

Descripción del ensamblaje de macroinvertebrados acuáticos, asociados a hojarasca y su relación con variables físicas, en Quebrada Ancha, provincia de Colón, Panamá, en el periodo 2018-2019

Description of aquatic macroinvertebrates assemblages, associated to leaf packs, and its relationship with physical variables, in Quebrada Ancha Colón, Panamá, during 2018-2019 period.

Yolanda Águila S

Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Panamá.
yolanda.aguila@up.ac.pa <https://orcid.org/0009-0002-8946-5906>

Jorge García

Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Panamá.
jgarcia1@yahoo.com <https://orcid.org/0009-0001-4283-0358>

Allison K. Burgos M

Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Panamá.
alis.krysbm@gmail.com <https://orcid.org/0009-0005-7827-9392>

Fecha de recepción: 26 de septiembre de 2024

Fecha de aceptación: 6 de marzo 2025

DOI: <https://doi.org/10.48204/j.tecno.v27n2.a7653>

RESUMEN

El estudio se realizó en Quebrada Ancha (Colón), de octubre de 2018 a junio de 2019, con el objetivo de: 1) describir el ensamblaje de macroinvertebrados asociados a hojarasca y 2) relacionar el ensamblaje con las variables físicas. En un tramo de 30 metros de longitud y durante 9 meses se estimaron variables físicas (temperatura, ancho, profundidad, velocidad, granulometría) y se colectaron tres muestras de hojarasca, por mes. La descarga fue mayor en la estación lluviosa. El perfil granulométrico mostró una disminución de la fracción de lodo en los meses secos. En **hojarasca** se colectaron 8310 individuos, con una riqueza de taxa de 44 y 60 considerando familia o género, respectivamente. Se determinaron 27 familias incluidas en 9 órdenes de Insecta, 7 taxa de Mollusca, 2 grupos de Collembola, Chelicerata, Crustacea, y uno de Turbellaria, Hirudinea, Oligochaeta y Myriapoda. Los taxa más abundantes, en orden decreciente, fueron Thiaridae (*Melanoides* sp.), Chironomidae, Hydrobiidae, Leptohiphidae (*Vacupernius*), Ancylidae, Hydropsychidae (*Smicridea*),

Turbellaria, Elmidae (*Microcylloephus*) y Leptophlebiidae (*Farrodes*). Se determinaron correlaciones positivas y significativas entre: a) descarga vs Riqueza, No.Ind, y No.Ind/g; b) arena gruesa vs No.Ind/g, peso de hojarasca y lodo; c) arena vs lodo.

PALABRAS CLAVE

Ensamblaje, macroinvertebrados, hojarasca, Panamá

ABSTRACT

We studied Quebrada Ancha (Colón) from October 2018 to June 2019, to describe leaf packs macroinvertebrates assemblages, and to relate physical and biological variables. We established a 30m long reach, and during nine (9) months we estimated physical variables (width, depth, velocity, flow, grain profile), and collected three handful leaf packs (g), per month. Flow was higher during the rainy season, and grain profile was variable, although silt particles decline during the dry season. We collected 8310 leaf packs macroinvertebrates, with richness of 44 or 60 taxa, depending on precision level, family or genus, respectively. We determine 27 families in 9 insects orders, 7 Mollusk taxa, 2 groups of Collembola, Chelicerata, Crustacea, and one group of Turbellaria, Hirudinea, Oligochaeta, and Myriapoda. The more abundant families were Thiaridae (*Melanoides* sp.), Chironomidae, Hydrobiidae, Leptohiphidae (*Vacupernius*), Ancyliidae, Hydropsychidae (*Smicridea*), Turbellaria, Elmidae (*Microcylloephus*) y Leptophlebiidae (*Farrodes*), in decreasing order. Positive significant correlations were estimated for: a) Flow vs Richness, No.Ind. and No.Ind/g; b) Coarse sand vs No.Ind/g, leaf pack weight, and silt; c) fine sand vs silt.

KEYWORDS

Assemblages, macroinvertebrates, leaf packs, Panama.

INTRODUCCIÓN

Pearson et al. (2015) en su progresión general para los estudios en arroyos, mencionan: estudios descriptivos (población, comunidades), evaluación de teorías (hábitat, competencia, perturbación, dinámica trófica), impacto del hombre, desarrollo de métodos para monitorear la salud de los ecosistemas y planes de manejo. Su percepción que en los Trópicos esa progresión se presenta desfasada, es congruente con el desarrollo de estos estudios en Panamá (Aguila, 2014; Cornejo & Bernal, 2014).

En Panamá, el estudio de las acumulaciones de hojarasca ('leaf packs'), en corrientes de agua (arroyos, ríos), también ha presentado una 'progresión', con la mayoría de los estudios descriptivos. Éstos han sido a) puntuales, con cuatro sitios contrastantes y variación temporal (Aguila y García, 2011; Aguila y García, 2012; García, 2004; Pardo, 2002), o un solo sitio, con variación temporal (Burgos, 2020), b) extensivos con variación altitudinal-estacional [20 sitios: Río Indio, Miguel De La Borda, Coclé del Norte (Aguila, 2009)], extensivos con variación de intervención humana [15 sitios: CHCP (Helson y Williams, 2013)], c) semi

extensivos, un solo río, varios sitios, con gradiente longitudinal y variación temporal (Araúz et al., 2000; Higuera y Gómez, 2015), d) Un solo sitio, tres cuencas (Chagres, Boquerón, Trinidad) con variación temporal, de cobertura vegetal-uso de la tierra, geometría hidráulica, calidad del agua (Domínguez, 2018).

En los últimos quince años, se hacen más evidentes, en Panamá, los estudios o evaluaciones de procesos ecológicos como la fragmentación de las acumulaciones de hojarasca ('leaf packs') y su relación con macroinvertebrados fragmentadores o 'shredders' (Camacho et al., 2009) o con el posible impacto del cambio climático (Boyero et al., 2011), utilizando principalmente, unidades de colonización (bolsas con malla fina o gruesa).

En los estudios descriptivos, también se ha considerado, en mayor o menor grado, la relación entre los macroinvertebrados y algunas variables biofísicas como: geomorfología, temperatura, substrato, corriente, calidad del agua, bosque de galería, (Aguila & García, 2012), Domínguez, 2018; Higuera & Gómez, 2015), esperándose a futuro, una sistematización o protocolo para este tipo de estudios en hojarasca ('leaf pack'), en la escala del tramo.

Los objetivos de esta sección de la investigación permitieron estudiar el ensamblaje de macroinvertebrados acuáticos asociados a hojarasca, haciendo énfasis en: 1) describir el ensamblaje de macroinvertebrados acuáticos bentónicos [abundancia, abundancia relativa, composición porcentual de los taxa dominantes, 'densidad' (No.ind./g), diversidad α (Riqueza), Teoría de la Información (Shannon-Wiener), Asociaciones Potencialmente Indicadoras (API's) según Aguila & García (2011); 2) caracterizar físicamente la estación de muestreo (temperatura, ancho, profundidad, velocidad, descarga), 3) estimar características químicas selectas (NH₄, NO₃, PO₄, alcalinidad, dureza), así como 4) relacionar las variables abióticas con las bióticas.

AREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en Quebrada Ancha (Nuevo San Juan, Colón) aguas abajo del punto en que cruza la carretera Transistmica (Coordenadas: 09° 15' 18'' N - 79° 39' 40'' O) Figura 1a y Figura 1b. Ésta presenta un cauce relativamente angosto (3.20m – 7.60m) y de profundidad variable (0.09m – 0.80m), con fondo arenoso-fangoso en las zonas deposicionales, gravoso en las erosionales. No presenta llanura de inundación definida, el bosque de galería muy recuperado, sin dominancia de la paja canalera antes vista (Aguila & García, 2012), lo cual favorece un talud más protegido, más sombra y mayores aportes de materia orgánica particulada gruesa (MOPG: hojarasca). Nuestro sitio se encuentra, relativamente, cerca del sitio estudiado por el PMCC (1999) en el punto donde confluyen la Quebrada Ancha (Colón) y el Gatuncillo, área caracterizada en aquél entonces, por pastizales

(685ha), paja blanca (653ha), residencial (653ha), bosques + rastrojos + reforestación (623ha), lo cual demuestra que era un área muy impactada por el hombre.

Figura 1.

Ubicación del sitio de estudio, en la República de Panamá. 1a (arriba) ubicación regional; 1b (abajo) Ubicación del sitio de estudio en el Corredor Transistmico.



