

LAS CIÉNAGAS COMO HÁBITAT PARA LOS PECES: ESTUDIO DE CASO EN LA CIÉNAGA DE AYAPEL (CÓRDOBA), COLOMBIA

RIVERINE FLOODPLAIN LAKES AS HABITAT FOR FRESHWATER FISHES: A CASE STUDY IN THE AYAPEL FLOODPLAIN LAKE (CÓRDOBA), COLOMBIA

Luz F. Jiménez-Segura^{1, 2, 4}, Juan D. Carvajal-Quintero², Néstor Aguirre^{1, 3, 5}

Resumen

Los lagos someros presentes en los planos de inundación de sistemas fluviales tropicales son considerados como ambientes que ofrecen alimento y protección a los peces, en especial en las etapas de desarrollo inicial en la ontogenia de los individuos. Debido a la fuerte influencia que tiene el pulso de inundación sobre estos ambientes, algunos momentos son críticos (e. g., fuertes estiajes) para la fauna íctica. Basados en el análisis del factor de condición k y de la relación gonadosomática (**RGS**) de algunas especies de peces en la ciénaga de Ayapel (Córdoba), Colombia, y en la oferta de alimento y hábitat para la ictiofauna durante diferentes periodos hidrológicos entre los años 2004 y 2005, se encontró que el bienestar y la reproducción de las especies estuvieron asociados con la oferta de alimento y hábitat en el sistema. Y estos, a su vez fueron determinados por el cambio en el volumen de agua almacenado en la ciénaga.

Palabras clave: ciénaga de Ayapel, Colombia, peces dulceacuícolas, plano inundable, río San Jorge

Abstract

Shallow lakes of tropical fluvial floodplain systems are suitable habitats that provide food and shelter for fish, especially during periods of early development stages. Due to the strong influence of the flood pulse on these environments, there are critical periods (i.e., severe drought) to the fish fauna. By analysing the food and shelter supply for fish fauna, the condition factor k and the reproductive activity (**RGS**) of several fish species in the assemblage in the Ayapel floodplain lake (Córdoba), Colombia, in different hydrologic periods of the years 2004 and 2005, we found that body condition and reproduction of fishes were associated with food supply and habitat in the Ayapel floodplain lake. And these in turn were determined by the change in the volume of water stored in the lake.

Key words: Ayapel floodplain lake, Colombia, floodplain, freshwater fishes, San Jorge river

INTRODUCCIÓN

Los lagos presentes en los planos de inundación de los ríos son considerados como ambientes que ofrecen alimento y protección a las especies de peces, en especial, a los periodos de desarrollo inicial de su ontogenia (Jiménez-Segura

2007, Welcomme 1985). El área vital de algunas especies está definida por los límites físicos, químicos y bióticos de estos ambientes, dentro de los cuales sus individuos se alimentan, crecen y se reproducen (Lucas y Baras 2001). Para otras, estos ambientes son parte de los hábitats que conforman el circuito que recorren de forma

Recibido: diciembre 2009; aceptado: mayo 2010.

¹ Docente. Instituto de Biología. Universidad de Antioquia. Medellín (Antioquia), Colombia.

² Grupo de Ictiología (**GIUA**) Instituto de Biología. Universidad de Antioquia. A. A. 1226. Medellín (Antioquia), Colombia.

³ Grupo de Gestión y Modelación Ambiental (**GAIA**). Universidad de Antioquia. A. A. 1226. Medellín (Antioquia), Colombia. Correos electrónicos: ⁴ <ljimenez@matematicas.udea.edu.co>; ⁵ <naguirre@siu.udea.edu.co>.

cíclica (Lowe-McConnell 1987, Petrere 1985, Valderrama y Zárate 1989).

Debido a que en su mayoría son ambientes fuertemente influenciados por la estacionalidad hidrológica de la cuenca a la que pertenecen, los biotopos presentes en estas áreas no siempre ofrecen las mejores condiciones para la fauna íctica (Junk 1980) y son conocidas las estrategias que implementan algunas especies para soportar las condiciones extremas tanto en el estiaje (e. g., migración, respiración aérea, inapetencia/voracidad) como durante las aguas altas (e. g., cambio de dieta y utilización de macrófitas como sitio de refugio) (Winemiller y Jepsen 1998, Winemiller et al. 2000).

La sobrevivencia de los individuos de una especie puede ser considerada como el resultado de un juego definido por el balance entre pérdidas y ganancias que obtiene cada uno de sus individuos (Lucas y Baras 2001). Por otro lado, el crecimiento corporal de los peces es indeterminado, así que la relación entre la talla y el peso ha sido un útil indicador de la cantidad de energía que una población dispone para invertir en crecimiento somático durante su ontogenia, así como también en los diferentes escenarios ambientales (Wootton 1999).

Teniendo en cuenta que las relaciones basadas en la longitud y el peso de diferentes estructuras corporales en los individuos pueden ser indicadores adecuados del bienestar, se explora la información obtenida sobre las poblaciones de las especies de peces que hicieron parte de la asociación en la ciénaga de Ayapel (Córdoba, Colombia) entre septiembre de 2004 y junio de 2005, e intenta asociar estos indicadores con las características (oferta de alimento y hábitat) que ofreció este ambiente para avanzar en el conocimiento de los sistemas cenagosos en el país y resaltar de paso, su papel dentro de la dinámica pesquera en la cuenca del río San Jorge.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La ciénaga de Ayapel es la más grande del plano de inundación del río San Jorge, en el área de La Mojana (Córdoba), Colombia (figura 1). Esta ciénaga es un ambiente léntico permanente y poco profundo con valores medios cercanos a los 6 m. Tiene extensión aproximada de 45 km² y posee una red de drenaje propia que recoge las precipitaciones de las quebradas de las vertientes oriental y sur (quebrada Quebradona, quebrada Escobilla, Caño Trejos, Caño Muñoz y Caño Don Matías). El sistema entrega sus excedentes al río San Jorge por los caños Grande y Viloría, y mantiene la regulación de los niveles altos del mismo río a través de estos (Restrepo 2005). Los caños y quebradas, especialmente de las vertientes oriental y suroriental, son de baja velocidad y permiten la conexión de sus aguas con la de otros caños y ciénagas menores en los periodos de alta precipitación.

