

Materia orgánica particulada gruesa bentónica en dos ríos tropicales de la región del Chocó de Ecuador

Natalia Jijón y Jon Molinero*

Escuela de Gestión Ambiental, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, 080150 Esmeraldas, Ecuador.

* Corresponding author: jmolinero2002@yahoo.com

Received: 04/09/18

Accepted: 12/12/18

RESUMEN

Materia orgánica particulada gruesa bentónica en dos ríos tropicales de la región del Chocó de Ecuador

El objetivo de este trabajo es estudiar la densidad, fenología y composición de la materia orgánica partícula gruesa (MOPG) bentónica en dos ríos tropicales de la región del Chocó ecuatoriano y su relación con las características del cauce y los usos del suelo en la cuenca de drenaje. El presente estudio se realizó en los ríos Atacames y Súa, situados al sur de la ciudad de Esmeraldas (Ecuador). Se seleccionaron cinco estaciones de muestreo en cada río en función de las características del cauce y de la cuenca de drenaje. En cada estación, se tomaron cinco réplicas aleatorias de MOPG bentónica con una red Surber con una periodicidad bimensual entre julio de 2016 y enero de 2017. La MOPG se clasificó en cuatro categorías: hojas, ramas y corteza, flores, frutos y semillas, y restos y, adicionalmente, las hojas se identificaron hasta género o especie. No se observaron diferencias significativas entre los dos ríos en la densidad de MOPG bentónica que osciló entre 23.3 y 142.6 g/m², siendo valores similares a los que se observan en ríos forestales de otras regiones tropicales del mundo. Tampoco se encontraron diferencias significativas entre los dos ríos en la composición de la MOPG bentónica que se caracterizó por la presencia (más del 40 % de la MOPG bentónica en gran parte de las estaciones de muestreo) de material en un estado avanzado de descomposición. Se observó una gran diversidad de especies en la MOPG bentónica, alcanzando un total de 29 especies entre los dos ríos.

Palabras clave: región costa, usos del suelo, vertiente pacífica

ABSTRACT

Benthic coarse particulate organic matter in two tropical rivers from the Chocó region of Ecuador?

The objective of this work is to study density, phenology and composition of the benthic coarse particulate organic matter (CPOM) in two tropical rivers from the Chocó region of Ecuador and their relationship with channel and watershed characteristics. This study was carried out in the Atacames and Súa rivers, located to the south of Esmeraldas city (Ecuador). Five sampling sites were selected in each river as a function of channel and watershed characteristics. At each site, five random replicates of benthic CPOM were collected bimonthly with a Surber net between July 2016 and January 2017. The CPOM was classified into four categories: leaves, twigs and bark, flower, fruits and seeds and debris, and additionally leaves were identified to genus or species. There were no significant differences between the two rivers in the benthic CPOM stock that varied between 23.3 y 142.6 g/m², which are similar to the values observed in forested streams of other tropical areas in the world. There were neither significant differences between the two rivers in CPOM composition, which was characterized by the presence (more than 40 % of the benthic CPOM in most of the study sites) of decomposed materials. A high species diversity was observed in the benthic CPOM, reaching as much as 29 species in the two rivers.

Key words: coastal región, land uses, pacific basin

INTRODUCCIÓN

La materia orgánica particulada gruesa (MOPG) en ríos se define como aquella fracción cuyo diámetro de partícula es mayor de 1 mm (Pozo *et al.*, 2009). La MOPG en ríos se compone normalmente de materia vegetal como hojas, ramas, estructuras reproductoras y fragmentos cuyo origen es la vegetación riparia que circunda el cauce (Webster *et al.*, 1990; Pozo *et al.*, 1997). La MOPG llega al cauce como un aporte directo desde la vegetación riparia, por arrastre de los materiales depositados en las orillas o por transporte desde los tramos fluviales situados aguas arriba (Molinero & Pozo, 2004; 2006), quedándose atrapada dentro del cauce en obstáculos tales como piedras, ramas y acumulaciones o presas de madera (Díez *et al.*, 2000; Larrañaga *et al.*, 2003). La MOPG representa un recurso fundamental para el funcionamiento de los sistemas fluviales en zonas boscosas porque estructuralmente contribuye a la heterogeneidad espacial del cauce (Webster *et al.*, 1994). Además, la MOPG es colonizada por microorganismos que inician su degradación y posteriormente sirve de fuente de energía a diversos macroinvertebrados bentónicos, los fragmentadores que se alimentan directamente de la MOPG en descomposición y otros que utilizan las partículas de menor tamaño que se producen por su fragmentación (Wallace *et al.*, 1997; Baldy *et al.*, 2007; Woodward *et al.*, 2012).

Los cambios en los usos del suelo cerca del cauce modifican la cantidad, calidad y dinámica de los aportes de MOPG al cauce y también de la MOPG bentónica (Delong & Brusven, 1994; Karlsson *et al.*, 2005; Carroll & Jackson, 2009). La pérdida de la vegetación riparia, ya sea como resultado de cambios en los usos del suelo o de explotación directa de los recursos forestales reduce la cantidad de MOPG en el cauce (Delong & Brusven, 1993; Reid *et al.*, 2008). Al talar la vegetación riparia, también se modifica la composición de la MOPG y normalmente se reduce la cantidad de hojas retenidas en el cauce, aunque inicialmente los residuos de la tala se pueden acumular en el cauce durante un periodo de tiempo variable (Haggerty *et al.*, 2004; Santiago *et al.*, 2011). En el caso de las plantaciones fores-

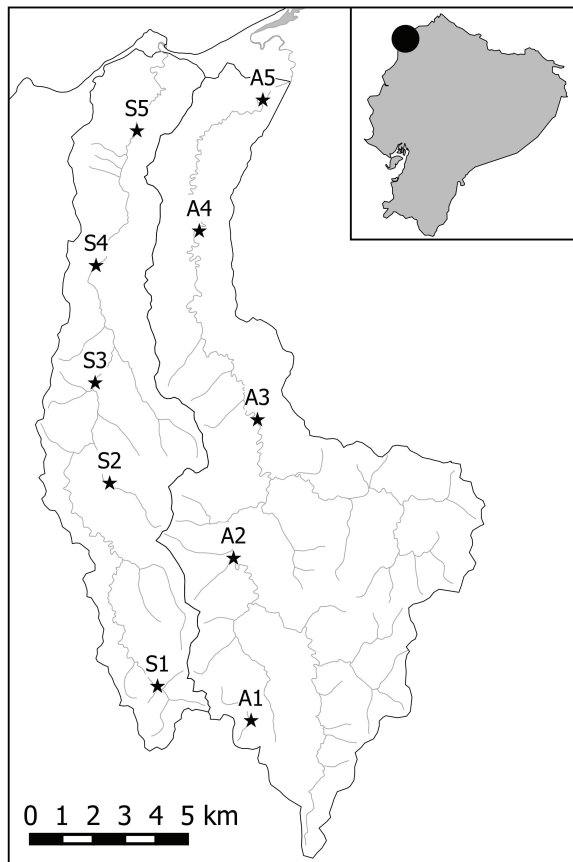


Figura 1. Localización de las estaciones de muestreo en los ríos Atacames (A) y Súa (S). Se muestra además la localización del área de estudio dentro de Ecuador. *Location of sampling sites in the Atacames (A) and Súa (S) streams. The location of the study area in Ecuador is also shown.*

tales, la vegetación de las riberas es sustituida por otras especies de interés comercial, alterándose de forma importante las entradas, el transporte, el procesamiento y la dinámica temporal de la MOPG (Molinero & Pozo, 2006). Estas alteraciones se consideran deletéreas para los sistemas fluviales porque las comunidades de fragmentadores fluviales dependen de la cantidad, la periodicidad la calidad de la MOPG que recibe el río desde la vegetación de las orillas (Cummins *et al.*, 1989).

