



**DIVERSIDAD Y BIOMASA DE MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS EN FUNCIÓN  
DE LA ARQUITECTURA DE LAS MACRÓFITAS *Sphagnum aciphyllum* (Müll. Hal.) Y  
*Ranunculus flagelliformis* (Smith) EN LA LAGUNA LA VIRGINIA, PÁRAMO SUMAPAZ**

**Jhon Gerardo Bastidas Gálvez  
Betty Johanna Rodríguez Salinas**

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de  
**Magister en Ciencias Ambientales**

**Directora  
Magnolia Longo, Dr. Biol.**

Área de profundización  
Manejo y Gestión Ambiental de Recursos Hídricos  
Grupo de Investigación Limnología

Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano  
Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería  
Maestría en Ciencias Ambientales  
Bogotá, Colombia  
2017

# Diversidad y biomasa de macroinvertebrados acuáticos en función de la arquitectura de las macrófitas *Sphagnum aciphyllum* (Müll. Hal.) y *Ranunculus flagelliformis* (Smith) en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz

Jhon G. Bastidas Gálvez<sup>1</sup>, Johanna Rodríguez Salinas<sup>1</sup> & Magnolia Longo<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidad Jorge Tadeo Lozano, Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería. Maestría en Ciencias Ambientales, Carrera 4 N° 22-61. Bogotá D.C., Colombia; jhon.bastidas@gmail.com; juanamaría76@hotmail.com; magnoliac.longos@utadeo.edu.co.

## RESUMEN

Si bien la asociación entre macroinvertebrados (MIA) y macrófitas ha sido ampliamente estudiada, es poco lo que se conoce sobre el efecto de la arquitectura de las plantas sobre los índices de diversidad de la comunidad de MIA que las habitan; así, este es el primer trabajo al respecto en humedales de páramo. El objetivo fue evaluar la influencia de la arquitectura de las macrófitas *Ranunculus flagelliformis* de estructura simple, y de *Sphagnum aciphyllum* de estructura compleja (determinadas a través de dimensión fractal - DF), sobre la diversidad y la talla de los MIA asociados. Se realizaron 36 muestreos por triplicado abarcando lluvias altas, bajas y transición durante los años 2015 y 2016. En un área total de 9,72 m<sup>2</sup> se extrajeron muestras de las plantas y se separaron de ellas los invertebrados. 19 variables fisicoquímicas del agua fueron registradas. Se colectaron 24.584 individuos de 31 géneros (19 familias, 11 órdenes, 7 clases y 3 phyla). *S. aciphyllum* presentó una arquitectura más compleja (DF) que *R. flagelliformis* y mayor biomasa o tamaño. El incremento en la DF y en la biomasa de *S. aciphyllum* favoreció la diversidad de hábitats (hipótesis del tamaño per se.), la disponibilidad de mayor cantidad de espacios para ser colonizados (hipótesis del microhábitat), adición de nuevas áreas o intersticios que sirven para el descanso o protección contra potenciales depredadores (hipótesis del refugio o depredación); además, la complejidad permitió un incremento en la oferta de alimento que se reflejó en una mayor abundancia de organismos (hipótesis del alimento). *S. aciphyllum* tuvo efecto positivo sobre la densidad, abundancia, riqueza, diversidad y equidad de MIA, y negativo sobre la biomasa y dominancia. El efecto negativo se atribuye a que a pesar de que los MIA ahí presentes tuvieron altas abundancias fueron los de menor talla y peso, así como equidad, aspectos que influyeron en registros bajos de estos índices. Los organismos de talla pequeña (< 4 mm) mostraron mayor densidad, biomasa y dominancia en la macrófita compleja, mientras que la simple tuvo más riqueza específica y diversidad, indicadores relacionados con el mayor número de intersticios estrechos ofrecidos para ser colonizados por un mayor número de invertebrados pequeños.

**Palabras Clave:** macroinvertebrados, heterogeneidad ambiental, dimensión fractal, biomasa, diversidad, complejidad estructural, páramo.

## INTRODUCCIÓN

Los páramos son ecosistemas propios de la región de América Ecuatorial, su área geográfica se extiende desde Costa Rica hasta el norte del Perú, ubicándose sobre la cordillera de Los Andes en los países Venezuela, Colombia y Ecuador, entre los 2 900 y los 4 700 m.s.n.m. (Cabrera y Ramírez, 2014). Algunos ecosistemas equivalentes, también localizados sobre la franja Ecuatorial en términos de elevación, formas de crecimiento y estructura de la vegetación, se ubican en África, Asia y

Oceanía (Vásquez & Buitrago, 2011). Aunque los páramos comparten similitudes como latitud, altitud, clima, baja presión atmosférica, suelos ácidos y vegetación, también existen diferencias ligadas a la ubicación en las cordilleras, pues entre ellas existen disimilitudes en relación con la temperatura, la humedad, los suelos y los vientos, entre otras. De ahí que, por ejemplo en Colombia se hayan clasificado en complejos, siendo en total 34: 16 en la cordillera Oriental, 7 en la Central, 7 en la Occidental y 3 en los departamentos de Nariño y Putumayo (Guhl, 1995; Vásquez & Buitrago, 2011).

Estos ecosistemas son estratégicos para la regulación climática (ciclo del agua), soportan una variada riqueza biológica, genética y paisajística, y son fundamentales para el abastecimiento de agua en algunas ciudades y para las economías locales (Díaz-Granados, Navarrete & Suárez, 2005). Así, los páramos son fuente acumuladora de agua debido a que la vegetación y el suelo siempre están saturados de ella, por tanto, dan origen a innumerables sistemas leníticos desde los cuales nacen quebradas y ríos (Andrade et al. 2002). Por esta razón, son las principales fuentes de agua para varios embalses entre los que se pueden encontrar el de Chuza, San Rafael y La Regadera que suministran agua a la ciudad de Bogotá (Daza, Flórez & Triana, 2014; EAAB-ESP, 2009). Los suelos son usados principalmente para conservación y actividades agropecuarias debido a que el suelo y el clima favorecen los cultivos de papa, cebolla, haba, cebada y uyuco, y los pastos frescos facilitan el pastoreo de ganado vacuno (Díaz-Granados et al. 2005).

En este contexto, se destaca el páramo de Sumapaz que comprende un macizo orográfico, con una elevación entre los 3 500 y los 4 000 m.s.n.m. (Cleef, 1997; Segura, 1998); este páramo es considerado el más grande del mundo con una extensión de 266 750 ha, y es la segunda reserva hídrica más importante dentro de las áreas protegidas de Colombia (Franco & Betancur, 1999; Pedraza, Betancur & Franco, 2004). Dentro de su riqueza hídrica se incluye el complejo de humedales de Chisacá, donde las lagunas de Chisacá y La Virginia dan origen al río Tunjuelo, el cual es represado para dar lugar al embalse de la Regadera (IDEAM, 2004).

Respecto a la dinámica ecológica de la fauna acuática que habita los humedales de páramo es escaso lo que se conoce. En términos generales, los estudios se han centrado en la caracterización de la fauna y la flora terrestres (CAR, 2000), y los estudios de la artropofauna ha sido dirigidos fundamentalmente hacia los grupos terrestres, existiendo bajo número de publicaciones relacionadas con macroinvertebrados acuáticos -MIA- (Ramírez, Villanueva & García, 2014). Dentro de estos estudios figura el de Acosta (2009) quien comprobó para el río Cañete (en el páramo Nor Yauyos-Cochas en Perú) que la distribución de la comunidad de MIA está determinada por la elevación, el orden del río, la vegetación de ribera y el uso de la tierra. En Colombia, Posada, Abril & Parra (2008) encontraron que *Hidrozetes* y *Pseudosmittia* fueron los taxones más abundantes en las lagunas de Puente Largo y Campanas en el páramo de Frontino; Castellanos & Serrato (2008), en el páramo de San Turban, reportaron una comunidad conformada por 63 taxones, pertenecientes a 30 familias y 12 órdenes, siendo el Orden Díptera el más diverso y los géneros *Hyaella* y *Prebaetodes* los más abundantes.

Para el caso del complejo lagunar Chisacá-Los Tunjos, se encontraron en la Laguna de Chisacá taxones de Corixidae, Chironomidae y Hyalellidae y baja diversidad ( $H'$ ) entre 1 y 1,5 (Ramírez et al. 2014). En la laguna La Virginia, Contreras & Téllez (2015) encontraron que los rasgos funcionales que favorecen la asociación de 20 taxones con los sustratos macrófitas, rocas y sedimentos son: talla pequeña, forma, respiración, flexibilidad, y tipo de locomoción; Alba-

Hincapié, Gonzáles & Longo (2016) concluyeron que de 19 taxones asociados a tres macrófitas, la mayor densidad y biomasa fue de *Helobdella*, *Hyaella* y Tubificidae Mf.; la macrófita sumergida presentó mayor biomasa, densidad, riqueza y H' de MIA que las macrófitas flotantes y emergentes evaluadas; y Gómez, Salazar & Longo (2016) encontraron 17 taxones, donde *Helobdella* aportó el 90% de la biomasa total seguido de *Hyaella*, *Tanytarsus* y *Centrocorisa*; en el sustrato macrófita se presentó menor diversidad y mayor dominancia de MIA que los sustratos sedimento, roca y materia orgánica.

En lo concerniente a la asociación de MIA con macrófitas el tema ha sido ampliamente estudiado. Hynes (1970) y Palmer (1981) establecen que hay una relación directa entre las macrófitas y la abundancia o riqueza de la fauna que las habita. Perea, Bocanegra & Alván (2011) afirman que la asociación es positiva ya que las plantas favorecen la abundancia y la riqueza de las especies de invertebrados. Zimmer, Hanson & Butler (2000) manifiestan que las macrófitas proveen hábitats complejos para la protección y la reproducción de la biota, además son sitios de producción de alimento para los organismos acuáticos. Además, las macrófitas contribuyen de forma sustancial al incremento de la diversidad y la abundancia de los invertebrados, evidenciado en el aumento de la biomasa y en los patrones de distribución (Wilzbach, Cummins & Hall, 1986 y Moya et al., 2009).

Sin embargo, la relación entre la arquitectura de las plantas acuáticas y la estructura de la comunidad de invertebrados asociados ha sido menos estudiada. Las macrófitas son diversas en tamaño y forma y pueden ser agrupadas de acuerdo con su arquitectura basada en la estructura del tallo y en el número y disposición de ramas y hojas (Lillie & Budd, 1992). Actualmente, varios autores atribuyen las diferencias en la composición de las comunidades de invertebrados entre macrófitas a diferencias en la morfología foliar, donde hojas enteras correspondería a arquitectura simple y hojas divididas a arquitectura compleja (Cheruvilil et al., 2002; Taniguchi, Nakano & Tokeshi, 2003). De esta forma, el incremento en la complejidad de la arquitectura de una planta puede dificultar el acceso de depredadores (Warfe & Barmuta, 2004), reducir el estrés físico incrementando la abundancia de los invertebrados (Gregg & Rose, 1985), y proveer una mayor disponibilidad de espacios (Williamson & Lawton, 1991), sitios para alimentación (Taniguchi et al. 2003 y Warfe & Barmuta 2006), refugio (Warfe & Barmuta 2004) y reproducción, lo que favorecería procesos de asociación y cambios en la estructura de la comunidad de la fauna acuática que se asocia (Cattaneo & Kalf, 1980; Cheruvilil et al., 2002; MacAbendroth et al. 2005).

Al respecto, Kreeker (1939) encontró disimilitudes en la abundancia y en la riqueza de invertebrados que habitaban diferentes especies de macrófitas sumergidas de arquitectura diversa que crecían en el mismo sitio. Tokeshi & Pinder (1985), Cyr & Downing (1988) y Cheruvilil et al. (2002) evidenciaron que la estructura de la comunidad de invertebrados epífitos cambiaba entre especies de plantas de diferente complejidad. Poi de Neiff y Neiff (2006) en la planicie de inundación del río Paraná, encontraron 152 especies de MIA asociadas a siete macrofitas diferentes flotantes y arraigadas con variada bioarquitectura, evidenciando que las áreas con mayor vegetación acuática presentaron mayor número de colectores y depredadores entre los que se destacaron los taxones Hemíptera, Coleóptera y Díptera; del total de las especies encontradas, 79 estuvieron asociadas a la macrófita *E. crassipes*.

