

**PROTECCIÓN DE LA BIODIVERSIDAD DEL BENTOS PARA ASEGURAR
PROCESAMIENTO DE MATERIA ORGÁNICA Y SERVICIOS DEL
ECOSISTEMA: IMPORTANCIA DE LOS INVERTEBRADOS
FRAGMENTADORES EN REDES DE DRENAJE**

**PROTECTING BENTHIC BIODIVERSITY TO INSURE ORGANIC MATTER
PROCESSING AND ECOSYSTEM SERVICES: IMPORTANCE OF INVERTEBRATE
SHREDDERS IN STREAM NETWORKS**

Alan P. Covich

*Institute of Ecology, University of Georgia, Athens, GA 30602, USA.
E-mail: alanc@uga.edu*

RESUMEN

A nivel global se está produciendo una rápida pérdida de especies, principalmente en ecosistemas dulceacuícolas. Cómo estas pérdidas afectan procesos del ecosistema es un área de investigación activa. Las relaciones entre riqueza de especies y procesos del ecosistema se examinan mediante experimentos de laboratorio y campo para determinar los efectos que tiene una especie en particular sobre relaciones funcionales esenciales. Estos estudios son importantes tanto para la conservación de especies raras, como para el manejo de especies menos vulnerables. La hipótesis del "seguro" destaca la importancia de proteger a toda la biodiversidad para mantener los servicios del ecosistema y retener la máxima biodiversidad. Esta revisión discute la importancia de los invertebrados béticos en las cabeceras de los ríos y su papel en el procesamiento de detritos derivados de bosques riparios. Estudios recientes demuestran que funciones especie-específicas, tales como la fragmentación de hojarasca, puede ser alterada significativamente por las especies de invertebrados presentes y sus interacciones. Algunas especies interactúan en las cadenas de procesamiento de detritos de modo tal que la pérdida de un eslabón importante puede tener efectos importantes sobre como fluye la energía a través de las cadenas tróficas de los ríos. El valor funcional de estas especies en el reciclaje de materiales orgánicos debe ser considerado para el manejo a largo plazo de los flujos de agua en redes de hábitats interconectados.

Palabras clave: conectividad, perturbación, red de drenaje, diversidad microbiana, desplazamientos ontogenéticos, pérdida de especies, redundancia de especies, cadenas de procesamiento

ABSTRACT

Species are rapidly being lost on a global basis, especially in freshwater ecosystems. How these losses will affect ecosystem processes is an active area of research. Relationships between species richness and ecosystem processes are being examined using laboratory and field experiments to determine the effects that particular species have on essential functional relationships. Results of these studies are important for conservation of rare species as well as management of less vulnerable species. The "insurance" hypothesis asserts the importance of protecting all biodiversity to sustain ecosystem services and to retain maximal biodiversity. This review focuses on the importance of benthic invertebrates in headwater streams and their roles in processing detritus derived from riparian forests. Recent studies demonstrate that species-specific functions such as shredding of leaf litter can be greatly altered by which invertebrates are present and how they interact with each. Some species interact in detrital processing chains so that loss of an important link in that chain can have major effects on how energy flows through stream food webs. The value of these species' roles in recycling of organic materials needs to be considered for long-term management of stream flows within a network of inter-connected habitats.

Key words: connectivity, disturbance, drainage network, microbial diversity, ontogenetic shifts, species loss, species redundancy, processing chains

INTRODUCCIÓN

Se está produciendo rápidamente un cambio global a medida que las poblaciones humanas amplían el uso y dominio de muchos hábitats en la biosfera.

Por ello se observa pérdida de especies en comunidades locales y regionales en todo el mundo, principalmente en ecosistemas dulceacuícolas. La pérdida de biodiversidad es importante desde el punto de vista ético debido a que la disminución en la riqueza de especies puede alterar la estabilidad y sostenibilidad de procesos del ecosistema (Kinzig *et al.* 2002, Loreau *et al.* 2002, Naeem 2002, Srivastava y Vellend 2005). Procesos ecológicos tales como producción primaria, descomposición de materia orgánica, y ciclaje de nutrientes dependen de comunidades bióticas específicas constituidas por muchas especies diferentes. Si algunas especies se extinguen localmente, su papel funcional en el ecosistema puede perderse, o ser reemplazado por especies menos eficientes ya presentes, o por incorporación de especies. Cuando se produce la extinción local de una especie, emerge una incertidumbre relacionada con la resiliencia de la comunidad ecológica y de los procesos del ecosistema que sostienen el ciclaje de nutrientes y la productividad, que son las bases para servicios esenciales del ecosistema (Covich *et al.* 2004a, 2004b). Además, la pérdida de diversidad de especies subestima los impactos totales que resultan de la declinación de la diversidad al nivel de población, donde tamaños, biomasa, y composición genética de especies afectan los procesos del ecosistema y los bienes y servicios asociados (Luck *et al.* 2003).

Aún los experimentos mejor diseñados, que integran cambios en riqueza de especies y otros atributos de biodiversidad, son influenciados por el contexto ambiental específico predominante durante el estudio, de manera que la interpretación de los resultados permanece incierta. Típicamente hay muchos subconjuntos posibles de concentraciones de nutrientes, temperaturas, variabilidad de flujo de agua, así como de frecuencia y severidad de disturbios. Además de estas complejidades naturales intrínsecas, hay varias fuentes de complejidad derivadas del manejo de deficiente de ecosistemas e impactos extensivos de poblaciones humanas crecientes. Esta combinación de tensiones ecosistémicas deriva de aspectos socio-económicos del cambio del uso de la tierra y la variabilidad

natural. Las tensiones crónicas están acelerando la pérdida de hábitats de agua dulce y de especies endémicas asociadas. Al mismo tiempo, aumenta rápidamente la demanda social por suministros adicionales de agua potable, así como la producción de peces y mariscos. La aceleración de la demanda de servicios de ecosistemas de hábitats dulceacuícolas conduce al aumento de desviaciones de cursos de agua, construcción de represas, y el potencial mejoramiento del manejo de recursos acuáticos cada vez más escasos. Estos desarrollos ocurren dentro de la probabilidad de que la variabilidad hidrológica de los regímenes de flujo naturales aumenten y conduzcan al incremento de especies no nativas (Ricciardi y Rasmussen 1999). Este intervalo natural de variabilidad hidrológica incluye inundaciones y sequías, que tienen efectos importantes sobre procesos del ecosistema tales como producción vegetal y animal, producción de oxígeno, ciclaje de nutrientes y descomposición de detritos orgánicos. La comprensión de cómo las interacciones de varias especies afectan las tasas y variabilidad del procesamiento de detritos y el ciclaje de nutrientes en ecosistemas bénticos se encuentra solo en sus comienzos (Covich *et al.* 2004a).

Esta revisión se centra en los servicios del ecosistema provistos por invertebrados de aguas continentales. Para ello se utilizan ejemplos recientes que ilustran cómo pueden evaluarse especies bénticas en términos de su papel funcional en procesos del ecosistema, especialmente en el procesamiento de materia orgánica. La riqueza de especies es, en general, una medida de la organización de la comunidad que se utiliza para evaluar y comparar la contribución de distintas especies. Sin embargo, considerar al número de especies como un pronosticador apropiado de procesos del ecosistema es cuestionado ampliamente por ecólogos interesados en los efectos de los cambios de densidad, biomasa e interacciones entre especies. Se necesitan medidas adicionales para predecir las consecuencias de pérdida de alguna especie, así como para entender la sostenibilidad del ecosistema a largo plazo. Debido a que algunas especies tienen múltiples funciones y a menudo despliegan un amplio intervalo de interacciones directas e indirectas con otras especies, es necesario evaluar las diferencias entre conjuntos de especies y las condiciones abióticas que afectan sus interacciones. La riqueza de especies, por si sola, es insuficiente para evaluar

integralmente el conjunto de especies de microbios e invertebrados que intervienen en el procesamiento de detritos orgánicos. Se proponen mediciones adicionales de biodiversidad, más allá de la riqueza de especies, para interpretar como las relaciones funcionales entre especies de microbios, invertebrados y vertebrados alteran el procesamiento de materia orgánica, especialmente bajo condiciones cambiantes en el trópico. Este enfoque sobre las interacciones multi-especie y la descomposición de materia orgánica por ciertas especies clave, se considera en relación a las distribuciones locales a escala de cuenca de drenaje, y la importancia de diferentes especies en la provisión de diferentes servicios del ecosistema tales como ciclaje de nutrientes y agua potable. Para resolver algunos problemas actuales en ecología de aguas corrientes relacionados con procesos del ecosistema, es necesario utilizar escalas apropiadas para la interpretación de relaciones funcionales (Giller *et al.* 2004a, 2004b). Las conexiones físicas entre hábitats acuáticos, a escala de cuenca de drenaje, influyen la dispersión de especies y su organización en comunidades que determinan tasas sostenibles de procesos del ecosistema. Así, la localización y organización estructural dentro de una cuenca de drenaje afectan el número de especies de invertebrados bénticos presentes y sus interacciones. El escenario físico y la conectividad hidrológica dentro de redes de drenaje determinan la riqueza de especies así como también su distribución, abundancia y dominancia. Se destaca la localización de invertebrados bénticos dentro de redes de drenaje debido a la organización jerárquica de los ríos y sus numerosos tributarios. En la interpretación de como los procesos del ecosistema están ligados dentro de cuencas de drenaje, es crítico examinar las posiciones de diferentes especies en la red, relativas a la complejidad topográfica.

Esta revisión analiza en profundidad las múltiples funciones de invertebrados fragmentadores en aguas corrientes tropicales. Se considera en detalle la distribución de estos invertebrados bénticos debido a que diferentes estudios reportan conclusiones contradictorias sobre la importancia de los fragmentadores en latitudes bajas (Covich 2004a, Cheshire *et al.* 2005, Crowl *et al.* 2006, Gonçalves *et al.* 2006, Wantzen y Wagner 2006). Actualmente se discute el carácter esencial de los fragmentadores en las cabeceras de ríos tropicales porque se desconoce el conjunto

de sus relaciones funcionales dentro de estos ecosistemas y se requiere más experimentación para explorar la magnitud de su contribución al procesamiento de materia orgánica.

