

**DEGRADACIÓN DE HOJARASCA EN UN IGARAPÉ (LETICIA- AMAZONAS,
COLOMBIA): LA ACCIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES DE INSECTOS
ACUÁTICOS**

Por:

Inés Alejandra Currea-Dereser

Tesis presentada para optar por el grado de:

MAGÍSTER EN ESTUDIOS AMAZÓNICOS

Línea de investigación: Ecosistemas, Biodiversidad y Conservación (EBC)

Maestría en Estudios Amazónicos
Universidad Nacional de Colombia
Sede Amazonia
Instituto Amazónico de Investigaciones-Imani

Escrita bajo la dirección de:
Guillermo Rueda-Delgado
Santiago R Duque Escobar

y aprobada por los jurados:
Emilio Realpe Revollo
Rodulfo Ospina

Leticia, Amazonas, Colombia
Febrero de 2006

AGRADECIMIENTOS

A mis padres (Cristina y Santiago) por darme la oportunidad de llegar hasta donde he llegado y a mis hermanas (Jimena y Natalia) al igual que mis padres, por apoyar mis decisiones y estar ahí siempre.

A la U Nacional sede Amazonia porque aparte de brindarme una experiencia académica abrió el camino para una experiencia de vida.

A Albita por ayudarme en el arduo trabajo de laboratorio, por su dedicación y amistad.

A Gabriel Aricari por su valiosa colaboración en campo y en el laboratorio.

A Santiago Duque no solo por su gran apoyo académico sino también por su invaluable calidad humana.

A Guillermo Rueda por ser el guía de la realización de este trabajo y por fomentar el interés por seguir investigando.

A todos y cada uno de mis amigos por apoyarme en los momentos difíciles para poder seguir adelante.

A Maria cristina Peñuela por su gran apoyo incondicional

A los amigos y compañeros del laboratorio (Angelita, Edgar, Angélica, Lili, Jhon Jairo, Néstor, Nana, Lizandro, Anita, Vanesa etc) por hacer agradable las duras y largas jornadas de trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

1	Introducción.....	9.
2	Antecedentes y justificación.....	13.
3	Marco teórico.....	16.
3.1	<i>Sistemas lóticos de aguas negras amazónicas.....</i>	<i>16.</i>
3.2	<i>Materia orgánica.....</i>	<i>17.</i>
3.3	<i>Degradación y descomposición acuática de materia orgánica.....</i>	<i>18.</i>
3.4	<i>Experimentos de descomposición con bolsas de malla.....</i>	<i>20.</i>
3.5	<i>Grupos funcionales de insectos acuáticos.....</i>	<i>22.</i>
3.6	<i>Especies de plantas seleccionadas.....</i>	<i>27.</i>
4	Objetivos.....	34.
4.1	<i>Objetivo general.....</i>	<i>34.</i>
4.2	<i>Objetivos Específicos.....</i>	<i>34.</i>
5	Área de estudio.....	34.

6	Metodología.....	37.
6.1	<i>Fase previa.</i>	37.
6.2	<i>Fase de campo.</i>	37.
6.3	<i>Fase de laboratorio.</i>	39.
6.4	<i>Fase de análisis.</i>	39.
7	Resultados.	41
7.1	<i>Hidrología y fisicoquímica del caño la arenosa en los dos períodos de muestreo.....</i>	41.
7.2	<i>Taxa y grupos funcionales de insectos.....</i>	46.
7.3	<i>Variación de taxa y grupos funcionales.....</i>	57.
7.3.1	<i>Variación de taxa.</i>	57.
7.3.2	<i>Variación de grupos funcionales.....</i>	59.
7.4	<i>Correlación entre factores y la comunidad de insectos.....</i>	61.
7.5	<i>Pérdida de masa seca de hojas durante los experimentos.....</i>	63.
8	Discusión y análisis de resultados.....	67.
8.1	<i>Hidrología, fisicoquímica e insectos acuáticos del caño la arenosa en las fases de muestreo.....</i>	67.
8.2	<i>Grupos funcionales de insectos y velocidades de descomposición.....</i>	68.
9	Literatura citada.....	71
10	Anexos.....	85.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Fotografías de *Symmeria paniculata* en el lugar de colecta, a la izquierda foto de la planta, a la derecha acercamiento de las hojas.

Figura 2. *Cecropia latiloba*. Izquierda Árbol en el bosque, derecha hoja colectada.

Figura 3. Hojas de *Tessaria integrifolia*.

Figura 4. Ubicación del caño La Arenosa. La línea punteada indica hasta donde llega la inundación del Río Amazonas en sus niveles más altos (Tomado y modificado de Rueda et al. 2006).

Figura 5. Diagrama del experimento de descomposición.

Figura 6. Comportamiento de la profundidad del caño La Arenosa durante el año 2004.

Figura 7. Comportamiento del oxígeno disuelto (mg/L) en el caño La Arenosa el caño La Arenosa en la FDR (puntos rojos) y en la FDI (puntos azules).

Figura 8. Comportamiento del pH en el caño La Arenosa en el caño La Arenosa en la FDR (puntos rojos) y en la FDI (puntos azules).

Figura 9. Comportamiento del porcentaje de saturación de oxígeno en el caño La Arenosa en la FDR (puntos rojos) y en la FDI (puntos azules).

Figura 10. Comportamiento de la temperatura (°C) en el caño La Arenosa el caño La Arenosa en la FDR (puntos rojos) y en la FDI (puntos azules).

Figura 11. Comportamiento de la conductividad ($\mu\text{s}/\text{cm}$) en el caño La Arenosa el caño La Arenosa en la FDR (puntos rojos) y en la FDI (puntos azules).

Figura 12. a. fotografía de un odonato, b. Acercamiento del aparato bucal del odonato de la fotografía anterior, c. vista ventral de *Lara* (Coleoptera- Elmidae), d. vista dorsal de *Lara* (Coleoptera- Elmidae), e. acercamiento ventral de la cabeza de *Lara* (Coleoptera-

Elmidae), f. vista lateral de *Microcylloepus* (Coleoptera- Elmidae), g. Díptero de la familia Chironomidae y h. Trichóptero.

Figura 13. Número de taxa asociados a las hojas de las *Symmeria paniculata* (Sp), *Tessaria integrifolia* (Ti) y *Cecropia latiloba* (Cl) para los días de retiro (1, 7, 14, 28, 56) en las dos fases de muestreo (FDR y FDI).

Figura 14. Abundancia media de insectos (línea punteada) y número de taxa (barras) correspondientes a cada grupo funcional registrados en el año 2004.

Figura 15. Abundancia total y taxa de insectos. a. Primer periodo (Fase de Descarga Regulada-FDR), b. (Fase de descarga irregular-FDI).

Figura 16. Porcentaje de individuos que pertenecen a los diferentes grupos funcionales en los dos periodos de muestreo: a. FDR, b. FDI. C. D = Colectores de depósito, C. F = Colectores filtradores, Mn = Minadores, Pr = Depredadores, Rs = Raspadores, D = Desmenuzadores.

Figura 17. Abundancia total y taxa de insectos asociados a cada especie de planta para los dos periodos de muestreo: a = FDR, b= FDI.

Figura 18. Curvas de regresión exponencial. a = *Symmeria paniculada*; b = *Tessaria integrifolia*; c = *Cecropia latiloba*. Los numerales 1 y 2 corresponden a FDI en los años 2002 y 2004 respectivamente. El numeral 3 hace referencia a la FDR ene 1 año 2004.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Valores de las variables fisicoquímicas y coeficiente de variación (C.V) en la FDR y en la FDI teniendo en cuenta desde el primer día hasta el último día de retiro.

Tabla 2. Taxa y grupos funcionales determinados para los dos periodos de muestreo. C.D=Colectores de depósito, C. F=colectores filtradores; Mn=minadores; Pr=Depredadores; Rs=Raspadores y T=Trituradores.

Tabla 3. Valores de probabilidad que determinaron diferencias significativas entre la abundancia media de taxa entre periodos de muestreo.

Tabla 4. Valores de probabilidad para establecer diferencias en la abundancia media de colectores de depósito entre fases de muestreo. Solo se muestran los valores significativos.

Tabla 5. Valores de probabilidad para establecer diferencias en la abundancia media de depredadores entre fases de muestreo. Solo se muestran los valores significativos.

Tabla 6. Valores de probabilidad para establecer diferencias en el porcentaje de masa remanente entre fases de muestreo y días de retiro. Solo se muestran los valores significativos. S. p= *Symmeria paniculata*, T. i= *Tessaria integrifolia* y C. l= *Cecropia latiloba*

Tabla 7. Porcentaje de masa remanente y pérdida de peso para las hojas de las tres especies vegetales seleccionadas en la FDI y en la FDR desde el inicio hasta el día de retiro.

1. INTRODUCCIÓN

En la Amazonia existe una amplia gama de ambientes acuáticos que van desde grandes ríos hasta pequeños caños, los cuales pueden ser diferenciados por su origen teniendo en cuenta su ubicación geográfica y el tipo de agua que poseen. Los igarapés o caños de aguas negras que nacen en planicies amazónicas (Sioli 1984), están ampliamente representados en toda la región y por sus características han sido definidos como sistemas pobres en nutrientes (Duque et al. 1997, Junk et al. 1997), dependientes en buena medida de los bosques riparios circundantes para su funcionamiento (Junk & Wantzen 2003, Rueda-Delgado 2006).

Algunos autores han establecido que los sistemas de aguas negras, aún siendo muy pobres en productividad primaria, soportan una alta diversidad de organismos, en especial peces (Goulding 1988, Arbeláez et al 2004, Guisande et al 2005). Diversos autores resaltan la importancia de este tipo de ambientes acuáticos en la región, cuestionándose acerca de cómo se desarrollan y se sostienen las comunidades que viven en ellos (Junk & Wantzen 2003, Guisande et al. 2005). Las escasas investigaciones desarrolladas sugieren que la hojarasca sumergida, proveniente del bosque ripario, es tal vez el hábitat y alimento principal de la fauna acuática de los sistemas de aguas negras en la Amazonia central (Walker 1992).

Se ha calculado que los bosques riparios de sistemas de aguas negras, producen cerca de 6.7 Toneladas hectárea/año de hojarasca (Furh & Junk 1997). Solo una pequeña fracción de este material alóctono es consumido directamente, por lo tanto el resto ingresa a la vía detrítica (Furch & Junk 1997). Esta materia orgánica es procesada

por un conjunto de poblaciones consumidoras y descomponedoras que dependen de la cantidad, la calidad y la disponibilidad del recurso (Boyd & Goodyear 1971 en Junk 1997). Parte fundamental de estas poblaciones la constituyen los macroinvertebrados acuáticos asociados de forma directa e indirecta al proceso de descomposición de esta hojarasca (Rueda-Delgado et al. 2006).

Conceptualmente la comunidad de macroinvertebrados acuáticos asociados a la hojarasca en estos caños amazónicos podría corresponder a lo expuesto en el Concepto de Continuo en ríos (River Continuum Concept- RCC-, Vannote et al 1980), el cual predice que en sectores inmersos en áreas boscosas, específicamente las cabeceras, las comunidades consumidoras son altamente dependientes de la entrada de material alóctono, ya que el efecto de la sombra limita la producción primaria (Vannote et al 1980, Benstead 1996). Desde otra perspectiva, la interdependencia entre la planicie de inundación-río, planteada en el concepto de pulso de inundación (Flood Pulse Concept-FPC-Junk et al. 1989), permite soportar la idea de que la entrada, descomposición y procesamiento de materia orgánica alóctona sea una base trófica importante para organismos consumidores, debido a la baja cantidad de nutrientes y minerales que poseen y que aporta la propia cuenca de los sistemas lóticos de aguas negras (McClain & Elsenbeer 2001).

Los organismos consumidores están representados por varios grupos, sin embargo a los invertebrados acuáticos se les ha atribuido alta importancia al desempeñar diferentes procesos tróficos en los sistemas lóticos (Cole 1988, Cummins et al. 1989, Malmqvist 2002). Estos contribuyen significativamente al ciclaje de nutrientes y al recambio de materia orgánica (autóctona o alóctona). Gran parte de estos

invertebrados son insectos, que por medio de su acción trófica, dependiendo de su grupo funcional y de las características físicas y químicas del material a descomponer, en especial las hojas, pueden desempeñar diferentes papeles en el proceso de degradación de la materia orgánica que ingresa a los sistemas lóticos, además por su abundancia son un recurso o alimento importante para otros organismos (Fernández & Domínguez 2001), tanto así que algunos depredadores incluyendo los peces, dependen sustancialmente de éstos invertebrados (Huryn & Wallace 2000 en Malmqvist 2002).

Según el RCC, establecido para ríos de Norte América, siguiendo el perfil longitudinal de los sistemas lóticos desde las cabeceras hasta la desembocadura, las adaptaciones morfo-comportamentales de los invertebrados de aguas corrientes reflejan el tipo y la ubicación de los recursos alimenticios según el orden del río. Los trituradores predominan en las cabeceras, indicando la importancia de la entrada de materia orgánica particulada gruesa (MOPG), mayormente representada por la hojarasca del bosque ripario, y la menor importancia de la materia orgánica particulada fina (MOPF) y ultrafina (MOPUF) que derivan de la primera. Avanzando en el curso del río, con la reducción en el tamaño de las partículas de los detritos, el enriquecimiento de nutrientes y la mayor producción autóctona por perifiton, los raspadores y filtradores incrementan y dominan los ensamblajes de macroinvertebrados en la cuenca media, finalmente los colectores detritófagos dominan la zona baja de los ríos. Los depredadores varían poco en dominancia relativa con el orden del río. Sin embargo, la escasa presencia de trituradores en el neotrópico, sumado a su tamaño relativamente pequeño (Wantzen et al. 2006), y la mayor trascendencia de las lluvias e irregularidades hidrológicas en la zona ecuatorial (Covich 1988, Rosemond et al. 1998, Rueda-Delgado 2006), ponen en duda la aplicabilidad del RCC para explicar la distribución de macroinvertebrados

asociados a los procesos de descomposición de hojarasca en arroyos neotropicales. De lo anterior surge la pregunta ¿Cómo se está degradando la materia orgánica cuando teóricamente los trituradores, los mayores responsables de este proceso, son escasos en caños neotropicales?

En 2002 el Dr Mathias Wantzen del Max Planck Institute für Limnologie formuló el programa WW-DECOEX (World Wide leaf DECOMposition EXperiment) bajo el cual se han desarrollado experimentos estandarizados de descomposición acuática de hojarasca en Asia, África, Australia, Suramérica, Norteamérica y Europa, con el fin de evaluar cuáles son los factores que más influyen en este proceso en las diferentes latitudes. WW-DECOEX-Colombia, bajo la dirección de Guillermo Rueda-Delgado, pretende establecer la relevancia de las irregularidades hidrológicas en el proceso (Rueda-Delgado et al. 2006) y de los invertebrados acuáticos asociados a la hojarasca en descomposición en arroyos de montaña y tierras bajas.

Esta tesis, como parte del proyecto WW-DECOEX-Colombia, se desarrolló con el objetivo central de dilucidar el papel funcional de los insectos acuáticos en la descomposición de tres especies de plantas representativas de bosques riparios amazónicos. La hipótesis central, basada en el conocimiento actual de la entomofauna acuática amazónica, es que la comunidad de insectos acuáticos no actúa de manera directa en el proceso de degradación acuática de la hojarasca y por ende: 1) La composición taxonómica y particularmente la estructura trófica de esta comunidad, en razón de la escasez de trituradores, no varía en forma significativa respecto a la oferta alimentaria (hojas de cada especie) y 2) Siendo las hojas un sustrato más que un alimento usado por vía de los trituradores, la estructura funcional de los insectos acuáticos colectados estará significativamente correlacionada con las condiciones limnológicas del

caño y no con el estado de las hojas durante los experimentos de descomposición. Para probar dichas hipótesis se establecieron montajes de descomposición *in situ* en la estación “Caño la Arenosa, Kilómetro 9,5” (caño de aguas negras de la Amazonia colombiana con influencia indirecta del río Amazonas) en dos periodos del año 2004. El estudio midió variaciones en densidad de grupos funcionales y taxa de insectos acuáticos a nivel temporal y entre el recurso vegetal ofrecido (hojas de las diferentes especies). Igualmente se midió la pérdida de masa de las hojas y factores de importancia limnológica en la estación en los dos periodos de estudio. Los experimentos se desarrollaron siguiendo la metodología de las bolsas de malla planteada en el protocolo del experimento mundial de descomposición (**World Wide aquatic leaf Decomposition Experiment-WW DECOEX-** <http://mpil-ploen.mpg.de/mpiltmw1.htm>), adaptado para estudios en la Amazonia por el Grupo de Investigación en Cuencas y Humedales Tropicales (GICHT) y realizados con la colaboración del laboratorio de limnología de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia (Rueda-Delgado 2006).

2. ANTECEDENTES Y JUSTIFICACIÓN

En la década de los 80, se desarrollaron los dos conceptos de mayor importancia en el ámbito de la limnología fluvial: El Concepto del Continuo del Río (CCR) (Vannote et al. 1980) y el concepto del Pulso de Inundación (CPI) (Junk et al. 1989), siendo ampliado y revisado en varias publicaciones (Junk et al 1997, Junk & Wantzen 2003). En los dos conceptos se hace referencia al papel que juega la materia orgánica en los sistemas lóticos. La importancia de la materia orgánica en el CCR se centra en la relación entre aportes alóctonos de los bosques riparios y en la producción autóctona primaria y secundaria según el tramo del río. El CPI se centra en la entrada de

nutrientes desde la planicie aluvial o de inundación, al darse lugar el intercambio lateral entre el cauce, los bosques y la vegetación aledaña que se inunda. Estos aportes no son considerados en el concepto original del continuo. Ambos conceptos permiten establecer que la cantidad y calidad de bioelementos presentes en la vegetación terrestre o inundable, se reflejan en las condiciones químicas de los suelos y las aguas naturales locales.

La materia orgánica alóctona, es una base importante de energía para los organismos consumidores que habitan en los sistemas lóticos. Esta, al ser consumida y procesada, genera detritos orgánicos que finalmente son transformados en biomasa animal (Cummins et al. 1989, Benke 1993, Cole 1998, Maltby 1992, Webster et al. 1999, Graça et al 2001). Se ha sugerido que las comunidades de sistemas corrientes en la zona ecuatorial, se apoyan fuertemente en los detritos terrestres como mayor fuente de energía (Benstead 1996). Trabajos clásicos para la Amazonia sugerían que las redes alimenticias de consumidores en sistemas oligotróficos, aumentan debido a la entrada de fuentes terrestres alóctonas (Goulding 1988). Estas controvertidas ideas podrían sin embargo corresponder a la dinámica de los caños de aguas negras, en los que la entrada de materia orgánica acrecienta la baja disponibilidad de nutrientes disueltos, generando redes tróficas a partir de la hojarasca acumulada en el fondo de estos arroyos (Wantzen & Junk 2003, Rueda-Delgado et al. 2006).

