

2019

## Fuentes alimenticias derivadas de briófitos reófilos en las comunidades de macroinvertebrados de un río altoandino

Diana Marcela Vélez Triviño  
*Universidad de La Salle, Bogotá*

Follow this and additional works at: <https://ciencia.lasalle.edu.co/biologia>



Part of the [Biology Commons](#)

---

### Citación recomendada

Vélez Triviño, D. M. (2019). Fuentes alimenticias derivadas de briófitos reófilos en las comunidades de macroinvertebrados de un río altoandino. Retrieved from <https://ciencia.lasalle.edu.co/biologia/56>

This Trabajo de grado - Pregrado is brought to you for free and open access by the Departamento de Ciencias Básicas at Ciencia Unisalle. It has been accepted for inclusion in Biología by an authorized administrator of Ciencia Unisalle. For more information, please contact [ciencia@lasalle.edu.co](mailto:ciencia@lasalle.edu.co).



**UNIVERSIDAD  
DE LA SALLE**  
*Educar para Pensar, Decidir y Servir*

**FUENTES ALIMENTICIAS DERIVADAS DE BRIÓFITOS REÓFILOS EN LAS  
COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS DE UN RÍO ALTOANDINO**

**Diana Marcela Vélez Triviño**

Universidad de La Salle  
Departamento de Ciencias Básicas. Programa de Biología  
Bogotá, Colombia  
2019

**FUENTES ALIMENTICIAS DERIVADAS DE BRIÓFITOS REÓFILOS EN LAS  
COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS DE UN RÍO ALTOANDINO**

**Diana Marcela Vélez Triviño**

Tesis de investigación presentada como requisito parcial para obtener el título de:

**Bióloga**

Directora:

Ph.D. María Isabel Castro Rebolledo

Co-directora

Ph D. Laura Victoria Campos Salazar

Línea de investigación:

Biodiversidad

Universidad de La Salle

Departamento de Ciencias Básicas, Programa de Biología

Bogotá, Colombia

2019

## **Agradecimientos**

Esta investigación fue posible por el apoyo conjunto de muchas personas. Mi agradecimiento a todos los que hicieron de este proceso un gran recorrido y aprendizaje. La tesis que presento aquí es parte del resultado de mi camino como estudiante de biología y mi gusto enorme por los insectos acuáticos y plantas.

Agradezco a mi directora de tesis, María Isabel Castro Rebolledo por el apoyo, las enseñanzas, y el entusiasmo que me dio para poder realizar este trabajo.

A mi co-directora de tesis, Laura Victoria Campos Salazar por la identificación de los musgos reófilos y por apoyarme en este camino.

A la Universidad de La Salle por facilitarme los laboratorios y el espacio para poder desarrollar este trabajo.

A *OEA Laboratories Limited* por donar las cápsulas de estaño necesarias para esta investigación, y al laboratorio U.C Davis Stable Isotope Facility por realizar los análisis adecuados para esta investigación.

A mi familia y a Chestnut Emilio por ser mi fuente de inspiración y confianza para poder realizar este proyecto.

A mis amigos y amigas por apoyarme, en especial a Daniel Cadena, por ser mi amigo incondicional, mi mano derecha en esta investigación y siempre.

*“La ciencia no es perfecta, con frecuencia se utiliza mal, no es más que una herramienta, pero es la mejor herramienta que tenemos, se corrige a sí misma, está siempre evolucionando y se puede aplicar a todo. Con esta herramienta conquistamos lo imposible.”*

*Carl Sagan.*

## Contenido

Lista de figuras.....	6
Lista de tablas.....	6
1. Resumen.....	7
Capítulo I: Marco conceptual.....	8
1. Redes tróficas en sistemas lóticos .....	8
1.1 Ecología de isótopos estables en redes tróficas.....	9
1.1.1 Modelos mixtos .....	10
2. Aspectos generales de los macroinvertebrados en ecosistemas fluviales.....	11
2.1 Diversidad Taxonómica y clasificación .....	11
2.2 Historias de vida.....	13
3. Generalidades de los musgos reófilos en Colombia.....	14
Referencias.....	15
Rol de los musgos reófilos (Bryophyta) en la estructura trófica de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en un río altoandino .....	22
1. Introducción .....	22
2. Objetivos .....	23
2.1 Objetivo general .....	23
2.2 Objetivos específicos.....	23
3. Materiales y métodos .....	23
3.1 Área de estudio.....	23
3.2 Colecta y tratamiento de muestras .....	24
3.2.1 Separación de perifiton.....	25
3.3 Análisis de isótopos estables .....	25
3.4 Modelo Bayesiano Mixto.....	25
3.5 Análisis de datos.....	26
4. Resultados .....	26
4.1 Firmas isotópicas de las fuentes alimenticias potenciales.....	27
4.2 Firmas isotópicas de la comunidad de macroinvertebrados .....	30
4.3 Modelo SIMMR.....	31
5. Discusión.....	34
6. Conclusiones .....	37
7. Consideraciones finales.....	37
Referencias.....	38

### **Lista de figuras**

<b>Fig. 1</b> Ubicación geográfica del área de estudio. ....	24
<b>Fig. 2</b> Especies de briófitos reófilos presentes en el área de estudio.....	27
<b>Fig. 3</b> Ordenamiento isotópico espacial de los potenciales recursos alimenticios ( $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ ). .....	30
<b>Fig. 4</b> Ordenamiento isotópico espacial de $^{13}\text{C}$ y $^{15}\text{N}$ de los macroinvertebrados y sus recursos dietarios en Rondón, Boyacá.....	31

### **Lista de tablas**

<b>Tabla 1.</b> Composición de macroinvertebrados colectados en Rondón, Boyacá.. .....	29
<b>Tabla 2.</b> Resultados del modelo bayesiano mixto (SIMMR) para los consumidores primarios.. .....	33

## 1. Resumen

Las contribuciones alimenticias de las fuentes autóctonas en los sistemas lóticos altoandinos pueden representar una dependencia energética importante en la base de las redes tróficas, dependencia que carece de investigación. A pesar de que la herbivoría directa por invertebrados ha sido subestimada, la diversidad de briófitos reófilos y sus niveles de productividad, hace importante su evaluación dentro la estructura trófica. En esta investigación se analizaron las firmas isotópicas de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de 5 especies de musgos y sus respectivas biopelículas (perifiton) en un modelo mixto bayesiano para determinar la contribución a la dieta de invertebrados consumidores primarios en un río de Boyacá, Colombia. Las salidas del modelo sugieren que la utilización del recurso vegetal directo raramente supera el 60% de la dieta, mientras que el perifiton asociado a la especie reofílica *Brymela dolusifolia* en teoría contribuye en más del 80% a la dieta de los géneros colectores-recolectores *Andesiops* y *Thraulodes* (Ephemeroptera), *Grumichella* (Trichoptera) y *Macrelmis* (Coleoptera); entre 0 - 67% a los coleópteros raspadores del género *Scirtes* y entre 0 - 85% a los dípteros fragmentadores del género *Dolichozepe*; la combinación del perifiton de la hepática *Jensenia difformis* y el musgo *Fissidens rigidulus* por su parte, se plantea que aporta alrededor del 61% al género *Smicridea* (Trichoptera), categorizado como filtrador. Este estudio sugiere que, en sistemas fluviales de alta montaña con alta disponibilidad de recursos alimenticios, los consumidores primarios dependen principalmente de las comunidades acuáticas de perifiton, en especial aquellos que se desempeñan como colectores-recolectores. Sin embargo, el rol de los briófitos reófilos no se puede subestimar por este hecho, dado que, aunque la contribución sea relativamente baja, constituye una fracción importante de la dieta ocasional para los organismos que pueden realizar herbivoría directa.

**Palabras clave:** Isótopos estables, perifiton, consumidores primarios, briófitos reófilos, ecología trófica.

### Abstract

The contributions of the autochthonous sources in the high Andean lotic systems can constitute an important energy dependence yet to be determined at the base of the trophic networks. Although direct herbivory by invertebrates has been underestimated, the diversity of bryophytes and their levels of productivity makes their evaluation within the trophic structure important. In this investigation, the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  isotopic signatures of 5 species of mosses and periphyton were analyzed in a mixed Bayesian model to determine the contribution to the diet of invertebrate primary consumers in a river of Boyacá, Colombia. The outputs of the model suggest that the use of the direct plant resource rarely exceeds 60% of the diet, while the periphyton associated with the rheophilic species *Brymela dolusifolia* theoretically contributes more than 80% to the diet of the collector-gatherer genera *Andesiops*, and *Thraulodes* (Ephemeroptera), *Grumichella* (Trichoptera) and *Macrelmis* (Coleoptera); between 0-67% to the coleoptera scrapers of the genus *Scirtes* and between 0-85% to the shredder flies of the genus *Dolichozepe*; the combination of the periphyton of the liverwort *Jensenia difformis* and the moss *Fissidens rigidulus*, on the other hand, it is hypothesized that it contributes around 61% to the genus *Smicridea* (Trichoptera), categorized as filtering. This study suggests that, in high mountain river systems with high availability of food resources, primary consumers depend mainly on periphyton aquatic communities, especially those that act as collector-gatherers. However, the role of rheophilic bryophytes cannot be underestimated because, although the



contribution is relatively low, it constitutes a significant fraction of the occasional diet for organisms that can perform direct herbivory.

**Key words:** Stable isotopes, periphyton, primary consumers, rheophilic bryophytes, trophic ecology.

## Capítulo I: Marco conceptual

Determinar la organización trófica de los ecosistemas acuáticos ha sido complejo debido a la amplia variedad de interacciones que están ligadas a depredación y competencia inter e intraespecífica (1). La regulación de dichos procesos ha sido analizada comúnmente desde la perspectiva del control desde la base de la red alimenticia constituida por productores, o en sentido contrario el control descendente desde los niveles tróficos más altos (1). Estos dos enfoques, tanto de consumidor o de productor primario, en última instancia deberían analizarse desde la perspectiva de un ciclo regulado entre la abundancia del recurso y la densidad del consumidor (2), dado que todas estas interrelaciones dentro de la estructura trófica mapean el flujo de materia y nutrientes, mediante la definición de un ordenamiento comparable con otros ecosistemas (3).

Hacer referencia al movimiento de materia entre niveles tróficos, sugiere la redistribución de la energía asimilada primero por un individuo que a lo largo de la red trófica se extiende dentro de comunidades enteras (4,5). Se ha sugerido que, para estimar cuantitativamente estos cambios espaciales, junto con la contribución de recursos dentro de la red trófica, las relaciones isotópicas de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) pueden ser una herramienta útil, puesto que caracterizan de mejor manera las redes alimenticias y sus interacciones, comparando las cantidades isotópicas de un productor o cualquier especie con las de otras en la misma red trófica (6). Dichas comparaciones son posibles porque la transferencia de energía causa cambios predecibles, o fracciones, en firmas isotópicas de consumidores relativas a su dieta (7).

Por otra parte, para la cuantificación del nivel trófico, la proporción de isótopos de nitrógeno ha sido implementada con el enfoque de que un mayor enriquecimiento representa un nivel trófico más alto (8). Siendo así, la mezcla de ambos modelos isotópicos ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) es la clave para cuantificar la contribución de diversas fuentes de alimento a un grupo de consumidores.

### 1. Redes tróficas en sistemas lóticos

Las relaciones alimenticias son representadas por medio de redes tróficas que mapean la variación espaciotemporal en el flujo energético entre comunidades, desde productores primarios, hasta herbívoros y carnívoros. Esto incluye una serie de cadenas alimenticias unidas entre sí que muestran un traspaso de energía de un nivel trófico a otro (9), así, a mayor cantidad de especies, niveles tróficos y rutas de conexión, más compleja será una red (10).

La complejidad de las redes alimenticias depende en gran medida de los factores que determinan la longitud de las cadenas en los sistemas naturales (11). Dos de los factores más discutidos en sistemas acuáticos resultan ser, por un lado, la productividad del sistema, y por otro, la magnitud de efecto de los diferentes estresores ambientales (12). De esta forma, una red más amplia, con más niveles tróficos, se enmarca en un sistema más productivo (12, 13) dado que una mayor

cantidad de recurso base puede soportar poblaciones más grandes de consumidores que se estratifican dentro de la red. Es así, que un sistema en el que predomina la influencia de los recursos primarios sobre las densidades de niveles tróficos superiores se regula por factores *Bottom-up* (10). El factor restante involucra la postulación del papel del estrés ambiental, que se basa en que la cantidad de niveles tróficos dentro de una red disminuiría al incrementar los estresores, pues se disminuye el flujo energético hacia los niveles superiores a la vez que estos se tornan más sensibles al estrés (14, 15). Sin embargo, estas postulaciones a menudo se han estudiado empleando descripciones de redes tróficas simples y con niveles tróficos discretos, lo que subestima relaciones complejas como la omnivoría y las derivadas de la variedad de recursos en la base de la red (11).

En los sistemas acuáticos las redes son soportadas directamente por una combinación de recursos de producción primaria definidos como autóctonos (internos), y alóctonos (externos), organismos tales como cianobacterias, musgos, algas, y plantas vasculares acuáticas conforman la producción autóctona (12). En contraste, la materia orgánica que es derivada y/o descompuesta de plantas terrestres se establece como un recurso alóctono (10). Las redes tróficas conciernen distintos parámetros de flujo energético entre los organismos y los niveles tróficos, éstas pueden desarrollarse desde microbios descomponiendo detritus o en todas las posibles interacciones directas e indirectas entre los recursos energéticos en una corriente y todos los consumidores primarios y secundarios (10).

