

Estructura trófica del ensamblaje íctico de los lagos de Yahuaraca, Amazonas, Colombia

Edgar Francisco Prieto Piraquive, Santiago R. Duque y Alexander Sabogal

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 *varzea* 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 landing 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

Edgar Francisco Prieto Piraquive (efprietop@unal.edu.co): biólogo M.Sc., Doctorando Universidad de Murcia, con investigaciones y publicaciones en Ictiología, taxonomía y ecología de peces, manejo de recursos pesqueros, etnoictiología y limnología, con doce años de experiencia en investigación en ecosistemas acuáticos amazónicos. Santiago R. Duque (srduquee@unal.edu.co): profesor asociado Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia; biólogo M.Sc., coordinador del grupo de investigación Limnología Amazónica, líder de un programa de investigación y manejo del sistema lagunar Yahuaraca. Alexander Sabogal González (asabogalg@yahoo.com): biólogo, M.Sc. en Ciencias Agrarias (entomología) de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Colombia (Laboratorio de Artrópodos, Grupo Biotecnología); especialista en taxonomía y ecología de arañas orbiculares de la familia Araneidae.

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; Yahuaraca lakes; flood cycles

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 y Galetti 1994; Esteves y Galetti 1995) y su función en los procesos ecosistémicos (Resetarits y 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 y Karr 1983).

Se ha reconocido que algunas especies neotropicales tienen una especialización trófica, la gran mayoría tiene flexibilidad alimenticia (Araújo-Lima et ál. 1995; Lowe-McConnell 1999), siendo la plasticidad trófica una estrategia que permitiría el uso de diferentes recursos alimenticios según sus 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 (Junk 1980; Lowe-McConnell 1999; Goulding 1981).

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 et ál. 1988; Goulding 1981; Correa y Winemiller 2014), mientras en las aguas bajas se restringe la oferta alimenticia para la mayoría de la ictiofauna (González y Vispo 2004; Abelha et ál. 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.

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 2012a).

Del sistema lacustre fueron muestreados los subsistemas Largo, Boa-Anaconda y Pozo Hondo (figura 1), los cuales se encuentran interconectados y son inundados por el río Amazonas durante la temporada de aguas altas (Torres-Bejarano et ál. 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 en el 2010 en las temporadas de aguas altas y bajas.

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 corresponden al régimen de lluvias local (Rangel y 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 ál. 2013).

