

**RELACIÓN ENTRE EL PESO SECO CON LA LONGITUD CORPORAL DE  
ALGUNAS POBLACIONES DE MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS Y  
EQUIVALENCIA ENERGÉTICA PARA LOS GREMIOS COLECTOR Y  
PREDADOR PRESENTES EN LA LAGUNA LA VIRGINA, PÁRAMO  
SUMAPAZ - COLOMBIA**

**Edna Julieta Benítez Agudelo<sup>1</sup> Magnolia Longo<sup>2</sup>**

**Universidad Jorge Tadeo Lozano**

---

<sup>1</sup> Maestría en Ciencias Ambientales, Universidad Jorge Tadeo Lozano [ednaj.beniteza@utadeo.edu.co](mailto:ednaj.beniteza@utadeo.edu.co)

<sup>2</sup> Grupo de investigación en Limnología, Universidad Jorge Tadeo Lozano.  
[magnoliac.longos@utadeo.edu.co](mailto:magnoliac.longos@utadeo.edu.co)

## RESUMEN

La masa corporal es un atributo de los organismos empleado para describir la cantidad de energía que pasa a través de ellos. En los macroinvertebrados acuáticos, permite analizar la transferencia de energía desde niveles basales hasta eslabones mayores de la red trófica. Información al respecto es muy escasa para las lagunas de páramo. Por lo que los propósitos de este trabajo fueron: 1) describir el mejor modelo que explique las relaciones entre el peso seco con la longitud corporal para poblaciones de *Helobdella stagnalis*, *Girardia tigrina*, *Hyallela* sp., *Rhinodrilus ecuadoriensis* y *Drilocrius iheringi*; y 2) explicar el escalamiento entre la densidad y el tamaño corporal (estimado como peso seco) de los gremios colector y predador, conocida como regla de equivalencia energética (REE). Se colectaron, midieron, secaron y pesaron 2176 individuos de los taxones mencionados; y se realizaron modelos lineales y potenciales, para establecer la relación entre el peso seco y la longitud. Estos modelos son significativos cuando el valor de  $p$  es menor a 0,05,  $R^2$  se localiza entre 0,30 y 0,73 y cuando la pendiente es inferior a tres. En términos REE se encontró una relación inversa entre la densidad y el peso seco ( $R^2=0,82$ ) con una pendiente de -0,41 para los colectores y -0,23 los depredadores ( $R^2=0,15$ ). Estos valores indican que el gremio colector acumula más energía que el predador. Estos hallazgos proporcionan una base para la predicción del peso seco de macroinvertebrados sin capturas innecesarias.

**Palabras clave:** peso seco, *Helobdella stagnalis*, *Girardia tigrina*, *Hyallela* sp., *Rhinodrilus ecuadoriensis*, *Drilocrius iheringi*.

## INTRODUCCIÓN

La masa corporal (M) se ha descrito como una variable que encapsula rasgos fisiológicos y ecológicos, por tanto, se asocia con características estructurales y celulares. Constituye un vínculo entre las propiedades de los individuos con la esperanza de vida y el tamaño del parche que ocupa, entre otras variables de la historia de vida y la ecología (Peters, 1983; Brown *et al.*, 2004). La masa informa sobre el aporte energético de los taxones o poblaciones a las redes tróficas (Rivera *et al.*, 2014), las tasas de crecimiento, la producción secundaria y los patrones estacionales (Becker, *et al.*, 2009), así como la productividad de las poblaciones (Dolbeth, *et al.* 2012). Además, al ser la masa proporcional a la longitud corporal se la trata directamente como tamaño corporal.

La masa se estudia como peso seco (mg o g) o como biomasa (peso seco libre de cenizas); ambos estimadores son válidos para informar sobre la cantidad de energía que los organismos transfieren al medio (Benke, *et al.*, 1999). Y puede ser estimada en diferentes niveles de organización biológica, tales como la población y los gremios tróficos. A nivel poblacional existen dos métodos básicos para determinar el peso seco y/o biomasa; uno de ellos consiste en el cálculo directo a través de muestreos y el tratamiento de los organismos en el laboratorio, para obtener el peso seco y/o peso seco libre de cenizas, el cual es un método dispendioso y costoso (Mroczynski *et al.*, 2016); el otro método, es un cálculo indirecto mediante modelos de regresión potencial, lineal o exponencial en el cual solo se requiere tener las mediciones de alguna dimensión corporal (e.g., las ecuaciones propuestas para macroinvertebrados de ríos de montaña en Europa por Meyer (1989)). Los modelos incluyen diferentes variables de acuerdo con los taxones; así por ejemplo, para *H. stagnalis* se ha empleado el diametro de la ventosa

posterior (Learner & Potter, 1974); mientras que para las lombrices se encontró que la longitud corporal es un mejor estimador de la masa ( $R^2 = 0,75$ ,  $p < 0,05$  y  $b < 3$ ) en comparación con el ancho corporal ( $R^2 < 0,6$ ,  $p < 0,05$  y  $b < 3$ ) (Zilli *et al.*, 2017).

La masa también es relevante para establecer la regla de equivalencia energética, ya que a partir de la relación densidad-masa se establece la cantidad de energía disponible para los organismos que habitan un área determinada (Damuth, 1981). A nivel de gremios tróficos, la relación entre  $M$  y la densidad ( $D$ ) de todos los individuos que componen el gremio ha sido ampliamente estudiada ya que informa sobre la circulación de energía en la red trófica (White *et al.*, 2007). En general, se ha encontrado en especies animales que a medida que disminuye la densidad aumenta el tamaño corporal, lo que se ha descrito a través de la ecuación  $D = aM^{-b}$ , siendo  $a$  una constante de normalización (Damuth, 1981; Peters, 1983; Russo, *et al.*, 2003) y  $b$  el escalamiento de la relación que para este caso es negativo y cuya magnitud ha sido ampliamente discutida (Brown *et al.*, 2007, Blackburn *et al.*, 1998). A través de esta ecuación, Damuth (1981) encontró que la pendiente  $b$  es aproximadamente  $-3/4$  (igual a  $-0,75$ ) para todas las poblaciones de mamíferos que él estudió. Este valor indica que la densidad de una población de mamíferos puede estar limitada por sus requerimientos energéticos o porque una misma cantidad de energía está disponible para cada individuo; así, la cantidad de energía que utiliza cada organismo por unidad de área es independiente de su tamaño corporal (Bini *et al.*, 2001). Damuth (1987) también demostró que la REE es válida para estudios realizados a diferentes escalas espaciales desde la local hasta la mundial, y para todos los niveles tróficos (con base en estudios de mamíferos consumidores primarios y secundarios); por tanto, la REE se adapta a la alta variedad de tamaños de los organismos, nichos ecológicos y adaptaciones de los individuos, es decir que, los

mecanismos que mantienen la relación son muy generales y no dependen de los detalles de la ecología de la especie o las interacciones de la población. Entonces, se consideró que el tamaño corporal se relaciona con la tasa metabólica y por tanto con el consumo de energía, la expresión matemática adopta la forma  $D = a M^{-3/4}$  (Blackburn, *et al.*, 1998).

A pesar de los hallazgos de Damuth, para otras comunidades los valores del exponente alométrico de la relación entre la densidad y el tamaño corporal son disímiles. Así por ejemplo, para comunidades de aves en Brasil,  $b$  es igual a  $-0,22$  (Russo, *et al.*, 2003), valor que se atribuye, parcialmente, a la composición trófica de los ensamblajes, y a la presencia de muchas especies raras y pequeñas. Es por eso que, sobre la relación entre la densidad y el tamaño se han propuesto al menos tres relaciones estadísticas distintas (White *et al.*, 2007). En la primera, a partir de compilaciones desde la literatura relacionada se establece una relación entre el tamaño corporal promedio de una especie y la densidad poblacional promedio (los registros de densidad provenían de cualquier punto del planeta); este es el patrón original determinado por Damuth (1981). En la segunda, se describe la relación entre el promedio del tamaño corporal de una especie y su densidad poblacional, con valores de densidad provenientes de una sola región; este análisis se puede realizar comparando poblaciones en distintos tiempos y/o regiones (White, *et al.*, 2007). Y por último, la distribución de frecuencias de los tamaños individuales se enfocó en la distribución de individuos entre las distintas clases de tamaño de una comunidad sin considerar la identidad de los individuos (White, *et al.*, 2007).