Para explicar el efecto positivo de la complejidad estructural de las plantas sobre la densidad y la riqueza de los taxones de MIA que se asocian a ellas, se han planteado las siguientes hipótesis: la de microhábitats o espacios disponibles, la del refugio ante la depredación y la del lugar para la

alimentación. La hipótesis del espacio disponible plantea que a arquitectura más compleja hay más variedad y número de espacios disponibles para el asentamiento de organismos pequeños, favoreciendo así la concentración de la densidad (Morse et al., 1985; Williamson & Lawton, 1991). El espacio disponible no solo determina el número de individuos que pueden ocupar un ambiente, sino que también, puede afectar positivamente la distribución espacial y la riqueza (Williams, 1964; Connor & MacCoy, 1979).

La hipótesis del refugio ante depredación establece que la arquitectura compleja ofrece más variedad de sitios o espacios intersticiales para el descanso y/o refugio para los organismos asociados, con ello se dificulta la actividad de los depredadores de mayor talla, disminuyendo así el riesgo de depredación (Warfe & Barmuta, 2004). Y la hipótesis del alimento señala que las macrófitas con arquitecturas complejas presentan más disponibilidad de alimento en los intersticios de las plantas, encontrándose abundante cantidad de algas epífitas y detritos (Cattaneo & Kalf, 1980; Taniguchi et al., 2003 y Warfe & Barmuta, 2006), y por consiguiente se favorece la cadena trófica.

Morse et al. (1985) y Williamson & Lawton (1991) refiriéndose a la medición de la complejidad, determinaron que la dimensión fractal (DF) es una característica importante, en razón a que la longitud o el área de una superficie fractal se vuelve más grande a medida que la unidad de medida disminuye; por lo tanto, para los organismos que habitan sobre una superficie fractal, mientras menor es el tamaño del individuo, mayor es el área disponible, sugiriendo microhábitats adicionales que proporcionan mayor espacio para el asentamiento de nuevos organismos. Taniguchi et al. (2003), MacAbendroth et al. (2005), Warfe & Barmuta (2006), Thomaz et al. (2008) y Ferreiro (2012) reportan que la abundancia, densidad, riqueza y diversidad de organismos acuáticos se asociaba positivamente con la complejidad de la arquitectura de las macrófitas medida a través de la DF. MacAbendroth et al. (2005) y Ferreiro (2012), encontraron que un incremento de la DF en macrofitas se asocia positivamente con la abundancia relativa de organismos de menor talla y negativamente con la abundancia relativa de organismos de tallas grandes.

No obstante, en algunos casos los índices de diversidad de los MIA pueden variar de acuerdo con las condiciones fisicoquímicas del lugar, por ejemplo Rocha et al. (2006) establecen que la abundancia y diversidad de organismos fluctúan en función de las condiciones físicas y químicas, disponibilidad de nutrientes y factores medioambientales de la fuente hídrica. Poi de Neiff y Neiff (2006) concluyen que los MIA cambian en abundancia y diversidad dependiendo de las variables fisicoquímicas y de la disponibilidad de nutrientes, principalmente por las condiciones de oxígeno disuelto, pH, temperatura y conductividad eléctrica (Rosenberg & Resh 1993 y Roldan & Ramírez 2008). Por lo anterior, en el presente trabajo se hicieron los muestreos en tres estaciones cercanas en el litoral occidental de la laguna, para minimizar el efecto de la variación de las condiciones fisicoquímicas del agua sobre las comunidades de MIA que se asocian a las macrófitas.

Con base en lo anterior, en este trabajo se busca responder: ¿De qué manera la heterogeneidad del hábitat representada en la complejidad de la arquitectura de *Sphagnum aciphyllum* y *Ranunculus flagelliformis*, influye en la densidad, biomasa, riqueza, diversidad y dominancia de las comunidades de MIA asociadas a ellas?, lo anterior debido a que una mayor complejidad se traduce en más espacio habitable, con mayor disponibilidad de refugios para descanso o protección y con más alta disponibilidad de alimento, entonces se espera que la macrófita con mayor DF tenga los valores más altos de densidad, abundancia, riqueza, diversidad y equidad de MIA. Por su parte, se

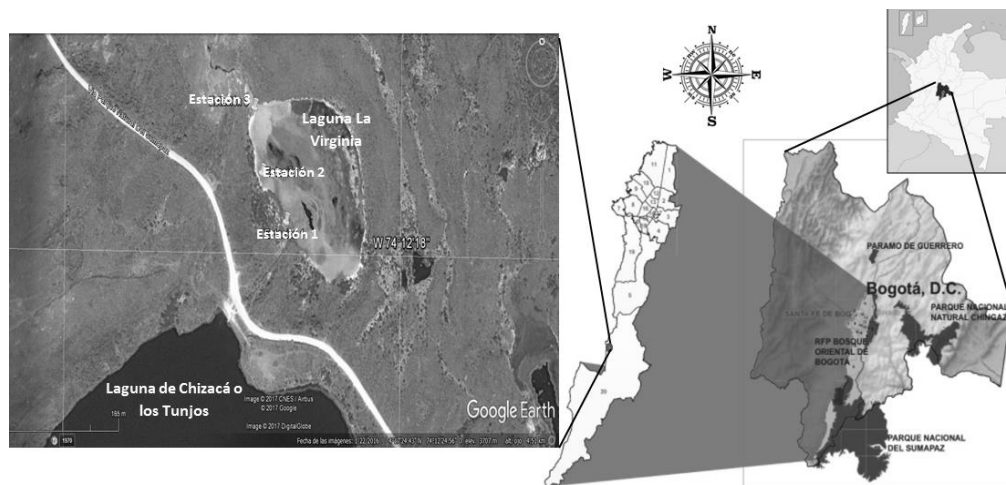
espera que la biomasa y la dominancia sean menores, puesto que los individuos asociados serán de talla pequeña, con abundancias proporcionales entre los taxones. ¿Cómo influye la complejidad de la arquitectura de las macrofitas en la asociación de los taxones por tallas? En este caso es de esperarse que plantas con mayor DF ofrezcan espacios y refugios más estrechos en comparación con las plantas con menor DF, por lo tanto, se asociará una mayor cantidad de organismos de menor talla y peso, con lo cual se incrementará la densidad y la dominancia, pero no la biomasa y la diversidad.

Los objetivos fueron determinar la influencia de la arquitectura de las macrofitas *R. flagelliformis* de estructura simple, y *S. aciphyllum* de estructura compleja (determinadas a través de su dimensión fractal), sobre los índices de diversidad y la talla de las comunidades de MIA que se asocian. Caracterizar la estructura de comunidad de MIA en cuanto al número de individuos, número de especies, composición, abundancia, densidad, riqueza, diversidad, rangos de tamaños y biomasa. Estimar el grado de heterogeneidad del hábitat a pequeña escala, representado por la complejidad estructural de la arquitectura de las macrofitas a través del cálculo de la DF.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Zona de Estudio.** Los muestreos se llevaron a cabo en el sector de Chisacá, páramo Sumapaz. Dicho páramo está ubicado sobre la cordillera Oriental en Colombia. El sector corresponde geológicamente a la formación Guaduas, conformada por rocas sedimentarias del Cretáceo y del Terciario, depositadas durante un ambiente marino con transición a continente (IGAC, 1988). Como consecuencia de ello, se cuentan al menos 20 ecosistemas leníticos organizados en cadenas con orientación Norte-Sur, lo que indica la dirección de la retirada de los glaciares. La topografía es escalonada debido al carácter lento y discontinuo de la segunda glaciación (Guhl, 1995).

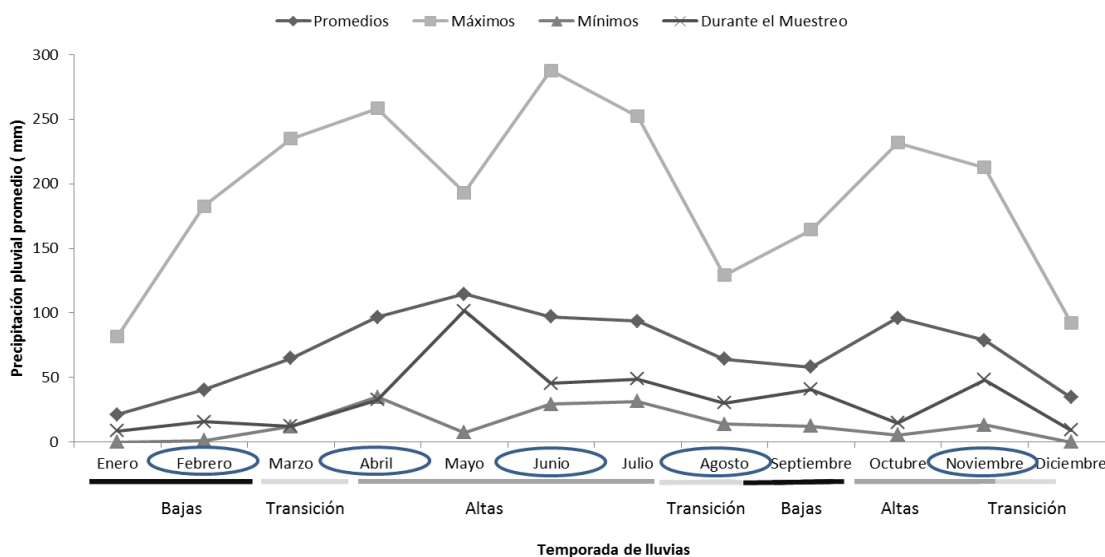
Las principales lagunas en el sector son seis espejos de agua permanentes: las dos lagunas de Las Lajitas, la de Chisacá o los Tunjos, La Negra, La Larga, y La Virginia. Las lagunas Chisacá y La Virginia, localizadas a 3 870 m.s.n.m. (con coordenadas 4°17'07" N y 74°12'31" O, y 4°17'26" N y 74°12'22" O respectivamente), están separadas por una carretera pero conectadas por un canal, y se ubican en el costado Nor-Oriental del complejo (ver Fig. 1).



**Figura 1.** Ubicación geográfica de las lagunas La Virginia y Chisacá en el páramo Sumapaz, Colombia. Se indican las tres estaciones de muestreo (imágenes tomadas de Política de la Biodiversidad del Distrito Capital, 2010 y Google Earth, 2016).

De La Virginia nace el río Tunjuelo que alimenta a la represa de Chisacá, y que posteriormente al unirse con el río Curubital, forman el embalse de la Regadera, cuerpos hídricos que suministran agua para el sur de la ciudad de Bogotá (IDEAM, 2004). Para mayor información acerca de características de la vegetación y el suelo revisar los trabajos de Rangel-Ch (2000), Alba-Hincapié et al. (2016), Gómez et al. (2016) y Rodríguez & Tupaz (2016). La laguna La Virginia, es el único sistema del complejo que presenta un alto grado de colonización de vegetación acuática, la cual durante el año 2016 ocupó aproximadamente el 95% del espejo de agua (obs. personal). Esa vegetación está compuesta por 18 especies nativas, tres endémicas y una introducida (Rodríguez & Tupaz, 2016). Aun no se han establecido los factores que determinan la alta abundancia de la vegetación acuática pues el estado del sistema es oligo-mesotrófico (Alba-Hincapié et al., 2016).

El régimen de precipitación pluvial en la zona es bimodal, con dos periodos de lluvias altas comprendidos entre abril y julio y de octubre a noviembre, y dos periodos de lluvias bajas que tiene lugar de diciembre a febrero y en el mes de septiembre, en el resto de los meses hay periodos de transición (Fig. 2). La pluviosidad promedio mensual es de 71.7 mm, y la temperatura diaria oscila entre los 4.8°C y 19.8°C (IDEAM, 2004, 2016; SDA 2007). Los vientos durante la mayor parte del año soplan en dirección sureste, con una velocidad media de 8,5 Km.h<sup>-1</sup>, y la humedad relativa fluctúa entre el 50 y 90% (Pedraza-Peñaloza et al., 2004).