Materiales y métodos

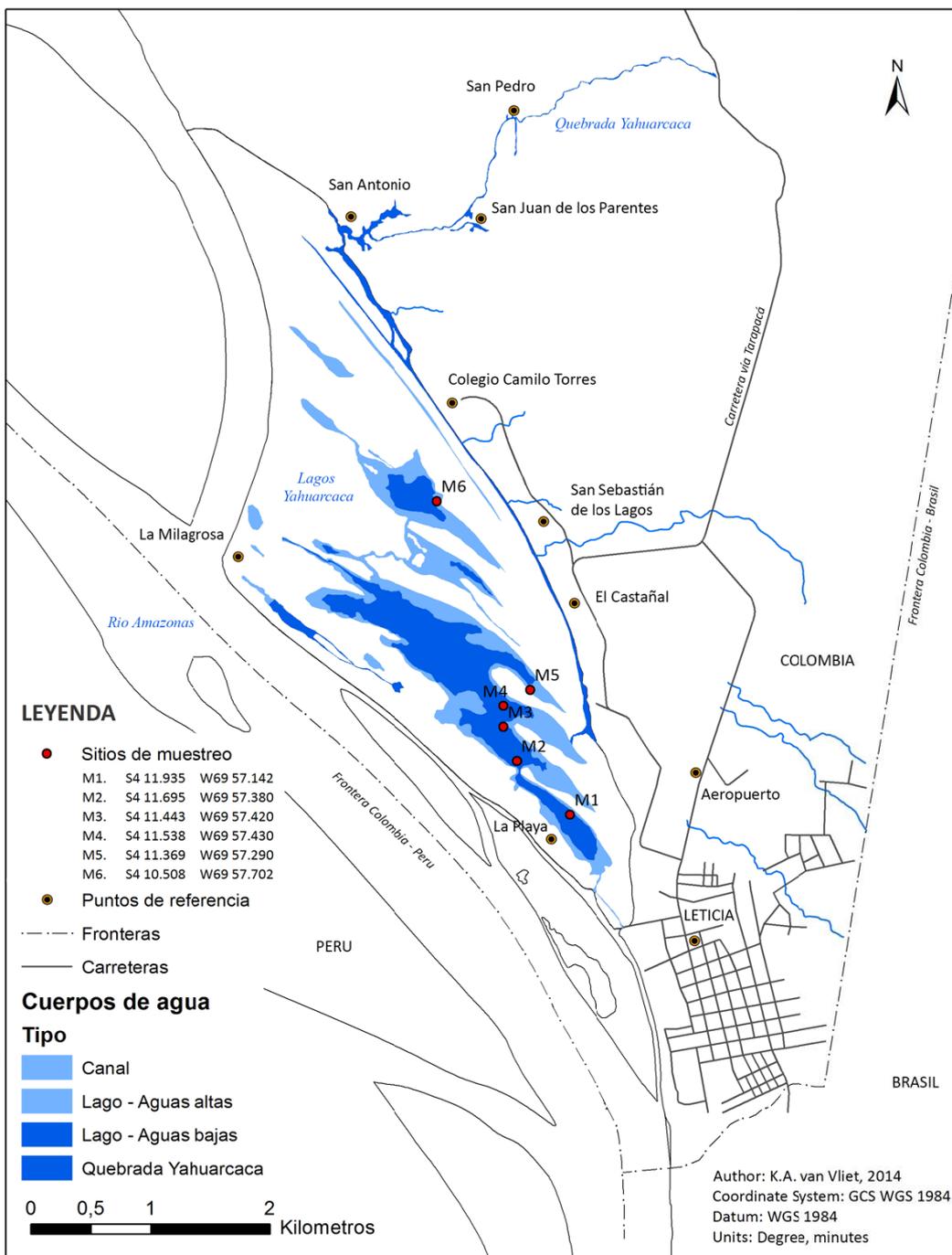
Muestreo de los peces

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 1) 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 y 2:00-8:00.

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

Figura 1.
Localización del área de estudio en los lagos de Yahuaraca.



Fuente: Van Vliet (2014).

(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 y Fink 1996; Galvis et ál. 2006; Galvis et ál. 2007; Santos et ál. 2006; Motta et ál. 2008), los nombres fueron tomados de publicaciones con registros del conocimiento local (Damaso et ál. 2009; Prieto-Piraquive 2012b).

Dieta

Para los análisis se utilizó una modificación de la metodología de Goulding et ál. (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 alimentario (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 ál. 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.

Análisis de datos

Los análisis estadísticos se realizaron con el software Past (Hammer et ál. 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 .

Resultados

Composición taxonómica

Se colectaron 1194 ejemplares de 66 especies, pertenecientes a 18 familias y 6 órdenes (tabla 1). 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 1.

Composición ictiofaunística con la taxonomía e identificación de las especies con nombre común y en tikuna, N= número total de ejemplares colectados.

ORDEN/FAMILIA/ESPECIE	NOMBRE COMÚN	NOMBRE TIKUNA	N
Lepidosireniformes			
Lepidosirenidae			
<i>Lepidosiren paradoxa</i> (Fitzinger, 1837)	natinga negra	peí	5
Characiformes			
Acestrorhynchidae			
<i>Acestrorhynchus abbreviatus</i> (Cope, 1878)	perro, zorro	yorewa	18
<i>Acestrorhynchus microlepis</i> (Schomburgk, 1841)	perro, zorro	yorewa	21
Anostomidae			
<i>Leporinus aripuanaensis</i> (Garavello y Santos, 1992)	lisa		6
<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)	lisa cachete colorado	óta	22
<i>Leporinus wolfei</i> (Steindachner, 1876)	lisa	óta	7
<i>Rhytiodus microlepis</i> (Kner, 1858)	lisa negra	waraku pori	8
<i>Schizodon fasciatus</i> (Spix y Agassiz, 1829)	lisa rayada	waraku	26
Erythrinidae			
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	dormilón	de	33
Ctenoluciidae			
<i>Boulengerella maculata</i> (Valenciennes, 1855)	agujón	buruque	13
Cynodontidae			
<i>Cynodon gibbus</i> (Spix y Agassiz, 1829)	wapeta	wapeta	7
<i>Hydrolycus scomberoides</i> (Cuvier, 1816)	chambira	wáidajù	7
Curimatidae			
<i>Curimatella meyeri</i> (Steindachner, 1882)	yaguarachi	temaneguu	43
<i>Cyphocharax festivus</i> (Vari, 1992)	lisilla	fuepatü	5
<i>Potamorhina altamazonica</i> (Cope, 1878)	branquiña	yowarachi	32