Las contribuciones de los recursos autóctonos a las redes alimentarias suelen ser bajas, sin embargo, la producción basada en algas y musgos es la más importante para los consumidores (16). Las poblaciones de briófitos poseen baja productividad en las corrientes, a comparación del perifiton, aunque tienden a mostrar un importante hábitat y reserva de detritus para los invertebrados (17), a su vez brindan sustratos para el perifiton proporcionando un compartimiento para la acumulación y cultivo de algas (18).

Tomando la energía directamente de los productores se encuentran los consumidores primarios, que en sistemas de agua dulce abarcan varios grupos, de los cuales los insectos, moluscos, crustáceos y peces son los más representativos (18). Gasterópodos, tricópteros y efemerópteros constituyen los consumidores primarios más estudiados (19); sin embargo, las larvas de algunos dípteros como los Quironómidos podrían ser igualmente representativas, debido a los tiempos de generación y las altas densidades poblacionales (20). Por su parte dentro de los peces herbívoros, en sistemas tropicales varias especies de bagres de la familia Loricariidae se ubican en este nivel trófico (21)

Los consumidores secundarios y terciarios tienen representantes tanto vertebrados como invertebrados, estos últimos incluyen Plecopteros, Megalopteros, algunos Tricópteros, Odonatos, algunos Coleópteros y Hemípteros; mientras los vertebrados depredadores se encuentran en su mayoría reducidos a varios taxa de peces (18).

### **1.1 Ecología de isótopos estables en redes tróficas**

Son varios los métodos que se han utilizado para describir las redes tróficas, los contenidos estomacales, los grupos funcionales alimenticios, experimentos comportamentales y observaciones directas son solo algunos de ellos (22). Durante las tres últimas décadas especialmente, el uso de isótopos estables, principalmente de carbono y nitrógeno, ha probado gran utilidad en la caracterización de recursos y estructura del flujo energético en los sistemas

de aguas corrientes (23, 24), bien sea evaluando el uso de un recurso dado, o probando hipótesis sobre gradientes naturales, estresores ambientales o interacciones bióticas entre niveles tróficos (25, 26).

Frecuentemente, los isótopos estables son utilizados por ser trazadores en sistemas biológicos y así mismo, porque permiten mapear cambios y procesos sobre el tiempo de los organismos vivos, lo que ha producido el aumento de la investigación en ecología trófica a lo largo del tiempo (25). Los isótopos estables emergieron siendo una herramienta para estudiar procesos en la biogeoquímica, fisiología de plantas y animales, y patrones de migración, amplitud de nicho, composición de dietas, estimación de niveles tróficos y funcionalidad de redes tróficas (27, 28). La utilidad que genera el uso de isótopos estables en ecología acuática actualmente ha tomado gran auge, desde estudiar la porción de isótopos de carbono y nitrógeno hasta conocer la transferencia de cada uno en recursos marinos, terrestres y acuáticos llevándolos desde consumidores primarios hasta secundarios (29). El Análisis de Isótopos Estables (AIE) puede ser aplicado para examinar todas las clases de redes tróficas desde microbios acuáticos hasta ballenas, hongos presentes en el suelo hasta elefantes, sedimentos bacterianos hasta gusanos, lo cual puede generar un completo modelamiento ecosistémico (27).

Como se señaló anteriormente, en el contexto de las redes tróficas los marcadores más empleados son los isótopos del carbono y nitrógeno, no obstante, algunos otros elementos proveen otros marcadores que pueden ser útiles en otros contextos. El isótopo  $^{15}\text{N}$  exhibe enriquecimiento gradual en la transferencia trófica, por lo cual ayuda a estimar la posición de cualquier organismo dentro de la cadena (29–31). Por su parte, las proporciones del  $^{13}\text{C}$  cambian relativamente poco entre niveles, pero sustancialmente entre productores primarios en función de la ruta fotosintética usada (29–33), cualidad por la cual puede ser empleado para estimar la fuente original del carbono presente en una dieta.

Dichos atributos fueron analizados en los trabajos pioneros de Smith y Epstein en el año 1970 (34), Minson en 1975 (35) y Haines en 1976 (36); y profundizados bajo la conjetura “*You are what you eat plus a few per mil*”, suposición que fue más tarde examinada en detalle por Fry en 1978 (37) y DeNiro y Epstein de nuevo en 1978 y 1981 (7, 32), notando diferencias consistentes entre las proporciones de consumidores y los recursos dietarios (38). Las diferentes aplicaciones de isótopos estables en redes acuáticas han sido cualitativas y han revelado una inferencia general de los valores isotópicos de consumidores y recursos (29). De ahí que el método isotópico haya permitido generar un interés en los investigadores de crear y resolver preguntas basadas en un control de factores ambientales que alteren las cadenas tróficas de los organismos en ríos, lagos y charcos (39).

Casi cinco décadas de arduo trabajo y miles de investigaciones han identificado varios factores que contribuyen a esa variación en las firmas y la discriminación a lo largo de la red trófica, varios de ellos incluyen condiciones bióticas y abióticas que pueden ser subdivididas de acuerdo a las características del consumidor o del productor, entre ellas variación en las propiedades de los tejidos, historias de vida y condiciones fisiológicas distintas e historia evolutiva diferente; cualidades del ambiente, y del análisis isotópico en sí (7, 32, 38).

### **1.1.1 Modelos mixtos**

En las ciencias naturales los modelos mixtos han sido implementados para estimar la contribución de diferentes fuentes a una mezcla de potenciales consumidores, esto requiere

datos químicos y físicos de las fuentes y de la mezcla. En ecología, el uso de modelos mixtos junto con isótopos estables hace uso de los valores isotópicos como indicadores que evalúan la contribución de las presas (fuentes) a una dieta de consumidores (mezcla). Por su parte, también aportan información acerca de movimientos migratorios, transferencia de nutrientes dentro de los ecosistemas y ocurrencia de contaminantes (40–42).

Los modelos más recientes, proveen soluciones probabilísticas al sistema mixto que lidian mejor con limitaciones como la relación entre el número de fuentes y marcadores, y que integran la variabilidad presente en las firmas de fuentes y consumidores. IsoSource (43), por ejemplo, trabaja con distribuciones de soluciones factibles al sistema basado en un término de tolerancia. La llegada de MixSIR con formulación bayesiana, por su parte, dispuso un marco de verosimilitud bien definido para inferir las contribuciones dietarias, a la vez que se atiende a la variabilidad de los valores isotópicos de forma global. Algunas actualizaciones como SIAR (Stable Isotopes Analysis in R) (44) que incluye un componente residual independiente entre los deltas isotópicos, y SIMMR (Stable Isotopes Mixing Models in R) (45), han surgido desde entonces, modificando la parametrización de error, la interfaz y las salidas gráficas. Las innovaciones en los modelos posteriores trajeron al juego la incertidumbre en los valores isotópicos y su variación, la estructura jerárquica y la covarianza entre marcadores, en esencia, los modelos bayesianos mixtos han evolucionado hacia un marco de modelado lineal más flexible (46).

Como primera medida es común graficar los valores isotópicos en un espacio bidimensional conocido como espacio isotópico que representa los valores tanto de fuentes como de consumidores, siendo deseable que las firmas de los consumidores se distribuyan dentro de los intervalos de confianza de los recursos dietarios. Es aquí donde se visualizan fenómenos como el enriquecimiento trófico, explicado por la pérdida de los isótopos livianos en el proceso de asimilación proteica en el interior de los tejidos (46). Existe entonces una corrección de los valores de los consumidores en base a los Factores de Discriminación Trófica (FDT's) que varían según la fuente y el predador, factores que son obtenidos experimentalmente, y que aportan al modelo un nuevo conjunto de datos con mayor incertidumbre (42).

## **2. Aspectos generales de los macroinvertebrados en ecosistemas fluviales**

Por definición, el término “macroinvertebrado” hace referencia a invertebrados que pueden ser retenidos en redes de por lo menos 500  $\mu\text{m}$ ; sin embargo, los primeros estadios de varios de ellos resultan ser inferiores a este tamaño (47, 48). No obstante, dada su importancia en el entendimiento de las historias de vida específicas, las relaciones tróficas, la producción secundaria, entre otros; siguen considerándose como parte del macrobentos, empleando redes desde 125  $\mu\text{m}$  (48), por lo que en resumen, incluso las formas de tamaños reducidos son consideradas macroinvertebrados siempre y cuando la forma madura lo sea (49).

### **2.1 Diversidad Taxonómica y clasificación**

Los sistemas acuáticos tropicales poseen una diversidad elevada de macroinvertebrados, en la mayoría de estos ambientes las comunidades se componen de cientos de especies pertenecientes a varios filos (50, 51). Los insectos son el grupo más rico y a menudo más abundante, habitando prácticamente todos los hábitats acuáticos. Existen 10 órdenes de insectos con representantes acuáticos, 5 de ellos se consideran siempre acuáticos en al menos una parte de su vida

(Ephemeroptera, Trichoptera, Odonata, Plecoptera y Megaloptera), mientras los restantes tienen además familias terrestres (Heteróptera, Coleoptera, Diptera, Neuroptera y Lepidóptera) (52).

En una corriente con bajos niveles de perturbación, la cantidad de especies que coexisten es superior a cien en muchos casos, incluyendo muchas que son prácticamente imposibles de identificar en estadios no maduros (53). Se incluyen igualmente algunos otros grupos de artrópodos, arácnidos como los ácaros, crustáceos como los cangrejos de río y anfípodos. Especies de moluscos (caracoles, mejillones y almejas), anélidos, nematodos y planarias, hacen también parte de las comunidades de macroinvertebrados presentes en los sistemas lóticos (48).

A causa de la diversidad que alberga el grupo, que entre otras cosas depende de las condiciones físicoquímicas del sistema y la intervención antropogénica, el papel de los macroinvertebrados en la ecología dulceacuícola fue de difícil determinación, por lo que nuevos sistemas de clasificación surgieron para solventar la problemática (54). (referencia).

### **2.1.1 Grupos funcionales alimenticios**

La funcionalidad de los macroinvertebrados en los ecosistemas está ligada a la preferencia de recursos y aportes en base a roles funcionales, cuyos procesos ecosistémicos adjuntos a una ecología funcional, son el resultado de actividades alimenticias y mecanismos usados para consumir recursos dietarios (54). El uso de Grupos Funcionales Alimenticios (GFA) fue incrementado como una herramienta para incorporar macroinvertebrados en estudios de ecología acuática (55). Las modificaciones por características morfológicas y procesos comportamentales al momento de consumir recursos energéticos, conllevó a tener una ventaja en esta clasificación (16).

Ejemplos de esta organización incluyen el rol de los insectos fragmentadores a los cuales se les facilita el rompimiento de hojas, contribuyendo a procesos de descomposición de materia orgánica (56), mientras mastican y cortan material vegetal vivo o muerto, siendo su función principal romper largas partículas en pequeñas piezas y transportarlo corriente abajo para otro tipo de consumidores (53, 55) incluyendo organismos del microbentos. En términos generales, este grupo funcional se conoce por consumir Materia Orgánica Particulada Gruesa (MOPG) y producir Materia Orgánica Particulada Fina (MOPF) (55).

Existe otro grupo de organismos clasificados como raspadores que se encargan de consumir recursos que crecen sobre el sustrato (biopelícula), haciendo uso de sus partes bucales para alimentarse de fuentes como algas asociadas a rocas y a otros sustratos tales como plantas, que albergan biopelículas bénticas compuestas de bacterias, hongos, y una matriz de polisacáridos cubierta de sustratos encontrados únicamente en ecosistemas acuáticos (57). Este grupo funcional es uno de los más abundantes en sistemas fluviales por presentar efectos positivos y negativos sobre la producción primaria principalmente por el consumo de algas, pudiendo afectar plenamente la composición de sus comunidades (58). Existen algunas excepciones de organismos que perforan células de algas para alimentarse de las paredes celulares ricas en celulosa, como lo son algunas larvas de Hydroptilidae, que tienden a ser abundantes y se asume que presenten gran importancia en las comunidades de algas aledañas a su hábitat acuático (59).

Aquellos organismos colectores, puede dividirse en colectores-recolectores que recogen MOPF desde los sedimentos, y en colectores-filtradores que se encargan de colectarla desde las

partículas que están suspendidas (53). Las adaptaciones desarrolladas por colectores-filtradores incluyen la construcción de redes para filtrar el agua como lo hacen algunas larvas de Trichoptera y el consumo de animales que se encuentren a la deriva de la corriente (54). Mientras que los colectores-filtradores presentan cierta similitud con los colectores-recolectores, no poseen en sus aparatos bucales un equipamiento para cortar material en piezas pequeñas, sino que modifican sus partes bucales para filtrar o coleccionar sustratos más pequeños que 1 mm suspendidos en la columna de agua (53, 55, 60). Funcionalmente, los colectores desarrollan un objetivo importante al recolectar la materia orgánica particulada fina entre largas partículas y consumirla (61), por lo que generalmente, tienden a ser abundantes en áreas de un flujo bajo donde las partículas finas sean comunes.

Finalmente, los depredadores son grupos de organismos que se alimentan de otros organismos vivos empleando estrategias de captura, incluyendo modificación de partes bucales y comportamentales (53). Las patas raptorales en hemípteros como aquellos de la familia Belostomatidae, y el labium extensible en odonatos son ejemplos de ello (55, 62), al igual que la transformación de las partes bucales en notonectidos que emplean para inyectar toxinas buscando pre digerir sus presas (63). La importancia de la predación radica en el traspaso de energía desde los consumidores y en el control de las densidades poblacionales de los mismos (64).

Generalmente, muchas especies pueden encasillarse dentro de más de un grupo funcional, teniendo en cuenta los cambios espacio temporales en el desarrollo y las historias de vida, pues mientras una forma inmadura puede alimentarse de detritus, su correspondiente adulto puede llegar a ser un depredador (65).

