajo influencia humana. Además, el comportamiento del consumo de material vegetal concuerda con los altos valores de oxígeno encontrados en los puntos de referencia (P1 y P3), los cuales reflejan una mayor disponibilidad de vegetación riparia (Gómez, 2021). Asimismo, la tendencia en los hábitos tróficos, respiración y forma del cuerpo también es similar al resultado obtenido por Tomanova et al. (2008), quien afirma que estos rasgos están relacionados con la disponibilidad de ítems alimenticios y que los estudios que tienen en cuenta géneros suelen tener una buena precisión ecológica para este tipo de análisis. Adicionalmente, la abundancia suele tener un peso importante en los estudios sobre la dieta al representar parte de la biomasa total de macroinvertebrados bentónicos (Peralta, 2001).

La tendencia en el comportamiento de las algas, raspadores, respiración atmosférica y formas cilíndrica y esférica difiere de lo reportado en otros estudios (Charvet, 1999; Dolédec et al., 1999; Tomanova et al., 2008), además de encontrarse que hongos, algas blandas filamentosas, cianobacterias, agallas, forma cilíndrica y forma hidrodinámica son categorías que no son muy importantes respecto al uso del suelo en este estudio.

Finalmente, y en cuanto a las posibles diferencias para los rasgos entre puntos y los estudios mencionados, Charvet (1999) explica que la respuesta de los macroinvertebrados bentónicos a la intervención humana puede variar según sea la naturaleza de esta, por lo que no existe un patrón totalmente definido.

## 6. Conclusiones

- Los puntos de muestreo mostraron algunas diferencias notorias en la composición de la dieta a lo largo del gradiente espacial.
- Las distintas actividades en la microcuenca afectan la disponibilidad de ítems alimenticios, evidenciándose principalmente en el consumo de detritus, material vegetal y diatomeas.
- La composición de la dieta está relacionada con los efectos de estas actividades. En los puntos intervenidos se evidenció un mayor consumo de detritus y diatomeas, mientras que en los puntos de referencia (P1 y P3) hubo mayor consumo de material vegetal.
- El consumo de material vegetal fue mayor en los puntos de referencia en comparación con los puntos intervenidos, confirmando así la hipótesis planteada previo al estudio.
- El aumento de la presión antrópica afecta negativamente el consumo de material vegetal en la dieta de los macroinvertebrados bentónicos, mientras que para el caso de las diatomeas afecta positivamente.
- Existen categorías de rasgos biológicos que en ocasiones pueden llegar a no ser muy importantes en el estudio de relación con el uso del suelo.

### **Recomendaciones para posteriores estudios**

En algunos estudios se ha encontrado una mayor afectación por parte del gradiente sobre la alimentación, o incluso diferencias en la composición, como un mayor consumo de detritus en temporada lluviosa. Un mayor número de muestreos podría ayudar a una mejor comparación. A pesar de que los resultados encontrados en el presente estudio se pueden contrastar con otros realizados previamente, es importante recalcar la necesidad de una mayor cantidad de trabajos en páramos con el fin de comparar de mejor manera. Asimismo, algunos resultados pueden diferir de la literatura a causa del esfuerzo de muestreo, el cual puede ser mayor, al igual que la especificidad en la taxonomía de los macroinvertebrados bentónicos. Por lo anteriormente mencionado, se recomienda continuar con los estudios en este tipo de ecosistemas.

### **Competencias desarrolladas durante la pasantía**

La presente pasantía permitió adquirir habilidades y destrezas en el trabajo con macroinvertebrados bentónicos y herramientas estadísticas, explicando los fenómenos biológicos mediante la aplicación de los principios que determinan las interacciones entre organismos, su ambiente y los factores que los alteran.

**Referencias Bibliográficas**

- Alba-Hincapié, A. M., González-Rey, G., & Longo, M. (2016). Macroinvertebrados asociados a macrófitas en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz, Colombia. *Biota Colombiana*, 17(2), 3–19.
- Álvarez-Soraca, K. D., Tamaris-Turizo, C. E., & Gusmán-Soto, C. J. (2017). Morfología de las piezas bucales y hábitos alimenticios de *Leptonema* y *Smicridea* (Trichoptera: Hydropsychidae) del río Gaira, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 65(4), 1231–1244
- Antczak-Orlewska, O., Płóciennik, M., Sobczyk, R., Okupny, D., Stachowicz-Rybka, R., Rzodkiewicz, M., Siciński, J., Mroczkowska, A., Krąpiec, M., Słowiński, M., & Kittel, P. (2021). Chironomidae morphological types and functional feeding groups as a habitat complexity vestige. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8(1), 1-16.
- Arcos-Pulido, M., & Gómez-Prieto, A. (2006). Microalgas perifíticas como indicadoras del estado de las aguas de un humedal urbano: Jaboque, Bogotá D.C., Colombia. *Nova*, 4(6), 60-79.
- Avellaneda-Torres, L. M., Torres Rojas, E., & León Sicard, T. E. (2014). Agricultura y vida en el páramo: una mirada desde la vereda El Bosque (Parque Nacional Natural de Los Nevados). *Cuadernos de Desarrollo Rural*, 11(73), 105-128.