Aunque en macroinvertebrados acuáticos también se han utilizado regresiones simples para estimar su biomasa a partir de algunas dimensiones corporales, no existen modelos

matemáticos conocidos para los taxones de este grupo que habitan en ecosistemas acuáticos parámunos que permitan estimar dicha variable que es lo que se pretende en esta investigación. Esta carencia se debe a que los organismos que habitan estos ecosistemas presentan particularidades en el tamaño debido a las restricciones impuestas por las altas elevaciones que van de 3 250 y los 4 230 m.s.n.m, que ocasionan bajas temperaturas, ambiental e hídrica, y oscilaciones amplias en ellas (entre 0 y 10°C), en el pH (oscilan entre 5,0 y 8,2) y oxígeno disuelto (entre 6,0 y 7,9 mgO<sub>2</sub> L<sup>-1</sup>); Además, se registran variaciones nictemerales significativas en otras variables que le confieren condiciones particulares a estos ecosistema. (Contreras & Tellez, 2015)

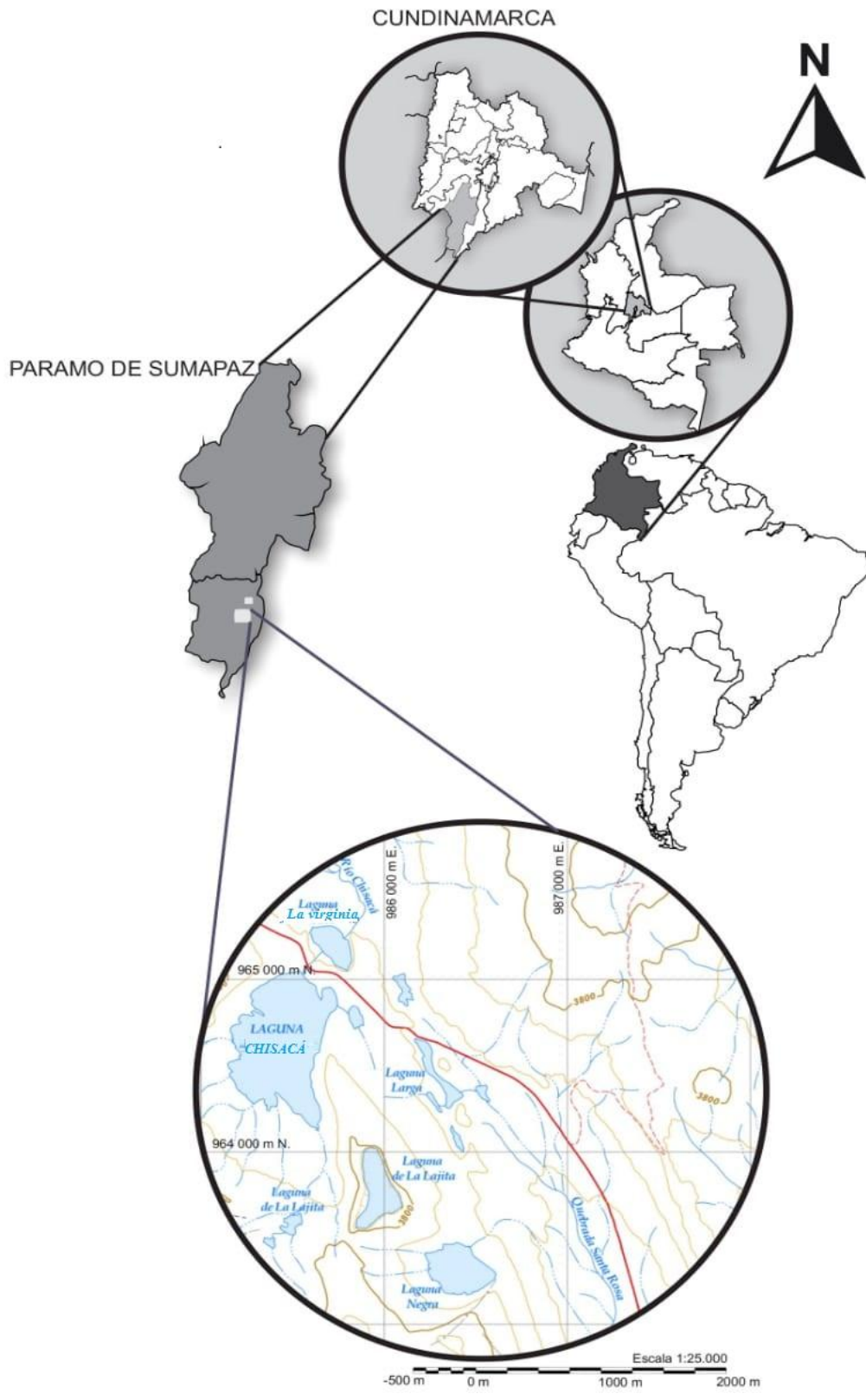
Lo presentado en los párrafos anteriores, permite preguntarse 1) ¿Qué tipo de relación matemática describe la dependencia entre el peso seco y la longitud corporal para las poblaciones de *Helobdella stagnalis*, *Girardia tigrina*, *Hyaella* sp., *Rhinodrilus ecuadoriensis* y *Drilocrius iheringi*?. Se predice un aumento del peso seco en función de la longitud corporal descrita mediante un modelo de regresión potencial de características  $M = a \cdot L^b$ . Y ¿Cómo es la equivalencia energética para los gremios colector y depredador? El escalamiento entre los dos gremios será diferente ya que los colectores tendrán mayor pendiente en comparación con los depredadores, dado que la cantidad de energía (predicha a partir de la relación entre la masa y la densidad) circulando en el gremio colector es más alta a la que circula en el gremio depredador. Los objetivos de esta investigación son, 1) describir el modelo que explique las relaciones entre el peso seco con la longitud corporal de las cinco poblaciones ya mencionadas, 2) explicar los resultados de la regla de equivalencia energética de los gremios colector y depredador. 3) Exponer las falencias de los datos para los modelos obtenidos

## MÉTODOS

### Área de estudio

Las muestras fueron colectadas en la laguna de alta montaña La Virginia localizada en el páramo Sumapaz. Este páramo está localizado en la cordillera Oriental de Colombia (Fig. 1). Es el páramo de mayor extensión en el mundo pues ocupa un área de 266.750 ha que corresponde al 1,7 % del territorio Colombiano. Abarca territorios localizados entre los 3 250 y los 4 230 m.s.n.m.. En él se encuentra el mayor número de sistemas leníticos de alta montaña del país, con más de 200 lagunas naturales. De esta laguna paramuna se abastecen los embalses Chisacá y La Regadera los cuales surten con agua potable a un sector del sur-occidente de Bogotá (Vásquez *et al.*, 2011). Las lagunas de Chisacá y La Virginia (también conocida como Los Tunjos) están conectadas por un canal y separadas por la carretera intermunicipal Bolivariana (Fig. 2).

De esta unión nace el río Tunjuelo, surtidor del embalse La Regadera. Vale la pena resaltar, que este complejo es objeto de conservación por parte de entidades estatales como la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá, la Corporación Autónoma regional de Cundinamarca (CAR) y Parques Nacionales Naturales. A pesar del status de conservación, La Virginia se encuentra en riesgo de colmatación por macrófitas y sedimentación (Alba *et al.*, 2016), lo cual podría afectar la disponibilidad de agua para el río Tunjuelo.



**Fig. 1:** Ubicación geográfica de la laguna La Virginia en el páramo Sumapaz, Colombia.



**Muestreos.** La toma de muestras se adelantó durante 2014, 2015 y 2016. En 2014, Alba *et al.* (2016), Gomez *et al.* (2016), Contreras *et al.*, (2015) realizaron cuatro muestreos durante temporadas de pluviosidad alta (mayo y septiembre) y baja (junio y diciembre).

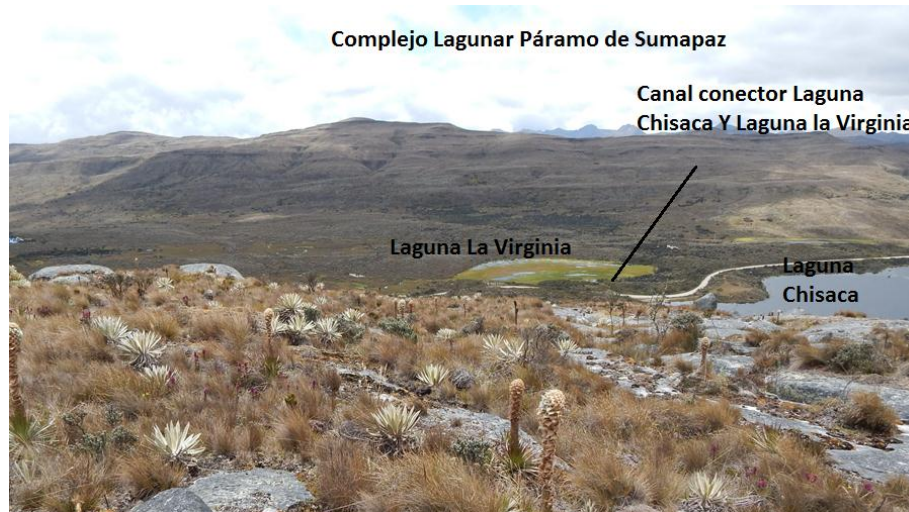


Fig. 2: Lagunas Chisacá y La Virginia en el páramo Sumapaz

Las estaciones de muestreo fueron: (a) el canal que une a las dos lagunas ( $4^{\circ}17'397''\text{N} - 74^{\circ}12'411''\text{O}$ , 3719 m s.n.m.), donde los macroinvertebrados fueron colectados en macrofitas sumergidas (*Potamogeton* sp.) y flotantes (*Azolla filiculoides*); en este mismo sitio, la recolección de macroinvertebrados asociados a rocas, se desarrolló usando una red Surber de  $0,09\text{m}^2$ ; (b) laguna La Virginia ( $4^{\circ}17' 413'' \text{N} - 74^{\circ} 12' 404''\text{O}$ , 3.718 m s.n.m.); en este sitio los macroinvertebrados se buscaron en macrófitas emergente (*Myriophyllum aquaticum*,) y en una flotante (*Azolla filiculoides*, Lamarck; Azollaceae) así como en sedimentos de a estos últimos se extrajeron manualmente muestras de 1000 g ; la separación de macroinvertebrados se llevó a cabo manualmente en el laboratorio. En 2015 y 2016, Farías y Gutiérrez (comunicación personal) estudiaron solo lombrices *Rhinodrilus ecuadorienses* y *Drilocrius iheringi* que habitan los sedimentos de las estaciones mencionadas; las campañas se adelantaron

en temporadas de lluvias altas (abril y noviembre de 2015 y abril de 2016) y de lluvias bajas (junio y agosto de 2015 y febrero de 2016).