A pesar de la importancia que tiene la MOPG en el funcionamiento de los ecosistemas fluviales, la mayor parte de los estudios sobre la dinámica de la MOPG se han realizado en zonas

templadas o boreales del hemisferio norte (ver por ejemplo Webster & Meyer, 1997 y Tank *et al.*, 2010), aunque ya existe información de varios biomas de Sudamérica: en Ecuador se ha estudiado la MOPG bentónica en ríos andinos (Ríos-Touma *et al.*, 2009; Vanegas, 2016); en Brasil, en el cerrado y el bosque lluvioso atlántico (Gonçalves *et al.*, 2006; Gonçalves & Callisto, 2013; Gonçalves *et al.*, 2014; Bambi *et al.*, 2017; Rezende *et al.*, 2017) y en Colombia, en el bosque húmedo del Chocó (Valencia *et al.*, 2009). Estos trabajos han mostrado que la densidad de MOPG bentónica de estos ríos tropicales está fuertemente regulada por la estacionalidad del régimen de caudales y que la composición de la hojarasca se caracteriza por la presencia de un número elevado de especies vegetales.

La región del Chocó es una de las zonas biogeográficas de mayor diversidad en el mundo, pero actualmente se encuentra bajo una fuerte presión turística, demográfica y extractiva. El objetivo de este trabajo es estudiar la variabilidad espacial y temporal y la composición de la MOPG bentónica y determinar los factores ambientales que controlan su distribución en dos ríos costeros de la región del Chocó ecuatoriano: el río Atacames, que se encuentra más alterado por la cercanía del balneario turístico de Atacames, y el río Súa, que sirve de referencia. Nuestra hipótesis de trabajo es que los diferentes usos del

suelo determinarán la densidad, composición y dinámica temporal de la MOPG bentónica en ambos ríos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El presente estudio se realizó en los ríos Atacames y Súa, situados en la región del Chocó ecuatoriano, al sur de la ciudad de Esmeraldas. La temperatura media mensual en la zona de estudio oscila entre 24 y 26 °C y la precipitación anual, entre los 500 mm observados en la parte baja del río Atacames y los 4000 mm en el suroeste de la cuenca del río Súa. La distribución de las precipitaciones es fuertemente estacional con una época húmeda entre enero y junio y una época seca entre julio y diciembre (Fig. S1, material suplementario, disponible en <http://www.limnetica.net/es/limnetica>; GADMA, 2014; GADPS, 2015). La vegetación potencial predominante en el área de estudio es el bosque siempreverde, con presencia de bosque semideciduo en la parte baja de ambas cuencas (MAE, 2005).

El río Atacames es de orden 4, tiene una longitud de 42.5 km, nace en las ramificaciones noroccidentales de la Cordillera Costanera dentro de la Reserva Natural Mache-Chindul y desemboca al mar en la ciudad de Atacames (Fig. 1). Su cuenca

Tabla 1. Características de las estaciones de muestreo. *Characteristics of sampling sites.*

Río	Est.	Ord.	Área de drenaje (km ²)	Bosque cuenca ^a (%)	Bosque ripario ^a (%)	Anchura cauce (m)	Ángulo apertura (°)
Atacames	A1	1	0.7	28.4	11.9	4.28	10 ± 15
	A2	3	39.9	44.9	31.6	16.90	68 ± 44
	A3	4	84.0	41.0	36.6	16.03	108 ± 37
	A4	4	104.8	37.5	33.0	10.84	71 ± 62
	A5	4	117.6	34.8	30.4	8.05	31 ± 46
Súa	S1	2	3.5	37.3	11.7	4.90	29 ± 22
	S2	1	3.9	45.6	23.2	3.90	62 ± 51
	S3	3	36.4	27.6	16.6	13.69	82 ± 43
	S4	3	51.8	22.8	13.3	10.43	56 ± 63
	S5	3	63.7	25.8	14.1	7.78	18 ± 40

^aCalculados a partir de MAG (2016)

tiene un área de drenaje de 117.6 km² y mantiene un 34.8 % de bosque nativo y un 17.6 % de pastizal, aunque si se excluye el área de la Reserva Natural Mache-Chindul, estos valores son del 25.5 % de bosque nativo y 23.7 % de pastizal (MAGAP, 2005; MAG, 2016). El río Súa es de orden 3, tiene una longitud de 27.6 km, también nace dentro de la Reserva Natural Mache-Chindul y desemboca al mar en el pueblo de Súa (Fig. 1). La cuenca del río Súa tiene un área de drenaje es de 63.7 km² y mantiene un 24.8 % de bosque nativo y un 4.3 % de pastizal (MAGAP, 2005; MAG, 2016). El resto de la superficie de las cuencas estudiadas está ocupado por un mosaico de zonas pobladas, usos agrícolas y agropecuarios, plantaciones forestales y bosques secundarios. Debido a la influencia del balneario turístico de Atacames, la cuenca del río Atacames está más desarrollada, con vías de comunicación asfaltadas, núcleos de población bien establecidos, dos represas en la parte media de la cuenca para uso recreativo y los márgenes del río Atacames están más alterados que en el río Súa.

Ambos ríos se caracterizan por tener un cauce de escasa pendiente (1.0-2.3 %) que forma una secuencia de rápidos y pozas en su recorrido y su lecho está dominado por gravas y arenas (Montañó, 2018). La profundidad media a lo largo de ambos ríos oscila entre 30 y 70 cm durante la época seca.

Determinación de la MOPG bentónica

Se seleccionaron cinco estaciones de muestreo en cada río en función del orden del cauce y se caracterizaron determinando la anchura del cauce, el ángulo de apertura (ángulo que forman los puntos más altos de la vegetación de cada orilla y el punto central del cauce) y su cobertura de bosque nativo en la cuenca y en la zona riparia (Fig. 1, Tabla 1). En cada estación del río, se delimitaron tramos de estudio de 50 m (estaciones de menos de 5 m de anchura) o de 25 m (estaciones de más de 5 m de anchura) y se tomaron cinco réplicas aleatorias de MOPG bentónica con una red Surber de 30 x 30 cm (0.09 m² de superficie de muestreo) y malla de 0.5 mm. La MOPG recogida se guardó en bolsas de plástico etiquetadas que se transportaron al laboratorio y se congelaron. Este

muestro se realizó con una periodicidad bimensual durante la estación seca (julio, septiembre y noviembre de 2016) y en una última ocasión al inicio de la estación húmeda (enero de 2017).

En el laboratorio, las muestras se descongelaron y se secaron al aire durante 48 h en bandejas de papel. La MOPG se clasificó en cuatro categorías: hojas, ramas y corteza (sólo ramas menores de 1 cm de diámetro), flores, frutos y semillas, y restos (material fragmentado que no se pudo asignar a otras categorías). Adicionalmente, las hojas se clasificaron inicialmente en morfotipos y posteriormente se identificaron hasta género o especie mediante guías de campo (Little y Dixon, 1983; Palacios, 2011) y la consulta de los herbarios digitales del Jardín Botánico de Missouri (Missouri Botanical Garden), la Universidad Estatal de Arizona (Arizona State University) y el Museo Field (The Field Museum). La MOPG clasificada se secó en una estufa Elos Heat a 65 °C durante 24 horas y se pesó en una balanza semianalítica Metler Toledo MS104S con una precisión de 0.0001 g. Todos los datos de MOPG se expresaron como peso seco en g/m².