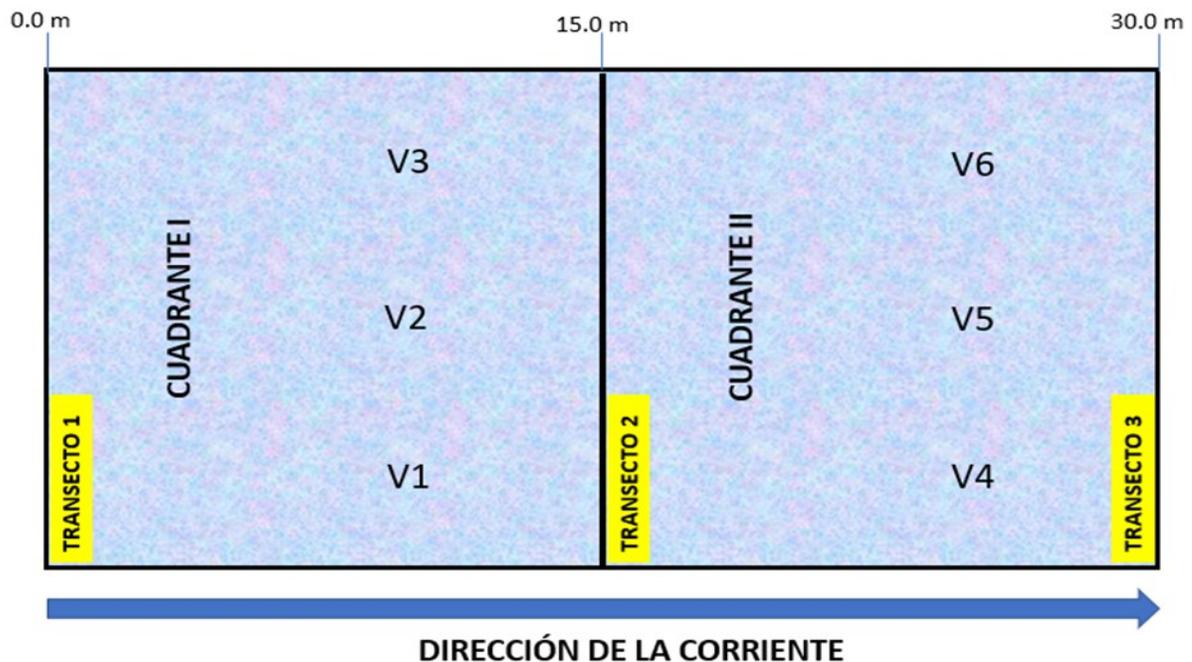
MATERIALES Y MÉTODOS

Caracterización física

Se delimitó una estación o tramo de 30m de longitud con ancho o espejo del agua (m) variable, dependiendo de la geomorfología del sitio, en el mismo lugar del estudio de 1999. En la misma se establecieron tres transectos (T1,T2,T3) marcados en los puntos 0m, 15m y 30m de la longitud de la estación, definiéndose así los cuadrantes I y II (Figura2). En cada transecto se midió, mensualmente, el ancho (m) del espejo del agua y la profundidad (m) a $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$ y $\frac{3}{4}$ de su longitud. En cada cuadrante (I, II), se estimó, mensualmente, la velocidad (m/s) tres veces (Cuadrante I : V1 = Izquierda, V2 = Centro, V3 = Derecha; Cuadrante II: V4 = Izquierda, V5 = Centro, V6 = Derecha), colocando dos ‘marcadores’ (A, B) a 2.0m de distancia y registrando, con un cronómetro, el tiempo (segundos) que demoró un cuerpo flotante en recorrer esa distancia. Posteriormente, se hicieron los cálculos finales (Velocidad = m/s).

Figura 2.

Esquema de los límites de la estación de estudio, transectos (1, 2, 3), cuadrantes (I,II) y ubicación de los puntos donde se determinó la velocidad (Cuadrante I : V1 = izquierda, V2 = centro, V3 = derecha; Cuadrante II : V4 = izquierda, V5 = centro, V6 = derecha).



Colecta de muestras

Como unidad de muestreo se utilizaron tres (3) paquetes o acumulaciones de hojarasca, por mes, durante nueve meses ($n = 27$ hojarasca). Cada muestra de hojarasca se trató de estandarizar llenando, aproximadamente, $\frac{3}{4}$ de una bolsa plástica, Blixi, de un galón (26.8 cm x 27.3 cm) con cierre hermético. Las muestras se fijaron en el campo con formaldehído al 5% y se llevaron al laboratorio ubicado en el edificio del Programa Centroamericano de Maestría en Entomología (planta baja, cubículo 107), de la Universidad de Panamá.

Procesamiento de muestras

Cada muestra de hojarasca fue lavada cuidadosamente con agua del grifo, para descartar las partículas finas, hasta que el agua se observó clara. Esto se hizo colocando la muestra en un tamíz de apertura de malla de 500um (U.S.A. Standard Test Sieve No.35) y sumergiéndolo parcialmente en una palangana con agua. Si las hojas estaban completas, se lavaban individualmente, pero siempre se colocaban sobre el tamíz para evitar la pérdida de los macroinvertebrados. Posteriormente, la muestra se colocó en una bandeja con fondo blanco para separar los macroinvertebrados del material vegetal, utilizando pinzas entomológicas finas y una lupa de cuello largo con aumento de 3 Dioptrias (Aguila & García, 2012). Luego de separar los organismos acuáticos, se procedió a su identificación a nivel de familia y/o género, utilizando un estereoscopio Leica con aumentos de 10X22 (ocular) y 2X (duplicador). La hojarasca, sin macroinvertebrados fue secada en un horno por 48 horas y luego pesada en una balanza digital (BIOBASE BE 6002-JEMA S.A.)

Identificación de los organismos (Taxonomía)

Los organismos fueron identificados al nivel de clase, familia o género dependiendo del grupo de organismos y las horas/hombre (Entomólogo) que se utilizaban para la determinación de cada grupo. Para la identificación de los insectos acuáticos se utilizó literatura selecta tal como Domínguez, Hubbard & Peters (1992); Domínguez & Fernández (2009); Flowers & De La Rosa (2010); Gutiérrez-Fonseca (2010); Merritt, Cummins & Berg (2008); Springer, Ramírez & Hanson (2010); Springer (2010), entre otras.

Caracterización química y microbiológica.

Se determinó nitrato (NO_3 mg/l), fosfato (PO_4 mg/l), alcalinidad (mg/l), dureza (mg/l), sólidos en suspensión (mg/l), y coliformes totales (NMP/100ml) y *E. coli* (NMP/100ml), sólo en época de transición estación seca- lluviosa de 2019. Estos análisis los realizó la compañía Water and Wastewater Treatment S.A., de acuerdo con los procedimientos establecidos por APHA (2017).

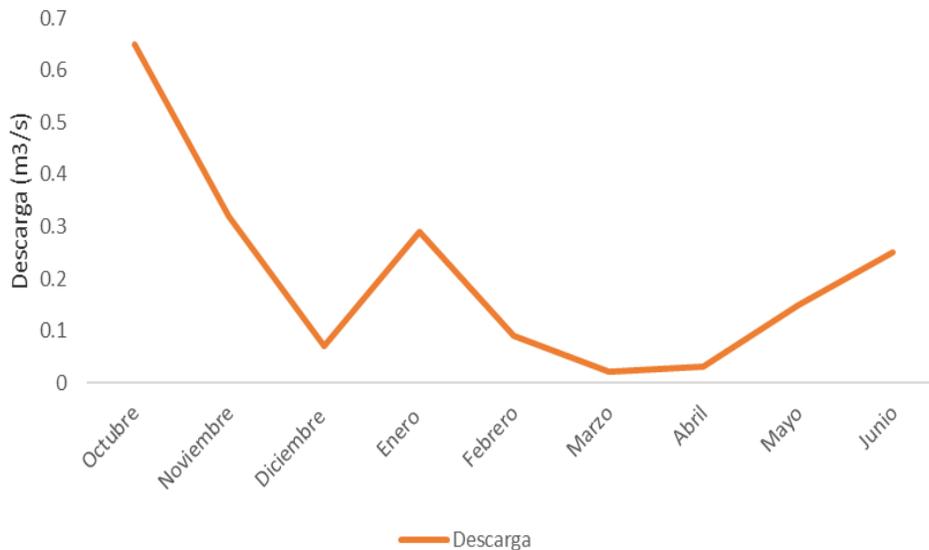
RESULTADOS

Caracterización física

Quebrada Ancha mantiene un canal muy particular que podría acercarse a un ‘tipo B’ (Brussock et al., 1985), aunque a diferente escala, donde se observan zonas de rápidos y pozas, pequeños, pero bien definidos, que cambiaron de condición, dependiendo de la época del año. El ancho mojado, medido como el espejo del agua, fluctuó en los tres transectos T1, T2, T3, de 3.20 a 5.50, de 4.00 a 7.60 y de 3.00 a 5.30, respectivamente. Con relación a la profundidad, esta varió, en los tres transectos T1, T2, y T3 de 0.29 a 0.48, de 0.36 a 0.51 y de 0.32 a 0.43, respectivamente (Aguila & García, 2021). Por otro lado, la velocidad, fluctuó en los Cuadrantes I y II de 0.02 a 0.40 y de 0.32 a 0.43, respectivamente. Al utilizar el promedio de las seis (6) velocidades, fue el mes de octubre el que registró la mayor Descarga promedio/transecto/mes (0.65), y marzo el mes que presentó la menor Descarga promedio/transectos/mes (0.02), Figura 3. Esta tendencia se refleja, parcialmente, en los transectos independientes (T1, T2, T3), toda vez que los tres presentan la mayor Descarga/mes en octubre (Figura 4).

Figura 3.

Descarga (m³/s) /mes (promedio V1-V6), en las colectas de Quebrada Ancha, en el periodo 2018-2019.



Al calcular la Descarga utilizando la velocidad promedio por cuadrante (I, II), octubre fue el mes de mayor descarga para los tres transectos, sin embargo, el Transecto 3 presentó la mayor descarga, de los tres transectos (Figura 5). Se logró determinar una correlación positiva ($R = 0.87877$) entre la descarga y el número de individuos colectados en la hojarasca (Aguila & García, 2021).

Figura 4.

Descarga (m³/s) /Transecto/mes (promedio V1-V6), en las colectas de Quebrada Ancha, en el periodo 2018-2019.