**Figura 2.** Registros de pluviosidad promedio mensual (con base en datos del período comprendido entre 2005 y 2015) obtenidos en la estación meteorológica La Unión, cercana al complejo lagunar Chisacá-La Virginia, páramo Sumapaz. Se muestra la pluviosidad durante los años de muestreo (2015 y 2016) y en óvalos se indican los meses de muestreo.

En cuanto a las variables físicas y químicas tomadas directamente en La Virginia, se destaca el hecho de que el OD y el Porcentaje de Saturación de O<sub>2</sub> fueron altos en 2015, pero bajos en 2016; el pH se mantuvo ácido durante toda la campaña, siendo normal para las aguas de ecosistemas paramunos. La conductividad, salinidad, STD, turbidez, dureza, fosfatos, compuestos nitrogenados y sulfatos presentaron valores bajos; no obstante, los niveles de Carbono Orgánico Total (COT) fueron elevados debido a la lenta descomposición de la materia orgánica (Tabla 1). Estos datos son similares a los encontrados por Alba-Hincapié et al., (2016), Gómez et al., (2016) y Rodríguez & Tupaz (2016), quienes muestrearon esta laguna durante 2014 y 2015. Se considera que el agua de la

laguna, a pesar de la colmatación por macrófitas y la sedimentación, presenta buena calidad para consumo humano y por lo tanto, es adecuada para el mantenimiento y conservación de la vida acuática.

TABLA 1. Valores mensuales promedios de algunas variables físicoquímicas registradas en la laguna La Virginia en los años 2015 y 2016.

Variables (Unidades)	2015				2016		Niveles aceptados (OMS y Legislación Colombiana.)
	Abril	Junio	Agosto	Noviembre	Febrero	Abril	
T° del agua (°C)	12.61	8.76	10.31	11.27	11.36	15.51	Constante
T° ambiente (°C)	13.45	7.69	8.37	12.46	11.37	18.79	Fluctuante
OD (mgO <sub>2</sub> .L <sup>-1</sup> )	8.22	6.80	7.33	6.67	3.00	3.03	> 4
Porcentaje de Saturación O <sub>2</sub>	71.95	77.65	72.40	88.15	50.00	29.43	> 70%
pH (unidades)	5.61	5.06	5.95	6.84	5.03	5.42	6.5 - 7.5
Ac. Carbonacea (mg CO <sub>2</sub> .L <sup>-1</sup> )	2.38		2.58		21.16		carácter ácido
Conductividad (µS.cm <sup>-1</sup> )	6.04	9.56		5.48	25.02	14.69	30 - 60
Salinidad (ppt)	0.01	0.01		0.01	0.01	0.03	< 0.5
STD (mg.L <sup>-1</sup> )	2.42	5.25	5.52	3.50	8.25	16.87	50
Turbidez (FTU)	4.19	5.34	0.77	1.93	18.53	38.14	0 - 10
Dureza Total (mg CaCO <sub>3</sub> .L <sup>-1</sup> )			4.39		29.05	24.13	200 - 300
COT (mg.L <sup>-1</sup> )			57.41		10.18	9.32	< 5
Fosfato Inorg. (PO <sub>4</sub> ) <sup>3-</sup>			0.04		0.41	0.21	< 0.5
Nitratos (mg NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> .L <sup>-1</sup> )			0.60		0.09	0.07	< 0.5
Nitritos (mg.L <sup>-1</sup> )			0.01		0.02	0.02	< 0.1
Nitrógeno Amoniacal (mg .L <sup>-1</sup> )			1.10		0.82	0.45	< 1.0
Nitrógeno Total (mg .L <sup>-1</sup> )			2.73		3.38	0.95	20 - 50
Sulfatos (mg SO <sub>4</sub> <sup>-</sup> .L <sup>-1</sup> )			5.74		3.76	0.49	< 250

**Campañas.** Entre el 24 de abril de 2015 y el 14 de abril de 2016, se llevaron a cabo seis muestreos periódicos cada dos meses, con ellos se abarcaron las temporadas hidrológicas de lluvias altas, bajas y periodos de transición (Fig. 2). Con el propósito de tener condiciones ambientales similares y de contar con poblaciones constantes de la macrófitas sumergidas *R. flagelliformis* y *S. aciphyllum*, se seleccionaron tres estaciones de muestreo sobre el litoral occidental de la Laguna, distantes una de la otra en 80 m (Fig. 1). En cada estación y paralelo al litoral, se trazó un transepto lineal de cinco metros, en cada transepto se tomaron tres muestras (repeticiones) de cada una de las macrófitas empleando como área de muestreo el marco de una red surber de 0.09 m<sup>2</sup> y 0.5 mm de ojo de malla, la cual fue colocada a 5 cm de profundidad. Para evitar el escape de los organismos asociados, las macrófitas fueron rápidamente extraídas con hojas, tallos y eventualmente raíces, e introducidas dentro de bolsas plásticas con alcohol al 96%, estas fueron etiquetadas y transportadas al laboratorio de Limnología de la UJTL.

Las variables físicoquímicas registradas in situ fueron: temperatura del agua, conductividad eléctrica, sólidos totales disueltos (STD) y salinidad con una sonda Mettler Toledo 563; pH mediante un pH-metro Mettler Toledo 562; turbidez con el Turbidímetro Hanna HI93703-FTU; y oxígeno disuelto (OD) y porcentaje de saturación de OD a través del Oxímetro Mettler Toledo 561 y



el método Winkler, la acidez carbonacea se detectó mediante titulación con NaOH 0.02N y la dureza total con el método de la pastilla tampón. Adicionalmente, se colectaron muestras de 1 litro, las cuales fueron preservadas y conservadas en frío hasta el transporte a dos laboratorios certificados, en donde se determinó la concentración de: carbono orgánico total (COT), por el método de reflujo cerrado 5220-C, fósforo inorgánico mediante colorimetría SM-4500-PD, nitratos a través del espectrofotómetro UV SM-4500-NO<sub>3</sub>-B, nitritos mediante colorimetría SM-4500-NO<sub>2</sub>-B, nitrógeno total con el método Kjeldal, nitrógeno amoniacal por el método titrimétrico SM-4500-NH<sub>3</sub>-C y sulfatos a través del turbidímetro SM-4500-SO<sub>4</sub> 2-E.

## **Laboratorio**

**Macroinvertebrados acuáticos (MIA):** las macrófitas fueron lavadas cuidadosamente en una poceta, colocando debajo de ellas una malla de 0.5 mm de ojo para detener los macroinvertebrados; posteriormente, fueron colocadas sobre bandejas en donde se continuó la búsqueda manual. La determinación taxonómica de los macroinvertebrados se realizó hasta el nivel de género/morfotipo utilizando las claves de Roldán (1988), Ospina et al. (2000), Bouchard (2004), Merritt, Cummins & Berg (2008), Domínguez & Fernández (2009), Epler (2010), Prat et al (2012), Combita-Heredia (2013) y Hamada, Nessimian & Barbosa (2014). Con base en la identificación y el conteo, se organizó una matriz por estación-fecha-repetición.

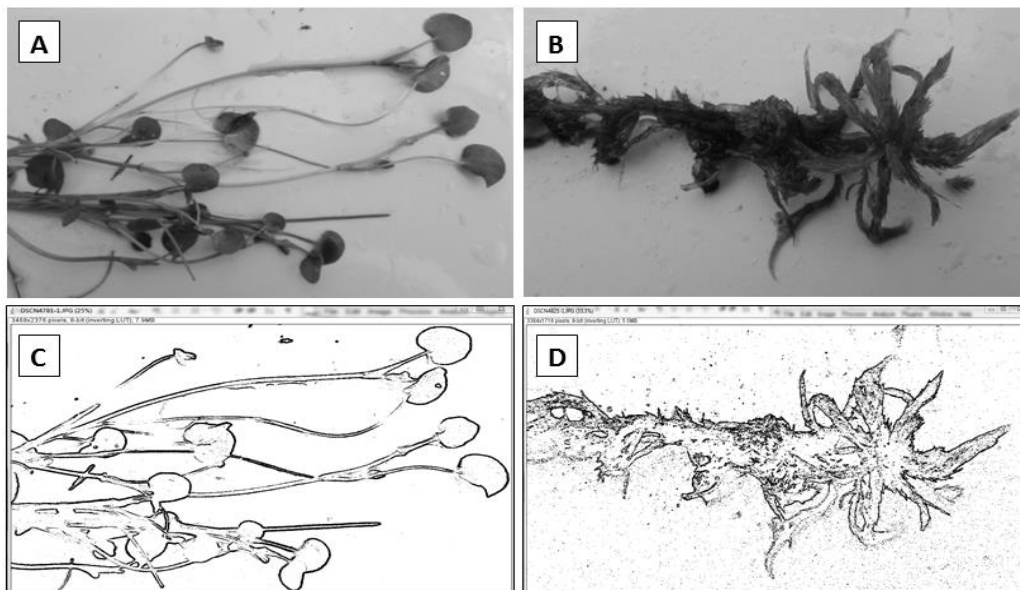
Entre 5 y 50 individuos por taxón fueron fotografiados con una cámara Nikon Coolpix de 20.1 megapíxeles, bajo un estereó con aumento de 60X; con base en cada fotografía se estimó la talla (longitud) siguiendo el método de Ferreiro (2012), utilizando el programa ImageJ-V1.50i (Rasband, 1997-2016). La biomasa en peso seco (gPS.m<sup>-2</sup>) de los MIA se obtuvo de acuerdo con el siguiente protocolo: a) Se pesaron en húmedo entre 30 y 50 individuos por taxón con una balanza analítica de precisión New Classic Mettler Toledo de 0.0001 g; b) posteriormente, fueron secados en horno digital Hammet durante 48 horas a 60°C, y pesados nuevamente (Feijoó & Menéndez, 2009), c) la biomasa corresponde a la relación entre el peso seco y el peso húmedo con referencia al área muestreada. Del total de individuos, se utilizó el 6.4% para calcular la biomasa y el 38.5% para la taxonomía.

**Macrófitas:** Se eligieron dos macrófitas típicas de los humedales altonadinos de las cordilleras central y oriental. *R. flagelliformis* enraizada, con tallos largos y delgados que se extienden hacia la superficie, de donde se desprenden dos hojas ovaladas con peciolo prolongado (Rodríguez & Tupaz, 2016), considerada la planta de arquitectura simple (Fig. 3A); y *S. aciphyllum* musgo flotante de la zona litoral, considerado de arquitectura compleja (Fig. 3B) en razón a que presenta un falso tallo donde se insertan de forma helicoidal las hojas, haciéndose más compleja hacia el ápice o capítulo donde se observan arreglos pluriestratificados, estas hojas a su vez presentan tricomas o pelos epidérmicos (Clymo & Hayward, 1982). Para determinar la biomasa de las macrofitas en peso seco (gPS.m<sup>-2</sup>), primero se pesaron húmedas todas las muestras utilizando una balanza electrónica de precisión de 0.01 g; en seguida se secaron en un horno digital Hammet durante 48 horas a 60°C, y se pesaron nuevamente (Feijoó & Menéndez, 2009). La biomasa entonces corresponde a la relación entre el peso seco y el peso húmedo en correspondencia al área muestreada.

La determinación de la complejidad de la arquitectura de las macrófitas se realizó siguiendo el método de cálculo de la Dimensión Fractal de homotecia o “box-counting” (DF) propuesto por Mandelbrot (1988). Con este método se determina el área ocupada por el objeto en una imagen (fotografía) bidimensional de área y borde, lo que se denomina como el efecto de ocupación (Halley

et al., 2004). Este efecto es destacado en el límite, dado que una superficie totalmente ocupada presenta una DF “box-counting” = 2, mientras que una superficie vacía se corresponde con una DF “box-counting” = 0 (MacAbendroth et al., 2005).

