

Relación entre comunidad íctica y cobertura vegetal riparia en dos períodos hidrológicos (Eje Cafetero, Colombia)

María Angélica Pérez-Mayorga, Saúl Prada-Pedrerros*

Laboratorio de Ictiología 108b, Edificio 53, Pontificia Universidad Javeriana, Carrera 7ª. No. 40-62, Bogotá D.C., Colombia.

* saul.prada@gmail.com

Recibido: 18-03-2011; Aceptado: 17-06-2011

Resumen

Objetivo. Evaluar la relación entre estructura y dieta de la comunidad íctica y la cobertura vegetal riparia (CVR) en dos períodos hidrológicos (PEHI) en riachos de la cuenca del río La Vieja. **Materiales y métodos.** Las colectas fueron realizadas con electropesca y rapiché en marzo y mayo de 2010. La eficiencia del esfuerzo muestral fue evaluada con el estimador Chao2. La estructura fue analizada mediante los índices: riqueza, dominancia, diversidad y equidad, siendo comparados a través de un ANOVA. Los contenidos gastrointestinales se analizaron usando los índices: coeficiente de vacuidad, frecuencia de ocurrencia, volumétrico e importancia alimentaria. Para analizar la relación entre dieta, PEHI y CVR se utilizó el coeficiente de correlación múltiple (r), el coeficiente de determinación (r^2) y un Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC). **Resultados.** Según el estimador Chao2, en la mayoría de los riachos los valores de riqueza íctica en estos ambientes son representativos. No existen diferencias significativas ($P>0,05$) entre las variables estructurales, el PEHI y las CVR. Según el r y el r^2 , la dieta de la mayoría de las especies no varió en función de la CVR y el PEHI. Sin embargo, según el ACC la dieta varió en función del PEHI, pero no en función de la CVR. **Conclusiones.** La estructura de la comunidad íctica no presentó cambios según la CVR o el PEHI. Aunque la mayoría de especies no cambiaron de dieta, la comunidad sí presenta cambios en esta en función del PEHI, debido al cambio en la composición; no obstante, los cambios de dieta no se detectaron por tipo de CVR.

Palabras clave: cobertura vegetal riparia, período hidrológico, comunidad de peces, estructura, dieta, Eje Cafetero.

Abstract

Relationship between fish community and riparian vegetation cover in two hydrological periods (Coffee-growing region, Colombia)

Objective. To assess the relationship between structure and diet of the fish community and the riparian vegetation cover (RVC), in two hydrological periods (HYPE) in streams of the La Vieja river basin. **Materials and methods.** Collections were done with electrofishing and rapiché in March and May 2010. Efficiency of sampling effort was assessed with the estimator Chao2. Structure was analyzed using the indices of richness, dominance, diversity and evenness which were compared with an ANOVA. Gastrointestinal contents were analysed with the indices of vacuity coefficient, frequency, volume and food importance. We examined the relationship among diet, HYPE and RVC using the multiple correlation coefficient (r), the coefficient of determination (r^2) and a Canonical Correspondence Analysis (CCA). **Results.** According to the Chao2 estimator, in most streams the fish species richness values are representative. There were no significant differences ($P>0.05$) among the structural variables, the HYPE and the RVC. According to r and r^2 the diet of most fish species did not vary as a function of RVC and HYPE; however, according to the CCA diet varies as a function of HYPE but not of RVC. **Conclusions.** The fish community structure did not show changes according to RVC and HYPE. Although most species showed no changes in their diet, the community did show changes in diet according to HYPE, due to a change in composition; however diet changes were not detected by RVC.

Key words: coffee-growing region, diet, fish community, hydrological period, riparian vegetation cover, structure.

Resumo

Relação da comunidade de peixes e o tipo de cobertura da vegetação ripária em dois períodos hidrológicos (Eixo Cafeteiro” da Colômbia). **Objetivo.** Avaliar a relação entre estrutura e dieta da comunidade de peixes e a cobertura da vegetação ripária (CVR) em dois períodos hidrológicos (PEHI), em córregos da bacia do Rio “La Vieja”. **Materiais e métodos.** As coletas foram realizadas com pesca elétrica e rapiché em março e maio de 2010. A eficiência do esforço amostral foi avaliada com o estimador Chao2. A estrutura foi analisada através dos índices de riqueza, diversidade, dominância e equidade, e comparados pelo teste ANOVA. A dieta foi analisada pelos conteúdos gastrointestinais, utilizando-se os índices: coeficiente de vacuidade, frequência de ocorrência, volume e importância alimentar. Para examinar a relação entre dieta, PEHI e CVR foram utilizados o coeficiente de correlação múltipla (r), o coeficiente de determinação (r^2) e Análise de Correspondência Canônica (ACC). **Resultados.** De acordo com o estimador Chao2 na maioria dos córregos os valores da riqueza de peixes nestes ambientes foram representativos. Não existem diferenças significativas ($P > 0,05$) entre as variáveis estruturais, tipo de CVR e PEHI. Segundo o r e o r^2 , a dieta da maioria das espécies variou em função da CVR e PEHI. Embora. Analizando a dieta da comunidade e segundo o ACC, a dieta variou em função do PEHI mas não em função da CVR. **Conclusões.** A estrutura da comunidade de peixes não apresentou mudanças segundo a CVR ou PEHI. Apesar que a maioria de espécies não apresentaram mudanças em sua dieta, a comunidade sim apresenta mudanças em esta em função do PEHI, devido á mudança na composição; embora, as mudanças na dieta não foram detectadas segundo o CVR.

Palavras-chave: cobertura vegetal ripária, período hidrológico, comunidade de peixes, estrutura, dieta, Eixo Cafeteiro.

Introducción

Las corrientes de baja magnitud presentan una asociación fuerte con los ecosistemas terrestres, donde se genera un mosaico de hábitats dinámicos en donde las comunidades acuáticas responden a estas variaciones de manera adaptativa (1). Así, para los riachos o ríos de primer orden, el gradiente lateral o zona riparia determina la estructura y función de las comunidades acuáticas, reduce la producción autotrófica, por la sombra que genera, y contribuye con el aporte de cargas de materia de origen alóctono. A medida que el orden de magnitud de la corriente aumenta, se reduce la importancia del efecto del gradiente lateral y se realza el efecto de la productividad primaria autóctona y el transporte de materia orgánica proveniente de la cabecera (2). Es así como esta transición entre la cabecera y el aumento de órdenes de magnitud de la corriente, es dependiente de la entrada de energía desde los ecosistemas terrestres y produce cambios importantes, de condiciones heterotróficas a autotróficas, causados principalmente por la sombra de la vegetación riparia (2). De esta manera, los ríos de primer orden dependen en su funcionalidad ecológica, de manera especial, de los ecosistemas que los rodean. De acuerdo con las características planteadas, las diferentes comunidades bióticas responden y se establecen o no en las diferentes partes del río, lo cual afecta los patrones de distribución, estructura y función particulares.

Aparentemente, la estructura de la comunidad de peces cambia por la fluctuación en el nivel del agua, la cual puede alterar la disponibilidad de hábitats y la oferta de recursos alimentarios, y esto afecta diferentes atributos de la estructura de la comunidad tales como la riqueza, la diversidad, la equidad y la dominancia (3, 4). La estructura

de la comunidad íctica de riachos también puede variar en relación con el tipo de cobertura vegetal riparia, ya que de acuerdo con la fisonomía de las coberturas riparias varían la oferta de recursos y la heterogeneidad espacial (2, 5, 6).

Por otra parte, la dieta de la comunidad íctica también puede cambiar dependiendo del período hidrológico, debido al incremento de ítems alóctonos en los riachos durante el período hidrológico de nivel de agua alto, ya que al aumentar el nivel del agua, las fuentes energéticas alóctonas terrestres de origen vegetal y animal pueden quedar disponibles en el medio acuático (4). De acuerdo con la teoría del río como un continuo, en los riachos predominan los hábitos alimentarios de tipo detritívoro e invertívoro (2).

En la información sobre la ecología de peces en el Eje Cafetero existen vacíos, pues los estudios en esta área son escasos (7, 8) y la mayoría de las investigaciones se ha centrado en otras áreas tales como: listados de especies, taxonomía, sistemática y biología de las especies. De esta manera, los estudios ecológicos sobre la estructura y la dieta de las comunidades ícticas son de gran importancia, habida cuenta que permiten obtener registros temporales en áreas que pueden verse afectadas por la utilización desmesurada y por cambios en el paisaje. Este estudio pretende evaluar la relación entre la comunidad íctica y el tipo de cobertura vegetal riparia (guadual, cafetal y pastizal) en riachos de la cuenca del río La Vieja, Eje Cafetero de Colombia, en dos períodos hidrológicos diferentes. Las hipótesis planteadas fueron dos: H1: la estructura de la comunidad íctica cambia de acuerdo con el período hidrológico y el tipo de cobertura vegetal riparia; y H2: la dieta de la comunidad íctica cambia de acuerdo con el período hidrológico y el tipo de cobertura vegetal riparia.

Materiales y métodos

Área de estudio

La cuenca hidrográfica “La Vieja” está ubicada en el centro-occidente de Colombia, en jurisdicción territorial de tres departamentos: Quindío (69%), Valle del Cauca (21%) y Risaralda (10%) (9, 10). El estudio fue realizado en seis riachos de la cuenca del río La Vieja, localizados en los departamentos del Quindío y del Valle del Cauca (**Figura 1**). En esta cuenca predominan las coberturas vegetales:

cafetal, pastizal, gradual y frutales (9). La precipitación media mensual multianual (n=24: 1986-2009) es de aproximadamente 126,6 mm y es bimodal, con máximos en abril y octubre. Considerando las fluctuaciones registradas para el río La Vieja (orden de magnitud >5), se observa que el nivel de agua medio mensual multianual (n=24: 1986-2009) presenta un comportamiento similar al de las lluvias, con máximos en mayo y noviembre: 145 cm y 189 cm, respectivamente, y mínimos en febrero y agosto: 120 cm y 74 cm, respectivamente.

