

ROLES TRÓFICOS Y BIOMASA DE *Hyaella sp.*, *Martiodrilus ecuadoriensis* y
Drilocrius iheringi EN UNA LAGUNA DEL PÁRAMO SUMAPAZ, COLOMBIA.

ALEJANDRA DEL PILAR. FARÍAS CHIQUILLO

JANNETH KARINA GUTIÉRREZ GONZÁLEZ

Universidad Jorge Tadeo Lozano
Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería
Maestría en Ciencias Ambientales
Bogotá D.C., Colombia
2018

**ROLES TRÓFICOS Y BIOMASA DE *Hyaella* sp., *Martiodrilus ecuadoriensis* y
Drilocrius iheringi EN UNA LAGUNA DEL PÁRAMO SUMAPAZ, COLOMBIA.**

ALEJANDRA DEL PILAR. FARÍAS CHIQUILLO

JANNETH KARINA GUTIÉRREZ GONZÁLEZ

Trabajo de grado para obtener el título de Magister en Ciencias Ambientales

**MAGNOLIA LONGO, Dr.Biol.
DIRECTOR**

**Universidad Jorge Tadeo Lozano
Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería
Maestría en Ciencias Ambientales
Bogotá D.C., Colombia
2018**

ROLES TRÓFICOS Y BIOMASA DE *Hyaella* sp., *Martiodrilus ecuadoriensis* y *Drilocrius iheringi* EN UNA LAGUNA DEL PÁRAMO SUMAPAZ, COLOMBIA

Alejandra D. Farías Chiquillo, Janneth K. Gutiérrez González & Magnolia Longo

**Universidad Jorge Tadeo Lozano, Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería.
Maestría en Ciencias Ambientales, Carrera 4 N° 22-61. Bogotá D.C., Colombia;
alejandrad.fariasc@utadeo.edu.co; janethk.gutierrezg@utadeo.edu.co;
magnoliac.longos@utadeo.edu.co**

RESUMEN

El proceso de transformación de la materia orgánica en los sistemas acuáticos de páramo ha sido descrito como lento debido a las bajas temperaturas; sin embargo, es escaso el conocimiento acerca de los principales invertebrados que contribuyen a dicho proceso. En este trabajo se determinan La biomasa y los roles tróficos para *Martiodrilus ecuadoriensis*, *Drilocrius iheringi* y *Hyaella* sp. en la laguna la Virginia del páramo Sumapaz, donde se realizaron en dos estaciones de la laguna seis muestreos entre 2015 y 2016, abarcando tres períodos hidrológicos (lluvias altas, transición y bajas) y se midieron algunas variables fisicoquímicas La colecta de los organismos se hizo a través de búsqueda directa. La dieta se identificó mediante análisis de contenidos intestinales y la biomasa se calculó con base en el peso seco libre de cenizas. Los resultados muestran que los anélidos aportaron 92,24% a la biomasa total, mientras que *Hyaella* sp., el 87 % de la abundancia. Se encontró baja amplitud de nicho trófico y un solapamiento de alto a máximo entre la dieta de los tres géneros debido a que son organismos detritívoros. Dentro de este rol trófico *Hyaella* se cataloga como colector-recolector y los anélidos como colectores-fragmentadores, siendo estos últimos el grupo más importante para la degradación de la MOPG y del TV en este sistema lacustre.

Palabras clave: energía, descomposición, dieta, ítems alimenticios.

INTRODUCCIÓN

Los roles tróficos y la estimación de la biomasa de los macroinvertebrados acuáticos MIA permiten determinar las capacidades de estos organismos para explotar los diferentes recursos orgánicos (Cummins y Klug, 1979) así como los aportes energéticos e inferir como circulan los nutrientes en el sistema (Yule, 1996). Debido a ello, para la presente investigación se seleccionaron dos grupos de MIA que destacan en la laguna La Virginia. Este cuerpo de agua es una de las fuentes que dan origen al río Tunjuelo, el cual es de gran importancia para la población del sur de Bogotá por su aporte a los acueductos de Usme y Bosa. El anfípodo *Hyaella*, que es un taxón común en Sur América (Väinölä *et al.*, 2008) y el más abundante en la laguna, y los anélidos *Drilocrius iheringi* y *Martiodrilus ecuadoriensis* los taxones de mayor longitud dentro de ella (Contreras y Téllez, 2015). En todos los ecosistemas donde se encuentra *Hyaella*, siempre representa una fracción importante de la biomasa total de los invertebrados (Peralta, 2001) siendo un eslabón clave en la trama trófica. Los anélidos por su parte, especialmente las lombrices, también han sido reportadas recientemente como organismos recurrentes en los humedales del páramo (Barta *et al.*, 2017) y son determinantes en los procesos de descomposición de la materia orgánica; ya que contribuyen en el incremento de la actividad microbial en sus esferas de influencia y determinan la dinámica de los nutrimentos a través de su efecto sobre la inmovilización y la humificación (Feijoo 2001). En la Virginia habitan *M. ecuadoriensis* una especie anécica nativa del trópico sur americano y *D. iheringi* un taxón endógeo exótico.

En cuanto a las comunidades de MIA que habitan lagunas de páramos, se conoce que en Colombia la riqueza promedio de géneros es de 23 taxones (Bastidas, 2017; Jiménez, 2015; Rosero, s.f), mientras que en Ecuador se ha reportado un promedio de 8 taxones

(Barta *et al.*, 2017). Esta riqueza es menor a la reportada en sistemas localizados entre los 68 y los 2 750 msnm, en los cuales se encuentran aproximadamente 70 géneros. Los grupos más representativos del páramo, en términos de riqueza, son Díptera y Coleoptera (Bastidas y Rodríguez, 2017; Ludueña y Damorada, 2014), siendo dominantes los Díptera. Dentro de los dípteros se han encontrado nueve géneros (familia Chironomidae) en el páramo de Chingaza (Ruiz, Rondón y Ovalle, 2018), once (7 familias) en Sumápaz (Bastidas y Rodríguez, 2017) y doce (7 familias) en Frontino (Posada, Parra y Abril 2008). En los mismos ecosistemas, Coleoptera tiene 7 familias y entre 1 y 7 géneros. En cuanto a los roles tróficos de estos grupos en el páramo, se sabe que los taxones de Chironomidae tienen dietas basadas principalmente en materia orgánica particulada fina (MOPF) y tejido animal (Ruiz, Rivera y Ovalle 2018), desconociéndose las dietas de otros grupos, así como sus aportes de biomasa al sistema. Bajo este contexto, las preguntas a responder se describen a continuación. La primera cuestión hace referencia a cuál es el rol trófico de *Hyaella sp.*, *Martiodrilus ecuadoriensis* y *Drilocrius iheringi* y cómo afecta la dieta la sobreposición de nicho de los tres taxones. Como hipótesis se plantea que debido a la alta cobertura de macrófitas en la laguna (90%), a la elevada cantidad de sedimento compuesto principalmente por restos vegetales y animales, y al detrito como mayor recurso ofertado, el rol trófico de los tres taxones será detritívoro colector y la sobreposición de nicho entre ellos será alta. En segundo lugar, se busca resolver la pregunta ¿cuál es el taxón más relevante para este sistema de acuerdo con su aporte de biomasa y la cantidad de MOPG y tejido vegetal ingerido, teniendo en cuenta que es un ambiente donde la tasa de descomposición es lenta y la MOPF es escasa? Si la biomasa se relaciona con la abundancia y con el incremento de tejido vivo en cada organismo, entonces *Hyaella sp.*

Presentará la mayor cantidad de biomasa en la laguna y será el taxón más relevante para el proceso de transformación del detrito. Finalmente, la tercera pregunta es ¿cómo influyen las diferentes temporadas de lluvia en la biomasa de los tres taxones estudiados en los dos puntos de muestreo? Si *Hyaella* es un organismo que presenta preferencias por ambientes oxigenados, entonces la temporada de lluvias altas favorece el incremento de la biomasa, mientras que en anélidos por habitar principalmente en los lodos se espera no encontrar diferencias significativas de esta variable entre temporadas. Los objetivos propuestos son: i) Determinar la amplitud y sobreposición de nicho a partir de la identificación de la dieta, para establecer el rol trófico de los tres taxones objetos de estudio. ii) Reconocer el taxón más importante en función de la cantidad de MOPG y tejido vegetal ingerido, así como el grupo que mayor aporte en biomasa realiza al sistema. iii) Establecer la relación entre la biomasa y las diferentes temporadas de lluvia en los dos puntos de muestreo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El páramo Sumápaz está ubicado entre los departamentos de Cundinamarca, Huila y Meta sobre la cordillera Oriental, abarca una extensión de 1 780 km² siendo 106 de sus hectáreas ecosistemas lacustres (Alcaldía Mayor de Bogotá, 2004). Entre las 200 lagunas identificadas en el páramo se encuentra la laguna La Virginia, situada hacia la parte septentrional del Parque Nacional Natural Sumápaz en el sector de Chisacá, el cual pertenece a la localidad N° 20 de Bogotá D.C. en la zona rural (Pedraza, Betancur, y Franco, 2004).

La Virginia se encuentra a una elevación de 3 600 m.s.n.m., a 4° 17' 29.4''N y 74°12'29,4''O (Figura 1) sobre un terreno plano y turboso. Presenta características propias de sistemas leníticos de alta montaña tales como, oligotrófia, pH ácido, baja conductividad eléctrica y alta transparencia (Alba, González y Longo 2016); recibe aportes de agua de la laguna los Tunjos a través de un canal subterráneo que las comunica ya que superficialmente se encuentran separadas por una carretera intermunicipal; posterior a la carretera, el canal es superficial. Este cuerpo de agua presenta colmatación por macrófitas acuáticas y sedimentación. 22 especies de macrófitas han sido reportadas a la fecha (Rodríguez y Tupaz, 2016), las cuales llegan a ocupar hasta aproximadamente el 95 % del espejo de agua durante los períodos de lluvias bajas (Bastidas y Rodríguez, 2017).

En el sector de Chisacá, el régimen de lluvias es ligeramente bimodal, con dos periodos de lluvias altas (de abril a mayo y de octubre a noviembre) y dos de lluvias bajas (de junio a julio y de diciembre a febrero) con los respectivos períodos de transición (Pedraza, Betancur y Franco 2004). Sin embargo, se han encontrado alteraciones hidrológicas, por ejemplo, en el estudio de Alba et al., (2016) se reporta manifestación del ENSO (El Niño-Oscilación del Sur) en el año 2014 razón por la cual el caudal disminuyó drásticamente durante el mes de mayo y aumento considerablemente en junio.

