

Estructura y dieta de macroinvertebrados acuáticos en parches de hojarasca de corrientes andinas venezolanas: rol de los detritívoros fragmentadores

Rincón-Ramírez, J. E.*¹ y Leal-Duarte, M.¹

¹Laboratorio de Contaminación Acuática y Ecología Fluvial, Universidad del Zulia, Facultad Experimental de Ciencias, Departamento de Biología¹.

*Autor para correspondencia: jerincon04@gmail.com

RESUMEN

Estudiamos seis corrientes andinas venezolanas con los siguientes objetivos: 1) Describir las dietas de varias taxa de invertebrados y 2) Asignar los invertebrados a un gremio trófico. Se seleccionaron 6 quebradas entre las zonas del piedemonte y montaña baja. En cada río se recolectaron 6 parches de hojarasca y los invertebrados se identificaron a nivel de género. Se realizó la disección de alrededor de 36 taxa y se analizó el contenido del tracto digestivo. Se identificaron 10 categorías alimenticias: materia orgánica particulada fina (MOPF), materia orgánica particulada gruesa (MOPG), materia orgánica amorfa (MOA), material mineral (MMN), restos de animales (RAN), hongos (HON), polen (POL), algas (ALG), diatomeas (DIA) y misceláneos (MIS). El análisis de clúster mostró la conformación de 3 grupos y 3 subgrupos que presentaron diferencias significativas entre sí (ANOSIM; $R = 0,929$; $p = 0.0001$). En base a los análisis se conformaron 5 gremios tróficos: fragmentadores (13,9%), depredadores (15,7%); colectores-recolectores (20,0%), colectores-fragmentadores (21,5%) y colectores-raspadores (28,9%). El grupo trófico más abundante correspondió a los colectores generalistas (31,7%). Este grupo fue seguido por los colectores-fragmentadores (30,3%), depredadores (11,4%) y fragmentadores especialistas (9,2%). Los fragmentadores-especialistas y colectores-fragmentadores resultaron con un 39,5% de la abundancia total del ensamblaje de invertebrados detritívoros fragmentadores. Estos resultados resaltan la importancia trófica del gremio detritívoro fragmentador en ríos tropicales y coinciden con los resultados de varios estudios previos.

Palabras clave: andes venezolanos, ríos tropicales, macroinvertebrados bentónicos, gremios tróficos, parches de hojarasca, dieta, detritívoros fragmentadores.

Structure and diet of aquatic macroinvertebrates in leaf litter patches of venezuelan andean streams: role of shredders

ABSTRACT

We studied six Venezuelan Andean streams with the following objectives: 1) To describe the diets of various invertebrate taxa and 2) To identify the trophic groups in the assemblage. We selected 6 streams between the foothills and the lower montane of the Capaz River watershed. In each stream, 6 leaf litter patches were collected and the invertebrates were identified to the genus level. About 36 taxa were dissected and gut content analyzed. We identified 10 food categories: fine particulate organic matter (MOPF), coarse particulate organic matter (MOPG), amorphous organic matter (MOA), mineral material (MMN), animal remains (RAN), fungi (HON), pollen (POL), algae (ALG), diatoms (DIA) and miscellaneous (MIS). The cluster analysis showed the formation of 3 groups and 3 subgroups that presented significant differences between them (ANOSIM; $R = 0.929$; $p = 0.0001$). Based on the analyses, 5 trophic guilds were formed: shredders (13.9%), predators (15.7%); collector-gatherer (20.0%), collector-shredders (21.5%) and collector-scrappers (28.9%). The most abundant trophic group corresponded to collector generalist (31.7%). This group was followed by collector-shredders (30.3%), predators (11.4%) and specialist shredders (9.2%). Shredders-specialists and collectors-shredders accounted for 39.5% of the total abundance of the shredder detritivore invertebrate assemblage. These results highlight the trophic importance of the shredder guild in tropical rivers and coincide with the results of several previous studies.

Keywords: Venezuela Andes, tropical streams, benthic macroinvertebrates, trophic guilds, leaf litter patches, diet, shredders detritivorous.

Recibido / Received: 08-10-2022 ~ **Aceptado / Accepted:** 30-11-2022

INTRODUCCIÓN

Los macroinvertebrados acuáticos cumplen un papel importante en el procesamiento de la hojarasca en los ecosistemas fluviales (Cummins 1973). Mediante las actividades de alimentación, construcción de casas y madrigueras estos organismos desmenuzan y fragmentan el material vegetal (MOPG) y lo convierten en partículas orgánicas más finas (MOPF) que son aprovechadas por otros invertebrados (Cummins 1973, Heard y Richardson 1995).

El estudio de las redes tróficas acuáticas proporciona información sobre la transferencia de energía y nutrientes a través del ecosistema (Benke y Wallace 1997). En la construcción de tramas tróficas acuáticas el análisis detallado de las dietas de los macroinvertebrados pueden complementar la información que no es posible obtener solo con el uso de isotopos estables (Rosi-Marshall *et al.* 2016). Los datos sobre el contenido en los tractos de los macroinvertebrados permiten clasificar a los organismos en gremios tróficos, identificar potenciales interacciones (dentro y entre niveles tróficos) y obtener información sobre el grado de especificidad de los recursos consumidos en las redes tróficas (Rosi-Marshall *et al.* 2016).

Los estudios sobre el procesamiento de la hojarasca en ríos tropicales presentan múltiples dificultades entre las que destacan la escasez de estudios taxonómicos de los organismos y la escasa información sobre la asignación de los invertebrados a grupos funcionales de alimentación (FFG, siglas en inglés) debido a la poca información disponible sobre el comportamiento y morfología de los organismos (Ramírez y Gutiérrez-Fonseca 2014).

En este trabajo seleccionamos aquellos invertebrados que consumen una substancial proporción de material vegetal durante algún momento en su ciclo

de vida (Boyero *et al.* 2020). La clasificación de los invertebrados como consumidores de hojarasca (o fragmentadores) se basa en las categorías alimenticias consumidas y determinadas mediante el análisis del contenido del tracto (Chara-Serna *et al.* 2012, Rosi-Marshall *et al.* 2016, Tomanova *et al.* 2006). Adoptamos el uso del término “fragmentador” no en el sentido de los grupos funcionales de alimentación (FFG), sino como lo proponen Boyero *et al.* (2020) para incluir invertebrados especializados en la fragmentación, raspado o perforación de hojas y madera. También se incluyen bajo el término fragmentador a consumidores más generalistas que se alimentan de un amplio espectro de otros materiales como materia orgánica particulada fina (MOPF) o perifiton, pero que también incluyen una proporción substancial de material vegetal (MOPG) en sus dietas (Cheshire *et al.* 2005).