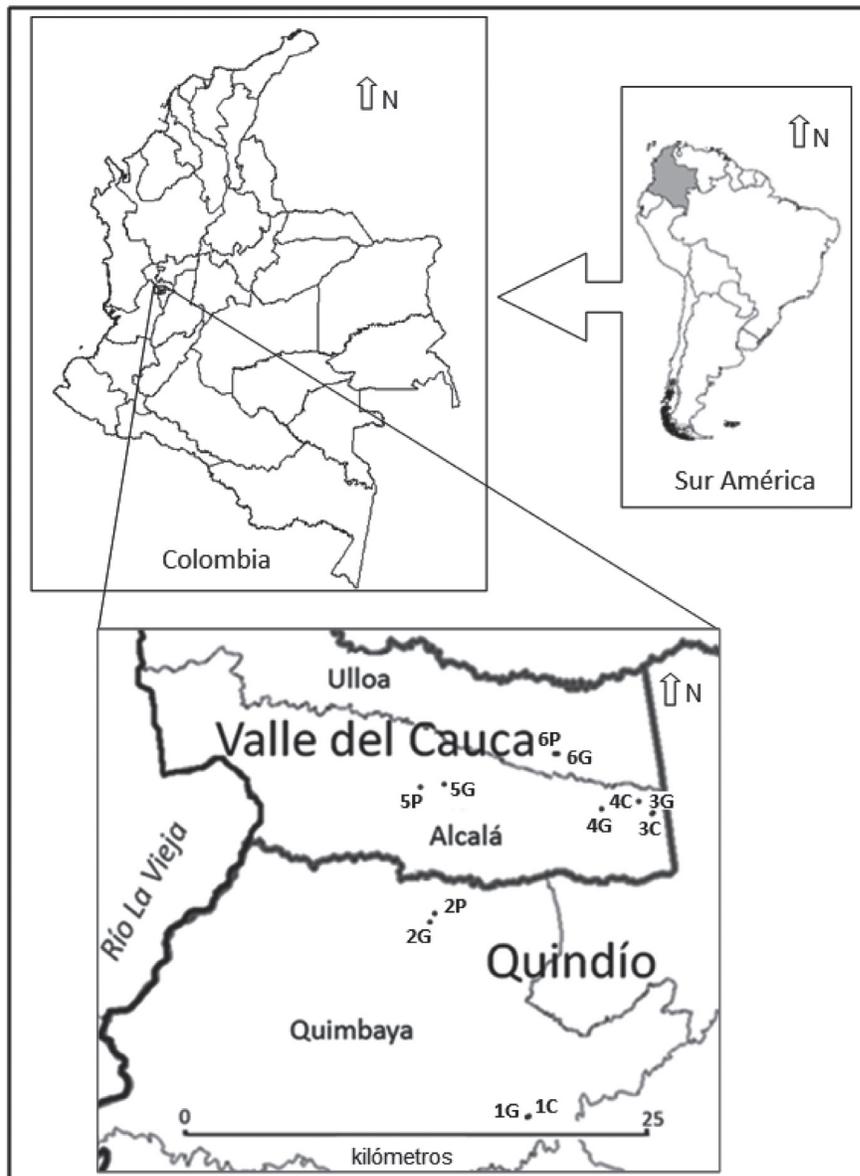


Figura 1. Ubicación del área de estudio donde se indican las estaciones de muestreo. Los números corresponden a los riachos (fincas) y las letras al tipo de CVR, especificadas en la tabla 1. Fuente: elaboración propia, DIVA-GIS.

Diseño experimental

Para conocer la respuesta de la comunidad de peces al tipo de CVR y al período hidrológico, se diseñó un muestreo que incluyó dos períodos hidrológicos: bajo y alto, en dos sistemas productivos: ganadería y cafetal; en diferentes tipos de CVR: gradual pastizal y gradual cafetal, donde el gradual fue el control. Así, los muestreos fueron realizados en seis riachos del Eje Cafetero de Colombia (Tabla 1).

Fase de campo

Las colectas de los peces fueron realizadas en marzo (época hidrológica baja) y mayo (época hidrológica alta) de 2010. El motivo por el cual se muestrearon los períodos de máximos y mínimos niveles de agua es porque se buscaba obtener información de estos dos períodos contrastantes. Además, en estas pequeñas corrientes, debido a su magnitud, con pocas lluvias locales, ya adquiere niveles de inundación de la zona riparia y pocos días de no lluvia se reflejan en un rápida disminución del nivel del agua. Como consecuencia de esto el período de transición no es duradero y, por lo tanto, no debe influir significativamente en la comunidad de peces.

Para su captura se utilizaron dos artes de pesca: i) un rapiché, con ojo de malla de 1 mm, el cual consiste en una vara de metal liviana en forma de arco, que sostiene un liencillo que forma un pequeño bolsillo, y ii) un equipo de electropesca, que consta de una nasa con ojo de malla de 1 mm y un diámetro interno de 46 cm. Se empleó un voltaje de 300 a 400 voltios y una frecuencia de 60 pulsos por segundo.

Se siguieron los lineamientos propuestos por Barbour et al., (11). Para la obtención de una muestra representativa

se muestreó una sección de 100 m por riacho; 50 m se efectuaron en la CVR de guadua durante una hora y los otros 50 m en la CVR de pasto o de café durante una hora. Se hicieron barridos contra corriente por cada tipo de CVR, en cada período hidrológico. Para prevenir el efecto de borde se evitó muestrear en los sitios donde se presentaban dos tipos de CVR. Los peces capturados fueron fijados en una solución de formol al 10% dentro de bolsas resellables debidamente etiquetadas.

Descripción de la estructura de la comunidad de peces

Curvas de acumulación de especies

Para realizar las curvas se realizaron cincuenta iteraciones de los datos, con el fin de eliminar la influencia del orden en el que se adicionaron los muestreos. En cada una de las CVR y por cada período hidrológico se construyeron curvas de acumulación de especies mediante el programa Estimates V7.0. Para los resultados esperados se utilizó el estimador no-paramétrico Chao2. Este método utiliza la frecuencia de especies únicas y especies duplicadas para estimar el número de especies no detectadas (12), puede utilizarse para determinar si una muestra representa adecuadamente la riqueza de especies de una comunidad (13), y el valor de Chao2 provee el estimador menos sesgado para muestras pequeñas (14).

Estimación de los índices ecológicos

Se realizó una matriz de abundancias, es decir, número de individuos por especie, por tipo de CVR y por período hidrológico. A través del programa estadístico PAST V1.8,

Tabla 1. Puntos de muestreo

Departamento	Municipio	Riacho (finca)	Coordenadas	Altitud (m)	CVR	
Quindío	Quimbaya	1) Santa Bárbara	4° 35'42,1''N; 75° 46' 57,7''W	1210	G	
			4° 35'42,94''N; 75° 46' 55,8''W	1215	C	
	2) Tierra Labrantía		4° 39'1''N; 75° 48' 36,9''W	1247	G	
			4° 39'09,3''N; 75° 48' 31,8''W	1351	P	
Valle del Cauca	Alcalá	3) La Sonora	4° 40'51,6''N; 75° 44' 50,5''W	1364	G	
			4° 40'51,4''N; 75° 45' 50,8''W	1362	C	
		4) El Descanso	4° 40'56,4''N; 75° 45' 42,5''W	1306	G	
	Ulloa	5) El Porvenir		4° 41'03,2''N; 75° 45' 04,7''W	1286	C
				4° 41'21,4''N; 75° 48' 21,9''W	1224	G
		6) La Comarca		4° 41'18,5''N; 75° 48' 46,8''W	1197	P
			4° 41'52,3''N; 75° 46' 27,5''W	1235	G	
			4° 41'52,1''N; 75° 46' 29,5''W	1235	P	

se estimaron los índices ecológicos de riqueza específica (R), equidad de Pielou (J'), dominancia de Simpson (D') y diversidad de Shannon y Weaver (H'), para cada uno de los tipos de CVR y para cada período hidrológico.

ANOVA

Se realizó una prueba de Cochran, para corroborar que los datos presentaban homogeneidad de varianzas y que cumplían con el supuesto de normalidad, para así poder aplicar un ANOVA de dos vías, a través del programa Statistica V7.0. Las variables independientes fueron las CVR: gradual cafetal y gradual pastizal y los períodos hidrológicos: nivel de agua bajo y alto. Por otra parte, las variables dependientes fueron los valores de los índices: riqueza específica, equidad, dominancia y diversidad.

Análisis de la dieta de la comunidad de peces

Selección de individuos

El número establecido de individuos para el análisis de los contenidos gastrointestinales fue de diez. Así, cuando las abundancias lo permitían, fueron analizados hasta diez individuos por especie. La selección de estos se realizó mediante histogramas de frecuencia por tallas (LT) de cada una de las especies, en cuatro o siete rangos de tamaño, por tipo de CVR y por período hidrológico, para garantizar que en el análisis quedaran incluidos de manera proporcional todos los rangos de tamaño.

Extracción del sistema gastrointestinal

Se realizaron disecciones ventrales para la extracción completa del sistema gastrointestinal. Los individuos diseccionados fueron marcados con una etiqueta, envueltos en una gasa y depositados en frascos de vidrio debidamente etiquetados en una solución de etanol al 70%.

Preservación e identificación de contenidos gastrointestinales

El sistema gastrointestinal de cada individuo, con su respectiva etiqueta, fue introducido en frascos entomológicos con una solución de alcohol etílico al 70% para su preservación. La identificación de los ítems alimentarios encontrados en los estómagos se realizó hasta el nivel taxonómico de familia, cuando el grado de digestión de éstos lo permitió. Para esto se emplearon dos estereomicroscopios: Olympus SZH 10 y Olympus SD-ILK, y así mismo un microscopio óptico Nikon Eclipse E400, claves taxonómicas y literatura especializada.

Coefficiente de vacuidad

Se calculó el coeficiente de vacuidad por período hidrológico de acuerdo con los lineamientos establecidos por (15 y 16).

Origen del ítem alimentario y asignación de categorías tróficas

De acuerdo con su origen, los ítems fueron clasificados en alóctono (terrestre) o autóctono (acuático). Posteriormente, fueron agrupados en las categorías tróficas: detrito, algas, invertebrados terrestres, invertebrados acuáticos y material vegetal terrestre.

Estimación del volumen de los ítems alimentarios

El volumen de la mayoría de los ítems alimentarios fue estimado a través del estereomicroscopio, sobre una cámara volumétrica cúbica formada por celdas de volumen fijo (modificada de 15, 17), y se empleó la fórmula del volumen de un cubo. Por otra parte, para la estimación del volumen de otros ítems alimentarios, tales como las algas, se realizaron conteos en el microscopio óptico sobre una lámina y se utilizó la fórmula del volumen de un cilindro.

Método de frecuencia de ocurrencia, volumétrico e Índice de importancia alimentaria

Se empleó el método de frecuencia de ocurrencia (F) de Hynes (18) y el método volumétrico (V) de Hyslop et al., (15). Con los resultados obtenidos de estos métodos se estimó el índice de importancia alimentaria (IAi) de Kawakami and Vazzoler, (19), para poder identificar la importancia de las categorías tróficas consumidas. Estos índices se estimaron de dos formas: i) por riacho y por período hidrológico, y ii) por especie, por riacho y por período hidrológico. Este índice también fue empleado para la identificación del hábito alimentario de las especies. Los ítems con valores superiores a 0,5 definieron su hábito (20, 21).

Finalmente, la relación entre la dieta, el tipo de CVR y el período hidrológico fue analizada mediante los siguientes enfoques:

Coefficiente de correlación múltiple (r) y coeficiente de determinación (r²) a nivel de especies

El coeficiente de correlación múltiple (r) y el coeficiente de determinación (r²) se calcularon para cada especie por tipo

de CVR; en el eje X se presentan los valores del IAI por tipo de cobertura y en el eje Y los valores del IAI por tipo de cobertura vecina en el mismo riacho. El r y el r^2 también se calcularon para cada especie por período hidrológico; en el eje X se presentan los valores del IAI por período hidrológico y en el eje Y los valores del IAI por período hidrológico contrastante.

Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) a nivel de comunidad

Se realizaron ACC para cada período hidrológico, donde la variable independiente fue la CVR y la variable dependiente el IAI. Los valores del IAI fueron estimados por cada tipo de CVR y se consideró como un macroestómago a cada riacho

por tipo de CVR. La significancia de este análisis fue probada mediante un test de Montecarlo, con 999 permutaciones, para lo cual se empleó el programa Xlstat versión 8.0. La matriz de datos fue de tipo R e incluyó a las especies como filas y a las CVR y categorías tróficas (IAi) como columnas.