De esta manera se determinó la DF por “box-counting” mediante el software ImageJ-V1.50i, a partir de una muestra de 34 fotografías de *R. flagelliformis* y 38 de *S. aciphyllum* tomadas con una cámara Nikon coolpix con 2 aumentos. El software permitió obtener imágenes de 8 bits ampliadas al 33%, las cuales fueron procesadas para encontrar los bordes y convertirlas en imágenes binarias; además, los fondos fueron invertidos a blanco y negro (Fig. 3C y 3D). Con ellas se procede a realizar el análisis fractal box counting siguiendo el método de Ferreira (2012), con 16 grillas por imagen y en cada grilla 20 tamaños de cajas y 4 cuadros por caja, con un rango de tamaños de cuadro entre 10 y 110 píxeles.



**Figura 3.** A. *Ranunculus flagelliformis* de estructura y morfología simple. B. *Sphagnum aciphyllum* de estructura y morfología compleja. C y D. Imágenes de bordes de las macrófitas para realizar el análisis de fractal box counting y obtener la dimensión fractal (DF).

**Tratamiento de los datos.** Para establecer la existencia de diferencias significativas entre *R. flagelliformis* y *S. aciphyllum* en relación con la complejidad de la arquitectura (DF) y la biomasa, se realizó un análisis de varianza univariante de un factor (ANOVA simple) para cada variable, teniendo en cuenta que se cumplieran los supuestos de distribución normal y homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Shapiro Wilk (Guisande et al. 2006). Con el fin de establecer si existe alguna dependencia entre la DF y la biomasa de cada macrófita, se realizó un análisis de regresión simple, en razón a que la aparente complejidad estructural incrementaría la superficie de la planta y por consiguiente su talla y peso. Todas las pruebas estadísticas se realizaron con el software Statgraphics Centurión XVI.

Con el propósito de establecer cómo influye la DF sobre la estructura de comunidad de MIA que se asocia, se estimaron los siguientes índices de la comunidad para cada una de las macrófitas: densidad, biomasa, abundancia, riqueza específica de Margalef (Margalef, 1958); diversidad de Shannon-Wiener  $\log_{10}(H')$  (1949); dominancia de Simpson (D -1949); y equidad de Pielou (J´-1969) se usó Past v3.15. Para establecer si existen diferencias significativas entre estos índices en función

de la complejidad en la arquitectura de las macrofitas, se realizaron ANOVA's para las variables densidad, biomasa, dominancia, diversidad y equidad de MIA entre las especies de macrofitas.

Además, se determinaron cuáles de los índices mencionados arriba tenían correlación con las DF's de cada una de las macrofitas, a partir del cálculo del coeficiente de correlación de Pearson (R); lo anterior con el fin de establecer si los cambios en la DF influyen de manera positiva sobre la estructura de la comunidad. Para los cálculos también se usó el software Statgraphics Centurión XVI y se verificó que se cumplieran los supuestos de distribución normal y homogeneidad de varianzas, no obstante, en los casos en los que las variables no cumplieron los supuestos, éstas fueron transformadas con logaritmo decimal (Conover & Imán, 1981; Guisande et al., 2006).

De igual manera, con el propósito de establecer la influencia de la DF sobre la biomasa, densidad, riqueza, diversidad y dominancia en función de la talla de los individuos que se asocian, fue necesario clasificar a los organismos de acuerdo con las siguientes clases de tallas: clase 1: 0 – 4.0 mm considerados de talla pequeña; Clase 2: 4.1 – 8.0 mm, talla mediana, y Clase 3:  $\geq 8,1$  mm talla grande (Ferreiro, 2012). En este sentido, se determinó la relación entre la talla de los macroinvertebrados con la DF para cada macrofita, para ello se verificó la existencia de un efecto negativo de la talla en función de la densidad mediante una regresión simple transformando ambas variables con  $\text{Log}_{10}$  (Morse et al., 1985; Williamson & Lawton, 1991).

También se determinó la relación entre la talla y la biomasa de los MIA, mediante el cálculo del coeficiente de correlación de Pearson, con el propósito de corroborar la dependencia positiva de estas variables, así como que la asociación de un mayor número de individuos pequeños de bajo peso a la planta con mayor DF, disminuiría la biomasa. Por otra parte, para identificar diferencias significantes entre la densidad, biomasa, riqueza, diversidad y dominancia en función de la DF de cada macrofita, se realizaron ANOVA's y las pruebas post hoc, usando Statgraphics Centurión XVI.

## RESULTADOS

**Macrofitas acuáticas.** Considerando los parches de macrofitas, éstas fueron colectadas en un área total de  $9.45 \text{ m}^2$ , de la cual  $4.86 \text{ m}^2$  estuvo cubierta por *R. flagelliformis* y  $4.59 \text{ m}^2$  por *S. aciphyllum*. En cuanto a la complejidad de la arquitectura se encontró que *S. aciphyllum* posee en promedio una DF mayor (DF= 1.93, N= 38, SD= 0.02) en comparación con *R. flagelliformis* (DF= 1.82, N= 34, SD= 0.03), siendo significativa la diferencia entre estos dos valores ( $F_{1-70} = 76.39$ ,  $p < 0.05$ ), lo que indica que la morfología de *S. aciphyllum* es más compleja que la de *R. flagelliformis* (Fig.3).

La biomasa total de *S. aciphyllum* fue mayor que la de *R. flagelliformis*, siendo significantes las diferencias ( $F_{1, 103} = 29.98$ ,  $p < 0,05$ ). La mayor cantidad de biomasa, para ambas macrofitas, se presentó en el mes de junio de 2015, durante el cual se presentó un pico de lluvias altas; el registro más bajo fue durante los meses de enero, febrero y marzo de 2016 cuando la pluviosidad fue muy baja debido al ENSO (Tabla 2, Fig. 2). Además, se encontró que existe dependencia positiva entre la DF y la biomasa para ambas macrofitas: *R. flagelliformis* ( $F_{1-32} = 299.65$ , N= 34,  $R^2 = 0.90$ ,  $p = 0.00$ ), (Fig. 4A) y *S. aciphyllum* ( $F_{1-36} = 645.20$ , N= 38,  $R^2 = 0.94$  y  $p = 0.00$ ), (Fig. 4B).

TABLA 2. Biomasa promedio de *Ranunculus flagelliformis* y de *Sphagnum aciphyllum* muestreadas en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz. Se indica la temporada de lluvias durante las cuales se realizaron las campañas.

Campañas	<i>R. flagelliformis</i>		<i>S. aciphyllum</i>		Biomasa total de las dos macrófitas (grPS.m <sup>-2</sup> )	Porcentaje Total
	Biomasa (gPS.m <sup>-2</sup> )	Porcentaje de biomasa con relación al total	Biomasa (gPS.m <sup>-2</sup> )	Porcentaje de Biomasa con relación al total		
2015						
Abril - lluvias altas	108.23	6.17%	250.59	14.29%	358.82	20.45%
Junio - lluvias altas	147.75	8.42%	269.01	15.34%	416.76	23.76%
Agosto - transición a bajas	143.58	8.18%	249.36	14.21%	392.94	22.40%
Noviembre - transición a bajas	142.08	8.10%	180.04	10.26%	322.12	18.36%
2016						
Febrero - lluvias bajas	37.3	2.13%	87.00	4.96%	124.3	7.09%
Abril - lluvias altas	56.71	3.23%	82.56	4.71%	139.27	7.94%
Total	635.65	36.24%	1.118.56	63.76%	1.754.21	100.00%

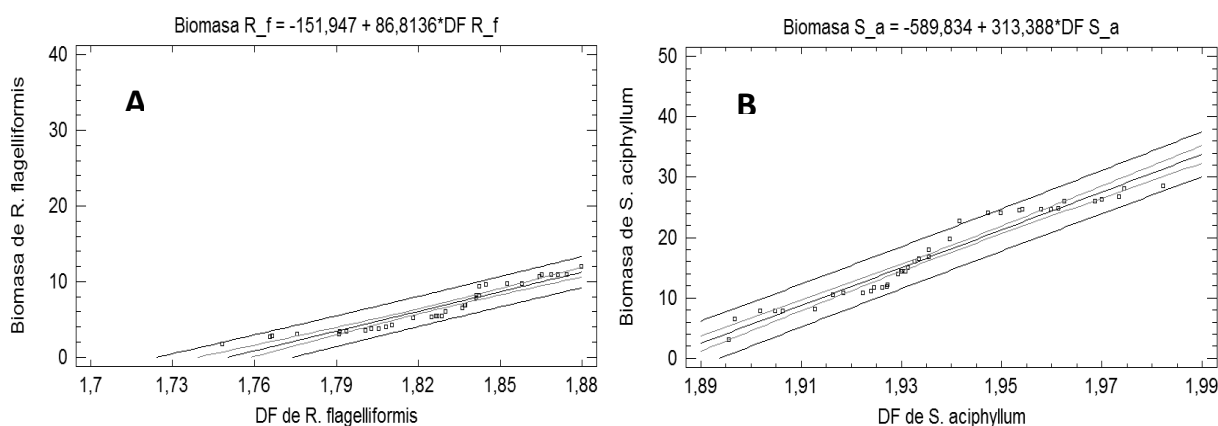


Figura 4. Regresiones simples entre: **A.** Dimensión fractal y la biomasa de *Ranunculus flagelliformis*; **B.** Dimensión fractal y la biomasa de *Sphagnum aciphyllum*.

**Composición y estructura de la comunidad de macroinvertebrados:** Considerando las colectas llevadas a cabo en las dos macrófitas se obtuvo un total de 24,584 individuos, equivalentes a una densidad total de 2,601.48 ind.m<sup>-2</sup>. Se identificaron 31 taxones (género o morfotipo), 19 familias, 11 órdenes, 7 clases y 3 phylum. Arthropoda fue el phylum con mayor riqueza (3 clases, 7 órdenes, 15 familias y 27 géneros), densidad (2,304.65 ind.m<sup>-2</sup>) y biomasa (75.68 gPS.m<sup>-2</sup>). Los taxones con mayores densidades fueron *Hyaella*, *Hydrozetes*, *Metriocnemus*, *Helobdella*, *Centrocorisa* y *Derovatellus*. La biomasa total de los MIA colectados fue de 133.22 gPS.m<sup>-2</sup>, siendo los taxones con mayores biomasa *Helobdella*, *Hyaella*, Tubificidae Mf. y *Centrocorisa* (Tabla 3).

En cuanto a riqueza y densidad de MIA por macrófita, en *S. aciphyllum* se encontraron los registros más altos con 28 taxones y 2,778.65 ind.m<sup>-2</sup>, mientras que *R. flagelliformis* albergó menos diversidad con 27 taxones y 2,434.15 ind.m<sup>-2</sup>. Los MAI con mayor densidad y biomasa en *R. flagelliformis* fueron *Hyaella* y *Helobdella*; en tanto que en *S. aciphyllum* sobresalen *Hydrozetes*, *Metriocnemus* y *Derovatellus*. No obstante, la biomasa total de los MIA fue más elevada en *R. flagelliformis* que en *S. aciphyllum* (Tabla 3).