La importancia de los consumidores de hojarasca en el procesamiento de la materia orgánica en ríos tropicales aún es objeto de gran controversia. En varios estudios se ha sugerido que los fragmentadores tropicales son escasos (Dobson *et al.* 2002, Rueda-Delgado *et al.* 2006, Wantzen y Wagner 2006, Goncalves *et al.* 2007), mientras que otros muestran lo contrario (Cheshire *et al.* 2005, Wright y Covich 2005, Chará *et al.* 2007, Chará-Serna *et al.* 2012, Longo y Blanco 2014, Ríos-Touma *et al.* 2009, Yule *et al.* 2009). En un estudio a escala global se ha demostrado que la diversidad y abundancia de los fragmentadores presentan mayor variabilidad en las zonas tropicales que en áreas templadas (Boyero *et al.* 2011). De lo anterior se desprende que la ecología trófica de los invertebrados en corrientes tropicales es todavía incipiente y por tanto los estudios sobre las dietas de los invertebrados son necesarios y pertinentes. El análisis del contenido de los tractos de estos organismos representa la forma más directa y sencilla para deter-

minar si los invertebrados se alimentan de hojarasca y en qué medida (Boyero *et al.* 2020).

Dentro de este contexto, nosotros estudiamos seis corrientes andinas venezolanas de la zona del piedemonte y montaña baja con los siguientes objetivos: 1) Describir las dietas de varias taxa de invertebrados e 2) Identificar el grupo trófico de los fragmentadores basados en el contenido de sus tractos. Se hipotetiza que la clasificación de los invertebrados en gremios tróficos en base a sus dietas añadirá evidencia de la importancia del rol que cumplen los invertebrados fragmentadores en la ecología de estas corrientes tropicales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Las quebradas estudiadas son tributarios del Río Capaz y se encuentran ubicadas en la vertiente Norte de La Cordillera de Mérida (Sierra La Culata) en los Andes venezolanos. Geográficamente la cuenca se ubica entre los 8° 48' 12'' y 8° 36' 24'' latitud Norte y los 71° 27' 12'' y 71° 13' 38'' longitud Oeste (Fig. 1). La cuenca del Río Capaz se extiende desde su desembocadura en el Lago de Maracaibo hasta los 4.200 m de altitud aproximadamente y abarca una superficie total de 482.854 hectáreas aproximadamente.

Las quebradas seleccionadas son: Río Gavilanes (54 msnm; 8°49'43.0"N, 71°25'33.7" O; Quebrada Pozo Azul (160 msnm; 8°48'9.6" N , 71°26'17.9" O; Quebrada Río Perdido (304 msnm; 8°48'59.4" N, 71°23'47.0"O, Quebrada El Quebradón (1.265 msnm; 8°41'23.7" N, 71°27'46.4"O; Quebrada Azul (1.334 msnm; 8°41'1.7" N, 71°28'38.8" O y Quebrada Guerrero (1.498 msnm; 8°40'17.2" N, 71°27'31.0" O. Las características fisicoquímicas de las quebradas se muestran en la Tabla 1.

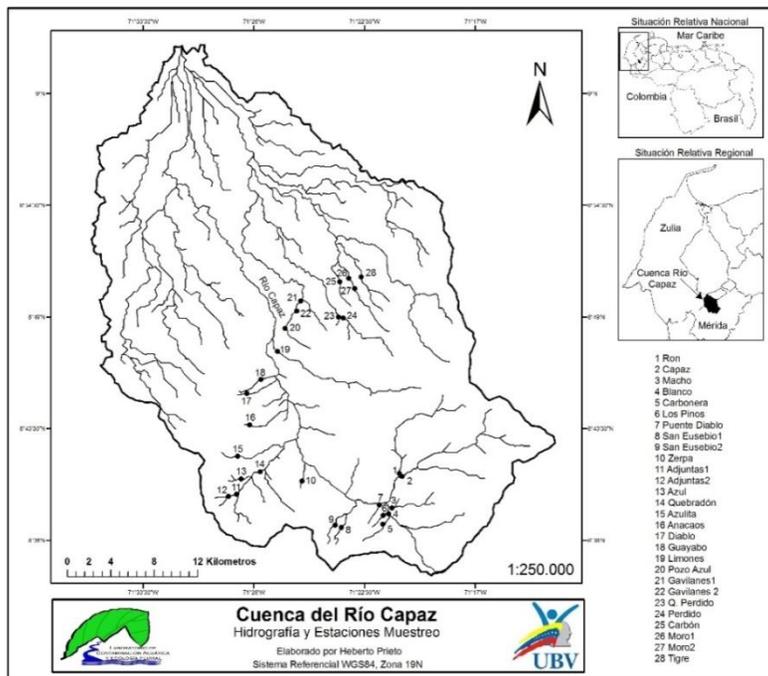


Figura 1. Cuenca del Río Capaz, estado Mérida. Se muestra la ubicación relativa nacional y regional.

Tabla 1. Parámetros físico-químicos registrados para las quebradas estudiadas.

	Quebradón	Quebrada Azul	Qda. Guerrero	Qda. Río Perdido	Río Gavilanes	Qda. Pozo Azul
Velocidad (m/s)	0,489	0,534	0,639	0,569	0,539	0,443
TDS (mg/L)	103,3	137,5	19,0	35,0	49,0	58,0
Conductividad (µS/cm)	269,7	334,0	53,95	90,9	112,5	135,3
Temperatura (°C)	20,5	19,7	16,4	24,4	27,5	25,4
Caudal (m ³ /s)	0,4	0,2	0,223	0,1	0,3	0,2
O ₂ (mg/L)	7,9	8,9	7,91	8,3	8,4	8,8
% Saturación O ₂	86,9	96,5	80,25	98,4	106,0	106,6
pH	7,5	7,4	7,4	7,4	7,5	7,4
Ancho (m)	5,8	3,5	4,65	2,0	7,2	5,7

En la cuenca del río Capaz, así como en toda la Cordillera de Mérida, se diferencian varias unidades ecológicas, como consecuencia de la combinación del amplio gradiente alto-térmico con una marcada variación de las precipitaciones. Las Unidades de vegetación que corresponden a las quebradas estudiadas son Selva Húmeda Tropical (SHT) entre los 0 y 200 m de elevación, Selva Húmeda Submontana (SHM) entre los 200 y 800 m de altitud y Selva Semicaducifolia Montana (SSM) localizada entre los 800 y los 1700 metros de altitud (Ataroff y Sarmiento 2004).

Muestreo, Extracción e identificación de los Invertebrados

En un segmento del río de aproximadamente 100 m se recolectaron al azar 6 parches de hojarasca en cada una de las quebradas estudiadas. Se incluyeron tanto zonas de rápidos como de pozos. Los parches de hojarasca recolectados se almacenaron en bolsas plástica debidamente rotuladas e identificadas y posteriormente se llevaron al laboratorio para extraer los macroinvertebrados.