- Ayala, S., Reinoso, W., Calderón, D., Jaramillo, A., & Mesa, D. (2019). Determinación de la calidad del agua del Río Frío (Cundinamarca, Colombia) a partir de macroinvertebrados bentónicos. *Avances: Investigación en Ingeniería*, 16(1), 49-65.
- Biggs, B., & Close, M. (1989). Periphyton biomass dynamics in gravel bed rivers: the relative effects of flows and nutrients. *Freshwater Biology*, 22(2), 209- 231.
- Bota-Sierra, C. A. (2014). A brief look at the Odonata from the Paramo ecosystems in Colombia, with the descriptions of *Oxyallagma colombianum* sp. nov. and *Rhionaeschna caligo* sp. nov. (Odonata: Coenagrionidae, Aeshnidae, Libellulidae). *Zootaxa*, 856(2), 192.
- Butakka, C., Grzybkowska, M., Pinha, G., & Takeda, A. (2014). Habitats and trophic relationships of Chironomidae insect larvae from the Sepotuba River basin, Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 74(2), 395-407.
- Caleño, Y., Rivera-Rondon, C., & Ovalle, H. (2018). Hábitos alimentarios de quironómidos (Diptera: Chironomidae) en lagos del Páramo de Chingaza, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 66(1), 136-148.
- Callejas, N. (2015). Manejo ambiental sostenible para el ecosistema de páramo: Caso Páramo de Santurbán.

- Camacho, R., Boyero, L., Cornejo, A., Ibáñez A., & Pearson, R. G. (2009). Local variation in shredder numbers can explain their oversight in tropical streams. *Biotropica*, 41(5): 625-632.
- Castaño-Urbe, C., Franco, L., & Rey, C. (2004). Colombia. En: Hofstede, R., Mena, P., Segarra, P. (Eds.). Los páramos del Mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/NCIUCN/EcoCiencia. Quito.
- Castellanos, P., & Serrato, C. (2008). Diversidad de macroinvertebrados acuáticos en un nacimiento de río en el Páramo de Santurbán, Norte de Santander. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 32(122), 79-86.
- Castro-Rebolledo, M. I., Muñoz-Gracia, I., & Donato-Rondón, J. C. (2014). Food web of a tropical high mountain stream: Effects of nutrient addition. *Acta Biológica Colombiana*, 19(1), 33-42.
- Cazorla, D. (2017). Catálogo de Tipulomorpha (Diptera: Tipulidae-Limoniidae) de Venezuela, con el registro de *Brachypremna* spp., *Gonomyia* spp. y *Dicranomyia* spp. *Saber*, 29(1). 546-562.
- Chará-Serna, A. M., Chará, J. D., Zúñiga, M. D. C., Pedraza, G. X., & Giraldo, L. P. (2010). Clasificación trófica de insectos acuáticos en ocho quebradas protegidas de la ecorregión cafetera colombiana. *Universitas Scientiarum*, 15(1), 27.

- Chará-Serna, A. M., Chará, J., Zúñiga, M. del C., Pearson, R. G., & Boyero, L. (2012). Diets of leaf litter associated invertebrates in three tropical streams. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, 48(2), 139-144.
- Charvet, S. (1999). Intégration des acquis théoriques récents dans le diagnostic de la qualité écologique des cours d'eau a l'aide des bioindicateurs invertébrés. (Tesis de doctorado). Claude Bernard University: Lyon, 1–57.
- Cheshire, K., Boyero, I., & Pearson, R. G. (2005): Food webs in tropical Australian streams: shredders are not scarce. *Freshw. Biol.* 50(5), 748–769.
- Chevenet, F., Dolédec, S., & Chessel, D. (1994). A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 31(3), 295 -309.
- Contreras, T. A., & Téllez, D. C. (2015). Rasgos funcionales de macroinvertebrados acuáticos asociados a dos subsistemas de la laguna La Virginia, páramo de Sumapaz. Bogotá, Colombia: Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano.
- Corporación Autónoma Regional de la Frontera Nororiental. (2007). CORPONOR. Declaratoria de un área de manejo especial en el páramo de Berlín. Obtenido de: [https://corponor.gov.co/areasnaturalesestrategicas/descargas/DMI\\_Berlin\\_Resumen%20Ejecutivo\\_noviembre2007.pdf](https://corponor.gov.co/areasnaturalesestrategicas/descargas/DMI_Berlin_Resumen%20Ejecutivo_noviembre2007.pdf)