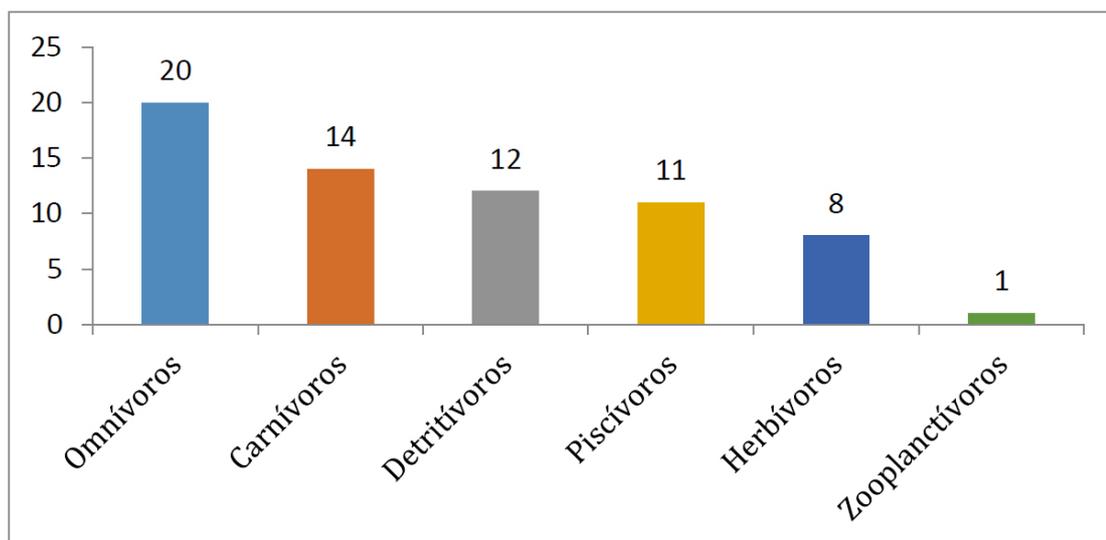
ORDEN/FAMILIA/ESPECIE	NOMBRE COMÚN	NOMBRE TIKUNA	N
<i>Potamorhina latior</i> (Spix y Agassiz, 1829)	branquiña pechuda	yowarachi taremi	41
<i>Potamorhina pristigaster</i> (Steindachner, 1876)	branquiña	yowarachi	6
<i>Psectrogaster rhomboides</i> (Eigenmann y Eigenmann, 1889)	cascuda	yowarachi	20
<i>Psectrogaster rutiloides</i> (Kner, 1858)	cascuda larga	yowarachi	42
Prochilodontidae			
<i>Prochilodus nigricans</i> (Agassiz, 1829)	bocachico	cawella	24
<i>Semaprochilodus insignis</i> (Jardine, 1841)	yaraqui	yairi	20
Characidae			
<i>Astyanax abramis</i> (Jenyns, 1842)	sardinita		23
<i>Brycon amazonicus</i> (Spix y Agassiz, 1829)	sábalo	nechi	22
<i>Brycon cephalus</i> (Günther, 1869)	sabaleta	eruma	16
<i>Chalceus erythrus</i> (Cope, 1870)	san pedro	nümykyrá	20
<i>Charax michaeli</i> (Lucena, 1989)	chambira de quebrada	ürüchi	34
<i>Ctenobrycon hauxwellianus</i> (Cope, 1870)	mojarrita blanca	aruchipa	19
<i>Iguanodectes spilurus</i> (Günther, 1864)	sardinita	nuchire	7
<i>Mesonauta festivus</i> (Heckel, 1840)	falso escalar	owiyá	20
<i>Moenkhausia dichroua</i> (Kner, 1858)	mojarrita de quebrada	nuchire	14
<i>Mylossoma aureum</i> (Agassiz, 1829)	palometa blanca	atachiniku	30
<i>Mylossoma duriventre</i> (Cuvier, 1818)	palometa roja	paku	33
<i>Piaractus brachypomus</i> (Cuvier, 1818)	paco	poku	20
<i>Pygocentrus nattereri</i> (Kner, 1858)	piraña roja	uchuma daukü	26
<i>Roeboides myersi</i> (Gill, 1870)	benton		10
<i>Serrasalmus rhombeus</i> (Linnaeus, 1766)	piraña negra	uchuma	39
<i>Serrasalmus spilopleura</i> (Kner, 1858)	piraña	uchuma	12
<i>Stethaprion erythroptus</i> (Cope, 1870)	mojarrita	matupiri	13
<i>Tetragonopterus argenteus</i> (Cuvier, 1816)	mojarrita	aruchipa	23
<i>Triportheus angulatus</i> (Spix y Agassiz, 1829)	sardina	arawiri takü	8
Siluriformes			
Doradidae			
<i>Anadoras grypupus</i> (Cope, 1872)	baku		5
<i>Oxydoras niger</i> (Valenciennes, 1821)	matacaiman	kuyokuyo	5
<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes, 1821)	baku	woku	24
Auchenipteridae			
<i>Trachelyopterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)	novia	uperu	19
Pimelodidae			