De cada parche se revisó cuidadosamente el material vegetal y con ayuda de un estereoscopio Leica MZ16 (11.5X) se extrajeron los invertebrados presentes y se preservaron en alcohol etílico al 70%. La identificación se realizó en la mayoría de los casos hasta el nivel taxonómico de género con ayuda de claves taxonómicas especializadas (Epler 1995, Roldan 1996, Manzo 2005, Manzo y Archangelsky 2008, Domínguez y Fernández 2009). En el caso de los organismos del orden Diptera se les practicó una disección y se extrajeron las capsulas cefálicas las cuales fueron montadas en portaobjetos añadiendo 2 gotas de Reactivo de Hertwig y se calentaron en horno de convección a 60°C por 48 h (Bello y Cabrera 1999). Este último procedimiento permitió aclarar las piezas bucales y otras estructuras de la capsula cefálica facilitando su identificación bajo un microscopio óptico (100 a 600X).

Análisis de los tractos digestivos de los Invertebrados

Se seleccionaron entre 3 a 10 individuos de cada género por parche de hojarasca para cada río. Los ejemplares de mayor tamaño se colocaron en viales con ácido láctico y se llevaron a la estufa a 40° C durante 24 h con el fin de ablandar y aclarar la cutícula (Bello y Cabrera 2001). Siguiendo el procedimiento modificado de Rosi-Marshall *et al.* (2016) y Boyero *et al.* (2020) se realizó una microdissección bajo el estereoscopio y el tracto se colocó en una lámina portaobjetos con una gota de reactivo de Hertwig. En el caso de los insectos pequeños (principalmente dípteros), se utilizó el método de aclaramiento previamente descrito. Todos los invertebrados analizados y el contenido de sus tractos fueron fotografiados con una cámara digital Sony XCC-999 acoplada al estereoscopio Leica MZI16 y al microscopio Olympus CX41. Las imágenes fueron procesadas con el programa Image Pro-Plus 6.0. Las categorías alimenticias identificadas fueron cuantificadas visualmente estimando el porcentaje de cuadrículas que ocupaba cada categoría (Boyero *et al.* 2020). Se utilizó el método de los puntos, el cual consiste en asignar visualmente un valor a cada categoría alimenticia de acuerdo al volumen que ocupen en el tracto. A la categoría con mayor volumen se le asignó un valor de 16 y a las demás se les asignó valores de 8, 4, 2 y 1. Se obtuvo el porcentaje de cada categoría utilizando la siguiente fórmula:

$$? = \frac{\text{Numero de puntos asignados al ítem}}{\text{Total de puntos asignados}} \times 100$$

Análisis de datos

Para establecer las diferencias en la composición de los ensamblajes de macroinvertebrados entre ríos y entre grupos de ríos clasificados por su capacidad de retención, se utilizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). Los valores de abundancia fueron expresados como ind/g de peso seco de la hojarasca del parche y transformados a raíz⁴ ($x+1$). Se utilizó una matriz de disimilaridad empleando el coeficiente de Bray-Curtis. Para verificar diferencias significativas entre los grupos se empleó un análisis permutacional multivariado de las varianzas utilizando las matrices de distancias (PERMANOVA). Para establecer los taxa que mayor contribuyen a las diferencias entre los grupos formados se empleó el análisis SIMPER. Estos análisis se efectuaron utilizando el programa Past 3.21 (Hammer *et al.* 2001). Los análisis de la comunidad se realizaron en términos de las diferencias altitudinales y en las capacidades de retención de los ríos.

El análisis de la dieta de los diferentes taxa se realizó mediante un análisis de componentes principales (ACP). Las categorías alimenticias fueron expresadas como un porcentaje promedio (transformado a raíz cuarta). Posteriormente se practicó un análisis de agrupamiento (cluster) a los resultados del ACP para determinar los grupos de taxa con dietas similares. Para el agrupamiento utilizamos el índice de similitud de Morisita-Horn que ofrece resultados satisfactorios entre los índices cuantitativos de similitud (Magurran 2004). Posteriormente, para conocer si los grupos formados son significativamente diferentes se empleó el análisis ANOSIM, variante no paramétrica del Anova múltiple (MANOVA). Los métodos multivariados fueron realizados con ayuda del programa Past 3.21 y Primer 6.0.

RESULTADOS

Composición taxonómica de los ensamblajes de invertebrados acuáticos en los parches de hojarasca.

En los parches de hojarasca fueron recolectados 2.109 individuos distribuidos en 9 órdenes, 37 familias y 68 géneros. Los ensamblajes de macroinvertebrados estuvieron representados por los órdenes Coleóptera (29,6%), Trichoptera (27,1%), Díptera (23,6%), Plecoptera (10,0%), Ephemeroptera (6,7%), Hemiptera (2,3%), Odonata (0,4%), Megaloptera (0,3%) e Isopoda (0,1%), este último no fue tomado en cuenta para el análisis dietario. Los géneros más abundantes en los parches de hojarasca para todos los ríos estudiados fueron: *Heterelmis* (13,5%), *Anacroneuria* (10,0), *Macrelmis* (8,1%), *Phylloicus* (6,7%), *Nectopsyche* (6,2%), *Cricotopus* (6,2%) y *Leptohyphes* (5,8%). En la corriente Quebradón ubicada en la sección montana baja de la cuenca se presentaron las mayores abundancias de los coleópteros *Heterelmis* (61,7%) y *Macrelmis* (43,5%). Mientras que el díptero *Cricotopus* resultó más abundante en Quebrada Azul (50,4%) y Quebradón (39,7%). El tricóptero consumidor de hojarasca *Phylloicus* presentó su mayor abundancia en la quebrada Guerrero (66,7%).

La composición taxonómica de los ensamblajes de macroinvertebrados en los parches de hojarasca difirió significativamente entre los seis ríos estudiados, entre ríos de piedemonte y montanos (Figura 2). Los géneros con una mayor contribución (40,3%) en las diferencias observadas entre los diferentes ríos de acuerdo al SIMPER son *Macrelmis*, *Phylloicus*, *Anacroneuria*, *Cricotopus*, *Nectopsyche*, *Heterelmis*, *Leptohyphes*, *Parametriocnemus* y *Polypedilum*.

