



UNIVERSIDAD DE MURCIA
ESCUELA INTERNACIONAL DE DOCTORADO

**Ecología Trófica de un Lago de Varzea
(Amazonas, Colombia)**

D. Edgar Francisco Prieto Piraquive

2018



UNIVERSIDAD DE MURCIA
FACULTAD DE BIOLOGIA
Departamento de Ecología e Hidrología

**ECOLOGÍA TRÓFICA DE UN LAGO DE VARZEA (AMAZONAS,
COLOMBIA)**

TESIS DOCTORAL

D. EDGAR FRANCISCO PRIETO PIRAQUIVE

2018

Directoras

Dra. María Rosario Vidal-Abarca Gutiérrez

Dra. María Luisa Suárez Alonso

A MIS PADRES TERESA Y JORGE, A MI QUERIDO
HERMANO WILLIAM Y A MI BIEN AMADA
CONCE!

Un día Yoi se fue a pescar y uso como carnada pepas de coquillo, pero todos los peces que pescaba se convertían en personas, así logro pescar a mucha gente, Yoi pesco a los propios Tikunas, lpi pesco a los peruanos y a los negros todos juntos”

Mito Tikuna

AGRADECIMIENTOS

El autor manifiesta sus agradecimientos a las siguientes personas e instituciones cuya valiosa colaboración hicieron posible la realización de este trabajo:

A mis Directoras de Tesis, Da María Rosario Vidal-Abarca Gutiérrez y Da María Luisa Suárez Alonso, quienes creyeron en mi, y a pesar de que en algún momento parecía que no llegaría a la orilla la barca llena de sueños con la que arranco este proyecto, pero gracias a sus indicaciones y apoyo se ha logrado.

A mis padres Teresa Piraquive de Prieto y Jorge Enrique Prieto, a mi hermano William, a mis tios Daniel y Maria del Carmen, a mi querida Madrina, a mis primos Jaime, Leonardo, Jhon, Marcela y Fernando, mi afecto eterno también para mis sobrinos Toñita, Majo y Nico a quienes deseo dejar un buen legado.

A mi bella Conce por su amor, enseñanzas y apoyo en mis procesos académicos y de vida!

A la Universidad Nacional de Colombia, sede Amazonía, y a todos los integrantes de su comunidad académica, estudiantil, administrativa y de planta por su apoyo en todo momento durante varios años de mi proceso de vida.

A los miembros de la Fundación Tropenbos Colombia, y en especial a su director, guía y amigo Carlos Rodríguez por sus enseñanzas, apoyo y colaboración.

A los profesores y amigos de Guanare: Otto Castillo, Donald Taphorn, Antonio González-Fernández por su apoyo y guía.

En Leticia el apoyo incondicional del profesor y amigo, Santiago Duque y de su esposa Marcelita y a el compa Edwin en el SINCHI, mi gratitud plena.

A la Universidad Nacional de Colombia, sede Leticia y la Fundación Tropenbos- Colombia, por el apoyo financiero y logístico para la elaboración del proyecto del cual obtuve los datos para mi tesis.

A la Beca Rusel que me permitio viajar a España para tomar los cursos del Doctorado y conocer esa tierra especial y a sus gentes que llevo en mi ser!

También mi gratitud a los habitantes del resguardo de La Playa, en especial a los coinvestigadores Jesús Damaso y Abrahán Ipuchima, a todos los miembros de la familia Damaso (Magdalena (q.e.p.d), Don Panchito, Elizabeth, Maria, Mike y Flor), a la familia de Mario Arimuya, a los curacas y miembros del cabildo de La Playa, a todos los amigos de los proyectos adelantados con el grupo de Limnología Amazonia de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia (Angelica, Monica, Enric, Abel, Kees, Camila, Claudia, Dorita, Gabriel). A ese maravilloso grupo de amigos con el que Dios me ha bendecido: Ricardo González (mi cuate), Del barrio de infancia Ciudad Montes (Mónica y Mauricio Hernández, Fernando Parada y Ángel Pava), de la Nacho (Adriana Bermúdez, Nidia Rodríguez, Nelson Valero, Lilo, Alexander Sabogal, Rocío Bernal, Erika Gordillo, Juan Carlos Díaz, Oscar Rodríguez, Omar Bonilla, Marisol Santos y Nestor Torres), Nancy Espinosa, en la mágica Sevilla a Julieta Soler, Pedro, José Luis, Dario, Fede, Vale, Julia Toja, al compa Jairo y a todos los que me han acompañado en esta grata senda a veces en el agua y a veces en tierra de mi vida!

ÍNDICE

RESUMEN //ABSTRACT	9
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	13
1.1. ICTIOFAUNA TROPICAL.....	13
1.2. ECOSISTEMAS ACUÁTICOS TROPICALES	14
1.3. ASPECTOS SOBRE LA GÉNESIS DE LA VÁRZEA	15
1.4. INVESTIGACIONES LIMNOLÓGICAS EN LOS LAGOS DE YAHUARCACA	16
1.5. INVESTIGACIONES ICTIOLÓGICAS EN LOS LAGOS DE YAHUARCACA.....	17
1.6. ACERCA DE LAS PESQUERIAS	19
1.7. USO Y CONOCIMIENTO DE LOS RECURSOS PESQUEROS POR LA ETNIA TICUNA.....	20
1.8. OBJETIVOS	21
1.9. REFERENCIAS.....	22
CAPÍTULO II. ÁREA DE ESTUDIO	31
2.1. LOCALIZACIÓN.....	31
2.2. CLIMA.....	32
2.3. GEOMORFOLOGÍA.....	32
2.4. DINÁMICA HIDROLÓGICA	34
2.5. HIDROQUÍMICA DE LAS AGUAS AMAZÓNICAS	38
2.6. REFERENCIAS.....	41

CAPÍTULO III. CAMBIOS TEMPORALES EN LOS ENSAMBLAJES ÍCTICOS DE LOS LAGOS DE YAHUARCACA.....	45
3.1. INTRODUCCIÓN	45
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	47
3.3. RESULTADOS	48
3.4. DISCUSIÓN	60
3.5. REFERENCIAS.....	66
CAPÍTULO IV. ESTRUCTURA TRÓFICA DEL ENSAMBLAJE ÍCTICO DE LOS LAGOS DE YAHUARCACA, AMAZONAS, COLOMBIA.....	73
RESUMEN	73
ABSTRACT	73
4.1. INTRODUCCIÓN	74
4.2. ÁREA DE ESTUDIO	75
4.3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	76
4.4. RESULTADOS	77
AGUAS BAJAS.....	80
AGUAS ALTAS.....	82
AMPLITUD DEL NICHOS TRÓFICO	83
4.5. DISCUSIÓN	84
4.6. REFERENCIAS.....	88
CAPÍTULO V. REDES TRÓFICAS DE LOS LAGOS DE YAHUARCACA: COLABORACIÓN ENTRE LA CIENCIA Y EL CONOCIMIENTO LOCAL.....	93

5.1. INTRODUCCIÓN	93
5.2. ÁREA DE ESTUDIO.....	95
5.3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	95
5.4. ANÁLISIS DE LOS DATOS	101
5.5. RESULTADOS	104
TEMPORADA DE AGUAS ALTAS.....	106
TEMPORADA DE AGUAS BAJAS.....	114
5.6. DISCUSION	130
5.7. REFERENCIAS.....	140
CAPÍTULO VI. CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES.....	149
CONCLUSIONES.....	150
REFERENCIA.....	151
ANEXO 1. FORMATO REGISTRO CONTENIDOS ESTOMACALES.....	155
ANEXO 2. RESOLUCIÓN 001784 DE LA AUTORIDAD NACIONAL DE ACUICULTURA Y PESCA	157

RESUMEN

La ictiofauna del río Amazonas es la más diversa de los ecosistemas de agua dulce del mundo, producto de procesos evolutivos, generación de diversos hábitat, procesos de especiación y de múltiples relaciones ecológicas aun por comprender para llegar a un adecuado manejo de este recurso por parte de las poblaciones humanas que desde tiempos inmemoriales la han venido utilizando tanto para su consumo, como para otros usos con diferentes criterios y valoraciones. Sin embargo, para la región amazónica colombiana se vienen presentando, durante las últimas décadas, problemáticas por acción antrópica que están afectando la supervivencia y el adecuado funcionamiento de los procesos ecológicos de los ecosistemas acuáticos y de los organismos que los habitan, destacando a los peces entre estos. En tal sentido esta tesis de doctorado se ha enfocado en analizar la ecología trófica de la ictiofauna de los lagos de Yahuaraca en la amazonia colombiana a través del uso de diferentes métodos.

Inicialmente se analizaron los cambios en la composición, historias de vida y gremios tróficos de los ensamblajes colectados en los años 1999, 2004, 2005 y 2010, registrándose cambios en cuanto a la composición de las especies y riqueza, pero en general a nivel de manejo de los recursos no se evidenciaron cambios. Respecto al análisis de los gremios tróficos, durante las temporadas de aguas altas y bajas en el periodo de 2010, se registraron cambios en la composición entre los gremios y variaciones en la amplitud del nicho trófico de las especies analizadas, evidenciándose el uso diferencial de los recursos alimenticios consumidos por la ictiofauna. Finalmente con la compilación de datos producto de colectas científicas y registros de pescadores locales se logró describir la red trófica de la ictiofauna durante las temporadas de agua altas y bajas, planteando el beneficio de este tipo de iniciativas para establecer acuerdos para el manejo de los recursos pesqueros amazónicos en Colombia.

Los resultados de esta tesis enfatizan en la alta complejidad de procesos implicados en la permanencia y uso de los recursos de manera diferencial por la ictiofauna de este plano de inundación a lo largo del ciclo hidrológico, que solo pueden ser entendidos a través de la aplicación de diferentes metodologías, entre las que destaca el uso de los conocimientos locales como una fuente primordial de datos. La metodología utilizada puede ser aplicada a otros ecosistemas de los planos de inundación que sustentan a gran parte de la ictiofauna de los ríos del neotrópico.

ABSTRACT

The ichthyofauna of the Amazon River is the most diverse of the freshwater ecosystems of the world, which is the product of evolutionary processes, the generation of diverse habitats, speciation processes and multiple ecological relationships, yet to be understood in order to arrive at an adequate management of this resource by human populations that since time immemorial have been using it both for its consumption, as for other uses with different criteria and valuations. However, for the Colombian Amazonian region, problems have arisen during the last decades due to anthropic action that are affecting the survival and proper functioning of the ecological processes of aquatic ecosystems and the organisms that inhabit them, especially fish. In this sense, this doctoral thesis has focused on analyzing the trophic ecology of the ichthyofauna of the Yahuarcaca lakes in the Colombian Amazon through the use of different methods.

Initially the changes in the composition, life histories and trophic guilds of the assemblages collected in the years 1999, 2004, 2005 and 2010 were analyzed, registering changes in the composition of the species and richness, but in general at the management level of the resources, no changes were evidenced. Regarding the analysis of the trophic guilds, during the high and low water seasons in the 2010 period, there were changes in the composition between the guilds and variations in the amplitude of the trophic niche of the species analyzed, evidencing the differential use of the food resources consumed by the fish fauna. Finally with the compilation of data product of scientific collections and records of local fishermen it was possible to describe the trophic network of the ichthyofauna during the high and low water seasons, proposing the benefit of this type of initiatives to establish agreements for the management of the resources Amazonian fishing boats in Colombia.

The results of this thesis emphasize the high complexity of processes involved in the permanence and use of resources differentially by the ichthyofauna of this floodplain throughout the hydrological cycle, which can only be understood through the application of different methodologies, among which the use of local ecological knowledge as a primary source of data stands out. The methodology used can be applied to other ecosystems of the floodplains that sustain a large part of the ichthyofauna of the neotropical rivers.



CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. ICTIOFAUNA TROPICAL

Los trópicos son uno de los mayores centros de biodiversidad de peces de agua dulce del mundo, donde habitan más de 8400 de las 21000 especies conocidas en la actualidad (Dudgeon 2000; Lundberg 2001). La ictiofauna de la América tropical constituye un grupo faunístico taxonómicamente diferente que se extiende a través de las aguas continentales del centro y sur de América, desde el sur de México hasta el estuario de la Plata en Argentina. Esta ictiofauna ocupa un área de más de 17 millones de kilómetros de bosques tropicales, tierras bajas, zonas estacionales inundables y sabanas, en cuya zona central se encuentra el sistema de la Amazonia que corresponde al mayor sistema de interconexión fluvial del mundo (Albert & Reis 2011).

La Amazonía presenta la mayor diversidad en fauna íctica de agua dulce del mundo, con estimaciones entre 1500 y 3000 especies (Val & Almeida-Val 1995; Henderson & Crampton 1997; Henderson & Robertson 1999; Reis *et al.* 2003, Carvalho *et al.* 2007). Esta gran cantidad de especies está directamente relacionada con diversos factores ambientales y biológicos como el tamaño de la cuenca, gran diversidad de hábitat, altas tasas de especiación y bajas tasas de extinción resultado de un clima tropical estable que ha persistido durante largos períodos de tiempo (Albert & Reis 2011).

Se ha sugerido que los ensamblajes ícticos se encuentran estructurados por una serie de filtros jerárquicos que afectan a nivel regional y local (Arrington & Winemiller 2003), aunque otros investigadores plantean que las asociaciones de peces en los ecosistemas lénticos son estocásticas, con agrupaciones que se estructuran cada nueva estación del año sin un patrón de organización aparente (Lowe-McConnell 1987). Sin embargo, recientes estudios han hallado que factores bióticos y abióticos influyen en la estructura de las asociaciones ícticas. Así, variables ambientales como el oxígeno disuelto y la tolerancia a la hipoxia (Junk, 1983; Winemiller 1996), la cantidad de nutrientes, la química del agua (Cox-Fernandes 1998; Saint-Paul *et al.* 2000; Petry *et al.* 2003), la complejidad del hábitat (Petry *et al.* 2003) y el área de drenaje (Cox-Fernandes 1998), se han sugerido como indicadores que explican la estructura de los ensamblajes ícticos en los sistemas de las planicies de inundación. A partir de investigaciones previas, se ha determinado que en las planicies neotropicales, como las del río Amazonas, el ciclo de inundación asociado a los períodos de alternancia de las estaciones seca

y lluviosa, provocan los mayores cambios en las asociaciones ícticas (Goulding *et al.* 1988; Junk *et al.* 1989; Rodríguez & Lewis 1997).

1.2. ECOSISTEMAS ACUÁTICOS TROPICALES

La Amazonía se caracteriza por presentar una densa red de ambientes interconectados entre sí: grandes cauces de sus afluentes principales, riachuelos y lagos conectados por planicies de inundación y zonas inundables (Motta *et al.* 2008). Teniendo en cuenta la coloración de sus aguas (según Sioli, 1984) y sus características físico-químicas, estos ecosistemas acuáticos han sido clasificados en aguas blancas (coloración marrón y alta concentración de sedimentos suspendidos de origen andino), negras (de color ambarino y baja concentración de sedimentos suspendidos) y aguas claras (de características intermedias). Estas características influyen en la composición y abundancia de los organismos vivos que las habitan. Así, algunas estimaciones indican que más de la mitad de la fauna íctica coloniza las planicies de inundación de las zonas baja y media de los ríos de aguas blancas y la otra mitad las cabeceras de los riachuelos. Las planicies de inundación son sistemas geomorfológicamente complejos, con mayor cantidad de hábitats y productividad que el canal principal del río y, por consiguiente, con una mayor proporción de biodiversidad asociada (Junk & Soares 2001).

El pulso de inundación que se presenta de forma regular anualmente en estos ecosistemas permite el desarrollo de adaptaciones a las periódicas inundaciones y sequías, incrementando la diversidad de especies y permitiendo una mejor utilización de los recursos disponibles en el plano de inundación (Junk 1983; Winemiller 1996; Junk & Soares 2001).

Las planicies de inundación de los ríos de aguas blancas, conocidas localmente como "vegas" en Colombia, "várzeas" en Brasil y "restingas" en Perú (Galvis *et al.* 2006), adquieren mucha fertilidad tras los períodos de ascenso de las aguas, constituyendo nuevos ambientes favorables para la colonización de una rica y diversa ictiofauna, que es aprovechada por la población humana de la región (Junk *et al.* 1997; Bayley 1998; Saint-Paul *et al.* 2000). Los peces son la principal fuente de proteína de las poblaciones humanas amazónicas y un recurso crítico para una opción de desarrollo sostenible (Shrimpton & Giugliano 1979; Ruffino & Isaac 1994; Cerdeira *et al.* 1997). Se ha estimado que en las várzeas se obtiene aproximadamente un 90% de la pesca de subsistencia y comercial de la cuenca del río Amazonas (Bayley 1998).

Determinar cómo suceden los procesos de agrupamiento de las comunidades de peces que se encuentran en los lagos de várzea y el uso que hacen de los recursos tróficos, han sido algunos retos importantes por resolver por la ecología, por ello la inclusión del concepto de los gremios definidos por Root (1967), tiene gran importancia, señalando que las especies tienden a tener modos de vida y adaptaciones similares a través de una historia evolutiva común.

1.3. ASPECTOS SOBRE LA GÉNESIS DE LA VÁRZEA

La llanura de inundación del río Amazonas y sus afluentes de origen andino (várzea), ocupa parte de la Amazonia central. Está flanqueada por una secuencia de pantanos e importantes extensiones de depósitos bancarios, con cintas de sedimentos y depresiones que conservan los antiguos patrones de flujos en relación con el canal principal. Son extensas llanuras que exhiben texturas erosivas y sedimentarias en alternancia continua (Aprile & Darwich 2013).

La generación de los recientes planos de inundación o várzeas estuvo fuertemente influenciada por los cambios de nivel de los mares en los períodos glaciares. Los ríos de origen andino, debido a su alta sedimentación, llenaron sus valles rápidamente, formando las várzeas (Sioli 1984; Aprile *et al.* 2013). Los procesos de erosión y sedimentación son muy intensos, dando lugar a depósitos anuales superiores a 1m/año. El proceso de sedimentación no uniforme que se presenta en la várzea conduce a patrones morfológicos complicados. Así los lagos de los planos de inundación, de acuerdo con sus orígenes pueden ser: lagos de canales abandonados del cauce principal del río, lagos de diques laterales, lagos en las depresiones formadas por acumulación desigual de los sedimentos y finalmente lagos laterales en terrenos no inundables adyacentes formados en el área de las desembocaduras de los pequeños afluentes por barreras de sedimentos del río principal (Hutchinson 1957).

Los procesos de erosión son responsables de la alta concentración de materia en suspensión transportados desde tierras altas a diversos canales en la llanura de inundación. Este sedimento se acumula en las áreas de la depresión mayor, reduciendo aún más los canales hasta provocar el aislamiento de los lagos de los cauces principales. En estas áreas, los sedimentos predominantemente de arena y limo también son responsables de la construcción de los bancos pequeños entre el río y lagos. Los aportes de agua y de las sustancias suspendidas a los lagos de la várzea provenientes del río principal se realizan por diversos canales de distribución. El proceso de desarrollo natural de los diques tiende a elevar las orillas de los ríos por encima del

nivel de la llanura de inundación, generando cambios en las condiciones ambientales para el desarrollo de las comunidades biológicas de estos ecosistemas (Aprile *et al.* 2013). En el sector medio del río Amazonas, en el tramo que corresponde a Colombia, se encuentran los lagos de Yahuaraca, donde se desarrolló el presente trabajo.

1.4. INVESTIGACIONES LIMNOLÓGICAS EN LOS LAGOS DE YAHUARCACA

Desde los años 90 se han desarrollado diferentes trabajos de grado, tesis y proyectos de investigaciones sobre diferentes aspectos limnológicos en los lagos de Yahuaraca. Entre los aspectos analizados destacan la caracterización de los tipos de aguas amazónicas (Duque 1993; 1997; Duque *et al.* 1997) y su calidad como fuente para consumo humano (Ríos-Villamizar & Duque 2010) así como sobre los cambios en la dinámica e hidrología de estos cuerpos de agua (Aldana & Daza 2005; Posada-García 2005; Salcedo-Hernández *et al.* 2012; Torres-Bejarano *et al.* 2013). Otro importante objeto de estudio ha sido la ecología del fitoplancton y su relación con el ciclo hidrológico (Bahamon 1994; Alvarado 1998; Núñez-Avellaneda & Duque 2001; Gómez 2008; Montenegro 2008; Palma 2011). Respecto al perifiton se han realizado estudios sobre los procesos de colonización tanto en sustratos artificiales (Castillo 2000; 2006; Gantiva 2000) como naturales (Ordóñez 2002; Andramunio-Acero 2013). De manera similar se han investigado las comunidades del zooplancton (Andrade-Sossa 2001; Rodríguez 2003; 2008; Torres-Bejarano 2006; Solarte 2008; Vélez 2008; Andrade-Sossa *et al.* 2011; Cupitra 2011; Gómez 2013).

Con relación a las comunidades de macroinvertebrados, se han adelantado estudios sobre sus roles tróficos (Bolívar 2001) y respecto a las de macrófitas se han investigado los fisiotipos presentes en los lagos (Duque 1993) y aspectos ecológicos de la planta *Utricularia foliosa* (Sanabria-Aranda *et al.* 2006).

En cuanto a los flujos de energía se han realizados estudios sobre la productividad primaria (Lagos 1997; Alba 2011) y finalmente se ha abordado la estructura y composición de las redes tróficas de los lagos durante la temporada de aguas bajas (Andamunio-Acero & Caraballo 2012).

1.5. INVESTIGACIONES ICTIOLÓGICAS EN LOS LAGOS DE YAHUARCACA

Los trabajos sobre la ictiofauna en los lagos de Yahuaraca, se iniciaron en los años 90 con la investigación de Jiménez (1994), quién caracterizó las comunidades que habitan en los gramalotes (*Paspalum* sp.) y bajo las macrófitas acuáticas, realizando un registro de 131 especies. Posteriormente, dentro del proyecto de investigación Colombo-Español: “Peces de la región de Leticia”, se realizaron las pesquias de Santos (2000) y Vejarano (2000) entre cuyos principales resultados destaca la colecta de 134 especies de las cuales 57 fueron nuevos registros para la amazonia colombiana. Además, se determinó que la variación de la composición de la comunidad íctica era debida a las fluctuaciones del pulso hídrico de los lagos por la influencia del río Amazonas, y que las especies detritívoras constituyen un alto porcentaje de los individuos colectados, demostrando su importancia ecológica como base de las cadenas alimenticias. Los resultados de estos estudios concluyeron que la oferta de recursos tróficos, así como las estrategias reproductivas de los peces de este sistema lacustre, tienen una estrecha relación con las fluctuaciones en el nivel de las aguas de los lagos y en definitiva con el pulso hídrico anual.

En la pesquisa realizada por Prieto-Piraquive (2006) se analizaron, entre otros aspectos, las características bio-ecológicas para 92 especies ícticas entre las que más de 50 son de importancia para la pesca de consumo y/o comercial. Los documentos compilatorios de Galvis *et al.* (2006; 2007) sobre aspectos taxonómicos y ecológicos de la ictiofauna amazónica presente en los ambientes de quebradas, lagos y río Amazonas en el sector colombiano, registraron información para más de 150 especies. Posteriormente, en el documento de Prieto-Piraquive *et al.* (2010), se analizaron en detalle aspectos de la composición, abundancia, ictiomasa y estacionalidad durante un ciclo hidrológico, reportando como resultados la mayor presencia de individuos e ictiomasa durante las aguas en descenso, el mayor aporte a la ictiomasa por las especies detritívoras y que la mayoría de las especies fueron estacionales en cuanto a su permanencia en los lagos durante el ciclo hidrológico. Aspectos relativos a las fuentes alimenticias y la estacionalidad de los recursos alimenticios han sido objeto de estudios más recientes (Van Vliet 2012; Bonilla-Castillo & Agudelo 2013; Prieto Piraquive *et al.* 2015).

Las redes tróficas en las aguas dulces del Neotrópico son complejas por la gran variedad de organismos que las conforman en los diferentes ecosistemas analizados. La producción alóctona del bosque inundable, las macrófitas acuáticas y algas, suplementada por la entrada

de nutrientes del río, son las fuentes de producción de los recursos que llegan a los niveles superiores de la red trófica (Winemiller 1996; 2005).

Sin embargo, a pesar de la gran abundancia de las macrófitas, los peces raramente las consumen directamente (Forsberg *et al.* 1993). Los análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno realizados sugieren que el consumo ocurre indirectamente a través de la vía del detrito, particularmente por medio de la cadena que une al detrito con los peces detritívoros y a los peces piscívoros que los consumen (Winemiller 2005).

La ictiofauna amazónica, explota gran variedad de fuentes tróficas que van desde invertebrados sésiles, como esponjas, pasando por larvas de insectos, vertebrados y vegetales. Esta diversidad de tipos de alimento también va acompañada de una gran variedad de estrategias alimenticias y adaptaciones morfológicas (Val & de Almeida-Val 1995). Estas fuentes de recursos presentan grandes variaciones estacionales lo que, junto a la dependencia de hábitat de las especies, resulta en una escasa especialización y la gran mayoría de las especies son generalistas. Así pues, aunque algunas especies pueden presentar un grado de preferencia por cierto tipo de alimento, la mayoría usan diferentes tipos de alimento de acuerdo a su disponibilidad durante el ciclo hidrológico (Carvalho *et al.* 2007).

La distribución de los organismos en las redes tróficas sirve para determinar los factores que determinan la productividad y biomasa dentro de un nivel trófico (Elton 1927; Lindeman 1942; Oksanen *et al.* 1981), aspectos fundamentales para la comprensión de los patrones de producción en diferentes ecosistemas acuáticos (Graneli *et al.* 1990).

La interacción entre los ambientes acuáticos y terrestres en la várzea también se presenta en las redes tróficas, de manera que el bosque inundable en las temporadas de inundación aporta gran cantidad de recursos tróficos para los peces, y las macrófitas acuáticas sirven también como fuente de alimento para organismos tanto acuáticos como terrestres (Junk 1983; Sioli 1984). En términos generales el tipo y cantidad de alimento disponible para los peces en la várzea sufre grandes cambios debido a los cambios hidrográficos, que ocurren periódicamente en estos ecosistemas (Sioli 1984).

En general, la carencia de estudios sobre redes tróficas en los ecosistemas acuáticos del Neotrópico, respecto a las zonas templadas, no permite realizar un análisis de los procesos reguladores de los flujos de energía en estos ambientes.

1.6. ACERCA DE LAS PESQUERIAS

Un importante aspecto de la investigación ictiológica en este sector del trapecio amazónico colombiano se refiere a las pesquerías, tanto artesanales como comerciales. Debido a la importancia del puerto de Leticia, por su ubicación estratégica como sitio de acopio de la pesca, desde la década de los 60`s se han realizado trabajos de análisis de la actividad pesquera, iniciados por Cordini y Plata (1963) (en Agudelo *et al.* 2000), quienes registraron tanto las artes utilizadas como los volúmenes de pescado que se desembarcaban mensualmente en el puerto.

La productividad del recurso pesquero de la zona de Leticia ha sido investigada entre otros por: Morales (1979); Valderrama (1982; 1988; 1989); Botero y Lozano (1983); Bernal y Rodríguez (1989) y Medrano (1990), (citados por Agudelo *et al.* 2000), quienes identificaron artes y métodos de pesca, especies de importancia comercial, zonas de pesca y composición de las capturas. En el año 1985, la Organización Ingenieros Geógrafos Asociados (IGA), realizó una evaluación pesquera en los lagos de Yahuaraca y el sector del río Amazonas comprendido ente Leticia y el río Javarí en Brasil, dada la importancia de este sistema lagunar como uno de los ambientes más importantes para las comunidades humanas ribereñas cercanas a Leticia, las cuales aprovechan la pesca como principal fuente de proteína animal.

Valderrama *et al.* (1993), analizaron los volúmenes de extracción de productos pesqueros, organizaciones de pescadores, artes utilizadas y especies comercializadas en los principales centros de acopio en la Amazonía, así como la reglamentación vigente en pesca para esta zona. Además, plantearon la oportunidad del trabajo conjunto entre entidades de investigación, de fomento y de legislación, para beneficio del producto y la sostenibilidad de la actividad comercial. La pesca ornamental, comercial y la actividad piscícola en el sector colombiano del Amazonas, fueron analizados por Anzola (1997), quien señaló el desaprovechamiento de las infraestructuras acuícolas.

La importancia de los recursos del bosque inundable, presente en sectores como los de los lagos de Yahuaraca y las migraciones longitudinales por el canal principal del río Amazonas, fueron analizadas por Ruiz (1994), para cinco especies ícticas (*Prochilodus nigricans*, *Mylossoma duriventris*, *Brycon cf melanopterus*, *Schizodon fasciatus* y *Pterygoplichthys punctatus*) de importancia comercial en el mercado de Leticia. González y Varona (1994) también desarrollan una investigación similar para el tucunare (*Cichla ocellaris*) y el carahuasú (*Astronotus ocellatus*), especies que se colectan también en los lagos de Yahuaraca para su consumo local y comercialización. La importancia de las pesquerías locales como fuente nutricional y de

ingreso económicos para las comunidades locales también ha sido objeto de estudios desde los inicios del presente siglo (Duque *et al.* 2008, Prieto-Piraquive 2006; 2012 a; b)

1.7. USO Y CONOCIMIENTO DE LOS RECURSOS PESQUEROS POR LA ETNIA TICUNA

Desde los primeros tiempos del poblamiento humano de los interfluvios del río Amazonas, la actividad pesquera ha tenido una gran importancia como fuente alimenticia y como actividad alrededor de la cual han girado aspectos míticos, sociales y culturales para los pueblos indígenas.

Entre las principales etnias presentes en el sector del trapecio amazónicas que han sustentado su economía con actividades extractivas como la caza y la pesca tanto en el río Amazonas como en sus planos de inundación, están los Ticuna, Cocama, Yagua, Uitotos quienes han tenido procesos de movilidad y diferentes etapas de poblamiento desde el siglo XVII, en diferentes sectores de la Amazonia que les han permitido sobrevivir hasta la actualidad (Ochoa *et al.* 2006).

La etnia Ticuna es la de mayor presencia tanto en el trapecio como en la amazonia colombiana y tiene una gran tradición pesquera inicialmente en las quebradas, pero luego en los grandes ríos y planos de inundación, producto de los desplazamientos a los que fueron sometidos (Vieco & Oyuela 1999).

La primera pesquisa con la que se inició la recopilación de los conocimientos biológicos y pesqueros de las etnias del trapecio amazónico colombiano se realizó con el trabajo de Prada (1987) en la comunidad Ticuna de San Martín, en el Parque Nacional Amacayacu, registrando 110 especies de peces en las capturas. Posteriormente, en la zona próxima a Leticia, en el año 2003, se adelantó una investigación enfocada a conocer el manejo de los recursos naturales con énfasis en los pesqueros, realizado por las etnias Ticuna y Cocama del resguardo de La Playa (Damaso s/f). Posteriormente se llevó a cabo una cartilla compilatoria de la información biológica de 86 especies acuáticas, mediante fichas elaboradas e ilustradas por los indígenas (Damaso *et al.* 2009). También se plantearon pautas de manejo sostenible de las pesquerías de autoconsumo y comerciales para los lagos de Yahuaraca a partir de la visión local indígena (Damaso *et al.* 2009).

Los trabajos de Prieto-Piraquive (2012 a; b) registraron cerca de 150 especies de peces de las cuales los indígenas de la comunidad de La Playa reconocen unas 80 que son utilizadas para

consumo. Este conocimiento está principalmente enfocado sobre las especies de consumo humano. La tradición pesquera de esta etnia en ríos y lagos les permite diferenciar claramente las especies que habitan en estos ambientes y conocer datos de su biología, hábitat, alimentación, época reproductiva, estacionalidad y abundancias, entre otras características. En estos documentos también se realiza una aproximación cuantitativa entre el conocimiento científico sobre los aspectos tróficos de los peces colectados en estos lagos y el conocimiento local de los pobladores indígenas, apreciándose una complementariedad entre ambos.

1.8. OBJETIVOS

En base a lo expuesto anteriormente, el presente estudio tuvo como objetivo general determinar, a través del uso de diferentes herramientas de la ecología trófica, cuáles son las fuentes y recursos tróficos utilizados por el ensamblaje íctico en lagos del plano de inundación del río Amazonas, en el sector colombiano, durante temporadas del ciclo hidrológico. Más específicamente, los objetivos concretos fueron:

- a) Analizar los cambios en la composición de los ensamblajes ícticos en lagos del plano de inundación del río Amazonas colombiano durante las distintas fases del ciclo hidrológico anual.
- b) Examinar la relación entre la dieta y la estructura trófica de las especies ícticas colectadas durante las temporadas de aguas altas y bajas.
- c) Establecer las relaciones tróficas y flujos de energía que sustentan a la ictiofauna de un lago de inundación, durante un ciclo hidrológico, utilizando información científica y del conocimiento local.

Cada uno de estos objetivos se desarrolla en los sucesivos capítulos de la presente tesis.

1.9. REFERENCIAS

- Agudelo, E., Y. Salinas, C. Sánchez, D. Muñoz-Soza, J. Alonso, M. Arteaga, O. Rodríguez, N. Anzola, L. Acosta, M. Nuñez-Avellaneda & H. Váldez. 2000. Bagres de la Amazonia colombiana: Un recurso sin fronteras. Fabrè, N., J. Donato & J. Alonso. (Eds.). Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Bogotá. 252 pp.
- Alba, Á. 2011. Productividad primaria y estructura de la comunidad fitoplanctónica y su relación con la dinámica hidrológica en el sistema de lagos Yahuaraca. Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá.
- Albert, J & R, Reis. 2011. Historical biogeography of neotropical freshwater fishes. University of California Press. 338 pp
- Aldana, M & E, Daza. 2005. Dinámica fluvial del río Amazonas sector colombiano (casos específicos isla Moncagua - isla La Fantasía). Tesis de pregrado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Alvarado, L. 1998. Respuesta de la comunidad fitoplanctónica del lago Yahuaraca (Amazonía Colombiana) al enriquecimiento con nitrógeno y fósforo en incubaciones in vitro. Tesis de pregrado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Andrade-Sossa, C. 2001. Efectos de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura de la comunidad de rotíferos planctónicos en el lago Yahuaraca (Río Amazonas – Colombia). Tesis de maestría. Universidad de los Andes. Bogotá. p. 45
- Andrade-Sossa, C., M. García-Folleco, C. Rodríguez-Munar, S. Duque & E. Realpe. 2011. Efectos de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura del ensamblaje de rotíferos en el lago Largo (Sistema Yahuaraca-llanura de inundación del río Amazonas-Colombia). *Caldasia*, 33 (2): 499-517.
- Andramunio-Acero, C & P. Caraballo. 2012. Análisis de las relaciones tróficas en un lago de inundación de la Amazonia colombiana. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, 4(1):102-120.
- Andramunio-Acero C. 2013. Dinámica sucesional y ecología trófica de la comunidad perifítica en dos ambientes del sistema lagunar de Yahuaraca (Amazonas, Colombia). Tesis de grado. Universidad Nacional de Colombia – sede Amazonía. Leticia, Amazonas. 87 p.
- Anzola, N. 1997. Evaluación de la actividad pesquera. Capítulo 7: Estructura y dinámica social, cultural y económica de área PAT. Zonificación ambiental para el Plan Modelo Colombo – Brasileiro (Eje Apaporis – Tabatinga: PAT). IGAC. Santafé de Bogotá.
- Arrington, D & K. Winemiller. 2003. Diel changeover in sand-beach fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Journal of Fish Biology* 63:442–459
- Aprile, F & A. Darwich. 2013. Nutrients and Water-Forest Interactions in an Amazon Floodplain Lake : An Ecological Approach. *Acta Limnologica Brasiliensia* 25, no. 2: 169–82.
- Aprile, F., A. Darwich, G. Siqueira, A. Ribeiro & V. Santos. 2013. Hydrological Characterization of a Whitewater Lake at Amazon Floodplain - Brazil. *Int. Res. J. Environment Sci.* 2, no. 8: 44–53
- Bahamón, N. 1994. Estudio limnológico con énfasis en la comunidad de fitoplancton en algunos lagos de inundación del río Amazonas (Colombia) [Tesis de pregrado]. [Bogotá (Colombia)]: Universidad Nacional de Colombia. p 120.
- Bayley, P. 1998 Aquatic Biodiversity and Fisheries Management in the Amazon. Desk study. FAO. 55 p.

- Bolívar, A. 2001. Estudio del aporte de biomasa de los macroinvertebrados asociados a macrofitos en sistemas fluviolacustres Amazónicos (Leticia, Amazonas). Trabajo de grado. Carrera de Ecología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá.
- Bonilla-Castillo, C. & E. Agudelo. 2013. Diagnostico Socioeconómico y Biológico Pesquero del Sistema Lagunar de Yahuaraca, Río Amazonas, Departamento de Amazonas. Leticia.
- Castillo, C. 2000. Productividad y biomasa fitoperifítica en los Lagos de Tarapoto y Yahuaraca (Amazonas-Colombia). Tesis Maestría en Ecología. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Castillo, C. 2006. Productividad y biomasa fitoperifítica en los lagos Yahuaraca y Tarapoto (Amazonas-Colombia). Revista Ambiental Agua, Aire y Suelo. Universidad de Pamplona. 1:59-68.
- Carvalho, L., J. Zuanon & I. Sazima. 2007. Natural history of the Amazon fishes *in* International Commission on Tropical Biology and Natural Resources, Eds. Del Claro, K., P. Oliveira., V. Rico-Gray., A. Ramirez., A. Almeida., A. Bonet., F. Rubio., F. Consoli., F. Morales., J. Nakajima., J. Costello., M. Sampaio., M. Quesada., M. Morris., M. Palacios., N. Ramirez., O. Marcal., R. Ferraz., R. Marquis. R. Parentoni, S. Rodriguez & U. Luttge *in* Encyclopedia of Life Support Systems. Eolss Publishers.
- Cerdeira, R., G. Rufino & M. Isaac. 1997 Consumo de pescado e outros alimentos pela população ribeirinha do lago Grande de Monte Alegre, PA – Brasil. Acta Amazônica, 27(3): 213-228.
- Cox-Fernandez, C. 1998. Detrended canonical correspondence analysis (DCCA) of electric fish assemblages in the Amazon. Pp. 21-39. In: A. L. Val y V. M. F. Almeida-Val, (Eds.). Biology of Tropical Fishes. Manaus, INPA.
- Cupitra, O. 2011. Influencia del pulso de inundación y la conectividad sobre el ensamblaje del zooplancton en el sistema de lagos Yahuaraca (Amazonia colombiana). Tesis de grado. Facultad de Ciencias Exactas y Educación, Departamento de Biología. Universidad Del Cauca. Popayán. p. 58.
- Damaso, J. (s/f). La Playa y los lagos de Yahuaraca en la Amazonia Colombiana. Tropenbos-Colombia. 27 pp.
- Damaso, J., A. Ipuchima & A. Santos. 2009. Conocimiento local indígena sobre los peces de la Amazonia. Lagos de Yahuaraca. U. Nacional de Colombia. 68 pp.
- Dudgeon D. 2000. Large-scale hydrological changes in tropical Asia: Prospects for riverine biodiversity. Bioscience, 50: 793-806.
- Duque, S. 1993. Inventario, caracterización y lineamientos para la conservación de los humedales del Departamento del Amazonas. INDERENA y Universidad Nacional de Colombia. Leticia.
- Duque, S. 1997. Tipificación limnológica de algunos lagos de la Amazonía Colombiana a través de la composición, biomasa y productividad del fitoplancton. Tesis de maestría- Línea Ecología. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Duque, S., E. Ruiz, J. Gómez & E. Roessler. 1997. Limnología. Capítulo 2. Zonificación ambiental para el Plan Modelo Colombo – Brasileiro (Eje Apaporis – Tabatinga: PAT). IGAC. Santafé de Bogotá.
- Duque, S., E. Prieto – Piraquive, A. Bolívar, J. Damaso, A. Ipuchima, B. Corrales, E. Carrizosa, C. Granado – Lorenzo y C. Rodríguez. 2008. Manejo sostenible de las pesquerías de los lagos de Yahuaraca (Amazonia colombiana): una mirada desde el conocimiento local. En: Pinedo, D &

- C. Soria. (Eds). El manejo de las pesquerías en los ríos tropicales de Sudamérica. Mayol ediciones S.A. ISBN 978-958-8307-49-7
- Elton, C. 1927. Animal ecology. Sidwick and Jackson, London.
- Forsberg, B., C. Araujo-Lima, L. Martinelli, R. Victória, & J. Bonassi. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the Central Amazon. Ecology 74: 643 – 652.
- Galvis G., J. Mojica, S. Duque, C. Castellanos, P. Sánchez-Duarte, M. Arce, A. Gutiérrez, L. Jiménez, M. Santos, S. Vejarano-Rivadeneira, F. Arbeláez, E. Prieto & M. Leiva. 2006. Peces del medio Amazonas. Región de Leticia. Serie de Guías Tropicales de Campo N° 5.
- Galvis, G, P. Sánchez-Duarte, L. Mesa-Salazar, Y. López-Pinto, M Gutiérrez, A Gutiérrez-Cortés, M Leiva & C. Castellanos. 2007. Peces de la Amazonia Colombiana con énfasis en especies de Interés Ornamental. Sanabria-Ochoa, A., P. Victoria-Daza & I. Beltran (Eds).
- Gantiva, J. 2000. Composición fitoperifítica durante el proceso de colonización de sustratos artificiales, en dos períodos hidrológicos (sistema de Lagos de Yahuaraca, Amazonía Colombiana). Trabajo de grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Gómez, M. 2008. Dinámica espacial y temporal de la comunidad fitoplanctónica en el lago Yahuaraca, Planicie de inundación del río Amazonas. Tesis de maestría, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.
- Gómez C. 2013. Efecto del enriquecimiento de nitratos y fosfatos sobre la diversidad y densidad de rotíferos en un diseño experimental in situ (lago de Yahuaraca, Amazonas) Departamento de Biología, Universidad del Cauca, Popayán, 69 pp.
- González, C. & M. Varona. 1994. Estudio bioecológico de Tucunare (*Cichla ocellaris*) y el Acarahuazu (*Astronotus ocellatus*) en la zona de influencia de Leticia Amazonas. Trabajo de Grado. Universidad Nacional de Colombia.
- Goulding M., M. Carvalho & E. Ferreira. 1988. Río Negro, rich life in poor water. The Hague, SPB Academic Publishing.
- Graneli, E., K. Wallstrom, U. Larsson, W. Graneli & R. Elmgren. 1990. Nutrient Lunitation of primary production in the Baltic Sea area. Ambio 19:142-151.
- Henderson, P. & W. Crampton, W. 1997. A comparison of fish diversity and abundance between nutrient-rich and nutrient poor lakes in the upper Amazon. In: Journal of Tropical Ecology (13): 175-198
- Henderson, P. & B. Robertson. 1999. On structural complexity and fish diversity in an Amazonian floodplain. Pp. 45-58. In: Padoch C., J. Ayres, M. Pinedo-Vasquez & A. Henderson (Eds). Várzea: Diversity, Development and Conservation of Amazonia's Whitewater Floodplains. New York, New York Botanical Garden Press.
- Hutchinson, G. 1957. A treatise on limnology. Vol.1. Geography, physics and chemistry. Wiley, New York, 1015 pp. Junk, W., P. Bayley, R. Sparks. 1989: The flood pulse concept in river floodplain systems. In Doge, D. (Ed.), Proc. Int. Large River Symp. (Lars) – Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 106: 110–127.

- IGA Ltda. (Ingenieros Geográficos Asociados). 1985. Peces y Pesquerías. En: Determinación de parámetros biológicos de la zona de influencia de la terminal distribuidora de productos que se construya en Leticia. Memoria Técnica. Ecopetrol. Bogotá. Inédito.
- Jiménez, L. 1994. Estructura trófica de la comunidad íctica ubicada en el gramalote sobre la orilla colombiana del río Amazonas. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 63 p.
- Junk, W. 1983. As águas da região amazônica. In: Satali E., Schubart H., Junk, W.J., & A. Oliveira (Eds): Amazonía desenvolvimento, integração e ecología. CNPq, editora brasileira. Brasília.
- Junk, W., P. Bayley & R. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems: Proceedings of the International Large River Symposium. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 106:110-127.
- Junk, W., M. Soares & U. Saint-Paul. 1997. The fishes pp. 385-408. En: W. Junk (ed.) The Central Amazon floodplain, Ecology of Pulsating System, Ecological Studies 126, Springer, Berlin.
- Junk, W & M. Soares. 2001. Freshwater fish habitats in Amazonia: State of knowledge. management and protection. Aquatic Ecosystem Health and Management. (4). 437-451.
- Lagos, L. 1997. Productividad primaria fitoplanctónica en el Lago Yahuaraca (Amazonía Colombiana). Trabajo de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Lindeman, R. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23 (4): 399-417
- Lowe-McConnell, R. 1987. Ecological Studies in Tropical Fish Communities. Cambridge, Cambridge University Press.
- Lundberg J. 2001. Freshwater riches of the Amazon. Natural History, 110: 36-43.
- Montenegro, D. 2008. Efecto del enriquecimiento con nutrientes en la dinámica del fitoplancton del lago ecuatorial Yahuaraca, Amazonas – Colombia. Tesis de pregrado, Universidad de Magdalena, Santa Marta.
- Motta G, Lopes E, Siqueira-Souza F, Beltrão H, Yamamoto K, Carvalho C. 2008. Peixes de lagos do medio río Solimões.
- Núñez-Avellaneda M, S. Duque. 2001. Fitoplancton en algunos ríos y lagos de la Amazonia Colombiana. En: Franky C & C. Zárate (Eds). Imani Mundo: Estudios en la Amazonia colombiana. Bogotá (Colombia): Unibiblos. p. 305-335.
- Ochoa G, Wood A, Zárate C. 2006. Puerto Nariño: Un pueblo que se mira en el río-Retos al desarrollo sustentable en los municipios amazónicos. Bogotá: Publicaciones ILSA.
- Ordóñez, Y. 2002. Estructura de la comunidad de algas epifitas en dos macrofitas (*Paspalum repens* y *Polygonum densiflorum*) en los Lagos de Yahuaraca (Amazonas-Colombia). Escuela de postgrado. Departamento de Ciencias Biológicas. Universidad de los Andes. Bogotá.
- Oksanen, L., S. Fretwell, J. Arruda & P. Niemela. 1981. Exploitation ecosystems in gradient of primary productivity. American Naturalist 118(2):240-261.
- Palma L. 2011. Efecto de la conectividad del río Amazonas en la ecología del fitoplancton en lagos amazónicos [Tesis de maestría]. [Leticia (Colombia)]: Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia. p. 81

- Petry, P., P. Bayley & D. Markle. 2003. Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology*, 63:547- 579.
- Posada-García, L. (Ed.). 2005. Ejecución de obras de encauzamiento, extensión y mejoramiento de las condiciones de operación del muelle flotante Victoria Regia del municipio de Leticia, Amazonas. Medellín: UN Sede Medellín & INVIAS, contrato 073 - 2002.
- Prada S. 1987. Acercamientos etnopiscícolas con los indios Ticuna del Parque Nacional Natural Amacayacu, Amazonas (Colombia). Universidad Nacional de Colombia.
- Prieto-Piraquive, E. 2006. Caracterización de la pesquería en las lagunas de Yahuaraca (Amazonas, Colombia) y pautas para su manejo sostenible. Tesis Maestría. Universidad Ezequiel Zamora, Guanare. 113 p.
- Prieto-Piraquive, E., O. Castillo, O; Bolívar, B. Corrales, C. Granado-Lorencio & S. Duque. 2010. Composición, abundancia y biomasa de la íctiofauna de los lagos de Yahuaraca (Amazonia colombiana) durante un ciclo hidrológico. *Imanimundo IV: Remando a varias manos. Investigaciones desde la Amazonia colombiana*. 223-239. ISBN 978-958-98806-7-8.
- Prieto-Piraquive, E. 2012a. Los hijos de Yoi: Pescadores y peces de los lagos de Yahuaraca. Ensamblaje íctico, pesquerías artesanales y conocimiento local indígena en un lago de várzea en la Amazonia colombiana. ISBN 978-3-8473-6065-0. 133 pp
- Prieto-Piraquive, E. 2012b. La ruta de Yutá: Asociación íctica de los lagos de Yahuaraca. ISBN 978-3- 659-00608-1. 79 pp.
- Prieto-Piraquive, E. S. Duque & A. Sabogal. 2015. Estructura trófica del ensamblaje íctico de los lagos de Yahuaraca, Amazonas, Colombia. *Mundo Amazónico* 6(2):67-85
- Reis, R. S. Kullander & C. Ferraris. 2003. Check List of Freshwater Fishes of South and Central America. EDPUCRS.
- Ríos-Villamizar, E. & S. Duque. 2010. "Calidad del agua y aspectos hidrológicos de la quebrada Yahuaraca: especial énfasis en su función como fuente abastecedora para la ciudad de Leticia, sur de la Amazonia colombiana". En: Duque, S & M. Tobón (Eds). *Remando a varias manos. Investigaciones de la Amazonia Colombiana. Imani Mundo IV*, pp. 201-222. Leticia: Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia.
- Rodriguez, M. & J. Lewis. 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs*, 67:109-128.
- Rodríguez C. 2003. Cambios en la estructura de la comunidad de rotíferos en el lago Yahuaraca. Planicie de inundación del Río Amazonas Trabajo de grado. Departamento de Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogota. p. 122.
- Rodríguez, C. 2008. Spatial vs temporal zooplankton variation in an amazonian floodplain lake (Yahuaraca-Amazonas, Colombia). IBED-UvA. Biological Sciences/Ecology and Evolution/Tropical Ecology. Tesis de maestría. p. 17.
- Root, R. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-Gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-349.
- Ruffino, M. & V. Isaac. 1994 Las pesquerías del bajo Amazonas: problemas de manejo y desarrollo. Venezuela. *Acta Biológica*, 15(2): 37-46.