El CCR predice la presencia de invertebrados según el tipo, ubicación del alimento, el orden del río y su papel en la degradación de la materia orgánica, acogiendo la definición de los grupos alimentarios funcionales (Functional Feeding Groups-FFG)

establecidos por Cummins en 1974. Entre las funciones importantes que desempeñan los invertebrados y en especial los insectos acuáticos, se destaca la estimulación del crecimiento de la microflora, degradación de materia orgánica y la transformación del sustrato en heces; que puede influir en las propiedades físicas y químicas de los ecosistemas lóticos (Merrit & Lawson 1992). Los insectos y otros invertebrados acuáticos son alimento básico en la dieta de otros organismos de aguas corrientes. Debido a que los insectos acuáticos son, en alto grado, responsables de convertir el material vegetal en biomasa en los ecosistemas de aguas corrientes, pueden ser de inmensa importancia en las cadenas alimenticias que generan producción de peces. El grado en el cual un ambiente acuático es apto para soportar éstas poblaciones está, en parte, directamente relacionado con la abundancia relativa de ciertos insectos acuáticos, y el manejo eficiente de peces es dependiente de estudios integrados que incluyan la entomología acuática (McCafferty & Provonsha 1981).

A pesar de que muchos factores tienen influencia sobre la tasa a la cual el material foliar se degrada y se descompone (Webster & Benfield 1986), solo cuatro mecanismos la determinan directamente (Rader et al. 1994). Uno de estos hace referencia a la actividad de invertebrados y más específicamente a insectos acuáticos que pertenecen al grupo funcional de los trituradores (o fragmentadores). En la actualidad, hay evidencias claras de la baja abundancia de individuos de este grupo funcional en los caños de la franja ecuatorial (Dobson et al 2002, Graça et al. 2001, Tumwesigye et al 2000, Wantzen et al. 2002, Wantzen et al 2006). Siendo así, la degradación de materia orgánica se atribuiría en primera instancia a organismos como hongos y bacterias que reducirían el tamaño del material foliar y posteriormente a los colectores más que a los trituradores.

Por otro lado, la escasez de trituradores podría traducirse en una mayor permanencia del material orgánico, lo cual significaría presencia de nutrientes a más largo plazo. Esta situación podría estar generando la alta diversidad β existente en caños como La Arenosa (Guisande et al. 2005), a partir de una red de hojas-microorganismos-invertebrados-peces, indicando una alta interdependencia río-bosque para el establecimiento de redes tróficas de arroyos neotropicales a pesar de la escasez de trituradores (Rueda-Delgado 2002).

3. MARCO TEÓRICO

3.1. SISTEMAS LÓTICOS DE AGUAS NEGRAS AMAZÓNICAS

En la Amazonia se encuentran tres clases principales de agua definidas por Sioli (1964, 1967, 1984), de acuerdo a su transparencia, color, química y origen, cada una de ellas con diferentes niveles de productividad: Las aguas blancas, Las aguas claras y las aguas negras. Éstas últimas nacen en planicies amazónicas muy antiguas que aportan pequeñas cantidades de nutrientes, transportan pocas cantidades de sólidos en suspensión y sus aguas son poco mineralizadas (Junk & Furch 1985 en Duque et al 1997). El agua es de color ámbar debido a la presencia de ácidos húmicos y fúlvicos derivados de la descomposición incompleta de la materia orgánica, en general son ríos de aguas ácidas y con valores bajos de conductividad. En los sectores cercanos a Leticia, las aguas negras han sido re definidas como Aguas Negras tipo I, ya que fluyen por paisajes que aportan sales al agua y por lo tanto su mineralización es moderada (20.0 - 45.0 $\mu\text{s}/\text{cm}$) y el pH va de ligeramente ácido a neutro con valores que oscilan entre 6.0 y 7.1 (Duque et al. 1997).

En quebradas con baja producción primaria y con entradas abundantes de vegetación riparia, los detritos foliares constituyen la base trófica de la producción secundaria. Las condiciones de baja luminosidad en sistemas de aguas negras amazónicas, afectan la productividad primaria (fitoplancton) e impiden el desarrollo de macrófitos (Fittkau et al. 1975 en Duaue et al 1997), por ende la productividad orgánica intrínseca es baja y las comunidades acuáticas que contienen, dependen en gran medida, de material vegetal alóctono proveniente de los bosques riparios y de los bosques estacionalmente inundables, conocidos como Igapós, que tienden a ser menos altos y menos diversos que los bosques asociados a los ríos de aguas blancas (Hildebrand & Peñuela 1999).

Estos sistemas de aguas negras tipo I se han venido estudiando en los alrededores de Leticia desde hace algunos años a través de trabajos como los de Bolívar 2001 y Beltrán-Tolosa 2003 en donde se ha analizado la composición de macroinvertebrados. Por otro lado, otros estudios se han enfocado a investigar las comunidades ícticas de estos igarapés, encontrando una alta diversidad (Arbeláez 2000; Prieto-Piraquive 2000; Castellanos 2002, Castellanos et al 2003; Arbeláez et al 2004).

3.2. MATERIA ORGÁNICA

La vegetación que circunda los ambientes acuáticos es una gran fuente de materia orgánica para los mismos, sirviendo como fuente de energía al ser procesada por las diferentes comunidades de organismos que están presentes en ellos, generando detritos orgánicos que son transformados en biomasa animal (Benke 1993). Estos detritos al entrar y acumularse en el agua son una base de la cual dependen las comunidades para establecer su cadena trófica (Benstead 1996).

Los detritos han sido descritos como un ensamblaje de material vivo y muerto, incluyendo hongos, bacterias, macroinvertebrados, células algales y el sustrato en si mismo y pueden ser alóctonos o autóctonos (Anderson & Cargill 1987 en Maltby 1992). Según su tamaño se clasifican en tres clases principales: materia orgánica particulada gruesa (MOPG > 1mm), materia orgánica particulada fina (MOPF, > 0.45 μm < 1mm) y materia orgánica disuelta (MOD < 0.45 μm) (Anderson & Cargill 1987 en Maltby 1992).

3.3. DEGRADACIÓN Y DESCOMPOSICIÓN ACUÁTICA DE MATERIA ORGÁNICA

El proceso de descomposición está definido como la desintegración gradual de materia orgánica muerta, que es llevada a cabo por agentes físicos y biológicos (Begon et al 1996). Las tasas de descomposición de la materia orgánica varían de una zona a otra y entre ambientes acuáticos y terrestres. En general en la zona ecuatorial, la alta humedad y temperatura aceleran la descomposición de la materia orgánica en comparación con zonas templadas (Furch & Junk 1997, Irons 1994 en Dobson et al 2002). En ambientes terrestres y acuáticos, las diferencias son atribuidas en parte a las tasas de lixiviación de sustancias orgánicas (Furch & Junk 1997).

Muchos factores (temperatura, pH, características del material foliar y organismos) tienen influencia sobre la tasa a la cual se descompone el material orgánico en los ambientes lóticos (Webster & Benfield 1986). Sin embargo solo cuatro mecanismos determinan directamente la tasa de descomposición; y su importancia relativa varía entre y dentro de los sistemas (Rader 1994). La descomposición acuática comienza con la

lixiviación rápida de nutrientes y compuestos orgánicos solubles, seguida por la **colonización** de microorganismos que condicionan y degradan la celulosa de las hojas y por último la **fragmentación y consumo** de las mismas por parte de macroinvertebrados (Cummins et al 1998, Rader et al 1994, Webster & Benfield 1986). El cuarto mecanismo que tiene influencia directa sobre la tasa de descomposición, es la degradación relacionada con el flujo de la corriente y por abrasivos (Webster & Benfield 1986, Rader 1994), sin embargo este último ha sido poco considerado en los estudios que se han realizado.

La pérdida de peso del material foliar es rápida al inicio del proceso de descomposición acuática debido a la lixiviación de compuestos solubles. Posteriormente es más lenta ya que los compuestos que quedan en las hojas son más resistentes a la degradación. Teniendo en cuenta lo anterior, el modelo exponencial ha sido utilizado para establecer tasas de degradación de diferentes especies de plantas (Webster & Benfield 1986; Furch & Junk 1997).

En las zonas templadas, la descomposición acuática de material vegetal ha sido atribuida en gran parte a la acción trófica de los trituradores. Este grupo funcional de macroinvertebrados, es a menudo el más conspicuo en pequeños caños (Cummins et al 1989). Solo usan el material foliar como alimento después de haber sido condicionado por microorganismos (especialmente hongos hyphomicetos), que han producido suficientes cambios estructurales y bioquímicos para hacer comestibles las hojas. Este proceso dura de semanas a meses, dependiendo de la temperatura del agua y de la especie de planta (Webster & Benfield 1986; Cummins et al 1989).

En la región ecuatorial por el contrario, la abundancia de trituradores es baja (Ramírez & Pringle 1998, Tumwesigye et al 2000, Graça et al. 2001, Dobson et al 2002). Se ha propuesto que la alta actividad microbiana de estas regiones, que es mediada por la temperatura, durante el proceso de descomposición reduce la disponibilidad de recursos para los trituradores y por lo tanto su abundancia. Otra explicación para este hecho es que este mecanismo de alimentación se ha desarrollado en pocos órdenes de invertebrados acuáticos, los cuales están evolutivamente adaptados a aguas más frías y son escasos en los trópicos por razones netamente fisiológicas (Irons 1994 en Dobson et al 2002).

3.4. EXPERIMENTOS DE DESCOMPOSICIÓN CON BOLSAS DE MALLA

Los experimentos con bolsas de malla han sido ampliamente utilizadas en el estudio de sistemas lóticos (Maltby, 1992, Benstead 1996, Cole 1988, Webster et al. 1999, Huryn et al. 2002). El uso que se le ha dado a esta metodología es investigar los factores que controlan la degradación de hojas, como las características físicas, la calidad de agua, y la vegetación riparia. Esta técnica también ha sido utilizada para evaluar la colonización de macroinvertebrados y cuantificar su papel en el proceso de degradación de materia orgánica (Dangles et al 2001).

Algunos autores han planteado ciertas desventajas de la utilización de esta técnica, una de estas es la posible reducción de la condición aeróbica y su incidencia sobre la actividad microbiana y de macroinvertebrados (Cummins et al 1988). Por otro lado, Benstead en 1996 sugirió que la acumulación de Materia Orgánica Particulada (MOP) puede alterar la colonización de las hojas por parte de invertebrados. A pesar de

estos planteamientos, los experimentos que utilizan como metodología las bolsas de malla siguen siendo muy utilizados.

Las bolsas de malla consisten en paquetes de anejo u otro material, de tamaño determinado y un ojo de malla preestablecido, de acuerdo al tipo de organismos que se quiera estudiar y los factores que se quieran analizar. Estas se ubican bajo el agua durante períodos definidos de tiempo, y, al ser retiradas se observan los organismos que están presentes y el nivel de degradación en el cual se encuentra el material vegetal.

Experimentos como el realizado por Howard-Williams y Junk en 1976, han demostrado que la descomposición acuática de plantas herbáceas es bastante rápida. Utilizando la metodología con bolsas de malla de 1 mm de ojo, observaron que después de 14 días se perdía cerca del 50% del material foliar. Después de seis meses establecieron que se perdía entre un 80 y 90% del peso inicial de cinco de las seis especies expuestas a descomposición, transcurridos 338 días, solo permaneció de un 3 a 9% del peso inicial de las hojas. Las pérdida de K, Na, Mg y P fue más rápida que la pérdida de peso y entre un 50-95% de las concentraciones iniciales de estos elementos se dieron durante los primeros 14 días, demostrando que los cambios químicos más importantes se llevan a cabo al comienzo del proceso de descomposición (Furch & Junk 1997).

Benstead (1996) en Costa Rica investigó la descomposición, cambios químicos y colonización de hojas por macroinvertebrados. Estableció que la pérdida de peso del material foliar fue rápida debido a la temperatura del agua y que el contenido de nitrógeno disminuyó en un 3% en los primeros 6 días de inmersión y luego permaneció relativamente constante. En cuanto a la colonización de las bolsas, observó

que la mayoría de macroinvertebrados fueron insectos de grupos específicos y que la dinámica de este proceso fue diferente entre grupos funcionales.

3.5. GRUPOS FUNCIONALES DE INSECTOS ACUÁTICOS

Los animales acuáticos se han clasificado en categorías funcionales más que filogenéticas, en relación a su papel en la red trófica. La clasificación partió de los estudios fluviales donde los vertebrados e invertebrados contribuyen de diversos modos al complejo procesamiento de la materia orgánica (Cole 1988). Esta clasificación está basada en mecanismos morfo-comportamentales de adquisición de alimento (Merrit & Cummins 1996) y la observación de contenidos estomacales sobre bases estacionales en zonas templadas (Thorp & Covich 1991). Los mismos mecanismos morfo-comportamentales generales de diferentes especies, pueden resultar en la ingestión de un amplio rango de ítems alimenticios, por lo cual las especies pueden pertenecer a diferentes niveles tróficos (Herbívoros, detritívoros o carnívoros). Las partes bucales, patas, y otras estructuras morfológicas en asociación con el comportamiento alimenticio (Merrit & Cummins 1996; Cole 1988), pueden cambiar como parte del proceso de desarrollo (Merrit & Cummins 1996, Thorp & Covich 1991) o según la estación u otras características ecológicas (Thorp & Covich 1991). A medida que los individuos crecen, es de esperarse que la morfología alimenticia sea más restringida. En muchos casos la morfología limita el tipo de alimento que puede ser adquirido, pero el comportamiento correspondiente para la manipulación de estas estructuras morfológicas puede no ser tan aparente (Merrit & Cummins 1996).

Muchas adaptaciones para la alimentación (tróficas) se encuentran entre los insectos acuáticos. Algunas especies son específicas en sus preferencias alimenticias, y otras son más generalistas (Cole 1988). Las categorías de recursos alimenticios que están relacionadas con los mecanismos de adquisición han sido establecidas teniendo en cuenta: (1) El rango de tamaño (fino o grueso) del material y (2) la ubicación general (adherida, suspendida o depositada), esta categorización también refleja las diferencias bioquímicas que están presentes en los recursos, como la presencia de clorofila, interacciones microbianas con los substratos, y la principal fuente de recursos (autóctona o alóctona).

Esta clasificación de las adaptaciones alimenticias es funcional, en la que se diferencian los taxa de insectos que desempeñan diferentes papeles dentro de los ecosistemas acuáticos, con respecto al procesamiento de las categorías de recursos nutricionales. La aproximación funcional refleja la evolución convergente y paralela, resultando en organismos funcionalmente similares. Esta clasificación funcional es análoga a la de los "gremios" o grupos de organismos que usan una clase de recurso en particular y en donde la función se define como el uso de clases de recursos similares (Merrit & Cummins 1996). La clasificación en grupos funcionales es ventajosa, en la medida que permite estimar el grado en el cual los macroinvertebrados en determinado ambiente acuático, dependen de un recurso nutricional particular. También hace más aparentes los nexos que existen entre los recursos y las adaptaciones morfológicas y comportamentales (Merrit & Cummins 1996). En muchos trabajos, los invertebrados de ecosistemas acuáticos han sido analizados de acuerdo a esta clasificación funcional (e.g Vanotte et al 1980, Cummins et al. 1989).

Los grupos funcionales están definidos como ensamblajes de especies, permanentes o temporales, que desempeñan un mismo proceso ecosistémico; de esta manera están relacionados con la forma en cómo se procesa un recurso por diferentes especies y no en la manera en como se comparte (Blondel 2003). En ecología acuática, el estudio de los detritívoros se ha centrado en la forma como los organismos obtienen el alimento. Cummins en 1974 reconoció cuatro categorías de consumidores en los sistemas de aguas corrientes (Begon et al. 1996), los principales grupos funcionales establecidos por Cummins en 1974 fueron los trituradores, los filtradores, los colectores de depósito, los raspadores y dedepredadores (Cummins en Jonsson & Malmqvist 2003). Sin embargo estas categorías principales fueron ampliadas mas tarde por Merrit & Cummins (1991), definiéndose seis grupos funcionales descritos a continuación.

- a. Trituradores o fragmentadores: se alimentan de tejidos vegetales vivos de plantas hidrófilas vasculares, de tejido vegetal en descomposición (MOPG- materia orgánica particulada gruesa) o de madera. Son herbívoros masticadores y minadores de macrófitas vivientes, masticadores detritívoros de MOPG y excavadores sacadores de madera.
- b. Colectores: se alimentan de MOPF en descomposición. Son detritívoros filtradores o se alimentan de partículas en suspensión. También pueden ser detritívoros acumuladores o se alimentan de partículas depositadas (sedimento).
- c. Raspadores: se alimentan de perifiton (algas adheridas a superficies y material asociado). Herbívoros pastoreadores de superficies minerales y orgánicas.

- d. Perforadores de macrófitas: se alimentan de fluidos de tejidos y células de hidrófilas vasculares vivas o de los fluidos de células algales. Son herbívoros que perforan tejidos o células y chupan fluidos.
- e. Dedepredadores: se alimentan de tejido animal vivo. Son carnívoros engullidores, atacan la presa e ingieren animales o parte de ellos. También son carnívoros perforadores, atacan la presa, perforan células o tejidos y chupan sus fluidos.
- f. Parásitos: se alimentan de tejido animal vivo. Parasitan internamente huevos, larvas o pupas o parasitan externamente larvas, prepupas, pupas, capullos de pupas; también parásitos externos de arañas adultas (Merrit & cummins 1996).

La función de los trituradores en los ecosistemas de aguas corrientes consiste en la conversión de sustratos vegetales grandes (Materia Orgánica Particulada Gruesa- MOPG), como la hojarasca, en partículas más pequeñas (Cummins et al. 1989). Los Trituradores son el grupo funcional de macroinvertebrados que posee partes bucales que les permiten consumir efectivamente hojarasca y desempeñar un papel clave en la energética de estos sistemas (Graça et al 2001). Este grupo participa activamente en la fragmentación y descomposición de las hojas (Webster & Benfield 1986) y proveen una unión entre las cabeceras y secciones más bajas de los ríos, siguiendo la clásica propuesta del CCR. Esta unión trófica es mediada por la transformación del material foliar en materia orgánica particulada fina (MOPF), la cual puede ser usada por los colectores y filtradores (Heard & Richardson 1995 en Graça 2001).

La calidad del recurso foliar es un factor importante que determina el comportamiento alimenticio de los trituradores y su eficiencia en convertir materia orgánica en biomasa animal y otros productos como la MOPF (Graça 2001). Estudios en zonas templadas han establecido que los trituradores prefieren cierto tipo de especies que otras, también prefieren hojas condicionadas que las que no lo están (Graça 2001).