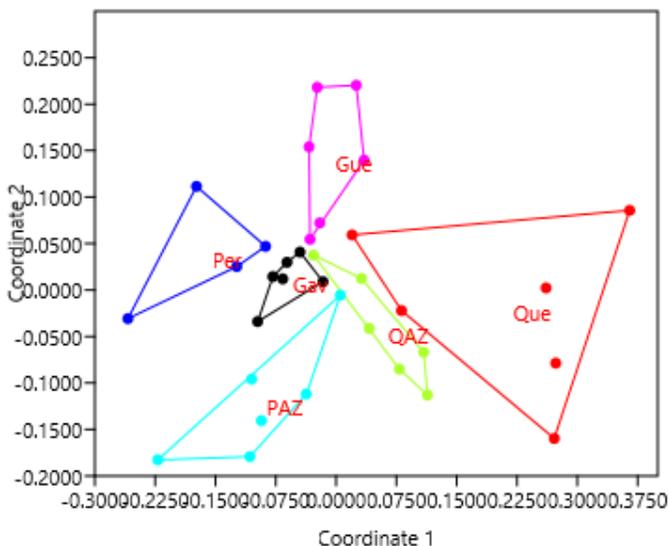


Figura 2. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMFDS), mostrando el ordenamiento de los ensamblajes de invertebrados acuáticos en parches de hojarasca en diferentes corrientes del piedemonte y montaña baja de la cuenca del río Capaz en los andes venezolanos. El análisis se basa en una matriz de similitud utilizando el coeficiente de disimilaridad de Bray-Curtis. PER: Quebrada río Perdido (Azul); PAZ: Quebrada Pozo Azul (Celeste); GAV: Gavilanes (Negro); QAZ: Quebrada Azul (Verde); QUE: Quebradón (Rojo); GUE: Guerrero (Rosa).

Análisis dietario y composición de los grupos alimenticios

Un total de 541 tractos digestivos fueron analizados. En el contenido de los tractos se identificaron las siguientes categorías alimenticias: materia orgánica particulada fina (MOPF), materia orgánica particulada gruesa (MOPG), materia orgánica amorfa (MOA), material mineral (MMN), restos de animales (RAN), hongos (HON), polen (POL), algas (ALG), diatomeas (DIA) y misceláneos (MIS), este último incluía material que no pudo ser identificado (Figura 3).

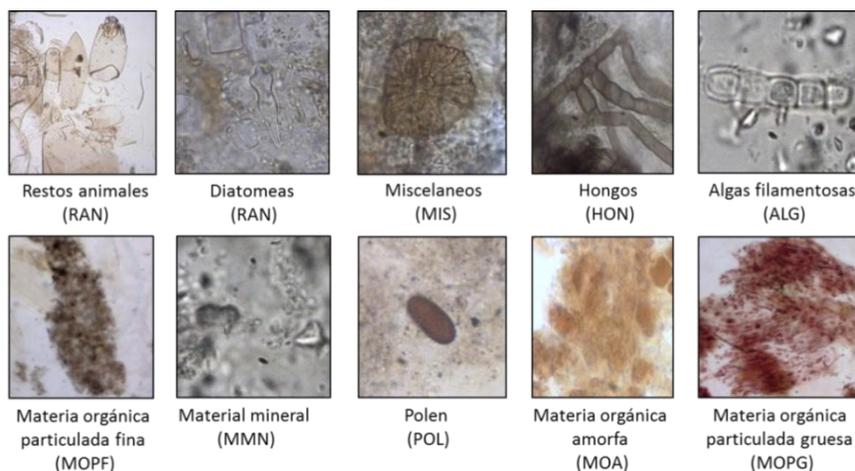


Figura 3. Microfotografías de 10 categorías alimenticias identificadas en los tractos digestivos de las diferentes taxa de invertebrados provenientes de parches de hojarasca en quebradas andinas.

Los dos primeros factores del análisis de componentes principales (ACP) explican un 61% de la variación total de los datos (Fig. 4). Sobre el factor 1 se asocia la categoría RAN (restos de animales) y sobre el factor 2 se asocian las categorías MOPF y MOPG. Los valores de RAN incrementan hacia la izquierda del eje; mientras que los valores de MOPG incrementan hacia la parte superior del eje y los de MOPF lo hacen hacia el extremo inferior del eje (Fig. 4). Los distintos taxa son ordenados en función de las proporciones de las diferentes categorías en sus tractos. Las diferencias entre los ejemplares de un mismo género resultaron menores que las diferencias en la composición de la dieta entre ejemplares de géneros distintos.

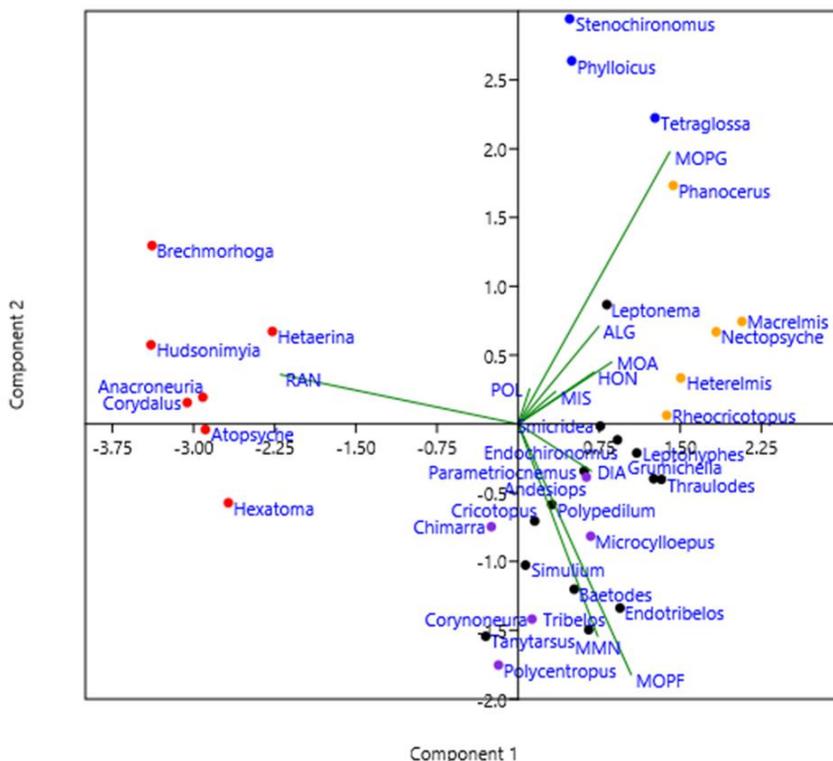


Figura 4. Diagrama de componentes principales (ACP) que muestra la ordenación de las diferentes taxa en función de la composición de sus dietas. Los vectores en verde indican la dirección y peso de la categoría alimenticia. Al eje 1 se asocia principalmente la categoría de restos animales (RAN). Al eje 2 se asocian en sentido positivo la categoría materia orgánica particulada gruesa (MOPG) y en sentido negativo (hacia la parte inferior) la materia orgánica particulada fina (MOPF). Los diferentes géneros analizados (puntos de colores) se agrupan dependiendo de las proporciones de las categorías alimenticias en su dieta. Así, por ejemplo, los géneros con proporciones altas de la categoría RAN (puntos rojos, izquierda del diagrama) se asocian a este vector y pueden ser incorporados al gremio depredador.