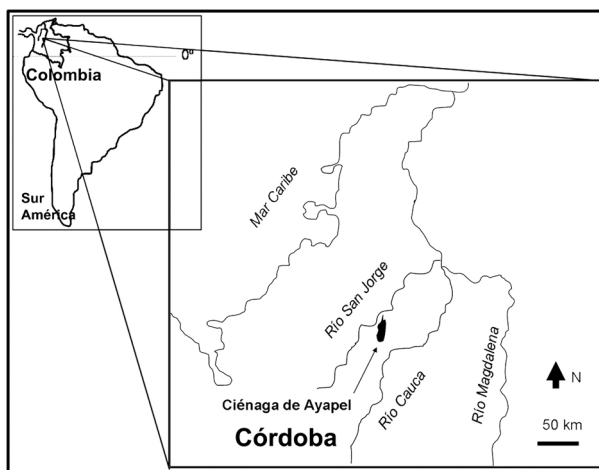


Figura 1. Localización del área estudio del complejo cenagoso de Ayapel (Córdoba), Colombia

Debido a la conexión de la ciénaga con el río San Jorge y los caños de la subcuenca propia se observan variaciones en la profundidad a lo largo del ciclo hidrológico. El volumen almacenado se incrementa hasta ocho veces entre los periodos de bajo nivel del agua y el máximo (figura 2).

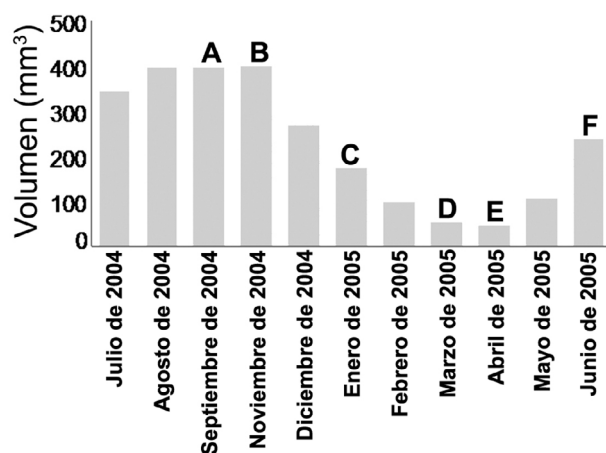


Figura 2. Volumen de agua (mm³) almacenado en la ciénaga de Ayapel (Córdoba), Colombia, durante los años 2004 y 2005. **A:** aguas altas; **B:** aguas muy altas; **C:** aguas bajando; **D:** aguas bajas; **E:** aguas muy bajas; **F:** aguas subiendo [tomado de CVS (2007)]

Obtención de muestras. En este análisis se utilizó la información de individuos [longitud estándar (**Lst**) en mm, peso total (**Pt**) en gramos, peso del estómago (**Pest**), peso de la gónada (**Pg**) de las especies de peces que fueron más abundantes y frecuentes en los diferentes periodos hidrológicos registrados entre los años 2004 y 2005. Estos ejemplares fueron capturados con diferentes aparejos de pesca (atarrayas, jamas y redes estacionarias), en varios ambientes del complejo cenagoso (ambientes lóticos: caños tributarios; ambientes lénticos: ciénaga principal y ciénagas satélite asociadas y el caño de conexión con el río San Jorge) (figura 1), y en seis momentos del ciclo anual (aguas altas: septiembre y noviembre de 2004; aguas bajando: febrero de 2005; aguas bajas: abril y mayo de 2005; aguas subiendo: junio de 2005), en la ciénaga de Ayapel (figura 2).

La pesca experimental se desarrolló durante ocho horas continuas en cada estación (entre las 17:00 y las 01:00 horas del día siguiente); de esta manera se busco reducir el sesgo en la captura relacionado con la actividad nocturnal de las especies. Las redes estacionarias (90 m² de paño con luz de malla: 3, 4, 5, 6, 7 y 8 cm)

y las líneas de anzuelos fueron localizadas en la región litoral. Las redes de caída (atarrayas con luz de malla 0,5, 2 y 3 cm) fueron lanzadas dentro de esta misma área y las redes manuales se utilizaron para muestrear bajo aglomerados de macrófitos. El esfuerzo de pesca en cada uno de los sitios y periodos hidrológicos de muestreo fue de cinco redes estacionarias, 30 lances con cada una de las atarrayas, 30 lances de red de mano y cuatro líneas de anzuelos de diferente tamaño.

De las 44 especies encontradas por Ríos-Pulgarín et al. (2008), solo 22 (n = 7.368 individuos) fueron constantes en todos los periodos climáticos muestreados. De estas, ocho especies no son consideradas en el análisis pues no fueron abundantes en todos los periodos hidrológicos. De las catorce especies restantes, solo de tres no se tuvo información sobre peso de la gónada. Finalmente, las especies fueron agrupadas en gremios tróficos de acuerdo con lo reportado en diferentes análisis de sus hábitos alimentarios (tabla 1).

La temporalidad en la oferta de alimento (fitoplancton, macroinvertebrados, peces, zooplancton) y hábitat (abundancia de macrófitos) fue obtenida de investigaciones realizadas en la ciénaga de Ayapel durante este mismo ciclo anual (Gallo 2007, Hernández 2007, Poveda 2007, Ríos 2006) (figura 3). Los peces considerados como oferta de alimento para los carnívoros son todos aquellos individuos con longitud total por debajo de 100 mm, talla que representa hasta el 50% de la longitud de la especie de este gremio que alcanzó el mayor porte (*Pimelodus "clarias" magdalena*, longitud total máxima = 256 mm).