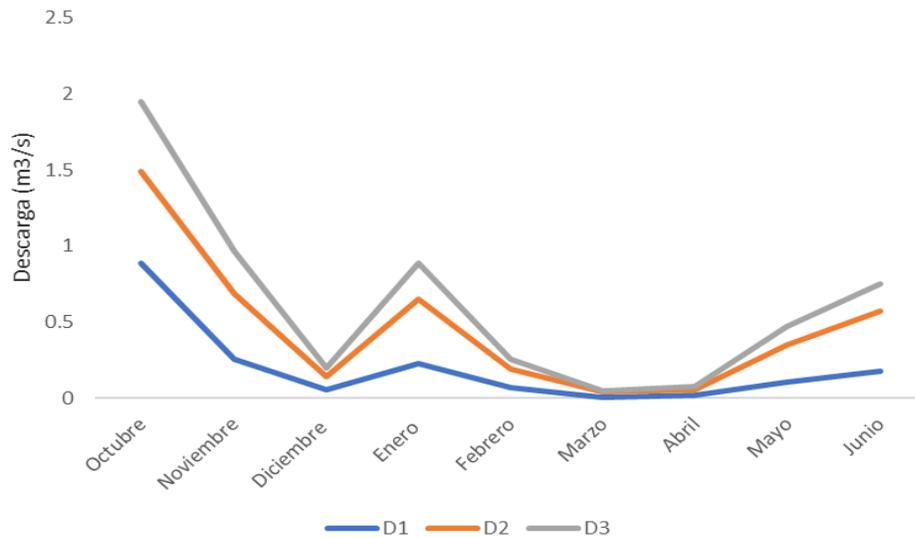
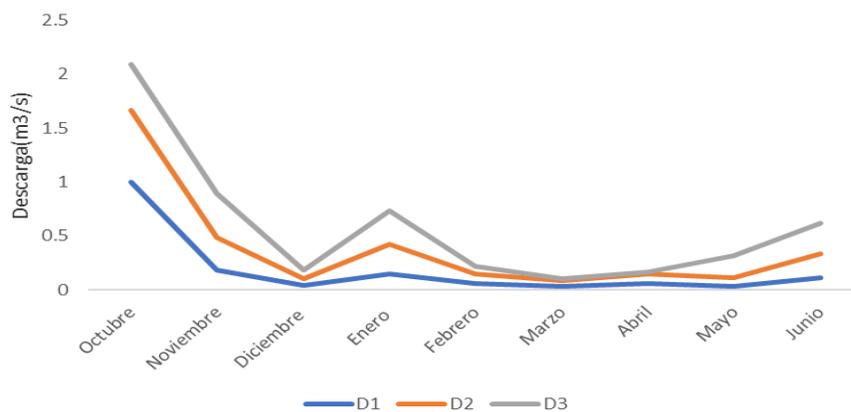


Figura 5.

Descarga (m³/s) / Transecto (D1 y D2 promedio V1-V3 (cuadrante I); D3 promedio V4- V6 (cuadrante II), en las colectas de Quebrada Ancha, en el periodo 2018-2019.



Con relación a la Granulometría, dominó la categoría de gránulo o guijarro (Tamíz No.8: apertura 2.4638 mm), seguida de grava fina (Tamíz ½”: apertura 12.5mm) y arena gruesa (Tamíz No.20: apertura 0.762mm), según Aguila y García (2021), determinándose una correlación positiva ($R = 0.79532$) entre Arena gruesa y lodo (Tamíz No.230: apertura 0.06096mm) y Arena fina y lodo ($R = 0.73229$). Además, se logró determinar una correlación positiva entre la arena gruesa y el peso (g) de la hojarasca ($R = 0.72031$), y el No.Ind./g ($R = 0.73672$). El perfil del tipo de sedimento, por muestra, por mes, fue relativamente irregular (Fig. 6), sólo el lodo presentó una tendencia a disminuir luego de la muestra número nueve, o sea en enero (Figura.7).

Figura 6.

Distribución (%) de los tipos de sedimento /muestra/mes, en las colectas de Quebrada Ancha, en el periodo 2018-2019.

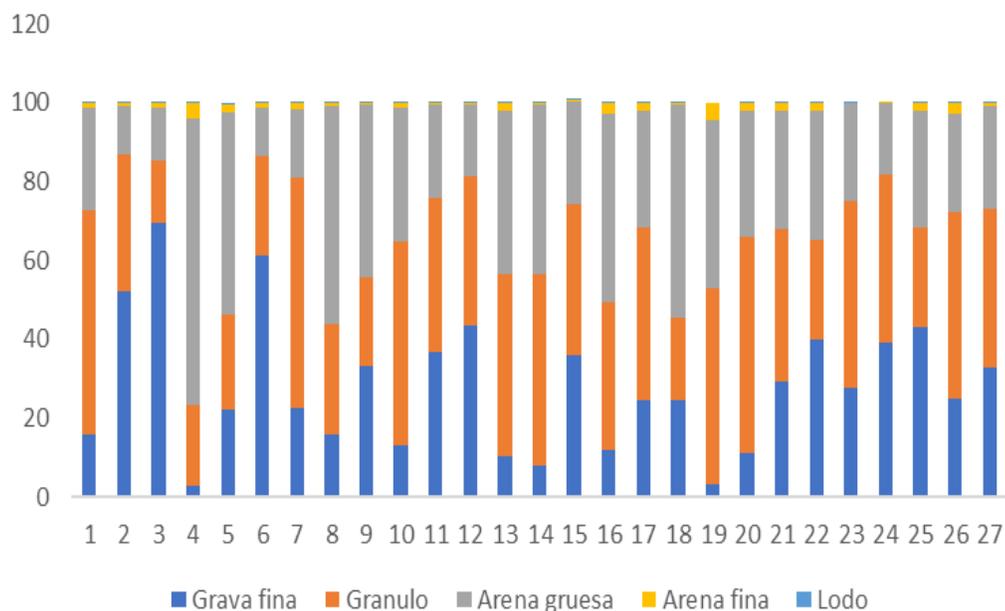
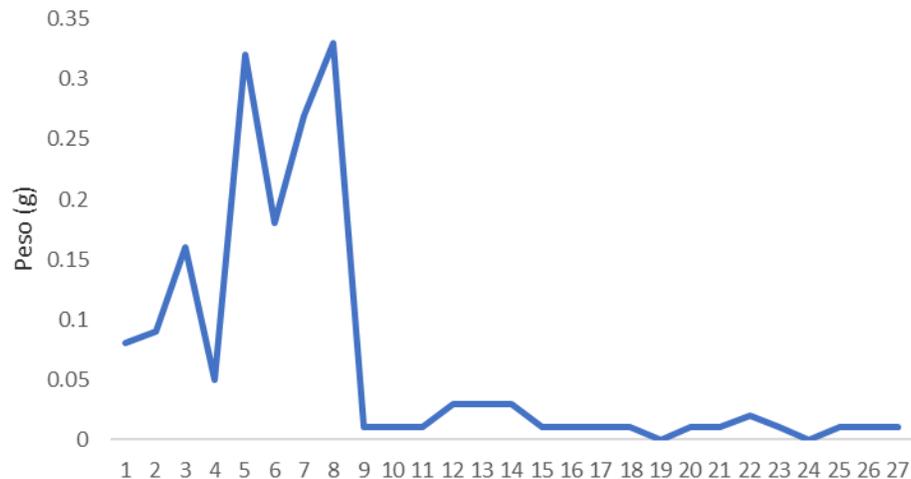


Figura 7.

Perfil de distribución del lodo (g/muestra), en las colectas de Quebrada Ancha, en el periodo 2018-2019



Descripción del ensamblaje en hojarasca

a) Número de individuos (No.Ind.), Número de taxa (No.Taxa; R= Riqueza), Dominancia (No.Ind.) por familia, Densidad Relativa (%)

En este estudio se colectó un total de 8310 individuos de macroinvertebrados, distribuidos en cuatro Phyla a saber: Arthropoda (Hexapoda, Crustacea, Myriapoda, Chelicerata), Mollusca (Gastropoda, Pelecypoda), Annelida (Oligochaeta, Hirudinea) y Platyhelminthes (Turbellaria). Mollusca y Hexapoda (Insecta) representaron el 47.7% y 44.9%, respectivamente, del total de individuos colectados (Aguila y García, 2021). Se determinaron 44 taxa (orden, clase, familia) incluidos 27 en la Clase Insecta, 7 en Mollusca, 2 en Crustacea, Chelicerata, Collembola, y sólo uno para Myriapoda, Turbellaria, Hirudinea y Oligochaeta, Catorce (14) de los 44 taxa representaron el 96% de los individuos, siendo Thiaridae (Mollusca, 27.94%), Chironomidae (Insecta, 17.7%), Hydrobiidae (Mollusca, 9.52%), Leptohyphidae y Ancyliidae las familias más representadas (Figura 8; Figura 9).

La Clase que presentó mayor riqueza fue Insecta (27), siendo el Orden Coleoptera el más diverso (7) y resaltando, en número, la familia Elmidae. Se estimó una diversidad general máxima de 2.478 (H').

Figura 8.

Número de individuo por taxa (clase, orden, familia) en orden decreciente, en las colectas de Quebrada Ancha, en el periodo 2018-2019.