Análisis estadísticos

Para testar los efectos de las diferencias de uso de suelo en la cuenca entre los dos ríos, los datos de densidad de la MOPG bentónica total y de las categorías se transformaron con la función raíz cuadrada para disminuir el efecto de los valores extremos (Greenacre & Primicerio, 2013) y se compararon mediante análisis de la varianza (ANOVA) de tres vías (río x estación x fecha) con el factor estación como un factor aleatorio anidado en el factor río (Tabla S1, material suplementario, disponible en <http://www.limnetica.net/es/limnetica>). Las comparaciones múltiples para el factor fecha después del ANOVA se realizaron con el test HSD de Tukey. En aquellos casos en los que el factor estación fue significativo, se buscaron diferencias entre las estaciones de cada río con un ANOVA de dos vías (estación x fecha, Tabla S2, material suplementario, disponible en <http://www.limnetica.net/es/limnetica>). Los datos de la composición de la MOPG bentónica se transformaron con la función logit (Warton & Hui, 2011) y se analizaron con ANOVA de tres

Tabla 2. Densidad media de MOPG bentónica (g/m^2) en las estaciones de estudio. Entre paréntesis se muestra la contribución de las diferentes categorías al total de MOPG. *Mean benthic CPOM stocks (g/m^2) at the study sites. The contribution of the categories to the CPOM total as a percentage is shown in brackets.*

Río	Est.	Total (g/m^2)	Hojas (g/m^2)	Ramas (g/m^2)	Flores y frutos (g/m^2)	Restos (g/m^2)
Atacames	A1	142.6	12.3 (9)	19.3 (14)	30.8 (22)	80.3 (56)
	A2	40.5	11.7 (29)	11.9 (29)	0.1 (0)	16.9 (42)
	A3	28.0	11.4 (41)	8.1 (29)	1.3 (5)	7.2 (26)
	A4	99.2	19.6 (20)	58.7 (59)	4.8 (5)	16.1 (16)
	A5	38.1	16.1 (42)	1.7 (4)	1.5 (4)	18.8 (49)
	Media	69.7	14.2 (20)	20.0 (29)	7.7 (11)	27.9 (40)
Súa	S1	62.0	9.3 (15)	5.0 (8)	10.7 (17)	36.9 (60)
	S2	23.3	8.3 (35)	2.8 (12)	1.7 (8)	10.5 (45)
	S3	45.7	12.6 (28)	10.0 (22)	2.9 (6)	20.1 (44)
	S4	58.9	19.7 (33)	10.1 (17)	0.4 (1)	28.8 (49)
	S5	72.5	30.8 (43)	10.0 (14)	6.0 (8)	25.6 (35)
	Media	52.5	16.1 (31)	7.6 (14)	4.4 (8)	24.4 (46)

vías de la misma forma que la densidad de MOPG (Tabla S3, material suplementario, disponible en <http://www.limnetica.net/es/limnetica>).

Para determinar los factores que controlan la MOPG bentónica, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con los indicadores ambientales de las estaciones (Tabla 1). La significancia de los componentes resultantes de este análisis y de las cargas de las variables en cada componente se determinó mediante el método del palo quebrado (Peres-Neto *et al.*, 2003). Se realizaron correlaciones lineales para determinar la relación entre la cantidad de MOPG bentónica y los componentes resultantes del ACP. Todos los análisis se han realizado en R (R Core Team, 2015) con el paquete vegan (Oksanen *et al.*, 2018).

RESULTADOS

Densidad de MOPG bentónica

La densidad media de MOPG bentónica fue 69.7 g/m^2 en el río Atacames y 52.5 g/m^2 en el río Súa (Tabla 2), pero no mostró diferencias significativas (ANOVA de tres vías, $F_{1,8} = 0.22$, $p > 0.05$) entre ambos ríos. Por otro lado, todas las categorías excepto las ramas mostraron densidades similares en los dos ríos (Tabla 2) y no mostraron

diferencias significativas (ANOVA de tres vías, hojas: $F_{1,8} = 0.04$, $p > 0.05$, flores y frutos: $F_{1,8} = 0.07$, $p > 0.05$, restos: $F_{1,8} = 0.03$, $p > 0.05$). En el caso de las ramas, la densidad media observada en el río Atacames alcanzó 20.0 g/m^2 , muy por encima de los 7.6 g/m^2 observados en el río Súa, pero esta diferencia tampoco fue significativa (ANOVA de tres vías, $F_{1,8} = 2.76$, $p > 0.05$). Finalmente, la MOPG total y las categorías hojas, ramas y restos mostraron diferencias significativas (ANOVA de tres vías, MOPG total: $F_{8,184} = 4.03$, $p < 0.001$, hojas: $F_{8,184} = 2.78$, $p < 0.01$, ramas; $F_{8,184} = 5.96$, $p < 0.001$, restos: $F_{8,184} = 3.53$, $p < 0.001$) entre las estaciones de muestreo. Las diferencias entre estaciones de muestreo en el río Atacames fueron de mayor magnitud que en el río Súa (Tabla 2). En el río Atacames, la densidad de MOPG total en las estaciones A1 y A4 fue significativamente mayor (HSD de Tukey, $p < 0.05$) que en las estaciones A3 y A5 (Tabla 2). Estas diferencias se deben a que la densidad de ramas en las estaciones A1 y A4 y la densidad de restos en la estación A4 fueron significativamente mayores (HSD de Tukey, $p < 0.05$) que en las demás estaciones (Tabla 2). En el río Súa, sólo se observaron diferencias significativas (HSD de Tukey, $p < 0.05$) en la cantidad de hojas entre las estaciones S2 y S5 (Tabla 2).

La variación temporal de la MOPG bentónica fue muy similar en todas las estaciones (Fig. 2) y estas diferencias temporales fueron significativas (ANOVA de tres vías, $F_{3,184} = 16.59$, $p < 0.001$). Se observaron diferencias significativas (Tukey HSD, $p < 0.05$) en la MOPG bentónica

entre enero y los demás muestreos. Las mayores densidades de MOPG se observaron durante el verano (julio a noviembre), la densidad máxima de MOPG se observó en septiembre o noviembre y la densidad más baja se observó en el muestreo de invierno, en enero, aunque 2

