

Partición del nicho trófico entre *Austrofundulus guajira* y *Rachovia hummelincki* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) en humedales temporales del norte de Colombia

DAYANA V. PACHECO[✉]; CESAR E. TAMARIS-TURIZO & PEDRO ESLAVA-ELJAIK

Grupo de Investigación en Biodiversidad y Ecología Aplicada (GIBE) de la Universidad del Magdalena. Santa Marta, Magdalena, Colombia.

RESUMEN. En este estudio se evaluó la ecología trófica de dos especies de peces anuales: *Austrofundulus guajira* y *Rachovia hummelincki*, en humedales temporales del norte de Colombia. Se realizaron muestreos en dos humedales en el municipio de Maicao entre noviembre de 2018 y enero de 2019, empleando redes de arrastre y atarrayas para la recolecta de peces. Se caracterizó la dieta de los peces mediante el análisis de contenido estomacal y se usaron los índices de frecuencia de ocurrencia, volumétrico e importancia relativa para compararlas. Además, se estimó la posición trófica, el índice de omnivoría y la amplitud del nicho trófico; para el último, usando el índice de Levins estandarizado por Hurlbert (Bj). Los resultados indican que *R. hummelincki* es insectívora y zooplanctófaga, y su amplitud de nicho trófico (0.22) sugiere que es especialista. Por otro lado, *A. guajira* fue caracterizada como herbívora, insectívora, zooplanctófaga, piscívora y oportunista, y se le considera una especie generalista (índice de Levins=0.66). Se observó una superposición leve de nicho trófico entre ambas especies, lo que sugiere una partición del nicho trófico y una diferenciación de los recursos consumidos para disminuir la competencia. Además, se encontraron diferencias marcadas en las dietas de las dos especies, pese a que ambas son consideradas omnívoras y tienen distintas posiciones tróficas. Este estudio contribuye a conocer la ecología trófica de los peces anuales en humedales temporales y destaca la importancia de la partición del nicho trófico para garantizar la coexistencia de especies en ecosistemas vulnerables y efímeros como los temporales. Los resultados también pueden ser relevantes para conservar la biodiversidad en ambientes acuáticos y para tomar decisiones en la gestión de los recursos naturales.

[Palabras clave: ecología trófica, peces anuales, coexistencia]

ABSTRACT. **Trophic niche partitioning between *Austrofundulus guajira* and *Rachovia hummelincki* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) in temporary wetlands in northern Colombia.** This study evaluated the trophic ecology of two annual fish species, *Austrofundulus guajira* and *Rachovia hummelincki*, in temporary ponds in the department of La Guajira, Colombia. Sampling was carried out in two ponds in the municipality of Maicao between November 2018 and January 2019, using trawls and atarray nets for fish collection. The fish diet was characterized by analysis of gut content, and frequency of occurrence, volumetric and relative importance indices were used for comparison. Additionally, the trophic position and omnivory index were estimated, and trophic niche breadth was calculated using the Levins index standardized by Hurlbert (Bj). The results show that *R. hummelincki* is an insectivorous and zooplanktophagous species, and its breadth of trophic niches suggests that it is a specialist. On the other hand, *A. guajira* was characterized as herbivorous, insectivorous, zooplanktophagous, piscivorous and opportunistic, and is considered a generalist species with a Levins index of 0.66. Limited overlap of the trophic niche was seen between the two species, suggesting partitioning of the trophic niche and differentiation of consumed resources to decrease competition. In addition, marked differences were found in the diets of the two species, even though both are considered omnivores and have different trophic positions. This study contributes to knowledge of the trophic ecology of annual fish in temporary pools and highlights the importance of trophic niche partitioning for species co-existence in vulnerable and ephemeral ecosystems such as temporary ponds. The results may also be relevant for the conservation of biodiversity in aquatic environments and for the decision making in natural resources.

[Keywords: trophic ecology, annuals fishes, coexistence]

INTRODUCCIÓN

El nicho es definido como un espacio de hipervolumen de una región con *n* dimensiones de todos los factores que actúan sobre un organismo (Hutchinson 1957). Esta definición da cabida a dos bases fundamentales: la primera es la distinción entre nicho fundamental, definido como el conjunto total de condiciones que un organismo puede ocupar; asimismo, el nicho realizado se define como el conjunto real que ocupa un organismo (Jaksic 2007). La segunda definición es la distribución y el uso de recursos planteado por MacArthur y Levins (1967), que define al nicho trófico de una población específica como la frecuencia de uso de un recurso, ordenado en uno o más dimensiones, en el que se mide el recurso del sistema, ya sea por las dietas, por el tamaño o por el tiempo (Schoener 1989; Krebs 1999; Pocheville 2015).

Cabe mencionar que, las comunidades se pueden evaluar en función de las relaciones alimentarias entre las especies y, a su vez, estos componentes se pueden clasificar en categorías tróficas (Putman 1994). En este subconjunto de la comunidad se consideran ensambles que interactúan bajo relaciones de competencia, depredación, parasitismo, comensalismo y mutualismo, entre otras (Allan 1995). Para las especies que utilizan el mismo tipo de recurso alimenticio y comparten hábitat, la competencia representa una limitante en su distribución (Román and Román 2015), por lo que Rivas (1964) plantea que dos especies sintópicas no ocupan nichos idénticos; de hecho, se excluyen mutuamente, ya que cada una de las especies aprovecha alimentos y vidas divergentes.

La definición de sintopía puede variar y suele usarse como sinónimos de simpatría; no obstante, hay una distinción entre los dos términos. Bussing (1998) define como sintópicas a dos o más poblaciones que ocupan el mismo hábitat, y simpátricas cuando dos o más poblaciones están en la misma zona. Por lo tanto, la diferencia es a nivel de escala; así, la simpatría se da a una gran escala geográfica, mientras que la sintopía es específica del hábitat (Román and Román 2015).

En este sentido, el estudio de las redes tróficas es adecuado para conocer la estructura y el funcionamiento de un ecosistema a partir de las dietas (relaciones de consumo) de

las poblaciones. Esta información permite entender el modo alimentario, la naturaleza y el alcance de las relaciones ecológicas interespecíficas o intraespecíficas basadas en el consumo, pues la repartición del recurso alimentario es fundamental para conocer dichas interacciones procedentes de su coexistencia (Hutchinson 1957; Schoener 1974; Cruz et al. 2000; Elliott et al. 2007; Hajisamae 2009).

Para entender dichas interacciones es importante considerar los siguientes postulados: 1) MacArthur y Levins (1967), con la hipótesis de 'similitud límite' basada en el límite de competencia; la misma afirma que la amplitud del nicho de cada especie depende de la abundancia de las especies que puedan coexistir; es decir, existe un límite en la abundancia. 2) Volterra (1926) y Lotka (1978) trabajaron de manera independiente con modelos matemáticos sobre crecimiento poblacional y las limitaciones naturales del suministro de alimento, concluyendo que dos especies que usan un mismo recurso no pueden coexistir en el mismo nicho. 3) El principio de exclusión competitiva (Gause 1935) señaló de manera experimental que de dos especies que compitan en un mismo nicho, una ineluctablemente se extinguirá; por lo tanto, si dos especies coexisten, considera que están en distintos nichos. 4) El solapamiento de nichos (Hutchinson 1957) postula que las especies coexisten porque sus nichos fundamentales están superpuestos, mas no los nichos realizados.