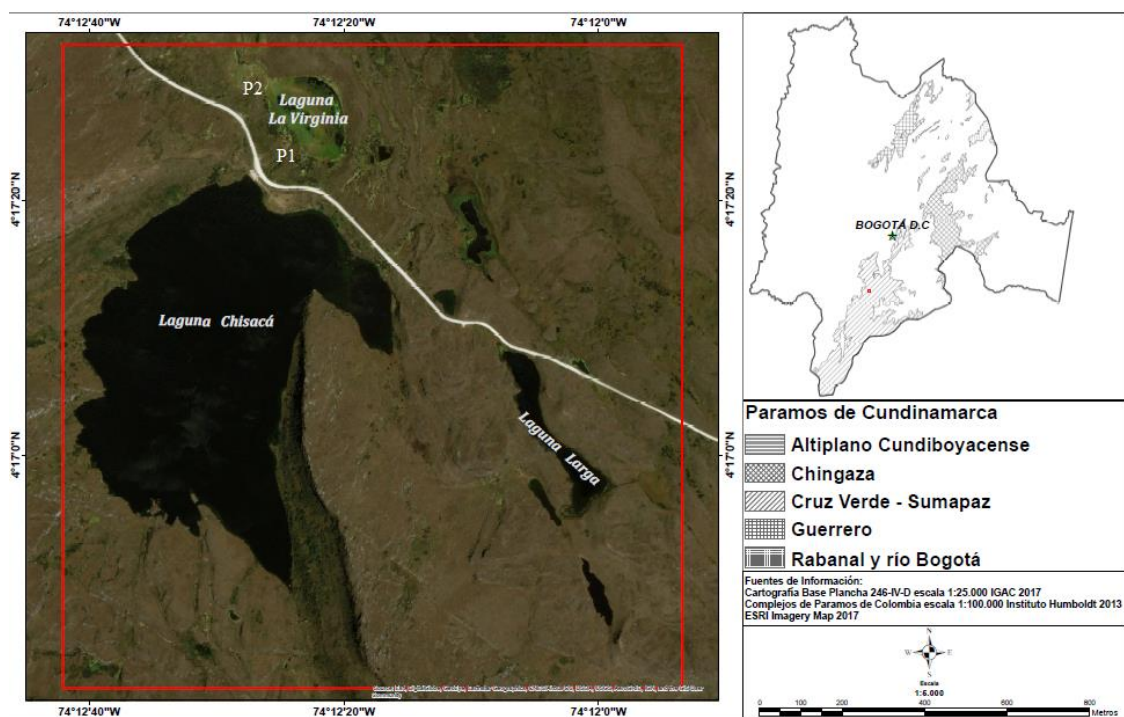


FIGURA 1. Ubicación geográfica de la laguna La Virginia en el páramo Sumapaz, Colombia y punto uno P1 y punto dos P2 de muestreo

Se seleccionaron dos estaciones que fueron muestreadas seis veces en intervalos de dos meses durante un año, entre abril de 2015 y abril del 2016.

La estación 1 corresponde al lugar donde convergen el agua proveniente de la laguna los Tunjos con la de la laguna La Virginia. Este sitio está cubierto parcialmente por macrófitas y tiene una profundidad promedio de 47 cm. La estación dos, ubicada a la salida de la laguna tiene una profundidad promedio de 98 cm y está cubierta en su totalidad por macrófitas durante todas las épocas del año.

Fase de campo

En cada estación y muestreo se realizaron mediciones *in situ* de las variables fisicoquímicas profundidad del agua (registrado mediante la marca de agua en una regla limnimétrica localizada en la estación 2), temperatura ambiente, temperatura del agua, sólidos totales disueltos (STD), salinidad y conductividad eléctrica, medidos con una sonda Mettler Toledo 563. El Oxígeno Disuelto (OD) y el porcentaje de saturación de OD se estimaron con un oxímetro Mettler Toledo 561. Para la turbidez se usó un Turbidímetro Hanna HI93703-FTU y el pH el pH-metro Mettler Toledo 562. Adicionalmente, la acidez carbonácea se detectó mediante titulación con NaOH 0.02N. Las concentraciones de COT, fosfatos, nitratos, nitritos y sulfatos se obtuvieron de dos alícuotas de 500 ml, correspondientes a cada punto de muestreo, una de las cuales se fijó en una proporción 1:100 con ácido sulfúrico concentrado. Ambas muestras se refrigeraron a 4°C antes de realizar los análisis en el laboratorio de Instrumental de la Universidad Jorge Tadeo Lozano (UJTL), usando un espectrofotómetro UV–V15 Evolution 300 Thermo.

El muestreo de todos los taxones se llevó a cabo siguiendo la técnica de búsqueda directa mediante el conteo de número de individuos por unidad de área (Elosegi y Sabater, 2009). Ya que los anfípodos habitan principalmente en las macrófitas (Acosta 2009), y dada la dominancia de *Miriophyllum aquaticum* en La Virginia, esta fue seleccionada como el sustrato de muestreo ubicando sobre los parches tres cuadrantes de 25 cm² cada uno de los cuales se extrajeron todas las plantas; estas fueron depositadas por separado en bolsas con alcohol al 90 % para ser transportadas. Los

anélidos se buscaron en los sedimentos de la zona litoral en tres cuadrantes de 1 m² ubicados desde el borde hacia el interior del cuerpo de agua y se depositaron en bolsas sin preservantes. Los organismos fueron extraídos y fijados pocas horas después de finalizar las campañas, dado que para este proceso es necesario sostener cada organismo extendido hasta inmovilizarlo completamente, con ello se mantiene la forma recta del cuerpo, lo cual es necesario para adelantar la identificación taxonómica y realizar la disección.

Fase de laboratorio

En el laboratorio de limnología de la UJTL, los anfípodos fueron separados de las plantas de forma manual. Además, las plantas fueron lavadas posteriormente sobre tamices (poro de 0,5 mm) para recoger de la malla los organismos que no fueron visualizados inicialmente. La identificación taxonómica se realizó con base en las claves de Domínguez y Fernández (2009). Los anélidos fueron separados de los sedimentos y dispuestos en bandejas; una vez extraídos, cada individuo fue sumergido en alcohol al 10 % para su fijación. Una vez efectuado este procedimiento, los organismos se trasladan a cajas con formol al 4 % (Darrigran, *et al.*, 2007) con el fin de preservar las muestras. Las claves usadas para la identificación fueron Righi (1995), Zicsi (1997, 1998, 2000), Zicsi y Feijoo (1994), Decaëns (1998), Cognetti (1904, 1906) Csuzdi, CoÅŸkun y Pavlicek (2009), Michaelsen (1900, 1910, 1913 y 1918) y Feijoo y Celis (2010, 2012b). También se usaron las claves de Blakemore (2006) para la determinación de las especies exóticas.

Biomasa

Los valores de biomasa se determinaron mediante la técnica de peso seco libre de ceniza. Un número conocido de individuos de tamaño similar por taxón fue separado y depositado de manera conjunta en crisoles; estas muestras fueron secadas en un horno a 70 °C durante 24 horas, hasta alcanzar un peso constante. A continuación, todos los individuos del crisol se pesaron en una balanza analítica New Classic Mettler Toledo con precisión de 0.0001 g; el peso total fue promediado entre el número inicial de organismos en el crisol para obtener el peso medio por individuo. Luego, las muestras se calcinaron en una mufla a 450°C durante cuatro horas, para ser posteriormente pesadas y así obtener el valor de las cenizas. La biomasa se estimó restando al peso seco el valor de las cenizas (Muñoz *et al.*, 2009).

Contenido intestinal

La determinación de la dieta se realizó con base en el análisis de contenido intestinal de 120 individuos de anfípodos y 95 anélidos (44 *D. iheringi* y 51 *M. ecuadoriensis*). El tracto digestivo de los anfípodos fue extraído halando la cabeza para separarla junto con el tubo digestivo. En *M. ecuadoriensis* se realizó una disección longitudinal comprendida entre la boca y la sección anterior de la molleja (sección donde aún no se han triturado los ítems) para extraer el material ingerido (Figura 2a). En *D. iheringi* la disección se hizo en los primeros 20 segmentos contados a partir de la boca ya que estos organismos no presentan mollejas visibles (Figura 2b). Los tractos se vaciaron sobre glicerina como medio de preparación, y se utilizó el método *squash* para esparcir la muestra entre el portaobjeto y el cubreobjetos como proponen Muñoz *et al.* (2009).

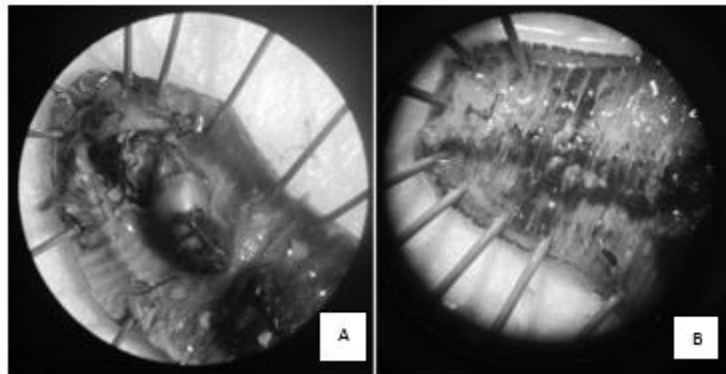


FIGURA 2. vista del tubo digestivo. A) *Martiodrilus ecuadoriensis*. B) *Drilocrius iheringi*

Las preparaciones fueron observadas en un microscopio ZEISS con magnificación de 400X, se eligieron 15 campos, que fueron fotografiados con una cámara NIKON DIGITAL SIGHT DS- Fi 1, integrada al microscopio. Las imágenes se procesaron en el software Image J 1.5 (libre en la web). Las partículas observadas (Figura 3) se clasificaron en: Materia Orgánica Particulada Fina (MOPF, partículas $<50\ \mu\text{m}$), Materia Orgánica Particulada Gruesa (MOPG rango de tamaño: $50\ \mu\text{m}$ -1 mm), tejido vegetal (TV partículas $> 1\ \text{mm}$), Algas (ALG), tejido animal (TA, incluyendo fragmentos de exoesqueletos y presas enteras), Material Mineral (MM), Hifas (HF), y Zooplancton (ZP) (Cheshire 2005). Con base en la proporción de estas partículas en los contenidos, cada taxón se asignó a un grupo dietario: a) fragmentadores, aquellos taxones con contenido de MOPG mayor o igual a 35 %, b) colectores, quienes tienen contenido de MOPF mayor o igual a 65 %, c) depredadores, los que tienen una cantidad de tejido animal mayor o igual a 35 %, y raspadores, taxones con cantidad de algas mayor o igual a 35 % (Chará *et al.*, 2010)

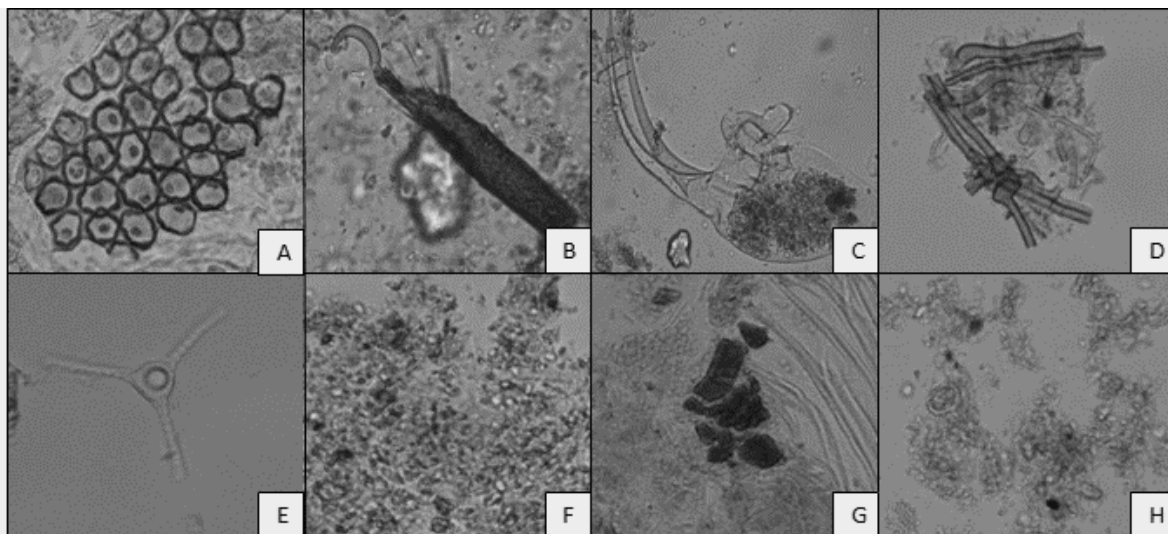


FIGURA 3. Ítems alimenticios observados en tubos digestivos de *Hyalella* sp. *Martiodrilus ecuadoriensis* y *Drilocrius iheringi*. (A) tejido vegetal (B) tejido animal, (C) zooplancton, (D) hifas, (E) algas, (F) material mineral, (G) MOPG, (H) MOPF

Análisis numérico y estadístico

Los datos obtenidos de cada una de las variables fisicoquímicas de las dos estaciones de muestreo se sometieron a análisis exploratorio mediante el uso de estadísticos de tendencia central (media aritmética), y de dispersión usando la desviación estándar (DS) y el coeficiente de variación relativa de Pearson (CV) con el paquete estadístico SPSS Statistics 17.0. Para determinar el gradiente ambiental y correlacionar las variables fisicoquímicas con las temporadas de lluvia, se estandarizaron los datos según lo propuesto en Guisande *et al.* (2013) y se promediaron los valores obtenidos para cada una de las variables, y con el paquete estadístico Past 3 se generó un gráfico de Análisis de Componentes Principales (ACP).