La longitud de los organismos de *H. stagnalis* y de *G. tigrina* se midió desde la parte anterior hasta la posterior (punta a punta) usando pinzas para estirar de ser necesario, para su medición; se usó una regleta de 1 cm<sup>2</sup> integrada a un estereoscopio ausJENA, ZEISS Stemi DV4 Leica. Los organismos de *Hyallela* sp., fueron también estirados con pinzas y fotografiados. Cada foto fue descargada en la aplicación Suite versión 1.4.0., en la cual se estimó la longitud corporal comprendida entre la parte anterior de la cabeza y la zona caudal, sin incluir antenas ni patas (Contreras *et al.* 2015). Para determinar la longitud de las lombrices se colocó una cinta métrica junto a cada una de ellas, y se midió desde la parte anterior hasta la posterior (Farías y Gutiérrez, comunicación personal). Todos los datos de longitud se reportó en milímetros (mm) y los de peso seco en miligramos (mg).

El peso seco se calculó por taxón y, los organismos se agruparon en clases de tamaño, de cada clase se seleccionaron entre dos y cinco individuos los cuales se secaron en horno a 70<sup>0</sup>C durante 24 horas, hasta obtener un peso constante. Posteriormente, se pesaron en balanza analítica New Classic meter Toledo con precisión de 0,0001g y se estimó el peso medio por individuo (Rodríguez, *et al.*, 2009).

**Procesamiento de datos.** Las relaciones peso seco-longitud corporal de todos los taxones se identificaron mediante modelos de regresión por mínimos cuadrados ordinarios. Se aplicaron modelos de regresión lineal, potencial, exponencial y cuadrática, con el fin de encontrar el modelo que mejor explicara el comportamiento de los datos. En todos los casos los coeficientes se calcularon con un intervalo de confianza de 95%, se estudiaron y se eliminaron los valores atípicos ya que alteraban la

distribución normal. La proporción de datos descartados en proporción fue: de 4,8% para *H. stagnalis*, 4,25% para *G. tigrina*, 0,26% para *Hyaella* sp. 2,69% para *R. ecuadoriensis* y de 4% para *D. iheringi*. el total de datos descartados fue de 3,35% . El valor predictivo de todos los modelos se evaluó mediante el cumplimiento de los supuestos de distribución normal de los residuos, homocedasticidad de las varianzas y ausencia de autocorrelación de los residuos. El coeficiente de determinación  $R^2$  se utilizó para la valorar el poder explicativo de la ecuación regresión (Guisande, *et al.*, 2011). Se usaron los softwares SPSS 24 y R (Librerías: dglm, lmtest, MASS, lme4, nlme, readxl y faraway).

Se analizaron 533 datos de peso seco de *H. stagnalis*, y 383 de *G. tigrina*. En ambos conjuntos de datos, los valores de longitud corporal no fueron transformados; y los registros de peso seco se transformaron con Box Cox (Osborne, 2010) debido a que no presentaron una distribución normal y a que los supuestos de validación no se cumplieron, para la transformación se empleó la ecuación:

$$\text{Box Cox Peso seco} = \frac{\text{Peso seco}^\lambda - 1}{\lambda}$$

En esta ecuación,  $\lambda = 0,26$  en la población de *H. stagnalis* y  $\lambda = 0,18$  para la población de *G. tigrina*. Debido a que todos los valores de peso seco transformados con Box Cox fueron negativos, entonces, se adiciono un valor de cinco al resultado, con el fin de convertirlos en valores positivos. Posteriormente, de la ecuación de Box Cox debe despejarse el valor de peso seco.

De *R. ecuadoriensis* se estudiaron 269 datos de longitud y peso seco y 168 de *D. iheringi*, tratados de forma cruda en los análisis. Y para *Hyalella* sp., la regresión se desarrolló con 750 datos crudos.

La equivalencia energética se determinó siguiendo el método planteado por Damuth (1981). Se emplearon las variables densidad (ind./m<sup>2</sup>) y tamaño corporal (como peso seco en mg) transformadas con log<sub>10</sub>. Para este cálculo, las poblaciones fueron categorizadas en dos grupos dietarios con base en datos bibliográficos: (a) colectores; que agrupó las poblaciones de *Hyalella* sp. (Casset *et al.*, 2001; Saigo, *et al.* 2009), *R. ecuadoriensis* ( Drumond, *et al.*, 2013) y *D. iheringi*; (b) predadores; que incluyó las poblaciones de *H. stagnalis* y *G. tigrina* (Muñoz *et al.*, 2007). Dentro de cada gremio, los individuos se clasificaron por tamaño y frecuencia. Dado que el área de los equipos empleados en los muestreos era diferente (área de la draga usada en los sedimentos: 0,075 m<sup>2</sup>, área de la red Surber usada en las macrófitas: 0,09 m<sup>2</sup>, y área de colección de las lombrices: 1,0 m<sup>2</sup>), la densidad se estableció teniéndola en cuenta y dividiendo la abundancia entre el área. Al final, todas las densidades se expresaron ind./m<sup>2</sup>. Los cálculos se hicieron con base de 2369 individuos, de los cuales 1442 se clasificaron como colectores y 927 como depredadores. Con los datos de tamaño corporal y densidad en función de dichos tamaños se generó la siguiente clasificación: (a) colectores: se encontraron 547 tamaños diferentes que oscilaron entre 0,002 y 19973,9 mg ( $\bar{x}$  = 305,5 mg), la densidad por tamaño varió de 1 a 167 ind/m<sup>2</sup> ( $\bar{x}$  = 19 ind/m<sup>2</sup>); y (b) depredadores: el número de tamaños identificados es de 228, estos estuvieron en un rango entre 0,001 – 11,75 mg ( $\bar{x}$  = 1,66 mg) y las densidades por tamaño variaron de 11 a 18911 ind/m<sup>2</sup> ( $\bar{x}$  = 36 ind/m<sup>2</sup>).

## RESULTADOS

### Modelos de regresión para determinar el peso seco a partir de la longitud corporal

Para las cinco poblaciones se encontraron correlaciones positivas entre el peso seco y la longitud corporal con valores de R oscilando entre 0,54 y 0,85. Todas las regresiones obtenidas fueron significativas ( $p < 0,001$ ). En todos los casos, se comprobaron los supuestos de normalidad, homocedasticidad e independencia de los residuos; con lo cual se confirma que los modelos son robustos y tienen capacidad para predecir valores de peso seco. Sin embargo, el poder explicativo para algunos modelos está limitado ya que  $R^2$  fue entre 0,3 y 0,73 (Tabla 1). Este coeficiente de determinación fue mayor a 0,5 en las regresiones que tienen menor número individuos, tal es el caso de *R. ecuadorienses* (269) y *D. iheringi* (168).