## **2.2 Historias de vida**

La alta diversidad dentro de las comunidades genera una amplia variedad de historias de vida, exhibida en la fenología de los estados larvales, la longitud de los ciclos de vida, las estrategias reproductivas, de dispersión y de desarrollo (53, 66). Es precisamente esa variedad, la que permite separar los grupos espacial y temporalmente, estableciendo con ello las bases del estudio de las comunidades de invertebrados acuáticos (67).

El desarrollo fisiológico de los insectos en general presenta una metamorfosis completa, en cuyo caso los grupos se denominan holometábolos, o una metamorfosis incompleta clasificándose como hemimetábolos. De los órdenes con taxa acuáticos, Ephemeroptera, Odonata, Heteróptera y Plecoptera se reconocen como hemimetábolos, y sus primeros estadios, o ninfas, respiran a través de branquias con pocas excepciones (53). La carencia de una metamorfosis completa permite que incluso las ninfas inmaduras guarden el aspecto propio de un insecto maduro, a pesar de que sufran algunos cambios a través de varias fases larvales cuyo número varía entre familias, pero también a nivel de especie en función de las condiciones del entorno. No obstante, la mayoría de insectos acuáticos se consideran holometábolos y sus larvas son físicamente distintas de los adultos, generalmente sin ningún parecido a la morfología de los insectos, la cual es adquirida tras el estadio de pupa en el que la larva mantiene tasas metabólicas altas, ya que los tejidos requieren reorganizarse para dar lugar a la forma final, completamente distinta en términos de morfología y fisiología (66, 67).

La historia de vida asociada a los macroinvertebrados en sistemas tropicales tiene en cuenta componentes temporales de voltinismo basado en la frecuencia de apareamiento y fenología

definidos por la sincronía estacional (66), y condiciones ambientales como temperatura y nutrición. Según esto, los insectos acuáticos pueden considerarse univoltinos (una generación por año), multivoltinos (muchas generaciones por año) y semivoltinos (un ciclo de vida en dos años) (53). En el trópico, las condiciones ambientales carecen de cambio estacional anual, que puedan influir en la longitud de los ciclos de vida de estos organismos, tales como la temperatura y la disponibilidad de comida; sin embargo estos factores cambian dependiendo de los sistemas lóticos y lénticos (48, 53, 66).

Otra particularidad es la variación en las estrategias de reproducción, que parte de características diferenciales entre los taxa, características como el tamaño y número de huevos, la inversión y el cuidado de las crías, entre otras (67). Como es común, la inversión per cápita aumenta con el tamaño de los huevos, lo que a su vez disminuye el número de estos e incrementa la protección, surgiendo así estrategias como la oviposición endofítica (68). A menudo una alta inversión se combina con iteroparidad, es decir, la posibilidad de ovipositar varias veces un número reducido de huevos, al contrario de la semelparidad, donde el evento de oviposición es único y masivo, de esta forma, las especies iteróparas distribuyen las posturas en el tiempo y el espacio, o las combinan con protección de las crías y de los huevos principalmente valiéndose de la vegetación acuática en la que los musgos son muchas veces predominantes (67).

Como se invierte en la dispersión está entonces relacionado con la estrategia de reproducción. En los hábitats lénticos la fase adulta es importante para dispersar los huevos espacialmente, teniendo oviposiciones secuenciales y vuelo activo, estrategia que en sistemas de aguas corrientes asegura la dispersión corriente arriba y entre cuencas (53, 69). Aunque la variación sea amplia entre especies, sólo se ha estudiado la dispersión de algunos taxa, por ejemplo los efemerópteros *Baetis* en ambientes fríos han sido observados realizando vuelos de más de 2 kilómetros río arriba para ovipositar (70); sin embargo, las larvas también suelen desplazarse no solo a la deriva, en busca de refugio o alimento, por ejemplo, *Leptophlebia cupida* ha sido reportada por desplazarse alrededor de 10 metros diarios a contracorriente para migrar entre hábitats (71).

La reproducción y dispersión involucra fuertemente la vegetación vascular y no vascular, sin embargo, los estudios enfocados a ello son insuficientes para caracterizar el uso dentro de la diversidad de estrategias de las comunidades de macroinvertebrados (53, 72).

### **3. Generalidades de los musgos reófilos en Colombia**

Los briófitos reófilos son constituyentes importantes en la biota de ecosistemas acuáticos, aportan cobertura y desempeño en la producción primaria, así mismo, heterogeneidad de hábitats con respecto a otros organismos (73). Se dividen en musgos, hepáticas y antoceros con la característica principal de crecer en sustratos de aguas corrientes, asociándose con rocas en sistemas lóticos de bajo orden, en ellos se acumula la materia orgánica (74) que sirve como punto de partida para la colonización de algas, bacterias y hongos, de forma que se provee refugio de los predadores (75) y alimento para varias especies de macroinvertebrados (76).

Las amplias áreas cubiertas de briófitos hacen de un hábitat un sistema más complejo, al suministrar el gradiente de disposición de fuentes alimenticias, desembocando en una variación más extensa de la diversidad y densidad de las comunidades (77). La vida de estas plantas está influenciada por muchos procesos adversos, por ejemplo, el caudal, que afecta directamente las

tasas de absorción de carbono y minerales (78). Para alcanzar una adaptación las especies reófilas han modificado ciertas estructuras, engrosado los márgenes foliares y desarrollado láminas biestratificadas, pero también existen modificaciones en sus hábitos de crecimiento, extendiéndose horizontalmente en las riveras sin crecer mucho y desarrollando formas más alargadas y moldeables en la corriente (79).

En Colombia resaltan las investigaciones de Churchill y Linares de 1997 (80), que estudiaron las comunidades de briófitos reófilos en un caño de montaña en San Francisco, Cundinamarca, reportando 45 especies, 1 antocero, 18 hepáticas y 24 musgos. López en el 2008 (81) realizó una investigación sobre los briófitos reófilos en quebradas del páramo de Mamapacha, Boyacá, el registro para este trabajo fue de 42 especies, (21 musgos, 20 hepáticas y 1 antocero). Otro estudio que aporta al conocimiento de la diversidad de briófitos en la región andina, es el de Rosero en el 2016 (73) que entre los 2100 y los 3300msnm a lo largo del río Teatinos, encontró 77 especies, (43 de musgos, 32 de hepáticas, 2 de antoceros). Mientras en el estudio de Bolaños en el 2012 (78), realizado en el Cauca, se registraron 17 especies de musgos, 7 de hepáticas y 1 de antoceros en el río Cocuy y la quebrada Juntas. A pesar de todos estos hechos, existe carencia de estudios aplicativos y/o que evalúen el uso de estos recursos dentro del marco de la ecología trófica.

## Referencias

1. J.D. Allan, M.M. Castillo, *Stream Ecology* (Springer Netherlands, ed. 1, doi:10.1007/978-1-4020-5583-6, 2007).
2. M.A. Leibold, Resource Edibility and the Effects of Predators and Productivity on the Outcome of Trophic Interactions. *The American Naturalist* 134, 922–949 (1989).
3. C.P. Andramunio, Dinámica sucesional y ecología trófica de la comunidad perifítica en dos ambientes del sistema lagunar de Yahuaraca (Amazonas, Colombia). Tesis Doctoral (Universidad Nacional de Colombia- Sede Amazonía, 2013).
4. R.W. Merritt, K.W. Cummins, M.B. Berg, "Trophic Relationships of Macroinvertebrates" en *Methods in Stream Ecology*. (Elsevier, 2017), pp. 413–433.
5. D.A. Livingstone, Limnology. *Limnology and Oceanography* 21, 930–931 (1976).
6. B. Fry, E.B. Sherr, " $\delta^{13}\text{C}$  Measurements as Indicators of Carbon Flow in Marine and Freshwater Ecosystems" en *Stable Isotopes in Ecological Research*, P.W. Rundel, J.R. Ehleringer, K.A. Nagy, Eds. (Springer New York, 1989), pp. 196–229.
7. M.J. DeNiro, S. Epstein, Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42, 495–506 (1978).
8. S.E. Bunn, Spatial and temporal variation in the macroinvertebrate fauna of streams of the northern jarrah forest, Western Australia: functional organization. *Freshwater Biology* 16, 621–632 (1986).



9. C.J. Krebs, *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance* (Pearson Benjamin Cummings, 6th ed, 2009).
10. J.H. Thorp, D.C. Rogers, "A Primer on Ecological Relationships among Freshwater Invertebrates" en *Field Guide to Freshwater Invertebrates of North America*. (Elsevier, 2011), pp. 37–46.
11. C. Anderson, G. Cabana, Anthropogenic alterations of lotic food web structure: evidence from the use of nitrogen isotopes. *Oikos* 118, 1929–1939 (2009).
12. S.D. Fretwell, A.L. Barach, The Regulation of Plant Communities by the Food Chains Exploiting Them. *Perspectives in Biology and Medicine* 20, 169–185 (1977).
13. L. Oksanen, S.D. Fretwell, J. Arruda, P. Niemela, Exploitation Ecosystems in Gradients of Primary Productivity. *The American Naturalist* 118, 240–261 (1981).
14. B. Jenkins, R.L. Kitching, S.L. Pimm, Productivity, Disturbance and Food Web Structure at a Local Spatial Scale in Experimental Container Habitats. *Oikos* 65, 249 (1992).
15. B.A. Menge, J.P. Sutherland, Community Regulation: Variation in Disturbance, Competition, and Predation in Relation to Environmental Stress and Recruitment. *The American Naturalist* 130, 730–757 (1987).
16. R.L. Vannote, G.W. Minshall, K.W. Cummins, J.R. Sedell, C.E. Cushing, The River Continuum Concept. *Can J Fish Aquat Sci* 37, 130–137 (1980).
17. M. Torres-Ruiz, J.D. Wehr, A.A. Perrone, Trophic relations in a stream food web: importance of fatty acids for macroinvertebrate consumers. *Journal of the North American Benthological Society* 26, 509–522 (2007).
18. G.A. Lamberti, "The Role of Periphyton in Benthic Food Webs" en *Algal Ecology*. (Elsevier, 1996), pp. 533–572.
19. G.A. Lamberti, V.H. Resh, Stream Periphyton and Insect Herbivores: An Experimental Study of Grazing by a Caddisfly Population. *Ecology* 64, 1124–1135 (1983).
20. M.B. Berg, R.A. Hellenthal, The role of Chironomidae in energy flow of a lotic ecosystem. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 26, 471–476 (1992).
21. M.E. Power, Depth Distributions of Armored Catfish: Predator-Induced Resource Avoidance? *Ecology* 65, 523–528 (1984).
22. A.E. Hershey, R.M. Northington, J.C. Finlay, B.J. Peterson, "Stable Isotopes in Stream Food Webs" en *Methods in Stream Ecology*. (Elsevier, 2017), pp. 3–20.
23. M.I. Gladyshev, Stable Isotope Analyses in Aquatic Ecology (a review). *J Sib Fed Univ, Biol* 2, 381–402 (2009).

24. R. Pel, H. Hoogveld, V. Floris, Using the hidden isotopic heterogeneity in phyto- and zooplankton to unmask disparity in trophic carbon transfer. *Limnol Oceanogr* 48, 2200–2207 (2003).
25. B. Fry, *Stable Isotope Ecology* (Springer, doi:10.1007/0-387-33745-8, 2006).
26. S. Bouillon, R.M. Connolly, D.P. Gillikin, "Use of Stable Isotopes to Understand Food Webs and Ecosystem Functioning in Estuaries" en *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. (Elsevier, 2011), pp. 143–173.
27. K.A. Rose, et al., End-To-End Models for the Analysis of Marine Ecosystems: Challenges, Issues, and Next Steps. *Marine and Coastal Fisheries* 2, 115–130 (2010).
28. B. Salihoglu, et al., Bridging marine ecosystem and biogeochemistry research: Lessons and recommendations from comparative studies. *Journal of Marine Systems* 109–110, 161–175 (2013).
29. B.J. Peterson, B. Fry, Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annu Rev Ecol Syst* 18, 293–320 (1987).
30. D.M. Post, Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology* 83, 703–718 (2002).
31. M. Minagawa, E. Wada, Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: Further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48, 1135–1140 (1984).
32. M.J. Deniro, S. Epstein, Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45, 341–351 (1981).
33. R. Inger, S. Bearhop, Applications of stable isotope analyses to avian ecology: Avian stable isotope analysis. *Ibis* 150, 447–461 (2008).
34. B.N. Smith, S. Epstein, Biogeochemistry of the stable isotopes of hydrogen and carbon in salt marsh biota. *Plant Physiol* 46, 738–742 (1970).
35. D.J. Minson, M.M. Ludlow, J.H. Troughton, Differences in natural carbon isotope ratios of milk and hair from cattle grazing tropical and temperate pastures. *Nature* 256, 602 (1975).
36. E.B. Haines, Relation between the stable carbon isotope composition of fiddler crabs, plants, and soils in a salt marsh<sup>1</sup>. *Limnol Oceanogr* 21, 880–883 (1976).
37. B. Fry, A. Joern, P.L. Parker, Grasshopper Food Web Analysis: Use of Carbon Isotope Ratios to Examine Feeding Relationships Among Terrestrial Herbivores. *Ecology* 59, 498–506 (1978).