Se plantea que dada la alta cobertura de macrófitas en la laguna (90%), la elevada cantidad de sedimentos compuestos principalmente por restos vegetales y animales, y que el detrito es el mayor recurso ofertado; entonces, los taxones tendrán como rol trófico el colector, para lo cual inicialmente se establece la importancia de cada ítem en la dieta de un organismo mediante el Índice de Categorización de Ítems (ICI), el cual se determina siguiendo el método de Atencio *et al.*, (2005) a través de la ecuación:

$$ICI = \sqrt{\frac{FO \times FNr}{H'}}$$

Donde,

FO: frecuencia de ocurrencia (N° estómagos con el ítem A / N° total de estómagos llenos) x 100

FN: frecuencia numérica (N° de individuos del Ítem A / N° total de individuos de todos los ítems) x 100

FNr: frecuencia numérica relativa, se obtuvo al convertir la FN a una escala de 0 a 5 así: cuando FN fue de 0 %, entonces FNr = 0; cuando FN osciló entre 1 % y 20 %, entonces FNr = 1; cuando FN osciló entre 20 % y 40 %, entonces FNr = 2; cuando FN osciló entre 40 % y 60 %, entonces FNr = 3; cuando FN osciló entre 60 y 80 %, entonces FNr = 4 y cuando FN estuvo entre 80 y 100 %, entonces FNr = 5.

H': Índice de variedad en la dieta Shannon & Weaver (1949) (usado en este caso para evaluar la diversidad de ítems en la dieta de cada uno de los tres taxones estudiados), estimado a partir del número de tractos digestivos en los que se encontró cada ítem alimenticio, normalmente toma valores entre 1 y 4.5 (nats/ind). Siendo los resultados mayores a 3 interpretados como diversos.

Cuando el ICI es igual a 10 el ítem fue categorizado como primario o principal; valores entre 5 y 10 indican ítems secundarios; entre valores de 1 a 5 son ítems terciarios; y accidentales cuando el ítem obtuvo un valor menor de uno.

La asignación de un taxón a un grupo dietario se realiza mediante un ACP y se corroboran las asociaciones que se presentan en él con un análisis de similitud de los contenidos estomacales basado en el índice de Bray Curtis, para esto se consideraron las proporciones de cada ítem alimenticio en los individuos; empleando el programa Past versión 3.2. La proporción de ocupación (de todos los ítems) fue comparada entre los tres taxones usando un análisis multivariado de varianza no paramétrica – NPMANOVA-, confirmado con un estadístico de Kruskal-Wallis (utilizado para cada ítem de forma individual), para conocer el taxón con diferencias significantes se aplicó un test de Wilcox. Estos análisis se realizan usando el paquete estadístico R Project, con las librerías library (xlsx), library (corrplot), library (PerformanceAnalytics), library (FactoMineR), library (factoextra) y la versión R 3.3.3 la interfaz gráfica R studio 1.1.419

Teniendo en cuenta que se esperaba que los taxones fueran colectores con alta sobreposición de nicho se identificó en primera instancia la amplitud de la dieta para determinar si el taxón era generalista o especialista mediante el índice de Levins (1968). Mar, Hernández y Medina (2014) plantean la estandarización de este índice para determinar la variedad de recursos consumidos y fijar la amplitud del nicho; por tanto, el resultado se expresa de cero a uno, siendo cero una dieta poco amplia y uno una dieta muy amplia. B = Amplitud de nicho de Levin, P_i = proporción relativa de cada ítem y n = Número de ítems posibles.

Amplitud de nicho de Levin

Amplitud de nicho de Levin

estandarizada

$$B = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

$$B_A = \frac{B-1}{n-1}$$

Luego se calculó el valor de la superposición entre los taxones con el índice de Morisita (IM) simplificado por Horn (1966). Cuando IM es igual a cero (0) hay ausencia de traslape en los componentes de la dieta entre los taxones evaluados, y uno (1) representa una superposición total de las dietas (González *et al.*, 2006). Valores mayores de 0.60 son indicadores de un traslape significativo, mientras que los valores menores a 0.29 indican un traslape mínimo (Flores *et al.*, 2010).

$$IM = \frac{2\sum(p_i)(q_i)}{\sum(p_i)^2 + \sum(q_i)^2}$$

Finalmente se aplica Índice de MacArthur y Levins (1967) para determinar la superposición del nicho trófico y conocer la dominancia de cada taxón se calcula haciendo uso de la siguiente expresión:

$$M_p = \frac{\sum(p_i)(q_i)}{\sum(p_i)^2} \quad M_q = \frac{\sum(p_i)(q_i)}{\sum(q_i)^2}$$

M_p y M_q son dos taxones diferentes.

p_i y q_i = proporción relativa de los ítems para cada taxón.

Con el fin de determinar las variables ambientales que influyen o se asocian con la biomasa de cada taxón, se llevan a cabo prueba ANOVA de una vía, regresión lineal múltiple y correlación de Pearson. Se realiza gráfico de caja y bigotes para comparar la dispersión y simetría de los datos de biomasa considerando las temporadas de lluvia. Todos los datos de las variables fueron estandarizados (Guisande *et al.*, 2013) y las pruebas se corrieron en el programa SPSS Statistics 17.0.

Por último, para corroborar que *Hyaella* sp. es el taxón más relevante para el proceso de transformación del detrito por la cantidad de MOPG y tejido vegetal ingerido se realiza el índice de Valor de Importancia IVI a partir de los porcentajes de los valores de frecuencia, biomasa y consumo de MOPG en los tractos intestinales de los organismos, se calculó el índice de valor de importancia en relación con el rol que desempeña cada taxón en la transformación de la MOPG a MOPF.

RESULTADOS

Durante el año 2015 se presentó el ENSO desde noviembre hasta febrero de 2016, incidiendo notablemente en la disminución del nivel del agua en la laguna. En la Estación uno se tiene un registro de 47 cm de profundidad promedio en el período de lluvias altas y 0 cm en febrero de 2016, siendo febrero el mes más crítico por este fenómeno, época en la cual fue posible detectar a simple vista el incremento en la colonización de las macrófitas y abundancia de turrículos en zonas donde el nivel del agua se redujo drásticamente.



Figura 4. Efectos del ENSO en la laguna la Virginia



FIGURA 5. turrículos en la zona inundable de la laguna la Virginia

De acuerdo con el grado de variabilidad definido en términos del CV, se establecen cuatro categorías para las variables físicas y químicas: (a) relativamente homogéneas con $CV < 20\%$ (pH en estación uno y dos); (b) moderadamente heterogéneas con $20\% < CV < 40\%$ (T° del agua en las estaciones uno y dos, % Sat de OD en la estación 1, T° ambiental y acidez carbonácea en la estación dos); (c) normalmente heterogéneas $40\% < CV < 60\%$ (OD en las estaciones uno y dos, % Sat de OD en la estación dos, T° ambiental y STD en el estación uno); y (d) extremadamente heterogéneas $CV > 60\%$ (salinidad, conductividad eléctrica, turbidez, COT, fosfatos, nitratos, nitritos y sulfatos en las estaciones uno y dos, acidez carbonácea en la estación uno y STD en la estación dos) (Tabla 1). De lo anterior se deduce que, con excepción del pH, la temperatura ambiental, la temperatura del agua y la saturación de OD, las variables fisicoquímicas en la laguna presentan niveles de variación altos asociados al régimen hidrológico.

En la determinación del gradiente ambiental con base en el ACP (Figura 4), el componente uno explica un 47 % de variación, y se encuentra asociado a las temporadas de lluvia altas, transición y bajas de la estación dos; y a las variables fisicoquímicas OD, % de saturación de OD, temperatura del agua, temperatura ambiente, conductividad

eléctrica, STD, salinidad, COT, nitratos y nitritos. El componente dos explica el 22 % de la variación y se asocia con la temporada de lluvias bajas en la estación punto uno; así como con acidez carbonácea, turbidez, dureza cálcica, fosfatos y sulfatos. Sin embargo, los valores obtenidos entre las dos estaciones presentan variaciones no significativas. Las variaciones son temporales, siendo la salinidad, los fosfatos, el COT, la dureza cálcica, los nitratos, nitritos, la turbidez, y la conductividad eléctrica, las variables con mayor coeficiente de variación (≥ 90 %) (Tabla 1).

Tabla 1. Valores de la media aritmética ($\bar{x}$), el CV y las unidades de las variables físicas y químicas registradas en cada una de las estaciones de muestreo en la laguna La Virginia, páramo Sumápaz.

	Estación 1		Estación 2	
	$\bar{x}$	CV %	$\bar{x}$	CV %
pH Unidades	6,41	16,78	5,43	14,48
OD mg.l ⁻¹	4,06	57,2	6,84	49,66
Saturación OD %	50,75	33,08	74,83	54,26
Temperatura agua °C	11,38	21,67	11,71	20,6
Temperatura ambiente °C	11,88	40,29	12,11	31,41
Cond. Eléctrica $\mu\text{S.cm}^{-1}$	8,66	90,7	7,08	66,03
STD mg/l	8,26	57,54	9,15	87,11
Salinidad ppt	0,07	212,99	0,21	150,3
Acidez carbonácea mg.l ⁻¹	4,45	77,66	2,89	25,2
Turbidez U. FTU	29,46	93,05	17,26	145,05
COT mg C/L	16,2	104,02	38,22	117,15
Fosfatos mg.l ⁻¹	0,16	130,35	0,23	71,8
Dureza cálcica mg Ca-CO ₃ /l	16,25	101,35	14,45	76,12
Nitratos mg.l ⁻¹	0,26	73,85	0,22	107,92
Nitritos mg.l ⁻¹	0,01	71,16	0,01	112,78
Sulfatos mg.l ⁻¹	3,03	105	4,42	85,11

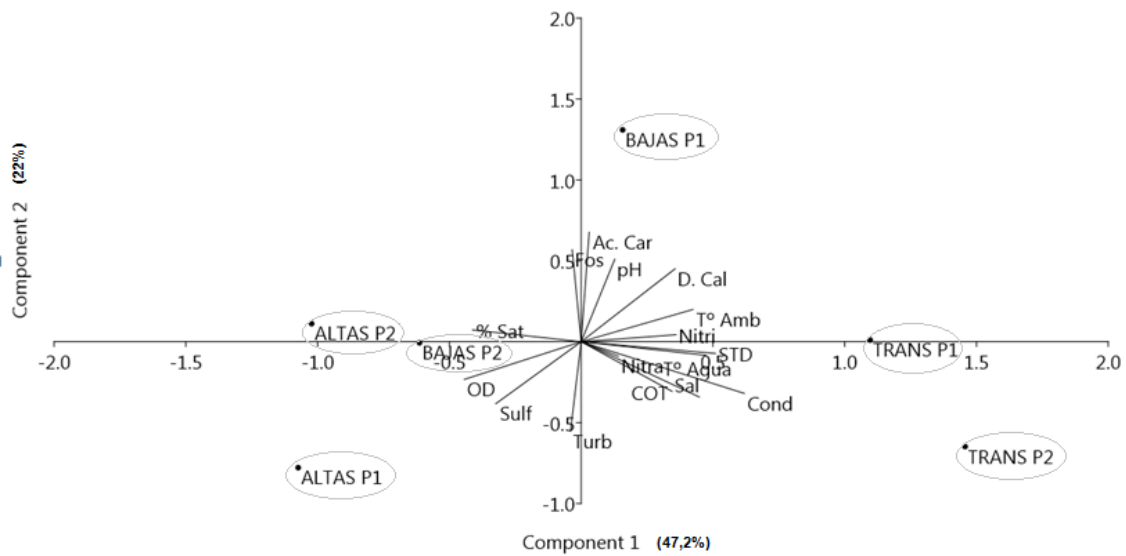


FIGURA 6. Análisis de componentes principales (ACP) basado en los registros de 16 variables fisicoquímicas monitoreadas durante la temporada de lluvias altas, bajas y transición (TRANS) en el punto uno (P1) y punto dos (P2) de muestreo en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz.