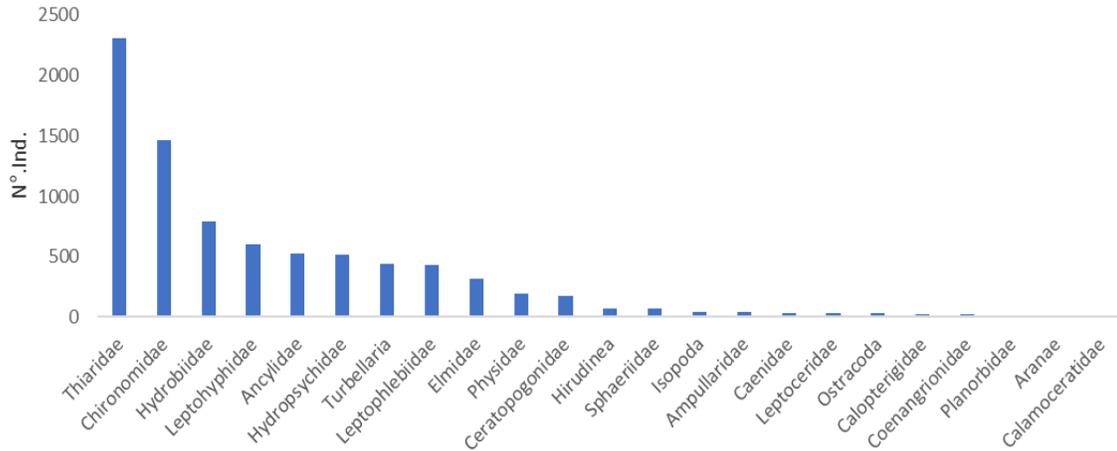
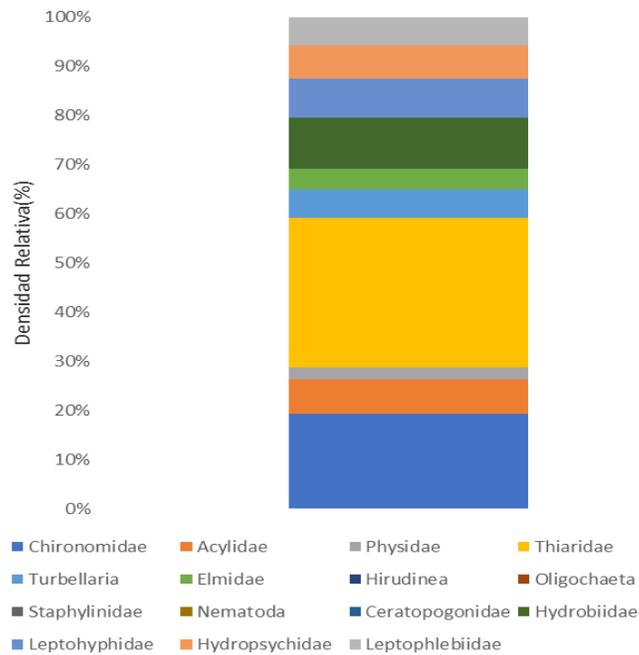


Figura 9.

Densidad Relativa (%) por taxa (clase, orden, familia), en las colectas de Quebrada Ancha, en el periodo 2018-2019.



b) Número de individuos (No.Ind.) o de taxa (No.Taxa, R), por mes.

La mayor abundancia de individuos/mes se estimó en el mes de junio, reflejando el incremento en las familias Hydrobiidae (788), Thiaridae (690) y Chironomidae (377), las cuales presentan una tendencia parecida (Fig.10a y 10b), a diferencia de los taxa Hydropsychidae, Leptohiphidae, Leptophlebiidae, Turbellaria y Physidae, los cuales van disminuyendo en número (Fig. 11a y 11b). La mayor riqueza (R) se estimó en enero (28). En este último se presentaron 9 taxa nuevos a saber: tres (3) familias de Heteroptera, cuatro (4) de Coleoptera y algunos grupos más terrestres como Myriapoda (1) y Collembola (1). La mayor diversidad (H') también se estimó en enero (2.478).

Figura 10.

Número de individuos, por taxa (clase, familia), por mes, en las colectas de Quebrada Ancha, en el periodo de 2018-2019. 10a (arriba) Thiaridae y Chironomidae; 10b (abajo) Hydrobiidae y Ancylidae.

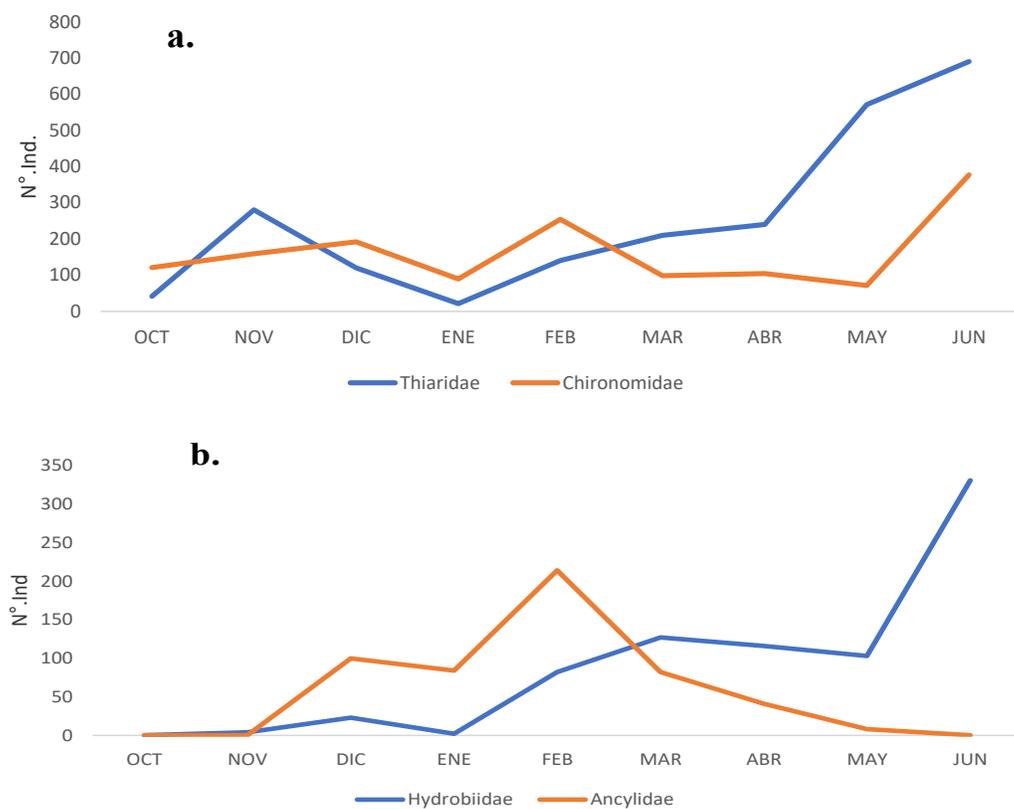
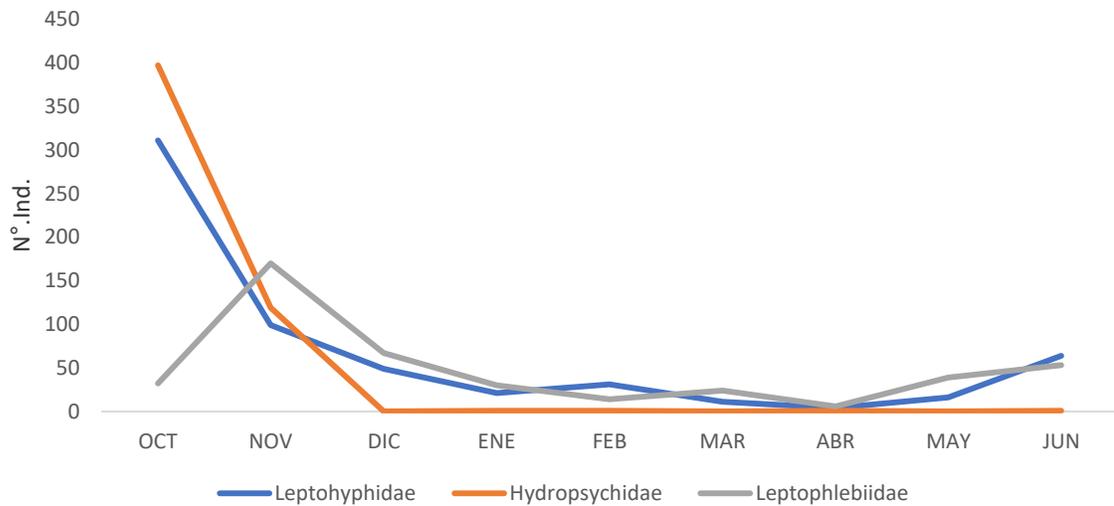
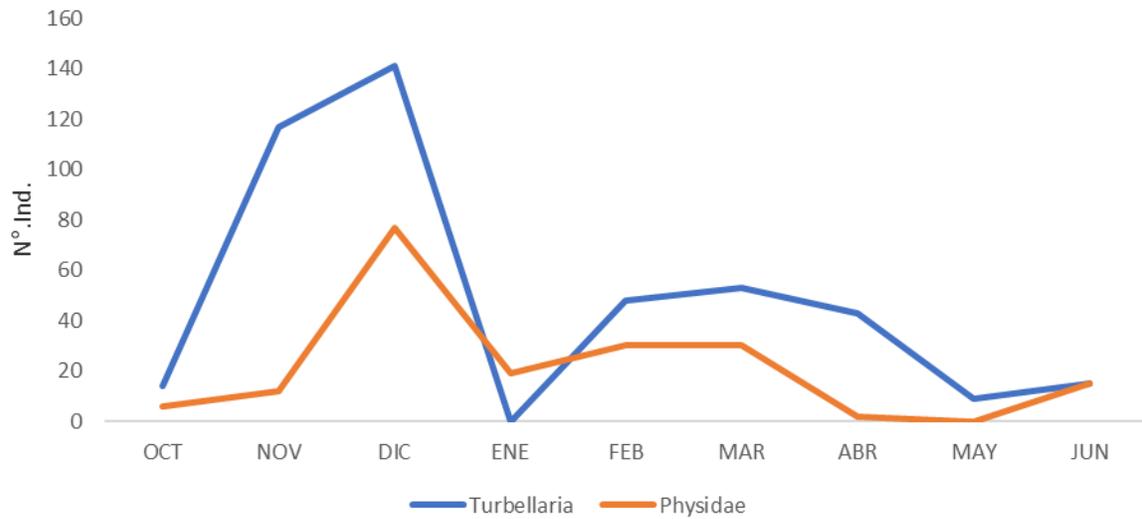


Figura 11.

Número de individuos, por taxa (clase, familia), por mes, en las colectas de Qbda. Ancha, en el periodo de 2018-2019. 11a (arriba) Turbellaria y Physidae; 11b (abajo) Hydropsychidae, Leptohiphidae, Leptophlebiidae.

