

**DIVERSIDAD Y RELACIONES ECOMORFOLÓGICAS DE LA COMUNIDAD ÍCTICA  
DEL COMPLEJO DE HUMEDALES DE PAZ DE ARIPORO - HATO COROZAL,  
CASANARE**

**JUAN SEBASTIAN OSPINA OSPINA  
DANIELA BEDOYA GIRALDO**

**Trabajo de grado como requisito parcial para optar al título de  
Biólogo**

**Director  
FRANCISCO ANTONIO VILLA NAVARRO  
Ph.D. en Ciencias-Biología**

**UNIVERSIDAD DEL TOLIMA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
PROGRAMA DE BIOLOGÍA  
IBAGUE – TOLIMA  
2018**



FACULTAD DE CIENCIAS  
PROGRAMA DE BIOLOGÍA

ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TRABAJO DE GRADO

TÍTULO DIVERSIDAD Y RELACIONES ECOMORFOLÓGICAS DE LA  
COMUNIDAD ICTICA DEL COMPLEJO DE HUMEDADES DE PAZ DE  
ARIPORO - HATO COROZAL, CASANARE.

AUTORES

Daniela Bedoya Giraldo (070100062012)  
Juan Sebastián Ospina Ospina (070100042012)

DIRECTOR Francisco Antonio Villa Navarro

JURADOS Jorge Enrique García Melo (Universidad del Tolima)  
Paula Sánchez Duarte

CALIFICACIÓN 4.4

APROBADO  REPROBADO

OBSERVACIONES \_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_  
\_\_\_\_\_

FIRMAS

  
\_\_\_\_\_  
JURADO 1

\_\_\_\_\_  
JURADO 2

  
\_\_\_\_\_  
Director del trabajo

  
\_\_\_\_\_  
Director del Programa (Ad hoc)

Ciudad y fecha: 31/ octubre / 2018 Bogotá



FACULTAD DE CIENCIAS  
PROGRAMA DE BIOLOGÍA

ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TRABAJO DE GRADO

TÍTULO DIVERSIDAD Y RELACIONES ECOMORFOLÓGICAS DE LA  
COMUNIDAD ICTICA DEL COMPLEJO DE HUMEDADES DE PAZ DE  
ARIPORO – HATO COROZAL, CASANARE.

AUTORES

Daniela Bedoya Giraldo (070100062012)  
Juan Sebastián Ospina Ospina (070100042012)

DIRECTOR Francisco Antonio Villa Navarro

JURADOS Jorge Enrique García Melo (Universidad del Tolima)  
Paula Sánchez Duarte

CALIFICACIÓN 4.4

APROBADO

REPROBADO

OBSERVACIONES \_\_\_\_\_


\_\_\_\_\_

FIRMAS

JURADO 1. \_\_\_\_\_

JURADO 2. 

Director del trabajo \_\_\_\_\_

Director del Programa (Ad hoc) 

Ciudad y fecha: 2695-c. 31/octubre/2018



FORMULARIO PARA EVALUACIÓN DE TRABAJOS DE GRADO  
CALIFICACIÓN

PRIMER JURADO

NOMBRE DEL JURADO: **Jorge Enrique García Melo**

NOTA OTORGADA POR EL JURADO: 4.6

FIRMA DEL JURADO: 

SEGUNDO JURADO:

NOMBRE DEL JURADO: **Paula Sánchez Duarte**

NOTA OTORGADA POR EL JURADO: \_\_\_\_\_

FIRMA DEL JURADO: \_\_\_\_\_

PROMEDIO FINAL DE LA NOTA DEL TRABAJO DE GRADO: \_\_\_\_\_

RANGOS DE EQUIVALENCIA: (Acuerdo No. 030 de 2000 del Consejo de Facultad)

Calificación menor de tres cero (3.0)  
Calificación entre tres cero (3.0) y tres nueve (3.9)  
Calificación entre cuatro cero (4.0) y cuatro cuatro (4.4)  
Calificación entre cuatro cinco (4.5) y cuatro nueve (4.9)  
Calificación de cinco cero (5.0)

REPROBADO  
APROBADO  
SOBRESALIENTE  
MERITORIO  
LAUREADO



FORMULARIO PARA EVALUACIÓN DE TRABAJOS DE GRADO

**CALIFICACIÓN**

PRIMER JURADO

NOMBRE DEL JURADO: **Jorge Enrique García Melo**

NOTA OTORGADA POR EL JURADO: \_\_\_\_\_

FIRMA DEL JURADO: \_\_\_\_\_

SEGUNDO JURADO:

NOMBRE DEL JURADO: **Paula Sánchez Duarte**

NOTA OTORGADA POR EL JURADO: 4.3

FIRMA DEL JURADO: 

PROMEDIO FINAL DE LA NOTA DEL TRABAJO DE GRADO: \_\_\_\_\_

RANGOS DE EQUIVALENCIA: (Acuerdo No. 030 de 2000 del Consejo de Facultad)

- Calificación menor de tres cero (3.0)
- Calificación entre tres cero (3.0) y tres nueve (3.9)
- Calificación entre cuatro cero (4.0) y cuatro cuatro (4.4)
- Calificación entre cuatro cinco (4.5) y cuatro nueve (4.9)
- Calificación de cinco cero (5.0)

- REPROBADO
- APROBADO
- SOBRESALIENTE
- MERITORIO
- LAUREADO

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradecemos a nuestras familias por su constante e incondicional apoyo, por la confianza depositada en nosotros ante la demora en la culminación de nuestra formación profesional.

A nuestro director Francisco Antonio Villa Navarro por su dedicación, valiosos aportes, paciencia y acompañamiento en este largo y arduo trabajo.

Al gran grupo de ictiólogos de nuestra alma mater, dirigido por el profesor Francisco Villa, conformado por Juan Gabriel Albornoz, Cristhian Conde, Diana Montoya, José Lozano, Margarita Roa y Edwin López, quienes hicieron más ameno este proceso de formación, con sus bromas y compañerismo, y ante todo su disposición y voluntad de transmitirnos sus conocimientos y opiniones, siendo enriquecedor para la culminación de este proyecto.

A nuestro querido conocido más cercano José Luis Poveda Cuellar, quien nos acompaña desde nuestros inicios como aprendices de la ciencia, en el cual su amistad, confianza y particular forma de ser ha contribuido de manera importante tanto en nuestra formación profesional-académica como personal.

A los integrantes del Grupo de Investigación en Zoología, su coordinadora profesora Gladys Reinoso, por hacer parte del desarrollo de este trabajo.

## RESUMEN

Las sabanas inundables de la cuenca del río Orinoco se caracterizan por tener una alta diversidad ecosistémica, heterogeneidad estructural y funcional, contribuyendo a la conformación de diferentes tipos humedales tanto lóticos como lénticos. De esta manera, se evaluó la diversidad y relaciones ecomorfológicas de las comunidades ícticas durante los periodos de descenso de aguas y aguas bajas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo – Hato Corozal, Casanare, abarcando los humedales ríos, caños, cañadas, esteros y jagüeyes. En caños se obtuvo la mayor diversidad a nivel espacial y temporal, con una estructura ecomorfológica compleja definida por la explotación de los recursos tróficos, debido posiblemente a su estabilidad y heterogeneidad de hábitats. En contraste, los humedales periféricos obtuvieron una menor diversidad con una reducida variedad de morfotipos, dada por su inestabilidad y la dominancia de especies oportunistas del orden Characiformes. Igualmente, se conformaron dos ensamblajes a nivel espacial y en aguas bajas, donde los caños se caracterizaron por la presencia de especies bentónicas exclusivas, mientras que las cañadas y los esteros presentaron únicamente especies nectónicas y nectobentónicas. Por lo tanto, se sugiere que la heterogeneidad, la conectividad lateral y la fluctuación hidrológica son factores claves en la diversidad y estructura ecomorfológica de las comunidades ícticas de las sabanas inundables.

**Palabras claves:** Diversidad, Estructura ecomorfológica, Sabanas inundables, Humedales, Comunidades ícticas.

## ABSTRACT

The flooding savannas from Orinoco river basin are characterized by a high ecosystemic diversity, structural and functional heterogeneity, contributing to the conformation of different wetlands types, both lotic and lentic. In this way, the diversity and ecomorphological relationships of the fish communities were evaluated during the descent of water and low water season in the wetland complex located in Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare, encompassing rivers, caños, cañadas, esteros and jagüeyes. The caños obtained the highest diversity at a spatial and temporal level, with a complex ecomorphological structure defined by the use of trophic resources, possibly due to the stability and heterogeneity of habitats. In contrast, the peripheral wetlands obtained less diversity with a reduced variety of morphotypes, given their instability and the dominance of opportunistic species of the order Characiformes. Likewise, two assemblages were formed at a spatial level and in low water season, where the caños were characterized by the presence of exclusive benthic species, while the cañadas and esteros presented only nektonic and nektobenthic species. Therefore, it is suggested that heterogeneity, lateral connectivity and hydrological fluctuation are key factors in the diversity and ecomorphological structure of the fish communities of the flooded savannas.

**Keywords:** Diversity, Ecomorphological structure, Flooded savannas, Wetlands of Paz of Ariporo - Hato Corozal, Fish communities.



## CONTENIDO

|   | <b>Pag.</b> |
|---|-------------|
| <b>1. MARCO TEÓRICO Y ANTECEDENTES</b> .....  | 15          |
| 1.1 SABANAS INUNDABLES DEL ORINOCO .....  | 15          |
| 1.2 CARACTERÍSTICAS FÍSICAS DE LOS HUMEDALES .....  | 17          |
| 1.3 DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA ÍCTICA.....   | 19          |
| 1.4 RELACIONES ECOMORFOLÓGICAS .....  | 22          |
| <br>  |             |
| <b>2. DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE PECES DEL COMPLEJO DE HUMEDALES DE PAZ DE ARIPORO - HATO COROZAL, CASANARE</b> .....                  | 26          |
| 2.1 INTRODUCCIÓN .....  | 27          |
| 2.2 OBJETIVOS .....   | 29          |
| 2.2.1 Objetivo General: .....   | 29          |
| 2.2.2 Objetivos específicos: .....  | 29          |
| 2.3 METODOLOGÍA.....  | 30          |
| 2.3.1 Área de estudio. ....   | 30          |
| 2.3.2 Análisis de datos. ....   | 32          |
| 2.4 RESULTADOS.....   | 35          |
| 2.4.1 Abundancia y distribución de las especies.....  | 35          |
| 2.4.2 Riqueza y diversidad de especies.....   | 39          |
| 2.4.3 Estructura de los ensamblajes ícticos y especies indicadoras. ....  | 48          |
| 2.5 DISCUSIÓN .....   | 53          |
| 2.5.1 Análisis espacial.....  | 53          |
| 2.5.2 Análisis temporal.....  | 58          |
| 2.6 CONCLUSIONES.....   | 61          |
| <br>  |             |
| <b>3. RELACIONES ECOMORFOLÓGICAS DE LAS COMUNIDADES DE PECES EN LOS DIFERENTES HUMEDALES DEL MUNICIPIO DE PAZ DE ARIPORO-HATO COROZAL, CASANARE</b> ..... | 62          |

|  |    |
|--|----|
| <b>3.1 INTRODUCCIÓN</b> .....            | 63 |
| <b>3.2 OBJETIVOS</b> .....               | 65 |
| <b>3.2.1 Objetivo General</b> .....      | 65 |
| <b>3.2.2 Objetivos específicos</b> ..... | 65 |
| <b>3.3 METODOLOGÍA</b> .....             | 65 |
| <b>3.4 RESULTADOS</b> .....              | 74 |
| <b>3.5 DISCUSIÓN</b> .....               | 88 |
| <b>3.6 CONCLUSIONES</b> .....            | 94 |
| <br>                                     |    |
| <b>REFERENCIAS</b> .....                 | 95 |