Los ehumedales temporales se caracterizan por tener fases de llenado y vaciado cíclico debido a que se encuentran estrechamente ligados a las precipitaciones. Esta variabilidad afecta directamente a las comunidades acuáticas (Williams 1997; Williams et al. 2001; Pérez et al. 2015). La convención Ramsar los categoriza de alta importancia por albergar una elevada biodiversidad, y por ello son considerados 'puntos calientes' o *hotspots*; también constituyen corredores biológicos, por lo que incrementan la conectividad entre hábitats de agua dulce y brindan soluciones sostenibles para algunos de los problemas claves del cambio climático y la gestión del agua (Abraham et al. 2021; Cereghino et al. 2008). Al no ser un ecosistema permanente, sus nutrientes varían por las distintas fluctuaciones de las precipitaciones, afectando los factores fisicoquímicos del agua (Williams et al. 2001; Pérez et al. 2015). Por lo general, presentan

un pequeño espejo de agua (Serna et al. 2019) y son muy susceptibles a la contaminación (Williams 1997). Se ha documentado que los principales *estresores* que afectan estos sistemas son la agricultura y el desarrollo urbano (Serrano and Serrano 1996). Todos estos factores moldean las características de estos humedales (European Pond Conservation Network 2008). Cabe destacar que estos sistemas pueden tener la misma cantidad de especies 'raras' que un lago permanente; sin embargo, presentan menores abundancias, por lo que se los considera ambientes bajo amenaza considerable (Collinson et al. 1995).

Dentro de los vertebrados, los peces anuales son considerados actores importantes en estos humedales debido a que están adaptados a las dinámicas hidrológicas que exhiben estos sistemas temporales, al estar propensos a la desecación. Estos organismos poseen características particulares asociadas a su ciclo de vida (i.e., las hembras entierran sus huevos en el sustrato y estos permanecen en diapausa hasta que el sistema presente condiciones favorables para que eclosionen) (Blanco 2020). Los organismos alcanzan la madurez sexual 3 a 5 semanas después haber eclosionado (Taphorn and Thomerson 1978; Hrbek et al. 2005; Laufer et al. 2009). A pesar de esta particularidad, poco se conoce de su ciclo de vida y de sus dietas (Costa 1995; Arenzon et al. 2001; Laufer et al. 2009). En las últimas décadas, ambas especies fueron categorizadas como vulnerables (VU) según el libro rojo de peces dulceacuícolas (2012), porque se las usa como alimento en la acuicultura y poseen interés ornamental (Mojica 2012).

En el departamento de La Guajira (Colombia) se encuentra un gran número de pequeños humedales temporales, hábitat de comunidades de peces anuales y macroinvertebrados acuáticos y semiacuáticos, entre otros grupos (Tamaris et al. 2020). En algunos humedales se pueden encontrar simultáneamente dos especies de peces anuales; por ello, el objetivo de este estudio fue evaluar la ecología trófica de dos especies de peces anuales *Austrofundulus guajira* y *Rachovia hummelincki* que coexisten en estos ecosistemas, para determinar posible existencia de partición del nicho trófico. Basado en la teoría de partición del nicho (Hutchinson 1957), hipotetizamos que las dos especies coexisten debido a que no se superponen los nichos tróficos realizados, por lo que deben diferir en sus dietas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo se realizó en el departamento de La Guajira, norte de Colombia, en el municipio de Maicao, localizado a 54 m s. n. m. (Figura 1). La región presenta un régimen de precipitación bimodal tetra- estacional, con un período de mayor sequía entre diciembre y abril, lluvias menores de mayo a junio, seguido de un corto verano entre julio y agosto; finalmente, se presentan las lluvias mayores, que inician en septiembre y se extienden hasta noviembre (Orjuela-Rojas et al. 2011). En los ecosistemas del norte del departamento predominan las dunas, mientras que en el sur hay influencia de los sistemas montañosos de la Sierra Nevada de Santa Marta y la Serranía del Perijá, que generan un paisaje morfológicamente heterogéneo que propicia las precipitaciones locales, favoreciendo la formación de bosque xerofítico en las planicies (Corpoguajira 2014).

Muestreo de la ictiofauna

Se seleccionaron 2 humedales temporales para recolectar el material biológico, debido a su acceso y condiciones de seguridad. Uno, ubicado en la entrada al municipio de Maicao, entre los 11°23' N y los 72°16' O, y otra, en el kilómetro 67 vía Maicao, entre los 11°23' N y los 72°17' O. Cada humedal se muestreó en noviembre de 2018 y en enero de 2019. Las capturas de los peces se llevaron a cabo durante 30 minutos con una red de arrastre de 0.5 m² de apertura y 2 mm de ojo de malla; además, se empleó una atarraya de 3 m de diámetro y 1/4 de pulgada de ojo de malla. Las colectas se realizaron en todo el sistema entre las 9:00 AM y las 11:00 AM porque los humedales poseen escasa profundidad y extensión (charca 1=350 m²; charca 2=295 m²) (Tabla 1). Los ejemplares capturados se separaron en campo por morfoespecies, tomando como criterio la aleta caudal normalmente redondeada que no tuviera extensiones y la coloración de la aleta caudal característica de los machos de cada especie (Taphorn and Thomerson 1978). Los organismos se almacenaron en bolsas plásticas debidamente marcadas con información de la localidad, y se preservaron en etanol al 96% (Samanez et al. 2014). Además, se registraron las variables fisicoquímicas con un medidor portátil multiparámetro (OHAUS ST-300): temperatura ambiente, humedad relativa, intensidad lumínica, temperatura del agua y conductividad con un potenciométrico SM



Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de estudio, Colombia La Guajira (charca 1, Maicao), (charca 2, km 67 vía Maicao). Elaborado por Dayana Vanessa Pacheco.

Figure 1. Geographical location of the study sites, Colombia La Guajira (charca 1, Maicao), (charca 2, km 67 vía Maicao). Elaborated by Dayana Vanessa Pacheco.

2510- B. Finalmente, se midió el pH con un potenciométrico 4500 HB y la concentración de oxígeno en el agua con un oxímetro portátil Ohaus Starter 300 OD.

Procesamiento de muestras

Cada pez fue pesado en una balanza analítica Ohaus y medido en su longitud total con un calibre manual. Luego, se realizó la extracción del tracto digestivo lo más completamente posible mediante una incisión uroventral hasta la branquia, que se cortó desde el intestino anterior hasta el intestino posterior para evitar el sesgo, ya que podía haber presencia de la presa fácilmente digerible

como presas resistentes al proceso de digestión (Ramachandran and Shinoj 2018).