Biomasa

En total se colectaron 5 249 individuos, representados en su mayoría por *Hyaella* sp., que presenta 4 567 individuos (87 % de la abundancia total); el 13 % restante corresponde a los anélidos, *M. ecuadorensis* 6,4% (334 individuos en total) y *D. iheringi* 6,6% (348 individuos). En la estación 1 se encontraron 2 642 individuos de *Hyaella* sp., 151 de *D. iheringi* y 117 de *M. ecuadoriensis*; en la estación dos, 1 925 *Hyaella* sp., 197 *D. iheringi*, y 217 individuos de *M. ecuadoriensis*. La mayor cantidad de individuos de los tres géneros se encontraron durante la temporada de lluvias bajas (Tabla 2).

Tabla 2. Abundancia absoluta (ind.m⁻²) y biomasa total (AFDW.m⁻²) de *Martiodrilus ecuadoriensis*, *Drilocrius iheringi* y *Hyaella* sp., colectados en dos estaciones de muestreo durante tres temporadas de lluvia en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz

Temporada de lluvia	Estación	<i>Martiodrilus ecuadoriensis</i>	<i>Drilocrius Iheringi</i>	<i>Hyaella</i> sp.
		Abundancia/ Biomasa gr	Abundancia/ Biomasa gr	Abundancia/ Biomasa gr
Bajas	p1	61 / 0,36	54 / 0,43	1795 / 0,0014
	p2	107 / 0,33	113 / 0,53	601 / 0,0004
Transición	p1	26 / 0,28	51 / 0,32	595 / 0,0027
	p2	105 / 0,31	83 / 0,29	859 / 0,0005
Altas	p1	30 / 0,30	46 / 0,21	252 / 0,0019
	p2	5 / 0,27	1 / 0,30	465 / 0,0005

Tabla 3. Datos de regresiones lineales múltiples realizadas entre la biomasa de los tres taxones y las variables fisicoquímicas.

Variable dependiente	F	R ²	P
Biomasa <i>Martiodrilus ecuadoriensis</i>			
Biomasa <i>Drilocrius Iheringi</i>	2,96	0,588	0,2
Biomasa <i>Hyaella</i> sp.	5,22	0,793	0,32

A pesar de que *Hyaella* sp., fue el taxón más abundante su aporte a la biomasa fue tan solo el 14 %, seguido de *M. ecuadoriensis* con el 21 %, y de *D. iheringi* quien realiza la mayor contribución con el 65%. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas de este estimativo entre los taxones, pero en la prueba de homogeneidad de varianzas de Levene ($p > 0,05$) se evidencian diferencias entre *Hyaella* sp ($p=0,08$), *M. ecuadoriensis* ($p=0,15$) y *D. iheringi* ($p=0,00$).

En las regresiones lineales múltiples entre la biomasa de cada taxón y las variables fisicoquímicas se evidencio que el valor R^2 (tabla 3) no es explicativo para *Martiodrilus ecuadoriensis*, pero si para *Drilocrius Iheringi* (0,58) y *Hyaella* sp (0,79), se establecieron las variables que se relacionan de manera dependiente con la biomasa de estos dos organismos como pH, Turbidez, Conductividad, Salinidad, Acidez Carbonácea y Fosfatos. Se presentan correlaciones significantes ($p < 0,05$) entre la biomasa de los dos taxones de anélida con las variables temperatura del agua, acidez carbonácea y dureza cálcica; adicionalmente, los fosfatos se correlacionan con la biomasa de *M. ecuadoriensis*; y *Hyaella* sp., solo se asocia con la conductividad eléctrica (Tabla 4).

La biomasa de *D. iheringi* fue mayor en las épocas de lluvias bajas (1,17) y de transición (1,26); en *M. ecuadoriensis* también en la época de lluvia baja (0,56) y transición (0,52); *Hyaella* sp. no presentó variación importante en los valores máximos y mínimos de biomasa en las tres temporadas de lluvia. De acuerdo al ANOVA los valores de la biomasa de los tres organismos variaron significativamente entre las temporadas de lluvias altas y transición con $p < 0,0001$. Además, con igual grado de significancia *M. ecuadoriensis* presentó diferencias de biomasa entre las lluvias bajas y altas; y *D. iheringi* evidenció mayor biomasa en la temporada de lluvias bajas y de transición. ($p < 0,0001$) (Figura 5).

Tabla 4. Valores del coeficiente de correlación de Pearson entre las variables fisicoquímicas de la laguna La Virginia y la biomasa total de *Martiodrilus ecuadoriensis*, *Drilocrius iheringi* y *Hyaella* sp. (*: correlaciones significativas al nivel $p < 0,05$)

Variables físicas y químicas	<i>Martiodrilus Ecuadoriensis</i>	<i>Drilocrius iheringi</i>	<i>Hyaella</i> sp.
Temperatura ambiente °C	0,25	0,21	-0,23
Temperatura agua °C	0,45*	0,50*	-0,31
pH unidades	-0,22	-0,01	0,17
OD mg.l ⁻¹	-0,30	-0,21	-0,30
% de saturación OD	-0,25	-0,36	-0,13
Turbidez JTU	0,26	0,16	0,03
Sólidos totales mg.l ⁻¹	0,17	0,32	0,06
Conductividad µS.cm ⁻¹	0,35	0,02	0,42*
Salinidad ppt	0,11	0,16	-0,04
Acidez carbonácea mg.l ⁻¹	0,53*	0,48*	-0,17
Dureza cálcica	0,42*	0,48*	0,10
COT mgC.l ⁻¹	-0,17	-0,18	-0,11
Fosfatos mg.l ⁻¹	0,46*	0,12	0,16
Nitratos mg.l ⁻¹	-0,32	-0,22	-0,13
Nitritos mg.l ⁻¹	0,07	0,07	0,23
Sulfatos mg.l ⁻¹	-0,05	0,09	0,01

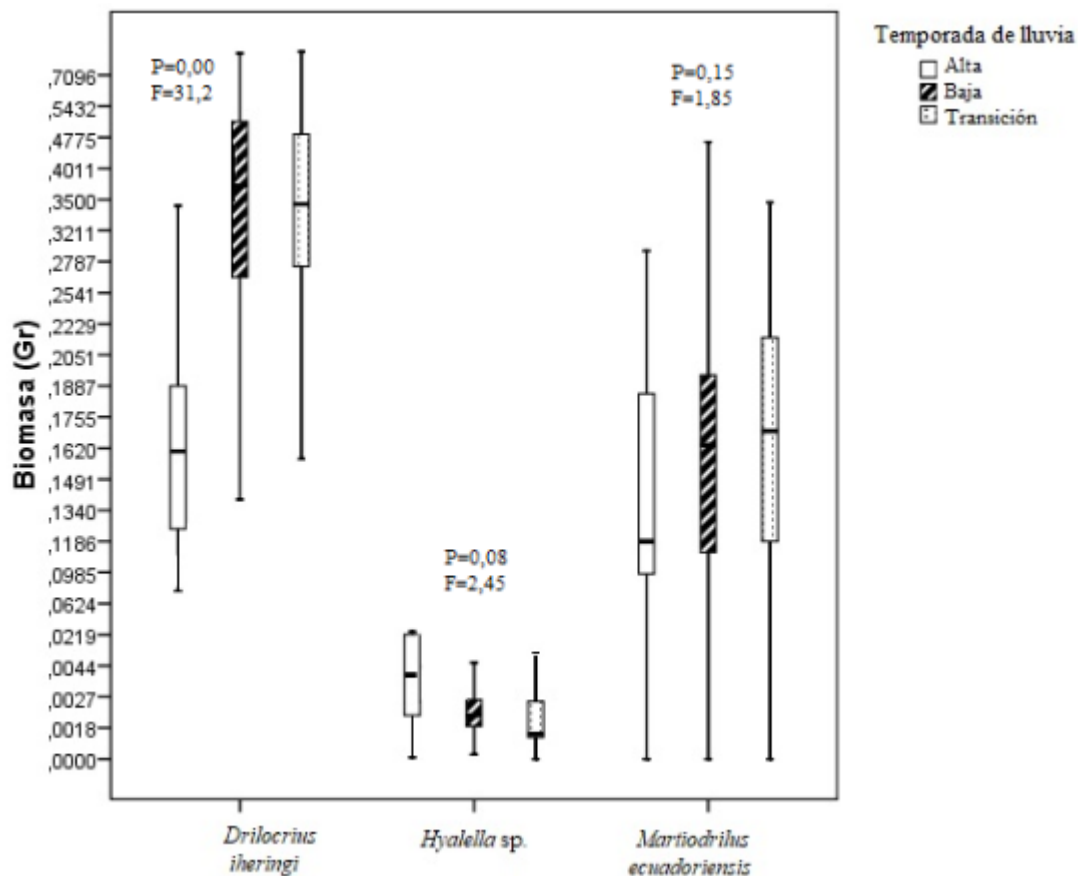


FIGURA 5. Distribución de los datos de biomasa total (AFDW.m⁻²) de *Drilocrius iheringi*, *Hyalella sp.* y *Martiodrilus ecuadoriensis*, colectados durante tres temporadas de lluvia (alta, baja, transición) en la laguna La Virginia y resultados de significancia con base en ANOVA.

Contenido intestinal

Se analizaron 215 tractos digestivos, 25 de los cuales correspondieron a *D. iheringi* adulta, 19 a *D. iheringi* juvenil, 22 a *M. ecuadoriensis* adulta, 29 a *M. ecuadoriensis* juvenil y 120 a *Hyalella sp.* En general, se identificaron ocho ítems alimenticios (tejido vegetal, tejido animal, MOPF, MOPG, material mineral, zooplancton, algas e hifas). La materia orgánica particulada gruesa y fina se encontró en el 96,49 % de los individuos,

por tanto, el principal aporte de energía es la vía detrítica siendo la MOPF el ítem más consumido. La distribución porcentual de los ítems considerando todos los individuos muestra que, el 40,07% fue MOPF, 36,10% a MOPG, 14,78 % a tejido animal, el 3,95% fue tejido vegetal, el 1,25% fueron algas, el 0,46% correspondió a hifas y el 0,09% a material mineral. En *D. iheringi* se encontraron algunas diferencias entre lo que ingieren los adultos y los juveniles, principalmente en la cantidad de algas las que fueron mayormente ingeridas por los juveniles. Los adultos y los juveniles de *M. ecuadoriensis* consumieron los mismos ítems en proporciones muy similares. En todos los anélidos se encontraron restos de individuos de zooplancton. En *Hyaella* sp., fue considerable la cantidad de MOPG y, en menor proporción, la de algas e hifas (Figura 6).