***Helobdella stagnalis*:** La longitud promedio de los individuos fue 8,85 mm (rango: 2 - 23 mm). El peso seco promedio fue 40,6 mg (rango:  $1 \cdot 10^{-2}$  - 3,36 mg). El modelo de regresión que mejor describió el comportamiento de los datos es el lineal (Fig. 3), el coeficiente de correlación R fue de 0,54 y el coeficiente de determinación fue de 0,30 (Tabla 1)

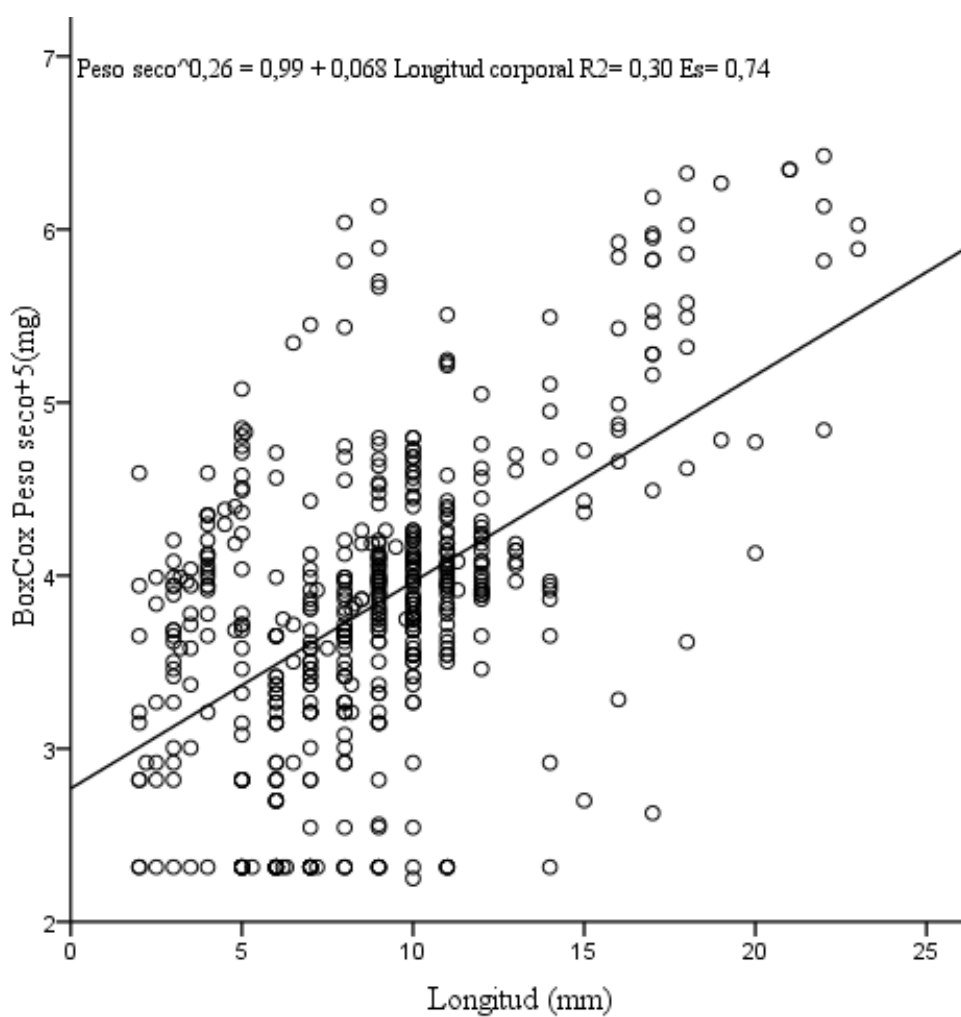


Fig. 3. Laguna La Virginia, páramo Sumapaz. Modelo de regresión lineal para el peso seco en función de la longitud corporal para *Helobdella stagnalis*

***Girardia tigrina***: para esta población, en promedio la longitud de los individuos fue 1,49 mm (rango: 3 - 37 mm) y el peso seco de 43,02 mg (rango: 0,1 - 6,9 mg). Dado que la distribución de los datos de peso seco no fue normal, se transformaron con Box Cox, mientras, que los datos de la variable longitud permanecieron sin transformar. El modelo de mejor ajuste fue el lineal. Los valores del coeficiente de correlación fueron de 0,61 y el de determinación  $R^2 = 0,37$  (tabla 1) (Fig. 4.).

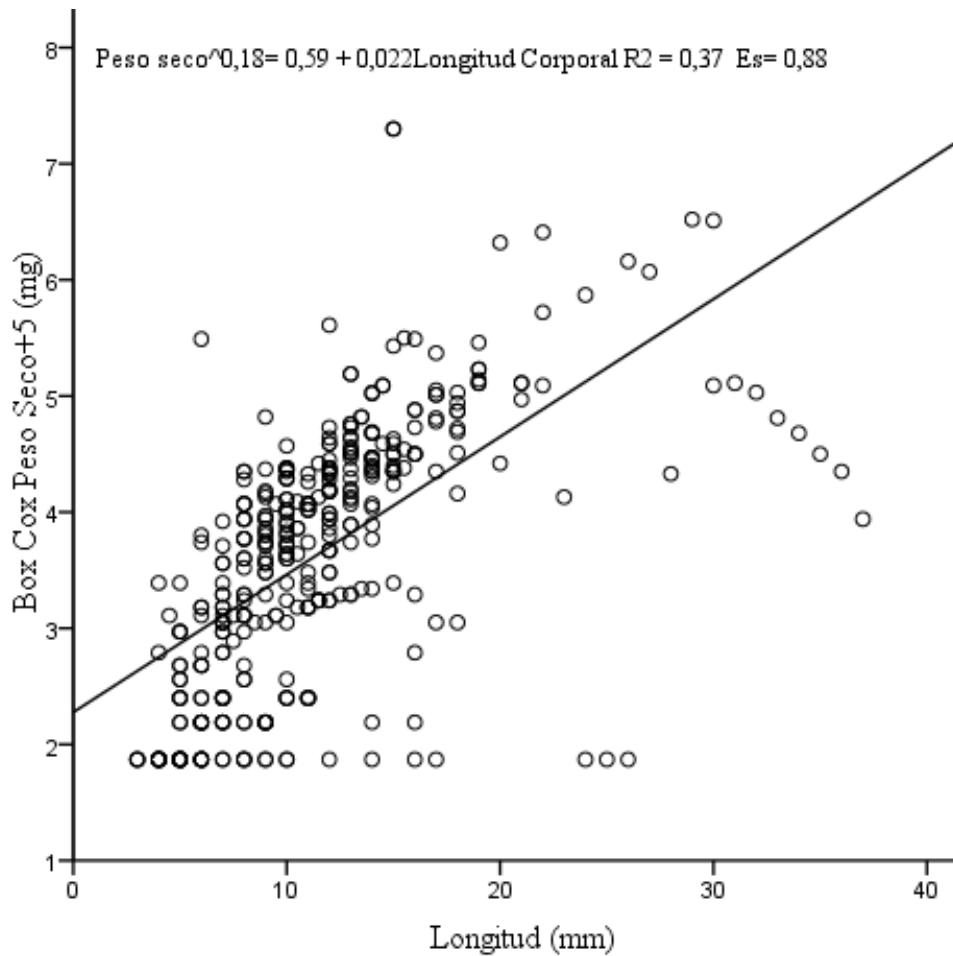


Fig. 4. Laguna La Virginia, páramo Sumapaz. Modelo de regresión lineal para el peso seco En función de la longitud corporal para *Girardia tigrina*

***Hyaella* sp.:** los individuos de esta población presentaron en promedio, un peso seco de 0,41 mg (rango: 0,2 - 1,24 mg) y una longitud promedio de 6,03 mm (rango: 1,85 - 3,03 mm). Los coeficientes R y  $R^2$  fueron 0,56 y 0,31 respectivamente (tabla 1) y la fig. 5 muestra la gráfica de dispersión de los datos para esta población.