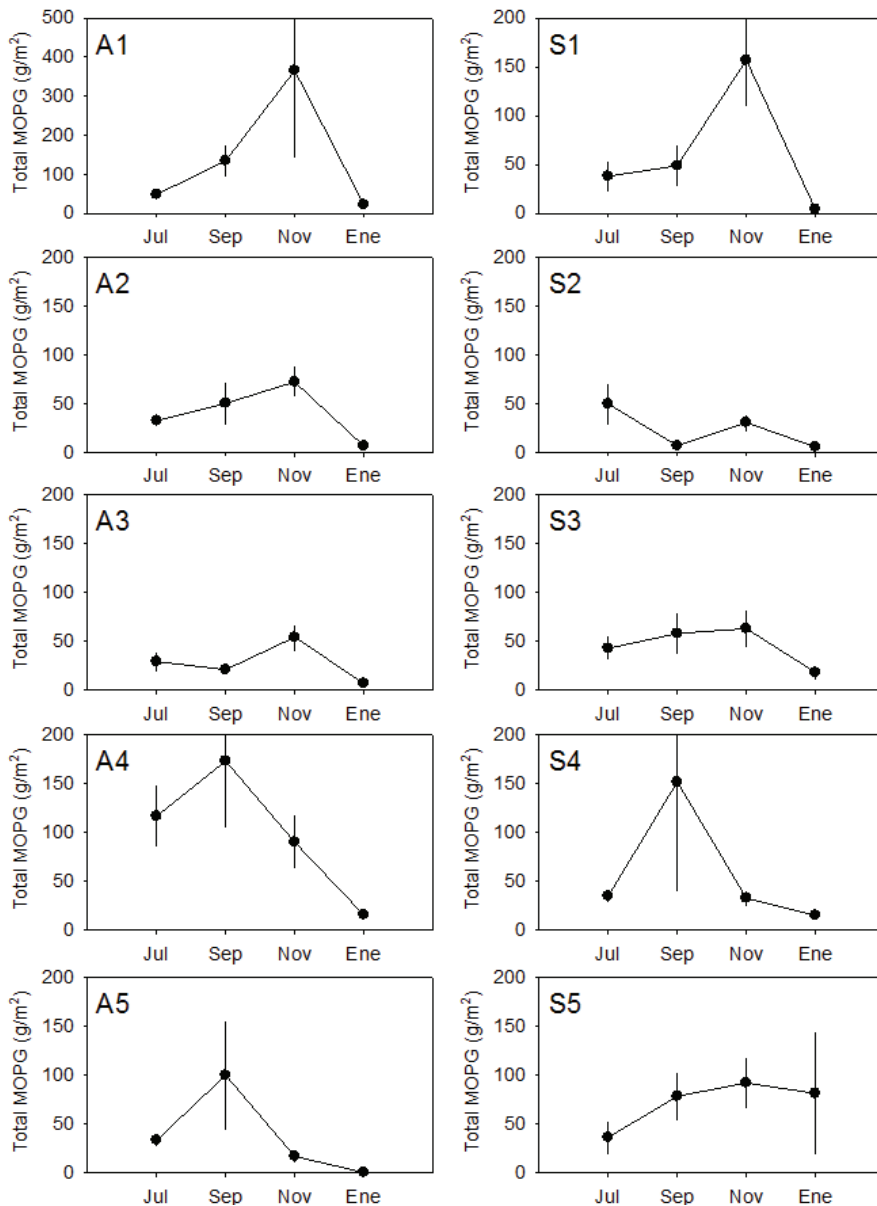


Figura 2. Densidad de MOPG bentónica (g/m^2) en las estaciones de estudio (media \pm error estándar; A, estaciones del río Atacames; S, estaciones del río Súa). Nótese que la figura S1 se ha representado en una escala diferente. *Benthic CPOM stocks (g/m^2) in the sampling sites (mean \pm standard error; A, sites in the Atacames river; S, sites in the Súa river). Note that figure S1 is represented with a different scale.*

estaciones del río Súa, S2 y S5, no mostraron este patrón tan definido como el resto de las estaciones (Fig. 2). Las categorías mostraron una variación temporal similar a la MOPG total, con densidades mínimas en enero y densidades máximas en septiembre o noviembre (no se muestra en forma gráfica). Todas las categorías mostraron diferencias significativas temporales (ANOVA de tres vías, hojas: $F_{3,184} = 11.44$, $p <$

0.001, ramas: $F_{3,184} = 13.82$, $p < 0.001$, flores y frutos: $F_{3,184} = 5.89$, $p < 0.001$, restos: $F_{3,184} = 16.12$, $p < 0.001$). Al comparar entre las cuatro fechas de muestreo, se observaron diferencias significativas entre enero y los muestreos de septiembre y noviembre (HSD de Tukey, $p < 0.05$), aunque el patrón de diferencias temporales no estuvo tan definido para las categorías de ramas y flores y frutos.

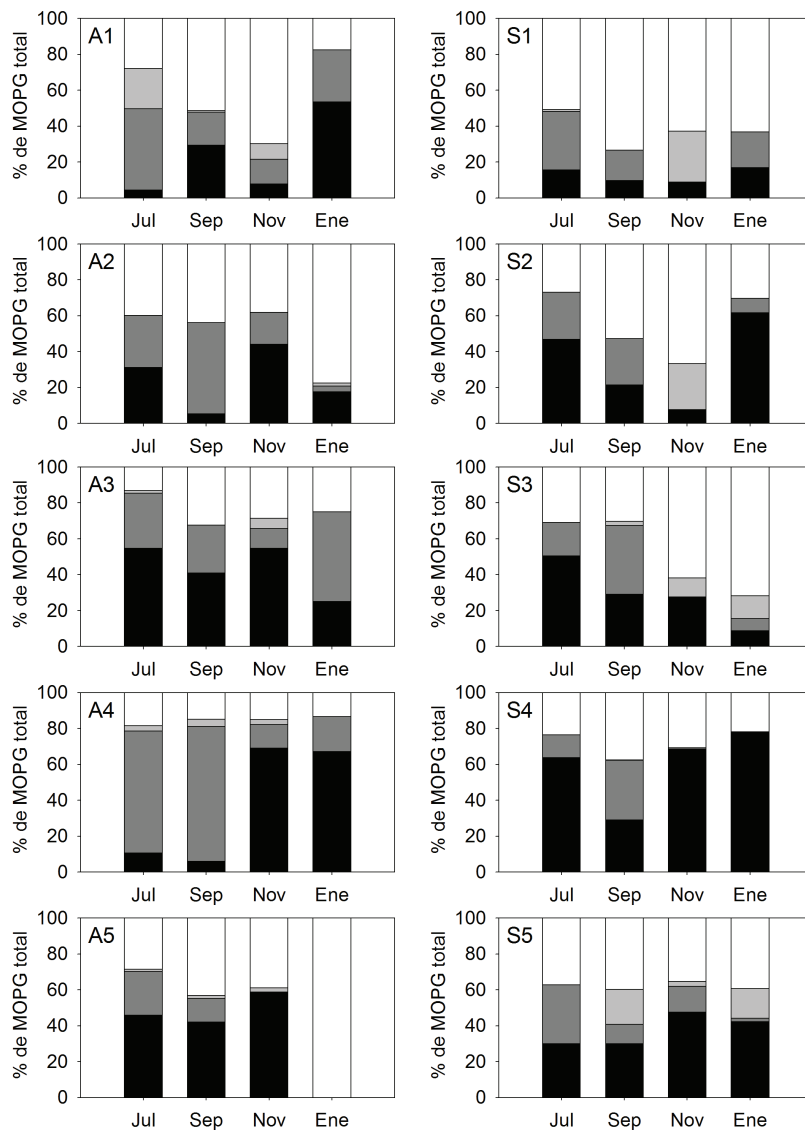


Figura 3. Composición de la MOPG bentónica (g/m^2) en las estaciones de estudio (A, estaciones del río Atacames; B, estaciones del río Súa; ■, hojas; ■, ramas y corteza; ■, flores y frutos; □, restos). *Composition of benthic CPOM (g/m^2) at the study sites (A, sites in the Atacames river; B, sites in the Súa river; ■, leaves; ■, twigs and bark; ■, flowers and fruits; □, debris).*

Tabla 3. Contribución de las especies riparias a la MOPG bentónica. Entre paréntesis se muestra la contribución de las diferentes especies al total de hojas (C, especies cultivadas). *Contribution of riparian species to the benthic CPOM. The contribution of the different species to leaf total as a percentage is shown in brackets (C, cultivated species).*