Corporación Autónoma Regional de la Frontera Nororiental. (2008). CORPONOR. Plan integral de manejo del distrito de manejo integrado de los recursos naturales: Páramo de Berlín. Obtenido de: [https://www.corponor.gov.co/areasnaturalesestrategicas/descargas/DMI\\_Berlin\\_PMA\\_aprobado\\_agosto2008.pdf](https://www.corponor.gov.co/areasnaturalesestrategicas/descargas/DMI_Berlin_PMA_aprobado_agosto2008.pdf)

Corporación Autónoma Regional de la Frontera Nororiental. (2010). CORPONOR. Páramos: Santurbán, Almorzadero y DMI Berlín. Obtenido de: <https://www.corponor.gov.co/dev/index.php/es/estaticos/60-estaticos/660-areas-naturales-estrategicas>

Corporación Autónoma Regional para la Defensa de la Meseta de Bucaramanga. (2011). CDMB. Entorno local del páramo. Componente físico.

Cressa, C., & Barrios, C. (2002). Larval growth rate and development time of egg, larvae and pupae of two species of Trichoptera from a stream in Venezuela. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 28, 148–152.

Cuadrado-Argel, L., Solano-Sánchez, M., & Garcés-Villalba, J. (2010). Comunidad de dípteros, hemípteros y odonatos de la Ciénaga de Betancí (Córdoba – Colombia). Universidad de Unicórdoba, 106-112.

- Cummins, K. W., & Klug, M. J. (1979). Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 10, 147-172.
- De la Lanza, G., Hernández, S., & Carbajal, J. L. (2000). Organismos indicadores de la calidad del agua y de la contaminación (bioindicadores). Comisión Nacional del Agua (México), Universidad Nacional Autónoma de México, 456.
- De Miguel-Fernández, C., & Vásquez-Taset, Y. (2006). Origen de los nitratos (NO<sub>3</sub>) y nitritos (NO<sub>2</sub>) y su influencia en la potabilidad de las aguas subterráneas. *Minería y Geología*, 22(3), 1-9
- Díaz, E., Ariza, M., & Hernández, D. (2013). Situación actual del Páramo Santurbán, abordaje desde los costos ambientales, las instituciones constitucionales y legales. *Principia*, 20(1), 227-243.
- Díaz-Granados, M., Navarrete, J., & Suárez, T. (2005). Páramos: Hidrosistemas sensibles. *Revista de Ingeniería*, 22(1), 64-75.
- Díaz-Rojas, Motta-Díaz., & Aranguren-Riaño. (2020). Estudio de la diversidad taxonómica y funcional de los macroinvertebrados en un río de alta montaña Andino. *Revista de Biología Tropical*, 68(2), 132-149.

- Dolédec, S., Statzner, B., & Bournard, M. (1999). Species traits for future biomonitoring across ecoregions: patterns along a human-impacted river. *Freshwater Biology* 42(1), 737–758.
- Domínguez, D. (1999). Hidrología de páramos, modelación de la cuenca alta del Río Blanco. Bogotá, Colombia: Universidad de los Andes, Departamento de Ingeniería Civil y Ambiental.
- Elliott, J. M. (2008). The Ecology of Riffle Beetles (Coleoptera: Elmidae). *Freshwater Reviews*, 1(2), 189–203.
- Forero, J. (2017). Macroinvertebrados bentónicos y su relación con la calidad del agua en la cuenca alta de del Río Frío (Tabio, Cundinamarca). (Tesis de pregrado). Pontificia Universidad Javeriana, 6-62.
- Galizzi, M. C., Zilli, F., & Marchese, M. (2012). Diet and functional feeding groups of Chironomidae (Diptera) in the Middle Paraná River floodplain (Argentina). *Iheringia. Série Zoologia*, 102(2), 117–121.
- Garavito, L. (2015). Los páramos en Colombia, un ecosistema en riesgo. INGENIARE, Universidad Libre-Barranquilla, 127-136.