La información sobre el volumen de agua almacenado por la ciénaga de Ayapel fue obtenido de CVS (2007) y el desarrollo de las aglomeraciones de macrófitos en cada periodo hidrológico fue expresado cualitativamente como "área cubierta del espejo de agua" así: 30% (cobertura media en aguas altas), 40% (cobertura máxima en aguas muy altas), 35% (cobertura alta en

Tabla 1. Especies que conformaron los principales gremios tróficos de la asociación de especies de peces en la ciénaga de Ayapel (Córdoba), Colombia, entre los años 2004-2005 durante los seis periodos hidrológicos [1: Maldonado et al. 2005; 2: Aguirre (2005); 3: Moreno (2006)]

Especie	Gremio trófico	Referencia
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	Detritívoro	2
<i>Prochilodus magdalenae</i>	Detritívoro	1
<i>Leporinus muyscorum</i>	Omnívoro	2
<i>Pimelodus "clarias" magdalena</i>	Omnívoro	3
<i>Centrochir crocodilii</i>	Carnívoro	2
<i>Caquetaia kraussii</i>	Carnívoro	2
<i>Trachelyopterus insignis</i>	Carnívoro	2
<i>Astyanax caucanus</i>	Carnívoro-insectívoro	2
<i>Astyanax magdalenae</i>	Carnívoro-insectívoro	2
<i>Astyanax fasciatus</i>	Carnívoro-insectívoro	2
<i>Roeboides dayi</i>	Carnívoro-insectívoro	1, 2
<i>Eigenmannia virescens</i>	Carnívoro-insectívoro	2
<i>Gilbertolus alatus</i>	Carnívoro-zooplantófago	2
<i>Triportheus magdalenae</i>	Carnívoro-zooplantófago	3

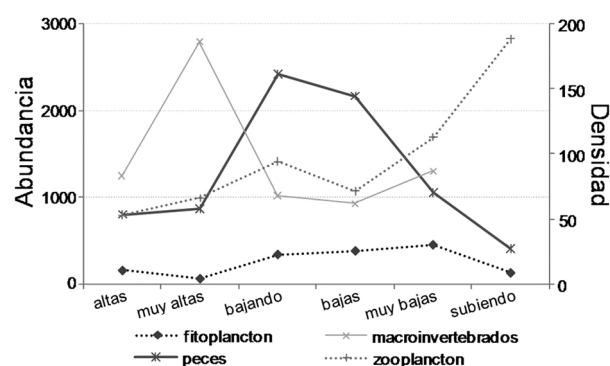


Figura 3. Cambio en la oferta de alimento (fitoplancton, macroinvertebrados, peces y zooplancton) para los peces en diferentes periodos hidrológicos en la ciénaga de Ayapel (Córdoba), Colombia. A: zooplancton [tomado de Gallo (2007)]; B: fitoplancton (tomado de Hernández (2007)); C: macroinvertebrados [tomado de Poveda (2007)]; D: Peces [tomado de Ríos (2006)]

aguas bajando), 20% (reducción en la cobertura en aguas bajas) y 5% (mínima cobertura en aguas muy bajas y subiendo).

Análisis de datos. La información de cada especie fue analizada de acuerdo con el periodo hidrológico e independientemente del sitio de captura. El factor de bienestar (k) individual fue calculado con base en la relación $k = Pt/Le^b$ (Ricker 1975). Para eliminar el efecto del peso de la gónada sobre el peso total del individuo, a este último le fue sustraído el valor del primero. El coeficiente de alometría b fue obtenido de la relación potencial entre la talla (Lst) y el peso (Pt) siendo, $Pt = a.Lst^b$. La relación gonadosomática (RGS) corregida (Vazzoler 1996) fue estimada

de acuerdo con la relación: $RGS = \text{peso gónada (Pg)} / \text{peso total del pez (Pt)} - \text{Peso gónada (Pg)}$ ($RGS = Pg/Pt - Pg$). Para detectar si hubo diferencias en el bienestar y en RG entre los periodos hidrológicos, se utilizó la prueba de la mediana de los rangos de Kruskal-Wallis.

La relación entre el bienestar k , la RG y la oferta de alimento y hábitat (expresado como volumen de agua y cobertura de macrófitas) fue explorada mediante análisis de correlación y se utilizó el índice de asociación basado en rangos de Spearman. El nivel de significancia fue definido en $\alpha = 0,05$ y para las diferentes pruebas fue utilizado el paquete STATISTICA 6.0.

RESULTADOS

Todas las especies, salvo *Eigenmannia virescens*, presentaron coeficientes de alometría b entre 1,8 y 2,89. La relación talla-peso se presenta en la tabla 2.

Tabla 2. Relación talla-peso de las especies capturadas en la ciénaga de Ayapel (Córdoba), Colombia, durante los años 2004-2005

Especie	Relación talla-peso
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	Peso = 0,0004 (Lst) ^{2,89}
<i>Prochilodus magdalenae</i>	Peso = 0,0001 (Lst) ^{2,67}
<i>Leporinus muyscorum</i>	Peso = 0,00005 (Lst) ^{2,89}
<i>Pimelodus clarias</i> (Magdalena)	Peso = 0,0052 (Lst) ^{1,79}
<i>Centrochir crocodilii</i>	Peso = 0,0002 (Lst) ^{2,51}
<i>Caquetaia kraussii</i>	Peso = 0,0005 (Lst) ^{2,79}
<i>Trachelyopterus insignis</i>	Peso = 0,0011 (Lst) ^{2,13}
<i>Astyanax caucanus</i>	Peso = 0,0004 (Lst) ^{2,25}
<i>Astyanax fasciatus</i>	Peso = 0,0004 (Lst) ^{2,39}
<i>Astyanax magdalenae</i>	Peso = 0,0001 (Lst) ^{2,89}
<i>Roeboides dayi</i>	Peso = 0,0001 (Lst) ^{2,38}
<i>Eigenmannia virescens</i>	Peso = 0,0801 (Lst) ^{0,91}
<i>Gilbertolus alatus</i>	Peso = 0,0003 (Lst) ^{2,29}
<i>Triportheus magdalenae</i>	Peso = 0,0002 (Lst) ^{2,39}