- Ruiz, O. 1994. Algunos aspectos de la biología de cinco especies ícticas *Prochilodus nigricans* (Agassiz, 1839), *Mylossoma duriventris* (Cuvier 1818), *Brycon cf melanopterus*, (Cope 1871), *Schizodon fasciatus* (Agassiz, 1829), *Pterygoplichthys punctatus* (Kner, 1854) y caracterización básica del mercado pesquero en Leticia. Tesis Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Saint-Paul, U., J. Zuanon, M. Villacorta, M. García, N. Fabré, U. Berger & W. Junk. 2000. Fish communities in central Amazonian white and blackwater floodplains. *Environmental Biology of Fishes*. 57:235-250.
- Salcedo-Hernandez, M., S. Duque, L. Palma, A. Torres-Bejarano, A. Montenegro, D. Bahamon, L. Nixon, L. Lagos, L. Alvarado, M. Gomez & A. Alba. 2012. "Ecología Del Fitoplancton Y Dinámica Hidrológica Del Sistema Lagunar de Yahuaraca, Amazonas, Colombia: Análisis Integrado de 16 Años de Estudio." *Mundo Amazonico* 3: 9-42. doi:10.5113/ma.3.19125.
- Sanabria-Aranda, L., A. González-Bermúdez, N. Torres, C. Guisande, A. Manjarrés- Hernández, V, Valoyes-Valois, J. Díaz-Olarte, C. Andrade-Sossa & S. Duque. 2006. Predation by the tropical plant *Utricularia foliosa*. *Freshwater Biology* 51: 1999-2008
- Santos, M. 2000. Aspectos ecológicos de las cinco especies dominantes en la laguna de Yahuaraca, Leticia, Colombia. Trabajo de grado Universidad nacional de Colombia. Bogotá.
- Shrimpton, R. & R. Giugliano 1979. Consumo de alimentos e alguns nutrientes em Manaus. *Acta Amazônica*, 9(1): 117-141.
- Sioli, H (Ed.).1984. The Amazon Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Springer. 80 pp.
- Solarte, E. 2008. Diversidad alfa y beta de microcrustáceos planctónicos (copépodos y cladóceros) en las dimensiones longitudinal, lateral y temporal del sistema de lagos Yahuaraca, Amazonia Colombiana. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Exactas y Educación, Departamento de Biología. Universidad Del Cauca. Popayán. p. 119.
- Torres-Bejarano, A. 2006. Ecología funcional del fitoplancton en el sistema de lagos Yahuaraca (Leticia-Amazonas). Tesis de pregrado, Universidad Pedagógica Nacional, Bogotá.
- Torres-Bejarano, A., S. Duque & P. Caraballo-Gracia. 2013. Heterogeneidad Espacial Y Temporal de Las Condiciones Físicas Y Químicas de Dos Lagos de Inundación En La Amazonia Colombiana. *Actual Biol* 35 (98): 63-76.
- Val, A. & V. de Almeida-Val. 1995. *Fishes of the Amazon and their Environment: Physiological and Biochemical Aspect*. Berlin, Springer-Verlag.
- Valderrama, M., M. Estrada, I. Beltran & F. Diaz. 1993. Ordenación y desarrollo de la pesca y acuicultura en la Amazonia colombiana y presentación de una propuesta de reglamentación. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura. Bogotá. 19 pp.
- van Vliet, K. 2012. La Relación Entre Los Peces Vegetación de La Várzea Y Usos Directos Recomendaciones Al Plan de Ordenacion Y Manejo de La Microcuenca de La Quebrada Yahuaraca.
- Vejarano, S. 2000. Ictiofauna de la laguna de Yahuaraca y aspectos tróficos y reproductivos de cinco especies predominantes. Trabajo de grado Universidad nacional de Colombia. Bogotá.

- Vélez, A. 2008. Diversidad alfa y beta de rotíferos limnéticos en las dimensiones longitudinal y temporal de los lagos amazónicos Yahuaraca y Yavari. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Exactas y Educación, Departamento de Biología. Universidad del Cauca. Popayán. p. 101.
- Vieco J, Oyuela A. 1999. La Pesca entre los Ticuna: historia, técnicas y ecosistemas. Boletín Antropol. 13:73-99.
- Winemiller, K. 1996. Dynamic diversity in fish assemblages of tropical rivers. Pp. 99-134. In: M. L. Cody y J. A. Smallwood, (Eds.). Long Term Studies of Vertebrate Communities. London, Academic Press.
- Winemiller, K. 2005. Floodplain river food webs: generalizations and implications for fisheries management. Pages 285- 309 in: R. L. Welcomme and T. Petr, (eds.). Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries Volume 2. Mekong River Commission, Phnom Penh, Cambodia .



CAPÍTULO II. ÁREA DE ESTUDIO

CAPÍTULO II. ÁREA DE ESTUDIO

2.1. LOCALIZACIÓN

El sistema de los lagos de Yahuaraca (Figura 1) se localizan a los $4^{\circ} 11' 48''$ LS y $69^{\circ} 57' 19''$ LW, a una altitud de unos 82 m.s.n.m, y a dos kilómetros al oeste de la ciudad de Leticia, capital del departamento del Amazonas (Andramunio-Acero & Caraballo 2012; Prieto-Piraquive 2012a; Torres-Bejarano *et al.* 2013). El sistema está constituido por 17 lagos interconectados por canales naturales (Salcedo-Hernández *et al.* 2012; Torres-Bejarano *et al.* 2013) entre los que destacan por su extensión Lago largo, Taricaya, Boa-Anaconda y Pozo Hondo (Figura 1).

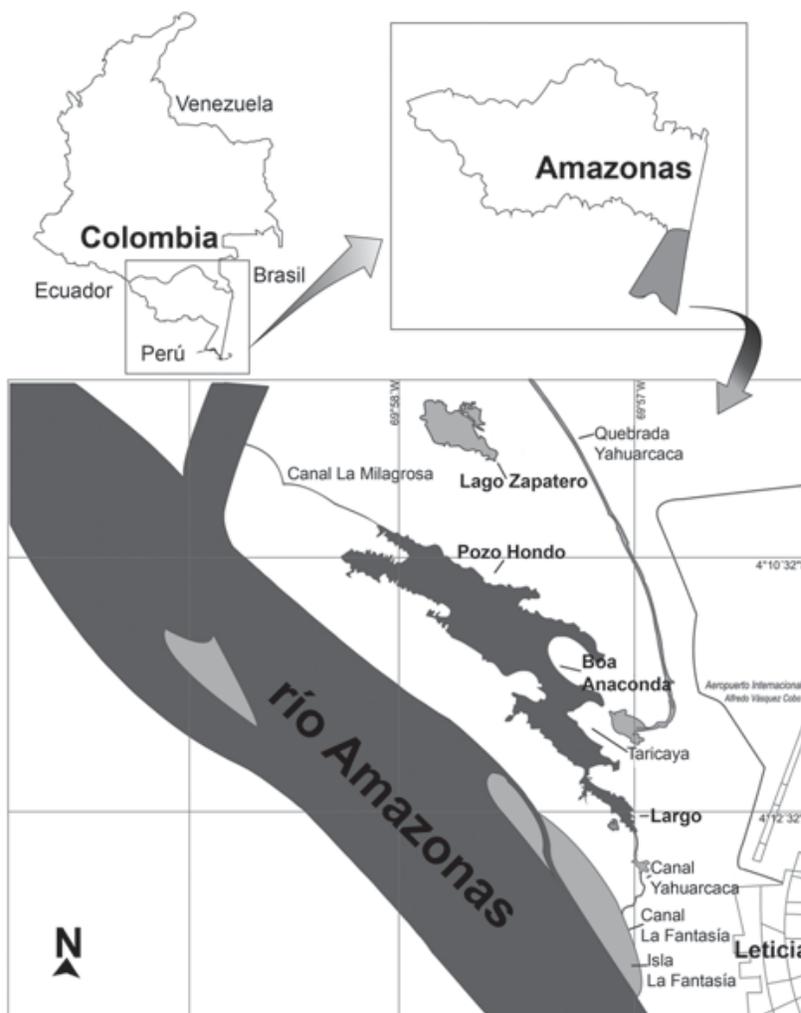


Figura 1. Ubicación de los lagos de Yahuaraca. Fuente: Torres-Bejarano *et al.* (2013).

2.2. CLIMA

La región amazónica se encuentra influenciada por el paso de la zona de convergencia intertropical -ZCIT- que determina los momentos de mayor pluviosidad durante el año. La precipitación media anual de la zona de Leticia es de 3241 mm (valor medio desde 1968 a 1993) y presenta un comportamiento monomodal (Rangel & Luengas 1997). Este comportamiento genera cambios de nivel de las aguas del río Amazonas en el sector de Leticia entre 9 y 13 metros (Figura 2), pero periódicamente (entre cinco a siete años) se presentan crecidas excepcionales (conocidas localmente como "conejeras"), que pueden llegar a los 18 metros en la vertical (Galvis *et al.* 2006), sin embargo, en los últimos diez años se han presentado eventos extremos de niveles mínimos del río (en 2005 y 2010) y de inundaciones por encima de los niveles máximos históricos (en 2012 y 2015), lo cual parece responder a los efectos del cambio climático global.

En la zona de Leticia se presentan generalmente niveles de aguas altas entre marzo y mayo, con desborde entre abril y mayo, descenso pronunciado entre junio y julio, y aguas bajas desde agosto hasta noviembre para, posteriormente, ascender lentamente con períodos intermitentes de lluvias (conocidos localmente como "repiquetes"), desde octubre hasta febrero, cuando nuevamente alcanza los niveles altos (Figura 2).

La temperatura media anual se mantiene alrededor de los 25 °C con mínimos de 24 °C y máximos de 28 °C (Rangel & Luengas 1997).

2.3. GEOMORFOLOGÍA

Según los reportes del IGAC (1979) y Botero (1999) la várzea o vega, es un paisaje aluvial presente en las áreas bajas y planas con pendientes mínimas en los ríos amazónicos. Los lagos de Yahuaraca corresponden al subpaisaje del complejo de orillares y basines actuales, formado por la retención del río Amazonas, por depósitos aluviales de su propio curso (Botero 1999).

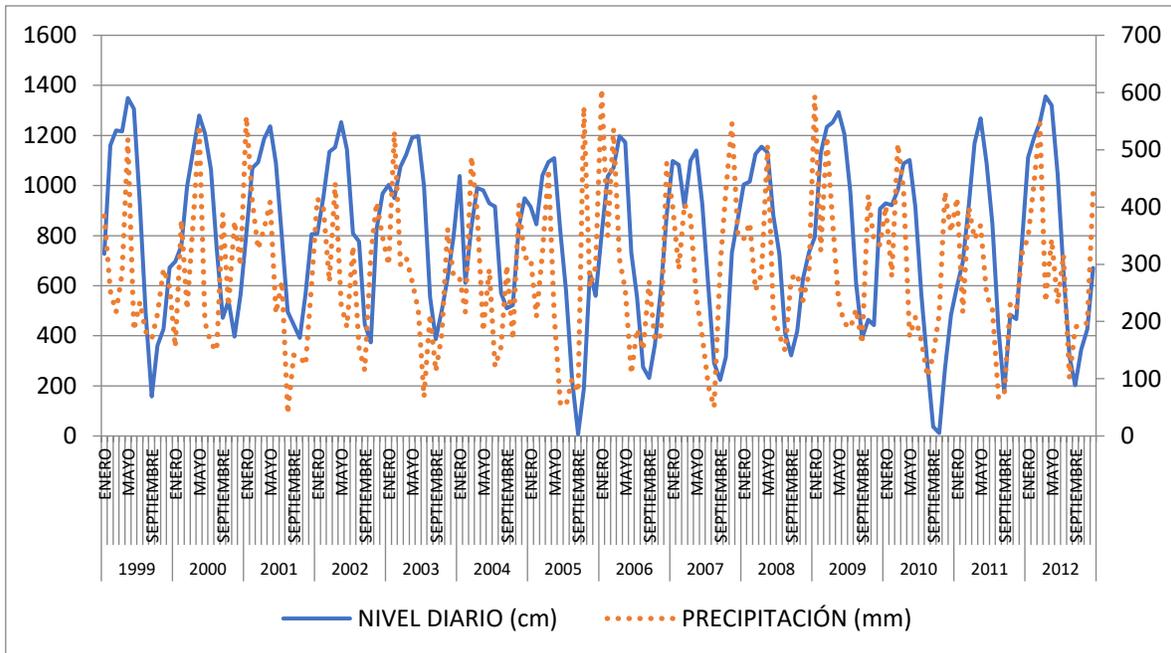


Figura 2. Niveles promedio de precipitación (puntos) y nivel del río Amazonas (línea) en la zona de Leticia durante el período 1999 a 2012. Fuente: IDEAM (2015) y DIMAR (2015)

La historia geológica de estos planos de inundación data del cuaternario, a finales del Pleistoceno, cuando los sedimentos formaron las actuales zonas de várzea y lagos laterales (Castillo-Leon 2006). Los lagos corresponden a un conjunto de cauces y orillares, entre un brazo secundario del río Amazonas y terrazas recientes, siendo uno de los pocos sectores de planicie aluvial amazónica en la orilla colombiana (Galvis *et al.* 2006)

En la actualidad, el sistema está constituido por 17 lagos interconectados por canales naturales. Sus cuatro lagos principales y en los que se realizaron los muestreos del presente trabajo son: Largo, Taricaya, Boa Anaconda y Pozo Hondo (Figura 1). Las aguas de los lagos son abastecidas principalmente por el río de acuerdo a los tipos de conexión definidos por Paira y Drago (2007). El sistema presenta dos maneras de unirse con el río Amazonas:

- 1) conexión directa, permanente y de doble flujo a través del canal natural de Yaharcaca, entre el canal de La Fantasía y el lago Largo (Figura 1), la cual aporta agua a los lagos entre los meses de octubre a marzo y drena al río entre junio y septiembre. El ciclo se completa con el desborde de todo el sistema, que sobrepasa la barra que separa los lagos del río en el mes de abril y donde se ubican las comunidades indígenas de La Playa y La Milagrosa

- 2) conexión directa y temporal con el río conocida como el canal natural de La Milagrosa, con dirección única hacia los lagos (Figura 1) y que aporta al sistema en aguas medias y altas (Andrade-Sossa *et al.* 2011; Salcedo-Hernandez *et al.* 2012; Torres-Bejarano *et al.* 2013). Sin embargo, el lago también recibe agua por el aporte de quebradas como la de Yahuaraca, que desemboca en los lagos (Prieto-Piraquive 2012c).

2.4. DINÁMICA HIDROLÓGICA

La hidrología en este sector medio del río Amazonas, se caracteriza por el ascenso de los ríos hacia la segunda mitad de diciembre debido a la influencia del hemisferio climático sur, a excepción del propio Amazonas-Solimões que se inicia un poco antes al recoger las aguas de los ríos Ucayali y Marañon provenientes de los Andes en Perú, los cuales inician el período lluvioso en octubre (Domínguez 1985).

En términos generales la dinámica que se ha registrado para estos lagos de várzea es la siguiente: durante el final de la temporada de aguas bajas, en los meses de octubre a noviembre, no hay flujo del río Amazonas hacia sus planos de inundación, por el contrario estos drenan hacia el río y sus niveles dependen del flujo freático y del aporte tanto superficial como freático de las tierras altas laterales, ya que en ellas desembocan los arroyos de tierra firme. Esto provoca que durante este período del año se presenten las mayores diferencias entre los valores de conductividad entre el río y sus lagos de inundación (Galvis *et al.* 2006).

Cuando comienza el crecimiento del río por el incremento de las lluvias en el flanco oriental de los Andes, los valores de conductividad y de otras variables físicas (profundidad, transparencia, sólidos disueltos) se incrementan rápidamente y las diferencias con los valores registrados en los lagos se hacen mayores, hasta el momento en que el río logra desbordarse hacia sus planos de inundación aportándoles los nutrientes y materiales en suspensión, provocando que los valores de conductividad de los lagos se vayan incrementando paulatinamente. Sin embargo, los del río van disminuyendo, dado que parte de los nutrientes son absorbidos por la vegetación tanto acuática como terrestre inundada la cual, al mismo tiempo, actúa como un filtro que retiene el material en suspensión (Galvis *et al.* 2006; Torres-Bejarano *et al.* 2013).

Por otra parte, las aguas pobres en nutrientes tanto superficiales como freáticas provenientes de las tierras altas, que bordean la planicie de inundación, tienden a diluir las aguas aportadas por el río (Galvis *et al.* 2006; Salcedo-Hernández *et al.* 2012).

En la temporada de aguas altas, los lagos estabilizan su nivel de inundación y las aguas tienden a volverse más transparentes por decantación tomando un color ambarino. Al iniciarse el descenso de las aguas, el caudal del río disminuye rápidamente, pero no así su turbidez y conductividad, cuyo descenso es más gradual. A mediados de julio el río baja su nivel, que suele ser máximo durante el mes de septiembre, una vez que se suspende el flujo superficial del río hacia los lagos, y aumenta la influencia de las escorrentías tanto freáticas como superficiales que drenan desde las terrazas altas. Sin embargo, el descenso de la conductividad es bastante gradual mientras se diluyen y absorben los nutrientes acumulados. Posteriormente cuando el río inicia su período de ascenso (finales de noviembre) y represa el flujo proveniente de los lagos, la transparencia comienza a aumentar. Durante esta época y hasta mediados de marzo, cuando las aguas del río ascienden y comienzan a penetrar por las bocas de los lagos, las aguas toman una coloración ambarina, se detecta la máxima transparencia, y los valores más bajos de conductividad. (Torres-Bejarano *et al.* 2013). Hacia enero, cuando el río comienza a ascender, se detectan los máximos valores de conductividad y turbidez por lavado de los suelos de la cordillera, que persiste hasta marzo, cuando empieza a desbordarse hacia los lagos y ocasiona un incremento de la conductividad en el sistema lacustre (Torres-Bejarano *et al.* 2013). En el período de aguas en ascenso y altas, es frecuente que ocurran variaciones importantes en el nivel del río, durante los cuales puede llegar a invertirse el sentido del flujo y los lagos drenan hacia el río Amazonas (observación personal).

Los lagos de Yahuaraca son, por tanto, sistemas dinámicos y cambiantes en el tiempo, cada uno de ellos representa momentos históricos por donde pasó el cauce del río en tiempos anteriores. Así, teniendo en cuenta la edad de estos lagos se pueden diferenciar los más recientes de los más antiguos en el siguiente orden: Largo, Taricaya, Boa-Anaconda y Hondo.

Hasta la década de los 70, el flujo del río a los lagos se realizaba directamente, sin ningún tipo de barrera física (Figura 3), y solo había un canal, denominado de la Fantasía, que permitía que el río siempre mantuviese niveles de profundidad adecuados para la navegabilidad durante todo el año. Mas tarde comenzó a formarse por sedimentación la denominada Isla de la Fantasía (Figura 4), que ha tenido una rápida evolución desde su formación hace unos cuarenta años y que ha generado cambios en la hidrología de los lagos, los cuales son alimentados en la actualidad por los aportes provienen del canal denominado de La Milagrosa (Salcedo-Hernández *et al.* 2012). Esta situación ha generado cambios en la navegabilidad del río, el cual solo puede ser utilizado por embarcaciones mayores durante la temporada de aguas altas entre los meses de marzo e inicios de junio.



Figura 3. Fotografía aérea de los Lagos de Yahuarcaca en la década de los años 70. (Fuente: Archivo laboratorio Limnología Amazónica).



Figura 4. Fotografía aérea de los Lagos de Yahuarcaca en la década de los años 90. (Fuente: Archivo laboratorio Limnología Amazónica).

A medida que continuaron creciendo la isla y la barra de arena que cierra paulatinamente el cauce interno de la isla, los lagos perdieron la dinámica de cambio en sus volúmenes de agua. Así, los lagos cada vez presentan mayor tiempo de aislamiento durante los períodos de aguas descendentes y aguas bajas, y durante los períodos de aguas ascendentes la entrada de las aguas blancas provenientes del río Amazonas es cada vez más lenta.

En la presente década se ha evidenciado un incremento en el tamaño de la isla de la Fantasía, en la cual se ha generado un nuevo lago (Figura 5), así como la formación de nuevas barras de material sedimentario. Estos cambios probablemente cambiarán la dinámica de llenado de los lagos de Yahuaraca por parte del río Amazonas, generará un nuevo lago más externo a los actuales y modificará la dinámica de los lagos más internos, con el consecuente impacto ecológico sobre los procesos de recolonización íctica en este plano de inundación (Prieto-Piraquive 2012a).



Figura 5. Fotografía aérea de los Lagos de Yahuaraca en 2012. (Fuente: Google Earth. Archivo laboratorio Limnología Amazónica).

2.5. HIDROQUÍMICA DE LAS AGUAS AMAZÓNICAS

Los ríos de la cuenca amazónica, difieren no solamente en su morfología y dinámica sino también en las propiedades físicas y químicas de sus aguas (Sioli 1950; 1965; 1984), que son clasificadas principalmente para los ríos de la Amazonia brasilera de la siguiente forma:

- Aguas blancas (denominados ríos de "agua branca"), de origen andino, con alguna turbidez, coloración ocre, poca transparencia (entre 0.10-0.50 m), siendo los más importantes el río Amazonas-Solimões y el río Madeira.
- Aguas claras, de aguas más transparentes (1.10-4.30 m), que los de aguas blancas y coloración verde a verde oliva. Ejemplo de ellos son los ríos brasileiros Tapajós y Xingú.
- Aguas negras (denominados ríos de "agua preta"), originados en los escudos brasilero y guyanes, también con mayor transparencia que los ríos de aguas blancas, pero menor que la de los ríos de aguas claras (1.30-2.90 m). Su coloración suele oscilar entre verde oscuro y un color café. Ejemplos importantes de este tipo de aguas amazónicas son el río Negro en Brasil y el Guainía en Colombia.

Siguiendo la clasificación de Sioli (1950), los ríos amazónicos ricos en materiales suspendidos se denominan ríos de aguas blancas. Estos ríos difieren en las características químicas respecto a los otros tipos de aguas amazónicas, tales como valores altos del pH (entre 6 y 7) y mayor cantidad de sustancias inorgánicas disueltas (Sioli 1984). La mayoría de los ríos de aguas blancas amazónicas, han desarrollado una franja amplia de planicies de inundación (várzeas), que se caracterizan por tener aguas con una relativa alta concentración de nutrientes minerales y de sedimentos, lo que da lugar a una alta productividad tanto de la fase terrestre como la acuática, comparada con las zonas aledañas no inundables.

Se suele considerar que los ríos blancos procedentes de los Andes, tienen abundante materia en suspensión y alta conductividad, sin tener en cuenta la gran heterogeneidad geológica de la cordillera y del aporte que estos reciben de la planicie amazónica a través de las fuentes de agua que allí se originan. Así, las características químicas del agua del sistema son producto de dos entradas diferentes: el río Amazonas y la quebrada Yahuaraca. El río Amazonas presenta características de aguas blancas (Nuñez-Avellaneda & Duque 2001) con pH próximo a la neutralidad (7,6), conductividades altas ($135-220 \mu\text{S cm}^{-1}$) y transparencia baja (alrededor de 17 cm), en contraste con las aguas negras de la quebrada de Yahuaraca, que presenta valores

de pH más ácidos (6,0-6,8), valores bajos de conductividad (20-62 $\mu\text{S cm}^{-1}$) respecto al río y mayor transparencia con valores que oscilan entre 30 a 70 cm (Torres- Bejarano *et al.* 2013).

Dado que el sistema de los lagos de Yahuaraca forma parte de la várzea del río Amazonas, sus características hidroquímicas cambian durante los diferentes períodos del ciclo hidrológico anual (Junk *et al.* 1989). En aguas altas este sistema lenticó aumenta su mineralización por el aporte del río. La transparencia en general presenta valores altos, a pesar de la cantidad de sólidos suspendidos provenientes del Amazonas, debido a que rápidamente sedimentan en el fondo del lago, por lo que al inicio de la inundación se espera una menor transparencia que irá aumentando con el transcurso de la temporada de aguas altas. La deficiencia de nutrientes durante esta época puede deberse a procesos de advección, dilución e incremento de las lluvias y a su utilización por parte de las macrófitas y las algas no planctónicas (Furch & Junk 1997); Salcedo-Hernandez *et al.* 2012).

En temporada de aguas bajas, la conductividad se ve reducida debido a la desconexión de los lagos con el río y al aporte de aguas negras de la quebrada Yahuaraca (Duque *et al.* 1995). La transparencia presenta sus menores valores por la gran cantidad de sólidos disueltos y en suspensión provenientes de la materia orgánica en descomposición aportada al sistema durante las aguas altas, y a un menor volumen de agua que los contiene, lo cual además favorece la mezcla continua de la columna de agua por efectos del viento y la lluvia. Los valores de nutrientes alcanzan su máximo en esta temporada debido a la alta evaporación, las heces de las aves y la descomposición de las macrófitas y de la materia orgánica proveniente del bosque (Furch & Junk 1997). El proceso de desnitrificación representa una pérdida importante de nitrógeno para el sistema, elemento que parece ser el factor limitante para la producción de los lagos de Yahuaraca la mayor parte del año, aspecto que ha sido ya comentado para otros lagos del Neotrópico (Forsberg 1984; Sioli 1984).

El sistema lacustre de Yahuaraca ha presentado variaciones en el tipo hidroquímico de agua de acuerdo a los cambios que han ocurrido en sus conexiones. Hace una década, durante la temporada de aguas bajas, los cuatro lagos (Largo, Taricaya, Boa-Anaconda y Hondo) presentaban condiciones de aguas negras, mientras que en aguas altas el lago más externo o más cercano al río (lago Largo) mostraba aguas blancas, y los lagos internos (Taricaya, Boa-Anaconda y Hondo) conservaban las características de sus aguas negras (Duque *et al.* 1995). Con la nueva conexión a través del canal de La Milagrosa, se mantiene el patrón en temporada

de aguas bajas, pero en aguas altas todos los lagos presentan las características de aguas blancas, dado al mayor aporte de aguas del río (Salcedo-Hernández *et al.* 2012).

Durante el ciclo hidrológico 2010-2011, coincidiendo con la toma de muestras para desarrollar el presente trabajo, Torres-Bejarano *et al.* (2013), llevaron a cabo el estudio hidroquímico de los lagos de Yahuaraca con el fin de caracterizar las distintas fases limnológicas (aguas altas, de descenso, bajas y de ascenso). Los resultados mostraron diferencias significativas para el oxígeno disuelto, transparencia y temperatura del agua y se puso de manifiesto el cambio de la dinámica hidrológica del sistema Yahuaraca.

2.6. REFERENCIAS

- Andramunio-Acero C & P. Caraballo. 2012. Análisis de las relaciones tróficas en un lago de inundación de la Amazonia colombiana. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, 4(1):102-120.
- Andrade-Sossa C, Garcia-Folleco M, Duque S, Realpe E. 2011. Efectos de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura del ensamblaje de rotíferos en el lago largo (sistema Yahuaracacallanura de inundación del río Amazonas - Colombia). *Caldasia* 33:519-537.
- Botero P. 1999. Paisajes fisiográficos de Orinoquia-Amazonia (ORAM) Colombia. Análisis Geográficos.
- Castillo-Leon C. 2006. Productivity and biomass fitoperifítica in the lakes Yahuaracaca y Tarapoto (Amazonas-Colombia). *Rev. Ambient. Aire, Agua y Suelo*.
- DIMAR. 2015. Datos de los niveles del río Amazonas en el puerto de Leticia 1999-2013.
- Dominguez, C. 1985. Amazonia Colombiana Vision general. Fondo de Promoción de la Cultura del Banco Popular, 274 p
- Duque S, Ruiz J, Gómez J, Roessler E. 1995. Tipificación ecológica de ambientes acuáticos en la amazonia colombiana (eje Apaporis-Tabatinga). In: Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasilero (Eje Apaporis-Tabatinga: PAT). Instituto Geográfico Agustín Codazzi IGAC. p. 69-134.
- Forsberg B. 1984. Nutrient processing in Amazon floodplain lakes. *Verh. Int. Ver. Limnol.*:1294-1298.
- Furch K, Junk W. 1997. Physicochemical conditions in the floodplains. In: Junk W, editor. *The central amazon floodplain: Ecology of a pulsating system*. Berlin: Springer. p. 69-108.
- Galvis G, Mojica J, Duque S, Castellanos C, Sánchez-Duarte P, Arce M, Gutiérrez A, Jiménez L, Santos M, Vejarano-Rivadeneira S, et al. 2006. Peces del medio Amazonas Región de Leticia. Colombia CI, editor.
- IDEAM. 2015. Datos de los niveles del río Amazonas y precipitación en la región de Leticia durante el período 1999-2012.
- IGAC .1979. La Amazonia colombiana y sus recursos, Proyecto Radargramétrico del Amazonas-PRORADAM.
- Junk W, Bayley P, Sparks R. 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems. In: *Proceedings of the International Large River Symposium*. p. 110-127.
- Núñez-Avellaneda M, Duque S. 2001. Estudio del Fitoplancton en ambientes acuáticos de la Amazonia colombiana. In: Franky C, Zarate C, editors. *IMANI MUNDO estudios en la Amazonia colombiana*. Editorial Unibiblos. p. 305-336.
- Paira A, Drago E. 2007. Origin , Evolution , and Types of Floodplain. In: Iriondo M, Paggi J, Parma M, editors. *The Middle Paraná river:Limnology of a Subtropical wetland*. Springer-Verlag. p. 53-81.
- Prieto-Piraquive E. 2012a. Los hijos de Yoi: Pescadores y peces de los lagos de Yahuaracaca. Saarbrücken: Editorial Academica Española.

- Prieto-Piraquive E. 2012c. Peces de la quebrada Yahuaraca (Amazonas, Colombia) Aproximaciones ecológicas. Saarbrücken: Editorial Academica Española.
- Rangel E, Luengas B. 1997. Clima-Aguas. In: IGAC, editor. Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo - Brasileño (Eje Apaporis- Tabatinga PAT). Bogotá: Editorial Linotipia. p. 47-68.
- Salcedo-Hernandez M, Duque S, Palma L, Torres-Bejarano A, Montenegro D, Bahamon N, Lagos L, Alvarado L, Gomez M, Alba A. 2012. Ecología del fitoplancton y dinámica hidrológica del sistema lagunar de Yahuaraca, Amazonas, Colombia: Análisis integrado de 16 años de estudio. Mundo Amazónico.
- Sioli H. 1950. Das Wasser im Amazonasgebiet. Fortschr 26:274-280.
- Sioli H. 1950. Das Wasser im Amazonasgebiet. Fortschr 26:274-280.
- Sioli H. 1965. Bemerkung sur typologie amazonischer flüsse. Amazoniana 1:74-83.
- Sioli H. 1984. The Amazon Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Dordrecht: Dr W.Junk Publishers.
- Torres- Bejarano A, Duque S, Caraballo-Gracia P. 2013. Heterogeneidad espacial y temporal de las condiciones físicas y químicas de dos lagos de inundación en la Amazonia colombiana. Actual Biol 35:63-76.



CAPÍTULO III. CAMBIOS TEMPORALES EN LOS ENSAMBLAJES ÍCTICOS DE LOS LAGOS DE YAHUARCACA

CAPÍTULO III. CAMBIOS TEMPORALES EN LOS ENSAMBLAJES ÍCTICOS DE LOS LAGOS DE YAHUARCACA

3.1. INTRODUCCIÓN

Un importante objetivo de la investigación ecológica es la comprensión de los factores y procesos que rigen la distribución de las especies y sus patrones para coexistir. Los procesos que controlan la estructura de los ensamblajes ícticos se han clarificado a través del uso de modelos conceptuales simples (Schlosser 1987; Tonn *et al.* 1990; Jakson *et al.* 1992). La mayoría de esos modelos relacionan la estructura de los ensamblajes con factores abióticos, interacciones entre las especies y eventos biogeográficos (Schlosser 1987; Rahel & Hubert 1991; Kodric-Brown & Brown 1993).

La variedad de especies y su estructuración en las comunidades son el producto de procesos complejos (Chase 2003; Leibold *et al.* 2004; Fernandes *et al.* 2013) que involucran factores propios del sitio donde se desarrolla la comunidad (factores locales), así como las características del paisaje en el cual se ubican (factores regionales).

En algunas investigaciones ecológicas se han considerado solo las características locales como determinantes de la estructuración de dichas comunidades, rechazando otros factores como los regionales, biogeográficos e históricos (Ricklefs 1987). Sin embargo, otros estudios, han reportado que la organización del ensamblaje de peces está influenciada por diferentes factores ecológicos que operan a diferentes escalas espaciales y temporales (Rosenzweig 1985; Thompson 2009; Montaña & Winemiller 2010).

Los pulsos estacionales hídricos provocan cambios predecibles en los ambientes y se ha planteado que posiblemente éste sea el principal factor controlador de la biota en ambientes tropicales (Junk 1980; 1996; Junk *et al.* 1989; Wantzen *et al.* 2008). En ese contexto los peces han desarrollado estrategias (historia de vida, comportamentales, morfológicas y tróficas, entre otras) para utilizar esos hábitats (Winemiller 1992; Polis *et al.* 1996; Lytle & Poff 2004). Estas fluctuaciones estacionales periódicas también pueden actuar como filtro en la persistencia de especies y generar cambios de las comunidades ícticas (Poff *et al.* 1997; Naiman *et al.* 2008; Mims & Olden 2012).

Historias de vida

Los procesos de adaptación de los organismos para el establecimiento en diferentes ecosistemas de agua dulce, han originado la crea

ción de estrategias o historias de vida representadas como un conjunto de rasgos coevolucionados que permiten a las especies superar de manera exitosa diversos problemas ecológicos (Winemiller 1989; Winemiller & Taphorn 1989; Mims & Olden 2012; 2013).

Diferentes estudios comparativos en ambientes tanto dulceacuícolas como marinos identificaron, a partir de características demográficas como supervivencia, fecundidad, inicio y duración de la reproducción y el tamaño de los oocitos, tres estrategias de vida primaria (Winemiller 1992; Polis *et al.* 1996; Ponton & Mérona 1998; King & McFarlane 2003; Mims *et al.* 2010; Olden & Kennard 2010; Camargo *et al.* 2015), para llegar a unos criterios de mayor aplicabilidad a diferentes ecosistemas acuáticos de agua dulce. Winemiller y Rose (1992) propusieron los siguientes atributos biológicos y de hábitat asociados con las tres estrategias de historia de vida: Los estrategas oportunistas (r_1): peces de cuerpo pequeño con maduración temprana, baja fecundidad por evento de desove y baja supervivencia juvenil y típicamente habitantes de hábitats sometidos a perturbaciones frecuentes e intensas. Los estrategas periódicos (r_2): peces de gran tamaño con maduración tardía, alta fecundidad por evento de desove y baja supervivencia juvenil (es decir, sin atención parental) y habitantes de ambientes estacionales, periódicamente adecuados con espacios grandes (parches) y temporales (estacionalidad) de alta heterogeneidad. Los estrategas de equilibrio (k) son peces de cuerpo pequeño a mediano, con edad de maduración moderada, baja fecundidad por evento de desove y alta supervivencia de juveniles (es decir, proporciona cuidado parental) y típicamente habitantes de ambientes con baja variación en la calidad del hábitat e interacciones bióticas fuertes.

Cambios en la estructura trófica de los ensamblajes ícticos en ambientes estacionales

En los ambientes de la várzea, las fluctuaciones durante el ciclo hidrológico generan cambios en la oferta y disponibilidad de los recursos tróficos (Junk 1997), así como en su cantidad y calidad (Junk *et al.* 1989), por lo que la ictiofauna que allí se desarrolla debe tener adaptaciones fisiológicas, anatómicas y/o comportamentales para la utilización eficiente de esos recursos alimenticios durante las temporadas que sean más propicias (Val & Almeida-Val 1995; Neves dos Santos *et al.* 2008). En el río Amazonas y sus planos de inundación, los alimentos van a tener un origen tanto autóctono proveniente de la productividad acuática como alóctono originado en los ecosistemas terrestres circundantes. Sin embargo, la disponibilidad y su importancia relativa para los peces va a cambiar a lo largo del ciclo hidrológico, debido a que los procesos de expansión y contracción del ecosistema van a determinar cambios en la extensión del hábitat acuático así como en los procesos productivos de los recursos, los cuales finalmente van a generar cambios en la

estructura de los ensamblajes ícticos de estos ambientes (Welcomme 1985; Lowe-McConnell 1999; Mérona & Rankin-de-Mérona 2004; Galvis *et al.* 2006).

El objetivo de este capítulo fue analizar los cambios en la composición de los ensamblajes ícticos de los lagos de Yahuaraca en las distintas fases del ciclo hidrológico anual durante cuatro ciclos entre los años 1999 y 2010.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Para establecer la composición de los ensamblajes ícticos de los lagos de Yahuaraca y su variación estacional, se compilaron las colectas de 15 series de registros durante las cuatro fases del ciclo hidrológico anual (aguas en ascenso, altas, en descenso y bajas), en los años 1999 (por dificultades logísticas este año no se pudo realizar la colecta en aguas bajas), 2004, 2005 y 2010, en los lagos Largo, Taricaya, Boa-Anaconda y Pozo Hondo (Figura 1). Para la estimación de los registros de la cantidad de especies presentes en estos lagos también se utilizaron datos puntuales que no se utilizaron para el compilado de las 15 series de registros.

Las colectas se realizaron con diversos artes de pesca (red monofilamento de 2 2/2, 3 y 4 pulgadas, atarrayas de 2 metros de diámetro, redes de arrastre de 6 metros de longitud x 2 metros de altura y ojo de malla de 0.5 cm, jamas manuales de nylon) para tratar de obtener la mayor cantidad de especies en los hábitats presentes en cada temporada.

Para definir los períodos de aguas en ascenso, altas, en descenso y bajas, se obtuvieron los datos de nivel del río Amazonas de la estación Nazareth y de precipitación del período 1999 a 2012 de la estación Vásquez Cobo de Leticia, (DIMAR 2015; IDEAM 2015) (Figura 2).

Para la clasificación de los órdenes de los peces recolectados se siguió, en general, la propuesta de Nelson (2006), con las excepciones de los Characiformes para lo cual se siguió a Gery (1977), y para Gymnotiformes y Siluriformes la clasificación de Reis *et al.* (2003).

Para la identificación taxonómica de las especies, se utilizaron descripciones y claves taxonómicas tanto generales como específicas de la zona de estudio de (Gery 1977; Taphorn 1992; Mago-Leccia 1994; Machado-Allison & Fink 1996; Galvis *et al.* 2006; 2007; Motta *et al.* 2008; Santos *et al.* 2006; Damaso *et al.* 2009). Para establecer las categorías de riesgo de las especies colectadas se utilizó la propuesta de Mojica *et al.* (2012).

Para la revisión y clasificación por historias de vida se utilizaron las categorías utilizadas para otros ambientes acuáticos suramericanos (r1: oportunista, r2: estacional, k: en equilibrio) (Winemiller 1989; 1992; Taphorn 1992). Los gremios tróficos fueron clasificados según distintas fuentes bibliográficas (Motta *et al.* 2008; Galvis *et al.* 2006;

2007; Prieto-Piraquive 2012b; 2012c; Damaso *et al.* 2009; Prieto-Piraquive *et al.* 2010) en zooplanctívoro, piscívoro, omnívoro, herbívoro, detritívoro y carnívoro.

ANÁLISIS DE LOS DATOS

Para determinar la similitud de las comunidades ícticas entre las temporadas y los años de muestreo se utilizó el índice de Jaccard. El análisis de los ensamblajes durante los años de muestreo se realizó a través de un análisis de correspondencia simple (ACS), y se aplicaron pruebas de Chi ² para detectar diferencias entre los gremios por historias de vida y por gremios tróficos. Todas las pruebas se realizaron a través del software PAST (Hammer *et al.* 2001). Para determinar la eficiencia de muestreo de los ensamblajes durante los años y temporadas registradas se utilizó el software EstimateS (Colwell *et al.* 2004). Los estimadores de Chao 1 y Ace trabajan con las observaciones de las especies (presencia-ausencia) y permite determinar las especies que solo se hallaron una vez (singleton) o dos veces (doubletones). Chao 2 es un estimador basado en la incidencia, o sea datos de presencia-ausencia de una especie en una muestra dada (Colwell *et al.* 2004).

3.3. RESULTADOS

Se colectaron un total de 18603 individuos pertenecientes a 206 especies incluidas en 138 géneros, 38 familias y 13 ordenes (Figura 6). Del total de especies, 12 de ellas (5.83 %) presentan alguna categoría de riesgo para sus poblaciones (Tabla 1).

En cuanto a la distribución taxonómica (Tabla 1), el orden predominante fue el de los Characiformes (41.2%), seguido de los Siluriformes (35%) y los Perciformes (10.1%). Otros ordenes como Beloniformes, Pleuronectiformes y Tetraodontiformes tuvieron una baja representatividad en los muestreos (menor del 5%).

Las familias predominantes fueron Characidae (19.4%), Cichlidae (9.23%), Doradidae (8.25%) y Curimatidae (8.73%). El resto de familias tuvieron valores por debajo del 8% del total del ensamblaje registrado.

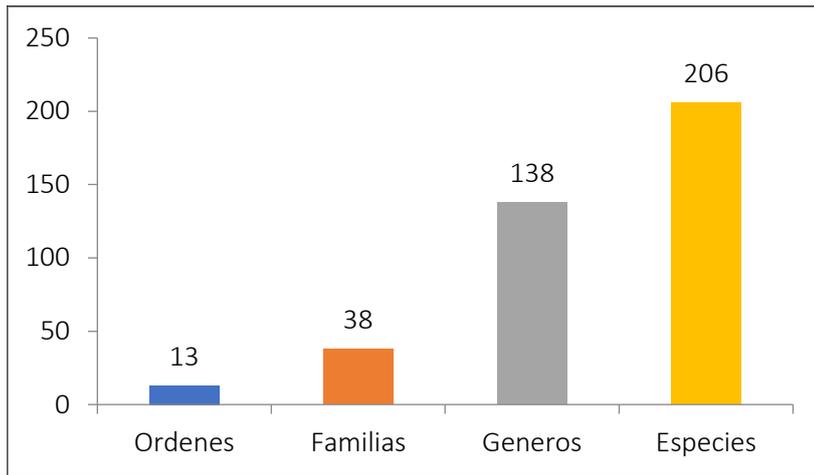


Figura 6. Taxonomía del total del ensamblaje íctico registrado en los lagos de Yahuaracaca

A nivel taxonómico, se apreciaron cambios en la composición, con algunas especies que solo se colectaron en una temporada durante los años de registro (Figura 7). Durante el registro de colectas del año 1999, solo se pudieron cuantificar tres temporadas, la mayor cantidad de especies colectadas se halló durante la temporada de aguas en ascenso, los menores registros se hallaron durante la temporada de aguas en descenso durante 2005.

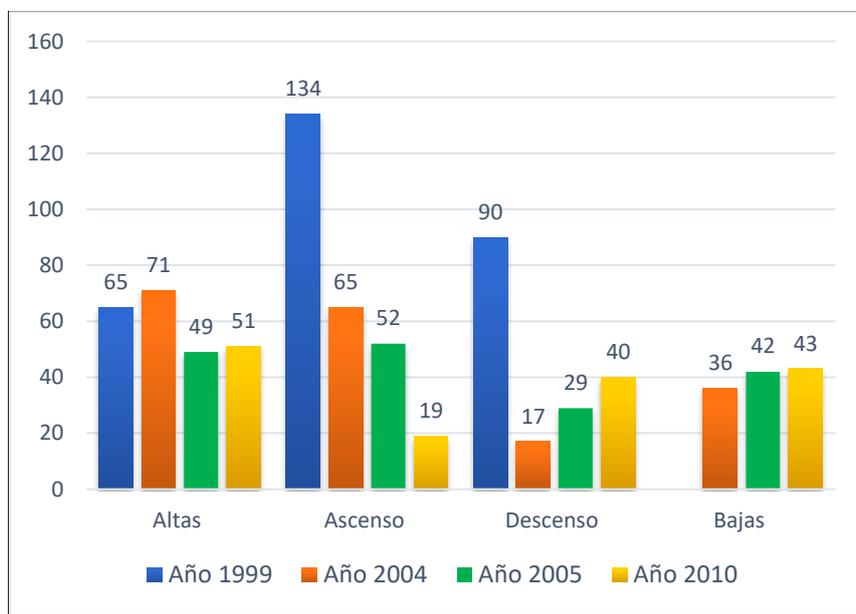


Figura 7. Cantidad de especies ícticas recolectadas en cada temporada de los años de muestreo.

Tabla 1. Taxones registrados para los lagos de Yahuaraca entre el período 1999-2010, incluyendo sus categorías de riesgo que corresponden a: Vulnerable (A2,cd) Reducción poblacional por causas aún operantes, no bien entendidas, Casi amenazada: Especies que requieren medidas de conservación ante la falta de más datos poblacionales, Vulnerable (A4d): Reducción poblacional en 10 años o 3 generaciones con causas aun operando, Vulnerable (A2d): Reducción poblacional por causas aún operantes, no bien entendidas en niveles de explotación reales o potenciales (Mojica *et al.* 2012).