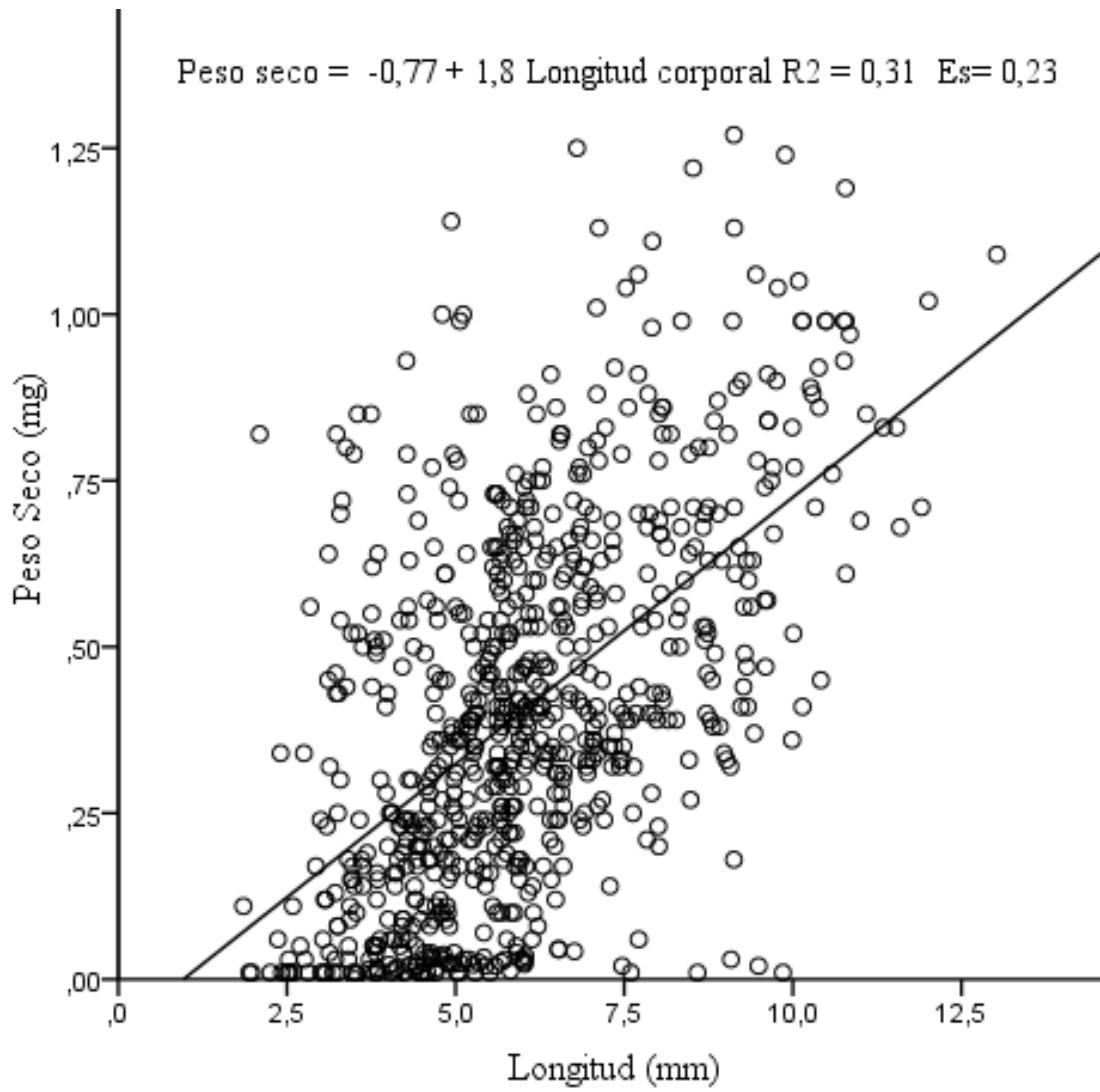


Fig.5. Laguna La Virginia, páramo Sumapaz Modelo de regresión lineal para la variación del peso seco en función de los cambios en la longitud corporal para la población de *Hyalella* sp.



Tabla 1. Coeficientes de los modelos de regresión entre las variables peso seco vs. Longitud corporal para poblaciones de *Helobdella stagnalis*, *Girardia tigrina*, *Hyallolella sp.*, *Rhinodrilus ecuadoriensis* y *Drilocrius iheringi* habitando en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz.

Población	Modelo	Transformación de la variable peso seco	Transformación de la variable longitud corporal	n	R	R <sup>2</sup>	F	gl	p	E. estándar	a	b
<i>Helobdella. stagnalis</i>	Lineal	Box Cox	Sin transformar	533	0,54	0,30	215,53	1	< 0,001	0,74	2,80	0,07
<i>Girardia tigrina</i>	Lineal	Box Cox	Sin transformar	383	0,61	0,37	225,02	1	< 0,001	0,88	2,28	0,02
<i>Hyallolella sp</i>	Lineal	Sin transformar	Sin transformar	750	0,56	0,31	334,32	1	< 0,001	0,23	-0,77	1,80
<i>Rhinodrilus ecuadoriensis</i>	Potencial	Sin transformar	Sin transformar	269	0,85	0,73	716,94	1	< 0,001	0,32	0,24	1,50
<i>Drilocrius iheringi</i>	Potencial	Sin transformar	Sin transformar	168	0,69	0,48	154,317	1	< 0,001	0,39	0,80	1,21

**n:** número de datos; **R:** coeficiente de correlación de Pearson; **R<sup>2</sup>:** coeficiente de determinación; **F:** relación entre la suma de cuadrados ; **gl:** grados de libertad; **p:** Significatividad; **a:** intercepto; **b:** pendiente de la ecuación de regresión

***Rhinodrilus ecuadoriensis***: La longitud promedio de los individuos es de 125,6 mm (rango: 20mm - 125,9 mm) y el peso seco promedio es de 346,43 mg (rango: 20,2 - 925,5 mg). El modelo potencial es el que mejor describe la distribución de los datos (Fig. 6). Los coeficientes del modelo fueron  $R = 0,85$  y  $R^2 = 0,73$  (Tabla 1).

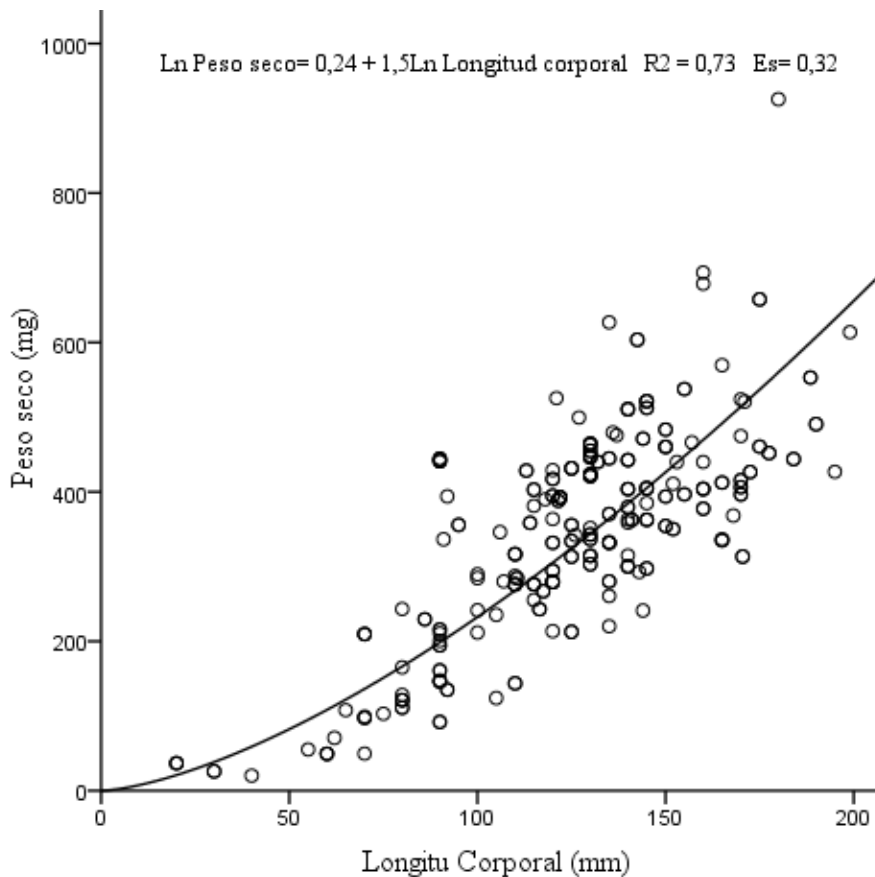
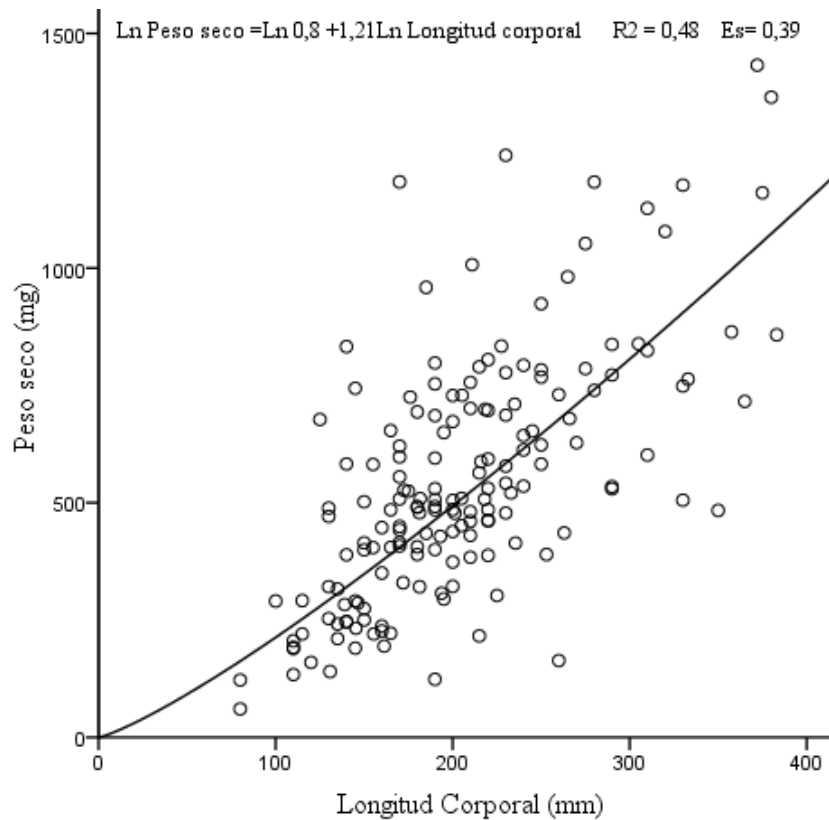


Fig. 6 Modelo de regresión potencial entre las variables peso seco (mg) vs. Longitud corporal (mm) para la población de *Rhinodrilus ecuadoriensis* que habita en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz

***Drilocrius iheringi***: Los individuos presentan una longitud promedio de 205,32 (rango: 80 – 383 mm) y un peso seco promedio de 546,20 mg (rango: 69,60 - 1432,20 mg). La dispersión de los datos es explicada a partir de un modelo potencial (Fig. 7). Los coeficientes del modelo fueron  $R = 0,69$   $R^2 = 0,48$  (tabla 1).