TABLA 3. Listado taxonómico, densidad y biomasa de los macroinvertebrados acuáticos encontrados en las macrófitas *Ranunculus flagelliformis* y *Sphagnum aciphyllum* muestreadas en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz

Macroinvertebrados Acuáticos			<i>R. flagelliformis</i>		<i>S. aciphyllum</i>	
Phyllum	Orden	Género / Morfotipo	Densidad (Ind.m <sup>-2</sup> )	Biomasa (gPS.m <sup>-2</sup> )	Densidad (Ind.m <sup>-2</sup> )	Biomasa (gPS.m <sup>-2</sup> )
	Haplotaxida	Tubificidae Mf	173.46	5.00	148.72	6.19
Annelida	Rhynchobdellida	<i>Helobdella</i>	542.46	27.96	269.44	15.87
	Opisthopora	<i>Martiodrilus</i>	31.48	2.32		
	Acariformes	<i>Acari</i> Mf 1	16.67	0.01	27.78	0.03
		<i>Acari</i> Mf 2	11.11	0.001	11.11	0.002
		<i>Acari</i> Mf 3	16.67	0.01	138.52	0.16
		<i>Hydrozetes</i>	46.24	0.12	1,434.60	5.14
	Araneae	Linyphiidae Mf	27.78	0.07	200.00	0.57
	Coleoptera	<i>Derovatellus</i>	61.59	0.63	367.90	4.87
		<i>Dytiscus</i>	35.04	2.81	144.44	0.89
		Elmidae Mf1			11.11	0.03
		<i>Hydraena</i>	11.11	0.01	181.33	1.13
		<i>Lancetes</i>	16.67	0.12	11.11	0.04
		<i>Liodessus</i>	28.02	0.19	194.44	1.97
		Staphylinidae Mf1			22.22	0.01
	Diptera	c. f. <i>Scatella</i>	12.35	0.03	11.11	0.003
Arthropoda		<i>Ceratopogon</i>			22.22	0.01
		<i>Corynoneura</i>	19.44	0.01	33.33	0.003
		<i>Hexatoma</i>	14.81	0.03	44.44	0.03
		<i>Metriocnemus</i>	151.85	1.05	942.86	4.13
		Muscidae Mf1			11.11	0.003
		Orthocladiniidae Mf 1	119.75	0.24	380.00	0.43
		<i>Parametriocnemus</i>	18.52	0.01	208.33	0.32
		Tanyptodiinae	47.22	0.09	11.11	0.01
		<i>Tanytarsus</i>	15.56	0.04	325.69	1.51
		<i>Tipula</i>	14.29	0.03	33.33	0.02
	Hemiptera	<i>Centrocorisa</i>	334.19	7.96	79.86	1.17
		<i>Tenagobia</i>	163.33	0.71	36.67	0.16
	Odonata	<i>Anax</i>	11.11	0.33		
	Amphipoda	<i>Hyalella</i>	1,673.05	37.34	128.02	1.22
Mollusca	Veneroidea	<i>Sphaerium</i>	44.44	0.19		
Total			2,434.15	87.31	2,778.65	45.91

Cuatro géneros/morfotipos correspondientes a Elmidae Mf1, Staphylinidae Mf1, *Ceratopogon* y Muscidae Mf1 se encontraron habitando únicamente en *S. aciphyllum*; y asociados únicamente a *R. flagelliformis* estuvieron *Martiodrilus*, *Anax* y *Sphaerium* (Tabla 3). En relación a la diversidad de los MIA por macrófita, se encontró que *S. aciphyllum* presenta riqueza, densidad, H' y J' más altos

en comparación con lo reportado para *R. flagelliformis*, siendo únicamente mayor la dominancia de los MIA en esta última macrófita (Tabla 4).

TABLA 4. Índices de diversidad estimados para las comunidades de macroinvertebrados acuáticos colectados en las macrófitas *Ranunculus flagelliformis* y *Sphagnum aciphyllum*, laguna La Virginia, páramo Sumapaz.

Índices de diversidad	<i>R. flagelliformis</i>	<i>S. aciphyllum</i>
Riqueza absoluta (Número de especies)	27	28
Densidad (Número de Individuos.m <sup>-2</sup> )	2,434.15	2,778.65
Riqueza específica de Margalef	2.77	2.86
Diversidad de Shannon_H'	1.25	1.95
Dominancia de Simpson_D	0.49	0.24
Equidad de Pielou_J	0.38	0.58

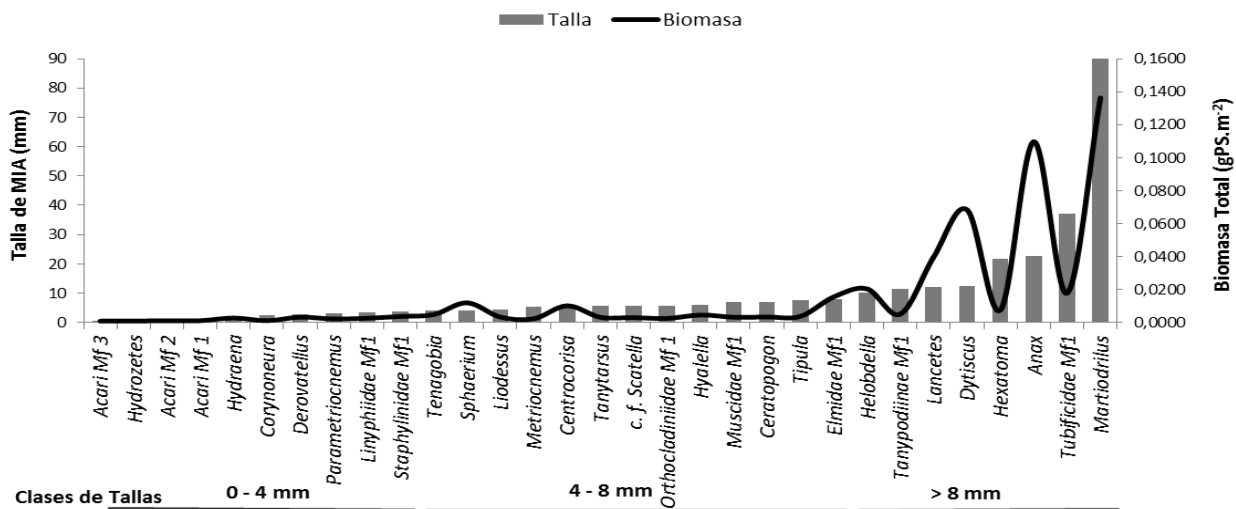
**Influencia de la complejidad de las macrófitas sobre la biodiversidad de la comunidad de macroinvertebrados.** Al comparar entre las dos macrófitas se encontraron diferencias en relación con la densidad, dominancia, diversidad y equidad de la comunidad de MIA. El único estimador que no presentó diferencias significantes fue la biomasa de dicha comunidad. De igual forma se encontró, en todos los casos, dependencias positivas y significativas entre los índices de diversidad por macrófita y la complejidad (DF) de cada una de ellas (Tabla 5).

TABLA 5. Resultados de los ANOVA's al comparar los índices de diversidad de la comunidad de macroinvertebrados (MIA) habitando en *Ranunculus flagelliformis* y *Sphagnum aciphyllum* y resultados de las regresiones entre dichos estimativos con la dimensión fractal (DF) de cada macrófita.

Índice de diversidad MIA	Comparación entre Macrófitas (ANOVA's)		Regresión Índice vs. DF <i>R. flagelliformis</i> (N= 38)			Regresión Índice vs. DF <i>S. aciphyllum</i> (N= 34)		
	Valor F	p	Valor F	R <sup>2</sup>	p	Valor F	R <sup>2</sup>	p
Densidad	F <sub>1-32</sub> = 5.11	0.03	F <sub>1-25</sub> = 8.40 Dens. = -8690.97 + 4841.41*DF	0.50	0.00	F <sub>1-26</sub> = 37.66 Dens. = -22274.5 + 11573.6*DF	0.76	0.00
Biomasa	F <sub>1-53</sub> = 0.01	0.92	F <sub>1-25</sub> = 328.1 Biom. = -60.53 + 32.78*DF	0.96	0.00	F <sub>1-26</sub> = 309.2 Biom. = -109.52 + 56.01*DF	0.92	0.00
Dominancia (D)	F <sub>1-38</sub> = 4.53	0.03	F <sub>1-24</sub> = 131.7 D = -99.68 + 51.95*DF	0.91	0.00	F <sub>1-22</sub> = 142.1 D = -254.64 + 129.18*DF	0.93	0.00
Diversidad (H')	F <sub>1-46</sub> = 4.18	0.04	F <sub>1-25</sub> = 26.13 H' = -2.76 + 1.54*DF	0.71	0.00	F <sub>1-26</sub> = 116.2 H' = -7.99 + 4.15*DF	0.90	0.00
Equidad (J)	F <sub>1-43</sub> = 4.35	0.04	F <sub>1-25</sub> = 26.13 J = -0.84 + 0.47*DF	0.71	0.00	F <sub>1-26</sub> = 116.2 J = -2.40 + 1.25*DF	0.90	0.00

Por otra parte, en la clasificación de los MIA por tallas (Fig. 5) se obtuvo que diez taxones pertenecían a la clase uno (0-4 mm), entre los que se destacan *Acari* Mf 3, *Hydrozetes*, *Acari* Mf 2, *Acari* Mf 1, *Hydraena*, *Corynoneura*, *Derovatellus*, *Parametriocnemus*, Linyphiidae Mf1 y Staphylinidae Mf1; en esta clase, para el caso de *R. flagelliformis* dominaron los géneros *Derovatellus* (194 ind.) e *Hidrozetes* (129 ind.); y en *S. aciphyllum*, dominaron *Hidrozetes* (5681

ind.), *Derovatellus* (1,490 ind.), *Hydraena* (408 ind.) y Linyphiidae Mf1 (216 ind.), el taxón Staphylinidae MF1 solo se encontró en esta macrófita.

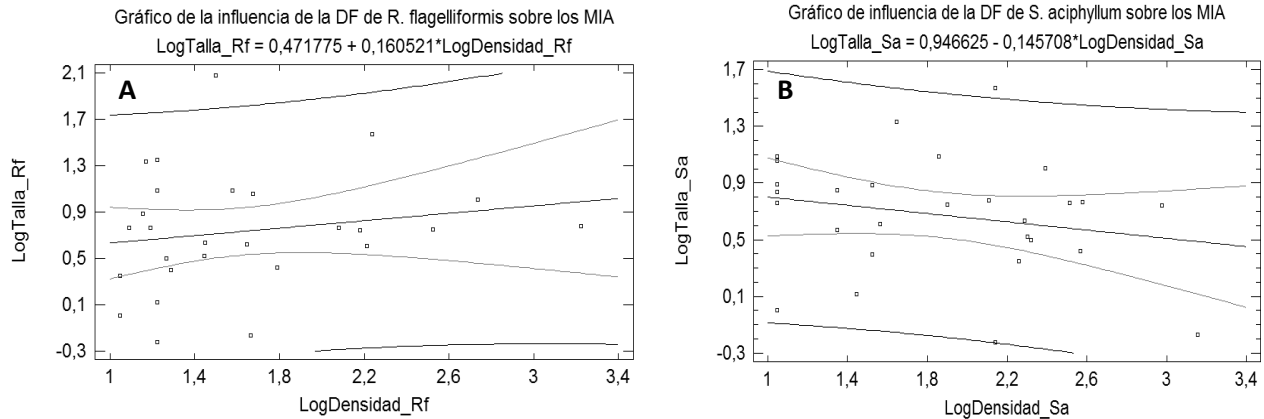


**Figura 5.** Talla (mm), clases de tallas y biomasa total de los taxones de macroinvertebrados colectados asociados a *Ranuncullus flagelliformis* y *Sphagnum aciphyllum* en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz.

Trece taxones pertenecieron a la clase dos (4.1-8 mm), sobresaliendo *Tenagobia*, *Sphaerium*, *Liodessus*, *Metriocnemus*, *Centrocorisa*, *Tanytarsus*, c. f. *Scatella*, Orthocladiniidae Mf1, *Hyaella*, Muscidae Mf1, *Ceratopogon*, *Tipula* y Elmidae Mf1; aquí, en *R. flagelliformis* abundaron *Hyaella* (8,131 ind.), *Centrocorisa* (782 ind.) y *Metriocnemus* (451 ind.); en tanto que en *S. aciphyllum* predominaron *Metriocnemus* (1,782 ind.), *Liodessus* (595 ind.), *Tanytarsus* (469 ind.) y *Hyaella* (265 ind.), siendo exclusivas de esta macrófita Ceratopogon, Elmidae Mf1 y Muscidae Mf1.

Ocho taxones fueron los de mayor talla, clase tres (>8.1 mm), representados por *Helobdella*, Tanypodinae Mf1, *Lancetes*, *Dytiscus*, *Hexatoma*, *Anax*, Tubificidae Mf1 y *Martiodrilus*; en esta clase, tanto *R. flagelliformis* como *S. aciphyllum* estuvieron dominadas por *Helobdella* con 1,367 ind. y 776 ind., y Tubificidae con 281 ind. y 348 ind. respectivamente. Sin embargo, solo en *R. flagelliformis* se encontraron *Anax* y *Martiodrilus*, organismos de gran talla.