Familia	Nombre científico	Nombre común	Atacames (g/m ²)	Súa (g/m ²)
Fabaceae	<i>Zygia longifolia</i> (Humb. & Bonpl. Ex Willd.) Britton & Rose	Chíparo	4.93 (35.0)	5.87 (36.4)
Moraceae	<i>Ficus</i> sp. L.	Matapalo	1.76 (12.5)	6.31 (39.1)
Moraceae	<i>Castilla tunu</i> Hemsl. (C)	Cauchillo	1.46 (10.4)	0.31 (1.9)
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum argenteum</i> Jacq. (C)	Caimitillo	1.06 (7.6)	1.14 (7.0)
Malvaceae	<i>Theobroma cacao</i> L. (C)	Cacao	0.86 (6.1)	0.37 (2.3)
Poaceae	<i>Guadua angustifolia</i> Kunth. (C)	Caña guadúa	0.80 (5.7)	0.06 (0.4)
Fabaceae	<i>Inga edulis</i> Mart. (C)	Guaba	0.78 (5.5)	0.09 (0.6)
Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp. Aubl. (C)	Aguacatón	0.59 (4.2)	---
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i> L. (C)	Almendro	0.51 (3.6)	---
Sapindaceae	<i>Cupania cinérea</i> Poepp.	Achotillo	0.26 (1.9)	0.12 (0.7)
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i> Vahl.	Cedrillo	0.21 (1.5)	0.14 (0.9)
Moraceae	<i>Pseudolmedia rigida</i> (Klotzsch & H. Karst.) Cuatrec.	Chimi	0.18 (1.3)	0.20 (1.3)
Boraginaceae	<i>Cordia hebeclada</i> Johnston, Ivan Murray.	Muyuyu	0.19 (1.2)	---
Malpighiaceae	<i>Malpighia</i> sp. L.	Cereza	0.12 (0.8)	---
Silicaceae	<i>Zuelania</i> sp. A. Rich.	---	0.11 (0.7)	0.09 (0.5)
Lauraceae	<i>Nectandra</i> sp. Meisn.	Laurel negro	0.10 (0.7)	---
Fabaceae	<i>Erythrina</i> sp. L. (C)	Portillo	0.05 (0.4)	1.14 (7.1)
Piperaceae	<i>Piper</i> sp. L.	Cordoncillo	0.05 (0.3)	---
Lauraceae	<i>Mezilaurus</i> sp. Kuntze ex Taub.	---	0.04 (0.3)	---
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i> L. (C)	Árbol del café	0.02 (0.2)	0.03 (0.2)
Moraceae	<i>Castilla elástica</i> Sessé. (C)	Caucho	0.01 (0.1)	0.04 (0.2)
Moraceae	<i>Ficus maxima</i> Miller, Philip.	Higuerón	0.01 (0.1)	---
Rutaceae	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck. (C)	Naranja	---	0.04 (0.3)
Fabaceae	<i>Inga spectabilis</i> (Vahl) Willd. (C)	Guaba machetona	---	0.11 (0.7)
Malpighiaceae	<i>Clonodia</i> sp. Griseb.	---	---	0.04 (0.2)
Moraceae	<i>Ficus insipida</i> Willd.	Higuerón	---	0.03 (0.2)
Nyctaginaceae	<i>Bougainvillea glabra</i> Choisy. (C)	Buganvilla	---	0.02 (0.1)
Rutaceae	<i>Citrus maxima</i> (Burm.) Merr. (C)	Toronja	---	0.01 (0.1)
Nyctaginaceae	<i>Pisonia aculeteada</i> L.	Pega pega	---	0.01 (< 0.1)
Total de especies cultivadas			4.68 (33.2)	3.36 (20.8)

Composición de la MOPG bentónica

No se observaron diferencias significativas (ANOVA de tres vías, hojas: $F_{1,8} = 0.01, p > 0.05$, ramas: $F_{1,8} = 1.88, p > 0.05$, flores y frutos: $F_{1,8} = 0.13, p > 0.05$, restos: $F_{1,8} = 0.24, p > 0.05$) en la composición de la MOPG entre ambos ríos, aunque el río Atacames mostró un menor porcentaje de hojas y un mayor porcentaje de ramas que el río Súa (Tabla 2). Tampoco se observaron diferencias significativas (ANOVA de tres vías, hojas: $F_{8,169} = 0.01, p > 0.05$, ramas: $F_{8,169} = 0.06, p > 0.05$, flores y frutos: $F_{8,169} = 0.07, p > 0.05$, restos: $F_{8,169} = 0.15, p > 0.05$) en la composición de la MOPG entre las estaciones de muestreo.

En cuanto a las diferencias temporales en la composición de la MOPG bentónica, no se observó un patrón definido de variación temporal (Fig. 3). El porcentaje de ramas mostró diferencias temporales significativas (ANOVA de tres vías, $F_{3,169} = 14.31, p < 0.001$) y, en julio y septiembre, se observó un porcentaje de ramas significativamente mayor (HSD de Tukey, $p < 0.05$) que en noviembre y enero, aunque esta tendencia apareció sólo en las estaciones A2, A4, S2, S3 y S4 (Fig. 3). El porcentaje de frutos también mostró diferencias significativas temporales (ANOVA de tres vías, $F_{3,169} = 5.96, p < 0.001$) y se observó un porcentaje de flores y frutos significativamente mayor (HSD de Tukey, $p < 0.05$) en noviembre, aunque esta tendencia se observó sólo en las estaciones A3, A5, S1 y S2 (Fig. 3).

Contribución de las especies riparias

En el conjunto de los dos ríos, se encontraron 29 morfotipos de hojas de árboles y arbustos que fueron identificadas hasta nivel de género o especie (Tabla 3). En ambos ríos se identificó un número similar de morfotipos, 22 en el río Atacames y 21 en el río Súa, de los cuales 14 fueron comunes a los dos ríos.

La presencia del chíparo (*Zygia longifolia*) fue notable en ambos ríos, representando más del 30 % del total de hojas recogidas. Los matapalos (*Ficus sp.*) también fueron abundantes en ambos ríos, pero su abundancia relativa en el río Súa, 39.3 %, fue mayor que en el río Atacames, 12.6 %. Otras especies que aparecieron en ambos ríos

con una contribución superior al 2 % fueron el caimitillo (*Chrysophyllum argenteum*) y el cacao (*Theobroma cacao*). Además, en el río Atacames se observaron la caña guadua (*Guadua angustifolia*), la guaba (*Inga edulis*), el aguacatón (*Ocotea sp.*) y el almendro (*Terminalia catappa*), mientras que en el río Súa se observó el portillo (*Erythrina sp.*). La presencia de las especies restantes fue marginal y su contribución se situó por debajo del 2 %. Muchas especies encontradas son especies cultivadas, algunas porque son productivas, como el café (*Coffea arabica*) y el cacao (*Theobroma*

Tabla 4. Resultados del análisis de componentes principales de las variables ambientales (ORD, orden del cauce; ARE, área de drenaje; BOS, porcentaje de bosque en la cuenca; RIP, porcentaje de bosque en la zona riparia; ANC, anchura del cauce; APE, ángulo de apertura sobre el cauce). Se muestran además las correlaciones entre la cantidad y composición de la MOPG bentónica y los componentes obtenidos (---, correlación no significativa; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$). *Results of the principal components analysis on the environmental variables (ORD, stream order; ARE, drainage area; BOS, percentage of forest in the watershed; RIP, percentage of forest in the riparian area; ANC, channel width; APE channel opening angle). Correlations between the amount and composition of benthic CPOM and the principal components (---, correlation no significant; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$).*

	CP1	CP2
Varianza (%)	0.59	0.24
V. acumulada (%)	0.59	0.82
Cargas	RIP (0.477) ORD (0.453) ANC (0.437) APE (0.410) ARE (0.405)	ORD (0.413) BOS (-0.701)
	r	r
Total (g/m ²)	---	---
Hojas (g/m ²)	---	0.78**
Ramas (g/m ²)	---	---
Flores y frutos (g/m ²)	-0.67*	---
Restos (g/m ²)	-0.74*	---
Hojas (%)	---	---
Ramas (%)	---	---
Flores y frutos (%)	-0.75*	---
Restos (%)	-0.74*	---

cacao), y otras porque se consideran beneficiosas para la conservación del suelo y proporcionan sombra para otros cultivos. En el río Atacames, se observó una mayor proporción de especies cultivadas en la MOPG bentónica que en el río Súa (Tabla 3).

Factores que regulan la MOPG

Se seleccionaron dos componentes principales (CP) del ACP que en total explicaron el 82 % de la varianza total de los datos (Tabla 4, Fig. S2, material suplementario, disponible en <http://www.limnetica.net/es/limnetica>). El CP1 se correlacionó de forma moderada con la anchura del cauce (ANC) y variables indicadoras de la posición de la estación dentro de la red de drenaje (ORD y ARE) y de la cobertura de bosque en la zona riparia (RIP y APE), mientras que el CP2 se correlacionó fuertemente con el porcentaje de bosque en la cuenca (BOS).