ORDEN/FAMILIA/ESPECIE	NOMBRE COMÚN	NOMBRE TIKUNA	N
<i>Leiarius marmoratus</i> (Gill, 1870)	yandia	yandia	12
<i>Hypophthalmus edentatus</i> (Spix y Agassiz, 1829)	mapara	mapara	26
<i>Pimelodus blochii</i> (Valenciennes, 1840)	picalón	moni	20
<i>Pseudoplatystoma punctifer</i> (Castelnau, 1855)	doncella	yutá	6
<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i> (Valenciennes, 1840)	pintadillo tigre	ai arü yutá	6
<i>Sorubim lima</i> (Bloch y Schneider, 1801)	chiripira	denema	5
Callichthyidae			
<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828)	chiray	chirui	12
Loricariidae			
<i>Farlowella platorhynchus</i> (Retzer y Page, 1997)	lápiz	cupi	8
<i>Hypoptopoma gulare</i> (Cope, 1878)	cuchita	owarakü	10
<i>Loricariichthys</i> sp. (Bleeker, 1862)	cucha pipa	coyariávaru	20
Gymnotiformes			
Sternopygidae			
<i>Eigenmannia limbata</i> (Schreiner y Miranda Ribeiro, 1903)	macana, cuchillo	tarú	18
Rhamphichthyidae			
<i>Rhamphichthys rostratus</i> (Linnaeus, 1766)	macana	choreruma	19
Beloniformes			
Belonidae			
<i>Potamorhaphis guianensis</i> (Jardine, 1843)	pez aguja	kupí	5
Perciformes			
Cichlidae			
<i>Aequidens tetramerus</i> (Heckel, 1840)	kara	chuná	5
<i>Chaetobranchus flavescens</i> (Heckel, 1840)	kara rojo	noó	6
<i>Cichla monoculus</i> (Spix y Agassiz, 1831)	tucunare	tucunari	22
<i>Cichlasoma amazonarum</i> (Kullander, 1983)	kara negrito	chuná	18
<i>Crenicichla saxatilis</i> (Linnaeus, 1758)	jabón	Kuelle	25
<i>Heros efasciatus</i> (Heckel, 1840)	falso disco	tümü	20
<i>Hypselecara temporalis</i> (Günther, 1862)	kara morado	mokená	20
<i>Pterophyllum scalare</i> (Shultze, 1823)	escalar	yuyuwena	30
<i>Satanoperca jurupari</i> (Heckel, 1840)	cara de caballo	chuná	33

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

1), 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 2.
Categorías tróficas de las especies ícticas colectadas.



Aguas bajas

El análisis de agrupamiento para esta temporada permitió diferenciar seis gremios (figura 2). 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*, *Triportheus 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 erythropterus* el predominio fue de artrópodos terrestres (78%) y en menor proporción de restos vegetales (25%).

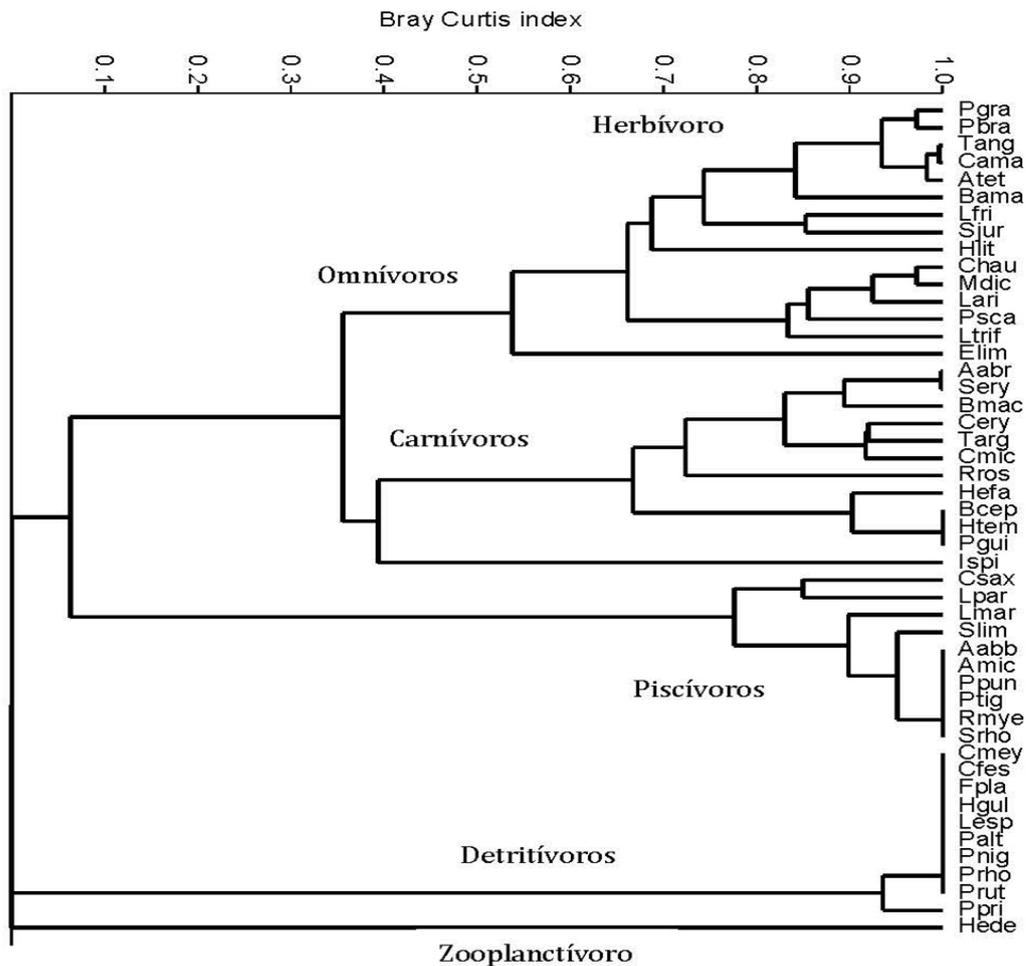
La dieta de las especies carnívoras *Brycon cephalus*, *Boulengerella maculata* y *Charax michaeli* se basó principalmente en artrópodos terrestres (por encima del 70%) y la especie *Rhamphichthys rostratus* adicionalmente consumió detritos como un ítem suplementario (15%).