Resultados

Descripción de la estructura de la comunidad de peces

Curvas de acumulación de especies

En la época hidrológica baja se observó que en todos los riachos con CVR gradual pastizal (riachos 2, 5 y 6) y en

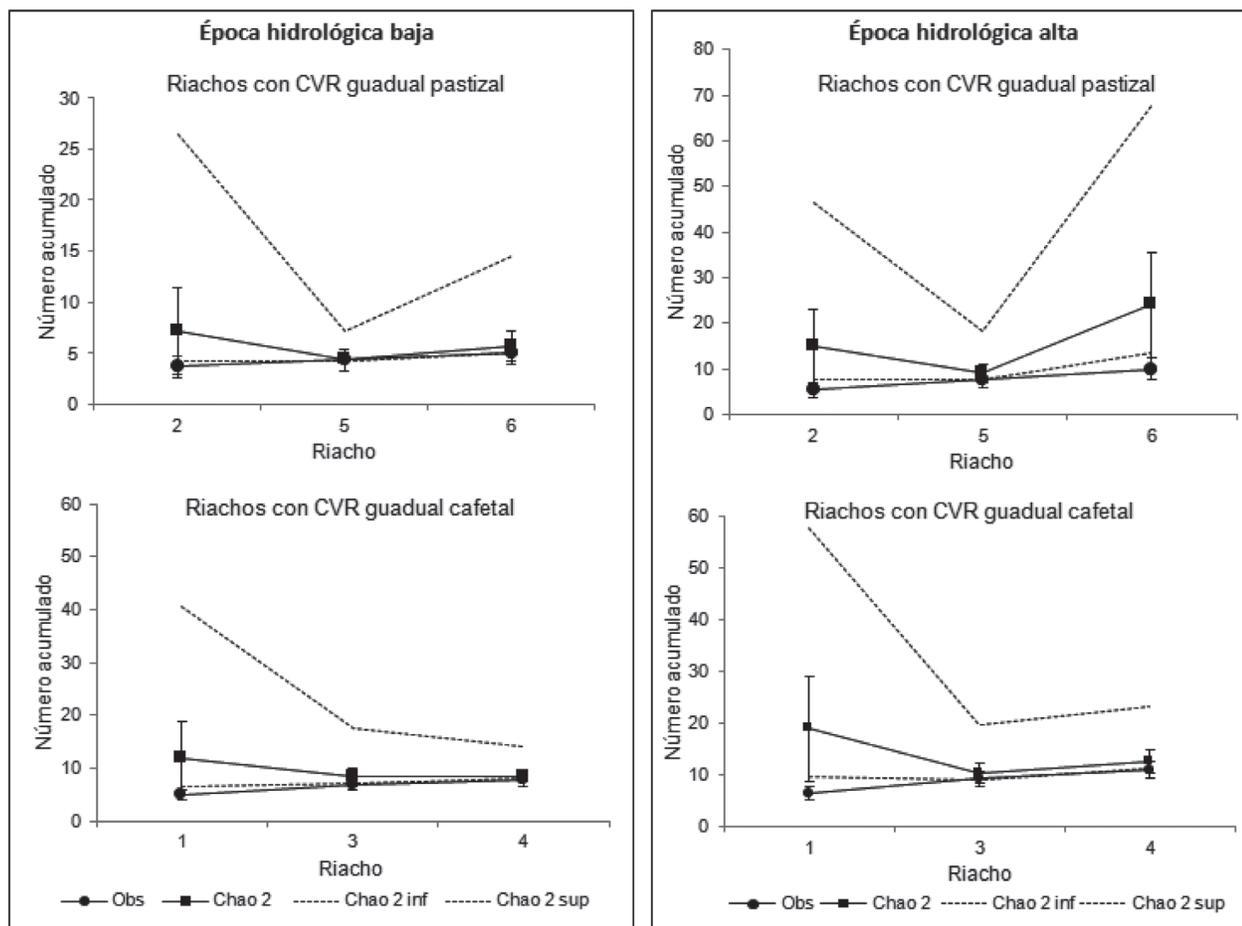


Figura 2. Curvas de acumulación de especies por riachos de acuerdo con el tipo de cobertura vegetal riparia y el período hidrológico. Observado (Obs); media Chao2 (Chao 2); límite inferior del intervalo de confianza 95% de Chao2 (Chao 2 inf); límite superior del intervalo de confianza 95% de Chao2 (Chao 2 sup). Las barras verticales denotan la desviación estándar del valor observado y del estimador Chao2.

todos los riachos con CVR gradual cafetal (riachos 1, 3 y 4) el esfuerzo de muestreo fue suficiente para representar la riqueza real de estos lugares, pues se observó el traslape de las barras de error de la desviación estándar del estimador Chao2 con las barras de error de la desviación estándar de las especies observadas (**Figura 2**). En la época hidrológica alta se observó que en todos los riachos con CVR gradual pastizal (riachos 2, 5 y 6) el esfuerzo de muestreo fue suficiente para representar la riqueza real. En los riachos con CVR gradual cafetal (riachos 3 y 4) el esfuerzo de muestreo fue suficiente para representar la riqueza real, lo que no se dio con la muestra del riacho 1, pues el valor de la desviación estándar del límite inferior del estimador Chao2 (8,81) fue mayor al valor de la desviación estándar del límite superior de las especies observadas (7,96) (**Figura 2**).

Abundancia. En total se colectaron 951 peces pertenecientes a doce especies, once géneros, seis familias y tres órdenes.

En el período hidrológico de nivel de agua bajo se colectaron 420 individuos pertenecientes a diez especies. *P. caliensis*, *A. caucanus* y *C. boquillae* fueron las especies menos abundantes, mientras que *H. boquiae*, *B. caucanus* y *P. reticulata* fueron las más abundantes. Por otra parte, en el período hidrológico de nivel de agua alto se colectaron 531 individuos pertenecientes a doce especies; *A. caucanus*, *C. fischeri* y *P. caliensis* fueron las especies menos abundantes, mientras que *B. caucanus*, *H. boquiae* y *P. reticulata* fueron las más abundantes (**Figura 3, Tabla 2**).

Riqueza. En el período hidrológico de nivel de agua bajo, en los riachos con CVR de gradual pastizal, el valor más bajo de riqueza se presentó en el riacho 2P y el más alto en los riachos 6P y 5G. Por otra parte, en las CVR de gradual cafetal el valor más bajo fue el de los riachos 4G y 3C y el más alto el de los riachos 1G y 1C (Tabla 3).

Tabla 2. Especies y sus abundancias por tipo de CVR y por período hidrológico

CVR	Período hidrológico											
	Nivel de agua bajo						Nivel de agua alto					
	Gradual		Gradual		Gradual		Gradual		Gradual		Gradual	
Riacho	2G	5G	6G	1G	3G	4G	2G	5G	6G	1G	3G	4G
<i>Astyanax aurocaudatus</i> (Eigenmann, 1913)				8	11				7	3	12	1
<i>Brycon henni</i> (Eigenmann, 1913)								10				3
<i>Bryconamericus caucanus</i> (Eigenmann, 1913)	34	1	1	4		7	39	1	4			1
<i>Hemibrycon boquiae</i> (Eigenmann, 1913)					6				10		11	
<i>Ancistrus caucanus</i> (Fowler, 1943)				2								
<i>Astrolepus grixalvii</i> (Humboldt, 1805)					3				1		11	1
<i>Cetopsorhamdia boquillae</i> (Eigenmann, 1922)			1	2						1		1
<i>Chaetostoma fischeri</i> (Steindachner, 1879)									1			
<i>Trichomycterus chapmani</i> (Eigenmann, 1912)	3	2	3	4	3	5	6	1	4	4	2	12
<i>Poecilia caucana</i> (Steindachner, 1880)		2										
<i>Poecilia reticulata</i> (Peters, 1859)	19	41		18			8	9		2	3	2
<i>Priapichthys caliensis</i> (Eigenmann & Henn, 1916)						1						3
CVR	Pastizal			Cafetal			Pastizal			Cafetal		
Riacho	2P	5P	6P	1C	3C	4C	2P	5P	6P	1C	3C	4C
<i>A. aurocaudatus</i>			1	10	8	6				1	13	
<i>B. henni</i>												5
<i>B. caucanus</i>		9		1		4		38	2			
<i>H. boquiae</i>					16	34			1		4	69
<i>A. caucanus</i>				1								1
<i>A. grixalvii</i>					5	8					9	9
<i>C. boquillae</i>			2	4				4		2		
<i>C. fischeri</i>										1		
<i>T. chapmani</i>			6	6		6		3	5	7		6
<i>P. caucana</i>		41						43				
<i>P. reticulata</i>	4	53	2	12			40	88	4	1	1	
<i>P. caliensis</i>												

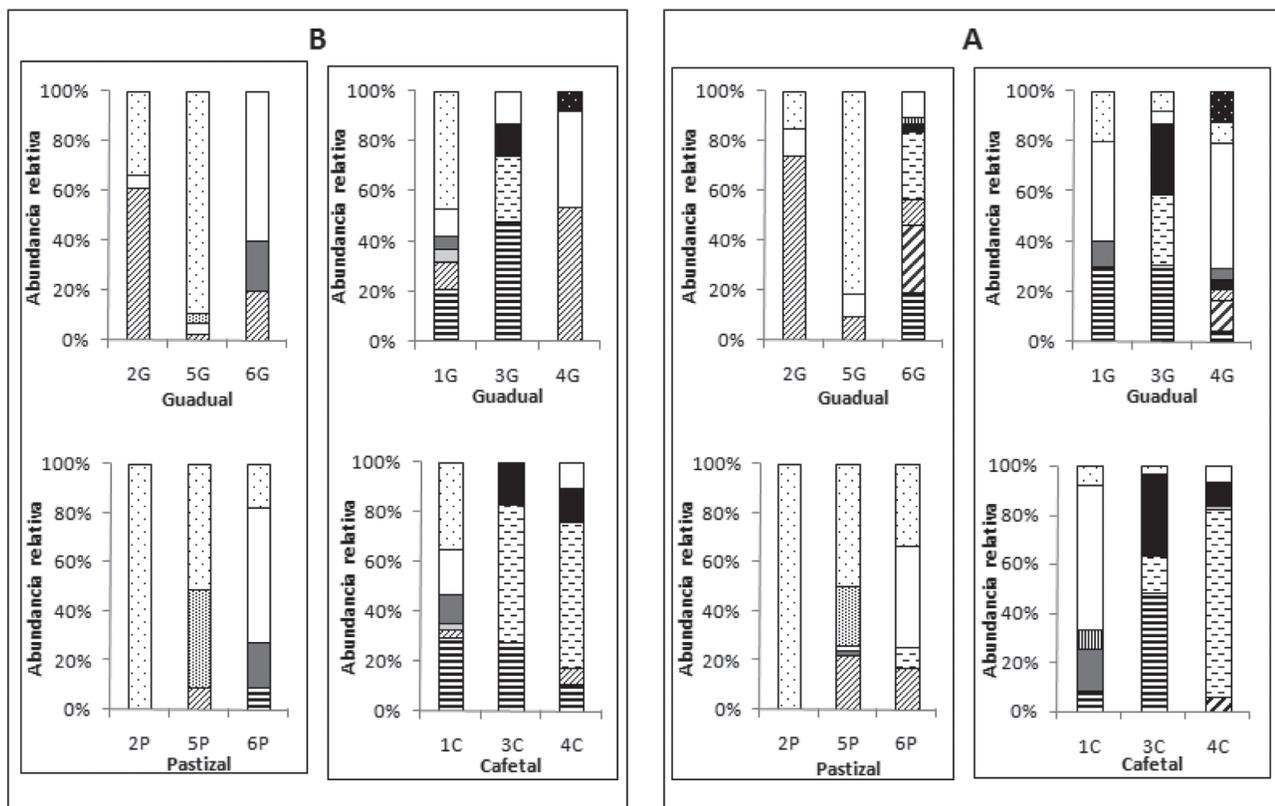


Figura 3. Abundancias relativas de las especies por período hidrológico: nivel de agua bajo (B) y nivel de agua alto (A), por tipo de CVR.