Las anteriores generalizaciones de la biología trófica de los trituradores han sido poco documentadas en los sistemas lóticos tropicales y ecuatoriales. Estudios de preferencias alimenticias y bolsas de hojarasca en ríos tropicales, han dado algunas evidencias de detritívoros que también explotan material foliar alóctono y son capaces de discriminar entre especies de plantas (Graça 2001). Sin embargo, también existe la noción de una alta flexibilidad en historias de vida y movilidad de consumidores neotropicales, que conduce a la explotación flexible de recursos. Una mayor movilidad puede reforzar, más que reducir la alimentación selectiva, por lo tanto un amplio rango de forrajeo facilita la localización de parches de alimento (Graça 2001).

La MOPF puede producirse por abrasión física, acción microbiana, alimentación por macroinvertebrados y erosión del suelo entre otros; es una mezcla entre material vegetal fragmentado, heces, algas y microorganismos (Maltby 1992) y es un componente importante de la base del recurso alimenticio de los colectores (Cummins et al. 1989) que recogen o filtran la MOPF y finalmente se distribuye en el sistema acuático (Cole 1988). La organización general de los grupos funcionales de insectos puede observarse en la Tabla 1.

Tabla 1. Grupos funcionales representados por diferentes órdenes de insectos. Tomado y modificado de Merrit & Cummins 1996.

GRUPO FUNCIONAL	ALIMENTO DOMINANTE	MECANISMO DE ALIMENTACIÓN	Plecoptera	Odonata	Ephemeroptera	Hemiptera	Trichoptera	Coleoptera	Diptera
Trituradores	Tejidos vegetales vivos de hidrófitas vasculares.	Herbívoros masticadores y minadores de macrófitas vivas.					+	+	+
	Tejidos de plantas vasculares en descomposición - MOPG.	Detritívoros-masticadores de MOPG.	+		+		+	+	+
	Madera	Excavadores					+	+	+
Colectores	MOPF en descomposición	Detritívoros filtradores o consumidores de material suspendido.			+		+		+
		Detritívoros colectores o de depósito (sedimento)	+		+		+	+	+
Raspadores	Perifiton-algas adheridas y material asociado.	Herbívoros - raspan superficies minerales y orgánicas.			+		+	+	+
Depredadores	Tejido animal vivo	Carnívoros- atacan la presa e ingieren parte o todo el animal (Engullidores)	+	+	(+)		+	+	+
		Carnívoros- atacan la presa perforan tejidos y células y chupan los fluidos.				+		+	+

3.6. ESPECIES DE PLANTAS SELECCIONADAS

Las especies de plantas seleccionadas están presentes comúnmente en los bosques riparios de los sistemas lóticos de aguas negras y los hábitats que rodean las zonas de várzea. *Cecropia latiloba* pertenece a la familia Cecropiaceae, *Tessaria integrifolia*

a la familia Asteraceae (o Compositae) y *Symmeria paniculata* la familia Polygonaceae. La familia Cecropiaceae comprende árboles, arbustos o lianas, monoicos o dioicos, terrestres o hemiepifíticos (estranguladores) con raíces aéreas, savia usualmente acuosa que se oxida a marrón o a negra; tallos con entrenudos frecuentemente fistulosos, a veces con mirmecodomacios. Hojas alternas con filotaxia en espiral, simples y enteras, peltadas palmatífidas, venación terciaria frecuentemente subparalela a lineolada; pecíolos a veces con triquillos; estípulas usualmente grandes, unidas, intraaxilares, bracteadas o no, unisexuales, pequeñas, anemófilas o entomófilas, actinomorfas, hióginas; tépalos 2-4, libres o unidos en tubo; flores estaminadas con estambres 1-4, libres o unidos, anteras 2-tecadas, dehiscencia longitudinal, sin pistiloide; flores pistiladas sin estaminodios, con pistilo 1, súpero, 1-locular, óvulo 1, (sub)basal, estilo 1, estigma 1, penicilado a peltado. Fruto aquenio pequeño o grande, a veces drupáceo debido al perianto carnosos persistente (Vásquez Martínez 1997).

La familia Asteraceae comprende hierbas, arbustos, árboles y lianas, a veces con látex. Hojas simples o compuestas, alternas u opuestas (verticiladas), con margen entero o dentado, sin estípulas. Flores en capítulos o cabezuelas, estos últimos solitarios o a su vez dispuestas en inflorescencias de varias formas, el capítulo con receptáculo común en forma de disco cónico o globoso, rodeado de un conjunto de brácteas *-involucro-* y cada flor con una bractéola *-pálea-*, ellas de forma diversa; flores bisexuales, unisexuales o asexuadas (neutras) y todas las flores del capítulo del mismo sexo o comúnmente las marginales pistiladas o las centrales (del disco) estaminadas, actinomorfas o zigomorfas con un tipo por capítulo (todas liguladas en una cabezuela ligulada o todas flosculosas en una cabezuela discoide) o mezclados, frecuentemente con

las marginales liguladas y las centrales floculosas (cabezas radiadas); cáliz nulo o reducido, poco aparente en la floración pero que se desarrolla después de la fecundación-*papus* o *vilano*- de forma variable como pelos, escamitas o cerdas; corola con pétalos unidos en un tubo, a actinomorfa-la floculosa o *flóscula*- tubular con (4)5 lóbulos iguales, la zigomorfa-ligulada o *lígula*-2-labiada con tres lóbulos en un labio y dos en el otro, o a veces 1-labiada con 5 dientes; estambres 5, insertos en el tubo corolino, las anteras coherentes o unidas-*singenésicos*- dehiscencia longitudinal, introrsa; ovario ínfero, carpelos 2, lóculo 1, óvulo 1, estilo filamentosos con dos ramas estigmáticas. Fruto aquenio o cipsela (Vásquez Martínez 1997).

La familia Polygonaceae está representada por hierbas, arbustos o árboles, a veces escandentes, a veces con zarcillos, a veces caducifolios, a veces con tricomas glandulares; tallos frecuentemente dilatados en los nudos, a veces geniculados, a veces fistulosos. Hojas simples, alternas (opuestas o verticiladas), enteras u onduladas, pinnatinervias, pecíolos \pm vaginados, usualmente con estípulas unidas en una vaina-*ócrea*-, frecuentemente escariosas. Inflorescencias axilares, laterales o terminales, en panículas, racimos o espigas (cimas, fascículos o flores solitarias), bracteadas, pedicelos articulados; flores bisexuales (unisexuales en plantas monoicas o dioicas), frecuentemente rodeadas por brácteas ocráceas-*ocréolas*- y escariosas, actinomorfas, hióginas (períginas); perianto en 1-2 verticilos, tépalos (2)3-6, libres o unidos en la base, imbricados; estambres (2)3-9 (más), usualmente en 1-2 verticilos, filamentos libres o unidos en la base, anteras 2-tecadas, versátiles, introrsas, dehiscencia longitudinal (loculicida); disco anular o en glándulas alternas con los estambres; pistilo 1, súpero, aplanado o triquetro, 1-locular, óvulos 1 por lóculo, estilos (1)3(4), estigmas filiformes o

capitulados, enteros o fimbriados. Fruto aquenio aplanado o triquetro, generalmente con pericarpo crustáceo, a veces en pseudodrupa con el perianto succulento acrescente (Vásquez Martínez 1997).

Symmeria paniculata es un arbusto comúnmente encontrado en los bosques inundables de la Amazonia central y se considera altamente tolerante a la inundación (Ferreira & Stahlgren en Cogni et al 2003, Waldhoff et al 2000). Es una especie siempre verde, común en la parte más baja del gradiente de los bosques inundables de aguas negras en la Amazonia central (Brasil) y no renueva sus hojas cuando están sumergidas (Waldhoff et al 2000). Forma grupos monoespecíficos a través de rizomas, crece hasta 12 m y tiene dispersión de semillas por hidrocoria (Roosmalen 1985 en Waldhoff et al 2000). Sus frutos son alimento para muchos peces de importancia comercial como *Colossoma macropomum*, *Mylossoma sp.*, *Cichlasoma sp.*, *Brycon sp.*, y *Triporthus sp.* (Gottsberger, 1978; Saint-paul, 1982; Goulding, 1980 en Waldhoff et al 2000), produce hojas durante todo el año pero con menor intensidad durante los periodos de floración (Febrero-Mayo) y fructificación (Marzo-Julio) (Waldhoff unpubl. en Waldhoff et al 2000). Las hojas de *Symmeria paniculata* Benth., hacen fotosíntesis tempranamente después de emerger y permanecen funcionales bajo 8 m de agua por más de 8 meses (Junk 1989 en Fernández et al 1999).



Figura 1. Fotografías de *Symmeria paniculata* en el lugar de colecta, a la izquierda foto de la planta, a la derecha acercamiento de las hojas

Cecropia latiloba es una especie pionera, no tolerante a la sombra, coloniza áreas abiertas en planos inundables amazónicos y crece principalmente en las áreas inundables ricas en nutrientes de los afluentes de aguas blancas de Brasil, Perú, Colombia, Venezuela y Guyanas, está casi ausente en igarapés. Forma grupos densos monoespecíficos en lugares disturbados a lo largo del río, sobre deslizamientos de tierra o en las riberas (Worbes et al 1992., Prieto et al 1995 en Parolin 2002). Está extremadamente adaptada a las difíciles condiciones de crecimiento de los planos inundables con períodos prolongados de inundación y a que sus semillas estén sumergidas. Puede encontrarse a lo largo de todo el gradiente de inundación y es especialmente efectiva en los bajos niveles (mayor duración de inundación) debido a la alta tolerancia de los árboles jóvenes (Parolin 2002). *C. latiloba* puede alcanzar 20 metros de altura (Berg 1978 en Parolin 2002), es una especie de crecimiento rápido y vida corta (máximo 20 años) (Worbes et al. 1992 en Parolin 2002). El envés de las hojas es blanco a diferencia de la especie coexistente *C. membranaceae*. El diámetro oscila entre 42 y 57 centímetros, es una especie dioica con fruto tipo aquenio, posee pocas ramas bifurcadas en las partes altas del tallo y tiene anillos circulares en el tronco.



Figura 2. *Cecropia latiloba*. Izquierda Árbol en el bosque, derecha hoja colectada.

Tessaria integrifolia es un arbusto pionero, que forma densos bosques riparios, fuertemente heliófilos y de rápido crecimiento; está adaptado a sobrevivir periodos de inundación. El coeficiente de descomposición de sus hojas ha sido medido por Neiff y Poi de Neiff (1990), obteniendo valores de $k = -0.034$, indicando que esta especie se puede catalogar como de rápida descomposición, en comparación a hojas de otras especies como *Salix humboldtiana*. Es un arbusto de rápido crecimiento que llega a alcanzar más de 40 pies de altura. Posee tronco erguido, redondeado y delgado. Sus hojas son elípticas o elípticas - lanceoladas acuminadas en el ápice. La inflorescencia es un colimbo terminal de flores rosadas o lavanda.

http://0-www.fda.gov.lilac.une.edu/ohrms/dockets/dockets/95s0316/rpt0071_03.pdf.



Figura 3. Hojas de *Tessaria integrifolia* colectadas en la zona de estudio.

Según Rueda y colaboradores (2006), las hojas de *C. latiloba* y *T. integrifolia* se descomponen más rápido que *S. paniculata*, las tasas de degradación son más altas y significativas cuando hay una variación más fuerte en la descarga del caño La Arenosa, lo anterior corresponde a lo que los autores han denominado como Flashy Discharge Phase -FDP- (Fase de descarga Irregular). En los momentos en los cuales el caño se mantiene a niveles más constantes, las tasas de descomposición de *C. latiloba* y *T. integrifolia* son más lentas. Experimentos anteriores de Furch et al. (1989), establecieron que las hojas de *C. latiloba* pierden peso rápidamente (cerca del 20% en 24 horas y 50% después de 35 días). *C. latiloba* y *T. integrifolia* son ejemplos de especies con rápida descomposición (Marchese, & Wantzen, datos no publicados), mientras *S. paniculata* es una especie de descomposición más lenta que las dos anteriores (Irlmer & Junk 1982).

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

Relacionar la acción trófica de insectos acuáticos de aguas negras amazónicas con el proceso de degradación acuática de hojas del bosque ripario.

4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 4.2.1. Identificar los taxa y actividad alimentaria funcional de insectos acuáticos que se asocian a las hojas de tres especies de árboles (*Symmeria paniculata*, *Tessaria integrifolia* y *Cecropia latiloba*) sometidas a descomposición en un caño de aguas negras.
- 4.2.2. Determinar si la abundancia de los taxa y grupos funcionales de insectos acuáticos colectados varía entre períodos, entre hojas de las especies seleccionadas y/o su estado de descomposición.
- 4.2.3. Determinar si hay correlación entre la abundancia de taxa y grupos funcionales de insectos acuáticos con los parámetros abióticos medidos (Temperatura, pH, profundidad, conductividad, velocidad de la corriente).
- 4.2.4. Inferir el rol que cumplen los insectos acuáticos en el proceso de degradación experimental desarrollado.

5. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio fue desarrollado en el tramo bajo del Caño La Arenosa en un punto ubicado a 9.5 Km de la ciudad de Leticia, Amazonas: Colombia (69°57'22.5"W, 4°9'47.9"S, 150 msnm). La estación "Caño LA Arenosa, Kilómetro

9,5" está ubicada al lado izquierdo del brazo principal del río Amazonas y está rodeada por un dosel relativamente denso que sombrea el caño (Figura 4). La Arenosa es un caño de primer orden, de aguas negras tipo I (Núñez-Avellaneda & Duque 2001) que no es inundado por el río Amazonas, sin embargo, cuando éste se encuentra en época de aguas altas represa el agua de La Arenosa (Fase de Descarga Regulara-FDR-), haciendo que la profundidad sea mayor. Sin embargo el régimen hidrológico está directamente relacionado con las lluvias locales por lo tanto exhibe una alta variación en su nivel durante todo el año (Rueda-Delgado et al. 2006). La velocidad media del caño La Arenosa es de 0.15 m/s, el caudal (Q) está influenciado por los eventos regulares de lluvia que ocurren a través de todo el año. Durante la fase de descarga irregular-FDI- (época de aguas bajas del río Amazonas) la corriente experimenta incrementos breves pero de gran magnitud en el Q, el número de Reynolds es más alto en esta fase que en la Fase de Descarga Regular-FDR-. El lecho del caño es arenoso con acumulaciones de hojarasca y de material leñoso, pH (5.5-6.0), baja conductividad (18-38 $\mu\text{S}/\text{cm}$), temperatura media de 25°C, profundidad media de 65 cm y ancho promedio de 4.5 m (Rueda-Delgado et al. 2006).

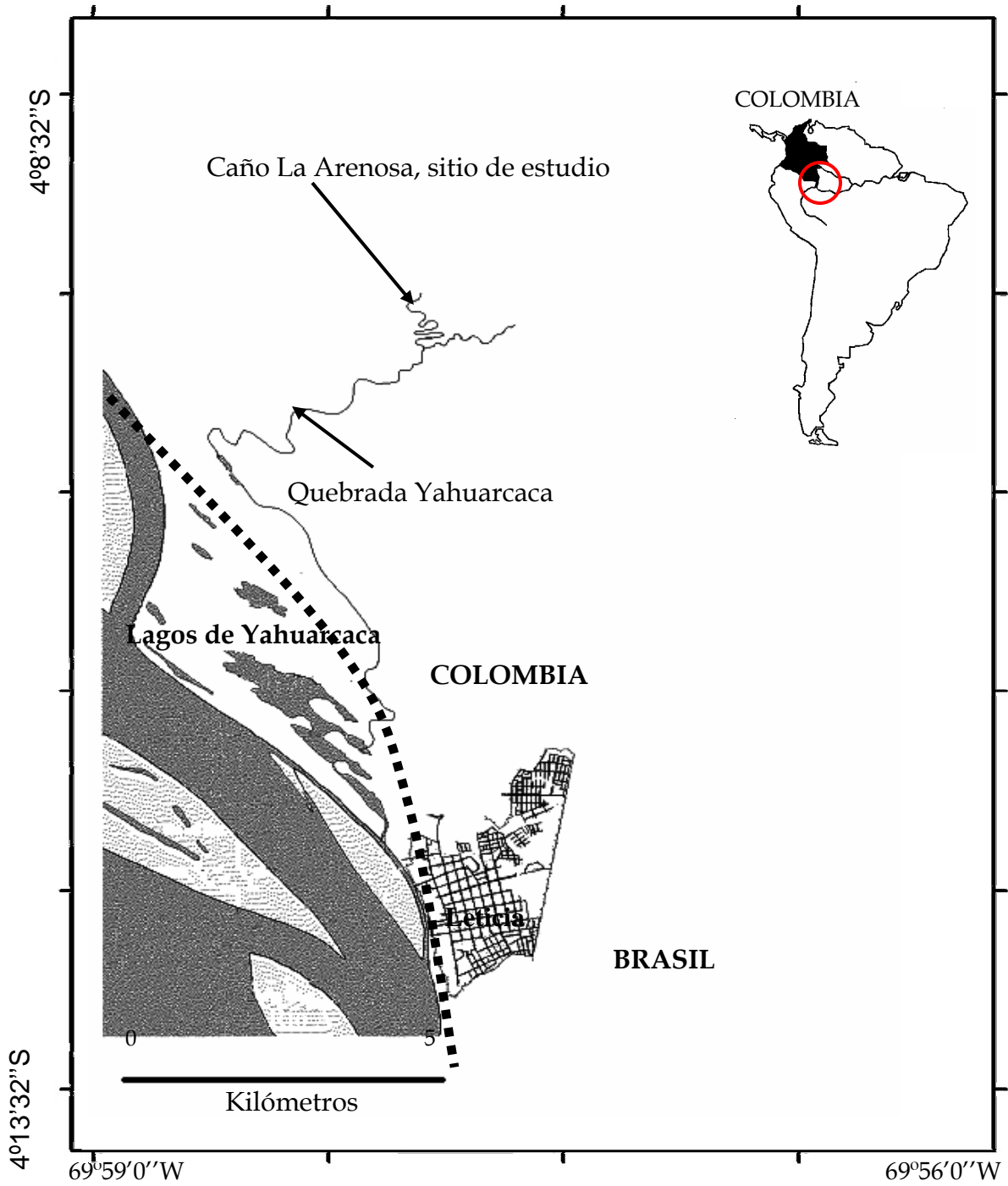


Figura 4. Ubicación del caño La Arenosa. La línea punteada indica hasta donde llega la inundación del Río Amazonas en sus niveles más altos (Tomado y modificado de Rueda et al. 2006).