## LISTA DE TABLAS

|  |    |
|--|----|
| <b>Tabla 1.</b> Estaciones de muestreo de cada tipo de humedal evaluado.....   | 32 |
| <b>Tabla 2.</b> Análisis de Kruskal – Wallis a nivel espacial en el complejo de humedales Paz de Ariporo – Hato Corozal. ....  | 35 |
| <b>Tabla 3.</b> Análisis de Kruskal – Wallis de la temporada descenso de aguas en el complejo de humedales Paz de Ariporo – Hato Corozal. ....   | 36 |
| <b>Tabla 4.</b> Análisis de Kruskal – Wallis de la temporada de aguas bajas en el complejo de humedales Paz de Ariporo – Hato Corozal.....   | 36 |
| <b>Tabla 5.</b> Especies indicadoras a nivel espacial en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.....  | 52 |
| <b>Tabla 6.</b> Especies indicadoras de la temporada descenso de aguas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. ....  | 52 |
| <b>Tabla 7.</b> Especies indicadoras de la temporada de aguas bajas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. ....   | 53 |
| <b>Tabla 8.</b> Descripción de las medidas morfométricas lineales y áreas.....   | 66 |
| <b>Tabla 9.</b> Índices ecomorfológicos e interpretaciones ecológicas. ....  | 68 |
| <b>Tabla 10.</b> Listado de especies por tipo de humedal y gremio trófico del complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. Abrev.= abreviación; n medido = número de ejemplares medidos.....  | 74 |
| <b>Tabla 11.</b> Prueba de Mantel y parcial de Mantel con todos los índices ecomorfológicos y con los índices predictores de la estructura trófica evaluados en las comunidades ícticas de caños, cañadas y esteros de Paz de Ariporo-Hato Corozal, Casanare. En negrita los valores estadísticamente significativos. .... | 77 |
| <b>Tabla 12.</b> Valores propios y contribución de los índices ecomorfológicos en los primeros dos ejes de los componentes principales (ACP) de las especies de los caños de Paz de Ariporo, Casanare. En negrita los índices con altos valores de correlación fueron seleccionados para la interpretación.....            | 78 |
| <b>Tabla 13.</b> Valores propios y contribución de los índices ecomorfológicos en los primeros dos ejes del ACP de las especies de las cañadas de Paz de Ariporo,  |    |

|   |    |
|---|----|
| Casanare. En negrita los índices con altos valores de correlación fueron seleccionados para la interpretación. ....   | 81 |
| <b>Tabla 14.</b> Valores propios y contribución de los índices ecomorfológicos en los primeros dos ejes del ACP de las especies de los esteros de Paz de Ariporo, Casanare. En negrita los índices con altos valores de correlación fueron seleccionados para la interpretación. .... | 83 |

## LISTA DE FIGURAS

|  |    |
|--|----|
| <b>Figura 1.</b> Área de estudio con las estaciones de muestreos en el complejo de humedales Paz de Ariporo – Hato Corozal, Casanare. ....                                       | 31 |
| <b>Figura 2.</b> Abundancia relativa de los órdenes a nivel espacial en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.....                                 | 37 |
| <b>Figura 3.</b> Abundancia relativa de las familias más abundantes a nivel espacial en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. ....                | 37 |
| <b>Figura 4.</b> Abundancia relativa de los órdenes de la temporada descenso de aguas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. ....               | 38 |
| <b>Figura 5.</b> Abundancia relativa de los órdenes de la temporada de aguas bajas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. ....                  | 39 |
| <b>Figura 6.</b> Índice de riqueza específica ( $q_0$ ) a nivel espacial en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. ....                            | 40 |
| <b>Figura 7.</b> Índice de diversidad $q_1$ (entropía Shannon) a nivel espacial en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.....                      | 41 |
| <b>Figura 8.</b> Índice de diversidad $q_2$ (Gini-Simpson) a nivel espacial en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.....                          | 42 |
| <b>Figura 9.</b> Índice de riqueza específica ( $q_0$ ) de la temporada descenso de aguas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. ....           | 43 |
| <b>Figura 10.</b> Índice de diversidad $q_1$ (entropía de Shannon) de la temporada descenso de aguas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare..... | 44 |
| <b>Figura 11.</b> Índice de diversidad $q_2$ (Gini-Simpson) de la temporada descenso de aguas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.....        | 45 |
| <b>Figura 12.</b> Índice de riqueza específica ( $q_0$ ) en la segunda temporada (aguas bajas) en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.....       | 46 |
| <b>Figura 13.</b> Índice de diversidad $q_1$ (entropía de Shannon) de la temporada de aguas bajas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.....    | 47 |
| <b>Figura 14.</b> Índice de diversidad $q_2$ (Gini-Simpson) de la temporada de aguas bajas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. ....          | 47 |

|  |    |
|--|----|
| <b>Figura 15.</b> Diagrama de ordenación NMDS basado en las abundancias registradas a nivel espacial en los humedales caños, cañadas y esteros de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. ....                  | 48 |
| <b>Figura 16.</b> Análisis de similitud (ANOSIM) a nivel espacial en los humedales caños, cañadas y esteros de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. ....   | 49 |
| <b>Figura 17.</b> Diagrama de ordenación NMDS basado en las abundancias registradas de la temporada descenso de aguas en los humedales caños, cañadas y esteros de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. .... | 50 |
| <b>Figura 18.</b> Análisis de similitud (ANOSIM) de la temporada descenso de aguas en los humedales caños, cañadas y esteros de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. ....                                    | 50 |
| <b>Figura 19.</b> Diagrama de ordenación NMDS basado en las abundancias registradas de la segunda de aguas bajas en los humedales caños, cañadas y esteros de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. ....      | 51 |
| <b>Figura 20.</b> Análisis de similitud (ANOSIM) de la temporada de aguas bajas en los humedales caños, cañadas y esteros de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. ....                                       | 51 |
| <b>Figura 21.</b> Análisis de componentes principales (ACP) de 49 especies de caños del complejo de humedales Paz de Ariporo – Hato Corozal, Casanare. ....  | 80 |
| <b>Figura 22.</b> Análisis de componentes principales de 22 especies de cañadas del complejo de humedales Paz de Ariporo – Hato Corozal, Casanare. ....  | 82 |
| <b>Figura 23.</b> Análisis de componentes principales de 24 especies de Esteros del complejo de humedales Paz de Ariporo – Hato Corozal, Casanare. ....  | 84 |
| <b>Figura 24.</b> Dendrograma de las relaciones ecomorfológicas para las 44 especies de los caños del complejo de Humedales Paz de Ariporo, Casanare .....   | 86 |
| <b>Figura 25.</b> Dendrograma de las relaciones ecomorfológicas para las 22 especies de las cañadas del complejo de Humedales Paz de Ariporo, Casanare. ....   | 87 |
| <b>Figura 26.</b> Dendrograma de las relaciones ecomorfológicas para las 24 especies de los esteros del complejo de Humedales Paz de Ariporo, Casanare. ....   | 88 |

# 1. MARCO TEÓRICO Y ANTECEDENTES

## 1.1 SABANAS INUNDABLES DEL ORINOCO

En el paisaje de la cuenca del río Orinoco, las sabanas constituyen el bioma más característico y diferenciado a nivel estructural y funcional (Sarmiento, 1994; Mora-Fernández, Peñuela-Recio, y Castro-Lima, 2015), destacándose por su formación vegetal única, con presencia de un estrato herbáceo continuo dominado por gramíneas y ciperáceas, y formaciones abiertas de arbustos y árboles de bajo porte interrumpidas ocasionalmente por palmas, ríos y caños (Sarmiento, 1994; Osorio-Peláez y Lasso, 2015).

De acuerdo a un enfoque geológico y la distribución de biomas se pueden definir tres subregiones para las sabanas del Orinoco, que son las planicies eólicas, las altiplanicies y las sabanas inundables (Huber, Duno de Stefano, Aymard y Ricarda, 2006; Molano, 2011; Osorio-Peláez y Lasso, 2015). Esta última es una subregión donde los ríos que bajan de la cordillera Oriental pierden su capacidad de carga, transportando solo sedimentos finos en suspensión, los cuales terminan por establecerse en un plano topográfico cóncavo con zonas muy bajas, que en épocas de lluvias se inundan por acción directa de la precipitación y por la escorrentía dada por el desborde de los ríos y caños (Mora-Fernández et al., 2015).

El carácter de estacionalidad y la duración de las inundaciones diferencian a las sabanas inundables, según su funcionamiento ecológico, en sabanas estacionales, semiestacionales e hiperestacionales (Sarmiento, 1994; Osorio-Peláez y Lasso, 2015). En ésta última se pueden reconocer cuatro periodos o estaciones hidrométricas distintas, que son: aguas altas, descenso de aguas, aguas bajas y ascenso de aguas; que están dadas en función del nivel de saturación del suelo y la producción de biomasa, por tanto, la disponibilidad de agua adquiere una gran significancia ecológica sobre la fisionomía,

funcionalidad y organización de la biota (Rosales, Rodríguez y Narayán, 2007; Osorio-Peláez y Lasso, 2015)

Asimismo, la naturaleza de los procesos de inundación puede tener un origen pluvial, que es la acción directa de la precipitación, ó fluvial, que proviene del desborde del río, permitiendo la distinción de dos grandes zonas sobre la llanura: a) el sistema río-planicie de inundación y b) las áreas inundables periféricas. Esto es determinante en la configuración de los diferentes humedales tanto de carácter lótico como léntico, contribuyendo a un alto grado de heterogeneidad espacial (Lasso, Rial y Lasso-Alcalá, 1999; Villa-Navarro, Roa, Albornoz y Montoya, 2015).

Es por ello, que los diferentes humedales se clasificaron teniendo en cuenta aspectos bióticos (flora y fauna), fisiográficos, geomorfológicos, altitudinales, hidrológicos y geoquímicos, reconociéndose para Colombia 43 tipos de humedales naturales y 5 artificiales o modificados, los cuales están sujetos a una alta variabilidad temporal dado por las fluctuaciones hidrométicas (Lasso et al., 2014b).

De esta manera, la dinámica de los procesos de inundación se explica bajo el concepto del pulso de inundación, que es considerado la principal fuerza que modula los cambios anuales de las variables bióticas y abióticas, en el cual, el intercambio lateral entre la llanura de inundación y el cauce del río, y el reciclaje de nutrientes dentro de la zona de inundación, estructuran la multidimensionalidad espacial de los humedales en la que ocurren procesos ecológicos y flujos de energía (Junk, Bayley y Sparks, 1989).

