

## Estructura trófica de los peces en arroyos del Corral de San Luis, cuenca del Bajo Magdalena, Caribe, Colombia

Jenny Morales & Carlos A. García-Alzate\*

Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Atlántico, Colombia;  
jennymoralesp@gmail.com, carlosgarciaa@mail.uniatlantico.edu.co

\* Correspondencia.

Recibido 14-IV-2015. Corregido 20-I-2016. Aceptado 25-II-2016.

**Abstract: Trophic structure of river fish from Corral de San Luis, Magdalena river basin, Colombia Caribbean.** Ecological studies of species, such as the stomach content analysis, allow us to recognize different trophic groups, the importance of trophic levels and the interrelationships among species and other members of the community. In this investigation, we studied food habits, feeding variation and trophic relationships of the fishes present in streams of the Corral de San Luis drainage, Tubará, Atlántico Department, a part of the lower Magdalena River Basin in Colombian Caribbean. Fish samples of *Awaous banana*, *Agonostomus monticola*, *Andinoacara latifrons*, *Hyphessobrycon proteus*, *Poecilia gillii*, *Gobiomorus dormitor* and *Synbranchus marmoratus* were obtained using a seine (2x5 m, mesh 0.5 cm), from November 2012 to October 2013. To analyze their stomach contents, we used numeric (% N), volumetric (% V) and frequency of occurrence (% FO) methods, an emptiness coefficient (C.V), index of food item importance (I.A). Besides, physical and chemical habitat parameters were recorded on site. Information obtained was processed using multivariate statistical analysis, ecological indices, and null models: canonical correspondence analysis (CCA), principal component analysis (PCA), trophic niche amplitude (Shannon-Weaver H') and trophic overlap (Morisita-Horn). We observed significant differences on food resources consumption (K-W= 20.86;  $p < 0.05$ ) among the studied species. They were classified according to their food habits as omnivores with a tendency towards insectivory (*A. monticola* H'0.60; *A. latifrons* H'0.43), herbivores with a tendency towards the consumption of algae (*A. banana* H'0.50; *P. gillii* H'0.54) and carnivores with a tendency towards insectivory (*H. proteus* H'0.23); benthic invertebrates and microalgae were found the most important food sources. A total of 65 food items were identified in this study: 21 for *A. banana* (2 unique, 19 shared), 40 for *A. monticola* (21 unique, 19 shared), 19 for *A. latifrons* (5 unique, 14 shared), 6 for *H. proteus* (1 unique, 5 shared) and *P. gillii* with 28 (4 unique, 24 shared). The canonical correspondence analysis showed that water conductivity, salinity and pH were the variables that directly influenced fish community structure at the sampled sites. The null model analyses showed that the group of fishes was significantly segregated ( $p = 0.001$ ) along the trophic axis, with respect to shared food items, and that the segregation was not influenced or generated by competition. The Morisita-Horn index showed false trophic overlap (similarity of about 80 %) between *A. banana* and *P. gillii*. The first component of the PCA analysis was explained mainly by phytoplankton, and component two was correlated with items of animal origin. The fishes associated with PC1 were *P. gillii* and *A. banana*, with high ingestion values of microalgae. PC2 was explained by *A. monticola* with high numbers of food items of animal origin. The group of fishes studied behaved as an assemblage; given that the trophic interrelationships showed false trophic overlap, and that they did not exclude one another from the ecosystems, but instead, used different food resources and different physical spaces within their habitat. Rev. Biol. Trop. 64 (2): 715-732. Epub 2016 June 01.

**Key words:** trophic ecology, diet, fish assemblage, Neotropical fishes, diversity, Colombia.

La alimentación es una de las dimensiones principales del nicho y los análisis tróficos permiten observar las características del nicho trófico en cada especie (Krebs, 1998).

La amplitud del nicho trófico y el grado de interacción trófica entre las especies a través de la sobreposición alimenticia, son herramientas que permiten medir el nicho y evaluar el

grado de utilización de los recursos tróficos, que las especies comparten al coexistir en un mismo hábitat (Saucedo-Lozano, 2000; Jaramillo, 2009).

Los estudios de ecología trófica y el conocimiento de los hábitos alimenticios de los peces mediante sus interacciones tróficas aportan información básica y necesaria para comprender el rol ecológico que desempeñan dentro del ecosistema, permiten reconocer los diferentes grupos tróficos, la importancia de los niveles tróficos y las interrelaciones que existen entre los miembros de la comunidad (Nikolsky, 1963; Wootton, 1999). Las especies coexistentes utilizan recursos comunes y pueden relacionarse por su afinidad en la utilización de dichos recursos para formar asociaciones que son resultado de la sobreposición trófica (Lebwing & Reynolds, 1988).

El análisis del contenido estomacal es una herramienta útil desde el punto de vista ecológico, suministra información de las relaciones tróficas y el flujo de energía, además es posible observar si los hábitos alimenticios cambian con el tiempo, espacio y desarrollo ontogénico (Prejs, 1981; Tresierra & Culquichicon, 1993; Hahn, Fudi, Peretti, Russo, & Loureiro-Crippa, 2002).

Los ecosistemas acuáticos dulceacuícolas de la costa Caribe han sido poco estudiados en comparación con los terrestres, posiblemente porque son lugares con mayor dificultad de muestreo y estudio. En este sentido, estos estudios ecológicos han sido poco documentados en los arroyos o quebradas pertenecientes al bosque seco tropical del Caribe Colombiano. Este tipo de análisis generalmente han sido enfocados a especies de interés económico, y han ignorado a aquellas sin aparente importancia comercial, pero útiles en el funcionamiento ecológico del hábitat. El objetivo de este trabajo fue determinar la estructura trófica de los peces en arroyos del Corral de San Luis, Cuenca del bajo Magdalena, en el Norte de Colombia.

## MATERIAL Y MÉTODOS

**Área de estudio:** El presente estudio se llevó a cabo en los arroyos presentes en la vereda del Corral de San Luis en el municipio de Tubará, ubicada al noreste del departamento del Atlántico, Cuenca del bajo Magdalena-Colombia (10°53'59.26" N - 74°59'49" O). Se encuentra sobre la plataforma Caribe, en el complejo de serranías de Tubará, que hacen parte de las estribaciones más septentrionales de la cordillera occidental. Los suelos están compuestos por rocas plegadas de origen marino formados durante el Período Terciario, y depósitos recientes de origen fluvial y lacustre del Período Cuaternario (IGAC, 1994).

**Trabajo de campo:** Se establecieron cuatro estaciones de muestreo en dos arroyos presentes en la zona. En el primero se situó la estación El Chorro (E1) (10°53'51" N - 75°00'0.17" W) a 54 msnm; a 400 m abajo El Cantil (E2) (10°53'47" N - 75°00'05" W) a 51 msnm; 100 m más abajo El Guamo (E3) (10°53'45" N - 75°00'07" W) a 52 msnm. Los dos primeros lugares son preferidos por el turismo local y se extrae permanentemente agua para contacto primario, riego y ganadería. Finalmente, la estación de Los Mangos (E4) (10°53'39" N - 74°59'57" W) a 51 msnm en el segundo arroyo. El mismo, se encuentra rodeado de una amplia vegetación donde predomina *Mangifera indica*, un parche de bosque seco tropical donde se encuentra establecida una pequeña población de *Alouatta seniculus* (Mammalia), sin embargo, es el único cuerpo de agua que se encuentra alimentado por un ojo de agua subterráneo.

Para la recolecta de peces se empleó una red de arrastre de 5x2 m (ojo de malla de 0.5 mm), se realizaron muestreos cada mes (entre noviembre 2012 y octubre 2013), que abarcan los dos periodos hidrológicos de la región (seco y lluvias). Los ejemplares recolectados para

cada especie fueron clasificados por tipos de tallas según su Longitud Estándar (LE).

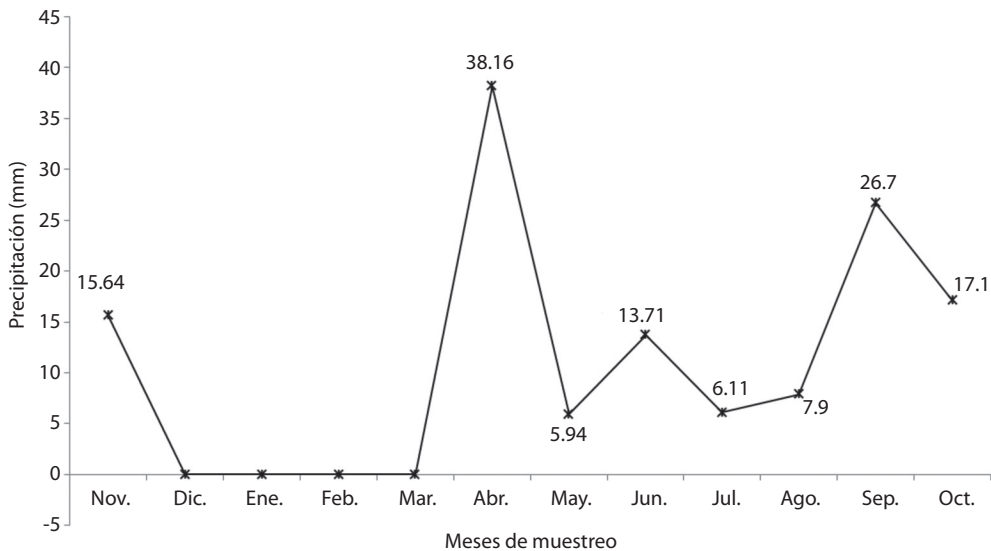
Se registraron mensualmente *in situ* variables físicoquímicas: pH con un potenciómetro WTW 3210 y precisión de 0.001, temperatura superficial del agua (°C) y el oxígeno disuelto (mg/L) con un oxímetro digital LAB-KITS, ELE-716 y precisión de 0.001. La conductividad (µS/cm) y salinidad con un conductímetro WTW3130 y precisión de 0.001. La precipitación se registró diariamente durante los meses de muestreo por medio de un pluviómetro (Hellman) con precisión 0.05 mL instalado en el área de estudio (Fig. 1).