Taxonomía				
Orden	Familia	Especie	Categoría de riesgo	
Myliobatiformes	Potamotrygonidae	<i>Potamotrygon motoro</i> (Müller y Henle, 1841)	Vulnerable (A4d)	
Lepidosireniformes	Lepidosirenidae	<i>Lepidosiren paradoxa</i> Fitzinger, 1837	Casi amenazada	
Osteoglossiformes	Arapaimidae	<i>Arapaima gigas</i> (Schinz 1822)	Vulnerable (A2d)	
	Osteoglossidae	<i>Osteoglossum bicirrhosum</i> (Cuvier, 1829)	Vulnerable (A2d)	
Clupeiformes	Pristigasteridae	<i>Pellona castelneana</i> (Valenciennes, 1847)		
		<i>Pellona flavipinis</i> (Valenciennes, 1836)		
		<i>Pristigaster cayana</i> Cuvier, 1829		
Characiformes	Engraulidae	<i>Jurengraulis juruensis</i> (Boulenger, 1898)		
	Acestorhynchidae	<i>Acestorhynchus abbreviatus</i> (Cope. 1878)		
		<i>Acestorhynchus falcirostris</i> (Cuvier 1819)		
		<i>Acestorhynchus microlepis</i> (Schomburgk. 1841)		
		Anostomidae	<i>Abramites hypselonotus</i> (Günther, 1868)	
			<i>Laemolyta taeniata</i> (Kner, 1859)	
			<i>Leporinus aripuanensis</i> (Garavello & Santos, 1992)	
			<i>Leporinus bimaculatus</i> Castelnau, 1855	
			<i>Leporinus fasciatus</i> (Bloch, 1794)	
			<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)	
			<i>Leporinus wolfei</i> Fowler, 1940	
	<i>Pseudanos gracilis</i> (Kner, 1858)			
	<i>Rhytiodus argenteofuscus</i> Kner, 1858			
	<i>Rhytiodus microlepis</i> Kner, 1858			
		<i>Schizodon fasciatus</i> Spix & Agassiz, 1829		
	Characidae	<i>Agoniatas anchovia</i> Eigenmann, 1914		
		<i>Astyanax abramis</i> (Jenyns. 1842)		
		<i>Brachyhalcinus copei</i> (Steindachner, 1882)		
		<i>Brycon amazonicus</i> (Spix & Agassiz. 1829)		
		<i>Brycon cephalus</i> (Günther, 1869)		
<i>Brycon melanopterus</i> (Cope, 1872)				
<i>Bryconops inpai</i> Knöppel, Junk & Gerý 1968				
<i>Bryconops melanurus</i> (Bloch, 1794)				
<i>Chalceus erithrurus</i> (Cope, 1870)				
<i>Charax condei</i> (Géry & Knöppel, 1976)				
<i>Charax michaeli</i> Lucena, 1989				
	<i>Chrysobrycon</i> sp.			
	<i>Colossoma macropomum</i> (Cuvier, 1816)	Casi amenazada		
	<i>Ctenobrycon hauxwellianus</i> (Cope, 1870)			

Taxonomía

Orden	Familia	Especie	Categoría de riesgo
		<i>Galeocharax gulo</i> (Cope, 1870)	
		<i>Gymnocorymbus thayeri</i> Eigenmann, 1912	
		<i>Hemigrammus pulcher</i> Ladiges, 1938	
		<i>Iguanodectes spilurus</i> (Günther, 1864)	
		<i>Mesonauta festivus</i> (Heckel, 1840)	
		<i>Moenkhausia dichroua</i> (Kner, 1858)	
		<i>Moenkhausia lepidura</i> (Kner, 1858)	
		<i>Moenkhausia megalops</i> Eigenmann, 1907	
		<i>Moenkhausia naponis</i> Böelke, 1958	
		<i>Moenkhausia oligolepis</i> Günther, 1864	
		<i>Mylossoma aureum</i> (Agassiz, 1829)	
		<i>Mylossoma duriventre</i> (Cuvier, 1818)	
		<i>Myleus rubripinis</i> (Müller y Troschel 1844)	
		<i>Phenacogaster pectinatus</i> (Cope, 1870)	
		<i>Piaractus brachypomus</i> (Cuvier, 1818)	
		<i>Prionobrama filigera</i> (Cope, 1870)	
		<i>Pristobrycon calmoni</i> (Steindachner, 1908)	
		<i>Pygocentrus nattereri</i> Kner, 1858	
		<i>Roeboides affinis</i> (Günther, 1868)	
		<i>Roeboides myersii</i> Gill, 1870	
		<i>Serrasalmus elongatus</i> Kner, 1858	
		<i>Serrasalmus medinai</i> Ramirez, 1965	
		<i>Serrasalmus rhombeus</i> (Linnaeus, 1766)	
		<i>Serrasalmus spilopleura</i> Kner, 1858	
		<i>Stethaprion erythrops</i> Cope, 1870	
		<i>Stichonodon insignis</i> (Steindachner, 1876)	
		<i>Tetragonopterus argenteus</i> Cuvier, 1816	
		<i>Triportheus albus</i> Cope, 1872	
		<i>Triportheus angulatus</i> (Spix & Agassiz, 1829)	
		<i>Triportheus elongatus</i> (Günther, 1864)	
	Ctenoluciidae	<i>Boulengerella maculata</i> (Valenciennes, 1855)	
	Curimatidae	<i>Curimata cisandina</i> (Allen, 1942)	
		<i>Curimata incompta</i> Vari, 1984	
		<i>Curimata ocellata</i> (Eigenmann y Eigenmann, 1889)	
		<i>Curimata vittata</i> (Kner, 1858)	
		<i>Curimatella alburna</i> (Müller y Troschel, 1844)	
		<i>Curimatella meyeri</i> (Steindachner, 1882)	
		<i>Cyphocharax festivus</i> Vari, 1992	
		<i>Cyphocharax spiluroopsis</i> (Eigenmann y Eigenmann, 1889)	
		<i>Potamorhina altamazonica</i> (Cope, 1878)	
		<i>Potamorhina latior</i> (Spix & Agassiz, 1829)	
		<i>Potamorhina pristigaster</i> (Steindachner, 1876)	

Taxonomía

Orden	Familia	Especie	Categoría de riesgo
		<i>Psectrogaster amazonica</i> Eigenmann y Eigenmann, 1889	
		<i>Psectrogaster essequibensis</i> (Günther, 1864)	
		<i>Psectrogaster rhomboides</i> Eigenmann & Eigenmann, 1889	
		<i>Psectrogaster rutiloides</i> (Kner, 1858)	
		<i>Steindachnerina argentea</i> (Gill, 1858)	
		<i>Steindachnerina bimaculata</i> (Steindachner, 1876)	
		<i>Steindachnerina guentheri</i> (Eigenmann y Eigenmann, 1889)	
	Cynodontidae	<i>Cynodon gibbus</i> Spix & Agassiz, 1829	
		<i>Hydrolycus scomberoides</i> (Cuvier, 1816)	
		<i>Rhaphiodon vulpinus</i> Spix y Agassiz, 1829	
	Erythrinidae	<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Agassiz, 1829)	
		<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	
	Gasteropelecidae	<i>Thoracocharax securis</i> (De Filippi, 1853)	
		<i>Carnegiella strigata</i> (Günther, 1864)	
	Hemiodontidae	<i>Anodus elongatus</i> Agassiz, 1829	
		<i>Hemiodus cf. gracilis</i> (Günther, 1864)	
		<i>Hemiodus microlepis</i> Kner, 1858	
	Prochilodontidae	<i>Prochilodus nigricans</i> Agassiz, 1829	
		<i>Semaprochilodus insignis</i> (Jardine, 1841)	
Gymnotiformes	Apteronotidae	<i>Adontosternarchus balaenops</i> (Cope, 1878)	
		<i>Apteronotus bonapartii</i> (Castelnau, 1855)	
		<i>Sternarchogiton nattereri</i> (Steindachner, 1868)	
	Electrophoridae	<i>Electrophorus electricus</i> (Linnaeus, 1766)	
	Rhamphichthyidae	<i>Rhamphichthys marmoratus</i> Castelnau, 1855	
		<i>Rhamphichthys rostratus</i> (Linnaeus, 1766)	
	Sternopygidae	<i>Eigenmannia limbata</i> (Schreiner & Miranda Ribeiro, 1903)	
		<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes, 1842)	
	Hypopomidae	<i>Brachyhypopomus brevirostris</i> (Steindachner, 1868)	
		<i>Steatogenis elegans</i> (Steindachner, 1880)	
	Gymnotidae	<i>Gymnotus cf. pedanopterus</i> (Mago-Leccia 1994)	
Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Ageneiosus atronasus</i> Eigenmann & Eigenmann, 1888	
		<i>Ageneiosus brevis</i> Steindachner, 1881	
		<i>Ageneiosus piperatus</i> Eigenmann, 1912	
		<i>Ageneiosus vittatus</i> Steindachner, 1908	
		<i>Auchenipterichthys thoracatus</i> (Kner, 1858)	
		<i>Auchenipterus ambyiacus</i> Fowler, 1915	
		<i>Auchenipterus demerarae</i> Eigenmann, 1912	
		<i>Auchenipterus nuchalis</i> (Spix y Agassiz, 1829)	
		<i>Centromochlus existimatus</i> Mees, 1974	
		<i>Centromochlus heckelii</i> (De Filippi, 1853)	
		<i>Epapterus dispilurus</i> Cope, 1878	
		<i>Trachelyopterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)	

Taxonomía			
Orden	Familia	Especie	Categoría de riesgo
	Trichomycteridae	<i>Pseudostegophilus nemurus</i> (Günther, 1869)	
	Callichthyidae	<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758) <i>Corydoras ambiacus</i> Cope, 1872 <i>Corydoras rabauti</i> Miranda Ribeiro, 1942 <i>Dianema longibarbis</i> Cope, 1872 <i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828) <i>Megalechis thoracata</i> (Valenciennes, 1840)	
	Cetopsidae	<i>Cetopsis candiru</i> Spix y Agassiz, 1829	
	Doradidae	<i>Agamyxis pectinifrons</i> (Cope, 1870) <i>Amblydoras</i> sp. <i>Anadoras grypus</i> (Cope, 1872) <i>Anduzedoras</i> sp. <i>Doras punctatus</i> Kner, 1853 <i>Hassar orestis</i> (Steindachner, 1875) <i>Hemidoras morrisi</i> Eigenmann, 1925 <i>Megalodoras uranoscopus</i> (Eigenmann y Eigenmann, 1888) <i>Nemadoras cf. hemipeltis</i> (Eigenmann, 1925) <i>Nemadoras humeralis</i> (Kner, 1855) <i>Nemadoras</i> sp. <i>Opsodoras cf. boulengeri</i> (Steindachner, 1915) <i>Opsodoras stuebelii</i> (Steindachner, 1882) <i>Oxydoras niger</i> (Valenciennes, 1821) <i>Platydoras armatulus</i> (Valenciennes, 1840) <i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes, 1821) <i>Trachydoras steindachneri</i> (Perugia, 1897)	
	Heptapteridae	<i>Pimelodella altipinnis</i> (Steindachner, 1864) <i>Pimelodella cristata</i> (Müller y Troschel, 1849) <i>Pimelodella serrata</i> Eigenmann, 1917	
	Loricariidae	<i>Ancistrus cf. brevifilis</i> Eigenmann, 1920 <i>Aphanotorulus unicolor</i> (Steindachner, 1908) <i>Crossoloricaria rhami</i> Isbrücker & Nijssen, 1983 <i>Dekeyseria amazonica</i> Rapp Py-Daniel, 1985 <i>Farlowella platorhyncha</i> Retzer & Page, 1997 <i>Farlowella oxyrryncha</i> (Kner, 1853) <i>Glyptoperichthys lituratus</i> (Kner, 1854) <i>Hypoptopoma gulare</i> Cope, 1878 <i>Hypostomus oculus</i> (Fowler, 1943) <i>Hypostomus pyreneusi</i> (Miranda Ribeiro, 1920) <i>Liposarcus pardalis</i> (Castelnau, 1855) <i>Loricaria cf. nickeriensis</i> Isbrücker, 1979 <i>Loricariichthys</i> sp. <i>blekeer</i> , 1862 <i>Oxyropsis cf. Wrightiana</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	

Taxonomía			
Orden	Familia	Especie	Categoría de riesgo
		<i>Rineloricaria castroi</i> Isbrücker & Nijssen, 1984	
		<i>Pterygoplichthys lituratus</i> (Kner, 1854)	
	Pimelodidae	<i>Brachyplatystoma juruense</i> (Boulenger, 1898)	Vulnerable (A2c,d)
		<i>Brachyplatystoma platynemum</i> Boulenger, 1898	Vulnerable (A2c,d)
		<i>Calophysus macropterus</i> (Lichtenstein, 1819)	
		<i>Hemisorubim platyrhynchos</i> (Valenciennes, 1840)	
		<i>Hypophtalmus marginatus</i> Valenciennes, 1840	
		<i>Hypophtalmus edentatus</i> Spix & Agassiz, 1829	
		<i>Leiarius marmoratus</i> (Gill, 1870)	
		<i>Pimelodina flavipinnis</i> Steindachner, 1876	
		<i>Pimelodus blochii</i> Valenciennes, 1840	
		<i>Pinirampus pirinampu</i> (Spix y Agassiz, 1829)	
		<i>Phractocephalus hemiliopterus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	
		<i>Pseudoplatystoma punctifer</i> (Castelnau, 1855)	Vulnerable (A2c,d)
		<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i> (Valenciennes, 1840)	Vulnerable (A2c,d)
		<i>Sorubim lima</i> (Bloch y Schneider, 1801)	Casi amenazada
		<i>Sorubimichthys planiceps</i> (Spix & Agassiz, 1829)	Casi amenazada
		<i>Zungaro zungaro</i> (Humboldt, 1821)	Vulnerable (A2c,d)
Beloniformes	Belonidae	<i>Potamorrhaphis guianensis</i> (Jardin, 1843)	
Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Synbranchos marmoratus</i> Bloch, 1795	
Perciformes	Cichlidae	<i>Aequidens cf. hoehnei</i> (Miranda-Ribeiro, 1918)	
		<i>Aequidens tetramerus</i> (Heckel, 1840)	
		<i>Apistogramma agassizii</i> (Steindachner, 1875)	
		<i>Apistogramma bitaeniata</i> Pellegrin, 1936	
		<i>Astronotus ocellatus</i> (Agassiz, 1831)	
		<i>Biotodoma wavrini</i> (Gosse, 1963)	
		<i>Bujurquina cf. peregrinabunda</i> Kullander, 1986	
		<i>Chaetobranchus flavescens</i> Heckel, 1840	
		<i>Cichla monoculus</i> Spix & Agassiz, 1831	
		<i>Cichlasoma amazonarum</i> Kullander 1983	
		<i>Cichlasoma bimaculatum</i> (Linnaeus, 1758)	
		<i>Crenicichla johanna</i> Heckel, 1840	
		<i>Crenicichla saxatilis</i> (Linnaeus, 1758)	
		<i>Heros efasciatus</i> (Heckel, 1840)	
		<i>Hypselecara temporalis</i> (Günther, 1862)	
		<i>Laetacara thayeri</i> (Steindachner, 1875)	
		<i>Mesonauta festivus</i> (Heckel, 1840)	
		<i>Pterophyllum scalare</i> (Shultze, 1823)	
		<i>Satanoperca jurupari</i> (Heckel, 1840)	
	Scianidae	<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)	
	Nandidae	<i>Monocirhus polyacanthus</i> Heckel, 1840	
Pleuronectiformes	Achiridae	<i>Achirus lineatus</i> (Linnaeus, 1758)	

Taxonomía			
Orden	Familia	Especie	Categoría de riesgo
		<i>Hypoclinemus mentalis</i> (Günther, 1862)	
Tetraodontiformes	Tetraodontidae	<i>Colomesus asellus</i> (Müller & Troschel, 1849)	

Los resultados del análisis de Jaccard evidenciaron una baja similitud entre los años y temporadas de muestreo (0.32). Sin embargo, hubo una mayor similitud entre las temporadas de aguas en descenso y altas de los años 2005 y 2010 (Figura 8). Los ensamblajes registrados en las temporadas de aguas altas y en descenso durante 1999, tuvieron una mayor similaridad con las temporadas de aguas bajas y de ascenso de la colecta en 2010 (Figura 8).

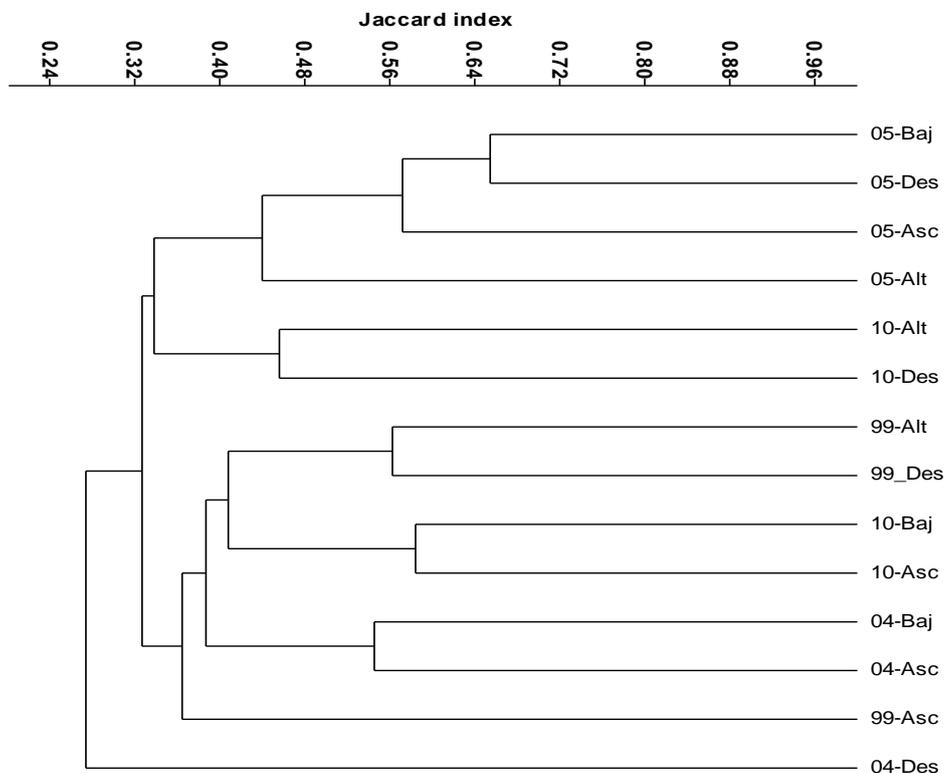


Figura 8. Análisis de agrupamiento por temporadas de los ensamblajes ícticos en los lagos de Yuharcaca durante los años de registro. (Baj= Aguas bajas, Des= Aguas en descenso, Alt= Aguas altas, Asc= Aguas en Ascenso, 99= 1999, 04= 2004, 05= 2005, 10= 2010).

Los resultados de la aplicación de los estimadores de riqueza se trabajaron con las 171 especies con mayor representatividad en los muestreos y evidenciaron que las colectas en general permitieron obtener una buena estimación de la riqueza de especies presentes en cada temporada durante los años de colecta (Tabla 2 y Figura 9). Los valores más altos se obtuvieron con *Ace* y *Chao 1*, y los más bajos fueron con *Ice* y *Chao 2* (Tabla 2). El año con

el muestreo más eficiente, a partir de los valores promedio de los estimadores, fue 2010, mientras los valores más bajos fueron los de 2004.

Las gráficas de la acumulación de especies (Figura 9), evidenciaron una buena representatividad de los ensamblajes ícticos para los años 1999 y 2010. Solo los años 2004 y 2005 estuvieron por debajo de los valores óptimos (85%) para los estimadores de muestreo tanto particulares, como del valor promedio (Figura 9).

Tabla 2. Valores de los estimadores de riqueza de los ensamblajes ícticos en los lagos de Yahuaraca durante los años de registro 1999 a 2010 (Nº spp = número de especies).

	Años	1999	2004	2005	2010	Total
	Nº spp	124	91	69	98	171
Estimadores	ACE	100,0	79,9	91,5	97,8	99,1
	ICE	77,9	75,7	81,5	84,8	86,2
	Chao 1	100,0	67,4	91,7	96,9	99,3
	Chao 2	87,1	85,4	79,0	91,0	90,7
	Mean	91,2	77,1	85,9	92,6	93,8

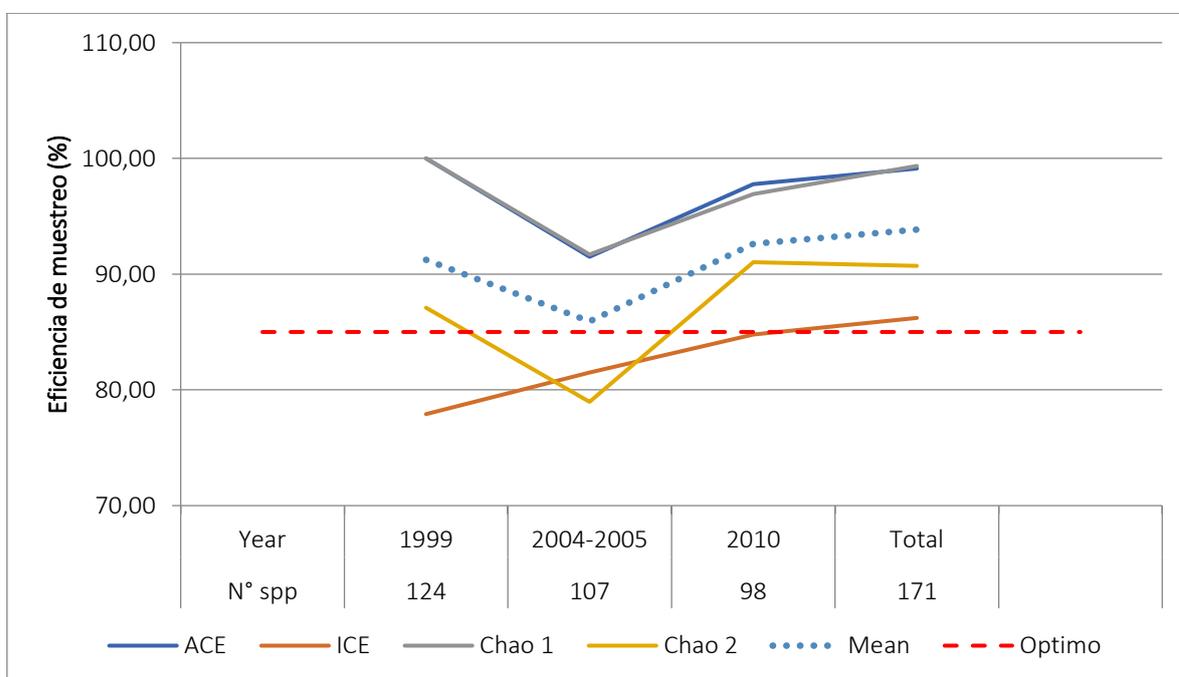


Figura 9. Estimación de la eficiencia de muestreo durante los años de registro en los lagos de Yahuaraca.

Los resultados del análisis de correspondencia (Figura 10), permitieron apreciar que los ensamblajes durante los años de muestreo no tuvieron la misma composición. Así cada grupo de especies en las temporadas del ciclo hidrológico, se estructuró de manera independiente. Sin embargo, se aprecia una mayor proximidad entre los ensamblajes de los años 2010 y 2005, con mayor similitud a la composición del ensamblaje del año 1999, el cual, sin embargo, tuvo la salvedad de que no se tuvieron registros durante la temporada de aguas bajas. El grupo de especies del año 2004, fue el que tuvo menos proximidad con respecto a los otros años de muestreo.

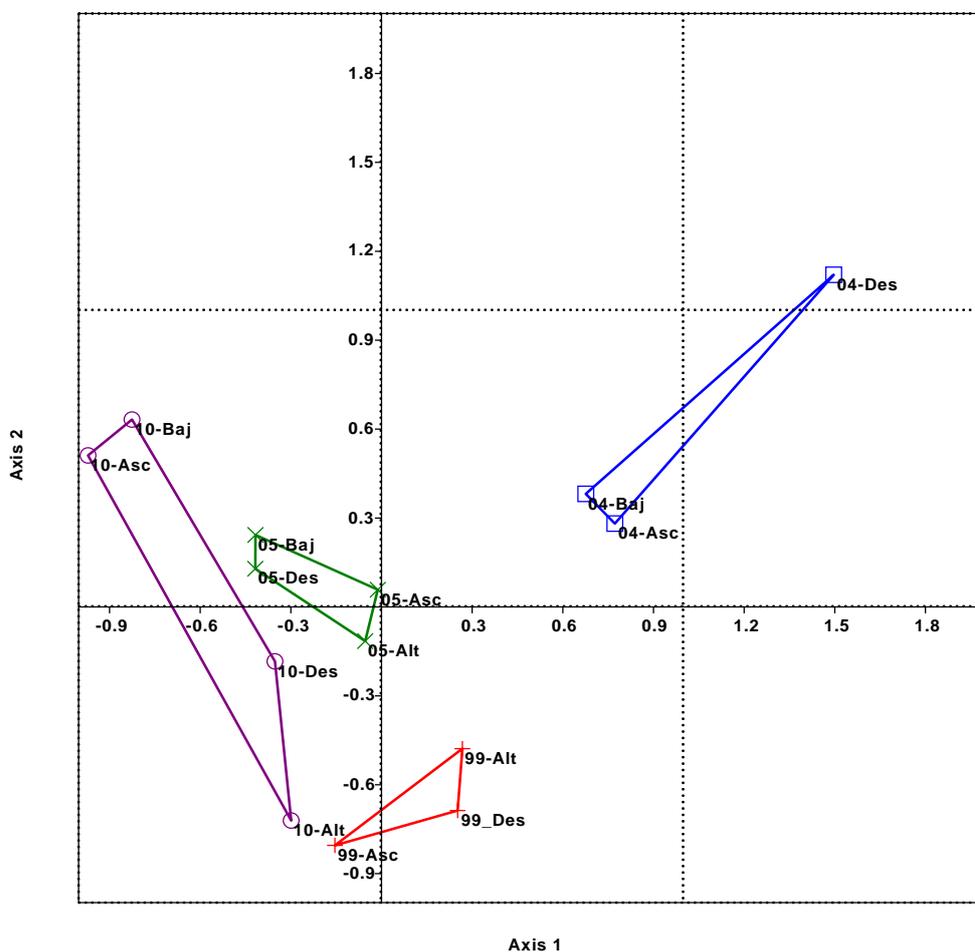


Figura 10. Análisis de correspondencia de los ensamblajes ícticos por temporadas en los años de registro. (Baj= Aguas bajas, Des= Aguas en descenso, Alt= Aguas altas, Asc= Aguas en Ascenso, 99= 1999, 04= 2004, 05= 2005, 10= 2010).

En cuanto a las historias de vida de las especies recolectadas, la mayoría presentan estrategia r₂ (estacional) (Figura 11). Los análisis de la distribución por historias de vida de

los ensamblajes, en cada año y por temporada, no presentaron cambios significativos ($X^2 > 0.5$). Sin embargo, hubo diferencias en la cantidad de especies de la estrategia k (equilibrio) entre los años 1999 y 2005 comparado con el 2010. También hubo una mayor cantidad de especies de la estrategia r2 (estacional) del año 1999 respecto a los otros períodos de muestreo.

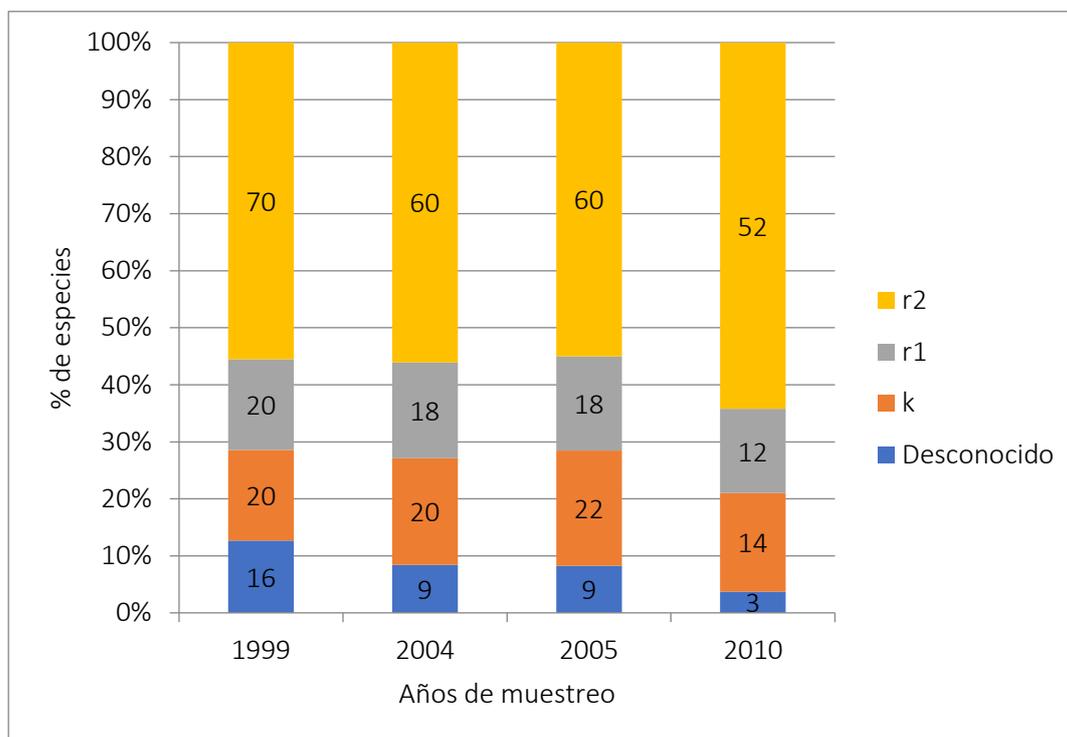


Figura 11. Composición de los gremios por historias de vida durante los años de registro. (r2=Estacional, r1=Oportunista, k= Equilibrio. Los números en cada cajón de colores corresponden al número de especies por gremio de historia de vida).

En relación a los gremios tróficos, la mayor parte de las especies recolectadas son omnívoras (entre el 41,5% en 1999 y 54% en 2010) (Figura 12). El análisis de los cambios de los gremios tróficos de manera global durante los años de estudio no evidenciaron cambios significativos ($X^2 > 0.5$), aunque si se detectaron durante las temporadas entre los años de colecta (Tabla 3). Estos cambios corresponden a la falta de especies pertenecientes a alguna categoría trófica o a la menor presencia de especies por grupo trófico en alguna de las temporadas. Entre los cambios en la cantidad de especies por gremio trófico durante cada año del registro, se apreció una mayor cantidad de especies del mismo gremio trófico en 1999 respecto a los períodos 2005 y 2010, a excepción de los peces de hábitos piscívoros y de los herbívoros. El registro durante el año 2005 tuvo una menor cantidad de especies de los gremios Herbívoro, Zooplanctívoro y Omnívoro.

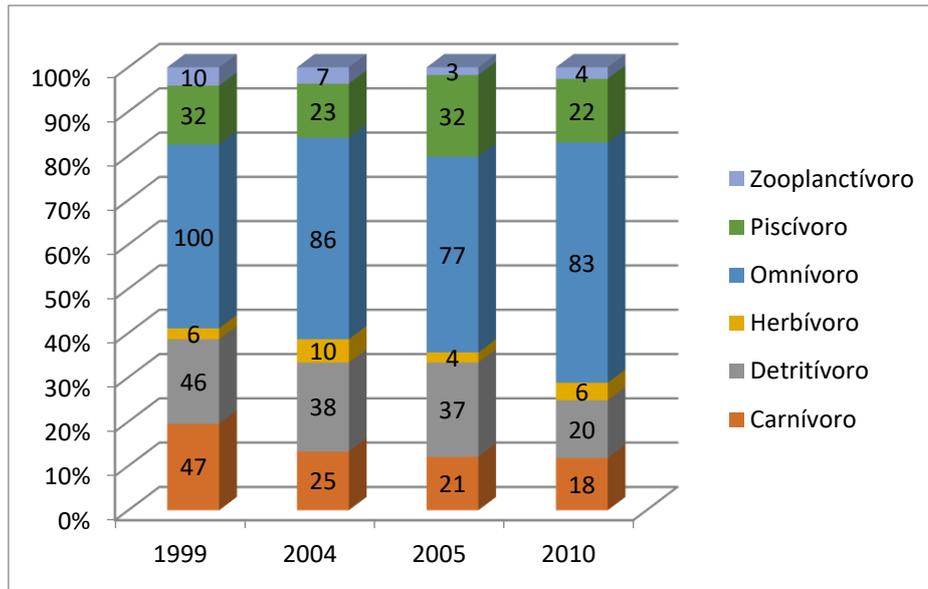


Figura 12. Composición de los gremios tróficos durante los diferentes años de muestreo. Los números en cada cajón de colores corresponden al número de especies por gremio trófico.

Tabla 3. Resultados de la prueba de X^2 para los gremios tróficos durante la temporada de aguas en ascenso, altas y descenso entre los años de muestreo.

	X^2	1999	2004	2005	2010
Aguas en ascenso	1999		0.887	0.47431	9.06E-05*
	2004	1.7151		0.6143	2.77E-04*
	2005	4.5418	3.5602		9.85E-07*
	2010	25.967	23.45	35.921	
Aguas altas	1999		0.245	0.011583	1.60E-02*
	2004	6.687		0.16064	0.16649
	2005	14.729	7.9211		0.92549
	2010	13.936	7.8191	0.89349	
Aguas en descenso	1999		0.4057	0.15618	0.1406
	2004	5.084		0.1835	0.0196*
	2005	8.001	7.5396		0.0306*
	2010	8.2971	13.44	12.326	

*Los valores en negrilla corresponden a diferencias significativas (<0.05)

3.4. DISCUSIÓN

Las colectas de ensambles ícticos registradas durante varios períodos hidrológicos entre 1999 y 2010 en los lagos de Yahuaraca han permitido determinar la gran riqueza íctica que presentan (206 especies). La gran biodiversidad íctica registrada en estos lagos, concuerda con los resultados de otros ecosistemas acuáticos en la amazonia, pero es importante resaltar que a diferencia de los lagos de la amazonia brasilera, en donde se encuentra la mayor cantidad de este tipo de ecosistemas y donde usualmente se han realizado estimaciones en varios sistemas lacustres y con una mayor logística de colecta, el trabajo realizado en los lagos de Yahuaraca fue realizado en un solo sistema y con una menor disponibilidad de recursos (Tabla 4). Sin embargo, la cantidad de especies registradas en estos lagos, equivale al 29,1 % del total de peces identificadas en la amazonia colombiana (DoNascimento *et al.* 2017), con lo cual este registro, producto de varios años de colectas con metodologías similares, corresponde a la mayor biodiversidad íctica para los ambientes de planos de inundación en la Amazonia colombiana, poniendo de presente la importancia en la conservación de este ecosistema tanto desde el punto de vista ecológico, como sitio de crecimiento y desarrollo de muchas de las especies que sostienen a las pesquerías artesanales de las comunidades ribereñas que habitan en las proximidades de los lagos.

Tabla 4. Riqueza íctica de algunos ecosistemas acuáticos de la amazonia.

LAGOS	Nº ESPECIES	PAÍS	FUENTE
Varíos ríos Amazonas	195	Brasil	Granado-Lorencio <i>et al.</i> 2007
Jaitaua-São Lorenço	226	Brasil	Motta <i>et al.</i> 2008
Varíos ríos Mamoré	140	Bolivia	Pouilly <i>et al.</i> 2004
Plano de inundación Pacaya-Samiria	80	Perú	Correa <i>et al.</i> 2008
Taraira	121	Colombia	Correa 2003
Tarapoto	169	Colombia	Trujillo & Duque 2014
Yahuaraca	206	Colombia	Presente estudio

El predominio de los órdenes Characiformes y Siluriformes, en este estudio correspondió al patrón general hallado en otros ambientes acuáticos en América del Sur (Lowe-McConnell 1999; Gaspar da Luz *et al.* 2001; Galacatos *et al.* 2004; Albert & Reis 2011).

Respecto a la riqueza y diversidad de los planos de inundación, se ha reconocido que estos sistemas representan ambientes propicios para el desarrollo de muchas especies durante

las temporadas de inundación debido al aumento de la heterogeneidad de hábitat, recursos alimenticios y protección contra depredadores (Goulding *et al.* 1988; Lowe-McConnell 1999), lo cual en combinación con su antigüedad ecosistémica, estacionalidad climática relativamente cíclica (con la excepción de los eventos extremos, que se vienen presentando de manera más frecuente en las últimas décadas) y la oferta temporal de variedad de recursos tróficos, le permiten el sostenimiento de una gran biodiversidad que alberga más de 1200 especies de la ictiofauna amazónica (Reis *et al.* 2003; Junk *et al.* 2014). En estas temporadas la dispersión de las poblaciones ícticas constituye una estrategia adaptativa de algunas especies para explotar la variedad de hábitat disponibles en el sistema (Freitas *et al.* 2013a).

Las comunidades ícticas, que habitan y desarrollan sus ciclos de vida en estos ecosistemas, dependen del régimen anual de inundaciones del río Amazonas, el cual expone a los peces a fuertes fluctuaciones en la disponibilidad de alimentos y refugio, a la densidad de depredadores y parásitos, y a los cambios de las propiedades fisicoquímicas del agua. Estos ambientes tienen una gran antigüedad con evidencias fósiles de su fauna íctica desde el Eoceno (hace unos 40 millones de años), con comunidades compuesta por Siluriformes y Cichlidos principalmente (Albert & Reis 2011), antes del surgimiento de la cadena de los Andes, con lo cual han servido como sustrato para el mantenimiento y dispersión de especies desde hace millones de años.

En las llanuras de inundación los peces exhiben adaptaciones múltiples a estas condiciones cambiantes de contracciones anuales y expansión de hábitats que llevan a reordenamientos constantes de los ensamblajes de especies que lo habitan en las diferentes temporadas del ciclo hidrológico (Rodríguez & Lewis 1990; 1994; Arrington & Winemiller 2003; Galvis *et al.* 2006). Esta situación de cambio se puede apreciar claramente en las modificaciones de la composición de los ensamblajes durante las temporadas del ciclo hidrológico en los años de muestreo (Figura 7), donde la mayor cantidad de especies registradas correspondió a la temporada de las aguas en ascenso de 1999, año de una de las mayores temporadas de inundación en la amazonia de los últimos cincuenta años (Espinoza *et al.* 2013; Gloor *et al.* 2013). Durante las temporadas de aguas en ascenso y altas, las llanuras de inundación multiplican la oferta de fitoplancton, perifiton y macrófitos (gran parte del cual se descompone en detritus orgánicos finos, que luego será también aprovechado como recurso alimenticio), así como de la productividad alóctona del dosel forestal y aéreo de la vegetación del bosque inundado. Igualmente, porciones de prados flotantes que se desprenden de las orillas del río llevando invertebrados, semillas, frutas y otros materiales vegetales se incorporan como recursos alimenticios (Goulding 1980; Galvis *et al.* 2006;

Albert & Reis 2011). Esta productividad explica la alta presencia y la rotación de peces entre los cuales destacan los Siluriformes, Characidos así como Anostomidos y Curiamatidos. Los valores de riqueza de especies más bajos registrados en la temporada de agua altas (Figura 7) puede ser debido a las limitaciones lógicas para el uso del arte de captura de la malla estacional.

Durante las aguas en descenso y bajas el proceso se inicia con el descenso paulatino de las aguas y la aparición de las vegas altas con algunos gramalotes flotantes en los cuales algunos de los peces que antes estaban en los bosque inundados se concentran. Este proceso finaliza con el cambio de la dirección de flujo de las aguas desde los lagos hacia el río, un proceso migratorio conocido localmente como mijano o piracema (Damaso 2004; Damaso *et al.* 2009). Con este último proceso quedan en los lagos principalmente especies de tipo residente que desarrollan su ciclo de vida en los planos de inundación y están adaptadas a condiciones de hipoxia (Albert & Reis 2011). Entre los principales grupos que soportan estas nuevas condiciones destacan los Cichlidos, Gymnotidos y los grandes predadores Osteoglosidos como el Arapaima (Barthem & Goulding 2007). En general la riqueza de los ensamblajes fue menor durante los años 2005 y 2010 que correspondieron a dos períodos extremos de sequía en la Amazonia (Zeng *et al.* 2008; Marengo *et al.* 2011; Freitas *et al.* 2013b; Röpke *et al.* 2017), como también fue evidenciado en lagos brasileros durante la sequía de 2005 (Freitas *et al.* 2013a; 2014; Correia *et al.* 2015).

Entre las 12 especies que presentan alguna categoría de riesgo, hay una alta proporción (50%) de bagres de la familia Pimelodidae, los cuales tienen una gran importancia para la pesca comercial (Rodríguez 1992; Agudelo *et al.* 2000; Lasso *et al.* 2011), siendo la sobrepesca una de las principales amenazas para el mantenimiento de sus poblaciones. También este grupo de siluriformes que tiene gran importancia dentro de las pesquerías artesanales en estos lagos (Prieto-Piraquive 2012a; Bonilla-Castillo. & Agudelo 2013), requiere de pulsos de inundación para realizar sus migraciones alimenticias y poder alcanzar las tallas mínimas para reproducirse, con lo cual las sequías extremas van a disminuir sus efectivos poblacionales y la pesca se concentrará cada vez más en los peces inmaduros.

Sin embargo, también se plantea la susceptibilidad de algunas de las especies en categoría de riesgo como las rayas (*Potamotrygon motoro*), el pulmonado (*Lepidosiren paradoxa*) o el pirarurucu (*Arapaima gigas*), a una fuerte disminución de sus efectivos poblacionales por eventos climáticos extremos como las sequías de 2005 y 2010, que incidieron negativamente sobre especies de baja abundancia y con un nicho muy específico (Thomé-Souza & Chao 2004; Freitas *et al.* 2013b; Frederico *et al.* 2016; Röpke *et al.* 2017). Otras

investigaciones han evidenciado cómo los impactos de los períodos de sequía en los ecosistemas acuáticos y en sus organismos pueden generar reducciones en la riqueza de las especies, cambios en sus historias de vida, en la composición específica, modificaciones en las relaciones bióticas como competencia y depredación, así como alteraciones en la disponibilidad de las fuentes de recursos alimenticios y, por tanto, cambios en la estructura trófica de sus comunidades (Lake 2003; Thomé-Souza & Chao 2004).

La fuerte fluctuación tanto ambiental como de recursos alimenticios a la que están sometidos los ensamblajes de peces de estos ecosistemas, ha generado evolutivamente diferentes estrategias vitales para poder desarrollar total o parcialmente sus ciclos de vida en estos ecosistemas pulsantes. Entre estas estrategias, las historias de vida, a partir de los datos reproductivos y de desplazamiento en especies comerciales de las grandes pesquerías se han utilizado y generalizado para otras comunidades (Winemiller 1989; Winemiller & Taphorn 1989; Albert & Reis 2011). Sin embargo, de muchas de las especies ícticas amazónicas (en particular las de pequeña talla o la poco frecuentes en las capturas) se desconocen aspectos básicos de su biología, con lo cual su aplicación puede presentar limitaciones, aunque permite una aproximación a las características generales de los ensamblajes de peces que habitan el río y sus planos de inundación. Las tres estrategias de vida propuestas para los peces de agua dulce (r_1 , r_2 y k), han sido hipotetizadas como adaptativas respecto a la variabilidad, predictibilidad y estacionalidad de los regímenes ambientales y sus gradientes (Mims *et al.* 2010; Mims & Olden 2012).

En términos generales, se han diferenciado cuatro grandes grupos de peces según su permanencia en los planos de inundación durante su ciclo de vida: 1) migradores intercuenas, 2) peces no migratorios intercuenas o parcialmente residentes, 3) migradores de tierras bajas y 4) residentes. Dentro de la caracterización de las historias de vida, los grupos uno y tres pueden incluirse dentro de la estrategia r_2 (estacional), por realizar parte de su ciclo vital en las várzeas, en particular durante las migraciones tróficas o durante su crecimiento. Dentro de este grupo se pueden incluir los Siluriformes registrados en estos lagos, como el gran bagre migrador, *Brachyplatystoma juruense* que realiza migraciones de más de 4000 kilómetros para desarrollar su ciclo de vida (Barthem *et al.* 2017) y los Characidos de los géneros *Colosomma* y *Macropomum*. Los peces no migratorios intercuenas o parcialmente residentes (grupo 2) presentarían una estrategia r_1 (oportunista) correspondiente a especies de talla pequeña que se encuentran sometidos a fluctuaciones ambientales entre los cuales se incluirían los Characidos pequeños entre otros. Finalmente dentro de la estrategia k (equilibrio), se incluirían los peces que realizan todo su ciclo de vida en los planos (grupo 4: residentes), entre los que

destacan los Cichlidos (Goulding 1980; Albert & Reis 2011; Reis *et al.* 2016;). También como se aprecia en la figura 11, hubo varias especies que por falta de datos biológicos no fue posible su caracterización dentro de alguna estrategia de vida.

En general, la caracterización por estrategias de vida de las especies analizadas evidenció una mayor cantidad de estrategias r2 (Figura 11), lo cual concuerda con la temporalidad de los recursos y las condiciones ambientales propicias. En el año 2010 se detectó una disminución en el número de especies justificada por las severas condiciones de sequía a las que estuvo sometido el sistema, en las cuales el período de inundación fue corto y asincrónico, con el subsiguiente efecto sobre las especies tanto migradoras parcialmente residentes (r1) como de las residentes (k).

Entre los hábitos alimenticios de las especies de peces recolectadas, se encuentran desde comedores de frutas (principalmente Characidos de los géneros *Brycon*, *Colossoma*, *Piaractus* y *Mylossoma* y algunos siluriformes como *Pimelodus*), hasta los que utilizan el detritus y el perifiton, como los curimatidos de los géneros *Potamorhina* y *Psectrogaster*, pasando por los netamente piscívoros en sus estadios subadulto y adulto como los Cynodontidos de los géneros *Hydrolicus* y *Cynodon*. Sin embargo la omnivoría y los cambios de dieta son muy comunes en los peces de estos ambientes, característica que se incrementa en las temporadas de aguas altas con la entrada de fuentes alóctonas derivadas del bosque inundable (Albert & Reis 2011; Prieto-Piraquive 2012b). Con relación a los cambios presentados respecto a los gremios tróficos, fue durante 1999 cuando se halló la mayor cantidad de especies por gremio trófico (Figura 12), lo cual puede estar relacionado con una mayor oferta de recursos debido a un pulso de inundación inusual como ha se ha comentado (Espinoza *et al.* 2013; Gloor *et al.* 2013). Para los años 2005 y 2010 se evidencia una disminución de las especies consideradas omnívoras, cuya posible causa fue la disminución de los recursos alimenticios y también una mayor depredación, pues al quedar los lagos aislados del río, se incrementa la acción de peces piscívoros que aprovechan el recursos disponible (Galvis *et al.* 2006; Prieto-Piraquive 2012a). Además, durante el año 2010 se apreció una disminución de las especies de hábitos piscívoros y carnívoros. Es importante resaltar que la adjudicación de las especies de peces a un gremio trófico se realizó a partir de los datos alimenticios reportados por la literatura, con lo cual no existe una evidencia detallada de las fuentes alimenticias reales utilizadas por todas las especies ícticas durante los períodos estudiados. Es evidente la necesidad de realizar el estudio de los contenidos estomacales de la mayor cantidad posible de especies en las diferentes temporadas para llegar a una estimación real de las preferencias tróficas, cambios en la dieta por efecto de la

estacionalidad y de las conexiones que se establecen entre la ictiofauna y su entorno que permitan el establecimiento de las redes tróficas en estos ecosistemas.

En resumen, los resultados de este estudio apoyan los postulados de otras investigaciones que sugieren que la distribución de los peces de agua dulce tropicales en diferentes ecosistemas acuáticos, puede ser parcialmente explicada por la combinación entre las estrategias de las historias de vida y los gradientes de estacionalidad, en las condiciones hidrológicas del cuerpo de agua (Bruton & Merron 1990; Tedesco *et al.* 2008). Para el caso de la amazonia colombiana, Baptiste (1988) evidencio que las migraciones de peces (en particular de los Characidos), no son obligatoriamente anuales y dependen de las fluctuaciones del río. En el estudio de Tedesco *et al.* (2008), las especies ícticas de estrategia de vida r_2 (periódica), fueron predominantes en los ensamblajes de ambientes con regímenes de inundación estacional (alta duración y periódicos) como se presentan en los planos de inundación amazónicos, mientras que especies de estrategia k (equilibrio) se hallaron en cuencas de ambientes con menores fluctuaciones periódicas ambientales (Chapman & Chapman 1993).

Futuras investigaciones serían necesarias para establecer si la variación del nivel hidrométrico del río y la duración de los pulsos de inundación son los principales factores que influyen en el establecimiento y continuidad de la ictiofauna que habitan estos ecosistemas. Igualmente sería útil determinar la distribución de las especies por tipos de ambientes y sus cambios estacionales e interanuales y desarrollar pesquisas encaminadas a destacar la importancia de la conectividad entre los tres tipos de ecosistemas: río, lagos, quebradas y sus posibles cambios composicionales en diferentes períodos hidrológicos, con miras a un previsible futuro de cambio climático que incidirá en el comportamiento de los pulsos del río y así, poder establecer medidas encaminadas a la preservación de la ictiofauna de los planos de inundación.

Finalmente, sería necesario determinar de manera específica los tipos de fuentes tróficas a la que acceden los peces, dado que dentro de la aproximación generalista que da la concepción de la masiva omnivoría utilizada por muchas de las especies de estos planos de inundación, no se pueden evidenciar las preferencias tróficas ni los cambios estacionales en las dietas de los peces.

