

## Preferencias alimentarias de *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae) en un río Neotropical de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia

Cesar E. Tamaris-Turizo<sup>1\*</sup>, Katty Gómez Arrieta<sup>1</sup>, Gabriel A. Pinilla-A.<sup>2</sup>

1 Universidad del Magdalena, Carrera 32 No. 22 – 08, Santa Marta, Colombia, Grupo de Investigación en Biodiversidad y Ecología Aplicada, ctamaris@unimagdalena.edu.co, kattygomez595@gmail.com

2 Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Biología, Grupo de Investigación en Biodiversidad, Biotecnología y Conservación de Ecosistemas, Bogotá, Colombia, gapinillaa@unal.edu.co

\* Autor de correspondencia

Recibido 08-X-2019. Corregido 07-VII-2020. Aceptado 31-VIII-2020.

**ABSTRACT: Feeding preferences of *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae) in a Neotropical river of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia.** **Introduction:** Fragmentation of allochthonous material by aquatic insects is a functional process that has been little studied in Colombian rivers. One of the most abundant shredder genus in American tropical stream ecosystems is the caddisfly genus *Phylloicus* (Calamoceratidae). **Objective:** in this study we evaluate the effect of chemical (nitrogen, phosphorus and lignin) and physical (toughness) attributes of leaves of three dominant tree species (*Ficus tonduzii*, *Zygia longifolia* and *Clusia multiflora*) in the riverine area of the middle section of the Gaira river, on leaf preferences and larval growth of a species of *Phylloicus*. **Methods:** multiple food selection field experiments were performed, in which experimental chambers were located in the river for twenty-one days. For the assessment of leaf quality, leaves were collected in the river, dried and pulverized to perform chemical analyzes. **Results:** there were no significant differences in lignin and phosphorous percentages between the leaves of the three species, but nitrogen content and leaf toughness differed among them. The leaves of *C. multiflora* were softer ( $180.1 \pm 53.9$  g) than those of *F. tonduzii* ( $285.3 \pm 88.4$  g) and *Z. longifolia* ( $232.3 \pm 60.8$  g), but without differences between the last two species. The *Z. longifolia* leaves also had more nitrogen ( $1.9 \pm 0.0$  %) than those of the other species ( $1 \pm 0.0$  %). Regarding leaf selection, *Phylloicus* sp. larvae used in greater proportion the leaves of *C. multiflora*. Although lignin and phosphorous differences were not significant, the leaves of *C. multiflora* had lower toughness, which could make them more palatable for *Phylloicus* sp. On the other hand, the daily specific growth of the larvae was higher when they used leaves of *F. tonduzii*. **Conclusions:** our findings seem to indicate that the most preferred leaves were not necessarily those of better nutritional quality and suggest that leaf toughness was the most important variable in the selection of leaf litter by the larvae of *Phylloicus* sp.

**Key words:** foliar physical and chemical quality; leaf toughness; macroinvertebrate biomass; shredders; Gaira River.

Tamaris-Turizo, C.E., Gómez Arrieta, K., Pinilla-A. G.A. (2020). Preferencias alimentarias de *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae) en un río Neotropical de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 68(Supl. 2), S79-S91.

Dentro de los insectos acuáticos, el orden Trichoptera hace parte de los grupos que poseen mayor riqueza taxonómica y sus larvas se encuentran en casi todos los sistemas dulceacuícolas del mundo (Springer, 2006). La adaptación de estas larvas a microhábitats muy

variados favorece su alta diversidad, reflejada a su vez en la ocupación de múltiples nichos tróficos (de Moor & Ivanov, 2008). Dentro de este grupo de organismos se destaca el género *Phylloicus* (Calamoceratidae), categorizado principalmente en el gremio trófico

de los detritívoros y en el grupo funcional alimenticio de los fragmentadores-recolectores (Cummins & Klug, 1979; Chará-Serna, Chará, Zúñiga, Pedraza, & Giraldo, 2010; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014; Guzmán-Soto & Tamaris-Turizo, 2014). Estos grupos tienen una gran importancia en la descomposición de la materia orgánica gruesa (principalmente alóctona), dado que transfirieron la energía de este material a otros consumidores (Cummins, Merritt & Andrade, 2005; Merritt, Cummins, & Berg, 2008, Pedroza-Ramos & Caraballo, 2016). La actividad de alimentación y las tasas metabólicas de las especies del género *Phylloicus* son altas y determinan un rol importante en el procesamiento de la hojarasca de origen terrestre, un proceso ecológico clave en los ecosistemas fluviales (Cárdenas-Calle & Mair, 2014; Tonello Naziloski, Tonin, Restello, & Hepp, 2016).

Los procesos ecológicos en los sistemas fluviales neotropicales han sido poco estudiados (Allan y Castillo, 2007). Su valoración permitiría entender mejor su funcionamiento en aspectos como tasas metabólicas, descomposición, fragmentación y respuesta ante fenómenos como la sequía y el cambio climático (Martins et al., 2017; Landeira-Dabarca, Pérez, Graça, & Boyero, 2018; Reyes-Torre, & Ramírez, 2018). Graça et al. (2001) evaluaron la calidad de las hojas como recurso alimentario para las larvas de insectos fragmentadores de Venezuela y Portugal; estos autores determinaron que las especies de fragmentadores estudiadas, tanto de la zona templada (*Gammareus pulex* y *Sericostoma vittatum*) como de la región tropical (*Nectopsyche argentata* y *Phylloicus priapulus*), discriminaron claramente entre los tipos de alimentos y mostraron el mismo patrón de preferencia, seleccionando en mayor proporción las hojas acondicionadas (incubadas previamente en bolsas sumergidas en el agua) y en menor medida las no acondicionadas. En Venezuela, Rincón y Martínez (2006) realizaron un estudio ecológico de preferencia y encontraron que las larvas de *Phylloicus* sp. consumieron en mayor proporción las hojas de *Ficus* sp. debido a que contienen

mayores concentraciones de nutrientes que el resto de las especies vegetales evaluadas; también hallaron que para la elaboración de sus casas estos invertebrados seleccionan las hojas de *Anacardium* sp., las cuales tuvieron mayor dureza y mayor contenido de lignina. En Brasil se han realizado varias investigaciones que implican la evaluación de las preferencias de especies del género *Phylloicus*. Así, por ejemplo, Moretti, Loyola, Becker y Callisto (2009) determinaron que la abundancia de las especies productoras de hojarasca en la ribera de un río del Cerrado en Brasil, así como las concentraciones de compuestos fenólicos en las hojas, son variables importantes para *Phylloicus* sp. al momento de seleccionar los materiales para la construcción de sus casas. En otra corriente del Cerrado, Navarro, Rezende y Gonçalves (2013) demostraron que las larvas de *Phylloicus* sp. consumen mayormente las hojas que contienen un menor porcentaje de compuestos refractarios y secundarios, independientemente de temperatura. Reis et al. (2019) compararon la preferencia de *Phylloicus* sp. con hojas de dos biomas distintos y encontraron que este fragmentador utilizó las hojas provenientes de la Mata Atlántica pero no las del Cerrado, las cuales son más ricas en compuestos como lignina, celulosa, fenoles y taninos que las hacen menos atractivas para los invertebrados.