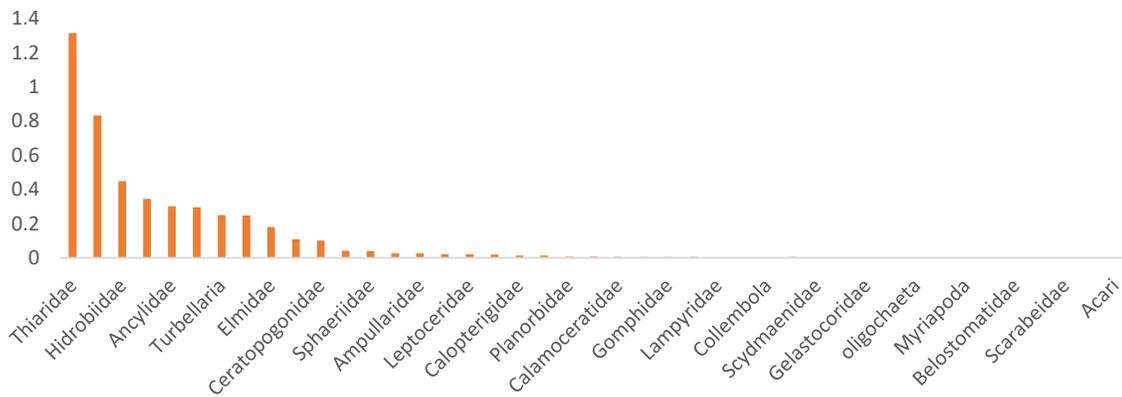


c) Número de individuos, por gramo (No.Ind./g), Número de taxa, por gramo (No.taxa/g), Dominancia (No.Ind./g), por familia.

En este estudio se colectó un total de 4.7 individuos por gramo, y 0.0244 taxa/gramo (Aguila y García, 2021). En cuanto a la dominancia de familias, con estos estimadores, se mantuvieron las familias Thiaridae, Chironomidae, Hydrobiidae, Leptohyphidae y Ancyliidae, como las más abundantes, evidenciándose nuevamente que no cambia, a este nivel, la tendencia de dominancia por familia, al utilizar el estimador No. individuos/g (Figura 12).

Figura 12.

Número de individuos, por gramo (N° Ind. /g), por familia, en orden decreciente, en las colectas de Qbda.Ancha, en el periodo de 2018-2019



d) Número de individuos por gramo, por mes (No.Ind./g/mes), Número de taxa por gramo, por mes (No.taxa/g/mes).

Con este estimador, se evidencian dos picos de mayor Número de individuos por gramo (No.Ind./g), uno en octubre + noviembre y otro en junio (Figura13a), coincidiendo en gran parte con lo observado al utilizar No.ind (Total) por mes (Figura13b).

El mayor Número de taxa/gramo se estimó en los meses de noviembre y enero (Figura14), a diferencia de los resultados al utilizar el número total de individuos (bruto) en donde se estimó que fue en diciembre y enero, cuando se presentaron más taxa. Con ambos estimadores se reitera la mayor riqueza en la colecta de enero, lo cual coincidió con el ‘represamiento’ de la quebrada, por parte de los vecinos del área.

Asociaciones Potencialmente Indicadoras (API's, según Aguila y García, 2011).

Al estimar la representatividad de las APIs, en el período 2018-2019, se observa que 'EPT' (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) presenta mayor representatividad de octubre a noviembre, tendencia que va disminuyendo de diciembre a abril (Fig.15), en cambio MOL se va incrementando, evidenciándose una relación inversa entre ambas APIs ($p = -0.056$, PAST).

Figura 13.

13a (arriba). Número de individuos, por gramo (Nº. Ind. / g), por mes, y 13b (abajo) Número de individuos (total), por mes, en las colectas de Quebrada Ancha, en el periodo 2018-2019.

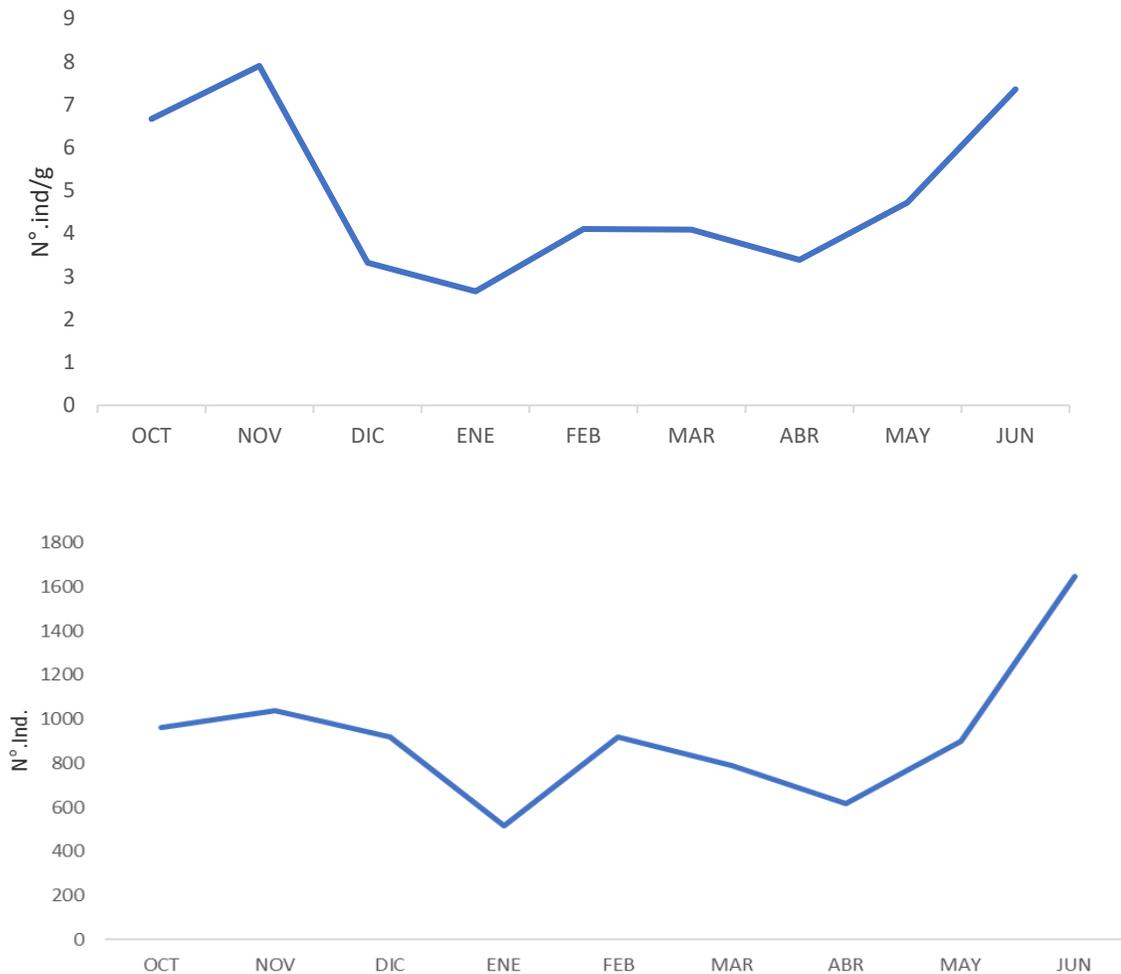


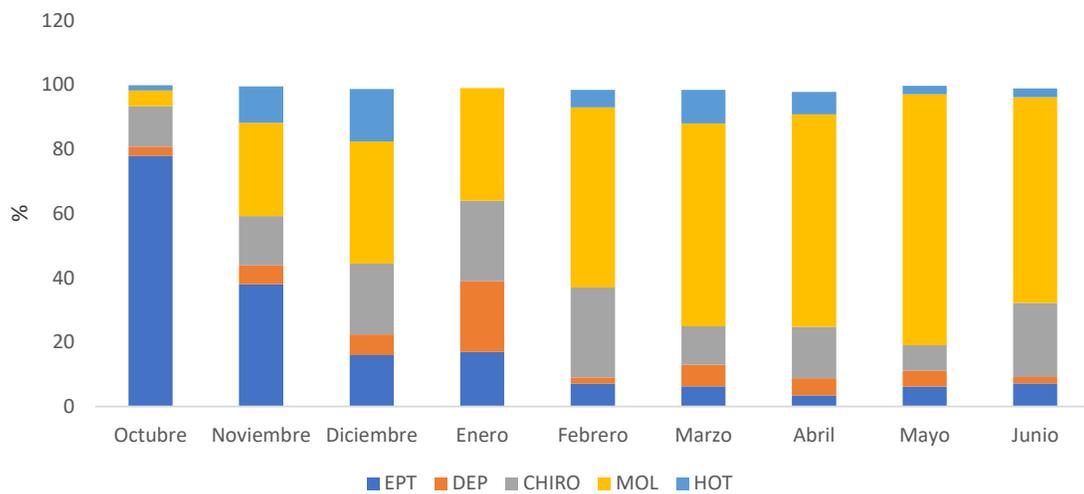
Figura 14.

Número de taxa, por gramo, por mes (N°. Taxa/g/mes), en las colectas de Quebrada Ancha, en el periodo 2018-2019.



Figura 15.

Asociaciones Potencialmente Indicadoras (APIs), por mes, en las colectas de Quebrada Ancha, en el periodo 2018-2019.



DISCUSIÓN

La importancia de los factores biofísicos, en la definición de patrones ecológicos y evolutivos, así como en las propiedades del ecosistema (biodiversidad, productividad, descomposición), ha sido detalladamente resaltada por Pearson et al., (2015), mencionando que los hábitats ribeños son definidos por la velocidad, tamaño de las partículas del sustrato, la secuencia de sequía e inundación, físico química del agua, régimen de luz, vegetación dentro y en la orilla, así como la variación estacional.

