

Artículo original

## Estructura y diversidad de las comunidades ícticas a lo largo de un gradiente longitudinal en ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta

### Structure and diversity of fish communities along a longitudinal gradient in coastal rivers of the Sierra Nevada de Santa Marta

✉ Juan Sebastián Ospina\*, ✉ Edwin Orlando López-Delgado,  
✉ Francisco Antonio Villa-Navarro

Grupo de Investigación en Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia

#### Resumen

En el campo de la ecología de las comunidades ícticas uno de los principales desafíos ha sido entender los cambios longitudinales de la estructura y diversidad de los ensamblajes en ecosistemas loticos, y saber si estos están influenciados por factores abióticos y bióticos. En ese contexto, nos propusimos determinar la estructura y la diversidad de los ensamblajes ícticos en un gradiente longitudinal y su relación con algunas características del hábitat y las coberturas en ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM). Se analizaron 13 estaciones distribuidas en siete ríos costeros de la SNSM; los peces se recolectaron con un equipo de electropesca en un transecto longitudinal de 100 m de largo, realizando bloqueos con una red de arrastre (5 m x 1,5 m). La estructura y composición se analizó mediante el escalamiento multidimensional no métrico (EMNM) usando el índice de Jaccard y modelos de distribución-abundancia. Para determinar la diversidad se utilizaron los números de Hill (1973) y un análisis de redundancia (AR) para evaluar la relación de las variables ambientales con los ensamblajes. El EMNM y los números de Hill evidenciaron que los ensamblajes estaban estructurados según la distancia hasta la desembocadura en cuatro grupos, tres de ellos ajustados al modelo de Zipf y uno al de preferencia de nicho. El AR evidenció que el patrón longitudinal observado se explicaba por el tipo de sustrato y la cobertura vegetal. Los resultados indicaron que los ensamblajes ícticos parecen obedecer a un gradiente longitudinal, lo que tendría implicaciones importantes para la conservación.

**Palabras claves:** Ríos costeros; Ensamblajes; Diversidad; Ecología de comunidades.

#### Abstract

In the ecology of fish communities, one of the main challenges has been to understand the longitudinal changes in the structure and diversity of assemblages in lotic ecosystems and to establish if these can be influenced by both abiotic and biotic factors. In this context, we proposed to determine the structure and diversity of fish assemblages in a longitudinal gradient and their relationship with some characteristics of the habitat and plant cover in coastal rivers of Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM). We analyzed 13 stations distributed along seven coastal rivers of the SNSM. Fish were collected using electrofishing equipment on a 100 m-long longitudinal transect and blockages with a trawl net (5m x 1.5m). The structure and the composition were assessed by non-metric multidimensional scaling (NMDS) using the Jaccard index and distribution-abundance models. We used Hill numbers to assess diversity and redundancy analysis (RDA) for the relation between environmental variables and assemblages. NMDS and Hill numbers showed that the assemblages were structured according to the distance to the river mouth in four groups, three of them following the Zipf model and one, the niche preemption. The RDA found that the longitudinal pattern observed was explained by substrate type and plant cover. Hence, the fish assemblages seem to follow a longitudinal gradient, which may have important implications for conservation.

**Keywords:** Coastal rivers; Assemblages; Diversity; Community ecology.

**Citación:** Ospina JS, López-Delgado EO, Villa-Navarro FA. Estructura y diversidad de las comunidades ícticas a lo largo de un gradiente longitudinal en ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 47(184)556-570, junio-septiembre de 2023. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1857>

**Editor:** Silvia Lucía Villabona González

**\*Correspondencia:**  
Juan Sebastián Ospina;  
[jsospinao@ut.edu.co](mailto:jsospinao@ut.edu.co)

**Recibido:** 24 de enero de 2023

**Aceptado:** 24 de julio de 2023

**Publicado en línea:** 22 de agosto de 2023



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

## Introducción

La determinación de los cambios longitudinales en la estructura y diversidad de las comunidades ícticas ha sido uno de los principales enfoques en los estudios de ecología acuática (Petry & Schulz, 2006; Rahel & Hubert, 1991). Se han propuesto diferentes modelos para explicar los mecanismos subyacentes, que pueden variar en los ríos templados y tropicales (Petry & Schulz, 2006). Dichos cambios responderían tanto a la presión de variables ambientales como a las interacciones bióticas (ej., depredación y competencia) (Jackson *et al.*, 2001), pero aún no hay un consenso sobre los factores determinantes en la distribución longitudinal de las especies ícticas (López-Delgado *et al.*, 2020).

Se ha propuesto que en los ríos del Neotrópico la heterogeneidad espacial, los cambios de hábitat, las perturbaciones naturales y antrópicas y las condiciones ambientales (ej., oxígeno disuelto y temperatura) (Jackson *et al.*, 2001; López-Delgado *et al.*, 2020; Poveda-Cuellar *et al.*, 2018) son factores claves para comprender las variaciones en la distribución de las especies y en los patrones de diversidad de los peces (Winemiller *et al.*, 2010). Ello se ha evidenciado en numerosos ríos y quebradas del norte de Suramérica, principalmente los de las cuencas de los ríos Magdalena, Orinoco y Amazonas (López-Delgado *et al.*, 2020; Montoya-Ospina *et al.*, 2018, 2020; Petry *et al.*, 2003).

Sin embargo, en el estudio de las cuencas pericontinentales o costeras del Pacífico y el Caribe del norte de Suramérica, caracterizadas por su diversidad media a baja y comunidades ícticas compuestas de especies diádromas y dulceacuícolas primarias (Blanco-Libreros *et al.*, 2014; Villa-Navarro *et al.*, 2015), aún persisten vacíos en la determinación de su patrón de organización en un gradiente longitudinal y si este responde a factores bióticos o abióticos (Villa-Navarro *et al.*, 2015).

En Centroamérica se han hecho varios estudios en ríos costeros que han demostrado que la estructura y diversidad de las comunidades ícticas parece obedecer a un patrón longitudinal determinado por la capacidad de dispersión y colonización de las especies diádromas (Keith, 2003; Lorion *et al.*, 2011), así como por las características del hábitat y el tipo de cobertura vegetal (Hein *et al.*, 2011; Lorion *et al.*, 2011; Lyons & Schneider, 1990; Winemiller & Leslie, 1992). Sin embargo, se desconoce si la distribución de las especies en los ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM) obedece al mismo patrón longitudinal.

En este contexto, en el presente estudio se plantearon dos hipótesis: i) la estructura de los ensamblajes está determinada, principalmente, por la distancia fluvial hasta la desembocadura y las características del hábitat, y ii) las coberturas vegetales más degradadas ejercen un efecto negativo en la estructura y diversidad de los ensamblajes. Por ello, se propuso determinar la estructura y la diversidad de los ensamblajes ícticos en un gradiente longitudinal, y su relación con algunas características del hábitat y las coberturas en ríos costeros de la SNSM.

Comprender tales patrones y los posibles factores subyacentes en este tipo de ecosistemas es clave para la formulación de estrategias de conservación efectivas, ya que varias especies dependen de estas para completar su ciclo reproductivo y obtener alimento o refugio temporal, así como de la presencia de especies endémicas, las cuales son importantes para el funcionamiento del ecosistema (Blanco-Libreros, 2015a; Blancos-Libreros *et al.*, 2015).