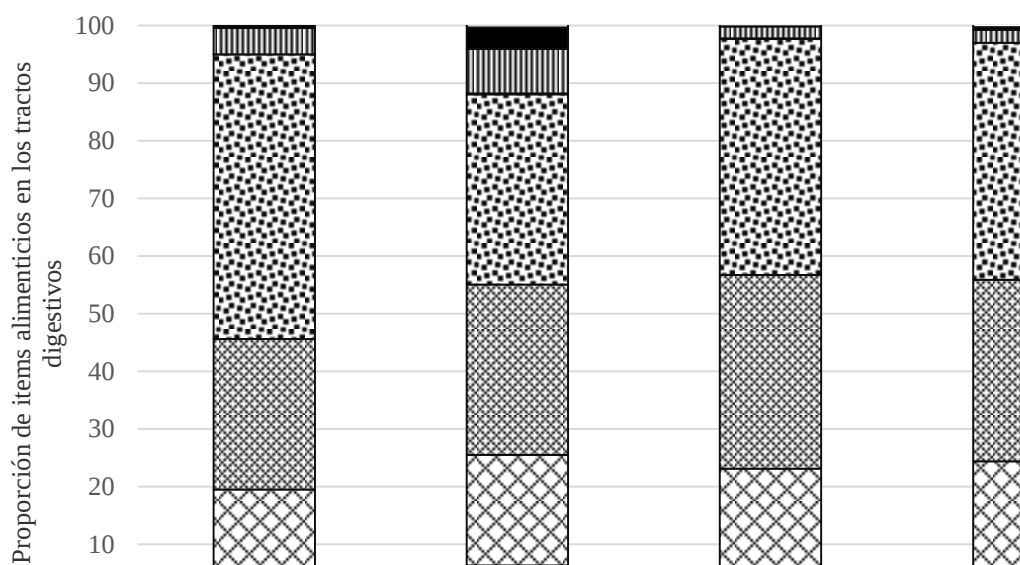


FIGURA 8. Proporción de los ítems alimenticios hallados en los tractos digestivos de *Drilocrius iheringi* adulto (DA) y juvenil (DJ), *Martiodrilus iheringi* adulto (MA) y juvenil (MJ) y *Hyaella* sp., colectados en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz.

A través del ICI se corrobora que MOPF y MOPG fueron los ítems principales para los tres taxones; sin embargo, el tejido animal (restos de macroinvertebrados) y el zooplancton también fueron alimentos primarios en la dieta de los anélidos; por su parte, en *Hyaella* sp., las algas fueron el ítem principal. Las dietas de *D. iheringi* adulta y juvenil no presentaron diferencias excepto en la proporción de TV, el cual fue un recurso secundario para los organismos juveniles y terciario para los adultos. Entre juveniles y adultos de *M. ecuadoriensis* hubo diferencias en cuanto al consumo de tres de los ocho ítems (material mineral, algas e hifas), principalmente en lo relacionado con las algas, las cuales fueron un ítem secundario en los juveniles y accidental para los adultos (Tabla 3).

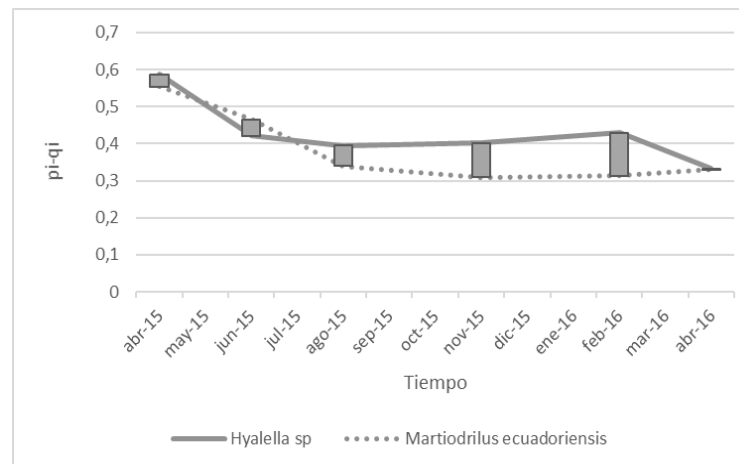
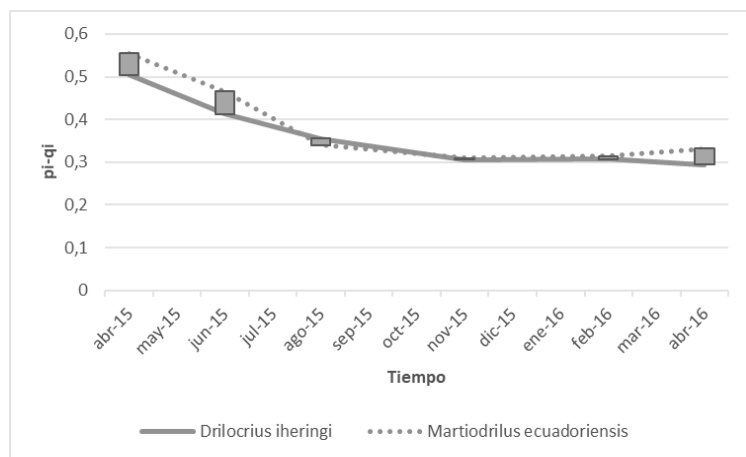
De acuerdo con el índice de variedad en la dieta (H'), la menos variada fue la *M. ecuadoriensis* adulto ($H' = 1,65$ nats/ind), y la dieta más variada correspondió a *D. iheringi* juvenil ($H' = 1,80$ nats/ind), siendo muy cercanos los valores entre ambos taxones (Tabla 3).

El índice de Levins indicó una baja amplitud de nicho trófico para todos los taxones. Los anélidos juveniles tienden a tener un valor ligeramente más elevado que los adultos, siendo el valor máximo para *D. iheringi* juvenil 0,27, y 0,25 para los adultos. De otra parte, *M. ecuadoriensis* juvenil presentó una amplitud de 0,21 cercana a la obtenida por *Hyaella* sp., que es 0,19, y a la de *M. ecuadoriensis* adulta que es 0,18.

Tabla 5. Índice de Categorización de Ítems (ICI) para *Drilocrius iheringi* en estado juvenil y adulto, *Martiodrilus ecuadoriensis* en estado juvenil y adulto y para *Hyaella* sp., colectados en la laguna La Virginia, Sumapaz. (P: ítem primario, S: ítem secundario T: ítem terciario, A; ítem Accidental). H' : índice de Shannon.

					
	<i>Drilocrius iheringi</i> juvenil	<i>Drilocrius iheringi</i> adulto	<i>Martiodrilus ecuadoriensis</i> juvenil	<i>Martiodrilus ecuadoriensis</i> adulto	<i>Hyaella</i> sp.
TV	S	T	T	T	A
MOPF	P	P	P	P	P
TAN	P	P	P	P	S
ZOOP	P	P	S	S	T
MM	T	T	A	T	S
MOPG	P	P	P	P	P
ALG	T	T	S	A	P
HF	T	T	S	T	S
H nats/ind	1,80	1,77	1,78	1,65	1,78

El índice de Morisita indica que existe un solapamiento de alto a máximo entre los tres taxones, el cual es de 0,96 entre *D. iheringi* y *M. ecuadoriensis*; 0,91 entre *Hyaella* sp., y *D. iheringi* y de 0,95 entre *Hyaella* sp. y *M. ecuadoriensis*. Por su parte, el índice de MacArthur y de Levins mostró una mayor sobreposición entre *D. iheringi* y *M. ecuadoriensis*, siendo esta última la que predomina en los meses de abril y junio. Por su parte *Hyaella* sp., presenta un comportamiento similar sobre los dos grupos de anélidos sobreponiéndose en la mayoría de los muestreos excepto en el mes de junio respecto a *D. iheringi* y en abril y junio en relación a *M. ecuadoriensis* lluvias altas (de abril a mayo y de octubre a noviembre) y dos de lluvias bajas (de junio a julio y de diciembre a febrero)



A.

B.

C.

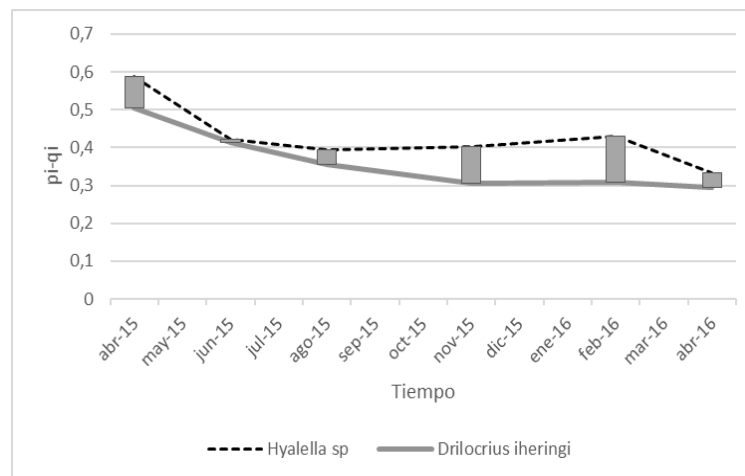


FIGURA 9. índice de MacArthur y de Levins entre. A. *Drilocrius iheringi* y *Martiodrilus ecuadoriensis*. B *Hyalella* sp., y *Martiodrilus ecuadoriensis*. C. *Hyalella* sp., y *Drilocrius iheringi*.

El solapamiento de nicho trófico fue comprobado con el ACP. En dicho análisis, los componentes uno y dos explican el 26,92 y el 15,61 % de la varianza, respectivamente. El componente uno está determinado por MOPG y MOPF, y el componente dos se relaciona con la cantidad de algas y de tejido animal (Figura 7). *Hyalella* sp., levemente se separa de los anélidos; entonces los taxones se dividen en dos grupos tróficos: el primero conformado por el anfípodo y el segundo por los anélidos, con una similitud del 45 % (Figura 8). *Hyalella* sp., tiene preferencia por la MOPF en cambio los anélidos tienden al consumo de sedimentos donde encuentran MOPG, tejido vegetal y tejido animal, principalmente.

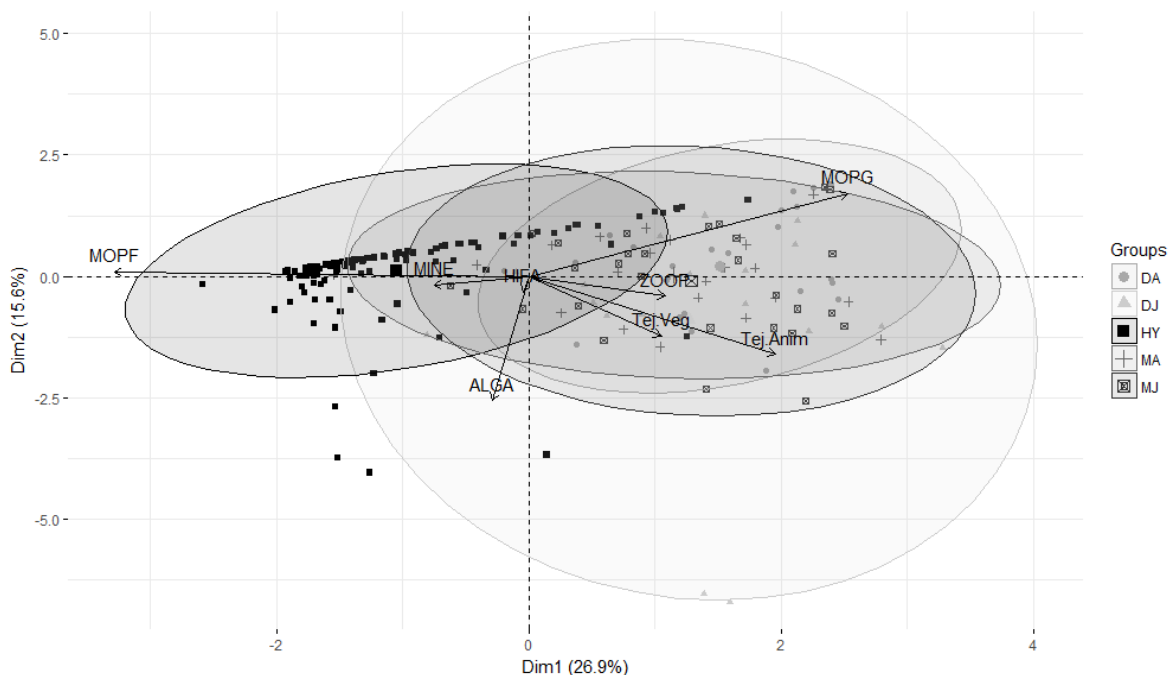


FIGURA 10. Análisis de Componentes Principales basado en el contenido estomacal de los taxones *Hyalella* sp. (HY), *Drilocrius iheringi* adulto (DA) y juvenil (DJ), *Martiodrilus ecuadorensis* adulto (MA) y juvenil (MJ)