Análisis de datos

Se compararon los pesos y las tallas de las dos especies de peces a fin de detectar posibles diferencias; para esto se comprobaron los supuestos de normalidad con la prueba Shapiro-Wilk y de homocedasticidad con la prueba F (Fisher). Para los valores de los pesos no se cumplieron los supuestos, ya que para la prueba de normalidad, *A. guajira* obtuvo un P-valor de 0.87 y para *R. hummelicki* el P-valor fue 0.004; por lo tanto, se realizó una prueba no paramétrica U Mann-Whitney. Mientras

tanto, para los valores de las tallas se realizó la prueba t de Student para poblaciones independientes, al cumplirse los supuestos de normalidad, los resultados de la normalidad de *A. guajira* con un P-valor=0.15, y *R. hummelincki* con un P-valor=0.42, y para los supuestos de homocedasticidad, un P-valor=0.203. La comparación se realizó teniendo en cuenta una significancia del 5%.

El contenido estomacal se preservó en etanol al 96% y se observó en un estero- microscopio Carl Zeiss Stemi 508 en aumentos de 5X a 40X. Se procedió a identificar las presas hasta el nivel más detallado posible con la ayuda de claves guías y descripciones taxonómicas de Roldán (1996), Ramírez (2000), Domínguez y Fernández (2009) y Fuentes et al. (2019). Después de que los ítems alimentarios fueron identificados, se procedió a caracterizar la dieta empleando el método de frecuencia de ocurrencia (%FO) como

$$\%FO = E_i / E_t \times 100 \quad \text{Ecuación 1}$$

donde E_i es el número de estómagos con la presa i , E_t es el número total de estómagos examinados para cada especie, que indica la diversificación de las dietas (Starck et al. 1971). Seguidamente, se estimó de manera indirecta el volumen ocupado por cada ítem alimentario; para esto se usó mediante el método volumétrico (%V) (Hyslop 1980), a partir de la siguiente ecuación:

$$\%V = V_i / V_t \times 100 \quad \text{Ecuación 2}$$

donde el número total de ítems fue considerado como el 100% de la dieta de cada individuo, V_i corresponde al volumen de cada ítem y V_t es el volumen total. Los contenidos estomacales se colocaron dentro de una caja de Petri, que se ubicó sobre una hoja de papel milimetrada de 10x10 mm para estimar los volúmenes de manera indirecta (Morales 2016). Luego, se calculó el índice de importancia relativa (IIR) como:

$$\%IIR = (\%N_i + \%V_i) \times \%FO \quad \text{Ecuación 3}$$

donde $\%N_i$ es igual al porcentaje de la categoría de alimentos específicos por número, $\%V_i$ es el porcentaje en volumen y $\%FO$ es el porcentaje de la frecuencia de ocurrencia de los ítems alimentarios. Este índice pondera la relación de los diversos ítems alimentarios asignando mayor peso a las categorías más comunes y con mayor volumen (Pinkas et al. 1971).

Se calculó la amplitud del nicho trófico por medio del índice de Levins a partir de la medición de la uniformidad de los individuos consumidos:

$$B_j = 1/n - 1 \times \{[1 / \sum P_{ij}^2]\} - 1 \quad \text{Ecuación 4}$$

donde B_j es el índice de Levins estandarizado, n es el número de ítems de presa consumidos por la especie y P es la probabilidad de hallar el ítem (i en la muestra (j)). Este índice oscila entre 0 y 1; los valores mayores o iguales a 0.6 indican que el organismo es generalista, mientras que valores menores a 0.6 son propios de organismos especialistas, debido a que utiliza un número bajo de recursos y presenta una preferencia por ciertos alimentos (Levins 1968). Además, se calculó el índice de solapamiento de nichos de Schoener (1970) y con ajuste de Pianka (1976). Este se estima como:

$$O_{jk} = \sum P_{ij} P_{ik} / \sqrt{(\sum_i P_{ij}^2 \sum_i P_{ik}^2)} \quad \text{Ecuación 5}$$

donde P_{ij} es la proporción de presa i en la especie j y P_{ik} es la proporción de presa i en la especie k ; este índice oscila entre 0 (sin solapamiento) y 1 (solapamiento completo). En cuanto a los valores de superposición, un valor de 0.75 o más se considera muy alto; 0.9 o más, casi completo, y por debajo de 0.3 la superposición es muy limitada (Krebs 1999; Davis et al. 2015).

Se calculó la posición trófica de las dos especies de peces, considerada como el número de transiciones que toma la energía desde los productores primarios hasta los consumidores. Por lo tanto, representa una medida continua de la función de un individuo en el flujo de energía a través de una red alimentaria (Levine 1980). El índice se estimó como:

$$TP_j = 1 + \sum_{i=1} P_{ij} TP_i \quad \text{Ecuación 6}$$

donde TP_j es la posición trófica del consumidor j , TP_i es la posición trófica de la presa tipo i y P_{ij} es la contribución relativa de la presa i en la especie j (Adams et al. 1983). Finalmente, se calculó el índice de omnivoría (Of), que es la desviación estándar de la posición trófica de sus presas (Lazzaro et al. 2009).

RESULTADOS

Estos ecosistemas se caracterizaron por presentar altos valores de conductividad media (1557 $\mu\text{S}/\text{cm}$), lo cual se asocia a la composición del suelo, que es principalmente

arcilloso. Los altos valores de la temperatura del agua se deben a los elevados registros de temperatura ambiente y luminosidad. Sin embargo, los valores de pH estuvieron cerca a la neutralidad. Por último, las concentraciones de oxígeno disuelto fueron muy bajas (menores a 4) (Tabla 1).

Se recolectaron 48 individuos de *R. hummelincki* y 11 de *A. guajira*, las cuales presentaron diferencias en sus pesos ($P < 0.05$; U-Mann Whitney=1.587) y tallas ($P < 0.05$; prueba de $t=6.95$). *R. hummelincki* tuvo un peso medio de 1.03 g (± 0.35) (Figura 2) y 4.47 cm (± 0.77) de longitud total (LT) (Figura 3). Por su parte, los individuos de *A. guajira* tuvieron un peso promedio de 3.39 g (± 0.39) (Figura 2) y 6.18 cm (± 0.53) de longitud total (LT) (Figura 3).

Rachovia hummelincki

En los 48 individuos analizados se determinaron 43 ítems alimentarios. El análisis de frecuencias de ítems mostró que la especie es insectívora y zooplancófaga, ya que los restos de insectos fueron el alimento dominante (FO=10.63%), seguidos por copépodos (9.84%) y dípteros de la subfamilia Chironominae (9.45%). Además, las fibras

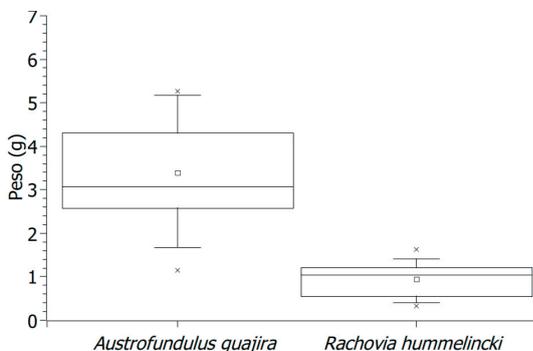


Figura 2. Diagrama de cajas y bigotes de los pesos (gramos) *Austrofundulus guajira* y *Rachovia hummelincki*.