**Trabajo en laboratorio:** Inmediatamente posterior a su captura los ejemplares fueron trasladados (refrigerados, 5 °C), al laboratorio de la Universidad del Atlántico, para ser procesados, fueron medidos y pesados con un calibrador digital Redline Mechanics y balanza analítica OHAUS (0.001 g) respectivamente. Posteriormente, la extracción de los estómagos e intestinos se realizó al abrir la cavidad abdominal mediante incisión uroventral

(Amezaga-Herran, 1988). Los ejemplares fueron fijados en formol al 10 %, preservados en alcohol al 70 %, y depositados en el museo de colecciones científicas, programa de Biología de la Universidad del Atlántico, Barranquilla, Colombia (UARC-IC).

Se determinó cada ítem alimenticio hasta la categoría taxonómica más baja posible, con la ayuda de claves tales como: Roldán (1996), Ramírez (2000), Fernando (2002), Domínguez & Fernández (2009).

Una vez que fueron identificados los ítems alimenticios, y a modo de evaluar posibles variaciones en la dieta por periodo hidrológico, talla y sexo, se empleó el método numérico (% N)  $N = (n_i/N_p) * 100$ , donde  $n_i$  es el número total de representantes de la presa  $i$ ;  $N_p$  es el número total de presas consumidas. Volumétrico (% V) (Hyslop, 1980) con la ayuda de una hoja de papel milimétrica de 10 x 10 cuadros, colocada en el fondo de una caja Petri, el contenido fue depositado en la caja donde fue extendido y separados por ítems alimenticios, el número total de cuadros ocupados por los distintos ítems del mismo estómago representa el 100 %



**Fig. 1.** Precipitación promedio mensual (ml) entre noviembre 2012 y octubre 2013, se indica el periodo seco y de lluvias del área de estudio.

**Fig. 1.** Rainfall monthly averages (ml) between November 2012 and October 2013, the dry and rainy period of the study area indicated.

de la dieta de ese individuo, con excepción de *P. gillii* y *A. banana*, dado al pequeño tamaño del componente alimenticio, como lo es el fitoplancton, por tanto no se aplicó. Frecuencia de Ocurrencia (% FO):  $FO\% = E_i/E_t * 100$ , donde  $E_i$  es el número de estómagos con la presa  $i$ ;  $E_t$  es el número total de estómagos examinados para cada especie (Hyslop, 1980; Amezaga-Herrán, 1988).

A continuación, se empleó el Índice de Importancia Alimentaria (I.A.) por medio de la ecuación:  $IA = (\% V \times \% FO) / 100$ , donde se relaciona el porcentaje del volumen (% V) con la frecuencia de ocurrencia (% FO) de cada ítem alimenticio (Lauzanne, 1975; Kawakami & Vazzoler, 1980). Para comprobar la distribución de los datos, se realizó una prueba de bondad de ajustes (Monte Carlo) a los valores en número, volumen y frecuencia de ocurrencia de los ítems alimenticios. Seguidamente, se empleó Kruskal-Wallis (K-W) para observar la significancia estadística de las diferencias de la dieta consumida entre las especies de peces, así mismo, entre tallas, sexo y periodo hidrológico en cada especie, por medio del programa Past 3.0.

Se calculó la amplitud del nicho trófico a partir del Índice de diversidad de Shannon-Weaver ( $H'$ ) (1949), por medio de la ecuación:  $H' = -\sum p_i \ln p_i$  donde,  $p_i$  es el número de individuos del  $i$ ésimo componente trófico por el total de organismos de la muestra. La proporción de la diversidad observada se comparó con la máxima diversidad esperada por medio del índice de equidad de Pielou ( $J'$ ) (Krebs, 1998)  $J' = H' / H_{\max}$ , donde,  $H_{\max}$  es el logaritmo natural del número de componentes tróficos por muestra, cuyos valores tiene un rango de cero (0) a uno (1), cuando son menores a 0.6 el depredador se considera especialista, cercanos a 1 ó mayores de 0.6 su espectro es generalista.

Los datos (dieta, variables fisicoquímicas y abundancia de peces) fueron estandarizados y con el programa Past Versión 3.0, se realizaron los tratamientos multivariados: un estudio exploratorio con Análisis de Componentes Principales (ACP), para determinar agrupamientos de las especies que utilizan los mismos

recursos tróficos. Y un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) que permitió examinar la influencia de las variables fisicoquímicas sobre la abundancia de las especies de peces.

Se aplicó el Índice Morisista-Horn (1966) con el fin de estimar si existe solapamiento trófico interespecífico, por medio del programa Past Versión 3.0. Posteriormente, se usaron modelos nulos por medio del programa EcoSim (Gotelli & Entsminger, 2006), con el fin de evaluar si el patrón de solapamiento de nicho con respecto al eje trófico (ítems alimenticios) y distribución espacial en la columna de agua donde las especies explotan el recurso, divergen significativamente de una distribución aleatoria (ausencia de solapamiento). Para esto, se construyeron dos matrices: una de datos de abundancia (% N) de los ítems alimenticios de las especies estudiadas, y otra, de datos de avistamientos donde explotaban los recursos (espacio vertical en la columna de agua: pelágico y bentónico), a su vez apoyado con su patrones ecomorfológicos. Estos datos fueron aleatorizados al usar modelos nulos basado en 1 000 iteraciones, y se utilizó el algoritmo de RA3 (algoritmo de aleatorización); este algoritmo mantiene constante la amplitud de nicho y varía la posición de los ceros dentro de cada columna de la matriz de datos (tipo de presas), y debido a esto presenta adecuadas características estadísticas para detectar patrones no aleatorios de superposición de nicho (Winemiller & Pianka, 1990). Cuando el solapamiento observado es mayor que el esperado por azar, limitaciones abióticas podrían provocar la homogeneización de los patrones de alimentación entre las especies (Albrecht & Gotelli, 2001; Sá-Oliveira, Angelini & Isaac-Nahum, 2013). La significancia estadística de solapamiento observado que producen los modelos nulos se evaluó con  $p < 0.05$ .

Se usó el coeficiente de vacuidad (V) (Hyslop, 1980) que permite conocer el periodo de alimentación de las especies con la aplicación de la siguiente ecuación:  $V = (n/N) * 100$  donde,  $n$  es el número de estómagos vacíos y  $N$  el número de estómagos totales examinados.

## RESULTADOS

Los arroyos del Corral de San Luis son de tipo primario, de agua principalmente clara en el periodo seco. Las estaciones de muestreo, presentaron anchos promedios de 3.9 m (estación 1), 2.7 m (estación 2), 2.9 m (estación 3) y 6.8 m (estación 4) y profundidades medias de 0.47 m, 3.8 m, 0.58 m y 0.71 m, respectivamente. El sustrato estuvo conformado principalmente por rocas plegadas, arena y abundante materia orgánica en descomposición, en especial en las estaciones 3 y 4.

Las variables fisicoquímicas se indican en el cuadro 1, la conductividad en general fue alta, con valores mínimos y máximos de 523  $\mu\text{S}/\text{cm}$  (E2 en agosto) y 1 391  $\mu\text{S}/\text{cm}$  (E2 en enero). La salinidad varió entre 0.2 y 0.7 mg/L, el pH se mantuvo neutro en general durante los primeros meses de muestreo donde alcanzó un mínimo de 6.59 y máximo de 7.72, la temperatura ambiental varió entre 26.1 °C y 31.2 °C; del mismo modo, la temperatura superficial del agua osciló entre 25.7 °C y 29.7 °C, el oxígeno disuelto en general se mantuvo de 0.19 mg/L (E1 en enero) y 6.5 mg/L (E3 en noviembre) debido a la materia orgánica en descomposición, se comportó como un ambiente eutroficado.

Se capturaron 499 individuos en total, que correspondieron a *Poecilia gillii* (n= 327) como la especie más abundante, seguida por

*Agonostomus monticola* (n= 94), *Andinoacara latifrons* (n= 46), *Awaous banana* (n= 16), *Hyphessobrycon proteus* (n= 12), por último las especies menos abundantes fueron *Gobiomorus dormitor* y *Synbranchus marmoratus* (n= 2 ambas), estas dos últimas especies no se incluyeron dentro del análisis de la composición de la dieta por no presentar contenido en sus estómagos.

El ACC realizados entre las variables fisicoquímicas y la abundancia de peces explicó el 80.36 % de la variación (Fig. 2), el eje 1 con 55.45 % de la variación, se reveló que los altos valores en conductividad y pH se correlacionan positiva y directamente con la presencia y abundancia de *A. monticola*, *G. dormitor* y *A. banana*, mientras que el eje 2 explicó 24.91 % de la variación total, donde todas las variables influyeron débil y negativamente con la presencia de *G. dormitor*, *H. proteus* y *S. marmoratus*. Mientras que las especies *P. gillii* y *A. latifrons* no fueron afectadas en su abundancia por ninguna variable analizada.