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*).

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%).

Figura 3.

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.



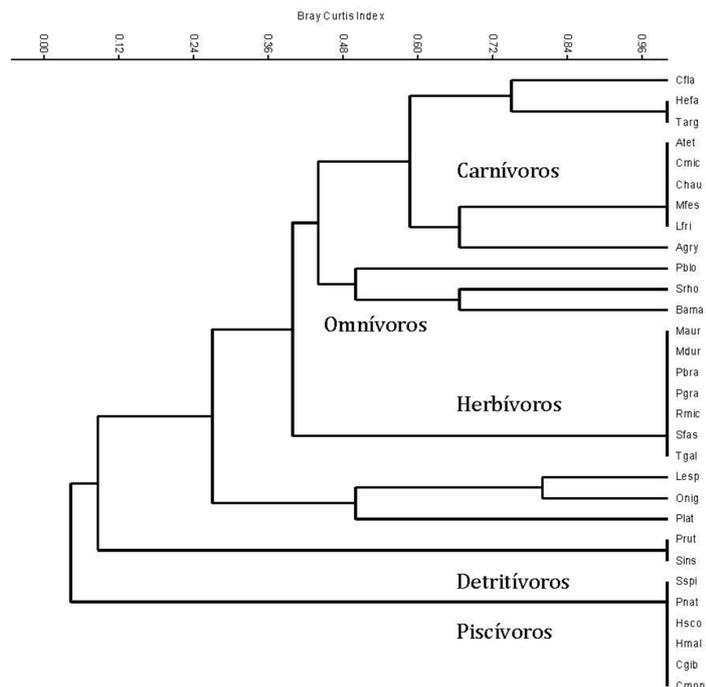
Aguas altas

El análisis de agrupamiento para esta temporada permitió diferenciar cinco gremios (figura 3). En esta temporada se encontró mayor cantidad de especies que consumieron restos vegetales, entre las cuales hubo tanto Characiformes (*Mylossoma aureum*, *Mylossoma duriventre*, *Piaractus brachypomus*, *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 lator* 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

Figura 4.
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.



los Characiformes (*Ctenobrycon hauxwellianus*, *Charax michaeli*), como de los Perciformes (*Mesonauta festivus*, *Aequidens tetramerus*), que consumieron principalmente artrópodos terrestres.

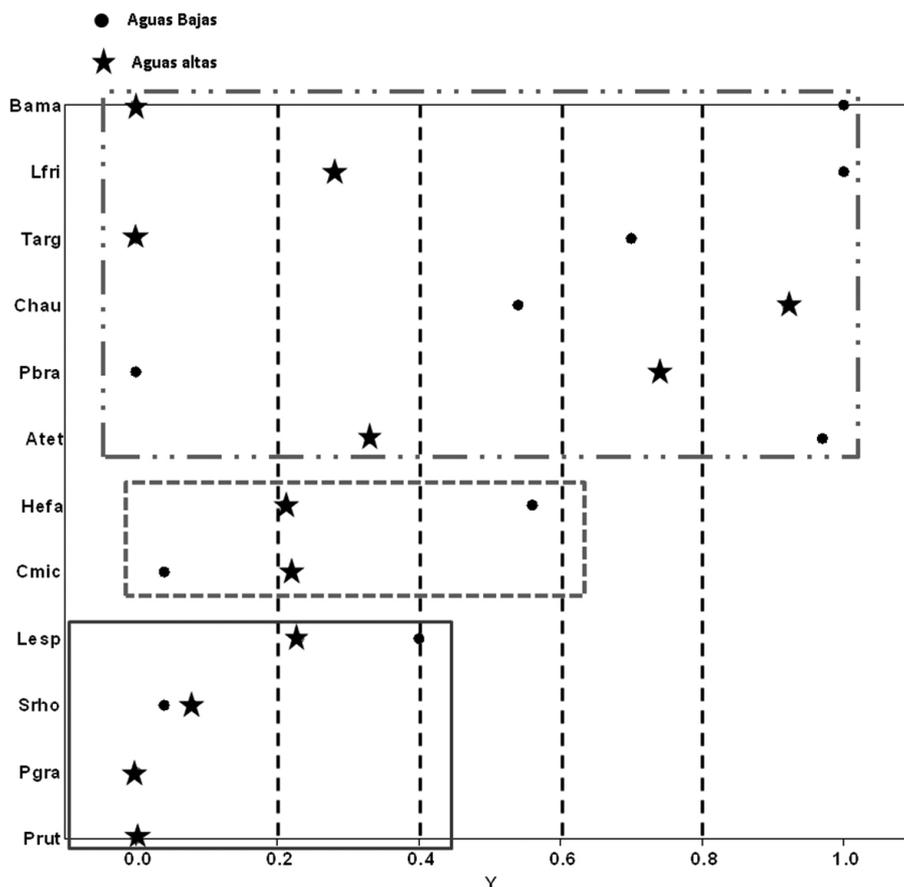
El consumo preferencial de peces se halló entre *Pygocentrus nattereri*, *Serrasalmus spilopleura*, *Cynodon gibbus*, *Hoplias malabaricus*, las cuales consumieron tanto presas completas como partes; también se halló que *Cichla monoculus* consumió peces pequeños enteros como Curimátidos de los géneros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