3.5. REFERENCIAS

- Agudelo E, Salinas Y, Sanchez C, Muñoz-Sosa D, Arteaga M, Rodríguez O, Anzola N, Acosta L, Nuñez M, Valdés H. 2000. Bagres de la Amazonia colombiana: Un recurso sin fronteras. Fabrè N, Donato N, Alonso J, editors. Bogota: Instituto Amazónico de Investigaciones SINCHI.
- Albert J, Reis R. 2011. Historical biogeography of neotropical freshwater fishes. University of California press.
- Arrington D, Winemiller K. 2003. Organization and maintenance of fish diversity in shallow waters of tropical floodplain. In: Proceedings of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries. Phnom Penh: FAO. p. 25–37.
- Baptiste L. 1988. Ecología básica de los peces de consumo en el sector de Araracuara, río Caqueta y afluentes, Amazonas. Universidad Javeriana.
- Barthem R, Goulding M. 2007. Un unexpected ecosystem: the Amazon revealed by fisheries. Amazon Conservation Association. Missouri Botanical Garden Press. USA.
- Barthem R, Goulding M, Leite R, Cañas C, Forsberg B, Venticinque E, Petry P, Ribeiro M, Chuctaya J, Mercado A. 2017. Goliath catfish spawning in the far western Amazon confirmed by the distribution of mature adults, drifting larvae and migrating juveniles. *Sci. Rep.* 7:1–13.
- Bonilla-Castillo, C. & Agudelo E. 2013. Diagnostico socioeconómico y biológico pesquero del sistema lagunar de Yahuaraca, río Amazonas, Departamento de Amazonas. Leticia.
- Bruton M, Merron G. 1990. The proportion of different eco- ethological sections of reproductive guilds of fishes in some African waters. *Environ. Biol. Fishes* 28:179–187.
- Camargo M, Giarrizzo T, Isaac V. 2015. Population and biological parameters of selected fish species from the middle Xingu River, Amazon Basin. *Braz. J. Biol.* 75:112–24.
- Chase J. 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia*:489–498.
- Chapman L, Chapman C. 1993. Fish population in tropical floodplain pools: a re-evaluation of Holden's data on the river Sokoto. *Ecol. Freshw. Fish.*
- Colwell R, Chang X, Chang J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85:2717–2727.
- Correia G, Siqueira-Souza F, Freitas C. 2015. Intra- and inter-annual changes in the condition factors of three Curimatidae detritivores from Amazonian floodplain lakes. *Biota Neotrop.* 15:1–7.
- Correa S. 2003. Ichthyofauna of Lago Taraira , Lower Río Apaporis System , Colombian Amazon. *Dahlia*:59–68.
- Correa S, Crampton W, Chapman L, Albert J. 2008. A comparison of flooded forest and floating meadow fish assemblages in an upper Amazon floodplain. *J. Fish Biol.* 72:629–644.
- Damaso J. 2004. La Playa y los lagos de Yahuaraca en la Amazonia Colombiana. Leticia.
- Damaso J, Ipuchima A, Santos A. 2009. Conocimiento Local Indígena Sobre Los Peces de La Amazonia Lagos de Yahuaraca. Duque S, editor. Bogotá: Editora Guadalupe.
- DIMAR. 2015. Datos de los niveles del río Amazonas en el puerto de Leticia 1999-2013.
- DoNascimento C, Herrera-Collazos E, Herrera-R G, Ortega-Lara A, Villa-Navarro F, Oviedo J, Maldonado-Ocampo J. 2017. Checklist of the freshwater fishes of colombia: a Darwin core alternative to the updating problem. *Zookeys* 2017:25–138.

- Espinoza J, Ronchail J, Frappart F, Lavado W, Santini W, Guyot J. 2013. The Major Floods in the Amazonas River and Tributaries (Western Amazon Basin) during the 1970–2012 Period: A Focus on the 2012 Flood. *J. Hydrometeorol.* 14:1000–1008.
- Fernandes I, Lourenço L, Ota R, Moreira M, Zawadzki C. 2013. Effects of local and regional factors on the fish assemblage structure in Meridional Amazonian streams. *Environ. Biol. Fishes*:837–848.
- Frederico R, Olden J, Zuanon J. 2016. Climate change sensitivity of threatened , and largely unprotected , Amazonian fishes. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 26:91–102.
- Freitas C, Siqueira-Souza F, Humston R, Hurd L. 2013a. An initial assessment of drought sensitivity in Amazonian fish communities fish communities. *Hydrobiologia* 705:159–171.
- Freitas C, Rivas A, Campos C, Santana I, Kahn J, De Almeida M, Catarino M. 2013b. The Potential Impacts of Global Climatic Changes and Dams on Amazonian Fish and Their Fisheries. In: *New advances and contributions to fish biology.* p. 175–195.
- Freitas C, Siqueira-Souza F, Florentino A, Hurd L. 2014. The importance of spatial scales to analysis of fish diversity in Amazonian floodplain lakes and implications for conservation. *Ecol. Freshw. Fish*:n/a-n/a.
- Galacatos K, Barriga-Salazar R, Stewart D. 2004. Seasonal and habitat influences on fish communities within the lower Yasuni River basin of the Ecuadorian Amazon. *Environ. Biol. Fishes*:33–51.
- Galvis G, Mojica J, Duque S, Castellanos C, Sánchez-Duarte P, Arce M, Gutiérrez A, Jiménez L, Santos M, Vejarano-Rivadeneira S, et al. 2006. *Peces del medio Amazonas Región de Leticia.* Colombia CI, editor.
- Galvis G, Sánchez-Duarte P, Mesa-salazar L, López-Pinto Y, Gutiérrez M, Gutiérrez-Cortés A, Leiva M, Castellanos C. 2007. *Peces de la Amazonia colombiana con énfasis en especies de interés ornamental.* Sanabria-Ochoa A, P V-D, Beltran I, editors.
- Gaspar da Luz K, Abujanra F, Agostinho A, Gomes L. 2001. Caracterização trófica da ictiofauna de três lagoas da planície aluvial do alto río Paraná , Brasil. *Acta Sci. Biol. Sci.* 23:401–407.
- Gery J. 1977. *Characoids of the World.* Neptune city: T.F.H. publications Inc.
- Gloor M, Brienens RJW, Galbraith D, Feldpausch TR, Schöngart J, Guyot J-L, Espinoza JC, Lloyd J, Phillips OL. 2013. Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. *Geophys. Res. Lett.* 40:1729–1733. [accessed 2014 Aug 11]. <http://doi.wiley.com/10.1002/grl.50377>
- Goulding M. 1980. *The fishes and the Forest: Explorations in Amazonian Natural History.* Berkeley: University of California press.
- Goulding M, Carvalho E, Ferreira E. 1988. *Río Negro rich life in poor water.* Academic Publishing.
- Granado-Lorencio C, Cerviá J, Lima C. 2007. Floodplain lake fish assemblages in the Amazon River: Directions in conservation biology. *Biodivers. Conserv.* 16:679–692.
- Hammer Ø, Harper D, Ryan P. 2001. Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4:9–18.
- IDEAM. 2015. *Datos de los niveles del río Amazonas y precipitación en la región de Leticia durante el período 1999-2012.*
- Jakson D, Somers K, Harvey H. 1992. Null models and fish communities: evidence of nonrandom patterns. *Am. Nat.*:930–951.

- Junk W. 1980. Áreas inundáveis: Um desafio para a limnologia. *Acta Amaz.* 10:775–796.
- Junk W, Bayley P, Sparks R. 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems. In: *Proceedings of the International Large River Symposium.* p. 110–127.
- Junk WJ. 1996. Ecology of floodplains- a challenge for tropical limnology. In: *Perspectives in tropical limnology.*
- Junk W. 1997. *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System.* Berlin: Springer.
- Junk W, Mota M, Bayley P. 2014. Freshwater fishes of the Amazon River Basin : their biodiversity , fisheries , and habitats. *Aquat. Ecosyst. Health Manag.* 10:153–173.
- King J, McFarlane G. 2003. Marine fish life history strategies: applications to fishery management. *Fish. Manag. Ecol.* 10:249–264.
- Kodric-Brown A, Brown J. 1993. Highly structured fish communities in Australian desert springs. *Ecology:*1847–1855.
- Lake P. 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshw. Biol.* 48:1161–1172.
- Lasso C, Gutiérrez F, Morales-Betancourt M, Agudelo E, Ramírez-Gil H, Ajiaco-Martínez R. 2011. II. Pesquerías Continentales de Colombia: Cuencas del Magdalena-Cauca, Sinú, Canalete, Atrato, Orinco, Amazonas y vertiente del Pacífico. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt.
- Leibold M, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase J, Hoopes M, Holt R, Shurin J, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.:*601–613.
- Lowe-McConnell R. 1999. *Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais.* Pulo E da U de S, editor. Sao Paulo: EDUSP.
- Lytle D, Poff N. 2004. Adaptation to natural flow regimes. *Trends Ecol. Evol.* 19:94–100.
- Machado-Allison A, Fink W. 1996. Los peces caribes de Venezuela: diagnosis, claves, aspectos ecológicos y evolutivos. Caracas: Universidad Central de Venezuela.
- Mago-Leccia F. 1994. *Electric fishes of the continental waters of America.* Caracas: Fudeci.
- Marengo J, Tomasella J, Alves L, Soares W, Rodriguez D. 2011. The drought of 2010 in the context of historical droughts in the Amazon region. *Geophys. Res. Lett.* 38:1–5.
- Mérona B, Rankin-de-Mérona J. 2004. Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotrop. Ichthyol.* 2:75–84.
- Mims MC, Olden JD, Shattuck ZR, Poff NL. 2010. Life history trait diversity of native freshwater fishes in North America. *Ecol. Freshw. Fish* 19:390–400.
- Mims M, Olden J. 2012. Life history theory predicts fish assemblage response to hydrologic regimes. *Ecology* 93:35–45.
- Mims MC, Olden JD. 2013. Fish assemblages respond to altered flow regimes via ecological filtering of life history strategies. *Freshw. Biol.* 58:50–62.
- Mojica J, Usma J, Álvarez-León R, Lasso C. 2012. *Libro rojo de peces dulceacuicolas de Colombia 2012.*
- Montaña C, Winemiller K. 2010. Local-scale habitat influences morphological diversity of species assemblages of cichlid fishes in a tropical floodplain river. *Ecol. Freshw. Fish:*216–227.

- Motta G, Lopes E, Siqueira-Souza F, Beltrão H, Yamamoto K, Carvalho C. 2008. Peixes de lagos do médio rio solimões.
- Naiman R, Latterell J, Pettit N, Olden J. 2008. Flow variability and the biophysical vitality of river systems. *Comptes Rendus Geosci.*:629–643.
- Nelson J. 2006. *Fishes of the world*. 4th ed. New Jersey: Jhon Wiley & Sons.
- Neves dos Santos R, Ferreira E, Amadio S. 2008. Effect of seasonality and trophic group on energy acquisition in Amazonian fish. *Ecol. Freshw. Fish* 17:340–348. [accessed 2013 Mar 12]. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0633.2007.00275.x>
- Olden JD, Kennard MJ. 2010. Intercontinental comparison of fish life history strategies along a gradient of hydrologic variability. *Community Ecol. Stream Fishes Concepts, Approaches, Tech.* 73:83–107.
- Poff N, Allan J, Bain M, Karr J, Prestegard K, Richter B, Sparks R, Stromberg J. 1997. The natural flow regime. *Bioscience*:769–784.
- Polis G, Holt R, Menge B, Winemiller K. 1996. Time, Space, and Life History: Influences on Food Webs. In: *Food Webs*.
- Ponton D, Mérona B De. 1998. Fish life-history tactics in a neotropical river with a highly stochastic hydrological regime: the Sinnamary River, French Guiana, South America. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 45:8–11.
- Pouilly M, Yunoki T, Rosales C, Trophic TL, Torres L. 2004. Trophic structure of fish assemblages from Mamore ´ River floodplain lakes (Bolivia). *Ecol. Freshw. Fish*:245–257.
- Prieto-Piraquive E, Castillo O, Bolivar A, Corrales B, Granado-Lorencio C, Duque S. 2010. Composicion, abundancia y biomasa de la íctiofauna de los lagos de Yahuaraca (Amazonia colombiana) durante un ciclo hidrológico. In: Tobon, M. & Duque S, editor. *Imanimundo IV*. 1st ed. Leticia. p. 223–240.
- Prieto-Piraquive E. 2012a. Los hijos de Yoi: Pescadores y peces de los lagos de Yahuaraca Ensamblaje íctico, pesquerias artesanales y conocimiento local indigena en un lago de várzea en la Amazonia Colombiana.
- Prieto-Piraquive E. 2012b. Peces de la quebrada Yahuaraca (Amazonas, Colombia) Aproximaciones ecológicas.
- Rahel F, Hubert W. 1991. Fish assemblages and habitat gradients in a Rocky Mountain-Great Plains stream: biotic zonation and additive patterns of community change. *Trans. Am. Fish. Soc.*:319–332.
- Reis R, Kullander S, Ferraris Jr. C. 2003. *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*.
- Reis R, Albert J, Darío F, Mincarone M, Petry P, Rocha L. 2016. Fish biodiversity and conservation in South America. *J. Fish Biol.* 89:12–47.
- Ricklefs R. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* (80- .):167–171.
- Rodríguez, M & Lewis W. 1990. Diversity and speceis composition of fish communities of Orinoco floodplain lakes. *Natl. Geogr. Res.*
- Rodríguez C. 1992. *Bagres, Malleros y Cuerderos en el Bajo Río Caqueta*. 2nd ed. Bogotá: Tropenbos-Colombia.

- Rodríguez M, Lewis W. 1994. Regulation and stability in fish assemblages of neotropical floodplain lakes. *Oecologia*:166–180.
- Röpke CP, Amadio S, Zuanon J, Ferreira EJG, De Deus CP, Pires THS, Winemiller KO. 2017. Simultaneous abrupt shifts in hydrology and fish assemblage structure in a floodplain lake in the central Amazon. *Sci. Rep.* 7:1–10.
- Rosenzweig M. 1985. Species diversity in space and time. Cambridge: Cambridge University Press.
- Santos G, Ferreira E, Zuanon J. 2006. Peixes comerciais de Manaus. Manaus: Provárzea.
- Schlosser I. 1987. A conceptual framework for fish communities in small warmwater streams. In: Mattheews W, Heins D, editors. Community and evolutionary ecology of North American stream fishes. University of Oklahoma Press. p. 17–24.
- Taphorn D. 1992. The Characiform fishes of the Apure river drainage, Venezuela.
- Tedesco P, Hugueny B, Oberdorff T, Dürr H, Mérigoux S, de Mérona B. 2008. River hydrological seasonality influences life history strategies of tropical riverine fishes. *Oecologia* 156:691–702.
- Thomé-Souza M, Chao N. 2004. Spatial and temporal variation of benthic fish assemblages during the extreme drought of 1997-98 (El Niño) in the middle río Negro, Amazonia, Brazil. *Neotrop. Ichthyol.* 2:127–136.
- Thompson J. 2009. The coevolving web of life. *Am. Nat.*:125–150.
- Tonn W, Magnuson J, Rask M, Toivonen J. 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *Am. Nat.*:345–375.
- Trujillo F, Duque S. 2014. Los humedales de Tarapoto aportes al conocimiento sobre diversidad y uso. Trujillo F, Duque S, editors. Corpoamazonia, Omacha.
- Val A, Almeida-Val V. 1995. Fishes of the Amazon and Their Environment: Physiological and Biochemical Aspect. New York: Springer-Verlag.
- Wantzen KM, Junk WJ, Rothhaupt K-O. 2008. An extension of the floodpulse concept (FPC) for lakes. *Hydrobiologia* 613:151–170. [accessed 2013 May 20]. <http://link.springer.com/10.1007/s10750-008-9480-3>
- Welcomme R. 1985. River fisheries. FAO.
- Winemiller K. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* 81:225–241.
- Winemiller OK, Taphorn CD. 1989. La evolucion de las estrategias de vida en los peces de los llanos occidentales de Venezuela. *Biollania* 6:77–122.
- Winemiller K. 1992. Life-History Strategies and the Effectiveness of Sexual Selection. *Oikos* 63:318–327.
- Winemiller KO, Rose K a. 1992. Patterns of Life-History Diversification in North American Fishes: implications for Population Regulation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49:2196–2218.
- Zeng N, Yoon J, Marengo J, Subramaniam A, Nobre C, Maríotti A, Neelin J. 2008. Causes and impacts of the 2005 Amazon drought. *Environ. Res. Lett.* 3:14002.



**CAPÍTULO IV. ESTRUCTURA TRÓFICA DEL
ENSAMBLAJE ÍCTICO DE LOS LAGOS DE
YAHUARCACA, AMAZONAS, COLOMBIA**

CAPÍTULO IV. ESTRUCTURA TRÓFICA DEL ENSAMBLAJE ÍCTICO DE LOS LAGOS DE YAHUARCACA, AMAZONAS, COLOMBIA

Publicado en: Mundo Amazónico 6(2): 67-85 (2015).

RESUMEN

El objetivo de esta investigación es determinar la dieta y cambios tróficos durante las temporadas de aguas altas y bajas de la ictiofauna predominante en un lago de várzea en la Amazonia colombiana. Las colectas se realizaron durante aguas altas y bajas en 2010, utilizando redes agalleras, red de arrastre y jamas. Se analizaron los contenidos estomacales de 875 ejemplares de 66 especies (30 para aguas altas y 48 aguas bajas); a través del Índice de Bray-Curtis se determinó la similitud entre las dietas de las especies; se utilizó el Índice de Levin para determinar la amplitud del nicho trófico. Hubo cambios en la composición de los gremios tróficos en ambas temporadas ($X^2=323.95$, $P<0.001$). Se hallaron seis gremios tróficos para la temporada de aguas bajas y cinco durante las aguas altas. Durante las dos temporadas se registraron cambios en la composición de la dieta que parecen corresponder a la oferta de recursos. Se recomienda en futuras investigaciones incrementar el número de muestras de los contenidos estomacales y ampliar el muestreo a las otras temporadas del ciclo hidrológico para determinar la variación trófica con mayor precisión.

Palabras clave: ecología trófica; comunidades de peces; lagos de Yahuaraca; ciclo de inundación

Trophic structure of the ichthyological assemblage of the Yahuaraca lakes, Amazonas, Colombia

ABSTRACT

The aim of this research is to establish the diet and trophic changes of the predominant ichthyofauna in a *várzea* lake of the Colombian Amazon, during high water and low water seasons. The collections were made during high water and low water seasons in 2010, employing gill nets, bottom trawl net and fishing nets. Stomach contents of 875 specimens from 66 species (30 for high water and 48 for low water) were analyzed; species diet similarity was determined through the Bray-Curtis Index; the trophic niche extent was determined using Levin's Index. There were changes in the compositions of the trophic guilds in both seasons ($X^2=323.95$, $P<0.001$). Six trophic guilds for high water season and

five for low water season were found. Changes in diet composition were recorded in both seasons, which appear to correspond to resource offer. For future research, it is recommended to increase the number of samples for stomach contents and to widen the sampling to the other season of the hydrological cycle in order to determine with greater precision the trophic variation.

Keywords: trophic ecology; fish communities; Yahuaracaca lakes; flood cycles

4.1. INTRODUCCIÓN

El consumo de alimento es fundamental como fuente de energía y suministra los nutrientes requeridos para el desarrollo de las actividades biológicas de los peces, e involucra la búsqueda, detección, captura e ingesta (Keenleyside 1979). La determinación de la dieta de los peces es fundamental para conocer la ecología de los peces en aspectos tales como su posición trófica en la comunidad (Granado-Lorencio 1996), la repartición de los recursos en las comunidades (Esteves & Galetti 1994; 1995) y su función en los procesos ecosistémicos (Resetarits & Chalcraft 2007). Los hábitos alimenticios de los peces son el producto de la integración entre la disponibilidad junto con el acceso a los alimentos y a las preferencias alimenticias que pueden tener (Angermeier & Karr 1983).

Se ha reconocido que algunas especies neotropicales tienen una especialización trófica, la gran mayoría tiene flexibilidad alimenticia (Araújo-Lima *et al.* 1995; Lowe-McConnell 1999), siendo la plasticidad trófica una estrategia que permitiría el uso de diferentes recursos alimenticios según su disponibilidad en el medio.

Las alteraciones en la alimentación de los peces de la mayoría de las aguas tropicales son causadas principalmente por fluctuaciones hidrométricas periódicas que en la temporada de lluvias inundan extensas áreas terrestres incrementando el hábitat y los recursos alimenticios (Goulding 1980; Junk 1980; Lowe-McConnell 1999).

Durante la temporada de las aguas altas gran cantidad de recursos orgánicos provenientes de fuentes terrestres son utilizadas como alimento para los peces de los grandes ríos y de sus planos de inundación (Goulding 1980; Goulding *et al.* 1988; Correa & Winemiller 2014), mientras en las aguas bajas se restringe la oferta alimenticia para la mayoría de la íctiofauna (González & Vispo 2004; Abelha *et al.* 2001).

El presente estudio tuvo como objetivos caracterizar la estructura trófica de las especies ícticas de los lagos de Yahuaraca y determinar las variaciones estacionales de los recursos tróficos de la ictiofauna durante las temporadas de aguas altas y bajas.

4.2. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se desarrolló en el sistema de lagos de Yahuaraca, localizados a los 4° 11' 48" S y 69° 57' 19" W, a una altitud de unos 82 m.s.n.m, y a dos (2) kilómetros al oeste de la ciudad de Leticia, capital del departamento del Amazonas (Prieto-Piraquive 2012).

Del sistema lacustre fueron muestreados los subsistemas Largo, Boa-Anaconda y Pozo Hondo (Figura 13), los cuales se encuentran interconectados y son inundados por el río Amazonas durante la temporada de aguas altas (Torres- Bejarano *et al.* 2013). El ciclo hidrológico comprende las temporadas de aguas altas (marzo-junio), descenso (julio-agosto), bajas (septiembre-octubre) y ascenso (noviembre-febrero); el estudio se desarrolló a lo largo de un ciclo hidrológico de 2010 en las temporadas de aguas altas y bajas.

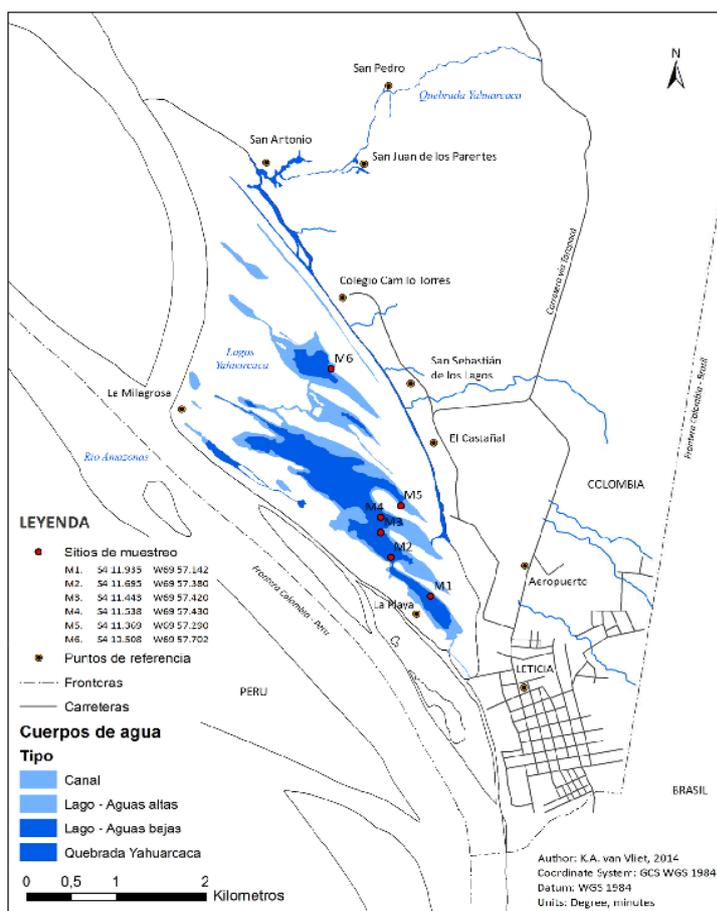


Figura 13. Localización del área de estudio en los lagos de Yahuaraca. Fuente: Van Vliet (2012).

En la zona del estudio las fluctuaciones de nivel del río Amazonas son producto de las lluvias provenientes de la parte alta de los Andes, que no corresponde al régimen de lluvias local (Rangel & Luengas 1997), el cual no incide notoriamente en el nivel local del río, teniendo cambios en los niveles entre 8 y 14 metros (IDEAM 2015), generando cambios de nivel en los lagos, durante el período de estudio el nivel profundidad de los lagos fluctuó 0,5 y 8,5 metros (Torres-Bejarano *et al.* 2013).

4.3. MATERIALES Y MÉTODOS

MUESTREO DE LOS PECES

Para las capturas se utilizaron dos baterías de mallas de nylon (de 50 metros de longitud, 2 metros de altura y de 2,5 y 3 pulgadas de luz de malla), una red de arrastre (de 6 metros de longitud, 1,80 metros de altura y de luz de malla de 2 mm), una atarraya (de 1 metro de diámetro y ojo de malla de 2 cm) y una jama (de 60 cm de diámetro y luz de malla de 2 mm).

Las pescas se realizaron a través de dos colectas intensivas (de cinco días de duración cada una) en los lagos Largo, Boa Anaconda y Pozo Hondo (Figura 13) durante la temporada de aguas altas (mayo de 2010) y bajas (septiembre de 2010), las cuales tuvieron una duración de 14 horas en horarios comprendidos entre las 16:00-24:00 h y 2:00-8:00 h.

El material colectado se mantuvo congelado en campo y fue llevado a las instalaciones del laboratorio de limnología de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia. Allí se depositó en congeladores, mientras se realizó su procesamiento, para el cual cada ejemplar se midió, pesó (dependiendo de la abundancia de cada especie se midieron entre 3 y 30 ejemplares) y fue identificado al nivel taxonómico más específico (la mayoría al nivel de especie y el resto a género), con la ayuda de descripciones, claves taxonómicas generales y específicas para la Amazonia (Gery 1977; Taphorn 1992; Mago-Leccia 1994; Machado-Allison & Fink 1996; Galvis *et al.* 2006; 2007; Santos *et al.* 2006; Motta *et al.* 2008), los nombres fueron tomados de publicaciones con registros del conocimiento local (Damaso *et al.* 2009; Prieto-Piraquive 2012).

DIETA

Para los análisis de la dieta se utilizó una modificación de la metodología de Goulding *et al.* (1988), registrándose los siguientes ítems alimenticios: (1) insectos acuáticos (adultos y larvas de Coleoptera, adultos de Hemiptera, pupas y larvas de Diptera, ninfas de Ephemeroptera, náyades de Odonata; (2) crustáceos y otros organismos acuáticos (Copepoda, Cladocera, Conchostraca, Ostracoda, Nemátodos y Moluscos; (3) Plancton (fito y zooplancton); (4) artrópodos terrestres (Aracnida e insectos terrestres); (5) peces

(comprende tanto animales enteros, como restos identificables del animal); (6) algas (filamentosas o asociadas a detritos); (7) restos vegetales (frutos y semillas (fragmentos o semillas enteras), fragmentos de hojas, ramas y flores); (8) detritos (sedimento, arena, materia orgánica particulada fina y (9) otros (material digerido no identificable).

El peso de cada ítem alimentario se estimó por su porcentaje del peso total del contenido estomacal (Marrero 1994). Se propusieron los siguientes grupos tróficos de acuerdo a la presencia de un mínimo del 60% del total del contenido, utilizando modificaciones de propuestas previamente utilizadas (Resende 2000; Pouilly *et al.* 2004), así: (1) herbívoros (frutos, semillas, hojas, flores), (2) detritívoros (detrito, restos orgánicos), (3) carnívoros (vertebrados, invertebrados acuáticos, invertebrados terrestres), (4) piscívoros (peces), (5) planctófagos (microalgas y zooplancton) y (6) omnívoros (alimentos de diferentes niveles tróficos). Las medidas de longitud de los ejemplares colectados fueron realizadas con un calibre digital Mitutoyo de 0,1 mm de precisión; las medidas de peso se realizaron con una báscula Precisa XB 320 M de 0,001 g de precisión, la determinación del peso de los ítems alimenticios se realizó con una báscula Shinko SA-120 E, de 0,0002 g de precisión, los datos fueron registrados en planillas diseñadas para facilitar el registro de los ítem alimenticios (Anexo 1).

ANÁLISIS DE DATOS

Los análisis estadísticos se realizaron con el software Past (Hammer *et al.* 2001). Para los análisis de las agrupaciones de especies por grupos tróficos se utilizó un análisis de Bray Curtis y el Índice de Levins para determinar las variaciones tróficas en las especies presentes en ambas temporadas. También se determinaron los posibles cambios en la composición de los gremios entre temporadas con una prueba χ^2 .

4.4. RESULTADOS

COMPOSICIÓN TAXONÓMICA

Se colectaron 1.194 ejemplares de 66 especies, pertenecientes a 18 familias y 6 órdenes (tabla 5). Entre las especies colectadas, la mayoría correspondieron a los órdenes Characiformes (59%) y Siluriformes (22%), siendo los otros órdenes Perciformes, Gymnotiformes, Beloniformes y Lepidosireniformes representados por menos del 20% de las especies.

Tabla 5. Composición ictiofaunística con la taxonomía e identificación de las especies con nombre común y en Ticuna, n=número total de ejemplares colectados y siglas para los nombres de las especies.

Orden/familia/especie	Nombre común	Nombre Ticuna	n	sigla
Lepidosireniformes				
Lepidosirenidae				
Lepidosiren paradoxa (Fitzinger, 1837)	natinga negra	peí	5	Lpar
Characiformes				
Acestrorhynchidae				
Acestrorhynchus abbreviatus (Cope, 1878)	perro, zorro	yorewa	18	Aabb
Acestrorhynchus microlepis (Schomburgk, 1841)	perro, zorro	yorewa	21	Amic
Anostomidae				
Leporinus aripuanaensis (Garavello & Santos, 1992)	lisa		6	Lari
Leporinus friderici (Bloch, 1794)	Lisa,cachete colorado	òta	22	Lfri
Leporinus trifasciatus (Steindachner, 1876)	lisa	òta	7	Ltrif
Rhytiodus microlepis (Kner, 1858)	lisa negra	waraku pori	8	Rmic
Schizodon fasciatus (Spix & Agassiz, 1829)	lisa rayada	waraku	26	Sfas
Erythrinidae				
Hoplias malabaricus (Bloch, 1794)	dormilón	de	33	Hmal
Ctenoluciidae				
Boulengerella maculata (Valenciennes, 1855)	agujón	buruque	13	Bmac
Cynodontidae				
Cynodon gibbus (Spix & Agassiz, 1829)	wapeta	wapeta	7	Cgib
Hydrolycus scomberoides (Cuvier, 1816)	chambira	wáidajù	7	Hsco
Curimatidae				
Curimatella meyeri (Steindachner, 1882)	yaguarachi	temaneguu	43	Cmey
Cyphocharax festivus (Vari, 1992)	lisilla	fuepatü	5	Cfes
Potamorhina altamazonica (Cope, 1878)	branquiña	yowarachi	32	Palt
Potamorhina latior (Spix & Agassiz, 1829)	branquiña	yowarachi	41	Plat
Potamorhina pristigaster (Steindachner, 1876)	branquiña	yowarachi	6	Ppri
Psectrogaster romboides (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	casuda	yowarachi	20	Prho
Psectrogaster rutiloides (Kner, 1858)	casuda larga	yowarachi	42	Prut
Prochilodontidae				
Prochilodus nigricans (Agassiz, 1829)	bocachico	cawella	24	Pnig
Semaprochilodus insignis (Jardine, 1841)	yaraqui	yairi	20	Sins
Characidae				
Astyanax abramis (Jenyns, 1842)	sardinita		23	Aabr
Brycon amazonicus (Spix & Agassiz, 1829)	sábalo	nechi	22	Bama
Brycon cephalus (Günther, 1869)	sabaleta	eruma	16	Bcep
Chalceus erythrus (Cope, 1870)	san pedro	nümykÿrá	20	Cery
Charax michaeli (Lucena, 1989)	chambira de quebrada	úruchi	34	Cmic
Ctenobrycon hauxwellianus (Cope, 1870)	mojarrita blanca	aruchipa	19	Chau
Iguanodectes spilurus (Günther, 1864)	sardinita	nuchire	7	Ispi
Mesonauta festivus (Heckel, 1840)	falso escalar	owiyá	20	Mfes

Orden/familia/especie	Nombre común	Nombre Ticuna	n	sigla
Moenkhausia dichroua (Kner, 1858)	mojarrita de quebrada	nuchire	14	Mdic
Mylossoma aureum (Agassiz, 1829)	palometa blanca	atachiniku	30	Maur
Mylossoma duriventre (Cuvier, 1818)	palometa roja	paku	33	Mdur
Piaractus brachipomus (Cuvier, 1818)	paco	poku	20	Pbra
Pygocentrus nattereri (Kner, 1858)	piraña roja	uchuma daukü	26	Pnat
Roeboides myersii (Gill, 1870)	benton		10	Rmye
Serrasalmus rhombeus (Linnaeus, 1766)	piraña negra	uchuma	39	Srho
Serrasalmus spilopleura (Kner, 1858)	piraña	uchuma	12	Sspi
Stethaprion erythroptus (Cope, 1870)	mojarrita	matupiri	13	Sery
Tetragonopterus argenteus (Cuvier, 1816)	mojarrita	aruchipa	23	Targ
Triportheus angulatus (Spix & Agassiz, 1829)	sardina	arawiri takü	8	Tang
Siluriformes				
Doradidae				
Anadoras grypus (Cope, 1872)	baku		5	Agry
Oxydoras niger (Valenciennes, 1821)	matacaiman	kuyokuyo	5	Onig
Pterodoras granulosus (Valenciennes, 1821)	baku	woku	24	Pgra
Auchenipteridae				
Trachelyopterus galeatus (Linnaeus, 1766)	novia	uperu	19	Tgal
Pimelodidae				
Leiarius marmoratus (Gill, 1870)	yandia	yandia	12	Lmar
Hypophthalmus edentatus (Spix & Agassiz, 1829)	mapara	mapara	26	Hede
Pimelodus blochii (Valenciennes, 1840)	picalón	moni	20	Pblo
Pseudoplatystoma punctifer (Castelnau, 1855)	doncella	yutá	6	Ppun
Pseudoplatystoma tigrinum (Valenciennes, 1840)	pintadillo tigre	ai arü yutá	6	Ptig
Sorubim lima (Bloch & Schneider, 1801)	chiripira	denema	5	Slim
Callichthyidae				
Hoplosternum littorale (Hancock, 1828)	chiray	chirui	12	Hlit
Loricariidae				
Farlowella platorhynchus (Retzer & Page, 1997)	lápiz	cupi	8	Fpla
Hypoptopoma gulare (Cope, 1878)	cuchita	owarakü	10	Hgul
Loricariichthys sp. (Bleeker, 1862)	cucha pipa	coyarüavaru	20	Lsp.
Gymnotiformes				
Sternopygidae				
Eigenmannia limbata (Schreiner & Miranda Ribeiro, 1903)	macana, cuchillo	tarú	18	Elim
Rhamphichthyidae				
Rhamphichthys rostratus (Linnaeus, 1766)	macana	choreruma	19	Rros
Beloniformes				
Belonidae				
Potamorhaphis guianensis (Jardine, 1843)	pez aguja	kupí	5	Pgui
Perciformes				
Cichlidae				
Aequidens tetramerus (Heckel, 1840)	kara	chuná	5	Atet
Chaetobranchius flavescens (Heckel, 1840)	kara rojo	noó	6	Cfla
Cichla monoculus (Spix y Agassiz, 1831)	tucunare	tucunari	22	Cmon

Orden/familia/especie	Nombre común	Nombre Ticuna	n	sigla
Cichlasoma amazonarum (Kullander, 1983)	kara negrito	chuná	18	Cama
Crenicichla saxatilis (Linnaeus, 1758)	jabón	Kuelle	25	Csax
Heros efasciatus (Heckel, 1840)	falso disco	tumü	20	Hefa
Hypselecara temporalis (Günther, 1862)	kara morado	mokená	20	Htem
Pterophyllum scalare (Shultze, 1823)	escalar	yuyuwena	30	Psca
Satanoperca jurupari (Heckel, 1840)	cara de caballo	chuná	33	Sjur

Los análisis de los contenidos estomacales de los peces permitieron clasificar en seis gremios tróficos las 48 especies, colectadas durante la temporada de aguas bajas y cinco para las 30 especies colectadas durante la temporada de aguas altas. El gremio trófico más importante en número de especies (Figura 14), fue el de los omnívoros con 20, siendo también abundantes los carnívoros (14) y los detritívoros (12). El gremio con la menor cantidad correspondió a los zooplanctívoros que solo tuvo la especie *Hypophthalmus edentatus*.

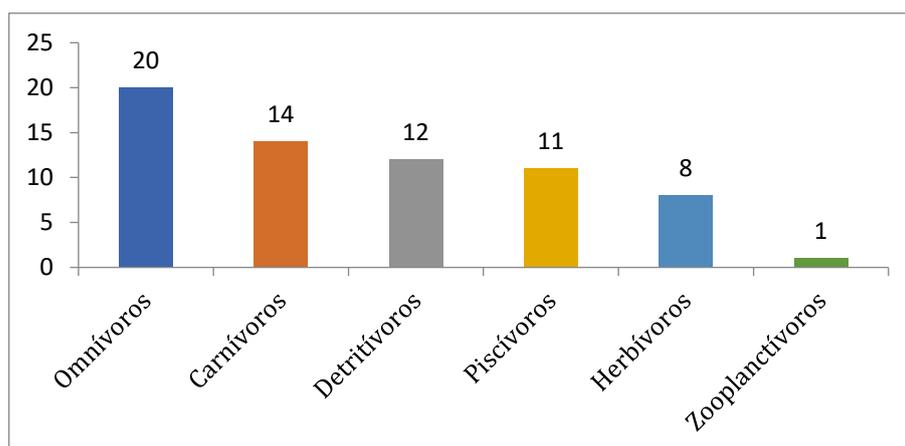


Figura 14. Categorías tróficas de las especies ícticas colectadas

AGUAS BAJAS

El análisis de agrupamiento para esta temporada permitió diferenciar seis gremios (Figura 15). En esta temporada se encontró mayor cantidad de especies omnívoras, sin embargo, se apreciaron diferencias en cuanto a la composición. Así, algunas especies tuvieron mayor cantidad de restos vegetales (70%) con presencia de artrópodos terrestres (20%) en sus contenidos (*Piaractus brachipomus*, *Triporthus angulatus*, *Hoplosternum littorale*); para *Leporinus friderici* y *L. trifasciatus* se encontraron restos vegetales (65%) e insectos acuáticos (20%) y en algunos carácidos como *Astyanax abramis*, *Chalceus erythrurus* y *Stethaprion erythroops* el predominio fue de artrópodos terrestres (78%) y en menor proporción de restos vegetales (25%).

La dieta de las especies carnívoras *Brycon cephalus*, *Boulengerella maculata* y *Charax michaeli* se basó principalmente en artrópodos terrestres (por encima del 70%) y la especie *Rhamphichthys rostratus* adicionalmente consumió detritos como un ítem suplementario (15%). Las especies *Hypselecara temporalis*, *Potamorhaphis guianensis*, *Brycon cephalus* tuvieron un gran consumo de artrópodos terrestres (72%), mientras el consumo preferencial de crustáceos (presa importante de *Rhamphichthys rostratus*) y de los insectos acuáticos fue bajo (consumidos como ítem principal por *Eigenmannia limbata*).

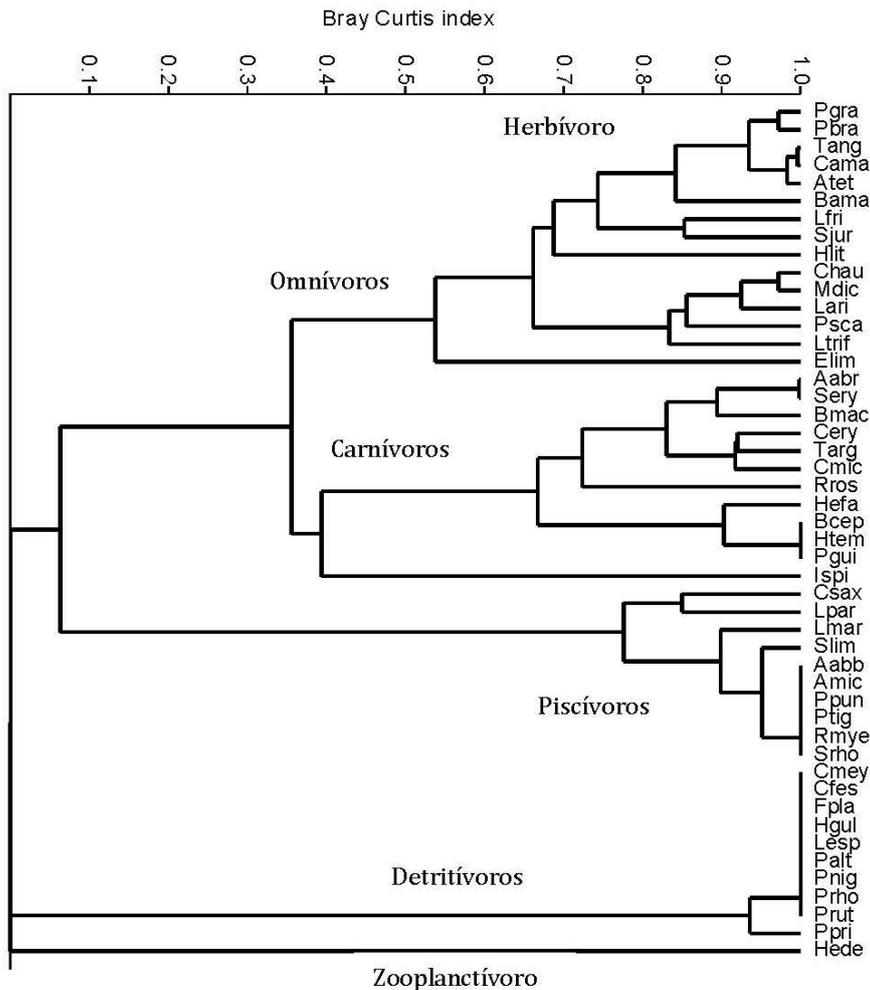


Figura 15. Dendrograma (Algoritmo UPGMA) de las distancias tróficas y los gremios registrados para las 48 especies colectadas en la temporada de aguas bajas en los lagos de Yahuaracaca. Para la clave de las especies ver Tabla 5.

El consumo preferencial de peces se registró en especies de diversos órdenes como los Characiformes (*Acestrorhynchus abbreviatus*, *Roeboides myersii*, *Serrasalmus rhombeus*), Siluriformes (*Pseudoplatystoma punctifer*, *Pseudoplatystoma tigrinum*, *Leiarius marmoratus*, *Sorubim lima*), Perciformes (*Crenicichla saxatilis*) y Lepidosireniformes (*Lepidosiren*

paradoxa). En esta temporada, solo se registraron dos especies herbívoras: *Pterodoras granulosus*, que en sus contenidos estomacales tuvo principalmente restos de hojas y semillas (78%), mientras *Iguanodectes spilurus* consumió principalmente algas filamentosas (68%). También durante esta temporada se registró la presencia de *Hypophthalmus edentatus* especie zooplanctívora que se alimentó principalmente de microcrustáceos del zooplancton como copépodos (63%) y rotíferos (35%).

AGUAS ALTAS

El análisis de agrupamiento para esta temporada permitió diferenciar cinco gremios (Figura 16). En esta temporada se encontró mayor cantidad de especies que consumieron restos vegetales, entre las cuales hubo tanto Characiformes (*Mylossoma aureum*, *Mylossoma duriventre*, *Piaractus brachipomus*, *Schizodon fasciatus*), como Siluriformes (*Pterodoras granulosus*, *Trachelyopterus galeatus*), cuya alimentación consistió principalmente en restos vegetales (frutos y semillas).

De las especies que fueron clasificadas como omnívoras durante las aguas altas, hubo predominio en algunas hacia ciertos componentes, registrándose varias que tuvieron gran consumo de vegetales (*Serrasalmus rhombeus*, *Brycon amazonicus*, *Pimelodus blochii*) y otras de artrópodos terrestres (*Anadoras grypus*, *Tetragonopterus argenteus*), algunas consumieron preferencialmente detrito y también algas (*Potamorhina latior* y *Loricariichthys* sp.), se registró la presencia predominante de zooplancton en los contenidos estomacales de *Chaetobranchius flavescens*; para la especie *Oxydoras niger* hubo predominio de gasterópodos y bivalvos.

Entre las otras especies detritívoras (*Semaprochilodus insignis*, *Psectrogaster rutiloides*), aparte del detrito también se hallaron restos de espículas de poríferos. Hubo varias especies de hábitos alimenticios carnívoros tanto de los Characiformes (*Ctenobrycon hauxwellianus*, *Charax michaeli*), como de los Perciformes (*Mesonauta festivus*, *Aequidens tetramerus*), que consumieron principalmente artrópodos terrestres.

El consumo preferencial de peces se halló entre *Pygocentrus nattereri*, *Serrasalmus spilopleura*, *Cynodon gibbus*, *Hoplias malabaricus*, las cuales consumieron tanto presas completas como partes; también se halló que *Cichla monoculus* consumió peces pequeños enteros como Curimátidos de los géneros *Curimatella* y *Psectrogaster*.

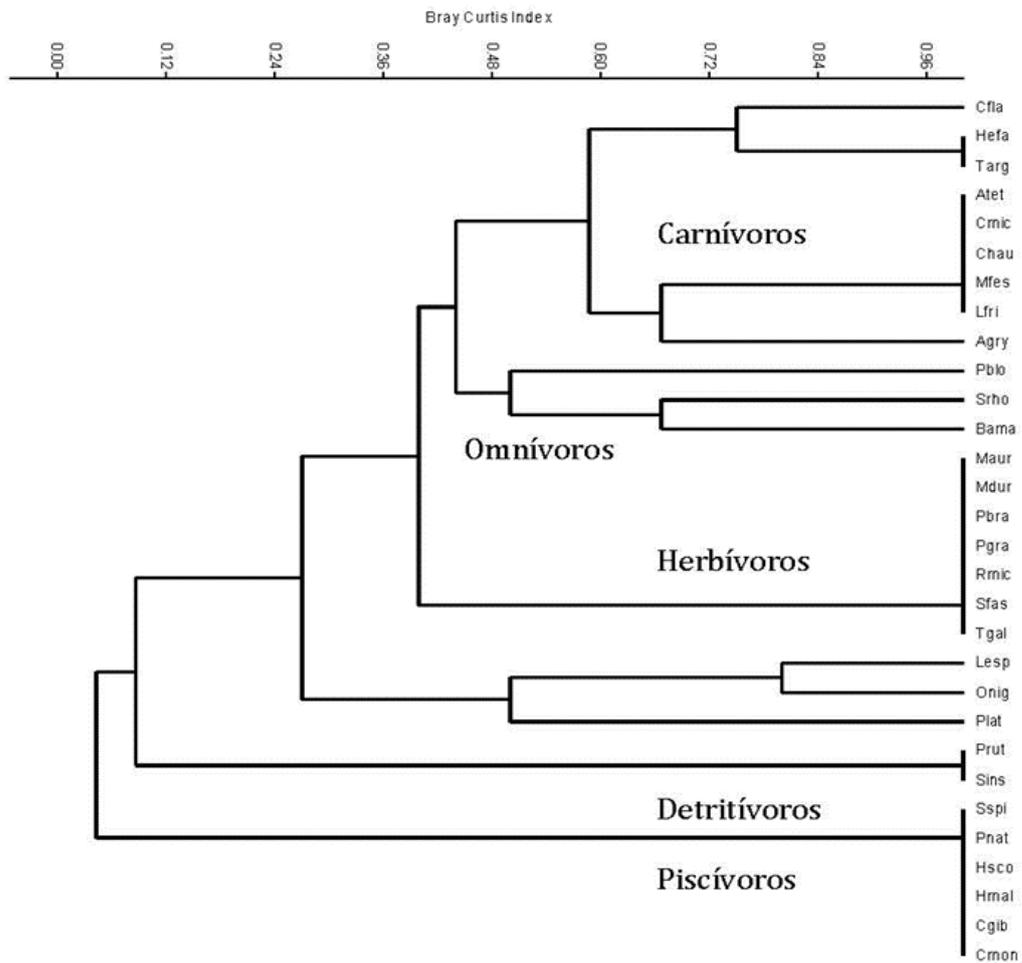


Figura 16. Dendrograma (algoritmo UPGMA) de las distancias tróficas y los gremios registrados para las 30 especies colectadas en la temporada de aguas altas en los lagos de Yahuaraca. Para la clave de las especies ver Tabla 5.