En Colombia los estudios sobre el orden Trichoptera se han enfocado principalmente a su taxonomía y su distribución espacial y temporal (i.e., Quesada, 2000; Mosquera, Bejarano, & Asprilla, 2006; Vásquez, Ramírez, Reinoso, & Guevara, 2010; Vásquez, Ramírez, & Reinoso, 2014; Serna, Tamaris-Turizo, & Moreno, 2015), sin que se haya investigado sobre sus preferencias alimentarias. Como se mencionó, las especies del género *Phylloicus* son importantes en la fragmentación y descomposición de la hojarasca (Wiggins, 2004; Springer, 2006; Zamora-Muñoz, Sáinz-Bariáin, & Bonada, 2015), lo que hace importante estudiar estos macroinvertebrados, en especial en cuencas con bosques ribereños que aportan materiales orgánicos de gran tamaño a los sistemas fluviales (Mancilla, Valdovinos, Azocar,

Jorquera, & Figueroa, 2009; Romero, Cozano, Gangas, & Naulin, 2014, Torres-Zambrano & Torres-Zambrano, 2016). Asimismo, es necesario evaluar dicha materia orgánica proveniente de los árboles ribereños, puesto que esta es la base energética principal para los ríos con áreas boscosas (Cummins, & Klug, 1979; Vannote, & Minshall, 1982; Graça, 1993).

Muchos de los bosques ribereños de la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM) están afectados por el incremento de las actividades agropecuarias y ganaderas (ProSierra, 1999; Gutiérrez, 2009; Tamaris-Turizo, Rodríguez-Barrios & Ospina-Torres, 2013, Fontalvo & Tamaris-Turizo, 2018). Por lo tanto, es indispensable valorar el aporte de la materia orgánica y los nutrientes que se realiza a través de la hojarasca producida por dichos bosques, ya que estos recursos son utilizados directa o indirectamente por los organismos presentes en el río, entre ellos, los tricópteros del género *Phylloicus*. La calidad de las hojas varía para cada especie, de manera que pueden ser palatables o no para la alimentación, el sustento y el refugio de los invertebrados. A través de este estudio se buscó determinar las preferencias alimentarias y el crecimiento de las larvas de *Phylloicus* sp. expuestas a hojas de tres especies vegetales (*Ficus tonduzii*, *Zygia longifolia* y *Clusia multiflora*) dominantes en la parte media del río Gaira –SNSM–, teniendo en cuenta la composición física (dureza) y química (lignina, nitrógeno y fósforo) de las hojas. Por consiguiente, se plantearon las siguientes hipótesis: i) *Phylloicus* sp. utilizará en mayor proporción las especies de hojas que tengan mayor contenido de nitrógeno y fósforo y menor dureza, y ii) el crecimiento de las larvas de *Phylloicus* sp. será mayor si se alimentan con hojas que contengan mayor concentración de nutrientes.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Sitio de instalación del experimento:** los experimentos se realizaron en la parte media del río Gaira –SNSM–, en el sitio conocido como Hacienda La Victoria. El lugar se localiza entre los 11°07'44.2" N y los 74°05'35.8" W,

a 900 m de altitud. La precipitación media anual (periodo 1980-2014) es de 2249 mm y la temperatura promedio anual del mismo periodo es de 21.5 °C. La zona de vida corresponde al Bosque húmedo Tropical (Bh-T) según la clasificación propuesta por Espinal y Montenegro (1963). En algunos sectores se desarrollan actividades ganaderas de baja intensidad. A pesar de esto, la vegetación ribereña ha conformado un bosque de galería que presenta árboles de gran tamaño (dosel mayor de 15 m), dentro de los que se destacan *Ficus insipida*, *F. tonduzii*, *Guarea guidonia*, *Myrsine costarricensis*, *Vismia baceifera* y *Trichospermum mexicanum* (Cuadrado, 2005; Gutiérrez, 2009), especies que proporcionan sombra sobre gran parte del río. Otras especies dominantes, pero de menor altura, son *Zygia longifolia* y *Clusia multiflora* (Quintero, Castellanos-Barliza, Peláez, & Tamaris-Turizo, 2015).

El bosque de la ribera izquierda se extiende entre 50 y 70 m perpendicularmente al río (colinda con cultivos de café), mientras que en la ribera derecha la franja del bosque supera los 100 m y limita con vegetación secundaria. El tramo del río donde se realizaron los experimentos presenta una alta heterogeneidad de microhábitats con dominancia de gravas y piedras (diámetro promedio 30 cm) y se observan zonas de corrientes rápidas, corrientes lentas y algunos pozos.

**Diseño del experimento:** los experimentos se desarrollaron entre febrero y abril del 2017, correspondiente al periodo de bajas precipitaciones para la zona. En el sitio de estudio se recolectaron larvas de *Phylloicus* sp. de las acumulaciones de hojas a lo largo de un tramo del río de aproximadamente 200 m. Los organismos se mantuvieron en bandejas con agua del río para aclimatarlos antes de iniciar los experimentos. Se seleccionaron preferiblemente larvas juveniles con tallas similares (promedio: 7.63 ± 1.26 mm de longitud total) para evitar que al final del experimento llegaran al estado de pupa. Los experimentos se realizaron en un tramo de lecho plano, recto y homogéneo de 200 m del río, en el cual las

condiciones de velocidad de la corriente, profundidad y ancho fueron uniformes. En este tramo se ubicaron 56 cámaras experimentales, cada una de 7 cm de lado, fabricadas en acrílico transparente. El diseño de las cámaras experimentales se modificó del modelo empleado por Donato-Rondón, Morales-Duarte y Castro-Rebolledo (2010). Las cámaras presentaron tres aberturas circulares de 3.5 cm de diámetro cubiertas con una malla de 0.1 mm de poro, para permitir el flujo continuo de agua y evitar la acumulación de la biopelícula. Las cámaras se dispusieron aleatoriamente y se anclaron con varillas de acero al lecho del río para evitar que fueran arrastradas por la corriente (Donato et al., 2010). Las cámaras quedaron a la mitad de la columna de agua, para evitar que se llenaran de sedimentos.

#### **Análisis químicos y físicos de las hojas:**

previo a la instalación del experimento se recolectaron de la zona ribereña del sitio de estudio 200 g (peso húmedo) de hojas de cada especie arbórea seleccionada (*F. tonduzii*, *Z. longifolia* y *C. multiflora*); todas las hojas presentaban la misma apariencia, es decir, recién caídas, sin evidencia de haber sido consumidas por animales y sin rasgaduras grandes. Los paquetes de hojas se transportaron al laboratorio donde se secaron en un horno Venticell MMM a 60 °C hasta alcanzar peso constante y se almacenaron pulverizadas en un recipiente libre de humedad. Se tomaron 15 g de cada especie para los análisis de fósforo total (espectrofotometría U.V-VIS), nitrógeno total (método Kjendalh) y lignina (método gravimétrico-permanganato de potasio), de acuerdo con los procedimientos normativos del Laboratorio de Análisis Químicos y Bromatológicos de la Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín. La dureza de las hojas se midió con un analizador digital de textura BROOKFIELD CT3 (punzón de 0.5 mm de diámetro), el cual determina la fuerza física (g) que se requiere para perforar el tejido vegetal; este análisis se realizó en el Laboratorio de Postcosecha y Control de Calidad de Granos y Semillas (Departamento de Ingeniería Civil y

Agrícola, Universidad Nacional de Colombia Sede Bogotá).