Amplitud del nicho 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 4).

Figura 5.

Cálculo de la amplitud del nicho trófico a través del Índice de Levin para las doce especies registradas para ambas temporadas.



Discusión

Dieta

Las 66 especies estudiadas en las temporadas de aguas altas y bajas en los lagos de Yahuaracaca 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; Hahn et ál. 2002; Gaspar da Luz et ál. 2001). Estos resultados parecen indicar que los peces de los lagos de Yahuaracaca 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 ál. 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 (Kautza y Sullivan 2015; Pusey y Arthington 2003; Lamberti, Chaloner y Hershey 2010).

En las regiones tropicales la mayoría de las especies ícticas presenta una gran plasticidad en sus dietas (Lowe-McConnell 1999; Gaspar da Luz et ál. 2001; Abelha et ál. 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 y 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, miriópodos, 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 y Vispo 2004) pero difiriendo de los reportes de otras investigaciones en las cuales se ha clasificado como zooplanctívoro (Carvalho et ál. 2007; Pompeu y Godinho 2006; Zuanon y 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 ál. 2006; Carvalho et ál. 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 ál. (2013) para otro lago amazónico en Brasil.

Entre los principales gremios de especies 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 y 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 ál. 2006; Motta et ál. 2008; Prieto-Piraquive et ál. 2010; Prieto-Piraquive 2012b).

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 y Arcifa 1986; Sazima y Pombal-Jr 1988; Machado-Allison y Fink 1996; Prieto-Piraquive 2012a); esta variación de las preferencias alimenticias de las pirañas implica un consumo oportunista que les permite una fácil consecución de recursos tróficos nutritivos (Machado-Allison y Fink 1996; Nico y Taphorn 1988).

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 ál. 2001; Novakowski et ál. 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 y 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 y Agostinho 2002; Carvalho y 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 y Vispo 2004; de Merona et ál. 2008; de Mérona y Rankin-de-Mérona 2004; Ramírez et ál. 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 ál. 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.

Notas

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.

Referencias

- ABELHA, M., A. AGOSTINHO, y E. GOULART. 2001. "Plasticidade Trófica Em Peixes de água Doce". *Acta Scientiarum* 23(2): 425-34.
- ABUJANRA, F. y A. AGOSTINHO. 2002. "Dieta de *Hypophthalmus Edentatus* (Spix, 1829) (*Hypophthalmidae*) E Variações de Seu Estoque Es Toque No Reservatório de Itaipu". *Acta Scientiarum* 24(2): 401-10.
- ANGERMEIER, P. y J. KARR. 1983. "Fish Communities along Environmental Gradients in a System of Tropical Streams". *Environmental Biology of Fishes* 9: 117-35.
- ARAÚJO-LIMA, C. A. AGOSTINHO y N. FABRÉ. 1995. "Trophic Aspects Fo Fish Communities in Brazilian Rivers y Reservoirs". *Limnology in Brazil*, 105-136.
- CARVALHO, L., J. ZUANON e I. ZAZIMA. 2007. "Natural History of Amazon Fishes". En K. Del Claro et ál. *International Commision on Tropical Biology and Natural Resources*, pp. 1-32.
- CARVALHO, M. 1980. "Alimentação Do Mapará (*Hypophthlmus Edentatus* Spix, 1829) Do Lago Castanho, Amazonas (*Siluriformes*, *Hypophthalmidae*)". *Acta Amazônica* 10(3): 545-555.
- CARVALHO, M. y M. GOULDING. 1985. "On the Feeding Ecology of the Catfish *Hypophthalmus Fimbriatus* in the Blackwater Rio Negro of the Amazon Basin". *Revista Brasileira de Zoologia* 3(1): 33-41. <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81751985000100004>
- CORREA, S. y K. WINEMILLER. 2014. "Niche Partitioning among Frugivorous Fishes in Response to Fluctuating Resources in the Amazonian Floodplain Forest". *Ecology* 95 (1): 210-24. <http://dx.doi.org/10.1890/13-0393.1>
- DAMASO, J., A. IPUCHIMA y A. SANTOS. 2009. *Conocimiento local indígena sobre los peces de la Amazonia. Lagos de Yahuaraca*. S. Duque (ed.). Bogotá: Editora Guadalupe.
- DE MERONA, B., B. HUGUENY, F. TEJERINA-GARRO y E. GAUTHERET. 2008. "Diet-Morphology Relationship in a Fish Assemblage from a Medium Sized River of French Guiana: The Effect of Species Taxonomic Proximity". *Aquatic Living Resources*, 171-184.
- DE MÉRONA, B. y J. RANKIN-DE-MÉRONA. 2004. "Of the Central Amazon Floodplain". *Neotropical Ichthyology* 2(2): 75-84.
- ESTEVES, K. y P. GALETTI. 1994. "Feeding Ecology of *Moenkhausia Intermedia* (Pisces, Characidae) in a Small Oxbow Lake of Mogi-Guaçu River, São Paulo, Brazil". *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 522: 3973-3980.
- . 1995. "Food Partitioning among Some Characids of a Small Brazilian Floodplain Lake from the Parana River Basin". *Environmental Biology of Fishes*, 42: 375-389.