- Gavilán, R. A., Donato, J. C., Serrato, C., Cáceres, M. Y., Plata, Y., & Navarro G. (2000). Las comunidades bentónicas y perifíticas como base para la evaluación de los sistemas hídricos lóticos del área de jurisdicción de la CDMB.
- Giller, P. S., & Malmqvist, B. (1997). The Biology of Streams and Rivers. *Biology of Habitats. Trends in Ecology and Evolution*, 14(4), 296.
- Giorgi, A., & Tiraboschi, B. (1999). Evaluación experimental del efecto de dos grupos de macroinvertebrados (Anfípodos y gasterópodos) sobre algas epífitas. *Ecol. Austral* 9(1), 35-44.
- Gómez, S., Salazar, C., & Longo, M. (2016). Diversidad y biomasa de macroinvertebrados asociados a cuatro tipos de sustratos en la laguna La Virginia, Páramo Sumapaz. *Biota Colombiana*, 17(S02), 20–38.
- Gómez, J. (2021). Composición y distribución de macroinvertebrados bentónicos a lo largo de un gradiente del uso del suelo en una microcuenca del páramo de Santurbán. (Tesis de pregrado). Universidad Industrial de Santander.
- Granados, C. (2013). Análisis de la dieta de los macroinvertebrados bentónicos en un gradiente altitudinal de la cuenca del Río Gaira (Sierra Nevada de Santa Marta - Colombia). (Tesis de maestría). Universidad de la Guajira, 11-60.

- Gutiérrez-Garaviz, J., Peláez-Rodríguez, M., & Ovalle-Serrano, H. (2016). Macroinvertebrados acuáticos presentes en dietas de peces de la cuenca del río Hacha (Caquetá, Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 40(156), 420.
- Guzmán-Soto, C., & Tamaris-Turizo, C. (2014). Hábitos alimentarios de organismos inmaduros de Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera de la parte media de un río tropical de montaña. *Revista de Biología Tropical*, 62(2), 167-176.
- Hamada, N., Nessimian, J. L., & Querino, R. B. (2014). Insetos Aquaticos na Amazonia Brasileira: Taxonomia, Biologia e Ecología. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia.
- Henriques-Oliveira, A. L., Nessimian, J. L., & Dorvillé, L. F. M. (2003). Feeding habits of Chironomid larvae (Insecta: Diptera) from a stream in the Floresta da Tijuca, Rio de Janeiro, Brazil. *In Brazilian Journal of Biology*, 63(2), 269–281.
- Hernández, B. (2021). Distribución de diatomeas perifíticas a lo largo de un gradiente de uso del suelo en una microcuenca del páramo de Berlín. (Tesis de pregrado). Universidad Industrial de Santander.

- Hincapié-Montoya, D. (2017). Elmidae (Coleoptera) o Escarabajos de Aguas Rápidas. Una actualización para Colombia. *Boletín del Museo Entomológico Francisco Luís Gallego* 9(3), 4-15.
- Hofstede, R. (2011). Los servicios del ecosistema páramo: Una visión desde la evaluación de ecosistemas del milenio. UICN, 5-18.
- Hofstede, R., Calles, R., López, J., Polanco, V., Torres, R., Ulloa, F., Vázquez, J., & Cerra, M (2014). Los Páramos Andinos ¿Qué sabemos? Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo. UICN.
- Ibáñez, J. (2011). Vegetación Paramuna, El Nevado del Ruiz y los Ecosistemas de Frailejón (Frailejonales). Obtenido de: <http://www.madrimasd.org/blogs/universo/2011/01/27/137475>
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). (2002). Sistema de Información Ambiental de Colombia: Perfil del estado de los recursos naturales y del medioambiente en Colombia.
- Sarmiento-Pinzón, C. E., Sarmiento-Giraldo, M. V., León-Moya, O. A., Cadena-Vargas, C. E., Cuervo, Á., Marín, C., Jiménez, D., Jaramillo, O., Ramírez-Aguilera, D. P., Corzo, L., Agudelo, C., Ungar, P., Osejo-Varona, A., Zapata-Jiménez, J. A., Abello, R., Roldán, L., Buitrago, E., Guzmán, V., & Peláez, S. (2014). Instituto Alexander von Humboldt.

Aportes a la delimitación del páramo. Obtenido de:  
<http://repository.humboldt.org.co/handle/20.500.11761/32539>

Jacobsen, D., Cressa, C., Mathooko J. M., & Dudgeon, D. (2008). Macroinvertebrates: composition, life histories and production. *Tropical Stream Ecology*, 65-105.

Jorcín, A., & Nogueira, M. G. (2008). Benthic macroinvertebrates in the Paranapanema reservoir cascade (southeast Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, 68(4), 1013-1024.

Keating, P. (2008). The floristic composition and biogeographical significance of a megadiverse paramo site in the Ecuadorian Andes". *Journal of the Torrey Botanical Society*, 135(4), 554-570.