AMPLITUD DEL NICHU TRÓFICO

Los valores del Índice de Levins para las especies que se colectaron en ambas temporadas (12), permitieron apreciar incrementos entre la cantidad de recursos tróficos que fueron incorporados para el 67% de las especies, mientras el 33% restante no tuvo mayores cambios en la cantidad de recursos consumidos (Figura 17).

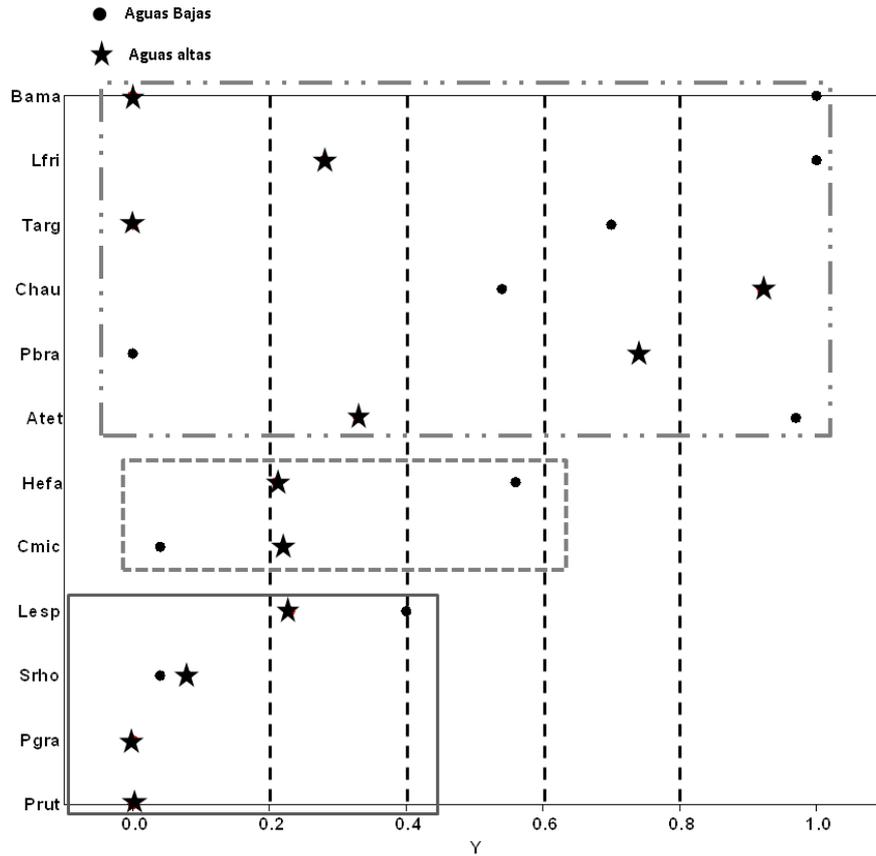


Figura 17. Cálculo de la amplitud del nicho trófico a través del Índice de Levin para las doce especies registradas para ambas temporadas. Para la clave de las especies ver Tabla 5.

4.5. DISCUSIÓN

Las 66 especies estudiadas en las temporadas de aguas altas y bajas en los lagos de Yahuaraca utilizaron una gran variedad de fuentes alimenticias predominantemente de origen alóctono. Así se halló que el 63% de las especies consumieron restos vegetales y un 42% de artrópodos terrestres para el 42%, respecto a las fuentes autóctonas, la principal correspondió al detrito, que fue consumido por un 32% de las especies.

La utilización de un amplio espectro alimenticio, como se apreció en este estudio, es una característica común de las comunidades ícticas del neotrópico (Wootton 1999; Gaspar da Luz *et al.* 2001; Hahn *et al.* 2002). Estos resultados parecen indicar que los peces de los lagos de Yahuaraca basaron gran parte de su alimentación en fuentes alóctonas; sin embargo, a veces la delimitación exacta de los orígenes de las fuentes alimenticias presenta dificultades, como en el caso del detrito, pues su origen proviene tanto de la descomposición de la vegetación acuática como terrestre (Galvis *et al.* 2006). Sin embargo, la fuerte conexión entre los ecosistemas terrestres y acuáticos a través de diferentes vínculos, tanto físicos

como químicos, es fundamental para el desarrollo de las comunidades acuáticas de los planos de inundación (Pusey & Arthington 2003; Lamberti *et al.* 2010; Kautza & Sullivan 2015).

En las regiones tropicales la mayoría de las especies ícticas presenta una gran plasticidad en sus dietas (Lowe-McConnell 1999; Abelha, *et al.* 2001; Gaspar da Luz *et al.* 2001). Este hecho dificulta el adecuado delineamiento de los patrones tróficos, a lo que se añade que la oferta de recursos en los ambientes de los planos de inundación presenta un recambio constante a lo largo del ciclo hidrológico.

Respecto a los omnívoros, que son especies que consumen alimentos de más de un nivel trófico (Goldstein & Simon 1998), a partir de los resultados se caracterizaron seis especies generalistas, que no tuvieron una preferencia alimenticia igual durante ambas temporadas, pero que en general pudieron tener un tipo de alimento predominante en alguna de ellas y que se alimentaron de artrópodos terrestres (insectos, miriápodos, arácnidos), insectos acuáticos, restos vegetales y detrito entre otros ítem. El cíclido *Chaetobranchius flavescens* presentó una dieta compuesta por estos vegetales, artrópodos terrestres y en menor proporción crustáceos, por lo cual se clasificó dentro de este grupo, similar a lo reportado para los planos de inundación del río Caura en Venezuela (González & Vispo 2004) pero difiriendo de los reportes de otras investigaciones en las cuales se ha clasificado como zooplanctívoro (Pompeu & Godinho 2006; Carvalho *et al.* 2007; Zuanon & Ferreira 2008). Desde la perspectiva para las redes tróficas, el hecho de una gran cantidad de especies generalistas implica un uso de las mismas fuentes de manera compartida, lo cual implica que suele haber abundancia de los recursos en algunos períodos del ciclo hidrológico (Galvis *et al.* 2006; Carvalho *et al.* 2007).

El grupo de especies carnívoras estuvo compuesto por peces que complementaron el consumo de presas vivas (insectos terrestres y acuáticos, miriápodos, gasterópodos, bivalvos) con otros ítem como restos vegetales y detrito. Vale la pena resaltar que una presa muy abundante para diferentes especies en ambas temporadas fueron insectos de la familia Formicidae, que concuerda con lo reseñado por Hawlitschek *et al.* (2013) para otro lago amazónico en Brasil.

Entre los principales gremios de especies consideradas como especialistas están las especies detritívoras, las cuales consumen el detrito que ha sido definido como una mezcla de restos de plantas y animales que son procesados químicamente por organismos que se acumulan en los fondos de los cuerpos de agua (Goldstein & Simon 1998). La importancia de este recurso ha sido resaltada por ser la base alimenticia de muchas de las especies

principales de las pesquerías amazónicas tanto artesanales como comerciales (Santos *et al.* 2006; Motta *et al.* 2008; Prieto-Piraquive *et al.* 2010; Prieto-Piraquive 2012).

En cuanto a los peces piscívoros, considerados como especialistas, se encontraron especies como los Siluriformes *Leiarius marmoratus*, *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. tigrinum* los cuales consumieron sus presas enteras (ejemplares de las familias Curimatidae, Characidae y Pimelodidae). Otras especies como los Carácidos *Serrasalmus rhombeus* y *S. spilopleura* consumieron principalmente pedazos de sus presas, entre los cuales se destacaban restos de músculo, piel y pedazos de aletas. Esta característica predatoria también ha sido registrada en otras investigaciones (Northcote *et al.* 1986; Sazima & Pombal-Jr 1988; Machado-Allison & Fink 1996; Prieto-Piraquive 2012); esta variación de las preferencias alimenticias de las pirañas implica un consumo oportunista que les permite una fácil consecución de recursos tróficos nutritivos (Niko & Taphorn 1988; Machado-Allison & Fink 1996).

Una característica que puede considerarse una especialidad en cuanto al consumo de peces es la que presentan las especies del género *Roeboides*, las cuales utilizan como fuente alimenticia a las escamas de otros peces, condición que se ha determinado como lepidofagia facultativa, ya que también se han reportado insectos y microcrustáceos en los contenidos estomacales para este género (Abelha *et al.* 2001; Novakowski *et al.* 2004).

Otra especie especialista fue el zooplanctívoro *Hypophthalmus marginatus*, cuya dieta estuvo constituida por cladóceros y copépodos, organismos que captura a través de sus branquiespinas (Carvalho & Goulding 1985) numerosas y alargadas, pudiéndose considerar esta táctica también como una forma de especialización en cuanto a la dieta. En otras investigaciones también se ha determinado a estos microcrustáceos como el principal alimento para este género (Carvalho 1980; Abujanra & Agostinho 2002; Carvalho & Goulding 1985).

En general se hallaron en ambas temporadas especies de tipo generalista, las cuales se alimentaron tanto de vegetales como animales. Así, este resultado concuerda con otros ambientes neotropicales (González & Vispo 2004; de Mérona & Rankin-de-Mérona 2004; de Merona *et al.* 2008; Ramírez *et al.* 2015), en los cuales la diversidad de alimento puede ser muy abundante en algunas temporadas (aguas altas) y disminuir bastante en otras. Lo anterior pone de manifiesto que la disponibilidad de los alimentos se relaciona con los cambios en las condiciones ambientales (Wootton 1999; Abelha *et al.* 2001), que pueden tener los peces en ambientes pulsantes como los lagos de várzea en la Amazonia.

En los registros obtenidos, hay que tener en cuenta que las pocas muestras de algunas de las especies solo permiten determinar de manera preliminar las preferencias alimenticias de algunos ejemplares, pero el incremento del número de muestras en investigaciones futuras permitirá una mejor inferencia de los patrones alimentarios de la ictiofauna durante las etapas del ciclo hidrológico, en las que en las temporadas de abundancia hay una ingesta de alimentos de mayor valor nutricional como son los frutos y semillas. Los resultados parecen indicar que la mayoría de especies de los lagos de Yahuaraca son oportunistas teniendo cambios en los recursos tróficos consumidos y en las estrategias alimenticias utilizadas en las temporadas de aguas altas y bajas.

Agradecimientos: Los autores expresan su gratitud a las familias Damaso Yoni y Arimuya en la comunidad de La Playa por su apoyo y amistad para la realización de los muestreos; también a nuestro amigo Kees van Vliet por la elaboración del mapa del área del estudio, así como a los otros miembros de nuestra Fundación Grupo Proa. Agradecimientos especiales para el personal de La Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, Tropenbos Colombia y la Universidad de Sevilla. Esta investigación contó con el apoyo económico de una beca Russel E. Train de World Wildlife Foundation Fundación (WWF) y logístico de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, así como de IdeaWild.org en los equipos para campo. Finalmente, este trabajo se dedica a la memoria de la inolvidable Magdalena Yoni.

4.6. REFERENCIAS

- Abelha M, Agostinho A, Goulart E. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Sci.* 23:425–434.
- Abujanra F, Agostinho A. 2002. Dieta de *Hypophthalmus edentatus* (Spix, 1829) (*Hypophthalmidae*) e variações de seu estoque e toque no reservatório de Itaipu. *Acta Sci.* 24:401–410.
- Angermeier P, Karr J. 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environ. Biol. Fishes* 9:117–135.
- Araújo-Lima C, Agostinho A, Fabr e N. 1995. Trophic aspects of fish communities in Brazilian rivers and reservoirs. In: *Limnology in Brazil*. p. 105–136.
- Carvalho L, Zuanon J, Zazima I. 2007. Natural history of amazon fishes. In: Del Claro, K., Oliveira, P., Rico-Gray, V., Ramirez, A., Almeida, A., Bonet, A., Rubio, F., Consoli, F., Morales, F., Nakajima, J., Costello, J., Sampaio, M., Quesada, M., Morris, M., Palacios, M., Ramirez, N., Marcal, O., Ferraz, R., Marquis, R., Parento S& UL, editor. *International Commission on Tropical Biology and Natural Resources*. p. 1–32.
- Carvalho M. 1980. Alimentação do mapará (*Hypophthalmus edentatus* Spix, 1829) do lago Castanho, Amazonas (*Siluriformes*, *Hypophthalmidae*). *Acta Amaz.* 10:545–555.
- Carvalho M, Goulding M. 1985. On the feeding ecology of the catfish *Hypophthalmus fimbriatus* in the blackwater río Negro of the Amazon basin. *Rev. Bras. Zool.* 3:33–41.
- Correa S, Winemiller K. 2014. Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology* 95:210–224.
- Damaso J, Ipuchima A, Santos A. 2009. Conocimiento Local Ind gena Sobre Los Peces de La Amazonia Lagos de Yahuaraca. Duque S, editor. Bogotá: Editora Guadalupe.
- de Merona B, Hugueny B, Tejerina-Garro F, Gautheret E. 2008. Diet-morphology relationship in a fish assemblage from a medium-sized river of French Guiana: the effect of species taxonomic proximity. *Aquat. Living Resour.* 184:171–184.
- de M rona B, Rankin-de-M rona J. 2004. of the central Amazon floodplain. *Neotrop. Ichthyol.* 2:75–84.
- Esteves K, Galetti P. 1994. Feeding ecology of *Moenkhausia intermedia* (Pisces, Characidae) in a small oxbow lake of Mogi-Guaçu River, S o Paulo, Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 522:3973–3980.
- Esteves K, Galetti P. 1995. Food partitioning among some characids of a small Brazilian floodplain lake from the Parana River basin. *Environ. Biol. Fishes*:375–389.
- Galvis G, Mojica J, Duque S, Castellanos C, S nchez-Duarte P, Arce M, Guti rrez A, Jim nez L, Santos M, Vejarano-Rivadeneira S, et al. 2006. Peces del medio Amazonas Regi n de Leticia. Colombia CI, editor.
- Galvis G, S nchez-Duarte P, Mesa-Salazar L, L pez-Pinto Y, Guti rrez M, Guti rrez-Cort s A, Leiva M, Castellanos C. 2007. Peces de la Amazonia colombiana con  nfasis en especies de inter s ornamental. Sanabria-Ochoa A, P V-D, Beltran I, editors.
- Gaspar da Luz K, Abujanra F, Agostinho A, Gomes L. 2001. Caracteriza o tr fica da ictiofauna de tr s lagoas da plan cie aluvial do alto r o Paran , Brasil. *Acta Sci. Biol. Sci.* 23:401–407.
- Gery J. 1977. *Characoids of the World*. Neptune city: T.F.H. publications Inc.

- Goldstein R, Simon T. 1998. Toward a united definition of guild structure for feeding ecology of north American freshwater fishes. In: Simon P, editor. Assessing the sustainability and biological integrity of water resource using fish communities. Boca Raton: CRC Press. p. 123–138.
- González N, Vispo C. 2004. Ecología trófica de algunos peces importantes en lagunas de inundación del bajo río Caura. Mem. la Fund. La Salle Ciencias Nat.:147–183.
- Goulding M. 1980. The fishes and the Forest: Explorations in Amazonian Natural History. Berkeley: University of California press.
- Goulding M, Carvalho E, Ferreira E. 1988. Río Negro rich life in poor water. Academic Publishing.
- Granado-Lorencio C. 1996. Ecología de peces. Sevilla: Universidad de Sevilla.
- Hahn N, Fugi R, Peretti D, Russo M, Loureiro-Crippa V. 2002. Estrutura Trófica da Ictiofauna da Planície de Inundação do alto Río Paraná. In: Agostinho A, Thomaz S, Rodrigues L, Gomes L, editors. A planície de inundação do Alto río Paraná. Maringá: Universidade Estadual de Maringá. p. 123–126.
- Hammer Ø, Harper D, Ryan P. 2001. Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontol. Electron. 4:9–18.
- Hawlitshchek O, Yamamoto K, Carvalho-Neto F. 2013. Diet composition of fish assemblage of lake tupe, Amazonas, Brazil. Rev.Colombiana.cienc.Anim 5:313–326.
- IDEAM. 2015. Datos de los niveles del río Amazonas y precipitación en la región de Leticia durante el periodo 1999-2012.
- Junk W. 1980. Áreas inundáveis: Um desafio para a limnologia. Acta Amaz. 10:775–796.
- Keenleyside M. 1979. Diversity and adaptation in fish behavior. Berlin: Springer.
- Kautza A, Sullivan S. 2015. Shifts in reciprocal river-riparian arthropod fluxes along an urban-rural landscape gradient. Freshw. Biol. 60:2156–2168.
- Lamberti G, Chaloner D, Hershey A. 2010. Linkages among aquatic ecosystems. J. North Am. Benthol. Soc. 29:245–263.
- Lowe-McConnell R. 1999. Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais. Pulo E da U de S, editor. Sao Paulo: EDUSP.
- Machado-Allison A, Fink W. 1996. Los peces caribes de Venezuela: diagnosis, claves, aspectos ecológicos y evolutivos. Caracas: Universidad Central de Venezuela.
- Mago-Leccia F. 1994. Electric fishes of the continental waters of America. Caracas: Fudeci.
- Marrero C. 1994. Métodos para Cuantificar Contenidos Estomacales en Peces. Caracas: Talleres Gráficos de LIBERILi.
- Motta G, Lopes E, Siqueira-Souza F, Beltrão H, Yamamoto K, Carvalho C. 2008. Peixes de lagos do médio río solimões.
- Nico, L & Taphorn D. 1988. Food habits of piranhas in the low Llanos of Venezuela. Biotropica 20:311–321.
- Northcote T, Northcote R, Arcifa M. 1986. Differential cropping of the caudal fin lobes of prey fishes by the piranha, *Serrasalmus spilopleura* Kner. Hydrobiologia:199–205.
- Novakowski G, Fugi R, Hahn N. 2004. Diet and dental development of three species of *Roeboides* (Characiformes: Characidae). Neotrop. Ichthyol. 2:157–162.

- Pompeu S, Godinho HP. 2006. Effects of extended absence of flooding on the fish assemblages of three floodplain lagoons in the middle São Francisco River , Brazil. 4:427–433.
- Pouilly M, Yunoki T, Rosales C, Trophic TL, Torres L. 2004. Trophic structure of fish assemblages from Mamore ´ River floodplain lakes (Bolivia). Ecol. Freshw. Fish:245–257.
- Prieto-Piraquive E, Castillo O, Bolivar A, Corrales B, Granado-Lorencio C, Duque S. 2010. Composicion, abundancia y biomasa de la íctiofauna de los lagos de Yahuaraca (Amazonia colombiana) durante un ciclo hidrológico. In: Tobon, M. & Duque S, editor. Imanimundo IV. 1st ed. Leticia. p. 223–240.
- Prieto-Piraquive E. 2012. Los hijos de Yoi: Pescadores y peces de los lagos de Yahuaraca Ensamblaje íctico, pesquerias artesanales y conocimiento local indigena en un lago de várzea en la Amazonia Colombiana. Saarbruken: Editorial Academica Española.
- Pusey B, Arthington A. 2003. Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: A review. Mar. Freshw. Res. 54:1–16.
- Ramírez F, Davenport T, Mojica J. 2015. Dietary–morphological relationships of nineteen fish species from an Amazonian terra firme blackwater stream in Colombia. Limnol. - Ecol. Manag. Inl. Waters 52:89–102.
- Rangel E, Luengas B. 1997. Clima-Aguas. In: IGAC, editor. Zonificacion ambiental para el plan modelo Colombo - Brasileiro (Eje Apaporis- Tabatinga PAT). Bogotá: Editorial Linotipia. p. 47–68.
- Resende E. 2000. Trophic structure of fish assemblages in the lower Miranda river , pantanal , Mato grosso do sul state , Brazil. Rev. Bras. Biol 60:389–403.
- Resetarits W, Chalcraft D. 2007. Functional diversity within a morphologically conservative genus of predators: Implications for functional equivalence and redundancy in ecological communities. Funct. Ecol. 21:793–804.
- Santos G, Ferreira E, Zuanon J. 2006. Peixes comerciais de Manaus. Manaus: Provárzea.
- Sazima I, Pombal-Jr J. 1988. Mutilação de nadadeiras em acarás, *Geophagus brasiliensis*, por piranhas, *Serrasalmus spilopleura*. Rev. Bras. Biol. 48:477–483.
- Taphorn D. 1992. The Characiform fishes of the Apure river drainage, Venezuela.
- Torres- Bejarano A, Duque S, Caraballo-Gracia P. 2013. Heterogeneidad espacial y temporal de las condiciones físicas y químicas de dos lagos de inundación en la Amazonia colombiana. Actual Biol 35:63–76.
- Van Vliet K. 2012. La relación entre los peces vegetación de la várzea y usos directos. Universidad de Ciencias Aplicadas Van Hall Larenstein. 62 p.
- Wootton R. 1999. Ecology of teleost fishes. 2 ed. Dordrecht: Kluwer Academic.
- Zuanon J, Ferreira E. 2008. Feeding ecology of fishes in the Brazilian Amazon-a naturalistic approach. In: Cyrino J, Bureau D, Kapoor B, editors. Feeding and digestive functions of fishes. CRC Press. p. 1–34.



CAPÍTULO V. REDES TRÓFICAS DE LOS LAGOS DE YAHUARCACA: COLABORACIÓN ENTRE LA CIENCIA Y EL CONOCIMIENTO LOCAL

CAPÍTULO V. REDES TRÓFICAS DE LOS LAGOS DE YAHUARCACA: COLABORACIÓN ENTRE LA CIENCIA Y EL CONOCIMIENTO LOCAL

5.1. INTRODUCCIÓN

Uno de los principales tópicos en ecología, es el estudio de las redes alimenticias y la estructura trófica de los ecosistemas (Elton 1927). Las redes tróficas visualizan las vías a través de las cuales la energía se transfiere de los organismos productores hasta los consumidores finales. Las redes tróficas han sido definidas como el mapa de interrelaciones entre la estructura de una comunidad ecológica, su estabilidad y los procesos que ocurren dentro de un ecosistema (de Ruiter *et al.* 2005).

El conocimiento de la ecología trófica en un ecosistema es fundamental para la comprensión de su funcionamiento (Blaber 1997). Las interacciones tróficas de las especies influyen sobre los procesos poblacionales y de las comunidades, con lo cual pueden afectar a los procesos ecosistémicos (Polis *et al.* 1996; Blaber 1997).

Para facilitar la comprensión de la dinámica de las comunidades ícticas se ha utilizado el concepto de gremios, definido como un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos ambientales de un modo similar (Elton 1927; Hutchinson 1957; MacArthur 1958; Root 1967). La coexistencia de especies, se ve facilitada por la diferenciación morfológica de los rasgos de importancia para la adquisición de recursos, ocupando determinados "nichos" de acuerdo con sus requisitos (Root 1967). Dado que el hábitat y la alimentación son dos de los tipos de recursos más importantes para los animales (Ross 1986), los gremios tróficos se definen a partir de la composición de la dieta en determinado espacio y tiempo (Angermeier & Karr 1983; Sutton & Hopkins 1996).

En las zonas tropicales los peces de agua dulce se enfrentan a una evidente estacionalidad en la oferta y calidad de alimentos. Así las temporadas de aguas altas están asociados con el aumento en la abundancia y diversidad de recursos alimenticios, mientras que en la época de aguas bajas hay una reducción en la oferta de alimentos (Goulding 1980; Junk 1996).

Las redes tróficas de los ecosistemas acuáticos en el Neotrópico, presentan importantes variaciones estacionales de algunos atributos que inciden en los organismos que la componen. El comportamiento alimenticio y las dinámicas poblacionales a menudo se pueden interpretar a partir de las influencias ambientales estacionales (Winemiller 1990, 1996, 2005), tal es el caso de los planos de inundación de los grandes ríos suramericanos en los que en la temporada de aguas bajas, se presenta una mayor concentración de los peces y una disminución apreciable de los recursos alimenticios disponibles, mientras que,

en la temporada de aguas altas la inundación de las zonas aledañas terrestres, incrementa las fuentes alimenticias y la diversidad de ambientes que pueden ser ocupados por los organismos (Polis *et al.* 1996; Corrêa *et al.* 2009). Pero este tipo de interpretaciones de la estructura de la red alimenticia, sólo son posibles a través de un buen conocimiento del contexto espacio-temporal en el que suceden los procesos, aspecto que a veces se limita con las investigaciones a corto plazo (Carvalho *et al.* 2007).

El conocimiento tradicional, ha sido referido como el aprendizaje, las innovaciones y prácticas de los indígenas y las comunidades alrededor del mundo, el cual se ha desarrollado a partir de la experiencia de tiempos anteriores respecto al ambiente y a las culturas locales (Secretariat of the Convention on Biological Diversity 2005). Los estudios en los que se ha involucrado el conocimiento local, permiten un rápido acceso a información que puede ser validada y utilizada para investigaciones científicas relacionadas con la conservación y el manejo de los recursos (Begossi *et al.* 1999; Garcez & Sanchez-Botero 2006). El reconocimiento de que las diversas fuentes de conocimiento local y tradicional de las poblaciones indígenas son necesarias y útiles para mantener la sostenibilidad de los recursos naturales, ha sido puesto de manifiesto recientemente por los estudios de la Plataforma intergubernamental científico-normativa sobre diversidad biológica y servicios ecosistémicos (IPBES) (Diaz *et al.* 2018).

Entre los diversos componentes del conocimiento tradicional se ha trabajado la etnoictiología, cuya definición fue utilizada por primera vez hacia finales de la década de los sesenta (Morrill 1967), interpretada como la interacción de la especie humana con los recursos ícticos para diferentes usos y en diferentes contextos. Estudios adelantados en la última década, precisan que los pescadores indígenas son capaces de acumular a lo largo de su vida, un conjunto de conocimientos referentes a la biología y ecología de los peces, los cuales son transferidos por tradición oral a las generaciones siguientes. Desde este punto de vista la realización de la actividad pesquera artesanal requiere de un conocimiento etnoecológico que posibilita el uso de los recursos pesqueros y garantiza su sustentabilidad (Costa-Neto *et al.* 2002; Garcez & Sanchez-Botero 2006).

Las investigaciones etnoecológicas en ecosistemas tropicales han utilizado el conocimiento tradicional como herramienta complementaria para proponer prácticas de desarrollo con sustentabilidad ecológica y cultural, además del manejo y la conservación local de recursos (Prado *et al.* 2008).

La combinación del saber local con el conocimiento científico no es un trabajo simple, dado que requiere el delineamiento de metodologías que integren los datos e informaciones de

cada tipo de conocimiento (Valbo-Jorgensen & Poulsen 2000; Barboza & Pezzuti 2011). La importancia de los estudios etnoictiológicos radica en su utilidad para el desarrollo y manejo de planes de conservación de ecosistemas (Begossi 1993) y como indicador de las variaciones ecológicas en los ecosistemas acuáticos (Almeida & Pinheiro 2005).

En este contexto, el presente capítulo tiene como objetivos: 1) la conformación y análisis de la red trófica de la ictiofauna de los lagos de Yahuaraca, durante las temporadas de aguas altas y bajas, teniendo como fuentes primarias datos de colectas científicas y registros de pescadores locales capacitados a partir de diversas metodologías etnobiológicas para la toma de datos y 2) destacar los aportes que desde el diálogo de saberes se pueden generar para beneficio mutuo: incorporando el saber popular para la construcción de conocimiento científico y ayudando al fortalecimiento de los procesos de manejo de los recursos naturales para las comunidades locales.

5.2. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se desarrolló en el sistema de lagos de Yahuaraca (4° 11' 48" LS y 69° 57' 19" LW), a una altitud de unos 82 m.s.n.m, ubicado a dos kilómetros al oeste de la ciudad de Leticia, capital del departamento del Amazonas, en Colombia.

Del sistema lagunar fueron muestreados los subsistemas Largo, Boa-Anaconda y Pozo Hondo, los cuales tienen conexión entre sí y con el río Amazonas a través de canales (Torres-Bejarano *et al.* 2013). En la zona del estudio las fluctuaciones de nivel del río Amazonas son producto de las lluvias provenientes de la parte alta de los Andes, que no corresponde al régimen de lluvias local (Rangel & Luengas 1997), presentando cambios en el nivel del río entre 8 y 14 metros en las proximidades de Leticia (IDEAM 2015) y oscilaciones en el nivel de los lagos, entre 0,5 y 8,5 metros (Torres-Bejarano *et al.* 2013).

El ciclo hidrológico en el sector del trapecio amazónico, comprende las temporadas de aguas altas (marzo-junio), descenso (julio-agosto), bajas (septiembre-octubre) y ascenso (noviembre-febrero), siendo el mes de mayo el de mayor nivel de las aguas y el de septiembre el del nivel más bajo (Galvis *et al.* 2006; Prieto-Piraquive 2012a).

5.3. MATERIALES Y MÉTODOS

RECOLECCIÓN DEL MATERIAL

El estudio de las redes tróficas se llevó a cabo a través del análisis de los contenidos estomacales de los peces recolectados en los lagos de Yahuaraca mediante dos fuentes de datos diferentes:

1) Registros de la pesca científica:

Se realizaron dos colectas intensivas (de cinco días de duración cada una) en los lagos Largo, Boa Anaconda y Pozo Hondo, durante la temporada de aguas altas (mayo de 2010) y bajas (septiembre de 2010), utilizando dos baterías de mallas de nylon (50 metros de longitud, 2 metros de altura y de 2 ^{1/2} y 3 pulgadas de luz de malla), una red de arrastre (6 metros de longitud, 1,80 metros de altura y 2 mm de luz de malla), una atarraya de 1 metro de diámetro y luz de malla de 2 cm y una jama de 60 cm de diámetro con luz de malla de 2 mm. Las faenas de colecta tuvieron una duración de 14 horas, en horarios comprendidos entre las 16:00-24:00 y 2:00-8:00. Para complementar estas capturas se realizaron seis faenas de acompañamiento (una cada/mes), con los pescadores indígenas en las que se realizaron colectas selectivas durante el primer semestre de 2011. Para tratar de obtener un muestreo representativo, se colectaron entre 5 y 40 ejemplares por especie, dependiendo de sus abundancias durante las temporadas de muestreo.

El objetivo de este muestreo fue doble, por una parte revisar directamente los tipos de alimento consumidos por los peces y, en segundo lugar, establecer los posibles cambios en las dietas de los peces al comparar especies que viven en los lagos en ambas temporadas.

El material colectado se mantuvo congelado en campo y fue trasladado a las instalaciones del laboratorio de Limnología de la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, donde se depositó en congeladores a 0 °C hasta su procesamiento. Los ejemplares recolectados fueron identificados al nivel taxonómico más específico posible (la mayoría al nivel de especie y el resto a género), con la ayuda de descripciones y claves taxonómicas generales y específicas para la Amazonia (Gery 1977; Taphorn 1992; Mago-Leccia 1994; Machado-Allison & Fink 1996; Galvis *et al.* 2006; Motta *et al.* 2008).

En cuanto a los aspectos tróficos, para los análisis de los contenidos estomacales se utilizó una modificación de la metodología de Goulding *et al.* (1988), registrándose los siguientes ítems alimenticios: (1) insectos acuáticos (adultos y larvas de Coleoptera, adultos de Hemiptera, pupas y larvas de Diptera, ninfas de Ephemeroptera, náyades de Odonata), (2) Crustáceos y otros organismos acuáticos (Copepoda, Cladocera, Conchostraca, Ostracoda, Nemátodos y Moluscos), (3) Plancton (fito y zooplancton); (4) Artrópodos terrestres (Aracnida e insectos terrestres); (5) Peces (comprende tanto animales enteros, como restos identificables del animal); (6) Algas (filamentosas o asociadas a detritos); (7) Restos Vegetales (frutos y semillas, fragmentos o semillas enteras, fragmentos de hojas, ramas y flores); (8) Detritos (sedimento, arena, materia orgánica particulada fina) y (9) Otros (material digerido no identificable).

El peso de cada ítem alimentario, se estimó por su porcentaje del peso total del contenido estomacal utilizando la metodología propuesta por Marrero (1994). Se estimaron los siguientes grupos tróficos de acuerdo a la presencia de un mínimo del 60% del total del contenido, utilizando las propuestas modificadas de Pouilly *et al.* (2004) y Resende (2000): 1) herbívoros (frutos, semillas, hojas, flores), 2) detritívoros (detrito, restos orgánicos), 3) Carnívoros (vertebrados, invertebrados acuáticos, invertebrados terrestres), 4) piscívoros (peces), 5) planctófagos (zooplancton y microalgas) y 6) omnívoros (alimentos de diferentes niveles tróficos).

2) Registros de la pesca artesanal:

La obtención de la información con los pescadores, se basó en una investigación participativa (Mejía 2001; Rodríguez 2010) mediante la toma de registros directos de las faenas de los pescadores indígenas. Este proceso se desarrolló durante doce meses con siete comunidades indígenas y mestizas de las proximidades de los lagos de Yahuaraca: El Castañal, La Milagrosa, La Playa, San Juan, San Antonio, San Pedro, y San Sebastián. Durante el inicio del proyecto se realizaron visitas a los resguardos en los cuales se trabajaron entrevistas abiertas con los pobladores de las comunidades sobre temas de las faenas de pesca, del ciclo hidrológico y de los recursos alimenticios que los habitantes de los resguardos indígenas conocían que eran consumidos por los peces en diferentes temporadas. Con esta información y como referente preliminar, se elaboraron unos calendarios ecológicos de los vegetales y otros recursos del medio natural que podían ser fuente alimenticia para los peces que ellos usualmente capturaban (Figura 18).

Posteriormente, aplicando la metodología de bola de nieve (Silvano 1995), se logró identificar a los pescadores de mayor experiencia de cada comunidad de las citadas anteriormente, con los que se realizó una capacitación teórica-práctica para el diligenciamiento de los registros pesqueros y los datos biológicos de las especies de peces de los lagos en cuadernos en los que podían anotar de manera secuencial la información de las faenas. Para ello cual se trabajó con la metodología estandarizada utilizada en otros sectores de la amazonia colombiana (Rodríguez 2010), mediante la cual, los registros pesqueros se obtienen por los grupos familiares liderados por el pescador de mayor experiencia. En total se diligenciaron siete cuadernos de registro pesquero (uno por cada núcleo familiar de los pescadores capacitados), en los que se trabajó con 14 variables biológico-pesqueras:

1. Fecha

Esta información es crucial para precisar los procesos temporales y la estacionalidad de las colectas, ya que dependiendo de los ambientes muestreados se pueden registrar especies que son capturadas durante todo el ciclo hidrológico, mientras otras solo estarán en una o dos temporadas. Siempre debe consignarse la misma secuencia y los datos completos de día-mes-año.

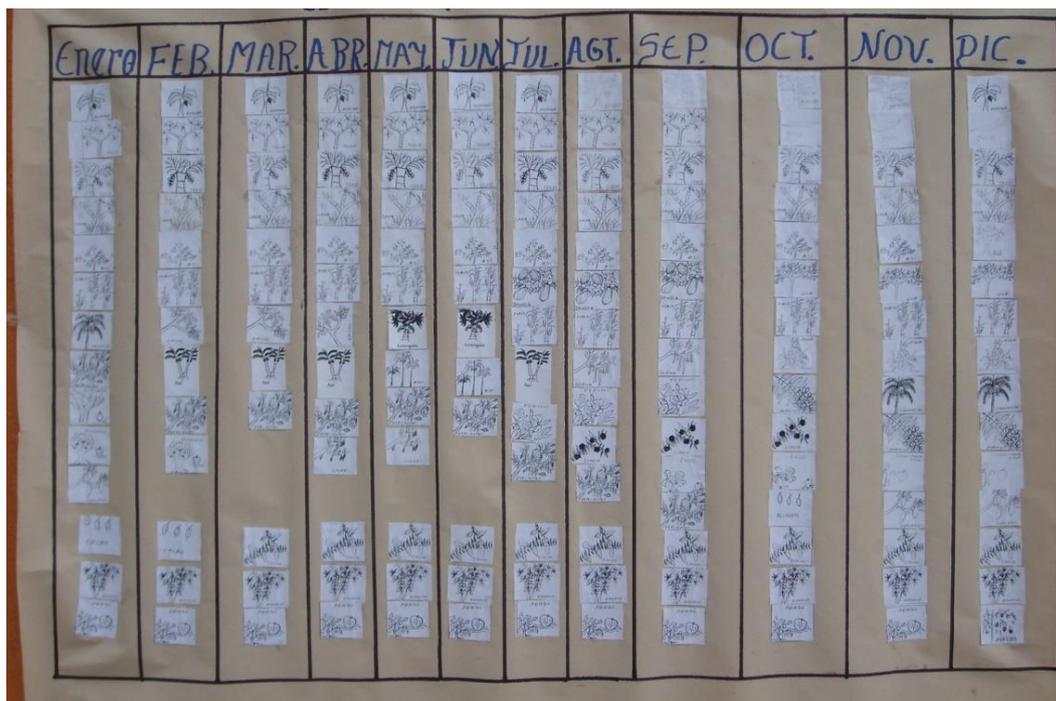


Figura 18. Calendario ecológico de las plantas consumidas por los peces de consumo local.

2. Identificación del pescador

Sirve para determinar los miembros de cada unidad familiar que intervienen. Se debe incluir los nombres completos de los integrantes y de cada uno de los que está aportando a la actividad pesquera de la familia.

3. Nombre del pescado (en español nombre común e idioma Tikuna)

Sirve para llevar una estadística adecuada de cuáles son las especies o grupos de ellas, sobre las que se está efectuando la mayor presión. Asimismo, sirve para determinar las taxonomías y sistemas clasificatorios locales.

4. Peso total en gramos

Sirve para definir la magnitud de la explotación o extracción del recurso pesquero. Es muy importante tener una información lo más detallada posible (como pueden ser los pesos individuales de los ejemplares capturados) para realizar análisis biológicos o ecológicos.

5. *Peso sin vísceras*

Esta medida sirve para determinar el peso del paquete digestivo y las gónadas de los ejemplares, con lo cual se puede tener una buena estimación de la condición de los peces dependiendo de las temporadas, sexo y estado de desarrollo.

6. *Tamaño del pescado*

En general, la medida más utilizada se refiere a la talla de los ejemplares en longitud. Hay dos medidas que se pueden utilizar: la longitud total, que suele ser la más utilizada por los pescadores locales, pero tiene la desventaja de que muchos ejemplares suelen tener las aletas caudales mordidas, y la longitud estándar, para la cual se requiere determinar la ubicación de la última vertebra, que es el punto final de la medición, que se hace desde el hocico. Esta medida requiere un buen entrenamiento de los pescadores.

7. *Sexo del pescado*

Este registro es fundamental para realizar análisis de las poblaciones capturadas y permite determinar posibles riesgos para la supervivencia de las especies en el caso de la pesca indiscriminada de juveniles.

8. *Lugar de captura*

Esta casilla debe llevar información con categorías lo más específicas posibles, claramente definidas y conocidas por los habitantes de la zona. Para evitar malas interpretaciones se aconseja desarrollar ejercicios de cartografías locales con la participación de la comunidad.

9. *Técnica de captura*

Esta información sirve para determinar aspectos como la diversidad de artes de pesca empleadas, así como las temporadas de uso.

10. *Carnada*

Junto con los contenidos estomacales, sirven para establecer relaciones ecológicas (relación presa-depredador, índices de preferencia trófica y la importancia de las presas), así como para ayudar a la determinación de las redes tróficas.

11. *Contenido estomacal*

Este registro permite determinar el grado de conocimiento que pueden tener las comunidades locales de pescadores acerca de los aspectos alimenticios de los peces. Incluye información sobre las presas y de los fragmentos encontrados, ya sea de plantas o de

animales, y sirve para el establecimiento de las relaciones tróficas. Para un mejor desarrollo de la actividad, es importante que haya un acompañamiento frecuente por parte de biólogos o especialistas que compartan su conocimiento con los pobladores locales para llegar a un mejor intercambio de la información y poder establecer un conjunto de las presas temporales en cada temporada del ciclo hidrológico a través del intercambio de saberes con los pescadores.

12. Hora de salida y de llegada de la pesca

Esta información sirve para determinar el tiempo que los pobladores dedican a las faenas de pesca, así como para poder precisar los horarios preferidos para el desarrollo de la actividad.

13. Consumo

Se refiere a la cantidad de peces que se destinan para la alimentación del grupo familiar. A través de estos datos se puede llegar a determinar la importancia alimenticia que tienen los peces para una determinada comunidad, así como las preferencias que se pueden presentar por temporada y por ambiente.

14. Venta

Esta variable hace relación a la cantidad de ejemplares de cada especie que se comercializa. Esta información es fundamental para precisar la actividad económica producto de las pesqueras entre los diferentes pobladores de una comunidad, sirviendo a su vez para determinar las mejores temporadas para la venta del producto pesquero.

Durante el taller de capacitación se realizó un ejercicio para la toma de datos biológico-pesqueros con muestras colectadas utilizando como guía una cartilla de conocimiento tradicional sobre la ictiofauna de la zona de los lagos de Yahuaraca. Esta cartilla incluía ilustraciones de los peces y datos bio-ecológicos previamente elaborada por investigadores indígenas (Damaso *et al.* 2009), lo cual facilitó el proceso de identificación de las especies de posible captura durante las faenas (Figura 19).

Igualmente, durante el taller fueron entregados los materiales y herramientas para la toma de los registros pesqueros para cada núcleo familiar, que consistieron en: básculas, cintas métricas, cuadernos, lápices, cuchillos para disectar los peces y extraer los contenidos estomacales. Además, para la preservación del material de los contenidos estomacales, se le proporcionó un galón de formol y un recipiente hermético de plástico para su almacenamiento. Al finalizar la práctica se estableció que los pescadores capacitados serían difusores de los conocimientos para el diligenciamiento de los formatos pesqueros en sus

respectivos núcleos familiares. Igualmente, se estableció que semanalmente se realizaría la recolección de las muestras de los contenidos estomacales y los conversatorios sobre las faenas de pesca y los aspectos ecológicos del ecosistema de los lagos. También se planteó la realización de un acompañamiento mensual rotativo entre las diferentes comunidades a faenas de pesca, en las cuales se realizaba una revisión en paneles de los materiales que cada grupo familiar había registrado y se habían apuntado en los cuadernos y se destacaban los materiales no reconocidos entre los vegetales o los insectos hallados en los restos estomacales de los peces. Finalmente, para determinar la identificación de esos contenidos estomacales no reconocidos por los sabedores locales, se contó con la colaboración de especialistas en botánica y fauna de la Universidad Nacional sede Amazonia y del Instituto de Investigaciones Amazónicas (SINCHI) en Leticia.



Figura 19. Revisión de las cartillas de conocimiento local por parte de los pescadores.

5.4. ANÁLISIS DE LOS DATOS

En la figura 20, se presenta el esquema metodológico seguido para analizar la composición y estructura de las redes tróficas de los lagos de Yahuaraca.

En primer lugar, se llevó a cabo una clasificación previa de los gremios tróficos de 65 especies ícticas (colectadas a través de la pesca científica), de las 73 registradas en total, basada en una revisión bibliográfica de las clasificaciones asignadas en investigaciones previas realizadas principalmente en la amazonia sobre especies de consumo y de uso ornamental.

En segundo lugar, los resultados del análisis de las dietas de los peces recolectados por los pescadores indígenas, una vez verificados, permitieron elaborar una matriz de datos incluyendo los ítems alimentarios definidos en el apartado anterior (Figura 20). En total se analizaron 5248 registros biológico-pesqueros de la pesca artesanal, obtenidos por los pescadores indígenas y contabilizados en los siete cuadernos diligenciados por los grupos familiares de los pescadores, durante el año de muestreo. Además, para la visualización de los componentes de los grupos tróficos durante las temporadas de aguas altas y bajas, según la percepción de los pescadores desde el conocimiento local, se utilizaron modificaciones de las imágenes de peces de los poster elaborados por artistas-pescadores Tikuna (Damaso & Ipuchima 2004) desarrolladas en un proyecto anterior sobre las dinámicas ícticas durante el ciclo hidrológico de los lagos de Yahuaraca.

Finalmente, el análisis de los contenidos estomacales de 871 ejemplares de los 1110 colectados mediante la pesca científica permito, por un lado, confirmar el gremio trófico de las especies recolectadas y, por otro, confirmar el cambio de dieta de algunas de las especies que coexisten tanto en temporada de aguas altas como bajas (Figura 20).

Con estas tres fuentes de información, se elaboró la matriz final con la que se desarrolló el análisis de la composición, estructura y propiedades de las redes tróficas de los lagos de Yahuaraca.

Para analizar la estructura de las redes tróficas se utilizaron 17 propiedades estructurales (Tabla 6) revisadas en estudios previos en diferentes ecosistemas acuáticos y terrestres (Dunne *et al.* 2003; Dunne 2005; Sánchez-Carmona *et al.* 2012; Thompson *et al.* 2012) con el software NETWORK3D (Williams 2010, Yoon *et al.* 2004). Entre los diversos tipos de modelos aplicados para estos análisis, se utilizó el *niche model* debido a su mayor capacidad predictiva para determinar redes tróficas (Williams & Martinez 2008). Además, se trata de un modelo de aplicabilidad generalizada para diferentes tipos de redes tróficas tanto acuáticas como terrestres, dado que es regido por reglas simples que permiten apreciar procesos en el interior de las redes como el canibalismo, la formación de bucles y la continuidad de la alimentación dentro del nicho (Sánchez 2009).

ESQUEMA METODOLÓGICO PARA EL ANÁLISIS DE LAS REDES TRÓFICAS DE LOS LAGOS DE YAHUARCACA

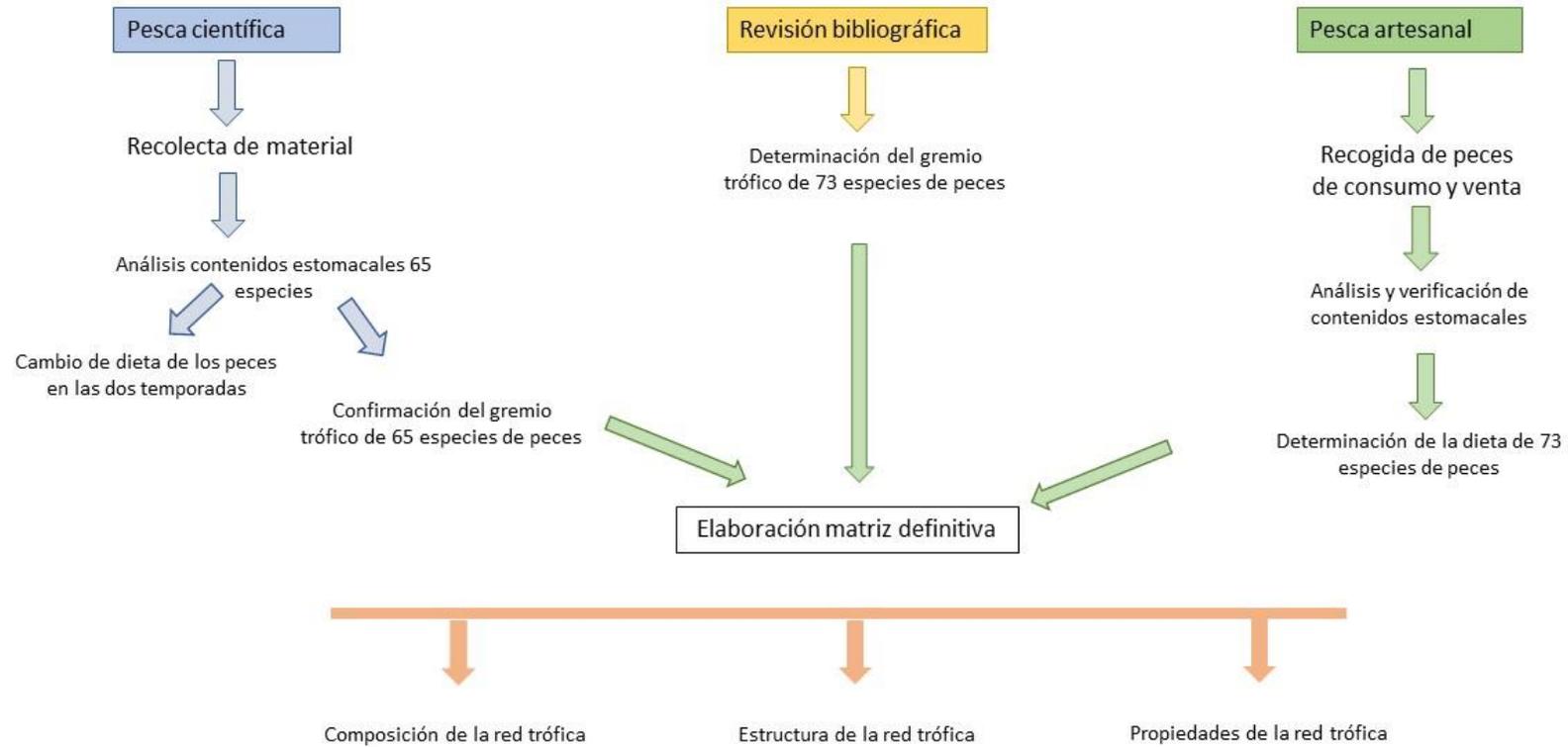


Figura 20. Esquema metodológico seguido para analizar la composición y estructura de las redes tróficas de los lagos de Yahuaraca.