Se identificaron 63 ítems alimenticios, de los cuales 26 fueron de origen vegetal (41 % de la dieta), y 36 de origen animal (57 %), y el detritus comprendió el 2 % de la dieta general del ensamblaje de peces (Cuadro 2 y Cuadro 3). Se observaron diferencias significativas de los ítems tanto en número (K-W,  $p=3.66 \times 10^{-8}$ ), como en volumen (K-W,  $p=1.22 \times 10^{-11}$ ) y

CUADRO 1

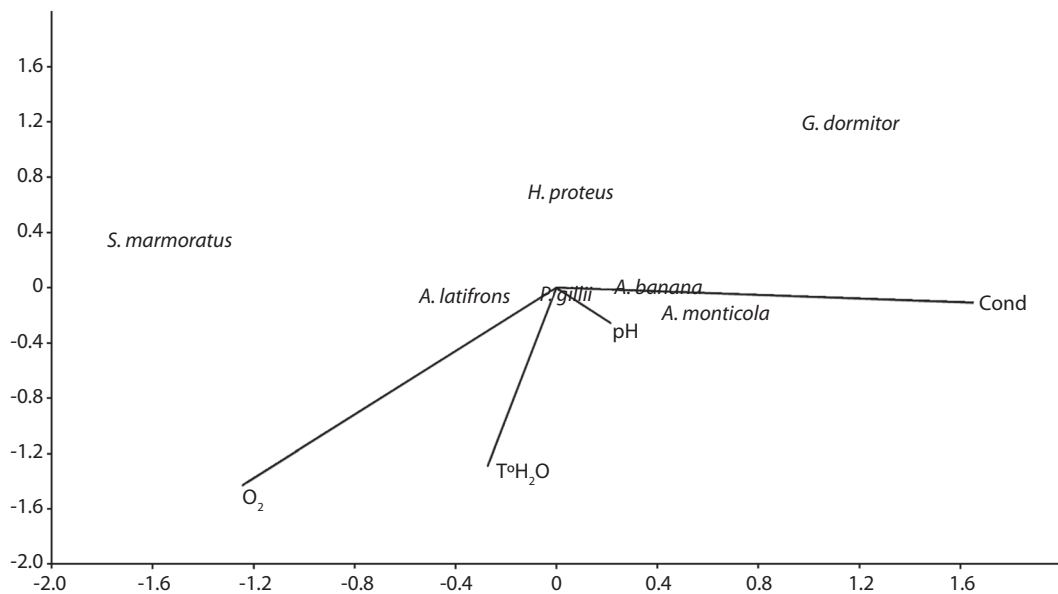
Variables fisicoquímicas *in situ* en cuatro estaciones de muestreo de los arroyos del Corral de San Luis, Bajo Magdalena, Caribe, Colombia

TABLE 1  
Physicochemical variables *in situ* in four sampling stations of Corral de San Luis streams, Lower Magdalena, Caribbean, Colombia

	Conductividad (us/cm)		Oxígeno disuelto (mg/L)		pH (H+)		Salinidad		Temp. Super. H <sub>2</sub> O. (°C)	
	Media Geo.	DE*	Media Geo.	DE*	Media Geo.	DE*	Media Geo.	DE*	Media Geo.	DE*
E1	909	184.0	1.9	0.9	7.1	0.3	0.5	0.1	26.9	0.6
E2	1101.9	270.7	1.4	0.9	7.1	0.3	0.5	0.2	27.5	0.4
E3	1084.8	259.8	2.3	1.6	7.4	0.3	0.5	0.2	27.9	0.6
E4	772.4	47.1	2.7	0.5	7.3	0.2	0.3	0.1	28.7	0.6

DE\*: desviación estándar. / SD\*: standard deviation.





**Fig. 2.** Análisis de Correlación Canónica (ACC) entre variables fisicoquímicas y la abundancia general de las especies.  
**Fig. 2.** Canonical Correlation Analysis (PCA) between physicochemical variables and the overall abundance of the species.

CUADRO 2

Grupos de ítems alimenticios que constituyen la dieta general del ensamblaje de peces en los Arroyos del Corral de San Luis, Bajo Magdalena, Caribe, Colombia

TABLE 2

Groups of food items that constitute the general assembly of fish diet in streams of Corral de San Luis, Lower Magdalena, Caribbean, Colombia

	División	Clase	Orden	Familia	Ítems			
Fitoplancton	Cyanophyta	Cyanophyceae	Nostocales	Nostocaceae	<i>Anabaena</i> sp.			
				Rivulariaceae	<i>Rivularia</i> sp.			
				Oscillatoriaceae	<i>Oscillatoria</i> sp.			
				Chroococcales	Merismopediaceae	<i>Merismopedia</i> sp.		
						Chroococcaceae	<i>Chroococcus</i> sp.	
						Oscillatoriales	Pseudanabaenaceae	<i>Spirulina</i> sp.
				Chlorophyceae	Microsporales	Microsporaceae	<i>Microspora</i> sp.	
			Tetrasporales		Palmellaceae	<i>Sphaerocystis</i> sp.		
			Bacillariophyta	Bacillariophyta	Coscinodiscophyceae	Melosirales	Melosiraceae	<i>Melosira</i> sp.
					Fragilariophyceae	Fragilariales	Fragilariaceae	<i>Synedra</i> sp.
					Bacillariophyceae	Tabellariales	Tabellariaceae	<i>Tabellaria</i> sp.
						Thalassiosiphysales	Catenulaceae	<i>Amphora</i> sp.
						Naviculales	Pinnulariaceae	<i>Pinnularia</i> sp.
							Naviculaceae	<i>Navicula</i> sp.
		Pleurosigmaaceae			<i>Gyrosigma</i> sp.			
	Surirellales	Surirellaceae			<i>Campylodiscus</i> sp.			
					<i>Surirella</i> sp.			
	Bacillariales	Bacillariaceae			<i>Nitzschia</i> sp.			
	Achnanthes	Cocconeidaceae	<i>Cocconeis</i> sp.					

CUADRO 2 (Continuación) / TABLE 2 (Continued)

	División	Clase	Orden	Familia	Ítems
	Charophyta	Zygnematomyxaceae	Desmidiiales	Desmidiaceae	<i>Pleurotaenium</i> sp.
	Euglenophyta	Euglenoidea	Euglenales	Euglenidae	<i>Phacus</i> sp. <i>Euglena</i> sp.
	Chlorophyta	Chlorophyceae	Sphaeropleales	Selenastraceae	<i>Ankistrodesmus</i> sp.
			Chaetophorales	Chaetophoraceae	<i>Chaetophora</i> sp.
Protozoarios	Ciliophora	Oligohymenophorea	Sessilida	Vorticellidae	<i>Vorticella</i> sp.
	Amoebozoa	Tubulinea	Tubulinida	Amoebidae	<i>Ameba</i> sp.
Animalia	Arthropoda-Mollusca	Gasteropoda	Pulmonata	Lymnaeidae (A)	<i>Lymnaea</i> sp.
			Neotaenioglossa	Thiaridae (A)	<i>Melanoides</i> sp.
	Arthropoda-Crustáceos	Branchiopoda	Cladocera	Chydoridae	<i>Alona globrata</i>
		Maxillopoda-Copepoda	Calanoida	Calanidae	<i>Calanoides</i> sp.
		Branchiopoda	Diplostraca	Holopediidae	<i>Holopedium</i> sp.
		Malacostraca	Decapoda	—	Decapoda sp.1
	Arthropoda	Insecta	—	—	Restos de insectos
			Diptera	Muscidae (L)	Muscidae (L)
				Fanniidae (L)	<i>Fannia</i> sp.
				Tipulidae (L)	<i>Bellardina</i> sp.
				Chironomidae (P)	Chironomidae (P)
				Culicidae	Culicidae (N)
				Culicidae	Culicidae (A)
				Ceratopogonidae (L)	Ceratopogonidae (L)
				Stratiomyidae (L)	<i>Odontomyia</i> sp.
			Ephemeroptera	Polymirtarcyidae (L)	<i>Campsurus</i> sp.
				Polymirtarcyidae (L)	Polymirtarcyidae (N)
			Trichoptera	Hydropsychidae (L)	<i>Smicridea</i> sp.
				Hydropsychidae (L)	<i>Leptonema</i> sp.
				Helicopsycheidae (L)	<i>Helicopsyche</i> sp.
				—	Restos de larvas
			Megaloptera	Corydalidae (L)	<i>Corydalis</i> sp.
			Blatodea	Blattidae (A)	Blattidae (A)
			Hemiptera	Veliidae (A)	<i>Microvelia</i> sp.
				Hebridae (A)	<i>Hebrus major</i>
				Gerridae (A)	Gerridae (A)
				Gerridae (A)	<i>Trepobates</i> sp.
				Gerridae (A)	<i>Neogerris</i> sp.
			Hymenoptera	Formicidae (A)	Formicidae (A)
			Coleoptera	Hydraenidae (A)	Hydraenidae (A)
				Hydraenidae (A)	<i>Adelphydraena</i> sp.
				Curculionidae (L)	Curculionidae (L)
				Dryopidae (A)	Dryopidae (A)
	Chordata-Vertebrata	Pisces-Osteichthyes	—	—	Escamas
			—	—	Vertebras y espinas
Embryophyta	Spermatophyta	Angiospermae	—	—	Semillas
			—	—	Mat. Vegetal
Otros	Materia Orgánica	Materia Orgánica	—	—	Detritus

N: ninfa, P: pupa, L: larva, A: adulto. / N: nymph Q: pupa, L: larva, A: adult.



CUADRO 3  
Dieta general registrada para las especies estudiadas, en peces de los Arroyos del Corral de San Luis,  
Bajo Magdalena, Caribe, Colombiano

TABLE 3  
General Diet recorded for the species studied in fishes Corral de los Arroyos San Luis,  
Lower Magdalena, Caribbean, Colombia