Excepto *Leporinus muyscorum*, todas las especies presentaron diferencias significativas ($p < 0,05$) en su bienestar k entre los periodos hidrológicos (tabla 3). Se observó la agrupación de especies de acuerdo con los mayores valores medios del bienestar en ciertos periodos hidrológicos:

a) aguas altas y muy altas: *Astyanax fasciatus*, *Pimelodus "clarias" magdalena*, *Roeboides dayi*, *Trachelyopterus insignis* y *Triportheus magdalenae*;

b) aguas bajando: *Cyphocharax magdalenae*, *Gilbertolus alatus* y *Leporinus muyscorum*;

c) estiaje (nivel de agua bajo y muy bajo): *Astyanax magdalenae*, *Centrochir crocodilii* y *Prochilodus magdalenae*, y

d) aguas subiendo: *Astyanax caucanus*, *Caquetaia kraussi* y *Eigenmannia virescens*.

La relación gonadosomática fue diferente ($p < 0,05$) entre periodos hidrológicos para la mayoría de especies, siendo *P. "clarias" magdalena*, y *L. muyscorum* la excepción. Los mayores valores medios de RGS se observaron en los periodos de transición (aguas bajando y aguas muy bajas-aguas subiendo). Salvo *C. kraussi*, los máximos valores medios de RGS de todas las otras especies se observaron en la transición de aguas muy bajas a aguas subiendo (tabla 3).

La mayor relación del bienestar k de las especies de detritívoros (*C. magdalenae* y *P. magdalenae*) se observó con la cobertura de macrófitos y la abundancia de macroinvertebrados (tabla 4). El bienestar k de *P. "clarias" magdalena*, y *L. muyscorum*, especies del gremio de los omnívoros, tuvo una asociación importante con el volumen de agua almacenado y la cobertura de los macrófitos, respectivamente. Las tres especies que conforman el gremio de los carnívoros generalistas, presentaron los mayores valores de

Tabla 3. Valores del factor de bienestar *k* y de la relación gonadosomática (**RGS**) de algunas especies de peces en diferentes momentos del nivel del agua en la ciénaga de Ayapel (Córdoba), Colombia, entre los años 2004 y 2005 (**D. S.**: desviación estándar; **M**: media)

Especie	<i>p</i>	Septiembre de 2004			Noviembre de 2004			Febrero de 2005			Marzo de 2005			Abril de 2005			Junio de 2005		
		Alto			Muy alto			Bajando			Bajo			Muy bajo			Subiendo		
		<i>M</i>	<i>D. S.</i>		<i>M</i>	<i>D. S.</i>		<i>M</i>	<i>D. S.</i>		<i>M</i>	<i>D. S.</i>		<i>M</i>	<i>D. S.</i>		<i>M</i>	<i>D. S.</i>	
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	<i>k</i>	0,0160	0,0415	0,0430	0,0573	0,0782		0,0581	0,0775	0,0518	0,0573	0,0510	0,0460	0,0377	0,0141				
	<i>RGS</i>	0,0010	0,0167	0,0372	0,0036	0,0087		0,0175	0,0432	0,0110	0,0175	0,0579	0,0562	0,0453	0,0449				
<i>Prochilodus magdalenae</i>	<i>k</i>	0,0150	0,0001	0,0000	0,0001	0,0000		0,0001	0,0001	0,0001	0,0000	0,0001	0,0000	0,0001	0,0000				
	<i>RGS</i>	0,0290	0,1705	0,1078	0,1279	0,1491		0,1389	0,1386	0,1181	0,1124	0,3329	0,0763	1,0105	1,0142				
<i>Leporinus muyscorum</i>	<i>k</i>	0,2180	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000		0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000				
	<i>RGS</i>	0,0750	0,2274	0,3712	0,1317	0,1831		0,3299	0,2932	0,3785	0,2701	0,7790	0,7107	0,4803	0,4462				
<i>Pinelodus "clarias" magdalena</i>	<i>k</i>	0,0070	0,0056	0,0021	0,0060	0,0005		0,0046	0,0013	0,0049	0,0013	0,0048	0,0007	0,0055	0,0011				
	<i>RGS</i>	0,2450	1,1111	2,3491	1,1970	2,3974		1,3218	2,3987	0,4898	0,3555	0,5347	0,1532	0,8842	0,3794				
<i>Centrochir crocodili</i>	<i>k</i>	0,0010	0,0002	0,0001	0,0002	0,0001		0,0002	0,0001	0,0002	0,0000	0,0002	0,0000	0,0002	0,0000				
	<i>RGS</i>	0,0010	1,3992	3,3739	0,6505	0,6534		2,2128	3,6149	0,6017	0,6420	0,8177	0,9131	6,6932	4,6711				
<i>Caquetaia kraussii</i>	<i>k</i>	0,0010	0,0001	0,0000	0,0001	0,0000		0,0001	0,0000	0,0001	0,0000	0,0001	0,0000	0,0001	0,0001				
	<i>RGS</i>	0,0240	0,1609	0,2191	0,1472	0,1195		1,0052	1,5365	0,4783	0,5868	0,7997	0,5879	0,2566	0,0993				
<i>Trachelyopterus insignis</i>	<i>k</i>	0,0020	0,0044	0,0217	0,0010	0,0003		0,0011	0,0003	0,0010	0,0002	0,0011	0,0003	0,0011	0,0003				
	<i>RGS</i>	0,0010	2,9602	4,5930	0,7018	1,8366		0,4861	0,7779	0,5007	0,5815	3,0978	1,9327	5,0539	3,0001				