## Materiales y métodos

### Área de estudio

La SNSM se localiza al norte de Colombia, entre los 10° 12'05" y los 11° 20'11" Norte y los 72° 36'16" y 74° 12'49" Oeste (Castaño-Urbe, 1999). Es un macizo montañoso aislado e independiente de la cordillera de Los Andes, con un área aproximada de 21.158 km<sup>2</sup>, que se caracteriza por su forma piramidal con tres zonas hidrográficas principales: la norte tiene 160 km de extensión, en tanto que la occidental y la suroriental se aproximan a los 180 km cada una (Castaño-Urbe, 1999; Vilorio-de la Hoz, 2005).

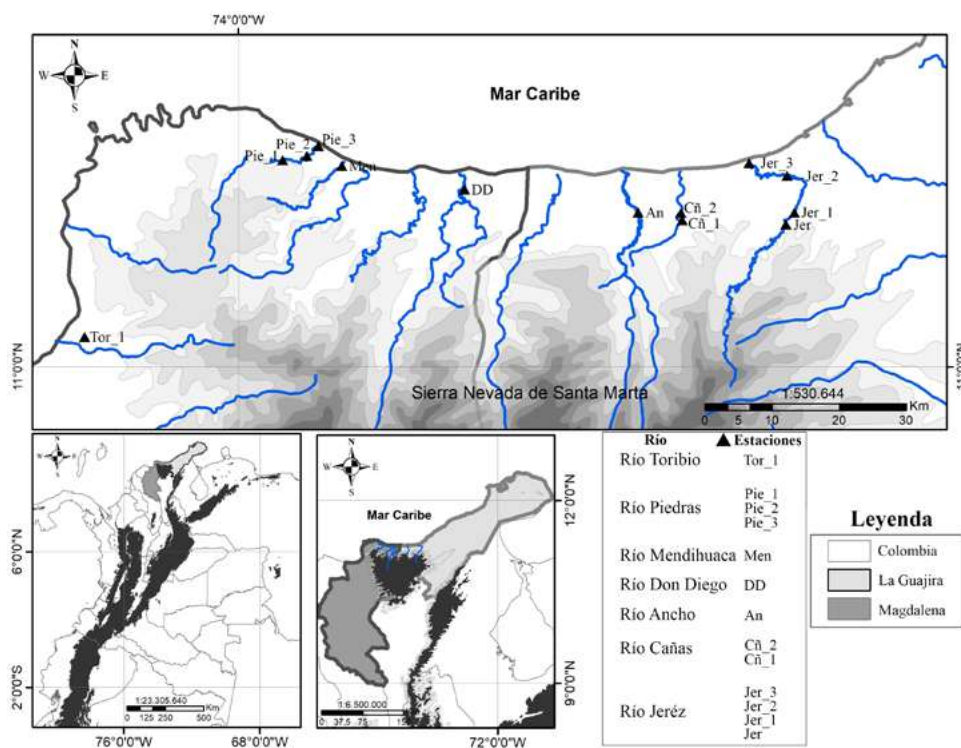
La vertiente norte de la SNSM bordea el mar Caribe desde las tierras planas y áridas del sur de la Guajira hasta la desembocadura del río Manzanares en Santa Marta (Magdalena). Está conformada por 19 ríos principales, con una extensión total de 7.456 km<sup>2</sup> (Barragán *et al.*, 2017; Vilorio-de la Hoz, 2005). Se caracteriza por presentar precipitaciones cercanas a los 3.000 mm al año, lo cual se debe a la exposición directa al mar y los vientos alisios del noreste y la convierte en una zona más húmeda y con mayor caudal medio que las demás (Rúa-García, 2012; Vilorio-de la Hoz, 2005).

En este estudio se analizaron siete ríos costeros de la vertiente norte de la SNSM: Toribio, Piedras y Mendiguaca, que nacen a los 2.300 m s.n.m. sobre la cuchilla de San Lorenzo y tienen un área de 99, 155 y 63 km<sup>2</sup>, respectivamente; el Don Diego, que nace a los 5.000 m s.n.m. y realiza un recorrido casi recto y corto hacia al mar en un área de 542 km<sup>2</sup>, y los ríos Ancho, Cañadas y Jerez, que están ubicados más al oriente, nacen sobre estribaciones bajas de la SNSM (cerros y cuchillas) y tienen un área de 518, 135 y 206 km<sup>2</sup>, respectivamente (Vilorio-de la Hoz, 2005) (Figura 1).

### Muestreo de campo

Los muestreos en los ríos Jerez, Piedras, Cañas, Don Diego y Mendiguaca se hicieron durante el segundo periodo de lluvias (agosto-diciembre) en los años 2011 a 2014 y en el 2019, en tanto que los ríos Ancho y Toribio se muestrearon durante el primer periodo de lluvias (abril-junio) en los años 2005, 2006 y 2015. Se seleccionaron un total de 13 estaciones de muestreo: cuatro en el río Jerez, tres en Piedras, dos en Cañas y cuatro en los ríos Don Diego, Mendiguaca, Ancho y Toribio (Tabla 1). Las estaciones se seleccionaron con base en dos criterios: la distancia con respecto a la desembocadura y la facilidad de acceso a los ríos.

Es importante aclarar que, aunque en la época de lluvias puede dificultarse la detección de las especies, este efecto no se observó en el presente estudio al comparar la completitud del muestreo con el número de individuos (tamaño de la muestra) (Figura 1S, <https://>



**Figura 1.** Estaciones de muestreo en los ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta

**Tabla 1.** Estaciones de muestreo en los ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta

| Estación | Río            | Siglas | Coordenadas  |              |
|----------|----------------|--------|--------------|--------------|
|          |                |        | N            | W            |
| E1       | Río Ancho      | An     | 11°12'26,01" | 73°27'49,99" |
| E2       | Río Cañas      | Cñ_1   | 11°11'49,34" | 73°24'17,91" |
| E3       | Río Cañas      | Cñ_2   | 11°12'24,40" | 73°24'23,70" |
| E4       | Río Don Diego  | DD     | 11°14'18,20" | 73°41'48,90" |
| E5       | Río Jerez      | Jer    | 11°12'26,10" | 73°15'16,00" |
| E6       | Río Jerez      | Jer_1  | 11°11'29,03" | 73°15'57,10" |
| E7       | Río Jerez      | Jer_2  | 11°15'23,38" | 73°15'52,11" |
| E8       | Río Jerez      | Jer_3  | 11°16'24,25" | 73°18'54,78" |
| E9       | Río Mendihuaca | Men    | 11°16'11,22" | 73°51'40,08" |
| E10      | Río Piedras    | Pie_1  | 11°16'39,10" | 73°56'25,98" |
| E11      | Río Piedras    | Pie_2  | 11°16'58,40" | 73°54'29,30" |
| E12      | Río Piedras    | Pie_3  | 11°17'47,68" | 73°53'34,73" |
| E13      | Río Toribio    | Tor_1  | 11° 2'26,00" | 74°12'22,00" |

[raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1857/3398](https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1857/3398)), lo cual podría deberse a que los ríos costeros evaluados presentan una gran variabilidad en las precipitaciones, entre los 4.000 mm y los 1.800 mm (Castaño-Urbe, 1999; Blanco-Libreros, 2015b). Las precipitaciones están sujetas a eventos ciclónicos o no ciclónicos del mar Caribe, de manera que el caudal de estos ríos depende en gran medida del deshielo de los glaciales y la humedad atrapada por ecosistemas de alta montaña, como los páramos y bosques de niebla. Además, estos ecosistemas se asemejan a ríos y quebradas de alta montaña en su magnitud y comportamiento hidrológico (Blanco-Libreros, 2015b), por lo que el caudal de estos ríos en época de lluvias se mantiene en niveles moderados, permitiendo, así, eficiencia en el muestreo.