Descarga y geomorfología

El patrón estacional de la descarga (m^3/s) observado en Quebrada Ancha, en el período 2018-2019 es congruente con los datos de pluviosidad en el área (https://www.hidromet.com.pa/regimen_hidrologico; <https://micanaldepanama.com/nosotros/cuenca-hidrografica/anuario-hidrologico/>) que establecen la mayor precipitación en el mes de octubre. Por otro lado, el patrón estacional de la descarga por transecto (T1, T2, T3), que también se corresponde con el patrón de lluvias, podría estar influenciado por la geomorfología del sitio, toda vez que el tramo estudiado presenta una sección media más ancha y profunda y una posterior más angosta y llana, siendo en esta última donde se determinó la mayor descarga por transecto. Además, es conocido que la forma de una sección transversal de una quebrada depende de la interacción entre la descarga y el sedimento, la posibilidad de erosión del fondo y la orilla, la estabilidad que provee la vegetación ripariana y de otras estructuras (Alan & Castillo, 2007). Todo lo anterior puede determinar que la geomorfología del tramo en Quebrada Ancha, de forma irregular, se caracterice por una zona más ancha y profunda hacia los transectos T1 y T2 (poza), con las mayores profundidades registradas en la orilla izquierda de T1, y una zona más angosta en T3, donde se evidenciaron las menores profundidades y mayores velocidades (rápido). Todo lo anterior también promueve la acumulación de la hojarasca, en áreas de deposición y más ahora que se evidencia una recuperación del bosque de galería. Se confirma la importancia de la descarga como una característica fundamental en el ecosistema ribeño (Gore & Banning, 2017).

La separación de las partículas de diferente tamaño también se relaciona con la alternancia de zonas de pozas y rápidos en tramos de poca longitud (Allan & Castillo, 2007), así como se observa en Quebrada Ancha. A su vez, estas variables tienen influencia en la distribución de la biota ribeña, al alterar las condiciones físicas del área (redistribución de sustrato). Es ampliamente conocido que la biota responde a la alteración de la descarga (flujo) debido a la pérdida o alteración del hábitat, interrupción de los ciclos de vida - reclutamiento de juveniles, pérdida de la conectividad lateral y longitudinal, así como a la posibilidad de especies invasivas (Bunn & Arthington, 2002). Por otro lado, Hershey et al., (2010) también consideran que la variación en la descarga (flujo; inundación, sequía) es la principal causa de perturbación natural en arroyos o quebradas y además mencionan que es la razón por la cual

se presentan grandes reducciones temporales en la abundancia y diversidad de macroinvertebrados. En concordancia con lo explicado por estos autores, los resultados de nuestro estudio reflejan una relación directa y significativa (0.87) entre la descarga y el número de individuos asociados a hojarasca, pudiendo esto explicarse porque a mayor cantidad de hojarasca movilizada por el agua, y concentrada en el tramo, mayor hábitat disponible para su colonización. De acuerdo con las observaciones de campo y datos compilados, ya es evidente una distribución particular de los grupos (familia), por transecto, por descarga (D1, D2, D3), sin embargo, este análisis será realizado posteriormente, con más detalle a nivel taxonómico de género.

Quebrada Ancha ha presentado un patrón característico en cuanto a la descarga, lo que permite que el sitio estudiado presente condiciones fluctuantes, tanto de poza como de rápido, aunque no podemos considerarlas como extremas, si podemos esperar que características adaptativas estén permitiendo que el ensamblaje de macroinvertebrados presente también fluctuaciones propias para el sitio. Hershey et al., (2010) resaltan la capacidad adaptativa que poseen algunos grupos de insectos acuáticos para sobrellevar las condiciones cambiantes de su ambiente, mencionando que la zona hiporreica puede proveer refugio en condiciones extremas tanto de inundación, como de sequía. Además, mencionan que la recolonización de adultos que ponen huevos, así como la deriva de individuos, permite la reintroducción de grupos que pudiesen haber sido eliminados por eventos extremos (sequía, inundación, otros). En Panamá, sólo Higuera y Gómez (2015) ha explorado la relación entre los términos ancho (m), profundidad (m) y velocidad (m/s), que determinan la descarga (m³/s), con los insectos acuáticos colectados en la Quebrada Capisucia (Ciudad del Árbol, Chilibre), resaltando que sólo la variable profundidad resultó significativa en el modelo.

Granulometría

De acuerdo con Allan & Castillo (2007) la fuente y transporte de los sedimentos es importante pues determinan la dinámica del canal, afectan la calidad del hábitat para la biota, en donde mucho sedimento o muy poco puede ser perjudicial para la misma. Además, explican que el tipo de grano en el cauce de un tramo depende del aporte río arriba, de los tributarios locales, de las orillas y de la abrasión. Aunque, en este estudio, el método granulométrico fue ejecutado asumiendo la pérdida de partículas menores a 0.5mm (lavado en tamíz #35) se logró obtener un patrón muy dinámico en donde dominaron el gránulo o grava fina y arena gruesa, pero lo más relevante fue la correlación positiva entre la arena gruesa y la hojarasca (g) evidenciando un posible movimiento conjunto de ambos elementos. Por otro lado, el perfil de distribución del lodo, disminuyendo hacia los meses secos, puede ser el reflejo de menor arrastre debido a la menor escorrentía, normal en meses de estación seca.

Ensamblaje de macroinvertebrados

Número de individuos (total y por mes) y API's

No es de extrañar la abundancia y riqueza de macroinvertebrados colectados en las muestras de hojarasca, en este período, 2018-2019, si consideramos que la recuperación del bosque de galería puede haber mejorado la condición del hábitat. Hershey et al., (2010) denominan al sustrato orgánico hojarasca ('leaf pack') como 'sitios calientes' ('hotspots') para invertebrados toda vez que provee tanto sustrato como alimento. Estos autores también resaltan la importancia del sustrato y la hidrodinámica (velocidad de la corriente) como factores que determinan el tipo y abundancia de insectos acuáticos presentes, en la escala local del hábitat. Varios estudios (Holomuzki & Biggs, 2003; Jowett, 2003) consideran la relación entre los ensamblajes de macroinvertebrados bentónicos y la descarga, mencionándose que la corriente puede ser un poderoso elemento de perturbación debido a sus fluctuaciones episódicas y movilización del sedimento. Por otro lado, se menciona que algunos organismos (caracoles) la evitan refugiándose en pequeñas cuevas (concavidades), mientras que otros (tricópteros) utilizan sus líneas de seda para asegurarse áreas más protegidas (Holomuzki & Biggs, 2000). Es posible que los individuos de la familia Thiaridae (organismos detritívoros-fragmentador o depredador), grupo muy abundante en Quebrada Ancha, esté sacando ventaja de la sinuosidad de la quebrada que conjuntamente con grandes raíces promueven la acumulación de la hojarasca, en áreas más protegidas (T3), donde el paso del tiempo promueve su descomposición. La relación que encontramos entre la descarga y el número de individuos en la hojarasca (detrito orgánico), es un resultado reportado por otros autores quienes mencionan que la abundancia y riqueza de taxa de invertebrados se ha correlacionado con la cantidad de detritos, biomasa algal, complejidad y estabilidad del hábitat, profundidad y velocidad (Quinn & Hickey, 1994). Es importante resaltar que, en nuestro caso, cuando se enfatiza en el detrito orgánico mejor conocido como hojarasca, su descomposición y fragmentación van a depender de la lixiviación de compuestos solubles orgánicos o inorgánicos, colonización por hongos y bacterias ('condicionamiento'), fragmentación mecánica y la actividad de los animales que la fragmentan y la comen (Graca et al., 2001). El mejor 'condicionamiento' fue evidente cuando observamos grandes cantidades de Thiaridae (*Melanoides sp.*) acumulados, principalmente, en hojarasca, muy descompuesta (oscura) que a su vez fue colectada en sitios más protegidos cerca del transecto tres (T3).

Aunque el sitio de estudio en Quebrada Ancha está a nivel del mar, el tipo de bosque de galería recuperado, podría estar promoviendo mayor entrada de materia orgánica particulada gruesa (MOPG o 'CPOM', autóctona) que es la que comúnmente mencionan asociada con fragmentadores ('shredders'), en las cabeceras de arroyos de las zonas templadas (Vannote et al., 1980), sin embargo, habría que considerar la posibilidad que en este sitio otros grupos puedan ser considerados como fragmentadores como ocurrió en los estudios de Dobson (2004), cangrejos; Boyero et al., (2007, crayfish; Greathouse & Pringle

(2006), camarones y Yule et al., (2009), caracoles, cangrejos y moscas de mayo. La presencia de grupos como Hydrobiidae, Thiaridae, y Chironomidae, principalmente en los últimos cuatro meses del estudio (marzo, abril, mayo, junio) pudiese estar más vinculado al tipo de condicionamiento de la MOPG, debido a la posible presencia de abundantes microorganismos (hongos, bacterias), propios de estas microcuencas del Corredor Transistmico (PMCC, 2000), que inician la sucesión ecológica necesaria para el procesamiento del MOPG. Además, más nutrientes (PMCC, 2000, Aguila & García, 2011; datos este estudio) y mayores temperaturas en el agua (27°C, 28°C), durante la estación seca e inicio de la estación de transición seca-lluviosa, pudiesen también creado las condiciones óptimas para un condicionamiento más efectivo. Con relación a esto, Boyero et al., (2009) menciona que el rápido procesamiento de la hojarasca en los trópicos, donde se evidencia poca presencia de los fragmentadores típicos de la zona templada, es causada por una actividad microbiana intensa. Parte de lo anterior también es confirmado por Wantzen et al. (2008) cuando explican que la descomposición de la hojarasca depende de la interacción de factores físicos (descarga, temperatura), química del agua (nutrientes disueltos), agentes biológicos (microorganismos, detritívoros-invertebrados fragmentadores) y las características químicas de la hoja (dureza, compuestos fenólicos). Tank et al. (2010), también confirman lo anterior cuando menciona que en la descomposición de la materia orgánica también inciden factores como el tipo de materia orgánica y los macroinvertebrados. Para los trópicos se han realizado, en las últimas décadas, varios estudios sobre este proceso, en un contexto global, registrándose una gran variabilidad de resultados para algunos sitios (Boyero et al., 2011; Boyero et al., 2015).