#### **Experimento de selección del alimento:**

para este experimento se realizaron dos tratamientos. En el primero se evaluó la utilización de las hojas por parte de las larvas. Para esto se emplearon ocho fracciones de hojas de cada especie de planta (*F. tonduzii*, *Z. longifolia* y *C. multiflora*), cada una de 4 cm<sup>2</sup>, previamente secadas y rehidratadas durante 48 horas para evitar la flotabilidad. Las larvas se tomaron del río en el momento de la instalación del experimento y se depositaron de manera individual en cada cámara (en total 24 cámaras experimentales), con 8 repeticiones por tratamiento; cada especie vegetal se utilizó por separado. En el segundo tratamiento se combinaron las especies vegetales para comprobar si las larvas seleccionaban una especie en particular (en total 32 cámaras experimentales). Inicialmente se combinaron las tres especies y posteriormente se mezclaron por pares de especies. En estos casos, en cada cámara se le colocaron 4 fragmentos de cada especie de hoja con las siguientes combinaciones: *F. tonduzii* y *C. multiflora*; *F. tonduzii* y *Z. longifolia*; *Z. longifolia* y *C. multiflora*; *F. tonduzii*, *Z. longifolia* y *C. multiflora*. Se realizaron 8 repeticiones por tratamiento. Cada tratamiento tuvo una duración fija de 21 días. Mediante una inspección directa en campo, se consideró que existía utilización de una hoja si su uso correspondía mínimo a las 2/3 partes de la fracción inicial (Rincón, & Martínez, 2006; Moretti et al., 2009); estos datos se registraron como porcentaje del área utilizada de cada hoja. Se hicieron observaciones adicionales sobre las hojas preferidas por las larvas para la construcción de sus refugios.

**Experimento de crecimiento:** con el fin de evaluar el crecimiento de las larvas al finalizar el experimento, se midió periódicamente el incremento de la longitud total (desde la parte anterior de la cabeza hasta la parte terminal del abdomen) de todos los organismos expuestos a dietas monoespecíficas y combinadas. Para esto, se tomaron fotos de los organismos

y una escala de referencia (regla) con una cámara digital y las imágenes se procesaron en el software ImageJ (Rasband, 2012). Las mediciones se realizaron al inicio del experimento (día 0) y en los días 8, 15 y 21 (Rincón, & Martínez, 2006). Para calcular la biomasa de las larvas se utilizó el modelo potencial  $Y = aX^b$  propuesto por Becker, Moretti y Callisto (2009), en el que  $a$  y  $b$  son constantes,  $Y$  es el peso seco y  $X$  es la longitud. Las tasas de crecimiento de larvas se evaluaron con la siguiente ecuación:

$$TCED = (P_f - P_i) / (P_i \times t) \times 100$$

Donde TCED (SDGR por sus siglas en inglés) es la tasa de crecimiento específico diario de las larvas expresada en % de la masa ganada,  $P_f$  y  $P_i$  son la masa final e inicial de las larvas en  $\mu\text{g}$  y  $t$  es el período (días del experimento) (Feio, & Graça, 2000; Rincón, & Martínez, 2006).

**Análisis de datos:** se compararon los contenidos de nitrógeno total, fósforo total y lignina entre las tres especies de hojas mediante análisis de varianzas (ANOVA) de una vía, comprobando previamente el cumplimiento de los supuestos de distribución normal de los residuos y homogeneidad de las varianzas. La prueba de Kruskal-Wallis ( $H'$ ) se utilizó cuando los datos no presentaron una distribución normal. La preferencia se determinó comparando el porcentaje de la fracción de las hojas utilizadas por las larvas del experimento uno con un ANOVA de una vía para determinar si hubo diferencias significativas. La preferencia de hojas descrita en el experimento dos (dos

fragmentos de hojas de dos diferentes especies) se determinó usando una prueba de Hotelling  $T^2$ ; mientras que la comparación simultánea de las tres especies de plantas se realizó mediante un análisis de varianzas multivariado no paramétrico (NPMANOVA) con 9999 permutaciones, y para conocer entre qué pares de variables hubo diferencia se usó la prueba *post hoc* de Bonferroni. Las TCEDs de los organismos se compararon mediante ANOVAs, para lo cual se usaron los datos correspondientes a  $t=0$  y  $t=21$ . Los datos de las TCEDs se transformaron con  $\log(x+1)$ . Finalmente, se evaluó el crecimiento de las larvas durante los diferentes días mediante la función propuesta por Becker et al. (2009). La prueba de Hotelling  $T^2$  y el NPMANOVA se realizaron en el programa PAST 3.0 (Hammer Harper & Ryan, 2001). Los demás análisis se realizaron con el paquete estadístico StatR en RWizard v. Beta 1.0 (Guisande, Vaamonde, & Barreiro, 2014).

## RESULTADOS

Se presentaron diferencias en los valores de la dureza ( $H' = 25.58$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.05$ ); las hojas de *F. tonduzii* ( $285.3 \pm 88.4$  g) y *Z. longifolia* ( $232.3 \pm 60.8$  g) fueron en conjunto significativamente más duras que las hojas de *C. multiflora* ( $180.1 \pm 53.9$  g) (Tabla 1). Las concentraciones de lignina foliar no mostraron diferencias estadísticas entre las tres especies de plantas ( $H' = 1.68$ ,  $df = 2$ ,  $p > 0.05$ ). Con relación a los nutrientes en las hojas, no se presentaron diferencias significativas en las concentraciones de fósforo ( $F = 0.405$ ,  $df = 2$ ,  $p > 0.05$ ), pero sí en la proporción de nitrógeno ( $F = 4.25$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.05$ ), con *Z. longifolia*

TABLA 1

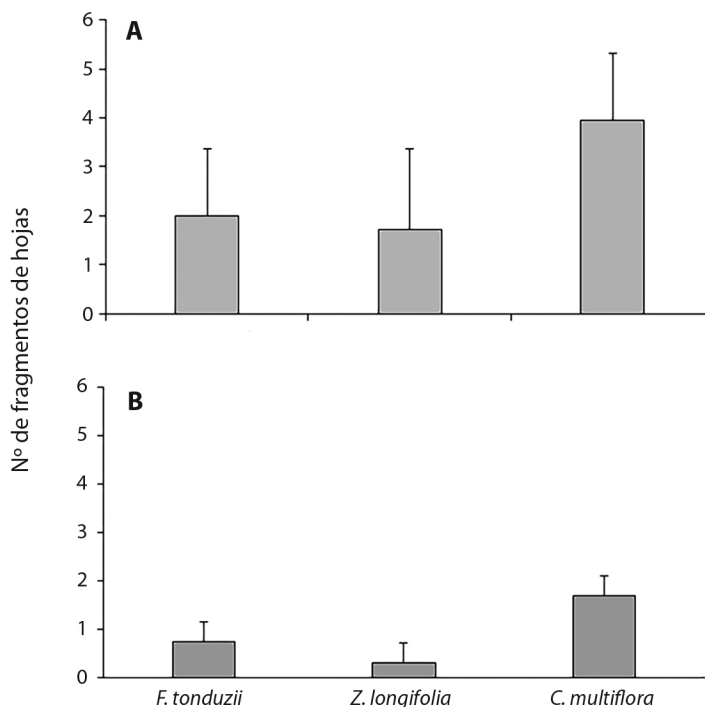
Propiedades físicas y químicas de las hojas usadas en los dos experimentos. El asterisco indica diferencias significativas