El análisis de agrupamiento permitió aglomerar los taxa en 3 grupos y 3 subgrupos dietarios (Fig. 5). El análisis Anosim muestra diferencias significativas entre la mayoría de los grupos y subgrupos de taxa en base a la composición de las dietas ($R= 0,929$; $p < 0.001$). El análisis detectó diferencias significativas entre los grupos y subgrupos ($p < 0.05$).

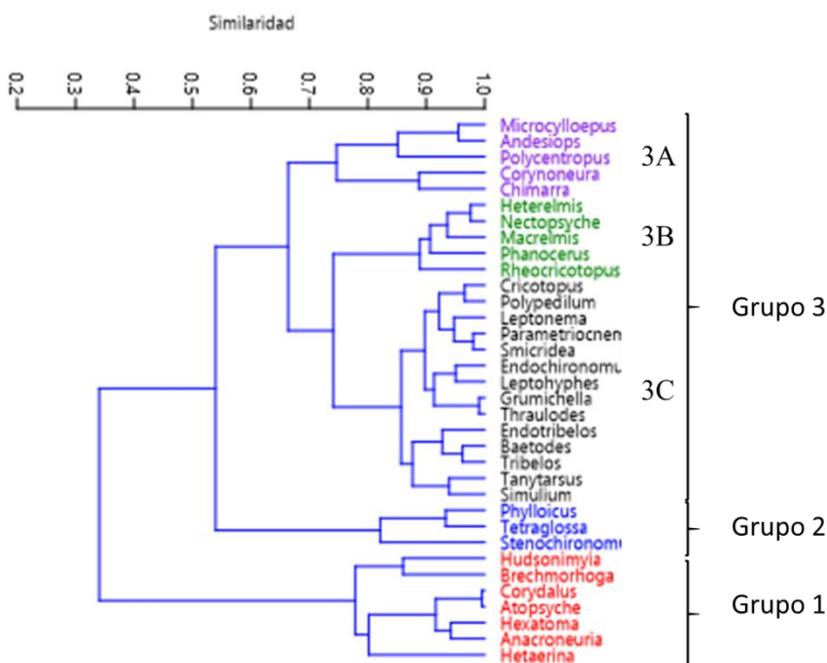


Figura. 5. Análisis de agrupamiento (cluster) de 34 taxa de invertebrados asociados a parches de hojarasca en seis corrientes andinas venezolanas, basado en la proporción de las diferentes categorías alimenticias en sus tractos en base a la similitud de sus dietas. Se identifica 3 grupos tróficos. Grupo 1 (rojo), Depredadores; Grupo 2 (azul), Fragmentadores Especialistas y Grupo 3 (verde, negro y violeta), Colectores. Este último grupo incluye 3 subgrupos: 3A, 3B y 3C.

El grupo 1 está conformado por los géneros *Anacroneuria* sp. (Plecoptera), *Hudsonimyia* sp. (Diptera: Chironomidae), *Hexatoma* sp. (Diptera: Tipulidae), *Brechmorhoga* sp. (Odonata), *Hetaerina* sp. (Odonata), *Corydalus* sp. (Megaloptera) y *Atopsyche* sp. (Trichoptera). La categoría RAN tiene un promedio de 88,3% en el contenido de los tractos y contribuye con un 76,3% a la separación de los otros grupos (análisis SIMPER). Los taxa de este grupo aparecen en el extremo izquierdo del diagrama de ordenación del ACP y fueron clasificados como “depredadores especialistas”.

En el grupo 2 fueron asignados los géneros *Stenochironomus* sp. (Diptera: Chironomidae), *Phylloicus* sp. (Trichoptera) y *Tetraglossa* sp. (Coleoptera: Ptilodactylidae) y fueron clasificados como “fragmentadores especialistas”. Estos organismos mostraron en sus tractos un promedio de 82,1% de MOPG (materia orgánica particulada gruesa) lo que contribuye en un 45,3% a la separación de los otros grupos. Los taxa del grupo de fragmentadores especialistas fueron ordenados en la parte superior derecha del diagrama del ACP (Fig. 4).

El grupo 3 es bastante diverso en cuanto a la composición de categorías en los tractos. Está conformado por la mayoría de los taxa estudiados (25 géneros) y tiene 3 subgrupos (3A, 3B, 3C) (Figura 5). Está constituido por géneros que tienen afinidad por el detritus fino (MOPF) y proporciones variadas de otras categorías alimenticias. Estos taxa aparecen en la sección derecha, centro e inferior del diagrama de ordenación del ACP (Figura 4). Es difícil la asignación de estos taxa a un solo gremio trófico. En general, son detritívoros colectores pero de acuerdo a las proporciones de otras categorías pueden ser subdivididos en diferentes subgrupos.

En el subgrupo 3A encontramos los géneros *Microcylloepus* sp. (Coleoptera), *Andesiops* sp. (Ephemeroptera), *Polycentropus* sp. (Trichoptera), *Chimarra* sp. (Trichoptera) y *Corynoneura* sp. (Diptera). Los taxa de este grupo muestran afini-

dad por la MOPF (83,8%), partículas minerales (MM) (8,6%) y proporciones menores de MOPG (4,4%). En base a la elevada proporción de MOPF en los tractos este grupo se pueden clasificar como “colectores especialistas”. Los géneros de este grupo están ordenados en el cuadrante inferior derecho del diagrama del ACP y parcialmente sobrepuesto con el subgrupo 3C.

El subgrupo 3B está representado por los géneros *Phanocerus* sp., *Heterelmis* sp., *Macrelmis* sp. (Coleoptera: Elmidae), *Nectopsyche* sp. (Trichoptera: Leptoceridae) y *Rheocricotopus* sp. (Diptera: Chironomidae). Estos organismos presentan una dieta muy diversa que incluye MOPF (42,2%), MOA (23,8%) y MOPG (18,6%), que en conjunto contribuyen con un 84,6% de su dieta. Además, otras categorías que se encuentran en menor proporción son hongos (HON), material mineral (MM) y misceláneos (MIS). Este grupo se puede clasificar como “colector-fragmentador” o “fragmentador facultativo”. Los géneros de este subgrupo son ordenados en la parte media superior y a la derecha del diagrama de ordenación del ACP.