Biodiversidad y Servicios del Ecosistema

A pesar de que las aguas continentales constituyen una pequeña proporción de la superficie terrestre, estos ecosistemas son esenciales, y están perdiendo especies nativas a una tasa alarmante (Malmqvist y Rundle 2002, Myerbeck 2004). Es difícil predecir cómo estas pérdidas afectarán el funcionamiento de estos ecosistemas, aunque ya son evidentes algunas relaciones generales (Covich *et al.* 2004b). El objetivo de las investigaciones en desarrollo es determinar los niveles de diversidad de especies indispensables para el mantenimiento de los procesos del ecosistema necesarios para la producción de valiosos bienes y servicios, tales como agua potable y producción pesquera bajo diferentes condiciones (Ewel 1997, Bergstrom *et al.* 2001, Covich *et al.* 2004b). Cuando se toman decisiones sobre alternativas de asignación de recursos a largo plazo, los planificadores, gerentes de recursos, y el público en general, deben conocer el valor de estos servicios del ecosistema (Loomis *et al.* 2000, Farber *et al.* 2006, Millennium Assessment 2006). El abastecimiento adecuado de agua potable depende del balance de capacidades de ciclaje y almacenamiento de nutrientes dentro de cuencas de drenaje y entre regiones. El estudio de las ventajas y desventajas de alternativas de uso de la tierra, y sus efectos sobre el rendimiento de agua, requiere también de análisis ambiental a nivel regional (optimización de objetivos múltiples). Pequeños incrementos en la conversión de uso de la tierra pueden alcanzar umbrales de escorrentía y entrada de nutrientes que conducen a respuestas no lineales y a la desorganización de procesos ecológicos naturales.

La variabilidad natural de la lluvia y las demandas sociales de agua requieren métodos integrativos de valoración de los servicios que prestan ecosistemas naturales. Estos métodos deben estimar no solo los valores económicos, sino también los ecológicos y éticos, para determinar como el análisis del valor total (uso y no-uso) puede ser utilizado para mantener beneficios a largo plazo. El valor total de cualquier ecosistema se compone de valores económicos, ecológicos y éticos, y todos sus servicios. En la actualidad se toma en cuenta solo una fracción de estos valores. Un análisis más

completo podría conducir a decisiones diferentes basadas en valores totales, en especial si se consideran valores intergeneracionales a largo plazo. Ecólogos y economistas están mejorando sus metodologías y desarrollan enfoques alternativos para la evaluación de procesos ecológicos en ecosistemas acuáticos (Heal *et al.* 2005). Los agentes que toman decisiones deben conocer los valores ecológicos, económicos y sociales de estas alternativas para asegurar los servicios del ecosistema en el futuro (Covich *et al.* 2004b).

Se reconoce en general, que los ecosistemas acuáticos proveen servicios esenciales a través de la producción confiable de peces y mariscos y procesos asociados que incluyen ciclaje de nutrientes y descomposición de materia orgánica (Covich *et al.* 2004b, Giller *et al.* 2004b). Estos procesos naturales han ocurrido por millones de años en escalas de tiempo evolutivas y la biota continúa respondiendo a cambios ambientales. En este contexto altamente dinámico, los invertebrados benthicos reciclan nutrientes y procesan la entrada continua de nutrientes que mantienen la producción vegetal y animal. Esta producción crea a su vez oportunidades para la pesca recreativa y comercial. El transporte aguas abajo de nutrientes, a través de las cuencas de drenaje, genera una serie de transformaciones microbiológicas que ocurren en superficies sedimentarias y por lo general no son apreciadas en su valor. El mantenimiento de estos procesos críticos, que proveen alimento y agua potable, se perciben como triviales pues los servicios de un ecosistema típicamente son considerados por la sociedad como “gratuitos”. Dado que la diversa biota asociada con estas funciones tiene amplia distribución y es resiliente, persiste la percepción de que no es necesario hacer gran cosa para mantener funcionando el ecosistema. Sin embargo, el mantenimiento de estos procesos naturales tiene un “costo”. Por ejemplo, la protección de la vegetación ribereña a lo largo de los ríos es esencial para el control de la erosión y prevenir la entrada excesiva de nutrientes o la sedimentación aguas abajo de lagos, represas y estuarios costeros. Estudios realizados en cuencas templadas demuestran que la descomposición de materia orgánica y la biofiltración de materia orgánica en suspensión en aguas corrientes incrementa mediante la protección de bosques ribereños como zonas de amortiguación (Castelle *et al.* 1994, Lowrance 1998).

En ecosistemas acuáticos la mayor parte de

la superficie sedimentaria total se distribuye principalmente en pequeños tributarios de montaña que a menudo son ignorados en la planificación y desarrollo (Lewis *et al.* 1995, Meyer y Wallace 2001). Los servicios de ecosistemas dulceacuicolas dependen de muchos tipos de microbios e invertebrados debido a sus múltiples funciones en el procesamiento de residuos orgánicos, la producción de oxígeno y la provisión de presa para peces depredadores. Por muchos años se ha medido directamente el valor recreacional de servicios del ecosistema que proveen una adecuada calidad de agua para la natación, el uso de lanchas y pesquería (mediante encuestas de usuarios) y estas constituyen el principal análisis económico. Otros servicios aportados por el ecosistema tales como el suministro de agua para uso municipal, industrial y agrícola son también cuantificados a medida que incrementa la demanda de agua potable en muchas regiones. Actualmente se evalúan otros servicios tales como la conservación de biodiversidad y control de inundaciones mediante la protección de la planicie de inundación y humedales. Cómo varían temporalmente estos servicios y su valor económico en respuesta a cambios climáticos, como inundaciones y sequías, representan hoy importante fronteras de investigación enfocadas sobre la conectividad hidrológica. Estudios interdisciplinarios recientes ofrecen nuevas perspectivas sobre cómo priorizar los valores ecológicos y económicos de estos servicios para el manejo de sistemas interconectados, y determinar beneficios tangibles e intangibles. Previamente el énfasis se ponía en el manejo de un servicio tangible en particular, sin tomar en cuenta la incertidumbre temporal. Este enfoque estrecho condujo a la pérdida a largo plazo de otros servicios necesarios. Un manejo de cuenca innovador considera el uso de numerosos servicios del ecosistema que interactúan y responden a disturbios de forma compleja, así como demandas y costos de mantenimiento variables.

Científicos, gerentes y responsables de políticas ambientales necesitan información sobre la biodiversidad del bentos para poder entender integralmente los numerosos servicios que realiza la biota benthica. Es necesario presentar claramente las opciones de manejo y restauración de manera que se perciba a la conservación de la biodiversidad como un primer paso vital en el mantenimiento de servicios del ecosistema para la sociedad. Para identificar estas opciones se necesita más información sobre la distribución geográfica, medios

de reproducción y dispersión, y la vulnerabilidad potencial de los diversos taxa alrededor del mundo. La continuidad de los servicios prestados por el ecosistema provistos por cada grupo de organismos puede ser interrumpida si se ignoran, o malentienden, las perspectivas del ecosistema a largo plazo respecto al manejo de cuencas. Es importante que se evalúen integralmente la biodiversidad y procesos del ecosistema en términos de sus impactos sobre calidad de agua, conservación de especies relacionadas y producción pesquera. Esta evaluación debe considerarse dentro del contexto de cuencas de drenaje completas y con objetivos múltiples de manejo a largo plazo.

Biodiversidad y procesos del ecosistema en humedales ribereños y redes de drenaje, están íntimamente conectados entre diferentes tipos de comunidades acuáticas y terrestres. Recursos de los ecosistemas de agua continentales pueden ser transferidos hacia cadenas tróficas terrestres durante ciertas épocas del año, mientras que en otras épocas la dirección y tipos de transferencia cambian de los bosques ribereños hacia el río (Wallace *et al.* 1997, Nakano y Murakami 2001, Power y Dietrich 2002). Cambios en la riqueza de especies del bosque ribereño pueden alterar las comunidades microbianas del río y las tasas de descomposición de hojarasca (Lecerf *et al.* 2005). Los suelos y sedimentos de la planicie de inundación se caracterizan por alta diversidad de especies y sostienen servicios del ecosistema esenciales tales como ciclaje y almacenamiento de nutrientes, producción pesquera, control de inundaciones y secuestro de carbono (Covich *et al.* 2004b). La mayoría de estas importantes especies frecuentemente no son vistas o apreciadas debido a que viven debajo de la superficie de suelos y sedimentos. En consecuencia, sus funciones críticas para la conexión de ecosistemas acuáticos y terrestres a menudo no son consideradas en los planes de desarrollo o en la evaluación de los planes económicos alternativos e impactos sobre servicios del ecosistema. Con frecuencia los gerentes ambientales, y el público en general, no incluyen los valores provistos por procesos naturales cuando determinan los costos y beneficios económico-sociales. Estas conexiones acuático-terrestres son importantes para la protección de especies raras y para sostener las demandas sociales por servicios del ecosistema derivados de procesos naturales.

Estudios Comparativos de Biodiversidad y Procesos del Ecosistema

Ya se han establecido ampliamente algunas conclusiones preliminares en relación a los efectos de pérdida de especies en sistemas terrestres sobre procesos a nivel de ecosistema (como producción primaria, descomposición de materia orgánica, y ciclaje de nutrientes) (Hooper *et al.* 2005). Sin embargo, diseñar experimentos que identifiquen la importancia o particularidad de caracteres especie-específicos bajo condiciones ambientales variables es aún un reto difícil. Esto es particularmente problemático en ecosistemas dulceacuícolas donde la conectividad entre diferentes subsistemas es intrínsecamente compleja. Aún más difícil de evaluar es la variabilidad estacional e interanual de la precipitación en ecosistemas tropicales.

La mayor parte de los estudios dirigidos a evaluar el papel de la riqueza de especies en la determinación de procesos del ecosistema se han enfocado en comunidades de plantas y suelos terrestres. Los resultados de estos estudios, por lo general, demuestran la importancia de caracteres biológicos específicos (Tilman 1999, Hooper *et al.* 2005). Sin embargo, se encuentran también efectos idiosincráticos o no estadísticamente significativos, de manera que las relaciones entre componentes de la biodiversidad, diversidad funcional y procesos del ecosistema son aún muy incompletas (Mikola *et al.* 2002, Wardle y Zackrisson 2005, Wright *et al.* 2006). Se necesita mucho más investigación para alcanzar inferencias significativas sobre cómo la pérdida de una especie en particular altera procesos en ecosistemas naturales y los servicios que ellos proveen a la sociedad. En especial se necesita investigación en aguas dulces tropicales, donde viven muchas especies y donde las interacciones son complejas y aún no son entendidas completamente. Inicialmente se postuló que todas las especies tienen funciones específicas en los procesos ecológicos y por lo tanto, todas debían ser protegidas. Esta "hipótesis de los remaches" afirmaba que la pérdida de cualquier especie sería evidenciada prontamente porque todas ellas son esenciales (Ehrlich y Walker 1998). Algún proceso ecológico cesaría y su falla sería similar a la falla de un avión de continuar volando después de que se perdieran los remaches de las alas. En la última década se demostró experimentalmente una relación entre el incremento de la riqueza de especies y los procesos del ecosistema que se estabilizaba una vez que un

subconjunto de especies estaba presente en la comunidad. Estas observaciones sugerían que la importancia de especies adicionales solo sería evidente bajo condiciones ambientales cambiantes (Loreau *et al.* 2002). Walker (1992) sugirió que una especie dada sería “redundante” si su desaparición no trae consigo efectos evidentes. Esta hipótesis estaba motivada por el interés en la protección de especies claves. Walker también reconoció que el cambio de condiciones ambientales podría transformar en críticas a algunas especies previamente consideradas como “redundantes”. El rápido crecimiento de las poblaciones humanas y los cambios de uso de la tierra resultantes, fundamentan una creciente preocupación por que la pérdida acumulada de especies será irreversible. Algunos ecólogos consideran que especies nativas serán desplazadas por invasoras que realizarán solo parcialmente el procesamiento de la materia orgánica. La introducción de especies no nativas (Ricciardi y Rasmussen 1999, Ricciardi 2004) y la pérdida de especies nativas están ocurriendo rápidamente en ecosistemas dulceacuícolas. Especies introducidas y poblaciones de especies invasoras en rápida expansión se presentan a menudo donde la sobrepesca y la sobreexplotación de las especies mayores de peces e invertebrados está cambiando las cadenas tróficas y los servicios prestados por el ecosistema (Malmqvist y Rundle 2002, Meyerbeck 2004, Allan *et al.* 2005). Estas combinaciones de cambio hacen difícil predecir si los ecosistemas mantendrán su productividad e integridad funcional. La resistencia de comunidades de especies nativas a la dispersión de especies invasoras en ríos está limitada por la alta conectividad de hábitats dentro de la cuenca de drenaje (Covich 2005).