Estas dinámicas definen a la sabana de inundación como la zona de transición acuático-terrestre, en la cual se presenta una alta conectividad lateral y variabilidad espacio-temporal (Junk y Furch, 1993), generando la presencia de parches o hábitats que se interrelacionan en grados variables siguiendo el concepto de “Mosaico de hábitats cambiantes” (Stanford et al., 2005; Mora-Fernández et al., 2015)



Por lo tanto, las comunidades ícticas están sometidas tanto a regulares y repetidas sucesiones ecológicas asociadas con estas inundaciones, como las relaciones recíprocas entre las corrientes de agua y los cuerpos lenticos (Lewis, Hamilton, Lassi, Rodríguez y Saunders, 2000). De manera que las adaptaciones estructurales y funcionales que presentan las especies les permiten acoplarse a las dinámicas espacio-temporales (Hernández, 2009), lo cual se ve reflejado en la composición y estructura de la ictiofauna, así como en las estrategias alimenticias, reproductivas e interacciones ecológicas (ej. competencia, depredación) (Villa-Navarro et al., 2015).

## 1.2 CARACTERÍSTICAS FÍSICAS DE LOS HUMEDALES

**Ríos de aguas blancas:** Estos hábitats loticos, son sistemas fluviales y palustres. Son ambientes caracterizado por tener una transparencia muy baja (Huber, 1995), debido al alto contenido de arcillas y sólidos inorgánicos suspendidos transportados desde los Andes hasta las llanuras aluviales, de manera que llegan a contener alta carga de materia orgánica lo que genera que sean sistemas muy productivos y ricos en nutrientes, con concentraciones elevadas de nitrógeno, fósforo, carbono orgánico total etc (Lasso, 2004, Saunders y Lewis, 1988) Además de tener pH neutro, conductividad elevada y alto porcentaje de metales alcalino-térreos (Furch y Klinge, 1978; Lasso, Colonnello y Rial, 2014a).

Debido al ser hábitats muy productivos, son utilizados, tanto en el cauce principal como en las zonas de inundación, áreas de criaderos y descanso tanto para animales acuáticos como terrestres y como zonas de migración (Lasso et al., 2014a)

**Caños:** Este es un sistema de tipo fluvial y palustre, siendo de ambiente lotico ya sea permanente o temporal, igualmente puede ser de aguas blancas, claras o negras. Antelo, Ayar-Zagüen, Hernández y Castroviejo (2008) definen a los caños como un curso de agua característico de las grandes planicies, la cual nace generalmente en zonas de sabana, donde su caudal regularmente canaliza las aguas de desbordes de ríos y lagunas, pudiendo ser afluente o efluente de diferentes cuerpos de agua de carácter

léntico o lótico e interconectar lagunas y caños de mayor porte mediante desborde fluvial y/o pluvial, por otro lado, estos humedales son usados por las especies como áreas de criadero (reproducción y crecimiento), descanso y zonas de migración (Lasso et al., 2014b).

**Cañadas:** Las cañadas son cursos de agua temporales, que no exceden los dos metros de ancho, formados por la escorrentía superficial asociada principalmente al desborde de esteros y bajos, propios de grandes planicies de las sabanas inundables. Además, la dinámica de estos cursos de agua no es muy activa, formando sistemas endorreicos de aguas claras que eventualmente se secan por evaporación (Osorio-Peláez et al., 2015).

**Esteros:** Este tipo de humedal es de ambiente palustre, léntico, permanente o temporal y de aguas blancas o claras. Estos hábitats se presentan generalmente en las zonas más bajas de las sabanas, siendo un terreno cóncavo y de suelos arcillosos (Antelo et al., 2008). Usualmente, durante la época de lluvias se conectan con los caños u otros cuerpos de agua, por efecto de desborde o a través de las cañadas, pero generalmente durante la sequía la lámina de agua se reduce hasta perder conexión con los demás hábitats (Lasso, Gutiérrez y Morales, 2014c). Su fisionomía es altamente alterada durante el ciclo anual debido a los cambios del nivel hidrométricos (Lasso, 2004). Igualmente, estos tipos de hábitat sirven de soporte como sitios de reproducción, cría, descanso y alimentación de fauna (Trujillo, Caro-Caro, Lasso y Usma, 2014).

**Jagüeyes:** A diferencia del resto de los humedales, estos son sistemas artificiales de ambiente léntico, ya sea de aguas claras o blancas. Estos cuerpos de agua semejante a una laguna son el resultado de la extracción de tierra para la construcción o excavaciones para el almacenamiento de agua, estos hábitats usualmente tienen una profundidad mayor a 1 m, son de menor extensión que una laguna natural y con bordes de mayor pendiente; con el tiempo son colonizados por plantas acuáticas, algas y plancton, lo que contribuye a su naturalización (Lasso et al., 2014c).

Estos cuerpos de agua con el tiempo son colonizados por la fauna silvestre y pueden ser ecosistemas cerrado o abiertos, igualmente son usado con fines agropecuarios y piscícolas (Lasso et al., 2014c).

### **1.3 DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA ÍCTICA**

A inicios del siglo XX, en los primeros estudios sobre la cuantificación y análisis de los patrones que conforman la diversidad, composición y estructura de las comunidades, existían dos maneras de comprender las comunidades, ya sea como entidades discretas y reproducibles o como transiciones continuas y graduales (Clements, 1916; Gleason, 1917; Magurran et al., 2011). Por tal razón, en la actualidad los estudios de ecología de comunidades se han enfocado en responder si los factores que contribuyen a la organización de una comunidad obedecen a una naturaleza estocástica o determinística (Jackson, Peres-Neto y Olde, 2001)

Por otro lado, una comunidad está definida por la asociación particular de especies, independientemente de su grupo taxonómico, que cohabitan espacial y temporalmente, y mantienen una compleja red de interacciones ecológicas, ya sea de forma directa o indirecta (Wootton, 2012). Las dinámicas de estas comunidades pueden estar determinadas tanto por factores regionales, como la disponibilidad del hábitat, tasa de dispersión, tiempo de colonización y extinción, y factores locales, como las condiciones abióticas, interacción de especies, productividad primaria, heterogeneidad de recursos y estabilidad (Chase, 2003).

De esta manera, los diferentes procesos ecológicos y evolutivos de ocupación de nichos en un paisaje adaptativo, son determinantes en la configuración de las abundancias de las especies coexistentes (Tokeshi, 1999; Begon, Townsend y Harper, 2006). Por tanto, los patrones de diversidad de las comunidades que consideran distintos elementos de la distribución de abundancias de una comunidad son imperativas, como conocimiento básico para entender sus dinámicas espacio-temporales y si están relacionadas con

procesos determinísticos y estocásticos (Jackson et al., 2001; Moreno, Barragán, Pineda y Pavón, 2011).

Las comunidades ícticas son un componente importante en los ecosistemas acuáticos, ya que funcionan como indicadoras de la degradación del hábitat, contaminación ambiental y la productividad del ecosistema (Fischer, 2007). De manera que los peces son un grupo ideal para el estudio y comprensión de cómo varía la estructura de una comunidad y las interacciones entre especies, lo cual contribuye en mantener la funcionalidad y estabilidad de los ecosistemas reflejando una alta diversidad (Chase, 2003; Loreau et al., 2001). Igualmente, se ha reconocido que las comunidades ícticas son influenciadas por diferentes factores bióticos y abióticos.

Asimismo, en las sabanas inundables las comunidades ícticas, por su elevada movilidad, han logrado ocupar todos los ambientes acuáticos disponibles, desplazándose a nivel espacio-temporal en la medida en que los ecosistemas fluctúan (Lacambra y Pinilla, 2004). Por tanto, gran parte del flujo energético que proviene de la producción primaria pasa a través de los peces hacia depredadores de orden superior que habitan en los diferentes humedales, siendo los peces un componente importante dentro del funcionamiento ecológico de los ecosistemas de la región orinoquense (Hernandez, 2009).

Es por esto, que se han realizado numerosos inventarios y estudios ecológicos de las comunidades ícticas, catalogando a la cuenca del río Orinoco como la segunda más diversa de Suramérica con 53 familias, 363 géneros y 1002 especies (Reis et al., 2016), concentrando así el 44,64% (675 spp) de la riqueza ictiológica nacional (Herrera-Collazos, Herrera-R, DoNascimento y Maldonado-Ocampo, 2018). Esto se debe a que la cuenca ocupa el 38,27% del territorio nacional y a la presencia de una gran complejidad en los diferentes ambientes que la conforman (Lasso et al., 2014c).

De manera que en los últimos años se han realizado estudios de diversidad y caracterización de la ictiofauna en las cuencas de los ríos Meta (Sánchez, Castro, y

Galvis, 1999; Usma et al., 2016), Arauca (Rugeles Lugo, Vásquez-Gamboa, y Bayona-Rodríguez, 2007), Bitá (Maldonado-Ocampo, 2000, 2001; Villa-Navarro et al., 2017), Tuparro (Villarreal-Leal y Maldonado-Ocampo, 2007), Tomo (Maldonado-Ocampo et al., 2006), Mataven (Maldonado-Ocampo, Bogotá-Gregory y Villa-Navarro, 2009) y Orinoco (Galvis-Vergara et al., 2005).

Asimismo, se han realizado varios estudios de diversidad a nivel regional tanto para el departamento del Casanare registrándose 567 spp que representan el 85.5% de las especies de la Orinoquía colombiana (Villa-Navarro et al., 2011), como para las subcuencas del río Pauto (182 spp.) (Maldonado et al., 2013), Casanare (180 spp.) (Zamudio, Urbano-Bonilla, Preciado-Silva, Rodríguez y Herrera-Collazos, 2017) y Cusiana (241 spp.) (Urbano-Bonilla et al., 2018).

Respecto a estudios ecológicos para los ríos tropicales de planicies inundables, estos se han centrado en evaluar cuáles factores bióticos y abióticos intervienen en la estructuración de las comunidades ícticas (Winemiller, Agostinho y Caramaschi, 2008; Reis et al., 2016), evidenciando algunas variables de importancia como la profundidad, transparencia, depredación y complejidad estructural del hábitat (Tejerina-Garro et al., 1998; Hoeinghaus, Layman, Arrington y Winemiller, 2003; Petry, Bayley y Markle, 2003; Oliveira, Mintera-Vera y Goulart, 2005). Asimismo, se ha considerado que la principal fuerza que determina las dinámicas ecológicas en estas comunidades es la fuerte fluctuación hidrométrica, que genera una marcada estacionalidad climática (González, Lasso y Rosales, 2009; Fernandes, Gomes, Pelicice y Agostinho, 2009).

No obstante, aún persisten grandes vacíos de conocimiento sobre los procesos que influyen en la estructuración de las comunidades ícticas, evidenciando cierto grado organización y de aleatoriedad al mismo tiempo (Lewis et al., 2000; Ortega, Dias, Petry, Oliveira y Agostinho, 2014), lo cual se atribuye a una multiplicidad de factores como la historia de vida de las especies (estrategias reproductivas, comportamientos migratorios), interacciones bióticas (depredación, competencia), variabilidad climática

(periodos de lluvia y sequía) y gradientes ambientales (condiciones físico-químicas, hábitats) (Lewis et al., 2000; Jackson et al., 2001; Osorio-Peláez y Lasso, 2015).