Los peces se recolectaron empleando un equipo de electropesca en dirección aguas arriba; se evaluaron los distintos hábitats (rápidos y remansos) y los diferentes tipos de sustratos (roca, grava, guijarro, arena, lodo y hojarasca) en un transecto longitudinal de 100 m de largo y ancho variable, con un esfuerzo de una hora de muestreo. Además, se hicieron bloqueos utilizando una red de arrastre (5 m x 1,5 m, con ojo de malla de 0,05 m) en cada una de las estaciones.

Después de la captura, los ejemplares se anestesiaron con eugenol y se fijaron en una solución de formol al 10 % para ser transportados al Laboratorio de Investigación en Zoología (LABINZO) de la Universidad del Tolima, donde se los identificó siguiendo diferentes claves y descripciones taxonómicas (Albornoz-Garzón *et al.*, 2018; Albornoz-Garzón *et al.*, 2020; Carpenter & De Angelis, 2002; Conde-Saldaña *et al.*, 2019; Dahl, 1971; Herrera-Collazos *et al.*, 2020; Londoño-Burbano & Reis, 2019; Maldonado-Ocampo *et al.*, 2005; Provenzano *et al.*, 2017; Robertson *et al.*, 2015) y fueron ingresaron en la sección de ictiología de la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima (CZUT-IC).

En cuanto a las variables ambientales, sólo en diez de las 13 estaciones evaluadas se pudieron tomar todas las variables; las variables se dividieron luego en tres categorías: locales, de cobertura y topográficas (Tabla 2). Se establecieron diez variables locales: temperatura del agua (medida con un termómetro ambiental analógico); índice de calidad de la vegetación ribereña (QBR); ancho del caudal; composición del sustrato determinado mediante una estimación visual de rocas (>256 mm de diámetro), cantos rodados (65-256 mm), guijarros (20-70 mm), grava (2-16 mm), arena (<2 mm), lodo y troncos y hojarasca

**Tabla 2.** Variables ambientales por estación de muestreo de los ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta

|                     | Variables               | Cñ_1  | Cñ_2  | DD    | Jer   | Jer_1 | Jer_2 | Jer_3 | Men   | Pie_2 | Tor_1 |
|---------------------|-------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| <b>Locales</b>      | Temperatura (°C)        | 26,1  | 28    | 24    | 26    | 23,3  | 26,8  | 27,9  | 24    | 27    | 26    |
|                     | Sustrato grueso (%)     | 0,3   | 0,7   | 0,1   | 0,5   | 0,5   | 0,1   | 0     | 0     | 0,3   | 0,1   |
|                     | Sustrato mediano (%)    | 0,6   | 0,3   | 0,55  | 0,5   | 0,3   | 0,5   | 0     | 0,1   | 0,6   | 0,6   |
|                     | Sustrato fino (%)       | 0     | 0     | 0,35  | 0     | 0,1   | 0,3   | 0,9   | 0,9   | 0,1   | 0,2   |
|                     | Tronco-hojarasca (%)    | 0,1   | 0     | 0     | 0     | 0,1   | 0,1   | 0,1   | 0     | 0     | 0,1   |
|                     | Ancho (m)               | 39,02 | 41,99 | 34,59 | 20,26 | 18,46 | 15,8  | 74,32 | 12    | 28,49 | 8,29  |
|                     | Índice QBR              | 40    | 55    | 80    | 50    | 100   | 50    | 60    | 55    | 45    | 20    |
| <b>Coberturas</b>   | Vegetación ribereña (%) | 0,189 | 0,159 | 0,198 | 0,072 | 0,22  | 0,065 | 0,14  | 0,068 | 0,132 | 0,141 |
|                     | Vegetación natural (%)  | 0,296 | 0,279 | 0,412 | 0,346 | 0,508 | 0,117 | 0,543 | 0,288 | 0,594 | 0,336 |
|                     | Mosaico de cultivos (%) | 0,025 | 0     | 0,225 | 0,048 | 0     | 0,581 | 0     | 0,574 | 0     | 0,484 |
|                     | Potrerros (%)           | 0,489 | 0,493 | 0     | 0,533 | 0,272 | 0,219 | 0     | 0     | 0,238 | 0     |
|                     | Urbanización (%)        | 0     | 0,068 | 0,164 | 0     | 0     | 0,018 | 0,316 | 0,069 | 0,035 | 0,038 |
| <b>Topográficas</b> | Distancia fluvial (Km)  | 12,3  | 9,3   | 3,1   | 21,1  | 23,9  | 11,6  | 0     | 0,68  | 2,89  | 4,6   |
|                     | Elevación (m)           | 60    | 28    | 22    | 70    | 120   | 15    | 0     | 0     | 28    | 16    |
|                     | Pendiente (%)           | 2,5   | 3,4   | 3,7   | 2,8   | 4,8   | 0,8   | 0     | 0     | 2,9   | 4,2   |

Leyenda de la figura. Siglas?

expresada porcentualmente (**Lorion et al.**, 2011). Posteriormente, los siete tipos de sustratos se agruparon en cuatro categorías: grueso (rocas y canto rodados), mediano (guijarro y grava), fino (arena y lodo) y troncos-hojarasca, para un total de 7 variables locales.

Para establecer la composición del paisaje, se utilizaron imágenes satelitales proporcionadas por Google Earth Engine, para lo cual se estableció una zona de influencia de 500 m de diámetro en cada estación de muestreo. Ello permitió estimar el porcentaje de la vegetación ribereña, la vegetación natural y los mosaicos de cultivos, potreros y urbanización (viviendas y carreteras). Para una mayor confiabilidad de las coberturas, estas se corroboraron con información secundaria sobre el uso del suelo proveniente de los planes de ordenamiento territorial (POT) y de manejo ambiental de las cuencas (POMCA) en los municipios que albergan los ríos analizados, disponibles en sus páginas web oficiales y en las de las corporaciones autónomas de la región. En cuanto a las variables topográficas, es decir, la distancia de la estación de muestreo a la desembocadura y la elevación y el grado de la pendiente, se calcularon utilizando las herramientas que provee la plataforma de Google Earth Engine.

### **Análisis de datos**

Todos los análisis de este estudio se realizaron con el programa estadístico R, versión 1.3.1093.

**Estructura y composición.** Para determinar si la composición de la comunidad de peces era similar en todas las estaciones, se hizo un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (EMNM), usando el índice de disimilitud de Jaccard, el cual toma en cuenta la presencia o ausencia de las especies, independientemente de su abundancia. Además, para establecer si había diferencias significativas entre dos o más grupos, se aplicó el análisis global de permutaciones y el Anova no paramétrico (Permanova) (**Anderson**, 2005), utilizando la librería *vegan* y el paquete *MASS*, así como la función *metaMDS* (**Oksanen et al.**, 2013).

En cuanto a la estructura de los ensamblajes, estos se analizaron mediante las abundancias proporcionales de cada una de las especies, para lo cual se utilizaron los modelos nulos, de preferencia de nicho, Lognormal, Zipf y Mandelbrot (**Magurran**, 2004). Para

determinar cuál de ellos se ajustaba mejor a la distribución de los datos, se empleó el criterio de información de Akaike (AIC) (**Matthews & Whittaker**, 2014). Estos modelos se desarrollaron mediante la librería *vegan* y la función *radfit* (**Oksanen et al.**, 2013).