Keiper, J. (2009). Biology and Larval Feeding Habits of Coexisting Hydroptilidae (Trichoptera) from a Small Woodland Stream in Northeastern Ohio. *Annals of the Entomological Society of America*. 93(2). 225-234.

Lamers, L., Loeb, R., Antheunisse, A., Miletto, M., & Lucassen, E. (2006). Biogeochemical constraints on the ecological rehabilitation of wetland. En: Leuven, R., Ragas, A., Smits, A. & van der Velde, G (eds), *Living Rivers: Trends and Challenges in Science and Management*. *Hydrobiologia*, 565(1), 165–186.

- Llambí, L., Soto, A., Célleri, R., De Bièvre, B., Ochoa-Tocachi, B., & Borja, P. (2012). Ecología, Hidrología y Suelos del Páramo.
- Londoño, Y., Moreno, D., & Suarez, O. (2017). Diversidad de macroinvertebrados acuáticos y su relación con la calidad del agua en tres quebradas de alta montaña de Antioquia Colombia. (Tesis de maestría). Universidad Pontificia Bolivariana.
- López, S., Huertas, D., Jaramillo, A., Calderón, D., & Díaz, J. (2020). Aquatic macroinvertebrates as indicators of water quality of the Teusaca river (Cundinamarca, Colombia). *Ingeniería y Desarrollo*, 37(2), 269–288.
- Lytle, D. A., & Poff, N. L. (2004). Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(2), 94–100.
- Madera, L., Angulo, L., Díaz, L., & Rojano, R. (2016). Evaluación de la Calidad del Agua en Algunos Puntos Afluentes del Río Cesar (Colombia) utilizando Macroinvertebrados Acuáticos como Bioindicadores de Contaminación. *Información Tecnológica*, 27(4), 103–110.
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional and functional evenness divergence: the primary of functional components diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118.

- Meza, A. M., Rubio, J., Gomes, L., & Walteros-Rodríguez, J. (2012). Calidad de agua y composición de macroinvertebrados acuáticos en la subcuenca alta del río Chinchiná. *Caldasia*, 34(2), 443-456.
- Ministerio del Medio Ambiente. (2002). Minambiente. Páramos: Programa para el manejo sostenible y restauración de ecosistemas de la alta montaña colombiana.
- Mora-Delgado, J. R. (1999). La actividad microbiana: un indicador integral de la calidad del suelo. *Revista Luna Azul*, 1-6.
- Morales-Betancourt, J. A., & Estévez-Varón, J. V. (2006). El páramo: Ecosistema en vía de extinción. *Revista Luna Azul*, 22(1), 39-51.
- Morales, M., Otero, J., Van der Hammen, T., Torres, A., Cadena, C., Pedraza, C., Rodríguez, N., Franco, C., Betancourth, J.C., Olaya, E., Posada, E., & Cárdenas, L. (2007). Atlas de páramos de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Muñoz, I., Romaní, A., Rodrigues, A., González J., & García, E. (2009). Relaciones tróficas en el ecosistema fluvial. Elosegi & Sabater. Conceptos y técnicas en ecología fluvial, 344-351.

Organización Colparques. (2021). Páramo de Santurbán. Obtenido de:  
<http://www.colparques.net/SANTURBAN>

Ospina, T. R., Riss, W. & Ruíz, J. L. (1999). Guía para la identificación genérica de larvas de quironómidos (Diptera: Chironomidae: Orthocladiinae) de la Sabana de Bogotá. Pp. 363-383, En: Amat, G., Andrade, M.G. y Fernández, F. (Eds.), Insectos de Colombia No 2. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*. Colección Jorge Álvarez Lleras No 13. Santafé de Bogotá, Colombia.

Padrón, C. (2019). Determinación de gremios tróficos de macroinvertebrados en riachuelos del páramo del Macizo del Cajas, Azuay-Ecuador. (Tesis de pregrado). Universidad del Azuay.

Paggi, A. C. (1999). Los Chironomidae como indicadores de calidad de ambientes dulceacuícolas. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 58(1), 202-207.

Patrick, C. (2013). The effect of shredder community composition on the production and quality of fine particulate organic matter. *Freshwater Science*, 32(3), 1026-1035.

Pelz-Stelinski, K., Kaufman, M., & Walker, E. (2011). Beetle (Coleoptera: Scirtidae) Facilitation of Larval Mosquito Growth in Tree Hole Habitats is Linked to Multitrophic Microbial Interactions. *Microbial Ecology*, 62(3), 690-703.