TABLE 1

Physical and chemical properties of the leaf used in both experiments. The asterisk indicates significant differences

| Especie de hoja      | Dureza (g)         | Lignina (%)    | Nitrógeno (%)   | Fósforo (%)        |
|----------------------|--------------------|----------------|-----------------|--------------------|
| <i>F. tonduzii</i>   | $285.3 \pm 88.4$   | $23.4 \pm 3.5$ | $1.0 \pm 0.0$   | $0.0499 \pm 0.09$  |
| <i>Z. longifolia</i> | $232.3 \pm 60.8$   | $22.8 \pm 3.3$ | $1.9 \pm 0.0^*$ | $0.0508 \pm 0.014$ |
| <i>C. multiflora</i> | $180.1 \pm 53.9^*$ | $19.4 \pm 3.8$ | $1.0 \pm 0.0$   | $0.0578 \pm 0.010$ |





**Fig. 1.** Utilización de fragmentos de hojas por larvas de *Phylloicus* sp. **A.** en el tratamiento con hojas de especies individuales y **B.** en el tratamiento de combinaciones de hojas de las tres especies. La línea vertical representa la desviación estándar.

**Fig. 1.** Use of leaf fragments by larvae of *Phylloicus* sp. **A.** in the treatment with leaf of individual species and **B.** the treatment with leaf combinations of the three species. The vertical line represents the standard deviation.

como la especie con los mayores porcentajes ( $1.9 \pm 0.0$  %, Tabla 1).

#### Experimento de selección del alimento:

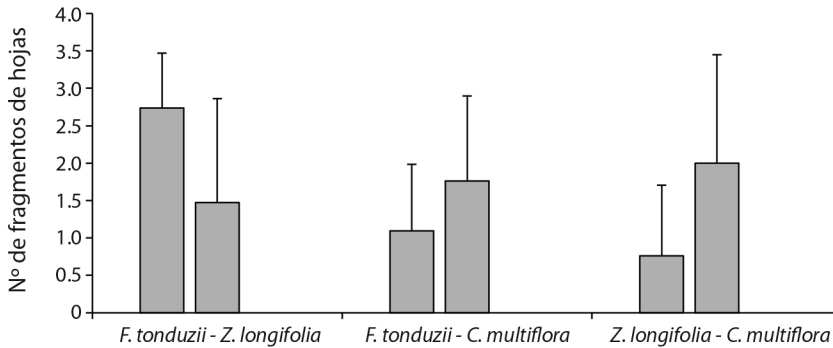
en el primer experimento, en el que se evaluaron las hojas de cada especie de planta por separado, se detectaron diferencias en el uso, siendo *C. multiflora* la de mayor utilización ( $F = 11.61$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.05$ ) (Fig. 1a). En los experimentos en los que se emplearon hojas de las tres especies juntas, las larvas fueron selectivas (PERMANOVA, pseudo  $F = 4.89$ ,  $p < 0.01$ ) y prefirieron en mayor proporción hojas de *C. multiflora* ( $61.8 \pm 1.3$  %), seguidas por las hojas de *F. tonduzii* ( $27.3 \pm 0.9$  %) y las de *Z. longifolia* ( $10.9 \pm 0.5$  %) (Fig. 1b). En los experimentos de combinación de hojas de dos especies, las larvas prefirieron las hojas de *C. multiflora* en cualquier arreglo. Sin embargo,

cundo se combinaron hojas de *F. tonduzii* y *Z. longifolia*, las larvas usaron en mayor proporción las hojas de *F. tonduzii* (Hotelling  $T^2 = 72$ ,  $F = 12$ ,  $p > 0.05$ ) (Fig. 2).

**Evaluación del crecimiento:** se observaron diferencias estadísticas al comparar las TCEDs ( $F = 7.186$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.05$ ), con un mayor incremento cuando las larvas se alimentaron de las hojas de *F. tonduzii* que cuando lo hicieron con hojas de las otras especies de plantas (Fig. 3).

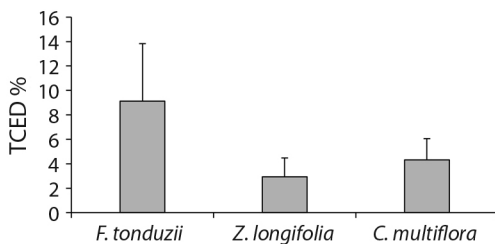
#### DISCUSIÓN

En el río Gaira, *Phylloicus* sp. prefirió las hojas de *C. multiflora*; los datos señalan que este tricóptero utilizó más estas hojas, las cuales fueron más blandas y que tendieron



**Fig. 2.** Cantidad de fragmentos de hojas utilizadas por larvas de *Phylloicus* sp. en experimentos de alimentación por combinaciones de parejas. La línea vertical representa la desviación estándar.

**Fig. 2.** Use of leaf fragments by larvae of *Phylloicus* sp. in the experiment of feeding by pair-leaf. The vertical line represents the standard deviation.



**Fig. 3.** Tasas de crecimiento diarias específicas (TCED) de las larvas de *Phylloicus* sp. expuestas a hojas de las tres especies de plantas durante 21 días. La línea vertical representa la desviación estándar.

**Fig. 3.** Specific daily grown rate (SDGR) of larvae of *Phylloicus* sp. exposed to three vegetable species during 21 days. The vertical line represents the standard deviation.

a presentar mayor concentración de fósforo y menor de lignina (Tabla 1), aunque estadísticamente la cantidad de estos dos compuestos no difirió entre las especies arbóreas consideradas. En concordancia con este mayor uso, se esperaba que el crecimiento fuera mayor en las larvas que utilizaron las hojas de *C. multiflora*, pero estos invertebrados crecieron más cuando usaron hojas de *F. tonduzii*, las cuales mostraron tendencia a ser más duras, tener más lignina y menores concentraciones de fósforo. Es probable que los métodos empleados para la determinación de los compuestos foliares pudieron no ser lo suficientemente sensibles para detectar las diferencias entre especies,

e influyeran en estos resultados, o que haya ocurrido lixiviación de nutrientes en la fase de acondicionamiento de las hojas y esto haya afectado la palatabilidad. Sin embargo, las hojas más duras son probablemente las más pesadas por unidad de superficie y, por lo tanto, la utilización de una menor cantidad de estas hojas podría representar la explotación de una misma (o incluso una mayor) cantidad de hojas medidas en términos de masa. Para corroborar esta suposición será necesario en posteriores estudios cuantificar la masa seca de hojarasca ofrecida y la restante luego de su exposición a las larvas.