6. METODOLOGÍA

6.1. FASE PREVIA

Se colectaron en campo hojas (aproximadamente 1000 gr) de *Symmeria paniculata*, *Tessaria integrifolia* y *Cecropia latiloba*. El material vegetal fue secado al aire libre en tres hornos de aluminio negro (uno por cada especie de planta). Una vez se secaron las hojas al aire libre, se realizó la preparación de las bolsas de malla, que posteriormente se colocarían en el caño La Arenosa. Para cada especie se escogieron hojas aproximadamente del mismo tamaño, que no tuvieran muchas marcas de herbivoría y que se encontraran en un estado físico similar, lo anterior con el fin de evitar variación en el experimento. Se pesaron aproximadamente 5 gr. de hojas de cada especie y se introdujeron en bolsas independientes de polipropileno con ojo de malla de 5 mm. Cada bolsa fue cerrada y marcada con su código respectivo. Para cada especie se prepararon 30 bolsas obteniendo un total de 90 bolsas. El peso del material vegetal que fue introducido en las bolsas fue registrado y sistematizado en una base de datos para cada especie.

6.2. FASE DE CAMPO

Los montajes o experimentos se desarrollaron entre Marzo-Abril y entre Septiembre-Noviembre de 2004, en cada uno, 30 bolsas con hojas de cada especie secadas al aire libre (en total 90 bolsas), se repartieron en 5 líneas de piola de polipropileno, en las cuales se dispusieron tres parejas de bolsas de *Cecropia latiloba*, *Symmeria paniculata* y *Tessaria integrifolia*, para un total de 18 bolsas por línea (seis por especie). Los grupos de dos bolsas se amarraron a distancias equitativas entre si. Una vez listas las 5 líneas, fueron colocadas en el caño La Arenosa de ribera a ribera,

amarradas con estacas y dispuestas equidistantemente en un tramo de 100 m. Cada línea de bolsas de hojarasca fue asegurada con pesas plásticas para evitar la pérdida del montaje durante las crecientes. Las líneas fueron retiradas una por una a los 1, 7, 14, 28 y 56 días respectivamente (Figura 5). En cada fecha de retiro se midió en el caño la concentración de oxígeno, el porcentaje de saturación de oxígeno, el pH, la conductividad, la temperatura (Equipos digitales YSI 55 Dissolved oxygen modelo 30/10 FT y 30 Salinity, conductivity, Temperature modelo 55/50 FT). Profundidad máxima, velocidad y caudal fueron medidos siguiendo lo establecido en Rueda-Delgado et al. 2006. Una vez retiradas las bolsas, se colocaron individualmente en bolsas de plástico y se transportaron en una nevera de icopor para ser procesadas en el laboratorio.

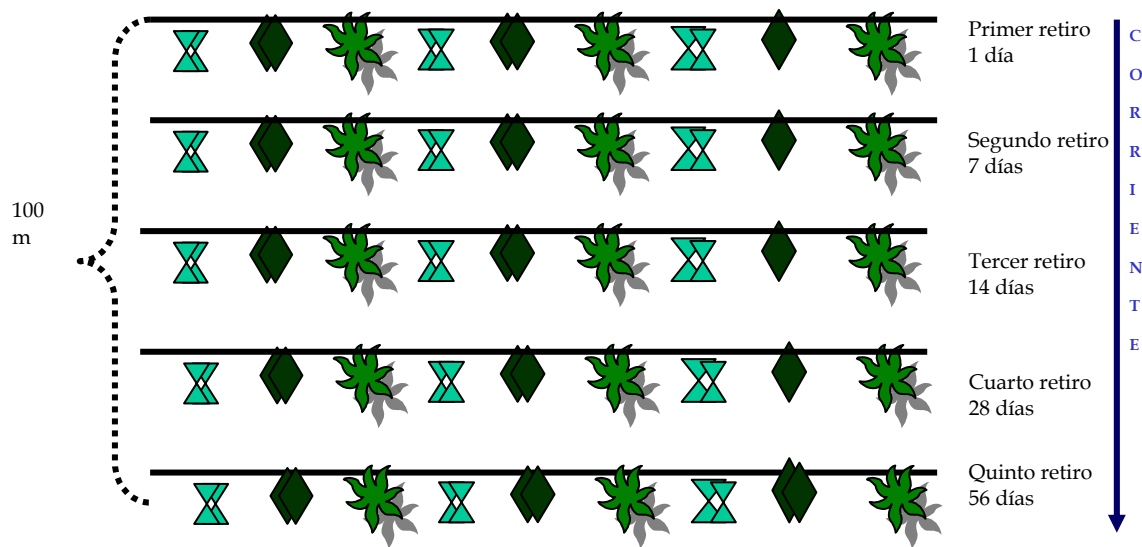


Figura 5. Diagrama del experimento de descomposición. * = 2 bolsas *C. latiloba*, ◆ = 2 bolsas *S. paniculata*, X = 2 bolsas *T. integrifolia*. Por cada retiro hay un total de 18 bolsas, en cada montaje hay un total de 90 bolsas

6.3. FASE DE LABORATORIO

Una vez en el laboratorio, se extrajo el material vegetal y se lavó con agua desionizada hasta eliminar todo el material adherido. El material lavado (MOP- Materia Orgánica Particulada-) fue recogido en tamices de 200 y 63 μm , con el fin de separar la MOPG y la MOPF respectivamente. La MOPG fue almacenada en recipientes con alcohol y la MOPF se refrigeró. Este procedimiento se realizó para cada una de las 90 bolsas en cada fase de muestreo. Una vez lavado del material vegetal, las hojas de cada bolsa fueron colocadas en horno a 70°C hasta obtener peso constante, posteriormente fueron pesadas con el fin de determinar el porcentaje de remanencia del material vegetal después de haber sido expuesto a la descomposición acuática.

La MOPG fue revisada meticulosamente al estereoscopio con el fin de encontrar y separar de la misma los insectos acuáticos, los cuales fueron contados y clasificados taxonómica y funcionalmente, posteriormente fueron almacenados en alcohol. Los anteriores procedimientos metodológicos se realizaron para los dos montajes (Marzo-Abril; Septiembre-Noviembre).

6.4. FASE DE ANÁLISIS

La abundancia media de taxa dominantes y grupos funcionales de insectos fue comparada entre montajes con ANOVA de dos vías (periodo x especie de planta). Los datos fueron transformados logarítmicamente $-\text{Log}(x+1)$ con el fin de obtener distribución normal y homogeneidad de varianzas, las cuales fueron probadas con los test de Shapiro-Wilks y Bartlett respectivamente. Comparaciones múltiples de

Tukey post-hoc fueron utilizadas para establecer diferencias entre los muestreos (Zar 1999).

El peso remanente de las hojas de las especies de plantas seleccionadas se comparó entre y dentro de los montajes con ANOVA de dos vías (Tiempo x especies). Transformaciones, comprobaciones y comparaciones siguieron el mismo procedimiento antes expuesto (Zar 1999). El análisis de regresión exponencial se usó para calcular las tasas de degradación de las hojas de cada especie de planta. El coeficiente de decaimiento exponencial fue obtenido usando la fórmula $DM_t/DM_i = DM_o/DM_i e^{-kt}$, donde DM_t/DM_i es la proporción del peso remanente inicial en el tiempo t, DM_o/DM_i (intercepto) es la proporción del peso al comienzo del experimento.

El caudal diario, el número de Reynolds (Allan 1995) y características fisicoquímicas para los dos períodos de muestreo fueron comparados con base en la variación temporal calculada mediante el coeficiente de variación (CV) usando ANOVA de una vía para el cual se realizaron las previas verificaciones de normalidad (Zar 1999). La relación entre el peso remanente del material vegetal, el caudal y los grupos funcionales de insectos, se estableció mediante el coeficiente de correlación de Pearson después de transformar los datos $\log(x+1)$ (Zar 1999).

Los resultados de este estudio se compararon con los obtenidos durante un experimento similar, desarrollado en el mismo sitio entre Septiembre y Noviembre de 2002 (Rueda-Delgado 2006).

7. RESULTADOS

7.1. HIDROLOGÍA Y FISICOQUÍMICA DEL CAÑO LA ARENOSA EN LOS DOS PERÍODOS DE MUESTREO.

El caño La Arenosa en la zona de estudio entre los años 2003 y 2005, se caracterizó por presentar pH ligeramente ácido (6.23, n=225), baja conductividad eléctrica (32.14 $\mu\text{S}/\text{cm}$, n=225), temperatura promedio de 25.83°C (n=225) y profundidad media de 0.46 m (n=639). Se obtuvo un valor de velocidad y caudal medio (Q) de 0.22 m/s y 0.83 m³/s respectivamente (n = 183) contemplando los cuatro meses en los que se realizaron los retiros. El primer montaje del experimento de descomposición fue realizado durante lo que se ha denominado Fase de Descarga Regulada en la cual el caño la Arenosa exhibe niveles más altos debido al represamiento de sus aguas (corresponde a la época de aguas altas del río Amazonas) (Marzo-Abril) y el segundo correspondió a la Fase de Descarga Irregular, período de aguas bajas del río Amazonas y en el cual el caño la arenosa experimenta cambios más drásticos de nivel (Septiembre- Noviembre). El ANOVA muestra que hay diferencias significativas en el caudal (Q) entre los dos períodos (F = 11.965; p=0.001). El caño La Arenosa en el año 2004 mostró una variación constante en el nivel del agua lo largo del año que obedece al régimen de lluvias locales. Presenta los niveles más altos en el mes de abril y los más bajos en agosto (Figura 6). De acuerdo a la descripción del caño La Arenosa, los períodos de muestreo se nombran como Fase de Descarga Regulada (FDR, Marzo-Abril) y Fase de Descarga Irregular (FDI, Septiembre- Noviembre).

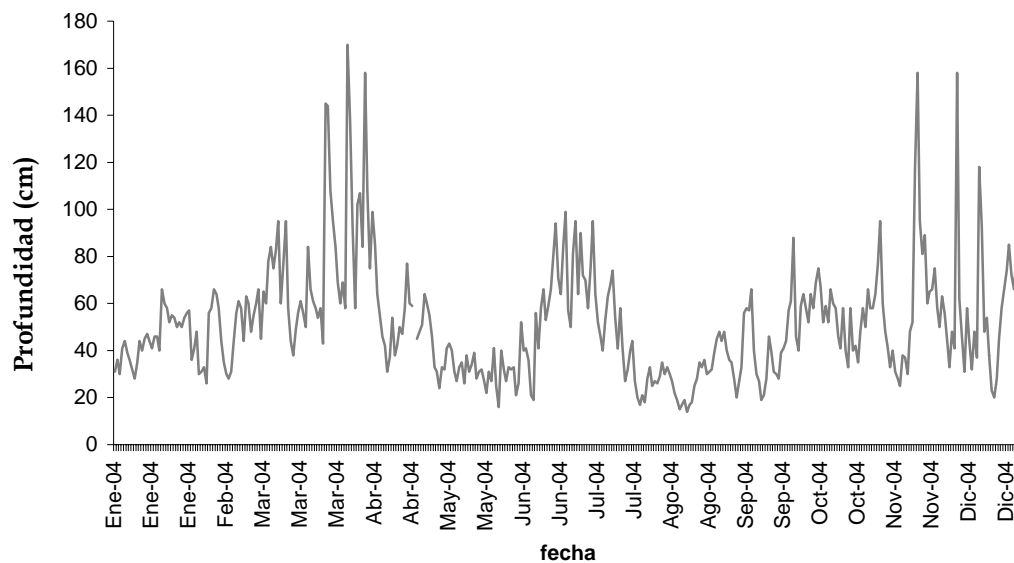


Figura 6. Comportamiento de la profundidad del caño La Arenosa durante el año 2004.

Con respecto a las mediciones de las variables fisicoquímicas tomadas en el lapso de 1 a 56 días en la FDR y en la FDI de 2004, se pudo establecer que todos los coeficientes de variación fueron mayores en la FDI excepto para el número de Reynolds (Re). Sin embargo no se encontraron diferencias significativas para ninguna de las variables fisicoquímicas entre los dos períodos de muestreo en el lapso de tiempo entre 1 y 56 días (Tabla 1).

Tabla 1. Valores de las variables fisicoquímicas y coeficiente de variación (C.V) en la FDR y en la FDI teniendo en cuenta desde el primer día (1) hasta el último día de retiro (56).

	Fase de Descarga Regulada		Fase de Descarga Irregular	
	Rango	C. V	Rango	C. V
Velocidad (m/s)	0.17-0.23	6.39	0.15-0.22	9.49
Q (m ³ /s)	0.75-1.05	6.39	0.66-1.01	9.49
# Re	113237.36 - 445314.92	41	339225.65-56938.96	39.87
O ₂ (mg/l)	47.7-85.7	15.87	39.84-62.50	33.27
T (°C)	24.2-26.9	3.21	25.94-27.70	4.30
Conductividad (µs/cm)	10.7-22.9	22.08	24.14-46.90	33.46
pH	5.07-7.03	8.28	6.32-7.20	8.88

Las figuras 7 a 11 muestran el comportamiento de los parámetros fisicoquímicos medidos en el caño La Arenosa durante los dos períodos de muestreo (n=20 y n=27 FDR y FDI respectivamente). Los puntos azules (FDR) y rojos (FDI) muestran los valores registrados en cada retiro.

La concentración de oxígeno en la FDR es variable, no obstante, los valores que se registraron en cada día de retiro corresponden a concentraciones intermedias. Como se observa en la figura 7, para el primer día de retiro la concentración de oxígeno es de 77 mg/L y corresponde al mayor valor teniendo en cuenta los días de retiro del material vegetal. En el segundo retiro la concentración de oxígeno es menor, decrece un poco más en el tercer retiro y aumenta ligeramente en el cuarto y quinto retiro. Finalmente, para la última fecha el valor de oxígeno decrece siendo el menor registrado entre todos los días de retiro. En la FDI, para el primer día de retiro el valor de concentración de oxígeno es bajo (29.13 mg/L), en el segundo, tercer y cuarto retiro, los valores registrados oscilan entre 53 y 58 mg/L mientras que en el quinto retiro el valor registrado es menor en comparación a los tres retiros anteriores. En la FDR la concentración de oxígeno es mayor y significativamente diferente a la concentración de oxígeno de la FDI para todo el periodo (marzo-abril, $P=0.0074$) y para los días de retiro de las dos fases ($P=0.015$).

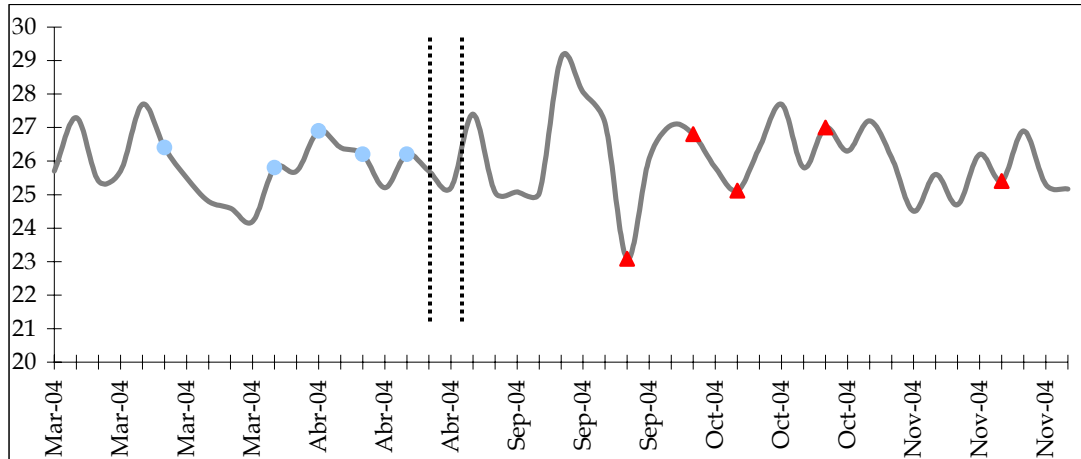


Figura 10. Comportamiento de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) en el caño La Arenosa en la FDR (puntos azules) y FDI (puntos rojos).

Tomando en cuenta los meses de los experimentos (marzo-abril, septiembre-noviembre), se observa (Figura 11) que la conductividad tiende a aumentar en la FDI, siendo significativamente mayor tomando en cuenta los cuatro meses ($P=0.00008$). Teniendo en cuenta los valores registrados en los cinco días de retiro de las dos fases no se encontraron diferencias significativas ($P=0.27$).

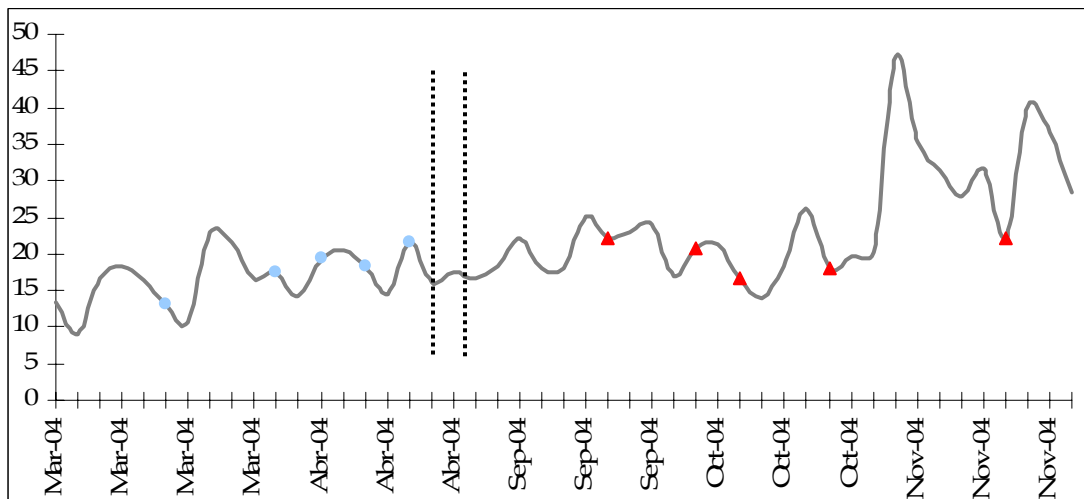


Figura 11. Comportamiento de la conductividad ($\mu\text{s}/\text{cm}$) en el caño La Arenosa la FDR (puntos azules) y FDI (puntos rojos).

7.2. TAXA Y GRUPOS FUNCIONALES DE INSECTOS

Para los dos periodos de muestreo del año 2004 (marzo-abril-FDR-, septiembre-Noviembre-FDI) se colectaron en total 5890 individuos que corresponden a cuatro phylum, siete clases, catorce órdenes, treinta y una familias y treinta y un géneros. Del total de individuos colectados, 1450 se registraron en la FDR y 4440 en la FDI (Tabla 2).

Tabla 2. Taxa y grupos funcionales determinados para los dos periodos de muestreo. C.D=Colectores de depósito, C. F=colectores filtradores; Mn=minadores; Pr=Depredadores; Rs=Raspadores y T=Trituradores.