- Peña, G., Castellanos, J., Téllez, R., & Puente, J. (2020). La megaminería en el Páramo de Santurbán. *Encuentros*, 2-20.
- Peralta, M. (2001). Crustacea Eumalacostraca. En: H. R Fernández y E. Domínguez (eds.). Guía para la determinación de Artrópodos Bentónicos sudamericanos. Editorial Universitaria de Tucumán, Tucumán. 257-282.
- Pérez, G. & Roldán, G. (1978). Niveles de contaminación por detergentes y su influencia en las comunidades bénticas del Río Rionegro (Antioquia). *Actualidades Biológicas*, 7(24), 27-36.
- Pérez, J. (2015). Macroinvertebrados bentónicos y su relación con el estado del bosque de ribera y las condiciones fisicoquímicas en una zona de la cuenca alto del río Tunjuelo. (Tesis de pregrado). Universidad Distrital Francisco José de Caldas.
- Perla, A. E., Mora, J. M., Campbel, B., & Springer, M. (Eds). (2014). Diversidad, conservación y uso de los macroinvertebrados dulceacuícolas de México, Centroamérica, Colombia, Cuba y Puerto Rico. IMTA México.
- Poff, N. L., Olden, J. D., Vieira, N. K. M., Finn, D. S., Simmons, M. P., & Kondratieff, B. C. (2006). Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(4), 730-755.

- Poretti, T. I., Casset, M. A., & Momo, F. (2003). Composición química y dinámica poblacional de *Hyalella curvispina* en el arroyo Las Flores (Cuenca del Río Luján). *Biología Acuática*, 20(1), 45-48.
- Posada-García, J., Abril-Ramírez, G., & Parra-Sánchez, L. (2008). Diversidad de los macroinvertebrados acuáticos del Páramo de Frontino (Antioquia, Colombia). *Caldasia*, 30(2), 441-450.
- Ramírez, A., & Gutiérrez-Fonseca, P. (2014). Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biología Tropical*, 62(2), 155-167.
- Ramírez, Y., Giraldo, L., Zúñiga, M., Ramos, B., & Chará, J. (2018). Influencia de la ganadería en los macroinvertebrados acuáticos en microcuencas de los Andes centrales de Colombia. *Rev. Biol. Trop.*, 66(3), 1244-1257.
- Rangel, O. (2000): La región paramuna y franja aledaña en Colombia. Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna. Instituto de Ciencias Naturales – Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

- Reynaga, M. (2009). Hábitos alimentarios de larvas de Trichoptera (Insecta) de una cuenca subtropical. *Ecología austral*. 19(3), 207-214.
- Reynaga, M., & Rueda, P. (2014). Trophic analysis of three species of Marilia (Trichoptera: Odontoceridae) from the neotropics. *Revista de Biología Tropical*. 62(2), 543-550.
- Rivera, J., Pinilla, G., & Camacho, D. (2013). Grupos tróficos de macroinvertebrados acuáticos en un humedal urbano andino de Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 18(2), 279-292.
- Rodríguez, J., Ospina-Torres, R., & Turizo-Correa, R. (2011). Functional feeding groups of macroinvertebrates in Gaira River, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 59(4), 1537-52.
- Rodríguez, S. (2016). Páramo de Santurbán: Acción colectiva por el agua. (Tesis de maestría). Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Facultad de Ciencias y Educación, 9-128.
- Rojas-Sandino, L., Reinoso-Flórez, G., & Vásquez-Ramos, J. (2018). Distribución espacial y temporal de dípteros acuáticos (Insecta: Diptera) en la cuenca del río Alvarado, Tolima, Colombia. *Biota Colombiana*, 19(1), 70-91.
- Roldán, G., Builes, J. J., Trujillo, C. M., & Suárez, A. (1973). Efectos de la contaminación industrial y doméstica sobre la fauna béntica del río Medellín. *Actualidades Biológicas*, 2 (5): 54-64.

- Roldán, G. (1988). Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Fondo FENColombia- Conciencias - Universidad de Antioquia, Editorial Presencia Ltda. Santafé de Bogotá.
- Roldán, G. (2003). Bioindicación de la calidad de agua en Colombia: Uso del Método BMWP/Col. Colección Ciencia y Tecnología. Antioquia: Universidad de Antioquia.
- Roldán, G., & Ramírez, J. (2008). Fundamentos de limnología neotropical. Medellín: *Editorial Universidad de Antioquia*.
- Roldán, G., Zúñiga, M. del C., Zamora, H., Álvarez, L. F., Reinoso, G., & Longo, M. (2014). Capítulo de Colombia. En: Perla Alonso-Eguáalis, José Manuel Mora, Bruce Campbell y Monika Springer, Editores 2014. Diversidad, conservación y uso de los macroinvertebrados dulceacuícolas de México, Centroamérica, Colombia, Cuba y Puerto Rico. IMTA México.
- Roldán-Pérez, G. (2016). Los macroinvertebrados como bioindicadores de la calidad del agua: cuatro décadas de desarrollo en Colombia y Latinoamérica. *RACCEFYN*, 40(155), 254–274.
- Ronderos, M. M., Díaz, F., Marino, P. I., & Ferreira-Keppler, R. L. (2018). Family Ceratopogonidae. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates, 625–659. Elsevier.