En general, la vegetación ribereña de zonas tropicales presenta diferencias en el contenido de nutrientes y en la dureza de las hojas (Irons, Oswood, Stout, & Pringle, 1994). En nuestro estudio, las hojas de las tres especies no difirieron significativamente de sus concentraciones de fósforo y lignina, pero sí en su dureza y en la cantidad de nitrógeno. Los porcentajes de fósforo en *F. tonduzii* y *Z. longifolia* fueron similares, mientras que en *C. multiflora* este nutriente fue ligeramente mayor, aunque esta diferencia no fue significativa. En cuanto al nitrógeno, las hojas de *Z. longifolia* presentaron valores significativamente más altos, muy similares a los encontrados para esta especie (1.87 %) por Ardón y Pringle (2008) en un bosque ribereño de la selva lluviosa de Costa Rica.

Estos hallazgos parecen indicar que la dureza, más que los nutrientes, es una variable que modula la preferencia de las larvas de *Phylloicus* sp. como organismos fragmentadores de la hojarasca en el río Gaira. Éste hecho también fue confirmado por Biasi, Cogo, Hepp & Santos (2019a) en estudios experimentales en un río del sureste de Brasil y bajo condiciones de laboratorio al evaluar la preferencia de hojas por parte de *Phylloicus* sp.

El proceso de descomposición de las hojas es diferente en cada especie y el lavado por la corriente provoca algunas disimilitudes en la retención y en la acumulación de nutrientes como el nitrógeno y el fósforo (Peluffo, 2013; Biasi et al. 2019). Los compuestos químicos como el nitrógeno se eliminan fácilmente y suelen tener baja representatividad en algunas especies durante las primeras etapas de descomposición (Bonilla, Roncallo, Jimeno, & García, 2008). Esta acción de lixiviado hace que la mayor parte de los nutrientes se eliminen en las primeras 24 a 48 horas (Park, & Cho, 2003; Limon, Hossain, & Spiecker, 2018). Dado que el experimento se hizo con hojas previamente rehidratadas por dos días, es posible que este proceso haya favorecido la pérdida de parte de los nutrientes en los fragmentos de hojas antes de ser ofrecidas a las larvas de *Phylloicus* sp., lo que podría modificar las preferencias de los invertebrados. Por lo tanto, este efecto podría ser relevante y deberá tenerse en cuenta en los futuros experimentos de descomposición y de utilización de la hojarasca por macroinvertebrados.

La dureza de las hojas de los bosques tropicales está asociada a la producción de metabolitos secundarios para su defensa contra microorganismos y herbívoros (Torres, 2016). En nuestro estudio, los valores de dureza de las hojas de los tres taxones vegetales fueron relativamente altos, en comparación con los medidos en otras especies del bosque ribereño de Costa Rica, en donde Ardón y Pringle (2008) hallaron durezas que variaron entre 12 g para *Trema integerrima* y 230-232 g para *Z. longifolia*. Es notable que la dureza de las hojas de *Z. longifolia* en Costa Rica fue equivalente

a la obtenida en el río Gaira. La lignina tendió a ser menor en *C. multiflora*, al igual que su dureza; esta correspondencia entre las dos variables también fue hallada en las plantas evaluadas por Ardón y Pringle (2008), quienes registraron que las hojas con bajo contenido de lignina fueron también las menos duras. Estos autores encontraron porcentajes de lignina en *Z. longifolia* del 28.36 al 30.28 %, más altos que los registrados en nuestro estudio, mientras que otras especies ribereñas estudiadas por ellos mostraron porcentajes mucho menores (entre 5.57 y 18.34 %). Martínez, Franceschini y Poi (2013) sugieren que la lignina actúa como elemento disuasorio de la alimentación, interviniendo en la dureza de los tejidos y reduciendo la palatabilidad de las plantas. Por lo tanto, las hojas con mayor contenido de lignina y dureza más elevada tienden a ser en general las menos preferidas.

Los resultados de este trabajo coinciden con lo encontrado por Rincón y Martínez (2006) en Venezuela, por Graça y Cressa (2010) en Venezuela y Portugal y por Navarro et al. (2013) y Biasi et al. (2019a) en Brasil. Dichos investigadores sugieren que posiblemente la alimentación de las larvas de *Phylloicus* sp. esté influenciada por la dureza y por el contenido de nutrientes y compuestos secundarios y estructurales de las hojas. Aunque en nuestro trabajo no se evaluó la presencia de microorganismos en las hojas, estudios como el de Graça et al. (2001) registraron que las larvas prefieren alimentarse de hojas acondicionadas (con microorganismos) y con alto contenido de nutrientes, y Arsuffi y Suberkropp (1986) y Razende et al. (2019) hallaron que algunos tricípteros fragmentadores prefieren hojas colonizadas por hongos, antes de que se produzcan cambios físicos en la matriz de la hoja. Mientras que Biasi et al. (2019b) encontraron que *Phylloicus* prefirió alimentarse de gramíneas acondicionadas y colonizadas por hongos en lugar de hojas de árboles bajo las mismas condiciones. Sin embargo, independientemente de la carencia de información en nuestro trabajo sobre la colonización por parte de microorganismos, parece evidente que la dureza foliar



es un condicionante que pudo retrasar la colonización y por lo tanto el acondicionamiento de la hojarasca, lo que pudo haber determinado diferencias en la calidad del recurso empleado por las larvas de *Phylloicus* sp., tanto para el consumo como para la elaboración de sus refugios. A pesar de esto se ha documentado la preferencia de hojas con mayor dureza para la construcción de casas (Basi et al. 2019a).

Las larvas de *Phylloicus* sp. del río Gaira prefirieron, en muy baja proporción, las hojas de *Z. longifolia*, que tuvieron altos contenidos de lignina y una alta dureza. Todas las especies de hojas fueron utilizadas para la construcción de las casas cuando se ofrecieron individualmente; sin embargo, se apreció por observación directa que cuando estuvieron en combinación, prefirieron elaborar sus casas con las hojas de *Z. longifolia*. Al parecer, las larvas de *Phylloicus* sp. seleccionarían para la construcción de sus refugios las hojas con una composición química que pudiera inhibir la colonización por hongos, que tuvieran altas concentraciones de lignina y polifenoles y que mostraran una mayor dureza, lo que retardaría el proceso de descomposición; estas observaciones coinciden con lo registrado por Moretti et al. (2009) y Basi et al. (2019a). Por otra parte, las larvas no solo trituraron las hojas durante el experimento de alimentación, sino que también se observó un patrón de raspado de dichas hojas, en especial en *C. multiflora*. Ferreira et al. (2015) documentaron que las larvas de Trichoptera en diversas etapas de su vida consumen diferentes tamaños y tipos de partículas, y eso sirve como un mecanismo para reducir la competencia. Según estos autores, las larvas del género *Phylloicus* son especialmente flexibles en su comportamiento dietario.