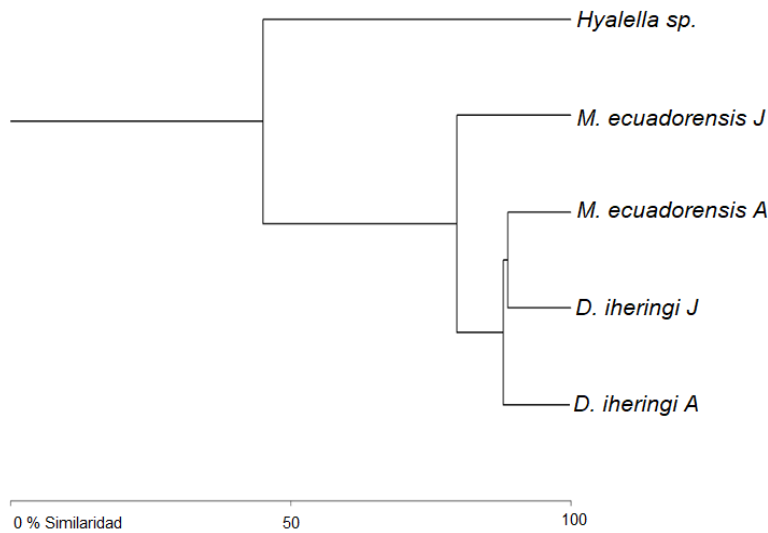


FIGURA 11. Dendrograma de similaridad (distancia de Bray-Curtis) con base en el porcentaje de MOPF, MOPG, algas, tejido vegetal, tejido animal, hifas, zooplancton y minerales presentes en los tractos intestinales de los individuos de *Hyalella* sp., *Martiodrilus ecuadoriensis* (Juvenil y Adulto) y *Drilocrius iheringi* (Juvenil y Adulto).

En relación con el IVI, la importancia para el sistema en cuanto al rol fragmentador de las dos especies de anélidos resalta sobre la de *Hyalella* sp., los anélidos acumulan el 70,24% del IVI, puesto que, generan mayor cantidad de biomasa (92,31 %) y contienen valores porcentuales de MOPG más altos en los contenidos estomacales (83,35 %). A su vez, *D. iheringi* es la especie más importante con un IVI de 40,64%, seguida por *M. ecuadoriensis* con una puntuación de 33,60%, *Hyalella* sp., tiene un puntaje de 25,76%.

Así, *D. iheringi* y *M. ecuadoriensis* se clasifican como colectores fragmentadores y *Hyaella* sp., como colector recolector.

DISCUSIÓN

Se esperaba encontrar mayor aporte de biomasa al sistema por parte de *Hyaella* sp., al considerar que este organismo tiene exoesqueleto compuesto de calcio, además de la alta abundancia reportada previamente (Alba y González, 2016, Bastidas y Rodríguez, 2017 y Gómez y Salazar, 2015), a pesar de ello, fue *D. iheringi* quien obtuvo los valores más altos, lo que se relaciona con la mayor longitud de los tres taxones que en promedio estuvo en los 20,59 cm, mucho mayor que en *M. ecuadoriensis* 12,89 cm y en *Hyaella* sp. de 0,53 cm. Los valores de biomasa por taxón entre temporadas hidrológicas varían significativamente, las significancias en el ANOVA así lo sustentan, para *Hyaella* sp ($p=0,08$), *D. iheringi* ($p=0,00$) y *M. ecuadoriensis* ($p=0,15$), la temporalidad de las lluvias altera el volumen de agua y en buena medida, la dinámica de los ciclos de nutrientes, con ello la variabilidad en las condiciones físicas del agua; esa dinámica influye en los cambios temporales de la abundancia y la biomasa de los organismos dado que los cambios climáticos comprometen la sobrevivencia de la comunidad de macroinvertebrados (Posada *et al*, 2000).

En la Virginia, la biomasa de *Hyaella* sp., y de los dos taxones de anélida cambia en función de la dinámica de las lluvias. *D. iheringi* y *M. ecuadoriensis* presentaron los valores de biomasa más elevados en la temporada de lluvias bajas, dado que durante estas épocas se dan simultáneamente condiciones de estabilidad hidrológica y altas temperaturas (Miserendino y Pizzolón, 2000). Durante esta temporada descienden los nive-

les del agua y se eleva la temperatura hídrica con variaciones entre 8,3 °C a 16,1 ° C, condición que afecta directamente el crecimiento y el desarrollo de los organismos para quienes el rango más favorable esta entre los 16 a 28 °C e indirectamente la calidad y cantidad de alimento disponible (Velasco, 1989), acelerándose el proceso de descomposición al facilitar la acción de los anélidos sobre la transformación de la materia orgánica y a su vez favorece la presencia de estos organismos que prefieren estar enterrados.

Por su parte, el incremento de la masa de *Hyaella* sp. durante las lluvias altas se encuentra relacionado con el aumento en los niveles de oxígeno, el cual presenta mayor solubilidad en aguas con menores temperaturas, lo que corresponde con la disminución de la radiación solar en esta época, así mismo en lagunas paramunas como La Virginia, donde la turbidez es apenas detectable, la llegada de luz hasta el fondo beneficia el proceso de fotosíntesis llevado a cabo por las plantas acuáticas sumergidas, las cuales determinan mayor estancamiento de las aguas (Conzonno, 1996) y la consecuente acción de la gravedad que sedimenta los sólidos, reduce el material particulado suspendido y lo hace soluble por efecto de la dilución, proceso que contribuye a elevar y a mantener constante la concentración de oxígeno disuelto. De igual manera las macrófitas son claves para la presencia de *Hyaella* sp., en lagunas porque estas influyen en el ordenamiento de la comunidad (Casset. *et al.*, 2001), sus tallos y raíces actúan como corredores entre la superficie y el fondo, posibilitando el desplazamiento de los individuos de *Hyaella* y su acceso al detrito asociado tanto a las diferentes estructuras de las macrófitas como al sedimento (Saigo, *et al.*, 2009).

Dados los valores de dureza cálcica, La Virginia se cataloga como un sistema de aguas blandas (Rodríguez 2010), por tanto, no cuenta con cantidades considerables de calcio y

de magnesio. Sin embargo, se encuentra correlación positiva entre la biomasa de las lombrices con la dureza cálcica; puesto que asimila el calcio del medio para transformarlo en carbonato de calcio en las glándulas calcíferas del tubo digestivo y neutralizar la acidez de la materia vegetal.

La correlación positiva entre la masa de *M. ecuadoriensis* con los fosfatos, se atribuye al fósforo orgánico sintetizado por la biota en la laguna, el cual constituye una fracción significativa del fósforo particulado y disuelto en el agua dulce (Hem, 1985) el cual se encuentra en la forma más predominante (+5). De acuerdo a Palacios y Salvador (2004) los fosfatos son esenciales en todas las formas de vida para llevar a cabo los procesos de transferencia de energía, como el metabolismo, la fotosíntesis, la función nerviosa y la acción muscular, por lo tanto, para *M. ecuadoriensis* específicamente puede estar asociado a esta última acción puesto que su sistema muscular es bastante desarrollado, incorporando de manera más eficiente este elemento en sus tejidos, lo que contribuye en cierta medida con la reducción de los fosfatos libres en el agua.

la correlación entre la acidez carbonácea con la biomasa de dichos taxones, indica que estos aprovechan los nutrientes de fuentes naturales que contienen ácidos orgánicos (Orozco 2001) y a su vez evidencia la actividad de los anélidos sobre la descomposición de materia orgánica liberando al medio sustancias ricas en ácidos húmicos provenientes de la materia vegetal o animal, condición encontrada en los compartimentos terrestres por Orozco (2011).

La conductividad eléctrica indica la presencia de nutrientes, está asociada a la producción primaria y podría estar relacionada con mayores niveles de materia orgánica, puesto que, los procesos de degradación de esta aceleran la concentración de

iones en el agua (Rivera 2004), esta condición sumada a la buena concentración de oxígeno disuelto favorece el aumento de la biomasa y el desarrollo de detritívoros como *Hyalella* (Alba, *et al.*, 2016).

En la laguna La Virginia, la materia orgánica es la base de la dieta de los organismos estudiados, de ahí que los tres taxones sean detritívoros. No obstante, las diferencias en la cantidad de MOPG y MOPF consumida por *Hyalella* sp., y los anélidos, indican que las lombrices son fragmentadoras del detrito depositado en los sedimentos mientras que *Hyalella* sp. es colector-recolector y triturador facultativo. El rol fragmentador de las lombrices habitantes en La Virginia, concuerda con lo propuesto por Grimaldo (2004) y Darrigran *et al.*, (2007), quienes mencionan que los anélidos en general toman el alimento del sedimento excavando y realizando galerías. *Hyalella* por su parte, de acuerdo con estudios realizados en diversos ecosistemas, se considera un taxón plástico en cuanto a su alimentación; el cual puede tener preferencia por la MOPF en sustratos donde esta es abundante o ser consumidor de MOPG si habita sobre la hojarasca (Acosta y Prat. 2011), otros autores como Pineda y Quiroz (2015) y Jiménez (2015) lo han clasificado como detritívoro para sistemas paramunos; por su parte Acosta (2009) afirma que el rol trófico dependerá tanto de los recursos alimenticios presentes en el sistema como de las posibles preferencias propias de cada especie; por lo tanto, se infiere que estos anfípodos no desempeñan el mismo rol en los diferentes ambientes ya que pueden ser: colector-raspador (Rivera, *et al.*, 2013; González y Fajardo., 2013) colector-recolector, triturador-facultativo (Saigo, Márchense y Montalvo 2009) o triturador especialista (Pontón 2012), y hasta depredador (Dejoux, 1991; Casett, Momo y Giorgi, 2001; Jiménez, 2015).

Siendo la MOPG y la MOPF los ítems de mayor consumo, el índice de amplitud de nicho de Levins demuestra una estrategia especialista en las dietas de *Hyaella* sp., *M. ecuadoriensis* y *D. iheringi*, ya que en todos los casos los valores están por debajo de 0,6 lo que indica preferencia por uno de los ítems. El elevado consumo de estos recursos se asocia a su alta disponibilidad en la laguna, la cual está cubierta en más de un 90 % por macrófitas. Los colchones de plantas favorecen la acumulación de necromasa proveniente del material vegetal en proceso de descomposición, con lo cual hay disponible una elevada cantidad de MOPG. Esa condición es opuesta a la cantidad de MOPF, considerada como un recurso limitado en los sistemas leníticos de páramo dada la baja riqueza y densidad de macroinvertebrados fragmentadores (Contreras y Téllez, 2015), y a la actividad microbiana limitada por las bajas temperaturas. Sin embargo, en este estudio se encontró que los anélidos son los facilitadores de la fragmentación de la MOPG y del TV a MOPF, puesto que, a pesar de no poseer piezas bucales para triturar, la molleja realiza esta función. Además, se prevé que tienen en el sistema digestivo, microorganismos asociados que facilitan la digestión de substratos como tanino-proteína, lignina y compuestos húmicos (Feijoo 2001).