- Rosi-Marshall, E. J., Wellard-Kelly, H. A., Hall, R. O., Jr, & Vallis, K. A. (2016). Methods for quantifying aquatic macroinvertebrate diets. *Freshwater Science*, 35(1), 229–236.
- Sabogal, A., & Quinteros, Y. (2013). Diversidad vegetal y uso antrópico de los páramos de Samanga (Sectores Espíndola y El Toldo) y San Juan de Cachiaco (Caseríos San Juan y Totorá), Ayabaca, Piura. *Ecología Aplicada*, 12(1), 9-17.
- Saigo, M., Marchese, M., & Montalto, L. (2009). Hábitos alimentarios de *Hyalella curvispina* Shoemaker, 1942 (Amphipoda: Gammaridea) en ambientes leníticos de la llanura aluvial del río Paraná medio. *Natura Neotropicalis*, 40(1), 43-59.
- Sajamí, J. (2015). Distribución espacio-temporal de Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera y Coleoptera (Insecta) en una quebrada de primer orden, Bosque Montano, Junín, Perú. (Tesis de pregrado). Universidad Nacional Mayor de San Marcos.
- Salamanca, S. (1986). La vegetación de páramo, única en el mundo. *Colombia, sus gentes y regiones*, 2.
- Samanez, I., Rimarachin-Ching, V., Palma, C., Jerry, M., Ortega, H., Correa, V., & Hidalgo, M. (2014). Métodos de colecta, identificación y análisis de comunidades biológicas. Departamento de Limnología, Departamento de Ictiología-Lima: Ministerio del Ambiente.

- Silva-Poma, M. A., & Huamantínco-Araujo, A. A. (2022). Preferencia de microhábitat y gremios tróficos de macroinvertebrados acuáticos en ríos altoandinos, Ayacucho, Perú. *Limnetica*, 41(1), 1–16.
- Springer, M. (2010). Capítulo 7: Trichoptera. *Revista de Biología Tropical*, 58(4), 151-198.
- Strahler, A. (1964) Quantitative Geomorphology of Drainage Basins and Channel Networks. In: Chow, V., Ed., *Handbook of Applied Hydrology*, McGraw Hill, New York, 439-476.
- Tamaris-Turizo, C., & Turizo-Correa, R. (2007). Distribución espacio temporal y hábitos alimenticios de ninfas de *Anacroneuria* (Insecta: Plecoptera: Perlidae) en el río Gaira (Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia). *Caldasia*, 29(2), 375-385.
- Tamaris-Turizo, C. E. (2018). Relaciones tróficas de macroinvertebrados acuáticos en un río tropical de la Sierra Nevada de Santa Marta. (Tesis de doctorado). Universidad Nacional de Colombia.
- Tamaris-Turizo, C. E., Gómez-Arrieta, K., & Pinilla., G. (2020). Preferencias alimentarias de *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae) en un río Neotropical de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 68(2), 79-91.
- Thorp, J., & Covich, A. (2014). Thorp, J.H.; Covich, A.P. (eds.). *Ecology and General Biology Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*. New York: Academic Press.

- Tomanova, S., Goitia, E., & Helešic, J. (2006). Trophic Levels and Functional Feeding Groups of Macroinvertebrates in Neotropical Streams. *Hydrobiologia*, 556(1), 251–264.
- Tomanova, S., Moya, N., & Oberdorff, T. (2008). Using Macroinvertebrate Biological Traits for Assessing Biotic Integrity of Neotropical Streams. *River Research and Applications*. 24(9), 1230-1239.
- Touma, B. R., Encalada, A. C., & Fornells, N. P. (2009). Leaf Litter Dynamics and Its Use by Invertebrates in a High-Altitude Tropical Andean Stream. *International Review of Hydrobiology*, 94(4), 357–371.
- Trujillo, M. (2018). Dinámica del clima y vegetación en el Páramo de Berlín (Complejo Santurbán), norte de la Cordillera Oriental de Colombia, durante el período Tardiglacial (Tesis de maestría). Universidad Nacional del Colombia, Medellín, Colombia.
- Usseglio-Polatera P., & Tachet, H. (1994). Theoretical habitat templets, species traits, and species richness: Plecoptera and Ephemeroptera in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology*, 31, 357–376.
- Velásquez, S., & Miserendino, M. (2003). Análisis de la materia orgánica alóctona y organización funcional de macroinvertebrados en relación con el tipo de hábitat en ríos de montaña de Patagonia. *Ecología austral*, 13(1), 67-82.