Ítems	%N	%V	%FO	%N	%V	%FO	IA	%N	%V	%FO	IA	%N	%V	%FO	IA	%N	%V	%FO
	<i>A. banana</i>			<i>A. monticola</i>				<i>A. latifrons</i>				<i>H. proteus</i>			<i>P. gillii</i>			
<i>Anabaena</i> sp.	-	-	-	1.6	-	0.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rivularia</i> sp.	-	-	-	1.9	-	3.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oscillatoria</i> sp.	12.0	-	9.3	0.8	-	0.5	-	-	-	-	-	-	-	-	4.0	-	9.8	-
<i>Merismopedia</i> sp.	4.6	-	3.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.5	-	3.5	-
<i>Chroococcus</i> sp.	12.0	-	6.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11.1	-	7.1	-
<i>Spirulina</i> sp.	0.1	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.02	-	0.3	-
<i>Microspora</i> sp.	13.4	50	8.1	0.8	-	0.5	-	11.4	3.4	4.8	0.16	76	-	5	-	4.2	-	10.5
<i>Sphaerocystis</i> sp.	1.8	-	4.7	-	-	-	-	7.6	-	1.2	-	-	-	-	3.0	-	5.5	-
<i>Melosira</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	-	0.2	-
<i>Synedra</i> sp.	-	-	-	1.9	-	1.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tabellaria</i> sp.	0.1	-	1.2	0.2	-	1.5	-	-	-	-	-	-	-	-	0.5	-	2.5	-
<i>Amphora</i> sp.	0.3	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.8	-	2	-
<i>Pinnularia</i> sp.	12.8	-	10.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18.4	-	15.8	-
<i>Navicula</i> sp.	20.7	-	15.1	24.7	-	3.9	-	4.9	-	1.2	-	-	-	-	35.8	-	18.8	-
<i>Gyrosigma</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.01	-	0.1	-
<i>Campylodiscus</i> sp.	-	-	-	1.9	-	0.5	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	0.1	-
<i>Surirella</i> sp.	2.3	-	3.5	22.9	-	2.9	-	-	-	-	-	-	-	-	4.8	-	4.3	-
<i>Nitzschia</i> sp.	5.2	-	4.7	38.9	-	3.4	-	-	-	-	-	-	-	-	2.8	-	2.6	-
<i>Cocconeis</i> sp.	0.9	-	2.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.6	-	6.2	-
<i>Pleurotaenium</i> sp.	10.7	-	13.9	-	-	-	-	1.5	-	1.2	-	-	-	-	0.7	-	3.7	-
<i>Phacus</i> sp.	0.7	-	4.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.9	-	3.6	-
<i>Euglena</i> sp.	0.7	-	2.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.4	-	0.6	-
<i>Ankistrodesmus</i> sp.	0.2	-	2.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.02	-	0.5	-
<i>Chaetophora</i> sp.	0.9	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.02	-	0.1	-
<i>Vorticella</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	0.1	-
<i>Ameba</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.002	-	0.1	-
<i>Alona globrata</i>	0.2	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calanoides</i> sp.	-	-	-	1.9	0.4	0.9	0.004	-	-	-	-	-	-	-	0.02	-	0.1	-
<i>Holopedium</i> sp.	0.2	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Decapoda sp.	-	-	-	-	-	-	-	0.8	6.1	2.4	0.15	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lymnaea</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	13.3	5.1	8.3	0.42	2	0.8	5	0.04	-	-	-
<i>Melanoides</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	22.4	6.3	8.3	0.52	-	-	-	-	-	-	-
Restos de insectos	-	-	-	-	47.7	23.9	11.4	-	38.4	20.2	7.78	-	59.8	50	29.91	-	-	-
Muscidae (L)	-	-	-	0.3	0.5	3.4	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Fannia</i> sp.	-	-	-	1.3	20.8	6.3	1.32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bellardina</i> sp.	-	-	-	0.01	0.4	0.5	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chironomidae (P)	-	-	-	0.01	0.04	0.5	0.00008	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Culicidae (N)	-	-	-	0.02	0.2	0.5	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Culicidae (A)	-	-	-	0.1	0.4	0.9	0.004	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ceratopogonidae (L)	-	-	-	-	-	-	-	0.4	0.1	1.2	0.0007	-	-	-	-	-	-	-
<i>Odontomyia</i> sp.	-	-	-	0.1	0.6	3.9	0.022	0.8	0.9	2.4	0.021	-	-	-	-	-	-	-





CUADRO 3 (Continuación) / TABLE 3 (Continued)

Ítems	%N %V %FO			%N %V %FO			I.A	%N %V %FO			I.A	%N %V %FO			I.A	%N %V %FO					
	<i>A. banana</i>			<i>A. monticola</i>				<i>A. latifrons</i>				<i>H. proteus</i>				<i>P. gillii</i>					
<i>Campsurus</i> sp.	-	-	-	0.1	0.1	1.5	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
Polymirtarcyidae (N)	-	-	-	0.04	0.1	0.5	0.0005	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Smicridea</i> sp.	-	-	-	0.04	0.8	1.9	0.015	0.4	1.5	1.2	0.018	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Leptonema</i> sp.	-	-	-	0.02	0.2	0.9	0.0015	-	-	-	-	-	-	-	0.01	0.9	0.1	-	-	-	
<i>Helicopsyche</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	1.5	5	0.075	-	-	-	-	-	-
Restos de larvas	-	-	-	-	-	-	-	-	3.1	3.6	0.109	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Corydalus</i> sp.	-	-	-	0.01	0.1	0.5	0.0004	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Blattidae (A)	-	-	-	0.01	0.1	0.5	0.0005	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Microvelia</i> sp.	-	-	-	0.01	0.03	0.5	0.0001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Hebrus major	-	-	-	0.02	0.04	0.9	0.0004	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Gerridae (A)	-	-	-	0.01	0.1	0.5	0.0003	0.4	0.8	2.4	0.019	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Trepobates</i> sp.	-	-	-	0.01	0.1	0.5	0.0003	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Neogerris</i> sp.	-	-	-	0.01	0.1	0.5	0.0003	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Formicidae (A)	-	-	-	0.2	1.2	4.4	0.056	2.3	2.7	3.6	0.095	10	2.9	15	0.45	-	-	-	-	-	-
Hydraenidae (A)	-	-	-	0.01	0.2	0.9	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Adelphydraena</i> sp.	-	-	-	0.01	0.03	0.5	0.0002	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Curculionidae (L)	-	-	-	0.04	0.1	1.9	0.0018	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Dryopidae (A)	-	-	-	0.01	0.2	0.5	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Escamas	-	-	-	0.04	0.8	2.9	0.023	23.6	11.5	21.4	2.47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Vertebras-espinas	-	-	-	-	-	-	-	7.6	6.83	7.14	0.49	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Semillas	-	-	-	0.04	0.4	2.4	0.008	2.7	0.8	2.4	0.018	-	-	-	-	0.002	-	0.1	-	-	
Materia Vegetal	-	-	-	-	15.4	8.3	1.28	-	1.5	1.2	0.018	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Detritus	-	-	-	0.1	0.4	1.5	0.006	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	47.7	0.8	

N: ninfa, P: pupa, L: larva, A: adulto; % N porcentaje numérico, % V porcentaje volumétrico, % FO porcentaje de frecuencia de ocurrencia, I.A índice de importancia alimenticia.

N: nymph Q: pupa, L: larva, A: adult; % N numerical percentage V % volume percentage, % FO percentage frequency of occurrence, IA importance index.

frecuencia de ocurrencia (K-W,  $p=3.47 \times 10^{-8}$ ) consumidos por las especies del ensamblaje.

Según los hábitos tróficos en el ensamblaje de peces se identificó tres gremios tróficos: omnivoría con tendencia a la insectivoría, herbivoría con predominio en el consumo de microalgas, e insectivoría. Se encontraron dos especies con hábitos tróficos de omnivoría con tendencia a la insectivoría como *Agonostomus monticola* (eurifágica H'0.60) con dominio en el consumo tanto de larvas como adultos de diferentes insectos autóctonos y alóctonos, se analizó 94 ejemplares (V= 0.06 %) y se registró 40 ítems alimenticios (Cuadro 3), los más importantes fueron Diptera (1.3 I.A.), seguido de Trichoptera (0.02 I.A.), Hemiptera (0.0014 I.A.), Hymenoptera-Formicidae (0.052 I.A.),

Megaloptera (0.001 I.A), Blatodea (0.001 I.A), Ephemeroptera (0.003 I.A). Así mismo se registró Microcrustáceos-Copépodos (*Calanoides* sp. 0.004 I.A) y restos de peces-escamas (0.023 I.A.). En menor proporción el componente de origen vegetal que estuvo conformado por microalgas-Bacillariophyceae (12.2 % FO) y algas filamentosas-Cyanophyceae (4.9 % FO). Mientras que *Andinoacara latifrons* (esteno-fágica H'0.43) mostró especialización en el consumo de larvas de Trichoptera, se analizaron 46 ejemplares (V= 0.01 %) con 17 ítems alimenticios (Cuadro 3), los insectos fueron los más importantes (7.57 I.A), seguido de Mollusca (*Lymnaea* sp 0.59 I.A. y *Melanoides* sp 0.25 I.A), restos de peces como escamas (3.5 I.A.) y vertebras-espinas (0.31 I.A), Microcrustáceos

(Decapoda sp1: 0.08 I.A.). Mientras el componente vegetal fue constituido solo por algas filamentosas *Microspora* sp. (0.22 I.A.) y fibras vegetales (0.03 I.A.). Con hábitos tróficos de herbivoría se identificaron dos especies con predominio en el consumo de microalgas como *Awaous banana* (estenofágica H'0.50) donde se analizaron 16 ejemplares (V= 0.15 %) con 21 ítems alimenticios (Cuadro 3), los componentes más consumidos en la dieta son Bacillariophyceae (diatomeas), seguida de Cyanophyceae y Zygnematophyceae, mientras el componente de origen animal (microcrustáceos Brachiopoda: *Alona globrata* y *Holopedium* sp.) fue escaso y se consideró como accidental o circunstancial. Mientras que *Poecilia gillii* (estenofágica H'0.54) mostró especialización sobre el consumo de algas filamentosas y microalgas. Se analizó 327 ejemplares (V= 0.003 %) con 28 ítems alimentarios (Cuadro 3). La dieta estuvo conformada por microalgas (Bacillariophyceae) y algas filamentosas (*Microspora* sp.). El componente de origen animal fue escaso, conformados por protozoos (*Vorticella* sp 0.1 % FO; *Ameba* sp. 0.1 % FO), microcrustáceos (*Calanoides* sp. 0.1 % FO) y larvas de Trichoptera (*Leptonema* sp.  $9 \times 10^{-4}$  I.A), estas últimas consideradas como alimento accidental, ya que este puede ser ingerido durante el forrajeo de las algas, su principal fuente de alimento. Por último, se encontró una especie con hábitos tróficos de insectivoría: *Hyphessobrycon proteus* (estenofágica H'0.23), fueron analizados 12 ejemplares (V= 0) con 6 ítems alimentarios (Cuadro 3), donde predominó el consumo de insectos (27.25 I.A), especialmente larvas de Trichoptera (*Helicopsyche* sp. 0.1 I.A), Hymenoptera (Formicidae: 0.13 I.A), y Mollusca-Gasteropoda (*Lymnaea* sp 0.05 I.A). El componente vegetal conformado por algas filamentosas *Microspora* sp. (5.6 % FO) fue escaso considerado como alimento accidental, ya que a estas se encuentran asociadas las larvas de insectos que constituyen su principal alimento.