Tabla 6. Propiedades estructurales de las redes tróficas

Propiedades	Definición
Riqueza (S)	Número de todas las especies que componen la red
Riqueza de especies de peces (F)	Número de especies de peces involucrados en la red
Especies tope (T)	Porcentaje de especies que carecen de depredadores
Especies intermedias (I)	Porcentaje de especies con presa y depredador
Especies basales	Porcentaje de especies que tienen depredadores pero no presas
Omnivoría (Omn)	Porcentaje de especies que se alimentan directamente de más de un nivel trófico
Herbívoros (Herb)	Porcentaje de especies herbívoras más detritívoras
Bucles (Loop)	Porcentaje de especies envueltas en un bucle porque aparecen en la cadena dos veces
Densidad de conexión (L/S)	Conexiones por especie, número de todas las conexiones tróficas en la red (L) / S
Conectancia (C)	$C = L/S^2$ de todas las posibles conexiones tróficas en la red (S ²) realizadas actualmente
TL	Nivel trófico de poco peso (Williams & Martinez 2004)
Max TL	Nivel trófico máximo de poco peso
Predador y Especies presa Gen SD	Desviación estándar de la media, número de presas que tienen las especies
VulSD	Desviación estándar de la media de vulnerabilidad, número de depredadores que tienen las especies
Similaridad Trófica (Sim)	Número de ítems presas y predadores compartidos en común por un par de especies dividido por el número total de depredadores y presas
MaxSim	Media de la similaridad trófica máxima
Radio Presa-Predador (P:P)	(Porcentaje de especies basales + intermedias)/(Porcentaje de especies tope + intermedias)

5.5. RESULTADOS

5.5.1. LA DIETA DE LOS PECES DE LOS LAGOS DE YAHUARCACA

Análisis bibliográfico

En la tabla 7 se presentan los resultados de la revisión bibliográfica realizada, según la cual, más del 40 % de las especies de peces (27 de 65) son omnívoras, el 20 % carnívoras (13 especies), el 17 % detritívoras (11 especies) y casi el 14 % (9 especies) piscívoras. Solo 3 especies están catalogadas como piscívoras y 2 como zooplanctónicas.

Tabla 7. Gremios tróficos reportados para las especies colectadas durante la pesca científica con sus fuentes bibliográficas.

ESPECIE	GREMIO TRÓFICO	REFERENCIAS
<i>Acestrorhynchus abbreviatus</i> (Cope, 1878)	PISCÍVORO	Nico & Taphorn 1985; Pompeu & Godinho 2006
<i>Acestrorhynchus microlepis</i> (Schomburgk, 1841)	PISCÍVORO	Santos <i>et al.</i> 2006
<i>Aequidens tetramerus</i> (Heckel, 1840)	OMNÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2007
<i>Anadoras grypus</i> (Cope, 1872)	OMNÍVORO	Mérona & Rankin-de-Mérona 2004
<i>Astyanax abramis</i> (Jenyns, 1842)	OMNÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006
<i>Boulengerella maculata</i> (Valenciennes, 1855)	PISCÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006
<i>Brycon amazonicus</i> (Spix & Agassiz, 1829)	OMNÍVORO	Santos <i>et al.</i> 2006
<i>Brycon cephalus</i> (Günther, 1869)	OMNÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006, Santos <i>et al.</i> 2006
<i>Chaetobranchius flavescens</i> Heckel, 1840	ZOOPLANCTIVORO	Santos <i>et al.</i> 2006; Damaso <i>et al.</i> 2009
<i>Chalceus erythrurus</i> (Cope, 1870)	OMNÍVORO	Santos <i>et al.</i> 2006

ESPECIE	GREMIO TRÓFICO	REFERENCIAS
<i>Charax michaeli</i> Lucena, 1989	CARNÍVORO	De Merona <i>et al.</i> 2008
<i>Cichla monoculus</i> Spix & Agassiz, 1831	PISCÍVORO	Cala <i>et al.</i> 1996; Galvis <i>et al.</i> 2006; Santos <i>et al.</i> 2006
<i>Cichlasoma amazonarum</i> Kullander, 1983	OMNÍVORO	Zuanon & Ferreira 2008
<i>Crenicichla saxatilis</i> (Linnaeus, 1758)	PISCÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006
<i>Ctenobrycon hauxwellianus</i> (Cope, 1870)	OMNÍVORO	Prieto-Piraquive 2012b
<i>Curimatella meyeri</i> (Steindachner, 1882)	DETRITÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006
<i>Cynodon gibbus</i> Spix & Agassiz, 1829	PISCÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006; Santos <i>et al.</i> 2006
<i>Cyphocharax festivus</i> Vari, 1992	DETRITÍVORO	Sánchez <i>et al.</i> 2003
<i>Eigenmannia limbata</i> (Schreiner & Miranda Ribeiro, 1903)	CARNÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2007
<i>Farlowella platorhynchus</i> Retzer & Page, 1997	DETRITÍVORO	Abelha <i>et al.</i> 2001
<i>Heros efasciatus</i> (Heckel, 1840)	OMNÍVORO	Merona & Rankin-de-Merona 2004
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	PISCÍVORO	Yucuna 1983; Galvis <i>et al.</i> 2006; Mota <i>et al.</i> 2008; Prieto-Piraquive 2012b
<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828)	OMNÍVORO	Lasso <i>et al.</i> 1995; Mota <i>et al.</i> 2008
<i>Hydrolycus scomberoides</i> (Cuvier, 1816)	PISCÍVORO	Ramírez & Ajiaco 2001
<i>Hypophthalmus edentatus</i> Spix & Agassiz, 1829	ZOOPLANCTIVORO	Marlier 1967; Lasso <i>et al.</i> 1995
<i>Hypoptopoma gulare</i> Cope, 1878	DETRITÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006
<i>Hypselecara temporalis</i> (Günther, 1862)	CARNÍVORO	Santos <i>et al.</i> 2006
<i>Iguanodectes spilurus</i> (Günther, 1864)	CARNÍVORO/ALGÍVORO	Cabalzar 2005; Carvalho <i>et al.</i> 2007; Zuanon <i>et al.</i> 2008
<i>Leiarius marmoratus</i> (Gill, 1870)	CARNÍVORO	Santos <i>et al.</i> 2006
<i>Lepidosiren paradoxa</i> Fitzinger, 1837	CARNÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006
<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)	OMNÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006; Prieto-Piraquive 2012a
<i>Leporinus trifasciatus</i> Steindachner, 1876	OMNÍVORO	Santos <i>et al.</i> 2006
<i>Loricariichthys</i> sp.	OMNÍVORO	Petry & Schulz 2000
<i>Mesonauta festivus</i> (Heckel, 1840)	OMNÍVORO	Santos <i>et al.</i> 2006
<i>Moenkhausia dichroua</i> (Kner, 1858)	CARNÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006, Andramunio-Acero & Caraballo 2012
<i>Mylossoma aureum</i> (Agassiz, 1829)	OMNÍVORO	Contreras 1999; Santos <i>et al.</i> 2006; Rebelo <i>et al.</i> 2010
<i>Mylossoma duriventre</i> (Cuvier, 1818)	OMNÍVORO	Contreras 1999; Santos <i>et al.</i> 2006; Rebelo <i>et al.</i> 2010
<i>Oxydoras niger</i> (Valenciennes, 1821)	OMNÍVORO	Goulding 1980; Santos <i>et al.</i> 2006; Galvis <i>et al.</i> 2007
<i>Piaractus brachypomus</i> (Cuvier, 1818)	OMNÍVORO	Goulding 1980; Santos <i>et al.</i> 2006, Galvis <i>et al.</i> 2007
<i>Pimelodus blochii</i> Valenciennes, 1840	OMNÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006; Prieto-Piraquive 2012b
<i>Potamorhina altamazonica</i> (Cope, 1878)	DETRITÍVORO	Santos <i>et al.</i> 2006; Galvis <i>et al.</i> 2006
<i>Potamorhina latior</i> (Spix & Agassiz, 1829)	DETRITÍVORO	Santos <i>et al.</i> 2006; Galvis <i>et al.</i> 2006; Prieto-Piraquive <i>et al.</i> 2010
<i>Potamorhina pristigaster</i> (Steindachner, 1876)	DETRITÍVORO	Santos <i>et al.</i> 2006
<i>Potamorrhaphis guianensis</i> (Jardin, 1843)	CARNÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006; Zuanon <i>et al.</i> 2008
<i>Prochilodus nigricans</i> Agassiz, 1829	DETRITÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006; Santos <i>et al.</i> 2006; Rebelo <i>et al.</i> 2010
<i>Psectrogaster rhomboides</i> Eigenmann & Eigenmann, 1889	DETRITÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006
<i>Psectrogaster rutiloides</i> (Kner, 1858)	DETRITÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006
<i>Pseudoplatystoma punctifer</i> (Castelnau, 1855)	CARNÍVORO	Galvis 2006; Santos <i>et al.</i> 2006; Damaso <i>et al.</i> 2009
<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i> (Valenciennes, 1840)	CARNÍVORO	Prada 1987; Contreras 1999; Santos <i>et al.</i> 2006
<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes, 1821)	HERBÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006; Zuanon <i>et al.</i> 2008
<i>Pterophyllum scalare</i> (Shultze, 1823)	OMNÍVORO	Prada 1987; Damaso <i>et al.</i> 2009
<i>Pygocentrus nattereri</i> Kner, 1858	CARNÍVORO	Santos <i>et al.</i> 2006; Rebelo <i>et al.</i> 2010, Behr&Signor 2008
<i>Rhamphichthys rostratus</i> (Linnaeus, 1766)	CARNÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006

ESPECIE	GREMIO TRÓFICO	REFERENCIAS
<i>Rhytidodus microlepis</i> Kner, 1858	HERBÍVORO	Santos 1981; Galvis <i>et al.</i> 2006; Prieto-Piraquive 2012a
<i>Roeboides myersii</i> Gill, 1870	PISCÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006
<i>Satanoperca jurupari</i> (Heckel, 1840)	OMNÍVORO	Prada 1987; Damaso <i>et al.</i> 2009
<i>Schizodon fasciatus</i> Spix & Agassiz, 1829	HERBÍVORO	Santos 1981; Galvis <i>et al.</i> 2006; Santos <i>et al.</i> 2006
<i>Semaprochilodus insignis</i> (Jardine, 1841)	DETRITÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006; Damaso <i>et al.</i> 2009; Prieto-Piraquive 2012b
<i>Serrasalmus rhombeus</i> (Linnaeus, 1766)	OMNÍVORO	Prada 1987; Damaso <i>et al.</i> 2009
<i>Serrasalmus spilopleura</i> Kner, 1858	OMNÍVORO	Santos <i>et al.</i> 2006
<i>Sorubim lima</i> (Bloch y Schneider, 1801)	CARNÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006; Prieto Piraquive 2012a
<i>Stethaprion erythroptus</i> Cope, 1870	OMNÍVORO	Guisande <i>et al.</i> 2012
<i>Tetragonopterus argenteus</i> Cuvier, 1816	OMNÍVORO	Galvis <i>et al.</i> 2006; Damaso <i>et al.</i> 2009; Prieto-Piraquive 2012a
<i>Trachelyopterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)	OMNÍVORO	Prada 1987; Lasso <i>et al.</i> 1995; Damaso <i>et al.</i> 2009
<i>Triporthus angulatus</i> (Spix & Agassiz, 1829)	OMNÍVORO	Prada 1987; Damaso <i>et al.</i> 2009

La dieta de los peces a través del conocimiento local

Mediante la información proporcionada por el análisis de los contenidos estomacales de los peces recolectados por los pescadores indígenas, junto a la experiencia del conocimiento ecológico de parte de los pescadores locales y el uso de paneles para la ubicación del hábitat de los peces en las temporadas de aguas altas y bajas, se identificó la dieta real de 73 especies de peces.

TEMPORADA DE AGUAS ALTAS

Durante la temporada de aguas altas, se analizó y verificó la dieta de un total de 16 especies de peces presentes en ambas temporadas (Tabla 8).

Especies omnívoras y herbívoras (Figuras 21 y 22)

Durante la temporada de aguas altas, el kara rojo (*Chaetobranchus flavescens*, *n*^o 11), una especie considerada omnívora, incluyó en su dieta una alta proporción de zooplancton. Por el contrario, el sábalo (*Brycon amazonicus*, *n*^o 8), la lisa cachete colorado (*Leporinus friderici*, *n*^o 5), la novia (*Trachelyopterus galeatus*, *n*^o 4) y el San Pedro (*Chalceus erythrurus*, *n*^o 3), ingirieron grandes cantidades de frutos y semillas (Figura 21). El San Pedro fue registrado por los pescadores locales como visitante de los “pepeaderos”, que es la denominación local dada a la vegetación del bosque inundado cuando fructifica.

Los peces clasificados como herbívoros fueron la lisa negra (*Rhytidodus microlepis*, *n*^o 9), la lisa rayada (*Schizodon fasciatus*, *n*^o 2), la palometa roja (*Mylossoma aureum*, *n*^o 6), la palometa blanca (*Mylossoma duriventre*), el paco (*Piaractus brachypomus*, *n*^o 7) y el baku

(*Pterodoras granulosus*, n^o 10), registrado por los pescadores locales como un comedor frecuente de frutos de palmas espinosas (Figura 21).

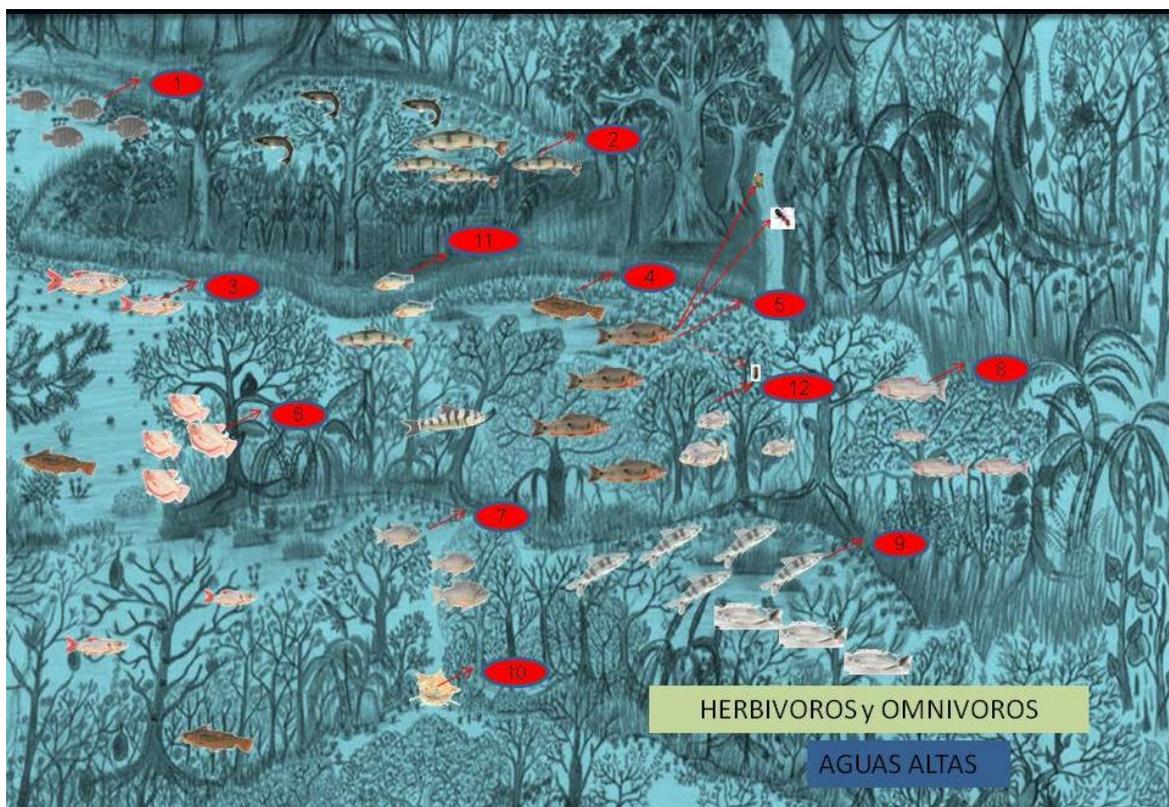


Figura 21. Representación de las especies herbívoras y omnívoras durante la temporada de aguas altas.

Otras especies consideradas omnívoras (Figura 22), como el kara disco (*Heros efasciatus*, n^o 3), además de artrópodos terrestres y restos vegetales, incluyó en su dieta una importante proporción de detrito. En los contenidos estomacales del matupiri (*Tetragonopterus argenteus*, n^o 2), y el reku reku (*Anadoras grypus*, n^o 7) hubo un predominio de artrópodos. El picalon (*Pimelodus blochii*, n^o 4) tuvo una dieta muy variada, pero con una mayor proporción de alimentos de origen vegetal. Entre los peces que combinaron la ingesta de detrito con otras fuentes como algas del perifiton destacan la branquiña pechuda (*Potamorhina latior*, n^o 9) y el loricarido conocido localmente como cucha pipa (*Loricariichthys sp.*, n^o 8). La piraña negra (*Serrasalmus rhombeus*, n^o 1), a pesar de sus hábitos carnívoros, durante esta temporada ingirió una mayor proporción de productos vegetales como frutos y semillas. Finalmente, el matacaiman (*Oxydoras niger*, n^o 5) tuvo una mayor tendencia a la carnivoría con una destacada presencia de gasterópodos y bivalvos en su dieta.

Tabla 8. Especies de peces registradas durante el estudio indicando su gremio trófico y el tipo de alimentación a través del conocimiento local.

Aguas altas				Aguas bajas			
Nombre científico	Nombre local	Gremio trófico	(Alimentación) Conocimiento local	Nombre científico	Nombre local	Gremio trófico	(Alimentación) Conocimiento local
<i>Schizodon fasciatus</i> , <i>Rhytiodus microlepis</i> <i>Mylossoma aureum</i> <i>Mylossoma duriventre</i> <i>Piaractus brachypomus</i> <i>Pterodoras granulosus</i>	Lisa rayada (Fig.28-2) Lisa negra (Fig.28-9) Palometa roja (Fig.28-6) Palometa blanca Paco (Fig.28-7) Baku (Fig.28-10)	herbívoro herbívoro herbívoro herbívoro herbívoro herbívoro	Frutos de palmas espinosas Frutos y semillas	<i>Pterodoras granulosus</i>	Baku (Fig.35-8)	herbívoro	Hojas y tallos
<i>Trachelyopterus galeatus</i>	Novia (Fig.28-4)	herbívoro		<i>Iguanodectes spilurus</i>	Sardinita (Fig.35-7)	herbívoro	Algas filamentosas
<i>Psectrogaster rutiloides</i>	Cascuda (Fig.31-1)	detritívoro		<i>Psectrogaster rutiloides</i> <i>Psectrogaster rhomboides</i> ,	Cascuda (Fig.33-1)	detritívoro detritívoro	Detrito y perifiton
<i>Semaprochilodus insignis</i>	Yaraqui (Fig.31-5)	detritívoro		<i>Potamorhina pristigaster</i>	Branquiña (Fig.33-4)	detritívoro	detrito
				<i>Potamorhina altamazonica</i>	Branquiña ancha (Fig.33-3)	detritívoro	detrito
				<i>Cyphocharax festivus</i>	Lisilla	detritívoro	detrito
				<i>Curimatella meyeri</i>	Lisilla	detritívoro	detrito
				<i>Hypoptopoma gulare</i>	Cuchita amarilla (Fig.33-5)	detritívoro	Detrito, algas y restos de microorganismos
				<i>Farlowella platyrinchus</i>	Cucha lápiz	detritívoro	Detrito, algas y restos de microorganismos
				<i>Loricariichthys sp</i>	Cucha pipa (Fig.33-6)	detritívoro	Detrito, algas y restos de microorganismos
				<i>Prochilodus nigricans</i>	Bocachico (Fig.33-2)	detritívoro	detrito
<i>Ctenobrycon hauxwellianus</i>	Matupiri (Fig.31-4)	carnívoro	Predominio de artrópodos terrestres	<i>Brycon cephalus</i> ,	Sabaleta (Fig.35-4)	carnívoro	Predominio semillas, frutos, artrópodos terrestres, peces
<i>Charax michaeli</i>	Bentón (Fig.31-2)	carnívoro	Predominio de artrópodos terrestres	<i>Charax michaeli</i>	Bentón (Fig.35-2)	carnívoro	Predominio artrópodos terrestres
<i>Mesonauta festivus</i> ,	Falso escalar (Fig.31-6)	carnívoro	Predominio de artrópodos terrestres	<i>Boulengerella maculata</i>		carnívoro	
<i>Aequidens tetramerus</i>	Kara negrito (Fig.31-3)	carnívoro	Predominio de artrópodos terrestres				

Aguas altas				Aguas bajas			
Nombre científico	Nombre local	Gremio trófico	(Alimentación) Conocimiento local	Nombre científico	Nombre local	Gremio trófico	(Alimentación) Conocimiento local
				<i>Hypselecara temporalis</i>	Kara morado (Fig.35-3)	carnívoro	Artrópodos
				<i>Potamorrhaphis guianensis</i>	Agujón	carnívoro	
				<i>Rhamphichthys rostratus</i>	Macana larga (Fig.35-1)	carnívoro	Predominio artrópodos terrestres
				<i>Eigenmannia limbata</i>	Macana (Fig.35-9)	carnívoro	Insectos acuáticos y bivalvos
				<i>Sorubim lima</i>	Chiripira (Fig.35-5)		Peces y artrópodos
				<i>Lepidosiren paradoxa</i>	Natinga (Fig.35-6)		Peces y artrópodos
				<i>Leporinus aripuanaensis</i>	Lisa (Fig.32-13)	omnívoro	Hojas, raíces y semillas
<i>Leporinus friderici</i>	Lisa Cachete colorado (Fig.28-5)	omnívoro	Frutos y semillas	<i>Leporinus friderici</i>	Cachete colorado (Fig.32-5)	omnívoro	Hojas, raíces y semillas
<i>Leporinus trifasciatus</i>		omnívoro		<i>Leporinus trifasciatus</i>	Lisa rayada (Fig.32-1)	omnívoro	Hojas, raíces y semillas
<i>Brycon amazonicus</i>	Sábalo (Fig.28-8)	omnívoro	Frutos y semillas	<i>Brycon amazonicus</i>	Sábalo (Fig.32-7)	omnívoro	Hojas, raíces y semillas
<i>Piaractus brachypomus</i>		omnívoro		<i>Piaractus brachypomus</i>		omnívoro	
<i>Tetragonopterus argenteus</i>	Matupiri (Fig.29-2)	omnívoro	Predominio de artrópodos	<i>Tetragonopterus argenteus</i>	Matupiris (Fig.32-12)	omnívoro	Artrópodos terrestres
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	Piraña negra (Fig.29-1)	omnívoro	Frutos y semillas				
				<i>Triporthesus angulatus</i>	Sardina pechuda (Fig.32-8)	omnívoro	Insectos acuáticos y restos vegetales
				<i>Ctenobrycon hauxwellianus</i>	Matupiris (Fig.32-2)	omnívoro	Artrópodos terrestres
<i>Heros efasciatus</i>	Kara disco (Fig.29-3)	omnívoro	Artrópodos terrestres, restos vegetales, detritos	<i>Heros efasciatus</i>		omnívoro	
<i>Pimelodus blochii</i>	Picalon (Fig.29-4)	omnívoro	Predominio de vegetales				
<i>Loricariichthys sp</i>	Cucha pipa (Fig.29-8)	omnívoro	Detritos y perfiton				
<i>Anadoras grypus</i>	Reku reku (Fig.29-7)	omnívoro	Predominio de artrópodos				
<i>Oxydoras niger</i>	Matacaiman (Fig.29-5)	omnívoro	Predominio de gasterópodos y bivalvos				
<i>Potamorhina latior</i>	Branquiña pechuda (Fig.29-9)	Detritivoro	Detritos y perfiton				
<i>Chaetobranchius flavescens</i>	Kara rojo (Fig.28-11)	Omnivoro	zooplancton				
<i>Chalceus erythrurus</i>	San Pedro (Fig.28-3)	Omnivoro	Artrópodos, vegetales	<i>Chalceus erythrurus</i>	San Pedro (Fig.32-14)	omnívoro	Artrópodos terrestres
				<i>Moenkhausia dichroua</i>		omnívoro	

Aguas altas				Aguas bajas			
Nombre científico	Nombre local	Gremio trófico	(Alimentación) Conocimiento local	Nombre científico	Nombre local	Gremio trófico	(Alimentación) Conocimiento local
				<i>Astyanax abramis</i>		omnívoro	
				<i>Stethaprion erythroptus</i>	Sardinita (Fig.32-3)	omnívoro	Artrópodos terrestres
				<i>Hoplosternum littorale</i>	Chirui (Fig.32-11)	omnívoro	Hojas, raíces y semillas
				<i>Aequidens tetamerus</i>	Kara negrito (Fig.32-10)	omnívoro	Insectos acuáticos y restos vegetales
				<i>Cichlasoma amazonarum</i>		omnívoro	
				<i>Satanoperca jurupari</i>	Cara de caballo (Fig.32-4)	omnívoro	Insectos acuáticos y restos vegetales
				<i>Pterophyllum scalare</i>		omnívoro	
<i>Hoplias malabaricus</i>		piscívoro					
<i>Pygocentrus nattereri</i>	Piraña roja (Fig.30-4)	piscívoro					
<i>Serrasalmus spilopleura</i>	Piraña amarilla (Fig.30-2)	piscívoro	Partes de peces	<i>Serrasalmus rhombeus</i>	Piraña negra (Fig.34-6)	piscívoro	Trozos de musculo y aleta
				<i>Leiarius marmoratus</i>		piscívoro	
				<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>		piscívoro	
<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i>	Pintadillo tigre (Fig.30-3)		Peces migradores	<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i>	Pintadillo tigre (Fig.34-2)	piscívoro	Peces enteros
<i>Brachyplatystoma juruense</i>	Camiseto		Peces migradores	<i>Pseudoplatystoma punctifer</i>	Doncella (Fig.34-4)		Peces enteros
<i>Hemisorubim platirhynchus</i>	Brazo de Moza		Peces migradores,anfibios				
<i>Cynodon gibus,</i>	Chambira (Fig.30-1)	piscívoro	Peces migradores	<i>Cichla monoculus</i>	Tucunare (Fig.34-8)		
<i>Hydrolycus scomberoides</i>	Wapeta	piscívoro	Peces migradores	<i>Sorubim lima</i>		piscívoro	
<i>Cichla monoculus</i>	Cichlido tucunare (Fig.30-5)	piscívoro	Peces de pequeño tamaño	<i>Acestrorhynchus abbreviatus</i>		piscívoro	
				<i>Acestrorhynchus microlepis</i>	Perro (Fig.34-5)	piscívoro	Peces enteros
				<i>Roeboides myersi</i>	Bentón (Fig.34-10)	piscívoro	escamas
				<i>Lepidosiren paradoxa</i>		piscívoro	
				<i>Crenicichla saxatilis</i>	Pez jabón (Fig.34-11)	piscívoro	Peces enteros
				<i>Hoplias malabaricus</i>	Dormilón (Fig.34-1)	piscívoro	Peces enteros
				<i>Pygocentrus nattereri</i>	Piraña roja (Fig.34-7)	piscívoro	Peces enteros
				<i>Potamotrygon motoro</i>	Raya	piscívoro	Peces enteros
				<i>Arapaima gigas</i>	Pirarucú (Fig.34-3)		

Aguas altas				Aguas bajas			
Nombre científico	Nombre local	Gremio trófico	(Alimentación) Conocimiento local	Nombre científico	Nombre local	Gremio trófico	(Alimentación) Conocimiento local
				<i>Hypophthalmus edentatus</i>	Mapara	zooplanctivoro	Cladóceros y copépodos

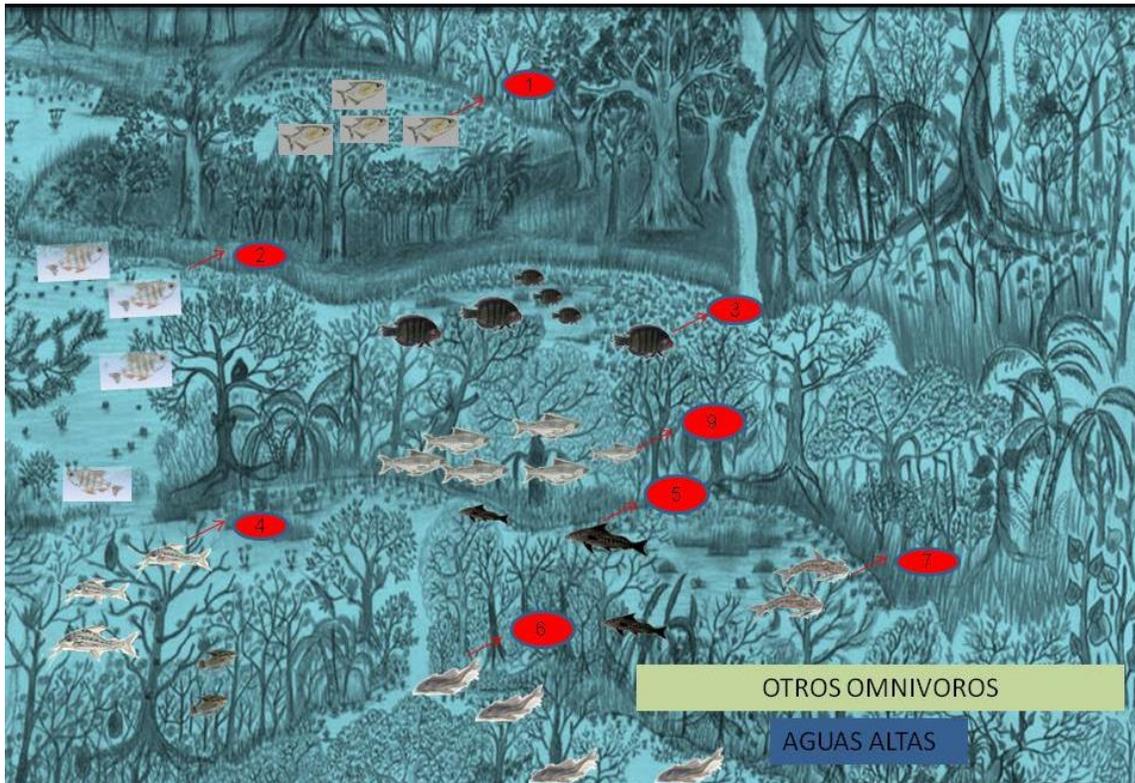


Figura 22. Representación de otras especies omnívoras durante la temporada de aguas altas.

Especies piscívoras (Figura 23)

En la temporada de aguas altas se incorporan especies migradoras con hábitos alimentarios piscívoros. Así, bagres como el pintadillo tigre (*Pseudoplatystoma tigrinum*, n^o 3), o cynodontidos como la Chambira (*Cynodon gibbus*, n^o 1), el brazo de moza (*Hemisorubim platirhynchus*), el camiseta (*Brachyplatystoma juruense*) o el wapeta (*Hydrolycus scomberoides*), persiguen a los cardúmenes de peces Anostomidos como la lisa rayada (*Schizodon fasciatus*) y Curimatidos como la cascuda (*Psectrogaster rutiloides*), entre otros que ingresan a los lagos para suplirse de los recursos que aporta el bosque inundable (Figura 23).

En esta temporada también se colectaron dos especies de pirañas, la roja (*Pygocentrus nattereri*, n^o 4), y la amarilla (*Serrasalmus spilopleura*, n^o 2), las cuales atacan en cardúmenes a sus presas, consumiendo usualmente partes de pez y no ejemplares completos. El otro depredador piscívoro fue el cichlido tucunare (*Cichla monoculus*, n^o 5), que consume presas completas de menor talla, principalmente peces.

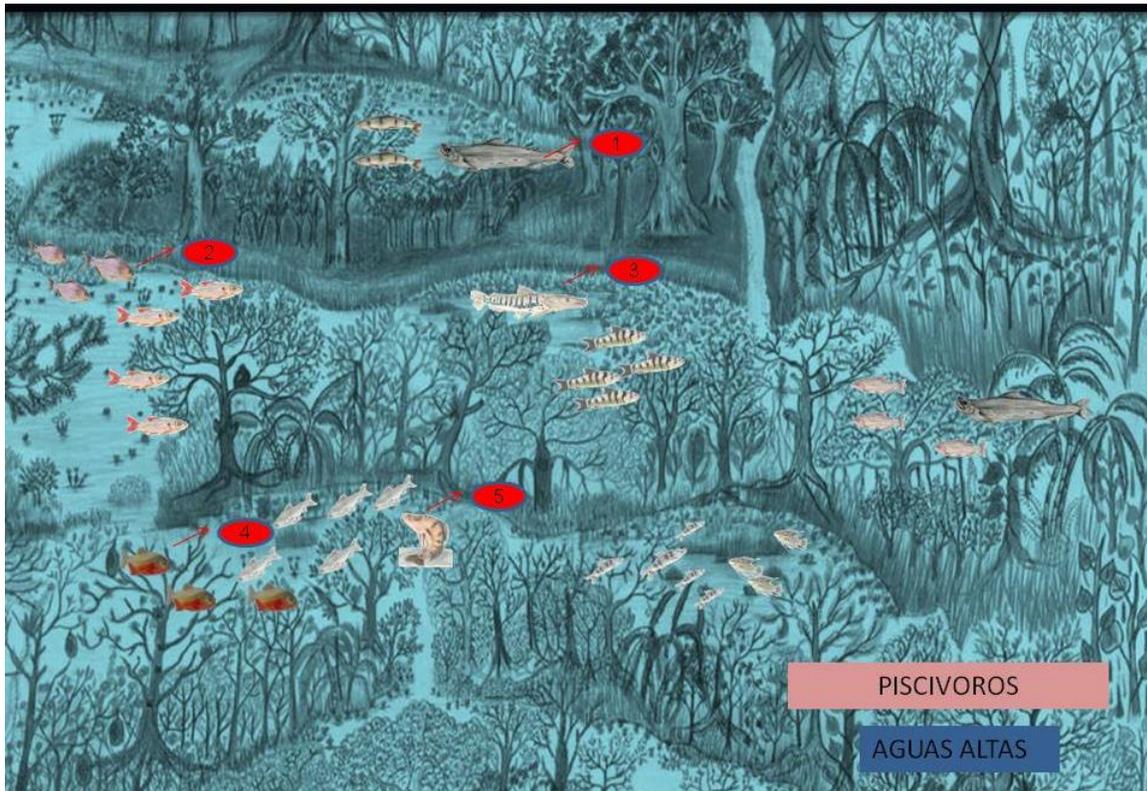


Figura 23. Representación de las especies piscívoras durante la temporada de aguas altas.

Especies carnívoras y detritívoras (Figura 24)

Los peces carnívoros de esta temporada fueron el falso escalár (*Mesonauta festivus*, n^o 6), el matupiri (*Ctenobrycon hauxwellianus*, n^o 4), el kara negrito (*Aequidens tetramerus*, n^o 3), y el bentón (*Charax michaeli*, n^o 2), que en su dieta incorporaron una alta proporción de artrópodos terrestres. Las especies que consumieron detrito como principal fuente alimenticia en esta temporada fueron el yaraquí (*Semaprochilodus insignis*, n^o 5), pez de la familia Prochilodontidae y la cascuda (*Psectrogaster rutiloides*, n^o 1) de la familia Curimatidae. También se hallaron espículas de poríferos, entre los contenidos estomacales de peces detritívoros.

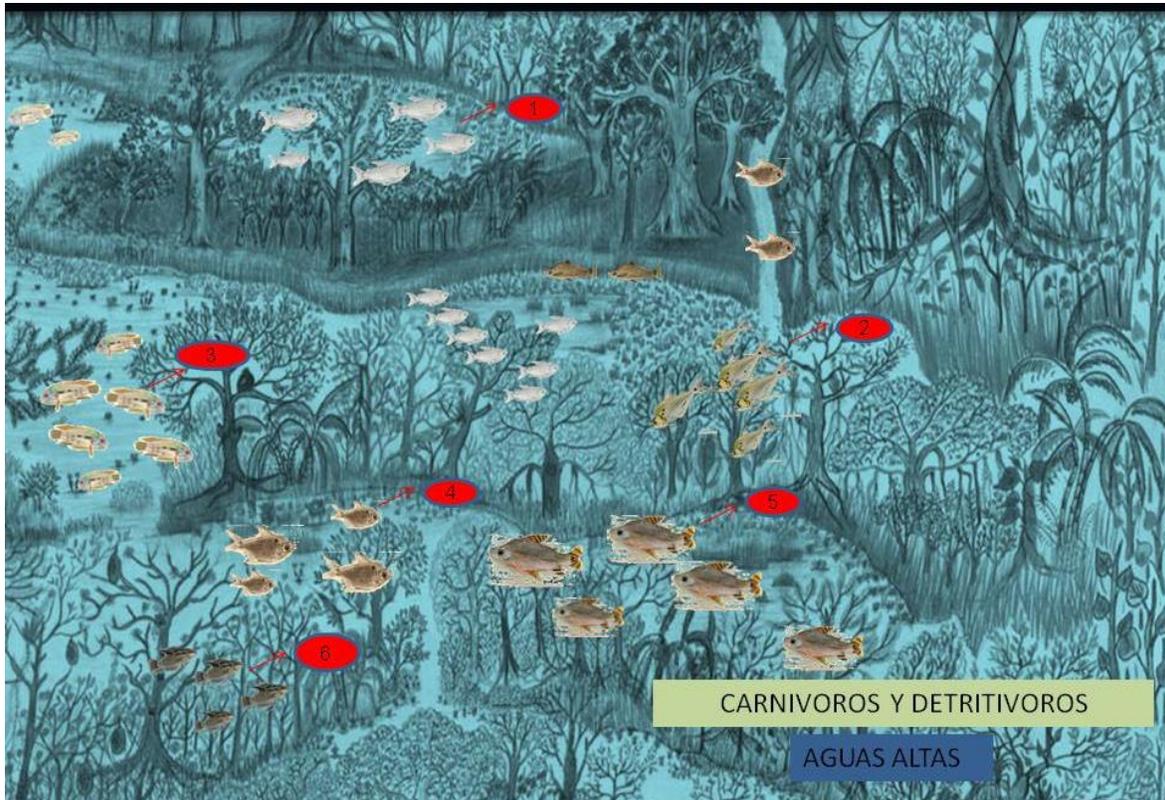


Figura 24. Representación de las especies carnívoras y detritívoras durante la temporada de aguas altas.

TEMPORADA DE AGUAS BAJAS

Durante la temporada de aguas bajas, se analizó y verificó la dieta de un total de un total de 35 especies de peces.

Especies omnívoras y zooplanctívoras (Figura 25)

Entre las especies que consumieron alimentos de diferentes niveles tróficos hubo diferencias en cuanto a las tendencias de consumo. Dentro de los miembros de la familia Anostomidae, conocidos localmente como lisas, la cachete colorado (*Leporinus friderici*, n^o 5 y *L. aripuanaensis*, n^o 13), la lisa rayada (*Leporinus trifasciatus*, n^o 1), el pez de la familia Callichthyidae conocido localmente como chirui (*Hoplosternum littorale*, n^o 11) y el sábalo (*Brycon amazonicus*, n^o 7) incluyeron en sus dietas de forma predominante alimentos de origen vegetal constituido principalmente por hojas, raíces y una menor proporción de semillas.

Otras especies consumieron una gran cantidad de artrópodos terrestres como los matupiris (*Ctenobrycon hauxwellianus*, n° 2 y *Tetragonopterus argenteus*, n° 12), la sardinita (*Stethaprion erythropterus*, n° 3) y el San Pedro (*Chalceus erythrurus*, n° 14).

En los contenidos estomacales de la sardina pechuda (*Triporthus angulatus*, n° 8), el kara negro (*Aequidens tetramerus*, n° 10) y el pez cara de caballo (*Satanoperca jurupari*, n° 4) predominaron los insectos acuáticos y restos vegetales como item secundario.

También en esta temporada se colectó una especie de pez de hábitos planctívoros, que captura sus presas por filtración. Se trata del bagre de la familia Pimelodidae conocido como mapara (*Hypophthalmus edentatus*), entre cuyas principales presas se registraron cladóceros y copépodos.

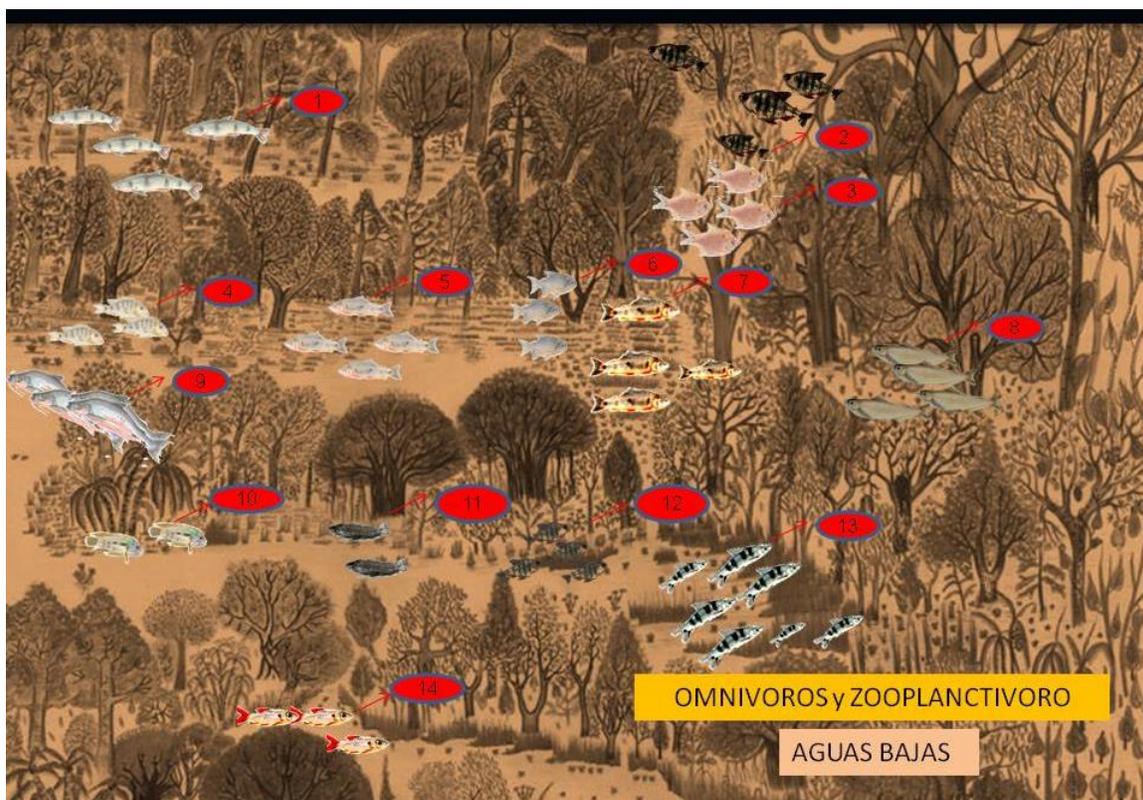


Figura 25. Representación de las especies omnívoras y planctívoras durante la temporada de aguas bajas.

Especies Detritívoras (Figura 26)

En esta temporada se registró la mayor cantidad de especies que se alimentaron principalmente de detrito, con otros componentes como algas y restos de microorganismos. Entre las familias que consumieron este recurso destacan la Loricariidae, Curimatidae y Prochilodontidae (Figura 26). Entre los Loricaridos resaltan la cucha pipa (*Loricariichthys* sp., n^o 6), la cucha lápiz (*Farlowella platorhynchus*), y la cuchita amarilla (*Hypoptopoma gulare*, n^o 5).

Entre los Curimatidos, se reconocieron la cascuda (*Psectrogaster rutiloides*, n^o 1), que además de consumir detrito también se alimenta de perifiton; las lisillas (*Curimatella meyeri* y *Cyphocharax festivus*), la branquiña ancha (*Potamorhina altamazonica*, n^o 3), y la branquiña (*Potamorhina pristigaster*, n^o 4). Entre los Prochilodontidae, se registró la presencia del bocachico (*Prochilodus nigricans*, n^o 2).

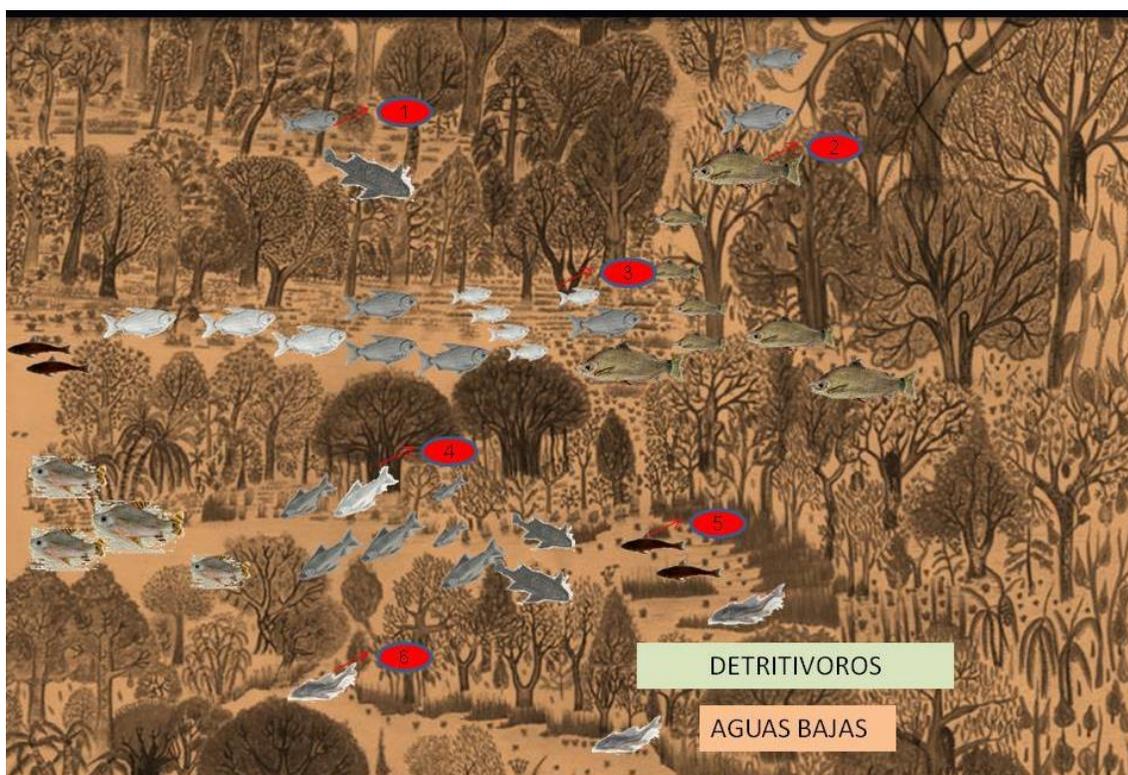


Figura 26. Representación de las especies detritívoras durante la temporada de aguas bajas.