38. W.J. Boecklen, C.T. Yarnes, B.A. Cook, A.C. James, On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 42, 411–440 (2011).
39. H. Doi, et al., Resource availability and ecosystem size predict food-chain length in pond ecosystems. *Oikos* 118, 138–144 (2009).
40. A.W.J. Bicknell, et al., Intercolony movement of pre-breeding seabirds over oceanic scales: implications of cryptic age-classes for conservation and metapopulation dynamics. *Diversity Distrib* 20, 160–168 (2014).
41. E.F. Granek, J.E. Compton, D.L. Phillips, Mangrove-Exported Nutrient Incorporation by Sessile Coral Reef Invertebrates. *Ecosystems* 12, 462–472 (2009).
42. B.C. Stock, et al., Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ preprints* 6, 50–65 (2018).
43. D.L. Phillips, J.W. Gregg, Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* 136, 261–269 (2003).
44. A.C. Parnell, R. Inger, S. Bearhop, A.L. Jackson, Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLoS ONE* 5, e9672 (2010).
45. A. Parnell, R. Inger, Stable Isotope Mixing Models in R with simmr. Available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/simmr/vignettes/simmr.html> (2016).
46. A.C. Parnell, et al., Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics* 24, 387–399 (2013).
47. P. Hanson, M. Springer, A. Ramirez, Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Rev Biol Trop* 58, 3–37 (2010).
48. F.R. Hauer, V.H. Resh, "Macroinvertebrates" en *Methods in Stream Ecology*, Volume 1. (Elsevier, 2017), pp. 297–319.
49. J. Gibert, D.L. Danielopol, J.A. Stanford, *Groundwater Ecology* (Academic Press, 1994).
50. C.P. Konrad, A.M.D. Brasher, J.T. May, Assessing streamflow characteristics as limiting factors on benthic invertebrate assemblages in streams across the western United States. *Freshwater Biology* 53, 1983–1998 (2008).
51. B.O.L. Demars, J.L. Kemp, N. Friberg, P. Usseglio-Polatera, D.M. Harper, Linking biotopes to invertebrates in rivers: Biological traits, taxonomic composition and diversity. *Ecological Indicators* 23, 301–311 (2012).
52. W.L. Hilsenhoff, "Diversity and Classification of Insects and Collembola" en *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. (Elsevier, 2001), pp. 661–731.
53. A.E. Hershey, G.A. Lamberti, "Aquatic Insect Ecology" en *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. (Elsevier, 2001), pp. 733–775.

54. A.C. Benke, J.B. Wallace, Trophic basis of production among riverine caddisflies: implications for food web analysis. *Ecology* 78, 1132–1145 (1997).
55. A. Ramírez, P.E.G. Fonseca, Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Rev Biol Trop* 62, 155–167 (2014).
56. K.W. Cummins, Trophic Relations of Aquatic Insects. *Annual Review of Entomology* 18, 183–206 (1973).
57. M.A. Lock, R.R. Wallace, J.W. Costerton, R.M. Ventullo, S.E. Charlton, River Epilithon: Toward a Structural-Functional Model. *Oikos* 42, 10 (1984).
58. J.W. Feminella, C.P. Hawkins, Interactions between Stream Herbivores and Periphyton: A Quantitative Analysis of past Experiments. *Journal of the North American Benthological Society* 14, 465–509 (1995).
59. A.K. Swanson, S. Hrinda, J.B. Keiper, Laboratory Assessment of Altered Atmospheric Carbon Dioxide on Filamentous Green Algae Phenolic Content and Caddisfly Growth and Survival. *Journal of Freshwater Ecology* 22, 49–60 (2007).
60. R.S. Wotton, B. Malmqvist, T. Muotka, K. Larsson, Fecal pellets from a dense aggregation of suspension-feeders in a stream: An example of ecosystem engineering. *Limnol Oceanogr* 43, 719–725 (1998).
61. S.B. Heard, J.S. Richardson, Shredder-Collector Facilitation in Stream Detrital Food Webs: Is There Enough Evidence? *Oikos* 72, 359 (1995).
62. A. Ramírez, Odonata. *Revista de Biología Tropical* 58, 97–136 (2010).
63. S.A. Mazzucconi, R.M. López, A.O. Bachmann, "Hemiptera- Heteroptera: Gerromorpha y Nepomorpha" en Macroinvertebrados Bentónicos Sudamericanos: Sistemática y Biología. (Fundación Miguel Lillo, 2009), pp. 168–231.
64. R.Y. Obernborfer, J.V. McArthur, J.R. Barnes, J. Dixon, The Effect of Invertebrate Predators on Leaf Litter Processing in an Alpine Stream. *Ecology* 65, 1325–1331 (1984).
65. R. Céréghino, Ontogenetic diet shifts and their incidence on ecological processes: a case study using two morphologically similar stoneflies (Plecoptera). *Acta Oecologica* 30, 33–38 (2006).
66. D. Jacobsen, C. Cressa, J.M. Mathooko, D. Dudgeon, *Macroinvertebrates: composition, life histories and production* (2008).
67. W.C.E.P. Verberk, H. Siepel, H. Esselink, Life-history strategies in freshwater macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 53, 1722–1738 (2008).

68. R.E. Buskirk, K.J. Sherman, The Influence of Larval Ecology on Oviposition and Mating Strategies in Dragonflies. *The Florida Entomologist* 68, 39 (1985).
69. D.T. Bilton, J.R. Freeland, B. Okamura, Dispersal in Freshwater Invertebrates. *Annu Rev Ecol Syst* 32, 159–181 (2001).
70. A.E. Hershey, J. Pastor, B.J. Peterson, G.W. Kling, Stable Isotopes Resolve the Drift Paradox for Baetis Mayflies in an Arctic River. *Ecology* 74, 2315–2325 (1993).
71. W. Hayden, H.F. Clifford, Seasonal Movements of the Mayfly *Leptophlebia cupida* (Say) in a Brown-Water Stream of Alberta, Canada. *American Midland Naturalist* 91, 90 (1974).
72. S.M. Thomaz, E.R. da Cunha, The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta* 22, 218–236 (2010).
73. L. Rosero-Lasprilla, *Briófitos reófilos del río Teatinos (Boyacá-Colombia)* (Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC), 2016).
74. P. Habdija, Current velocity and food supply as factors affecting the composition of macroinvertebrates in bryophyte habitats in karst running water. *Biologia* 59, 577–593 (2004).
75. J.D. Parker, D.E. Burkepille, D.O. Collins, J. Kubanek, M.E. Hay, Stream mosses as chemically-defended refugia for freshwater macroinvertebrates. *Oikos* 116, 302–312 (2007).
76. B.F.J.V. Rosa, M.V.D. da Silva, V.C. de Oliveira, R.T. Martins, R. da G. Alves, Macroinvertebrates associated with bryophyta in a first-order Atlantic Forest stream. *Zoologia (Curitiba, Impr)* 28, 351–356 (2011).
77. L.F.T. Rodrigues, F.S. Leite, R.D.G. Alves, Influence of bryophyte biomass and organic matter quantity on the abundance and richness of oligochaetes in forest streams with different phytophysiognomies in southeastern Brazil. *J Limnol* 75, 340–346 (2016).
78. G.Y.B. Rivera, Briófitos reófilos de la parte alta de la quebrada Juntas y el río Cocuy del departamento del Cauca, Colombia. Tesis de Maestría (Universidad del Valle, 2012).
79. J. Martínez, M. Sánchez, "Ecofisiología de briófitos acuáticos." en Homenaje a Pedro Montserrat. (Instituto de Estudios Altoaragoneses; Instituto Pirenaico de Ecología, 1988).
80. E.L. Linares, S.P. Churchill, Comunidades de briófitos reófilos en un caño de montaña, en San Francisco Cundinamarca, Colombia. *Caldasia* 19, 323–329 (1997).
81. M.I.L. López, F.A.S. Jiménez, M.E.M. Puentes, Briófitos reófilos de tres quebradas del páramo de Mamapacha, Chinavita, Boyacá, Colombia. *Acta biol Colomb* 13, 143–160 (2008).



## **Rol de los musgos reófilos (Bryophyta) en la estructura trófica de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos en un río altoandino**

### **1. Introducción**

Dentro de los ecosistemas acuáticos, los macroinvertebrados son un eslabón de transferencia de energía entre productores primarios y consumidores de niveles tróficos superiores (4). Su participación en la red en el traspaso de carbono desde fuentes alóctonas o autóctonas hace suponer que se desempeñan como organismos omnívoros, por lo cual no se ajustan a categorizaciones tróficas simples (82), de forma que la clasificación según su alimentación (depredación, herbivoría, etc.) presenta un uso limitado por el hecho de que ofrece pocas distinciones entre los roles alimenticios (1). Un enfoque más funcional se centra en las adaptaciones morfológicas y comportamentales desarrolladas para adquirir de cierta forma el recurso, de ahí que se haya establecido la clasificación en Grupos Funcionales Alimenticios (GFA) de invertebrados para comprender los procesos de las redes tróficas (83). La consecuencia directa de esta organización es la dependencia hacia la fuente y su disponibilidad en una fluctuación espaciotemporal constante en concomitancia con la de su recurso, que se transfiere a los demás niveles; de forma que la reducción de los productores fuente involucra la reducción poblacional de los consumidores primarios asociados, pero no de los niveles superiores que responden compensando dicho efecto a migrar a otras composiciones dietarias más rápidamente (4).

Los productores primarios de la red trófica acuática incluyen autótrofos bentónicos y organismos del perifiton, macroalgas, bacterias fotosintéticas y plantas vasculares, donde varios factores como la radiación solar y los nutrientes rigen los niveles de productividad (84). Sin embargo, se conoce muy poco sobre la contribución a la red alimenticia de plantas no vasculares; donde grupos como Bryophyta con representantes reófilos no han sido estudiados adecuadamente en términos tróficos.

Mientras la mayor parte de su rol en la estructura trófica se encuentra indeterminado, es conocido su papel como reservorios de materia orgánica, permitiendo la acumulación de detritos y la subsecuente colonización por parte de microorganismos. Es esa característica un atrayente para las comunidades de macroinvertebrados benthicos que encuentran en los briófitos un refugio contra las corrientes que a la vez dispone un recurso alimenticio para aquellos adaptados fisiológicamente (74). Es así como, un ecosistema acuático con mayor abundancia de briófitos es un hábitat más diverso en el que se modifican los comportamientos de forrajeo, aumenta la disponibilidad de consumidores primarios para los depredadores y se intensifican relaciones inter e intraespecíficas como la competencia(85)

En Colombia, los briófitos reófilos se encuentran en todos los ecosistemas; sin embargo, su diversidad es mayor en la región andina. Este grupo tiene la capacidad de alterar sustancialmente la abundancia y la estructura de la comunidad faunística presente en el ecosistema y de competir por recursos como espacio, nutrientes y luz (86). Estudios en cuanto a la composición, ecología y vegetación de musgos reófilos han aumentado, en los últimos años las investigaciones se centran en las regiones de vida andina y páramo, mientras que en tierras bajas los estudios son menos a excepción de la región amazónica donde el abordaje investigativo en este grupo es amplio (87).

La relación que presentan los grupos funcionales de macroinvertebrados con musgos reófilos puede tomar dos caminos que no son mutuamente excluyentes: estar directamente enfocada a los recursos alimenticios o servir de hábitat en los sistemas lóticos. Escasos estudios se han llevado a cabo en Latinoamérica para evaluar la asociación trófica de estos dos grupos; sin embargo, en Colombia no existe ninguna investigación que permita definir el rol que cumple cada uno de ellos dentro de la estructura y funcionalidad de páramos y sistemas fluviales altoandinos, añadiendo que existe una clasificación inexacta en cuanto a las interacciones tróficas. Teniendo en cuenta esto, dar un primer paso en la determinación trófica de la posible interacción de musgos reófilos y macroinvertebrados, permite profundizar en la investigación de productores inexplorados en el campo de la ecología de los recursos alimenticios.

## **2. Objetivos**

### **2.1 Objetivo general**

Determinar el rol de los musgos reófilos en la estructura trófica de las comunidades de macroinvertebrados en un río alto andino colombiano.

### **2.2 Objetivos específicos**

- Establecer si los musgos reófilos y/o el perifiton asociado son ampliamente utilizados como recurso alimenticio de consumidores primarios, o cumplen un rol como hábitat.
- Determinar cuáles son las especies de musgos reófilos que brindan un valor alimenticio o de albergue a la comunidad de macroinvertebrados.
- Definir las relaciones tróficas interespecíficas entre los grupos de productores y consumidores encontrados