El subgrupo 3C está compuesto por gran parte de los géneros estudiados: *Endotribelos* sp. (Diptera), *Baetodes* sp. (Ephemeroptera), *Tribelos* sp. (Diptera), *Tanytarsus* sp. (Diptera), *Simulium* spp. (Diptera), *Endochironomu* ssp. (Diptera), *Leptohyphes* sp. (Ephemeroptera), *Grumichella* sp. (Trichoptera), *Thraulodes* sp. (Ephemeroptera), *Cricotopus* sp. (Diptera), *Polypedilum* sp. (Diptera), *Leptonema* sp. (Trichoptera), *Parametriocnemus* sp. (Diptera) y *Smicridea* sp. (Trichoptera). Los taxa asignados a este grupo muestran una dieta altamente diversa y tienen una alta afinidad por la MOPF (63,5%), pero también están presentes varias categorías alimenticias, lo que los hace un grupo altamente generalista. La MOPF contribuye con una alta proporción a la dieta de los taxa que componen este subgrupo.

Adicionalmente contribuyen las categorías MMN (10,9%), diatomeas (DIA) (10,6%), hongos (HON) (4,8%), MOPG (4,5%), algas (ALG) (3,5%) y MOA (0,5%). Este grupo se puede clasificar como “colector generalista” y los géneros que integran este grupo se ordenan hacia la derecha del factor 1 y en la parte inferior derecha del factor 2 del diagrama del ACP, solapándose ampliamente con los subgrupos anteriores (Fig. 4).

El grupo trófico más abundante correspondió a los colectores generalistas que representó el 31,7% de la abundancia de los invertebrados en las 6 corrientes estudiadas (Fig. 6). Este grupo fue seguido por los colectores-fragmentadores (30,3%), depredadores (11,4%) y fragmentadores-especialistas (9,2%). En total los colectores alcanzan un 65,5% de la abundancia total. De manera similar al totalizar fragmentadores-especialistas y colectores-fragmentadores se alcanza un 39,5% de la abundancia total del ensamblaje de invertebrados detritívoros fragmentadores. Los taxa que no fueron considerados en el estudio del contenido de los tractos debido al bajo número de individuos y/o por tractos vacíos alcanzaron un 14% de la abundancia total de los invertebrados recolectados.

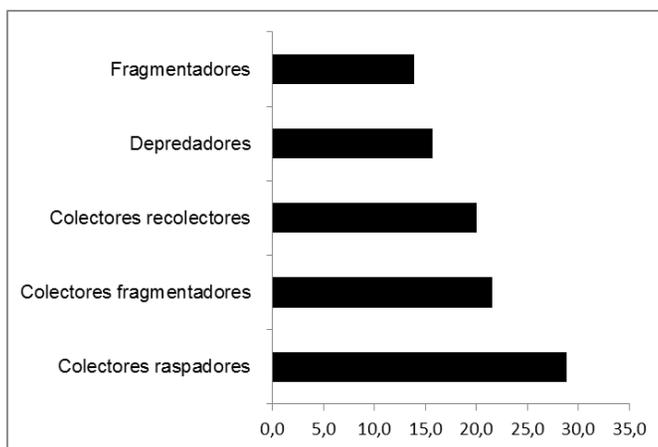


Figura 6. Abundancia relativa (%) de los gremios tróficos obtenidos a partir de las dietas de un ensamblaje de macroinvertebrados en seis quebradas andinas venezolanas.

DISCUSIÓN

Este estudio muestra evidencia de la importancia del grupo de los detritívoros fragmentadores (especialistas y generalistas) en la estructura trófica de macroinvertebrados bentónicos en seis corrientes andinas venezolanas. Resultados similares se han mostrado para corrientes de los Andes Centrales de Colombia (Chará-Serna *et al.* 2012) y para corrientes insulares colombianas (Longo y Blanco 2014). En los ríos estudiados 3 taxa se clasificaron como fragmentadores especialistas y 5 taxa como colectores fragmentadores o fragmentadores generalistas, lo que representa el 11,8% de la riqueza total de invertebrados. El 16% de los géneros no se incluyeron en los análisis de las dietas por lo que es probable que el número de taxa de esta categoría trófica incremente al incluir más géneros al análisis o al incluir muestreos de otras épocas del año.

En términos de abundancia estos taxa fragmentadores representaron un 39,6% de la abundancia total de macroinvertebrados en el estudio. Estos resultados resaltan la importancia trófica del gremio detritívoro fragmentador en ríos tropicales y coinciden con los resultados de varios estudios previos. Cheshire *et al.* (2005) reportan que los fragmentadores representaron un 20% de riqueza de especies y 24% de la biomasa en ríos tropicales de Australia. En los Andes colombianos se reporta que los fragmentadores representan 13% de la abundancia y 68% de la biomasa de los invertebrados en bolsas de hojarasca (Chará *et al.* 2007). Los fragmentadores representaron un 25% de la abundancia y un 82% de la biomasa de macroinvertebrados bentónicos en ríos de Malasia (Yule *et al.* 2009). Chará-Serna *et al.* (2012) reportan que los fragmentadores representan un 68% de la biomasa y 58% de la abundancia total de macroinvertebrados en paquetes de ho-

jas estudiados en ríos andinos de Colombia. Por su parte, en un estudio de varios ríos insulares de Colombia destacan la alta riqueza (31 taxa) y biomasa de los fragmentadores (Longo y Blanco 2014).

La composición de la dieta de los macroinvertebrados analizados en este estudio muestra pocas taxas especialistas, predominando un solapamiento de las distintas categorías consumidas por los distintos taxa. Este resultado es similar a lo reportado por otros estudios en ríos neotropicales (Henriques-Oliveira *et al.* 2003, Tomanova *et al.* 2006, Rodríguez-Barrios *et al.* 2011, Chará-Serna *et al.* 2012, Granados 2013, Longo y Blanco 2014, Guzmán-Soto y Tamarís-Turizo 2014). Esta flexibilidad mostrada en las dietas de los invertebrados dificulta la asignación de los taxa a una sola categoría trófica. Covich (1988) sugirió que las tramas tróficas tropicales están dominadas por consumidores generalistas. La estrategia de dietas poco especializadas y flexibles parece tener sentido en ambientes hidrológicamente impredecibles, dado que el suministro y persistencia de un determinado recurso es muy variable (Tomanova *et al.* 2006). Es probable que la flexibilidad en la dieta de los macroinvertebrados en ríos tropicales contribuya a incrementar la estabilidad de las poblaciones en estos ambientes fluctuantes.