La MOPG total no mostró ninguna relación con los componentes resultantes del ACP (Tabla 4). En el caso de las categorías, las flores y frutos y los restos mostraron correlaciones negativas con el CP1 (Tabla 4), indicando que la cantidad de flores y frutos y restos aumentó en las estaciones de menor tamaño. Por otro lado, las hojas mostraron una correlación positiva con el CP2 (Tabla 4), indicando que la cantidad de hojas aumentó en aquellas estaciones con un menor porcentaje de bosque en la cuenca asociada. La composición de la MOPG no mostró correlaciones fuertes con los componentes resultantes del ACP y sólo las flores y frutos y los restos mostraron una correlación negativa con el CP1 (Tabla 4), indicando que el porcentaje de estas dos categorías también aumentó en las estaciones de menor tamaño.

DISCUSIÓN

Las densidades medias de MOPG bentónica observada en este estudio, entre 23.3 y 142.6 g/m², son similares a las observadas en arroyos del Chocó colombiano (entre 9.4 y 110.9 g/m², Valencia *et al.*, 2009). También son similares a los valores medios de MOPG observados en arroyos tropicales forestales de África (78.1 – 281.1 g/m²

en Dobson *et al.*, 2002), Sudamérica (38 – 113 g/m², Tonin *et al.*, 2017) América Central (47.7 – 112.9 g/m², Colón-Gaud *et al.*, 2008) y Asia (6.9 – 65.1 g/m², Li & Dudgeon 2008). Parece que existe una mayor variabilidad en la densidad de MOPG bentónica en ríos de zonas templadas (por ejemplo, los valores de MOPG bentónica, excluyendo las acumulaciones de madera, en ríos de zonas templadas recopilados por Jones (1997) oscilan entre 40 y 970 g/m²), aunque esta observación podría deberse a que la cantidad de información disponible sobre la MOPG bentónica en ríos tropicales es menor que en ríos de zonas templadas.

La composición de la MOPG bentónica es importante porque los diferentes componentes vegetales ejercen funciones diferentes dentro del cauce. Las hojas representan un recurso consumido por los organismos en tiempos relativamente cortos mientras que los materiales leñosos se descomponen más lentamente, contribuyen a la heterogeneidad estructural del río y son utilizados como alimento por organismos altamente especializados (Elosegi *et al.*, 2007). En ríos templados, las hojas y los materiales leñosos representan normalmente la fracción más importante de la MOPG bentónica en ríos poco alterados (DeLong & Brusven, 1993; Molinero & Pozo, 2004). Por el contrario, nuestras observaciones sugieren que los restos son la categoría más abundante de la MOPG en estos ríos del Chocó ecuatoriano. La abundancia de la categoría restos sugiere que la descomposición de la MOPG en estos ríos es rápida debido a las altas temperaturas, ya que la temperatura es uno de los factores principales que regula velocidad de descomposición de la MOPG en ríos y arroyos (Martinez *et al.*, 2014; Follstad *et al.*, 2017). Otra particularidad es el gran número de especies riparias que contribuyen a la MOPG, aunque en el caso del Chocó ecuatoriano, el chíparo (*Zygia longifolia*) y el género *Ficus* representan las especies que más contribuyen a la MOPG bentónica. Aunque el número de especies que contribuyen a la MOPG en estos ríos del Chocó es elevado como se ha observado en otras zonas del trópico (França *et al.*, 2009; Valencia *et al.*, 2009; Gonçalves *et al.*, 2014), la dominancia de unas pocas especies riparias en la MOPG es similar a las observaciones realizadas en ríos templados (Molinero & Pozo, 2006).

La variabilidad temporal de la MOPG está regulada por la periodicidad de los aportes desde la vegetación riparia y las variaciones de caudal (Tonin *et al.*, 2017). En estos ríos del Chocó ecuatoriano donde predomina la vegetación tropical siempreverde no cadufofia, la estacionalidad de la precipitación determina el ciclo anual de la MOPG bentónica con máximos hacia el final de la época seca (septiembre-noviembre) y mínimos al comienzo de la época de lluvias (enero). En otras zonas tropicales, también se ha observado una fuerte estacionalidad de la MOPG bentónica asociada a la estacionalidad de las precipitaciones (Ríos-Touma *et al.*, 2009; Bambi *et al.*, 2017). La presencia de obstáculos como piedras y ramas en el cauce favorece la retención de la MOPG (Díez *et al.*, 2000; Larrañaga *et al.*, 2003), pero los dos ríos estudiados tienen lechos bastante uniformes formados principalmente por gravas y arenas y tampoco se ha observado la formación de acumulaciones de hojas que son típicas de ríos templados en zonas boscosas (Richardson, 1992). En estos dos ríos, la MOPG bentónica se acumula sobre el lecho durante la estación seca y la falta de estructuras de retención favorece el lavado de la MOPG aguas abajo al inicio de la estación de lluvias.

Los cambios en los usos del suelo, especialmente aquellos que afectan a la densidad y composición de la vegetación riparia, afectan a la cantidad y calidad de la MOPG bentónica de los sistemas fluviales (Delong & Brusven, 1993; Molinero & Pozo, 2004). Sin embargo, no hemos observado diferencias significativas en la cantidad de MOPG entre estos dos ríos y tampoco una relación estrecha entre la densidad de MOPG bentónica y la presencia de bosque natural en la cuenca o en la zona riparia. La presencia de hojas de numerosas especies cultivadas sugiere una fuerte transformación de las riberas, pero se trata de una arboricultura no intensiva en la que especies productivas se mezclan con las especies propias de las riberas. La presencia de especies cultivadas en los márgenes de los ríos parece ser suficiente para que las cantidades de MOPG bentónica en zonas boscosas y agrícolas sean similares, y por lo tanto, el porcentaje de especies cultivadas que contribuyen a la MOPG bentónica es un mejor indicador de los cambios en los usos del suelo que la cantidad de MOPG bentónica.

La anchura y el orden del cauce también regulan los aportes y la cantidad de MOPG bentónica, que disminuyen a medida que la anchura y el orden del cauce aumentan (Webster & Meyer, 1997). Sin embargo, la estación S5 situada en la parte baja del río Súa mostró la mayor cantidad de hojas en el bentos de todas las estaciones de estudio. En la estación S5, la especie *Ficus* sp1 es dominante en la vegetación riparia. Se trata de una especie que produce hojas densas y pesadas que se acumulan sobre el lecho arenoso del río. Las diferencias morfológicas entre especies y su efecto sobre la retención de la MOPG también condicionan la cantidad de MOPG bentónica (Molinero & Pozo, 2006) y la presencia de *Ficus* sp1 en la parte baja de los dos ríos podría explicar que no se haya observado un gradiente longitudinal marcado en la distribución de la MOPG.

CONCLUSIONES

Las densidades de MOPG que se observan en estos dos ríos del Chocó ecuatoriano, entre 23.3 y 142.6 g/m², son similares a los valores que se observan en ríos forestales de otras regiones tropicales del mundo. La composición de MOPG bentónica se caracteriza por una proporción elevada de material fragmentado en proceso de descomposición, debido probablemente a que las temperaturas elevadas favorecen una descomposición rápida de la MOPG, y por una alta diversidad de especies en la MOPG, aunque el chíparo (*Zygia longifolia*) y el género *Ficus* son característicos de las zonas riparias del área de estudio y son los que más contribuyen a la MOPG bentónica. La densidad de MOPG bentónica muestra una dinámica estacional debido a la fuerte estacionalidad de las precipitaciones y el caudal. En estos ríos, no se ha observado una relación entre la cantidad de MOPG bentónica y la presencia de bosque en la cuenca o en las riberas del cauce. La arboricultura no intensiva es una actividad común en la zona, como lo sugiere la presencia de hojas de especies cultivadas como el cacao, el café o la naranja entre otras en la MOPG bentónica. La presencia de estas especies cultivadas en las orillas parece ser suficiente para que en los tramos fluviales que drenan zonas agrícolas se observen densidades de MOPG similares a las

que se observan en los tramos fluviales que mantienen zonas de bosque natural.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado por el Concurso de Investigación 2016 de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas. Los autores quieren agradecer a Pedro Jiménez por su colaboración en los muestreos y a Freddy Quiroz por su asesoramiento en la identificación de las especies riparias. J. Molinero es un miembro de la red IBEPECOR financiada por CYTED.