PHYLLUM	CLASE	ORDEN	FAMILIA	GÉNERO	E. D	G. F
Annelida	Oligochaeta	Haplotaxida	Naididae		Adulto	C.D
Mollusca	Pelecypoda	Paleoheterodonta			Adulto	C.F
	Gastropoda	Mesogastropoda	Ampullaridae	<i>Pomacea</i>	Adulto	C.D
Arthropoda	Copepoda	Calanoide			Adulto	C.F
	Malacostraca	Decápoda	Palaemonidae	<i>Macrobrachium</i>	Adulto	Pr
	Aracnida	Acari			Adulto	Pr
Arthropoda	Insecta	Ephemeroptera	Trichodactylidae		Ninfa	C.D
			Baetidae	<i>Apobaetis</i>	Ninfa	Rs
				<i>Baetodes</i>	Ninfa	Rs
			Leptohyphidae	<i>Leptohyphes</i>	Ninfa	C.D
			Leptophlebiae	<i>Hagenulopsis</i>	Ninfa	C.D
			Euthyplocidae	<i>Campylocia</i>	Ninfa	C.D
			Polymitarciidae	<i>Asthenopus</i>	Ninfa	C.D
		Odonata	Megapodagrionidae	<i>Heteragrion</i>	Ninfa	Pr
			Gomphidae	<i>Dromogomphus</i>	Ninfa	Pr
				<i>Aphylla</i>	Ninfa	Pr
			Calopterigidae	<i>Hetaerina</i>	Ninfa	Pr
		Trichoptera	Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i>	Ninfa	C.F
			Hydropsichidae	<i>Leptonema</i>	Ninfa	C.F
			Hydroptilidae	<i>Hydroptila</i>	Ninfa	Rs
				<i>Neotrichia</i>	Ninfa	Rs
			Helicopsychidae	<i>Helicopsiche</i>	Ninfa	C.D
			Calamoceratidae	<i>Pyilloicus</i>	Ninfa	Tr
			Leptoceridae		Ninfa	Tr
		Plecóptera	Perlidae	<i>Anacroneuria</i>	Ninfa	Tr
		Hemíptera	Pleidae	<i>Neoplea</i>	Adulto	Pr

			Corixidae	<i>Cymatia</i>	Ninfa	Rs	
			Naucoridae	<i>Ambrysus</i>	Ninfa	Pr	
		Coleóptera	Dryopidae		Ninfa	C.D	
			Dytiscidae		Ninfa	Pr	
			Elmidae	<i>Stenelmis</i>	Ninfa	C.D	
				<i>Heterelmis</i>	Ninfa	C.D	
				<i>Hexacylloepus</i>	Ninfa	C.D	
				C.f			
				<i>Microcylloepus</i>	Ninfa	C.D	
				<i>Lara</i>	Ninfa	Tr	
		<i>Phanocerus</i>	Ninfa	C.D			
			<i>Narpus</i>	Ninfa	C.D		
		Lepidóptera	Piralidae		Ninfa	Tr	
		Díptera	Culicidae		Ninfa	C.F	
			Ceratopogonidae	<i>Probezzia</i>	Ninfa	Pr	
			Limoniidae		Ninfa	Tr	
			Pediciidae		Ninfa	Pr	
			Chironomidae		Ninfa	C.D	
				Tanypodinae		Ninfa	Pr
			<i>Stenochironomus</i>	Ninfa	Mn		

Algunos de los taxa encontrados en este estudio muestran en la figura 12.



a



b



c



d



e



f



g



h

Figura 12. a. fotografía dorsal de odonato, b. Acercamiento del aparato bucal del odonato de la fotografía anterior, c. vista ventral de *Lara* (Coleoptera- elmidae), d. vista dorsal de *Lara* (Coleoptera- elmidae), e. acercamiento ventral de la cabeza de *Lara* (Coleoptera- elmidae), f. vista lateral de *Microcyloopus* (Coleoptera- elmidae), g. Díptero de la familia Chironomidae y h. Trichóptero.

Teniendo en cuenta el número de taxa asociados a las hojas de las tres especies de plantas en los días de retiro y fases de muestreo, se puede establecer que hay más taxa en la FDI que en la FDR, exceptuando el día de retiro 1 para *Symmeria paniculata* y los días 28 y 56 para las tres especies. El mayor número de taxa en la FDI se registró en el retiro realizado a los 7 días para *Cecropia latiloba* mientras que en la FDR el mayor número de taxa se registró en el retiro realizado a los 28 días y al igual que en la FDI están asociados a *Cecropia latiloba*. Comparando el número de taxa para cada especie en cada día de retiro, se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las dos fases de muestreo.

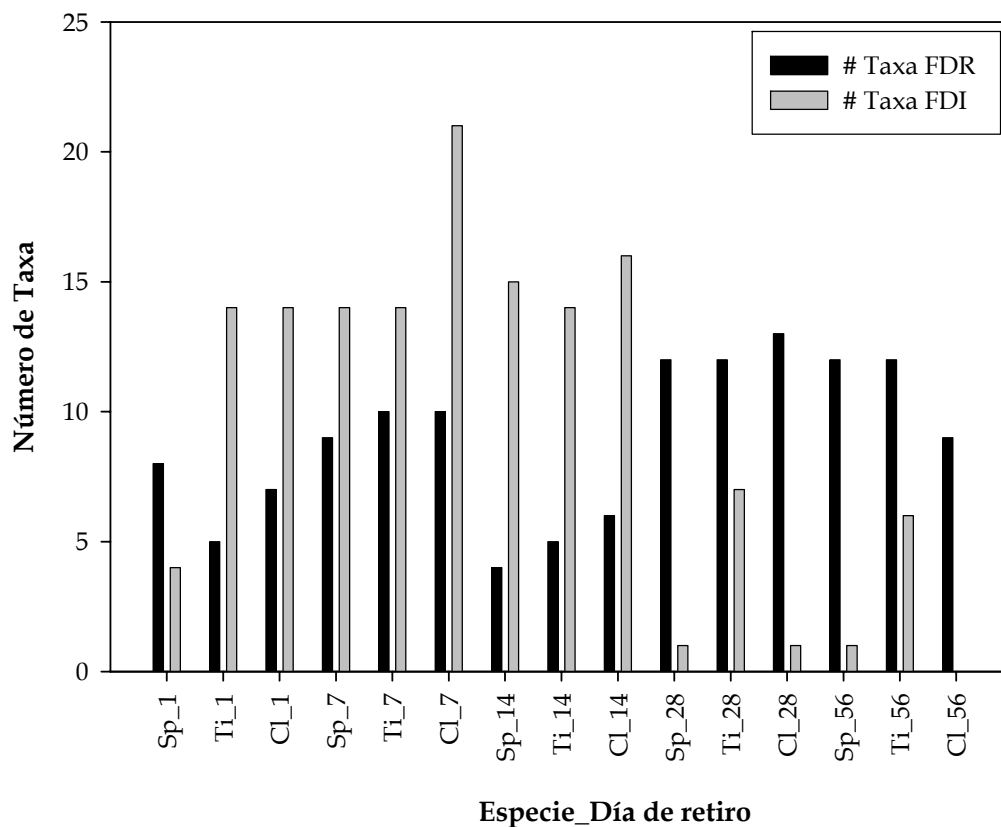


Figura 13. Número de taxa asociados a las hojas de las *Symmeria paniculata* (Sp), *Tessaria integrifolia* (Ti) y *Cecropia latiloba* (Cl) para los días de retiro (1, 7, 14, 28, 56) en las dos fases de muestreo (FDR y FDI).

De los 47 taxa determinados para las dos fases o periodos de muestreo del año 2004, 18 pertenecen al grupo funcional de colectores de depósito (1466.12 individuos/experimento), 13 a depredadores (338.66 individuos/experimento), 6 a trituradores (93.70 individuos/experimento), 5 a colectores filtradores (45.93 individuos/experimento), 4 a raspadores (54.40 individuos/experimento) y 1 a minadores (42.44 individuos/experimento) (Figura 14).

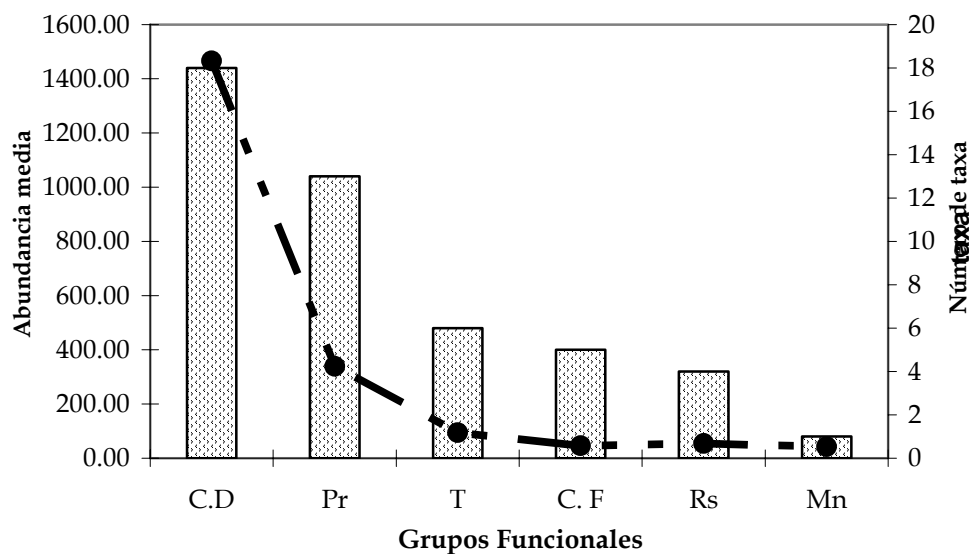


Figura 14. Abundancia media de insectos (línea punteada) y número de taxa (barras) correspondientes a cada grupo funcional registrados en el año 2004. Las convenciones de los grupos funcionales son las mismas que las utilizadas en la Tabla 2.

La mayor cantidad de insectos en el primer periodo (Fase de Descarga Regulada-FDR) se registró en el día 14 (501 individuos), mientras que la menor cantidad de insectos se registró al día 28 (110 individuos) (Figura 15 a). En el segundo periodo de muestreo (Fase de Descarga Irregular-FDI) la mayor abundancia de insectos corresponde al retiro del día 7 (1973 individuos), mientras que la menor abundancia se registró en el retiro del día 56 (3 individuos) (Figura 15 b). En los dos periodos de

muestreo y en los cinco retiros (exceptuando el 5º retiro del segundo periodo) la mayor abundancia de insectos corresponde a los dípteros de la familia Chironomidae (Figura 15).

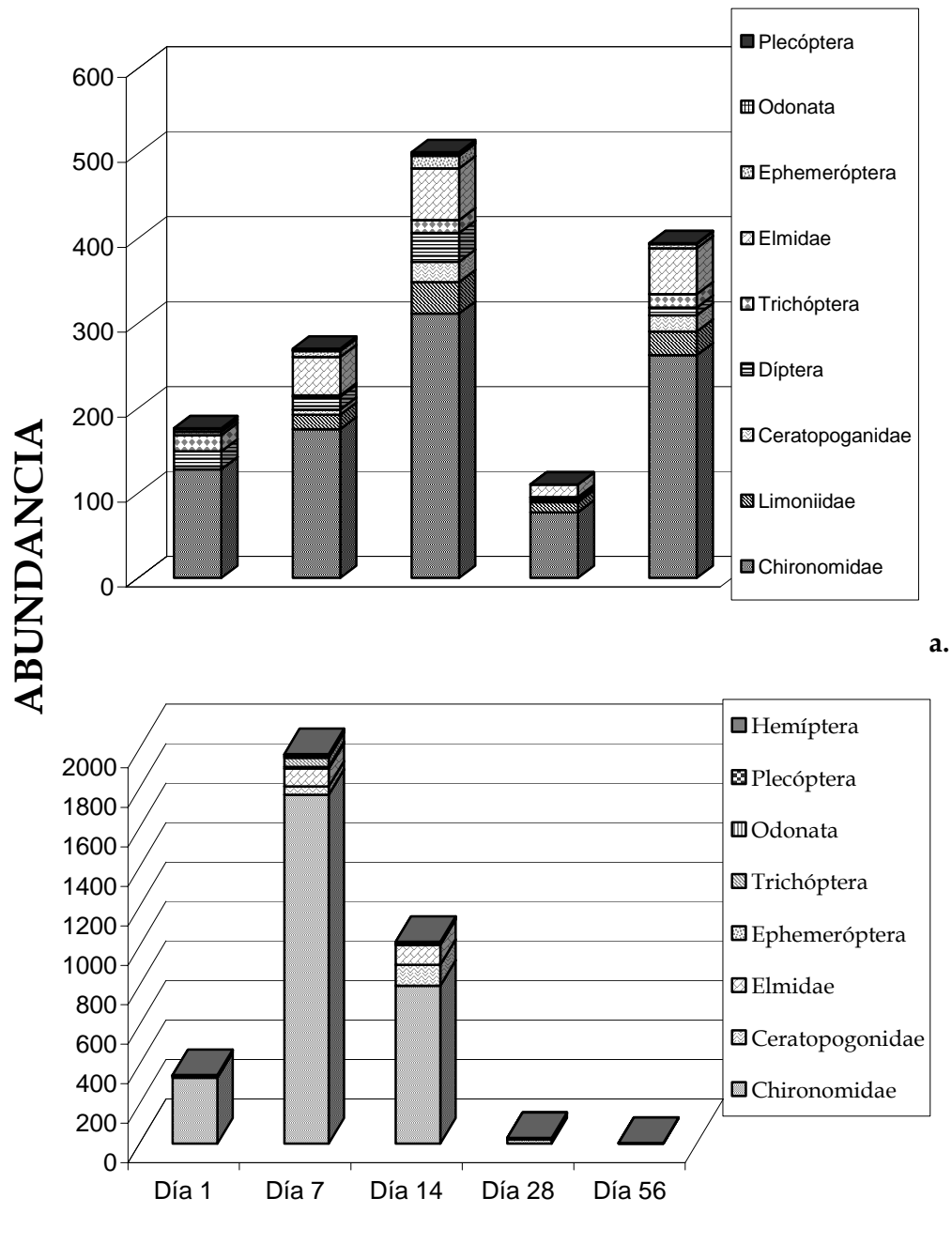
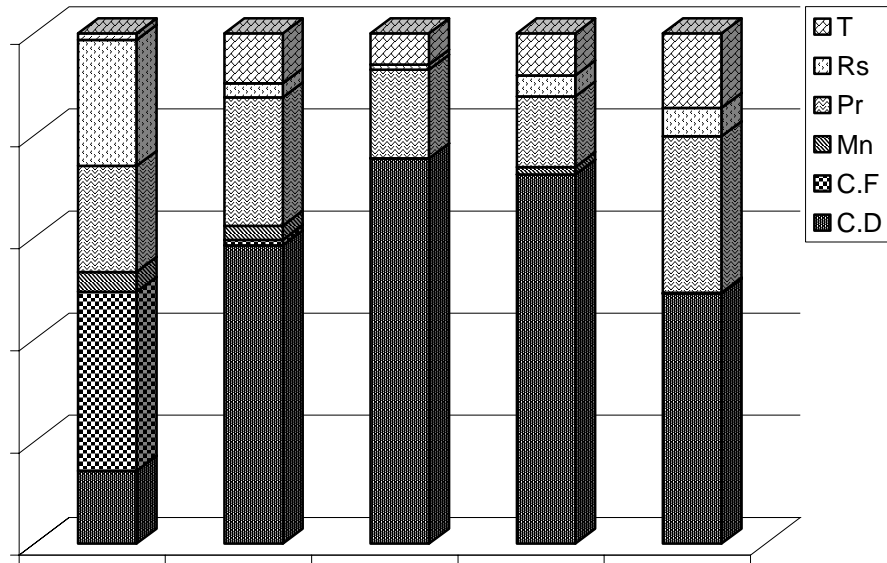


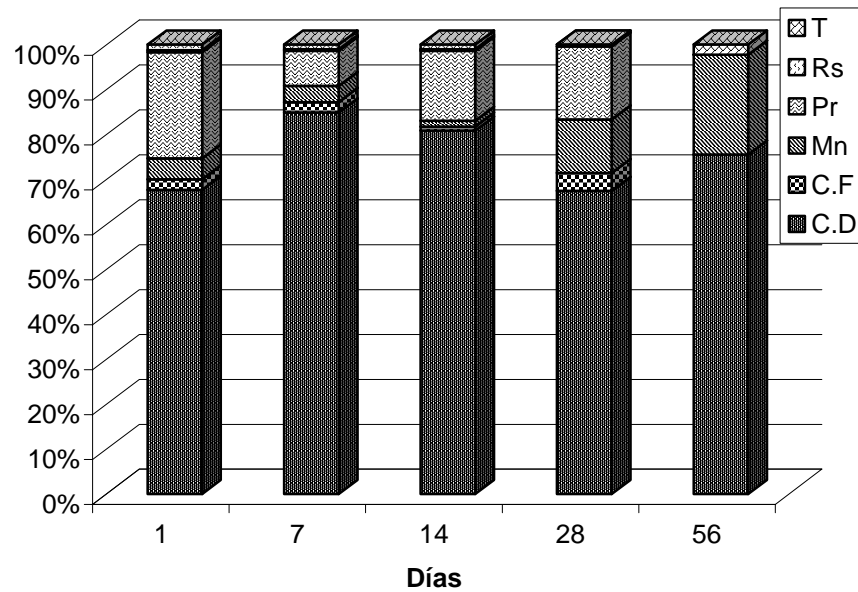
Figura 15. Abundancia total de taxa de insectos. a. Primer periodo (Fase de Descarga Regulada-FDR), b. (Fase de descarga irregular-FDI).

Tanto en la FDR como en la FDI el mayor porcentaje de individuos pertenece al grupo funcional de los colectores de depósito (Figura 16). En la FDR el porcentaje de colectores de depósito para los cinco días de retiro oscila aproximadamente entre el 20 y 70% de la totalidad de grupos funcionales. Los depredadores a diferencia de la FDI están presentes en todos los retiros, estando en mayor proporción en el retiro del día 56. Los colectores filtradores solo están presentes en los retiros de los días 1 y 7 estando en mayor proporción en el primer día de retiro. Los raspadores están presentes en todos los días de retiro estando en mayor proporción en el primer día de retiro. Los minadores están presentes en los retiros de los días 1, 7 y 28. Por último los trituradores al igual que los raspadores están presentes en todos los retiros en mayor y menor proporción en los días 56 y 1 respectivamente (Figura 16 a).

En la FDI el porcentaje de colectores de depósito para los cinco días de retiro oscila aproximadamente entre un 60 y 80% de la totalidad de grupos funcionales. Los depredadores están presentes entre los días 1 y 28 estando ausentes en el día 56, lo mismo ocurre con los colectores filtradores, sin embargo estos están presentes en menor proporción que los anteriores en los días de retiro mencionados. Los minadores están presentes en todos los retiros, sin embargo se encuentran en mayor proporción en los días de retiro 28 y 56. Los trituradores al igual que los minadores están presentes en todos los retiros, sin embargo corresponden a porcentajes bajos (Figura 16 b).



a



b

Figura 16. Porcentaje de individuos que pertenecen a los diferentes grupos funcionales en los dos periodos de muestreo: a. FDR, b. FDI. C. D = Colectores de depósito, C. F = Colectores filtradores, Mn = Minadores, Pr = Depredadores, Rs = Raspadores, D = Desmenuzadores.