*Diversidad.* La diversidad de los ensamblajes ícticos a nivel espacial, se evaluó mediante el número efectivo de especies o números de **Hill** (1973), que están dados por los órdenes  $q_0$  (riqueza de especies),  $q_1$  (exponencial del índice de Shannon) y  $q_2$  (inverso del índice de Simpson), y con la estimación de las curvas de rarefacción, interpolación y extrapolación utilizando el método de *bootstrap*, el cual realiza un remuestreo cientos de veces (con reemplazamiento) y estima los mismos parámetros estadísticos cada vez, manteniendo el mismo tamaño de la muestra original, lo que permite una estimación consistente de los números de Hill, tal como lo proponen **Chao et al.** (2014). Para ello se utilizó la librería *iNEXT*. El cálculo de los números de Hill permite comparar y establecer si existen diferencias significativas entre dos o más ensamblajes (**Hsieh et al.**, 2016).

*Relación entre las variables ambientales y la ictiofauna.* Para evaluar si las variables ambientales (locales, de cobertura y topográficas) influyeron en la estructura de los ensamblajes, se hizo el análisis de redundancia (AR) (**Borcard et al.**, 2011) acompañado de un análisis de varianza (ANOVA) ajustado para el AR, con el fin de evaluar la significación entre la abundancia de las especies y los tres conjuntos de variables ambientales (**Tabla 2**). Se excluyeron tres estaciones (Ancho, Pie\_1 y Pie\_3), pues en ellas no se tomaron algunas de las variables ambientales. Esta evaluación se hizo con la librería *vegan* y la función *capscale* (**Oksanen et al.**, 2013).

Al permitir transformar y estandarizar la matriz de las variables de respuesta, así como la explicativa, el AR hace posible utilizar datos con diferentes unidades y estimar y hacer la partición de la variación, explicada para cada conjunto de variables con base en una regresión múltiple lineal, a diferencia del análisis de correspondencia canónica (CCA), que utiliza la distancia de  $J^2$  al cuadrado ( $X^2$ ) (**Borcard et al.**, 2011). Por lo tanto, el AR se consideró adecuado y robusto para analizar la relación entre los ensamblajes de especies y las variables ambientales (**Borcard et al.**, 2011).

Posteriormente, para seleccionar las variables ambientales de cada conjunto previamente definido (locales: 7, coberturas: 5 y topográficas: 3) (**Tabla 2** y **Tabla 3**) que tuviera una relación significativa con las abundancias, se aplicó la selección hacia adelante con doble criterio de selección (**Blanchet et al.**, 2008), la cual utiliza el conjunto completo de coordenadas principales del AR, calculado con cada uno de los conjuntos de variables (**Borcard et al.**, 2011; **López-Delgado et al.**, 2020), dando como resultado la selección de una variable para cada conjunto (**Tabla 3**).

Para estos análisis fue necesario aplicar la transformación de Hellinger en los datos de abundancias. Debido a que presentan diferentes unidades de medida, para las variables ambientales se empleó la raíz cuadrada del arco-seno en aquellas expresadas en proporciones, y  $\log(x+1)$  en las demás variables. Además, todas las variables ambientales se estandarizaron y se centraron al calcular las puntuaciones  $z$  (media = 0; desviación estándar = 1). Los análisis se hicieron con la librería *vegan* y la función *ordiR2step* (**Oksanen et al.**, 2013).

Asimismo, se determinó la influencia relativa de las variables locales, de cobertura y topográficas en los ensamblajes ícticos, para lo cual se hizo la partición de la variación (**Peres-Neto et al.**, 2006). Este tipo de análisis permite evaluar la importancia de los tres conjuntos de variables de manera independiente, así como de sus interacciones (**Borcard et al.**, 2011; **López-Delgado et al.**, 2020). Para ello se tuvo en cuenta sólo aquellas variables previamente escogidas en la selección hacia adelante, generando así tres nuevas matrices, para luego aplicar la función *varpart*. Por último, se hizo un análisis de significación ( $p < 0,05$ ) para cada conjunto de variables mediante un ANOVA vinculado a una prueba de permutación (999) del AR con la función *anova*. Estos análisis se desarrollaron utilizando el paquete *vegan* (**Oksanen et al.**, 2013).

**Tabla 3.** Variables ambientales seleccionadas por el procedimiento de “forward selection”. Se seleccionaron solo los variables con significación estadística ( $p < 0,05$ )\*

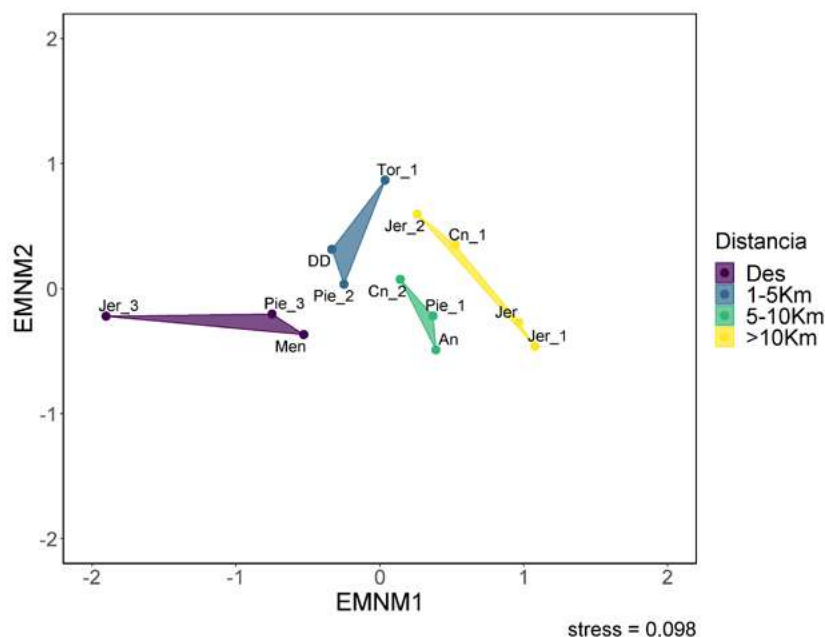
| Variables               | R <sup>2</sup> | p      |
|-------------------------|----------------|--------|
| <b>Locales</b>          |                |        |
| Sustrato grueso (%)     | 0,1814         | 0,004* |
| Sustrato fino (%)       | 0,1776         |        |
| Sustrato mediano (%)    | 0,1267         |        |
| Ancho (m)               | 0,0028         |        |
| Índice de QBR           | -0,0224        |        |
| Tronco-hojarasca        | -0,0281        |        |
| Temperatura (°C)        | -0,0386        |        |
| <b>Coberturas</b>       |                |        |
| Urbanización (%)        | 0,2053         | 0,001* |
| Potreros (%)            | 0,1914         |        |
| Mosaico de cultivos (%) | 0,0312         |        |
| Vegetación natural (%)  | -0,0074        |        |
| Vegetación ribereña (%) | -0,0826        |        |
| <b>Topográficas</b>     |                |        |
| Distancia fluvial (Km)  | 0,2085         | 0,002* |
| Elevación (m)           | 0,1668         |        |
| Pendiente (%)           | 0,0973         |        |

## Resultados

### Estructura y composición

Se registraron 2.559 especímenes distribuidos en 13 órdenes, 21 familias y 39 especies (**Tabla 1S**, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1857/3398>). Gobiiformes fue el orden más abundante (60,49 %), seguido por Mugiliformes (19,03 %), en tanto que los demás tuvieron una representatividad menor al 10 %. A nivel de familias, Gobiidae fue la más abundante (51,66 %), seguida por Mugilidae (19,03 %) y Eleotridae (8,03 %), las demás registraron una baja abundancia, menor al 20 %. En cuanto a las especies, las más abundantes fueron *Sicydium plumieri* (49,20 %), *Dajaus monticola* (15,44 %) y *Eleotris pisonis* (6,25 %), las 36 restantes registraron una representatividad menor o igual al 4 %.