#### 1.4 RELACIONES ECOMORFOLÓGICAS

Los estudios sobre la morfología de los peces y su relación con las características ecológicas están basados en la hipótesis ecomorfológica (Gatz, 1979a; Webb, 1984; Winemiller, 1991), la cual propone que la morfología difiere tanto entre gremios tróficos, por la naturaleza de los recursos alimenticios usados y las estrategias de las especies para explotarlos, como entre los hábitats utilizados, por sus características físicas y limnológicas (Olivera et al., 2010). Es decir, el uso del hábitat y la ecología trófica estarían relacionados con el fenotipo de las especies (Gatz, 1979a).

Para poner a prueba dicha hipótesis se emplean medidas lineales (longitudes) y estimaciones de área (Bock, 1994), las cuales se utilizan para hallar atributos ecomorfológicos, que se expresan generalmente en índices, que intentan predecir hábitos de vida, indicando adaptaciones a la utilización de diferentes recursos y de diferentes hábitats (Barreto, 2005).

Los atributos morfológicos de los peces se pueden relacionar con la ecología trófica, el uso del hábitat y la locomoción (Keast y Webb, 1966). Las características relacionadas con la ecología trófica pueden ser externas e internas (Gatz, 1979a); entre las primeras se encuentran la longitud estándar, la longitud y altura de la cabeza, y altura y ancho de la boca, características que reflejan el tamaño y la densidad de la presa en el ambiente (Keast y Webb, 1966; Winemiller, 1991).

Efectivamente, en una comunidad de peces de una llanura de inundación en la Amazonía boliviana se ha encontrado que existe una relación positiva entre la longitud estándar, longitud de la cabeza y altura relativa de la boca de algunos carnívoros con el tamaño de las presas que consumen (Pouilly, Lino, Bretenoux y Rosales, 2003). Igualmente, también se ha encontrado en una comunidad de peces tropicales dulceacuícolas que la

altura y orientación de la boca y la presencia de barbillas se correlacionan significativamente con el tamaño de la presa y la posición vertical del alimento (Piet, 1998).

Por otro lado, algunas estructuras morfológicas internas tales como la dentición (forma y número de dientes), el tracto digestivo (forma del estómago, longitud del tracto y número de ciegos pilóricos) (Chen, 2002; Fugi, Agostinho y Hahn, 2001) y atributos del aparato faríngeo de los peces (longitud de los arcos branquiales y el número y longitud de las branquiespinas), aportan igualmente información sobre su ecología trófica (Amundsen, Knudsen, Klemetsen y Kristoffersen, 2004; Cassemiro, Hahn y Rangel, 2003).

Algunos estudios, que han revelado esta fuerte relación entre la morfología interna y la dieta, proponen que los tractos digestivos muy largos están correlacionados positivamente con peces herbívoros y detritívoros, y las branquias largas, delgadas y abundantes se asocian generalmente con el consumo del plancton (Gatz, 1979a; Piet, 1998; Delariva y Agostinho, 2001), específicamente de presas pelágicas, y las branquias cortas, esparcidas y poco abundantes se asocian al consumo de zoobentos (Amundsen et al., 2004).

En cuanto al uso del hábitat, se ha encontrado que la estratificación vertical es una de las principales formas de particionar los recursos en las comunidades de peces, como el uso de los diferentes estratos en la columna del agua (Watson y Balon, 1984). La forma del cuerpo es uno de los principales rasgos analizados que dan información acerca de esto, ya que se ha reportado que los peces con cuerpos aplanados explotan el fondo porque reducen la presión hidrostática y se mantienen sujetos a él (Keast y Webb, 1966) generando una mayor estabilidad (Kerfoot y Schaefer, 2006); los peces comprimidos lateralmente habitan en ambientes estructurados, ya que tienen mayor maniobrabilidad (Breda, Oliveira y Goulart, 2005); y los peces con cuerpos fusiformes son típicamente pelágicos (Chan, 2001).

Los peces aplanados dorso-ventralmente tienen un pedúnculo caudal más grande, que les ayuda a mantener el cuerpo en el fondo de las áreas con agua de flujo rápido (Prado, Goulart y Pagotto, 2016), aletas pectorales grandes que se asocian con aceleraciones rápidas (Watson y Balon, 1984) y aletas dorsales desarrolladas que se asocian directamente con una mayor capacidad de estabilización y frenado para tener mejor equilibrio y, por lo tanto, una mejor exploración del fondo (Breda et al., 2005).

Los peces con cuerpos comprimidos, altos y con una aleta anal desarrollada indican una alta capacidad para realizar desplazamientos verticales en la columna del agua, ya que se alimentan de ítems como larvas, algas filamentosas y vegetales en el sustrato y, también pueden desplazarse a la superficie a alimentarse de frutos e insectos (Barreto, 2005). Además, también se han asociado individuos con estas características a hábitats altamente estructurados, como la agrupación de macrófitas que se ubican en áreas de bajo flujo de agua (Esguícero y Arcifa, 2010), donde estos peces gracias a su morfología pueden tener una alta maniobrabilidad y estabilización del movimiento (Breda, 2005).

Existe otro grupo de peces, con formas corporales más fusiformes que generalmente se encuentran en el centro del espacio ecomorfológico (Oliveira et al., 2010), los cuales presentan su altura máxima localizada en la región anterior del cuerpo, pedúnculo caudal bajo y aleta caudal alta que reducen la resistencia del ambiente acuático que se opone al movimiento (Gosline, 1971; Webb, 1984), lo cual permite a estos peces una propulsión y mantenimiento de la velocidad más eficiente con un menor costo energético en regiones pelágicas sin ningún obstáculo (Gosline, 1971).

De esta manera, se ha evidenciado la capacidad predictiva de algunos atributos morfológicos en algunos aspectos ecológicos de la especies en comunidades ícticas (Douglas y Matthews, 1992) como en el río yuca (cuenca del río Meta) (Sánchez, Galvis y Victoriano, 2003), la quebrada Yahuaraca (Amazonía colombiana) (Baron, 2006), la quebrada Caracu (tributario del río Paraná) y en zonas inundables de la cuenca del río Paraná (Oliveira et al., 2010; Prado et al., 2016) y del río Mamoré (Amazonia boliviana) (Pouilly et al., 2013)



Finalmente, la ecomorfología se ha usado para establecer la diversidad morfológica, la estructura y los cambios que puede tener una comunidad (Piet, 1998; Lombarte, Gordo, Whitfield, James y Tuset, 2012), ya que los rasgos morfológicos de las especies se pueden emplear como sustitutos de los atributos del nicho (Wainwright y Richard, 1995) y, por lo tanto, el espacio morfológico multivariado se podría utilizar para inferir la diversidad de nichos en la comunidad íctica (Winemiller, Kelso-Winemiller y Brenkert, 1995).

## 2. DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE PECES DEL COMPLEJO DE HUMEDALES DE PAZ DE ARIPORO - HATO COROZAL, CASANARE

### RESUMEN

La diversidad ecosistémica y conectividad ecológica de las sabanas inundables son importantes para el mantenimiento de la diversidad y funcionalidad íctica del Orinoco, sin embargo, actualmente se encuentran amenazadas y pobremente estudiadas. De esta manera, se analizó la diversidad, composición y estructura de las comunidades ícticas del complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. Para esto, se utilizaron datos previamente colectados en dos periodos hidrológicos: descenso de agua y aguas bajas. Se determinó la diversidad con los números de Hill ( $q^0$ ,  $q^1$  y  $q^2$ ) aplicando rarefacción y extrapolación, análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDs) acompañado de un ANOSIM y se aplicó el índice de especies indicadoras (*IndVal*). En todos los humedales se evidenció el patrón de una alta dominancia de Characiformes (92%), seguido de los Siluriformes (6,11%). En ríos y caños se encontró la mayor riqueza específica ( $q^0$ ), este último fue el más diverso para  $q^1$  y  $q^2$ , en contraste con jagüeyes que tuvo la diversidad más baja. El NMDs, asoció la comunidad íctica en dos grupos de humedales (caños y cañadas-esteros) a nivel espacial y en aguas bajas. El *IndVal*, evidenció especies indicadoras para ríos, caños y jagüeyes. Estos resultados sugieren que los ríos y caños presentan ensamblajes ícticos más diversos asociados a la heterogeneidad de hábitat, adicionalmente, la conectividad lateral y la fluctuación hidrológica son factores claves en la diversidad y estructuración de la comunidad íctica.

**Palabras claves:** Diversidad, Números de Hill, Especies indicadoras, Conectividad, Heterogeneidad y Sabanas inundables.

## ABSTRACT

The ecosystem diversity and ecological connectivity of the flooding savannas are important for the maintenance of functionality and diversity of fishes from the Orinoco basin. However, currently this diversity is threatened and poorly studied. In this way, we analyzed the diversity, composition and structure of the fish community in a wetland complex located in Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. The data were previously collected in two hydrological periods: descent of water and low water. The diversity was estimated using rarefaction and extrapolation with Hill numbers ( $q_0$ ,  $q_1$  y  $q_2$ ), non-metric multidimensional scaling analysis (NMDs) followed by analysis of similarities (ANOSIM) and the indicator species index (IndVal). In all wetlands studied, a dominance pattern of Characiformes (92%) followed by Siluriformes (6,11%) was observed. The highest specific richness ( $q_0$ ) was found in rivers and caños, where the latter was the most diverse for  $q_1$  y  $q_2$ , in contrast with jagüeyes that reflected the lowest diversity. The NMDS associated the fish community into two wetlands groups in a spacial level and dry season, getting as a result caños and cañadas-esteros. The IndVal showed indicator species for rivers, caños and jagüeyes. The results suggest that rivers and caños have more diverse fish assemblages, associated with habitat heterogeneity, additionally, the lateral connectivity and the hydrological fluctuation play an important role in the structure and diversity of the fish community.

**Keywords:** Diversity, Hill numbers, Indicator species, Connectivity, Heterogeneity and Flooding savannas.

## 2.1 INTRODUCCIÓN

La diversidad de especies es un tema central tanto en ecología de comunidades como en biología de la conservación; su estudio ha adquirido relevancia en los últimos años debido a su posible relación con el funcionamiento de los ecosistemas (Maclaurin y Sterelny, 2008). De igual manera, la evaluación de la composición, estructura y la variación espacio-temporal de las comunidades son temas relevantes ya que evidencian

las interacciones bióticas y abióticas presentes, aportando información importante para conocer la funcionalidad y estabilidad de los ecosistemas (Chase, 2003; Jackson et al., 2001; Loreau et al., 2001).

Por otra parte, la Orinoquía colombiana abarca el 44,37% de la riqueza ictiológica nacional y es considerada el segundo enclave húmedo con mayor valor y productividad de los ecosistemas neotropicales, se caracteriza por tener grandes extensiones de sabanas inundables (Junk y Furch 1993; Lewis et al., 2000; Pennington, Lewis y Ratter, 2006; Rodríguez et al., 2009), las cuales contribuyen de manera sustancial a la diversidad ecosistémica, a la heterogeneidad estructural y funcional, y, en especial, son unidades de base que sustentan la conectividad ecológica de la región (Lasso et al., 2014c).