Figure 2. Box plot of the weights (grams) *Austrofundulus guajira* and *Rachovia hummelincki*.

vegetales y el branquiópodo *Leptostheria* sp. presentaron valores altos (9.44% y 7.87%, respectivamente). En contraste, las familias de insectos como Torridincolidae (Coleoptera) y Veliidae (Hemiptera) presentaron las menores proporciones (0.39%) (Figura 4).

En cuanto al análisis del índice volumétrico, la materia orgánica particulada gruesa (MOPG) de origen animal resultó el ítem predominante (23.75%), seguida por Chironominae (19.39%) y copépodos (11.39%) (Figura 5). Los menores valores de volumen resultaron los del díptero *Hydrocanthus* sp. (0.08%), el cladóceros *Diaphanosoma* sp. (0.04%) y Torridincolidae (0.04%). Finalmente, el ítem no alimentario microplásticos ocupó un volumen de 2.53% (Figura 5).

El índice de importancia relativa (IIR) mostró que los copépodos y los Chironominae fueron los ítems más representativos (22.5 y 22.4%, respectivamente). Fueron seguidos por *Leptostheria* sp. (14.77%) y restos de insectos (13.33%), mientras que fibras vegetales (8.19%) y otros ítems de insectos fueron considerados ítems incidentales de menor porcentaje de importancia (Figura 6).

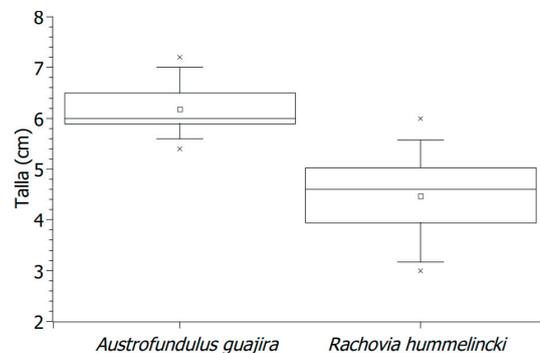


Figura 3. Diagrama de cajas y bigotes de las longitudes totales (LT) de *Austrofundulus guajira* and *Rachovia hummelincki*.

Figure 3. Box plot of the total lengths (TL) of *Austrofundulus guajira* and *Rachovia hummelincki*.

Tabla 1. Caracterización ambiental de los humedales temporales ubicados en Maicao (La Guajira, Colombia).

Table 1. Environmental characterization of the temporary ponds located in Maicao (La Guajira, Colombia).

Variable	Humedal 1	Humedal 2	Promedio/Desviación estándar
Temperatura ambiente (°C)	34.10	36.20	34.65/0.56
Humedad relativa (%)	63.50	72.10	68.8/4.55
Intensidad lumínica (lux)	20.30	24.90	22.60/2.30
Temperatura del agua (°C)	31.8	33.20	32.50/0.70
Conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	1464	1650	1557/93
pH (unidades)	7.99	8.10	8.0/0.05
Concentración de Oxígeno (mg/L)	3.97	2.99	3.48/0.48
Profundidad (m)	1.2	1.0	1.1/0.14

Humedal 1: 11°23' N - 72°16' O, Entrada de Maicao. Humedal 2: 11°23' N - 72°17' O, km 67 Riohacha, Maicao

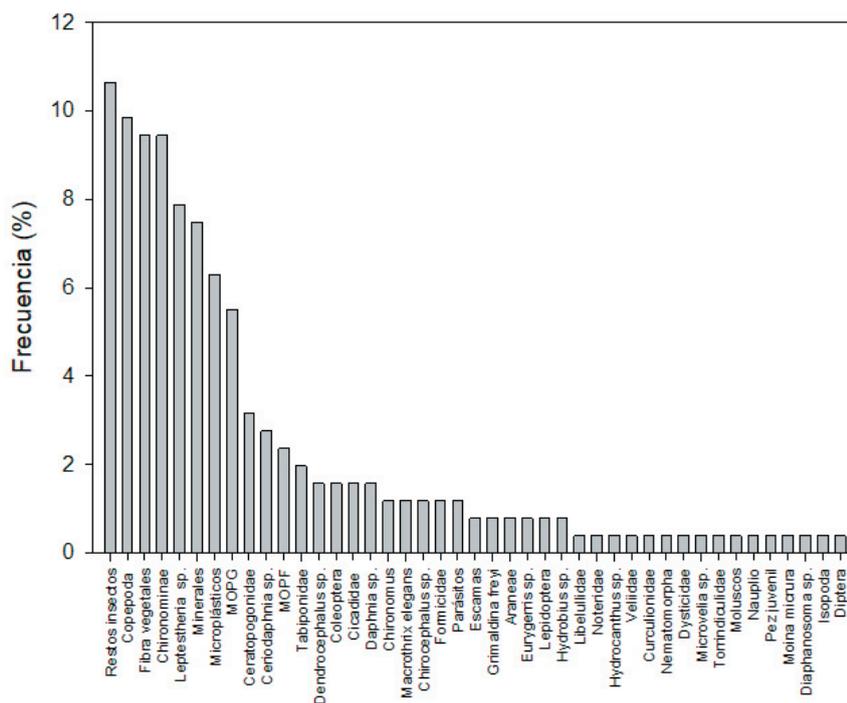


Figura 4. Porcentaje de frecuencia de la dieta de *Rachovia hummelincki*. El mayor valor (10.62) pertenece a al ítem 'restos de insectos no identificados'. MOPG: materia orgánica particulada gruesa, MOPF: materia orgánica particulada fina.

Figure 4. Percentage of frequency of occurrences of the diet of *Rachovia hummelincki*. The highest value (10.62) belongs to remains of unidentified insects. MOPG: coarse organic particulate matter, MOPF: fine organic particulate matter.

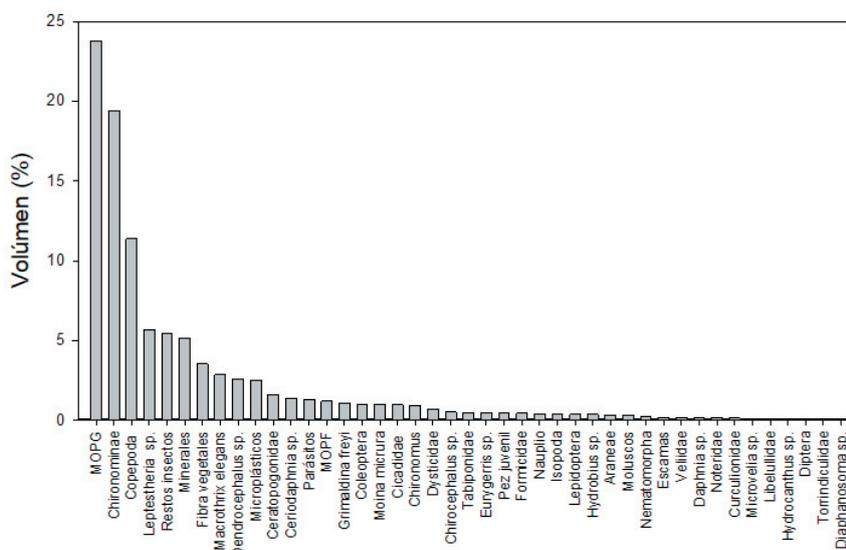


Figura 5. Índice volumétrico de la dieta de *Rachovia hummelincki*, porcentajes de mayor a menor de los ítems alimentarios. MOPG: materia orgánica particulada gruesa, MOPF: materia orgánica particulada fina.