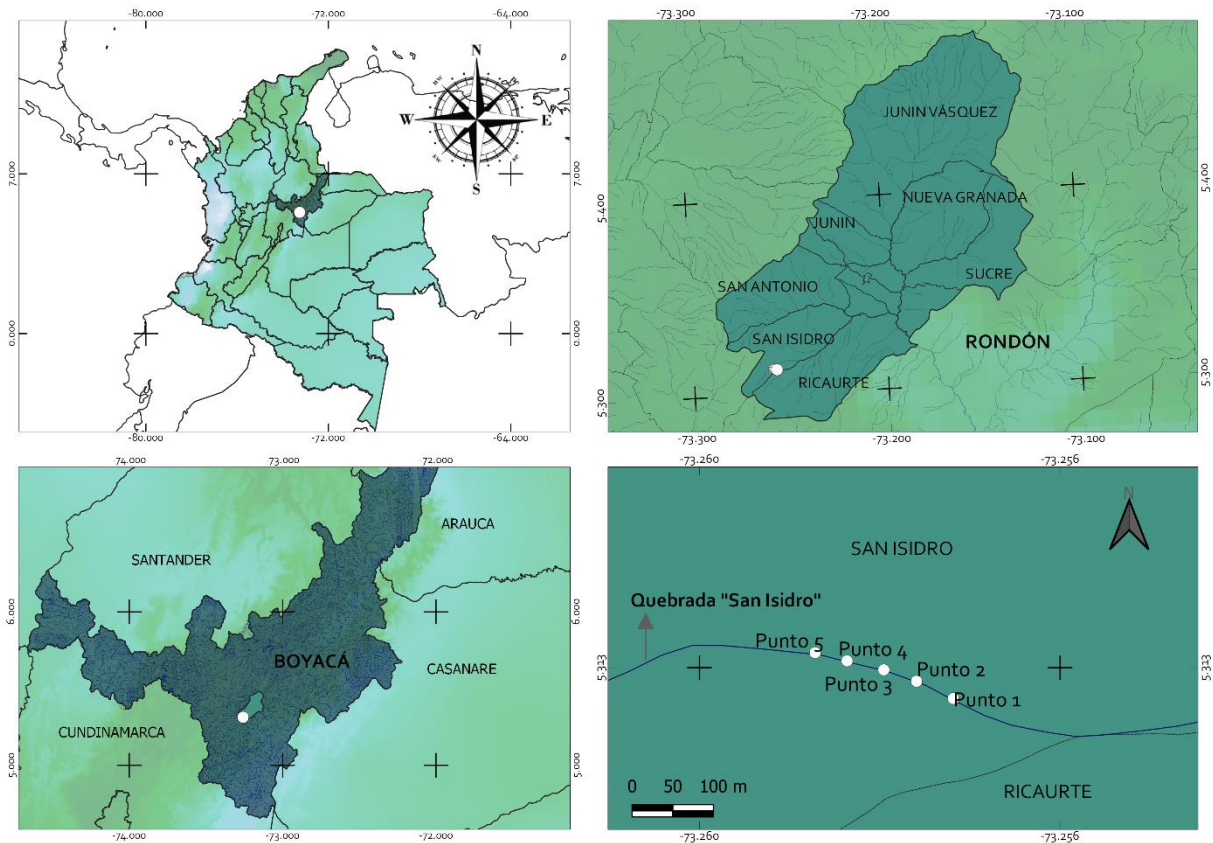
## **3. Materiales y métodos**

### **3.1 Área de estudio**

La recolecta de muestras vegetales y de macroinvertebrados se realizó en el municipio de Rondón, ubicado en el departamento de Boyacá, Colombia. La zona se localiza en una región montañosa de la Cordillera Oriental, cuenta con una altitud media de 2599 msnm, (5.31362°N -73.25753°O) (Fig. 1). Se caracteriza por estar compuesta principalmente por bosques subandinos, ecosistemas de páramo y bosques de galería. Presenta un régimen de lluvias monomodal y cuenta con precipitaciones promedio elevadas debido a su ubicación geográfica, lo que favorece altas tasas de condensación en vastas zonas de páramo y vegetación nativa (88).

Así mismo, la humedad relativa es alta, siendo superior al 84% la mayoría del año a causa de la gran cantidad de agua disponible en forma de lluvia, llovizna o niebla. La densa cobertura de nubes que genera las altas pluviosidades permite que la zona reciba durante la mitad del año 3 horas de sol/día en promedio, por su parte la variación de temperatura durante el año tiene un máximo registro de 17.2°C en febrero, y un mínimo de 14.8°C en julio; por lo que se habla de dos temporadas: una relativamente caliente que coincide con la época menos lluviosa, y otra relativamente fría que se relaciona con la temporada de lluvias (89).





**Fig. 1** Ubicación geográfica del área de estudio. Vereda San Isidro, Rondón, departamento de Boyacá, Colombia (Capas: Geoportal DANE)

### 3.2 Colecta y tratamiento de muestras

El muestreo se realizó en cinco puntos distribuidos en la zona alta de la Quebrada San Isidro ubicada a 2599 msnm, distanciados entre sí por 50m (Fig. 1). La colecta de grupos funcionales de macroinvertebrados se hizo contra corriente para evitar sesgos por perturbación, empleando redes Surber y D-net. Tres réplicas de cada punto fueron tomadas, lavadas con agua de la quebrada y tamizadas para la separación del sustrato utilizando pinceles n° 2.

Los invertebrados se mantuvieron en una temperatura de 5 a 10°C, esperando 24h para que los contenidos estomacales se limpiaran adecuadamente. Transcurrido este tiempo se transportaron en recipientes herméticos con agua del afluente y se congelaron a -5°C hasta la preparación de las muestras para el análisis isotópico en el laboratorio de ecología de la Universidad de La Salle.

La identificación taxonómica de los macroinvertebrados se realizó a nivel de género y se implementaron las claves de Roldán (90), Domínguez y Fernández (91), Merritt y Cummins (92), Gutiérrez y Días (93), por su parte la clasificación GFA se tomó en base a la revisión de Ramírez y Fonseca (55), Merritt y Cummins, y Tomanova (92, 94). Cada género clasificado fue almacenado en Eppendorf individuales con agua destilada.

En cuanto al muestreo de musgos reófilos, en los cinco puntos se seleccionaron rocas al azar con comunidades de briofitos presentes, las cuales se rasparon clasificando 5 diferentes morfotipos en recipientes separados, los recipientes se llenaron con agua y fueron transportados al laboratorio donde se separó el material vegetal del agua, almacenando esta última a  $-5^{\circ}\text{C}$  para la filtración posterior de la matriz de algas, diatomeas, hongos y bacterias asociada. La identificación de musgos se desarrolló con la clave taxonómica de Gradstein y Churchill (95), Churchill y Linares (96), y guías de campo de Campos y Becerra para el departamento de Boyacá (97, 98).

### **3.2.1 Separación de perifiton**

Por el método de filtración al vacío se separó el perifiton junto con los sedimentos contenidos en las muestras de agua procedentes del almacenamiento por morfotipos de briofitos. Para ello, se emplearon filtros Sartorius de microfibra de vidrio grado MGB con diámetro de poro de  $1\mu\text{m}$  (99), acoplados a una rampa de filtración en el que el vacío generado por la bomba acelera el paso del agua a través de la membrana, buscando retener materia orgánica y algas con tamaños superiores. La filtración se llevó a cabo con tres repeticiones del volumen total del agua para asegurar una mayor retención.

### **3.3 Análisis de isótopos estables**

Las muestras de briofitos y macroinvertebrados se secaron bajo una temperatura de  $60^{\circ}\text{C}$  por 48h, los briofitos se maceraron con mortero y pistilo hasta obtener un polvo homogéneo, mientras los macroinvertebrados se maceraron dentro de los mismos viales dado su reducido tamaño y cantidad. En ambos casos las muestras se pesaron para suplir las cantidades mínimas de los elementos C y N requeridas por el laboratorio (0.5 mg/tejido animal, 3.7mg/tejido vegetal), las muestras se encapsularon por triplicado en microcápsulas de estaño para su envío. De la misma forma se encapsularon las muestras contenidas en los filtros, raspando superficialmente para incluir la menor cantidad de filtro posible. Los isótopos  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  se cuantificaron por el método de espectrometría de masas utilizando un analizador elemental PDZ Europa ANCA-GSL interconectado con un espectrómetro de masas con relación de isótopos PDZ Europa 20-20 (Sercon Ltd., Cheshire, UK), en el laboratorio Stable Isotope Facility, UC Davis, Universidad de California.

### **3.4 Modelo Bayesiano Mixto**

Las medias y desviaciones estándar de los deltas  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  pertenecientes a las fuentes alimenticias, junto con las firmas individuales del pool de consumidores, se usaron dentro de un modelo SIMMR (Stable Isotope Mixing Models in R) (45) a través del software RStudio 1.2.1335 (100), para examinar la proporción relativa de las fuentes a la dieta de la comunidad de macroinvertebrados. El modelo se rige en un enfoque bayesiano, para estimar la distribución probable de las contribuciones de los productores a la dieta de los diferentes grupos funcionales.

Las entradas requeridas por el modelo incluyeron, las medias y las desviaciones estándar de las fuentes alimenticias, además de las medias y desviaciones de los Factores de Discriminación Trófica (FDT) para isótopos de carbono y nitrógeno, los cuales se tomaron como  $0.5 \pm 0.5$  y  $3.23 \pm 1$  respectivamente, para consumidores primarios según Thomas *et al.* (101).

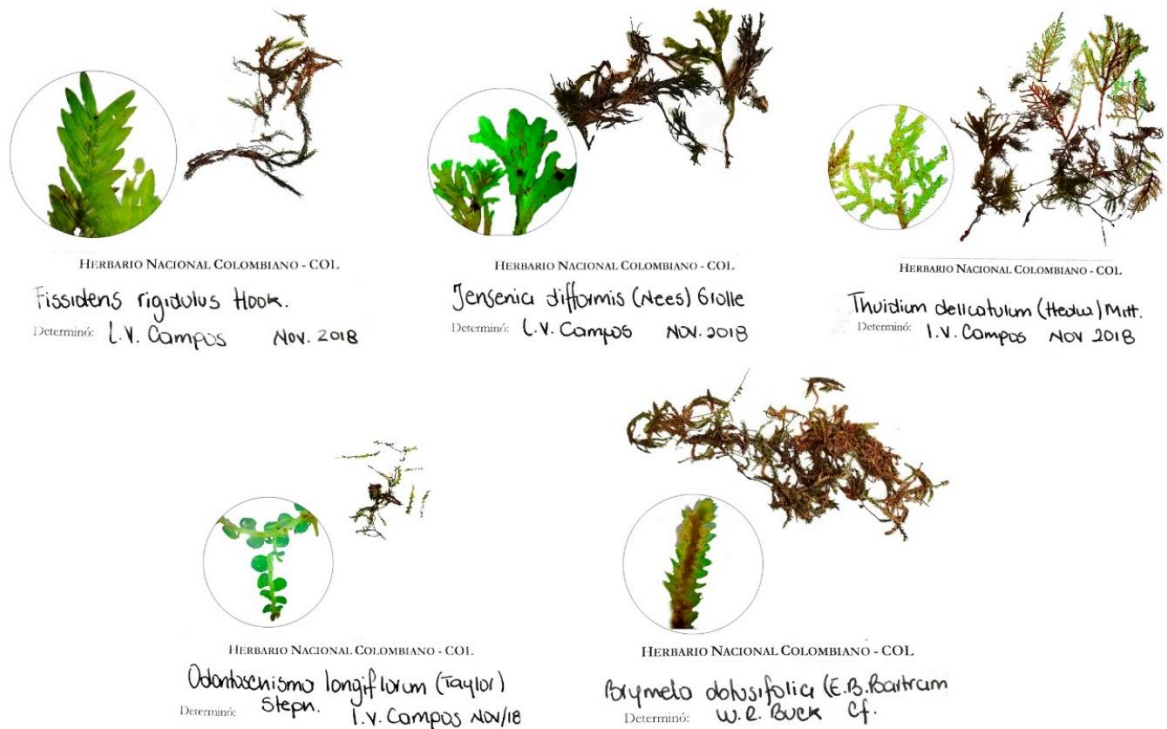
Dado que los productos de un modelo como el de esta investigación con más de siete fuentes y tan sólo dos marcadores serían imprecisos y poco interpretables al agregar varianza no explicada por las combinaciones iterativas, se hizo necesario combinar las fuentes *a posteriori*, lo cual genera distribuciones posteriores de las contribuciones de los recursos, y las pos-procesa poniendo varias fuentes juntas (42), de esta forma, se sobrepone el problema y se mejora la inferencia del modelo sin alterar los valores isotópicos o conllevar a una pérdida de información en el proceso, eligiendo combinar fuentes del mismo tipo (Briofito-Briofito, Perifiton-Perifiton) según la similaridad de sus firmas. La combinación se realizó mediante un algoritmo integrado en el mismo paquete, que agrupó los resultados individuales de los siguientes conjuntos de fuentes evaluadas: *Brymela dolusifolia*, *Fissidens rigidulus* y *Jensenia difformis*; *Odontoschisma longiflorum* y *Thuidium delicatulum*; El perifiton extraído de la superficie de *O. longiflorum* y *T. delicatulum*; el perifiton extraído de *F. rigidulus* y *J. difformis*; y de forma independiente el perifiton asociado a *B. dolusifolia*, de esta manera se logró reducir la cantidad de recursos dietarios a la mitad.

### 3.5 Análisis de datos

Para evaluar si las medias de las fuentes y los consumidores diferirían significativamente, se realizó un test de Tukey's HSD en base a los resultados de ANOVA en RStudio 1.2.1335, dado que esta prueba permite comparar las medias de un conjunto completo de datos, a la vez que ajusta los valores de p para corregir la tasa de error por familia. Las presentaciones gráficas de los espacios isotópicos se realizaron en Graphpad Prism 6.0

## 4. Resultados

5 especies de briófitos reófilos fueron colectadas en la parte alta de la quebrada San Isidro, distribuidas en 5 familias, de ellas 3 son musgos, *Brymela dolusifolia* W. R. Buck cf. (Pilotrichaceae), *Thuidium delicatulum* (Hedw) Schimp (Thuidiaceae), *Fissidens rigidulus* Hook (Fissidentaceae) y las 2 restantes hepáticas, una talosa *Jensenia difformis* (Nees) Grolle (Pallaviciniaceae), y una foliosa, *Odontoschisma longiflorum* Steph (Cephaloziaceae) (Fig. 2).



**Fig. 2** Especies de briófitos reófilos presentes en el área de estudio. Las figuras en forma circular corresponden a tomas bajo estereoscopio. (Fuente: autores)

Por su parte, se registraron 21 géneros de macroinvertebrados acuáticos (Tabla 1) pertenecientes a 16 familias. El grupo funcional más abundante en el sistema fue el conformado por organismos colectores-recolectores con 8 géneros, principalmente por la abundancia del género *Andesiops*. Filtradores y depredadores siguen en el orden de abundancia, mientras los raspadores y fragmentadores fueron los grupos menos abundantes; sin embargo, en estos cuatro grupos el número de géneros se mantuvo constante. Finalmente, 15 de los 21 géneros alcanzaron el peso mínimo correspondiente a 0.50 mg para tejidos animales requerido para el análisis dual ( $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ). Se excluyeron los géneros *Prebaetodes*, *Nectopsyche*, *Gigantodax*, *Anacroneuria* y los pertenecientes a la familia Staphylinidae y Ptilodactylidae.