- GALVIS, G., J. MOJICA, S. DUQUE, C. CASTELLANOS, P. SÁNCHEZ-DUARTE, M. ARCE, A. GUTIÉRREZ, et ál. 2006. *Peces del medio Amazonas región de Leticia*. Conservación Internacional Colombia.
- GALVIS, G., P. SÁNCHEZ-DUARTE, L. MESA-SALAZAR, Y. LÓPEZ-PINTO, M. GUTIÉRREZ, A. GUTIÉRREZ-CORTÉS, M. LEIVA y C. CASTELLANOS. 2007. *Peces de la Amazonia colombiana con énfasis en especies de interés ornamental*. A. Sanabria-Ochoa, Victoria-Daza P. e I. Beltran (eds.).
- GASPAR DA LUZ, K., F. ABUJANRA, A. AGOSTINHO y L. GOMES. 2001. “Caracterização trófica da ictiofauna de três lagoas da planície aluvial do alto rio Paraná, Brasil”. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 23(2): 401-407.
- GERY, J. 1977. *Characoids of the World*. Neptune City: TFH Publications Inc.
- GOLDSTEIN, R. y T. SIMON. 1998. “Toward a united definition of guild structure for feeding ecology of North American freshwater fishes”. En: P. Simon (ed.). *Assessing the Sustainability and Biological Integrity of Water Resource Using Fish Communities*, pp. 123-138. Boca Raton: CRC Press.
- GONZÁLEZ, N. y C. VISPO. 2004. “Ecología trófica de algunos peces importantes en lagunas de inundación del bajo río Cauca”. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 147-183.
- GOULDING, M., E. CARVALHO y E. FERREIRA. 1988. *Rio Negro rich life in poor water*. La Haya: SPB Academic Publishing.
- GOULDING, M. 1981. *The fishes and the forest: Explorations in Amazonian Natural History*. Berkeley: University of California Press.
- GRANADO-LORENCIO, C. 1996. *Ecología de Peces*. Sevilla: Universidad de Sevilla.
- HAHN, N., R. FUGI, D. PERETTI, M. RUSSO y V. LOUREIRO-CRIPPA. 2002. “Estrutura trófica da ictiofauna da planície de inundação do alto rio Paraná”. En: A. Agostinho et ál. (eds). *A planície de inundação do alto rio Paraná*, pp. 123-126. Maringá: Universidade Estadual de Maringá.
- HAMMER, Ø., D. HARPER y P. RYAN. 2001. “Paleontological statistics software package for education and data analysis”. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9-18. doi:10.1016/j.bcp.2008.05.025.
- HAWLITSCHKE, O., K. YAMAMOTO y F. CARVALHO-NETO. 2013. “Diet composition of fish assemblage of lake Tupe, Amazonas, Brazil”. *Revista colombiana de Ciencia Animal* 5(2): 313-326.
- IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia). 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 Amazonica* 10(4): 775-796.