Como se mencionó, los resultados de los experimentos de crecimiento no coincidieron con los ensayos de preferencia de alimentos. Las larvas mostraron un crecimiento diario específico mayor cuando se alimentaron con las hojas de *F. tonduzii*, en comparación con las hojas de las otras dos especies. Estos resultados parecen sugerir que a pesar de que las larvas de *Phylloicus* sp. prefieren las hojas de *C.*

*multiflora* por ser más blandas y más palatables (de fácil fragmentación), estas no son necesariamente las de mejor calidad nutricional, mientras que las hojas de *F. tonduzii* podrían ser más asimilables por esta especie de tricóptero. Se requerirán análisis bromatológicos más detallados para confirmar esta suposición, pero en principio es posible presumir que existen otras variables que podrían influir en el mayor crecimiento otorgado por las hojas de *F. tonduzii* y que no fueron consideradas en este trabajo, tales como los micronutrientes, los lípidos y los carbohidratos. Al respecto, Graça et al. (2001) hallaron en sus experimentos que la preferencia alimentaria de los fragmentadores estuvo relacionada con el crecimiento, pero sugieren que algunas larvas presentan plasticidad en la selección de los alimentos, por lo que pueden aumentar el uso de hojas de baja calidad, como por ejemplo hojas no acondicionadas (o en nuestro caso hojas de *C. multiflora* con menos nitrógeno), para compensar sus requerimientos nutricionales. Es decir, las larvas de *Phylloicus* sp. suplirían una baja calidad en las hojas de *C. multiflora* con un mayor consumo, dejando en un segundo plano la preferencia por las hojas de las otras especies, que podrían ser más nutritivas, pero de menor palatabilidad.

La variabilidad del crecimiento observada en todos los tratamientos (representada por las líneas verticales de las desviaciones estándar en la Fig. 3) posiblemente se debe a que se utilizaron larvas con tamaños que no fueron exactamente iguales (Rincón, & Martínez, 2006). Feio y Graça (2000) encontraron que el crecimiento de las larvas fragmentadoras del tricóptero *Sericostoma vittatum* fue más lento en los primeros y últimos estadios, mientras que en estadios intermedios el crecimiento fue más acelerado, por lo cual las diferencias en tamaño de los animales utilizados en nuestros experimentos pudo ser un factor que incrementó la dispersión de los resultados. Otra razón que podría contribuir a esta variabilidad es el método de estimación del crecimiento, que se basó en curvas masa vs. longitud corporal, dado que a mayores longitudes la variabilidad en la masa corporal también aumenta. También

es posible que dicha variabilidad obedezca al cálculo indirecto del crecimiento, por lo que en próximos estudios sería preferible estimar este parámetro a partir de datos directos de organismos secados en laboratorio.

En síntesis, la evaluación de las preferencias alimentarias de las larvas de *Phylloicus* sp. es un paso importante para comprender algunas variables asociadas a la selectividad de los alimentos indispensables para la vida de estos organismos. Los resultados corroboran lo registrado por Rincón y Martínez (2006) y Basi et al. (2019a,b), quienes hallaron que las larvas fragmentadoras de este género son capaces de discriminar entre hojas con diferente composición química y física.

Los resultados obtenidos indican que el proceso de fragmentación desempeñado por *Phylloicus* sp. en el río Gaira se realiza en mayor proporción sobre hojas con baja dureza, que en este caso provienen del arbusto *C. multiflora*. A pesar del mayor uso de las hojas de esta planta, las larvas crecieron más rápidamente cuando se les ofreció hojas de *F. tonduzii*, las cuales fueron más duras y menos preferidas por *Phylloicus* sp. Lo anterior confirma parcialmente las hipótesis planteadas, ya que efectivamente las larvas usaron las hojas más blandas, pero estas no fueron las de mejor calidad nutricional. La dureza parece ser entonces una variable determinante en la selección de las hojas por parte de estos invertebrados que podría modular la actividad fragmentadora de estos tricópteros.

**Declaración de ética:** los autores declaran que están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes para justificar su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

## AGRADECIMIENTOS

A COLCIENCIAS, (beca asignada a C.E.T.T. a través de la convocatoria 6172 de 2013). Al Consejo Profesional de Biología y a la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad Nacional de Colombia, por la financiación del trabajo. A Daniel Serna Macías y a Cristian Guzmán-Soto por la asesoría en campo y laboratorio. A los integrantes del grupo de investigación por el apoyo en las actividades de campo y laboratorio. Un agradecimiento muy especial a los revisores del manuscrito, cuyos comentarios y recomendaciones permitieron mejor ostensiblemente la versión final de este documento.

## RESUMEN

**Introducción:** en los sistemas fluviales colombianos ha sido poco estudiada la fragmentación del material alóctono por parte de los insectos acuáticos. Uno de los organismos trituradores más abundantes en las corrientes tropicales de América es el tricóptero del género *Phylloicus* (Calamoceratidae). **Objetivo:** el presente estudio tuvo como objetivo evaluar el efecto de los atributos químicos (nitrógeno, fósforo y lignina) y físicos (dureza) de las hojas de tres especies ribereñas (*Ficus tonduzii*, *Zygia longifolia* y *Clusia multiflora*) dominantes en la parte media del río Gaira, sobre la preferencia de hojas y el crecimiento de larvas de *Phylloicus* sp. **Métodos:** se realizaron experimentos de multiselección de alimento en campo, en los que se ubicaron cámaras experimentales dentro del río por 21 días. Para la valoración de la calidad foliar se recolectaron hojas del río, las cuales se secaron y se pulverizaron para realizar los análisis químicos. **Resultados:** no se presentaron diferencias significativas en los porcentajes de lignina y fósforo entre las hojas de las tres especies de árboles, pero sí en su dureza y en el contenido de nitrógeno. Las hojas de *C. multiflora* fueron más suaves ( $180.1 \pm 53.9$  g) que las de *F. tonduzii* ( $285.3 \pm 88.4$  g) y *Z. longifolia* ( $232.3 \pm 60.8$  g), pero sin diferencias entre las dos últimas especies. Las hojas de *Z. longifolia* también tuvieron más nitrógeno ( $1.9 \pm 0.0\%$ ) que las de hojas de las otras especies ( $1 \pm 0.0\%$ ). En cuanto a la preferencia de hojas, las larvas de *Phylloicus* sp. utilizaron en mayor proporción las hojas de *C. multiflora*. Aunque las hojas de *C. multiflora* no tuvieron diferencias significativas en el contenido de lignina y fósforo, presentaron valores menores de dureza, lo que podría hacerlas más palatables para *Phylloicus* sp. Por otra parte,

el crecimiento específico diario de las larvas fue mayor cuando usaron hojas de *F. tonduzii*. **Conclusiones:** nuestros resultados parecen indicar que las hojas más preferidas no son necesariamente las de mejor calidad nutricional y sugieren que la dureza de las hojas es la variable más importante en la selección de la hojarasca por parte de las larvas de *Phylloicus* sp.

**Palabras clave:** calidad física y química foliar; dureza foliar; biomasa de macroinvertebrados; fragmentadores; río Gaira.