En el grupo de fragmentadores especialistas se incluyeron solo 3 géneros: *Phylloicus* sp. (Trichoptera), *Tetraglossa* sp. (Coleoptera) y *Stenochironomus* sp. (Diptera). *Phylloicus* sp. es comúnmente encontrado en ríos tropicales asociados a parches de hojarasca y ha sido reportado como fragmentador especialista por varios autores (Chará-Serna *et al.* 2012, Granados 2013, Longo y Blanco 2014). Las larvas de estos organismos son conocidas por construir casas aplanadas con restos de hojas cortadas en círculos (Prather 2003, Reyes-Torres y Ramírez 2018), lo que contribuye aún más con su rol funcional como procesador de la materia orgánica. El género *Tetraglossa* también ha sido reportado como fragmentador especialista (Granados 2013, Longo y Blanco 2013). Solamente estuvo presente en la zona

montana baja y su dieta estuvo basada en MOPG y HONG con proporciones similares a las encontradas en *Phylloicus*. Así mismo, el género *Stenochironomus* sp. fue el único quironómido no incluido dentro del grupo Colector. Henriques-Oliveira *et al.* (2003) describen a este género como un fragmentador especialista cuyo recurso consumido en mayor proporción son fragmentos de hojas y madera, coincidiendo con lo obtenido en esta investigación.

En adición a los fragmentadores especialistas se encuentran los fragmentadores generalistas ó colectores-fragmentadores. En este grupo se incluyen los géneros *Heterelmis* sp. (Coleoptera), *Macrelmis* sp. (Coleoptera), *Nectopsyche* sp. (Trichoptera), *Phanocerus* sp. (Coleoptera) y *Rheocricotopus* sp. (Diptera). Estos taxa presentaron dietas más amplias incluyendo varias categorías de los recursos; sin embargo, la MOPF (42,2%) y MOPG (18,6%) estuvieron presentes en proporciones importantes. Varios estudios coinciden en la clasificación de estos taxa como colectores-fragmentadores (Chara-Serna 2012; Tomanova *et al.* 2006).

Nuestro estudio añade evidencia de la importancia del grupo trófico detritívoro en las tramas tróficas de los ríos tropicales. Tanto el grupo colector-recolector como los fragmentadores especialistas y generalistas resultaron ser abundantes y diversos en los ríos andinos estudiados. Los invertebrados fragmentadores están fuertemente asociados a ríos forestados donde presentan valores altos de abundancia, diversidad y biomasa, cuando se comparan con ríos con cuencas desforestadas (Oester *et al.* 2022). Estos resultados contribuyen a demostrar que la cobertura boscosa no solo es importante para la composición de la fauna acuática sino también para el funcionamiento del ecosistema.

Finalmente, nuestro trabajo contribuye con información importante sobre las dietas de los macroinvertebrados asociados a los paquetes de hojas en los ríos andinos y de esta forma ayudar a identificar los taxa fragmentadores y su papel en el ecosistema lótico. Aunque la composición de las dietas no permite clasificar los invertebrados en grupos funcionales, ha contribuido a mejorar la clasificación trófica de varias taxa y a evidenciar el papel de los grupos detritívoros fragmentadores en estos sistemas lóticos. Para muchos de los géneros estudiados no se tenía información acerca de sus dietas en Venezuela. Un avance importante representa la identificación a nivel de género de muchos organismos de la familia Chironomidae (Diptera), que representa un grupo taxonómico numéricamente importante en los ensamblajes de macroinvertebrados bentónicos en los ríos.

BIBLIOGRAFÍA

ATAROFF, M. y L. SARMIENTO. 2004. Las Unidades Ecológicas de Los Andes. *In.* LaMarca, E y P. J. Soriano. Reptiles de Los Andes de Venezuela. MCTM, Mérida – Venezuela.

BELLO, C. L. y M. CABRERA. 1999. Uso de la técnica microhistológica de Cavender y Hasen en la identificación de insectos acuáticos. *Boletín de Entomología Venezolana.* 14(1): 77-79.

BELLO, C. y M. CABRERA. 2001. Alimentación Ninfal de Leptophlebiidae (Insecta: Ephemeroptera) en el Caño Paso del Diablo, Venezuela. *Rev. Biol. Tropical.* 49: 3-4.

BENKE A. C. y J. B. WALLACE. 1997. Trophic basis of production among riverine caddisflies: implications for food web analysis. *Ecology.* 78: 1132–1145.

BOYERO, L., R. PEARSON, D. DUDGEON, V. FERREIRA, M. GRAÇA, M. GESSNER, A. BOULTON, E. CHAUVET, C. YULE, R. ALBARIÑO, A. RAMÍREZ, J. HELSON, M. CALLISTO, M. ARUNACHALAM, J. CHARÁ, R. FIGUEROA, J. MATHOOKO, J. GONÇALVES, M. MORETTI, A. CHARÁ-SERNA, J. DAVIES, A. ENCA-

LADA, S. LAMOTHE, L. BURIA, J. CASTELA, A. CORNEJO, A. LI, C. M'ERIMBA, D. VILLANUEVA, M. ZÚÑIGA, C. SWAN y L. BARMUTA, 2011. Global patterns of stream detritivore distribution: implications for biodiversity loss in changing climates. *Global Ecology and Biogeography*. 21:134 – 141.

BOYERO, L., R. G. PEARSON, R. J. ALBARIÑO, M. CALLISTO, F. CORREA-ARANEDA, A. C. ENCALADA, F. MASESE, M. S. MORETTI, A. RAMÍREZ, A. E. SPARKMAN, C. M. SWAN, C. M. YULE y M. A. S. GRAÇA. 2020. Identifying Stream Invertebrates as Plant Litter Consumers. In: Bärlocher, Gessner y Graça (Eds.), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. (2 ed.). Springer Nature, Switzerland.

CHARÁ, J., G. PEDRAZA, L. P. GIRALDO y D. HINCAPIÉ. 2007. Efecto de corredores ribereños sobre el estado de quebradas en la zona ganadera del río La Vieja, Colombia. *Agroforestería de las Américas*. 45: 72-78.

CHARÁ -SERNA, A. M., J. D. CHARÁ, M. ZUÑIGA, R. G. PEARSON y LUZ BOYERO. 2012. Diets of leaf litter-associated invertebrates in three tropical streams. *Ann. Limnol. - Int. J. Lim.* 48: 139–144.

CHESHIRE, K., L. BOYERO y R. PEARSON. 2005. Food webs in tropical Australian streams: shredders are not scarce. *Freshwater Biology*. 50: 748-769.

COVICH, A. P. 1988. Geographical and historical comparisons of neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *J. North Am. Benthol. Soc.*7: 361-386.

CUMMINS, K. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review in Entomology*.18:183-206.

DOBSON, M.; A. MAGANA, J. MATHOOKO y F. NDEGWA. 2002. Detritivores in Kenyan Highland streams: more evidence of the paucity of shredders in the tropics? *Freshwater Biology*. 47:909-919.