Cada año tiene lugar en las sabanas inundables una secuencia hidrológica protagonizada por los pulsos de inundación (potamofase y limnofase) (Osorio-Peláez et al., 2015). Estas fluctuaciones de los niveles de agua y la dinámica hidrológica estacional son parte del carácter ecológico de los humedales (Mitsch y Gosselink, 1993) y generan que las comunidades de peces no sean estáticas, ni en tiempo ni espacio. Por lo tanto, la temporalidad climática les imprime un alto dinamismo ecológico particular en las regiones neotropicales (Lowe-McConnell, 1999; Welcomme, 1979).

Además, las sabanas inundables poseen diferentes tipos de humedales, tanto lóticos, lénticos, naturales y artificiales, que a pesar de su aparente uniformidad son heterogéneos y dinámicos. Han sido objeto de varias clasificaciones basadas en criterios hidrológicos, geomorfológicos, edafológicos y geoquímicos (Lasso et al., 2014c). Recientemente, se incluyeron los criterios biológicos y ecológicos, siendo estos determinantes para definir los patrones de distribución de las especies (Osorio-Peláez et al., 2015).

A pesar de lo anterior, el conocimiento sobre la estructura y funcionamiento de las comunidades de peces de zonas inundables aún permanece incompleto (Boulton et al.,

2008), se han realizado inventarios y análisis de diversidad (Maldonado-Ocampo, Urbano-Bonilla, Preciado y Bogotá-Gregory, 2013; Villa-Navarro et al., 2011) pero pocos de ellos se han enfocado en la determinación de patrones espacio-temporales de las comunidades (Villa-Navarro et al., 2015). Además, no se han realizado estudios donde se compare la diversidad y la estructura de las comunidades de peces entre los diferentes tipos de humedales. Por lo tanto, este capítulo estudia la diversidad, composición y estructura de las comunidades de peces del complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.

## **2.2 OBJETIVOS**

**2.2.1 Objetivo General:** Determinar si la diversidad, composición y estructura de las comunidades de peces varía entre los humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.

**2.2.2 Objetivos específicos:**

- Establecer la abundancia y distribución de las especies ícticas en los diferentes tipos de humedales, en dos épocas climáticas, de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.
- Estimar la riqueza y diversidad de las especies ícticas en los diferentes tipos de humedales, en dos épocas climáticas, de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.
- Determinar la estructura de los ensamblajes ícticos y especies indicadoras en cada tipo de humedal, en dos épocas climáticas, de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.

## 2.3 METODOLOGÍA

El presente trabajo empleó los especímenes de la Colección de Zoología de la Universidad del Tolima, sección Ictiología (CZUT-IC), muestreados durante los años 2014 y 2015, en el complejo de humedales de los municipios de Paz de Ariporo - Hato Corozal, departamento de Casanare, en el marco del proyecto “Aplicación de criterios bioecológicos para la identificación, caracterización y establecimiento de límite funcionales en humedales de las sabanas inundables de la Orinoquía (Osorio-Peláez et al., 2015), lotes 12804 al 13083 y 13547 al 13827. La lista de especies registradas fue actualizada de acuerdo al checklist de peces dulceacuícolas de Colombia (Herrera-Collazos et al., 2017).

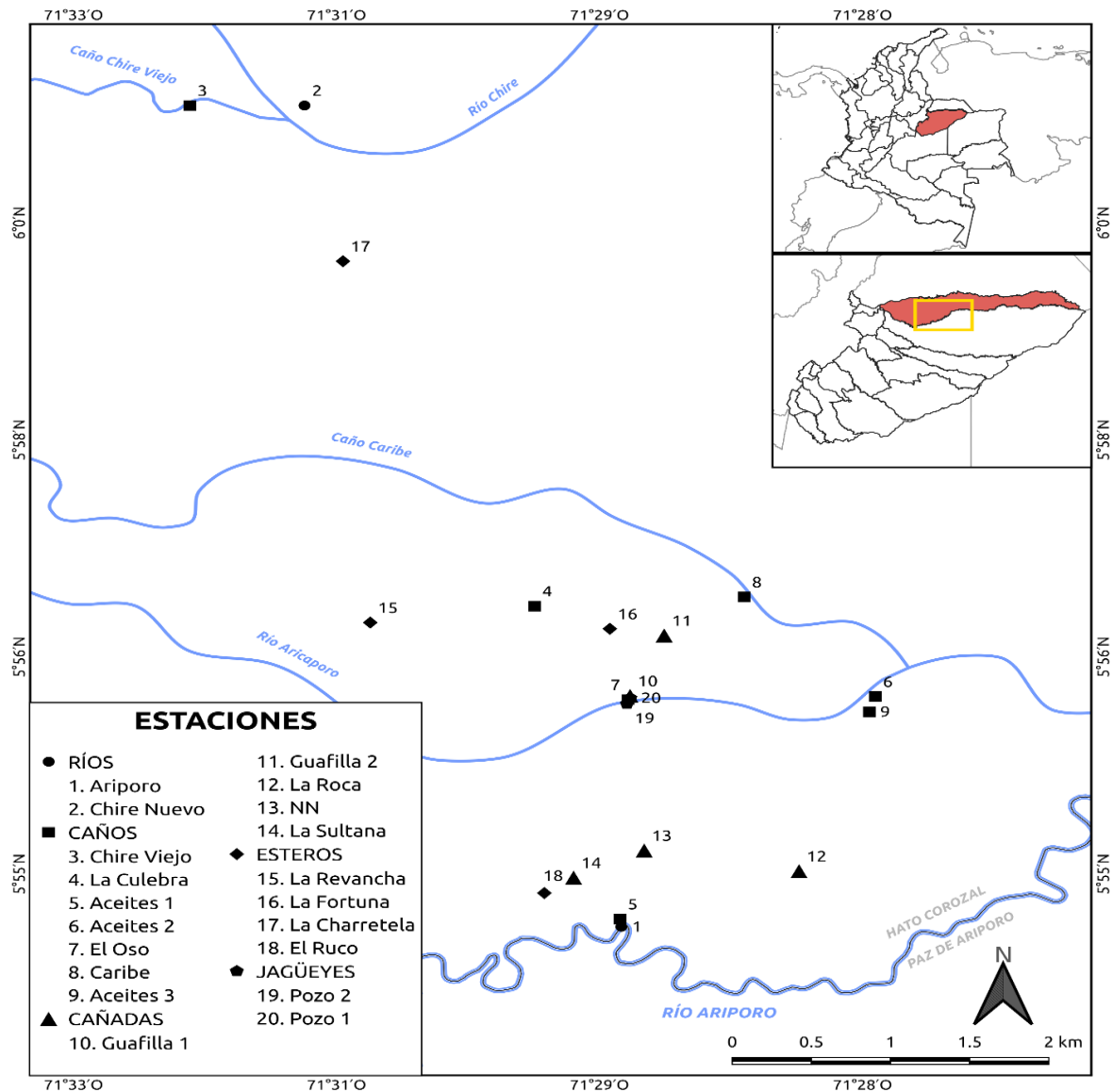
**2.3.1 Área de estudio.** El complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, departamento de Casanare, cubre 20.766,53 ha, (Osorio-Peláez et al., 2015). Este complejo se encuentra dentro del sistema de sabanas inundables, que se caracterizan por tener una geoforma cóncava pronunciada, siendo tierras amplias que soportan inundaciones prolongadas con ríos divagantes y amplias llanuras de desborde (Sanabria-Ochoa, Victoria-Daza y Beltrán, 2006). Esto genera una alta variabilidad espacial y temporal ya que conforman diferentes tipos de humedales, tanto lóticos como lénticos, que se conectan y desconectan a través de los pulsos de inundación (Machado-Allison, 1994; Villa-Navarro et al., 2015).

Los muestreos fueron realizados durante la transición de dos temporadas hidrométricas definidas: 1) durante el descenso de aguas, 24 de noviembre al 3 de diciembre de 2014; y 2) aguas bajas, del 17 al 22 de febrero de 2015. Las colectas se llevaron a cabo mediante muestreos estandarizados, con redes de arrastre de 10 m de longitud, ojo de malla de 2 mm y 1.5 m de altura, en lugares de corrientes lentas a moderadas, bajo caudal, sustrato poco rocoso y zonas profundas (Villa-Navarro et al., 2015).

Aunque se muestrearon 24 estaciones, cuatro de ellas fueron eliminadas de los análisis estadísticos debido a razones operacionales. Las 20 estaciones restantes están

distribuidas en cinco tipos de humedales, previamente caracterizados por los criterios hidrológicos, geomorfológicos, edafológicos y geoquímicos propuestos por Lasso et al. (2014c), dos en ríos, siete en caños, cinco en cañadas, dos en jagüeyes y cuatro en esteros (Figura 1) (Tabla 1).

**Figura 1.** Área de estudio con las estaciones de muestreos en el complejo de humedales Paz de Ariporo – Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.

**Tabla 1.** Estaciones de muestreo de cada tipo de humedal evaluado.

| Estación        | Tipo humedal         | Tipología aguas | Coordenadas   |               |
|-----------------|----------------------|-----------------|---------------|---------------|
|                 |                      |                 | N             | W             |
| Río Ariporo     | Río de aguas blancas | Aguas blancas   | 5°54'09,7"    | 71°29'15,1"   |
| Río Chire Nuevo | Río de aguas blancas | Aguas claras    | 6°00'58,4"    | 71°31'25,2"   |
| Chire Viejo     | Caño                 | Aguas claras    | 6°00'58,4"    | 71°32'12,3"   |
| La Culebra      | Caño                 | Aguas blancas   | 5°56'49,3"    | 71°29'50,7"   |
| Aceites 1       | Caño                 | Aguas blancas   | 5°54'13,6"    | 71°29'15,6"   |
| Aceites 2       | Caño                 | Aguas blancas   | 5°56'4,3"     | 71°27'30,8"   |
| El Oso          | Caño                 | Aguas blancas   | 5°56'2,7"     | 71°29'12,3"   |
| Caribe          | Caño                 | Aguas blancas   | 5°56'53,8"    | 71°28'24,6"   |
| Aceites 3       | Caño intervenido     | Aguas blancas   | 5°55'56,6"    | 71°27'33,2"   |
| Guafilla 1      | Cañada               | Aguas blancas   | 5°56'4,6"     | 71°29'11,5"   |
| Guafilla 2      | Cañada               | Aguas blancas   | 5°56'34,7"    | 71°28'57,5"   |
| La Roca         | Cañada               | Aguas blancas   | 5°54'37,4'''' | 71°28'2,1'''' |
| NN              | Cañada               | Aguas blancas   | 5°54'47,7"    | 71° 29'5,7"   |
| La Sultana      | Cañada               | Aguas blancas   | 5°54'34,2"    | 71°29'34,7"   |
| La Revancha     | Estero               | Aguas blancas   | 5°56'41,1"    | 71°30'58,2"   |
| La Fortuna      | Estero               | Aguas claras    | 5°56'38"      | 71°29'19,8"   |
| La Charretela   | Estero               | Aguas blancas   | 5°59'40,9"    | 71°31'09,4"   |
| El Ruco         | Estero               | Aguas blancas   | 5°54'26,5"    | 71°29'46,7"   |
| Pozo 2          | Jagüey               | Aguas blancas   | 5°56'0,6"     | 71°29'12,8"   |
| Pozo 1          | Jagüey               | Aguas blancas   | 5°56'3,5"     | 71°29'11,4"   |

Fuente: Autores.