- Vieira, N. K. M., Poff, N. L., D. Carlisle, D. M., Moulton, S. R., Koski, M. K., & Kondratieff, B. C. (2006). A database of lotic invertebrate traits for North America: U.S. Geological Survey Data Series 187.
- Villamarín, C. P. (2008). Estructura y composición de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en ríos altoandinos del Ecuador y Perú: Diseño de un sistema de medida de la calidad del agua con índices multimétricos (Tesis de doctorado). Universidad de Barcelona, Barcelona
- Walteros-Rodríguez, J. M., & Daza-Castro, J. F. (2011). Caracterización Hidrobiológica y Evaluación Ecológica de la Calidad del Agua del Río Guarino, Departamento de Caldas. *Revista de Ciencias*, 12, 31–44.
- Walteros, J., Castaño, J., & Marulanda, J. (2016). Ensamble de macroinvertebrados acuáticos y estado ecológico de la microcuenca Dalí-Otún, departamento de Risaralda, Colombia. *Hidrobiológica*, 26(3), 359-371.
- Wen, Y. H. (1992). Life history and production of *Hyalella azteca* (Crustacea: Amphipoda) in a hypereutrophic prairie pond in southern Alberta. *Can. J. Zool.* 70, 1417-1424.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.

Wright, M. S., & Covich, A. P. (2005). The effect of macroinvertebrate exclusion on leaf breakdown rates in a tropical headwater stream. *Biotropica*, 37(3), 403-408.

## Apéndices

## Apéndice A.

*Lista taxonómica de los macroinvertebrados bentónicos analizados a lo largo de un gradiente de uso del suelo en la microcuenca del río Jordán en el Páramo de Berlín.*

Orden	Familia	Subfamilia	Género
Ephemeroptera	Baetidae	No aplica	<i>Americabaetis</i>
Odonata	Coenagrionidae	No aplica	No aplica
Plecoptera	Perlidae	Acroneuriinae	<i>Anacroneuria</i>
Trichoptera	Calamoceratidae	Calamoceratinae	<i>Phylloicus</i>
	Helicopsychidae	No aplica	<i>Helicopsyche</i>
	Hydropsychidae	Smicrideinae	<i>Smicridea</i>
	Hydrobiosidae	Hydrobiosinae	<i>Atopsyche</i>
	Hydroptilidae	Hydroptilinae	<i>Hydroptila</i>
	Hydroptilidae sp. 2	No aplica	No aplica
	Leptoceridae	Triplectidinae	<i>Triplectides</i>
		Leptocerinae	<i>Nectopsyche</i>
Coleoptera	Curculionidae	No aplica	No aplica
	Elmidae	Elminae	<i>Microcylloepus</i>
			<i>Heterelmis</i>
	Hydrophilidae	No aplica	No aplica
	Scirtidae	No aplica	<i>Scirtes</i>
			<i>Prionocyphon</i>
Scirtidae sp. 2	No aplica	No aplica	
Diptera	Ceratopogonidae	Ceratopogoninae	<i>Stilobezzia</i>
		No aplica	<i>Alluaudomyia</i>
	Ceratopogonidae sp. 2	No aplica	No aplica
	Chironomidae	Tanypodinae	No aplica
		Orthoclaadiinae	No aplica
		Podonominae	No aplica
		Chironominae	No aplica
	Dolichopodidae	Rhaphiinae	<i>Rhaphium</i>
	Ephydriidae	No aplica	<i>No aplica</i>
	Empididae	No aplica	<i>Chelifera</i>

	Limoniidae	Limnophilinae	<i>Hexatoma</i>
		Limoniinae	<i>Limonia</i>
		Chioneinae	<i>Molophilus</i>
	Muscidae	Coenosiinae	<i>Limnophora</i>
	Psychodidae	Psychodinae	<i>Pericoma</i>
	Simuliidae	Simuliinae	<i>Simulium</i>
	Tabanidae	Tabaninae	<i>Tabanus</i>
	Tipulidae	Tipulinae	<i>Tipula</i>

Nota: Tomado y modificado de Gómez (2021).