DOMÍNGUEZ, E. y H. FERNÁNDEZ. 2009. *Macroinvertebrados bentónicos Sudamericanos. Sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo. Argentina.

EPLER, J. 1995. Identification Manual for the Larval Chironomidae (Diptera) of Florida. Department of Environmental Protection. Florida. U. S. A.

GONCALVES, J., M. GRAÇA y M. CALLISTO. 2007. Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology*. 52: 1440–1451.

GRANADOS, C. 2013. Análisis de la dieta de los macroinvertebrados bentónicos en un gradiente altitudinal de la cuenca del río Gaira (Sierra Nevada de Santa María – Colombia). Tesis de Maestría. Universidad de Zulia. Venezuela.

GUZMÁN-SOTO, C. y C. TAMARIS-TURIZO. 2014. Hábitos alimentarios de individuos inmaduros de Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera en la parte media de un río tropical de montaña. *Rev. Biol. Tropical* 62: 169-178.

HAMMER, Ø., D. A. T. HARPER y P. D. RYAN. 2001. Paleontological Statistics Software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*. 4(1): 9 pp.

HEARD, S. B. y J. S. RICHARDSON. 1995. Shredder-collector facilitation in stream detrital food webs: is there enough evidence? *Oikos*. 72: 359-366.

HENRIQUES-OLIVEIRA, A., J. NESSIMIAN y L. DORVILLÉ. 2003. Feeding habits of chironomid larvae (Insecta: Diptera) from a stream in the Floresta da Tijuca, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*. 63: 269-281.

LONGO, M. y J. BLANCO. 2014. Shredders are abundant and species-rich in tropical continental-island low-order streams: Gorgona Island, Tropical Eastern Pacific, Colombia. *Rev. Biol. Tropical*.62: 85-105.

MAGURRAN, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, USA. 256 pp.

MANZO, M. 2005. Key to the South America genera of Elmidae (Insecta: Coleoptera) with distributional data. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 40: 201-208.

MANZO, V. y M. ARCHANGELSKY. 2008. A key to the known larvae of South

American Elmidae (Coleoptera: Byrrhoidea), with a description of the mature larva of *Macrelmis saltensis* Manzo. *International Journal of Limnology*. 44: 63-74.

OESTER, R., P. C. DOS REIS-OLIVEIRA, M. S. MORETTI, F. ALTERMATT y A. BRUDER. 2022. Leaf associated macroinvertebrate assemblage and leaf litter breakdown in headwater streams depend on local riparian vegetation. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05049-7>.

PRATHER, A. 2003. Revision of the Neotropical caddisfly genus *Phylloicus* (Trichoptera: Calamoceratidae). *Zootaxa*. 275: 1-214.

RAMÍREZ, A. y P. GUTIÉRREZ-FONSECA. 2014. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America a critical analysis and review of existing literature. *Rev. Biol. Tropical*. 62: 155-167.

REYES-TORRES, L. J. y A. RAMÍREZ. 2018. Historia de vida y fenología de *Phylloicus pulchrus* (Trichoptera: Calamoceratidae) en una quebrada de bosque tropical lluvioso de Puerto Rico. *Rev. Biol. Tropical*. 66: 814-825.

RÍOS-TOUMA, B., A. ENCALADA y N. PRAT-FORNELLS. 2009. Leaf litter dynamics and its use by invertebrates in a high altitude tropical Andean stream. *Int. Rev. Hydrobiol.* 94: 357–371.

RODRÍGUEZ-BARRIOS, J., R. OSPINA-TÓRRES, y R. TURIZO-CORREA. 2011. Grupos funcionales alimentarios de macroinvertebrados acuáticos en el río Gaira, Colombia. *Rev. Biol. Tropical*. 59: 1537-1552.

ROLDÁN, G. 1996. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Colombia. 217 pp.

ROSI-MARSHALL, E. J., H. A. WELLARD-KELLY, R. O. HALL Jr y K. A. VALLIS. 2016. Methods for quantifying aquatic macroinvertebrate diets. *Freshwater Science*. 35(1): 229–236.

RUEDA-DELGADO, G., K. M. WANTZEN y M. BELTRAN-TOLOSA. 2006. Leaf-

litter decomposition in an Amazonian floodplain stream: effects of seasonal hydrological changes. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25: 233–249

TOMANOVA, S. E. GOITIA y J. HELESIC. 2006. Trophic Levels and Functional Feeding Groups of Macroinvertebrates in Neotropical Streams. *Hydrobiology*, 556: 251-264.

WANTZEN, K. y R.WAGNER.2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical – temperate comparison. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25: 214-230.

WRIGHT, M. S. y A. P. COVICH. 2005. The effect of macroinvertebrate exclusion on leaf breakdown rates in a tropical headwater stream. *Biotropica*. 37: 403-408.

Yule, C., M. LEONG, K. LIEW, L. RATNARAJAH, K. SCHMIDT, H. WONG, R. PEARSON y L. BOYER, 2009. Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. *J. N. Am. Benth. Soc.* 28: 404-415.

**BOLETÍN
DEL CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS**

AN INTERNATIONAL JOURNAL OF BIOLOGY

PUBLISHED BY THE UNIVERSITY OF ZULIA, MARACAIBO, VENEZUELA

Vol. 56, Nº 2, Pp. 155-342, Julio-Diciembre 2022

CONTENTS

Daño estacional por ardillas rojas (<i>Notosciurus granatensis</i> Humboldt 1811) a mazorcas de cacao (<i>Theobroma cacao</i> L.) en Mérida, Venezuela. <i>Misael Molina Molina y Marina Mazón.....</i>	155
<i>Paracymus</i> of Venezuela (Coleoptera: Hydrophilidae: Laccobiini), adición de seis nuevas especies: Parte VI. <i>Mauricio García and Erickxander Jiménez-Ramos.....</i>	167
Parasite fauna in bats of the Eastern plains of Venezuela. <i>Israel Cañizales and Ricardo Guerrero.....</i>	198
Floristic and structure of riparian forest in a sector of the Yudi and Erebató river, Caura river higher river basin, Bolívar state, Venezuela. <i>Wilmer Díaz-Pérez and Raúl Rivero.....</i>	225
Composition of the community in the coastal zone of Santa Rita municipality, Zulia state, Venezuela. <i>Luis Lárez and Jinel Mendoza.....</i>	249
Plant communities under the shade <i>Prosopis juliflora</i> (Sw.) DC., “Antonio Borjas Romero” University city, University of Zulia, Maracaibo, Venezuela. <i>Antonio Vera.....</i>	276
Structure and diet of aquatic macroinvertebrates in leaf litter patches of Venezuelan Andean streams: Role of shredders. <i>José Elí Rincón-Ramírez y María Leal-Duarte</i>	291
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS.....	327