Según el análisis EMNM (stress = 0,098), la composición de la comunidad íctica se estructuró en cuatro grupos, determinados por la distancia fluvial (**Figura 2**), y registraron diferencias significativas según el análisis de Permanova ( $p < 0,001$ ) (**Tabla 2S**, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1857/3398>). El primer grupo (A) incluyó las estaciones situadas en las desembocaduras; el ensamblaje estaba compuesto por especies marinas como *Chloroscombrus chrysurus*, *Oligoplites saliens* y *Microphis lineatus*. El segundo grupo (B) estuvo conformado por las estaciones ubicadas entre 1 y 5 km de distancia hasta la desembocadura; el ensamblaje se compuso de especies eurihalinas como *Gobiomorus dormitor*, *Mugil curema* y *Eleotris pisonis*. El tercer grupo (C) incluyó las estaciones localizadas entre 5 y 10 km de la desembocadura; el ensamblaje se componía tanto de especies diádromas como dulceacuícolas primarias. Por último, en el cuarto grupo (D), conformado por las estaciones más lejanas de la desembocadura (>10 km), el ensamblaje incluía especies dulceacuícolas como *Trichomycterus* sp., *Gephyrocharax malenocheir*, *Astyanax* sp. y *Cordylancistrus tayrona*.



**Figura 2.** Escalamiento multidimensional no métrico (EMNM, estrés = 0,098) de la composición de los ensamblajes ícticos de los ríos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta

Los ensamblajes A, C y D se ajustaron al modelo Zipf, el cual se asocia a comunidades con mayor proporción de especies raras y poco abundantes (Matthews & Whittaker, 2014). En contraste, el ensamblaje B se ajustó al modelo de preferencia de nicho (Matthews & Whittaker, 2014) (Figura 2S, Tabla 3S, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1857/3398>).

### Diversidad

La curva de la cobertura de la muestra con respecto al número de individuos mostró una fuerte tendencia a la asíntota, alcanzado el valor de 1 (Figura 1S, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1857/3398>), lo cual indica que el muestreo era representativo de los ensamblajes evaluados en los diferentes ríos costeros. Según el número efectivo de especies, los ensamblajes de los grupos A y D tuvieron la mayor riqueza de especies ( $q_0$ ), seguido por el B, en tanto que la riqueza más baja fue del C (5-10 Km). Sin embargo, al revisar los intervalos de confianza de las curvas de interpolación y extrapolación, no se observaron diferencias significativas entre los distintos ensamblajes (Figura 3). Con respecto a los órdenes  $q_1$  y  $q_2$ , el grupo B registró la mayor diversidad, seguido por A y C, mientras que D registró poca diversidad; en este caso los intervalos de confianza mostraron diferencias significativas entre los ensamblajes, a excepción de A y C (Figura 3).

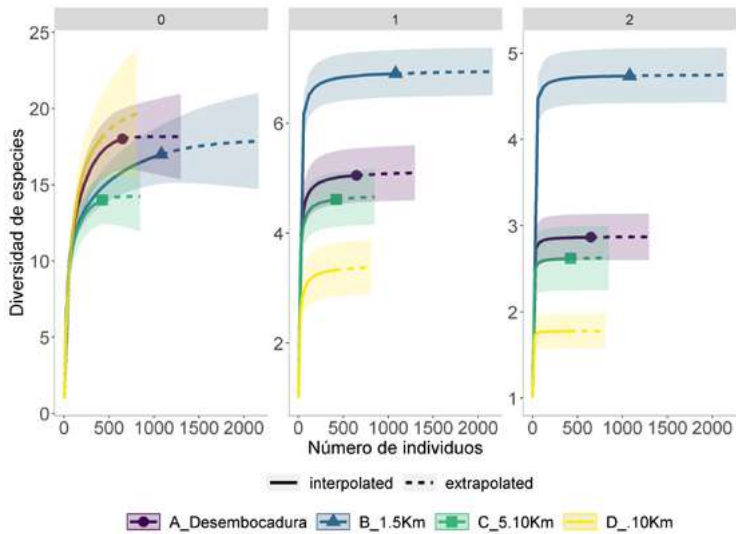
### Ensamblajes de especies y variables ambientales

En general, el AR mostró una asociación significativa de los ensamblajes con los grupos de las variables de cobertura y topográfica, a diferencia de las locales. Posteriormente, el método de selección hacia adelante sólo escogió una variable con significación estadística en cada grupo: sustrato grueso (variable local), urbanización (variable de cobertura) y distancia fluvial (variable topográfica) (Tabla 3).

Se evidenció así un posible gradiente ambiental a lo largo de los ríos debido a la urbanización y la presencia de sustrato grueso; en el primero se observó un aumento a medida que se acercaba a las desembocaduras asociado con la presencia de *M. curema*, *E. pisonis* y *C. kraussi*. (ej., Men, DD y Jer\_3), en tanto que el segundo aumentó en las estaciones más alejadas, con presencia de *S. plumieri* y *Trichomycterus* sp (ej., Jer, Jer\_1 y

Cñ\_1); asimismo, se observó una asociación entre las estaciones intermedias (ej., Tor\_1 y Pie\_2) y especies del género *Poecilia* (**Figura 3S**, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1857/3398>).

Por otro lado, en la partición de la variación, todos los componentes explicaban significativamente ( $p<0,05$ ) un porcentaje de la variación en la abundancia de las especies (**Tabla 4**). A nivel individual, la fracción que explicaba el mayor porcentaje de la variación era la topográfica (13,7 %), seguida de la local (11,4 %) y la de cobertura (8,8 %), mientras que la única de las fracciones que combinaba la influencia de las variables y explicaba un porcentaje de la variación, fue la interacción de las tres variables (**Figura 4**).

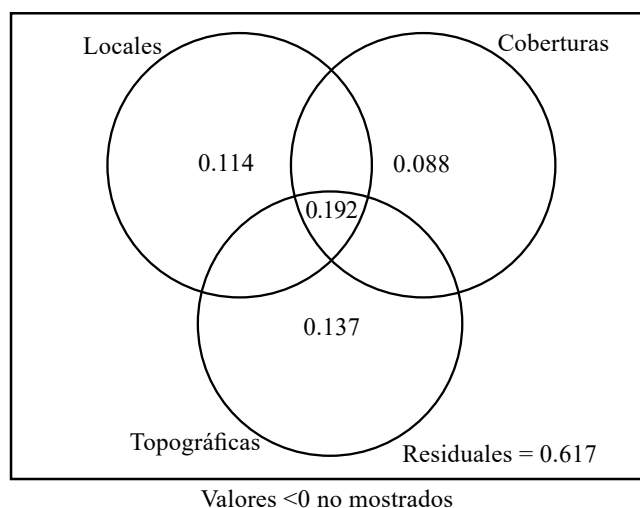


**Figura 3.** Diversidad de especies en los ensamblajes ícticos de los río costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta. Riqueza de especies ( $q^0$ ), diversidad de orden  $q^1$  y diversidad de orden  $q^2$