- KAUTZA, A., y S. SULLIVAN. 2015. "Shifts in Reciprocal River-Riparian Arthropod Fluxes along an Urban-Rural Landscape Gradient". *Freshwater Biology* 60: 2156-2168. <http://dx.doi.org/10.1111/fwb.12642>
- KEENLEYSIDE, M. 1979. *Diversity and Adaptation in Fish Behavior*. Berlin: Springer.
- LAMBERTI, G., D. CHALONER y A. HERSHEY. 2010. "Linkages among Aquatic Ecosystems". *Journal of the North American Benthological Society* 29(1): 245-263. <http://dx.doi.org/10.1899/08-166.1>
- LOWE-MCCONNELL, R. 1999. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. São Paulo: Editora da Universidade de São Pulo.
- MACHADO-ALLISON, A. y W. FINK. 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., E. LOPES, F. SIQUEIRA-SOUZA, H. BELTRÃO, K. YAMAMOTO y C. CARVALHO. 2008. *Peixes de lagos do médio rio Solimões*. Manaus: Editora da Universidade do Amazonas.
- NICO, L. y D. TAPHORN. 1988. "Food Habits of Piranhas in the Low Llanos of Venezuela". *Biotropica* 20(4): 311-21. <http://dx.doi.org/10.2307/2388321>
- NORTHCOTE, T., R. NORTHCOTE y M. ARCIFA. 1986. "Differential cropping of the caudal fin lobes of prey fishes by the piranha, *Serrasalmus Spilopleura Kner*". *Hydrobiologia* 141: 199-205.
- NOVAKOWSKI, G., R. FUGI y N. HAHN. 2004. "Diet and dental development of three species of Roeboides (Characiformes: Characidae)". *Neotropical Ichthyology* 2(3): 157-162.
- POMPEU, S. y H. GODINHO. 2006. "Effects of extended absence of flooding on the fish assemblages of three floodplain lagoons in the middle São Francisco River, Brazil". *Neotropical Ichthyology* 4 (4): 427-33.
- POUILLY, M., T. YUNOKI, C. ROSALES y L. TORRES. 2004. "Trophic structure of fish assemblages from Mamore's river floodplain lakes (Bolivia)". *Ecology of Freshwater Fish* 13(4): 245-257.
- PRIETO-PIRAQUIVE, E. 2012a. *La Ruta de Yutá: asociacion íctica de los lagos de Yahuaracaca aspectos ecológicos de la ictiofauna de un lago de várzea en la Amazonia colombiana*. Editorial Académica Española.
- . 2012b. *Los Hijos de Yof: Pescadores y peces de los lagos de Yahuaracaca. Ensamblaje íctico, pesquerías artesanales y conocimiento local indígena en un lago de várzea en la Amazonia Colombiana*. Editorial Académica Española.

- PRIETO-PIRAQUIVE, E., O. CASTILLO, A. BOLÍVAR, B. CORRALES, C. GRANADO-LORENCIO y S. DUQUE. 2010. "Composición, abundancia y biomasa de la ictiofauna de los lagos de Yahuaraca (Amazonia colombiana) durante un ciclo hidrológico". *Imanimundo IVM*. Tobón y S. Duque (eds.), 1a ed., 223-240. Leticia: Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia.
- PUSEY, B., y A. ARTHINGTON. 2003. "Importance of the Riparian Zone to the Conservation and Management of Freshwater Fish: A Review". *Marine and Freshwater Research* 54(1): 1-16. <http://dx.doi.org/10.1071/MF02041>
- RAMÍREZ, F., T. DAVENPORT y J. MOJICA. 2015. "Dietary-morphological relationships of nineteen fish species from an Amazonian Terra Firme blackwater stream in Colombia". *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 52. Elsevier GmbH.: 89-102. doi:10.1016/j.limno.2015.04.002.
- RANGEL, E. y B. LUENGAS. 1997. "Clima-Aguas". En: Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC) (ed.). *Zonificación ambiental para el plan modelo colombo-brasileño (Eje Apaporis-Tabatinga PAT)*, pp. 47-68. Bogotá: Editorial Linotipia.
- RESENDE, E. 2000. "Trophic structure of fish assemblages in the lower Miranda River, Pantanal, Mato Grosso do Sul state, Brazil". *Revista Brasileira de Biologia* 60(3): 389-403.
- RESETARITS, W. y D. CHALCRAFT. 2007. "Functional diversity within a morphologically conservative genus of predators: Implications for functional equivalence and redundancy in ecological communities". *Functional Ecology* 21(4): 793-804. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01282.x>
- SANTOS, G., E. FERREIRA y J. ZUANON. 2006. *Peixes comerciais de Manaus*. Manaus: Provarzea.
- SAZIMA, I. y J. POMBAL-JR. 1988. "Mutilação de nadadeiras em Acarás, *Geophagus brasiliensis*, por piranhas, *Serrasalmus spilopleura*". *Revista Brasileira de Biologia* 48(3): 477-483.
- TAPHORN, D. 1992. "The characiform fishes of the Apure river drainage, Venezuela". *Biollania* 4: 537.
- TORRES BEJARANO, A., S. DUQUE y 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.
- VAN VLIET, K. 2014. Mapa de los lagos de Yahuaraca y Zapatero. s.d.
- WOOTON, R. 1999. *Ecology of teleost fishes*. 2 ed. Dordrecht: Kluwer Academic.
- ZUANON, J. y E. FERREIRA. 2008. "Feeding ecology of fishes in the Brazilian Amazon. A naturalistic approach". En: J. Cyrini et ál. (eds.). *Feeding and digestive functions of fishes*, pp. 1-34. CRC Press. <http://www.cabdirect.org/abstracts/20093209214.html>

Fecha de presentación: 31 de agosto de 2015

Fecha de aceptación: 27 de octubre de 2015