En la Figura 5 se presenta el orden creciente de las tallas de los MIA encontrados en ambas macrófitas y se puede observar la tendencia de incremento de la biomasa con la talla. De acuerdo con esto, se corroboró una relación directa entre la talla y la biomasa ( $Biomasa = 0,00320157 + 0,0011481 * Talla$ ,  $F_{1,29} = 46.72$ ,  $R^2 = 0.78$  y  $p < 0.05$ ). Al establecer la influencia de la complejidad de la macrófita (DF) en función de la talla de los macroinvertebrados que se asocian, se corroboró que la planta menos compleja (*R. flagelliformis*) alberga mayor densidad de MIA de mayor talla, por presentar una pendiente positiva en la ecuación lineal (Fig. 6A); por su parte, la macrófita más compleja (*S. aciphyllum*) acoge un mayor número de individuos de tallas pequeñas por mostrar una línea negativa (Fig. 6B).



**Figura 6.** Regresiones simples entre la densidad ( $\text{Log}_{10}$ ) y la talla ( $\text{Log}_{10}$ ) de los macroinvertebrados habitando macrófitas. **A.** Macroinvertebrados habitando *Ranunculus flagelliformis* (arquitectura simple). **B.** Macroinvertebrados habitando *Sphagnum aciphyllum* (arquitectura compleja).

Acerca de la influencia de la DF de cada macrófita sobre el resto de índices de diversidad de los MIA se tiene que, los macroinvertebrados de menor talla (clase I), que se asociaron a *S. aciphyllum* (mayor DF), presentaron valores más altos de densidad, biomasa y dominancia, pero menor riqueza específica y diversidad, en comparación con lo encontrado para *R. flagelliformis*; en este caso existieron diferencias significativas para la densidad y biomasa entre las dos plantas. Los organismos de la clase II de talla, concretaron valores más elevados de densidad, biomasa y dominancia en *R. flagelliformis*, y mayor riqueza y diversidad en *S. aciphyllum*; no obstante, solo se presentó diferencia significativa para la diversidad. Los organismos de la clase III de las tallas, y que habitaron en *R. flagelliformis*, mostraron mayor densidad, biomasa, dominancia y riqueza, y menor diversidad que los encontrados en *S. aciphyllum*; sin embargo en ningún caso hubo diferencias significativas entre estos índices (Tabla 6).

TABLA 6. Índices de diversidad de la comunidad de MIA de acuerdo con la clasificación por clases de tallas de los macroinvertebrados colectados en las macrófitas acuáticas de arquitectura simple (*Ranunculus flagelliformis*) y compleja (*Sphagnum aciphyllum*). Se presenta los resultados de los ANOVA's entre estos índices con respecto a las macrófitas. La densidad es expresada en individuos. $\text{m}^{-2}$  y la biomasa en gramos de peso seco. $\text{m}^{-2}$ .

Índices de diversidad de la Comunidad de MIA	Clases de Tallas					
	Clase I (0 - 4 mm)		Clase II (4.1 - 8 mm)		Clase III (> 8.1 mm)	
	R. <i>flagelliformis</i>	S. <i>aciphyllum</i>	R. <i>flagelliformis</i>	S. <i>aciphyllum</i>	R. <i>flagelliformis</i>	S. <i>aciphyllum</i>
Riqueza	9	10	10	12	8	6
Densidad - D	78.6	1,779.7	1,998.9	749.8	356.5	249.0
ANOVA - D	$F_{1-17} = 8.53, p < 0.05$		$F_{1-20} = 0.03, p > 0.05$		$F_{1-12} = 0.00, p > 0.05$	
Biomasa - B	0.86	12.23	47.79	10.64	38.65	23.02
ANOVA - B	$F_{1-12} = 9.71, p < 0.05$		$F_{1-20} = 0.92, p > 0.05$		$F_{1-12} = 0.42, p > 0.05$	
Dominancia	0.37	0.52	0.71	0.33	0.65	0.55
ANOVA - Dom	$F_{1-16} = 1.74, p > 0.05$		$F_{1-18} = 0.38, p > 0.05$		$F_{1-10} = 0.83, p > 0.05$	
Diversidad - H'	1.24	0.99	0.66	1.44	0.69	0.70
ANOVA - H'	$F_{1-17} = 1.78, p > 0.05$		$F_{1-13} = 5.73, p < 0.05$		$F_{1-12} = 0.03, p > 0.05$	



## DISCUSIÓN

El hecho de que *S. aciphyllum* sea una planta más compleja que *R. flagelliformis*, radica en que la arquitectura o morfología del gametofito de la primera, la cual presenta un caulido o falso tallo que puede alcanzar hasta 25 cm de longitud, donde se insertan de forma helicoidal trística los filidios u hojas, esto es que los puntos de inserción de los elementos foliares se hacen con simetría radiada, de tal forma que la arquitectura se observa en forma de espiral, haciéndose más compleja hacia el ápice o capítulo donde se observan arreglos pluriestratificados; los filidios a su vez presentan tricomas (pelos epidérmicos) que los hacen mucho más complejos (Clymo & Hayward, 1982). Entre tanto, *R. flagelliformis* es menos compleja en el sentido en que es una macrófita de tallos delgados, delicados, tendidos, de hasta 50 cm de longitud, con nodos espaciados que sostienen normalmente 2 a 4 hojas largamente pecioladas, ovaladas y enteras (Rodríguez & Tupaz, 2016) (Fig. 3).

De igual forma, la mayor biomasa de *S. aciphyllum* con respecto a *R. flagelliformis*, reside también en la complejidad de la arquitectura, toda vez que una mayor complejidad representada en una disposición más concentrada de las estructuras morfológicas, incrementa la superficie de la planta, y por consiguiente, tiende a incrementarse la biomasa en espacios similares, lo que se reflejó en un mayor peso de esta. Este aspecto se corroboró al encontrar una dependencia positiva entre la DF y la biomasa para cada una de las macrófitas muestreadas, en donde la variación total de la biomasa se explicó en más de un 90% por el incremento en la complejidad.

La relación determinantemente positiva entre la densidad de MIA con la macrófita que posee más DF y biomasa, corrobora los resultados encontrados en otras plantas acuáticas tales como *Ranunculus yezoensis* y *Sparganium emersum* (Taniguchi et al., 2003); *Egeria densa*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum acuaticum*, *Elodea ernstae* y *Stuckenia striata* (Ferreiro, 2012); y análogos plásticos de *Myriophyllum* sp. y *Eleocharis* sp. (Warfe & Barmuta, 2006). Con base en los estudios de dichas plantas, los investigadores encontraron evidencias de que el tamaño de una macrófita, representado por el área, la biomasa o la DF, afecta de manera positiva la densidad de los invertebrados que se asocian a ellas, debido a que al incrementarse el tamaño de la planta, crece el tamaño del hábitat (mayor complejidad) lo que permite el asentamiento de un mayor número de organismos, esto apoyaría la hipótesis del espacio disponible.

No obstante, algunos autores como Batzer & Wissinger (1996) afirman que la densidad de insectos acuáticos en un humedal, puede ser regulada por el microambiente tal como ciclos de lluvia y sequía, temperatura del agua, acidificación, disponibilidad de alimento y nutrientes, interacciones bióticas, niveles de oxígeno disuelto, actividad microbiana y estabilidad del agua, por lo cual no necesariamente plantas complejas soportan mayores densidades de organismos. En este sentido, la presencia o ausencia de un organismo en un hábitat o lugar determinado y en un tiempo específico, debe estar determinada en primera instancia por las limitaciones establecidas por los factores físico y químicos, y en segundo lugar, por la oferta de hábitat en términos de espacios disponibles, número de refugios, sitios adecuados para la reproducción, disponibilidad de alimento y estabilidad ecosistémica (Krebs, 1986). Estos aspectos podrían hacer pensar que la complejidad de la arquitectura de las macrófitas juega un papel secundario en la asociación de los MIA, por esta razón, para minimizar el efecto de microambiente y de la espacialidad de las variables físico-químicas sobre la asociación Macroinvertebrado-Macrófita, y privilegiar la hipótesis de la selección de macrófitas con arquitecturas complejas por parte de los MIA, se hicieron muestreos en áreas

reducidas, donde se observaron parches mixtos de las macrófitas evaluadas; y para minimizar el efecto de la temporalidad se tuvo en cuenta el suministro constante de agua que hace la laguna principal (Los Tunjos), que contribuye a la regulación de los periodos de inundación y sequía. Lo anterior puede corroborarse con los datos de los parámetros físico-químicos tomados in situ y por registros similares encontrados por Alba-Hincapié et al., (2016), Gómez et al., (2016) y Rodríguez & Tupaz (2016) en la misma laguna, los cuales mantuvieron una alta estabilidad.

Con base en lo anterior, se tiene que la mayor DF de *S. aciphyllum* favorece una mayor cantidad de espacios disponibles, así como más diversidad de sitios para descanso y refugio y seguramente , mayor disponibilidad de alimento, como lo evidenciaron Suren & Lake (1989) y Zimmer, Hanson & Butler (2000), en comunidades de macrófitas acuáticas que proporcionaron hábitats complejos para protección y reproducción de la biota, además de constituirse en sitios de abundante producción de alimento para muchos organismos acuáticos; así mismo, las macrófitas como materia muerta representa un importante recurso alimenticio para los MIA (Nessimian 1995); adicionalmente, las macrófitas presentan variadas condiciones en términos de ocupación y alimento para la fauna, debido a particularidades morfológicas en su estructura química (Hargeby, 1990); lo que favoreció el establecimiento de organismos de menor talla, y por consiguiente mayores valores de densidad y diversidad; aunque la biomasa fue más baja en comparación con lo encontrado en *R. flagelliformis*.

Aunque la biomasa de MIA pocas veces ha sido cuantificada en estudios relacionados con la complejidad de las macrófitas, algunos investigadores como Cheruvilil et al. (2002) y MacAbendroth et al. (2005) encontraron relaciones positivas. Sin embargo, Taniguchi et al. (2003) y Ferreiro (2012) no encontraron correlación entre estas variables. En este estudio, a pesar de que no se encontraron diferencias estadísticas de las biomásas de los MIA entre las dos macrófitas evaluadas, sí se determinó una dependencia significativa entre el aumento de biomasa de los MIA con el incremento del grado de DF en las macrófitas. Así, la biomasa de los invertebrados asociados a *R. flagelliformis* (< DF) fue mayor (en un 65.5%) que la de los que habitaron en *S. aciphyllum*. Aspecto comprensible ya que los MIA en *S. aciphyllum* fueron de menor talla y que por consiguiente tuvieron pesos menores, lo que redundó en una menor biomasa.

Por otro lado, Ferreiro (2012), encontró que la complejidad de las macrófitas se relacionaba más con la biomasa de las algas epífitas asociadas (indicador de la disponibilidad de alimento) que con la biomasa de los MIA. Esto sugiere que la mayor complejidad dada por el área de cobertura de las hojas de *S. aciphyllum*, daría mayor espacio para que crezcan sobre estas algas perifíticas y por consiguiente mayor oferta de alimento que *R. flagelliformis*, para organismos raspadores-colectores. Los resultados evidenciaron que los taxones dominantes y con mayores densidades en la macrófita con mayor DF (*S. aciphyllum*) fueron organismos raspadores y/o colectores que se alimentan de estas algas, como es el caso de *Hyalella* y de algunos Chironomidos (*Metriocnemus*, *Parametriocnemus* y Orthocladiniidae), lo cual respaldaría de manera teórica la hipótesis del alimento.

También, para explicar el efecto positivo de la biomasa de las plantas (tamaño) sobre la densidad y la riqueza de las especies de MIA, Connor & MacCoy (1979) propusieron la hipótesis de la diversidad del hábitat, con base en los postulados de Williams (1964) acerca del incremento de las área de muestreo, y la del tamaño *per se*, desarrollada por MacArthur & Wilson (1963). En la hipótesis de la diversidad del hábitat se establece que a medida que la cantidad de área se incrementa, se suman nuevos hábitats con sus nuevas especies e individuos asociados. De esta

forma, si *S. aciphyllum* presenta mayor biomasa que *R. flagelliformis*, tiende a incrementar el número de nuevos espacios o hábitats en áreas de similar tamaño, lo que seguramente ocasionó un aumento en el número de individuos que se adhieren, en la riqueza y diversidad.