**Tabla 4.** Análisis de la partición de la variación de las variables seleccionadas

| Componente | AdjR <sup>2</sup> | p     |
|------------|-------------------|-------|
| L          | 0,1869            | 0,004 |
| C          | 0,2129            | 0,001 |
| T          | 0,2188            | 0,001 |
| L+C        | 0,2458            | 0,002 |
| L+T        | 0,2949            | 0,001 |
| C+T        | 0,2691            | 0,003 |
| L+C+T      | 0,3829            | 0,001 |
| L (C+T)    | 0,114             | 0,025 |
| C (L+T)    | 0,088             | 0,041 |
| T (L+C)    | 0,137             | 0,017 |
| g          | 0,192             |       |
| R          | 0,617             |       |

AdjR<sup>2</sup>= R<sup>2</sup> ajustado para el porcentaje de variación. p=valor de significancia estadística ( $p<0.05$ ). L=variación local, C=variación coberturas, T=variación topográfica, L+C=variación explicada por los componentes local y de cobertura, L+T=variación explicada entre el componente local y la topografía, T+C=variación explicada entre el componente de cobertura y el topográfico, L+C+T=variación total explicada, L|(C+T) =variación pura local, C|(L+T) =variación pura coberturas, T|(L+C), variación pura topográfica, g=variación compartida por los tres componentes, R=variación sin explicar(Residual).



**Figura 4.** Análisis de la partición de la variación para los componentes locales, de cobertura y topográficos. Los círculos no representan proporciones; los valores representan el  $R^2$  ajustado; los valores de  $R^2$  negativos no se muestran

## Discusión

En general, los resultados respaldan parcialmente las hipótesis propuestas, ya que evidenciaron que la estructura y la diversidad de los ensamblajes ícticos se asociaba con la distancia a la desembocadura y, además, la composición y la abundancia de la ictiofauna se veía influenciada por el tipo de sustrato y el cambio de la cobertura generado por la urbanización.

Según los resultados, la comunidad íctica de los ríos costeros de la SNMS parece obedecer a un gradiente longitudinal, en el que se observa una variación en la composición de especies, así como una disminución de su diversidad. Se evidenció que las estaciones más cercanas a las desembocaduras (ensamblajes A y B), se caracterizaban por la prevalencia de especies marinas, algunas de ellas en su estado juvenil en búsqueda de alimento y refugio (*C. chrysurus* y *O. saliens*) (Chaves & Umbria, 2003), así como de especies estuarinas con capacidad de soportar ligeros cambios de salinidad (*M. lineatus* y *Citharichthys spilopterus*) (Miranda-Marure *et al.*, 2004; Sánchez-Gil *et al.*, 2008), y otras eurihalinas con posibilidad de desplazarse entre ambientes de agua dulce y salobre (*G. dormitor* y *E. pisonis*) (Winemiller & Ponwith, 1998).

En aquellas estaciones más alejadas de las desembocaduras (ensamblajes C y D), en cambio, se registró una mayor prevalencia de especies dulceacuícolas primarias. Algunas de ellas se caracterizan por ser generalistas con habilidad para explotar diferentes hábitats (*Cregrutus affinis*, *Gephyrocharax melanocheir* y *Hemibrycon sierraensis*) (Castro-Rubio, 2019; Ibarra-Trujillo & García-Alzate, 2017); también se encontraron otras más especialistas, asociadas con hábitos bentónicos (*Trichomycterus* sp., *Lasiancistrus caucanus* y *Cordylancistrus tayrona*) (Provenzano *et al.*, 2017; Samudio, 2004; Winemiller, 1989) y vegetación y raíces sumergidas (*Eingenmannia camposi* y *Andinoacara latifrons*) (Ferreira, 2007; Morales & García-Alzate, 2016).

Sin embargo, en términos de abundancia, las especies diádromas *S. plumieri*, *D. monticola* y *A. banana* predominaron en todos los ensamblajes, especialmente en aquellas estaciones más alejadas de la desembocadura. Esto se explicaría por su comportamiento migratorio aguas arriba y su habilidad para sortear rápidos y caídas de aguas (Blanco-Cervantes, 2018; Eslava & Díaz, 2011; Keith, 2003).

El patrón longitudinal hallado es consistente con lo reportado para ríos y arroyos costeros de las zonas tropical y templada (Rahel & Hubert, 1991; Rodiles-Hernández *et al.*, 1999), especialmente en Centroamérica, en los ríos Claro (Lyons & Schneider,

1990), Tortuguero y Sierpe (**Winemiller & Leslie**, 1992), Lacanja (**Rodiles-Hernández et al.**, 1999), Monkey (**Esselman et al.**, 2006), Espíritu Santo y Mameyes (**Hein et al.**, 2011), Tamesí y Guayalejo (**García-De León et al.**, 2018) donde se ha reportado que la distribución de la ictiofauna, así como su diversidad, obedecen a una zonificación longitudinal. Este patrón de organización puede deberse al recambio de especies o a su anidamiento; en el caso del presente estudio, un recambio de especies entre los distintos ensamblajes posiblemente explicaría mejor el patrón longitudinal observado (**López-Delgado et al.**, 2019; **Winemiller**, 1989).

Se han propuesto diversos factores para explicar los patrones longitudinales en la estructura y la diversidad de las comunidades ícticas; entre ellos se destacan la complejidad, la diversificación y las características de los hábitats (presencia de rápidos y remansos, ancho, profundidad y tipo de sustrato), los cambios en las condiciones fisicoquímicas, como la salinidad y la temperatura, y el tipo de coberturas (**Jackson et al.**, 2001). Además, la distribución de las especies diádromas puede verse influenciada por barreras físicas (bocatomas y carreteras) (**Hein et al.**, 2011; **Trombulak & Frissell**, 2000), la degradación de los ecosistemas y las interacciones con las especies dulceacuícolas (**Holmquist et al.**, 1998).

A nivel local y en cuanto a la estructura de los ensamblajes en términos de distribución y abundancia, los más alejados de la desembocadura parecieran estar determinados por factores ambientales (modelo Zipf) (**Matthews & Whittaker**, 2014), lo que reflejaría un filtro ambiental dentro de los ríos costeros. Sin embargo, en aquellas zonas más cercanas a la desembocadura, donde confluyen especies dulceacuícolas, diádromas y eurihalinas, parece ser más determinante la disponibilidad de recursos y la capacidad que tienen las especies de explotarlos (modelo de preferencia de nicho) (**Matthews & Whittaker**, 2014), lo cual se basa en que la abundancia de la especie es un reflejo de la capacidad competitiva y el aprovechamiento del recurso disponible.

Por lo general los ensamblajes parecen estar determinados principalmente por el tipo de sustrato y las coberturas; además, pese a que no se tuvieron en cuenta otras variables como la profundidad, la velocidad o el número de rápidos y remansos, es posible asociar la presencia de algunas especies en las estaciones más alejadas de la desembocadura con la oferta de hábitats y condiciones ambientales, como el aumento del número de especies bentónicas asociadas a diferentes tipos de sustratos (*Trichomycterus* sp. y *L. caucanis*) (**Samudio**, 2004; **Winemiller**, 1989), y a la presencia de especies que explotan hábitats estructuralmente complejos (*E. camposi*) (**Ferreira**, 2007), a diferencia de las estaciones más cercanas, donde la mayoría de la especie son de hábitos neotónicos.