**Variación de la dieta por periodo hidrológico:** Se analizaron 64 ejemplares de *A. monticola* en periodo seco con 15 ítems alimentarios

y 30 en lluvias con 32 ítems, El componente de origen vegetal estuvo presente durante los dos periodos, pero en menor frecuencia e importancia con respecto a los ítems de origen animal. Se encontró diferencias significativas en la dieta entre los periodos de sequía y lluvias, tanto en número (K-W,  $p= 5.386 \times 10^{-3}$ ) como en frecuencia de ocurrencia (K-W,  $p= 2.34 \times 10^{-3}$ ). Los insectos fueron los más consumidos en la época seca (19.4 I.A. vs. lluvias 10.9 I.A), sin embargo fueron representados en mayor diversidad durante las lluvias, las larvas de dípteros fueron las más consumidas (lluvias: 3.89 I.A vs. seca: 0.032 I.A.) seguido de Coleóptera (lluvias: 0.007 I.A. vs. seca: 0.02 I.A.), mientras que Hemiptera (0.004 I.A), Ephemeroptera (0.006 I.A), Trichoptera (0.05 I.A), Megaloptera (0.001 I.A) y Blatodea (0.002 I.A), solo estuvieron presentes en el periodo de lluvias. Se analizó 26 ejemplares de *A. latifrons* en periodo seco con 15 ítems alimenticios y 16 con 11 ítems en lluvias. Existieron diferencias significativas en número (K-W  $p= 2.988 \times 10^{-2}$ ) de los ítems consumidos. El componente animal fue el más consumido en ambas épocas: insectos (seca: 8.5 I.A. vs. lluvias: 6.6 I.A.) especialmente larvas de Trichoptera (lluvias: 1.7 I.A vs. seca: 0.02 I.A.), Díptera (seca: 0.02 I.A. vs. lluvias: 0.1 I.A.), insectos alóctonos Formicidae (seca: 0.03 I.A. vs. lluvias: 0.24 I.A), Molluscos-Gasterópodos (seca: 0.51 I.A. vs. lluvias: 1.8 I.A.). Microcrustáceos-Decapoda (0.17 I.A.) solo se reportó en periodo seco. Mientras, que el componente vegetal fue escaso: *Microspora* sp. (seca: 0.034 I.A.; lluvias: 0.5 I.A.) en ambos periodos. Se recolectaron 11 ejemplares de *A. banana* en periodo seco y cinco en lluvias, con 18 y nueve ítems alimenticios, respectivamente, existieron diferencias significativas en la dieta entre los periodos con respecto a frecuencia de ocurrencia (K-W,  $p= 6.229 \times 10^{-3}$ ). Durante los dos periodos predominó el consumo de microalgas Bacillariophyceae (Seca: 40.3 % FO y Lluvias: 33.3 % FO), Chlorophyceae (Seca: 12.9 % FO y Lluvias: 33.3 % FO) y algas filamentosas *Microspora* sp., mientras, que el componente animal solo estuvo presente durante el periodo

seco con Euglenoides (*Euglena* sp. 3.2 % FO y *Phacus* sp. 6.5 % FO), Microcrustáceos: *Holopedium* sp. (1.6 % FO) y *Alona globrata* (1.6 % FO). Por otro lado, se analizó 204 ejemplares de *P. gillii* en periodo seco con 21 ítems alimentarios y 123 con 23 ítems en lluvias. La composición de la dieta en ambos periodos fue dominada por Bacillariophyceae (seca: 51.1 % FO vs. lluvias: 54.3 % FO), Chlorophyceae (*Microspora* sp. seca: 9.9 % FO vs. lluvias: 0.3 % FO), Cyanophyceae (*Oscillatoria* sp. seca: 21.5 % FO vs. lluvias: 15.4 % FO), Zygnematophyceae (*Pleuraetaenium* sp. seca: 3.6 % FO vs. lluvias: 3.9 % FO). Mientras que el componente animal solo estuvo presente en periodo de lluvias (Tubulinida-*Ameba* sp. (0.4 % FO), microcrustáceos *Calanoides* sp. (0.4 % FO), y larvas *Leptonema* sp. (0.03 I.A.) excepto Euglenoidea (*Phacus* sp. seca: 0.8 % FO vs. lluvias: 1.7 % FO). Se analizó siete ejemplares de *H. proteus* en periodo seco con cuatro ítems y cinco con tres ítems en lluvias, en ambos periodos predominó el consumo animal, los insectos fueron los más importantes (seca: 17.34 I.A. vs. lluvias: 52.9 I.A.), seguidos por Mollusca-Gasteropoda (*Lymnaea* sp.: 0.47 I.A.), mientras que algas filamentosas *Microspora* sp. (9.1 % FO) solo se reportó durante el periodo seco.

**Variación de la dieta entre sexos:** En *A. monticola* se analizaron 25 machos con 19 ítems y tres hembras con seis ítems, y aunque no se encontró diferencias estadísticas, en las hembras dominó el consumo de Diptera (4.42 I.A. vs. machos: 0.35 I.A.) como *Fannia* sp., Tipulidae, Culicidae y Chironomidae, esta última consumida únicamente por ellas, mientras que Ephemeroptera (ninfas de Polymirtacyidae 0.01 I.A.), Formicidae (0.01 I.A.), y Coleoptera (Curculionidae 0.02 I.A.); además del componente vegetal (microalgas) fueron consumidos exclusivamente por los machos. En *A. latifrons* se analizó seis machos con ocho ítems alimenticios y cuatro hembras con cuatro ítems. La dieta estuvo conformada únicamente por componentes animales: insectos (hembras: 41.67 I.A. vs. machos: larvas de Trichoptera 23.3

I.A.) y gasterópodos (hembras: 8.33 I.A. vs. machos: 3.0 I.A.). Se identificaron cuatro machos de *A. banana*: y dos hembras, la dieta de los machos correspondió a 13 ítems, principalmente microalgas, algas filamentosas, y Euglenoidea, así mismo para las hembras, solo se registró cuatro ítems alimenticios exclusivamente componentes del fitoplancton. En *Poecilia gillii* se analizó 183 hembras con 24 ítems alimentarios y 36 machos 17 ítems, existieron diferencias significativas con respecto al número (K-W  $p=2.34 \times 10^{-2}$ ) y frecuencias de ocurrencia (K-W  $p=1.65 \times 10^{-2}$ ) de los ítems consumidos. La dieta en ambos sexos estuvo conformada por componente vegetal: Chlorophyceae (machos: 20.5 % FO vs. hembras: 16.4 % FO), Cyanophyceae (machos: 18.9 % FO vs. hembras: 21.3 % FO), Bacillariophyceae (machos: 48.8 % FO vs. hembras: 51.8 % FO), Zygnematophyceae (machos: 3.9 % FO vs. hembras: 3.5% FO) y Euglenoidea (machos: 2.4 % FO vs. hembras: 3.9 % FO), mientras el componente animal (*Vorticella* sp. 0.2 % FO), Microcrustáceos (*Calanoides* sp. 0.2 % FO) y larvas de Trichoptera (*Leptonema* sp.  $1.8 \times 10^{-3}$  I.A.) fue consumido únicamente por hembras.

**Variación de la dieta entre tallas:** En *A. monticola* se observaron diferencias significativas en el consumo de los ítems alimenticios en número (K-W  $p=1.355 \times 10^{-5}$ ) y frecuencia de ocurrencia (K-W  $p=2.857 \times 10^{-6}$ ) entre las tallas, donde el componente fitoplanctónico fue escaso y solo consumido en las tres primeras tallas. El componente animal como insectos fue el más importante y frecuente entre las diferentes tallas (I: 15.8 I.A., II: 11.6 I.A., III: 17.31 I.A., talla IV 17.3 I.A., V: 11.2 I.A.). Entre tallas de *A. latifrons* existieron diferencias significativas en la frecuencia de ocurrencia (K-W  $p=2.208 \times 10^{-2}$ ) de los ítems consumidos, el componente animal fue el más frecuente e importante. Solo la talla I consumió tanto componentes animal como vegetal, mientras que la dieta para los ejemplares más grandes fue exclusivamente carnívora principalmente larvas de *Smicridea* sp. y *Odontomyia* sp. La talla IV además del ingerir material alóctono

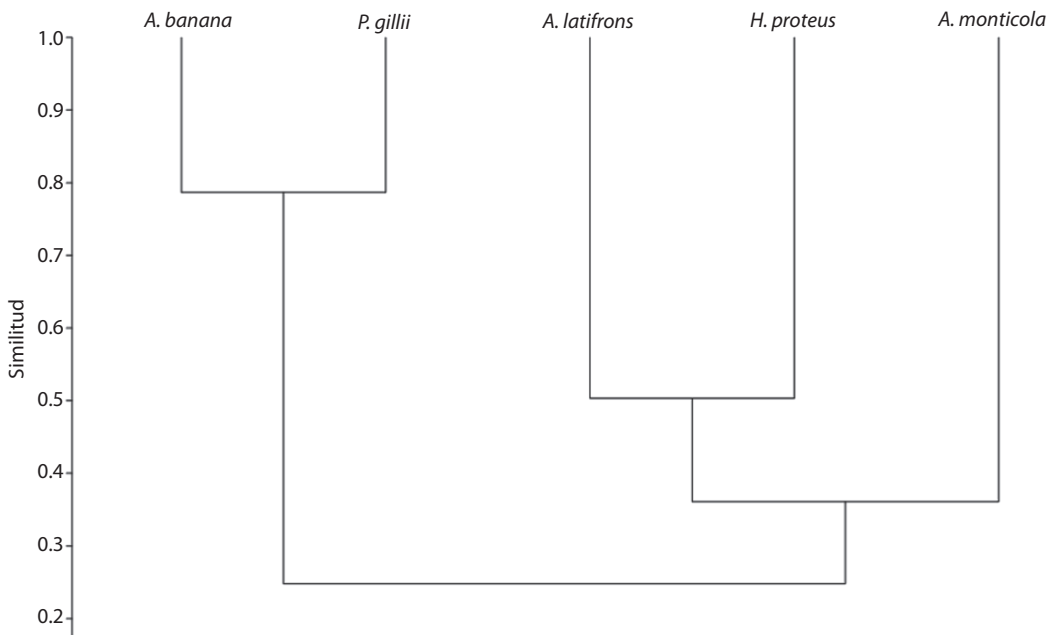
(Formicidae 0.46 I.A) fue la única que consumió microcrustáceos (Decapoda: 1.38 I.A) y Mollusca-Gasteropoda (3.68 I.A).