Figure 5. Volumetric index of the diet of *Rachovia hummelincki*, percentages from highest to lowest of the food items.

Este análisis mostró que *R. hummelincki* es especialista, con hábitos tróficos insectívora y zooplanctófaga. El valor del índice de Levins fue 0.22. *R. hummelincki* resultó en una posición trófica de 2.85, con un índice de omnivoría de 1.23.

Austrofundulus guajira

De los 11 individuos analizados solo se encontró un estómago vacío. El análisis de frecuencias mostró la dominancia de fibras vegetales (FO=19.05%), seguidas por restos

de insectos no determinados, cladóceros (*Leptestheria* sp.) y escamas de peces (todos con el 14.29%). Además, presentaron otros componentes no alimentarios (e.g., microplásticos) en altas proporciones (9.52%). Mientras tanto, los odonatos, bivalvos, organismos de la subfamilia Chironominae y copépodos representaron el 4.76% de la dieta (Figura 7).

El índice volumétrico mostró que los principales ítems alimentarios fueron los odonatos (28.9%), seguidos por escamas

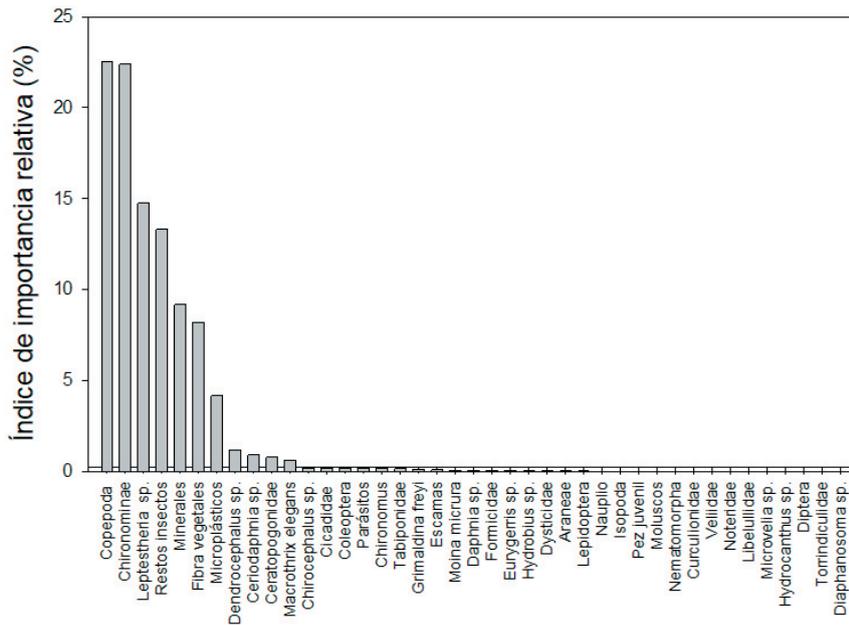


Figura 6. Índice de importancia relativa (IIR) de los ítems alimenticios de *Rachovia hummelincki*.

Figure 6. Importance relative index of feeding items of *Rachovia hummelincki*.

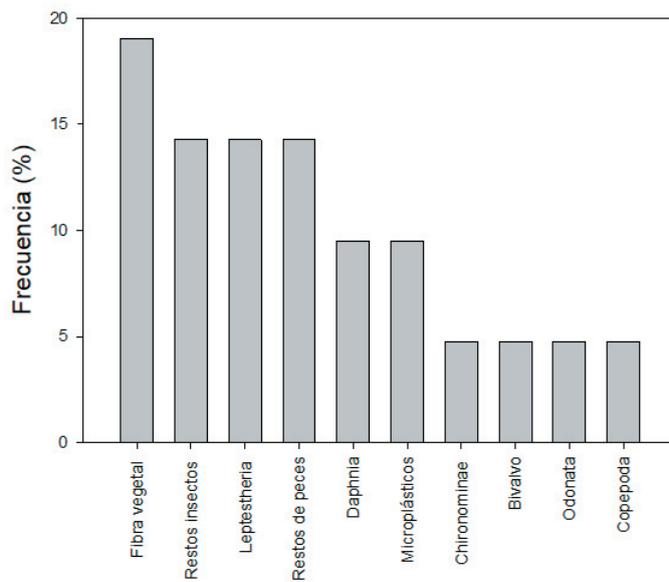


Figura 7. Porcentaje de frecuencia de ocurrencia de *Austrofundulus guajira*, porcentaje de mayor a menor de frecuencia de aparición.

Figure 7. Occurrence frequency percentage of *Austrofundulus guajira*, where the item with the highest frequency of occurrence was vegetable fibers and the lowest copepods.

de peces (15.03%) y restos de insectos (12.14%). Mientras tanto, las fibras vegetales, *Leptestheria* sp. y el cladócer *Daphnia* sp. le siguieron en orden de importancia (10.98, 9.83 y 9.25%, respectivamente). Los ítems con los menores volúmenes fueron bivalvos (1.16%), Chironominae (1.73%) y Copepoda (0.58%). Finalmente, el ítem no alimentario microplásticos ocupó un volumen de 10.40% (Figura 8).

El índice de importancia relativa mostró que las fibras vegetales fueron el ítem de

mayor importancia (20.87%), seguido por *Leptestheria* sp. (17.95%), las escamas de peces (17.36%) y restos de insectos no identificados (15.60%). Los porcentajes más bajos del IIR se registraron en los ítems Copepoda (0.61%), bivalvos (0.733%) y Chironominae (0.85%) (Figura 9).

El análisis de nicho trófico evidenció que esta especie tiene un hábito trófico generalista. El índice de Levins estandarizado arrojó un valor de 0.66. A pesar de solo presentar 10 ítems, 7 de ellos representan más del 90% de la dieta.

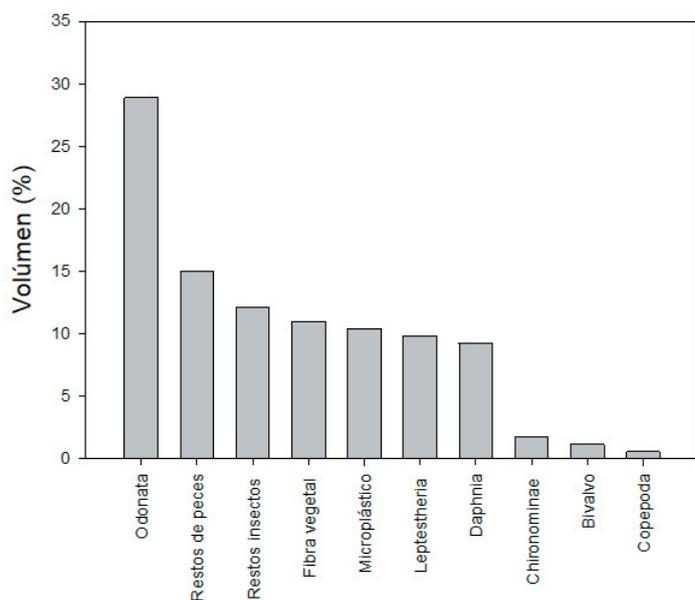


Figura 8. Índice volumétrico de la dieta de *Austrofundulus guajira*, porcentajes de mayor a menor de los ítems alimentarios.