**Fig. 7:** Modelo de regresión potencial entre las variables peso seco (mg) vs. Longitud corporal (mm) para la población de *Drilocrius iheringi* que habita en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz. Los datos para ambas variables están crudos.

### **Equivalencia energética**

Teniendo en cuenta que la equivalencia energética es particularmente evidente cuando las densidades se trazan a través de varios órdenes de magnitud (escalamiento de potencias de  $10^n$ ) en la masa corporal (Damuth, 2007) en este trabajo se encontró que el escalamiento de tamaño corporal para el gremio colector es de cinco órdenes magnitud y el del gremio depredador de tres (Tabla 2).

Tabla 2. Valores de densidad (ind./m<sup>2</sup>) y tamaño corporal (mg) para los grupos dietarios colector y depredador de algunos macroinvertebrados presentes en el cuerpo de agua.

Gremio Trófico	Taxones	Tamaño corporal promedio y rango de variación (mg)	Densidad promedio y rango de variación (ind/m <sup>2</sup> )
Colectores	<i>Rhinodrilus</i>	305,50	19
	<i>ecuadoriensis</i>	0,02- 19973,90	1-167
	<i>Drilocrius iheringi</i>		
	<i>Hyallega</i> sp.		
Depredadores	<i>Helobdella stagnalis</i>	1,66	36
	<i>Girardia tigrina</i>	0,001-11,75	11,11-188,89

Los datos de densidad y tamaño corporal de los taxones del gremio colector se ajustaron a un modelo de regresión lineal (Fig. 8) cuya pendiente ( $b = -0,41$ ) fue significativa ( $p < 0,001$  y  $F = 2415,7$ ) y la constante  $a$  fue igual a 1,12. Así, a medida que aumentó el tamaño corporal (peso seco) la densidad de los organismos disminuyó como  $D \propto Ps^{-0,41}$ .

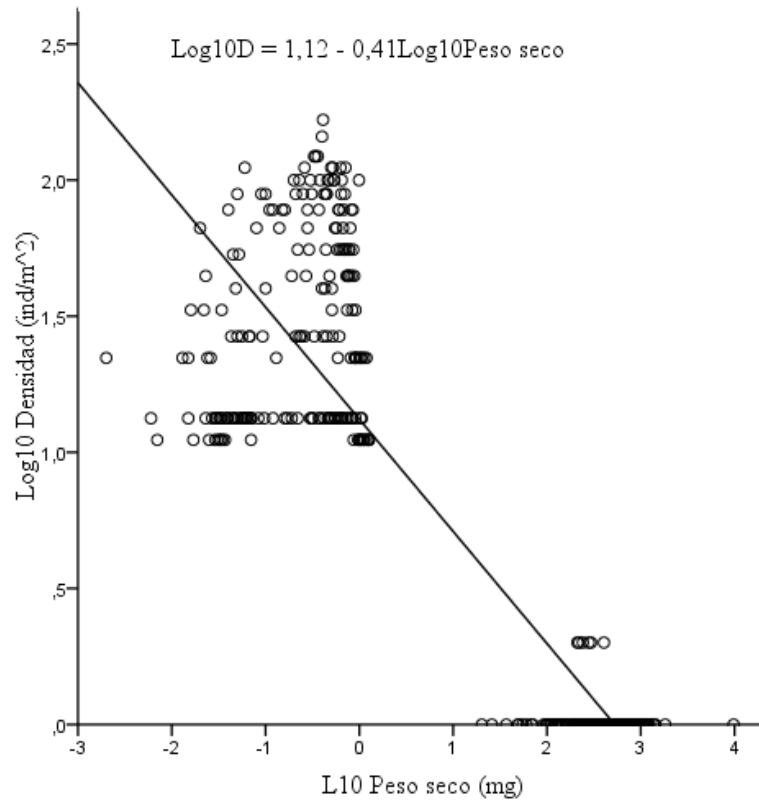


Fig. 8. Laguna La Virginia páramo de Sumapaz. Modelo de regresión lineal entre la densidad ( $\text{ind}/\text{m}^2$ ) vs. Peso seco (mg) para el gremio colector de macroinvertebrados acuáticos habitando en Los valores de ambas variables están transformados con  $\log_{10}$ .

Para el grupo dietario depredador, de mejor ajuste fue el lineal (Fig. 9). La pendiente obtenida fue significativa ( $b = -0,23$ ,  $p < 0,001$  y  $F = 40,8$ ) y la constante fue de 1,3. La densidad para este gremio disminuye como  $D \propto Ps^{-0,23}$ .

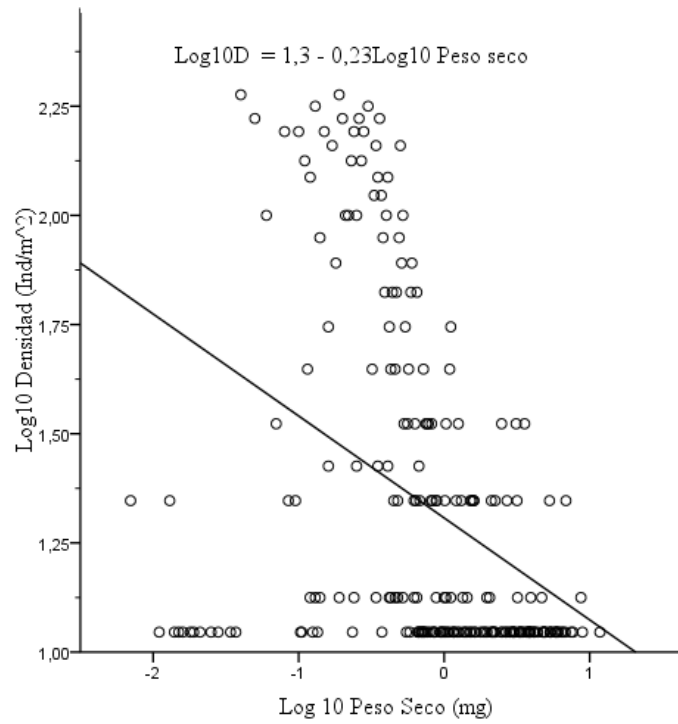


Fig. 9. Laguna La Virginia páramo de Sumapaz. Modelo de regresión entre densidad y el peso seco de los taxones clasificados dentro del gremio depredador de macroinvertebrados acuáticos

## DISCUSIÓN

Considerando que el valor de la pendiente representa el grado de incremento del peso seco por unidad de longitud, Engelman (1961) señala que valores por debajo de tres indican que la masa aumenta en proporción a la superficie corporal; mientras que valores superiores a tres emergen cuando la masa se relaciona con el volumen. Así, en este estudio, se encontró para las cinco poblaciones que los valores de  $b$  fueron inferiores a tres (rango de 0,12 a 1,80). Este resultado coincide con lo reportado en las investigaciones de Cressa (1999) en Venezuela, quien encontró para *Thraulodes* sp. un valor de  $b = 2,55$ , y para *Haplohyphes* sp. uno de 1,57. En Brasil, Becker (2009) halló para *Phylloicus* sp. que  $b$  era igual a 1,93; en la Patagonia argentina, Miserendino (2001) descubrió un valor de  $b$  igual a 2,6 para *Lymnaea* sp. Igualmente en Argentina, Zilli *et al.* (2017) obtuvieron valores de  $b$  entre 1 y 4 para el 96% de las poblaciones estudiadas; de ellas, los oligoquetos presentaron valores de  $b$  inferiores a 1 y los hirudíneos valores de  $b$  entre 2 y 3. Para los oligoquetos, Benke *et al.* (1999) encontraron que a medida que aumentaba la longitud, los organismos eran más estrechos y su peso disminuía o no aumentaba en la misma proporción. Esta hipótesis fue corroborada en este trabajo, ya que los organismos con mayor longitud en las poblaciones de *R. ecuadoriensis* (150-200 mm) y *D. iheringi* (300 – 400 mm), se encontraron por debajo de la línea de tendencia de dispersión, es decir, presentaron menor masa en comparación con individuos de longitudes menores (Figuras 6 y 7). Al respecto, se observó en todos los casos, que el mayor número de individuos en la población se encontró para las tallas más pequeñas, lo que generó mayor variabilidad en los modelos (Figuras 6 y 7), y tal como lo descrito por Miserendino (2001) para otros oligoquetos.

Acerca de los insectos, Benke (*et al.*, 1999) también observó que todas las curvas de peso seco-longitud determinadas para insectos acuáticos se situaban por debajo de las líneas de regresión estimadas para los insectos terrestres (rango de valores de  $b$  para insectos terrestre = 2,8 – 3,3) lo que refuerza la presunción de que una pendiente inferior a tres está más influenciada por la superficie que por el volumen corporal (Engelman 1961).