Se establecieron seis intervalos de tallas en *A. banana*, y se observó diferencias significativas en número (K-W  $p= 2.872 \times 10^{-5}$ ) y frecuencia de ocurrencia (K-W  $p= 6.225 \times 10^{-8}$ ) de los ítems consumidos, la talla I fue la única en la que se reportó tanto componente vegetal como animal (microcrustáceos). Las tallas II a la VI se reportó exclusivamente componente de origen vegetal (microalgas).

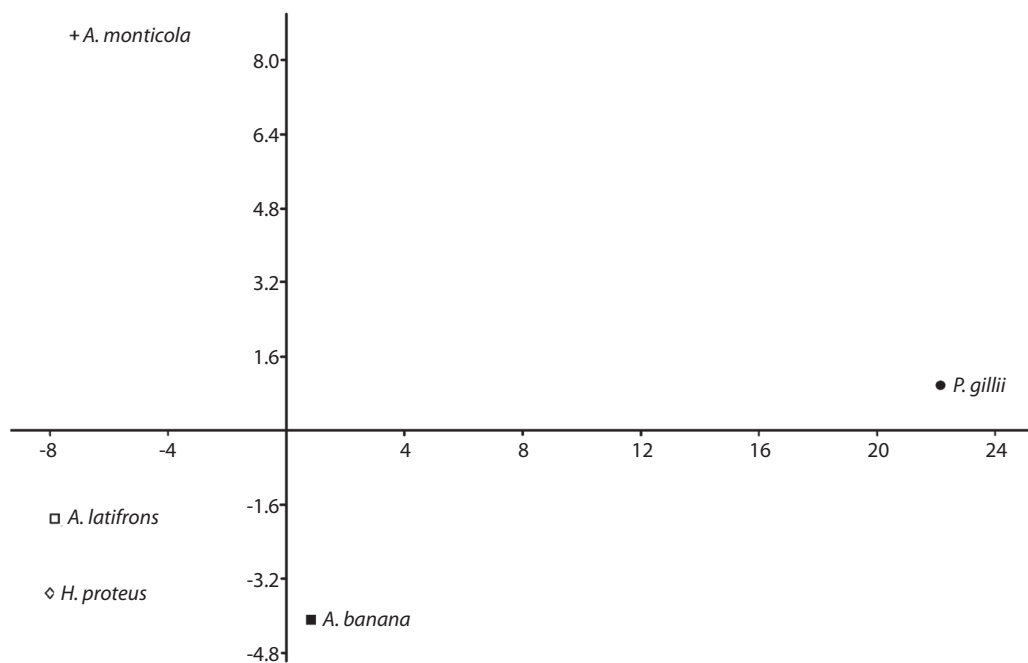
No se registró diferencias significativas entre las diferentes tallas de *P. gillii*, de manera general la dieta estuvo constituida por algas (Chlorophyceae, Cyanophyceae, Bacillariophyceae, Euglenoidea y Zygnematophyceae), mientras que el escaso componente animal estuvo presente solo en las tallas II y IV por protozoos *Vorticella* sp. (0.7 % FO), *Ameba* sp. (0.1 % FO), larvas *Leptonema* sp. (0.002 I.A.) y microcrustáceos *Calanoides* sp. (9.1 % FO). En *H. proteus* solo fue posible establecer una

talla (I: 47.47 - 67.67 LE mm) correspondiente a la dieta general registrada en este trabajo.

El dendrograma generado por el solapamiento trófico, permitió observar dos agrupaciones de especies en relación a los ítems que comparten (basado en valores de FO) (Fig. 3) la primera agrupación correspondió al 40 % de similitud entre *A. monticola*, *A. latifrons* y *H. proteus* estuvo relacionada con componentes de origen animal. La segunda agrupación corresponde al 80 % entre *A. banana* y *P. gillii*, esta similitud es debido al elevado consumo de ítems de origen vegetal especialmente perifiton. Así mismo, el análisis exploratorio de ACP mostró que el componente 1 (Eje x) explicó el 81.6 % de la variación total y el componente 2 (Eje y) el 12.9 %, por lo que ambos explicaron el 94.5 % de la variación en la dieta (Fig. 4), esta fue explicada en el primer componente uno por *Microspora* sp., *Sphaerocystis* sp., *Oscillatoria* sp., *Merismopedia* sp., *Nitzschia* sp., *Navicula* sp., *Surirella* sp. *Chroococcus* sp., *Tabellaria* sp., *Pinnularia* sp., *Cocconeis* sp., *Amphora* sp., *Pleurotaenium* sp., *Phacus* sp.,



**Fig. 3.** Índice de similitud de Morisista-Horn entre especies, basado en presencia y ausencia de los ítems alimenticios.  
**Fig. 3.** Morisista-Horn index similarity between species, based on the presence and absence of food items.



**Fig. 4.** Análisis de Componentes Principales (ACP) basados en la matriz de la dieta general para cada especie de los valores obtenidos por el método Frecuencia de ocurrencia (FO). Componente 1 (eje x) y componente 2 (eje y).

**Fig. 4.** Principal Component Analysis (PCA) based on the matrix of the overall diet for each species of the values obtained by the method frequency of occurrence (FO). Component 1 (x axis) and component 2 (y axis).

mientras en el componente dos su explicación estuvo correlación con los ítems de origen animal como: *Calanoides* sp., restos de insectos, larvas de Diptera (Muscidae, *Fannia* sp., Culicidae, *Odontomyia* sp.) Ephemeroptera- *Campsurus* sp., larvas de Trichoptera (*Smicridea* sp., *Leptonema* sp.), material alóctono: Formicidae, Coleópteros adultos de Hydraenidae y larvas de Curculionidae. Las especies que se encuentran asociadas al CP1 son principalmente *P. gillii* con altos valores en la ingesta de microalgas, las cuales constituyen su principal alimento, al igual que *A. banana*. El CP2 fue explicado principalmente por *A. monticola* la cual se correlacionó con los altos valores en ítems de origen animal.

Los resultados de modelos nulos mostraron que el grupo de peces se encontraba segregados (media del índice: 0.35 observada) significativamente ( $p=0.001$ ) en el eje trófico, con respecto a los ítems alimenticios compartidos,

mientras que las simulaciones (1000) arrojadas por el grupo hipotético de peces, muestra una mayor segregación en la dieta (media del índice: 0.13 simulado o esperado). El ensamblaje de peces estudiados es ligeramente más solapado de lo que se esperaría en un ensamblaje sin competencia, es decir, existe un ligero solapamiento en este eje del nicho (el alimento consumido), puesto que los valores observados son significativamente ( $p<0.05$ ) mayores que las comunidades nulas. Por lo que se realizó la exploración de los datos en el eje vertical de la distribución (pelágico-superficie y bentónico) de los organismos en el medio (evaluado solo en especies con similitud trófica  $>80\%$ : *A. banana* y *P. gillii*) los resultados en este caso muestran la existencia de una segregación (media observada: 0.3 vs. media simulada: 0.33) no significativa ( $p=0.64$ ).

## DISCUSIÓN

Las fuentes principales de alimentos estuvieron constituidas por invertebrados bentónicos (en especial estadios larvales) y algas (micro y filamentosas) constituyeron un recurso importante para las especies de peces estudiadas. El hábito trófico dominante fue la omnivoría con tendencia a la insectivoría (*A. monticola*, *A. latifrons*), seguida de herbivoría con predominio en el consumo de microalgas (*A. banana*, *P. gillii*), y la insectivoría (*H. proteus*).

La dieta de *Agonostomus monticola* estuvo constituida en su mayoría de componente animal, mostró un amplio nicho trófico, por lo que fue catalogada como omnívora con tendencia en el consumo de insectos, Cotta-Ribeiro & Molina-Oreña (2009) la reportan con hábitos omnívoros, con cambios ontogénicos en la cantidad y calidad de los ítems consumidos, su dieta fue representada en 90 % por insectos en juveniles (LT<12 cm) y 40 % de insectos en adultos (LT>12 cm), la dieta se modificó de insectos a un mayor consumo de material vegetal (semillas, flores, frutos, hojas, algas) conforme crecían (rangos entre 2.5-40.9 cm LT). Nuestros resultados fueron comparados (rangos 5.6-17 cm LT) y coinciden en hábitos omnívoros con predominio en el consumo de insectos, aun así en los ecosistemas estudiados no se evidenció cambios entre tallas, sexo o periodo climáticos. Estudios realizados por Torres-Navarro & Lyons (1999) concuerdan con hábitos omnívoros para la especie, donde mostró mayor preferencia por los ítems de origen animal, principalmente insectos, además encontraron diferencias entre tallas (rango 9.2-42.8 cm LT), estas diferencias consistían en el incremento del consumo animal conforme crecían.