Figure 8. Volumetric index of the diet of *Austrofundulus guajira*, percentages from highest to lowest of the feeding items.

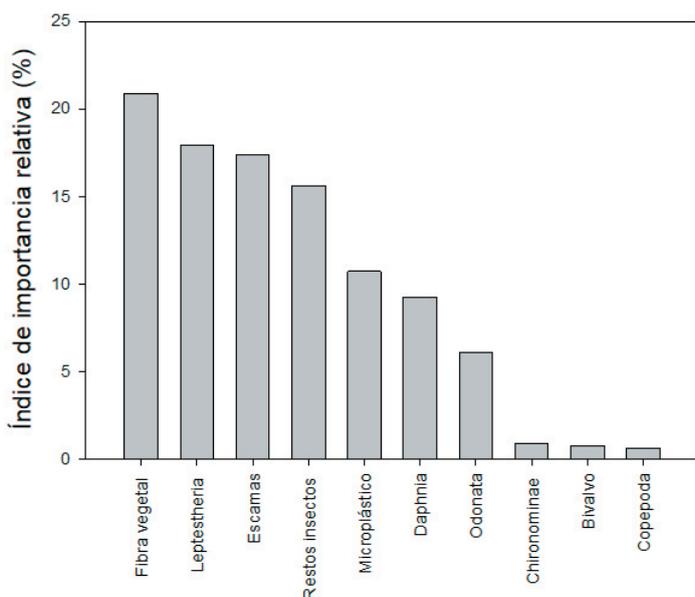


Figura 9. Índice de importancia relativa (IIR) de las dietas alimentarias de *Austrofundulus guajira*.

Figure 9. Importance relative index of feeding item of *Austrofundulus guajira*.

A. guajira tuvo una posición trófica de 3.24 y un índice de omnivoría de 1.02. Además, arrojó un valor para el índice de solapamiento entre las dos especies de 0.22.

DISCUSIÓN

Los resultados observados de este trabajo permiten corroborar la hipótesis planteada de partición de nicho trófico entre los peces anuales *A. guajira* y *R. hummelincki* dado que se observaron diferencias considerables en aspectos tróficos como las dietas, la amplitud del nicho trófico, la posición trófica y el nivel

de omnívora. Esto evidencia un bajo traslape del nicho trófico entre las especies.

Austrofundulus guajira consumió una variedad amplia de ítems alimentarios, lo que permitió clasificar a esta especie según sus hábitos tróficos como herbívora, insectívora, zooplancófaga, piscívora y oportunista, ya que su dieta estuvo representada principalmente por fibras vegetales, microcrustáceos (*Leptesteria* sp. y *Daphnia* sp.), escamas de peces e insectos. Estos resultados coinciden con los encontrados por Nico y Thomerson (1989) para *Austrofundulus transilis*, una

especie congénérica del Orinoco colombiano, considerada como generalista que consume crustáceos e insectos acuáticos. Por otro lado, en la dieta de *R. hummelincki* dominaron las larvas de mosquitos, otros insectos no determinados y microcrustáceos. Similar a lo registrado por Dahl (1958), quien en un estudio de análisis de *Rachovia brevis* obtuvo resultados equivalentes a los de este trabajo debido a que la dieta del pez se basó en larvas de mosquitos y otros insectos.

Los ítems alimentarios con mayor frecuencia de aparición para *R. hummelincki* coinciden con los ítems de mayor importancia. Entre estos se destaca Chironominae y Copepoda en su forma larval, asociadas al fondo del ecosistema y al plancton, respectivamente. Aunque la proporción de restos de minerales consumida por esta especie se considera como consumo incidental, evidencia que ingiere alimento asociado al fondo de los humedales (Apperson et al. 2006; Hanson and Springer 2010; Murrieta et al. 2016). Los ítems de mayor frecuencia de ocurrencia e importancia para *A. guajira* fueron fibras vegetales, *Leptostheira* sp., escamas y restos de insectos, ítems que se asocian a la superficie y a la columna de agua (Pérez et al. 2005).

Las dos especies estudiadas se categorizaron como omnívoras según el índice de omnivoría y la posición trófica. A pesar de que *A. guajira* mostró un menor espectro en dicho atributo ($Of=1.02$), tuvo una posición trófica mayor (3.24) que la de *R. hummelincki*, que tuvo un índice de omnivoría de 1.23 y una posición trófica de 2.85. Esto indica que a pesar de estar en el mismo nivel de omnivoría, *R. hummelincki* consume una menor variedad de recursos alimentarios.

La amplitud del nicho trófico de *A. guajira* ($Bj=0.66$) fue mayor que la de *R. hummelincki* ($Bj=0.2$), lo que indica que esta última especie presenta una mayor especialización con el consumo de Copepoda y Chironominae; esto evidencia que existe una diferenciación de nichos tróficos (Hutchinson 1957). Cabe resaltar que este índice es sensible a la homogeneidad de la distribución de abundancias y entre el número de categorías de los alimentos. Cabe mencionar que el índice de solapamiento de nichos para las especies fue 0.22, lo cual indica que existe una limitada superposición. De esta manera, para las especies de peces dulceacuícolas de aguas lólicas, que ingieren gran variedad de ítems alimentarios, la competencia no tendría mayor

relevancia (Vojtech et al. 2002). Entonces, donde hay ausencia o poca competencia en los ensamblajes de peces neotropicales es muy probable que haya especialización trófica (Vojtech et al. 2002) o repartición diferencial de recursos (Schoener 1974), permitiendo así que un mayor número de especies coexistan (MacArthur and Levins 1967). Igualmente, la plasticidad trófica favorece la coexistencia dada por la capacidad de una especie de explorar diferentes fuentes de alimento o a cambiar de fuentes alimentarias ante la escasez de recursos (Román and Román 2015).

Los resultados confirman la relación sintópica entre *R. hummelincki* y *A. guajira* debido a dos bases fundamentales: 1) las diferencias morfológicas (tallas y peso), y 2) la diferenciación en sus hábitos tróficos. Esto coincide con Turner (1967), quien al comparar varios estudios de peces que comparten hábitat sugiere que la sintopía de los peces anuales neotrópicos se debe a la diferenciación morfológica y a las diferencias de las dietas que siguen una línea piscívora versus líneas insectívoras, y a que las especies generalistas suelen estar asociadas al borde de los ecosistemas, por lo que contienen un amplio espectro de ítems alimentarios. Hay dos ejemplos que corroboran dicha propuesta de coexistencia con especies congénéricas. Primero, Dahl (1958) registró la relación trófica de *Austrofundulus myers* y *Rachovia brevis* —especies que se distribuyen en la parte baja de la cuenca del Magdalena, cerca al municipio de Sincelejo (Colombia)— y halló que *A. myers* se alimenta de pequeños peces como *Poecilia caucana*, mientras que *R. brevis* lo hizo de larvas de mosquitos y otros insectos. El segundo ejemplo lo documentaron Nico y Thomerson (1989), quienes evaluaron la relación trófica entre *Austrofundulus transilis* y *Terranatos dolichopterus* en la cuenca del Orinoco (específicamente, en humedales temporales del Estado Portuguesa, Venezuela). Ambas especies estaban relacionadas a la parte media de la columna de agua, ya que se alimentaban de pequeños crustáceos de hábitos nadadores, pero al tener *A. transilis* un tamaño mayor y capacidad de alimentarse de una gama más amplia de presas que habitan en el borde del ecosistema, se confirma una diferenciación de sus nichos realizados.