**2.3.2** Análisis de datos. Se determinó, a nivel espacio-temporal, la abundancia relativa a partir del número de individuos colectados de cada orden y familia, y su relación con el número total de individuos de la muestra, con el fin de determinar la importancia y proporción en la cual se encuentra cada una de las especies con respecto a la comunidad en los diferentes cuerpos de agua (Sokal y Rohlf, 1986).

$$AR = \left( \frac{ni}{N} \right) * 100$$

Donde:

*AR* = Abundancia relativa de la especie *i*

*ni* = El número de individuos capturados u observados de la especie *i*



N = El número total de individuos capturados u observados de la comunidad

Debido a que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) no paramétrico (Kruskal-Wallis) de una vía por rangos ( $p < 0.05$ ), para determinar si existían diferencias estadísticamente significativas en los valores de abundancia, tanto entre estaciones de cada tipo de humedal como entre los humedales, para esto se utilizó el programa STATISTICA 7.0 (StatSoft, 2013).

El test de múltiples comparaciones de Kruskal – Wallis ( $p < 0.05$ ) indicó que las estaciones caño Culebra y Aceites 3, difieren significativamente de las demás estaciones, lo cual es atribuido a su alta intervención antrópica (Villa-Navarro et al., 2015), de manera que no se tomaron en cuenta en los análisis de diversidad.

La diversidad se calculó para cada tipo de humedal, de acuerdo con los números de Hill (Hill, 1973), los cuales están dados por el orden  $q^0$ ,  $q^1$  y  $q^2$  que son equivalentes a la riqueza de especies (S), diversidad medida como entropía Shannon (H') y el inverso de la dominancia de Simpson (1–D), de acuerdo a la siguiente ecuación:

$${}^qD = \left( \sum_{i=1}^S P_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Donde:  ${}^qD$  = el orden de diversidad

$P_i$  = la abundancia relativa de la especie  $i$  dividida entre la suma total de las abundancias.

S = la abundancia total de los individuos de la comunidad.

$q$  = determina la sensibilidad del índice, ya sea de orden 0, 1 o 2.

Estos índices están basados en el número de especies efectivas, lo que permite realizar comparaciones directas entre los diferentes humedales, así como evaluar la estructura de la relación especie-abundancia y sus variaciones espacio-temporales de las comunidades ícticas (Moreno et al., 2011).

Luego, se aplicó un análisis de rarefacción y extrapolación que permite comparar y evaluar muestras de diferentes tamaños mediante la estimación de la completitud del muestreo y el tamaño de la muestra (Chao et al., 2014), estos fueron calculados con el programa estadístico R mediante el paquete “vegan” (Oksanen et al., 2007).

Por otro lado, para determinar los posibles ensamblajes de cada tipo de humedal se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDs), para esto se excluyeron los ríos y jagüeyes debido a que no cumplían el requerimiento de un mínimo de 3 estaciones. El NMDs se realizó con base al índice de similitud Bray-Curtis, acompañado de un análisis de similitud (ANOSIM) (Chapman y Underwood, 1999), esto último con el fin de determinar si existen diferencias significativas entre los ensamblajes formados.

Finalmente, se aplicó el método *IndVal* propuesto por Dufrene y Legendre (1997) para determinar posibles especies indicadoras, el cual está basado en la abundancia de las especies en cada hábitat (fidelidad) y las veces que se encuentre en los diferentes hábitats evaluados (especificidad) (McGeoch, van Rensburg y Botes, 2002), esto se realizó de acuerdo a las siguientes ecuaciones:

**Especificidad:**  $A_{ij} = N\text{Individuos}_{ij} / N\text{Individuos}_i$

Donde:

$N\text{Individuos}_{ij}$  = es el medio del número de especies  $i$  a través del grupo  $j$

$N\text{Individuos}_i$  = es la suma de la media del número de individuos de la especie  $i$  sobre todo los grupos.

**Fidelidad:**  $B_{ij} = N\text{sitios}_{ij} / N\text{Sitios}_i$

Donde:

$N\text{Sitios}_{ij}$  = es el número de sitios en el hábitat  $j$  donde la especie  $i$  está presente.

$N\text{Sitios}_i$  = es el número total de sitios en el hábitat  $j$

Por lo tanto, el valor del indicador en porcentaje para la especie  $i$  en el hábitat  $j$  es entonces:

$$IndVal_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$$

De manera que, se puede determinar aquellas especies con cierto grado de sensibilidad a los cambios en las condiciones ambientales y ecológicas de los humedales, donde los valores con significancia estadística ( $p < 0.05$ ) son indicadoras (McGeoch et al., 2002). Estos análisis, tanto el NMDs como el IndVal se realizaron con el programa estadístico R mediante los paquetes “vegan” y “labdsv” (Oksanen et al., 2007; Ripley et al., 2013; Roberts, 2016).

## 2.4 RESULTADOS

**2.4.1** Abundancia y distribución de las especies. A nivel espacial, los análisis de Kruskal – Wallis entre las diferentes estaciones de cada uno de los humedales, indicaron diferencias significativas en las abundancias entre las cañadas NN y La Roca ( $p < 0.05$ ), y entre el estero La Fortuna del Ruco y La Charretela ( $p < 0.05$ ), de igual manera, los jagüeyes Pozo 1 y 2, se diferenciaron significativamente en sus abundancias, a nivel espacial como temporal.

Por otra parte, al comparar entre los diferentes tipos de humedales (Tabla 2) y en cada una de las temporadas, se halló que en aguas bajas los ríos y caños difieren significativamente de los demás humedales (Tabla 3) ( $p < 0.05$ ), mientras que durante el descenso de aguas solamente los caños difieren significativamente de otros tipos de humedales ( $p < 0.05$ ) (Tabla 4).

**Tabla 2.** Análisis de Kruskal – Wallis a nivel espacial en el complejo de humedales Paz de Ariporo – Hato Corozal.

| Humedales    | Ríos    | Caños   | Cañadas         | Esteros         | Jagüeyes        |
|--------------|---------|---------|-----------------|-----------------|-----------------|
| <b>Ríos</b>  | -       | 0,23757 | <b>0,01323</b>  | <b>0,031054</b> | <b>0,01457</b>  |
| <b>Caños</b> | 0,23757 | -       | <b>0,000000</b> | <b>0,000002</b> | <b>0,000001</b> |

| Humedales       | Ríos            | Caños           | Cañadas | Esteros | Jagüeyes |
|-----------------|-----------------|-----------------|---------|---------|----------|
| <b>Cañadas</b>  | <b>0,01323</b>  | <b>0,000000</b> | -       | 1       | 1        |
| <b>Esteros</b>  | <b>0,031054</b> | <b>0,000002</b> | 1       | -       | 1        |
| <b>Jagüeyes</b> | <b>0,01457</b>  | <b>0,000001</b> | 1       | 1       | -        |

Fuente: Autores.

**Tabla 3.** Análisis de Kruskal – Wallis de la temporada descenso de aguas en el complejo de humedales Paz de Ariporo – Hato Corozal.

| Humedales | Ríos     | Caños           | Cañadas         | Esteros         | Jagüeyes        |
|-----------|----------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Ríos      | -        | 0,124773        | 1               | 0,273521        | 0,17199         |
| Caños     | 0,124773 | -               | <b>0,002605</b> | <b>0,000025</b> | <b>0,000011</b> |
| Cañadas   | 1        | <b>0,002605</b> | -               | 1               | 1               |
| Esteros   | 0,273521 | <b>0,000025</b> | 1               | -               | 1               |
| Jagüeyes  | 0,171799 | <b>0,000011</b> | 1               | 1               | -               |

Fuente: Autores

**Tabla 4.** Análisis de Kruskal – Wallis de la temporada de aguas bajas en el complejo de humedales Paz de Ariporo – Hato Corozal.

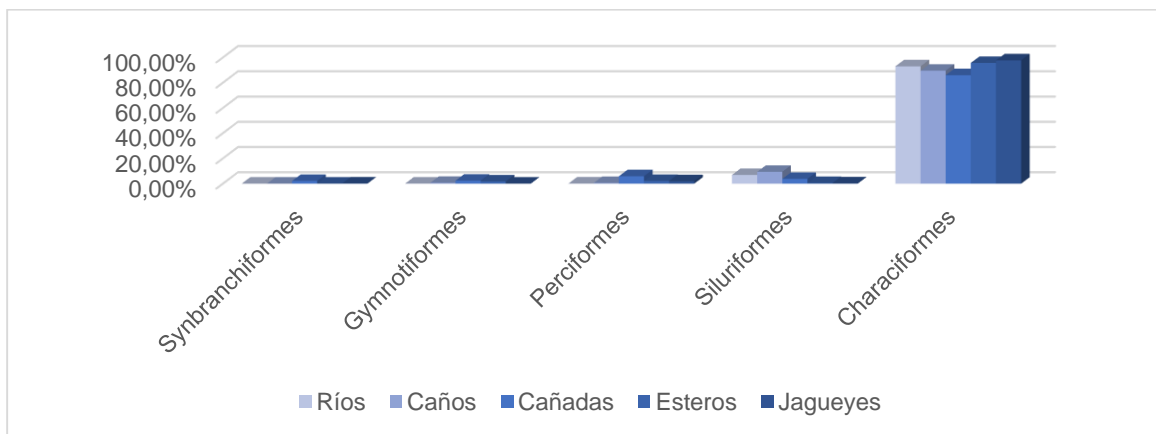
| Humedales       | Ríos            | Caños           | Cañadas         | Esteros         | Jagüeyes        |
|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| <b>Ríos</b>     | -               | 1               | <b>0,000012</b> | <b>0,011887</b> | <b>0,006021</b> |
| <b>Caños</b>    | 1               | -               | <b>0,000000</b> | <b>0,000032</b> | <b>0,000013</b> |
| <b>Cañadas</b>  | <b>0,000012</b> | <b>0,000000</b> | -               | 1               | 1               |
| <b>Esteros</b>  | <b>0,011887</b> | <b>0,000032</b> | 1               | -               | 1               |
| <b>Jagüeyes</b> | <b>0,006021</b> | <b>0,000013</b> | 1               | 1               | -               |

Fuente: Autores.

A nivel espacial, en los humedales evaluados se cumple el patrón donde los Characiformes son el orden más abundante (92%) y que la familia más representativa de este orden son los Characidae (77%), le siguen Curimatidae y Lebiasinidae que concentran entre el 3% y el 5%. El segundo orden más abundante es Siluriformes registrando el 6,11% de las abundancias y con representantes de familias diferentes como Callichthyidae, Loricariidae, Trichomycteridae y Auchenipteridae; por último, los órdenes Cichliformes, Gymnotiformes y Synbranchiformes son los menos abundantes con valores inferiores al 2% (Figuras 2 y 3).