En el período hidrológico de nivel de agua alto, en los riachos con CVR de guadual pastizal el valor más bajo de riqueza se presentó en el riacho 2P y el más alto en los riachos 6G y 5P. En las CVR de guadual cafetal, a su vez, el valor más bajo se presentó en el riacho 3C y el más alto en el riacho 4G (Tabla 3).

Equidad. En el período hidrológico de nivel de agua bajo, en los riachos con CVR de guadual pastizal el valor más bajo de equidad se presentó en el riacho 2P y el más alto en el riacho 6G. Por otra parte, en las CVR de guadual cafetal el valor más bajo se dio en los riachos 4G, 4C y 1C y el más alto en los riachos 3G y 3C (Tabla 3).

En el período hidrológico de nivel de agua alto, en los riachos con CVR de guadual pastizal el valor más bajo de equidad se presentó en el riacho 2P y el más alto en los riachos 6G y 5P. En las CVR de guadual cafetal, a su vez, el valor más bajo fue el del riacho 4C y el más alto el de los riachos 1G y 3G (Tabla 3).

Dominancia

En el período hidrológico de nivel de agua bajo, en los riachos con CVR de guadual pastizal el valor más bajo de dominancia se registró en los riachos 5P, 6P y 6G y el más alto en el riacho 2P. Por otra parte, en las CVR de guadual cafetal el valor más bajo se presentó en los riachos 1G, 1C y 3G y el más alto en los riachos 3C, 4G y 4C (Tabla 3).

En el período hidrológico de nivel de agua alto, en los riachos con CVR de guadual pastizal el valor más bajo de dominancia fue el del riacho 6G y el más alto el del riacho 2P. En las CVR de guadual cafetal, a su vez, el valor más bajo se registró en los riachos 1G, 3G y 4G y el más alto en el riacho 4C (Tabla 3).

Diversidad

En el período hidrológico de nivel de agua bajo, en los riachos con CVR de guadual pastizal el valor más bajo de

diversidad se presentó en el riacho 2P y el más alto en el riacho 6P. Por otra parte, en las CVR de guadual cafetal el valor más bajo fue el del riacho 4G y el más alto el de los riachos 1G y 1C (Tabla 3).

En el período hidrológico de nivel de agua alto, en los riachos con CVR de guadual pastizal el valor más bajo de equidad se registró en el riacho 2P y el más alto en los riachos 6G, 5P y 6P. En las CVR de guadual cafetal, a su vez, el valor más bajo se registró en el riacho 4G y el más alto en los riachos 1G y 1C (Tabla 3).

ANOVA

Respecto a la prueba de Cochran (Tabla 4), se encontró que los datos analizados presentaron homogeneidad de varianzas ($p > 0,05$). El análisis de varianza ANOVA de dos vías evidenció que en la estructura de la comunidad no se registraron diferencias estadísticamente significativas ($p > 0,05$), ni entre los tipos de CVR estudiados ni entre los períodos hidrológicos (Tabla 4, Figura 4).

Los valores de riqueza, equidad y diversidad en las CVR de guadual pastizal fueron menores respecto a los valores

de estos índices para las CVR de guadual cafetal. Por otra parte, como era lo esperado, la dominancia presentó un patrón inverso (Figura 4).

Análisis de la dieta de la comunidad de peces

De los 951 peces colectados, se examinaron 506 contenidos gastrointestinales, 241 pertenecientes al período hidrológico de nivel de agua bajo y 265 del período hidrológico de nivel de agua alto.

Coefficiente de vacuidad

Se encontró que en el período hidrológico de nivel de agua bajo este coeficiente fue mayor; se hallaron 17 estómagos vacíos, equivalentes al 7,1%, mientras que en el período hidrológico de nivel de agua alto se encontraron tan sólo 4 estómagos vacíos, equivalentes al 1,5%.

Origen del ítem alimentario y asignación de categorías tróficas

En total se identificaron 65 ítems alimentarios, pertenecientes a 7 Filos, 23 órdenes y 49 familias. La mayoría de los ítems

Tabla 3. Índices ecológicos de la comunidad de peces por tipo de CVR y por período hidrológico (nivel de agua bajo/ nivel de agua alto)

CVR	Período hidrológico bajo						Período hidrológico alto					
	Guadual			Guadual			Guadual			Guadual		
Riacho	2G	5G	6G	1G	3G	4G	2G	5G	6G	1G	3G	4G
n	56	46	5	38	23	13	53	11	37	10	39	24
R	3	4	3	6	4	3	3	3	7	4	5	8
J'	0,8	0,3	0,9	0,8	0,9	0,8	0,7	0,5	0,9	0,9	0,9	0,8
D'	0,5	0,8	0,4	0,3	0,3	0,4	0,6	0,7	0,2	0,3	0,3	0,3
H'	0,8	0,5	1,0	1,5	1,2	0,9	0,8	0,6	1,7	1,3	1,4	1,6
CVR	Pastizal			Cafetal			Pastizal			Cafetal		
	2P	5P	6P	1C	3C	4C	2P	5P	6P	1C	3C	4C
n	4	103	11	34	29	58	40	176	12	12	27	90
R	1	3	4	6	3	5	1	5	4	5	4	5
J'	0	0,8	0,8	0,8	0,9	0,8	0	0,7	0,9	0,8	0,8	0,5
D'	1,0	0,4	0,4	0,3	0,4	0,4	1,0	0,4	0,3	0,4	0,4	0,6
H'	0	0,9	1,2	1,5	1,0	1,2	0	1,2	1,2	1,2	1,1	0,8

Individuos (n); riqueza (R); equidad (J'); dominancia (D') y diversidad (H')

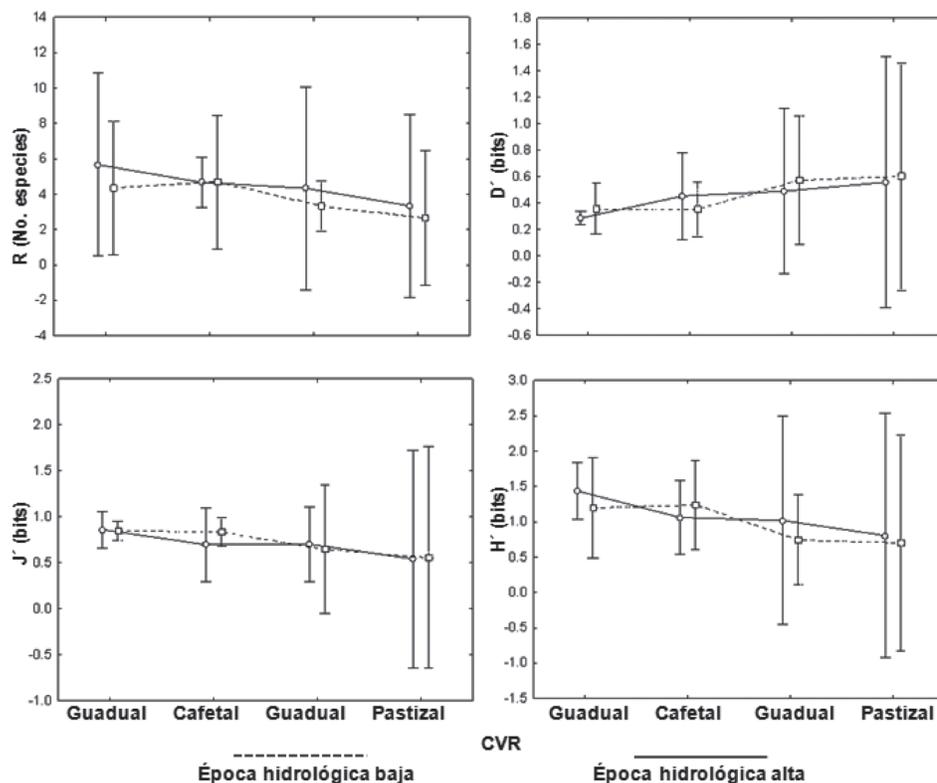


Figura 4. Análisis de varianza (ANOVA) de dos vías. Riqueza (R); equidad (J'); dominancia (D') y diversidad (H') para el período hidrológico de nivel de agua bajo y alto. Las barras verticales denotan los intervalos de confianza al 0,95.

Tabla 4. Prueba de homogeneidad de varianzas y ANOVA de dos vías para los índices ecológicos por tipo de CVR y por período hidrológico

Efecto	Índice ecológico	Prueba de homogeneidad de varianzas		ANOVA de dos vías			
		p Cochran	SS	GL	MS	F	p
CVR:	R	0,25	1,46	3	0,49	0,18	0,91
Guadual	Error		43,33	16	2,71		
aastizal y	H'	0,32	0,18	3	0,06	0,34	0,79
Guadual	Error		3,00	16	0,19		
cafetal.	D'	0,37	0,03	3	0,01	0,22	0,88
Período	Error		0,79	16	0,05		
hidrológico:	J'	0,39	0,03	3	0,01	0,14	0,94
Nivel de agua bajo y alto	Error		1,21	16	0,07		

R riqueza; H' diversidad; D' dominancia y J' equidad. SS suma de cuadrados; GL grados de libertad; MS media de cuadrados; F Estadístico F y p valor

pudo ser identificada a nivel taxonómico de familia; estos ítems fueron clasificados en cinco categorías: invertebrados de origen autóctono y de origen terrestre, material alóctono vegetal, detrito y algas (**Figura 5**).

Índice de importancia alimentaria (IAi)

La estimación de este índice por riacho y por período hidrológico, mostró que existen diferencias en cuanto a la proporción consumida por categoría trófica, pero las tendencias en el consumo de categorías tróficas son similares por tipo de CVR y por período hidrológico (**Figura 5**).

En las CVR 2G, 5G y 6G los peces mostraron el mismo patrón de consumo: los invertebrados terrestres y el material vegetal terrestre consumidos fueron menores en el período de nivel de agua bajo y mayores en el período de nivel de agua alto, mientras que los invertebrados acuáticos, las algas y el detrito consumido presentaron el patrón inverso al descrito. Por otra parte, en los riachos 2P, 5P y 6P, la

tendencia en la mayoría de los casos fue un menor consumo de invertebrados terrestres y acuáticos en el período de nivel de agua bajo y un mayor consumo en el período de nivel de agua alto. Con respecto al consumo de material vegetal alóctono, algas y detrito, el patrón fue inverso al descrito anteriormente. Fue notorio que las algas fueron la categoría trófica menos consumida, presente sólo en los riachos con CVR de pastizal 2G y 5P en el período hidrológico de aguas bajas (**Figura 5**).