Para *Helobdella*, Gualdoni (2013) señalaba que la masa variaba en función de la longitud dependiendo de las características fisicoquímicas del ambiente en el que se desarrollan los organismos. Para este mismo taxón, Rivera *et al.* (2014) encontraron en un humedal urbano mayores valores de  $b$  (0,31) al reportado para *H. stagnalis* en esta investigación ( $b = 0,07$ ). Dicho humedal presenta una condición eutrófica y se localiza a 2600 m.s.n.m., en cambio La Virginia tiene una condición oligo-mesotrófica (Gomez *et al.*, 2016). Puede inferirse entonces que la masa y la longitud corporal podrían variar en función de las condiciones ecológicas de cada sistema.

El bajo poder explicativo de la variación de los datos en los modelos de peso seco-longitud para las poblaciones de *G. tigrina*, ( $R^2 = 0,30$ ) y *H. Stagnalis* ( $R^2 = 0,37$ ) implicaría que la longitud corporal no explicó satisfactoriamente la variación del peso seco, lo que haría necesaria la inclusión de otras dimensiones corporales a los modelos. Tal es el caso de Leamer *et al.* (1974) quienes emplearon el diámetro de la ventosa posterior de *H. stagnalis* como dimensión corporal para explicar la variación en el peso seco, encontrando un  $R^2$  igual a 0,97. Asimismo, Becker *et al.* (2009) compararon las estimaciones de peso seco en función de las variables longitud corporal, ancho de la cápsula cefálica y distancia interocular, encontrando que los modelos potenciales eran los que mejor explicaban las relaciones; sin embargo, la longitud fue la



variable que presentó mejor ajuste . Por tanto, no puede descartarse el uso de otras dimensiones corporales además de la longitud, para determinar la masa corporal. También es menester considera que la preservacion de los especimenes puede afectar los resultados dado que, como señala Edwards *et al.* (2009), el alcohol y la formalina redujeron la longitud del cuerpo y de la masa de las tres especies de sanguijuela investigadas por ellos. Por esa razón, recomiendan que las mediciones de muestras conservadas en alcohol se hagan después del primer mes de preservación cuando los especímenes ya no absorben más el líquido, logrando estabilización de muestras.

Las pendientes de las poblaciones estudiadas con valores menores a tres parecen estar influenciadas más por la superficie corporal que por el volumen, y esto posiblemente se debe a las condiciones físicas y químicas del medio acuático en el que se desarrollan los individuos, las cuales tiene alta incidencia en la forma de los individuos. Se ha encontrado, por ejemplo, que la densidad y la viscosidad tienen alta influencia en la forma de algas, como las formas aplanadas, redondas y cilíndricas que ocurren en especies de *Pteromonas*, *Micrasterias*, *Phacura*, *Oscillatoria* y muchas otras algas más.

El modelo de regresión peso-longitud corporal para *Hyaella* presentó bajo poder explicativo ( $R^2 = 0,31$ ), el cual se atribuye a la no discriminación en el modelo de las tallas asociadas a las estadíos de crecimiento y desarrollo *-i.e.*, juvenil, adolescente y adultos (García, 2009)-, que se presume, son un factor clave en el establecimiento de este tipo de modelos. Al respecto, se ha encontrado que diversos factores como la cantidad y calidad del alimento, presencia de depredadores (Hargrave, 1970), la duración del fotoperiodo, y la temperatura del agua (De March, 1978; Kruschwitz, 1978; Panov, 1998) afectan la longitud corporal., siendo la temperatura del agua uno de los más relevantes por su amplia relación con las tasas de metabolismo, crecimiento y

desarrollo de los invertebrados acuáticos (Panov 1998). También hay diferencias en tamaño según el sexo, siendo, por ejemplo, los machos de *H. pampeana* de mayor tamaño (estimado como longitud del cefalotórax) que las hembras (Colla, 2015).

En relación con la equivalencia energética, definido como la cantidad de energía disponible para los organismos en un área, se hace particularmente evidente cuando las densidades de las comunidades o de los grupos dietarios ocupan más de cuatro órdenes de magnitud con relación a la masa corporal. En este estudio, el gremio colector tiene un escalamiento de seis órdenes de magnitud de peso que va desde  $10^{-2}$  hasta  $10^4$  a través de la densidad. Para el gremio depredador el orden es menor, va de  $10^{-3}$  a  $10^1$  (cuatro órdenes). Esto indica que en la relación encontrada, los colectores tienen mejor escalamiento en comparación con los depredadores, siendo lo que se esperaba encontrar, ya que a medida que los organismos interactúan en niveles tróficos superiores, estos tienen mayor tamaño y menor densidad.

En este modelo, también se encontró que los rangos de tamaño más pequeños, tanto de colectores como de depredadores, presentan mayor densidad. Esto corrobora el patrón descrito por Damuth (1981) de relaciones inversas para gremios herbívoros de comunidades de mamíferos. No obstante, los valores de pendientes hallados en este estudio difieren a los reportados por Damuth (-0,75) ya que para el gremio colector fue de -0,41 y para el depredador -0,23, siendo más alta la energía disponible para los colectores. En otros estudios en sistemas lóticos templados (Huryn & Benke, 2007) encontraron valores de  $b$  entre -0,24 y -0,27 para macroinvertebrados bentónicos.

Usando el método estadístico del eje mayor reducido, para estimar la relación densidad-peso seco, Griffiths (1992) encontró que en las relaciones establecidas con base en las agrupaciones de taxones por gremios tróficos, se esperaba en todos los casos una pendiente de -1 debido a la ineficiencia en la transferencia de energía a través de los individuos del gremio. En nuestro estudio en la Laguna La Virginia, la transferencia de energía del medio a los individuos en el gremio depredador fue menor que en los colectores. Puede concluirse que el argumento REE solo es razonable cuando se aplica en términos de recursos o ecosistemas; por tanto, no debe aplicarse a datos compilados ni a muestras de comunidades delimitadas arbitrariamente, por ejemplo, por taxones. No se ha resuelto si la energía limita la densidad en un gran rango de masa, aunque los modelos de flujo de biomasa propuestos por los ecólogos acuáticos Platt (1985), Boudreau (1991) y Dickie (1987) sugieren que sí lo hace a nivel del ecosistema. Lo que está claro es que la pendiente general de las relaciones tamaño-densidad iguales a -1,05 indica que, en promedio y dentro de los conjuntos, las especies pequeñas consumen más energía que las grandes (Griffiths, 1998). Finalmente, teniendo presente que el valor de la pendiente de -0,75 encontrado por Damuth (2007) corresponde a especies de tamaño grande (e.g., mamíferos) que exhiben valores de uso de energía más bajos, se infiere que el gremio colector ( $b = -0,41$ ) acumula más energía que el gremio depredador ( $b = -0,23$ ); de ahí que el número de individuos de colectores (1 442 individuos) fuera mayor frente al de los predadores (927).

## CONCLUSIONES

Se corroboró, aunque con deficiencias por las razones aducidas, que el modelo potencial fue el que mejor explicó las relaciones peso seco-longitud corporal en *Rhinodrilus ecuadoriensis* y *Drilocrius iheringi*, mientras que para *Helobdella stagnalis*, *Girardia tigrina* y *Hyallolella* sp., el modelo lineal fue el apropiado.

Dado que el nivel de explicación en los tres modelos lineales no fue el mejor, se consideró importante incluir en nuevos estudios dimensiones corporales tales como el ancho de capsula cefálica para *Helobdella stagnalis* y *Girardia tigrina*, y el ancho de las ventosas para *Helobdella stagnalis*, así como separar los modelos por estadios de desarrollo para *Hyallolella*; con ello se espera aumentar el poder explicativo.

En la equivalencia energética se corroboró que el gremio colector acumula más energía en comparación con los depredadores.

El escalamiento de la densidad poblacional en relación con el tamaño corporal para los gremios colector (-0,41) y depredador (-0,23) no se ajusta a lo expresado por Damuth (1981) aunque el patrón de una relación inversa se mantiene. No obstante, sí se encontró que la transferencia de energía es mayor en el gremio colector que en el depredador, lo que significa que la transferencia de energía en el ecosistema a través de estos gremios es eficiente.

Para comprender procesos como el tránsito de materia a través de organismos en un ecosistema se hace indispensable el reconocimiento de las relaciones que involucran la masa de los organismos, por lo que, estudios como este constituyen la base para entender procesos metabólicos en los ecosistemas.

## **AGRADECIMIENTOS**

Se expresan agradecimientos en la Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, al grupo de estudiante del proyecto ‘Biovaloración limnológica de la laguna La Virginia páramo Sumapaz 2014-2017’ ejecutado por el grupo de investigación en Limnología, por los aportes con bases de datos y muestras para el presente trabajo; a los funcionarios de los laboratorios generales de la Universidad; a Karina Gutiérrez y Alejandra Farías por facilitar muestras y proporcionar ayuda en laboratorio; y al Jardín Botánico José Celestino Mutis Bogotá D.C. por la financiación en algunas actividades de campo, procesamiento de muestras y divulgación del trabajo y a la Secretaria de Educación de Bogotá por la beca parcial de estudios con su proyecto “Maestros empoderados con bienestar y mejor formación”.