Al respecto, en experimentos in situ y ex situ realizados por Ferreiro (2012) se evidenció que la abundancia y riqueza de los MIA se incrementó en relación directa con una extensión en el tamaño del hábitat, es decir en plantas con arquitectura más compleja y mayor biomasa. De esta manera, es posible que el incremento en el número de individuos que se asociaron a *S. aciphyllum*, la cual posee mayor DF y biomasa que *R. flagelliformis* se deba a la llegada de un mayor número de organismos para colonizar dicha planta. Por esta razón, *S. aciphyllum* estuvo en condición de recibir mayor cantidad de individuos, y por consiguiente, más cantidad de especies nuevas, lo que podría haber ocasionado un incremento de la densidad, riqueza específica y diversidad de los MIA que la frecuentaron.

El hallazgo de que *S. aciphyllum*, planta con mayor DF, presentara de manera significativa más diversidad que la planta de menor complejidad *R. flagelliformis*, y que existiera una dependencia positiva de este índice en las macrofitas, confirma lo encontrado por Krecker (1939) y Taniguchi et al. (2003), ellos reportaron mayor diversidad de organismos en plantas más complejas. A pesar de ello, otros investigadores como Connor & MacCoy (1979) y Ferreiro (2012) trabajando a nivel taxonómico de familias de MIA, no encontraron incremento en la diversidad de invertebrados en especies de macrofitas complejas. Así, en los estudios en los cuales se trabajó con la resolución taxonómica de género de MIA sí se encontró una relación positiva, mientras que en los estudios donde se trabajó a nivel de familias no. Esto indica que la resolución taxonómica es un factor importante, y que trabajar a nivel de género o especie es más adecuado en este tipo de trabajos.

La menor talla y biomasa de MIA en *S. aciphyllum* se debe a la presencia de los taxones Elmidae Mf1 (7.82 mm), Staphylinidae Mf1 (3.68 mm), *Ceratopogon* (7.09 mm) y Muscidae Mf1 (6.89 mm), toda vez que *Martiodrilus* (121.16 mm), *Anax* (22.60 mm) y *Sphaerium* (4.18 mm) con tallas y biomasa muy superiores, fueron encontrados solo en *R. flagelliformis*, la planta de menos DF. Sin embargo, se halló muy baja densidad de estos taxones en ambas macrofitas, lo que podría sugerir que su presencia está relacionada con los grupos funcionales, en concordancia con la hipótesis del alimento. De este modo, los depredadores como Staphylinidae Mf1 y *Anax* (Roldán, 1998; Merritt et al., 2008) estarían realizando exploraciones en busca de presas; los colectores - fragmentadores como Elmidae Mf1 y *Ceratopogon* (Merritt et al., 2008; Rivera, Pinilla y Camacho, 2013) estarían rebuscando materia orgánica particulada gruesa (MOPG); los individuos colectores - filtradores como Muscidae Mf1 y *Sphaerium* (Merritt et al., 2008; Rivera et al., 2013) aprovecharían el sustrato que se acumula en estas plantas para filtrar materia orgánica particulada fina (MOPF); y los individuos de *Martiodrilus* sp. sorprendidos cerca de la superficie, seguramente andarían buscando detritos y materia orgánica en descomposición.

Al analizar los índices de diversidad de la comunidad de MIA para cada clase de talla, se encontró que los macroinvertebrados de clase uno (talla menor) tuvieron mayor densidad, biomasa y dominancia en la macrofita más compleja (*S. aciphyllum*) en comparación con la simple (*R. flagelliformis*), la cual tuvo mayor riqueza específica y diversidad. Lo anterior confirma que el incremento de la DF en las plantas, está influyendo de manera positiva sobre los organismos de menor talla como el caso de *Hidrozetes* y *Derovatellus* en *S. aciphyllum*. La mayor dominancia de MIA en *S. aciphyllum* evidencia que existe gran cantidad de organismos, de las mismas especie y de

menores tallas que se asocian a ella y que contrastan con la mayor diversidad y riqueza de MIA, encontrada en *R. flagelliformis*, en razón a que en esta macrófita hay menor número de individuos aunque la riqueza sea más elevada. Para el caso de los organismos de la clase dos (talla mediana) y clase tres (talla grande) se presentó mayor densidad, biomasa y dominancia en la macrófita simple, entretanto la macrófita de mayor DF tuvo más diversidad, sin embargo no fueron significativas, aspecto que puede ser atribuidos a la alta abundancia de *Hyaella*, *Metriocnemus*, *Helobdella* y Tubificidae Mf1, encontrados en ambas macrófitas, simple y compleja.

## CONCLUSIONES

*S. aciphyllum* presenta una mayor complejidad de su arquitectura o dimensión fractal que *R. flagelliformis* y por consiguiente mayor biomasa o tamaño. En este sentido se corroboró que el incremento en la DF y la biomasa de las plantas favorece la disponibilidad de hábitats (hipótesis del tamaño *per se.*), la disponibilidad de más espacios para ser colonizados por los MIA (hipótesis del microhábitat) y adición de nuevas áreas o intersticios que servirían para el descanso o protección de los MIA contra potenciales depredadores (hipótesis del refugio o depredación); además de que la complejidad, posiblemente permitió un incremento en la oferta de alimento que seguramente benefició la presencia de un mayor número de organismos (hipótesis del alimento).

De igual forma se corroboró que la complejidad de las plantas influyen sobre la estructura de la comunidad de MIA que se asocian a ellas, de esta forma, la macrófita con mayor DF (*S. aciphyllum*), tuvo un efecto positivo sobre los índices de densidad, abundancia, diversidad y equidad de los organismos que se asociaron, respecto a la macrófita de arquitectura simple (*R. flagelliformis*). Así mismo, se comprobó el efecto negativo de la complejidad sobre la biomasa y dominancia, en razón a que los MIA de la planta con mayor DF, a pesar de ser más abundantes, fueron los de menor talla, biomasa y diversidad, aspectos que influyeron en registros bajos de estos índices.

El análisis de la relación entre la DF de las macrófitas y la talla de los organismos que las habitan, permitió confirmar que la planta con mayor DF (*S. aciphyllum*), ofreció un mayor número de intersticios estrechos en comparación con la planta de menor DF (*R. flagelliformis*), lo que favoreció la presencia de espacios habitables para ser colonizados por un mayor número de organismos de pequeña talla y bajo peso. De esta forma, los organismos de menor talla evidenciaron mayor densidad, biomasa y dominancia en la macrófita compleja, mientras que la simple tuvo más riqueza específica y diversidad. Por el contrario, los organismos de talla media y grande presentaron mayor densidad, biomasa y dominancia en la en la macrófita simple, entre tanto la macrófita compleja tuvo más diversidad.

La alta diversidad de MIA de menor talla en la planta de menor DF, e igualmente la alta diversidad de MIA de mayor talla en la planta de mayor DF, corrobora la influencia de la complejidad en la asociación de los taxones por tallas, y explica porque taxones como *Hydrozetes*, *Metriocnemus* y *Derovatellus*, de talla pequeña, fueron dominantes en la macrófita más compleja; y organismos como *Hyaella* sp. y *Helobdella*, de tallas más grandes, dominaron en la macrófita más simple. Igualmente, la menor talla explica la presencia de los taxones Elmidae Mf1, Staphylinidae Mf1, *Ceratopogon* y Muscidae Mf1 únicamente en la macrófita de mayor DF (*S. aciphyllum*), toda vez que *Martiodrilus* sp., *Anax* sp. y *Sphaerium* sp. con tallas muy superiores, fueron encontrados solo en *R. flagelliformis*, la planta de menos DF.

## AGRADECIMIENTOS

A la UJTL-DICE por la financiación de este proyecto. A Patricia Jaime del grupo de Entomología de la Universidad Nacional por su apoyo en la revisión e identificación de los MIA; al personal de los laboratorios de instrumental de la UJTL por su colaboración en el préstamo de materiales y equipos; a las directivas de la Maestría en Ciencias Ambientales por el apoyo logístico y las orientaciones generales; a la Secretaría de Educación del Distrito Capital que por medio del Fondo de Formación Avanzada de Docentes financió los estudios de maestría de Bastidas y Rodríguez; a la CAR por el permiso de investigación en la laguna La Virginia; a los compañeros del proyecto Biovaloración limnológica del complejo Chisacá-Los Tunjos, páramo Sumapaz años 2015 y 2016 por su apoyo en campo; y a Miguel Rodríguez y Cesar Serna por sus orientaciones en el análisis estadístico.

## REFERENCIAS

- Acosta, C. R. (2009). Estudio de la cuenca almandina del río Cañete (Perú): distribución altitudinal de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos y caracterización hidroquímica de sus cabeceras caóticas (Tesis de doctorado). Universidad de Barcelona. (p. 177).
- Alba-Hincapié, A., González, G., & Longo, M. (2016). Macroinvertebrados asociados a macrófitas en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz, Colombia. *Biota Colombiana* 17 (Supl. 2 - Páramos), 3-19. doi:10.21068/C2016v17s02a01.
- Alcaldía de Bogotá. (2010). Política Para La Gestión de la Conservación de la Biodiversidad en el Distrito Capital. Adoptada por el decreto distrital 607 de 2011. Bogotá.
- Andrade A., Guzmán M., Tosse O., Gnecco M. & Fajardo Z. (2002). Páramos: programa para el manejo sostenible y restauración de ecosistemas de la alta montaña colombiana. Informe Técnico. Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, D.C. Colombia. (p. 73).
- Batzer D. & Wissinger S. (1996). Ecology of insect communities in nontidal wetlands. *Annual review of entomology* 41 75 -100
- Bouchard, W. (2004). Guide to de Acuatic Inverebrates of the Upper Midwest. University of Minnesota. Deparament of Entomology. (p. 203)
- Cabrera, M. & Ramírez, W. (2014). Restauración ecológica de los páramos de Colombia. Transformación y herramientas para su conservación. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. Colombia. (p. 296).
- Castellanos, P. M., & Serrato, C. (2008). Diversidad de Macroinvertebrados acuáticos en un nacimiento de rio en el Páramo de Santurbán, Norte de Santander. *Revista de la Academia Colombiana de ciencias exactas, físicas y naturales*, 32, 70-86.
- Cattaneo, A., & Kalff, J. (1980). The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds. *Limnology and Oceanography*, 35(2), 280-289. doi:10.4319/lo.1980.25.2.0280
- Cheruvilil, K., Soranno, P., Madsen, J., & Roberson, M. (2002). Plant architecture and epiphytic macroinvertebrate communities: the role of an exotic dissected macrophyte. *The North American Benthological Society*, 21, 261-277.
- Cleef, A. (1997). Páramo de Sumapaz, Región Colombia en: Davis, S.D., V.H. Heywood, O. Herrf.Ra-Macbryste, J. Villa-Lobos & A. C. Hamilton ed (s) *Centers of Plant Diversity, a Guide and Strategy for their Conservation*, 3, 437-441. World Wide Fund for Nature (WWF) y The World Conservation Union (IUCN), Publications Unit, Oxford.