En las CVR 1G, 3G y 4G los peces mostraron el mismo patrón de consumo de categorías tróficas. En la mayoría de los casos, los invertebrados terrestres, los acuáticos y el material vegetal terrestre consumidos fueron menores en el período de nivel de agua bajo y mayores en el período de nivel de agua alto, mientras que el detrito presentó un patrón inverso al descrito. Por otra parte, en los riachos 1C, 3C y 4C, la tendencia en la mayoría de los casos fue un menor consumo de invertebrados acuáticos y detrito en el período de nivel de agua bajo y un mayor consumo en

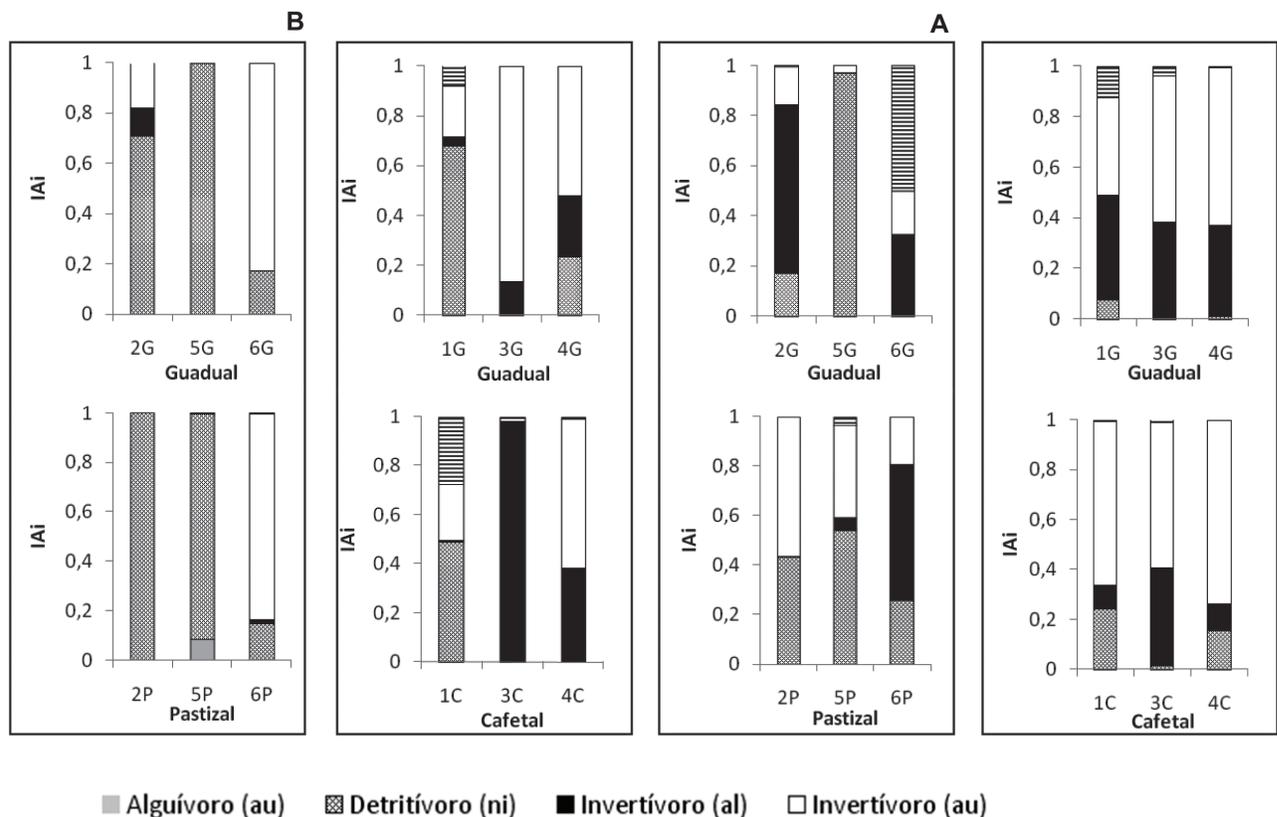


Figura 5. Índice de importancia alimentaria (IAi) de los peces por tipo de CVR para el período hidrológico de nivel de agua bajo (B) y alto (A). Los colores corresponden a los hábitos alimentarios de la comunidad íctica y la fuente de origen de los ítems consumidos: autóctona (au), alóctona (al) y no identificada (ni).

Tabla 5. Coeficiente de correlación múltiple (r) y Coeficiente de determinación (r²) de las especies que no cambiaron de hábito alimentario por tipo de CVR

Período hidrológico	Especie	N	LT (Min-Max)	CVR	CT	r	r ²
Bajo	<i>P. reticulata</i>	10	22,7 - 41,68	2G	DET	1,0000000	1,0000000
		4	23,64 - 28,32	2P			
	<i>P. caucana</i>	2	21,00 - 24,92	5G	DET	0,9999993	0,9999986
	<i>P. reticulata</i>	10	15,22 - 39,72	5P			
		10	13,3 - 24,00	5G	DET	1,0000000	1,0000000
	<i>C. boquillae</i>	10	13,60 - 40,10	5P			
		1	77,00 - 77,00	6G	INA	0,9907864	0,9816576
	<i>T. chapmani</i>	2	56,76 - 59,52	6P			
		3	53,40 - 94,40	6G	INA	0,9950669	0,9901582
	<i>A. aurocaudatus</i>	6	45,00 - 76,50	6P			
		8	32,00 - 52,92	1G	HER	0,9994685	0,9989374
	<i>A. caucanus</i>	10	37,00 - 49,62	1C			
		2	56,58 - 56,58	1G	DET	1,0000000	1,0000000
	<i>C. boquillae</i>	1	59,00 - 59,00	1C			
		2	59,30 - 68,00	1G	INA	0,9954052	0,9908314
	<i>P. reticulata</i>	4	61,00 - 79,24	1C			
		10	19,00 - 31,70	1G	DET	0,9999964	0,9999928
	<i>T. chapmani</i>	10	25,74 - 35,32	1C			
		4	40-50 - 92,00	1G	INA	0,9996528	0,9993057
	<i>A. aurocaudatus</i>	6	44,32 - 129,72	1C			
10		20,28 - 59,82	3G	INA	0,9027070	0,8148800	
Alto	<i>P. reticulata</i>	8	34,00 - 51,00	3C			
		3	21,52 - 42,00	3G	DET	0,7006900	0,4909665
	<i>P. reticulata</i>	1	28,00 - 28,00	3C			
		9	14,00 - 24,42	5G	DET	0,9977255	0,9954562
	<i>H. boquiae</i>	10	15,00 - 40,42	5P			
		10	53,00 - 94,62	6G	INT	0,9938516	0,9877409
	<i>B. caucanus</i>	1	51,78 - 51,78	6P			
		4	54,60 - 80,00	6G	INT	0,6444675	0,4153383
	<i>T. chapmani</i>	2	48,22 - 70,00	6P			
		4	66,00 - 101,82	6G	INA	0,9313749	0,8674592
	<i>A. aurocaudatus</i>	5	32,24 - 92,30	6P			
		3	40,62 - 45,32	1G	HER	0,9000703	0,8101266
	<i>C. boquillae</i>	1	40,00 - 40,00	1C			
		1	49,84 - 49,84	1G	INA	0,9821925	0,9647022
	<i>A. grixalvii</i>	2	54,34 - 64,52	1C			
		10	24,82 - 91,18	3G	INA	0,9543911	0,9108623
	<i>H. boquiae</i>	9	39,92 - 139,00	3C			
		10	54,82 - 91,82	3G	INT	0,9602583	0,9220959
	<i>B. henni</i>	4	64,22 - 81,92	3C			
		3	77,82 - 85,62	4G	INT	0,6680919	0,6318733
<i>A. grixalvii</i>	5	67,12 - 83,32	4C				
	1	64,42 - 64,42	4G	INA	0,9993151	0,9986306	
<i>T. chapmani</i>	9	30,22 - 92,54	4C				
	10	40,00 - 123,22	4G	INA	0,7833301	0,6136060	
		6	27,78 - 73,54	4C			

Número de estómagos analizados (N); LT longitud total (mm); Categoría trófica (CT); Coeficiente de correlación múltiple (r); Coeficiente de determinación(r²); (IAi).

Tabla 6. Coeficiente de correlación múltiple (r) y Coeficiente de determinación (r²) de las especies que cambiaron de hábito alimentario por tipo de CVR

Período hidrológico	Especie	N	LT (Min-Max)	CVR	CT	r	r ²
Bajo	<i>B. caucanus</i>	4	41,70 - 71,00	1G	INT	0,6602051	0,4358708
		1	76,48 - 76,48	1C	DET		
	<i>B. caucanus</i>	1	38,90 - 38,90	5G	INT	0,2977048	0,0886282
		9	47,80 - 74,00	5P	ALG		
	<i>H. boquiae</i>	6	50,9 - 60,50	3G	INA	0,1151226	0,0132532
		10	50,00 - 11,45	3C	INT		
	<i>B. caucanus</i>	7	21,28 - 56,20	4G	INA	0,4109366	0,1688689
		4	50,42 - 104,72	4C	INT		
	<i>T. chapmani</i>	5	17,30, 45,00	4G	INA Y DET	0,4642857	0,2155612
		6	44,62 - 93,44	4C	INA		
Alto	<i>T. chapmani</i>	1	48,52 - 48,52	5G	DET	0,1922246	0,0369503
		3	67,42 - 86,28	5P	INA		
	<i>P. reticulata</i>	8	23,00 - 37,22	2G	DET	0,4732006	0,2239188
		10	11,00 - 33,00	2P	INA		
	<i>P. reticulata</i>	2	20,82 - 25,12	1G	DET	0,3750000	0,1406250
		1	20,00 - 20,00	1C	INA		
	<i>T. chapmani</i>	4	26,22 - 136,00	1G	INT	0,0146929	0,0002159
		7	45,52 - 113,52	1C	INA		
	<i>A. aurocaudatus</i>	10	27,42 - 63,84	3G	HER	0,4295958	0,1845526
		10	18,92 - 60,00	3C	INA		

Número de estómagos analizados (N); LT longitud total (mm); Categoría trófica (CT); Coeficiente de correlación múltiple (r); Coeficiente de determinación (r²).

el período de nivel de agua alto. Con respecto al consumo de invertebrados terrestres y material vegetal alóctono, el patrón fue inverso al descrito (**Figura 5**).

Se observó que los hábitos alimentarios parecen variar en función del tipo de CVR vecina, es decir, la comunidad íctica del guadual junto al pastizal presenta hábito alimentario dominante detritívoro, mientras que la comunidad íctica del guadual junto al cafetal tiene un hábito alimentario dominante invertívoro. Esto quiere decir que la oferta alimentaria de una determinada CVR, como es el caso del guadual, parece cambiar dependiendo de la cobertura vecina, como es el caso del pastizal o del cafetal (**Figura 5**).

* Coeficiente de correlación múltiple (r) y Coeficiente de determinación (r²)

Los coeficientes r y r² evidenciaron que en la mayoría de las especies no existió variación del hábito alimentario de acuerdo con el tipo de CVR; es decir, 11 casos de 16 (68,7%) no presentaron cambios en su preferencia alimentaria para

el período hidrológico de nivel de agua bajo (**Tabla 5**). Así mismo, para el período hidrológico de nivel de agua alto, los coeficientes r y r² mostraron que en la mayoría de las especies, es decir, en 12 casos de 17, no existió variación del hábito alimentario de acuerdo con el tipo de CVR (70,6%) (**Tabla 6**). Por otra parte, la proporción de especies que cambiaron de hábito alimentario dependiendo del CVR fue menor: en el período hidrológico de nivel de agua bajo se presentaron 5 casos de 16 (31,3%) y en el período hidrológico alto 5 de 17 (29,4%) (**Tabla 6**).

Al realizar la comparación por período hidrológico, se encontró que en la mayoría de las especies, es decir, en 22 casos de 35, no hubo cambio de hábito alimentario (62,9%) (**Tabla 7**). Por otra parte, el 37,1% de las especies, esto es, 13 casos de 35, sí cambiaron de hábito alimentario (**Tabla 8**).