#### 4.1 Firmas isotópicas de las fuentes alimenticias potenciales

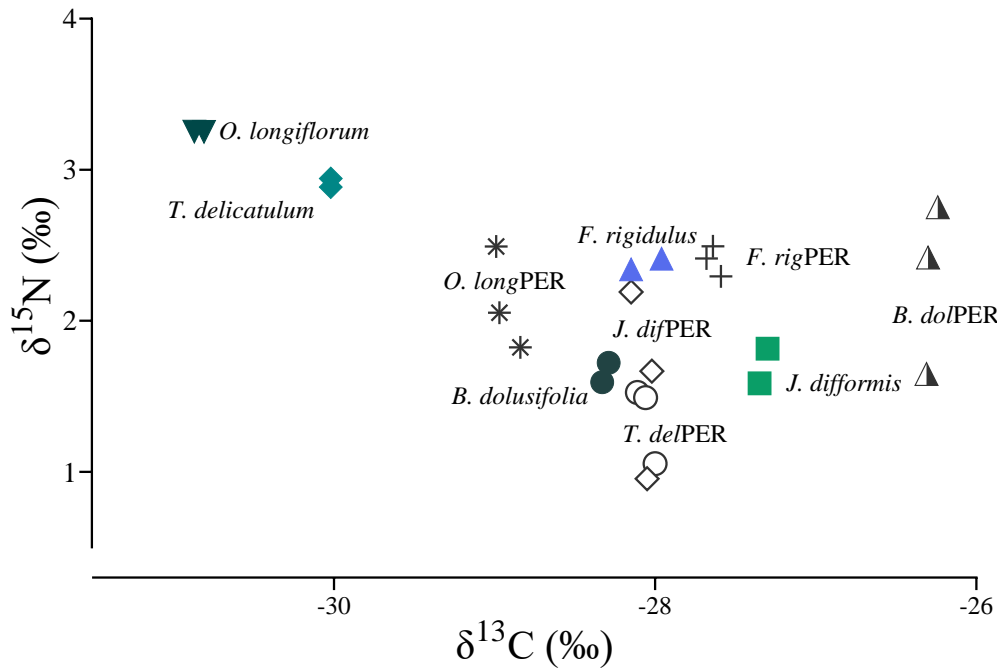
En el análisis de isótopos de  $^{13}\text{C}$  se evidenció una diferencia significativa entre al menos una fuente con el resto (ANOVA,  $p < 0.05$ ,  $F = 1039.3$ ,  $gl = 9$ ); sin embargo, existió similitud en los valores isotópicos del perifiton derivado de *T. delicatulum*, *J. difformis* y el briófito *F. rigidulus* (Tukey's HSD-test,  $p > 0.05$ ). La similitud fue mayor al considerar las firmas de  $^{15}\text{N}$ , a pesar de que existen diferencias entre una fuente y las demás (ANOVA,  $p < 0.05$ ,  $F = 6.868$ ,  $gl = 9$ ). Dichas relaciones significativamente diferentes fueron aquellas entre *O. longiflorum* con *B. dolusifolia*, *J. difformis* y su perifiton asociado, y *T. delicatulum* (Tukey's HSD-test,  $p < 0.05$ ) (Fig. 3).

La hepática *J. difformis* tuvo el valor más alto de carbono ( $^{13}\text{C}$ ), con  $-27.325 \pm 0.035\text{‰}$ , mientras la firma menos enriquecida corresponde a *O. longiflorum* con un valor de  $-30.84 \pm 0.042\text{‰}$ . Por su parte, el análisis correspondiente a perifiton posiciona a *O. longiflorum* como aquel briófito con la firma más agotada ( $-28.93 \pm 0.081\text{‰}$ ). En contraste con la más enriquecida perteneciente a *B. dolusifolia* ( $-26.28 \pm 0.039\text{‰}$ ).

El  $^{15}\text{N}$  se enriqueció para los briófitos *O. longiflorum* ( $3.25\text{‰}$ ) frente a *B. dolusifolia* ( $1.65 \pm 0.09\text{‰}$ ), y para el perifiton, con el mayor enriquecimiento en  $2.39 \pm 0.1\text{‰}$  integrado a *F. rigidulus*, en comparación con la mayor depleción, encontrada en el perifiton de *T. delicatulum* ( $1.35 \pm 0.26\text{‰}$ ).

**Tabla 1.** Composición de macroinvertebrados colectados en Rondón, Boyacá. Se muestra el número de individuos por taxa, así como el correspondiente grupo funcional reportado.

<b>Filo</b>	<b>Orden</b>	<b>Familia</b>	<b>Género</b>	<b>Abundancia total</b>	<b>FFG</b>
<b>Arthropoda</b>	Ephemeroptera	Baetidae	<i>Andesiops</i>	154	Colector-recolector
			<i>Prebaetodes</i>	2	Colector- recolector/raspador
		Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>	2	Colector-recolector/raspador facultativo
	Trichoptera	Hydrobiopsidae	<i>Atopsyche</i>	26	Predador
			<i>Smicridea</i>	28	Filtrador
		Leptoceridae	<i>Mystacides</i>	23	Colector- recolector
			<i>Grumichella</i>	21	Colector-recolector/raspador
			<i>Nectopsyche</i>	1	Fragmentador
	Coleoptera	Elmidae	<i>Macrelmis</i>	13	Colector-recolector/ raspador
			<i>Portelmis</i>	1	Colector-recolector/raspador
		Scirtidae	<i>Scirtes</i>	12	Raspador
		Staphylinidae	Indefinido	1	Colector-recolector
		Psephenidae	<i>Psephenus</i>	1	Raspador
		Ptilodactylidae	Indefinido	1	Fragmentador
		Diptera	Tipulidae	<i>Dolichozepe</i>	1
	Simuliidae		<i>Gigantodax</i>	2	Filtrador
			<i>Simulium</i>	5	Filtrador
Lepidoptera	Crambidae	<i>Parapoynx</i>	5	Fragmentador	
Plecoptera	Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	4	Predador	
Odonata	Aeshnidae	<i>Aeshna</i>	1	Predador	
<b>Annelida</b>	Haplotaxida	Tubificidae	Indefinido	2	Colector-recolector



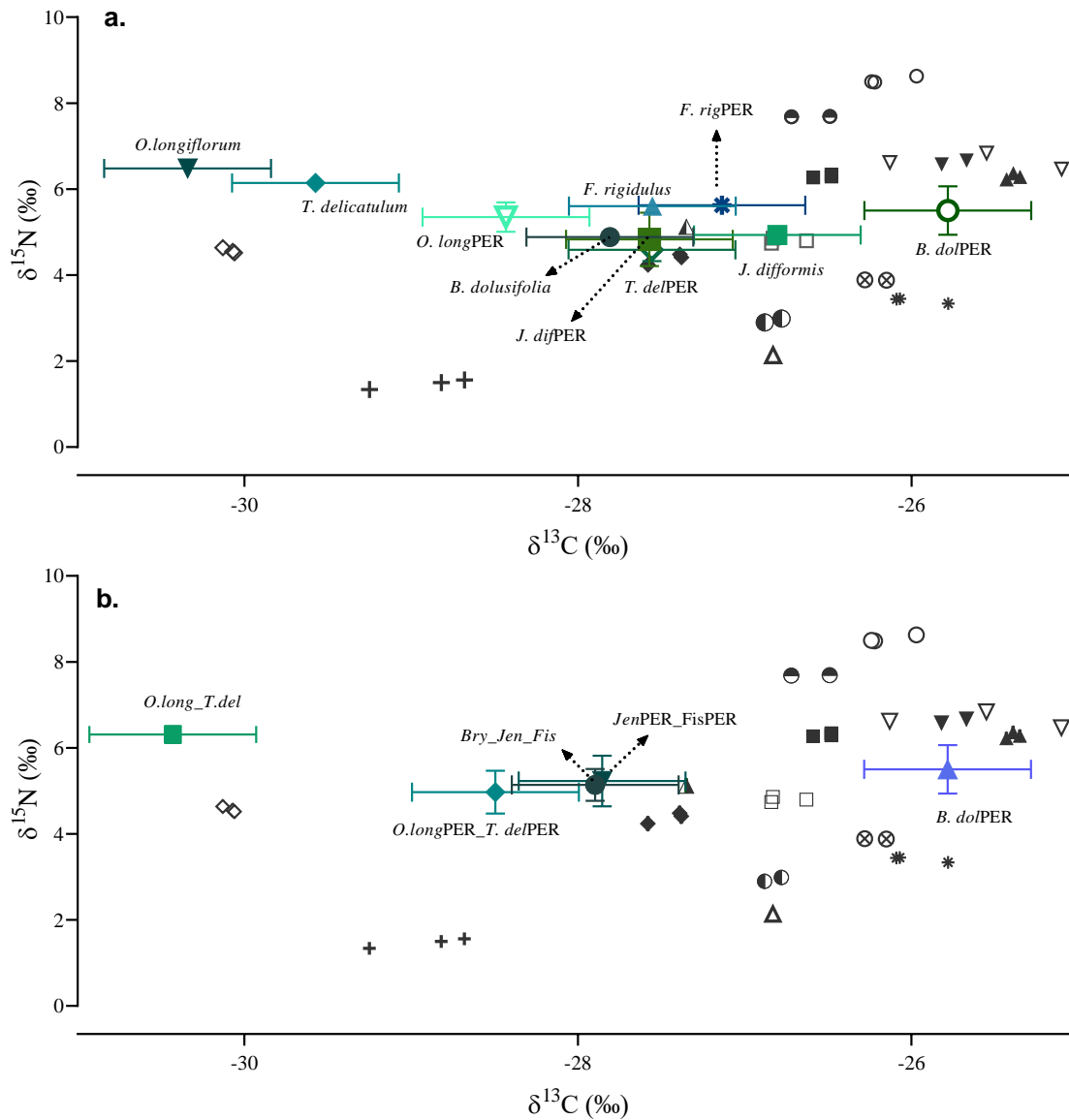
**Fig. 3** Ordenamiento isotópico espacial de los potenciales recursos alimenticios ( $\delta^{13}\text{C}$  vs  $\delta^{15}\text{N}$ ).

#### 4.2 Firmas isotópicas de la comunidad de macroinvertebrados

En general, la variación isotópica de carbono dentro de la comunidad muestreada estuvo dentro del rango de -25.10 a -30.63 ‰, (ANOVA,  $p < 0.05$ ,  $F = 90.36$ ,  $gl = 16$ ) teniendo en cuenta que los valores más enriquecidos hacen parte de los géneros *Grumichella* y *Andesiops*, y el valor más agotado corresponde a las larvas de los lepidópteros del género *Parapoynx*, de forma que la mayoría de los géneros analizados se encasillan dentro del rango de las potenciales fuentes (Fig. 4a-b)

Los niveles tróficos mejor representados por los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  ubican en el nivel más bajo a *Mystacides* (Trichoptera) (ANOVA,  $p < 0.05$ ,  $F = 1046$ ,  $gl = 16$ ), con un valor de  $1.46 \pm 0.11$ ‰, y en el nivel más alto a las larvas predadores *Atopsyche* ( $8.77 \pm 0.08$ ‰).

De los efemerópteros, *Andesiops*, tuvo una media  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-25.39 \pm 0.035$ ‰, significativamente diferente de *Thraulodes* que presentó una media de  $-26.52 \pm 0.064$ ‰ (Tukey's HSD-test  $p < 0.05$ ); mientras tanto, las larvas de Trichoptera más enriquecidas presentaron  $-27.59 \pm 0.51$ ‰ para el género *Grumichella*,  $-27.45 \pm 0.11$ ‰ para *Smicridea* y  $-26.14 \pm 0.15$ ‰ para *Atopsyche*. Únicamente los géneros *Grumichella* y *Atopsyche*, no tuvieron significancia en su similaridad (Tukey's HSD-test  $p > 0.05$ ). Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  para los dos géneros no predadores (*Smicridea* y *Grumichella*) estuvieron dentro del rango de 4.24 a 6.84‰, abarcando también los anteriormente mencionados *Andesiops*, y *Thraulodes*, los coleópteros raspadores *Scirtes* y el díptero *Simulium*.



**Fig. 4** Ordenamiento isotópico espacial de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  de los macroinvertebrados y sus recursos dietarios en Rondón, Boyacá. a. Fuentes alimenticias independientes. b. Fuentes alimenticias agrupadas por similitud isotópica Consumidores:  $\Delta$ *Psephenus*.  $\diamond$ *Parapoynx*.  $\blacklozenge$ *Smicridea*.  $\nabla$ *Grumichella*.  $\blacktriangle$ *Andesiops*.  $\bullet$ *Portelmis*.  $\otimes$ *Macrelmis*.  $\ominus$ *Aeshna*.  $\blacksquare$ *Thraulodes*.  $*$ *Dolichozeza*.  $+$ *Mystacides*.  $\blacktriangle$ *Simulium*.  $\blacktriangledown$ *Oligochaeta*.  $\circ$ *Atopsyche*.  $\square$ *Scirtes*.