Tabla 3. Valores del factor de bienestar *k* y de la relación gonadosomática (**RGS**) de algunas especies de peces en diferentes momentos del nivel del agua en la ciénaga de Ayapel (Córdoba), Colombia, entre los años 2004 y 2005 (**D. S.:** desviación estándar; **M:** media)(Continuación *tabla 3*)

Especie	<i>p</i>	Septiembre de 2004		Noviembre de 2004		Febrero de 2005		Marzo de 2005		Abril de 2005		Junio de 2005	
		Alto		Muy alto		Bajando		Bajo		Muy bajo		Subiendo	
		M	D. S.	M	D. S.	M	D. S.	M	D. S.	M	D. S.	M	D. S.
<i>Asryanax</i>	<i>k</i>	0,0010	0,0007	0,0006	0,0001	0,0006	0,0004	0,0005	0,0001	0,0005	0,0001	0,0014	0,0035
<i>caucanus</i>	<i>RGS</i>	0,0010	0,2166	0,1140	0,1330	0,2929	0,2462	0,3720	0,6834	2,9540	4,6132	1,0796	2,0019
<i>Asryanax</i>	<i>k</i>	0,0010	0,0004	0,0003	0,0000	0,0003	0,0001	0,0003	0,0000	0,0003	0,0000	0,0003	0,0000
<i>fasciatus</i>	<i>RGS</i>	0,0010	0,3799	0,1677	0,3015	0,3095	0,2615	0,4406	0,2378	7,3771	3,7410		
<i>Asryanax</i>	<i>k</i>	0,0010	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
<i>magdalenae</i>													
<i>Roebooides dayi</i>	<i>k</i>	0,0020	0,0003	0,0002	0,0000	0,0002	0,0000	0,0002	0,0000	0,0002	0,0000	0,0002	0,0000
<i>Eigenmannia</i>	<i>k</i>	0,0010	0,2225	0,0695	0,0945	0,0715	0,0683	0,0625	0,0546	0,0853	0,0652	0,4063	0,6686
<i>virescens</i>													
<i>Triporthus</i>	<i>k</i>	0,0420	0,0003	0,0002	0,0000	0,0002	0,0001	0,0002	0,0000	0,0002	0,0001	0,0002	0,0001
<i>magdalenae</i>	<i>RGS</i>	0,0010	0,3567	0,1245	0,1165	0,5099	1,0008	0,4878	0,9421	0,9761	1,9762	1,2960	2,3218
<i>Gilbertolus</i>	<i>k</i>	0,0010	0,0002	0,0003	0,0000	0,0003	0,0001	0,0003	0,0001	0,0003	0,0000	0,0002	0,0001
<i>alatus</i>	<i>RGS</i>	0,0010	0,6107	0,1200	0,1305	0,1372	0,1549	0,1745	0,2359	2,8368	3,9811	0,6138	0,4892

Tabla 4. Valores de los coeficientes de asociación de Spearman entre el volumen de la ciénaga y la oferta de alimento y, el bienestar k y la relación gonadosomática (**RGS**) de algunas especies de peces y la oferta de alimento durante diferentes periodos hidrológicos en la ciénaga de Ayapel (Córdoba), Colombia [**Fito.**: densidad de fitoplancton (ind. ml⁻¹); **MacroF.**: cobertura de macrófitos; **MacroI.**: abundancia relativa de macroinvertebrados; **Pec.**: oferta relativa de peces; **Vol.**: volumen; **Zoo.**: densidad de zooplancton (ind. ml⁻¹); la variación en la tonalidad del gris, corresponde a la agrupación por gremio trófico]

		k	Vol.	MacroF.	Pec.	MacroI.	Zoo.	Fito.
Taxones/Volumen			1	0,51	0,39	0,56	-0,66	-0,39
<i>Cyphocharax</i>	k	1,00	0,03	0,77	0,63	0,40	-0,90	0,21
	RGS	-0,62	-0,40	-0,86	-0,47	-0,28	0,72	0,35
<i>Prochilodus</i>	k	1,00	0,15	0,09	-0,28	0,32	0,16	0,00
	RGS	0,05	0,13	-0,63	-0,70	-0,19	0,98	-0,35
<i>Leporinus</i>	k	1	0,24	0,90	0,57	0,86	-0,45	-0,20
	RGS	-0,71	-0,67	-0,87	-0,19	-0,33	0,46	0,66
<i>Pimelodus</i>	k	1	0,94	0,24	-0,74	-0,39	0,08	-0,91
	RGS	0,27	0,58	0,79	0,07	0,77	-0,09	-0,56
<i>Centrochir</i>	k	1	0,12	-0,69	-0,86	-0,56	0,63	-0,11
	RGS	0,37	0,15	-0,39	-0,48	0,14	0,93	-0,42
<i>Caquetaia</i>	k	1	0,29	-0,44	-0,58	-0,53	0,58	-0,51
	RGS	-0,78	-0,75	-0,03	0,66	0,58	-0,13	0,80
<i>Trachelyopterus</i>	k	1	0,09	-0,42	-0,60	0,16	0,85	-0,19
	RGS	0,82	0,01	-0,78	-0,76	-0,34	0,94	-0,17
<i>Astyanax fasciatus</i>	k	1	0,91	0,41	-0,74	-0,46	-0,63	-0,87
	RGS	-0,23	-0,43	-0,83	-0,47	-0,44	0,83	0,58
<i>Astyanax caucanus</i>	k	1,00	0,36	-0,35	-0,65	-0,07	0,87	-0,61
	RGS	-0,06	-0,45	-0,77	-0,37	-0,43	0,37	0,52
<i>Astyanax magdalenae</i>	k	1,00	0,15	0,70	0,57	0,04	-0,93	-0,01
<i>Roeboides</i>	k	1,00	-0,61	-0,70	-0,13	-0,32	0,21	0,70
<i>Eigenmannia</i>	k	1,00	0,21	-0,51	-0,65	-0,12	0,94	-0,46
<i>Gilbertolus</i>	k	1	-0,41	0,49	0,88	0,33	-0,87	0,58
	RGS	-0,12	-0,42	-0,68	-0,32	-0,43	0,24	0,54
<i>Triportheus</i>	k	1	0,15	0,83	0,71	0,55	-0,64	-0,14
	RGS	-0,78	-0,35	-0,87	-0,46	-0,20	0,92	0,16