La mayor abundancia de insectos en la FDR se encontró asociada a las hojas de *C. latiloba* (599 individuos), mientras que la menor se encontró asociada a *S. Paniculata* (366 individuos). *T. integrifolia* se encuentra en un lugar intermedio en cuanto a la abundancia de insectos asociados (485 individuos), sin embargo todos los taxa de orden superior (Orden o familia) en el primer montaje (FDR), están presentes en las hojas de esta especie a diferencia de las otras. La mayor cantidad de insectos asociados a las hojas de las tres especies corresponde a los dípteros de la familia Chironomidae (Figura 17 a). Esta tendencia es similar durante el experimento de la FDI. Los dípteros de la familia Ceratopogonidae al igual que los coleópteros de la familia Elmidae están asociados a las hojas de las tres especies de planta. El primer grupo está asociado a *S. panniculata* en mayor cantidad con respecto a las otras dos especies, mientras que el segundo grupo está asociado a *C. latiloba* en mayor abundancia (Figura 17 b).

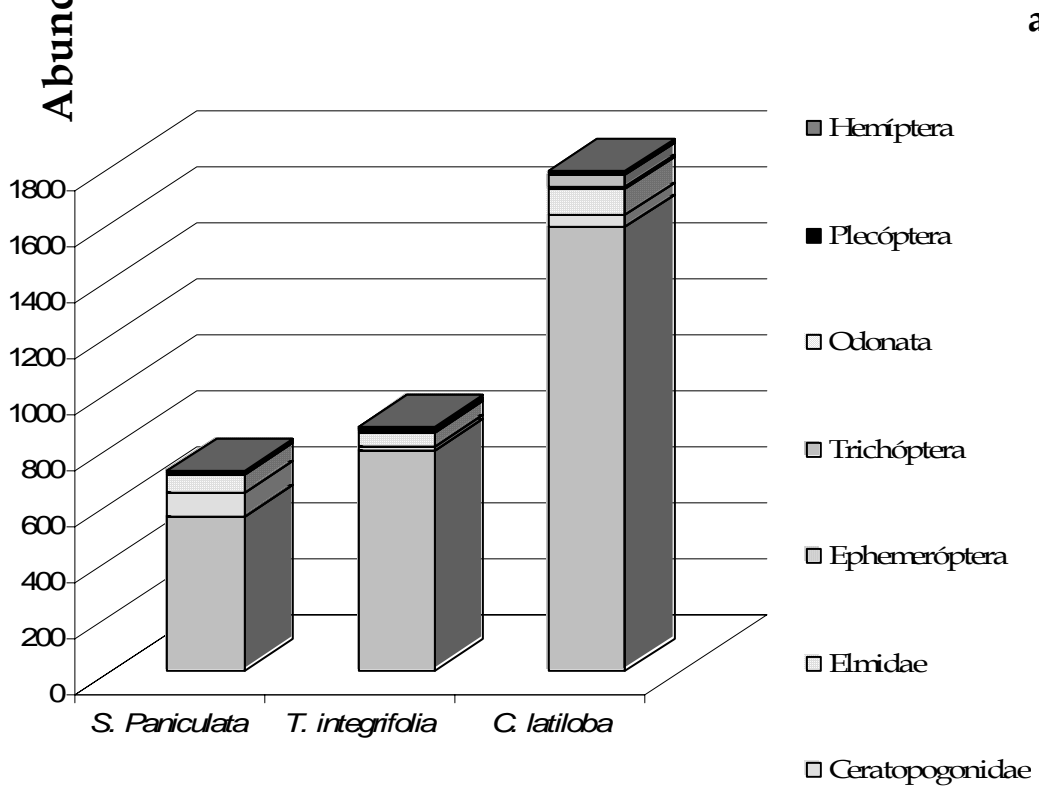
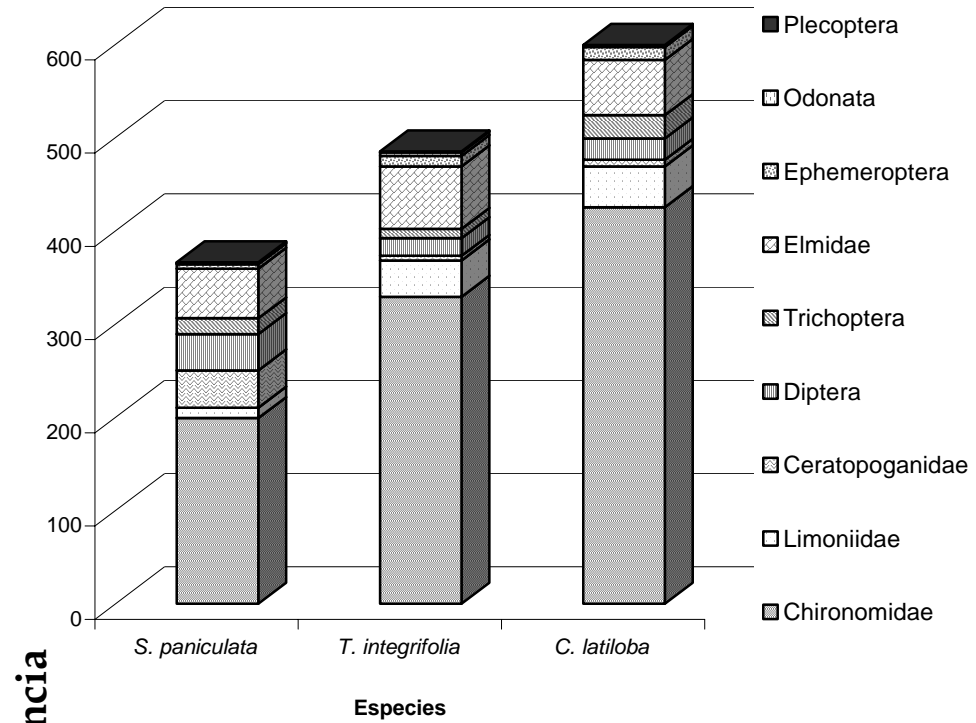


Figura 17. Abundancia total y taxa de insectos asociados a cada especie de planta para los dos periodos de muestreo: a = FDR, b= FDI.

7.3. VARIACIÓN DE TAXA Y GRUPOS FUNCIONALES

7.3.1. Variación de taxa.

De la totalidad de taxa determinados, solo 11 se ajustaron a la distribución normal después de haber sido transformados con $\text{Log}(x+1)$: *Macrobrachium* sp, *Hagenulopsis*, *Heteragrion*, *Polycentropus*, *Hidroptila*, *Anacroneuria*, *Hexacylloepus*, *Lara*, Chironomidae, Tanypodinae y *Stenochironomidae*. La abundancia de taxa se comparó entre días de retiro, entre especies de planta y finalmente entre tres fases de muestreo. Fase de descarga irregular (Septiembre-Noviembre) en los años 2002 (primer experimento del proyecto WW-DECOEX -COLOMBIA Rueda-Delgado et al 2006) y 2004 (FDI_2002, FDI_2004) y Fase de descarga regulada (Marzo-abril) en el año 2004 (FDR_2004).

Entre días de retiro no hay diferencias significativas en la abundancia de los taxa exceptuando al grupo de los Chironomidae entre los días 14 y 1 ($P = 0.06$), 14 y 56 ($P = 0.023$) y 7 y 1 ($P = 0.031$). Para todos los taxa se encontraron diferencias significativas en cuanto a la abundancia entre FDI_2002 con FDI_2004 y FDR_2004. Solo para *Hidroptila* se encontraron diferencias significativas entre las fases ya nombradas y entre los montajes realizados en las dos fases del año 2004; para *Stenochironomus* solo se encontraron diferencias significativas entre FDI_2002 y FDR_2004 (Tabla 3).

Tabla 3. Valores de probabilidad que determinaron diferencias significativas entre la abundancia media de taxa entre periodos de muestreo.

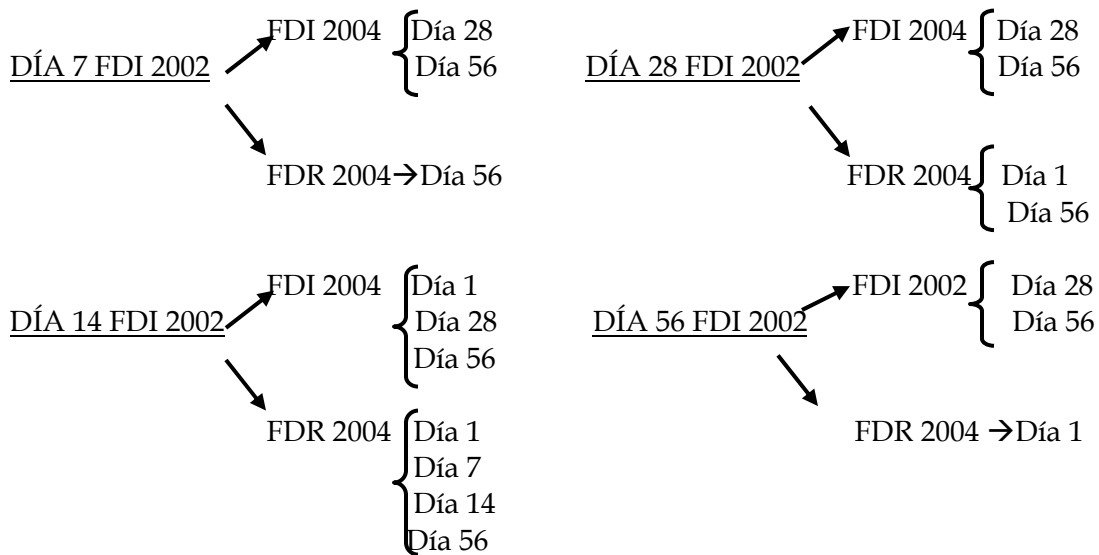
	FDI_2002-FDI_2004	FDI_2002-FDR_2004	FDI_2004-FDR_2004
<i>Macrobrachium</i> sp	$P < 0.0001$	$P = 0.00$	-
<i>Hagenulopsis</i>	$P < 0.0001$	$P = 0.002$	-
<i>Heteragrion</i>	$P = 0.016$	$P = 0.013$	-

<i>Polycentropus</i>	P < 0.0001	P < 0.0001	-
<i>Hidroptila</i>	P < 0.0001	P = 0.001	P = 0.007
<i>Anacroneuria</i>	P < 0.0001	P = 0.000	-
<i>Hexacylloepus</i>	P = 0.021	P = 0.028	-
<i>Lara</i>	P = 0.001	P = 0.002	-
Chironomidae	P = 0.004	P = 0.002	-
Tanypodinae	P = 0.000	P = 0.000	-
<i>Stenochironomus</i>	-	P = 0.021	-

No se encontraron diferencias significativas en la abundancia media de los taxa asociados a las hojas de las tres especies de plantas tomando en cuenta los días de retiro.

Para los Chironomidae se encontraron diferencias significativas para todos los días de retiro de la FDI del año 2002 y con algunos de los días y fases de muestreo del año 2004.

Para el año 2004 se encontraron diferencias significativas entre algunos días de retiro de la FDR y la FDI.



FDR 2004	7				0.001	0.000			0.003		
	14				0.000	< 0.0001			0.000		
	28										
	56										
FDI 2002	7					0.012					
	14										
	28					0.024					
	56				0.002	0.000			0.005		

Tabla 5. Valores de probabilidad para establecer diferencias en la abundancia media de depredadores entre fases de muestreo. Solo se muestran los valores significativos.

FASES	DÍAS	FDI 2004					FDR 2004					FDI 2002				
		1	7	14	28	56	1	7	14	28	56	1	7	14	28	56
FDI 2004	1															
	7									0.002	0.022					
	14	0.036					0.000	0.003		<0.0001	<0.0001		0.000	0.000	0.036	
	28									0.001	0.000		0.050			
	56									0.001	0.007					
FDR 2004	1															
	7															
	14									0.001	0.010					
	28															
	56															
FDI 2002	7									0.040	0.005					
	14															
	28															
	56										0.009					

Comparando las fases de muestreo y días de retiro en el año 2004, se encontraron diferencias significativas para colectores de depósito ($F= 10.903$, $P<0.0001$) entre los días 7 de la FDI (Día 28: $P=0.000$, Día 56: $P<0.0001$, Día 1: $P=0.001$) y 14 de la FDI (Día 28: $P=0.001$, Día 56: $P=0.000$, Día 1: $P=0.003$), día 28 de la FDR (Día 28: $P=0.002$, Día 56: $P=0.000$, Día 1: $P=0.005$) con los días 28 y 56 de la FDI y con el día de retiro 1 de la FDR. También se encontraron diferencias significativas entre el retiro 7(Día 28: $P=0.022$, día 56: $P=0.005$) y 56 (Día 28: $P=0.044$, día 56: $P=0.011$) de la FDR con los días 28 y 56 de la FDI y el día de retiro 14 ($P=0,020$) de la FDR con el día 56 de la FDI. Para los

depredadores se encontraron diferencias significativas ($F=5.080$, $P=0.001$) entre el día 14 de la FDI (Día 28: $P=0.013$, Día 56: $P=0.002$) y el día 56 de la FDR (Día 28: $P=0.040$, Día 56: $P=0.006$) con los días 28 y 56 de la FDI. El día 28 de la FDR y el día 56 de la FDI ($P=0.011$). Para los raspadores se encontraron diferencias significativas ($F= 9.541$, $P<0.0001$) entre el día 1 de la FDR y todos los días de retiro de la FDI (Día 1: $P=0.001$, Día 7: $P=0.004$, Día 14: $P=0.004$, Día 28: $P=0.001$, día 56: $P=0.001$). También se encontraron diferencias significativas entre el día 28 (Día 1: $P=0.004$, Día 7: $P=0.017$, Día 14 (FDR): $P=0.010$, Día 28: $P=0.003$, día 56: $P=0.002$) y 56 (Día 1: $P=0.008$, Día 7: $P=0.035$, Día 14 (FDR): $P=0.021$, Día 28: $P=0.006$, día 56: $P=0.005$) de la FDR con todos los días de retiro de la FDI exceptuando el día 14 y con el día 14 de la FDR. Finalmente para los trituradores se encontraron diferencias significativas ($F=4.761$, $P=0.002$) entre el día 56 de la FDR con los días 1, 28 y 56 de la FDI (Día 1: $P=0.041$, Día 28: $P=0.016$, Día 56: $P=0.018$) y el día 1 de la FDR ($P=0.040$). Por otro lado se encontraron diferencias significativas entre el día 28 de la FDR y los días 28 ($P=0.038$) y 56 ($P=0.043$) de la FDI.

7.4. CORRELACIÓN ENTRE FACTORES Y LA COMUNIDAD DE INSECTOS.

En la FDR se encontró correlación negativa y significativa entre la abundancia media de *Polycentropus* con los días de retiro y la conductividad ($R = -0.89$, $P = 0.04$), correlación positiva y significativa con la concentración de Oxígeno disuelto, con el porcentaje de saturación de oxígeno y con el porcentaje de masa remanente de *T. integrifolia* ($R = 0.89$, $P = 0.04$). Para el género *Hexacylloepus* se estableció correlación positiva y significativa con los días de retiro ($R = 0.97$, $P = 0.0048$), mientras que con la conductividad y con el porcentaje de masa remanente de *T. integrifolia* se halló correlación negativa y significativa ($R = -0.97$, $P = 0.0048$). En el caso de *Hagenulopsis* se

halló correlación negativa y significativa con la temperatura ($R = -0.92$, $P = 0.026$), finalmente para el género *Macrobrachium* se estableció correlación negativa y significativa con el número de Reynolds ($R = -0.95$, $P = 0.0138$).

En cuanto a los grupos funcionales se encontró correlación negativa y significativa entre los colectores filtradores con el tiempo (días de retiro) y la conductividad ($R = -0.89$, $P = 0.04$), y correlación positiva y significativa con la concentración de oxígeno, el porcentaje de saturación de oxígeno y el porcentaje de masa remanente de *T. integrifolia* ($R = 0.89$, $P = 0.04$). La abundancia media de los depredadores se correlacionó positiva y significativamente los días de retiro ($R = 0.90$, $P = 0.037$) y negativa y significativamente con el porcentaje de masa remanente de *T. integrifolia* ($R = -0.90$, $P = 0.037$). Finalmente para los trituradores se establecieron las mismas correlaciones que para los depredadores con los mismos valores de R y P .

Para la FDI se encontraron asociaciones negativas y significativas para el género *Anacronuria* con la velocidad y el caudal ($R = -0.89$, $P = 0.04$). Para el género *Hagenulopsis* las abundancia media se correlaciona negativa y significativamente con el pH ($R = -0.90$, $P = 0.037$) y el género *Heteragrion* se relaciona positiva y significativamente con la concentración de O_2 ($R = 0.90$, $P = 0.037$).

En cuanto a los grupos funcionales se establecieron correlaciones positivas y significativas para los colectores filtradores y los trituradores con el porcentaje de masa remanente de *T. integrifolia* ($R = 0.90$, $P = 0.037$).

7.5. PÉRDIDA DE MASA SECA DE HOJAS DURANTE LOS EXPERIMENTOS

En promedio las hojas de las tres especies pierden significativamente más masa en los retiros de la FDI con respecto a los de la FDR de 2004 (día 1: $F = 7.595$, $p = 0.009$, día 21: $F = 23.028$, $p < 0.0001$ -, día 28: $F = 34.031$, $p < 0.0001$ -, día 56: $F = 36.504$; $p < 0.0001$ -). La pérdida inmediata por lixiviación medida el día 1 fue significativamente mayor en FDI de 2004 para *C. latiloba* y *S. paniculata* a medida que transcurren los experimentos *C. latiloba* y *T. integrifolia* se descomponen significativamente más rápido que *S. paniculata*.

Tabla 6. Valores de probabilidad para establecer diferencias en el porcentaje de masa remanente entre fases de muestreo y días de retiro. Solo se muestran los valores significativos. S. p= *Symmeria paniculata*, T. i= *Tessaria integrifolia* y C. l= *Cecropia latiloba*

DÍA 1	S.p		T. i		C. l	
	FDR	FDI	FDR	FDI	FDR	FDI
S.p	FDR		0.026	<0.0001		0.025
	FDI			0		
T. i	FDR					
	FDI					
C. l	FDR		0	<0.0001		0
	FDI					
DÍA 7						
S.p	FDR		<0.0001	<0.0001		0.004
	FDI		<0.0001	<0.0001		<0.0001
T. i	FDR					
	FDI					
C. l	FDR		<0.0001	<0.0001		<0.0001
	FDI					
DÍA 14						
S.p	FDR		<0.0001	<0.0001	0.045	<0.0001
	FDI	0.009	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
T. i	FDR			<0.0001		<0.0001

	FDI					
	FDR		<0.0001	<0.0001		<0.0001
C.1	FDI					
DÍA 28						
	FDR		<0.0001	<0.0001	<0.0001	0
S.p	FDI			<0.0001		<0.0001
	FDR			<0.0001		<0.0001
T. i	FDI					
	FDR			<0.0001		<0.0001
C.1	FDI					
DÍA 56						
	FDR		<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
S.p	FDI			<0.0001		<0.0001
	FDR			<0.0001		<0.0001
T. i	FDI					
	FDR			0.001	<0.0001	<0.0001
C.1	FDI					

Siguiendo el modelo de regresión exponencial se puede observar que las tasas de descomposición de las hojas son mayores en la FDI que en la FDR para las hojas de las tres especies de planta. Las hojas de las especies *T. integrifolia* y *C. latiloba* se descompusieron más rápidamente que las de *S. paniculata* en las dos fases (Figura 18).