### 4.3 Modelo SIMMR

Los resultados del modelo mixto indican que las contribuciones del número total de fuentes analizadas son contribuciones opcionales para los consumidores primarios evaluados, ya que el rango de aporte siempre inicia desde 0%, de lo contrario, representaría un consumo real con límites en los rangos de contribución diferentes de 0 (Tabla 2). A pesar de ello, la contribución



potencial más alta predicha para los musgos reófilos corresponde a la combinación de *O. longiflorum* con *T. delicatulum* en la dieta de las larvas fragmentadoras del género *Parapoynx* con 0 - 85.7% y una media de  $36.1 \pm 24.7\%$ . Adicionalmente, dentro de los grupos de invertebrados que pueden tener alguna contribución por parte de los musgos *Brymela*, *Jensenia* y *Fissidens*, resaltan los colectores - filtradores *Smicridea*, con un intervalo de 0 - 61.1% ( $23 \pm 16.9\%$ ), así como *Macrelmis* (que como género puede tener especies con hábitos de colector, raspador y/o fragmentador) el cual demuestra tomar entre 0 - 64% como parte de su dieta, seguido de Tubificidae con 0 - 63% ( $18.9 \pm 16.2\%$ ).

Por otra parte, las contribuciones más altas dentro de las fuentes evaluadas las proveen las comunidades de perifiton asociadas al material vegetal, encabezadas por las adheridas a *B. dolusifolia* con un rango general de 0 - 84.9%, liderado por los consumidores del género *Dolichopeza* (Diptera: Tipulidae) ( $38.2 \pm 25.9\%$ ); *Grumichella* (Trichoptera: Leptoceridae) que oscila entre 0 - 82% ( $31.3 \pm 23.3\%$ ); y los efemerópteros colectores del género *Andesiops*, con 0 - 81.3% ( $30.9 \pm 22.7\%$ ). La siguiente combinación más importante de fuentes derivadas del perifiton es la de *Jensenia* y *Fissidens*, la mayor variación reside nuevamente en *Smicridea*, que en el percentil 97.5 de la distribución demuestra un 66.9% de contribución y una media de  $24.5 \pm 17.7\%$ .

**Tabla 2.** Resultados del modelo bayesiano mixto (SIMMR) para los consumidores primarios. Los percentiles muestran el rango de potencial contribución (%) desde el 1 hasta el 97.5 de la distribución de los datos.

GFA	Consumidores	Fuentes									
		Bry_Jen-Fiss		Odo_Thui		BryPER		JenPER_FissPER		OdoPER_ThuiPER	
		Media	Percentil	Media	Percentil	Media	Percentil	Media	Percentil	Media	Percentil
<b>Ft</b>	<i>Simulium</i> sp.	22.5	0 - 61.7	12.3	0 - 30.3	21.6	0 - 49.8	23.3	0 - 64.1	20.3	0 - 58.4
<b>Fg</b>	<i>Parapoynx</i> sp.	16.1	0 - 58.4	36.1	0 - 85.7	14.7	0 - 51.2	16.4	0 - 56.7	16.7	0 - 56.9
<b>Col</b>	<i>Andesiops</i> sp.	17.2	0 - 58.6	18.8	0 - 59.9	30.9	0 - 81.3	18.1	0 - 60.5	15	0 - 51.3
<b>Ft</b>	<i>Smicridea</i> sp.	23	0 - 65.1	11.5	0 - 30.6	18.7	0 - 45.6	24.5	0 - 66.9	22.3	0 - 61.1
<b>Ra</b>	<i>Scirtes</i> sp.	19.8	0 - 58.9	8.6	0 - 25.8	36.1	0 - 67.1	19.4	0 - 58.7	16.1	0 - 48.9
<b>Col</b>	<i>Macrelmis</i> sp.	19.8	0 - 64	13.3	0 - 47.9	28.6	0 - 76.9	19.8	0 - 64.4	18.5	0 - 62.2
<b>Fg</b>	<i>Dolichopeza</i> sp.	17.6	0 - 61.5	10.5	0 - 39.6	38.2	0 - 84.9	17.6	0 - 62.4	16.1	0 - 58.5
<b>Col</b>	<i>Thraulodes</i> sp.	14.9	0 - 51.1	11.5	0 - 44.2	45.5	0 - 77.4	15.9	0 - 54.7	12.2	0 - 40.3
<b>Col</b>	<i>Grumichella</i> sp.	17.4	0 - 58.3	17.5	0 - 63	31.3	0 - 82	18.2	0 - 61.4	15.4	0 - 53.7
<b>Col</b>	Tubificidae	18.9	0 - 63.1	18.6	0 - 62.3	25.9	0 - 77.4	19.4	0 - 63.9	17.3	0 - 56.8

## 5. Discusión

El principal hallazgo en este estudio fue la inferencia de las contribuciones de los briófitos reófilos y su perifiton a la dieta de los macroinvertebrados evaluados, distribuidos en cuatro grupos funcionales de consumidores primarios: raspadores, fragmentadores, colectores-recolectores y filtradores. Dentro de estos aportes resalta que una mayor proporción de consumo siempre estuvo ligada al perifiton del musgo *Brymela dolusifolia*; aunque no todos los musgos demostraron consumo directo, *O. longiflorum* y *T. delicatulum* fueron los que más aportaron a la dieta de organismos principalmente fragmentadores.

No obstante, existen algunas limitaciones para el modelo empleado, por ejemplo, para descifrar las proporciones dietarias de los consumidores al mayor nivel posible, sus valores isotópicos deben posicionarse en el espacio isotópico dentro del polígono formado por las fuentes evaluadas (102). En esta investigación la mayoría de los consumidores se ubicaron fuera de dicho polígono principalmente por la similaridad en las firmas de  $^{15}\text{N}$  de las fuentes alimenticias, lo cual evita la formación de un polígono amplio que cubra las firmas de los invertebrados. Sin embargo, tal situación no impide definir posibles contribuciones a los consumidores más cercanos a las fuentes, sino que aumenta la incertidumbre dentro de la porción dietaria que permanece indefinida, significando que otras fuentes no evaluadas están aportando proporciones significativas.

Por tal motivo, de los 15 taxa evaluados para los dos isótopos, se excluyeron 3 previo a la realización del modelo mixto en base a la marcada disimilitud con los valores de las fuentes analizadas, o, dicho de otro modo, la distancia de estos taxa (*Mystacides* (Trichoptera), *Psephenus* y *Portelmis* (Coleoptera)) a la agrupación principal de las fuentes (Fig. 4). Adicionalmente 2 géneros clasificados como predadores (*Atopsyche* y *Aeshna*) tampoco fueron incluidos, pues, aunque el modelo arrojará contribuciones, estas carecerían de sentido al conocerse que no ingieren directamente tejido vegetal, por lo que solo fueron empleados como referencia en la organización gráfica de los niveles tróficos.

### 5.1 Briófitos en la dieta de los consumidores

Con un rango de contribución probable de 0 - 85.7%, la combinación de briófitos *O. longiflorum* y *T. delicatulum* presenta el aporte potencial más amplio, a pesar de ello no llega a mostrar una significancia verdadera en la dieta de las larvas de *Parapoynx*, al igual que el resto de las interrelaciones tróficas no lo demuestran. Considerar el hecho de que las fuentes evaluadas no representen un recurso necesario en los sistemas naturales, pues las proporciones de consumo no fueron diferentes de 0 en los primeros percentiles de la distribución, no descarta la idea de un consumo eventual dada la amplitud del intervalo; sobre todo en este taxón. *Parapoynx* se desempeña algunas veces como raspador y consumidor de algas, pero típicamente los lepidópteros acuáticos cortan y consumen porciones de tejido vegetal (103). Además, es sabido que algunas larvas de la familia Crambidae, no solamente viven y ovipositan en los briófitos, sino que se alimentan de ellos, así como de líquenes y hepáticas dentro del sistema fluvial (104). Menos probable es la relación con las tres especies restantes de musgos, puesto que la mayor densidad de la distribución de los datos se reduce a una proporción inferior al 25%, al igual que

las fuentes de perifiton extraídas de la superficie vegetal, que en dado caso se relacionarían levemente por el consumo accidental en el proceso de ingestión del tejido vegetal (105).

Los simulidos (Diptera: Simuliidae) se clasifican como un grupo funcional que filtra los detritos suspendidos en la columna de agua, en este estudio las proporciones isotópicas de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  relacionan a *Simulium* en el rango de variación de las fuentes (Fig. 4a-b), y un 64.1% de contribución potencial no necesaria respecto al perifiton asociado a *Jensenia* y *Fissidens*, indicaría un posible consumo de estas fuentes. Anteriormente, se ha reportado la relación entre el perifiton de las plantas sumergidas en las corrientes de la Amazonía central con los contenidos estomacales de *Simulium perflavum* (106), y de la misma forma se ha demostrado el uso del perifiton como recurso alimenticio por organismos colectores-filtradores (107). Una situación similar podría ser probable en los sistemas lóticos altoandinos, por el hecho de que las fuertes corrientes frecuentemente separan los componentes del perifiton de la superficie vegetal haciéndolos abundantes en el plancton libre (108), y por lo tanto disponibles para organismos colectores - recolectores y filtradores. Otro ejemplo de ello, observado en este estudio con la misma fuente potencial involucra a los tricópteros del género *Smicridea*, los cuales al igual que los simulidos generalmente actúan como filtradores, sin despreciar que registran capacidad de omnivoría y ocasionalmente pueden ingerir el perifiton directamente (109, 110), comportándose más como insectos raspadores.

En ese orden de ideas, los grupos raspadores *Grumichella*, *Thraulodes*, *Scirtes* y *Macrelmis* derivan entre 0 - 82% de su dieta del perifiton adherido a *Brymela dolusifolia* según la predicción del modelo. Aunque la información es escasa, este tipo de organismos forrajean las biopelículas y la materia orgánica fina adjunta a la vegetación y las rocas (56). Las larvas de *Grumichella*, por ejemplo, se han reportado principalmente como detritívoras y raspadoras de perifiton; sin embargo, también se ha indicado que pueden clasificarse como colectoras de detritos, en dado caso el mecanismo de alimentación depende de variaciones intraespecíficas, disponibilidad de recursos y desarrollo fisiológico (111). Es también relevante analizar que las casas portátiles construidas por este género, se encontraban adheridas en los parches de briófitos sumergidos, como se menciona en la descripción original del género, donde se encontraban adjuntas a la vegetación (112). Este hecho facilitaría el pastoreo constante de los individuos en la materia acumulada dentro de los musgos y la biopelícula asociada.

*Thraulodes* recibe de igual manera un aporte amplio del perifiton de *B. dolusifolia*, con la media de contribución más elevada de todos los organismos muestreados (Tabla 2), aunque se reconoce como colector, algunos estudios lo clasifican como “*brusher*” por poseer un aparato bucal modificado en forma de cepillo, una adaptación ideal para remover la materia orgánica y las algas adheridas a la superficie tras lo cual la acción de los palpos labiales y las maxilas colecta el material removido (113, 114). Aunque las comunidades de perifiton no son las mismas entre corrientes, el comportamiento de este efemeróptero sí, por lo cual puede ser la posible causa de la proporción de consumo.

El perifiton asociado a *B. dolusifolia* una vez más parece proporcionar gran parte del requerimiento energético al género *Andesiops*, este grupo de efemerópteros en corrientes de bajas altitudes se clasifica como colector (94); sin embargo, es sabido que la fragmentación física

de la materia orgánica y la actividad microbiana es más importante allí que en ríos de alta montaña (115), aumentando la disponibilidad de materia orgánica particulada fina de forma que se vuelve preferible para estos organismos comportarse como colectores; en contraste, la fragmentación es más lenta en ambientes fríos lo cual aumenta la disponibilidad de fragmentos de fuentes alóctonas no aptos para el consumo directo, reduciendo las opciones para la ingesta de recursos y generando un comportamiento adaptativo en este abundante grupo de insectos, hacia raspar la materia acumulada en las superficies junto con la microbiota presente.

Se encontró, además, que las larvas de dípteros del género *Dolichocheza*, podrían estar derivando contribución alimenticia del perifiton de *B. dolusifolia* en primer lugar, pero también del adjunto a *J. difformis* y *F. rigidulus*, así como de los tres briofitos reófilos propiamente dichos. Glime (2017) (116) reporta que las elecciones dietarias larvales incluyen algas, microflora y material vegetal vivo o en descomposición, y varios estudios más demuestran el consumo de musgos y hepáticas por larvas de tipulidos (117, 118), argumentando que aportan una porción importante de su dieta y que su uso no se restringe solamente a proporcionar alimento sino que el desarrollo desde la oviposición se da en el interior de la biomasa vegetal de musgos y hepáticas en corrientes de Reino Unido y Sudáfrica (119, 120).

Habdija et al. (2004) (74) reportaron que la velocidad de las corrientes y el aporte de alimento afectan la composición de los invertebrados que habitan en los briofitos reófilos, de forma que en corrientes rápidas es más común encontrar insectos pequeños y grupos de anélidos acuáticos de la subclase Oligochaeta, que aprovechan las condiciones físicas que proveen los musgos y se alimentan de la materia orgánica acumulada e incluso de los desechos de los demás insectos habitantes (121).

A pesar de que pocas investigaciones se han llevado a cabo acerca de la elección de los musgos acuáticos como alimento, Leberfinger & Bohman (2010) (122) dispusieron varias fuentes dietarias entre ellas musgos acuáticos, plantas frescas, algas y pastos descompuestos, encontrando que los últimos fueron los menos preferidos por tricópteros y plecópteros, mientras las plantas frescas fueron las más consumidas, dando por entendido que los niveles de carbono y nitrógeno en los tejidos frescos juegan un papel determinante en la elección de la fuente. La misma observación se realizó en el presente estudio, en relación con el perifiton de *B. dolusifolia* que posee los niveles más altos de carbono, y su elección por parte de la mayoría de los consumidores de los grupos colectores y filtradores.