asociación de su bienestar k con la densidad de zooplancton. El bienestar de las especies del gremio de los carnívoros-insectívoros presentaron asociaciones importantes con todas las posibles fuentes de alimento (excepto peces) y, esta relación fue particular a cada taxón. Curiosamente, el bienestar de las especies que conforman el gremio de los carnívoros-zooplanctófagos, estuvo asociado con la cobertura de macrófitos y con la abundancia de peces.

En seis del total de especies (*A. fasciatus*, *C. magdalenae*, *C. crocodrilii*, *P. magdalenae* y *T. insignis*), se observaron coeficientes de correlación positivos altos ($R > 70$), mas no significativos, entre los valores medios de **RGS** y la densidad de zooplancton (tabla 4). Por su parte, la asociación del valor medio de **RGS** y la densidad de fitoplancton fue observada en *A. caucanus*, *C. kraussi*, *G. alautus* y *L. magdalenae*.

DISCUSIÓN

Los lagos presentes en los planos de inundación son reconocidos como sistemas altamente productivos y de importancia vital para las comunidades hidrobiológicas (Junk et al. 1989). En Colombia, las ciénagas hacen parte de este grupo de ambientes y su dinámica hidrológica depende prioritariamente de los aportes que el río hace durante su temporada de crecientes. Las variaciones estacionales de volumen de agua al interior del sistema están asociadas a la precipitación, a los flujos de aguas superficiales, subsuperficiales y subterráneos y a la evapotranspiración (Hernández 2007). Estos definen la oferta de alimento para los peces (figura 2), lo que se refleja en la dinámica de este grupo en la ciénaga de Ayapel.

La respuesta en el bienestar y reproducción de los gremios tróficos conformados por las diferentes especies de peces analizadas responden a estos cambios en la oferta de alimento (figura 4). El

bienestar de los omnívoros (incluyendo los que presentan preferencias a los insectos) se observó durante los periodos de aguas altas, momento de mayor oferta de macrófitas y de mayor volumen de agua almacenado. En este periodo, la oferta de presas para peces omnívoros aumenta, pues el crecimiento de “tapetes” de macrófitos es evidente y además de ofrecer semillas —debido a su reproducción—, el perifiton que crece en su sistema radicular favorece la presencia de insectos acuáticos. Poveda (2007) detectó mayores abundancias de macroinvertebrados durante este periodo hidrológico, la expansión de los prados de macrófitos y su deriva por la ciénaga debido a que son arrancados por la acción del viento, puede ser un factor clave en la disponibilidad de presas para los carnívoros generalistas que encuentran en sus raíces una rica oferta de alimento. La mayor oferta de alimento contenido en el *biofilm* radicular de estas macrófitas podría explicar la importancia de este periodo en el bienestar del gremio de detritívoros. El mayor bienestar de los carnívoros se observó durante la transición de las aguas muy altas hacia las bajas y de las muy bajas a las altas, en la que la oferta de zooplancton fue la mayor del ciclo hidrológico anual (Hernández 2007).

Todos los gremios sin excepción comienzan su reproducción hacia el final de las aguas muy bajas y durante el llenado. Y es durante este periodo que ingresa a la ciénaga el ictioplankton proveniente de los desoves de las especies migratorias en el río San Jorge (Aguirre 2005). El vaciado de la ciénaga provoca dos grandes cambios en el sistema: la reducción en el volumen de agua que almacena la ciénaga y la descomposición de las macrófitas. Esto favorece la concentración de las sustancias liberadas por la descomposición orgánica y el incremento en la densidad del plancton (fito y zoo) (Gallo et al. 2009, Hernández 2007, Poveda 2007) grupo que, finalmente, se constituye en el principal recurso alimenticio para las larvas de peces que resultan de la reproducción previa.

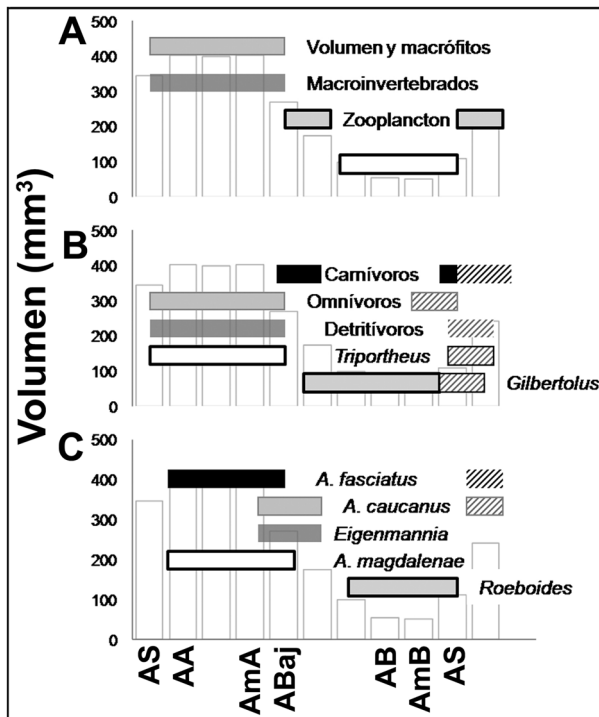


Figura 4. Cambio en la oferta de alimento y en la condición (mayor bienestar y reproducción) de los peces según su gremio trófico durante diferentes periodos hidrológicos en la ciénaga de Ayapel (Córdoba), Colombia, durante los años 2004-2005. **A:** oferta de alimento; **B:** bienestar (fondo entero) y reproducción (fondo con trazo) de todos los gremios, excepto los omnívoros-insectívoros, **C:** bienestar (fondo entero) y reproducción (fondo con trazo) de los omnívoros-insectívoros (AS: aguas subiendo; AA: aguas altas; AmA: aguas muy altas; ABaj: aguas bajando; AB: aguas bajas; AmB: aguas muy bajas)