La notoria abundancia de Ancyliidae (Pulmonata acuático) en diciembre, enero y febrero podría estar vinculada a una mayor incidencia de rayos de luz ('flexes') o de intensidad luminosa que pudo promover la proliferación de perifiton en alguna hojarasca, que, de acuerdo con nuestras observaciones, estaba menos condicionada (color amarillo) y entera. Esta posibilidad es apoyada por Aguila & García (2011); Cummins et al., (2019) y Merritt et al., (2017) quienes mencionan la diferencia entre los Thiaridae y Ancyliidae en cuanto a hábito alimenticio, resaltando que los Ancyliidae son raspadores alimentadores de perifiton y perifiton.

Aunque todavía no se han determinado los Chironomidae a nivel de género, y reconocemos la gran plasticidad de este grupo, queremos resaltar que, en un estudio similar realizado en Quebrada Limón, Chilibre y Chilibrillo (Aguila y García, 2012; Pardo, 2002), se reportó la dominancia de *Polypedilum* un Chironomidae típico de aguas cálidas, clasificado también como fragmentador o 'shredder' (Ferrington & Berg, 2019). Por otro lado, la presencia de grupos como Hydropsychidae-*Smicridea* (octubre), Leptohiphidae-*Vacupernius* (octubre), Leptophlebiidae-*Farrodes* (noviembre) y Turbellaria (noviembre, diciembre), los tres primeros típicos colectores filtradores, en los meses de la estación lluviosa, pudiese estar

vinculada con una mayor disponibilidad y acumulación de hojarasca, producto del aporte local o de arrastre, por lo tanto, mayor área de sustrato como refugio o para obtener partículas alimenticias en suspensión.

Se evidencia una posible estacionalidad en la estructura del ensamblaje de macroinvertebrados asociados a hojarasca, a nivel de familia, en el sitio estudiado, lo cual se corroboró cuando se realizó el análisis de las Asociaciones Potencialmente Indicadoras (API's), en donde se observó mayor representatividad de 'EPT' en los meses lluviosos y de MOL en los meses secos y de transición. Sin embargo, otras hipótesis deberán ser contrastadas toda vez que las características del ensamblaje en hojarasca son multifactoriales.

En Quebrada Ancha, en la estación seca, no se presentó el patrón de abundancia observado en algunos estudios que utilizaron la hojarasca como sustrato (Aguila, 2005; Araúz et al., 2000; Ramírez & Pringle, 2006), aunque sí se estimó una mayor riqueza de grupos. Generalmente, se asumía que ésto era debido a la disminución de la corriente lo cual permitía la acumulación de la hojarasca e interacción de grupos del ecotono. Consideramos que en esta ocasión pudo influir el 'represamiento' de la quebrada que aumentó el nivel del agua en la colecta de enero entrando ésta en contacto con hojarasca del ecotono, que aportó grupos terrestres.

Es evidente que Quebrada Ancha presenta una hidrodinámica muy particular, influenciada por su geomorfología y bosque de galería recuperado, lo cual puede estar incidiendo en los resultados observados, principalmente los relacionados con la familia Thiaridae.

Número de individuos/g (total y por mes)

La presencia de otro pico de abundancia en noviembre 2018, cuando se utiliza el estimador No.Ind./g puede estar relacionada con la menor cantidad (g) de hojarasca que se colectó en ese mes, lo cual hace la relación No.Ind./g mayor, o podría estar vinculada con ciclos biológicos específicos. En general, la estandarización del método al utilizar No.Ind./g da resultados muy parecidos, se mantiene la dominancia de las mismas familias (Thiaridae, Chironomidae, Hydrobiidae), posiblemente debido a los números grandes que se obtuvieron de las mismas.

Número de taxa (riqueza), Diversidad (H'), Número de taxa/mes

Con relación al mayor número de taxa (28) estimado en la colecta correspondiente al mes de enero 2019, se podría explicar, en parte, debido al mayor nivel del agua que se observó en dicha fecha puesto que vecinos del área colocaron una 'represa' (tronco de palma) aguas abajo del sitio de estudio. Esto pudo promover que parte de la hojarasca colectada incluyera grupos terrestres (Curculionidae, Scarabeidae, Scydmaenidae) o típicos de la zona de transición (Staphylinidae, Lampyridae, Isopoda). Por lo tanto, consideramos que este resultado fue, en parte, un 'artefacto' producto de la ingerencia humana en el sitio de estudio.

Sin embargo, coincidentalmente, García (2004) también reporta dos morfoespecies de Staphylinidae, sólo en el mes de enero de 2000, dejando esto la posibilidad de que sean típicos en esta época. El hecho de que el estimador de Diversidad ($H' = 2.478$) también resultó mayor en enero puede estar relacionado con la falta de dominancia entre los grupos, toda vez que tuvimos la menor abundancia en ese mes (515) y una gran representatividad de taxa 'raros' (poco número, poca frecuencia).

Estamos de acuerdo con Cao et al., (1998) al expresar que estos grupos 'raros' son muy importantes para detectar cambios ecológicos y que su eliminación, al manipular la data para análisis estadístico, puede afectar la sensibilidad de los métodos para evaluar comunidades. Si no hubiésemos considerado el tipo de grupos colectados, es probable que erróneamente hubiésemos relacionado un aumento notorio de riqueza, en enero, con mejores condiciones de la calidad del agua, y con menos degradación.

Número de taxa/g (total y por mes)

La congruencia entre los resultados de la riqueza, estandarizados (No.taxa/g) o no (No.taxa), nos permite confirmar la tendencia de incremento de la riqueza, para los meses de transición entre estación lluviosa y seca, principalmente diciembre y enero. Sin embargo, ya hemos explicado que es posible que el represamiento de la quebrada influyera también en esa tendencia.

La utilización del estimador Número de Individuos o Número de taxa, por gramo de hojarasca (No.Ind./g; No.Taxa/g), lo hemos utilizado anteriormente para 'estandarizar' la muestra y nuevamente nos confirma que al utilizar los datos de Número de Individuos (No.Ind.), que generalmente son números relativamente grandes, hay congruencia entre los datos estandarizados o no, sin embargo, en algunos casos cuando se trabaja con los datos de riqueza, no se observa esa congruencia. Recomendamos utilizar ambos estimadores para estudios de ensamblaje de macroinvertebrados en hojarasca, para tener una información más estandarizada.

La distribución de las APIs muestra una estructura más compleja que aquella observada en el estudio anterior (Aguila & García, 2011) que pudiese también estar relacionada con la mejora del hábitat, con mayor cantidad de hojarasca, debido a la recuperación del bosque de galería. Se presentará el análisis comparativo de los dos estudios (1999 vs 2019) en una próxima publicación.

CONCLUSIONES

El ensamblaje de macroinvertebrados acuáticos, asociados a hojarasca, se caracterizó por una riqueza de 44 familias, incluyendo 60 taxa (familia, géneros) dominando, en orden decreciente, grupos como Thiaridae, Chironomidae, Hydrobiidae y Leptohyphidae. En cuanto a la densidad (No.Ind./g; No.Taxa/g) se concluye que este estimador presenta tendencia parecida al utilizar el de número de individuos, pero no así al utilizar número de taxa. Las Asociaciones Potencialmente Indicadoras (API's) presentaron estacionalidad, de octubre a junio, decreciendo EPT y aumentando MOL. La descarga fue mayor en la estación lluviosa, determinándose una correlación positiva significativa entre descarga y riqueza, No.Ind., No.Ind/g. El patrón granulométrico presentó estacionalidad, determinándose disminución de las partículas de lodo durante la estación seca y correlación positiva significativa entre arena gruesa y No.Ind/g, así como entre arena fina y el lodo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguila, Y. (2005). Macroinvertebrados acuáticos como indicadores de la calidad del agua, en sitios selectos de la Cuenca del Canal. VIP-01-04-00-03-1998-40; VIP No.033-2005.
- Aguila, Y. (2009). Descripción de la comunidad de insectos acuáticos asociados a sedimento (Red Tipo 'D') en Río Indio, Miguel De La Borda y Coclé del Norte, en temporada lluviosa. VIP-CE-01-00-00-50-2001-01; Cert.CE No.019-2009.
- Aguila, Y. & García, A. (2011). Utilización de las asociaciones de macroinvertebrados potencialmente indicadoras (API's) para discriminar aguas de diferente calidad. *Tecnociencia* 13 (2): 109 - 120.
- Aguila, Y. & García, A. (2012). Descripción de la comunidad de macroinvertebrados asociados a hojarasca y su relación con aguas de diferente calidad, en Nuevo San Juan y Chilibre, Panamá. *Tecnociencia* 14 (1): 103 – 118.
- Aguila, Y. (2014). Utilización de los macroinvertebrados acuáticos como indicadores de la calidad de las aguas. *Scientia* (Panamá), 24 (2): 7-14.
- Aguila S., Y. y García, J. (2021). 'Descripción del ensamblaje de macroinvertebrados acuáticos, asociados a hojarasca, sedimento y comparación con las colectas realizadas en Qbda. Ancha (Provincia de Colón) en los períodos 1999-2000 y 2018-2019'. VIP-01-04-05-2019-20; VIP-DI-2019-REG-175; Cert. No.056-2021.