Análisis de Correspondencia Canónica. El ACC a nivel de comunidad realizado para el período hidrológico de nivel de agua bajo mostró que la variabilidad de los datos fue explicada en el 82,45%. Este análisis evidenció que la mayoría de las comunidades ícticas no presentaron variaciones de sus hábitos

Tabla 7. Coeficiente de correlación múltiple (r) y Coeficiente de determinación (r²) de las especies que no cambiaron de hábito alimentario por período hidrológico

CVR	especie	Período hidrológico bajo		Período hidrológico alto		CT	r	r ²
		N	LT (Min - Max)	N	LT (Min - Max)			
2G	<i>B. caucanus</i>	10	25,82 - 78,70	10	21,82 - 71,00	INT	0,9491115	0,9008127
	<i>P. reticulata</i>	10	22,7 - 41,68	8	23,00 - 37,22	DET	0,9999998	0,9999995
5G	<i>T. chapmani</i>	2	70,80 - 126,40	1	48,52 - 48,52	DET	0,9635255	0,9283814
	<i>P. reticulata</i>	10	13,3 - 24,00	9	14,00 - 24,42	DET	0,9635255	0,9283814
5P	<i>P. caucana</i>	10	15,22 - 39,72	10	16,00 - 44,32	DET	0,9632084	0,9277704
	<i>P. reticulata</i>	10	13,60 - 40,10	10	15,00 - 40,42	DET	0,9999999	0,9999999
6G	<i>T. chapmani</i>	3	53,40 - 94,40	4	66,00 - 101,82	INA	0,9987816	0,9975646
6P	<i>T. chapmani</i>	6	45,00 - 76,50	5	32,24 - 92,30	INA	0,9488123	0,9002448
	<i>P. reticulata</i>	2	16,36 - 23,00	4	21,52 - 44,44	DET	0,9997035	0,9994070
1G	<i>A. aurocaudatus</i>	8	32,00 - 52,92	3	40,62 - 45,32	HERB	0,9123372	0,8323592
	<i>C. boquillae</i>	2	59,30 - 68,00	1	49,84 - 49,84	INA	0,9823389	0,9649896
	<i>P. reticulata</i>	10	19,00 - 31,70	2	20,82 - 25,12	DET	0,8744088	0,7645908
1C	<i>A. aurocaudatus</i>	10	37,00 - 49,62	1	40,00 - 40,00	HERB	0,9981089	0,9962213
	<i>C. boquillae</i>	4	61,00 - 79,24	2	54,34 - 64,52	INA	0,9949080	0,9898419
	<i>T. chapmani</i>	6	44,32 - 129,72	7	45,52 - 113,52	INA	0,9783248	0,9571194
3G	<i>A. grivalvii</i>	3	109,26 - 117,94	10	24,82 - 91,18	INA	0,9269222	0,8591847
	<i>T. chapmani</i>	3	26,50 - 101,00	2	73,72 - 91,42	INA	0,9976867	0,9953787
3C	<i>A. aurocaudatus</i>	8	34,00 - 51,00	10	18,92 - 60,00	INA	0,8879388	0,7884353
	<i>H. boquiae</i>	10	50,00 - 114,5	4	64,22 - 81,92	INT	0,9553695	0,9127309
4G	<i>P. caliensis</i>	1	31,08 - 31,08	3	27,00 - 32,56	DET	0,9688220	0,9386161
4C	<i>A. grivalvii</i>	8	41,00 - 91,20	9	30,22 - 92,54	INA	0,9993151	0,9986306
	<i>T. chapmani</i>	6	44,62 - 93,44	6	27,78 - 73,54	INA	0,8653224	0,7487829

Número de estómagos analizados (N); LT longitud total (mm); Categoría trófica (CT); Coeficiente de correlación múltiple (r); Coeficiente de determinación (r²)

alimentarios de acuerdo con el tipo de CVR (66,7%). Quiere decir esto que las comunidades de peces de cuatro de seis riachos no presentaron cambios (**Figura 6**). Se observó, así mismo, la conformación de tres agrupaciones: i) el grupo constituido por las comunidades de peces de los riachos 6G, 6P, 3G, 4G y 4C, las cuales consumieron principalmente invertebrados de origen acuático; ii) el grupo conformado por las comunidades de peces de los riachos 2G, 2P, 5G, 5P y 1G, las cuales consumieron principalmente detrito; y iii) el grupo integrado por la comunidad de peces del riacho 3C, la cual consumió principalmente invertebrados de origen terrestre (**Figura 6**).

Por otra parte, el ACC realizado para el período hidrológico de nivel de agua alto mostró que la variabilidad de los datos fue explicada en un 82,70%. Este análisis evidenció que tres comunidades ícticas cambiaron de hábitos alimentarios por tipo de CVR (50%), mientras que las tres comunidades restantes (50%) no presentaron variaciones de sus hábitos alimentarios. Estos resultados indican que durante el período

hidrológico de nivel de agua alto hay un incremento de las comunidades ícticas que cambian de hábito alimentario (50%), que es mayor que en el caso de las comunidades ícticas del período hidrológico de nivel de agua bajo que también cambian de hábito alimentario (33,3%) (**Figura 7**). Se observó, igualmente, la conformación de cuatro agrupaciones: i) el grupo constituido por las comunidades de peces de los riachos 2P, 1C, 3C, 3G, 4G y 4C, que consumieron principalmente invertebrados de origen acuático; ii) el grupo conformado por la comunidad de peces de los riachos 5G y 5P, la cual en su mayoría consumió detrito; iii) el grupo integrado por las comunidades de peces de los riachos 2P y 6P, las cuales consumieron mayoritariamente invertebrados de origen terrestre; y iv) el grupo constituido por la comunidad de peces del riacho 6G, la cual consumió principalmente material vegetal de origen terrestre (**Figura 7**). Respecto a la comparación por período hidrológico de los ACC, se encontró que la mayoría de las comunidades ícticas —siete de doce— cambiaron de hábito alimentario (75%) (**Figuras 6 y 7**).

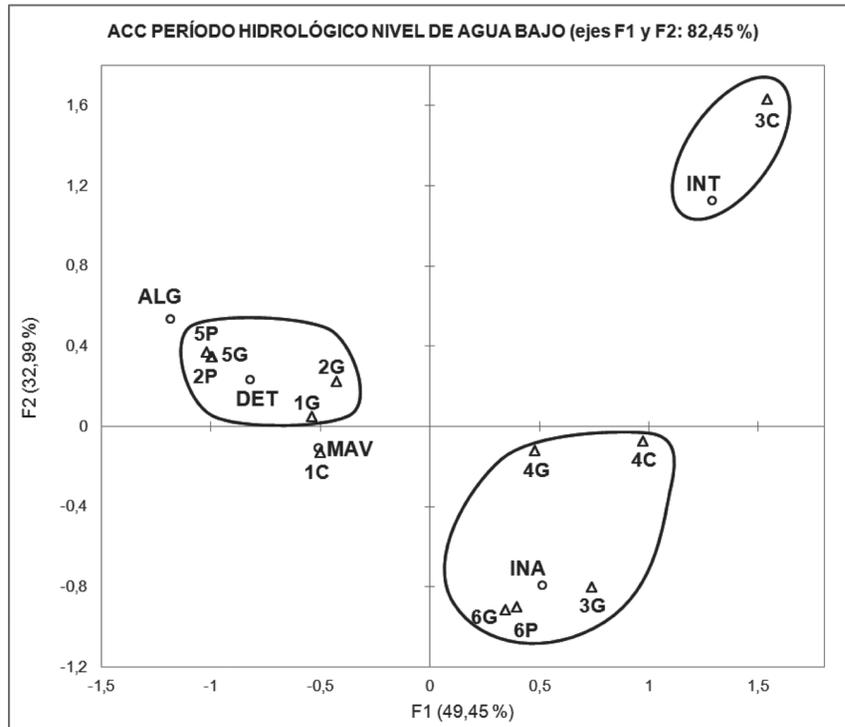


Figura 6. Análisis de Correspondencia Canónica de las CVR y las categorías tróficas para el período hidrológico de nivel de agua bajo

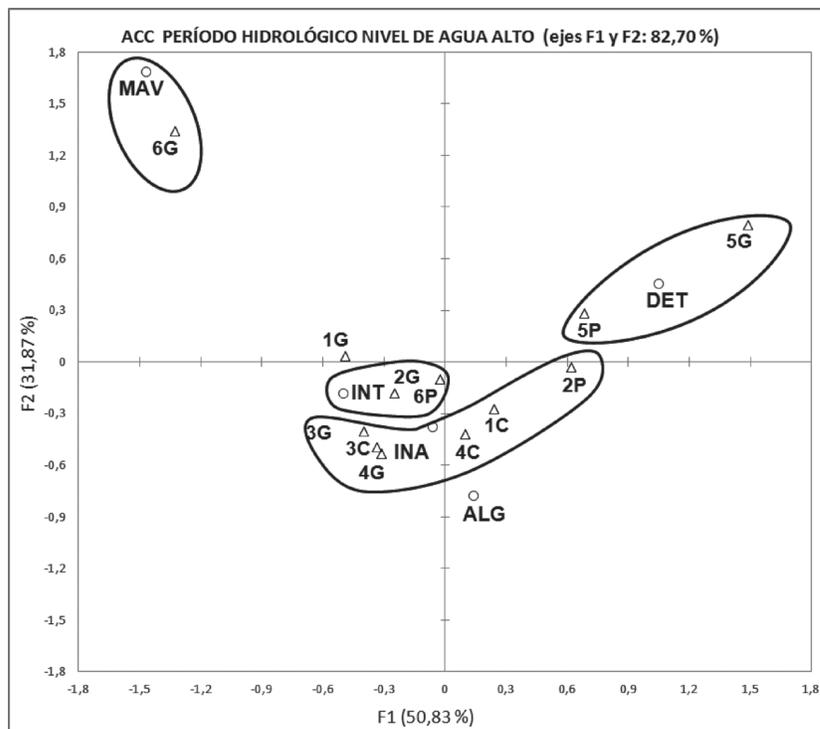


Figura 7. Análisis de Correspondencia Canónica de las CVR y las categorías tróficas para el período hidrológico de nivel de agua alto

Tabla 8. Coeficiente de correlación múltiple (r) y Coeficiente de determinación (r²) de las especies que cambiaron de hábito alimentario por período hidrológico

CVR	Especie	Período hidrológico bajo			Período hidrológico alto			r	r ²
		N	LT (Min - Max)	CT	N	LT (Min - Max)	CT		
2G	<i>T. chapmani</i>	3	29,5 - 82,50	INT	6.0	31,82 - 106,72	INA	0,2783809	0,0774959
2P	<i>P. reticulata</i>	4	23,64 - 28,32	INA	10.0	11,00 - 33,00	DET	0,4725945	0,2233456
5G	<i>B. caucanus</i>	1	38,90 - 38,90	DET	1.0	48,42 - 48,42	INT	0,2500000	0,0625000
5P	<i>B. caucanus</i>	9	47,80 - 74,00	DET	10.0	30,26 - 91,00	ALG	0,6340614	0,4020338
6G	<i>B. caucanus</i>	1	68,50 - 68,50	INT	4.0	54,60 - 80,00	DET	0,3672943	0,1349051
1G	<i>T. chapmani</i>	4	40-50 - 92,00	INT	4.0	26,22 - 136, 00	INA	0,1693207	0,0286695
1C	<i>P. reticulata</i>	10	25,74 - 35,32	INA	1.0	20,00 - 20,00	DET	0,2438867	0,0594807
3G	<i>A. aurocaudatus</i>	10	20,28 - 59,82	HERB	10	27,42 - 63,84	INA	0,3232973	0,1045211
	<i>H. boquiae</i>	6	50,9 - 60,50	INT	10	54,82 - 91,82	INA	0,4505317	0,2029788
3C	<i>A. grixalvii</i>	5	44,22 - 88,00	INA	9	39,92 - 139,00	INT	0,2214629	0,0490458
4G	<i>B. caucanus</i>	7	21,28 - 56,20	INT	1	69,00 - 69,00	INA	0,2141353	0,0458539
	<i>T. chapmani</i>	5	17,30, 45,00	INA	10	40,00 - 123,22	INA Y DET	0,5953141	0,3543989
4C	<i>H. boquiae</i>	10	43,42 - 104,72	INT E INA	10	45,22 - 104,24	INT	0,7223895	0,5218466

Número de estómagos analizados (N); LT longitud total (mm); Categoría trófica (CT); Coeficiente de correlación múltiple (r); Coeficiente de determinación (r²).