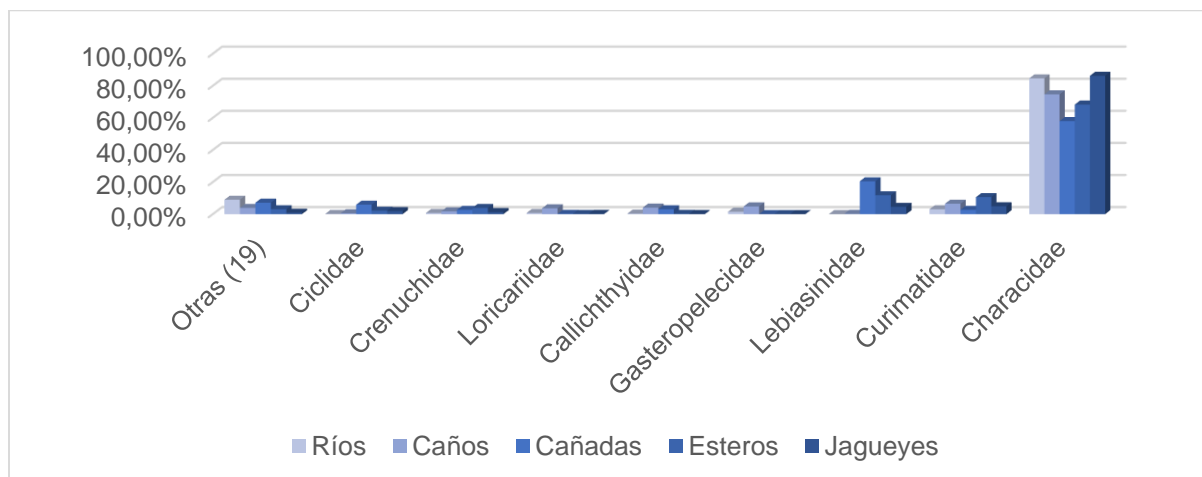
Los ríos y los caños, a nivel de abundancia, en órdenes y familias tienen una estructura similar, ya que los Characiformes componen aproximadamente el 90% de la abundancia, Siluriformes tiene valores entre el 6% y el 9%, siendo altos en relación con el resto de humedales, Gymnotiformes y Cichliformes registran valores inferiores al 0,6% y, además, no hay Synbranchiformes a diferencia de los demás humedales. Asimismo, comparten las familias más abundantes, Characidae con el 80% y Curimatidae con el 5%.

**Figura 2.** Abundancia relativa de los órdenes a nivel espacial en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.

**Figura 3.** Abundancia relativa de las familias más abundantes a nivel espacial en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



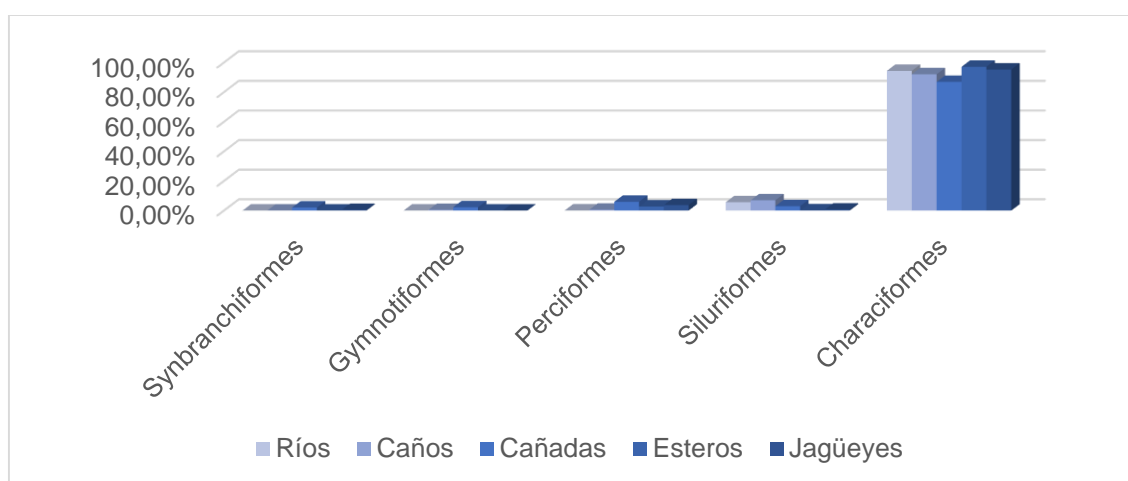
Fuente: Autores.

En las cañadas y los esteros se sigue el mismo patrón descrito anteriormente para Characiformes, pero a diferencia de los demás humedales, el orden que sigue en abundancia es Cichliformes, con 5,87% y 2,13% respectivamente. Además, las cañadas se caracterizan por presentar los cinco órdenes y sus porcentajes de Synbranchiformes, Gymnotiformes y Siluriformes varían entre el 2% y 5%, valores que son altos en comparación con los otros humedales.

Las abundancias en los jagüeyes tienen un comportamiento distinto, ya que registran el valor más alto en abundancia de Characiformes con el 97% y el restante 3% se reparte en los demás órdenes. Al interior de Characiformes, el 94% de las abundancias corresponde a las familias Characidae, Curimatidae y Lebiasinidae.

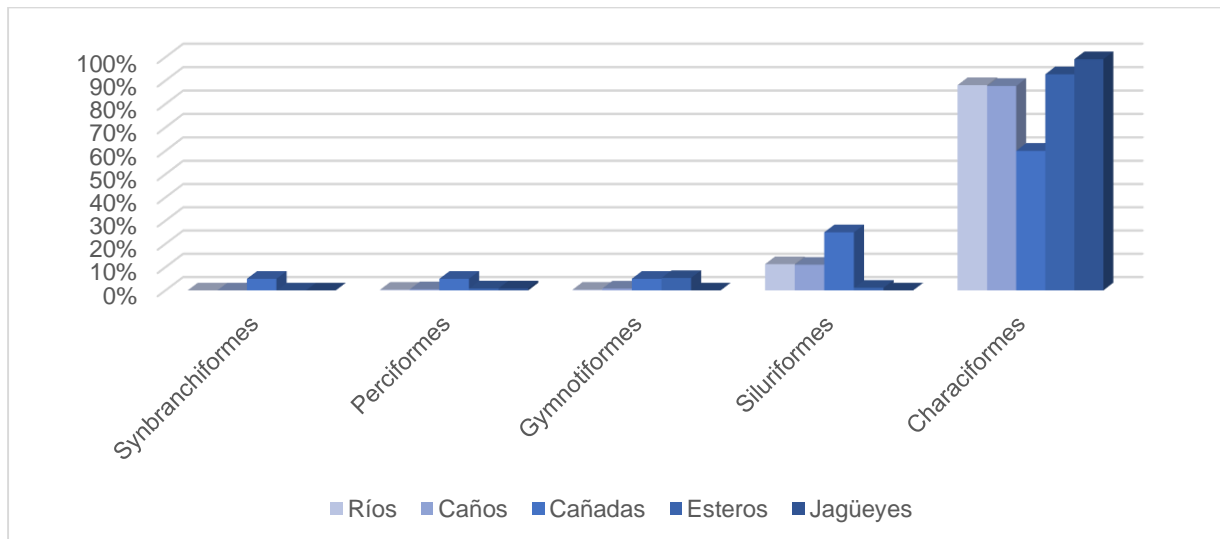
El análisis temporal de las abundancias, muestra que en la primera temporada se repite el patrón de alta abundancia de Characiformes (93%) y los demás ordenes no alcanzan el 6% (Figura 4). Sin embargo, en la segunda temporada en ríos, caños, cañadas y esteros disminuye la abundancia de Characiformes (88%) y aumenta la proporción de individuos de otros órdenes (Figura 5).

**Figura 4.** Abundancia relativa de los órdenes de la temporada descenso de aguas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores

**Figura 5.** Abundancia relativa de los órdenes de la temporada de aguas bajas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.

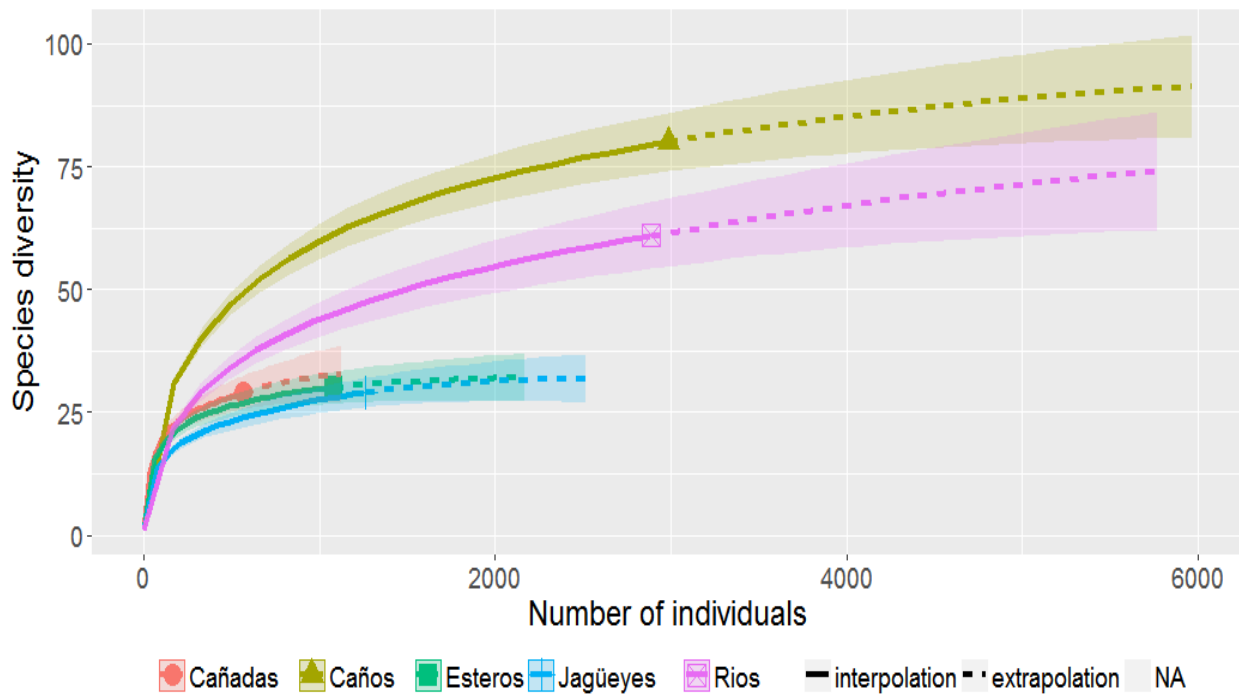


Fuente: Autores.

Igualmente, en la primera temporada las cañadas siguen el mismo patrón descrito a nivel general, a diferencia de la segunda temporada donde se presenta una reducción considerable en Characiformes (60%) y aumento en Siluriformes (25%), Gymnotiformes (5%), Perciformes (5%) y Synbranchiformes (5%). Los jagüeyes no siguen el patrón general observado, ya que en la segunda temporada la abundancia de Characiformes aumenta a 99% y Cichliformes disminuye a 1%.