En relación con la alta sobreposición de la dieta, factores que inciden en la reducción de la competencia son, la abundancia de uno de los ítems alimenticios de mayor consumo, la preferencia por recursos diferentes y la ecología de cada grupo. En cuanto a la MOPG como se mencionó anteriormente, es el recurso más abundante, el cual puede abastecer satisfactoriamente los organismos que muestran preferencia por él; de igual manera, al ser reducida la riqueza y la abundancia de taxones fragmentadores en el sistema, la competencia es mínima. El índice de MacArthur y Levins refleja una leve sobreposición

de *M. ecuadoriensis* a *D. iheringi* en la primera temporada de lluvias altas, lo que puede ocurrir debido a que *D. iheringi* se mantiene en los lodos del fondo consumiendo los mismos recursos mientras que *Martiodrilus* se desplaza en búsqueda del alimento difiriendo un poco en el consumo de ítems alimenticios; en cuanto a *Hyaella*, durante esta temporada muestra una sobreposición más próxima con los anélidos puesto que estos tienden a incrementar el consumo de MOPF que es el ítem de mayor consumo para *Hyaella* sp. siendo sus dietas más similares. Por eso, aun cuando los anélidos y *Hyaella* sp., coinciden en el consumo de MOPF y MOPG y se pueda generar cualquier relación de competencia, estos son organismos con adaptaciones disímiles que posibilitan el uso de recursos distintos (Pianka, 1994). Esas adaptaciones se ven reflejadas en la selección de ítems para complementar las dietas. De ahí que el ICI muestre algunas diferencias entre taxones, *Hyaella* sp., dispone de las algas como otro recurso primario y los anélidos tienen mayor preferencia por el zooplankton y los restos de macroinvertebrados. En cuanto a los recursos secundarios, *Hyaella* sp., consume más hifas y minerales los cuales son de baja preferencia para los anélidos.

Respecto a la ecología, las lombrices se encuentran en el sedimento donde tienen alto contenido de carbono, lo cual se asume dada la cantidad de lodos y a la condición de turba en la laguna; sin embargo, *D. iheringi* es una lombriz endógea con preferencia por el fondo lodoso que es poco compacto, lo que le facilita su desplazamiento, es semiacuática, con cuerpo laxo; características disímiles con las de *M. ecuadoriensis* que es una lombriz anécica, con un sistema muscular muy desarrollado, de menor talla y con fisionomía que le permite moverse tanto en el fondo lodoso como en suelos más densos, y entre las macrófitas. Incluso, en este estudio se encontró mayor abundancia de *M. ecuadoriensis* en las raíces o tallos en comparación con *Drilocris*. Finalmente,

Hyaella sp., categorizado como uno de los invertebrados más abundantes sobre las macrófitas, se encontró en una asociación particular con *Miriophilum aquaticum*, habitando entre sus raíces ya que ahí se concentran los recursos alimenticios en las lagunas (Poi de Neiff *et al.*, 1994); por tanto, la heterogeneidad de hábitats permite que cada taxón haga uso de los recursos disponibles en el sustrato en que se encuentra sin reducir la disponibilidad del alimento para cualquiera de los otros dos grupos.

Los anfípodos y los anélidos son organismos reconocidos por su aporte de biomasa a los sistemas donde habitan (Domínguez y Aira, 2009; Casset, 2001; Peralta, 2001) y porque facilitan el flujo de energía al transformar los detritos en material orgánico particulado (Merritt & Cummins, 1996). La comparación entre los grupos deja ver que *Hyaella* sp., realiza la mayor contribución a la abundancia, mientras que en biomasa dominaron *D. iheringi* y *M. ecuadoriensis*; sin embargo, en cuanto al aporte de energía al medio (medido como biomasa) y en relación con la transformación de la MO, son los anélidos especies claves en las lagunas de páramo. Aunque para *Hyaella* sp., el MOPG es considerado otro recurso primario en su dieta, al no tener la capacidad de asimilar la lignina ni la celulosa, hace de este recurso una fuente de alimento nutricionalmente pobre; razón por la cual, tal vez consumen preferentemente MOPF lo que implica un gasto menor de energía y mayor digestibilidad (Saigo, 2009). Los anélidos, por el contrario, tienen un elevado consumo MOPG porque son capaces de ingerir grandes cantidades de material celulósico, llegando a comer hasta el 90 por ciento de su propio peso por día (Luna, *et al.*, 2010), lo cual los convierte en organismos muy eficientes en la fragmentación. Además, los anélidos depositan alta cantidad de turrículos en las zonas ribereñas y al interior de los sedimentos de la laguna (Figura 9), los cuales en estado frescos constituyen una fuente de nutrientes asimilables, y una vez secos son una

reserva de materia orgánica (Mariani, *et al.*, 2003) tanto para el suelo, el agua y los organismos, dejando así nutrientes y MOPF disponible permanentemente para los colectores y demás organismos en la laguna.

En conclusión, se acepta la hipótesis para el rol detritívoro de los tres taxones, los cuales presentan hábitos especialistas respecto a la dieta, sin embargo, *Hyaella* sp., selecciona como recurso de mayor consumo la MOPF, y los anélidos hacen de la MOPG el ítem fundamental de su dieta. *M. ecuadoriensis* y *D. iheringi* cumplen el rol de trituradores, iniciando el proceso de degradación de la materia orgánica, canalizando la energía del sistema hacia los demás organismos presentes en la laguna. Mientras que *Hyaella* sp., se comporta como un organismo colector y consumidor ocasional de MOPG.

M. ecuadoriensis y *D. iheringi* son un grupo de gran interés por su intervención en la transformación de la MO en los sistemas leníticos de páramo, donde las tasas de degradación son lentas y escasos los organismos que cumplen el papel de triturador.

los anélidos a pesar de presentar un alto contenido de material acuoso en su organismo y de ser menos abundantes que el colector *Hyaella* realizan la mayor contribución en biomasa al sistema (fragmentadores), rechazando así la hipótesis planteada.

el aporte en el flujo de energía por los anélidos no corresponde únicamente a la biomasa incorporada en sus tejidos, se destaca la abundancia de los turrículos depositados en la superficie de la laguna ya que constituyen una fuente y reserva de nutrientes y se recomienda para futuros estudios hacer un análisis de estos, así como de los sedimentos donde fueron encontrados los anélidos.

Contrario a lo planteado en la hipótesis, la época de lluvias bajas influye en los valores de biomasa en los tres taxones debido a que en esta temporada se presenta un estado de equilibrio para los organismos.

Agradecimientos

A la Secretaría de Educación del Distrito Capital por la financiación para los estudios de Maestría durante el período 2014-2016, al Jardín Botánico José Celestino Mutis por el incentivo a la investigación Van der Hammen. En la UJTL, al personal de laboratorio por el préstamo oportuno de los equipos y materiales y finalmente, un reconocimiento especial a Vanesa Celis por la determinación taxonómica de los anélidos a Juan Carlos Monroy por la elaboración del mapa y a Esteban Marentes por el apoyo estadístico.

REFERENCIAS

- Acosta, C. (2009). Ecología trófica de *Hyalella* sp. en el sistema de travertinos altoandino del río Cañete, Perú. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.
- Acosta, R. Prat, N. (2011). Trophic ecology of *Hyalella* sp. (Crustacea: Amphipoda) in a high Andes head-water river with travertine deposits. *International Review of Hydrobiology*, 96 (3), 274-285.
- Alba, A. González, G. Longo, M. (2016). Macroinvertebrados asociados a macrófitas en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz, Colombia. *Biota Colombiana*, 17(2), 19. <https://doi.org/10.21068/c001>.
- Alcaldía Mayor de Bogotá. (2004). Recorriendo Sumapaz. Diagnóstico físico y socioeconómico de las localidades de Bogotá, D.C.
- Atencio, V. Kerguelen, E. Cura, E. Rosado, R. Vallejo, A. Valderrama, M. (2005). Régimen Alimentario De Siete Especies Ícticas En El Embalse De La Hidroeléctrica Urrá (Córdoba, Colombia). *Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia*, 614-622.
- Atlas, R. Bartha, R. (2002). *Ecología Microbiana y Microbiología Ambiental*. Published online: 9 February. ÓSpringer-Verlag and SEM.
- Barta, B. Mouillet, C. Espinosa, R. Andino, P. Jacobsen, D. Christoffersen, S. (2017). Glacial- fed and páramo lake ecosystems in the tropical high Andes. (Ecuador) *Hydrobiologia*, Volumen 813, Issue 1, pp 19-32.
- Bastidas, J. Rodríguez, B. (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. Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano.
- Blakemore, R.J. 2006. Cosmopolitan earthworms – an eco-taxonomic guide to the peregrine species of the world. Verm Ecology, Yokohama, Japan 650 pp
- Casset, M. a., Momo, F. R., & Giorgi, a. D. N. (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). *Ecologia Austral*, 11(2), 79–85.
- Chará, A. Chará, J. Zúiga, M. Pedraza, G. Giraldo, L. (2010). Clasificación trófica de insectos acuáticos en ocho quebradas protegidas de la ecorregión cafetera colombiana. *Universitas Scientiarum*, 15(1), 27–36.
- Cheshire, K., Boyero, L., & Pearson, R. G. (2005). Food webs in tropical Australian streams: Shredders are not scarce. *Freshwater Biology*, 50(5), 748–769. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01355.x>.
- Cognetti de Martiis, L. (1904) Nuovi Oligocheti di Costa Rica. *Bolletino dei Musei di Zoologia ed Anatomia Comparata della Reale Università di Torino*, 19 (478), 1–4.
- Cognetti, L. 1906. Viaggio del Dr. A. Borelli nel Chaco boliviano e nella Republica Argentina. *Boll. Mus. Torino*, 17: 1 - 11.
- Contreras, T. Téllez, D. (2015). Rasgos funcionales de macroinvertebrados acuáticos asociados a dos subsistemas de la laguna La Virginia, páramo de Sumapaz. Bogotá, Colombia. Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano.

- Conzonno, V.H. (1996). Sustancias húmicas solubles presentes en ambientes acuáticos, tesis de posgrado, Buenos Aires, Argentina; p 61,94, 121.
- Cummins, K. Klug, M. (1979). Feeding ecology of stream invertebrates. Annual Review of Ecology and Systematics. Feeding Vol. 10 pp. 147-172.
- Darrigran, G. Vilchez, A. Legarralde, T. Damborena, C. (2007). Guía para el estudio de macroinvertebrados I. - Métodos de colecta y técnicas de fijación. Serie Técnica Didáctica, 1–86.
- Deçaens, T. 1998. Role fonctionnel et réponses aux pratiques agricoles des vers de terre et autres ingénieurs écologiques dans les savanes colombiennes. Thèse de doctorat, Univ. Pierre et Marie Curie (Paris VI). 374 p.
- Dejoux, C. 1991. El lago Titicaca: Síntesis del conocimiento limnológico actual. ORSTOM, Talleres Gráficos Hisbol. La Paz, Bolivia. 578 pp& A. ILTIS. (Eds.)
- Díaz, M., Navarrete, J., & Suarez, T. (2005). ~ Páramos: Hidrosistemas Sensibles. Revista de Ingeniería.
- Domínguez, J., & Aira, M. (2009). El papel de las lombrices de tierra en la descomposición de la materia orgánica y el ciclo de nutrientes, 18(2), 20–31.
- Elosegi, A., & Sabater, S. (2009). Conceptos y técnicas en ecología fluvial.
- Feijoo M, Alexander (2001); Impacto del uso de la tierra en areas de laderas sobre comunidades de macrofauna del suelo. (Caldono, Cauca, Colombia).
- Feijoo, M., Quintero, V., Fragoso, C., Moreno, A. G. (2004). Patrón de distribución y listado de especies de las lombrices, 20(2), 197–220.
- Feijoo, A., Celis, L. 2010 Tres nuevas especies de *Righiodrilus* Zicsi, 1995 (Annelida, Oligochaeta: Glossoscolecidae) de la Amazonia colombiana. Acta

Amazonica, 40, 231–240. <http://dx.doi.org/10.1590/S0044-59672010000100030>

Feijoo, A., Celis, L. 2012 Nuevas especies de lombrices (Oligochaeta: Glossoscolecidae) en la región amazónica de Colombia. Zootaxa, 3458, 103-119.