Asimismo, fue posible evidenciar cómo el sustrato grueso (roca y canto rodado) en las estaciones más alejadas permitiría que *S. plumieri* fuera la especie más abundante, pues ese tipo de sustrato presenta un alto crecimiento de la comunidad perifítica, lo que se traduce en una mayor disponibilidad de alimento (**Lyons**, 2005). Esta relación entre la distancia a la desembocadura y las características del hábitat con el aumento en la abundancia de algunas especies diádromas, se ha reportado en ríos y arroyos costeros de longitudes cortas tanto continentales como insulares (**Lorion et al.**, 2011).

Por otro lado, los sistemas lóticos pueden verse fuertemente influenciados por el uso del suelo a escala regional (**Richards et al.**, 1996), así como por las coberturas vegetales de la cuenca y la condición de la zona ribereña, que pueden afectar la calidad del agua y la estructura funcional de los ecosistemas (**Escobar-Sierra**, 2013; **Meador & Goldstein**, 2003). Así, los cambios en el paisaje debidos a procesos de urbanización, desarrollo de cultivos y ampliación de potreros, han demostrado ser indicadores de poca calidad ambiental, en tanto que la cobertura de bosques se asocia con una buena condición ambiental (**Escobar-Sierra**, 2013; **Wang et al.**, 2001).

Las zonas que presentan un mayor porcentaje de urbanización suelen estar sujetas a un aumento de sedimentación, presencia de residuos orgánicos no deseados, alteración de la estructura física de los hábitats, así como una disminución del oxígeno disuelto y

cambios en la oferta alimenticia (Escobar-Sierra, 2013; Wang *et al.*, 2001). Por lo tanto, es posible que estas condiciones, producto de acciones antrópicas, puedan favorecer la presencia de especies resistentes, como las que pertenecen al género *Poecilia*, debido a algunas características de sus historias de vida (ovoviparidad y tolerancia a la hipoxia y a altas temperaturas), lo que les permite establecerse en zonas perturbadas (Gordon *et al.*, 2009; Poveda-Cuellar *et al.*, 2018).

De igual manera, algunas especies oportunistas de amplia distribución pertenecientes a Cichlidae como *Caquetaia kraussii* y especies invasoras como *Oreochromis niloticus* se han asociado a este tipo de ambiente (González *et al.*, 2005). La asociación de especies de Poeciliidae y Cichlidae con ambientes perturbados por actividades antrópicas, se ha documentado en varios estudios en Suramérica (Gordon *et al.*, 2009; Hulsman *et al.*, 2008), lo que sugiere que puedan emplearse como especies indicadoras de la degradación en ríos y arroyos costeros de la SNSM.

Sin embargo, las demás coberturas no ofrecieron una explicación, posiblemente debido a un efecto de la relación espacial con la distancia a la desembocadura y el establecimiento de centros urbanos en las zonas más bajas, que tienen pendientes suaves o planas, lo que favorece el desarrollo de infraestructura de carreteras y centros turísticos. Esto podría estar enmascarando los efectos de las otras coberturas sobre la estructura de los ensamblajes ícticos en los ríos de la SNSM; por lo tanto, este tipo de análisis de coberturas debe hacerse con cautela, aunque sea evidente el impacto negativo de la urbanización sobre los ecosistemas acuáticos.

## Conclusiones

Se evidenció que la ictiofauna obedecía a un patrón de organización longitudinal, al parecer determinado por algunas variables ambientales como el tipo sustrato, el tipo de cobertura y la distancia a la desembocadura, lo cual puede favorecer una alta heterogeneidad a nivel espacial y respaldaría la conformación de ensamblajes que se diferencian en su composición, estructura y diversidad. Esta constatación permitiría sugerir estrategias de conservación que integren la importancia de preservar la conectividad longitudinal natural del caudal y las coberturas vegetales, y de mitigar las presiones antrópicas, como la expansión urbana, que alteren sensiblemente las condiciones ambientales y afecten negativamente la diversidad íctica.

## Información suplementaria

Ver la información suplementaria en <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1857/3398>

## Agradecimientos

A la Universidad del Tolima y a su programa de Maestría en Ciencias Biológicas, que financiaron e hicieron posible la realización de los muestreos y la recolección del material biológico, así como a los compañeros y estudiantes que colaboraron en la recolección de los ejemplares durante la salida de campo, y a la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima, por el préstamo de material biológico.

## Contribución de los autores

JSO: captura de los ejemplares y revisión de especímenes de la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima, sección ictiología (GZUT-IC); análisis de datos, y redacción del manuscrito. FAVN: captura de los ejemplares, ajustes estadísticos y redacción del manuscrito. EOLD: captura de los ejemplares, ajustes estadísticos y redacción del manuscrito.

## Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

## Referencias

- Albornoz-Garzón, J. G., Conde-Saldaña, C. C., García-Melo, J. E., Taphorn, D. C., Villa-Navarro, F. A.** (2018). A new species of *Creagrutus* (Characidae: Stevardiinae) from the upper Río Magdalena, Colombia. *Zootaxa*, 4482(2), 341-354.
- Albornoz-Garzón, J. G., Conde-Saldaña, C. C., López-Delgado, E. O., García-Melo, J. E., Villa-Navarro, F. A.** (2020). Fishes from the Río Alvarado drainage, Upper Río Magdalena Basin, Colombia. *Check List*, 16(5), 1181-1198.
- Anderson, M. J.** (2005). *Permutational multivariate analysis of variance* (pp. 1–24). University of Auckland.
- Barragán, M. F., Tamaris-Turizo, C. E., Rúa-García, G. A.** (2017). Comunidades de insectos acuáticos de los tres flancos de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Biota Colombiana*, 17(2 SE-Artículos), 47-61. <https://doi.org/10.21068/C2016.v17n02a05>
- Blanchet, F. G., Legendre, P., Borcard, D.** (2008). Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89(9), 2623-2632. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/07-0986.1>
- Blanco-Libreros, J. F.** (2015a). ¿Qué es una cuenca pericontinental? In C. A. Lasso, J. F. Blanco y P. Sánchez-Duarte (Eds.), *XII. Cuencas pericontinentales de Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela: tipología, biodiversidad, servicios ecosistémicos y sostenibilidad de los ríos, quebradas y arroyos costeros*, (pp. 35-59), Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Blanco-Libreros, J. F.** (2015b). Generalidades del entorno geológico e hidro-climatológico de las cuencas pericontinentales. In C. A. Lasso, J. F. Blanco y P. Sánchez-Duarte (Eds.), *XII. Cuencas pericontinentales de Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela: tipología, biodiversidad, servicios ecosistémicos y sostenibilidad de los ríos, quebradas y arroyos costeros*. (pp. 35-59), Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Blanco-Libreros, J. F., Carvajal, J. D., Escobar-Sierra, C., Jiménez-Segura, L. F., Sánchez-Duarte, P., Lasso, C. A.** (2015). La diadromía como convergencia evolutiva en peces, crustáceos decápodos y gasterópodos en Las cuencas pericontinentales de Colombia. In C. A. Lasso, J. F. Blanco, y P. Sánchez-Duarte (Eds.), *XII. Cuencas pericontinentales de Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela: tipología, biodiversidad, servicios ecosistémicos y sostenibilidad de los ríos, quebradas y arroyos costeros*. (pp. 95-111). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Blanco-Libreros, J. F., Escobar-Sierra, C., Carvajal-Quintero, J. D.** (2014). Gorgona, Baudó y Darién (Chocó Biogeográfico, Colombia): ecorregiones modelo para los estudios ecológicos de comunidades de quebradas costeras. *Revista de Biología Tropical*, 62, 43-64.
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P.** (2011). *Numerical ecology with R*. Springer Science y Business Media.
- Carpenter, K. E., De Angelis, N.** (2002). *The living marine resources of the Western Central Atlantic* (Vol. 2). Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Castaño-Urbe, C.** (1999). *Sierras y serranías de Colombia* (C. Castaño-Urbe (ed.)). Colección Ecológica Banco de Occidente.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., Ellison, A. M.** (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45-67.
- Conde-Saldaña, C. C., Albornoz-Garzón, J. G., García-Melo, J. E., Dergam, J. A., Villa-Navarro, F. A.** (2019). A new species of *Pimelodella* Eigenmann y Eigenmann, 1888 (Siluriformes: Heptapteridae) from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Zootaxa*, 4668(4), 562-574.
- Dahl, G.** (1971). *Los peces del norte de Colombia*. Ministerio de Agricultura, Instituto de Desarrollo de los Recursos Naturales Renovables (INDERENA).
- Hein, C. L., Pike, A. S., Blanco-Libreros, J. F., Covich, A. P., Scatena, F. N., Hawkins, C. P., Crawl, T. A.** (2011). Effects of coupled natural and anthropogenic factors on the community structure of diadromous fish and shrimp species in tropical island streams. *Freshwater Biology*, 56(5), 1002-1015. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02537.x>