## REFERENCIAS

- Allan, J. D., & Castillo, M. M. (2007). *Stream ecology: structure and function of running waters*. Springer Science & Business Media.
- Ardón, M., & Pringle, C. M. (2008). Do secondary compounds inhibit microbial- and insect-mediated leaf breakdown in a tropical rainforest stream, Costa Rica? *Oecologia*, *155*, 311-323. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0913-x>.
- Arsuffi, T. L., & Suberkropp, K. (1986). Growth of two stream caddisflies (Trichoptera). *Journal of the North American Benthological Society*, *5*, 297-305.
- Becker, B., Moretti, M. S., & Callisto, M. (2009). Length-dry mass relationships for a typical shredder in Brazilian streams (Trichoptera: Calamoceratidae). *Aquatic Insects*, *31*, 227-234. <https://doi.org/10.1080/01650420902787549>.
- Biasi, C., Cogo, G., Hepp, L. & Santos, S. (2019a). Shredders prefer soft and fungal-conditioned leaves, regardless of their initial chemical traits. *Iheringia, Série Zoológica*, *109*, e2019004.
- Biasi, C., Cogo, G., Hepp, L. & Santos, S. (2019b). Grass species as a source of allochthonous energy for shredders and fungal decomposers in a subtropical stream. *Fundamental and Applied Limnology*, *192*, 331-341.
- Bonilla, R., Roncallo, B., Jimeno, J., & García, T. (2008). Producción y descomposición de la hojarasca en bosques nativos y de *Leucaena* sp., en Codazzi, Cesar. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, *9*, 5-11. [https://doi.org/10.21930/rcta.vol9\\_num2\\_art:113](https://doi.org/10.21930/rcta.vol9_num2_art:113).
- Cuadrado, B. (2005). *Estructura y composición florística del bosque ripario de la microcuenca del río Gaira, Magdalena, Colombia*. Tesis de Doctorado, Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia.
- Cárdenas-Calle, M., & Mair, J. (2014). Caracterización de macroinvertebrados bentónicos de dos ramales estuarinos afectados por la actividad industrial, Estero Salado-Ecuador. *Intropica*, *9*, 118-128.
- Cummins, K. W., Merritt, R. W., & Andrade, P. C. (2005). The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, *40*, 69-89. <https://doi.org/10.1080/01650520400025720>.
- Cummins, K. W., & Klug, M. J. (1979). Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *10*, 147-172. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.10.110179.001051>.
- Chará-Serna, A., Chará, J., Zúñiga, M., Pedraza, G., & Giraldo, L. (2010). Clasificación trófica de insectos acuáticos en ocho quebradas protegidas de la ecorregión cafetera colombiana. *Universitas Scientiarum*, *15*, 27-36. <https://doi.org/10.11144/javeriana.SC15-1.tcoa>
- De Moor, F. C., & Ivanov, V. D. (2008). Global diversity of caddisflies (Trichoptera: Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, *595*, 393-407. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9113-2>.
- Donato-Rondón, J. C., Morales-Duarte, S. J., & Castro-Rebolledo, M. I. (2010). Effects of eutrophication on the interaction between algae and grazers in an Andean stream. *Hydrobiologia*, *657*, 159-166. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-0608-8\\_11](https://doi.org/10.1007/978-94-007-0608-8_11).
- Espinal, L. S., & Montenegro, E. (1963). Formaciones vegetales de Colombia. Memoria explicativa del mapa ecológico. IGAC.
- Feio, M. J., & Graça, M. A. S. (2000). Food consumption by the larvae of *Sericostoma vittatum* (Trichoptera), an endemic species from the Iberian Peninsula. *Hydrobiologia*, *439*, 7-11. <https://doi.org/10.1023/A:1004189316952>.
- Ferreira, W. R., Ligeiro, R., Macedo, D. R., Hughes, R. M., Kaufmann, P. R., Oliveira, L. G., & Callisto, M. (2015). Is the diet of a typical shredder related to the physical habitat of headwater streams in the Brazilian Cerrado? *In Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, *51*, 115-127.
- Fontalvo, F. A., & Tamaris-Turizo, C. E. (2018). Calidad del agua de la parte baja del río Córdoba (Magdalena, Colombia), usando el ICA-NSF. *Intropica*, *13*, 101-111. <https://doi.org/10.21676/23897864.2510>
- Guzmán-Soto, C. J., & Tamaris-Turizo, C. E. (2014). Hábitos alimentarios de individuos inmaduros de Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera en la parte media de un río tropical de montaña. *Revista de Biología Tropical*, *62*: 169-178. <https://doi.org/10.15517/rbt.v65i4.26638>
- Gutiérrez Y. A. (2009). *Uso del suelo, vegetación ribereña y calidad del agua de la microcuenca del río Gaira, Santa Marta, Colombia*. (Tesis de maestría). Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica.



- Guisande, C., Vaamonde, A., & Barreiro, A. (2014). Programa estadístico StatR - RWizard versión Beta 1.0. Universidad de Vigo. España. Disponible en <http://www.ipez.es/RWizard>.
- Graça, M. A. S., Cressa, C. M. O. G., Gessner, T. M. O., Feio, M. J., Callies, K. A., & Barrios, C. (2001). Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. *Freshwater Biology*, *46*, 947-957. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00729.x>.
- Graça, M. A. S. (1993). Patterns and processes in detritus-based stream systems. *Limnologia*, *23*, 107-114.
- Graça, M. A. S., & Cressa, C. (2010). Leaf quality of some tropical and temperate tree species as food resource for stream shredders. *International Review of Hydrobiology*, *95*, 27-41. <https://doi.org/10.1002/iroh.200911173>.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* *4*, 1.
- Irons, J. G., Oswood, M. W., Stout, R., & Pringle, C. M. (1994). Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? *Freshwater Biology*, *32*, 401-411. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01135.x>.
- Landeira-Dabarca, A., Pérez, J., Graça, M. A., & Boyero, L. (2019). Joint effects of temperature and litter quality on detritivore-mediated breakdown in streams. *Aquatic sciences*, *81*, 1. <https://doi.org/10.1007/s00027-018-0598-8>.
- Limon, S. H., Hossain, M., & Spiecker, H. (2018). Nutrients leaching from green leaves of three potential agroforestry tree species. *Agroforestry Systems*, *92*(2), 389-395. <https://doi.org/10.1007/s10457-016-9996-x>.
- Mancilla, G., Valdovinos, C., Azocar, M., Jorquera, P., & Figueroa, R. (2009). Efecto del reemplazo de la vegetación nativa de ribera sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en arroyos de climas templados, Chile central. *Hidrobiológica* *19*: 193-203.
- Martínez, F. S., Franceschini, M. C., & Poi, A. (2013). Preferencia alimentaria de *Neochetina eichhorniae* (Coleoptera: Curculionidae) en plantas acuáticas de diferente valor nutritivo. *Revista Colombiana de Entomología* *39*: 81-87.
- Martins, R., Rezende, R., Gonçalves Jr., J., Lopes, A., Piedade, M., Cavalcante, H., et al. (2017). Effects of increasing temperature and CO<sub>2</sub> on quality of litter, shredders, and microorganisms in Amazonian aquatic systems. *PLoS ONE*, *12*(11), e0188791. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188791>.
- Merritt, R. W., Cummins, K. W., & Berg, M. B. (2008). *An introduction to the aquatic insects of North America*. 4th ed. Kendall.
- Moretti, S., Loyola, D., Becker, B., & Callisto, M. (2009). Leaf abundance and phenolic concentrations codetermine the selection of case-building materials by *Phylloicus* sp. (Trichoptera, Calamoceratidae). *Hydrobiologia*, *630*, 199-206. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9792-y>.
- Mosquera, Z., Bejarano, D., & Asprilla, S. (2006). Estudio del orden Trichoptera (Insecta) en dos ecosistemas lóticos del municipio de Quibdó, Chocó-Colombia. En F. Villa, C. Rivera, G. Flórez, M. Núñez & X. Carranza (Eds), *Memorias VII Seminario Colombiano de Limnología y I Reunión Internacional sobre Ríos y Humedales Neotropicales* (85-91). Ibagué, Colombia: Asociación Colombiana de Limnología, León Gráficas.
- Navarro, F., Rezende, R., & Gonçalves Jr., J. (2013). Experimental assessment of temperature increase and presence of predator carcass changing the response of invertebrate shredders. *Biota Neotropica*, *13*(4), 28-33. <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032013000400002>.
- Park, S., & Cho, K. (2003). Nutrient leaching from leaf litter of emergent macrophyte (*Zizania latifolia*) and the effects of water temperature on the leaching processes. *Korean Journal of Biological Sciences*, *7*(4), 289-294. <https://doi.org/10.1080/12265071.2003.9647718>.
- Pedroza-Ramos, A., Caraballo, P., & Aranguren-Riño, N. (2016). Estructura trófica de los invertebrados acuáticos asociados a *Egeria densa* (Planch. 1849) en el lago de Tota (Boyacá-Colombia). *Intropica*, *11*, 21-34.
- Peluffo, D. (2013). *Descomposición y liberación de nutrientes en la hojarasca foliar del bosque ribereño de la cuenca media y alta del río Gaira (Colombia)*. Tesis de pregrado. Universidad del Magdalena. Santa Marta, Colombia.
- ProSierra-Fundación Pro-Sierra Nevada de Santa Marta. (1998). *Evaluación Ecológica Rápida de la Sierra Nevada de Santa Marta. Definición de Áreas Críticas para la Conservación de la Sierra Nevada de Santa Marta*. Colombia. Ministerio del Medio Ambiente, UAESPNN The Nature Conservancy -USAID-Embajada de Japón.
- Quesada, F. (2000). Especies del Orden Trichoptera (Insecta) en Colombia. *Biota Colombiana*, *1*, 267-288.
- Quintero, A. C., Castellanos-Barliza, J., Peláez, J. D. L., & Tamaris-Turizo, C. E. (2015). Caracterización de materia orgánica aportada por hojarasca fina en los bosques de ribera del río Gaira (Sierra Nevada de Santa Marta-Colombia). *Revista de Investigación*