Mecanismos de Mantenimiento de los Procesos en Ecosistemas

Un mecanismo de “portafolio mixto” puede aumentar la probabilidad de que una comunidad mantenga un proceso ecológico particular cuando se pierde alguna especie. Las especies remanentes pueden continuar activas y aumentar su abundancia compensando así la especie perdida. Este “seguro” de que un proceso específico continúe de manera sostenida depende de un número suficiente de especies remanentes que pueda substituir la función de la especie perdida, y que se encuentren distribuidas espacialmente de manera de minimizar la extinción local (Loreau *et al.* 2003).

Desafortunadamente, se conoce relativamente poco sobre como diferentes especies acuáticas pueden compensar la pérdida de una especie. Sin embargo, hay algunos casos dramáticos donde la pérdida de especies ha alterado las cabeceras de ríos Neotropicales. Por ejemplo, una enfermedad causada por un hongo provocó la pérdida catastrófica de anfibios y esta declinación condujo a alteraciones mayores de la productividad primaria y el procesamiento de detritos (Whiles *et al.* 2006).

Un mecanismo diferente opera si las tasas de procesamiento incrementan con el número de especies y se añaden características específicas que mejoran las relaciones funcionales. Este resultado se conoce como el “efecto de muestreo” debido a la variabilidad intrínseca en los patrones de asociación de especies en comunidades naturales debido a diferencias en adaptaciones de dispersión. El efecto de muestreo es un mecanismo descrito en varios estudios realizados en ecosistemas acuáticos (Covich *et al.* 2004a). Por ejemplo, utilizando modelos de corrientes de agua en laboratorio a nivel de mesocosmo, Cardinale y Palmer (2002) encontraron que un competidor superior entre tres especies de tricópteras dominó la comunidad causando un aumento en las tasas de procesamiento del ecosistema en comparación con las otras especies. Engelhardt y Ritchie (2001, 2002) también observaron un aumento de la biomasa total y la reducción de pérdidas de fósforo con el aumento del número de especies de macrofitas en marismas debido a una sola especie dominante. Las comunidades estructuradas al azar utilizadas frecuentemente en experimentos de laboratorio y de campo pueden crear también “efectos de muestreo”, pero es poco probable que representen los procesos naturales en el establecimiento de comunidades. Secuencias artificiales de adición de especies a una comunidad en manipulaciones experimentales pueden dar resultados distintos a los observados en comunidades naturales que pueden haberse estructurado durante períodos muy prolongados de dispersión y evolución. Si las especies son similares en capacidad competitiva, una especie puede substituir a otra, con lo que se compensa su pérdida y se mantiene el proceso ecológico. Sin embargo, si una especie interactúa a través de vías directas e indirectas, que resultan en facilitación o sinergias mutualistas, la pérdida de una especie puede alterar las funciones de varias otras dando origen a una dinámica ecosistémica compleja, no lineal. Así, si

una especie no es un simple sustituto de otra en sus funciones, o si una especie desempeña funciones múltiples, o si ellas tienen interacciones mutualistas y facilitadoras directas o indirectas, la pérdida de una especie puede disminuir rápidamente la tasa de un proceso en el ecosistema.

Aunque la pérdida de una sola especie es a menudo suficiente para generar las consecuencias de menor diversidad de especies, usualmente se requiere información adicional sobre la importancia de interacciones competitivas o mutualistas entre las especies remanentes. Frecuentemente estas relaciones interespecíficas se desconocen o no están bien determinadas aunque sus interacciones puedan ser importantes en la determinación de procesos en el ecosistema. Por ejemplo, se reconoce que la diversidad funcional es un componente clave en la consideración de los efectos de pérdida de especies, sin embargo esta generalmente no se toma en cuenta en estudios enfocados solamente en la riqueza de especies (Huryn *et al.* 2002, Wright *et al.* 2006). En otros casos, la pérdida de una especie clave nativa puede no advertirse de inmediato, especialmente si otra especie, nativa o no, cubre su función ecológica inmediatamente después de su pérdida. Sin embargo, este reemplazo funcional puede no persistir cuando las variables ambientales sufran cambios mayores a los cuales solo las especies nativas están adaptadas. Esta “substitución temporal” puede crear un retraso en la percepción de los efectos de la pérdida de una especie dada. La evaluación completa de la pérdida de una especie requiere de análisis a largo plazo. Si las condiciones ambientales cambian rápidamente, o de manera distinta, entonces solo algunas de las especies coexistentes podrían ser capaces de adaptarse funcionalmente. De ser así, el ecosistema perdería probablemente otras especies y experimentaría reducciones en algunos procesos críticos.

Más Allá de la Riqueza de Especies: Mediciones Adicionales de la Diversidad Funcional

Aunque se sabe que las tasas de los procesos en los ecosistemas están relacionadas positivamente con el número de especies en algunas comunidades, hay pocos estudios que fundamenten esta asociación en ecosistemas acuáticos (Covich *et al.* 2004a). No obstante, el número relativamente pequeño de estudios que han examinado esta hipótesis en ecosistemas dulceacuícolas indican que

la identificación de funciones particulares de especies individuales es una base para predecir las consecuencias de pérdida de especies (Covich *et al.* 2004a, Giller *et al.* 2004a). Para determinar si puede ocurrir la compensación y sustitución de especies es indispensable tener información sobre la abundancia relativa y relaciones de biomasa de las especies coexistentes. Por ejemplo, es importante saber si alguna especie facilita el procesamiento de detritos cuando interactúa con otras especies. La identificación de los caracteres de la especie clave asociados con este proceso de facilitación permite obtener una comprensión integral de cómo múltiples especies utilizan los recursos e influyen la calidad y disponibilidad de recursos. Estos caracteres pueden entonces proveer información sobre las expectativas de cambio de densidad entre especies como consecuencia de la desaparición de un detritívoro. Actualmente se conoce poco de estas características y relaciones en aguas dulces, especialmente en aguas corrientes tropicales donde el procesamiento de detritos ha sido medido con poca frecuencia y solo en pocos casos.

Estudios de comunidades de aguas corrientes de zonas templadas han utilizado, por lo general, un pequeño número de especies en experimentos de corto plazo, y se han basado en el número de especies como medida primaria de biodiversidad. Unos pocos experimentos han examinado la significación de la equidad específica en comunidades bénticas y procesos en el ecosistema (Bärlocher y Graça 2002, Cardinale y Palmer 2002, Cardinale *et al.* 2002). Varios estudios recientes han explorado cómo la riqueza de especies afecta las tasas de descomposición de hojarasca en aguas corrientes (Jonsson y Malmqvist 2000, 2003a, Dang *et al.* 2005). Bärlocher y Corkum (2003) concluyeron, de experimentos de laboratorio, que las tasas de descomposición de hojas de roble (*Quercus* sp.) fueron mayores cuando se emplearon mezclas de hongos acuáticos comparadas con cultivos monoespecíficos. En general, la importancia de las características de dominancia, biomasa, y relaciones multitroficas de especie bénticas de aguas corrientes requieren más análisis tanto con experimentos de laboratorio como de campo (Covich *et al.* 2004a).

Perturbación, Dispersión y Resiliencia de Especies Dulceacuícolas

A escala evolutiva todos los hábitats de agua dulce son intrínsecamente “temporales”. En

consecuencia, los invertebrados béticos de agua dulce están bien adaptados para la dispersión y establecimiento o reestablecimiento en hábitats nuevos o perturbados. La densidad y biomasa, así como la composición específica de las comunidades, pueden cambiar rápidamente durante eventos de corta duración (por ej. inundaciones) o lentamente durante disturbios de larga duración (por ej. sequía multianual). El período transcurrido desde la última inundación, sequía, deslizamiento de tierra, o fuego, es una medida importante de la historia o “legado” de una cuenca de drenaje. Muchas especies que habitan en ríos han evolucionado adaptaciones que incrementan su capacidad para evitar la perturbación (resistencia) o para recolonizar rápidamente después de la perturbación (resiliencia). La resistencia y resiliencia de comunidades dulceacuícolas incluyen numerosos mecanismos para recolonización y restauración de aguas continentales dependiendo de la extensión, intensidad, y frecuencia de las perturbaciones. Las adaptaciones incluyen migración activa, dispersión pasiva por viento, aves, y otros medios o producción de propágulos resistentes que permanecen atrapados en los sedimentos. Especies en las que los estadios de reposo son resistentes a sequías o inundaciones, se mantienen listas para un rápido crecimiento poblacional en el momento en que las condiciones se hacen favorables. Algunos invertebrados producen propágulos resistentes que pueden permanecer viables por décadas, como lo hacen las semillas de hábitats terrestres. Caracteres especie-específicos adicionales incluyen longevidad, resistencia a sequía, y tolerancia a la privación de alimento (Bilton *et al.* 2001, Rossi *et al.* 2002, Bohonak y Jenkins 2003). Varias combinaciones de adaptaciones ayudan a predecir cuales especies serán más efectivas en mantener el procesamiento de detritos.

La dispersión entre ríos, lagos y humedales es acelerada a menudo por conexiones entre hábitats persistentes dentro de redes de drenaje. Especies de alta movilidad pueden reestablecer rápidamente sus poblaciones después de perturbaciones, mediante el desplazamiento pasivo aguas abajo, o la migración activa aguas arriba desde sitios menos perturbados. “Especies fugitivas” de amplia distribución están especialmente bien adaptadas para la dispersión utilizando modos no acuáticos de movimiento pasivo, tal como el transporte por aves, mamíferos y otros animales. Estas especies se dispersan

rápidamente y colonizan hábitats perturbados y son típicamente “especies generalistas” en términos de su función en los procesos del ecosistema.

Otras especies tienen funciones más especializadas en localidades particulares. Ellas tienen distribuciones restringidas con diferentes adaptaciones para persistencia en ecosistemas relativamente aislados con limitada conectividad de hábitat. Por ejemplo, algunas especies se encuentran típicamente solo en corrientes de agua alimentadas por manantiales, con pequeñas cuencas de drenaje que carecen de inundaciones o sequías. En estos hábitats alimentados por manantiales, el flujo y la temperatura del agua son persistentes y relativamente uniformes. Después de una perturbación, la dispersión de individuos hacia hábitats de alta calidad desde diversas áreas-fuente conduce a una rápida reconstrucción de las comunidades naturales y mantiene los procesos del ecosistema. Cuando la densidad poblacional sobrepasa los límites ambientales en una localidad, individuos de esta población “fuente” pueden dispersarse hacia otros hábitats disponibles. Si un hábitat disponible es de baja calidad, los individuos que lo ocupan constituyen una población “sumidero” donde la supervivencia es probable pero los recursos son insuficientes para mantener la reproducción. Si los individuos utilizan estos hábitats subóptimos como refugio y se mueven hacia localidades de mayor calidad, estos sitios temporales sirven como eslabones en tiempo y espacio que favorecen una rápida recolonización.

Dado que la capacidad de dispersión es un carácter ecológico importante para especies, nativas o no, las diferencias interespecíficas en tasas de colonización y recolonización son predictores confiables de cuales especies no-nativas serán invasoras exitosas. Flujos persistentes proveen vías de dispersión e influyen en la rapidez con la que especies no-nativas pueden reemplazar especies nativas en la determinación de las tasas de procesos bióticos y los servicios ecológicos asociados. El alto grado de conectividad hidrológica permite la dispersión rápida de especies introducidas, no-nativas. Con el tiempo, la pérdida de especies nativas bien adaptadas a la variabilidad a largo plazo de las condiciones ambientales puede conducir, en algunas cuencas, a inestabilidad y discontinuidades en la provisión de servicios ecosistémicos por las especies no-nativas. En otras cuencas, las poblaciones establecidas pueden adaptarse a medida que varían las condiciones

ambientales. El flujo genético ocasional entre subpoblaciones frecuentemente aisladas (meta-poblaciones), influencia la evolución a largo plazo de especies y agregaciones de comunidades parcialmente aisladas (meta-comunidades). En redes de drenaje hay muchas posibilidades para que especies se aislen temporalmente y vuelvan a conectarse más tarde. En consecuencia, cambios en la genética poblacional pueden conducir a patrones claramente diferenciados que reflejan barreras a la dispersión basados en complejidad topográfica e hidrológica.

Heterogeneidad y Conectividad de Red

Los varios grados de aislamiento y conectividad entre poblaciones de especies acuáticas están influenciadas fuertemente por hidrología y topografía. Cada cuenca de drenaje tiene cierto grado de heterogeneidad física que influencia los procesos hidrológicos y ecológicos a diferentes escalas (Benda *et al.* 2005). Distribuciones de elementos verticales y horizontales del paisaje definen la estructura geomórfica y la función ecológica de redes de drenaje. El movimiento de especies y el flujo de agua, nutrientes, y energía a través de la red de drenaje, influyen las tasas de los procesos en los ecosistemas. Las tasas de flujos superficiales y subsuperficiales de agua y sus tiempos de residencia, reflejan las interacciones físicas y bióticas asociadas con la complejidad del terreno de una cuenca de drenaje. Hay diferencias predecibles entre redes de drenaje, de manera que la cuenca puede ser definida en tres sub-redes: 1) ríos de cabecera, pequeños, de alta elevación; 2) ríos de tamaño medio, a elevación mediana; y 3) ríos grandes a baja elevación. Por ejemplo, en la cuenca de drenaje del río Espíritu Santo al noreste de Puerto Rico, estas diferencias en estructura de la red influyen los tiempos de residencia de nutrientes y la retención de hojarasca. Los flujos combinados y las vías de paso alteran tasas de meteorización, transporte de sedimentos, ciclaje de nutrientes, así como también la productividad biológica y los servicios ecosistémicos. Ecológicos de aguas corrientes y geomorfólogos han demostrado que estos procesos del ecosistema incluyen interacciones bióticas con algunos patrones predecibles de organización comunitaria, retención y almacenamiento de nutrientes (Power y Dietrich 2002, Benda *et al.* 2005). Estas dinámicas son impulsadas a menudo por eventos de perturbación

naturales tales como huracanes, así como también cambios de uso de la tierra y variabilidad climática.

Análisis de corto plazo, a pequeña escala, por lo general no incluyen la conceptualización de las numerosas conexiones jerárquicas, tanto verticales como horizontales, entre ecosistemas acuáticos. Se requiere más investigación antes de que generalizaciones sobre la estructura geomórfica permitan predicciones sobre tasas de procesos en los ecosistemas basadas en percepciones actuales tales como el Concepto del Continuo Fluvial. En este concepto, la anchura del canal es el principal predictor del flujo de energía a través de cadenas tróficas en aguas corrientes (Vannote *et al.* 1980). Algunos elementos adicionales, tales como el tamaño de las áreas de drenaje, localización de grandes pendientes y saltos de agua, y la historia geológica, se reconocen como atributos importantes en la predicción de áreas de deslizamiento de tierra y organización estructural de redes de drenaje (Montgomery 1999, Power y Dietrich, Benda *et al.* 2005). Estas variables influyen también la composición de la comunidad biótica y las tasas de procesamiento de detritos (Covich *et al.* 2006, Crowl *et al.* 2006).

Las distribuciones discretas de muchos ecosistemas acuáticos (pozos, lagos de planicie de inundación, humedales) resultan en cierto grado de la separación espacial por períodos de duración variable. Con frecuencia, sin embargo, componentes aislados de ecosistemas acuáticos y terrestres son interconectados por inundaciones o por la forma como se manejan los recursos hídricos. Por ejemplo, el control de inundaciones puede eliminar conexiones entre hábitats fluviales y de planicie de inundación y alterar conexiones con la mesa de agua. En grandes ríos tales como el Amazonas, los aumentos estacionales de precipitación resultan en la formación altamente predecible de lagos de planicie de inundación y un complejo arreglo de tributarios. Estas corrientes de agua en bosques reciben pulsos de hojarasca y mantienen altas densidades de invertebrados benthicos (e.g., Henderson y Walker 1986, Rueda-Delgado *et al.* 2006). Numerosos factores hidrológicos y geomórficos se combinan para determinar como se reconstituyen las comunidades bióticas que influyen procesos a nivel de ecosistema después de perturbaciones durante la recuperación de corrientes de agua (Resh *et al.* 1988, McCabe y Gotelli 2000, Lepori *et al.* 2005, Effenberger *et al.* 2006).

Ejemplos de Estudios en Aguas Corrientes de Cabecera

Existe un amplio intervalo de estrategias adaptativas en riachuelos de montaña, principalmente en donde el bosque ribereño provee de entrada de hojarasca durante todo el año (Covich 1988a, Crowl *et al.* 2006). La mayor longevidad y suficiente capacidad de dispersión hacen muy resilientes a algunas especies de invertebrados de mayor tamaño y vertebrados (Covich *et al.* 1991, 1996, Flecker 1996). Por ejemplo, ciertas especies bénticas longevas cambian sus funciones ecológicas a medida que maduran. Especies de moluscos y crustáceos decápodos varían mucho durante su ciclo de vida y sus efectos *per capita* sobre el procesamiento de detritos se diferencian en términos de sus capacidades para utilizar diferentes fuentes de energía y permanecer después de perturbaciones. Aunque muchas especies dulceacuícolas se reproducen y mueren en un año, muchas otras continúan reproduciéndose por más de 5 o 10 años. Ellas difieren en tamaño, movilidad y adaptaciones de dispersión, lo que resulta en comunidades características de ambientes particulares, especialmente aquellos con caracteres hidrológicos y geomórficos distintivos.

Algunos detritívoros como varias especies de camarones atidos tienen más de un modo funcional de alimentación (siendo raspadores y filtradores) dependiendo del flujo y de los recursos alimenticios (Covich 1988b). Especies dulceacuícolas longevas tienen funciones ecológicas múltiples y su pérdida es especialmente significativa para el mantenimiento de procesos y servicios del ecosistema. Una misma especie puede ejecutar diferentes funciones durante su ciclo de vida o en diferentes estadios de su historia de vida. Algunas especies depredadoras de invertebrados y vertebrados pasan por cambios ontogenéticos en la utilización de fuentes de alimento. Ciertas especies dulceacuícolas de decápodos son parcialmente fragmentadores en estadios juveniles, pero son más omnívoros y depredadores como adultos (Covich *et al.* 2006). Muchas especies de vertebrados que se comportan primariamente como depredadores en estadios juveniles (peces y tortugas) se convierten en detritívoros y omnívoros en su etapa adulta. El consumo de alimentos de alto valor nutricional tal como presas animales, favorece el rápido crecimiento de los juveniles, con lo que aumenta la probabilidad de escapar de depredadores limitados por el tamaño de la presa.

Así, las interacciones de consumidores multitróficos pueden reducir las poblaciones de detritívoros mediante efectos directos e indirectos de depredadores sobre fragmentadores.

Los controles geomorfológicos de la distribución de depredadores, especialmente peces que son particularmente diversos a bajas elevaciones en ríos costeros, pueden limitar la densidad y actividad de detritívoros. Las mayores densidades de detritívoros en la cuenca de drenaje del río Espíritu Santo se observan en los ríos de montaña donde no hay peces depredadores debido a las barreras de distribución creadas por empinados saltos de agua (Covich y McDowell 1996, Covich *et al.* 1996, Covich *et al.* 2006, Crowl *et al.* 2006). Incrementos en la intensidad y frecuencia de eventos de perturbación, tales como sequías prolongadas, pueden también causar reducciones severas en especies de fragmentadores donde esos eventos no han formado parte de la historia de las comunidades acuáticas (Covich *et al.* 2003, 2006).

Las combinaciones específicas de ciertas características entre varios conjuntos de especies pueden ser importantes para determinar si ocurre facilitación o cual podría ser el efecto de la pérdida de una especie. Como se describe más adelante, las múltiples funciones que realizan algunas especies de aguas corrientes y la secuencia de interacciones con otras especies son especialmente importantes en la descomposición de detritos orgánicos, pues especies de distinto tipo y tamaño están frecuentemente conectadas en las cadenas de procesamiento (Heard 1994, 1995, Heard y Richardson 1995). Algunas especies están especialmente bien adaptadas para la fragmentación de la hojarasca y cambian las distribuciones de tamaño del recurso que puede ser utilizado por otras especies. Por ejemplo, especies de insectos acuáticos y crustáceos decápodos fragmentan la hojarasca gruesa y crean partículas finas en suspensión mientras procesan su alimento. Estos fragmentadores producen partículas finas de materia orgánica que quedan disponibles para el consumo por especies filtradoras (Figura 1). La combinación de las actividades de alimentación de fragmentadores y filtradores aumenta la tasa de procesamiento de hojarasca en las cabeceras de los ríos donde la principal fuente de energía es la hojarasca del bosque ribereño. Esta facilitación entre especies es sostenible solamente si el conjunto que constituye la cadena de procesamiento

permanece íntegra y el flujo de agua entrante es suficiente para mantener fragmentos de hojas en suspensión. Esta descomposición de materia orgánica es un importante servicio del ecosistema que retiene carbono orgánico y nutrientes en las cabeceras, donde puede continuar el ciclaje a través de la red trófica. Esta efectiva retención de nutrientes mantiene limpia el agua de escorrentía, para usos municipales en las zonas bajas y sirve como medio de filtración natural que mejora la calidad del agua.

Estudios bénticos recientes han establecido que la diversidad de especies disminuye en respuesta a perturbaciones experimentales, naturales, o antropogénicas y que esas pérdidas locales de especies afectan procesos del ecosistema (Crowl *et al.* 2001, Huryn *et al.* 2002, Dangles y Chauvet 2003, Larned *et al.* 2003). Estas pérdidas de especies ocurren en respuesta a cambios ambientales distintos. En consecuencia,

es poco probable que la desorganización de la comunidad en ecosistemas naturales sea un proceso al azar. Por ejemplo, Jonsson y Malmqvist (2003a, 2003b) estudiaron la pérdida secuencial de algunos invertebrados bénticos que participan en la descomposición de hojarasca en respuesta a diferentes condiciones ambientales, tales como aumento de los niveles de acidificación y eutroficación de los ríos. Los autores encontraron que a pesar de las indicaciones de efectos sobre la biodiversidad, la identidad de las especies tenía un efecto marcado, por lo que la secuencia de remoción de especies determinó en gran parte la tasa de descomposición de hojarasca (Jonsson *et al.* 2002). Es particularmente importante conocer tales secuencias de pérdida de especies para predecir sus efectos en respuesta a cambios ambientales, en casos donde la eliminación de una sola especie, o unas pocas especies similarmente vulnerables, excede los efectos de la reducción del número de especies *per se*.

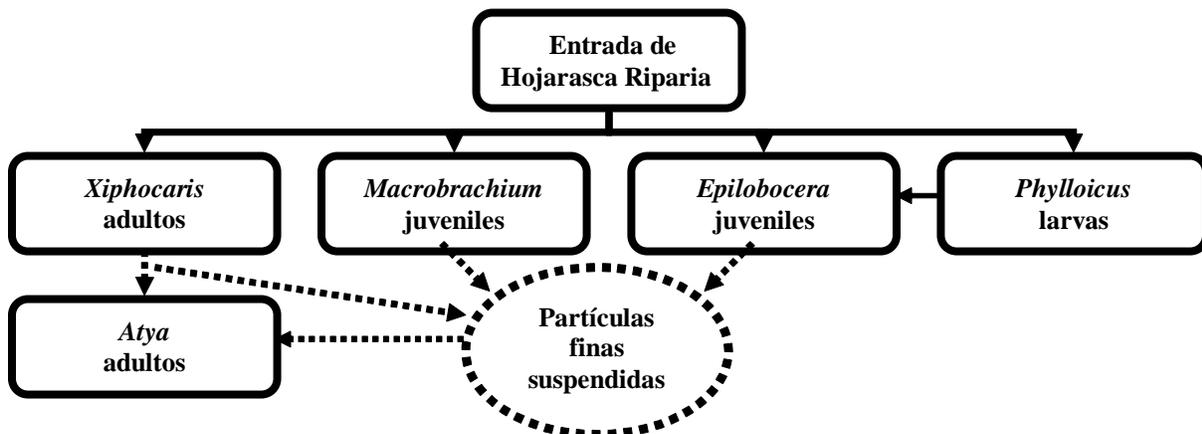


Figura 1. Cadenas de procesamiento en riachuelos de cabecera, río Espíritu Santo (Puerto Rico). Desplazamientos ontogenéticos en la alimentación crean redes tróficas relativamente complejas aún cuando están constituidas por pocas especies dominantes. Por ejemplo, camarones relativamente abundantes como *Xiphocaris elongata* son fragmentadores en estado adulto y producen partículas orgánicas en suspensión gruesas y finas que son consumidas por *Atya lanipes*, uno de los filtradores dominantes. Camarones más grandes (tales como *Macrobrachium carcinus*) y cangrejos (tales como *Epilobocera situatifrons*) son fragmentadores y omnívoros en etapa juvenil. Larvas de tricópteros como *Phyllocius* spp. son fragmentadores y pueden ser consumidos por cangrejos. Diferentes clases de edad se solapan en la utilización de alimento y consumen alguna forma de detritos foliares derivados del bosque ripario. La fragmentación de hojarasca por diferentes especies de camarones y cangrejos crea “cadenas de procesamiento” que alimentan a especies filtradoras (como *Atya lanipes*).

Contrastes de Biodiversidad en Aguas Corrientes y Procesos en Ecosistemas Bénticos

Las clasificaciones de grupos funcionales de detritívoros son similares en diferentes ecosistemas dulceacuícolas (Wallace y Webster 1996, Wallace y Hutchens 2000). Sin embargo, las comparaciones directas están limitadas por el uso de diferentes técnicas y métodos para medir las tasas de descomposición de hojarasca (Covich *et al.* 2004a, Graca *et al.* 2005). Además, no es apropiado transferir conclusiones de unos pocos estudios iniciales sobre las relaciones entre biodiversidad y procesos en ecosistemas de ríos de la zona templada a sistemas tropicales, dado el alto grado de complejidad ecológica y biológica regional que caracteriza los muchos tipos de aguas corrientes tropicales (Covich 1988a). Estas diferencias probablemente requerirán de métodos innovadores para comparar los efectos de biodiversidad sobre tasas de procesamiento entre ecosistemas donde la biodiversidad y la descarga son muy variables (Covich 1988a, Covich *et al.* 1999, Cheshire *et al.* 2006, Crowl *et al.* 2006, Wantzen y Wagner 2006).

Hay diferencias fundamentales entre distintos dominios dulceacuícolas en latitudes templadas y tropicales que influyen las tasas de procesamiento de detritos. Los patrones temporales y espaciales de entrada de hojarasca en cuencas tropicales son particularmente complejos. En general, la entrada de hojarasca es más continua en bosques ribereños tropicales, y más estacional en bosques ribereños templados. Sin embargo, muchas especies ribereñas asociadas con bosques tropicales estacionales, o con bosques tropicales no estacionales después de eventos de perturbación, tienen claros patrones de entrada de hojarasca por pulsos que proveen energía de detritos a las corrientes tributarias (Covich 1988a, Lodge *et al.* 1994, March *et al.* 2001). El reemplazo de especies nativas del bosque ribereño por especies no nativas puede alterar las cantidades y la periodicidad de las entradas de hojarasca (O'Connor *et al.* 2000). Redes de drenaje tropicales están espacialmente conectadas por rápidos movimientos laterales y verticales de hojarasca, cuando fuertes vientos e intensas lluvias movilizan hojarasca aguas abajo durante períodos de alto flujo. Redes de drenaje ordenadas jerárquicamente, redes de carreteras, deslizamientos de tierra en terreno empinado, deforestación, y varios usos de la tierra, pueden combinarse para crear una heterogeneidad

espacial definida en bosque tropicales lluviosos. En consecuencia, ecosistemas bentónicos en ríos de cabecera (ríos de bajo orden) incluyen una amplia variedad de condiciones físicas y químicas que pueden influenciar cómo las especies procesan materia orgánica.

Existen algunas similitudes entre cuencas de drenaje tropicales y templadas. Típicamente, riachuelos de cabecera tienen aguas con volumen muy variable, turbulentas, de baja concentración de nutrientes y bien oxigenadas, que fluyen sobre sustratos gruesos y cascadas. En contraste, tributarios pequeños tienen una descarga menos variable (de manantiales alimentados por la mesa freática) con composición química distinta. Ríos más grandes tienen a menudo más nutrientes (de fuentes naturales y antropogénicas), pero típicamente tienen menores concentraciones de oxígeno en aguas profundas que fluyen sobre sustrato arenoso y sedimentos orgánicos finos. Estos ríos grandes son afectados a menudo por entradas excesivas de nutrientes de aguas servidas de origen agrícola o municipal. El transporte, transformación y almacenamiento de materia orgánica en ecosistemas acuáticos son alterados por variables físicas (velocidad, temperatura y profundidad de las corrientes) y químicas (nutrientes, salinidad, acidez, y oxígeno disuelto) que controlan la distribución de la biota y sus procesos funcionales. La diversidad de estos hábitats interconectados en redes de drenaje y sus comunidades microbianas asociadas resultan en complejos patrones espaciales y temporales de distribuciones bénticas. Esta complejidad trae como consecuencia una alta dependencia del contenido biótico en comparación con factores abióticos. Conectividad entre diferentes hábitats es obviamente importante para la dispersión, colonización, y recolonización después de perturbaciones de diferentes comunidades bénticas (Palmer *et al.* 2000, Covich 2005).

Las fuentes de energía en corrientes de agua varían frecuentemente a lo largo de gradientes de elevación que tienen diferente vegetación y uso de la tierra. En ríos de cabeceras bajo bosques ribereños, el mayor ingreso de energía proviene de esa vegetación, que entra lateralmente por las orillas, de arroyos intermitentes, así como de transporte río arriba (Wallace y Webster 1996, Wallace *et al.* 1997, Crowl *et al.* 2006). La retención de materiales orgánicos es regulada por la heterogeneidad del canal (rocas, raíces,

represamiento por restos de madera, y bancos socavados). Detritos se almacenan temporalmente en pozos dentro de la corriente y en canales donde se forman represas con restos de madera (Pyron *et al.* 1999). La hojarasca se acumula durante flujos bajos y es transportada durante flujos de tormenta desde cauces intermitentes hasta los cauces con flujo continuo. Esta hojarasca se deposita a lo largo de los bancos o es transportada aguas abajo. La redistribución y mezcla de diferentes tipos de materia orgánica (principalmente hojas y madera del bosque ribereño) crean una compleja serie de recursos de detritos en varios grados de acondicionamiento microbiano (Mathuriau y Chauvet 2002, Crowl *et al.* 2006). Esta mezcla es acondicionada adicionalmente a través de transformaciones biológicas por actividad microbiana y por el comportamiento de alimentación y excavación de la fauna externa e interna. Este amplio rango de heterogeneidad en distribuciones espaciales y temporales de almacenamiento de materia orgánica y tiempos de residencia reflejan las diversas fuentes de energía detrítica y nutrientes producidos por el bosque ribereño. La medición de la tasa de procesos y la composición específica en estos dinámicos sistemas bénticos requiere de estudios a largo plazo, para analizar exhaustivamente las funciones especie-específicas de la comunidad béntica y del bosque ribereño, donde la diversidad de entradas puede reflejar la mezcla de diferentes especies forestales (O'Connor *et al.* 2000, Crowl *et al.* 2006).

Cuándo son importantes los Fragmentadores: Diversidad Funcional

Los ecólogos de aguas corrientes están, por lo general, de acuerdo en que ciertos taxa tienen funciones característicamente dominantes en la fragmentación de la hojarasca y en el procesamiento de la materia orgánica (Rosemond *et al.* 1998, Graça *et al.* 2005, Crowl *et al.* 2006, Rueda-Delgado y Wantzen 2006). Numerosos estudios en aguas corrientes de la zona templada han documentado el papel que juegan los invertebrados fragmentadores, especialmente larvas de tricópteros y plecópteros y anfípodos (e.g., Wallace y Webster 1995, Wallace y Hutchens 2000, Graça *et al.* 2005). En contraste, varios estudios han reportado ausencia o bajos números y diversidad de fragmentadores en aguas corrientes tropicales en comparación con sistemas templados (e.g., Fittkau 1964, Covich 1988a, Irons *et al.* 1994,

Dudgeon y Wu 1999, Graça *et al.* 2001, Dobson *et al.* 2002, Gonçalves *et al.* 2006, Wantzen y Wagner 2006).

La carencia de invertebrados fragmentadores en aguas corrientes tropicales ha generado varias hipótesis: 1) la mayor temperatura del agua en aguas tropicales aumenta las tasas de procesamiento microbiano de manera que la fragmentación y raspado por invertebrados no ocurre comúnmente (Irons *et al.* 1994); 2) la entrada relativamente continua de una alta diversidad de química foliar en ríos tropicales (con alta concentración de compuestos secundarios complejos, tales como taninos, ligninas, celulosa) puede frenar el procesamiento de detritos por invertebrados consumidores (Stout 1989, Wantzen *et al.* 2002); 3) la evolución y dispersión regional de algunos grupos mayores de fragmentadores (tricópteros y plecópteros) resulta en restricciones biogeográficas de ciertos fragmentadores, aunque varios estudios indican que algunos ríos tropicales tienen insectos fragmentadores ampliamente distribuidos (Covich 1988a, Graça *et al.* 2001, Cheshire *et al.* 2006, Rincon y Martinez 2006) y fragmentadores de otro tipo, especialmente algunos crustáceos decápodos (Henderson y Walker 1986, Dobson 2004, Moss 2005, Crowl *et al.* 2006); 4) los pulsos de entrada de hojarasca en algunos ríos tropicales, en ambientes con época de sequía prolongada, puede causar interrupciones en el suministro de hojarasca para los insectos fragmentadores que se alimentan solo de material foliar acondicionado microbiológicamente (Wantzen y Wagner 2006) y 5) la alta diversidad y densidad de depredadores en aguas corrientes tropicales, especialmente en algunas localidades con alta diversidad de peces (como en la cuenca Amazónica), restringe el procesamiento de material orgánico por invertebrados bénticos, pero no por especies de microbios y peces que se alimentan del fondo (Flecker 1996). Aún no está claro si alguna de estas hipótesis tiene aplicación general para los altamente variables y diferentes tipos de ríos tropicales. En algunas localidades y algunos años, los compuestos secundarios pueden alcanzar niveles tóxicos para los invertebrados durante períodos de sequía o bajo flujo. Una rápida descomposición por procesamiento microbiano puede ser la ruta primaria durante estos períodos secos, pues las bacterias y hongos pueden estar adaptados para descomponer los compuestos lixiviados y las sustancias foliares derivadas persistentes mientras

descomponen la hojarasca. La respiración microbiana asociada con este procesamiento podría reducir el oxígeno disuelto y acentuar el estrés de los invertebrados fragmentadores. Sin embargo, se sabe que crustáceos decápodos (cangrejos y camarones) son fragmentadores de hojas pero consumen, además, una amplia variedad de alimentos en aguas corrientes tropicales (Henderson y Walker 1986, Covich y McDowell 1996, Zimmerman y Covich 2003, Moss 2005, Crowl *et al.* 2006). Estas especies omnívoras pueden substituir funcionalmente a las larvas de insectos y anfípodos que funcionan típicamente como fragmentadores en aguas corrientes templadas (Covich 1988a, Covich y McDowell 1996, Crowl *et al.* 2001, Dobson 2004, Wright y Covich 2005a, 2005b, Crowl *et al.* 2006).

Perturbaciones y Susceptibilidad a Invasiones de Ambientes Dulceacuícolas

Perturbaciones pulsantes conducen a fluctuaciones mayores en recursos y poblaciones, que a su vez pueden generar una cadena de cambios en las tramas tróficas y en los procesos del ecosistema. Estos pulsos aumentan potencialmente la invasión de especies no nativas, especialmente si estas especies invasoras interactúan positivamente y modifican subsecuentemente el hábitat de manera que favorecen más invasiones. Así, invasiones secuenciales pueden favorecer la dispersión exitosa de especies no nativas que interactúan positivamente (Simberloff y Von Holle 1999). Estas “fusiones” de invasoras mutualistas son el resultado de efectos acumulativos de cambios directos e indirectos en la composición de especies y procesos del ecosistema. En algunos casos, las especies nativas son desplazadas por estas invasiones sucesivas. Ejemplos de “fusiones” se han reportados para los Grandes Lagos de América del Norte (Ricciardi 2001) y aguas costeras someras (Grosholz 2005). Este potencial para una “fusión invasiva” de especies es otra indicación de que las especies tienen a menudo interacciones complejas, no lineales, y la secuencia de especies dispersándose en un hábitat puede alterar la organización y funcionamiento del ecosistema. Una especie no puede simplemente reemplazar a otra, de manera que la coexistencia de múltiples especies no implica redundancia o substituciones directas entre especies cuando cambian las condiciones ambientales.

Grandes entradas de detritos orgánicos a

zonas costeras se asocian frecuentemente con tormentas de gran magnitud como huracanes, surgencias, tsunamis, e inundaciones que transportan materia orgánica hacia las redes de drenajes a través de grandes extensiones. Los efectos de estos pulsos de detritos se localizan a escala de pozos en los ríos dentro de las redes de drenaje, como también a escala mayor de efectos aguas abajo resultantes del transporte de material suspendido y materia orgánica disuelta. Taninos y otros compuestos secundarios son especialmente importantes en la alteración del ciclaje de nutrientes y las interacciones bióticas entre microbios e invertebrados bénticos. Los climatólogos predicen que las próximas décadas se caracterizarán por eventos hidrológicos más extremos, y que estos eventos alterarán fuertemente los servicios de los ecosistemas naturales. El incremento proyectado en la frecuencia de estos eventos pulsados ha generado preocupación debido al rápido incremento de poblaciones humanas en ecosistemas costeros. Perturbaciones generadas por el clima, cambios de uso de la tierra, y el comercio global, están alterando ecosistemas naturales de muchas maneras, pero se reconoce que la invasión por especies no nativas es la causa más importante de la perturbación de los servicios que presta el ecosistema (Covich *et al.* 2004b, Giller *et al.* 2004b).

En la mayoría de los estudios es difícil aislar cambios históricos del uso de la tierra de perturbaciones recientes tales como inundaciones, sequías, fuego, o erupciones volcánicas. Estas perturbaciones intensas e infrecuentes requieren datos de largo plazo e integración de interacciones especie-específicas a escala de cuencas de drenaje. Cambios a gran escala de la diversidad de plantas y animales tienen importantes impactos económicos y sociales, los cuales probablemente continuarán por décadas después de perturbaciones mayores (Adger *et al.* 2005). Los ecólogos están estudiando estas perturbaciones a gran escala desde varias perspectivas. Por ejemplo, estudios sobre los efectos de pulsos de entrada de detritos durante huracanes previos (Georges y Hugo) (Lodge *et al.* 1994, Covich *et al.* 1996, Covich *et al.* 2006) y sequías (Covich *et al.* 2003) durante los últimos 10 años en Puerto Rico proveen una base para predecir cambios en comunidades ribereñas y acuáticas después de eventos extremos (tales como los huracanes Katrina, Rita y Wilma en 2005). Un efecto mayor de estas tormentas y vientos fuertes es la adición en pulsos de madera proveniente de

ramas y árboles enteros derribados por el viento y transportados por el agua hasta canales de drenaje. La madera crea represas temporales que retienen hojarasca, reducen la descarga y proveen de hábitat en corrientes tributarias (Covich y McDowell 1996, Pyron *et al.* 1999). La extensa escala espacial y la intensidad de los impactos de vientos muy fuertes y las surgencias costeras provocadas por huracanes, crean una compleja cascada de cambios que resultan en una serie de respuestas inesperadas de especies a escalas local y regional. Se estima que esas respuestas dependen primero de las condiciones iniciales que siguen a la remoción puntual de biomasa y a la rápida dispersión de especies hacia hábitats perturbados. Por lo tanto, la secuencia de perturbaciones previas (el “efecto legado”) es a menudo importante para predecir cuales plantas invasoras serán las dominantes y como ellas alterarán directa o indirectamente las respuestas del ecosistema.

Necesidades de Investigación

Actualmente hay pocos datos obtenidos experimentalmente para determinar las funciones de especies dominantes en el procesamiento de hojarasca. La importancia de la biodiversidad en el funcionamiento de ecosistemas béticos puede ser medida comparando los efectos de remoción experimental de especies en ecosistemas de aguas corrientes de baja diversidad, donde la redundancia posible es limitada. Se necesita más investigación para comparar diferentes ecosistemas con distintas comunidades y determinar si se revelan patrones a medida que aumenta la riqueza de especies y se desplaza la dominancia. Se necesitan también estudios multitróficos para comparar cómo la presencia de depredadores altera la densidad y el comportamiento alimentario de los detritívoros. Aún no están bien definidos los efectos de peces depredadores y detritívoros de alta movilidad sobre la densidad de fragmentadores. Las mediciones adicionales de biodiversidad requerirán considerar esta dinámica multitrófica de interacciones depredador-presa, e incorporar de manera más completa los aspectos de duración de ciclos de vida, complejidad de historias de vida, dominancia y tasas de procesamiento *per capita*. Pérdidas temporales, de corta duración, o la pérdida completa de especies a través de una serie de extinciones locales, puede tener consecuencias negativas significativas para el procesamiento de detritos. Reducción de la diversidad específica y funcional afecta todos los

servicios del ecosistema asociados con la descomposición de materia orgánica, ciclaje de nutrientes y productividad en ecosistemas dulceacuícolas autosostenidos. Se necesita diseñar experimentos de campo replicados para determinar cómo pueden identificarse y protegerse especies clave mediante estudios a largo plazo y un adecuado manejo de ecosistemas.

AGRADECIMIENTOS

Al fondo de investigación de la US National Science Foundation (DEB -94119730) a través de la Universidad de Puerto Rico y el International Institute of Tropical Forestry (US Forest Service) como parte del Programa de Estudios Ecológicos a Largo Plazo en el Bosque Experimental de Luquillo. Un fondo de la NSF para Biocomplejidad y la Universidad de Georgia, el USDA Forest Service y la Universidad de Puerto Rico dieron apoyo adicional. Ernesto Medina (IVIC) y Claudia Cresa (UCV) revisaron el manuscrito original y lo tradujeron. Esta revisión fue parte de una presentación en el Simposio de Humedales en el Congreso Venezolano de Ecología, en Maracaibo, Noviembre de 2005.

LITERATURA CITADA

- ADGER, W.N., T.P. HUGHES, C. FOLKE, S.R. CARPENTER y J. ROCKSTRÖM. 2005. Social-ecological resilience to coastal disasters. *Science* 309: 1036-1039.
- ALLAN, J.D., R. ABELL, Z. HOGAN, C. REVENGA, B.W. TAYLOR, R.L. WELCOME y K. WINEMILER. 2005. Overfishing of inland waters. *BioScience* 55: 1041-1051.
- BÄRLOCHER, F. y M. CORKUM. 2003. Nutrient enrichment overwhelms diversity effects in leaf decomposition by stream fungi. *Oikos* 101: 247-252.
- BENDA, L., L. POFF, D. MILLAR, T. DUNNE, G. REEVES, G. TESS y M. POLLOCK. 2004. The network dynamics hypothesis: How channel networks structure riverine habitats. *BioScience* 54: 413-427.
- BERGSTROM, J.C., K.J. BOYLE y G.L. POE (eds.). 2001. *The economic value of water quality*. Edward Elgar Publishing, Northampton, MA., USA.
- BILTON, D.T., J.R. FREELAND y B. OKAMURA. 2001. Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 159-181.
- BOHONAK, A.J. y D.G. JENKINS. 2003. Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecology Letters* 6: 783-796.
- CARDINALE, B.J. y M.A. PALMER. 2002. Disturbance

BIODIVERSIDAD EN CORRIENTES Y SERVICIOS DEL ECOSISTEMA

- moderates biodiversity-ecosystem function relationships: Experimental evidence from caddisflies in stream mesocosms. *Ecology* 83: 1915-1927.
- CARDINALE B.J., M.A. PALMER y S.L. COLLINS. 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* 415: 426-429.
- CASTELLE, A.J., A.W. JOHNSON, y C. CONOLLY. 1994. Wetland and stream buffer requirements – a review. *Journal of Environmental Quality* 23: 878-882.
- CHESHIRE, K., L. BOYERO y R.C. PEARSON. 2005. Food webs in tropical Australian streams: shredders are not scarce. *Freshwater Biology* 50: 748-769.
- COVICH, A.P. 1988a. Geographical and historical comparisons of neotropical streams: Biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 361-386.
- COVICH, A.P. 1988b. Atyid shrimp in the headwaters of the Luquillo Mountains, Puerto Rico: filter feeding in natural and artificial streams. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 23: 2108-2113.
- COVICH, A.P. 2005. Ecosystem processes. Pp. 1535-1556, in M.G. Anderson y J.J. McDonnell (eds.): *Encyclopedia of Hydrological Sciences*, John Wiley and Sons, New York, USA.
- COVICH, A.P. 2006. Dispersal-limited biodiversity of tropical insular streams. *Polish Journal of Ecology*. (In press)
- COVICH, A.P., T.A. CROWL, S.L. JOHNSON y M. PYRON. 1996. Distribution and abundance of tropical freshwater shrimp along a stream corridor: Response to disturbance. *Biotropica* 28: 484-492.
- COVICH, A.P. y W.H. MCDOWELL. 1996. The stream community. Pg. 433-460, in Reagan, D.P. y R.B. Waide (eds.): *The food web of a tropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- COVICH A.P., M.A. PALMER y T.A. CROWL. 1999. Role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. *BioScience* 49: 119-127.
- COVICH, A.P., T.A. CROWL y F.N. SCATENA. 2003. Effects of extreme low flows on freshwater shrimps in a perennial tropical stream. *Freshwater Biology* 48: 1199-1206.
- COVICH, A.P., M.C. AUSTEN, F. BARLOCHER, E. CHAUVET, B.J. CARDINALE, C.L. BILES, P. INCHAUSTI, O. DANGLES, M. SOLAN, M.O. GESSNER, B. STATZNER y B. MOSS. 2004a. The role of biodiversity in the functioning of freshwater and marine benthic ecosystems. *BioScience* 54: 767-775.
- COVICH, A.P., K.C. EWEL, R.O. HALL, P.G. GILLER, D. MERRITT y W. GOEDKOP. 2004b. Ecosystem services provided by freshwater benthos. Pp. 137-159 in D. Wall (ed.): *Sustaining biodiversity and ecosystem services in soils and sediments*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- COVICH, A.P., T.A. CROWL y T. HEARTSILL-SCALLEY. 2006. Effects of drought and hurricane disturbances on headwater distributions of palaemonid river shrimp (*Macrobrachium* spp.) in the Luquillo Mountains, Puerto Rico. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 99-107.
- CROWL, T.A., W.H. MCDOWELL, A.P. COVICH y S.L. JOHNSON. 2001. Species-specific responses in leaf litter processing in a tropical headwater stream (Puerto Rico). *Ecology* 82: 775-783.
- CROWL, T.A., V. WELSH, T. HEARTSILL-SCALLEY y A.P. COVICH. 2006. Effects of different types of conditioning on rates of leaf-litter shredding by *Xiphocaris elongata*, a Neotropical freshwater shrimp. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 196-206.
- DANG, C.K., E. CHAUVET y M.O. GESSNER. 2005. Magnitude and variability of process rates in fungal diversity-litter decomposition relationships. *Ecological Letters* 8: 1129-1137.
- DOBSON, M. 2004. Freshwater crabs in Africa. *Freshwater Forum* 21: 3-26.
- DOBSON, M., A. MAGANA, J. MATHOOKO y F.K. NDEGWA. 2002. Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics. *Freshwater Biology* 47: 909-919.
- DUDGEON, D. y K.K.Y. WU. 1999. Leaf litter in a tropical stream: food or substrate for macroinvertebrates? *Archiv für Hydrobiologie* 146: 65-82.
- EFFENBERGER, M., G. SAILER, C. TOWNSEND y C.C. MATTHAEI. 2006. Local disturbance history and habitat parameters influence the microdistribution of stream invertebrates. *Freshwater Biology* 51: 312-332.
- EHRlich, P.R. y B. WALKER. 1998. Rivets and redundancy. *BioScience* 48: 387.
- ENGELHARDT, K.A.M. y M.E. RITCHIE. 2001. Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services. *Nature* 411: 687-689.
- ENGELHARDT, K.A.M. y M.E. RITCHIE. 2002. The effect of aquatic plant species richness on wetland ecosystem processes. *Ecology* 83: 2911-2924.
- EWEL, K.C. 1997. Water quality improvements by wetlands. Pp. 329-344, in G.C. Daily (ed.): *Nature's services: Societal dependence on natural ecosystems*, Island Press, Washington, D.C., USA.
- FARBER, S., R. COSTANZA, D.L. CHILDRESS, J. ERICKSON, K. GROSS, M. GOVE, C.S. HOPKINSON, J. KAHN, S. PINCETL, A. TROY, P. WARREN y M. WILSON. 2006. Linking ecology and economics for ecosystem management. *BioScience* 56: 117-129.
- FITTKAU, E.J. 1964. Remarks on limnology of central-Amazon rain-forest streams. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 15: 1092-1096.

- FLECKER, A.S. 1996. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology* 77: 1845-1854.
- GILLER, P.S., H. HILLEBRAND, U.G. BERNINGER, M.O. GESSNER, S. HAWKINS, P. INCHAUSTI, C. INGLIS, H. LESLIE, B. MALMQVIST, M.T. MONAGHAN, P.J. MORIN y G. O'MULLAN. 2004a. Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos* 104: 423-436.
- GILLER, P.S., A.P. COVICH, K.C. EWEL, R.O. HALL, JR. y D.M. MERRITT. 2004b. Vulnerability and management of ecological services in freshwater systems. Pp. 137-159, *in* D. Wall (ed.): *Sustaining biodiversity and ecosystem services in soils and sediments*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- GONÇALVES, J.F., M.A.S. GRAÇA y M. CALLISTO. 2006. Leaf-litter breakdown in 3 streams in temperate, Mediterranean, and tropical Cerrado climates. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 344-355.
- GRAÇA, M.A.S., C. CRESSA, M.O. GESSNER, M.J. FELO, K.A. CALLIES y C. BARRIOS. 2001. Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. *Freshwater Biology* 46: 947-957.
- GRAÇA, M.A.S., S.F. BÄRLOCHER y M.O. GESSNER. 2005. *Methods to study litter decomposition: a practical guide*. Springer-Verlag, New York, USA.
- GROSHOLZ, E.D. 2005. Recent biological invasion may hasten invasional meltdown by accelerating historical introductions. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 102: 1088-1091.
- HEAL, G.M., E.B. BARBIER, K.J. BOYLE, A.P. COVICH, S.P. GLOSS, C.H. HERSHLER, J.P. HOEHN, C.M. PRINGLE, S. POLASKY, K. SEGERSON y K. SHRADER-FRECHETTE. 2005. *Valuing Ecosystem Services: Toward Better Environmental Decision-Making*. National Research Council, Washington, D.C., USA.
- HEARD, S.B. 1994. Processing chain ecology: resource condition and interspecific interactions. *Journal of Animal Ecology* 63: 451-464.
- HEARD, S.B. 1995. Short-term dynamics of processing chain systems. *Ecological Modeling* 80: 57-68.
- HEARD, S.B. y J.S. RICHARDSON. 1995. Shredder-collector facilitation in stream detrital food webs: Is their enough evidence? *Oikos* 72: 359-366.
- HENDERSON, P.A. y I. WALKER. 1986. On the leaf litter community of the Amazonian blackwater stream Tarumazinho. *Journal of Tropical Ecology* 2: 1-17.
- HOOPER, D.U., F.S. CHAPIN, J.J. EWEL, A. HECTOR, P. INCHAUSTI, S. LAVOREL, J.H. LAWTON, D.M. LOREAU, S. NAEEM, B. SCHMID, H. SETALA, A.J. SYMSTAD, J. VANDERMEER y D.A. WARDLE. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- HURYN, A.D., V.M. BUTZ-HURYN, C.J. ARBUCKLE y L. TSOMIDES. 2002. Catchment land-use, macroinvertebrates and detritus processing in headwater streams: Taxonomic richness versus function. *Freshwater Biology* 47: 401-415.
- IRONS, J.G., M.W. OSWOOD, J.R. STOUT y C.M. PRINGLE. 1994. Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: Is temperature really important? *Freshwater Biology* 32: 401-411.
- JONSSON, M. y B. MALMQVIST. 2003a. Mechanisms behind positive diversity effects on ecosystem functioning: testing the facilitation and interference hypotheses. *Oecologia* 134: 554-559.
- JONSSON, M. y B. MALMQVIST. 2003b. Importance of species identity and number for process rates within different stream invertebrate functional feeding groups. *Journal of Animal Ecology* 72: 453-459.
- JONSSON M, O. DANGLES, B. MALMQVIST y F. GUÉROLD. 2002. Simulating species loss following perturbation: assessing the effects on process rates. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 269: 1047-1052.
- KINZIG A.P., S.W.PACALA y D. TILMAN. 2002. *The functional consequences of biodiversity: empirical progress and theoretical extensions*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- LARNED, S.T., R.A. KINZIE, A.P. COVICH y C.T. CHONG. 2003. Detritus processing by endemic and non-native Hawaiian stream invertebrates: a microcosm study of species-specific effects. *Archiv für Hydrobiologie* 156: 241-254.
- LEECERF, A., M. DOBSON, C.K. DANG y E. CHAUVET. 2005. Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia* 146: 432-442.
- LEPORI, F., D. PALM y B. MALMQVIST. 2005. Effects of stream restoration on ecosystem functioning: detritus retentiveness and decomposition. *Journal of Applied Ecology* 42: 228-238.
- LEWIS, J.R., W.M., S.K. HAMILTON y J.F. SANDERS, III. 1995. Rivers of northern South America. Pp. 519-536, *in* C.E. Cushing, K.W. Cummins and G.W. Minshall (eds.): *River and stream ecosystems*, Elsevier, Amsterdam.
- LODGE, D.J., W.H. MCDOWELL y C.P. MCSWINEY. 1994. The importance of nutrient pulses in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 384-387.
- LOOMIS, J., P. KENT, L. STRANGE, K. FAUSCH y A. COVICH. 2000. Measuring the total economic value of restoring ecosystem services in an impaired river basin: results from a contingent valuation survey. *Ecological Economics* 33: 103-117.
- LOREAU M, S. NAEEM y P. INCHAUSTI. 2002. *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford (United Kingdom): Oxford

BIODIVERSIDAD EN CORRIENTES Y SERVICIOS DEL ECOSISTEMA

- University Press.
- LOREAU M, N. MOUQUET y A. GONZALEZ. 2003. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 12765-12770.
- LOWRANCE, R.R. 1998. Riparian forest ecosystems as filters for nonpoint-source pollution. Pp. 113-141, *in* M.L. Pace and P.M. Groffman (eds.): *Successes, limitations, and frontiers in ecosystem science*. Springer-Verlag, New York.
- LUCK, G.W., G.C. DAILY y P.R. EHRlich. 2003. Population diversity and ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 331-336.
- MALMQVIST, B. y S. RUNDLE. 2002. Threats to the running water ecosystems of the world. *Environmental Conservation* 29: 134-153.
- MARCH, J.G., J.P. BENSTEAD, C.M. PRINGLE y M.R. RUEBEL. 2001. Linking shrimp assemblages with rates of detrital processing along an elevational gradient in a tropical stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 470-478.
- MATHURIAU, C. y E. CHAUVET. 2002. Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society* 21: 384-396.
- MCCABE, D.J. y N.J. GOTELLI. 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia* 124: 270-279.
- MEYER, J.L. y J.B. WALLACE. 2001. Lost linkages and lotic ecology: Rediscovering small streams. Pp. 295-317, *in* M. Press, N. Huntly and S. Levin (eds.): *Ecology: Achievement and challenge*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- MEYERBECK, M. 2004. The global change of continental aquatic systems: dominant impacts of human activities. *Water Science and Technology* 49: 73-83.
- MIKOLA J., V. SALONEN y H. SETALA. 2002. Studying the effects of plant species richness on ecosystem functioning: does the choice of experimental design matter?. *Oecologia* 133: 594-598.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. 2006. *Ecosystems and human well-being: A framework for assessment*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- MONTGOMERY, D.R. 1999. Process domains and the river continuum. *Journal of the American Water Resources Association* 35: 397-410.
- MOSS, B. 2005. Rapid shredding of leaves by crabs in a tropical African streams. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 29: 147-150.
- NAEEM., S. 2002. Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. *Ecology* 83: 1537-1552.
- NAKANO, S. y M. MURAKAMI. 2001. Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 166-170.
- O'CONNOR, P.J., A.P. COVICH, F.N. SCATENA y L.L. LOOPE. 2000. Non-indigenous bamboo along headwater streams of the Luquillo Mountains, Puerto Rico: leaf fall, aquatic leaf decay and patterns of invasion. *Journal of Tropical Ecology* 16: 499-516.
- PALMER, M.A., A.P. COVICH, S. LAKE, P. BIRO, J.J. BROOKS, J. COLE, C. DAHM, W., J. GIBERT, GOEDKOOP, K. MARTENS, J. VERHOEVEN y W. VAN DE BUND. 2000. Linkages between aquatic sediment biota and life above sediments as potential drivers of biodiversity and ecological processes. *BioScience* 50: 1062-1075.
- POWER, M.E. y W.E. DIETRICH. 2002. Food webs in river networks. *Ecological Research* 17: 451-471.
- PYRON, M., A.P. COVICH y R.W. BLACK. 1999. On the relative importance of pool morphology and woody debris to distributions of shrimp in a Puerto Rican headwater stream. *Hydrobiologia* 405: 207-215.
- RESH, V.H., A.V. BROWN, A.P. COVICH, M.E. GURTZ, H.W. LI, G.W. MINSHALL, S.R. REICE, A.L. SHELDON, J.B. WALLACE y R. WISSMAR. 1998. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 433-455.
- RICCIARDI, A. 2001 - Facilitative interactions among aquatic invaders: is an "invasional meltdown" occurring in the Great Lakes?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 2513-2525.
- RICCIARDI, A. 2004. Assessing species invasions as a cause of extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 619.
- RICCIARDI, A. y J.B. RASMUSSEN. 1999. Extinctions rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology* 13: 1220-1222.
- RINCON, J. y I. MARTINEZ. 2006. Food quality and feeding preferences of *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae). *Journal of the North American Benthological Society* 25: 207-213.
- ROSEMOND, A.D., C.M. PRINGLE y A. RAMIREZ. 1998. Macroconsumer effects on insect detritivores and detritus processing in a tropical stream. *Freshwater Biology* 39: 515-523.
- ROSSI, V., E.B.A. TODESCHI, A. GANDOLFI, M. INVIDIA y P. MENOZZI. 2002. Hypoxia and starvation tolerance in individuals from a riverine and a lacustrine population of *Darwinula stevensoni* (Crustacea: Ostracoda). *Archiv für Hydrobiologie* 154: 151-171.
- RUEDA-DELGADO, G., K.M. WANTZEN y M.B. TOLOSA. 2006. Leaf-litter decomposition in an Amazonian floodplain stream: effects of seasonal hydrological changes. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 233-249.
- SIMBERLOFF, D.S. y D. B. VON HOLLE. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32
- SRIVASTAVA, D.S. y M. VELLEND. 2005. Biodiversity – ecosystem function research: is it relevant to

- conservation? *Annual Review of Ecology and Systematics* 36: 267-294.
- STOUT, R. J. 1989. Effects of condensed tannins on leaf processing in mid-latitude and tropical streams: a theoretical approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1097-1106.
- TILMAN, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455-1470.
- VANNOTE, R., G.W. MINSHALL, K.W., CUMMINS, J.R. SEDELL y C.E. CUSHING. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.
- WALKER, B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6: 18-23.
- WALLACE J.B. y J.R. WEBSTER. 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology* 41: 115-139.
- WALLACE J.B., S.L. EGGERT, J.L. MEYER y J.R. WEBSTER. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* 277: 102-104.
- WALLACE, J.B. y J.J. HUTCHENS. 2000 - Effects of invertebrates in lotic ecosystem process. Pp. 73-96, in Coleman, D.C. y Hendrix, P.F. (eds.): *Invertebrates as webmasters in ecosystems* - CABI Publishing, Oxon, United Kingdom.
- WANTZEN, K.M., R. WAGNER, R. SUETFELD y W.J. JUNK. 2002. How do plant-herbivore interactions of trees influence coarse detritus processing by shredders in aquatic ecosystems of different latitudes? *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 28: 815-821.
- WANTZEN, K.M. y R. WAGNER. 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a Neotropical – temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 216-233.
- WARDLE, D. y O. ZACKRISSON. 2005. Effects of species and functional group loss on island ecosystem properties. *Nature* 435: 806-810.
- WHILES, M.R., K.R. LIPS, C.M. PRINGLE, S.S. KILHAM, R.J. BIXBY, R.J. BRENES, S. CONNELLY, J.C. COLON-GAUD, M. HUNTE-BROWN, A.D. HURYN, C. MONTGOMERY y S. PETERSON. 2006. The effects of amphibian population declines on the structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 27-34.
- WRIGHT, J.P. y A.S. FLECKER. 2004. Deforesting the riverscape: the effects of wood on fish diversity in a Venezuelan piedmont stream. *Biological Conservation* 120: 439-447.
- WRIGHT, J.P., S. NAEEM, A. HECTOR, C. LEHMAN, P.B. REICH, B. SCHMID y D. TILMAN. 2006. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters* 9: 111-120.
- WRIGHT, M.S. y A. P. COVICH. 2005a. The effect of macroinvertebrate exclusion on leaf breakdown rates in a tropical headwater stream. *Biotropica* 37: 403-408.
- WRIGHT, M.S. y A.P. COVICH. 2005b. Relative importance of bacteria and fungi in a tropical headwater stream: leaf decomposition and invertebrate feeding preference. *Microbial Ecology* 20: 1-11.
- ZIMMERMAN, J.K.H. y A.P. COVICH. 2003. Distribution of juvenile crabs (*Epilobocera sinuatifrons*) in two Puerto Rican headwater streams: effects of pool morphology and past land-use legacies. *Archiv für Hydrobiologie* 158: 343-357.

Recibido 21 de Mayo de 2006; revisado 19 de julio de 2006; aceptado 9 de septiembre de 2006.