Tabla 9. Convenciones y códigos asignados para el Análisis de Correspondencia Canónico (ACC)

Δ CVR y riacho (finca)	○ Categorías tróficas
1G: Guadual (Santa Bárbara)	ALG: Algas
1C: Cafetal (Santa Bárbara)	DET: Detrito
2G: Guadual (Tierra Labrantía)	INA: Invertebrados acuáticos
2P: Pastizal (Tierra Labrantía)	INT: Invertebrados terrestres
3G: Guadual (La Sonora)	MAV: Material vegetal
3C: Cafetal (La Sonora)	
4G: Guadual (El Descanso)	
4C: Cafetal (El Descanso)	
5G: Guadual (El Porvenir)	
5P: Pastizal (El Porvenir)	
6G: Guadual (La Comarca)	
6P: Pastizal (La Comarca)	

los riachos se representan los valores reales de la riqueza (Figura 2).

En relación con el análisis de los índices ecológicos, no se hallaron diferencias significativas en ninguno de los índices ecológicos cuando fueron comparados entre tipos de CVR o entre períodos hidrológicos (Tabla 4, Figura 3), lo cual indica que la variación dentro de los tipos de CVR y dentro de los períodos hidrológicos es mayor que entre éstos. Por este motivo, las interpretaciones de los resultados se realizarán en función de la tendencia matemática observada en cada índice por tipo de cobertura y por período hidrológico.

Abundancia

La especie más abundante fue la especie introducida *P. reticulata*. Los mayores valores de abundancia se encontraron en las CVR guadual (2G y 5G) y pastizal (2P, 5G) en los dos períodos hidrológicos.

Discusión

Descripción de la estructura de la comunidad de peces

Curvas de acumulación de especies

Se evidenció la eficiencia del método de electropesca en estos ambientes, según las curvas de esfuerzo de muestreo, pues de acuerdo con el estimador Chao2 en la mayoría de

P. reticulata presenta reproducción ovovivípara, por lo cual invierte más en reproducción que en crecimiento, para poder compensar la competencia interespecífica y las presiones que se dan en ambientes fluctuantes (22). Los guaduales de la zona andina colombiana se encuentran muy intervenidos debido al aprovechamiento no técnico, lo cual afecta su acción reguladora y el efecto de equilibrio ecológico (23). Por otra parte, los pastizales son ecosistemas dinámicos, pues están expuestos a diferentes perturbaciones como la sequía,

la quema y la herbivoría (24). Probablemente, en las CVR de guadual y de pastizal existe un ambiente más fluctuante y por ende allí se presentan las más altas abundancias de *P. reticulata*.

Riqueza

La ictiofauna de peces tropicales de alta montaña no es muy rica; en los Andes de América del Sur es común la presencia de bagres bentónicos insectívoros de los géneros *Astroblepus* y *Trichomycterus* (25). En el caso de Colombia se ha reportado que la riqueza íctica disminuye rápidamente en sentido altitudinal. De esta manera, si en el piedemonte orinoquense, a 400 m de altitud, hay aproximadamente 100 especies de peces, a una altitud de 1000 m no hay más de 15 especies (26). De las 12 especies colectadas en los riachos estudiados, 11 representan el 16,2% de las especies nativas y una especie (*P. reticulata*) representa el 6,7% de las especies introducidas de la ictiofauna registrada por Ortega-Lara et al., (27) para la cuenca del alto Cauca. A pesar que la riqueza de especies que se registró en esta investigación fue del 16,2% de la riqueza reportada para toda la cuenca alta del río Cauca (63.00 km²), se considera alta si la comparamos con la ictiofauna reportada para pequeños cuerpos lóticos de la región (7 y 8).

Por lo tanto, el valor de riqueza íctica encontrado en los riachos estudiados (doce especies), es un valor alto, pues corresponde a una gran proporción de la ictiofauna reportada para la cuenca del río La Vieja. En consecuencia, el número de especies halladas es representativo, si se tiene en cuenta el orden de magnitud de las corrientes muestreadas. Los ambientes acuáticos muestreados son muy valiosos, habida cuenta que alojan una riqueza íctica alta.

Equidad

Las comunidades que presentaron una distribución de abundancias más uniforme, es decir, con valores de equidad altos, generalmente fueron aquellas encontradas en los riachos 1G, 1C, 3G, 3C, 4G y 4C; estos son los riachos con tipo de CVR de guadual cafetal. Los valores más altos de equidad se asocian a las CVR guadual cafetal, pues estos ambientes al presentar una CVR de tipo arborescente y arbórea ofrecen un entorno menos hostil, por lo cual la distribución de las abundancias de las especies es más equitativa. El supuesto biológico para relacionar la estructura de la vegetación con la equidad de la comunidad de peces consiste en que la heterogeneidad de biotopos de la zona riparia permite que diferentes especies exploten estos hábitats en el período de aguas altas. A su vez, la heterogeneidad de la estructura de

la vegetación proporciona una mayor diversidad de material alóctono, ofreciendo diferentes recursos que favorecen la presencia de diversas especies con abundancias relativas similares.

Sin embargo, en el riacho 5P en el período hidrológico alto también se presentó un valor alto de equidad. En este lugar, el pastizal ha tenido más tiempo de desarrollo, representado por su altura, que era de más de 1 m. Esto igualmente ha permitido el establecimiento de una comunidad de peces en donde la distribución de las abundancias de las especies es más equitativa.

Los menores valores se asociaron a las comunidades ícticas de los riachos con CVR de pastizal, ya que estos se caracterizaron por presentar una o dos especies altamente dominantes del orden Cyprinodontiformes, el cual según (28) se asocia a riachos con escasa CVR.

Dominancia

Los valores más altos de dominancia en los dos períodos hidrológicos se presentaron en los riachos 2G (0,5/0,6), 5G (0,8/0,7) y 2P (1/1), donde la especie dominante fue *P. reticulata*. El orden de los Cyprinodontiformes del grupo Atherinomorpha es uno de los más exitosos en los hábitats dulceacuícolas, debido a que muestra una alta tolerancia a condiciones extremas (29); es probable que *P. reticulata* predomine en ecosistemas fluctuantes como el guadual y el pastizal.

Por el contrario, en los riachos 1G, 1C, 3G, 3C, 4G y 4C, los valores de dominancia variaron muy poco y siempre fueron bajos en los dos períodos hidrológicos.

Diversidad

Los riachos 2G, 2P, 5G, 5P, 6G y 6P registraron los menores valores de diversidad, mientras que en los riachos con CVR de guadual cafetal dichos valores aumentaron; esto corrobora la teoría del río como un continuo, que postula que los riachos son influenciados por la CVR (de tipo arbustivo), la cual contribuye con recursos de origen alóctono y genera una mayor oferta de hábitats (2); probablemente, en los riachos con CVR de guadual cafetal la diversidad sea mayor por la oferta de los recursos que ofrecen este tipo de ambientes.

Por otra parte, los registros de diversidad varían en relación con las condiciones ambientales (30); las variaciones del índice de diversidad pueden reflejar diferencias en la complejidad del hábitat ofertado (31). Estas afirmaciones

podrían explicar los patrones evidenciados, ya que se encontraron variaciones en los valores del índice de diversidad, dependiendo del tipo de CVR, en los dos períodos hidrológicos. En el período hidrológico de nivel de agua alta hay una mayor probabilidad de conquistar nuevos hábitats en donde la diversidad tiende a aumentar; esto probablemente es consecuencia de los nuevos hábitats que quedan disponibles para los peces.

Análisis de la dieta de la comunidad de peces

Las especies no son piezas de una máquina con propiedades constantes o fijas, más bien, las especies responden de manera diferente en diferentes lugares o momentos a los retos de la supervivencia (32). La mayoría de peces tropicales usualmente no muestran especializaciones tróficas, sino que cambian a menudo su dieta, así como sus biotopos, de acuerdo con la fluctuación de las estaciones (33). De conformidad con esto, se espera encontrar variaciones respecto a la composición y proporción del consumo de ítems alimentarios.

Coefficiente de vacuidad

Los períodos hidrológicos influyen en la disponibilidad de los recursos en los ecosistemas acuáticos. De esta manera, la mayor oferta de recursos ocurre durante el período de nivel de aguas altas, en razón de la acción del incremento en el nivel de las aguas y por la escorrentía, lo cual incrementa la oferta de recursos alóctonos en los ríos (3 y 4). Esto coincide con el coeficiente de vacuidad estimado, pues hubo un mayor porcentaje en el período hidrológico de aguas bajas que en el de aguas altas.

Índice de importancia alimentaria (IA_i)

El ítem alimentario de menor consumo fue el alga *Spirogyra*. Este ítem solamente fue encontrado en los peces colectados en los riachos 2G y 5P. Es probable que la penetración de la luz sobre estos riachos sea mayor que en el resto y que por lo tanto la oferta de este recurso sea mayor (25). Los requerimientos de luz óptima varían en las plantas acuáticas. Así, la intensidad lumínica es un factor determinante en la composición de las comunidades algales. Tal es el caso de *Spirogyra*, un alga incapaz de tolerar condiciones de escasa luz.

La mayoría de especies analizadas consumieron una cantidad menor de ítems en la período hidrológico de nivel de agua bajo, mientras que durante el período hidrológico de nivel de agua alto hubo un mayor consumo de ítems. Este patrón coincide con la hipótesis planteada por Dudgeon (25), en el

sentido de que los peces de riachos tropicales presentan una menor amplitud de su dieta durante el período hidrológico bajo, esto como consecuencia de una menor disponibilidad de recursos, mientras que durante la estación húmeda hay un aumento en la amplitud de su dieta ya que hay una mayor abundancia de recursos que pueden ser explotados.

En este estudio se encontró que durante el período hidrológico bajo los peces presentaron hábitos alimentarios, en orden de importancia, de tipo: invertívoro acuático, detritívoro, invertívoro terrestre y herbívoro terrestre. Según Dudgeon (25), en el trópico, los peces de riachos parecen haber tomado, en términos evolutivos, algunos de los nichos espaciales ocupados por los invertebrados acuáticos en las regiones templadas, pues se ha documentado que los peces con hábito alimentario detritívoro y herbívoro son más comunes y diversos en los trópicos. En el presente estudio se observó el patrón descrito anteriormente, pues se hallaron peces que presentaron estos hábitos alimentarios. Durante el período hidrológico bajo se hallaron seis especies detritívoras: *P. reticulata*, *T. chapmani*, *P. caucana*, *A. caucanus*, *B. caucanus* y *P. caliensis* y una herbívora: *A. aurocaudatus*. En el período hidrológico alto se hallaron siete especies detritívoras: *P. reticulata*, *T. chapmani*, *P. caucana*, *A. caucanus*, *B. caucanus*, *C. fischeri* y *P. caliensis* y tres herbívoras: *A. aurocaudatus*, *B. henni* y *C. fischeri*.

También se encontró que *B. henni* presentó hábitos herbívoros terrestres e invertívoro terrestres. De acuerdo con Dudgeon (25), el género *Brycon* consume tejidos de flores, frutos y semillas de plantas terrestres gracias a su dentadura especializada para triturar, pero también consume invertebrados, lo cual depende de la temporada y del hábitat en el que se encuentre.