CONCLUSIONES

Los análisis tróficos basados en las dietas muestran que hay partición del nicho trófico de las dos especies, dado que hay

una baja superposición del nicho realizado y una diferenciación marcada de las dietas. *R. hummelincki* se alimentó sobre todo de organismos asociados al fondo (larvas de mosquitos y copépodos), mientras que *A. guajira* lo hizo de organismos asociados a la columna de agua y a la superficie y al borde del humedal (fibras vegetales, *Lepthesteria* sp., escamas de peces y restos de insectos). Además, existe una importante diferenciación morfológica (talla y peso), por lo que la coexistencia de las especies puede ser explicada por la teoría clásica de similitud límite de MacArthur y Levins (1967).

Por otro lado, nuestros resultados describen por primera vez la dieta de las especies de peces anuales *Austrofundulus guajira* y *Rachovia hummelincki* en el departamento de

La Guajira. A partir de nuestros resultados, se destaca la importancia de los microplásticos como posibles indicadores del impacto antrópico en estos sistemas temporales y cómo están afectando la dieta de estos peces y, en consecuencia, las redes tróficas.

AGRADECIMIENTOS. A la Universidad del Magdalena por financiación del proyecto "Redes tróficas de charcas estacionales en el norte del departamento de La Guajira, Colombia" (código: 16ED16C3F13, PIs: R. Cayón Reyes). A Carlos García-Alzate por la asesoría metodológica, confirmación de los especímenes y revisión del manuscrito. A Daniel Serna Macias, por su apoyo en el trabajo de campo. A Juan Fuentes-Reinés por la asesoría en la identificación de los organismos zooplactónicos.

REFERENCIAS

- Abraham, M. S., E. S. Natale, and R. E. Principe. 2021. Diversidad y distribución espacio-temporal de macroinvertebrados acuáticos en una charca temporaria urbana (Córdoba, Argentina). *Biología Acuática*. <https://doi.org/10.24215/16684869e020>.
- Adams, S. M., B. L. Kimmel, and G. R. Ploskey. 1983. Sources of organic matter for reservoir fish production: a trophic-dynamics analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 40:1480-1495. <https://doi.org/10.1139/f83-170>.
- Allan, D. J. 1995. *Stream ecology: structure and function of running waters*. New York: Chapman y Hall. New York, NY. Chapman and Hall.
- Apperson, C., M. Waldvogel, and S. Bambara. 2006. Biology and control of non-biting aquatic midges. Insect Notes-ENT/Rsc-15. Dept of Entomology, North Carolina State University, Raleigh, NC.
- Arenzon, A. A., C. Peret, and M. B. C. Bohrer. 2001. Growth of the annual fish *Cynopoecilus melanotaenia* (Regan, 1912) based in a temporary water body population in Rio Grande Do Sul State, Brazil (Cyprinodontiformes, Rivulidae). *Revista Brasileira de Biologia* 61(1):117-123. <https://doi.org/10.1590/S0034-71082001000100015>.
- Bussing, W. 1998. *Peces de las aguas continentales de Costa Rica*. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Céréghino, R., J. Biggs, S. Declerck, and B. Oertli. 2008. The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. *Hydrobiologia* 597:1-6. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9225-8>.
- Collinson, N. H., J. Biggs, A. Corfield, M. J. Hodson, D. Walker, M. Whitfield, and P. J. Williams. 1995. Temporary and permanent ponds: An assessment of the effects of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities. *Biological Conservation* 74(2). [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(95\)00021-U](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00021-U).
- Corpoguajira. 2014. *Atlas Ambiental del Departamento de La Guajira*. CorpoGuajira.
- Costa, W. J. 1996 *Pearl Killifishes: The Cynolebiatinae: systematics and biogeography of the Neotropical annual fish subfamily (Cyprinodontiformes: Rivulidae)*. Neptune City, TFH Publications. Pp. 128.
- Cruz, V. H., L. A. Abitia, D. L. Campos, and M. F. Galván. 2000. Trophic interrelations of the three most abundant fish species from Laguna San Ignacio, Baja California Sur, Mexico. *Bulletin of Marine Science* 66(2):361-373.
- Dahl, G. 1958. Two new cyprinodont fishes from northern Colombia. *Stanford Ichthyological Bulletin* 7(3):42-46.
- Davis, A. M., B. J. Pusey, and R. G. Pearson. 2018. Big floods, big knowledge gap: Food web dynamics in a variable river system. *Ecology of Freshwater Fish* 27(4). <https://doi.org/10.1111/eff.12401>.
- Davis, N. E., D. M. Forsyth, B. Triggs, Ch. Pascoe, J. Benshemesh, A. Robley, et al. 2015. Interspecific and Geographic Variation in the Diets of Sympatric Carnivores: Dingoes/Wild Dogs and Red Foxes in South-Eastern Australia. *PloS ONE* 10(3):e0120975. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130241>.
- Domínguez, E., and H. R. Fernández. 2009. *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y Biología* Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. Pp. 55-93.
- European Pond Conservation Network, EPCN. 2008. *Manifiesto sobre las charcas*. URL: tinyurl.com/ytbbazzn.
- Fuentes-Reinés, J. M., P. Eslava-Eljaiek, and L. M. A. Elmoor. 2019. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) of a temporary shallow pond from northern Colombia. *Revista Peruana de Biología* 26(3):351-366. <https://doi.org/10.15381/rpb.v26i3.16779>.
- Hajisamae, S. 2009. Trophic ecology of bottom fishes assemblage along with coastal areas of Thailand. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82(3). <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.02.010>.