Flores, J., Godinez, E., Rojo, J. (2010). Interacciones tróficas de las seis especies de peces más abundantes en la pesquería artesanal en dos bahías del Pacífico central mexicano. Departamento de estudios para el desarrollo sustentable, Universidad de Guadalajara. Centro de investigaciones marinas. Universidad de la Habana.

González, M., Fajardo. (2013), Asociación de grupos funcionales de macroinvertebrados acuáticos a *Juncus effusus* - *Typha latifolia* Y *Eichornia crassipes* - *Limnobium laevigatum*, en el tercio alto del humedal Juan Amarillo, Bogotá – Colombia. el astrolabio gimnasio campestre 7, 7–22.

González, E., García, E. (2009). Relaciones tróficas en el ecosistema fluvial.

González, A., Prieto, S., Martínez, L., & Velásquez, J. (2006). Nichos tróficos de los lagartos, *Ameiva* Y *Plica* en un bosque húmedo tropical del estado Miranda, Venezuela. Saber, Universidad de Oriente, 18(2), 117–122.

Grimaldo, Y. (2004). Aspectos tróficos y ecológicos de los macroinvertebrados acuáticos. Ecological explorers Gimnasio Colombo Británico. Vol 1 num 1 I (1), 56–95.

Guisande, C., Vaamonde, A., Barreiro, A., (2013) Tratamiento de datos con R, Estadística y SPSS.

- Hem, John, D. (1985). Study and Interpretation of the Chemical Characteristics of Natural Water. Third Edition .272 pags.
- Jimenez, J., Moreno, A., Decaëns, T., Lavelle, P., Fisher, M., & Thomas, R. (1998). Las Comunidades de Lombrices en las Sabanas Nativas y en los Pastizales introducidos de los Llanos Orientales. *Biology and Fertility of Soils*, 28, 101–110.
- Jiménez, J. (2015). Morfología funcional y hábitat de macroinvertebrados acuáticos en lagunas del parque Nacional natural Chingaza, 1–44. Pontificia Universidad Javeriana.
- Llambí, L. D., & Cuesta, F. (2014). La Diversidad De Los Páramos Andinos En El Espacio Y En El Tiempo. *Avances En Investigación Para La Conservación de Los Páramos Andinos*, 549–579. <https://doi.org/10.1006/jare.2001.0789>.
- Luna, G., Sequeira, K., Torrez, M., Taleno, E., Serrano, I., & González, M. (2010). Abundancia Y Biomasa De Lombrices De Tierra En Dos Ecosistemas Intervenidos Del Bosque Tropical Húmedo, Bluefields, (1), 122–131. *Ciencia e interculturalidad*, Volumen 6, año 3 No. 1 enero-junio 2010.
- Ludueña, I., Damorada, V. (2014). Diferencias de las características físicas, químicas y biológicas de dos lagunas de diferente edad y formación, de la sierra sur del Ecuador. *Escuela de biología, ecología y gestión, facultad de ciencia y tecnología, universidad del Azuay*.
- Mar, S., Hernández, R., Medina, M. (2014). Métodos clásicos para el análisis del contenido estomacal en peces. *Biológicas*, 2(2), pp 13–16.
- Mariani, L., Bernier, N., Jiménez, J., Decaëns, T. (2003). La dieta de una lombriz anécica de las sabanas colombianas: Una cuestión relacionada con las

- categorías ecológicas. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, CO. p. 154-167. (Publicación CIAT no. 336).
- Merritt, R. W., & K. W. Cummins. 1996. An introduction to the aquatic insects of North America, Third ed., Kendall/Hunt Publishing Co., Dubuque, IA, 862 p.
- Michaelsen, W. 1900. Die terricolen Fauna columbiens. Naturgesch, 66: 231 - 266.
- Michaelsen, W. 1910. Oligochaeten von verschiedenen Gebieten. Mitt. Mus. Hamb., 27: 47 - 169.
- Michaelsen W. 1913. Die oligochaten Columbias. In: Fuhrmann O. et Mayor E. "voyage D'exploration scientifique en Colombie. Ed. Mem. Soc. neuchat. Sci nat., 5: 202 - 252.
- Michaelsen, W. 1918. Die lumbriciden, mit besonderer Berücksichtigung der bisher als familie Glossoscolecidae zusammengefaßten unterfamilien. Zool. Jb. Syst., 41: 1 - 398.
- Prance, G.T. 1973. Phytogeography support for the theory of pleistocene forest
- Ministerio del Medio Ambiente. (2002). Programa nacional para el manejo sostenible y restauración de ecosistemas de alta montaña colombiana: páramos. Congreso Mundial de Páramos- Memorias Tomo I, 73. Retrieved from http://www.paramocolombia.info/doc_memorias.html.
- Miserendino ML y Pizzolón LA. (2000). Macroinvertebrates of a fluvial system in patagonia: altitudinal zonation and functional structure. Arch. Hydrobiol. 150:55-83.
- Muñoz, I., Bonada, N., Gaudes, A., Tomanova, E. A., Sabater, S. (2009). La biota de los ríos: Los invertebrados. Conceptos y técnicas en ecología fluvial (Fundación). pp 253-270. Bilbao, España.

- Orozco, C., Pérez, A., González, M., Rodríguez, F, y Alfayate, B. (2011). Contaminación ambiental una mirada desde la química, España: Editorial Parainfo, p.73.
- Palacios, A., Salvador, J., (2004) Evaluación del contenido de fosforo en la laguna de Limoncocha y su relación con el estado trófico. Universidad internacional SEK.
- Pavlíček, T., Csuzdi, Cs. y CoÅŸkun, Y. 2009: Primeros registros de lombrices de tierra en Mesopotamia (Oligochaetae). Zoología en el Medio Oriente 48: 119-120.
- Pedraza, P., Betancur, J., Franco, P. (2004). Chisacá, Un recorrido por los páramos andinos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Retrieved from www.unal.edu.co/.
- Peralta, M. 2001. Crustacea Eumalacostraca (257-282). En: H. R Fernández y E. Domínguez (eds.). Guía para la determinación de Artrópodos Bentónicos Sudamericanos. Editorial Universitaria de Tucumán, Tucumán. 282 p.
- Pianka, E. (1994). Evolutionary ecology. Editorial Harper Collins.
- Pineda, J., y Quiroz, G. (2015). Caracterización de la comunidad de macroinvertebrados y estimación de la calidad del agua de las lagunas de Chingaza, del medio y el Arnica en el parque nacional natural Chingaza. División de Ingeniería, Facultad de Ingeniería Ambiental, Universidad Santo Tomás, Colombia.
- Posada, J.; Roldan, G. y Ramírez, J. 2000. Caracterización fisicoquímica y biológica de la calidad de aguas de la cuenca de la quebrada Piedras Blancas, Antioquia, Colombia. Rev. BiolTrop.; 48(1):59-70.

- Poi, A., Neiff, J., Orfeo, O., Carignan, R. (1994) Quantitative importance of particulate matter retention by the roots of *Eichhornia crassipes* (Marts) Solms in the Paraná floodplain. *Aquatic Bot.* 47:213-223.
- Ponton, J. (2012). El rol de los macroinvertebrados acuáticos en la descomposición de hojarasca en ríos altoandinos tropicales, 72. Retrieved from <http://repositorio.usfq.edu.ec/bitstream/23000/2263/1/103331.pdf>
- Posada, J., Abril-Ramírez, G., & Parra-Sánchez, L. N. (2008). Diversity of Aquatic Macroinvertebrates of Páramo de Frontino. *Diversity*, 30(2), 441–455. Retrieved from <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-60849091365&partnerID=40&md5=dcf0229e66d9a3138e6d21d46c7a78b8>.
- Posada, J., Roldan, G. y Ramírez, J. 2000. Caracterización fisicoquímica y biológica de la calidad de aguas de la cuenca de la quebrada Piedras Blancas, Antioquia, Colombia. *Rev BiolTrop.*; 48(1):59-70.
- Righi, 1995. Colombian earthworms. Pp. 485-607. In: T. van der Hammen & A.G. dos Santos (Eds). *Studies on tropical Andean Ecosystems/Estudios de Ecosistemas Tropandinos 4*. Cramer. Berlin.
- Rivera, A. 2004. Estructura y composición de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en ríos de páramo y zonas boscosas, en los Andes venezolanos. Trabajo de grado. Universidad de los Andes. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Mérida, Venezuela. 83 pp.
- Rivera Usme, J. J., Pinilla Agudelo, G., & Camacho Pinzón, D. L. (2013). Grupos tróficos de macroinvertebrados acuáticos en un humedal urbano andino de Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 18(2), 279–292. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.10613>.

- Rodríguez, S., y Rodríguez, R. (2010). La dureza del agua. Argentina: Editorial Edutecne p.16.
- Rodríguez, E., Tupaz, A. (2016). Diversidad y arreglo espacial de las macrófitas presentes en la laguna la Virginia Páramo de Sumapaz. Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano.
- Roldán Pérez, P. (1992) Fundamentos de limnología neotropical, 2a ed. Medellín: Universidad de Antioquia,
- Rosero, D., Calvez, R., María, G., & Fossati, O. (n.d.). Diversidad de macroinvertebrados en ríos de altura en el páramo de Papallacta – Ecuador.
- Ruiz, Y. C., Rondón, C. A. R., & Ovalle, H. (2018). Hábitos alimentarios de quironómidos (Diptera: Chironomidae) en lagos del páramo de Chingaza, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 66(1), 136–148.
- Saigo, M., & Marchese, M., (2009). Hábitos alimentarios de *hyalella curvispina shoemaker*, (1942) (amphipoda: gammaridea) en ambientes leníticos de la llanura aluvial del río Paraná medio. Universidad de Barcelona, pp 43–59.
- Väinölä, R., J. D. S. Witt, M., Grabowski, J. H., Bradbury, K., Jazdzewski & B. Sket, (2008). Global diversity of amphipods (Amphipoda; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 241–255.
- Velasco J. Estudio de los procesos de colonización de medios artificiales por insectos acuáticos en el Sureste Ibérico. Tesis Doctoral, Universidad de Murcia. 1989. p. 502.
- Yule CM. Trophic relationships and food webs of the benthic invertebrate fauna of two a seasonal tropical stream in Bougainville Island, Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology*. (1996); 12: 517-534.

- Zicsi, A. 1997. Revision der gattung *Aptodrilus* Cognetti 1904 (Oligochaeta: Glossoscolecidae). Opusc. Zool. Budapest, 29 - 30.
- Zicsi, A. 1998. Revision weitere *Martiodrilus* arten (Oligochaeta: Glossoscolecidae) regenwurmer aus Sudamerika, 30. Opusc. Zool. Budapest, 31: 149 - 164.
- Zicsi, A. 2000. Revision der untergattung *Martiodrilus* (*Martiodrilus*, 1936) (Oligochaeta: Glossoscolecidae) regenwurmer aus Sudamerika, 29. Opusc. Zool. Budapest, 32: 139 - 167.
- Zicsi, A., Feijoo. 1994. Regenwurmer aus der Zentral Kordillere Kolumbiens (Oligochaeta, Glossoscolecidae) Regenwurmer aus Sudamerika 21. Mit. Hamb. Zool. Mus., 23 (2): 55 - 62