## Bibliografía

- Alba Hincapie, A. M., Gonzalez R., G., & Longo, M. (2016). Macroinvertebrados asociados a macrófitas en la laguna La Virginia, páramo de Sumapaz, Colombia. *Biota Colombiana*, 3-19.
- Alvarez , M., Alarcon, P., & Rojo, C. (1987). Observaciones de laboratorio sobre sedimentación de algunas especies de fitoplancton. *Anales del jardín botánico de Madrid*, 44(1), 1-7.
- Brown, J., Gillooly, J., Allen, A., Savage, V., & West, G. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 1771-1789.
- Becker, B., Moretti, M., & Callisto, M. (2009, Septiembre). Length–dry mass relationships for a typical shredder in Brazilian streams (Trichoptera: Calamoceratidae). *Aquatic insects*, 31(3), 227-234.
- Benke, A., Huryn, A., Smock, L., & Wallace , J. (1999). Length-Mass Relationships for Freshwater Macroinvertebrates in North America with Particular Reference to the Southeastern United States. *Journal of the North American Benthological Society*, 18(3), 308-343.
- Blackburn, T. M., Lawton, J. H., & Perry, J. (1998). A method of estimating the slope of upper bounds of plots of body size and abundance. *The imperial college* , 107-112.
- Boudreau, P. R. (1991). Body-size spectra of production and biomass as system-level indicators of ecological dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 329-339.
- Brown, J., & Gillooly, J. (2003). Ecological food webs: High-quality data facilitate theoretical unification. *Proceedings of the National Academy of sciences of the United States of America.*, 1467-1468.
- Casset, M., Momo, F., & Giordi, A. (2001). Dinámica poblacional de dos especies de anfípodos y su relación con la vegetación acuática en un microambiente de la cuenca del río Luján (Argentina)de la cuenca del río Luján (Argentina). *Ecología Austral*, 79-85.
- Colla, M. F. (2015). Estudio de poblaciones de Hyallela Smith 1874 (Crustacea, amphipoda, Dogielinotidae), en ambientes acuaticos de la reserva de usos multiples Isla San Martín Garica Provincia Buenos Aires. *Tesis Doctoral*. Buenos Aires, Argentina.
- Contreras, t., & Tellez, 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*. Bogotá, Colombia.
- Cressa, C. (1999). Dry mass estimates of some tropical aquatic insects. *Rev. Biol. Trop.*, 133-141.

- Damuth, J. (2007, Mayo). A Macroevolutionary Explanation for Energy Equivalence in the Scaling of Body Size and Population Density. *The American Naturalist*, 169(5), 621-631.
- De March, B. (1978). The effects of constant and variable temperatures on the size, growth, and reproduction of the freshwater amphipod *Hyalella azteca* (Saussure). *Canadian Journal of Zoology*, 1801-1806.
- Dickie, L. M. (1987). Size-dependent processes underlying regularities in ecosystem structure. *Ecological Monographs*, 233-250.
- Drumond, M., Guimarães, A., El Bizri, H., Giovanetti, L., Sepúlveda, D., & Martins, R. (2013). Life history, distribution and abundance of the giant earthworm *Rhinodrilus alatus* RIGHI 1971: conservation and management implications. *Brazilian Journal of Biology*, 73(4), 699-708.
- Edwards, F., Lauridsen, R., Armand, L., Vincent, H., & Jones, I. (2009). The relationship between length, mass and preservation time for three species of freshwater leeches (Hirudinea). *Fundamental and Applied Limnology*, 321-327.
- Engelmann, M. D. (1961). The role of soil arthropods in the energetics of an old field community. *Ecological monographs*, 31, 221-238.
- Giusto, A. (2015, 04 07). *Biblioteca Digital FCEN\_UBA*. Retrieved Junio 2018, from [http://digital.bl.fcen.uba.ar/download/tesis/tesis\\_n5691\\_Giusto.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/download/tesis/tesis_n5691_Giusto.pdf)
- Gomez, 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*, 20-38.
- Griffiths, D. (1998). Sampling effort, regression method, and the shape and slope of size–abundance relations. *Journal of animal ecology*, 67(5), 795-804.
- Guisande, C., Vaamonde, A., & Barreiro, A. (2011). *Tratamiento de datos con R, STATISTICA y SPSS*. Madrid, España: Diaz de Santos.
- Hargrave, B. (1970). The effect of a deposit-feeding amphipod on the metabolism of benthic microflora. *Limnology and oceanography*, 21-30.
- Huryn, A., & Benke, A. (2007). Relationship between biomass turnover and body size for stream communities. In A. Hildrew, D. Raffaelli, & R. Edmonds, *Body size: The structure and function of aquatic ecosystems* (pp. 55-76). Cambridge: Cambridge University press.
- J., D. (1981). Population Density and Body size in mammals. *Nature*, 699-700.
- Jennings, S., & Mackinson, S. (2003). Abundance body mass relationships in size structured food webs. *Ecology letters*, 971-974.

- Kruschwitz, L. G. (1978). Environmental factors controlling reproduction of the amphipod *Hyalella azteca*. *Proceedings of the Oklahoma Academic Science*, 16-21.
- Learner, A., & Potter, D. (1974). Life-history and production of the leech *Helobdella stagnalis* (L.) (Hirudinea) in a shallow eutrophic reservoir in South Wales. *Journal of Animal Ecology*, 199-208.
- Lewis, H., Law, R., & Mckane, A. (2008). Abundance–body size relationships: the roles of metabolism and population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 1056-1062.
- M.E., G. (2009). Estudio del efecto de la contaminación sobre invertebrados del complejo zoobentónico en arroyos de la llanura pampeana. *Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata*, 322. Buenos Aires, Argentina.
- Méndez, J., Turlan, O., Ríos, J., & Nájera, J. (2012). ECUACIONES ALOMÉTRICAS PARA ESTIMAR BIOMASA AÉREA DE *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst. *Revista mexicana de Ciencias Fisiológicas*, 13(13), 57-72.
- Miserendino, M. (2001). Length mass relationships for macroinvertebrates in freshwater environments of patagonia (Argentina). *Ecología Austral*, 3-8.
- Muñoz, M., & Vélez, I. (2007). Redescrición y algunos aspectos ecológicos de *Girardia tigrina*, *G. cameliae* y *G. paramensis* (Dugesiiidae, Tricladida) en Antioquia, Colombia. *Revista mexicana de biodiversidad*, 291-301.
- Osborne, J. W. (2010, Octubre). Improving your data transformations: *Practical assesment, research and evaluation: Applying the Box-Cox transformation*, 15(12), 1-9.
- Panov, V. E. (1998). Effects of temperature on individual growth rate and body size of a freshwater amphipod. *Canadian Journal of Zoology*, 1107–1116.
- Peters, R. H. (1983). *The ecological implications of body size*. Cambridge, U.K.: Cambridge university Press.
- Platt, T. (1985). Structure of the marine ecosystem: its allometric basis. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55-64.
- Rivera, J., Pinilla, G., Camacho, D., Castro, M., & Rangel, J. (2014). Relaciones entre el peso seco y la longitud total de los géneros de invertebrados acuáticos *Helobdella* (Hirudinea: Glossiphoniidae) y *Asellus* (Crustacea: Asellidae) de un humedal andino de Colombia. *Actualidades Biológicas*, 36(100).
- Rodriguez Tricot, L. (2012, Febrero). Efecto de la diversidad y el área de escalamiento densidad-tamaño: invertebrados de charcos temporales como modelo. *Facultad de Ciencias UDELAR*. Montevideo, Uruguay.



- Rodriguez, A., Muñoz, I., Bonada, N., Gaudes, A., & Tomanova, S. (2009). La biota de los ríos: Los invertebrados. In F. BBVA, *Conceptos y Técnicas en ecología Fluvial* (pp. 253-270). Bilbao España: Valant 2003.
- Russo, S. E., Rovinson, S. K., & Terborg, J. (2003). Size-abundance relationships in amazonian bird community: implications for the energetic equivalence rule. *American Naturalist*, 267-283.
- Saigo, M., Marchese, M., & Montalto, L. (2009). Hábitos alimentarios de *Hyalolella curvispina* Shoemaker, 1942 (Amphipoda: Gammaridea) en ambientes leníticos de la llanura aluvial del río Paraná medio. *Natura neotropicalis*, 40-59.
- White E., P., Morgan, E., Kerkhoff a., J., & Enquist B., J. (2007). Relationships between body size and abundance in ecology. *trends in ecology and Evolution*, 22(6), 323-330.
- White, E., Morgan, S. K., Kerkhoff, A. J., & Enquist, B. J. (2007). Relationships between body size and abundance in ecology. *TRENDS in ecology and evolution*, 22(6), 323-330.
- Wodward, G., Edenman, B., Emmerson, M., Montoya, J., Olesen, J., Valido, A., et al. (2005). Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and evolution*, 20, 402-409.
- Zilli, F., Del Barco, J., & Vanzetti, A. (2017). Biometry of neotropical invertebrates inhabiting floodplain rivers: unraveling bionomy. *Iheringia. Série Zoología*, 107, 1-12.