- Herrera-Collazos, E. E., Galindo-Cuervo, A. M., Maldonado-Ocampo, J. A., Rincón-Sandoval, M.** (2020). Three new species of the *Eigenmannia trilineata* species group (Gymnotiformes: Sternopygidae) from northwestern South America. *Neotropical Ichthyology*, 18(1), e180085.
- Hill, M. O.** (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427-432.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., Chao, A., Hsieh, M. T. C.** (2016). Package 'iNEXT.' <http://Chao Stat Nthu Edu Tw/Blog/Software-Download/>
- Jackson, D. A., Peres-Neto, P. R., Olden, J. D.** (2001). What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(1), 157-170. <https://doi.org/10.1139/f00-239>
- Keith, P.** (2003). Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *Journal of Fish Biology*, 63(4), 831-847. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00197.x>
- Londoño-Burbano, A., Reis, R. E.** (2019). A taxonomic revision of Sturisomatichthys Isbrücker and Nijssen, 1979 (Loricariidae: Loricariinae), with descriptions of three new species. *Copeia*, 107(4), 764-806.
- López-Delgado, E. O., Winemiller, K. O., Villa-Navarro, F. A.** (2020). Local environmental factors influence beta-diversity patterns of tropical fish assemblages more than spatial factors. *Ecology*, 101(2), e02940. <https://doi.org/10.1002/ecy.2940>
- Lorion, C. M., Kennedy, B. P., Braatne, J. H.** (2011). Altitudinal gradients in stream fish diversity and the prevalence of diadromy in the Sixaola River basin, Costa Rica. *Environ Biol Fish*, 91(1), 487-499. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9810-6>
- Lyons, J., Schneider, D. W.** (1990). Factors influencing fish distribution and community structure in a small coastal river in southwestern Costa Rica. *Hydrobiologia*, 203(1), 1-14.
- Magurran, A. E.** (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwells. Oxford, UK.
- Maldonado-Ocampo, J. A., Ortega-Lara, A., Usma, J. S., Galvis, G., Villa-Navarro, F. A., Vásquez, L., Prada-Pedrerros, S., Ardila, C.** (2005). *Peces de los Andes de Colombia*. Instituto HUMBOLDT Colombia.
- Matthews, T. J., Whittaker, R. J.** (2014). Fitting and comparing competing models of the species abundance distribution: assessment and prospect. *Frontiers of Biogeography*, 6 (2), 67-82.
- Montoya-Ospina, D. C., López-Delgado, E. O., Hevia, V., Villa-Navarro, F. A.** (2020). Effects of habitat structural complexity on diversity patterns of neotropical fish assemblages in the Bitá River Basin, Colombia. *Limnologia*, 80, 125743. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.125743>
- Montoya-Ospina, D. C., Villa-Navarro, F. A., López-Delgado, E. O.** (2018). Composition and structure of the fish community structure in the Anchique River sub-basin, Tolima, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 66(1), 336-351.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Wagner, H.** (2013). Package 'vegan.' *Community Ecology Package, Version*, 2(9), 1-295.
- Peres-Neto, P. R., Legendre, P., Dray, S., Borcard, D.** (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87(10), 2614-2625. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2614:VPOSDM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2614:VPOSDM]2.0.CO;2)
- Petry, P., Bayley, P. B., Markle, D. F.** (2003). Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology*, 63(3), 547-579.
- Petry, P., Schulz, U. H.** (2006). Longitudinal changes and indicator species of the fish fauna in the subtropical Sinos River, Brazil. *Journal of Fish Biology*, 69(1), 272-290. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01110.x>
- Provenzano, F., Milani, N., Ardila, C.** (2017). A new species of the catfish genus Cordylancistrus (Siluriformes, Loricariidae) from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Zootaxa*, 4329(3), 256-266.
- Rahel, F. J., Hubert, W. A.** (1991). Fish Assemblages and Habitat Gradients in a Rocky Mountain–Great Plains Stream: Biotic Zonation and Additive Patterns of Community Change. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120(3), 319-332. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1991\)120<0319:FAAHGI>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1991)120<0319:FAAHGI>2.3.CO;2)
- Robertson, D. R., Peña, E. A., Posada, J. M., Claro, R.** (2015). *Peces costeros del Gran Caribe: sistema de información en línea. Versión 1.0*. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá.

- Rúa-García, G. A.** (2012). *Distribución y composición de los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera en cuatro ríos de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia*. Tesis de pregrado. Universidad del Magdalena. Programa de Biología, Santa Marta.
- Villa-Navarro, F. A., Sánchez-Duarte, P., Acero, A., Lasso, C. A.** (2015). Composición y estructura de la ictiofauna de ríos y arroyos costeros de la Sierra Nevada de Santa Marta, caribe colombiano. In C. A. Lasso, J. F. Blanco-Libreros, y P. Sánchez-Duarte (Eds.), *XII. Cuencas pericontinentales de Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela: tipología, biodiversidad, servicios ecosistémicos y sostenibilidad de los ríos, quebradas y arroyos costeros*. (pp. 315-337). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Viloria-de la Hoz, J.** (2005). *Sierra Nevada de Santa Marta: Economía de sus recursos naturales. Documentos de Trabajo Sobre Economía Regional y Urbana*. Banco de la República de Colombia.
- Wang, L., Lyons, J., Kanehl, P., Bannermann, R.** (2001). Impacts of Urbanization on Stream Habitat and Fish Across Multiple Spatial Scales. *Environmental Management*, 28(2), 255-266. <https://doi.org/10.1007/s0026702409>
- Winemiller, K. O., Flecker, A. S., Hoeinghaus, D. J.** (2010). Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 84-99. <https://doi.org/10.1899/08-048.1>
- Winemiller, K. O., Leslie, M. A.** (1992). Fish assemblages across a complex, tropical freshwater/marine ecotone. *Environmental Biology of Fishes*, 34(1), 29-50. <https://doi.org/10.1007/BF00004783>