Los briofitos son considerados como fuentes de alimento alternativas, de forma que se utilizan cuando la fuente principal escasea, de hecho, se ha concluido en estudios previos que en ríos de baja productividad y ante el déficit de otro recurso, los consumidores pueden migrar al consumo de fuentes marginales como los musgos (123). Al igual que en zonas templadas, los sistemas tropicales altoandinos poseen una productividad generalmente baja (124), lo que puede desencadenar la posibilidad de que exista necesidad de migrar hacia otro tipo de fuentes, incluyendo los briofitos como consumos ocasionales.

Como hábitat, los briofitos ofrecen más nichos al compartimentar el área de superficie con condiciones óptimas para desarrollar poblaciones viables, de esta forma se permite la ocurrencia de mayor número de especies en un área más reducida (125). Douglas y Lake (1994) (126),

probaron que la diversidad del hábitat se relaciona positivamente con la riqueza en los sistemas de agua dulce, los briófitos en este caso no solo aportan esa diversidad si no que maximizan el área colonizable proveyendo refugio contra predadores, protección contra la velocidad de las corrientes, disponibilidad constante de materia orgánica, camuflaje, y estabilidad a largo plazo, permitiendo el establecimiento de generaciones completas de macroinvertebrados acuáticos.

Así se demostró en el estudio de Suren (1991), quien encontró que existe una mayor diversidad de macroinvertebrados en zonas con briófitos y sombra en contraste con áreas sin presencia de musgos ni cobertura arbórea, además de resaltar la importancia de los briófitos como guarderías (Igualmente encontrado en otros estudios (127, 128)) y principales sitios de oviposición de Quironomidos, quienes fueron los más abundantes en los parches de briófitos junto con otros taxa, demostrando así que una amplia gama de organismos puede colonizar y proliferar en este microhábitat (129).

## 6. Conclusiones

Si bien los briófitos reófilos no constituyen una fuente alimenticia importante, sí lo hacen las comunidades de perifiton y la materia orgánica que se adhiere a éstos, algunas veces el consumo de musgos evidenciado involucra el perifiton que vendría a ser la fuente real; sin embargo, evaluar las rutas de asimilación diferencial del tejido vegetal frente las algas y el perifiton constituye el verdadero reto. Mientras la mayoría de las especies estudiadas aportan la superficie para la colonización de la microbiota y, por tanto, proveen alimento de forma indirecta, es muy probable que los consumidores ocasionalmente ingieran tejido sin mantenerlos como fuentes permanentes. Nuestros resultados apuntan a que la combinación de las cinco especies tienen un rol de refugio más que de fuente alimenticia. Estas especies de briófitos podrían otorgar las zonas de apareamiento y oviposición de la mayoría de taxa de invertebrados muestreados.

Las especies de musgos que más probablemente brindan un valor alimenticio incidental según el modelo mixto son: *Brymela dolusifolia*, *Jensenia difformis* y *Fissidens rigidulus*, pues a pesar de que la combinación de *O. longiflorum* y *T. delicatulum* exhiben algunos rangos amplios de contribución, la uniformidad es mayor en las tres primeras. Es así como las relaciones tróficas interespecíficas (>60%) entre consumidores y productores incluirían *Simulium* con *Brymela*, *Jensenia* y *Fissidens*, así como con el perifiton de éstas; *Parapoynx* con *Odontoschisma* y *Thuidium*; *Andesiops* con el perifiton de *Brymela*, *Jensenia* y *Fissidens*; *Smicridea* con *Brymela*, *Jensenia* y *Fissidens* y con el perifiton de las dos últimas y de *O. longiflorum* y *T. delicatulum*; *Macrelmis* se relaciona con el perifiton de las cinco especies y con *Brymela*, *Jensenia* y *Fissidens*; al igual que *Dolichozeza*; *Scirtes*, *Thraulodes* y *Grumichella* con el perifiton de *Brymela* y Tubificidae con el perifiton de todas las fuentes.

## 7. Consideraciones finales

Se recomienda que en próximos estudios se incrementen los puntos de muestreo para aumentar el tamaño de las comunidades sometidas a un modelo mixto, así mismo el uso de marcadores adicionales ya sean isotópicos, de ácidos grasos o moleculares, más importante aún incluir otro tipo de fuentes con firmas de nitrógeno distintas que permitan ampliar el espacio de los

polígonos de mixtura, pueden ser plantas vasculares, materia orgánica, etc. Y finalmente, desarrollar de manera conjunta un análisis de contenidos estomacales para verificar los resultados del modelo.

## Referencias

1. R.W. Merritt, K.W. Cummins, M.B. Berg, "Trophic Relationships of Macroinvertebrates" en *Methods in Stream Ecology*. (Elsevier, 2017), pp. 413–433.
2. W.P. Coffman, K.W. Cummins, J.C. Wuycheck, Energy flow in a woodland stream ecosystem: Tissue support trophic structure of the autumnal community. *Archives für Hydrobiologie* 68, 232–276. (1971).
3. J.D. Allan, M.M. Castillo, *Stream Ecology* (Springer Netherlands, ed. 1, doi:10.1007/978-1-4020-5583-6, 2007).
4. O. Dangles, Functional plasticity of benthic macroinvertebrates: implications for trophic dynamics in acid streams. *Can J Fish Aquat Sci* 59, 1563–1573 (2002).
5. R.A. Mattson, K.W. Cummins, Hydroecological monitoring of benthic invertebrate communities of marsh habitat in the upper and middle St. Johns River. *Fla Sci* 77, 144–161 (2014).
6. P. Habdija, Current velocity and food supply as factors affecting the composition of macroinvertebrates in bryophyte habitats in karst running water. *Biologia* 59, 577–593 (2004).
7. S.H. Levine, Competitive Interactions in Ecosystems. *Am Nat* 110, 903–910 (1976).
8. Stream Bryophyte Group, Roles of Bryophytes in Stream Ecosystems. *J North Am Benthol Soc* 18, 151–184 (1999).
9. J. Aguirre, O. Rangel, Amenazas a la conservación de las especies de musgos y líquenes en Colombia: una aproximación inicial. *Caldasia* 29, 235–262 (2007).
10. Alcaldía Municipal de Rondón, Boyacá, Esquema de ordenamiento territorial. Rondón-Boyacá. (2016).
11. J. Mojica, J.A. Eslava, Aspectos geológicos y meteorológicos de los deslizamientos en Rondón (Departamento de Boyacá, Colombia). *Geología Colombiana* 16, 65–79 (1988).
12. G. Roldán-Pérez, *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia* (Universidad de Antioquia- Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, ed. 1, 1996).
13. E. Domínguez, H.R. Fernández, *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología* (Fund. Miguel Lillo, ed. 1, 2009).
14. R.W. Merritt, K.W. Cummins, An Introduction to the Aquatic Insects of North America. *J North Am Benthol Soc* 15, 401–403 (1996).
15. Y. Gutiérrez, L.G. Dias, Ephemeroptera (Insecta) de Caldas - Colombia, claves taxonómicas para los géneros y notas sobre su distribución. *Papéis Avulsos Zool São Paulo* 55, 13–46 (2015).

16. A. Ramírez, P.E.G. Fonseca, Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Rev Biol Trop* 62, 155–167 (2014).
17. S. Tomanova, E. Goitia, J. Helešic, Trophic Levels and Functional Feeding Groups of Macroinvertebrates in Neotropical Streams. *Hydrobiologia* 556, 251–264 (2006).
18. S.R. Gradstein, S.P. Churchill, N. Salazar Allen, *Guide to the Bryophytes of tropical America* (New York Botanical Garden Press, 2001).
19. S.P. Churchill, C.E. Linares, *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis: introducción a la flora de musgos de Colombia* (Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural, 1995).
20. L.V. Campos, J. Uribe, J. Aguirre, *Santa María líquenes, hepáticas y musgos: Guía de Campo* (Universidad Nacional de Colombia, ed. 1, 2008).
21. D.A. Becerra, K.A. Cárdenas, W.R. Alvaro, Musgos, hepáticas y antóceros del río Teatinos. (2017).
22. Sartorius Stedim Biotech, Filter Papers for the Laboratory and Industry.
23. A. Parnell, R. Inger, Stable Isotope Mixing Models in R with simmr. Available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/simmr/vignettes/simmr.html> (2016).
24. RStudio: integrated development environment for R, ( 2012).
25. S.M. Thomas, S.W. Griffiths, S.J. Ormerod, Beyond cool: adapting upland streams for climate change using riparian woodlands. *Glob Change Biol* 22, 310–324 (2016).
26. B.C. Stock, et al., Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ preprints* 6, 50–65 (2018).
27. D.L. Phillips, et al., Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Can J Zool* 92, 823–835 (2014).
28. W. Mey, W. Speidel, Malickyella gen. nov. – a new moth genus in the family Crambidae (Lepidoptera, Pyraloidea) from South-East Asia. *Denisia* 29, 215–222 (2010).
29. U. Gerson, "Bryophytes and Invertebrates" en *Bryophyte Ecology*, A.J.E. Smith, Eds. (Springer Netherlands, 1982), pp. 291–332.
30. N.S. Gaevskaja, D.G.M. Muller, K.H. Mann, *The role of higher aquatic plants in the nutrition of the animals of freshwater basins* (National Lending Library for Science and Technology, 1969).
31. Y.B. Alencar, T.A.V. Ludwig, C.C. Soares, N. Hamada, Stomach content analyses of *Simulium perflavum* Roubaud 1906 (Diptera: Simuliidae) larvae from streams in Central Amazônia, Brazil. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 96, 561–576 (2001).
32. S. Siehoff, M. Hammers-Wirtz, T. Strauss, H.T. Ratte, Periphyton as alternative food source for the filter-feeding cladoceran *Daphnia magna*. *Freshw Biol* 54, 15–23 (2009).
33. T.L. Dudley, S.D. Cooper, N. Hemphill, Effects of Macroalgae on a Stream Invertebrate Community. *J North Am Benthol Soc* 5, 93–106 (1986).



34. S.M. Nelson, F. Nibling, Monitoring invasive quagga mussels, *Dreissena rostriformis bugensis* (Bivalvia: Dreissenidae), and other benthic organisms in a western US aqueduct. *Manag Biol Invasions* 4, 51–59 (2013).
35. E.M. de Carvalho, V.S. Uieda, Diet of invertebrates sampled in leaf-bags incubated in a tropical headwater stream. *Zool Curitiba* 26, 694–704 (2009).
36. K.W. Cummins, Trophic Relations of Aquatic Insects. *Annu Rev Entomol* 18, 183–206 (1973).
37. J.H. Thorp, A.P. Covich eds., *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates* (Academic Press, 3rd ed, 2010).
38. F. Müller, Sobre as casas construidas pelas larvas de insectos Trichopteros da Provincia de Santa Catharina. *Archivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 3, 99–134 (1880).
39. D.F. Baptista, et al., Functional feeding groups of Brazilian Ephemeroptera nymphs : ultrastructure of mouthparts. *Ann Limnol - Int J Limnol* 42, 87–96 (2006).
40. C.M. Polegatto, C.G. Froehlich, Feeding strategies in Atalophlebiinae (Ephemeroptera: Leptophlebiidae), with considerations on scraping and filtering. *Res Update Epher Plecoptera* 55–61 (2003).
41. M. Dobson, J.M. Mathooko, F.K. Ndegwa, C. M'Erimba, Leaf litter processing rates in a Kenyan highland stream, the Njoro River. *Hydrobiologia* 519, 207–210 (2004).
42. J.M. Glime, "Aquatic Insects: Holometabola – Diptera, Suborder Nematocera." en *Bryophyte Ecology*. (Michigan Technological University, 2017).
43. J.C. Coulson, The Biology of *Tipula subnodicornis* Zetterstedt, with Comparative Observations on *Tipula paludosa* Meigen. *J Anim Ecol* 31, 1 (1962).
44. B.E. Freeman, Studies on the Ecology of Larval Tipulinae (Diptera, Tipulidae). *J Anim Ecol* 36, 123 (1967).
45. A.D. Harrison, K.H. Barnard, The stream fauna of an isolated mountain massif; Table Mountain, Cape Town, South Africa. *Trans R Soc South Afr* 40, 135–153 (1972).
46. P. Roper, A note on the Two -winged Flies (Diptera) associated with ghyll woodlands in Sussex. (2001).
47. S.G. Fisher, L.J. Gray, Secondary Production and Organic Matter Processing by Collector Macroinvertebrates in a Desert Stream. *Ecology* 64, 1217–1224 (1983).
48. K. Leberfinger, I. Bohman, Grass, mosses, algae, or leaves? Food preference among shredders from open-canopy streams. *Aquat Ecol* 44, 195–203 (2010).
49. S.M. McWilliam-Hughes, T.D. Jardine, R.A. Cunjak, Instream C sources for primary consumers in two temperate, oligotrophic rivers: possible evidence of bryophytes as a food source. *J North Am Benthol Soc* 28, 733–743 (2009).
50. P.M. Davies, S.E. Bunn, S.K. Hamilton, "Primary Production in Tropical Streams and Rivers" en *Tropical Stream Ecology*, D. Dudgeon, Eds. (Elsevier, 2008), pp. 23–42.

51. A.M. Suren, The ecological role of bryophytes in high alpine streams of New Zealand. *SIL Proceedings* 23, 1412–1416 (1988).
52. M. Douglas, P.S. Lake, Species Richness of Stream Stones: An Investigation of the Mechanisms Generating the Species-Area Relationship. *Oikos* 69, 387 (1994).
53. C.P. Alexander, *The crane-flies of New York. Part II. Biology and Phylogeny* (Cornell University Agricultural Experimental Station, doi:10.5962/bhl.title.9245, 1919).
54. G.W. Byers, The crane fly genus *Dolichopeza* in North America. *Univ Kans Sci Bull* 42, 665–924 (1961).
55. A.M. Suren, Bryophytes as invertebrate habitat in two New Zealand alpine streams. *Freshw Biol* 26, 399–418 (1991).