En la FDR *S. paniculata* solo perdió el 6.92 % del peso inicial a los 56 días, mientras que en la FDI perdió el 21.63%, en el caso de *T. integrifolia* se perdió el 24.62% del peso en la FDR y en la FDI el 39.68%, finalmente *C. Latiloba* a los 56 días perdió el 18.21% y 38.49% para las fases FDR y FDI respectivamente.

Tabla 7. Porcentaje de pérdida de peso para las hojas de las tres especies vegetales seleccionadas en la FDI y en la FDR desde el inicio hasta el día de retiro. C. l= *Cecropia latiloba*, T. i= *Tessaria integrifolia*, S. p= *Symmeria paniculata*.

	Perdida W (%) C. l FDI	Perdida W (%) C. l FDR	Perdida W (%) T. i FDI	Perdida W (%) T. i FDR	Perdida W (%) S. p FDI	Perdida W (%) S. p FDR
0-1	8.98	2.52	11.69	8.96	5.07	4.64
0-7	11.30	2.66	14.94	14.71	3.70	6.16
0-14	22.50	9.12	22.96	17.86	2.95	6.33
0-21	36.81	18.59	36.10	21.06	15.50	4.28
0-28	38.93	16.05	34.09	20.87	18.69	6.31
0-56	38.49	18.21	39.68	24.52	21.63	6.92

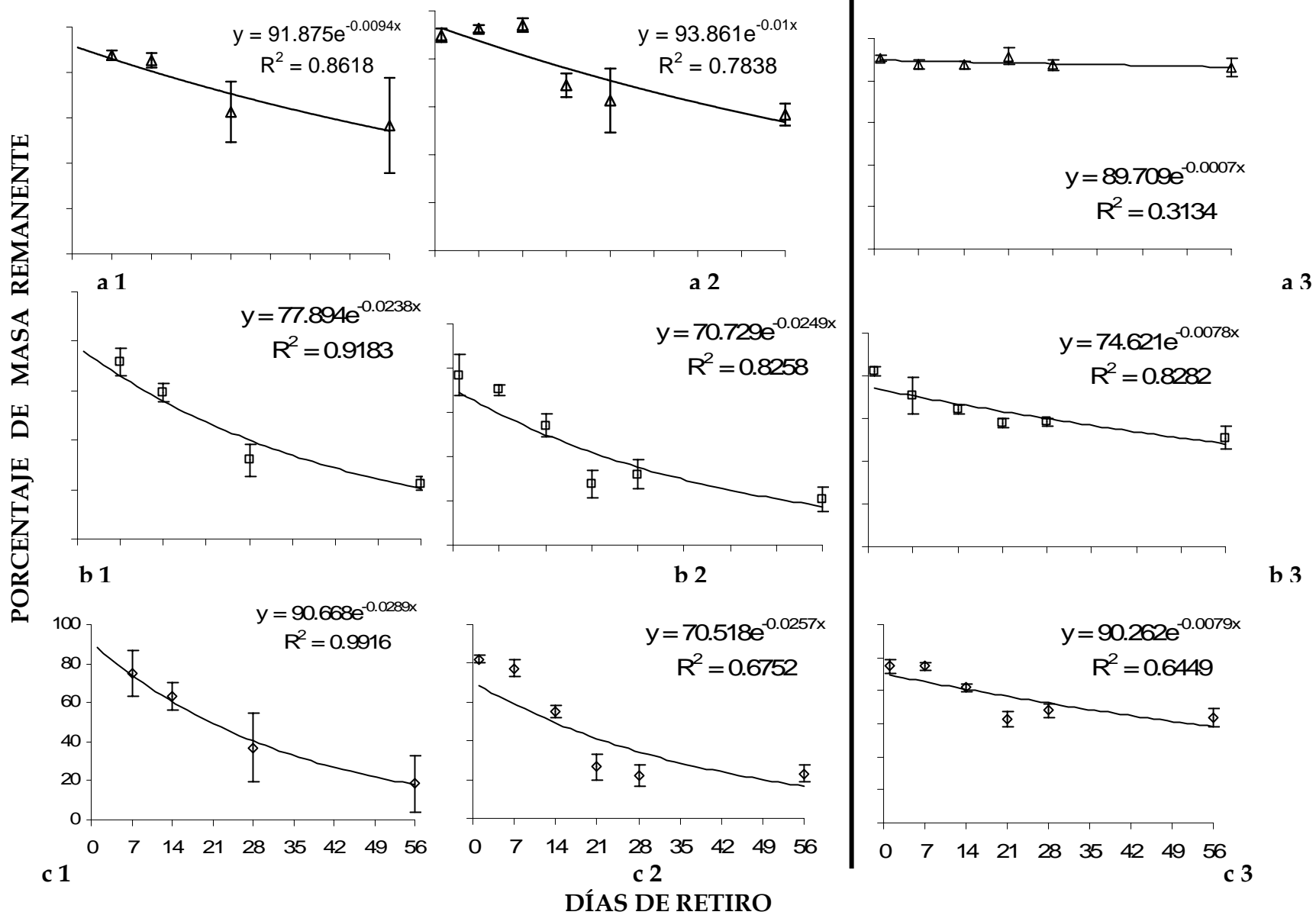


Figura 18. Curvas de regresión exponencial. a = *Symmeria paniculata*; b = *Tessaria integrifolia*; c = *Ceropia latiloba*. Los numerales 1 y 2 corresponden a FDI en los años 2002 y 2004 respectivamente. El numeral 3 hace referencia a la FDR en 1 año 2004.

8. DISCUSIÓN Y ANÁLISIS DE RESULTADOS

8.1. HIDROLOGÍA, FISICOQUÍMICA E INSECTOS ACUÁTICOS DEL CAÑO LA ARENOSA EN LAS FASES DE MUESTREO.

El caño La Arenosa presenta características típicas de ambientes pulsátiles irregulares, con variaciones repentinas y continuas en su nivel debido al régimen local de lluvias (Junk 1997). De acuerdo a la descripción de este sistema en particular, existe un patrón en la dinámica hídrica del caño en donde el caudal es mayor y menos variable en los periodos en los cuales el Río Amazonas se encuentra en niveles altos, y menor y más variable en los periodos en los cuales el río Amazonas esta en niveles bajos. Esta variación hidrológica concuerda con lo reportado por Rueda-Delgado et al (2006), poniendo de manifiesto que a pesar de la enorme dinámica a pequeña escala temporal hay ciertos patrones estacionales en este ecosistema. Correlaciones significativas entre taxa asociados a hojas en descomposición y condiciones fisicoquímicas e hidrológicas ya han sido previamente sugeridas para arroyos amazónicos (Irmiler & Junk 1982, Walker 1995, Junk & Robertson 1997, Rueda-Delgado et al 2006), experimentos similares desarrollados en Sur América (Neiff & Neiff 1990, Wantzen 2003) y en comparaciones latitudinales (Covich 1998, Abelho 2001, Wantzen & Wagner 2006), lo que pondría de manifiesto la utilidad del proceso en evaluaciones ecológicas de este tipo de ecosistemas (Dangles et al 2004).

8.2. GRUPOS FUNCIONALES DE INSECTOS Y VELOCIDADES DE DESCOMPOSICIÓN

De acuerdo a la determinación taxonómica y funcional alimentaria de los insectos acuáticos en este estudio, se puede establecer que, en cuanto a taxa, la composición no difiere mucho de los estudios realizados anteriormente en caños amazónicos de aguas negras (Bolívar 2001, Beltrán-Tolosa 2003). No obstante, la abundancia fue menor si se compara con otros estudios realizados en la Amazonia central (Irmiler & Junk 1982, Henderson & Walker 1986) y en otros sistemas neotropicales (Kikuchi & Uieda 1998, Rosemond et al. 1998, Melo & Froehlich 2001, Mathuriau & Chauvet 2002, Wantzen 2003). Bajas abundancias de insectos en este tipo de ecosistemas se han asociado con la inestabilidad que representa el sustrato y con las condiciones limnológicas extremas como disminución de oxígeno y valores bajos de pH que estarían asociadas a la acumulación de materia orgánica durante los periodos de represamiento del caño (Walker 1986, Rueda-Delgado et al. 2006).

En cuanto a los grupos funcionales alimentarios, la alta abundancia de colectores de depósito y la baja abundancia de trituradores, apoyan los resultados de estudios realizados en el trópico y neotrópico en donde se establece que en estas regiones éste grupo funcional es escaso en comparación a las zonas templadas (Ramírez & Pringle 1998, Dobson et al 2002, Graça et al. 2001, Tumwesigye et al 2000, Wantzen et al. 2002, Wantzen et al 2006).

Las comparaciones realizadas con los análisis de varianza en general muestran que no hay diferencias significativas en la abundancia media de taxa entre los experimentos y retiros realizados en las dos fases de muestreo del año 2004, sin

embargo en la segunda (FDI) la abundancia total de individuos es aproximadamente 3 veces mayor que en la primera (FDR). El único taxa que presentó diferencias significativas en abundancia media entre fases de muestreo y días de retiro fueron los dípteros de la familia Chironomidae, taxa más abundante en las dos fases de muestreo que pertenece al grupo funcional de los colectores. Sin embargo no se encontraron diferencias significativas en cuanto a la abundancia media de grupos funcionales asociados a las hojas de las tres especies, lo anterior sugiere que los insectos no están en mayor medida haciendo uso de las hojas como alimento, esto puede corroborarse con la baja abundancia de trituradores registrada. Por otro lado, el hecho de encontrar que en las dos fases de muestreo la mayor cantidad de insectos que se asocian a las hojas de las tres especies son dípteros de la familia Chironomidae (que pertenecen al grupo funcional de colectores), sugiere que existe un factor común en el material vegetal, que en este caso puede ser la acumulación de materia orgánica particulada (MOP) en las bolsas de malla, que puede atraer en mayor medida a colectores (Dudgeon & Wu 1999, Dobson et al. 2002, Wantzen & Wagner 2006).

Como se observó en la figura 16, la mayor cantidad de individuos (en su mayoría chironómidos) está asociada a las hojas de *Cecropia latiloba* y la menor a las hojas de *Symmeria paniculata*, esto podría relacionarse con el hecho de que las hojas de la primera especie al ser introducidas en las bolsas para descomposición fueron dobladas debido a su tamaño, generando refugio y acumulando mayor cantidad de materia orgánica particulada. Por otro lado las hojas de *C. latiloba* en las dos fases de muestreo, se descompusieron más rápidamente que las hojas de las otras dos especies lo que pudo generar más rápidamente, mayor material foliar fino (MOPF) para los colectores. La importancia de este material fino como alimento y capa de sedimentos para ocultarse ha

sido ya expuesta en experimentos en los que macroconsumidores (peces y crustáceos) muestran fuerte efecto sobre insectos de gran tamaño como efemerópteros, plecópteros y tricópteros pero no sobre las larvas de Chironomidae y Elmidae (Roesmond et al 1998).

Según las tasas de descomposición halladas para las hojas de las tres especies seleccionadas, se estableció que *C. latiloba* y *T. integrifolia* se descomponen más rápidamente que *S. paniculata* en las dos fases de muestreo. A pesar de que las tasas de descomposición para las tres especies de planta son menores en la FDR, la abundancia media de trituradores fue aproximadamente siete veces mayor que en la FDI (FDR=82, FDI=11.7), situación que indica que el material vegetal se está descomponiendo más que por la acción de este grupo funcional por otros factores como la acción de microorganismos y dinámica hidrológica del caño. Sin embargo, Beltrán-Tolosa en el 2003, estudió la asociación de hongos con hojas de las mismas especies de planta y encontró que la colonización fue muy lenta.

En conclusión, los resultados obtenidos en este estudio, revelan que el proceso de descomposición acuática de las hojas, no se está dando por la acción trófica de insectos acuáticos que pertenecen al grupo funcional de los trituradores, sin embargo hay relaciones ecológicas entre las hojas y los insectos acuáticos presentes en arroyos neotropicales que ocurren de forma recurrente, en especial la dominancia de colectores de depósito, que daría valor a una fuerte relación bosque ripario-flujo de nutrientes en arroyos neotropicales como ha sido sugerido recientemente (Wantzen et al 2006). Las diferencias en las tasas de descomposición de las hojas parecen atribuirse más a la consistencia física de la hoja (Wantzen et al 2002, Rueda-Delgado et al 2006), a factores

fisicoquímicos y a la dinámica hidrológica del caño la arenosa. A pesar de ello la recurrencia temporal en las velocidades de descomposición en los periodos de descarga irregular de los años 2002 y 2004, indican que a pesar de la alta variabilidad que caracteriza los arroyos neotropicales hay regularidades estacionales en los procesos ecológicos que, a pesar de no mediar una directa acción de intercambio energético entre hojas e insectos acuáticos, garantizan una fuente trófica estable para la dominancia de colectores, y diversidad de microhábitat para un mayor número de taxa. Estos resultados apoyan las tradicionalmente expuestas relaciones entre diversidad ecológica y de especies (Fittkau et al 1975), ratificadas a través de la aplicación de los conceptos de disturbio intermedio a arroyos (Resh et al 1988, Flecker & Feifarek 1994, Death et al 1995) y la prevalencia de los pulsos de inundación como responsables de diversidades alfa y beta en planos de inundación de los grandes ríos (Wantzen & Junk 2000).

9. LITERATURA CITADA

Abelho, M. 2001. From litterfall to breakdown in streams: a review. *Scientific World* 1:656-680.

Allan, J. D. 1995. *Stream ecology: structure and function of running waters*. Chapman and Hall, London, UK.

Arbeláez, F. 2002. Estudio de la ecología de los peces en un caño de aguas negras amazónicas en los alrededores de Leticia (Amazonia Colombiana). Trabajo de

grado de la Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de biología.

Arbeláez, F., Gálvis, G., Mojica, J. I. & S. R. Duque. 2004. Composition and richness of the ichthyofauna in a terra firme forest stream of the Colombian Amazonia. *Amazoniana* 18 (1/2): 109-123.

Begon, M., J. L. Harper, Y C. R. Townsend. 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Third Edition. Blackwell Science, Oxford, UK.

Beltrán-Tolosa L. M. 2003. Estudio de la comunidad de macroinvertebrados y hongos asociados al proceso de descomposición acuática de hojas en igarapés amazónicos. Tesis pregrado Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.

Benke, A.C. 1993. Concepts and Patterns of Invertebrate Production in Running Waters. *Verh Internat. Verein Limnol* 25: 15 - 38.

Benstead, J. P. 1996. Macroinvertebrates and the Processing of Leaf Litter in a Tropical Stream. *Biotrópica* 28 (3): 367-375.

Bolívar A. 2001. Estudio del aporte de biomasa de los macroinvertebrados asociados a macrófitos en sistemas fluviolacustres amazónicos (Leticia, Amazonas). Tesis Ecología Universidad Javeriana. Bogotá.

Blondel, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100: 223-231.

Castellanos C. 2002. Distribución espacial de la comunidad de peces en un caño de aguas negras amazónicas (Leticia, Colombia). Tesis Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia - Sede Bogotá.

Castellanos, C., Galvis, G., Mojica, J., S. R. Duque 2003. Spatial distribution of the fish community in a black water forest stream, Colombian Amazon basin. Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists, American Society of Ichthyology and Herpetology (AIHA), Manaus, Brasil.

Cogni, R., G. W. Fernandes., D. L. M. Vieira ., C. E. Marinelli., C. F. Jurinitz., B. R. Guerra., J. Zuanon & E. M. Venticinque. 2003. Gallling insects (Diptera: Cecidomyiidae) survive inundation during host plant flooding in central Amazonia. *Biotropica* 35(1): 115-119.

Cole, G. A. 1988. Manual de limnología. Editorial Hemisferio Sur S.A. Buenos Aires Argentina.

Covich, A. P. 1988. Geographical and historical comparisons of neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *Journal of the North American Benthological Society* 7:361-386.

Cummins, K. W., Wilzbach, M. A., Gates, D. M. Perry, J. B. & Taliaferro, W. B. 1989. Shredders and riparian vegetation. Leaf litter that falls in to streams influences communities of streams invertebrates.

Dangles, O., Guerold, F & Usseglio-Polatera, P. 2001. Role of transported particulate organic matter in the macroinvertebrate colonization of litter bags in streams. *Freshwater Biology* 46: 575-586.

Dangles, O., M. O. Gessner, F. Guerold, & E. Chauvet. 2004. Impacts of stream acidification on litter breakdown: implications for assessing ecosystem functioning. *Journal of Applied Ecology* 41:365-378.

Death, R. G., and M. J. Winterbourn. 1995. Diversity patterns in stream benthic invertebrate communities: the influence of habitat stability. *Ecology* 76:1446–1460.

Dobson, M., Magana, A., Mathooko, J. M., Ndegwa, F. K. 2002. Detritivores in Kenyan high land streams: more evidens for the poussity of shredders in the tropics? *Fresh Water Biology* 47, 909-919.

Dudgeon, D., And K. K. Y. Wu. 1999. Leaf litter in a tropical stream: food or substrate for macroinvertebrates?. *Hydrobiologie* 146:65–82.

Duque, S. R., Ruiz, J. E & Roessler, E. 1997. Limnología. Págs 71-134 en: IGAC. *Zonificación ambiental para el plan modelo colombo-brasilero (Eje Apaporis-Tabatinga: PAT)*. Editorial Linotipia. Santafé de Bogotá, Colombia.

Fernandez, M. D., Pieters, A., Donoso, C., Herrera, C., Tezara, W., Rengifo, E. & Herrera A. 1999. Seasonal changes in photosynthesis of trees in the flooded forest of the Mapire River. *Tree Physiology* 19, 79–85.

Fernández, H. R & Domínguez (Ed). 2001. Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos. Universidad Nacional de Tucumán-Argentina.

Fittkau, E. J., U. Irmeler, W. J. Junk, F. Reiss, and G. W. Schmidt. 1975. Productivity, biomass and population dynamics in Amazonian water bodies. Pages 287-311 in F. B. Golley and E. Medina (editors). Tropical ecological systems. Trends in terrestrial and aquatic research. Springer, New York.