Según la composición de su dieta *Andinoacara latifrons* es omnívora con tendencia a insectívora, donde dominó el consumo animal (insectos, moluscos, crustáceos, restos de peces), mientras los ítems de origen vegetal fueron escasos, principalmente por algas filamentosas *Microspora* sp. Olaya-Nieto,

Segura-Guevara, Tordecilla-Petro y Appeldoorn (2008) concluyen que *A. latifrons* tiene hábitos omnívoros con tendencia a consumir materia vegetal, restos de peces (escamas, espinas, aletas) e insectos (Hymenoptera, restos de insectos) y Rojas, Soca & García (2005) reportan que puede utilizar diferentes recursos (peces, crustáceos e insectos).

*Hyphessobrycon proteus* no tiene estudios previos sobre su ecología trófica, pero en algunos estudios sobre otras especies del mismo género como *H. ocaseoensis* se registran en su dieta el consumo de algas, restos de insectos, larvas de Trichoptera y Diptera (García-Alzate & Román-Valencia 2008a). Para *Hyphessobrycon poecilioides* se reporta el consumo de algas e insectos (Dipteras, Trichopteras, Coleopteras) (García-Alzate & Román-Valencia 2008b). Soneira, Ruiz, Bechara, Almirón y Casciotta (2006) reportaron a siete especies del género *Hyphessobrycon*, entre las cuales clasificó a *H. elachys*, *H. luetkenii* e *H. meridionalis* como especies alguívoras/detrítivoras y a *H. anisitsi*, *H. eques*, *Higneus* y *H. wajat* como especies carnívoras (consumiendo invertebrados). Nuestros resultados muestran a *H. proteus* con hábitos carnívoros donde dominó el consumo sobre larvas Trichoptera.

No existen trabajos previos sobre la alimentación de *P. gillii* en los ecosistemas estudiados, su dieta fue basada en fitoplancton con escaso consumo de componente animal considerado como alimento accidental, ya que la baja proporción de la fracción animal y su menor frecuencia de ocurrencia, permiten inferir que la ingestión es probablemente muy ocasional, además las taxas animales reconocidas en su dieta, corresponden a formas bentónicas de limitado poder de locomoción (como los Simuliidae) y muy numerosas, por lo que hipotéticamente no representarían una presa difícil, adicionalmente Gerking (1994) expresa que la presencia de organismos animales en la dieta de peces herbívoros es frecuente, puesto que la estrategia herbívora siempre incluye algún ítem de origen animal en los contenidos estomacales.

También, *Awaous banana* mostró hábitos herbívoros con predominio en el consumo

de microalgas de comportamiento raspador y ramoneador, su dieta no presentó variaciones entre los periodos climáticos, ni está relacionada con el tamaño de los ejemplares. Lasso et al. (2011) reportaron una dieta basada en insectos y crustáceos. En este trabajo se examinó los ejemplares bajo el estereoscopio y se observó una hilera de dientes cónicos en el premaxilar (apreciables en los individuos de mayor tamaño), característica de depredadores y una serie de odontoides en el palatino. Debrot (2003) reporta hábitos de alguívora, lo cual concuerda con nuestros datos, donde se reporta el consumo principalmente de microalgas bentónicas. Los resultados parecen indicar que es una especie de alta plasticidad alimentaria, ya que puede hacer uso de los distintos alimentos presentes en los diferentes ecosistemas en los que habita. Ángel & Ojeda (2001), en su trabajo de estructura y organización trófica de peces submareales, manifestaron que la caracterización trófica de un conjunto de peces en una localidad determinada está establecida por la disponibilidad de la presa y la complejidad estructural del hábitat donde se encuentren.

El efecto de los periodos climáticos tiene como resultado un cambio en la disponibilidad de alimento (cantidad y calidad), principalmente en periodos de inundación, cuando se produce un cambio en la estructura y el sustrato del hábitat (Aranha, Gomes, & Fogaça, 2000; Mazzoni & Resende, 2003). También Wootton (1999) sustenta que los cambios que sufren los ecosistemas acuáticos en disposición trófica de ciertos tipos de alimento, están relacionados con la variación climática. En nuestro caso, la variación de la dieta entre periodos climáticos está referida a las proporciones de alimento consumidas de los diferentes componentes, esto puede estar relacionado con la disponibilidad de los mismos en el ambiente, ya que las condiciones fisicoquímicas de los cuerpos de agua cambian dependiendo del periodo climático, en lluvias aumenta el nivel de las aguas y la velocidad de su flujo, con ello inhibe el crecimiento del perifiton por su acción de lavado. Asociado a este elemento están la sedimentación y turbidez (Roldan & Ramírez

2008), desde terrenos aldeaños al cuerpo de agua son arrastrados otros componentes por la esorrentía, por ejemplo Formicidae que representó un ítem importante en la dieta de *A. monticola*, *H. proteus* y *A. latifrons*, considerado como alimento alóctono. Stefani (2006) en su trabajo de ecología trófica de especies exóticas y nativas en seis reservorios del río Tiet-Brasil, discute que la mayor presencia de las larvas de Diptera es debida a que en el periodo de lluvias, especialmente las primeras precipitaciones, la temperatura cambia, el flujo de la corriente y el menor tiempo de residencia de las aguas, estimulan la emergencia de los insectos acuáticos. En nuestros resultados el consumo de larvas de Diptera (*Fannia* sp., *Bellardina* sp.) solo fue durante lluvias, el mes de noviembre, el cual fue el segundo mes con mayor precipitación, constituyó una fuente importante para *A. monticola*. El número de ejemplares estudiados por especies fue distinto y aunque el esfuerzo de muestreo fue el mismo, durante el periodo seco, el nivel del agua fue menor, lo que provocó que los peces se agruparan en pozas y fuera más eficiente su captura; adicionalmente, esta temporada en el área de estudio (Bosque Estacionalmente Seco) fue más duradera.

Nuestros resultados mostraron similitud trófica de 80 % entre *P. gillii* y *A. banana*, lo que fue considerado como un falso o parcial solapamiento trófico, ya que explotan el recurso en diferentes posiciones en la columna de agua. *P. gillii* ramonea en las rocas cerca de la superficie con su boca en posición superior, mientras que *A. banana* es ligeramente comprimida dorso ventral con una ventosa (aletas pectorales fusionadas) y boca en posición ventral; su morfología es característica de peces bentónicos, y se observa sobre las superficies de las rocas sobre el bentos, por lo que estas especies explotan su recurso trófico en espacios diferentes del hábitat. Otro factor a considerar es que el recurso trófico es abundante en el medio y disponible durante todo el periodo de estudio. Guevara, Sánchez, Rosas, Mascaró y Brito (2007) estudiaron la asociación trófica de peces distribuidos en vegetación acuática y razonaron que la alta sobreposición de la dieta

estimada entre las especies en lugares donde existe una abundante disponibilidad del recurso alimentario, presente durante todo el tiempo de estudio, son cualidades que minimizan las interacciones de competencia trófica entre las especies con hábitos alimenticios similares.

El análisis de modelos nulos, que permite diferenciar entre patrones reales y resultados productos del azar, indicó que existe una segregación promedio del nicho trófico significativamente más alto que el esperado; esto sugiere que la competencia interespecífica no es un mecanismo importante en la partición del nicho trófico para el grupo de peces estudiados, y que las especies tienden a compartir los más abundantes recursos (Sá-Oliveira et al., 2013). También se puede inferir que dicha segregación no está influenciada o generada por la competencia, lo que puede ser explicado por las condiciones biológicas de cada especie, como las diferencias morfológicas que le permiten explotar el recurso en diferentes lugares del hábitat, y como se indicó con anterioridad, el recurso trófico es abundante durante toda la época de estudio. Según las relaciones tróficas, el grupo de peces estudiados se comportan como un ensamblaje, puesto que la interrelación trófica corresponde a un falso solapamiento trófico y estas no se excluyen unas a otras dentro del ecosistema, utilizando diferentes recursos alimenticios con diferencias espaciales.

## AGRADECIMIENTOS

Al programa de Biología y Grupo de Investigación Biodiversidad del Caribe Colombiano de la Universidad del Atlántico, Facultad de Ciencias Básicas por el apoyo logístico. A Donald C Taphorn por la redacción del abstract y a cuatro revisores anónimos que aportaron a las mejoras del presente manuscrito.

## RESUMEN

Los estudios sobre la ecología trófica de las especies permiten reconocer los diferentes grupos tróficos, importancia de los niveles tróficos y las interrelaciones que

existen entre sus componentes y los demás miembros de la comunidad. Es común en peces emplear el análisis del contenido estomacal como una herramienta útil desde el punto de vista ecológico. En esta investigación se estudiaron los hábitos alimenticios, variación alimenticia y relaciones tróficas de los peces presente en arroyos del corregimiento del Corral de San Luis, Tubará, Atlántico, cuenca del bajo Río Magdalena, Caribe, Colombia, a partir del análisis del contenido estomacal, entre noviembre 2012 y octubre 2013. Para la recolección de los peces se empleó una red de arrastre (2x5 m, ojo de malla de 0.5 cm), se reportó *in situ* variables fisicoquímicas. En el análisis del contenido estomacal se utilizó el método numérico (% N), volumétrico (% V) y frecuencia de ocurrencia (% FO), coeficiente de vacuidad (C.V) e índice de importancia alimentaria (I.A). La información se procesó por medio de análisis multivariados, índices ecológicos y modelos nulos: análisis de correspondencia canónica (ACC), análisis de componentes principales (ACP), amplitud del nicho trófico (Shannon-Weaver  $H'$ ) y solapamiento trófico (Morisita-Horn). La ictiofauna se conformó por *Awaous banana*, *Agonostomus monticola*, *Andinoacara latifrons*, *Hyphessobrycon proteus*, *Poecilia gillii*, *Gobiomorus dormitor* y *Synbranchus marmoratus*. Las especies mostraron diferencias significativas ( $K-W= 20.86$ ;  $p<0.05$ ) con respecto al consumo del recurso trófico. Fueron clasificados según sus hábitos tróficos como: omnívoros con tendencia a la insectivoría (*A. monticola*  $H'0.60$ ; *A. latifrons*  $H'0.43$ ), herbívoros con tendencia a la alguivoría (*A. banana*  $H'0.50$ ; *P. gillii*  $H'0.54$ ) y carnívoro con tendencia a la insectivoría (*H. proteus*  $H'0.23$ ), donde los invertebrados bentónicos y las microalgas son los recursos tróficos más importantes. Un total de 65 ítems alimenticios fueron determinados 21 en *A. banana* (2 únicos, 19 compartidos), 40 en *A. monticola* (21 únicos, 19 compartidos), 19 en *A. latifrons* (5 únicos, 14 compartidos), 6 en *H. proteus* (1 único, 5 compartidos) y *P. gillii* con 28 (4 únicos, 24 compartidos). El análisis de correspondencia canónica mostró a la conductividad, la salinidad y el pH como las variables con una relación directa sobre la estructura del ensamblaje de los peces en los sitios de muestreo. Los modelos nulos muestran que el grupo de peces se encontraban significativamente segregados ( $p=0.001$ ) en el eje trófico con respecto a los ítems alimenticios compartidos, dicha segregación no está influenciada o generada por la competencia; el índice de Morisita-Horn mostró un falso solapamiento trófico (similitud del 80 % aprox.) entre *A. banana* y *P. gillii*. El ACP fue explicado en el primer componente principalmente por fitoplancton, mientras en el componente dos se correlacionó con ítems de origen animal, los peces asociados al CP1 son *P. gillii* con altos valores en la ingesta de microalgas, y *A. banana*, el CP2 fue explicado por *A. monticola* la cual se correlacionó con los altos valores en ítems de origen animal. El grupo de peces estudiados se comportan como un ensamblaje ya que la interrelación trófica corresponde a un falso solapamiento trófico y estas no se excluyen unas a otras dentro del ecosistema, utilizando diferentes recursos alimenticios con diferencias espaciales.