El estiaje (aguas bajas y muy bajas) se caracteriza por la concentración de la biota en la masa de agua que permanece en la ciénaga de Ayapel. En este momento, hay abundancia de peces, especialmente de aquellos de menor tamaño (Ríos-Pulgarín et al. 2008) y de fitoplancton. A pesar de que la presencia de macrófitos se ha reducido fuertemente, es posible que los invertebrados provengan del fondo debido a la resuspensión de elementos del bentos, resultado de la acción del viento sobre la columna de agua. Esta oferta de alimento favorece el bienestar de peces planctófagos. Es posible que los ictiófagos se vean también beneficiados sin embargo, entre las especies

analizadas solo el bienestar de *G. alautus* presentó alguna asociación con este ítem; a pesar de que esta especie es considerada como miembro del gremio de los carnívoros-zooplanctófagos.

El proceso de llenado de la ciénaga como resultado del desborde del río San Jorge ocurre con rapidez; en algunos de estos sistemas la inundación ocurre a una tasa tan alta que el volumen del agua se incrementa hasta en 300% en una o dos semanas (Hernández 2007). En este periodo hidrológico, el agua de la ciénaga reduce su transparencia debido a la dilución de los sólidos disueltos que provienen de la descomposición de las macrófitas en el periodo de estiaje previo y al ingreso del agua del río San Jorge. Este periodo hidrológico es tal vez el más importante en la dinámica biológica del sistema. Los peces han reducido su bienestar pero avanzan en su periodo reproductivo, comienza a ingresar el ictioplancton proveniente de los desoves de especies migratorias en el río San Jorge (Aguirre 2005) y se da un rápido crecimiento del zooplancton resultado de la oferta previa de su presa, el fitoplancton. Este escenario, sumado al crecimiento de las macrófitas, es el más apropiado para la sobrevivencia de la nueva cohorte de individuos de cada una de las especies de peces pues encuentran alimento de diferentes tamaños (fitoplancton y zooplancton) así como también protección bajo los prados flotantes y los litorales.

La ciénaga de Ayapel ofrece múltiples recursos alimentarios para los peces en los diferentes periodos de desarrollo ontogénico. Sus larvas aprovechan el plancton, los juveniles utilizan los insectos y los adultos acceden a los múltiples recursos del sistema: hongos, bacterias, algas y protozoos asociados en el *biofilm* del fondo, semillas de plantas, fitoplancton, zooplancton, insectos y otros peces. Ríos-Pulgarín et al. (2008) afirman que en términos de abundancia, número de especies y biomasa, los peces omnívoros son los más importantes dentro de la comunidad. La omnivoría es la estrategia de alimentación más favorable en ambientes pulsátiles acuáticos y

particularmente los tropicales (Araujo-Lima et al. 1995). Este gremio es muy plástico en sus preferencias y la utilización de algunos de sus alimentos depende de la oferta en el medio y su crecimiento se ve favorecido por la oferta de alimento y hábitat durante los periodos de aguas altas en ambientes tropicales (Bayley 1998).

Aunque los detritívoros no son importantes en número de especies ni en número de individuos, sí lo son en términos de biomasa (Ríos-Pulgarín et al. 2008). Las especies del género *Prochilodus* son muy importantes en la pesquería dulceacuícola artesanal suramericana y su papel en el ciclo de nutrientes y energía en el sistema es fundamental dado que la principal ruta para el flujo de energía y ciclo de nutrientes en los ecosistemas inundables tropicales se da vía detritos, el cual proviene principalmente de la descomposición de las macrófitas (Araujo-Lima 1986, Bowen 1983, Lewis et al. 2001), cuyo mayor crecimiento se ha detectado en otros ambientes lénticos dulceacuícolas durante los periodos de máximos niveles de agua (Neiff et al. 2008).

Entonces, ¿es real la importancia de las ciénagas para los peces, o por el contrario, un mito de pescador? Las evidencias encontradas durante este tiempo de observación nos permiten confirmar la versión popular de que las ciénagas realmente son vitales para los peces y para la oferta pesquera de la cuenca del río Magdalena pues aparte de que conforman la red trófica que soporta los grandes depredadores del sistema (e. g., aves migratorias, mamíferos acuáticos e incluso al hombre), también son las zonas de crianza de la prole de las especies migratorias que son la base de la pesca artesanal.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Grupo de Ictiología (GIUA) y al Grupo de Gestión y Modelación Ambiental (GAIA) de la Universidad de Antioquia por su apoyo logístico y económico

durante las jornadas de campo. Igualmente a Esnedy Hernández, Adriana Poveda y María Isabel Ríos por permitirnos utilizar la información de sus trabajos de grado. Este trabajo se enmarca dentro del proyecto “Análisis de la Relación Río-Ciénaga y su Efecto Sobre la Producción Pesquera en el Sistema”, financiado por Colciencias.