BIBLIOGRAFÍA

- ARIZONA STATE UNIVERSITY. *Neotropical Flora*. Arizona State University. Disponible en: <http://nhc.asu.edu/vpherbarium>. Citado: 01 Febrero 2018.
- BALDY, V., V. GOBERT, F. GUÉROLD, E. CHAUVET, D. LAMBRIGOT & J.-Y. CHARCOSSET. 2007. Leaf litter breakdown budgets in streams of various trophic status: effects of dissolved inorganic nutrients on microorganisms and invertebrates. *Freshwater Biology*, 52: 1322–1335. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2007.01768.x
- BAMBI, P., R. DE SOUZA REZENDE, M. J. FEIO, G. F. M. LEITE, E. ALVIN, J. M. B. QUINTAO, F. ARAUJO & J. F. GONÇALVES. 2017. Temporal and spatial patterns in inputs and stock of organic matter in savannah streams of central Brazil. *Ecosystems*, 20: 757–768. DOI: 10.1007/s10021-016-0058-z
- CARROLL, D. & G. R. JACKSON. 2009. Observed relationships between urbanization and riparian cover, shredder abundance, and stream leaf litter standing crops. *Fundamental and Applied Limnology*, 173: 213–225. DOI: 10.1127/1863-9135/2008/0173-0213
- CUMMINS, K. W., M. A. WILZBACH, D. M. GATES, J. B. PERRY & W. B. TALIAFERRO. 1989. Shredders and riparian vegetation. *BioScience*, 39: 24–30. DOI: 10.2307/1310804
- COLON-GAUD, C., S. PETERSON, M. R. WHILES, S. S. KILHAM, K. R. LIPS & C. M. PRINGLE. 2008. Allochthonous litter inputs, organic matter standing stocks, and organic seston dynamics in upland Panamanian streams: potential effects of larval amphibians on organic matter dynamics. *Hydrobiologia*, 603: 301–312. DOI: 10.1007/s10750-008-9294-3
- DELONG, M. D. & M. A. BRUSVEN. 1993. Storage and decomposition of particulate organic matter along the longitudinal gradient of an agriculturally-impacted stream. *Hydrobiologia*, 262: 77–88. DOI: 10.1007/BF00007508
- DELONG, M. D. & M. A. BRUSVEN. 1994. Allochthonous input of organic matter from different riparian habitats of an agriculturally impacted stream. *Environmental Management*, 18: 59–71. DOI: 10.1007/BF02393750
- DOBSON, M., A. MAGANA, J. M. MATHOOKO & F. K. NDEGWA. 2002. Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics?. *Freshwater Biology*, 47: 909–919. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2002.00818.x
- DÍEZ, J. R., S. LARRAÑAGA, A. ELOSEGI & J. POZO. 2000. Effect of removal of wood on streambed stability and retention of organic matter. *Journal of The North American Benthological Society*, 19: 621–632. DOI: 10.2307/1468121
- ELOSEGI, A., J. DÍEZ & J. POZO. 2007. Contribution of dead wood to the carbon flux in forested streams. *Earth Surface Processes and Landforms*, 32: 1219–1228. DOI: 10.1002/esp.1549
- FOLLSTAD SHAH, J. J., J. S. KOMINOSKI, M. ARDÓN, W. K. DODDS, M. O. GESSNER, N. A. GRIFFITHS, A. P. HAWKINS, S. L. JOHNSON, A. LECERF, C. J. LEROY, D. W. P. MANNING, A. D. ROSEMOND, R. L. SINSABAUGH, C. M. SWAN, J. R. WEBSTER & L. H. ZEGLIN. 2017. Global synthesis of the temperature sensitivity of leaf litter breakdown in streams and rivers. *Global Change Biology*, 23: 3064–3075. DOI: 10.1111/gcb.13609
- FRANÇA, J. S., R. S. GREGÓRIO, J. D. DE PAULA, J. F. GONÇALVES, F. A. FERREIRA & M. CALLISTO. 2009. Composition and dynamics of allochthonous organic matter inputs and benthic stock in a Brazilian stream.

- Marine and Freshwater Research*, 60: 990–998. DOI: 10.1071/MF08247
- GADMA. 2014. Plan de ordenamiento y desarrollo territorial del cantón Atacames 2014–2019. Gobierno Autónomo Descentralizado Municipal de Atacames, Ecuador.
- GADPS. 2015. Plan de ordenamiento y desarrollo territorial de la parroquia de Súa 2015. Gobierno Autónomo Descentralizado Parroquial de Súa, Ecuador.
- GONÇALVES, J. F., J. S. FRANÇA & M. CALLISTO. 2006. Dynamics of allochthonous organic matter in a tropical Brazilian headstream. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49: 967–973. DOI: 10.1590/S1516-89132006000700014
- GONÇALVES, J. & M. CALLISTO. 2013. Organic-matter dynamics in the riparian zone of a tropical headwater stream in Southern Brasil. *Aquatic Botany*, 109: 8–13. DOI: 10.1016/j.aquabot.2013.03.005
- GONÇALVES, J. F., R. DE SOUZA REZENDE, R. S. GREGÓRIO & G. C. VALENTIN. 2014. Relationship between dynamics of litterfall and riparian plant species in a tropical stream. *Limnologia*, 40–48. DOI: 10.1016/j.limno.2013.05.010
- GREENACRE, M. & R. PRIMICERIO. 2013. Multivariate analysis of ecological data. Fundacion BBVA. Bilbao, España.
- HAGGERTY, S., D. BATZER & C. JACKSON. 2004. Macroinvertebrate response to logging in coastal headwater streams of Washington, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61: 529–537. DOI: 10.1139/f04-014
- JONES, J. B. 1997. Benthic organic matter storage in streams: influence of detrital import and export, retention mechanisms, and climate. *Journal of the North American Benthological Society*, 16: 109–119. DOI: 10.2307/1468243
- KARLSSON, O. M., J. S. RICHARDSON & P. M. KIFFNEY. 2005. Modelling organic matter dynamics in headwater streams of south-western British Columbia, Canada. *Ecological Modelling*, 183: 463–476. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2004.08.022
- LARRAÑAGA, S., J. R. DÍEZ, A. ELOSEGI & J. POZO. 2003. Leaf retention in streams of the Agüera basin (northern Spain). *Aquatic Sciences*, 65: 158–166. DOI: 10.1007/s00027-003-0623-3
- LI, A. O. & D. DUDGEON. 2008. Food resources of shredders and other benthic macroinvertebrates in relation to shading conditions in tropical Hong Kong streams. *Freshwater Biology*, 53: 2011–2025. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2008.02022.x
- LITTLE, E. L. & R. G. DIXON. 1969. Árboles comunes de la provincia de Esmeraldas. Naciones Unidas, Roma, Italia.
- MAE. 2005. Plan de manejo y gestión participativa de la reserva ecológica Mache-Chindul. Ministerio del Medio Ambiente, Quito, Ecuador.
- MAG. 2016. Mapa de cobertura de uso del suelo a escala provincial de los años 2013–14. Ministerio de Agricultura y Ganadería, Quito, Ecuador.
- MAGAP. 2005. Mapa de usos y cobertura de la tierra a escala 1:250000. Ministerio de Agricultura, Ganadería, Acuicultura y Pesca, Quito, Ecuador.
- MARTINEZ, A., A. LARRAÑAGA, J. PÉREZ, E. DESCALS & J. POZO. 2014. Temperature affects leaf litter decomposition in low-order forest streams: field and microcosm approaches. *FEMS Microbiology Ecology*, 87: 257–267. DOI: 10.1111/1574-6941.12221
- MISSOURI BOTANICAL GARDEN. Trópicos. Disponible en: <http://www.tropicos.org>. Citado: 01 Febrero 2018.
- MOLINERO, J. & J. POZO. 2004. Impact of a eucalyptus (*Eucalyptus globulus* Labill.) plantation on the nutrient content and dynamics of coarse particulate organic matter (CPOM) in a small stream. *Hydrobiologia*, 528: 143–165. DOI: 10.1007/s10750-004-2338-4
- MOLINERO, J. & J. POZO. 2006. Organic matter, nitrogen and phosphorus fluxes associated with leaf litter in two small streams with different riparian vegetation: a budget approach. *Archiv für Hydrobiologie*, 166: 363–385. DOI: 10.1127/0003-9136/2006/0166-0363
- MONTAÑO, H. 2018. Comparación de características geomorfológicas de las cuencas del río Atacames y Súa. Tesis de grado. Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esme-