- Clymo R. & Hayward P. (1982). The ecology of the Sphagnum. In: Smith AJE (ed). Bryophyte Ecology. Chapman and Hall, New York. (p. 229-289).
- Combata-Heredia, J. O. (2013). Ácaros acuáticos (Acari: Hydrachnidae) de Colombia (Tesis de maestría) Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. (p. 141). Bogotá.
- Connor, E. F., & McCoy, E. D. (1979). The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*, 113, 791-833.
- Conover, W. J., & Iman, R. M. (1991). Rank Transformation as a Bridge Between Parametric and Nonparametric Statistics. *The American Statistician*, 35(3), 124-129.
- Contreras T. & Téllez D. (2015). Rasgos Funcionales de Macroinvertebrados Acuáticos Asociados a dos Subsistemas de la Laguna La Virginia, Páramo de Sumapaz. Tesis de Grado. Universidad Jorge Tadeo Lozano. (p. 163). Bogotá.
- Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca – CAR. (2000). Inventario de las Especies de Flora y Fauna de la Jurisdicción de la CAR. CAR-ECOFORREST. Bogotá.
- Corporación Autónoma Regional de Chocó – CODECHOCO. (2010). Caracterización Ecológica de una Zona de Alta Montaña (Litoral del San Juan) como Herramienta de Proyección para el Establecimiento de una Figura de Conservación en el Chocó Biogeográfico. Quibdó.
- Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 10(40), 221-264.
- Cyr H. & Downing J. (1988). Empirical relationships of phytomacrofaunal abundance to plant biomass and macrophyte bed characteristics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45:976–984.
- Daza, M., Flórez F., & Triana A. (2014). Efecto del uso del suelo en la capacidad de almacenamiento hídrico en el páramo de Sumapaz-Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía* 671: 7189-7200.
- Díaz-Granados M., Navarrete J. & Suárez T. (2005). Páramos. Hidrosistemas Sensibles. Universidad de los Andes. Bogotá. *Revista de Ingeniería*. 22. (p. 12)
- Domínguez, E., & Fernández, H. (2009). Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos (1st ed.). San Miguel de Tucumán: Fundación Miguel Lillo, (p. 655) Argentina.
- Empresa de Acueducto, Alcantarillado y Aseo de Bogotá – EAAB-ESP (2009). Plan Maestro de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá. Dirección de Planeación. (p. 253) Bogotá.
- Epler, J. (2010). The water beetles of Florida. EEUU. Departamento de Protección del Medio Ambiente de la Florida. (p. 414).
- Feijoó, C., & Menéndez, M. (2009). La biota de los ríos: los macrófitos. En Elozegi, A., & Sabater, S. *Conceptos y técnicas en ecología fluvial* (1a ed.) (p. 243-250). Bilbao: Fundación BBVA.
- Ferreiro, N. A. (2012). Influencia de la heterogeneidad ambiental de los lechos de macrófitas en los organismos acompañantes en un arroyo pampeano (Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires. (p. 172). Argentina: Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- Franco P. & Betancur J. (1999). La flora del Alto Sumapaz (Cordillera Oriental, Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23 (Supl. especial): 53-78.
- Gómez S., Salazar C., & Longo, M. (2016). Diversidad y biomasa de macroinvertebrados asociados a cuatro tipos de sustratos en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz. Colombia. *Biota Colombiana* 17 (Supl. 2 -Páramos): 20-38. doi: 10.21068/C2016v17s02a02
- Gregg, W., & Rose, F. (1985). Influences of aquatic macrophytes on invertebrate community structure, guild structure, and microdistribution in streams. *Hidrobiología*, 128(1), 45-56. doi:10.1007/BF00008939

- Guhl, E. (1995). Los páramos circundantes de la Sabana de Bogotá (13th ed.). Bogotá: Fondo FEN Bogotá.
- Guisande, C., Barreiro A., Maneiro I., Riveiro I., Vergara A. & Vaamonde A. (2006). Tratamiento de Datos. Ediciones Díaz de Santos. (p. 356). España.
- Halley J., Hartley S., Kallimanis A., Kunin W., Lennon J. & Sgardelis S. (2004). Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecology Letters* 7: 254–271.
- Hamada, N., Nessimian, J., & Barbosa, R. (2014). Insetos aquáticos na Amazonia brasileira: taxonomía, biología e ecología. Manaus: Editora do INPA. (p. 774). Manaus.
- Hargeby. 1990. Macrophyte associated invertebrates and the effect of habitat permanence. *Oikos*, 57:338-346.
- Hynes H. (1970). The Diversity of Macroinvertebrate and Macrophyte communities in Ponds. *Freshwater. Biology*, 18: 87-104.
- IDEAM. (2004). Estudio de la Caracterización Climática de Bogotá y la Cuenca Alta del Río Tunjuelo. Convenio No. 198 FOPAE. Alcaldía Mayor de Bogotá. Colombia. 122 p.
- IGAC. (1988). Estudio Semidetallado de los Suelos en las Áreas Representativas de los Páramos de Sumapaz, Neusa y Chingaza. Subdirección Agrológica, Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Bogotá D. C, Colombia.
- Klinger, W., Ramírez, G., Lozano, L., & Vargas, L. (2012). Caracterización ecológica del páramo de Tatamá. Choco, Quibdó: Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico. (p. 108).
- Krebs C. (1986). Ecología: Análisis experimental de la distribución y abundancia. Capítulo 4: 19-20. En Krebs CJ (Ed.). Segunda Ed. Pirámide. (p. 782). Madrid.
- Krecker, F. H. (1939). A comparative study of the animal populations of certain submerged plants. *Ecology*, 20(4), 553-562. doi:10.2307/1930445
- Lillie A. & Budd J. (1992). Habitat architecture of *Myriophyllum spicatum* L. as an index to habitat quality for fish and macroinvertebrates. *Journal of Freshwater Ecology* 7:113–125.
- MacAbendroth L., Ramsay P., Foggo A., Rundle S., & Bilton D. (2005). Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions. *Oikos*, 111(2), 279-290. doi:10.1111/j.0030-1299.2005.13804.x
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, 373-387.
- Mandelbrot, B. (1987). ¿Cuánto mide la costa de Bretaña? Los objetos fractales (2nd ed.). Barcelona: Tusquets. (p. 213).
- Merritt R., Cummins K., & Berg M. (2008). An introduction to the aquatic insects of North America. Fourth Edition. Kendall/Hunt Publishing Company, Iowa. USA. (p. 1218).
- Morse D., Lawton J., Dodson, M. & Williamson, M. (1985). Fractal dimension of vegetation and the distributions of arthropod body lengths. *Nature*, 311, 731-733. doi:10.1038/314731a0.
- Moya C., Valdovinos C., Moraga A., Romero F., Debels P. & Oyanedel A. (2009). Patrones de distribución espacial de ensamblajes de macroinvertebrados bentónicos de un sistema fluvial Andino Patagónico. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 425-442.
- Nessimian J. (1995). Composição da fauna de invertebrados bentônicos em um brejo de dunas no litoral do Estado do Rio de Janeiro. *Acta Limnologica Brasiliensia* 7: 41-59.
- Ospina R., Ruiz J., Gómez H. & Riss W. (2000). Guía para la identificación genérica de larvas de quironómidos (Díptera: Chironomidae) de la Sabana de Bogotá. Subfamilias Tanytopodinae. Podonominae y Diamesinae. *Actualidades Biológicas* 22 (1): 30-45.
- Palmer, M. (1981). Relationship between Species Richness of Macrophytes and Insects in some Water Bodies in the Norfolk Breakland. *Entomologist's Monthly Magazine*, 117:35-46.

- Pedraza, R., Betancur, J., & Franco, R. (2004). Chisacá, Un recorrido por los páramos andinos. Instituto de Ciencias Naturales e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. (p. 340).
- Perea-Saavedra Z., Bocanegra-Chung I. & Alván-Aguilar M. (2011). Evaluación de Comunidades de Macroinvertebrados Asociados a Tres Especies de Macrófitas Acuáticas en La Laguna de Moronacocha, Iquitos. Universidad Científica del Perú. Ciencia Amazónica. Vol.1, No.2, 96-103.
- Poi de Neiff, A. & Neiff, J. (2006). Riqueza de Especies y Similitud de los Invertebrados que Viven en Plantas Flotantes de la Planicie de Inundación del Río Paraná (Argentina). Rev. Mar. Vol. 31 (3): 220-225p.
- Posada, J., Abril G., & Parra L. (2008). Diversidad de los Macroinvertebrados Acuáticos del Páramo de Frontino (Antioquia, Colombia). Caldasia 30(2): 441-445.
- Prat. N., Acosta R., Villamarin, C., & Rieradevall M. (2012). Guía para el reconocimiento de las larvas de Chironomidae (Díptera) de los ríos altoandinos de Ecuador y Perú. Clave para la identificación de los principales morfotipos larvarios. Grupo de Investigación FEM. Universidad de Barcelona. Barcelona. España. (p. 41)
- Ramírez, J., Villanueva, M., & García J. (2014). Macroinvertebrados Acuáticos en la Laguna los Tunjos (Páramo de Sumapaz). Editorial Universidad de Cundinamarca. Girardot. Revista SIUDEC. (2a ed.). 1, 109-112. ISSN: 2389-9018.
- Rangel, Ch. J. (2000). Colombia biodiversidad biótica III: La región de vida paramuna. Editorial Unibiblos, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., Colombia. (p. 902).
- Rasband, W. (1997-2016). ImageJ. U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland. <http://rsb.info.nih.gov/ij/>.
- Rivera J., Pinilla G. & Camacho D. (2013). Grupos Tróficos de Macroinvertebrados Acuáticos en un Humedal Urbano Andino de Colombia. Universidad Nacional. Acta Biológica Colombiana. 18 (2): 279 – 292.
- Rocha, A., Ramírez, A., Chávez. R. & Alcocer. J. (2006). Invertebrate assemblages associated with root masses of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach 1883 in the Alvarado Lagoonal System, Veracruz, México. Aquatic Ecology. 6p.
- Rodríguez E. & Tupaz W. (2016). Diversidad y Arreglo Espacial de las Macrófitas Presentes en la Laguna La Virginia, Páramo de Sumapaz. Tesis de Grado. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Bogotá. (p. 163).
- Roldán, G. (1998). Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos en el departamento de Antioquia. Editorial Presencia Ltda. Fondo FEN. Bogotá, Colombia. (p. 217).
- Roldán, G. & Ramírez, J. (2008). Fundamentos de Limnología Neotropical. Segunda edición. Medellín: Editorial Universidad de Antioquia. (p. 439).
- Rosenberg D. & Resh V. (1993). Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. Chapman y Hall (Eds). (p- 488).
- Secretaría Distrital de Ambiente – SDA. (2007). Atlas Ambiental de Bogotá D.C. Secretaría Distrital de Ambiente, Alcaldía Mayor de Bogotá, D.C. Bogotá, Colombia
- Secretaría Distrital de Ambiente - SDA. (2011). Revisión de las categorías de manejo de las áreas protegidas del orden distrital ubicadas en la zona rural de Usme y Ciudad Bolívar. Contrato 273. Alcaldía Mayor de Bogotá, D.C. Bogotá, Colombia.
- Segura, E. (1998). Visión actual del Parque de Sumapaz en: Velandia, R. (ed.) Una mirada en el tiempo al paisaje del Alto Sumapaz. Corporación Autónoma Regional (CAR), Bogotá. (p. 203-220).



- Suren A. & Lake P. (1989). Edibility of fresh and decomposing macrophytes to three species of freshwater invertebrate herbivores. *Hydrobiologia*. 178: 165-178.
- Taniguchi, H., Nakano, S. & Tokeshi, M. (2003). Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48, 718–728.
- Thomaz M., Dibble E., Evangelista L., Higuera J. & Bini L. (2008). Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53: 358–367
- Tokeshi M. & Pinder L. (1985). Microhabitats of stream invertebrates on two submersed macrophytes with contrasting leaf morphology. *Holarctic Ecology* 8:313-319.
- Vásquez, A. & Buitrago, A. (2011). El gran libro de los páramos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Proyecto Páramo Andino. Bogotá, D. C. Colombia. (p. 208).
- Warfe, D., & Barmuta, L. (2004). Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141, 171–178.
- Warfe, D., & Barmuta, L. (2006). Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia* 150, 141-154.
- Williams, C. (1964). Patterns in the balance of nature. *The American Naturalist* 113,791-833. En Connor, EF., & MacCoy, ED. (Eds.). 1979. *The Statistics and Biology of the Species-Area Relationship*. Academic Press, London.
- Williamson, M., & Lawton, J. (1991). Fractal geometry of ecological habitat: 69-86. En Bell SE MacCoy, ED. & Mushinsky, HR. (Eds.). *Habitat structure: The physical arrangement of the objects in space*. Chapman & Hall, London, (p. 438).
- Wilzbach M., Cummins K., & Hall J. (1986). Influence of habitat manipulations on interactions between cutthroat trout and invertebrate drift. *Ecology*; 67: 898-911.
- Zimmer K., Hanson M. & Butler M. (2000). Factors influencing invertebrate communities in prairie wetlands: A multivariate approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*; 57:76–85.