Análisis de Correspondencia Canónica (a nivel de comunidad)

Las agrupaciones dadas en los dos períodos hidrológicos confirman los datos obtenidos a partir de los índices alimentarios. Este análisis corrobora que los hábitos alimentarios de los peces y la fuente de los ítems consumidos se relacionan con el tipo de CVR, por lo que es común la presencia de ítems alimentarios que proceden del sistema terrestre, en sitios donde la vegetación es de tipo arbustiva, como es el caso de la comunidad de peces del riacho 3C en el período hidrológico de aguas bajas.

Por otra parte, en sitios donde la vegetación riparia es de tipo herbácea predominan las fuentes alimentarias autóctonas y el detrito, aunque se encontró que en el período hidrológico de nivel de agua alto en los riachos 2G y 6P predominó el

hábito alimentario invertívoro terrestre. Según Dudgeon (25), es común que los peces de riachos tropicales consuman invertebrados terrestres, pues los recursos alóctonos cobran mayor importancia allí; esto además puede ser sustentado a la luz de la teoría del pulso inundación (3, 4), ya que durante las aguas altas hay un incremento de las fuentes autóctonas en el medio acuático.

Los invertebrados acuáticos fueron el ítem más consumido y esto coincide con lo reportado por Dudgeon (25), quienes sugieren que estos ítems son importantes fuentes alimentarias para los peces de riachos tropicales.

Según el ACC del período hidrológico de nivel de agua alto, hay un mayor incremento de las comunidades ícticas que cambian de hábito alimentario (50%), en comparación con las comunidades ícticas del período hidrológico de nivel de agua bajo que muestran el mismo comportamiento (33,3%). Esto es explicado, posiblemente, por la teoría del pulso-inundación propuesta por Junk et al., (4); es decir, que puede existir un incremento de la oferta alimentaria durante el aumento del nivel del agua en los riachos.

Según el ACC, el análisis de dieta realizado para la comunidad de peces, de acuerdo con el período hidrológico, evidencia que sí existen cambios en los hábitos alimentarios en la mayoría de las comunidades, lo que puede deberse a los cambios en la composición de estas, las cuales probablemente varían dependiendo de los pulsos de inundación (3).

Conclusiones

Se rechaza la hipótesis (H1): “La estructura de la comunidad íctica cambia de acuerdo con el período hidrológico y al tipo de cobertura vegetal riparia”, pues no existieron diferencias estadísticamente significativas en ninguno de los índices ecológicos estimados para los diferentes tipos de CVR, ni para los períodos hidrológicos.

Con relación a la hipótesis (H2): “La dieta de la comunidad íctica cambia de acuerdo con el período hidrológico y el tipo de cobertura vegetal riparia”, se acepta que la dieta de la comunidad cambia en función del período hidrológico, debido a que la composición de especies en cada comunidad también cambia. Si bien los índices ecológicos (riqueza, diversidad, equidad, dominancia) no cambiaron significativamente, en términos de composición de especies sí existieron cambios. Lo que significa un reemplazo de especies sin alteración de la estructura de la comunidad. El reemplazo de una especie por otra, en este caso implica que la especie reemplazante desempeña un rol ecológico similar al de la especie reemplazada.

Sin embargo, no se acepta que la dieta de la comunidad cambia en relación con el tipo de CVR, pues tampoco se observaron cambios significativos de la composición de especies por tipo de CVR. Por otro lado, de acuerdo con el análisis de la dieta a nivel de especie, la mayoría de éstas conserva sus hábitos alimentarios, es decir, no existe una relación entre los hábitos alimentarios, el tipo de CVR y el período hidrológico. A partir de esto se infiere que las especies, con independencia del período o de la CVR, encuentran su alimento preferido; es decir, probablemente las especies no están sometidas a alguna condición estresante que las obligue a cambiar de hábitos tróficos.

Finalmente, se plantea la nueva hipótesis (H3): “Las CVR vecinas afectan la estructura y dieta de la comunidad íctica”, pues se hallaron variaciones en la estructura y hábitos alimentarios de la comunidad de peces del guadual junto al pastizal, respecto a lo encontrado en el guadual junto al cafetal.

Agradecimientos

Expresamos nuestro agradecimiento a la Vicerrectoría Académica de la Pontificia Universidad Javeriana por la financiación de este proyecto. Agradecemos también a Cesar Valdés y Carlos Rivera por sus aportes en la formulación del proyecto; a Donald Taphorn y Carlos DoNascimento por su ayuda en la identificación de los peces; a Erick Manzano por su colaboración en la identificación de la entomofauna; a Tatiana Romero, Carlos García y Juan David García, por su ayuda en campo para la colecta de los peces; a los conductores Uber y Fabián por su guía en campo; y a los dueños de las fincas por facilitar la obtención de las muestras en sus predios. Finalmente, agradecemos a los tres evaluadores anónimos, cuyos comentarios enriquecieron el trabajo.

Financiación

Convocatoria “Apoyo a Proyectos de Investigación de Profesores de planta con título de Doctorado-2008; ID PTA 3373, IDPRY 2904”, Vicerrectoría Académica, Pontificia Universidad Javeriana.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no hay conflicto de intereses con relación a este trabajo.

Referencias

1. Arrington DA, Winemiller KO. Habitat Affinity, the Seasonal Flood Pulse, and Community Assembly in the Littoral Zone of a Neotropical Floodplain River. *Journal of the North American Benthological Society*. 2006; 25 (1): 126-41.

2. Vannote RL, Minshal GW, Cummins KW, Sedell KR, Cushing CE. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1980; 37, 130-37.
3. Junk W, Furch K. The Physical and Chemical Properties of the Amazonian Waters and their Relationship with the Biota. En: Prance GT, Lovejoy TE, editores. *Keys Environments: Amazonia*. Oxford, Inglaterra: Pergamon Press; 1985, pp. 3-17.
4. Junk WJ, Bayley P, Sparks RE. The Flood Pulse Concept in River Floodplain Systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic*. 1989; 106, 101-27.
5. Schmidt JC, Topping DJ, Rubin DM, Hazel JE, Kaplinski M, Wiele SM, Goeking SA. Streamflow and Sediment Data Collected to Determine the Effects of Low Summer Steady Flows and Habitat Maintenance Flows in 2000 on the Colorado River between Lees Ferry and Bright Angel Creek. Arizona, Estados Unidos. 2007.
6. Goldstein RM, Meador MR, Ruhl KE. Relative Influence of Streamflows in Assessing Temporal Variability in Stream Habitat. *Journal of the American Water Resources Association*. 2007; 43 (3): 642-50.
7. Chará JD. Interactions between Biodiversity and Land Use in Low-Order Stream Catchments of the Colombian Andes [tesis doctoral]. Gran Bretaña: Universidad de Stirling, Instituto de Acuicultura; 2003.
8. Chará JD, Baird D, Telfer T. Effects of Land use on Biotic and Abiotic Aspects of Low-Order Streams of the Colombian Andes. *Bulletin of the North American Benthological Society*. 2004; 21 (1): 268.
9. Vásquez V, VH. Reservas forestales protectoras nacionales de Colombia - Atlas básico, segunda edición. Bogotá: Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Conservación Internacional-Colombia y Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial; 2005.
10. Amaya H, Bedoya L, Herrera G, Ospina G, Salazar T, Rodríguez A, Gaviria C, Montealegre J, Bernal M, Valencia M, Sánchez R. Plan de ordenamiento territorial de la cuenca del río La Vieja. Quindío, Colombia: Corporación Autónoma Regional del Quindío (CRQ); 2005.
11. Barbour MT, Gerritsen J, Snyder BD, Stribling JB. Rapid Bioassessment Protocols for Use in Streams and Wadeable Rivers: Periphyton, Benthic Macroinvertebrates and Fish, Second Edition. Washington, D.C: U.S. Environmental Protection Agency, Office of Water; 1999.
12. Chao A. Estimating the Population Size for Capture-Recapture Data with Unequal Catchability. *Biometrics*. 1987; 43, 783-91.
13. Esclarante T. ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos: Ciencia y Cultura*. 2003; 502, 53-56.
14. Moreno CE. Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza: M&T Manuales y Tesis SEA; 2001.
15. Hyslop E. Stomach Contents Analysis. A Review of Methods and their Applications. *Journal of Fish Biology*. 1980; 17, 411-29.
16. Hureau JE. Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nothothenidae). *Bulletin de l'Institut Oceanographique (Monaco)*. 1970; 68 (1391): 1-224.
17. Marrero C. Métodos para cuantificar contenidos estomacales en peces. Caracas: Editorial Talleres Gráficos de Liberil; 1994.
18. Hynes HBN. The Food of Freshwater Sticklebacks (*Gasterosteus Aculeatus* and *Pygosteus Pungitius*) with a Review of Methods Used in Studies of the Food of Fishes. *Journal of Animal Ecology*. 1950; 19, 36-58.
19. Kawakami E, Vazzoler G. Método gráfico e estimativa de Índice Alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto Oceanografico, Sao Paulo*. 1980; 29 (2): 205-07.
20. Pelicice FM, Agostinho AA. Feeding Ecology of Fishes Associated with *Egeria* spp. Patches in a Tropical Reservoir, Brazil. *Ecology of Freshwater Fish*. 2006; 15 (1): 10-19.
21. Silva CC, Ferreira EJG, Deus CP. Dieta de cinco espécies de Hemiodontidae (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de Balbina, rio Uatumã, Amazonas, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia* 2008; 98 (4): 465-68.
22. Gordon SP, Reznick DN, Kinnison MT, Bryant MJ, Weese DJ, Räsänen K, Millar NP, Hendry AP. Adaptive Changes in Life History and Survival following a New Guppy Introduction. *The American Naturalist*. 2009; 174 (1): 34-45.
23. Salas E. Simón Vélez: símbolo y búsqueda de lo primitivo [tesis doctoral]. Barcelona: Universidad Politécnica de Cataluña, Escuela Técnica Superior de Arquitectura de Barcelona (ETSAB); 2006.
24. Velázquez E, Gómez-Sal A. Changes in the Herbaceous Communities on the Landslide of the Casita Volcano, Nicaragua, during Early Succession. *Folia Geobotanica*. 2009; 44, 1-18.
25. Dudgeon D. *Tropical Stream Ecology*. San Diego, Estados Unidos: Elsevier; 2008.

26. Maldonado-Ocampo JA, Ortega-Lara A, Usma JS, Galvis G, Villa-Navarro FA, Vásquez L, Prada-Pedrerros S, Ardila C. Peces de los Andes de Colombia. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos "Alexander von Humboldt"; 2005.
27. Ortega-Lara A, Usma JS, Bonilla PA, Santos NL. Peces de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*. 2006; 7 (1): 39-54.
28. Pinto BC, Araujo FG, Hughes RM. Effects of Landscape and Riparian Condition on a Fish Index of Biotic Integrity in a Large Southeastern Brazil River. *Hydrobiologia*. 2006; 556, 69-83.
29. Helfman GS, Collette BB, Facey DE, Bowen BW. *The Diversity of Fishes: Biology, Evolution and Ecology*. Chichester, Inglaterra: Wiley-Blackwell; 2009.
30. Thioulouse J, Chessel D. A Method for Reciprocal Scaling of Species Tolerance and Sample Diversity. *Ecology*. 1992; 73 (2): 670-80.
31. Lasso CA. Composición y aspectos ecológicos de la ictiofauna del bajo río Suapure, Serranía de los Pijiguaos. Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle. 1992; 2 (138): 5-56.
32. Margalef R. *Teoría de los sistemas ecológicos*. México: Alfaomega Grupo Editor; 2002.
33. Lowe-McConnell RH. *Ecological Studies in Tropical Fish Communities*. Cambridge, Inglaterra: Cambridge University Press; 1987.