- raldas, Esmeraldas, Ecuador.
- OKSANEN, J., F. G. BLANCHET, M. FRIENDLY, R. KINDT, P. LEGENDRE, D. MCGLINN, P. R. MINCHIN, R. B. O'HARA, G. L. SIMPSON, P. SOLYMOS, H. H. STEVENS, E. SZOECs & H. WAGNER. 2018. Package 'vegan'. Community ecology package. <https://github.com/vegandevs/vegan>
- PALACIOS, W. A. 2011. *Arboles del Ecuador*. Ministerio del Medio Ambiente, Quito, Ecuador.
- PERES-NETO, P. R., D. A. JACKSON & K. M. SOMERS. 2003. Giving meaningful interpretation to ordination axes: assessing loading significance in principal component analysis. *Ecology*, 84: 2347–2363. DOI: 10.1890/00-0634
- POZO, J., E. GONZÁLEZ, J. DÍEZ, J. MOLINERO & A. ELÓSEGUI. 1997. Inputs of particulate organic matter to streams with different riparian vegetation. *Journal of The North American Benthological Society*, 16: 602–611. DOI: 10.2307/1468147
- POZO, J., A. ELOSEGI, J. DÍEZ & J. MOLINERO. 2009. Dinámica y relevancia de la materia orgánica. In: *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. A. Elosegi & S. Sabatér (eds.): 141–148. Fundación BBVA. Bilbao, España.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2015. A Language and Environment for Statistical Computing. R Core Development Team, Vienna, Austria.
- REID, D., P. LAKE, G. QUINN & P. REICH. 2008. Association of reduced riparian vegetation cover in agricultural landscapes with coarse detritus dynamics in lowland streams. *Marine and Freshwater Research*, 59: 998–1014. DOI: 10.1071/MF08012
- REZENDE, R. S., M. A. SALES, F. HURBATH, N. ROQUE, J. F. GONÇALVES & A. O. MEDEIROS. 2017. Effect of plant richness on the dynamics of coarse particulate organic matter in a Brazilian Savannah stream. *Limnologia*, 63: 57–64. DOI: 10.1016/j.limno.2017.02.002
- RICHARDSON, J. S. 1992. Food, microhabitat, or both? Macroinvertebrate use of leaf accumulations in a montane stream. *Freshwater Biology*, 27: 169–176. doi: 10.1139/f92-038
- RIOS-TOUMA, B. R., A. C. ENCALADA & N. P. FORNELLS. 2009. Leaf litter dynamics and its use by invertebrates in a high-altitude tropical Andean stream. *International Review of Hydrobiology*, 94: 357–371. DOI: 10.1002/iroh.200811161
- SANTIAGO, J., J. MOLINERO & J. POZO. 2011. Impact of timber harvesting on litterfall inputs and benthic coarse particulate organic matter (CPOM) storage in a small stream draining a eucalyptus plantation. *Forest Ecology and Management*, 262: 1146–1156. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.06.018
- TANK, J. L., E. J. ROSI-MARSHALL, N. A. GRIFFITHS, S. A. ENTREKIN & M. L. STEPHEN. 2010. A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 29: 118–146. DOI: 10.1899/08-170.1
- THE FIELD MUSEUM. Tropical plant guides. Disponible en: <http://fm2.fieldmuseum.org/plantguides/>. Citado: 01 Febrero 2018.
- TONIN, A. M., J. F. GONÇALVES, P. BAMBI, S. R. M. COUCEIRO, L. A. M. FEITOZA, L. E. FONTANA, N. HAMADA, L. U. HEPP, V. G. LEZAN-KOWALCZUK, G. F. M. LEITE, A. L. LEMES-SILVA, L. K. LISBOA, R. C. LOUREIRO, R. T. MARTINS, A. O. MEDEIROS, P. B. MORAIS, Y. MORETTO, P. C. A. OLIVEIRA, E. B. PEREIRA, L. P. FERREIRA, J. PÉREZ, M. M. PETRUCIO, D. F. REIS, R. S. REZENDE, N. ROQUE, L. E. P. SANTOS, A. E. SIEGLOCH, G. TONELLO & L. BOYERO. 2017. Plant litter dynamics in the forest-stream interface: precipitation is a major control across tropical biomes. *Scientific Reports*, 7: 10799. DOI: 10.1038/s41598-017-10576-8
- VALENCIA, S. M., G. A. PÉREZ, P. X. LIZARAZO & J. F. BLANCO. 2009. Patrones espacio-temporales de la estructura y composición de la hojarasca en las quebradas del Parque Nacional Natural Gorgona. *Actualidades Biológicas*, 31: 197–211.
- VANEGAS, R. M. 2016. Disponibilidad de materia orgánica bentónica y su potencial relación con la estructura física de cauces, en microcuencas prioritarias del cantón Loja

- (tesis de grado). Universidad Nacional de Loja, Ecuador.
- WALLACE, J. B., S. L. EGGERT, J. L. MEYER & J. R. WEBSTER. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science*, 277: 102–104. DOI: 10.1126/science.277.5322.102
- WARTON, D. I. & F. K. HUI. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology*, 92: 3–10. DOI: 10.1890/10-0340.1
- WEBSTER, J., S. GOLLADAY, E. BENFIELD, D. D'ANGELO & G. PETERS. 1990. Effects of forest disturbance on particulate organic matter budgets of small streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 9: 120–140. DOI: 10.2307/1467446
- WEBSTER, J., A. COVICH, J. TANK & T. CROCKETT. 1994. Retention of coarse organic particles in streams in the southern Appalachian Mountains. *Journal of the North American Benthological Society*, 13: 140–150. DOI: 10.2307/1467233
- WEBSTER, J. & J. L. MEYER. 1997. Organic matter budgets for streams: a synthesis. *Journal of the North American Benthological Society*, 16: 3–13. DOI: 10.2307/1468247
- WOODWARD, G., M. O. GESSNER, P. S. GILLER, V. GULIS, S. HLADYZ, A. LECERF, B. MALMQVIST, B. G. MCKIE, S. D. TIEGS, H. CARISS, M. DOBSON, A. ELOSEGI, V. FERREIRA, M. A. S. GRAÇA, T. FLEITUCH, J. O. LACOURSIÈRE, M. NISTORESCU, J. POZO, G. RISNOVEANU, M. SCHINDLER, A. VADINEANU, L. B.-M. VOUGHT & E. CHAUVET. 2012. Continental-scale effects of nutrient pollution on stream ecosystem functioning. *Science*, 336: 1438–1440. DOI: 10.1126/science.1219534

Con el apoyo de:

