



## Deriva de macroinvertebrados acuáticos en un afluyente del río Bayate, Sierra del Rosario, Cuba

Orestes C. BELLO GONZÁLEZ<sup>1\*</sup>, Gabriel E. CURBELO<sup>2</sup>, Yanni FONTENLA<sup>2</sup>, Frank D. BOTELLO<sup>2</sup>, Ismavy de la C. CASTILLO<sup>2</sup>, Mayra SANTALLA<sup>2</sup> y Raúl BENÍTEZ<sup>2</sup>

1. Instituto de Ecología y Sistemática, Carretera de Varona No. 11835 e/Oriente y Lindero, La Habana 19, CP 11900, Cuba

2. Facultad de Biología, Universidad de La Habana, calle 25 e/ I y J, Vedado, Plaza de la Revolución

\*Autor para correspondencia: obello@ecologia.cu

**Resumen.** Los macroinvertebrados son un elemento clave de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas lóticos. La deriva está entre los principales mecanismos de dispersión de los estadios inmaduros de este grupo y es un proceso fundamental en la estructuración de las comunidades acuáticas. Se han publicado muy pocos estudios sobre la deriva en ríos de las islas del Caribe, ninguno de ellos de Cuba. En la presente investigación fueron identificados los principales taxones que participan en el proceso de deriva y caracterizados sus patrones de abundancia en la columna de agua a lo largo de un ciclo de 24 horas. Fueron colocadas dos redes de deriva, que fueron sustituidas en lapsos de una hora y media en un arroyo de segundo orden bien conservado. Aguas arriba del sitio donde se colocaron las redes se muestreo la comunidad bentónica en el sustrato rocoso y en la hojarasca. El 74,29 % de los taxones encontrados en el lecho del río se encontraron en la deriva. Fue observado un incremento de la deriva durante las horas de la noche y la madrugada, con un máximo entre 3:30 a 5:00 am para tricópteros, coleópteros (Elmidae) y efemerópteros con una densidad de deriva de 45,95 ind/100m<sup>3</sup>. Durante las horas de luz se registró una baja actividad, con la excepción del atardecer, donde dominaron ácaros y ostrácodos. Los ejemplares de tricópteros y efemerópteros capturados en el fondo tuvieron tallas significativamente mayores que aquellos encontrados derivando. La deriva más intensa en las horas de oscuridad y el menor tamaño de las larvas de tricópteros y efemerópteros que se desplazaban en la columna de agua en relación con las encontradas en el fondo pudieran ser evidencias de una estrategia para reducir el riesgo de depredación.

**Palabras clave:** ritmo circadiano, bentos

**Abstract.** *Drift of aquatic macroinvertebrates in an affluent of Bayate river, Sierra del Rosario, Cuba.* The macroinvertebrates are a key element of the structure and functioning of lotic ecosystems. The drift is one of the principal mechanisms of dispersion of the immatures of this group and a fundamental process in the structuration of the aquatic communities. Few studies about the drift in rivers of the Caribbean islands have been published, none of them of Cuba. In this research we identified the principal taxa of macroinvertebrates which make part of the drift and we characterized their patterns of abundance in the water column along a cycle of 24 hours. There were placed two drift nets, which were replaced in lapses of hour and a half in a well conserved second order stream. Immediately upstream it was sampled the benthic community in rocky substratum and leaf litter. 74,29 % of the taxa founded in the bottom took part in the drift. An increase of the drift was observed during the night and dawn hours, with a maximum between 3:30 to 5:00 am for caddysflies, beetles (Elmidae) and mayflies and a drift density of 45, 95 ind/100 m<sup>3</sup>. During the light hours a low activity was recorded, with the exception of the late afternoon, where they dominated mites and ostracods. The specimens of caddysflies and mayflies captured in the benthos had significantly major size that those founded in the drift. The most intense drift in the hours of darkness and the minor size of the drifting larvae of caddysflies and mayflies in relation with those founded in the bottom may be related to a strategy to reduce the risk of predation.

**Keywords:** circadian rhythm, benthos

Recibido el 15 de junio de 2015; aceptado el 5 de diciembre de 2015. Editor asociado: Carlos A. Mancina

## INTRODUCCIÓN

Los macroinvertebrados, comprendidos como aquellos invertebrados con longitud igual o superior a los 500  $\mu\text{m}$ , son el grupo más representativo y diverso en los ecosistemas de aguas corrientes (Allan, 1995). Debido a que utilizan una gama amplia de recursos tróficos, pueden ser utilizados como un valioso descriptor de la dinámica funcional, estructural y energética de los ríos (Aguirre-Pabón *et al.*, 2012). El modo de vida sedentario de estos organismos, junto a su largo ciclo de vida, permiten su empleo en análisis espaciales y temporales de las perturbaciones en los ecosistemas acuáticos (Helawell, 1986; Rosenberg y Resh, 1993).

La deriva está entre los mecanismos más importantes de dispersión y colonización de los hábitats en los ecosistemas lóticos (Waters, 1972). Definida como el transporte río abajo de números sustanciales de organismos (en este caso de macroinvertebrados) en la columna de agua (Allan, 1995). Es un proceso muy importante para el equilibrio entre los niveles tróficos (Elliot, 1967; Allan, 1995). Según Statzner *et al.* (1984) la deriva es influenciada por la interacción de un gran número de factores dispuestos jerárquicamente. Tanto factores abióticos (velocidad del agua, composición química, temperatura y fotoperiodo) como bióticos (densidad de las comunidades y poblaciones bentónicas, disponibilidad de recursos alimenticios, depredación, competencia) que afectan directa o indirectamente la estructura de las comunidades e influyen en este proceso (Otto, 1976; Krueger y Cook, 1981; Hieber *et al.*, 2003; Fairchild y Holomuzki, 2005; Ríos-Touma, 2012).

Numerosos estudios han registrado patrones de periodicidad diaria en la deriva de macroinvertebrados, resultados que han sido interpretados como adaptaciones evolutivas para la evasión de depredadores visualmente activos durante el día (Allan, 1995). En estos casos, se muestra una tendencia baja y constante en el número de individuos durante el día, seguida por incrementos dramáticos durante la noche (Tanaka, 1960; Waters, 1962; Culp *et al.*, 1990; Flecker, 1992a; McIntosh y Townsend, 1994). Este tipo de deriva llamada "conductual" (Allan y Castillo, 2007), ocurre generalmente en respuesta a condiciones físico-dinámicas o biológicas desfavorables como la escasez de recursos alimenticios, refugios o la presión de la

depredación (Shearer *et al.*, 2002).

Los resultados obtenidos en algunos arroyos del Neotrópico son muy diferentes a los de las regiones templadas debido a la abundancia en los primeros de larvas de camarones (Ramírez y Pringle 1988; Pringle y Ramírez 1998). En las islas del Caribe se han desarrollado, que sepamos, dos estudios centrados en la deriva. March *et al.* (1998) encontraron importantes números de larvas de camarones derivando en un río de Puerto Rico. En un estudio que abarcó a todos los macroinvertebrados, Bass (2004), encontró evidentes patrones diarios de deriva en varios taxones en un río de la pequeña isla de Dominica. En los ríos y arroyos cubanos no existe evidencia de una gran abundancia de larvas de camarones (Naranjo *et al.* 2014) lo que unido al elevado número de endemismos en algunos grupos generalmente muy activos en la deriva, como los efemerópteros y tricópteros, le otorga un especial interés al estudio de este fenómeno. En Cuba los estudios referidos a los macroinvertebrados fluviales se han centrado fundamentalmente en la composición taxonómica de las comunidades, su diversidad y el empleo como bioindicadores (Naranjo *et al.* 2014). Con esta investigación nos propusimos identificar los principales taxones que participan en el proceso de deriva y caracterizar sus patrones de abundancia en la columna de agua a lo largo de un ciclo de 24 horas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de trabajo

Las recolectas se realizaron en un afluente de segundo orden del río Bayate a unos 6 km al oeste del poblado de Las Terrazas, Sierra del Rosario, provincia Artemisa, a 240 msnm. El área se encuentra sobre rocas ultramáficas. La estación de recolecta (22° 50' 79" N y 82° 59' 04" W) se ubicó en un punto del arroyo con una cobertura del cauce por la vegetación riparia superior al 50%. En el lecho predominaron las rocas, de entre cinco y 20 cm de diámetro. No se apreció acumulación de sedimentos aunque si eran frecuentes los depósitos de hojarasca alóctona. No existían fuentes contaminantes, represamientos o alguna otra alteración antropogénica apreciable aguas arriba.

### Estimación de la densidad de deriva

La densidad de deriva, entendida como el número de individuos por unidad de volumen filtrado por la

red por unidad de tiempo (Allan 1995), fue calculada mediante la ecuación:

$$\text{Densidad de deriva} = [(N)(100)]/[(t)(W)(H)(V) (3600s/h)]$$

Donde N representa el número de invertebrados en una muestra; t, el tiempo, en horas, que la red estuvo en el agua; W, el ancho de la red en metros; H, altura media de la columna de agua en la boca de la red, en metros y V, la velocidad media del agua en la boca de la red, en m/s (Smok, 2007). La densidad se calculó para los horarios donde se colectaron el mayor y el menor número de individuos. Debido a la elevada frecuencia de sustitución de las redes y a la poca cantidad de materia en suspensión no consideramos que las redes hayan sido taponadas de manera significativa por lo que no realizamos ajustes al respecto.

#### *Macroinvertebrados en la deriva y en el bentos*

Los muestreos se realizaron durante un periodo de 24 horas desde las 6:30 pm del 29 hasta las 6:30 pm del 30 de junio del 2015. Se utilizaron redes de deriva (Fig. 1) de 250 µm de luz de malla con una abertura de boca de 30 cm de ancho por 20 cm de alto; el largo desde la boca hasta el fondo de las redes fue de 60 cm. Se colocaron dos redes de deriva que debido a la poca profundidad del arroyo tocaron fondo a los 10 cm. Las redes fueron sustituidas cada una hora y media; su contenido fue concentrado y depositado en frascos con alcohol etiquetados. Luego de terminar el muestreo de 24 horas se recolectaron los macroinvertebrados bentónicos en dos microhábitats (hojarasca y piedras), aguas arriba de la ubicación de las redes.

En la hojarasca se marcó un cuadrante con las mismas dimensiones de la boca de las redes de deriva y todo el material incluido fue revisado sobre una bandeja blanca. Las piedras fueron removidas del fondo a lo largo de cinco metros mientras con la ayuda de una red se capturaba el material desprendido. Los macroinvertebrados se separaron y depositaron en frascos con alcohol al 90%. Se tomaron muestras de ambos microhábitats en la zona de remansos y en la de rabiones.

Los macroinvertebrados fueron agrupados por morfoespecies e identificados bajo el microscopio estereoscópico con la ayuda de claves taxonómicas

(Alayo, 1974; González y Naranjo, 2007; Merritt y Cummins, 1996; Naranjo y Trapero, 2008). Las mediciones de longitud total de los efemerópteros y



Figura 1. Red de deriva colocada en posición para capturar los macroinvertebrados en la columna de agua un afluyente del río Bayate, Sierra del Rosario, Cuba.

*Figure 1. Drift net in position to capture the macroinvertebrates in the water column in the affluent of the Bayate river, Sierra del Rosario, Cuba.*

tricópteros se realizaron con papel milimetrado bajo el microscopio estereoscópico. Los ejemplares recolectados se encuentran depositados en la Colección de Trabajo del Grupo de Aguas Interiores del Instituto de Ecología y Sistemática.

#### *Análisis de datos*

Las variaciones en las tallas entre los ejemplares del bentos y de la deriva fueron analizadas estadísticamente; a partir de los datos de las mediciones de los efemerópteros y tricópteros ya que estos grupos tuvieron el mayor número de ejemplares. Se aplicó la prueba de Shapiro-Wilk para comprobar la premisa de normalidad y una prueba U de Mann-Whitney ( $\alpha=0,05$ ) para analizar si existían diferencias estadísticamente significativas. Los cálculos se hicieron empleando el programa Statistica v. 8.0 (Statsoft, 2007).

## **RESULTADOS**

### *Composición taxonómica y abundancia de los macroinvertebrados en la deriva y el bentos*

La identidad taxonómica de los macroinvertebrados encontrados y el número de ejemplares capturados

en el bentos y en las redes de deriva aparecen en la Tabla 1. En total se identificaron 22 taxones de macroinvertebrados. Aproximadamente las 3/4 partes (74,3%) de los taxones encontrados en la comunidad bentónica fueron hallados también participando en la deriva. Los odonatos, hirudíneos, turbelarios y un ejemplar perteneciente a la familia Gyrinidae (Coleoptera) solo estuvieron presentes en el bentos y algunas familias de coleópteros fueron encontradas solamente en la deriva.

#### *Densidad y patrones de deriva*

En cuanto a la densidad de deriva se observó un máximo principal en el intervalo de 3:30 a 5:00 am con una densidad de macroinvertebrados que alcanzó

los 45,95 individuos por 100 metros cúbicos (ind/100m<sup>3</sup>) que contrasta fuertemente con la menor densidad registrada, de tan solo 2,74 ind/100m<sup>3</sup> en el horario de 8:00 a 9:30 am. Al analizar el comportamiento del número de individuos/taxón capturados por las redes de deriva a lo largo del ciclo de 24 h (Fig. 2) se observan tres patrones diferentes:

- I. Con dos picos principales, el primero en horas de la madrugada, entre las 2:00 y las 5:00 am y el segundo coincidiendo con el crepúsculo entre las 8:00 y 9:30 pm. Este caso correspondió a los efemerópteros y menos claramente a los quironómidos.
- II. Con un pico principal en horas de la madrugada, entre las 3:30 y las 5:00 am. Se observó en los

Tabla 1. Composición taxonómica y abundancia de los macroinvertebrados recolectados derivando y en el lecho de un afluente del río Bayate, Sierra del Rosario, Cuba.

*Table 1. Taxonomic composition and abundance of the macroinvertebrates captured drifting and in the bottom of the affluent of the Bayate river, Sierra del Rosario, Cuba*

PHYLUM	CLASE	ORDEN	FAMILIA	Número de individuos				
				Bentos	Deriva			
Arthropoda	Insecta	Ephemeroptera	Caenidae	46	17			
			Leptohyphidae	10	9			
			Baetidae	13	98			
				Trichoptera		118	78	
				Diptera				
					Chironomidae	6	57	
					Simuliidae	3	12	
					Ceratopogonidae	-	1	
					Dixidae	1	5	
				Coleoptera	Elmidae	2	44	
					Staphylinidae	-	1	
					Scirtidae	5	7	
					Curculionidae	-	2	
					Hydrophilidae	-	1	
						Gyrinidae	1	-
						Veliidae	1	17
				Hemiptera				
				Odonata (Zygoptera)		2	-	
				Odonata (Anisoptera)		7	-	
			Arachnida	Acari		9	47	
		Annelida	Hirudinae			51	-	
		Platyhelminthes	Turbellaria			2	-	
Mollusca	Gasteropoda			2	9			
Crustacea	Ostracoda			1	64			

tricópteros y también en los coleópteros de la familia Elmidae.

III. Con un pico principal al final de la tarde, entre las 5:00 y las 6:30 pm. Se observó en los ostrácodos y también en los ácaros, aunque ambos grupos parecen tener picos secundarios, siempre durante las horas de luz.

En general, se observó un incremento de la deriva durante las horas de la noche y la madrugada y una baja actividad durante las horas de luz (Fig. 2), con la excepción de las últimas horas de la tarde con los máximos de ácaros y ostrácodos.

*Variaciones en las tallas de los individuos entre el bentos y la deriva*

El tamaño de los ejemplares de efemerópteros y tricópteros capturados en el bentos fue claramente

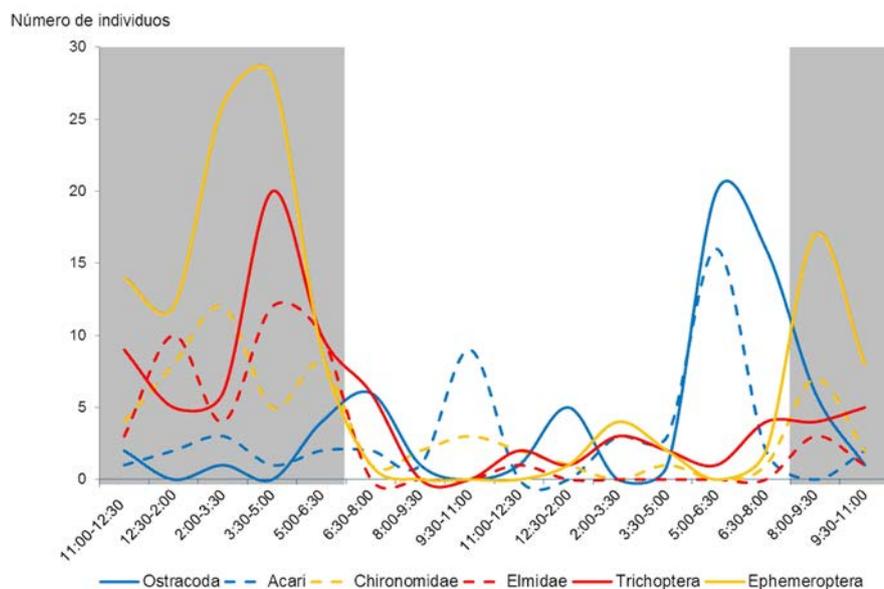


Figura 2. Número de individuos de los principales taxones de macroinvertebrados capturados derivando durante un periodo de 24 horas en un afluente del río Bayate, Sierra del Rosario, Cuba. Las áreas grises corresponden a las horas de oscuridad.

*Figure 2. Number of specimens of the main taxons of macroinvertebrates captured drifting along a 24h period in the affluent of the Bayate river, Sierra del Rosario, Cuba. The shaded areas represents to the hours of darkness*

mayor al de los capturados derivando (Fig. 3). Para cada uno de estos órdenes se hallaron diferencias estadísticamente significativas ( $U, p < 0,05$ ) entre el tamaño de los individuos capturados en el bentos y aquellos procedentes de la deriva.

## DISCUSIÓN

El elevado número de taxones bentónicos capturados por las redes de deriva (74,3%) indica que la mayor parte de los taxones se desplazan en la columna de agua. La ausencia o el muy bajo número en la deriva de grupos como odonatos, hirudíneos, turbelarios y coleópteros ha sido registrada en estudios previos (Bass, 2004; Rodríguez-Barrios *et al.*, 2007). Los contrastantes valores de la densidad de deriva, muy bajos durante las horas de luz en relación a los registrados en horas de oscuridad, sugieren que la deriva en el sitio de estudio es fundamentalmente conductual, o sea, que los individuos entran a la columna de agua generalmente como parte de su comportamiento y no por accidente. La mayor actividad de deriva en las horas

de oscuridad, con máximos en horas de la madrugada o primeras horas de la noche en efemerópteros, dípteros, tricópteros y coleópteros de la familia Elmidae ha sido encontrada en otros estudios (Ramírez y Pringle, 2001; Bass, 2004; Thornton, 2008; Aguirre-Pabón *et al.*, 2012).

Estos patrones parecen responder a comportamientos evasivos ante el riesgo de depredadores visuales diurnos (Flecker, 1992a; Allan, 1995; Pringle y Ramírez, 1998). Los ácaros fueron más activos en las horas diurnas, lo que coincide con resultados previos (Allan 1995), su presencia fue mayor al atardecer. Los ostrácodos también tuvieron una tendencia a derivar durante las horas del día, coincidiendo este resultado con el estudio realizado por Clifford (1972). Asumiendo que los patrones con picos nocturnos en los insectos son parte de una

estrategia para reducir el riesgo de depredación; entonces la abundancia durante el día de ostrácodos y ácaros, podría deberse a la pequeña talla de los individuos. El tamaño reducido haría poco detectables para los predadores a ostrácodos y ácaros aún en las horas de luz por lo que no cabría esperar

una deriva nocturna preferente. Esta explicación solo es parcialmente satisfactoria, ya que cabría entonces esperar para estos grupos una deriva más o menos constante e independiente de la hora y no los picos observados al final de la tarde para los que no contamos con una explicación satisfactoria.

El menor tamaño de las larvas de tricópteros y efemerópteros capturadas en las redes de deriva respecto a las encontradas en el lecho de arroyo puede estar relacionado también con un mecanismo para reducir el riesgo de depredación (Allan, 1978). De esta forma, las larvas de menor tamaño derivan preferentemente ya que son menos visibles para los predadores, especialmente los peces larvívoros, de los que se observaron varios ejemplares en el sitio de trabajo.

Las hembras de ambos órdenes suelen depositar masas de huevos de los que eclosionan un gran número de larvas. Estas larvas inicialmente ocupan un área relativamente pequeña y dependen de los mismos recursos por lo que la deriva en esos primeros instares posibilitaría, además, la dispersión y el hallazgo de sitios con mayor disponibilidad de recursos reduciendo la competencia intraespecífica.

En el afluente estudiado la mayor parte de los taxones de macroinvertebrados bentónicos participan en el proceso de deriva. Dentro de los

grupos derivantes las mayores densidades en la columna de agua se alcanzan generalmente en las horas de oscuridad y los individuos que participan son preferentemente los primeros estadios de cada taxón. Este comportamiento parece contribuir a reducir el riesgo de depredación durante el desplazamiento. Aunque el tamaño de muestra en este estudio es pequeño, los resultados obtenidos brindan una primera aproximación al importante proceso ecológico de la deriva en el territorio.

## REFERENCIAS

- Aguirre-Pabón, J., J. Rodríguez-Barrios y R. Ospina-Torres. 2012. Deriva de macroinvertebrados acuáticos en dos sitios con diferente grado de perturbación, río Gaira, Santa Marta, Colombia. *Intropica* 7:9-19.
- Alayo, P. 1974. Los Hemípteros Acuáticos de Cuba. *Torreia*, Nueva serie 36: 9-64.
- Allan, J. D. 1978. Trout predation and the size composition of stream drift. *Limnology and Oceanography* 23:1231-1237.
- Allan, J. D. 1995. *Stream ecology: structure and function of running waters*. First edition. Chapman & Hall, New York. 372 pp.
- Allan, J. D. y M. M. Castillo. 2007 *Stream ecology: structure and function of running waters*. Second edition. Springer. 436 pp.
- Bass, D. 2004. Diurnal stream drift of benthic macroinvertebrates on the small oceanic island of Dominica, West Indies. *Caribbean Journal of Science* 40 (2):245-252.
- Clifford, H. F. 1972. A year's study of the drifting organisms in a brown-water stream of Alberta, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 50:981-992.
- Culp, J. M., N. E. Glozier y G. J. Scrimgeour. 1990. Reduction of predation risk under the cover of darkness: avoidance responses of mayfly larvae to a benthic fish. *Oecologia* 86:163-169.
- Elliot, J. M. 1967. Invertebrate drift in a Dartmoor stream. *Archiv für Hydrobiologie*. 63:202-237.
- Fairchild, M. P. y J. R. Holomuzki. 2005. Multiple predator effects on microdistributions, survival, and drift of stream hydropsychid caddisflies. *Journal of the North American Benthological Society* 24 (1):101-112.
- Flecker, A. S. 1992a. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: Evidence from neotropical streams. *Ecology* 73:438-448.

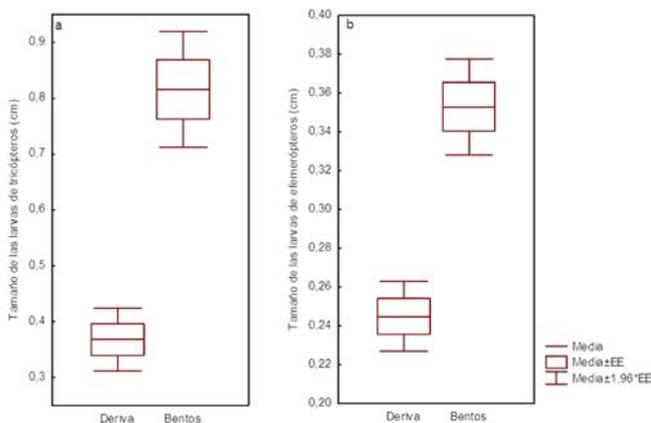


Figura 3. Comparación del tamaño de las larvas de tricópteros (a) y efemerópteros (b) capturadas en las redes de deriva y en el lecho, en un afluente del río Bayate, Sierra del Rosario (95% de confianza). EE: error estándar.

Figure 3. Size comparison of the larvae of trichoptera (a) and ephemeroptera (b) captured with the drift nets and in the bottom in the affluent of the Bayate river, Sierra del Rosario, Cuba (95% of confidence). EE: standard error.

- González, D. y C. Naranjo. 2007. Clave de identificación para larvas de las especies del orden Ephemeroptera (Insecta) presentes en Cuba. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 66 (1-2): 139-147.
- Hellawell, J. 1986. *Biological indicators of freshwater pollution and environmental management*. London y New York. Elsevier Applied Science Publ. 546 pp.
- Hieber, M., C. Robinson y U. R. S. Uehlinger. 2003. Seasonal and diel patterns of invertebrate drift in different alpine stream types. *Freshwater Biology* 48:1078-1092.
- Krueger, C. C. y E. F. Cook. 1981. Life cycles, drift and standing stocks of some stoneflies (Insecta: Plecoptera) from streams in Minnesota, USA. *Hydrobiologia* 83: 85-92.
- March, J. G., J. P. Benstead, C. M. Pringle y F. N. Scatena. 1998. Migratory drift of larval freshwater shrimps in two tropical streams, Puerto Rico. *Freshwater Biology* 40:261-273.
- McIntosh, A. R. y C. R. Townsend. 1994. Interpopulation variation in mayfly anti-predator tactics: differential effects of contrasting predatory fish. *Ecology* 75:2078-2090.
- Merritt, R. W. y K. W. Cummins (eds.). 1996. An Introduction to the Aquatic Insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company. 862 pp
- Naranjo, C. y A. Trapero. 2008. Clave dicotómica para la identificación de las especies cubanas del orden Odonata, en estado larval. *Cocuyo* 17: 28-36.
- Naranjo, C., P. López, O. C. Bello y S. Muñoz. 2014. Cuba. Pp. 153-179. En: Diversidad, conservación y uso de los macroinvertebrados dulceacuícolas de México, Centroamérica, Colombia, Cuba y Puerto Rico (Alonso-EguíaLis, P., Mora, J.M., Campbell, B. y M. Springer, Eds.). Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Jiutepec, Morelos, México.
- Otto, C. 1976. Factors affecting the drift of *Potamophylax cingulatus* (Trichoptera) larvae. *Oikos* 27:292-301.
- Pringle, C. M. y A. Ramírez. 1998. Use of both benthic and drift sampling techniques to assess tropical stream invertebrate communities along an altitudinal gradient, Costa Rica. *Freshwater Biology* 39:359-373.
- Ramírez, A. y C. M. Pringle. 1988. Invertebrate drift and benthic community dynamics in a lowland tropical stream, Costa Rica. *Hydrobiologia* 386:19-26.
- Ramírez, A. y C. M. Pringle. 2001. Spatial and temporal patterns of invertebrate drift in stream draining a Neotropical landscape. *Freshwater Biology* 46:47-62.
- Ríos-Touma, B., N. Prat y A. C. Encalada. 2012. Invertebrate drift and colonization processes in a tropic Andean stream. *Aquatic Biology* 14:236-246.
- Rodríguez-Barrios, J., R. Ospina-Torres, J. D. Gutiérrez y H. Ovalle. 2007. Densidad y biomasa de macroinvertebrados acuáticos derivantes en una quebrada tropical de montaña (Bogotá, Colombia). *Caldasia* 29(2):397-412.
- Rosenberg, D. M. y V. H. Resh. 1993. *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. Chapman y Hall. 488 pp.
- Shearer, K. A, W. J. Hayes y J. D. Stark. 2002. Temporal and Spatial Quantification of Aquatic Invertebrate Drift in the Maruia River, South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 36:529-536.
- Smok, L. A. 2007. Macroinvertebrate dispersal. Pp 465-487. En: Hauer, F. R y G. A. Lamberti (eds.). *Methods in Stream Ecology*. Academic Press. 877pp.
- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA for Windows. V. 8. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 2300 East 14th Street, Tulsa, OK, <http://www.statsoft.com>.
- Statzner, B., C. Dejoux y J. M. Elouard. 1984. Field experiments on the relationship between drift and benthic densities of aquatic insects in tropical streams (Ivory Coast). 1. Introduction: review of drift literature, methods and experimental conditions. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 17:319-334.
- Tanaka, H. 1960. On the daily change of the drifting animals in stream, especially on the types of daily change observed in taxonomic groups of insects. *Bulletin of Freshwater Fisheries Research Laboratory* 9:13-24.
- Thornton, D. P. 2008. Macroinvertebrate Stream Drift – An Australian example. *Applied Ecology and Environmental Research* 6 (1):49-55.
- Waters, T. F. 1962. Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates. *Ecology* 42:532-537.
- Waters, T. F. 1972. The drift of stream insects. *Annual Review of Entomology* 17:253-272.