- Agraria y Ambiental*, 5, 171-184. <https://doi.org/10.22490/21456453.946>.
- Ramírez, A., & Gutiérrez-Fonseca, P. E. (2014). Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biología Tropical*, 62, 155-167. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.15785>.
- Rasband W. S. (2012). *ImageJ: Image processing and analysis in Java*. Astrophysics Source Code Library.
- Rezende, R.S., Medeiros, A.O., Gonçalves, J.F. Júnior, Feio, M.J., Pereira Gusmão, E., de Andrade Gomes V.Á., Calor, A. & Almeida, J. (2019) Patterns of litter inputs, hyphomycetes and invertebrates in a Brazilian savanna stream: a process of degradative succession. *Journal of Tropical Ecology* 35, 297–307. <https://doi.org/10.1017/S0266467419000269>
- Reis, D., Machado, M., Coutinho, N., Rangel, J., Moretti, M., & Morais, P. (2019). Feeding preference of the shredder *Phylloicus* sp. for plant leaves of *Chrysophyllum oliviforme* or *Miconia chartacea* after conditioning in streams from different biomes. *Brazilian Journal of Biology*, 9(1), 22-28. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.170644>.
- Reyes-Torre, L. J., & Ramírez, A. (2018). Effects of experimental pool level reduction on *Phylloicus pulchrus* (Trichoptera: Calamoceratidae) feeding and conspecific behavior from a tropical rainforest stream. *Intropica*, 13(1), 13-19. <https://doi.org/10.21676/23897864.2352>.
- Rincón, J., & Martínez, I. (2006). Food quality and feeding preferences of *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae). *Journal of the North American Benthological Society*, 25, 209-215. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2006\)25\[209:FQAFPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2006)25[209:FQAFPO]2.0.CO;2).
- Romero, F. I., Cozano, M. A., Gangas, R. A., & Naulin, P. I. (2014). Zonas ribereñas: protección, restauración y contexto legal en Chile. *Bosque (Valdivia)*, 35, 3-12.
- Serna, D. J., Tamaris-Turizo C. E., & Moreno, L. C. G. (2015). Distribución espacial y temporal de larvas de Trichoptera (Insecta) en el río Manzanares, Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 63, 465-477. <https://doi.org/10.15517/rbt.v63i2.15604>.
- Springer, M. (2006). Clave taxonómica para larvas de las familias del orden Trichoptera (Insecta) de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 54, 273-286. <https://doi.org/10.15517/RBT.V54I1.26851>.
- Tamaris-Turizo, C. E., Rodríguez-Barríos, J., & Ospina-Torres, R. (2013). Deriva de macroinvertebrados acuáticos a lo largo del río Gaira, vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Caldasia*, 35, 149-163. <https://doi.org/10.15446/caldasia>.
- Tonello, G., Naziloski, L.A., Tonin, A.M., Restello, R.M., & Hepp, L.U. (2016). Effect of *Phylloicus* on leaf breakdown in a subtropical stream. *Limnetica*, 35, 243-252. <https://doi.org/10.23818/limn.35.20>.
- Torres, P. P. J. (2016). Diferencia de daños por herbívoros entre hojas jóvenes de color rojo y verde ¿podría tratarse de mimetismo vegetal? *Maskana*, 7, 90-95. <https://doi.org/10.18537/mskn.07.01.09>.
- Torres-Zambrano, N. N., & Torres-Zambrano, D. R. (2016). Macroinvertebrados acuáticos de la quebrada Los Alisos, Firavitoba - Boyacá. *Intropica*, 11, 47-56.
- Vannote, R. L., & Minshall, G. W. (1982). Fluvial processes and local lithology controlling abundance, structure, and composition of mussel beds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 79, 4103-4107. <https://doi.org/10.1073/pnas.79.13.4103>.
- Vásquez, J., Ramírez, F., Reinoso, G., & Guevara, G. (2010). Distribución espacial y temporal de los tricópteros inmaduros en la cuenca del río Totare (Tolima-Colombia). *Caldasia*, 32, 129-148. <https://doi.org/10.15446/caldasia>.
- Vásquez, J., Ramírez, F., & Reinoso, G. (2014). Factores ambientales asociados con la preferencia de hábitat de larvas de tricópteros en cuencas con bosque seco tropical (Tolima, Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 62, 21-40. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.15776>.
- Wiggins G. B. (2004). *Caddisflies: the underwater architects*. University of Toronto Press.
- Zamora-Muñoz, C., Sáinz-Bariáin, M., & Bonada, N. (2015). Orden Trichoptera. *Revista IDE@-SEA* 64: 1-21.