REFERENCIAS

- Aguirre NJ. 2005. Análisis de la relación río-ciénaga y su efecto sobre la producción pesquera en el sistema cenagoso de Ayapel, Colombia. Informe final del proyecto Colciencias. Medellín (Colombia): Grupo de Investigación en Gestión y Modelación Ambiental GAIA, Facultad de Ingeniería. Universidad de Antioquia.
- Araujo-Lima CARM, Forsberg BR, Victorio R, Martinelli L. 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science*, 234: 1256-1258.
- Araujo-Lima CARM, Agostinho A, Fabrè N. 1995. Trophic aspects of fish communities in Brazilian rivers and reservoirs. En: Tundisi JG, Bicudo CEM, Matsumura Tundisi T, editores. *Limnology in Brazil*. Rio Janeiro (Brasil): Brazilian Academy of Sciences. p. 105-135.
- Bayley P. 1998. Factors affecting growth rates of young tropical floodplain fishes: seasonality and density-dependence. *Environmental Biology of Fishes*, 21 (2): 127-142.
- Bowen SH. 1983. Detritivory in neotropical fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, 9: 137-144.
- CVS (Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y del San Jorge). 2007. Plan de manejo ambiental del complejo de humedales de Ayapel. Informe técnico. Medellín (Colombia): Grupo de Gestión y Modelación Ambiental-Universidad de Antioquia.
- Gallo L. 2007. Agremiación zooplanctónica (Rotifera y Microcrustácea) y su relación con los cambios en el nivel del agua en la ciénaga de Ayapel (Córdoba, Colombia) [Tesis de maestría en Biología]. [Medellín (Colombia)]: Universidad de Antioquia.
- Gallo L, Aguirre N, Palacio J, Ramírez J. 2009. Zooplankton (Rotifera y Microcrustacea) y su relación con los cambios del nivel del agua en la ciénaga de Ayapel, Córdoba, Colombia. *Caldasia*, 31 (2): 339-353.
- Hernández E. 2007. Assemblage of phytoplankton and the hydrological pulse in the floodplain of Ayapel (Córdoba, Colombia) [Tesis de maestría en Ciencias Ambientales]. [Medellín (Colombia)]: Universidad de Antioquia.
- Jiménez-Segura LF. 2007. Ictioplancton y reproducción de los peces en la cuenca media del río Magdalena a la altura de Puerto Berrio [Tesis de doctorado en Biología]. [Medellín (Colombia)]: Universidad de Antioquia.

- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences, 106: 110-127.
- Junk WJ. 1980. Investigaciones limnológicas e ictiológicas en Curua-Una la primera represa hidroeléctrica de la Amazonia Central. Acta Amazónica, 11: 689-716.
- Lewis WM, Hamilton SK, Rodríguez MA, Saunders JF, Lasi MA. 2001. Food web analysis of the Orinoco floodplain based on production estimates and stable isotope data. Journal of North American Benthological Society, 20 (2): 241-254.
- Lowe-McConnell RH. 1987. Ecological studies in Tropical fish communities. Cambridge (Reino Unido): Cambridge University Press. p. 400.
- Lucas M, Baras E. 2001. Migration of freshwater fishes. Oxford (Reino Unido): Wiley-Blackwell. p. 352.
- Maldonado-Ocampo J, Ortega-Lara A, Usma-Oviedo S, Galvis-Vergara G, Villa-Navarro F, Vásquez-Gamboa L, Prada-Pedrerros S, Ardila-Rodríguez C. 2005. Peces de los Andes de Colombia. 2.^a edición. Bogotá (Colombia): Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. p. 346.
- Moreno G. 2006. Ecología básica de *Triporthus magdalenae* y *Pimelodus clarias* en la ciénaga de Ayapel (cuenca media del río San Jorge), durante el ciclo hidrológico 2004-2005 [Tesis de pregrado]. [Medellín (Colombia)]. Instituto de Biología. Universidad de Antioquia.
- Nieff JJ, Casco SL, Poi de Nieff A. 2008. Response of *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) to water level fluctuations in two lakes with different connectivity in the Paraná River floodplain. Revista de Biología Tropical, 56 (2): 613-623.
- Petrere M. 1985. Migraciones de peces de agua dulce en América Latina: algunos comentarios. Colombia: FAO, COPESCAL. Documento Ocasional 1. p. 17.
- Poveda L. 2007. Comunidad de macroinvertebrados en la ciénaga de Ayapel [Tesis de pregrado]. [Medellín (Colombia)]. Instituto de Biología. Universidad de Antioquia.
- Restrepo CA. 2005. Aproximación a la dinámica del transporte del nitrógeno y el fósforo en la ciénaga de Ayapel [Tesis maestría en Recursos hidráulicos]. [Medellín (Colombia)]: Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín.
- Ricker WE. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish population. Bulletin of Fisheries Research Canadian Board, 191: 382.
- Ríos M. 2006. Variación espacio-temporal en la asociación de peces en el complejo cenagoso de Ayapel (Córdoba, Colombia) durante el ciclo hidrológico 2004-2005 [Tesis de maestría]. [Medellín (Colombia)]: Universidad de Antioquia.
- Ríos-Pulgarín M, Jiménez-Segura LF, Palacios JA, Ramírez-Restrepo JJ. 2008. Variación espacio-temporal en la asociación de peces en el sistema cenagoso de Ayapel, Córdoba (Colombia) durante el ciclo hidrológico 2004-2005. Actualidades Biológicas, 30 (88): 29-53.
- Valderrama M, Zárate M. 1989. Some ecological aspects and present state of the fishery of the Magdalena river basin, Colombia, South America. En: Dodge DP, editor. Proceedings of the International Large River Symposium. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 106: 409-421.
- Vazzoler AE. 1996. Biología da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Maringá (Brasil): Editora DAUFSC. p. 169.
- Welcomme RL. 1985. *River fisheries*. Rome, Italy: FAO Fisheries Technical Paper N.º 262.
- Winemiller KO, Jepsen DB. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. Journal of Fish Biology, 53 (Supplement A): 267-296.
- Winemiller KO, Tarim S, Shormann D, Cotner JB. 2000. Spatial variation in fish assemblages of Brazos River oxbow lakes. Transactions of the American Fisheries Society, 129: 451-468.
- Wootton RJ. 1999. Ecology of teleost fishes. 2.^a edición. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers. p. 392.