Especies piscívoras (Figura 27)

En esta temporada se analizaron especies de los órdenes Characiformes, Siluriformes, Lepidosireniformes y Perciformes que predominantemente consumieron a otros peces. En cuanto al tipo de consumo sí se presentaron diferencias, pues mientras algunas especies consumieron sus presas enteras como los bagres de la familia Pimelodidae (la doncella (*Pseudoplatystoma punctifer*, n^o 4), el pintadillo tigre (*Pseudoplatystoma tigrinum*, n^o 2), el perro (*Acestrorhynchus microlepis*, n^o 5), y el pez jabón (*Crenicihla saxatilis*, n^o 11)), otros consumieron partes de peces como trozos de músculo o aletas. Este es el caso de algunos carácidos como la piraña negra (*Serrasalmus rhombeus*, n^o 6). En los contenidos estomacales del bentón (*Roeboides myersi*, n^o 10) se encontraron gran cantidad de escamas.

En este período, a partir de los registros y conversaciones con los pescadores se determinó la presencia de otros predadores de peces como el tucunare (*Cichla monoculus*, n^o 8), el dormilón (*Hoplias malabaricus*, n^o 1), la piraña roja (*Pygocentrus nattereri*, n^o 7), la raya (*Potamotrygon motoro*) y se mencionó la presencia del pirarucú (*Arapaima gigas*, n^o 3), en los lagos más interiores del sistema.

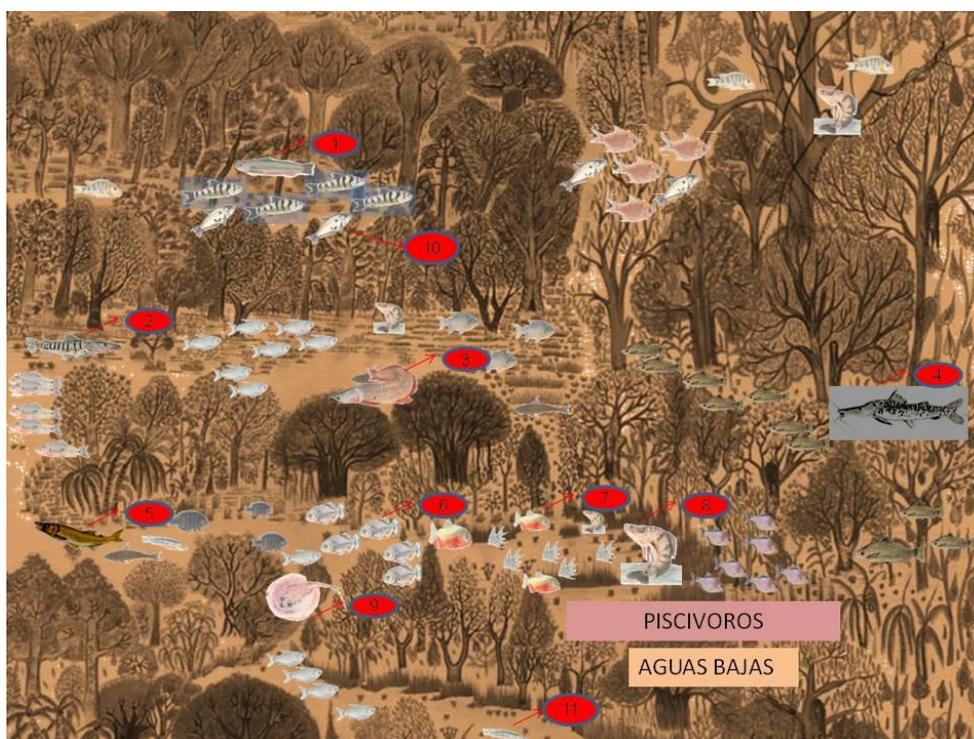


Figura 27. Representación de las especies piscívoras durante la temporada de aguas bajas

Especies carnívoras y herbívoras (Figura 28)

Los peces de hábitos carnívoros se caracterizaron por consumir recursos animales, pero se encontraron diferencias en cuanto al tipo de animales ingeridos. Así, en los contenidos estomacales del chiripira (*Sorubim lima*, n^o 5) y la natinga (*Lepidosiren paradoxa*, n^o 6), se detectó una presencia importante de peces y de artrópodos.

En otras especies como la macana larga (*Rhamphichthys rostratus*, n^o 1), el agujón (*Potamorhaphis guianensis*), la sabaleta (*Brycon cephalus*, n^o 4), el bentón (*Charax michaeli*, n^o 2) y el kara morado (*Hypselecara temporalis*, n^o 3) predominaron los artrópodos terrestres. La dieta del gymnotiformes conocido localmente como macana (*Eigenmannia limbata*, n^o 9), tuvo como particularidad el consumo de insectos acuáticos y de bivalvos.

En cuanto a las especies que se alimentaron de vegetales, se registró el consumo de hojas y tallos por parte del baku (*Pterodoras granulosus*, n^o 8) y el consumo de algas filamentosas por parte de la sardinita (*Iguanodectes spilurus*, n^o 7).

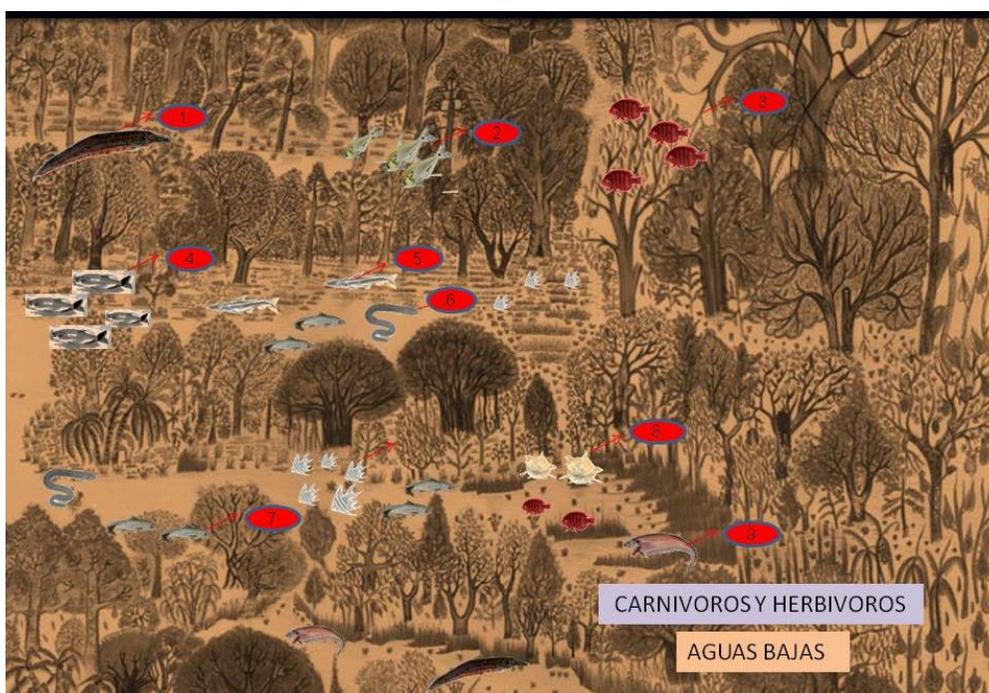


Figura 28. Representación de las especies carnívoras y herbívoras durante la temporada de aguas bajas.

Dieta de las especies de peces recolectadas mediante pesca científica

En la Tabla 8 se presenta el gremio trófico del total de especies de peces recolectadas en los lagos de Yahuaraca. Con el fin de comprobar si existía cambio en la alimentación de 12 especies de peces que están presentes en las temporadas de aguas altas y bajas, se analizó los contenidos estomacales en ejemplares recolectados en ambas temporadas (Tabla 9). El resultado evidenció cambios en los gremios tróficos para cinco de ellas, mientras que el resto mantuvieron su misma tendencia alimenticia en ambos períodos.

Tabla 9. Especies de peces colectadas en ambas temporadas y sus gremios tróficos

Especie	Aguas Altas	Aguas Bajas
<i>Aequidens tetramerus</i> (Heckel, 1840)	Carnívoro	Omnívoro
<i>Ctenobrycon hauxwellianus</i> (Cope, 1870)	Carnívoro	Omnívoro
<i>Loricariichthys</i> sp.	Detritívoro	Omnívoro
<i>Piaractus brachypomus</i> (Cuvier, 1818)	Herbívoro	Omnívoro
<i>Serrasalmus rhombeus</i> (Linnaeus, 1766)	Omnívoro	Piscívoro
<i>Brycon amazonicus</i> (Spix & Agassiz, 1829)	Omnívoro	
<i>Heros efasciatus</i> (Heckel, 1840)	Omnívoro	
<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)	Omnívoro	
<i>Tetragonopterus argenteus</i> Cuvier, 1816	Omnívoro	
<i>Psectrogaster rutiloides</i> (Kner, 1858)	Detritívoro	
<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes, 1821)	Herbívoro	
<i>Charax michaeli</i> Lucena, 1989	Carnívoro	

El papel de la vegetación del bosque tropical en la dieta de los peces

El análisis de los contenidos estomacales de los peces utilizados en el estudio permitió tener una amplia información de la diversidad de plantas que utilizan como dieta los peces de los lagos de Yahuaraca. En la Figura 29 se presenta el número de especies de las familias de plantas superiores del bosque inundables mayormente consumidas por los peces.

Dentro de la familia Moraceae, compuesta por árboles, parásitos y enredaderas, es muy común el género *Ficus* sp. conocido localmente como renaco, cuyo fruto de tipo syconia de textura

carnosa y con muchas semillas (Goulding *et al.* 1988), es consumido por paco (*Piaractus brachipomus*), sábalo (*Brycon amazonicus*), picalon (*Pimelodus blochii*) y la novia (*Trachelyopterus galeatus*).

Varias especies de la familia Arecaceae, constituida por las palmas como el asai (*Euterpe oleraceae*), la viririma (*Astrocarium murumuru*), la chambira (*Astrocarium chambira*) y el aguaje (*Mauritia flexuosa*), con frutos de textura suave con mesocarpo carnoso, son fuente de alimento de peces como el paco (*Piaractus brachipomus*), el sábalo (*Brycon amazonicus*), la sabaleta (*Brycon cephalus*) y las palometas blanca y roja (*Mylossoma duriventre* y *Mylossoma aureum*), que son grandes consumidores de sus semillas durante la temporada de agua altas de los ríos amazónicos (Goulding 1980; Prada 1987).

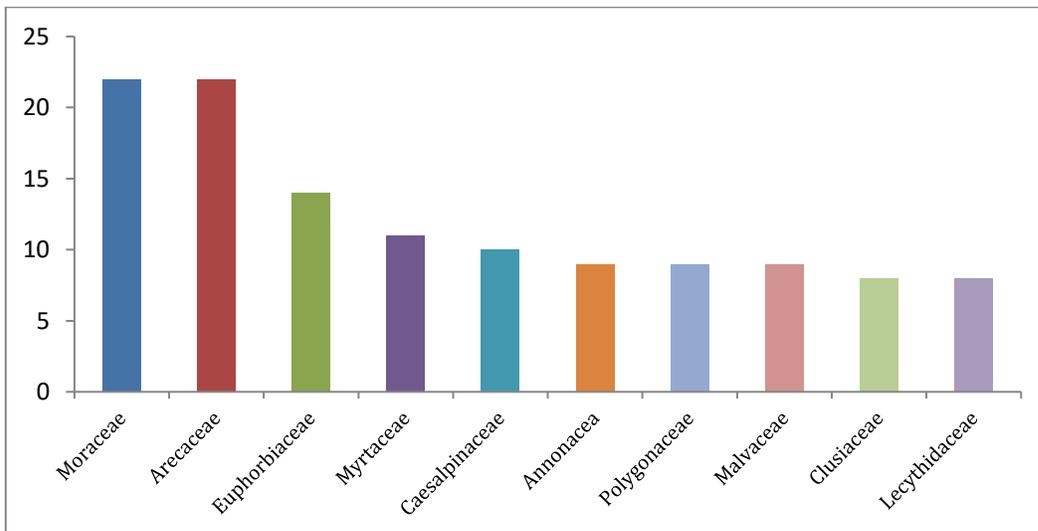


Figura 29. Número de especies de plantas de las familias de vegetales superiores de mayor consumo por la ictiofauna durante la temporada de aguas altas.

La familia Euphorbiaceae está constituida por árboles y arbustos, entre los cuales tiene gran importancia el caucho o siringa (*Hevea sp*), cuyas semillas son consumidas por el paco (*Piaractus brachipomus*), las palometas blanca y roja (*Mylossoma duriventre* y *Mylossoma aureum*) y el sábalo (*Brycon amazonicus*).

Dentro de la familia Myrtaceae, compuesta principalmente por arbustos y pequeños árboles, destacan el camu camu (*Myrciaria sp.*), el arasi (*Eugenia sp.*) y la guayaba (*Psidium guajava*) por conformar parte de la comunidad de los "pepeaderos", denominación local que se le da a los árboles que durante la temporada de aguas altas tienen su momento de fructificación, momento

en el cual, se agrupan diversidad de especies como el paco (*Piaractus brachipomus*), sábalo (*Brycon amazonicus*) sabaleta (*Brycon cephalus*), las palometas blanca y roja (*Mylossoma duriventre* y *Mylossoma aureum*) y la novia, (*Trachelyopterus galeatus*) entre otros, para alimentarse de sus frutos. Además, estos árboles sirven como sitio de captura de los peces por parte de los pescadores locales (van Vliet 2012). La agrupación de los peces bajo los árboles de esta familia, también ha sido registrado para otros sectores de la amazonia (Goulding *et al.* 1988).

Entre los arboles de la familia Urticaceae, el yarumo (*Cecropia* sp.) es de gran importancia en la alimentación de especies como el sábalo (*Brycon amazonicus*) y el picalon (*Pimelodus blochii*) (Prada 1987; Goulding *et al.* 1988; van Vliet 2012).

La familia de las Poales con el gramalote (*Paspalum repens*) y el arrocillo (*Leersia hexandra* y *Oriza* sp.), son importantes para el desarrollo del ensamblaje de peces, pues mientras en aguas altas el gramalote sirve de refugio para los juveniles y de alimento para algunos peces como las lisas negra y rayada (*Schizodon fasciatus* y *Rythiodus microlepis*), en la temporada de aguas bajas es el arrocillo el que sirve de alimento para pequeños Carácidos como el matupiri (*Tetagonopterus argenteus*), la mojarrita blanca (*Ctenobrycon hauxwellianus*) y el Cichlido conocido como kara negro (*Cichlasoma amazonarum*.)

Por ultimo señalar a una especie de la familia Lentibulariaceae, que también es importante como fuente alimenticia para los peces (Damaso *et al.* 2009; Prieto-Piraquive 2012b), pero de la cual los peces hacen un uso diferenciado de sus partes. Se trata de la tripa de bocachico (*Utricularia foliosa*), una planta carnívora (Figura 30) cuyas flores y frutos son consumidos por la sabaleta (*Brycon melanopterus*), mientras que los Prochilodontidos como el bocachico (*Prochilodus nigricans*) y el yaraki (*Semaprochilodus insignis*), consumen la lamita (que es el perifiton) que cubre sus tallos y raíces durante la temporada de aguas altas (principalmente hacia finales de abril y mayo).

5.5.2. COMPOSICIÓN DE LAS REDES TRÓFICAS DE LOS LAGOS DE YAHUARCACA

En términos generales, los distintos eslabones de la red trófica de los lagos del Yahuarcaca estuvieron conformados por 180 elementos (Figura 31), incluyendo a los productores (hongos, algas verdes, diatomeas y espermatófitas), detritos y miembros de los gremios tróficos de peces: detritívoros, herbívoros, carnívoros, omnívoros, zooplanctívoros y piscívoros (Tabla 10).



Figura 30. Representación local del consumo de flores de la planta tripa de bocachico (*Utricularia foliosa*) por el pez sabaleta (*Brycon melanopterus*) durante la temporada de aguas altas.

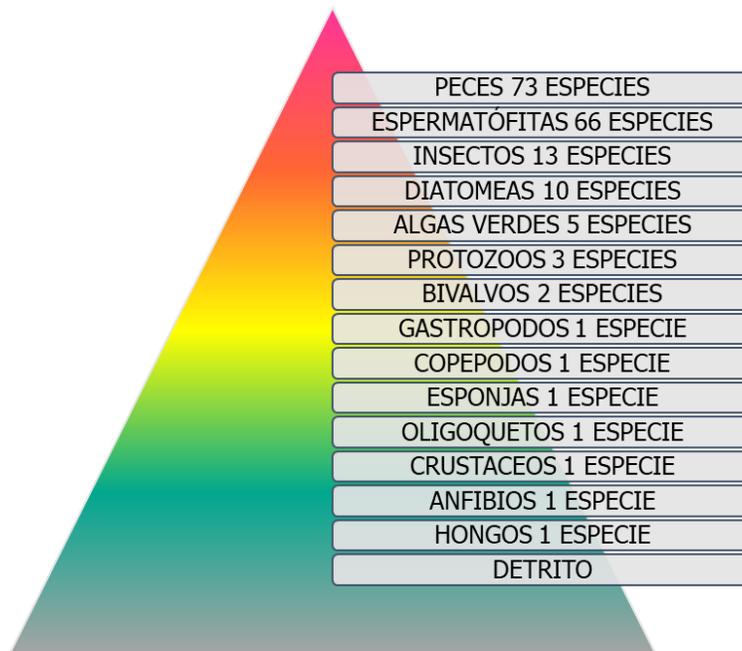


Figura 31. Composición por grupos de organismos y el detrito en la red trófica total.

En los contenidos estomacales analizados se registraron e identificaron un total de 66 especies de vegetales superiores (espermatofitas) de 38 familias pertenecientes al orden Magnoliales, que fueron una fuente trófica muy importante durante la temporada de aguas altas para las especies ícticas registradas.

La composición de los gremios tróficos de la comunidad de peces (Figura 32), presentó diferencias significativas para las dos temporadas ($X^2 = 29.33, P < 0.001$), en particular un incremento de las especies de hábitos herbívoros durante la temporada de aguas altas, al contrario que las especies consumidoras de detrito, que fueron más abundantes en la temporada de aguas bajas. Durante la temporada de aguas bajas también hubo una mayor cantidad de especies omnívoras respecto a de aguas altas.

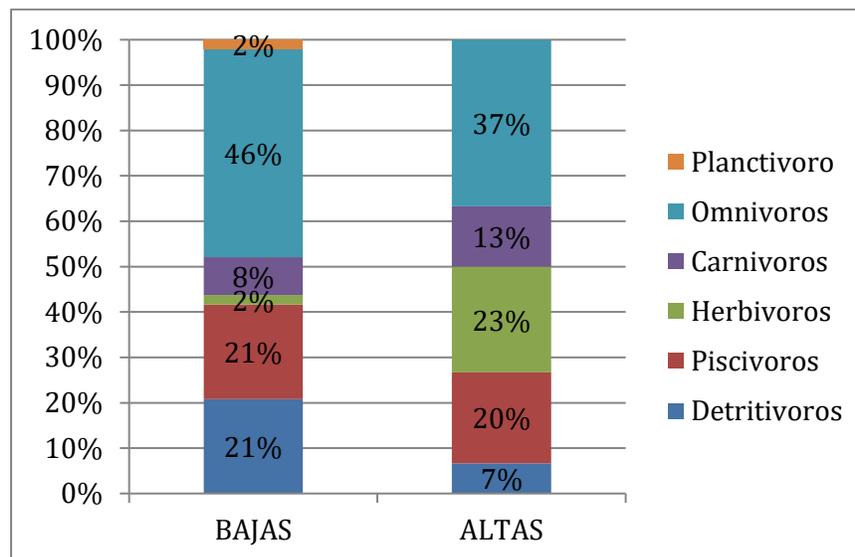


Figura 32. Distribución de los gremios tróficos de la comunidad de peces durante las temporadas de aguas altas y bajas.

Durante la temporada de aguas bajas (Tabla 10), solo se registraron dos especies de peces herbívoras, pero mientras que en los contenidos estomacales de *Pterodoras granulosus* se encontraron principalmente restos de hojas y semillas, en los de *Iguanodectes spilurus*, se identificaron, sobre todo algas filamentosas (Tabla 8). También durante esta temporada se registró la presencia de *Hypophthalmus edentatus*, una especie zooplanctívora que se alimentó principalmente de microcrustáceos del zooplancton como copépodos y rotíferos (Tabla 8).

Tabla 10. Componentes de las redes tróficas en las temporadas de aguas altas y bajas. Se señalan en negrita los comunes a ambas temporadas.

GRUPO	Gremio	Temporada de aguas altas	Temporada de aguas bajas
		TAXONES	
Fitoplancton	Productores	Pinnulariaceae (<i>Pinnularia viridis</i> , <i>P. gibba</i>), Eugleanaceae (<i>Phacus</i> sp.)	Gomphonemataceae (<i>Gomphonema</i> cf. <i>lanceolatum</i> , <i>G.</i> cf. <i>turris</i>), Pinnulariaceae (<i>Pinnularia</i> cf. <i>major</i> , <i>P.</i> cf. <i>nobilis</i> , <i>P. viridis</i> , <i>Pinnularia</i> sp.), Melosiraceae (<i>Melosira</i> sp.), Cymbellaceae (<i>Cymbella</i> sp.), Eugleanaceae (<i>Trachelomonas volvocina</i> , <i>Phacus longicauda</i> , Phacus sp.)
Perifiton	Productores		Zygnemataceae (<i>Spirogyra</i> sp.) Scenadesmaceae (<i>Crucigenia mucronata</i>), Chlorococaceae (<i>Tetraedron trigonum</i>)
Macrófitas	Productores	Poaceae (<i>Paspalum repens</i>)	
Vegetales superiores (espermatófitas)	Productores	Arecaceae, Caparaceae, Caricaceae, Polygonaceae, Lecythydaceae, Sapotaceae, Caesalpinaceae, Fabaceae, Apocynaceae, Rubiaceae, Icacinaceae, Bignoniaceae, Lentibulariaceae, Lauraceae, Annonaceae, Myristicaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, Passifloraceae, Salicaceae, Malvaceae , Myrtaceae, Oenotheraceae, Vochysiaceae, Poaceae , Polygonaceae , Chrysobalanaceae, Moraceae, Urticaceae, Loranthaceae, Anacardeaceae, Meliaceae, Sapindaceae, Convulvalaceae, Solanaceae, Violaceae, Vitaceae,	Polygonaceae, Malvaceae, Poaceae
Zooplancton	Consumidores	Maxillopoda, Branchiopoda	Maxillopoda, Branchiopoda
Poríferos	Consumidores-Filtrador		Demospongiae
Anélidos	Consumidores-Detritívoro	Glossoscolecidae	
Macroinvertebrados	Consumidores-Raspadores	Pisidiidae (<i>Pisidium</i> sp.), <i>Planorbidae</i> (<i>Helisoma</i> sp.), <i>Hydrobiidae</i> (<i>Hydrobia</i> sp.)	Pisidiidae (<i>Pisidium</i> sp.)
Insectos	Consumidores-Herbívoros-Detritívoros-Carnívoros	Formicidae (<i>Cephalotes</i> sp.), Curculionidae , Odonata , Hemiptera , Homoptera	Formicidae (<i>Cephalotes</i> sp., <i>Cheliomyrmex</i> sp.), Curculionidae , Odonata , Hemiptera , Homoptera , Termitidae, Blattidae

GRUPO	Gremio	Temporada de aguas altas	Temporada de aguas bajas
		TAXONES	
Crustáceos	Consumidores-Detrítivo	Paleomonidae (<i>Macrobrachium amazonicum</i>)	Paleomonidae (<i>Macrobrachium amazonicum</i>)
	Consumidores-Herbívoros	Anostomidae (<i>Schizodon fasciatus</i> , <i>Rhytiodus microlepis</i>), Characidae (<i>Mylossoma aureum</i> , <i>Mylossoma duriventre</i> , <i>Piaractus brachypomus</i>), Doradidae (<i>Pterodoras granulosus</i>) , Auchenipteridae (<i>Trachelyopterus galeatus</i>)	Doradidae (<i>Pterodoras granulosus</i>) , Characidae (<i>Iguanodectes spilurus</i>)
	Consumidores-Detrítivos	Curimatidae (<i>Psectrogaster rutiloides</i>) , Prochilodontidae (<i>Semaprochilodus insignis</i>)	Curimatidae (<i>Psectrogaster rutiloides</i>) , <i>Psectrogaster rhomboides</i> , <i>Potamorhina pristigaster</i> , <i>Potamorhina altamazonica</i> , <i>Cyphocharax festivus</i> , <i>Curimatella meyeri</i>), Loricariidae (<i>Hypoptopoma gulare</i> , <i>Farlowella platorynchus</i> , <i>Loricariichthys</i> sp.), Prochilodontidae (<i>Prochilodus nigricans</i>)
Peces	Consumidores-Carnívoros	Characidae (<i>Ctenobrycon hauxwellianus</i> , <i>Charax michaeli</i>), Cichlidae (<i>Mesonauta festivus</i> , <i>Aequidens tetramerus</i>)	Characidae (<i>Brycon cephalus</i> , <i>Charax michaeli</i> , <i>Boulengerella maculata</i>), Cichlidae (<i>Hypselecara temporalis</i>), Belonidae (<i>Potamorhaphis guianensis</i>), Rhamphichthyidae (<i>Rhamphichthys rostratus</i>), Gymnotidae (<i>Eigenmannia limbata</i>)
	Consumidores-Omnívoros	Anostomidae (<i>Leporinus friderici</i>, <i>Leporinus trifasciatus</i>) , Characidae (<i>Brycon amazonicus</i> , <i>Piaractus brachypomus</i> , <i>Tetragonopterus argenteus</i> , <i>Serrasalmus rhombeus</i>), Cichlidae (<i>Heros efasciatus</i>) , Pimelodidae (<i>Pimelodus blochii</i>), Loricariidae (<i>Loricariichthys</i> sp.), Doradidae (<i>Anadoras grypus</i> , <i>Oxydoras niger</i>)	Anostomidae (<i>Leporinus aripuanaensis</i> , <i>Leporinus friderici</i> , <i>Leporinus trifasciatus</i>), Characidae (<i>Brycon amazonicus</i> , <i>Piaractus brachypomus</i> , <i>Tetragonopterus argenteus</i> , <i>Triportheus angulatus</i> , <i>Ctenobrycon hauxwellianus</i> , <i>Moenkhausia dichroua</i> , <i>Astyanax abramis</i> , <i>Stethaprion erythroptus</i> , <i>Chalceus erithrurus</i>), Callichthyidae (<i>Hoplosternum littorale</i>), Cichlidae (<i>Aequidens tetramerus</i> , <i>Cichlasoma amazonarum</i> , <i>Heros efasciatus</i> , <i>Satanoperca jurupari</i> , <i>Pterophyllum scalare</i>)

GRUPO	Gremio	Temporada de aguas altas	Temporada de aguas bajas
		TAXONES	
	Consumidores- Piscívoros	Erythrinidae (<i>Hoplias malabaricus</i>), Characidae (<i>Pygocentrus nattereri</i> , <i>Serrasalmus spilopleura</i>) Cynodontidae (<i>Cynodon gibus</i> , <i>Hydrolycus scomberoides</i>), Cichlidae (<i>Cichla monoculus</i>)	Pimelodidae (<i>Leiarius marmoratus</i> , <i>Pseudoplatystoma fasciatum</i> , <i>Pseudoplatystoma tigrinum</i> , <i>Sorubim lima</i>), Acestrorhynchidae (<i>Acestrorhynchus abbreviatus</i> , <i>Acestrorhynchus microlepis</i>), Characidae (<i>Serrasalmus rhombeus</i> , <i>Roeboides myersi</i>), Lepidosirenidae (<i>Lepidosiren paradoxa</i>), Cichlidae (<i>Crenicichla saxatilis</i>)
	Consumidores- Zooplancívoro		Pimelodidae (<i>Hypophthalmus edentatus</i>)
Anfibios	Consumidores- Carnívoros	Hylidae	

En esta temporada se detectó mayor cantidad de especies de peces omnívoras (Tabla 10), pero, sin embargo, se apreciaron diferencias en cuanto a la composición de las dietas. Así, algunas especies tuvieron mayor cantidad de restos vegetales en sus contenidos estomacales, acompañados de algunos insectos acuáticos (por ejemplo, *Leporinus friderici* y *L. trifasciatus*). En otras, como algunas especies de la familia Characidae (*Astyanax abramis*, *Chalceus erythrurus* y *Stetapríon erythrops*) (Tabla 8) predominaron en sus dietas los artrópodos terrestres y en menor proporción otros restos vegetales. Otras especies consideradas omnívoras también consumieron detritos como un ítem suplementario (por ejemplo, *Triportheus angulatus*, *Hoplosternum littorale*) (Tabla 8).

Entre los carnívoros, hubo un gran consumo de artrópodos terrestres (*Hypselecara temporalis*, *Potamorrhaphis guianensis*, *Brycon cephalus*), mientras el consumo preferencial de crustáceos (presa importante de *Rhamphichthys rostratus*) y de insectos acuáticos fue bajo (consumidos como ítem principal por *Eigenmannia limbata*).

El consumo preferencial de peces se registró en especies de diversos ordenes como los Characiformes (*Acestrorhynchus abbreviatus*, *Roeboides myersi*, *Serrasalmus rhombeus*), Siluriformes (*Pseudoplatystoma punctifer*, *Pseudoplatystoma tigrinum*, *Leiarius marmoratus*, *Sorubim lima*), Perciformes (*Crenicichla saxatilis*) y Lepidosireniformes (*Lepidosiren paradoxa*) (Tabla 8).

La composición de la red trófica durante la temporada de aguas altas tuvo como fuente primordial de la dieta de diversas especies de peces a especies basales de plantas, principalmente de las familias Moraceae, Arecaceae y Euphorbiaceae del bosque inundable. (Tabla 10; Figura 29). De hecho, hubo especies tanto de Characidos (*Mylossoma aureum*, *Schizodon fasciatus*, *Piaractus brachypomus*) como de Siluriformes (*Pterodoras granulosus*, *Trachelyopterus galeatus*) cuya alimentación consistió principalmente en restos vegetales (frutos y semillas) (Tabla 8).

De las especies que fueron clasificadas como omnívoras durante la temporada de aguas altas, hubo predominio de vegetales superiores en algunas especies (por ejemplo, *Serrasalmus rhombeus*, *Brycon amazonicus*, *Pimelodus blochii*) mientras que en otras (por ejemplo, *Anadoras grypus*, *Tetragonopterus argenteus*) predominaron los artrópodos terrestres (Tabla 8). También se registró la presencia predominante de zooplancton en los contenidos estomacales del Cichlido (*Chaetobranchus flavescens*) (Tabla 8).

Finalmente, durante esta temporada se registraron ejemplares de crustáceos y de anfibios entre las presas de los peces carnívoros.

5.5.3. ESTRUCTURA Y PROPIEDADES DE LA RED TRÓFICA DE LOS LAGOS DE YAHUARCACA

Para determinar el flujo de energía en la red trófica, se establecieron cuatro grupos diferentes: *organismos basales o productores* (fitoplancton, perifiton, macrófitas y vegetales superiores (espermatófitas), detrito), que son consumidos por los *organismos consumidores de primer orden* (herbívoros). Los *consumidores de segundo orden* (detritívoros, carnívoros, zooplanctívoros y omnívoros) y finalmente los *depredadores tope*, que para esta red correspondieron a peces de preferencia piscívora.

En la Figura 33, se presenta la red trófica de la ictiofauna de los lagos de Yahuarcaca durante las temporadas de aguas altas y bajas obtenida con la aplicación del modelo “*nicho model*” a la matriz completa obtenida. Como se observa, la estructura de la distribución de las especies de los distintos grupos cambió entre las dos temporadas, evidenciándose una mayor cantidad de productores en la temporada de aguas altas y una mayor cantidad de consumidores primarios durante la de aguas bajas (Figura 33).

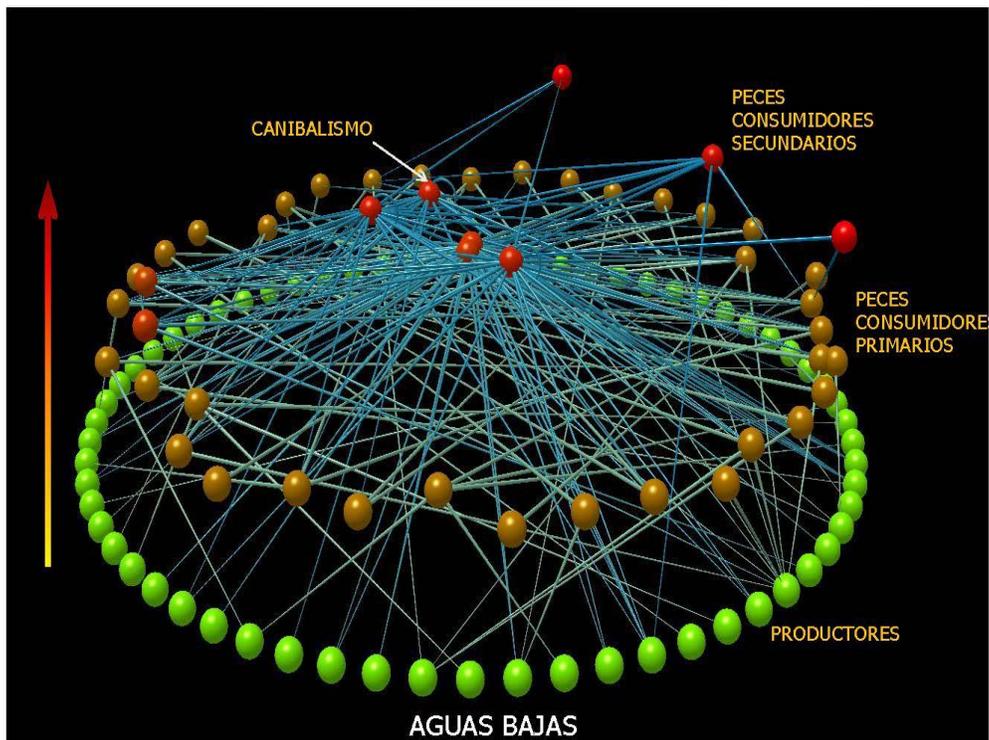
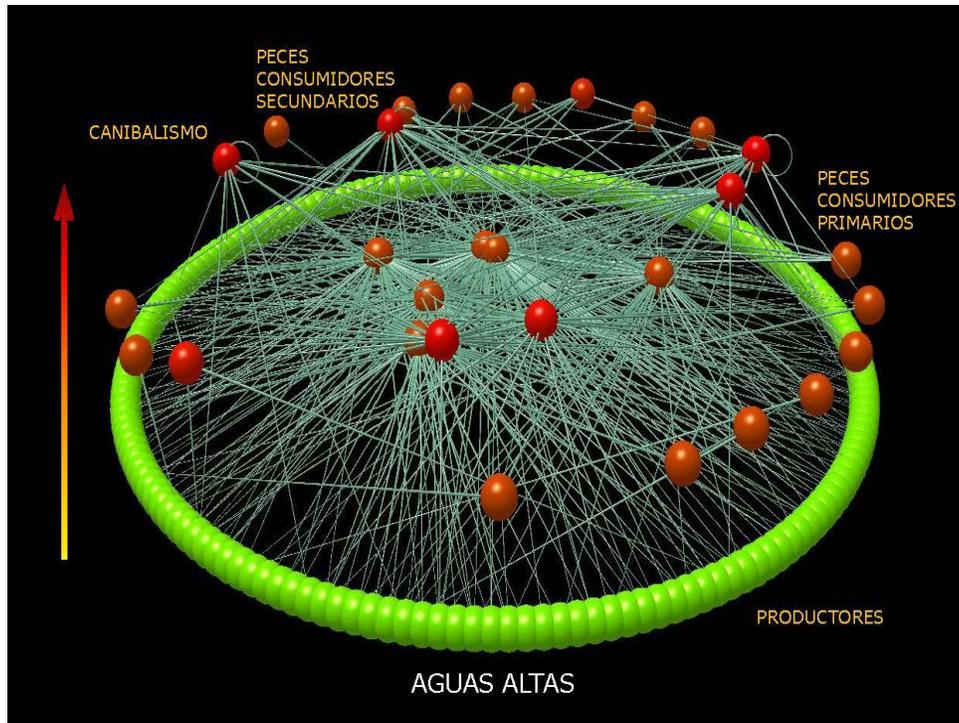


Figura 33. Representación de la red trófica de la ictiofauna de los lagos de Yahuaraca durante las temporadas de aguas altas y bajas. (Bolas de color verde: Especies basales, Bolas de color marrón: Especies intermedias, Bolas rojas: Predadores tope, Bucle de color gris: Canibalismo).

A través del modelo fue posible detectar la presencia de bucles de canibalismo en especies como el dormilón (*Hoplias malabaricus*) que consume a congéneres de menor talla como había sido planteado desde el conocimiento local (Damaso *et al.* 2009), y confirmado por investigaciones científicas (Chu-Koo & Dañino 2007). Otros peces que optaron por el canibalismo como parte de sus estrategias alimenticias fueron el tucunare (*Cichla*), la doncella (*Pseudoplatystoma punctifer*) y las pirañas (*Serrasalmus* sp. y *Pygocentrus* sp.). Algunos autores (Pereira *et al.* 2017) han determinado que las diferencias de tamaño entre miembros de distinta cohorte pueden estimular el consumo de sus congéneres, permitiendo el acceso a una fuente proteica más próxima. La importancia del estudio de estos bucles radica en evidenciar una retroalimentación positiva (Andramunio-Acero & Caraballo 2012) que es determinante en la estructura del sistema de esta red trófica.

Durante la temporada de aguas altas el número de taxones que constituyó la red trófica (101 taxones) fue mayor que el de la temporada de aguas bajas (87) (Tabla 11).

Tabla 11. Propiedades estructurales de las redes tróficas de los lagos de Yahuaraca (DS = desviación estándar)

Propiedades	Clave	Aguas		Media	DS
		Bajas	Altas		
Riqueza	SpeciesCount	87	101	94	9,899
Cantidad de enlaces por especie	LinksPerSpecies	2,218	2,554	2,386	0,238
Conectancia	Connectance	0,026	0,025	0,025	0,000
Especies tope	FracTop	0,184	0,109	0,146	0,053
Especies intermedias	FracIntermed	0,333	0,178	0,256	0,110
Especies basales	FracBasal	0,483	0,713	0,598	0,163
Herbívoros	FracHerbiv	0,198	0,402	0,300	0,144
Predador y especies presa	GenSD	2,063	2,405	2,234	0,241
Vulnerabilidad	VulSD	1,122	0,639	0,880	0,342
	MeanSWTL	1,573	1,302	1,438	0,191
Media Similaridad trófica	MeanSim	0,049	0,074	0,061	0,017
Media Similaridad trófica máxima	MaxSim	0,889	0,846	0,868	0,030
Caníbales	FracCannibal	0,034	0,040	0,037	0,004
Nodos	CharPathLen	3,182	3,092	3,137	0,064
Coficiente de agrupamiento	MeanClusterCoeff	0,071	0,066	0,068	0,004
Bucles	FracInLoopChain	0,034	0,050	0,042	0,011
Omnívoros	FracOmniv	0,184	0,158	0,171	0,018

Los valores de las especies tope, intermedias y el valor del coeficiente de agrupamiento fueron más altos durante la temporada de aguas bajas. Por el contrario, la proporción de especies basales y la cantidad de enlaces por especie fue mayor durante la temporada de aguas altas (Tabla 11).

El porcentaje de especies involucradas en un bucle por la aparición de una cadena doble (FracLnLooChain) fue mayor durante la temporada de aguas altas (0.05), respecto a la cantidad de especies que consumen a otros ejemplares de su propia especie (FracCannibal) (Tabla 11). El valor más alto de este ciclo se registró durante la temporada de aguas altas, lo cual parece evidenciar que una fuente trófica utilizada por los peces depredadores tope son individuos de la misma especie.

El modelo detectó una menor fracción de especies omnívoras durante la temporada de aguas altas (0.15) respecto a la de aguas bajas (0.18), lo cual puede estar demostrando la mayor disponibilidad de recursos tróficos disponibles para la ictiofauna durante el incremento de la inundación, con lo cual les permitiría ser más selectivos en sus preferencias alimenticias.

Los valores bajos de conectancia (aguas altas = 0.025; aguas bajas = 0.026) junto a los valores altos (aguas altas = 3.09; aguas bajas = 3.18) de la media de la longitud de la trayectoria de los pares de nodos detectados (CharPathLen) (Tabla 11), parecen indicar relaciones tróficas bastante inestables y vulnerables a cambios ambientales.

5.6. DISCUSION

ASPECTOS SOBRE LA ESTRUCTURA DE LAS REDES TRÓFICAS DE LOS LAGOS DE YAHUARCACA

A pesar de haberse planteado, que los peces que viven en los lagos suelen ser más especialistas (Lowe-McConnell 1999) que los que habitan en los ríos, en cuanto a su espectro trófico, los lagos de los planos de inundación, durante la temporada de aguas altas, se convierten en una prolongación del río. Por ello, en estos ambientes las especies de peces de hábitos tróficos generalistas son habituales.

Estudios previos sobre las redes tróficas de los lagos de várzea en la amazonia central brasilera, demostraron que las bacterias heterotróficas no tienen un papel predominante en las vías de flujo de carbono entre los niveles basales y los superiores (Caraballo *et al.* 2012) y que las

principales fuentes de carbono provienen de plantas C_3 (Oliveira *et al.* 2006). La entrada de las fuentes alimenticias de origen alóctono, en los planos de inundación como ocurre en los lagos de Yahuaraca, tienen un efecto "bottom-up" debido a que las presas y las especies basales son receptoras y consumidoras de estas fuentes de alimentación (Polis *et al.* 1996). Los estudios de Forsberg *et al.* (1992) respecto a los flujos energéticos en las redes tróficas en la amazonia central, determinaron que las principales fuentes de carbono para los peces adultos provienen de plantas C_3 y del fitoplancton (Forsberg *et al.* 1993). Estos autores pusieron en evidencia que la vegetación de várzea es una fuente muy importante para la alimentación de especies tanto herbívoras como omnívoras, que durante la temporada de aguas altas también consumen vegetales. Además, Andramunio-Acero & Caraballo (2012) demostraron que el detritus es el recurso alimenticio que conecta a los componentes de la red trófica en los lagos de Yahuaraca durante la temporada de aguas bajas, debido a que muchas de las especies consumen de manera directa o indirecta esta fuente alimenticia, tal como se muestra en el presente trabajo para ambas temporadas del ciclo hidrológico. Estos resultados ponen de manifiesto las complejas interacciones entre los ecosistemas acuáticos y terrestres, así como la importancia de los grupos base o productores (incluyendo al detrito) de la cadena trófica, similar a los resultados obtenidos en otros ambientes de planicies de inundación (Lopes *et al.* 2003; Santana-Porto 2006).

En general, las redes tróficas de los ecosistemas sujetos a fluctuaciones ambientales tienden a ser cortas (Pimm & Lawton 1977), dado que si presentasen mayor longitud serían dinámicamente frágiles y difícilmente podrían reponerse tras las afecciones ambientales periódicas a las que están sometidas (Pimm & Lawton 1977; Vander Zanden & Fetzer 2007). Tal es el caso de los lagos de Yahuaraca cuyas redes tróficas están constituidas por tres niveles diferentes. En este contexto, de la omnivoría que muestran muchas especies de peces es una posible respuesta a las marcadas fluctuaciones en la presencia de ciertos recursos alimenticios como consecuencia de las variaciones estacionales que se evidenciaron en los lagos a lo largo de las colectas realizadas durante el año del estudio. La omnivoría es una estrategia alimentaria típica de los ambientes fluctuantes, inestables y heterogéneos como el de los llanos de inundación (Jepsen & Winemiller 2002). En este caso, los valores de omnivoría detectados en el presente estudio son más elevados que el reportado por Andramunio & Caraballo (2012) para los lagos de Yahuaraca durante la temporada de aguas bajas debido, probablemente a que en el presente trabajo se pudieron registrar y analizar mayor cantidad de taxones de organismos tanto vegetales como animales, permitiendo involucrar más componentes a la red.

La conectancia, definida como la proporción de conexiones reales entre las especies de una red trófica respecto al total posible (Giacomini & Petrere 2007, Cagnolo & Valladares 2011), puede ser utilizada como una medida para determinar la complejidad de las redes tróficas (May 1972, Pauly *et al.* 1990, Dunne *et al.* 2002). Los valores de conectancia obtenidos para las redes de los lagos de Yahuarcaca son más bajos (aguas bajas = 0.026; aguas altas = 0.025) que los reportados por la bibliografía para otros ecosistemas similares (Tabla 12). Esto significa que se trata de redes inestables y de poca capacidad de resistencia a condiciones ambientales adversas, como la fluctuación del nivel de agua a la que están sometidos estos llanos de inundación. Los valores hallados pueden corresponder a la gran heterogeneidad espacial de este tipo de ambientes que favorecen la coexistencia de múltiples especies de organismos vegetales y animales, que pueden generar una gran cantidad de relaciones tróficas (Schmid-Araya *et al.* 2014).

Los valores bajos del coeficiente de agrupamiento (CL) y el valor alto de la distancia media característica (DCM) de las redes de los lagos en las dos temporadas de estudio (Tabla 12), permiten deducir que la red analizada de los lagos de Yahuarcaca, no pertenece a la clase denominada Mundo pequeño (Small-world), en las cuales la propagación de señales entre los componentes es rápida y se facilita la ocurrencia de dinámicas entre los pocos eslabones de la cadena con una tendencia a procesos tróficos más simples (Giacomini & Petrere 2007).

Tabla 12. Valores de las propiedades empíricas de las redes tróficas de algunos sistemas lénticos. T= taxones originales en la red; C = valor de la conectancia; DCM = valor de la media de las distancias características entre todos los pares de especies de una red trófica; Cl = coeficiente de agrupamiento; OMS = valor del índice dado por la proporción de pares de especies que comparten una presa o un predador en común; SD = Sin dato.

Localidad	País	T	C	DCM	CL	OMS %	Referencia
Lago Little Rock	EEUU	182	0.118	1.89	0.25	38	Dunne <i>et al.</i> (2002)
Lago Tahoe	EEUU	800	0.131	1.81	0.14	58	Dunne <i>et al.</i> (2002)
Lago Mirror	EEUU	586	0.146	1.76	0.14	59	Dunne <i>et al.</i> (2002)
Lago Bridge Brook	EEUU	75	0.171	1.85	0.16	40	Dunne <i>et al.</i> (2002)
Poza Skipwith	Inglaterra	35	0.31	SD	SD	51	Williams & Martínez (2008)
Lagos Yahuarcaca (aguas bajas-2012)	Colombia	77	0.082	SD	SD	1.3	Andramunio & Caraballo (2012)
Lagos Yahuarcaca (aguas bajas-2015)	Colombia	87	0.026	3.18	0.07	40	Presente estudio
Lagos Yahuarcaca (aguas bajas-2015)	Colombia	101	0.025	3.09	0.06	36	Presente estudio

Finalmente es importante resaltar que, en los planos de inundación, la transferencia de energía tiene dos vías principales: a) La cadena del detritus, directamente utilizada por especies detritívoras (p.e. Prochilodóntidos, Curimátidos, Loricaridos) e indirectamente por especies zooplantívoras (p.e. *Hypophthalmus marginatus*, *H. marginatus*) a través del consumo de los invertebrados acuáticos y b) una cadena de plancton pelágico de primordial importancia para las larvas y los alevines de especies como *Colossoma macropomum*, *Piaractus brachypomus* y *Brycon* sp. , aunque para la mayoría de los peces adultos, solo presenta una importancia secundaria (Goulding 1980; Goulding et al. 1988). Ambas vías de transferencia de energía tan solo suponen tendencias generales, ya que debido a las alteraciones en el régimen hidrológico anual pueden presentarse modificaciones cíclicas que afecten a las comunidades acuáticas de los lagos de Yahuaraca.