Fleckert. A. S & Feifarek. B. 1994. Disturbance and the Temporal Variability of Invertebrate Assemblages in Two Andean Streams. *Freshwater Biology* 31: 131-142.

Furch, K & Junk, W. J. 1997. The chemical composition, food value, and decomposition of herbaceous plants, leaves, and leaf litter of floodplain forests 187-205. En: *The central Amazon floodplain. Ecology of a pulsing system*. Editorial Springer, Berlín Alemania.

Graça, M. A. S., Cressa, C., Gessner, 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. *Fresh Water Biology* 46, 947-957.

Goulding, M. , Carvalho M. L. & Ferreira E. G. 1988. Rio Negro, rich life in poor water: Amazonia diversity and foodchain ecology as seen trough fishes communities . SPB Academic Publishing. The Hague, The Netherlands.

Guisande C., C. Granado-Lorencio, A. Bolivar, E. Prieto-Piraquive, B. Corrales & S. R. Duque. 2005. Role of food resource partitioning on fish community assembly in the Amazonian creeks: Integrating phylogeny into community ecology. *Sometido a Evolutionary Ecology*.

Henderson, P. A., And I. Walker. 1986. On the leaf litter community of the Amazonian blackwater stream Tarumzinho. *Journal of Tropical Ecology* 2:1-17.

Hildebrand. P & Peñuela M. C. 1999. Parque Nacional Natural Chiribiquete. Fundación Puerto Rastrojo. La Fundación. Bogotá. pp 119.

Huryñ, A. D., Butz Huryñ, V. M., Arbuckle, C. J. & Tsomides, L. 2002. Catchment land-use, macroinvertebrates and detritus processing in headwater streams: taxonomic richness versus function. *Freshwater Biology* 47: 401±415.

http://0-www.fda.gov.lilac.une.edu/ohrms/dockets/dockets/95s0316/rpt0071_03.pdf

Irmiler, U., And W. J. Junk. 1982. The inhabitation of artificially exposed leaf samples by aquatic macroinvertebrates at the margin of Amazonian inundation forests. *Tropical Ecology* 23:64–75.

Jonsson, M. & Malmqvist, B. 2003. Importance of species identity and number for process rates within different stream invertebrate functional feeding groups. *Journal of Animal Ecology* 72: 453–459.

Junk, W. J, Bayley, P.B. & Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. Págs 110-127 en: D. P Dodge (ed). *Proceeding of the international large river symposium*. Can. Pec. Public. Fish. Aquatic. Sci. 106

Junk, W. J. & B. A. Robertson. 1997. Aquatic invertebrates. Pages 279–298 in W. J. Junk. (editor). *The Central Amazon floodplain ecology of a pulsing system*. Springer, Berlin, Germany

Junk WJ. & Wantzen K.M. 2003. The Flood Pulse Concept: New Aspects, Approaches and Applications - An Update. En: RL. Welcomme & T.Petr. (eds). *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers*

for Fisheries Volume 1. Food and Agriculture Organization of the United Nations & Mekong River Commission. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok. RAP Publication 2004/16. pp. 117-140.

Kikuchi, R. M., & V. S. Uieda. 1998. Composição da comunidade de invertebrados de um ambiente lótico e sua variação espacial e temporal. *Oecologia Brasiliensis* (Rio de Janeiro) 5:157-173.

Malmqvist, B. 2002. Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater biology* 47: 679-694.

Maltby, L. 1992. Detritus processing. Págs 331-353 en Calow, P. & Petts, G. E. (eds). *The Rivers Hand Book. Hydrological and Ecological Principles*.

Mathuriau, C., And E. Chauvet. 2002. Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society* 21:384-396.

McCafferty, W. P. & Provonsha A, V. 1981. Aquatic entomology. The fishermen's and ecologists illustrated guide to insects and their relatives. Editorial Science book international, Boston Massachusetts. Pp 448.

McClain, M. E., And H. Elsenbeer. 2001. Terrestrial inputs to Amazon streams and internal biogeochemical processing. Pages 185–208 in M. E. McClain, R. L. Victoria, and J. E. Richey. (editors). The biogeochemistry of the Amazon Basin. Oxford University Press, New York.

Melo, A. S., And C. G. Froehlich. 2001. Macroinvertebrates in neotropical streams: richness patterns along a catchment and assemblage structure between 2 seasons. *Journal of the North American Benthological Society* 20:1–16.

Merrit, R.W & Lawson. 1992. The role of leaf litter Macroinvertebrates in Stream floodplain Dynamics. *Hydrobiologia* 248: 65-77.

Merrit, R. W & Cummins, K. W. 1996. An introduction to the aquatic insects of North America. Tercera edición. Editorial Kendall/Hunt publishing company. Iowa. Pp 862

Neiff, J. J., and A. P. De Neiff. 1990. Litterfall leaf decomposition and litter colonization of *Tessaria integrifolia* (Compositae) in the Parana River floodplain. *Hydrobiologia* 203:45–52

Núñez-Avellaneda, M. & Duque, S. R. 2001. Fitoplancton de algunos ríos y lagos de la Amazonia colombiana. Págs 305-335 en: Franky, C. & Zárata, C. (Eds) *Imanimundo Estudios en la Amazonia colombiana*. Editorial Unibiblos, Bogotá-Colombia.

Parolin. P. 2002. Life history and enviroment of *Cecropia latiloba* in Amazonian floodplains. *Rev. Biol. Trop.* 50(2): 531-545.2002.

Prieto-Piraquive, E. 2000. Estudio Ictiológico de un caño de aguas negras de la amazonia colombiana, Leticia - Amazonas. Trabajo de grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Rader. R. B., McArthur, J. V. & Aho, j. M. 1994. relative importance of mechanisms determining decomposition in a southeastern blackwater stream. *American midland naturalist* 132 (1): 19-3.

Ramírez, A & Pringle, C. M. 1988. Structure and production of a benthic insect assemblage in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological society* 17(4): 442-463.

Resh, V., Brown, A. V., Covich, A. P., Gurtz, M. E., Li, H. W., Minshal, G. W., Reice, S. R., Sheldon, A. L., Wallace, J. B. & Wissmar, R. C. 1988. The Role of Disturbance in Stream Ecology. *The North American Benthological Society* 7(4): 433-455.

Rosemond, A. D., C. M. Pringle, And A. Ramírez. 1998. Macroconsumer effects on insect detritivores and detritus processing in a tropical stream. *Freshwater Biology* 39:515-523

Rueda-Delgado, G. 2002 Métodos para el estudio de comunidades bénticas fluviales. En Rueda-Delgado, G (Ed.). *Manual de Métodos en Limnología ACL-Limnos*. pp 47-58. ISBN 958-33-3463-4.

Rueda-Delgado, G., Wantzen, K. M. & Beltrán-Tolosa, M. 2006. Leaf-litter decomposition in an Amazonian floodplain stream: effects of seasonal hydrological changes. *Journal of North American Benthological Society* 25(1):231-247.

Sioli, H. 1964. General features of the limnology of Amazonia. *Verh. Internat. Verein. Limnol* 15: 1053-1058.

Sioli, H. 1967. Studies in Amazonian waters En *Atas do simposio a Biota Amazónica*. Vol 3: 9-50.

Sioli, H (ed.). 1984. The Amazon. Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin. *Monographiae Biologicae*- Dr. Junk Publishers. Dordrecht. pp 736.

Thorp, H & Covich, A. P. 1991. Ecology and classification of north American freshwater invertebrates. Academic press Inc. San Diego. Alifornia.

Tumwesigye, C., Yusuf, K, & Makanga, B. 2000. Structure and composition of benthic macroinvertebrates of a tropical forest stream, River Nyamweru, western Uganda. *African Journal of Biology* 38, 72-77.

Vannote. R., Minshal. G. W., Cummins. K. W., Sedell. J. R & Cushing. C. E. 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries. Aquatic Science* 37: 130 - 137.

Vásquez Martínez, P. 1997. Flórula de las reservas biológicas de Iquitos, Perú. Rudas Lleras, A & Taylor, Ch. M (Eds). The Missouri Botanical Garden Press, St Louis. U.S.A.

Waldhoff, D. 1,2, Junk, W. J. and Furch, B. 2000. Fluorescence Measurements as Indicator of Adaptation Strategies in an Abundant Tree Species from Central Amazonian Floodplain Forests. German-Brazilian Workshop on Neotropical Ecosystems - Achievements and Prospects of Cooperative Research Hamburg, September 3-8, Session 4: Living Resources Management: Approaches, Techniques, Variability.

Walker, I. 1992. the bentic litter habitat with its sediments load in the inundation forest of the central amazonian blackwater river Tarumã Mirím. *Amazoniana* XII (2): 143-153.

Walker, I. 1995. Amazonian streams and small rivers. Pages 167-194 in J. G. Tundisi, C. E. M. Bicudo, and T. Matsamura-Tundisi. (editors). *Limnology in Brazil*. Brazilian Academy of Sciences, Rio de Janeiro, Brazil.

Wantzen, K. M., and W. J. Junk. 2000. The importance of stream-wetland-systems for biodiversity: a tropical perspective. Pages 11-34 in B. Gopal, W. J. Junk, and J. A. Davies (editors). *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Backhuys, Leiden, The Netherlands.

Wantzen, K. M., R. Wagner, R. Suetfeld, Andw. J. Junk. 2002. How do plant-herbivore interactions of trees influence coarse detritus processing by shredders in aquatic ecosystems of different latitudes? *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 28:815–821.

Wantzen, K. M. 2003. Cerrado Streams - characteristics of a threatened freshwater ecosystem type on the tertiary shields of South America. *Amazoniana* 17:485–502.

Wantzen, K. M., And R. Wagner. 2006. Detritus processing by shredders: a neotropical–temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society* 25:

Webster, J. R. And E. F. Benfield. 1986. Vascular Plant Breakdown in Freshwater Ecosystems. *Annual Review Ecology and Systematic* 17:567-94.

Webster, J. R., Benfield, E. F., Ehrman, T. P., Schaeffer, M. A., Tank, J. L., Hutchens, J. J & D'angelo, D. J. 1999. What happens to allochthonous material that falls into streams? A synthesis of new and published information from Coweeta. *Freshwater Biology* 41: 687-705.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. 4th edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

10. ANEXOS

Grupos funcionales por órdenes, familias y algunos géneros. CD: colectores de depósito, CF: colectores filtradores, R: raspadores, P: depredadores, D: desmenuzadores, T: taladradores, Pa: parásitos. Tomado y resumido de Merrit & Cummins 1996.

ORDEN	FAMILIA	GENERO	GFA	OBSERVACIONES
EPHEMEROPTERA	Baetidae	<i>Bateéis</i>	CD R	En general son CD y R
		<i>Baetodes</i>	R	
		<i>Callibaetis</i>	CD	
	Oligoneuriidae		CF	
	Heptageniidae	<i>Heptagenia</i>	R CD	
	Ephemerelidae	<i>Ephemerella</i>	CD R	
	Tricorythidae	<i>Tricorythodes</i>	CD	
	Caenidae	<i>Brachycercus</i>	CD	
		<i>Caenis</i>	CD R	
	Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i>		
		<i>Leptophlebia</i>	CD	
		<i>Thraulodes</i>		
	Ephemeridae	<i>Ephemera</i>	CD CF P	
			<i>Hexagenia</i>	
<i>Pentagenia</i>		CD		
<i>Campsurus</i>		CF		
TRICHOPTERA	Philopotamidae		CF	En general
	Psychomyiidae		CD S	
	Xiphocentronidae		CD	
	Ecnomidae		CF	
	Polycentropodidae		CF	
			P	
	Hydropsychidae		CF P	
	Rhyacophilidae		P	
			S	
			CD	
Hydrobiosidae		D P		

	Glossomatidae		R	En general
	Hydroptilidae		CD	Algunos
			T	En general
			R	En general
			CD	En general
	Limnephiloidea		D	Algunos
			D	En general
			P	En general
	Brachycentridae		CD	En general
			CF	En general
			D	En general
	Lepidostomatidae		D	En general
	Limnephilidae		D	En general
			CD	En general
			R	En general
	Uenoidae		R	En general
			CD	En general
	Sericostomatidae		D	En general
			CD	Algunos
			P	Algunos
	Odontoceridae		D	En general
			CD	Algunos
			P	Algunos
	Molannidae		R	En general
			CD	En general
	Helicopsychidae	<i>Helicopsyche</i>	R	
	Calamoceratidae		D	En general
			R	En general
	Leptoceridae		CD	
			D	
			P	
COLEOPTERA				
Adephaga	Amphizoidea	<i>Amphizoa</i>	P	
	Gyrinidae		P	
	Carabidae		P	
	Haliplidae		D	
			T	
			P	
	Dytiscidae		P	
	Noteridae		P	
			CD	
Myxophaga	Hydroscaphidae		R	
Polyphaga	Helophoridae		D	
	Hydrochidae		D	
	Hydrophilidae		P	En general
			CD	Algunos
	Staphylinidae		P	
	Melyridae		P	
	Salpingidae	<i>Aegialites</i>	P	
		<i>Aegialites</i>	D	

	Hydraenidae Psphenidae Scirtidae		P R R CD D P	
	Elmidae		CD R	
	Ptilodactylidae Limnichidae Chrysomelidae Curculionidae		D C D D	
DIPTERA Nematocera	Blepharicerdae Ceratopogonidae		R P CD R	En general (engolfadores) Algunos
	Chaoboridae Deuterophlebiidae		P R CD	
	Tipulidae		D CD P	Algunos
	Culicidae		CD CF	
	Simulidae Chironomidae		CF CD CF P	
Sub familia	Tanypodinae Podonominae		P CD R	
	Diamesinae		CD R	
	Prodiamesinae Orthoclaadiinae		CD CD R	
	Chironominae		D P Pa CD CF	Algunos Algunos Algunos

Valores de probabilidad que determinaron las diferencias significativas en la abundancia media de los taxa más representativos entre días de retiro y periodos de muestreo.

<i>Macrobrachium sp</i>	Pr. > Diff
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia7_2004	0.001

FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia14_2004	0.001
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.001
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.001
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia1_2004	0.002
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia7_2004	0.003
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia14_2004	0.017
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia28_2004	0.024
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia1_2004	0.024
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia56_2002	0.024
FDI_dia28_2002 ~ FDR_dia7_2004	0.020
FDI_dia28_2002 ~ FDR_dia14_2004	0.020
FDI_dia28_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.020
FDI_dia28_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.020
FDI_dia7_2002 ~ FDR_dia7_2004	0.048
FDI_dia7_2002 ~ FDR_dia14_2004	0.048
FDI_dia7_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.048
FDI_dia7_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.048

<i>Hagenulopsis</i>	Pr. > Diff
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia14_2004	0.000
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.000
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.000
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia14_2004	< 0,0001
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia1_2004	< 0,0001
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia7_2004	< 0,0001
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia1_2004	< 0,0001
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia56_2004	< 0,0001
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia56_2002	0.000
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia28_2004	0.000
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia28_2002	0.001
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia7_2004	0.001
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia7_2002	0.020

<i>Heteragrion</i>	Pr. > Dic
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia7_2004	0.011
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.011
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.011
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia56_2004	0.011
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia1_2004	0.022
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia28_2004	0.040
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia14_2004	0.040
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia1_2004	0.040
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia56_2002	0.040

<i>Hidroptila</i>	Pr. > Diff
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia7_2004	0.002
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.002
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.002
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia1_2004	0.002
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia7_2004	0.005
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia14_2004	0.005
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia14_2004	0.008
FDI_dia56_2002 ~ FDR_dia7_2004	0.019
FDI_dia56_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.019
FDI_dia56_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.019
FDI_dia56_2002 ~ FDI_dia1_2004	0.029

<i>Anacroneuria</i>	Pr. > Dic
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia1_2004	0.000
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia14_2004	0.000
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.000
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.000
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia56_2004	0.000
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia1_2004	0.001
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia14_2004	0.004
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia7_2004	0.005
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia7_2004	0.025
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia28_2004	0.025
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia56_2002	0.025

<i>Lara</i>	Pr. > Dic
FDI_dia56_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.025
FDI_dia56_2002 ~ FDR_dia28_2004	0.025
FDI_dia56_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.025
FDI_dia56_2002 ~ FDI_dia1_2004	0.040

<i>Polycentropus</i>	Pr. > Dic
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia14_2004	0.001
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia28_2004	0.001
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.001
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia56_2004	0.001
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.002
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia1_2004	0.002
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia14_2004	0.003
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia1_2004	0.005
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia7_2004	0.005
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia7_2002	0.005

FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia7_2004	0.016
FDI_dia56_2002 ~ FDR_dia14_2004	0.022
FDI_dia56_2002 ~ FDR_dia28_2004	0.022
FDI_dia56_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.022
FDI_dia56_2002 ~ FDR_dia56_2004	0.022

Chironomidae	Pr. > Dic
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia56_2004	< 0,0001
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia1_2004	< 0,0001
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia28_2004	< 0,0001
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia56_2004	0.002
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia1_2004	0.011
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia14_2004	0.022
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia7_2004	0.030
FDI_dia28_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.000
FDI_dia28_2002 ~ FDR_dia1_2004	0.000
FDI_dia28_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.001
FDI_dia28_2002 ~ FDR_dia56_2004	0.048
FDI_dia14_2004 ~ FDI_dia56_2004	0.000
FDI_dia14_2004 ~ FDR_dia1_2004	0.001
FDI_dia14_2004 ~ FDI_dia28_2004	0.001
FDI_dia7_2004 ~ FDI_dia56_2004	0.001
FDI_dia7_2004 ~ FDR_dia1_2004	0.002
FDI_dia7_2004 ~ FDI_dia28_2004	0.005
FDI_dia7_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.002
FDI_dia7_2002 ~ FDR_dia1_2004	0.002
FDI_dia7_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.006
FDR_dia28_2004 ~ FDI_dia56_2004	0.007
FDR_dia28_2004 ~ FDR_dia1_2004	0.011
FDR_dia28_2004 ~ FDI_dia28_2004	0.028
FDI_dia56_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.009
FDI_dia56_2002 ~ FDR_dia1_2004	0.013
FDI_dia56_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.032

Tanypodinae	Pr. > Diff
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.000
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.002
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia14_2004	0.002
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia28_2004	0.003
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia1_2004	0.005
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia1_2004	0.018
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia56_2004	0.029
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia7_2004	0.045
FDI_dia28_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.046

<i>Stenochironomus</i>	Pr. > Dic
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia14_2004	0.004
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia56_2004	0.007
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia56_2004	0.011
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia28_2004	0.029
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia56_2002	0.029
FDI_dia14_2002 ~ FDI_dia1_2004	0.050
FDI_dia14_2002 ~ FDR_dia1_2004	0.050