- Allan, J.D., & Castillo, M.M. (2007). *Structure and Function of Running Waters*. Second Edition, Springer.
- APHA. (2017). *Standard Methods for Examination of Water and Waste Wastewater*. B., Amores, R. & Medianero, E. (2000). Diversidad y distribución de insectos acuáticos a lo largo del cauce del Río Chico (Provincia de Chiriquí, República de Panamá). *Scientia* 15 (1): 27-45.
- Boyero, L., Pearson, R.G. & Bastian, M. (2007). How biological diversity influences ecosystem function: A test with a tropical stream detritivore guild. *Ecological Research* 22: 551-558.
- Boyero, L., Ramírez, A., Dudgeon, D. & Pearson, R.G. (2009). Are tropical streams different? *Journal of the North American Benthological Society* 28 (2): 397-403.
- Boyero, L., Pearson, R.G., Gessner, M.O., Barmuta, L.A., Ferreira, V., Graça, M.A.S., Dudgeon, D. (2011). A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecology Letters*, doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01578.x
- Boyero, L., Pearson, R.G., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Ramírez, A., Yule, C.M., Callisto, M., Pringle, C.M. (2015). Leaf-litter breakdown in tropical streams: is variability the norm? *Tropical Streams, Freshwater Science*, 34 (2): 759-769.
- Brussock, P.P., Brown, A.V., & Dixon, J.C. (1985). Channel form and stream ecosystem models. *Water Resources Bulletin*, 21: 859-866.
- Bunn, S.E. & Arthington, A.H. (2002). Basic Principles and Ecological Consequences of Altered Flow Regimes for Aquatic Deflation Basin Lakes. *Environmental Management* 30 (4): 492-507.
- Burgos M., A.K. (2020). Estudio de los ensamblajes de macroinvertebrados acuáticos, asociados a hojarasca y sedimento, en Qbda. Ancha, Corregimiento de nuevo San Juan, Provincia de Colón, y comparación con los resultados del período 1999-2000. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, Universidad de Panamá, 66 pp.
- Camacho, R., Boyero, L., Cornejo, A., Ibáñez, A. & Pearson, R.G. (2009). Local variation in shredder distribution can explain their oversight in Tropical streams.: *Biotropica* 41 (5): 625-632.

- Cao, Y., Williams, D.D., & Williams, N.E. (1998). How important are rare species in aquatic community ecology and bioassessment? *Limnology and Oceanography*, 43 (7): 1403-1409.
- Cornejo, A. & Bernal-Vega, J.A. (2014). Capítulo 10: Panamá. Páginas 377-418. En: P. Alonso Eguía, J.M. Mora, B. Campbell, y M. Springer (eds.) *Diversidad, conservación y uso de macroinvertebrados dulceacuícolas de México, Centroamérica, Colombia, Cuba y Puerto Rico*. Jiutepec. Mor., México, Instituto Mexicano de Tecnología del Agua. 444 pp.
- Cummins, K.W., Merritt R.W., & Berg, M.B. (2019). *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*, Fifth Edition, Kendall/Hunt Pub. Co., Dubuque Iowa.
- Dobson. M. (2004). Freshwater crabs in Africa. *Freshwater Forum* 21: 3-26.
- Domínguez, E., & Fernández, H. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos*. Tucumán, Argentina: Fundación Miguel Lillo.
- Domínguez, E., Hubbard, M.D., & Peters, W.L. (1992). Clave para ninfas y adultos de las familias y géneros de Ephemeroptera (Insecta) Sudamericanos. Instituto de Limnología Dr. Raúl A. Ringuelet, La Plata, Argentina. *Biología Acuática*, 16 - 32.
- Domínguez O., I. 2018. Uso de suelo, características de la geometría hidráulica, calidad del agua y ensamblajes de insectos acuáticos, asociados a hojarasca, en ríos de la Cuenca Hidrográfica del Canal de Panamá. Tesis de Maestría en Limnología, Universidad de Panamá. 122 pp.
- Ferrington Jr., L.C. & Berg, M. (2019). Chapter 27: Chironomidae. Páginas 1119-1274. En: R.W. Merritt, K. W. Cummins & M.B.Berg (eds.) *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Fifth Edition, Kendall Hunt Publishing Company, Dubuque Iowa.
- Flowers, R., & De La Rosa, C.. (2010). Capítulo 4: Ephemeroptera. *Revista de Biología Tropical*, 58 (Supl.4) Diciembre, Universidad de Costa Rica.
- García, A. N. (2004). Estudio sobre la comunidad de macroinvertebrados acuáticos, asociados a hojarasca, en ecosistemas lóticos contrastantes. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, Universidad de Panamá, 137 pp.

- Greathouse, E.A. & Pringle, C.M. (2006). Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 134-152.
- Gore, J.A., & J. Banning. (2017). Discharge measurements and streamflow analysis. Páginas 49-70. En: F. Richard Hauer y G.A. Lamberty (eds.) *Methods in stream ecology*. Volume 1: Ecosystem structure. Third Edition, Academic Press, Elsevier.
- Graça, M.A.S., Ferreira, R.C.F., & Coimbra, C.N. (2001). Litter processing along a stream gradient: the role of invertebrates and decomposers. *Journal of the North American Benthological Society* 20: 408-420.
- Gutiérrez-Fonseca, P.E. (2010). Plecoptera. En: M. Springer, A. Ramírez y P. Hanson (eds.) *Macroinvertebrados de Agua Dulce de Costa Rica I*. *Revista de Biología Tropical*, 58 (Supl.4) Diciembre. Universidad de Costa Rica
- Hershey, A.E., Lamberty, G.A., Chaloner, D.T., & Northington, R.M. (2010). *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Elsevier Inc.
- Higuera G., M. & Gómez, R. (2015). Diversidad de insectos acuáticos asociados a hojarasca en la Quebrada Capisucia o El Barrigón en la Ciudad del Árbol, Chilibre, Panamá. *Tecnociencia* 17 (2): 57-72.
- Helson, J.E. & Williams, D.D. (2013). Development of a macroinvertebrate multimetric index for the assessment of low-land streams in the neotropics. *Ecological Indicators*, 29: 167 – 178.
- Holomuzki, J.R. & Biggs, B.J.F. (2000). Sediment texture mediates high flow effects on lotic macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*. 22(4): 542-553.
- Merritt, R.W., Cummins, K.W., & Berg, M.B. (2017). Chapter 20: Trophic relationships of macroinvertebrates. Páginas: 413-433. En: F. Richard Hauer y G.A. Lamberty (eds.) *Methods in stream ecology*. Third Edition, Volume 1: Ecosystem structure. Academic Press.
- Morse, J.C., Holzenthal, R.W., Robertson, D.R., Rasmussen, A.K., & Currie, D.C. (2019). Chapter 19: Trichoptera. Páginas: 585-764. En: R.W. Merritt, K.W. Cummins & M.B.Berg (eds.) *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Fifth Edition, KendallHunt Publishing Company, Dubuque Iowa.

- Pardo, J. (2002). Estudio comparativo de la comunidad de Chironomidae (Diptera) en ríos contrastantes en el eje de la Transistmica, Corregimientos de Chilibre y Nuevo San Juan. Tesis de Maestría en Entomología, Vicerrectoría de Investigación y Postgrado, Universidad de Panamá. 85 pp.
- Pearson, R.G., Connolly, N.M. & Boyero, L. (2015). Ecology of streams in a biogeographic isolate—the Queensland Wet Tropics, Australia. *Freshwater Science* 34 (2): 797 - 819.
- PMCC. (2000). Proyecto de Monitoreo de la Cuenca del Canal. Informe Final. The Louis Berger Group.
- Quinn, J.M., & Hickey, C.W. (1994). Hydraulic parameters and benthic invertebrate distributions in two gravel-bed New Zealand rivers. *Freshwater Biology* 32 (3): 489 – 500.
- Ramírez, A. & Gutiérrez-Fonseca, P.E. (2014). Estudios sobre macroinvertebrados acuáticos en América Latina: avances recientes y direcciones futuras. *Revista de Biología Tropical* 62 (Supl 2): 9-20.
- Ramírez, A. & Pringle, C.M. (2006). Temporal and spatial patterns in stream physiochemistry and insect assemblages in tropical lowland streams. *Journal of The North American Benthological Society* 25 (1): 108-125.
- Rodríguez, V., De Gracia, V., & Peña, B. (2014). Familias y géneros de larvas de Trichoptera en los ríos de la provincia de Veraguas y su clasificación trófica en grupos alimenticios funcionales. *Tecnociencia*, 16(2): 33-53.
- Springer, M. (2010). Capítulo 7: Trichoptera. Páginas 151-198. En: M.Springer, A.Ramírez y P. Hanson (eds.) Macroinvertebrados de agua dulce de Costa Rica I, *Revista de Biología Tropical*, 58. (Supl.4). Universidad de Costa Rica.
- Springer, M., Ramirez, A., & Hanson, P. (2010). Macroinvertebrados de agua dulce de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 58 (Supl.4) Diciembre. Universidad de Costa Rica.
- Tank, J.L., Rosi-Marshall, E.J., Griffiths, N.A., Entekin, S.A., & Stephen, M.L. (2010). A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 29 (1): 118-146.

- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, J K.W., Sedell, R., & Cushing, C.E. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.
- Wantzen, K.M., Yule, C.M., Mathooko , M., & Pringle, C.M. (2008). Chapter 3: Organic matter processing in Tropical streams. Páginas 44-60. En: D. Dudgeon (ed.) *Tropical stream ecology*. Academic Press, Elsevier.
- Yule, C.M., Leong, M.Y., Liew, K.Ch., Ratnarajah, L., Schmidt, K., Wong, H.M., Pearson, R.G. & Boyero, L. (2009). Shredders in Malaysia: Abundance and species richness are higher in Highland, temperate-like, tropical streams. *Journal of The North American Benthological Society* 28 (2): 404 – 415.