RELATO DE LA CONFIGURACIÓN DE LAS REDES TRÓFICAS DESDE EL CONOCIMIENTO LOCAL

La descripción e información que aportaron los pescadores locales en el proceso de “diálogo de saberes” permitió, por una parte, describir cómo se configuran las redes tróficas en ambas temporadas (de aguas altas y de aguas bajas) y, por otra, establecer las conexiones entre los diferentes niveles tróficos, así como el acceso a las diversas fuentes de alimentación con los cambios ecológicos que se van presentando a lo largo de las temporadas del ciclo hidrológico.

Temporada de Aguas altas (Figura 34)

Durante los meses de abril y mayo el nivel de expansión del río alcanza su máximo y se produce la inundación del bosque aledaño. En esta fase hidrológica los tapetes de vegetación acuática alcanzan su mayor desarrollo y se registra la mayor diversidad de peces dado que ingresan en la várzea muchas especies provenientes del río. De igual manera, durante este periodo se inicia el desarrollo de muchas de las larvas y juveniles que ingresaron a los lagos durante la época de las aguas en ascenso.

Según los datos compilados por los pescadores locales el proceso es el siguiente: durante el mes de mayo se produce la floración y fructificación de la vegetación, tanto del bosque inundación como de algunas plantas acuáticas, situación que es aprovechada por los peces comedores de frutos y semillas entre los que destacan los Carácidos de los géneros *Colossoma* y *Piaractus* (conocidos localmente como gamitana y paco). En este período las redes tróficas son más

complejas, pues aparte de los productos vegetales que se pueden tomar del bosque inundable y de los recursos que pueden aportar las macrófitas acuáticas, hay una gran oferta de recursos del medio como invertebrados terrestres. De igual manera, durante esta fase se incrementa la producción del detrito debido a la descomposición de parte de la vegetación inundada, constituyendo otra fuente disponible de alimento para los peces. También en esta temporada se produce la máxima extensión de los tapetes de gramalote (*Paspalum repens*), lo que incrementa las posibilidades de hábitat y de otras fuentes alimenticias asociadas a la vegetación acuática. En esos ambientes se crean comunidades complejas conformadas por diferentes especies de peces durante sus estadios juveniles.



Figura 34. Representación local de los lagos de Yahuaraca y su ictiofauna durante la temporada de aguas altas.

Durante esta temporada, para las faenas de pesca, los pescadores locales utilizan principalmente las redes agalleras, que se colocan entre ramas y troncos caídos en el bosque inundado. El inicio del descenso de las aguas es reconocido por los pescadores locales a través

de la observación de mayor cantidad de especies de peces que se trasladan a los gramalotes del río en relación a los que quedan en los gramalotes internos de las lagunas.

Es muy probable que la abundancia de peces en los gramalotes, se deba a que ofrecen mejores condiciones micro ambientales, dado que, en su interior, mejoran las condiciones de oxigenación, el agua es más transparente y ofrecen recursos alimenticios diferentes. Así, además de constituir un hábitat apropiado para el fitoplancton, los tallos y raíces de los gramalotes son colonizados por perifiton que es consumido por el zooplancton y macroinvertebrados, los cuales sirven de alimentos a varias especies de peces (Petry *et al.* 2003, Motta & Uieda 2005).

En general, los gramalotes, son el componente más productivo de los ecosistemas acuáticos en la Amazonia. Sin embargo, mientras están vivos, su consumo es bajo por parte de los peces como lo registra Carvalho *et al* (2007). De hecho, sólo algunos peces vegetarianos de la familia Anostomidae, como la lisa rayada (*Schizodon fasciatus*) y la lisa negra (*Rhytiodus microlepis*) se alimentan de ellos, pero sirven de sustrato a una comunidad abundante de perifiton y perizoon, que es consumida por gran cantidad de microorganismos y de peces juveniles. Al morir conforman la mayor cantidad del detrito del cual se nutren peces especializados pertenecientes a las familias Curimatidae y Prochilodontidae (conocidos localmente como cascudas, branquinhas y bocachicos), las cuales son el principal sustento para la pesca de consumo de las comunidades indígenas de los lagos de Yahuaraca (Damaso & Ipuchima 2004; Prieto-Piraquive 2012a).

Temporada de aguas bajas (Figura 35)

La temporada de aguas bajas ocurre en los lagos durante el mes de agosto, pero en el río Amazonas se presenta entre los meses de septiembre y octubre. Durante esta etapa hay una menor oferta de hábitats con fuertes limitaciones para la mayoría de los gremios tróficos de peces, razón por la cual algunas especies salen al canal principal del río y migran mientras se mantiene la conexión entre los lagos y el río.

Las especies de peces habitantes permanentes o que se mantienen en los lagos durante su periodo de desarrollo, gastan las reservas que acumularon en forma de grasa durante los períodos de abundancia en aguas altas, o cambian su hábito trófico respecto a la temporada de aguas altas (Winemiller 2005). En el cuerpo de agua principal se produce una segregación de hábitats que incide en los hábitos tróficos de los peces. Así, en la sección principal del espejo de agua permanecen algunos peces piscívoros de hábitos grupales como las pirañas (*Serrasalmus*

sp.) y carnívoros como el benton (*Charax michaeli*), que aprovechan la concentración de muchos ejemplares en los cuerpos de agua cada vez más reducidos, y con ello una mayor cantidad de eventuales presas para su consumo (Figura 35). Otras especies como las sardinias (*Triportheus angulatus* *T. elongatus*) se alimentan recorriendo las orillas de los lagos, capturando cualquier insecto o invertebrado que pueda caer al agua, otras como el baku (*Pterodoras granulatus*) se pueden alimentar de pastos y de otros vegetales que se desarrollan en este periodo.

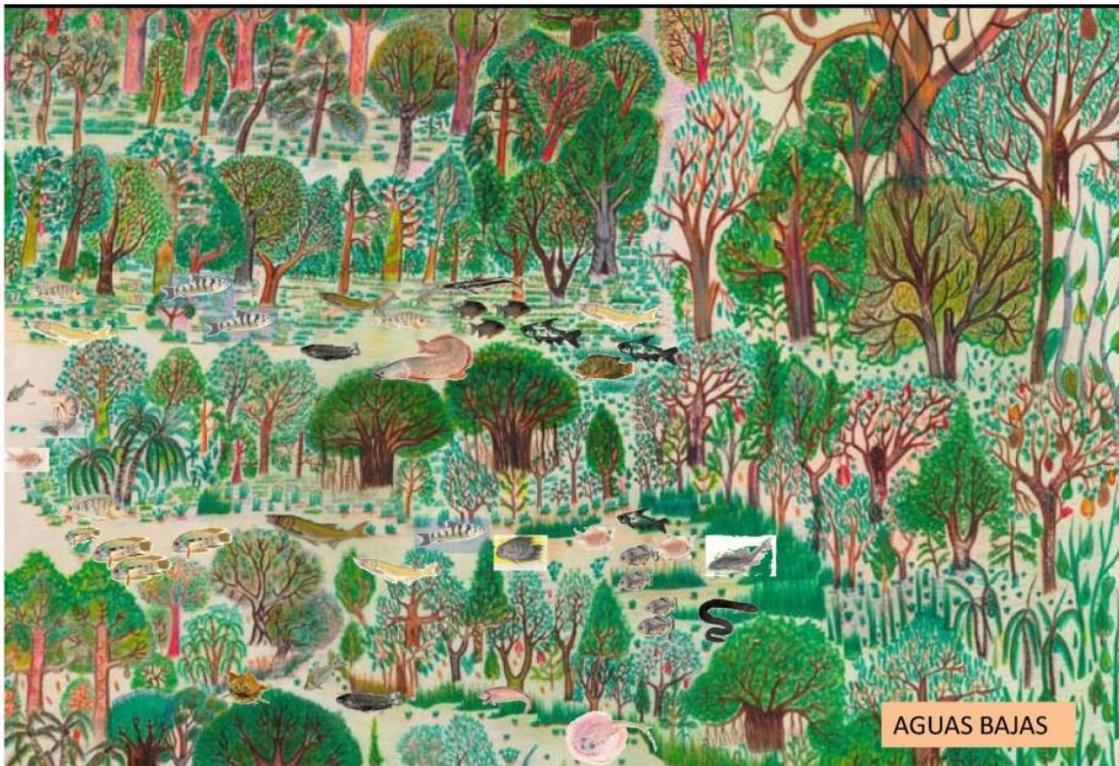


Figura 35. Representación local de los lagos de Yahuaraca y su ictiofauna durante la temporada de aguas bajas.

En esta temporada se genera un cambio en los artes de pesca utilizadas por los pescadores indígenas, pues suele haber un mayor uso de la flecha aprovechando que muchos peces, debido a la deficiencia de oxígeno, salen a “boquear” (denominación local de la respiración superficial acuática), aspecto que es aprovechado por los pescadores para ubicar sus presas.

Al descender el nivel de las aguas, en palos y restos vegetales podridos pueden quedar lombrices, conocidas localmente como sapanas que son usadas como carnada por los

pescadores. Además, en la vegetación de la orilla de los lagos pueden caer insectos terrestres como himenópteros (particularmente las hormigas de la familia Formicidae), coleópteros, e isópteros, así como otros invertebrados como arácnidos y miriápodos que son consumidos por palometas (*Mylossoma aureum* y *M. duriventre*), la lisa rayada (*Leporinus friderici*), el sábalo (*Brycon amazonicus*) y sabaletas (*Brycon melanopterus*).

LOS BENEFICIOS MUTUOS DEL “DIÁLOGO DE SABERES”

La conformación de la red trófica de los lagos de Yahuaraca utilizando productos tanto de las colectas científicas, como de los datos obtenidos a través de los pescadores indígenas, tuvo aspectos positivos que benefició a ambos grupos de actores.

Así, la utilización de materiales didácticos, producto del conocimiento local para capacitar a los pescadores indígenas, permitió obtener un mayor detalle en los datos registrados sobre los aspectos alimenticios y ecológicos de los peces en los lagos de Yahuaraca, con lo cual se pudo obtener mayor cantidad de información que si tan solo se hubiesen utilizado los registros de las colectas científicas.

La diversidad en la oferta de recursos vegetales durante la temporada de las aguas altas se evidenció e incrementó con los registros de los pescadores locales que, en las casillas correspondientes de sus cartillas, apuntaron los nombres comunes de las plantas de las cuales se alimentan las diferentes especies de peces que son utilizadas para consumo o venta durante esta temporada. Estos nombres fueron corroborados posteriormente con la identificación de los restos vegetales por medio de la ayuda de botánicos expertos verificándose la taxonomía de las plantas. La importancia para los pescadores locales del conocimiento de los vegetales que son consumidos por los peces radica en que, con esos datos, pueden determinar los tipos de carnada vegetal a utilizar y las especies de peces que pueden ser capturadas durante las diferentes temporadas del año.

Un producto útil para el fortalecimiento de las comunidades indígenas fue su capacitación para llevar a cabo la sistematización y el análisis de los productos de la pesca artesanal, muy importante en los denominados planes de vida, que son el proyecto de gestión a través del cual las comunidades indígenas amazónicas planifican sus actividades en los territorios que habitan. Estos datos tróficos debidamente analizados, permiten profundizar acerca de aspectos de la

dinámica ecológica y de las fuentes alimenticias de las cuales se nutren las diversas especies de peces que son consumidas por los pescadores artesanales en estos lagos.

Es importante resaltar que este tipo de trabajos entre conocedores locales y científicos permiten insumos y productos en ambos sentidos. Por un lado, la incorporación de gran cantidad de datos y registros sobre los diferentes componentes de las redes tróficas utilizadas en el presente estudio solo hubiera sido posible organizando un proyecto científico a largo plazo y con una importante fuente de financiación. Por otro, la capacitación de las comunidades indígenas para la utilización de una metodología sencilla de recogida de registros pesqueros artesanales. La obtención de estos datos sistematizados y realizados de forma rigurosa con el acompañamiento de investigadores en el ámbito pesquero les permitió obtener financiación de diferentes instituciones tanto privadas como gubernamentales del orden pesquero desde el año 2003, a partir de las cuales se logró que se avalara el primer acuerdo de co-manejo para la reglamentación de la actividad pesquera entre una asociación pescadora indígena de la amazonia colombiana (TIKA) y la Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca (AUNAP) a través de la resolución 001784 del 18 de octubre de 2016 (Anexo 2). Dicho acuerdo establece que la labor de manejo de los recursos pesqueros de los lagos de Yahuaraca, es realizada con la intervención directa de los habitantes indígenas y colonos de las siete comunidades que viven en las márgenes de este sistema lacustre.

También es fundamental resaltar que, a partir de los resultados de esta investigación, se ha determinado que la pérdida de plantas terrestres por deforestación, para potenciar la ganadería o expandir la frontera agrícola (situación que está sucediendo en los lagos de Yahuaraca en la actualidad), pueden afectar directamente a las pesquerías de las principales especies de consumo que utilizan para su alimentación los recursos del bosque inundable durante las temporadas de las aguas en ascenso y altas. Este aspecto también ha sido señalado en otras investigaciones (Silvano 1995, Silvano *et al.* 2008) basadas en entrevistas a los pescadores locales. En nuestro caso, para la construcción de la red trófica de la ictiofauna de los lagos de Yahuaraca se trabajó a partir de una retro alimentación del conocimiento local, junto con datos colectados y verificados directamente a través del método científico, lo cual da un valor añadido a los resultados obtenidos. Esta estrategia es novedosa al combinar los conocimientos científico y local, la cual puede ser aplicada en diferentes ecosistemas para ayudar a una conservación de los recursos naturales con un enfoque realmente participativo.

Finalmente, es importante señalar que el estudio y monitoreo de las redes tróficas en zonas de extracción pesquera, permite determinar los cambios en la oferta ambiental de los recursos que sostienen las pesquerías artesanales y comerciales, teniendo una incidencia fundamental en la seguridad alimentaria de muchas poblaciones humanas en especial de países en desarrollo.

5.7. REFERENCIAS

- Abelha, M., Agostinho, A. & Goulart E. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Sci.* 23: 425–434.
- Almeida, I. & Pinheiro C. 2005. Uso do conhecimento tradicional na identificação de indicadores de mudanças ecológicas nos ecossistemas aquáticos da região lacustre de Penalva, Área de Proteção Ambiental da Baixada Maranhense- I. Peixes. In: Alves, A. Lucena, R. & Albuquerque U, (ed.). *Atualidades em Etnobiologia e Etnoecologia*. Recife: SBEE. p. 61–80.
- Andramunio-Acero C, & Caraballo P. 2012. Análisis de las relaciones tróficas en un lago de inundación de la amazonia colombiana. *Rev. Colomb. cienc. Anim.* 4: 102–120.
- Angermeier, P. & Karr, J. 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environ. Biol. Fishes* 9: 117–135.
- Barboza RSL, & Pezzuti JCB. 2011. Etnoictiologia dos pescadores artesanais da Resex Marinha Caeté-Taperaçu, Pará: aspectos relacionados com etologia, usos de hábitat e migração de peixes da família Sciaenidae. *Sitientibus série Ciências Biológicas* 11: 133–141.
- Begossi A. 1993. Ecologia humana: um enfoque das relações homem ambiente. *Interciencia* 18: 121–132.
- Begossi, A., Silvano R., do Amaral, B. & Oyakawa. O. 1999. Uses of fish and game by inhabitants of na extractive reserve (Upper Juruá, Acre, Brazil). *Environ. Dev. Sustain.* 1: 73–93.
- Behr, E.& Signor, C., 2008. Distribuição e alimentação de duas espécies simpátricas de piranhas *Serrasalmus maculatus* e *Pygocentrus nattereri* (Characidae, Serrasalminae) do rio Ibicuí, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia* 98, 501–507.
- Blaber, S. 1997. *Fish and Fisheries of Tropical Estuaries*. London: Chapman & Hall.
- Cabalzar, A., 2005. Peixe e gente no alto rio Tiquié Conhecimento Tukano e Tuyuka Ictiologia Etnologia. Instituto Socioambiental, Sao Paulo.
- Cala, P. González, E. & Varona, M., 1996. Aspecto biológicos y taxonómicos del tucunare *Cichla monoculus* (Pisces: Cihlidae). *Dahlia* 1: 23–37.
- Cagnolo, L. & Valladares G. 2011. Fragmentación del hábitat y desensamble de redes tróficas. *Ecosistemas* 20: 68–78.
- Carvalho, L., Zuanon, J. & Zazima, I. 2007. Natural history of amazon fishes. In: Del Claro, K., Oliveira, P., Rico-Gray, V., Ramirez, A., Almeida, A., Bonet, A., Rubio, F., Consoli, F., Morales, F., Nakajima, J., Costello, J., Sampaio, M., Quesada, M., Morris, M., Palacios, M., Ramirez, N., Marcal, O., Ferraz, R., Marquis, R., Parentoni, S., Rodríguez, C. & Ulrich, U. (eds). *International Commission on Tropical Biology and Natural Resources*. p. 1–32.
- Caraballo P. Forsberg B. & Leite R. 2012. Papel trófico del Microbial Loop en un lago de inundación en la Amazonia central. *Acta Biol. Colomb.* 17: 103-116.
- Chu-Koo, F & Dañino, A. 2007. Biología y cultivo de fasaco *Hoplias malabaricus* Bloch 1794 (Characiformes: Erythrinidae). *Folia Amazónica*, 16: 11-21.
- Contreras, M., 1999. Aspectos de la biología y ecología de los peces de consumo en la region de Araracuara, Amazonas con énfasis en las familias Pimelodidae, Hypophtalmidae, Anostomidae, Serrasalmidae, Cichlidae y Scianidae. Pontificia Universidad Javeriana.

- Corrêa, C., Petry, A. & Hahn, N. 2009. Influência do ciclo hidrológico na dieta e estrutura trófica da ictiofauna do Rio Cuiabá, Pantanal Mato-Grossense. *Iheringia. Série Zool.* 99: 456–463.
- Costa-Neto, E., Villela, C. & Nogueira, M. 2002. O conhecimento ictiológico tradicional dos Pescadores da cidade de Barra, estado da Bahia, Brasil. *Acta Scientiarum* 24: 561-572.
- Damaso J, & Ipuchima A. 2004. Lagos de Yahuaracaca Amazonia colombiana pulso de inundacion, diversidad íctica y manejo local.
- Damaso J, Ipuchima A, & Santos A. 2009. Conocimiento Local Indígena Sobre Los Peces de La Amazonia Lagos de Yahuaracaca. Duque S, editor. Bogotá: Editora Guadalupe.
- De Faria, A.C., & Benedito, E., 2011. Quality and digestibility of food ingested by various trophic fish groups in the Upper Paraná River floodplain. *Rev. Biol. Trop.* 59: 85–101.
- de Merona, B., Hugueny, B., Tejerina-Garro, F & Gautheret, E., 2008. Diet-morphology relationship in a fish assemblage from a medium sized river of French Guiana: the effect of species taxonomic proximity. *Aquat. Living Resour.* 21: 171–184.
- de Ruiter, P., Wolters, V., Moore, J. & Winemiller K. 2005. Food Web Ecology: Playing Jenga and Beyond. *Science* 309 (5731): 68–71. DOI: 10.1126/science.1096112
- Diaz, S., Unai, P., Stenseke, M., Martín-Lopez, B., Watson, R., Molnar, Z., Hill, R., Chan, K., Baste, I., Brauman, K., Polasky, S., Church, A., Lonsdale, M., Larigauderi, A., Leadley, P., van Oudenhoven, A., van der Plaats, F., Schröter, M., Lavorel, S., Aumeeruddy-Thomas, Y., Bukvareva, E., Davies, K., Demissew, S., Erpul, G., Failler, P., Guerra, C., Hewitt, C., Keune, H., Lindley, S. & Shirayama, Y. 2018. Assessing nature's contributions to people. *Science* 359 (6373), 270-272. DOI: 10.1126/science.aap8826.
- Dunne, J. Williams, R. & Martinez N. 2002. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 99:12917–12922.
- Dunne JA. 2005. The Network Structure of Food Webs. :27–86.
- Dunne JA, Williams RJ, & Martinez ND. 2003. Network Structure and Robustness of Marine Food Webs.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. London: Sidgwick and Jackson.
- Forsberg, B., Araujo-lima, C., Padovani, C., Victoria, R., Martinelli, L., Fernandez, J. & Richey J. 1992. Teias energéticas aquáticas da Amazonia central. In: *Anais do II Congresso Latino-Americano de Ecologia*. Caxambú. p. 1–7.
- Forsberg B, Araujo-Lima C, Martinelli L, Victoria R, & Bonassi J. 1993. Autotrophic Carbon Sources for Fish of the Central Amazon. *Ecology* 74: 644–652.
- Galvis G, Mojica J, Duque S, Castellanos C, Sánchez-Duarte P, Arce M, Gutiérrez A, Jiménez L, Santos M, Vejarano-Rivadeneira S, et al. 2006. *Peces del medio Amazonas Región de Leticia*. Colombia CI, editor.
- Galvis, G., Sánchez-Duarte, P., Mesa-Salazar, L., López-Pinto, Y., Gutiérrez, M., Gutiérrez-Cortés, A., Leiva, M., & Castellanos, C., (eds.). 2007. *Peces de la Amazonia colombiana con énfasis en especies de interés ornamental*. INCODER. Colombia.
- Garcez, D. & Sanchez-Botero, J. 2006. La pesca realizada por niños ribereños de Manacapuru, Amazonía Central, Brasil. *Bol. Inst. Pesca* 31: 79–85.

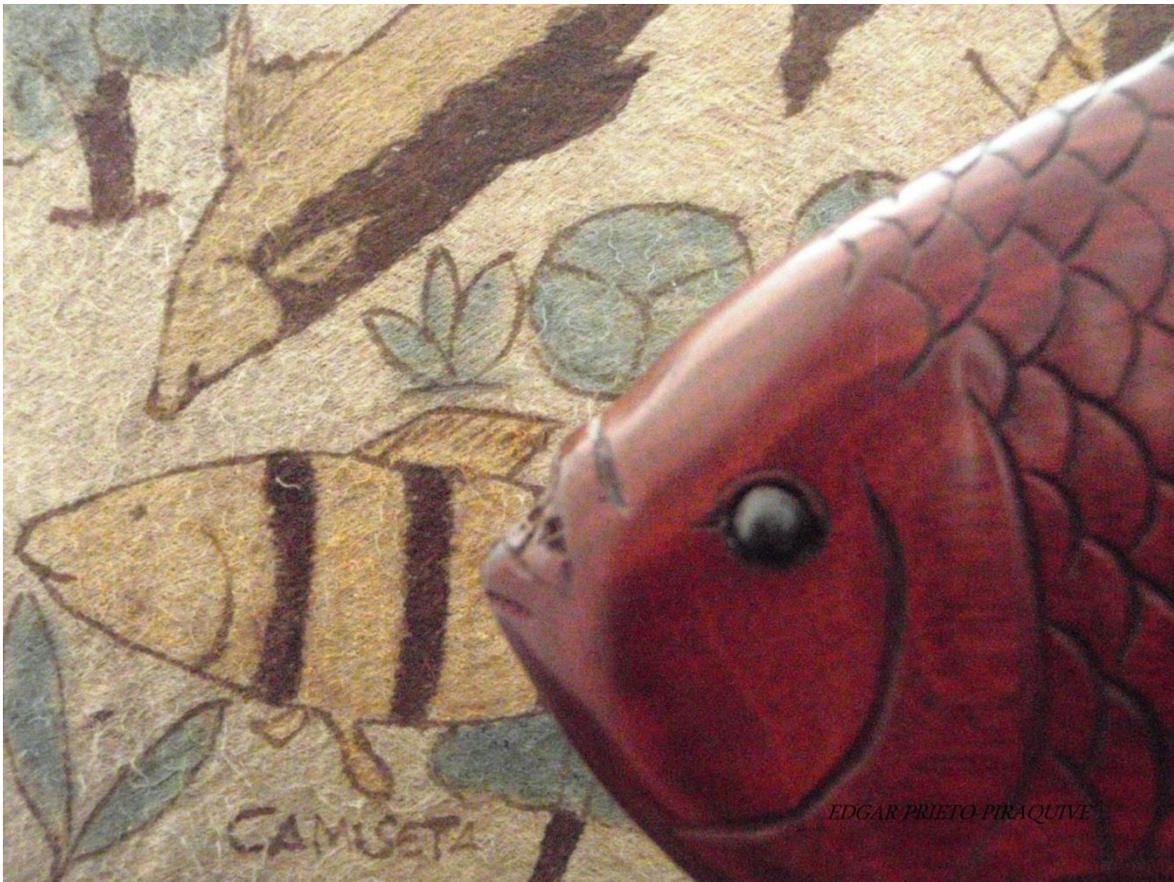
- Gery J. 1977. Characoids of the World. Neptune city: T.F.H. publications Inc.
- Giacomini, H. & Petrere M. 2007. A estrutura de teias tróficas. Bol. da Soc. Bras. Limnol. 38: 1–33.
- Goulding, M. Carvalho, M. & Ferreira E. 1988. Rio Negro Rich life in poor water: Amazonian diversity and food chain ecology as seen through fish communities. SPB Academic Publishing.
- Goulding, M. 1980. The fishes and the Forest: Explorations in Amazonian Natural History. Berkeley: University of California press.
- Goulding M, Carvalho E, & Ferreira E. 1988. Rio Negro rich life in poor water. Academic Publishing.
- Guisande, C., Pelayo-Villamil, P., Vera, M., Manjarrés-Hernández, A., Carvalho, M.R., Vari, R.P., Jiménez, L.F., Fernández, C., Martínez, P., Prieto-Piraquive, E., Granado-Lorencio, C., & Duque, S.R., 2012. Ecological Factors and Diversification among Neotropical Characiforms. Int. J. Ecol. 2012: 1–20. doi:10.1155/2012/610419
- Hutchinson, G. 1957. Concluding remarks. In: The Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology. p. 415–427.
- IDEAM. 2015. Datos de los niveles del río Amazonas y precipitación en la región de Leticia durante el periodo 1999-2012.
- Junk, W. 1996. Ecology of floodplains- a challenge for tropical limnology. In: Schiemer F. & Boland KT. Perspectives in tropical limnology. SPB Academic Publ. Amsterdam.
- Jepsen, D. & Winemiller, K. 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. Oikos 96: 46–55.
- Lasso, C. Señaris, J. Lasso, O. & Castroviejo, J., 1995. Aspectos ecológicos de una comunidad de bagres (Pisces Siluroidei) en los llanos inundables de Venezuela. Acta Biol. Venez. 16: 1–31.
- Lopes C, Benedito-Cecilio E, & Takeda A. 2003. Fontes de energia e estrutura trófica da ictiofauna exploradora de fundo da planície de inundação do alto rio Paraná. In: A Planície de Inundação do Alto Rio Paraná PELD - site 6. p. 101–108.
- Lowe-McConnell R. 1999. Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais. Sao Paulo: EDUSP Ed.
- MacArthur, R. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. Ecology 39: 599–619.
- Machado-Allison A, & Fink W. 1996. Los peces caribes de Venezuela: diagnosis, claves, aspectos ecológicos y evolutivos. Caracas: Universidad Central de Venezuela.
- Mago-Leccia F. 1994. Electric fishes of the continental waters of America. Caracas: Fudeci.
- Marlier, G., 1967. Ecological studies on some lakes of the Amazon Valley. Amazoniana 1: 91–115.
- Marrero C. 1994. Métodos para Cuantificar Contenidos Estomacales en Peces. Caracas: Talleres Gráficos de LIBERLi.
- May R. 1972. Will a large complex system be stable? Nature 238:1208–1218.
- Mejía M. 2001. Métodos e instrumentos para la investigación etnoecológica participativa. Etnoecológica 6: 129–143.

- Mérona, B., & Rankin-de-Mérona, J., 2004. Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotrop. Ichthyol.* 2: 75–84.
- Morrill W. 1967. Ethnoichthyology of the Cha-Cha. *Ethnoichthyology* 6: 405–417.
- Motta, R. & Uieda V. 2005. Food web structure in a tropical stream ecosystem. *Austral Ecol.* 30: 58–73.
- Motta G, Lopes E, Siqueira-Souza F, Beltrão H, Yamamoto K, & Carvalho C. 2008. Peixes de lagos do médio rio solimões. Instituto I-Piatam
- Nico, L. & Taphorn D. 1985. Diet of *Acestrorhynchus microlepis* (Pisces:Characidae) in the low Llanos of Venezuela. *Copeia* 1985: 794–796.
- Oliveira, C., Soares, G., Martinelli, A. & Moreira Z. 2006. Carbon sources of fish in an amazon floodplain lake. *Aquat.Sci.* 68: 229-238.
- Pauly, D. Christensen, V. & Sambilay V. 1990. Some features of fish food consumption estimatives used by ecosystem modellers. In: ICES Counc. Meet. p. 1–8.
- Pereira, L. Agostinho, A. & Winemiller, K. 2017. Revisiting cannibalism in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries.* 27: 499-513.
- Petry P, Bayley P, Markle D. 2003. Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *J. Fish Biol.* 63: 547–579.
- Petry, A. & Schulz, U., 2000. Ritmo de alimentação de juvenis de *Loricariichthys anus* (Siluriformes, Loricariidae) da lagoa dos quadros, RS, Brasil. *Iheringia Ser. Zool.* 89: 171–176.
- Pimm, S. & Lawton J. 1977. Number of trophic levels in ecological communities. *Nature* 268: 329–331.
- Polis, G., Holt, R., Menge, B. & Winemiller K (Eds). 1996. Time, Space, and Life History: Influences on Food Webs. In: *Food Webs: Integration of Pattern and Dynamics*. Chapman & Hall, New York. 472 pp.
- Pompeu S, & Godinho HP. 2006. Effects of extended absence of flooding on the fish assemblages of three floodplain lagoons in the middle São Francisco River, Brazil. 4: 427–433.
- Pouilly M, Yunoki T, Rosales C, Trophic TL, & Torres L. 2004. Trophic structure of fish assemblages from Mamore ´ River floodplain lakes (Bolivia). *Ecol. Freshw. Fish* 13: 245–257.
- Prada S. 1987. Acercamientos etnopiscícolas con los indios Ticuna del Parque Nacional Natural Amacayacu, Amazonas (Colombia). Universidad Nacional de Colombia.
- Prado, F. Marqués, W & Souza-Nogueira J. 2008. “Peixe sabido, que enxerga de longe”: Conhecimento ictiológico tradicional na Chapada Diamantina, Bahia. *Biotemas* 21: 115–123.
- Prieto-Piraquive E, Castillo O, Bolivar A, Corrales B, Granado-Lorencio C, Duque S. 2010. Composición, abundancia y biomasa de la ictiofauna de los lagos de Yahuaraca (Amazonia colombiana) durante un ciclo hidrológico. In: Tobon, M. & Duque S, editor. *Imanimundo IV*. 1st ed. Leticia. p. 223–240.
- Prieto-Piraquive E. 2012a. Los hijos de Yoi: Pescadores y peces de los lagos de Yahuaraca Ensamblaje íctico, pesquerías artesanales y conocimiento local indígena en un lago de várzea en la Amazonia Colombiana. ISBN 978-3-8473-6065-0. 133 pp.

- Prieto-Piraquive E. 2012b. La ruta de Yutá: Asociación íctica de los lagos de Yahuaraca Aspectos ecológicos de la íctiofauna de un lago de várzea en la Amazonia colombiana. ISBN 978-3- 659-00608-1. 79 pp.
- Ramirez, J. & Ajiaco, R., 2001. La pesca en la baja Orinoquia colombiana: una visión integral. Instituto Nacional de Pesca Y Acuicultura INPA.
- Rangel E, & Luengas B. 1997. Clima-Aguas. In: IGAC (ed.). Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo - Brasileiro (Eje Apaporis- Tabatinga PAT). Bogotá: Editorial Linotipia. p. 47–68.
- Rebelo, S. Freitas, S. & Soares, M., 2010. Fish diet from Manacapuru Big Lake complex (Amazon): an approach starting from the traditional knowledge. *Biota Neotrop.* 10: 39-44.
- Resende E. 2000. Trophic structure of fish assemblages in the lower Miranda river, pantanal, Mato grosso do sul state, Brazil. *Rev. Bras. Biol* 60: 389–403.
- Rodriguez C. 2010. Monitoreos comunitarios para el manejo de los recursos naturales en la Amazonia colombiana Volumen 3 Pesca de Consumo. 1st ed. Bogotá: Tropenbos Internacional Colombia.
- Root, R. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317–349.
- Ross, S. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: A review of field studies. *Copeia* 1986: 352–388.
- Sánchez-Carmona R, Encina L, Rodríguez-Ruiz A, Rodríguez-Sánchez M, & Granada-Lorencio C. 2012. Food web structure in Mediterranean streams: exploring stabilizing forces in these ecosystems. *Aquat. Ecol.* 46: 311–324.
- Sánchez R. 2009. Estructura y funcionamiento de las redes tróficas en los ríos de régimen mediterráneo: el papel de la escala espacial. Universidad de Sevilla.
- Sánchez, R.M., Galvis, G., & Victoriano, P.F., 2003. Relación Entre Características Del Tracto Digestivo Y Los Hábitos Alimentarios De Peces Del Rio Yucao, Sistema Del Rio Meta (Colombia). *Gayana* 67: 75–86. doi:10.4067/S0717-65382003000100010
- Santana-Porto E. 2006. Ecologia trofica da comunidade de peixes de ressacos, ambientes semi-lenticos, daplaniciede inundacao do alto rio Parana, Brasil. Universidade Estadual de Maringa.
- Santos, G., 1981. Estudo de alimentacao e habitos alimentares de *Schizodon fasciatus* Agassiz, 1829, *Rhytiodus microlepis* Kner, 1859 e *Rhytiodus argenteofuscus* Kner, 1859, do lago Janauacá AM (Osteichthyes, Characoidei, Anastomoideae). *Acta Amaz.* 11, 2697–283.
- Santos G, Ferreira E, & Zuanon J. 2006. Peixes comerciais de Manaus. Manaus: Provárzea.
- Schmid-Araya, J. Schmid, P. Robertson, A. Winterbottom, J. Gjerløv, C. & Hildrew A. 2014. in stream food webs Connectance. *J. Anim. Ecol.* 71: 1056–1062.
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity. 2005. Handbook of the Convention on Biological Diversity. 3rd ed. Montreal. <https://www.cbd.int/handbook/>
- Silvano, R. Silva, A. Ceroni, M & Begossi A. 2008. Contributions of ethnobiology to the conservation of tropical rivers and streams. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 19: 554–565.

- Silvano R. 1995. Pesca Artesanal e Etnobiología. In: *Ecología de pescadores da Mata Atlantica e da Amazonia*. pp. 125–154.
- Sutton, T. & Hopkins, T. 1996. Trophic ecology of the stomiid (Pisces: Stomiidae) fish assemblage of the eastern Gulf of Mexico: Strategies, selectivity and impact of a top mesopelagic predator group. *Mar. Biol.* 127: 179–192.
- Taphorn D. 1992. The Characiform fishes of the Apure river drainage, Venezuela. https://archive.org/stream/characiformfishe00taph/characiformfishe00taph_djvu.txt
- Thompson RM, Dunne J A., & Woodward G. 2012. Freshwater food webs: towards a more fundamental understanding of biodiversity and community dynamics. *Freshw. Biol.* 57: 1329–1341. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2427.2012.02808.x>
- Torres- Bejarano A, Duque S, & Caraballo-Gracia P. 2013. Heterogeneidad espacial y temporal de las condiciones físicas y químicas de dos lagos de inundación en la Amazonia colombiana. *Actual Biol* 35: 63–76.
- Valbo-Jorgensen, J. & Poulsen A. 2000. Using local knowledge as a research tool in the study of river fish biology – experiences from the Mekong. *Environ. Dev. Sustain.* 2: 253–276.
- Vander Zanden J. & Fetzer W. 2007. Global patterns of aquatic food chain length. *Oikos* 116:1378–1388. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2007.0030-1299.16036.x>. [accessed 2013 Mar 7].
- Van Vliet K. 2012. La relación entre los peces vegetación de la várzea y usos directos. Universidad de Ciencias Aplicadas Van Hall Larenstein. 62 p.
- Williams, R. & Martinez N. 2008. Success and its limits among structural models of complex food webs. *J. Anim. Ecol.* 77: 512–519.
- Williams R. 2010. Network3D software.
- Winemiller, K. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Monogr.* 60: 331–367.
- Winemiller, K. 1996. Factors driving spatial and temporal variation in aquatic floodplain food webs. In: *Food webs: Integration of patterns and dynamics*. In: Polis, G., Holt, R., Menge, B. & Winemiller K (Eds). *Food Webs: Integration of Pattern and Dynamics*. Chapman & Hall, New York. 472 pp.
- Winemiller, K. 2005. Floodplain river food webs: generalizations and implications for fisheries management. In: *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*. pp. 285–309.
- Yoon I, Williams R, Levines E, Yoon S, Dunne J, & Martinez N. 2004. Webs on the Web (WoW): 3D visualization of ecological networks on the WWW for collaborative research and education. In: *Proceedings of the IS&T/SPIE Symposium on Electronic Imaging, Visualization and Data Analysis*. pp. 124–132.
- Yucuna, E., 1983. EJA YAJNE YUCUNA MARI Los peces del río Mirití-Parana. Editorial Alberto Lleras Camargo, Bogotá.
- Zuanon J & Ferreira E. 2008. Feeding ecology of fishes in the Brazilian Amazon-a naturalistic approach. In: Cyrino J, Bureau D, Kapoor B, (eds.). *Feeding and digestive functions of fishes*. CRC Press. pp. 1–34.

Zuanon, J. Ferreira, E. Cyrino, J. Bureau, D. & Kapoor, B., 2008. Feeding ecology of fishes in the Brazilian Amazon-a naturalistic approach., in: Feeding and Digestive Functions of Fishes. pp. 1-34.



CAPÍTULO VI. CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES

CAPÍTULO VI. CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES

En esta tesis se ha documentado la ecología trófica de la ictiofauna de un lago del plano de inundación del río Amazonas en el sector colombiano. Para llegar a una comprensión de la dinámica de los flujos de materia y energía que se realizan en los ambientes acuáticos amazónicos, hay que partir de la premisa de que las comunidades ícticas de los planos de inundación del río Amazonas han desarrollado, a lo largo de su proceso evolutivo, una gran cantidad de estrategias adaptativas que les han permitido utilizar diferentes fuentes alimenticias que se presentan con una marcada estacionalidad y ofrecen diversas opciones de aprovechamiento para el desarrollo de los ciclos biológicos de cada especie íctica. El análisis de esas fuentes de alimentación y de los procesos ecológicos involucrados para su aprovechamiento por los peces, requiere el uso de diferentes herramientas metodológicas que permitan comprender los procesos de transferencia de energía que han facilitado la coexistencia de la mayor biodiversidad íctica de agua dulce en el planeta.

Tras analizar los registros de la fauna íctica que habita los lagos de Yahuaraca (capítulo III) durante varios ciclos hidrológicos anuales se pudo determinar la alta biodiversidad que albergan y que suponen más del 29% de la ictiofauna conocida en la amazonia colombiana (Herrera-Collazos *et al.* 2017). Los resultados obtenidos con los estimadores de riqueza permitieron obtener una buena estimación de esta durante los años de las colectas, siendo el muestreo del año 2010 el más eficiente. Se determinaron cambios en la composición taxonómica registrados en los tres ciclos hidrológicos estudiados, con una mayor similitud en la composición de las asociaciones de los años 2005 y 2010, en los cuales se presentaron eventos hidrológicos extremos en la Amazonia. Respecto a la distribución por las historias de vida de los componentes de los diferentes ensamblajes no hubo cambios significativos, sin embargo, la distribución por tipos de estrategia entre algunos años, sí cambió entre temporadas. Respecto a los cambios en los gremios tróficos de las especies recolectadas, no se encontraron cambios significativos de manera general, pero se detectaron diferencias a nivel de los gremios durante las temporadas entre años.

Para el análisis más detallado de los posibles cambios tróficos de los componentes del ensamblaje íctico, se analizaron los datos de los contenidos estomacales de 66 especies durante los periodos de aguas altas y bajas en 2010 (capítulo IV). Los resultados obtenidos indican que

la mayoría de las especies colectadas en ambas temporadas, presentan cambios en la utilización de los recursos alimenticios, así como un incremento de la amplitud de su nicho trófico. Igualmente, se evidenciaron cambios en la composición de los gremios tróficos durante ambas temporadas con modificaciones en la composición de la dieta de los peces y una tendencia generalizada a ser oportunistas a partir de la disponibilidad de los recursos alimenticios en este plano de inundación.

Finalmente, como una aproximación metodológica novedosa (capítulo V), se conformó y analizó la red trófica de la ictiofauna de los lagos de Yahuaraca durante las temporadas de aguas altas y bajas, teniendo como fuentes primarias los datos obtenidos a través de pesca con fines científicos y de los registros de los pescadores locales capacitados para la adecuada toma de anotaciones. Entre los resultados de las propiedades de las redes tróficas se halló un bajo nivel de Conectancia (C), del Coeficiente de Agrupamiento (CL) y un valor alto de la Distancia Media Característica (DCM) y de la Omnivoría. Se halló una mayor cantidad de recursos vegetales y de otras fuentes alimenticias en la temporada de aguas altas respecto a las aguas bajas. También entre los productos del diálogo de saberes entre los conocimientos científico y local, se logró mayor detalle en la cantidad y composición de los componentes de la red para ambas temporadas, permitiendo mejorar la comprensión de la compleja dinámica trófica presente en los diferentes periodos del ciclo hidrológico en este lago amazónico colombiano.

CONCLUSIONES

1. El registro de la ictiofauna de los lagos de Yahuaraca correspondió al 29 % de la fauna de peces que se tienen identificados para la Amazonia colombiana.
2. Entre las especies ícticas del complejo de Yahuaraca, categorizadas en riesgo, se halló una alta proporción de bagres de la familia Pimelodidae.
3. Se presentó mayor similitud en la composición de los ensamblajes de los periodos 2005 y 2010, los cuales correspondieron a los periodos más extremos de sequía, ocurridos en la Amazonia durante los últimos 50 años.
4. La comunidad íctica de los lagos de Yahuaraca, presentó modificaciones en su composición durante los tres ciclos hidrológicos analizados.
5. La estructura del ensamblaje íctico con respecto a sus historias de vida no varió entre años, pero si entre periodos.

6. Se evidenciaron cambios significativos en la composición de los gremios tróficos durante los años 1999, 2005 y 2010.
7. Para el año de estudio 2010, hubo cambios en la composición de los gremios tróficos entre las temporadas de aguas altas y bajas.
8. Se presentaron cambios en la composición de la dieta del gremio de los omnívoros entre las temporadas de aguas altas y bajas.
9. La amplitud de nicho trófico, se incrementó para un 67% de las especies analizadas, entre las temporadas de aguas altas y bajas.
10. Entre las especies ícticas estudiadas, hubo predominio de gremios tróficos de tipo generalista como los omnívoros.
11. La mayor cantidad de especies registradas para la conformación de las redes tróficas se halló durante la temporada de aguas altas.
12. Hubo una mayor fracción de especies omnívoras durante la temporada de aguas bajas.
13. Se hallaron valores bajos de conectancia para las temporadas de aguas altas y bajas.
14. La utilización del conocimiento local sobre la obtención de fuentes alimenticias de los peces, permitió mayor incorporación de elementos constitutivos de la red trófica.
15. El diálogo de saberes permitió obtener información pesquera útil y detallada, para llegar a la resolución 1884 del 18 de octubre de 2016, que establece un acuerdo de manejo pesquero entre entidades estatales y los pescadores locales.

REFERENCIA

Herrera-Collazos E E, Herrera-R G, DoNascimento C, Maldonado-Ocampo J A (2017): Lista de especies de peces de agua dulce de Colombia / Checklist of the freshwater fishes of Colombia. v2.5. Asociación Colombiana de Ictiólogos. Dataset/Checklist. <http://doi.org/10.15472/numrso>



ANEXOS

ANEXO 1.+ FORMATO REGISTRO CONTENIDOS ESTOMACALES

HOJA																		
TEMPORADA	ESPECIE																	
		P.E.	OBSERVACIONES															
ITEMS		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
ALOCTONOS																		
ARTROP TERR	Formicoidea																	
	Hymenoptera																	
	Isoptera																	
	Diptera																	
	Coleoptera																	
	Odonata																	
	Orthoptera																	
	Hemiptera																	
	Dermoptera																	
	Zoraptera																	
FRUTY SEM																		
AUTOCTONOS																		
DETRITOS																		
	Esporas de hongos																	
	Arena																	
	Materia orgánica																	
	Granos de polen																	
ALGAS (%)	Chlorophytas (desm)																	
	Chlorophytas (filam)																	
	Euglenophytas																	
	Cyanophytas																	
	Chrysophytas (Diat)																	
	Esporas de hongos																	
	Restos de herb																	
INVERT ACUAT																		
INS ACUAT	Coleoptera																	
	Larvas ins no iden.																	
	Larvas Odonata																	
	Pupas insectos																	
	Larvas Diptera																	
	Ninfas insectos																	
CRUSTACEOS	Cladoceros																	
	Rotíferos																	
OTROS	Moluscos																	
	Anelidos																	
	Porifera																	
PECES	completo																	
	carne y huesos																	
	escamas																	
REST VEG																		
	Total																	
	P.E: Peso Estomago (g)																	

ANEXO 2. RESOLUCIÓN 001784 DE LA AUTORIDAD NACIONAL DE ACUICULTURA Y PESCA

			
---	---	---	--

RESOLUCIÓN NÚMERO 001784 DE 18 OCT 2016

"Por la cual se reglamenta la actividad pesquera en el Sistema Lagunar de Yahuaraca, Departamento de Amazonas"

EL DIRECTOR GENERAL DE LA AUTORIDAD NACIONAL DE ACUICULTURA Y PESCA -AUNAP-

En uso de las facultades que le confiere la Ley 13 de 1990, el Decreto – Ley 4181 de 2011, el Decreto No. 1071 de 2015, y

CONSIDERANDO

Que de conformidad con lo dispuesto en los artículos 79 y 80 de la Constitución Política de Colombia de 1991, todas las personas tienen derecho a gozar de un ambiente sano, en virtud de lo cual es deber del Estado proteger la diversidad e integridad del ambiente, conservar las áreas de especial importancia ecológica y fomentar la educación para el logro de estos fines, así como planificar el manejo y aprovechamiento de los recursos naturales, para garantizar su desarrollo sostenible, conservación, restauración o sustitución.

Que mediante el Decreto – Ley 4181 del 03 de noviembre de 2011, el Gobierno Nacional creó la Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca – AUNAP, con el objeto de ejercer la autoridad pesquera y acuícola de Colombia, para lo cual adelantará los procesos de planificación, investigación, ordenamiento, fomento, regulación, registro, información, inspección, vigilancia y control de las actividades de pesca y acuicultura, aplicando las sanciones a que haya lugar, dentro de una política de fomento y desarrollo sostenible de estos recursos, lo cual se encuentra acorde con lo consagrado en el artículo 1 de la Ley 13 de 1990.

Que la Ley 13 de 1990, el Decreto – Ley 4181 de 2011 y el Decreto No. 1071 de 2015, definen el marco regulador y manejo integral para la explotación racional de los recursos pesqueros con el fin de asegurar su aprovechamiento sostenible y garantizar el mejoramiento socio-económico de los pescadores y acuicultores, a través de los medios de producción alimentaria, a fin de elevar el nivel de vida de la población pescadora y acuicultora del país.

Que el artículo 2.16.3.2.2 del Decreto No. 1071 de 2015, señala que *"La AUNAP, con base en las evidencias científicas disponibles y teniendo en cuenta la información y datos estadísticos confiables que posean las entidades públicas y privadas vinculadas a la actividad pesquera, así como factores socioeconómicos, determinará y autorizará periódicamente, mediante Resolución para cada tipo de embarcaciones, arte y aparejos, con el fin de no exceder las cuotas de captura permisible que se establezcan",* contribuyendo de esta manera al aprovechamiento sostenible del recurso pesquero.


DSMP