**Palabras clave:** ecología trófica, dieta, ensamblaje de peces, peces Neotropicales, diversidad, Colombia.

## REFERENCIAS

- Albrecht, M., & Gotelli, N. K. (2001). Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, 26, 134-141.
- Amezaga-Herrán, R. (1988). *Análisis de contenido estomacal en peces. Revisión bibliográfica de los objetivos y la metodología*. Madrid, España: Instituto Español de Oceanografía, Madrid- El Instituto.
- Ángel, A. & Ojeda, F. (2001). Structure and trophic organization of subtidal fish assemblages on the Northern Chilean coast: the effect of habitat complexity. *Marine Ecology Progress Series*, 217, 81-91.
- Aranha, J. M., Gomes, J. H., & Fogaça, F. N. (2000). Feeding of two species of Characidiidae, *C. lanei* and *C. pterostictum* (Characidiidae) in a coastal stream of Atlantic Forest (Southern Brazil). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 43(5), 527-531.
- García-Alzate, C. A. & Román-Valencia, C. (2008a). *Hyphessobrycon ocaosensis* sp. n. (Teleostei, Characidae) una nueva especie para el Alto Cauca, Colombia. *Animal Biodiversity and Conservation*, 31(2), 11-23.
- García-Alzate, C. A. & Román-Valencia, C. (2008b). Biología alimentaria y reproductiva de *Hyphessobrycon poecilioides* en la Cuenca del río la Vieja, Alto Cauca, Colombia. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 10(1), 17-27.
- Cotta-Ribeiro, T. & Molina-Oreña, H. (2009). Ontogenic changes in the feeding habits of the fishes *Agonostomus monticola* (Mugilidae) and *Brycon behereae* (Characidae), Térraba River. *Revista de Biología Tropical*, 57, 285-290.
- Debrot, A. O. (2003). Una revisión de los peces de agua dulce de Curazao, con comentarios sobre las de Aruba y Bonaire. *Caribbean Journal of Science*, 39(1), 100-108.
- Domínguez, E., & Fernández, H. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología*. Tucumán, Argentina: Fundación Miguel Lillo.
- Fernando, C. H. (2002). *A Guide to Tropical freshwater Zooplankton: Identification, Ecology and Impact in Fisheries*. Netherlands-Leiden: Backhuys Publisher.
- Gerking, S. D. (1994). *Feeding Ecology of Fish* (p.416). San Diego: Academy Press.
- Gotelli, N. J., & Entsminger, G. L. (2006). EcoSim: null-models software for ecology (Version 7) [Computer software]. Acquired Intelligence Inc. and Kesey-Bear.
- Jericho, VT05465. Retrieved from <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>
- Guevara, E., Sánchez, A., Rosas, C., Mascaró, N., & Brito, R. (2007). Asociación trófica de peces distribuidos en vegetación acuática sumergida en Laguna de Términos, Sur del Golfo de México. *Universidad y Ciencia*, 22(3), 151-166.
- Hahn, N. S., Fudi, R., Peretti, D., Russo, M. R., & Loureiro-Crippa, V. E. (2002). A planície de inundação do Alto Rio Paraná. In A. A. Agostinho, S. M. Thomaz, L. Rodriguez, & L. C. Gomes (Eds.), *Estructura trófica de ictiofauna de planície de inundação do Alto Rio Paraná* (pp. 123-126). Brazil: Universidad Estadual de Maringá (EDUEM).
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis, a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17 (4), 411-429.
- Instituto Geografía Agustín Codazzi (IGAC). (1994). *Atlántico Colombia: características geográficas*. Colombia: IGAC.
- Jaramillo, L. A. (2009). *Estudio de la biología trófica de cinco especies de peces bentónicos de las costa de Cullera. Relaciones con la acumulación de metales pesados* (Tesis doctoral). Universidad Politécnica de Valencia, España. Retrieved from <https://riunet.upv.es/bitstream/handle/10251/8320/tesisUPV3072.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Kawakami, E., & Vazzoler, G. (1980). Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*, 29(2), 205-207.
- Krebs, C. J. (1998). *Ecological Methodology* (2nd ed). Menlo Park California: Addison-Welsey Educational Publisher, Inc.
- Lauzanne, L. (1975). Regime alimentaire d'*Hydrocyon forskalii* dans le lac Tchad et ses tributaires. *Hydrobiologia*, 9, 105-121.
- Lasso, C. A., Agudelo-Cordoba, E., Jimenez-Segura, L. F., Ramirez-Gil, H., Morales-Betancourt, M., Ajiaco-Martinez, R. E., de Paula Gutiérrez, F., Usma Oviedo, J. S., Muñoz Torres, S. E., & Sanabria Ochoa, A. I. (Eds.). (2011). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. *I Catálogo de los recursos pesqueros continentales de Colombia* (p. 715). Bogotá, D.C., Colombia: Instituto de investigación de Recursos biológicos Alexander Von Humboldt (IAvH).
- Lebwing, J., & Reynolds, J. (1988). *Statistical Ecology. A primer on methods and computing*. USA: John Wiley and Sons.
- Mazzoni, R. & Resende, C. (2003). Seasonal diet shift a tetragonopterinae (Osteichthyes, Characidae) from



- the Ubatiba river, RJ, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(1), 69-74.
- Nikolsky, C. V. (1963). *The ecology of fishes*. London: Academic Press.
- Olaya-Nieto, C., Segura-Guevara, F., Tordecilla-Petro, G., & Appeldoorn, R. (2008). *Biología básica del cocobolo (Aequidens pulcher Gill, 1858)* (Tesis de pregrado). Universidad de Córdoba, Colombia.
- Prejs, A. (1981). *Métodos para el estudio de los alimentos y las relaciones tróficas de los peces*. Caracas: Universidad Central de Venezuela. Instituto de Zoología Tropical.
- Ramírez, J. (2000). *Fitoplancton de agua dulce: aspectos ecológicos, taxonómicos y sanitarios*. Colombia: Editorial Universidad de Antioquia.
- Roldán, G. (1996). *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia*. Bogotá: Impreareds Presencia S.A. Colombia.
- Rojas, J., Soca, L., & García, G. (2005). Contenido del tracto digestivo de 4 especies de peces autóctonos y sus implicaciones como biorreguladores de larvas de mosquitos en Venezuela. *Revista Cubana Medicina Tropical*, 57(3), 9-12.
- Saucedo-Lozano, M. (2000). *Alimentación natural de juveniles de Lutjanus peru (Nichols & Murphy, 1992) y Lutjanus guttatus (Steindachner, 1869) (Lutjanidae: Perciformes) en la Costa de Jalisco y Colima, México* (Tesis de Posgrado). Universidad de Colima, México. Retrieved from [http://digeset.ucol.mx/tesis\\_posgrado/Pdf/Mirella%20Saucedo%20Lozano.pdf](http://digeset.ucol.mx/tesis_posgrado/Pdf/Mirella%20Saucedo%20Lozano.pdf)
- Sá-Oliveira, J., Angelini, R., & Isaac-Nahum, V. (2013). Diet and niche breadth and overlap in fish communities within the area affected by an Amazonian reservoir (Amapá, Brazil). *Academia Brasileira de Ciências*, 86(1), 383-405.
- Shannon, C. E., & Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of communication*. USA: University of Illinois Press.
- Soneira, P., Ruiz, F., Bechara, J., Almirón, A., & Casciotta, R. (2006). *Hábitos tróficos de los peces del genero Hyphessobrycon (Characidae) en los Esteros del Ibera*. Argentina: Universidad Nacional del Nordeste.
- Stefani, P. (2006). *Ecología trófica de especies alóctones (Chila cf. ocellaris e Plagioscion squamosissimus) e native (Geophagus brasiliensis) nos reservorios do rio Tiete* (Tesis de Posgrado). Universidad de São Paulo, Brasil.
- Tresierra, A. E. & Culquichicon, Z. (1993). *Biología pesquera*, Perú: Concytec.
- Torres-Navarro, C. & Lyons, J. (1999). Diet of *Agonostomus monticola* (Pisces: Mugilidae) in the Rio Ayuquila, Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 47, 1087-1092.
- Vazzoler, A. E. (1996). *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. São Paulo: EDUEM.
- Winemiller, K. O., & Pianka, E. R. (1990). Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*, 60, 27-55.
- Wootton, R. J. (1999). *Ecology of Teleost fishes*. The Netherlands: Kluwer Academic Publisher.