- Hanson, P., M. Springer, and A. Ramírez. 2010. Capítulo 1: Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical* 58(4):3-37. <https://doi.org/10.15517/rbt.v58i4.20080>.
- Hrbek, T., D. C. Taphorn, and J. E. Thomerson. 2005. Molecular phylogeny of *Austrofundulus myers* (Cyprinodontiformes: Rivulidae), with revision of the genus and the description of four new species. *Zootaxa* (825). <https://doi.org/10.11646/zootaxa.825.1.1>.
- Hutchinson, G. E. 1957. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22(2):415-427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>.
- Hynes, H. B. N. 2001. *The ecology of running Waters*. Blackburn Press. Caldwell. NJ.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd ed. California: Benjamin Cummings.
- Lauffer, G., M. Arim, M. Loureiro, J. M. Piñeiro-Guerra, S. Clavijo, and C. Fagúndez. 2009. Diet of four annual killifishes: An intra and interspecific comparison. *Neotropical Ichthyology* 7(1). <https://doi.org/10.1590/s1679-62252009000100010>.
- Lazzaro, X., G. Lacroix, B. Gauzens, J. Gignoux, and S. Legendre. 2009. Predator foraging behaviour drives food-web topological structure. *Journal of Animal Ecology* 78(6):1307-1317. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01588.x>.
- Levine, S. 1980. Several measures of trophic structure applicable to complex food webs. *Journal of Theoretical Biology* 83:195-207. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(80\)90288-X](https://doi.org/10.1016/0022-5193(80)90288-X).
- Levins, R. 2020. *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations*. (MPB-2). Princeton: Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9780691209418>.
- Morales, J., and A. C. A. García. 2016. Estructura trófica de los peces en arroyos del Corral de San Luis, cuenca del Bajo Magdalena, Caribe, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 64(2):715-732. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i2.18781>.
- Moosmann, M., C. M. Cuenca, S. De Lisle, R. Greenway, C. M. Hudson, M. D. Lürig, and B. Matthews. 2021. On the evolution of trophic position. *Ecology Letters* 24(12):2549-2562. <https://doi.org/10.1111/ele.13888>.
- Murrieta-Morey, G. A., J. Nájjar, and B. F. Alcántara. 2016. Incubación de huevos y determinación del ciclo biológico de *Chironomus* sp. (Chironomidae, Diptera) en cubetas de plástico. *Folia Amazónica* 25(1). <https://doi.org/10.24841/fa.v25i1.381>.
- Nico, L. G., and J. E. Thomerson. 1989. Ecology, food habits, and spatial interactions of Orinoco Basin annual killifish. *Acta Biologica Venezuelica* 12(3-4):106-120.
- Orjuela-Rojas, A. M., C. A. Villamil, and M. A. Sanjuan. 2011. Cobertura y estructura de los bosques de mangle en la Baja Guajira, Caribe Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 40(2). <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2011.40.2.117>.
- Pérez, B. J. L., A. Muñoz, E. Méndez, R. Roso, A. B. Martín, A. J. Romero, and M. T. López. 2005. Grandes branquiópodos: importancia ecológica y conservación. *Ecosistemas: Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente* 14(2): 168-176. URL: tinyurl.com/2p6pb5d6.
- Pérez, B., A. C. J. Benetti, and J. Garrido. 2015. Biodiversity and Conservation of Temporary Ponds - Assessment of the Conservation Status of "Veiga de Ponteliñares", NW Spain (Natura 2000 Network). Using Freshwater Invertebrates. *En Biodiversity in Ecosystems - Linking Structure and Function*. <https://doi.org/10.5772/59104>.
- Pinkas, L., M. S. Oliphant, and I. L. Iverson. 1970. *Fish Bulletin* 152. Food Habits of Albacore, Bluefin Tuna, and Bonito In California Waters. UC San Diego: Library - Scripps Digital Collection.
- Ramachandran, C., and P. Shinoj. 2018. Responsible Fisheries and Biodiversity Conservation. Pp. 71-80 *en* ICAR Sponsored Winter School on Recent Advances in Fishery Biology Techniques for Biodiversity Evaluation and Conservation, 1-21 December 2018, Kochi.
- Ramírez, J. 2000. Fitoplancton de agua dulce: bases ecológicas, taxonómicas y sanitarias. *En* Fitoplancton de agua dulce: bases ecológicas, taxonómicas y sanitarias. Editorial Universidad de Antioquia.
- Rivas, L. R. 1964. A reinterpretation of the concepts "Sympatric" and "Allopatric" with proposal of the additional terms "Syntopic" and "Allotopic". *Systematic Zoology* 13:42-43. <https://doi.org/10.2307/2411436>.
- Román, C., and C. Román. 2015. Hábitos tróficos de dos especies sintópicas de carácidos en una quebrada de alta montaña en los Andes colombianos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86(3):782-788. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.06.009>.
- Roldán, G. 1996. *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia*. Universidad de Antioquia.
- Schoener T. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185(4145):27-39. <https://doi.org/10.1126/science.185.4145.27>.
- Serna, D., P. Eslava, and C. Tamaris. 2019. Caracterización de una charca estacional del norte de Colombia y aspectos biológicos y ecológicos de *Dendrocephalus affinis*. *Revista Peruana de Biología* 26:361-368. <https://doi.org/10.15381/rpb.v26i3.15719>.
- Serrano, L., and L. Serrano. 1996. Influence of groundwater exploitation for urban water supply on temporary ponds from the Doñana National Park (SW Spain). *Journal of Environmental Management* 46(3). <https://doi.org/10.1006/jema.1996.0018>.
- Smith, T. M., and S. L. Smith. 2007. *Ecología* 6/e. Pearson Educación. ISBN: 8478290842, 9788478290840.
- Starck II, W. A., and R. E. Schroeder. 1971. *Investigations on the gray snapper, Lutjanus griseus*. University of Miami Press. <https://doi.org/10.2307/1442662>.
- Taphorn, D., and J. Thomerson. 1978. A revision of the South American Cyprinodont fishes of the genera *Rachovia* and

- Austrofundulus* with the description of a new genus. *Acta Biologica Hungarica* 9:377-452.
- Thomerson, J. E and Greenfield, D. W. 1972. A preliminary key to the freshwater fishes of Belize (British Honduras). Edwardsville: Southern Illinois University.
- Turner, B. J. 1967. Discovery of the Rivuline Cyprinodontid Teleost *Rachovia hummelincki* near Barranquilla, Colombia, with Notes on Its Biology and Distribution. *Copeia* 1967(4):843-846. <https://doi.org/10.2307/1441900>.
- Vojtech, N., Y. Basset, S. Miller, G. Weiblen, B. Bremer, et al. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest *Nature* 416:841-844. <https://doi.org/10.1038/416841a>.
- Williams, D. D. 1997. Temporary ponds and their invertebrate communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 7(2):105-117. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-0755\(199706\)7:2%3C105::AID-AQC222%3E3.3.CO;2-B](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-0755(199706)7:2%3C105::AID-AQC222%3E3.3.CO;2-B).
- Williams, P., J. Biggs, G. Fox, P. Nicolet, and M. Whitfield. 2001. History, origins, and importance of temporary ponds. *Freshwater Forum* 17:7-15. <http://hdl.handle.net/1834/22236>.
- Winemiller, K. O., C. G. Montana, D. L. Roelke, J. B. Cotner, J. V. Montoya, L. Sánchez, M. M. Castillo, and C. A. Layman. 2014. Pulsing hydrology determines top-down control of basal resources in a tropical river-floodplain ecosystem. *Ecological Monographs* 84(4):621-635. <https://doi.org/10.1890/13-1822.1>.
- Yang, L. H., J. L. Bastow, K. O. Spence, and A. N. Wright. 2008. What can we learn from resource pulses? *Ecology* 89(3). <https://doi.org/10.1890/07-0175>.