**2.4.2 Riqueza y diversidad de especies.** En los análisis de diversidad, en  $q^0$  (riqueza específica) no hay diferencias significativas entre las cañadas, esteros y jagüeyes (29 spp, 30 spp y 29 spp, respectivamente), pero estos se diferencian significativamente de los ríos y caños (61 spp y 80 spp respectivamente) y ellos entre sí (Figura 6). Sin embargo, aunque los ríos y caños se diferencian de forma significativa en la interpolación, esta diferencia se reduce en la extrapolación ( $n=5772$ ), prediciendo que la riqueza de especies podría ser similar con muestras más grandes.

**Figura 6.** Índice de riqueza específica (q0) a nivel espacial en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.

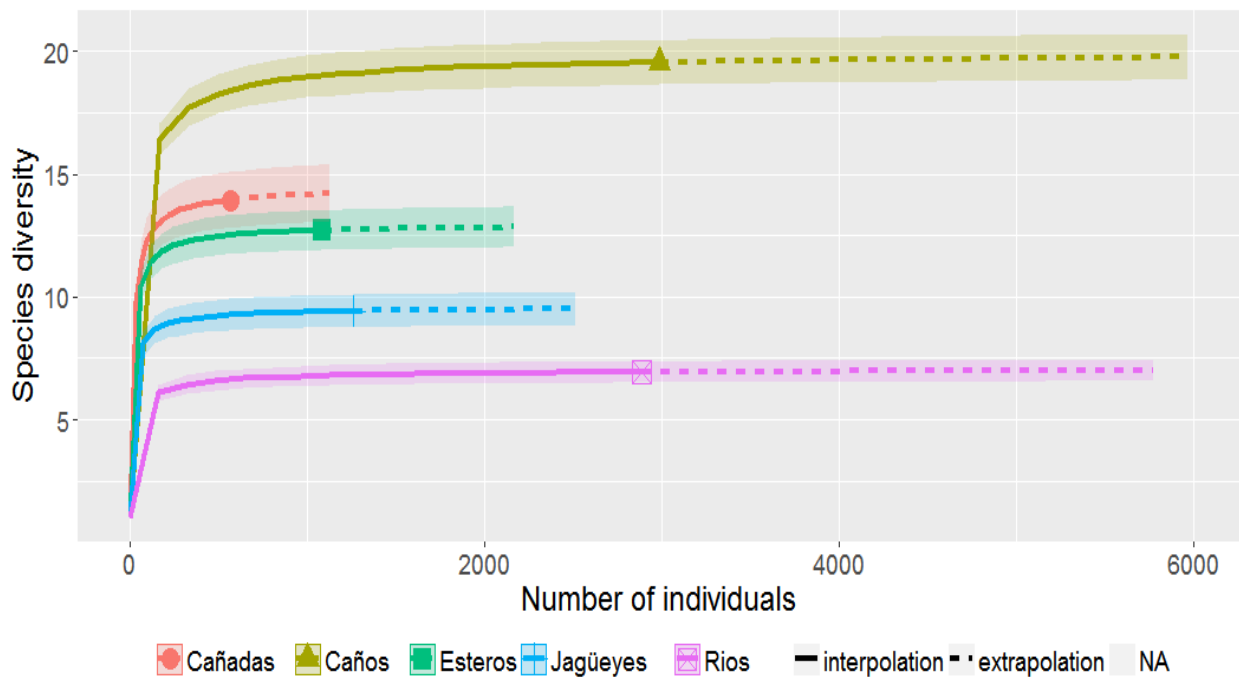
En la diversidad del orden  $q^1$ , los caños son significativamente los más diversos (19.54 spp), esto se debe a que existe una mayor equitatividad en la distribución de las abundancias entre las especies comunes y especies raras, donde las cuatro especies más abundantes concentran el 47.74% del total de la comunidad, a diferencia de los ríos que muestran una diversidad significativamente más baja (6.93 spp), evidenciando una baja equitatividad ya que tan sólo *Aphyocharax alburnus* y *Odontostilbe cf. pulchra* concentran el 73.11% del total (Figura 7).

En cuanto a las cañadas (13.94 spp) y esteros (12.71 spp), estos tienen una diversidad intermedia con respecto a ríos y caños, pero entre ellos no hay diferencias significativas, mientras que los jagüeyes (9.42 spp) son el segundo grupo de humedales menos diverso, superando sólo a los ríos.



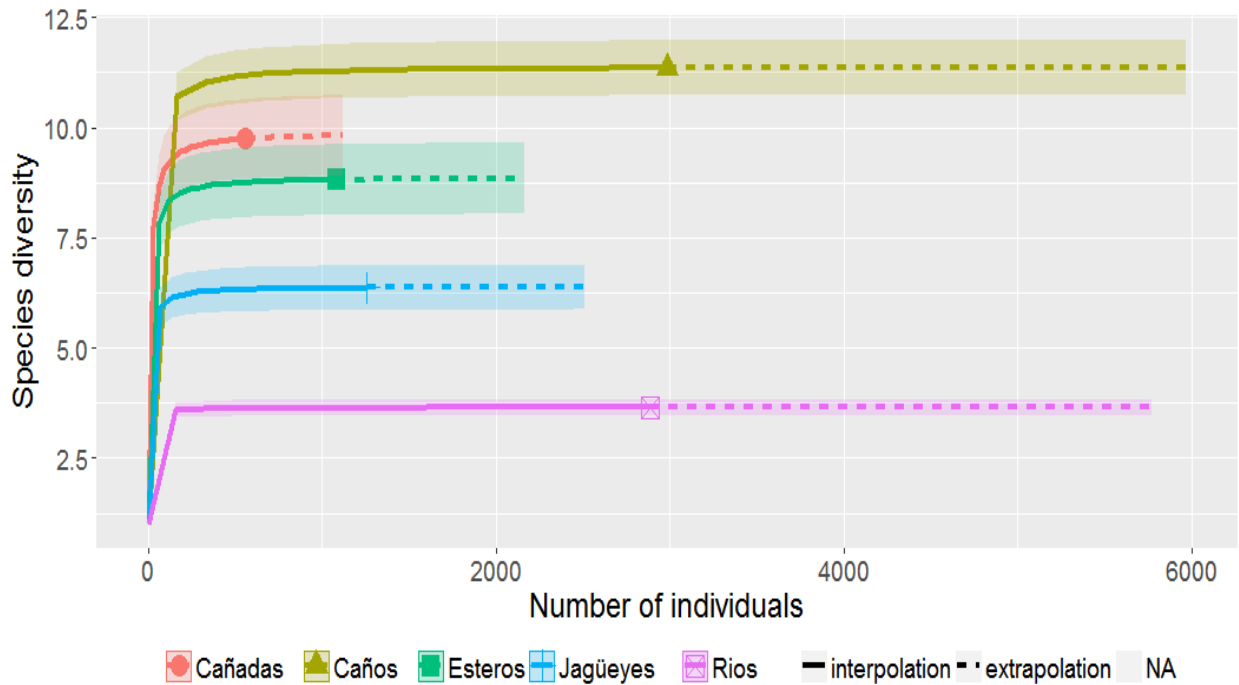
Para la diversidad del orden  $q^2$ , se observa que los ríos (3.64 sp), al igual que en  $q^1$ , son significativamente menos diversos que los demás humedales, mientras que los caños (11.35 sp) muestran el valor más alto, evidenciando una mayor equitatividad entre las especies abundantes (Figura 8). Con respecto a las cañadas y esteros, nuevamente presentan una diversidad intermedia, pero sin mostrar diferencias significativas con los caños, esto puede deberse a que las cañadas usualmente conectan a los esteros y caños. Los jagüeyes (9.71 spp), muestran el mismo comportamiento que en  $q^1$ , con respecto al resto de los humedales.

**Figura 7.** Índice de diversidad  $q^1$  (entropía Shannon) a nivel espacial en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.

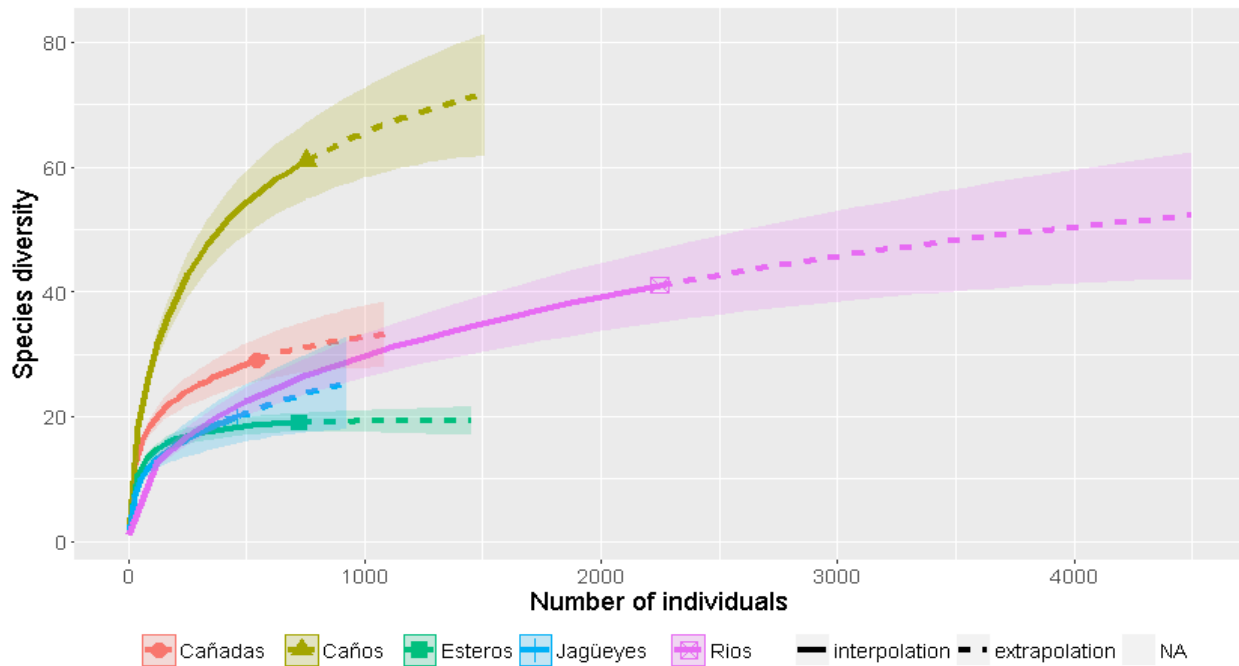
**Figura 8.** Índice de diversidad q2 (Gini-Simpson) a nivel espacial en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.

En la temporada descenso de aguas, en  $q^0$  los caños son los que presentan mayor riqueza específica (61 spp efectivas), diferenciándose de forma significativa con los demás humedales. El segundo con mayor riqueza son los ríos (41 spp efectivas), sin embargo, estos no se diferencian de las cañadas, esteros y jagüeyes (29, 19 y 20 spp efectivas, respectivamente) (Figura 9).

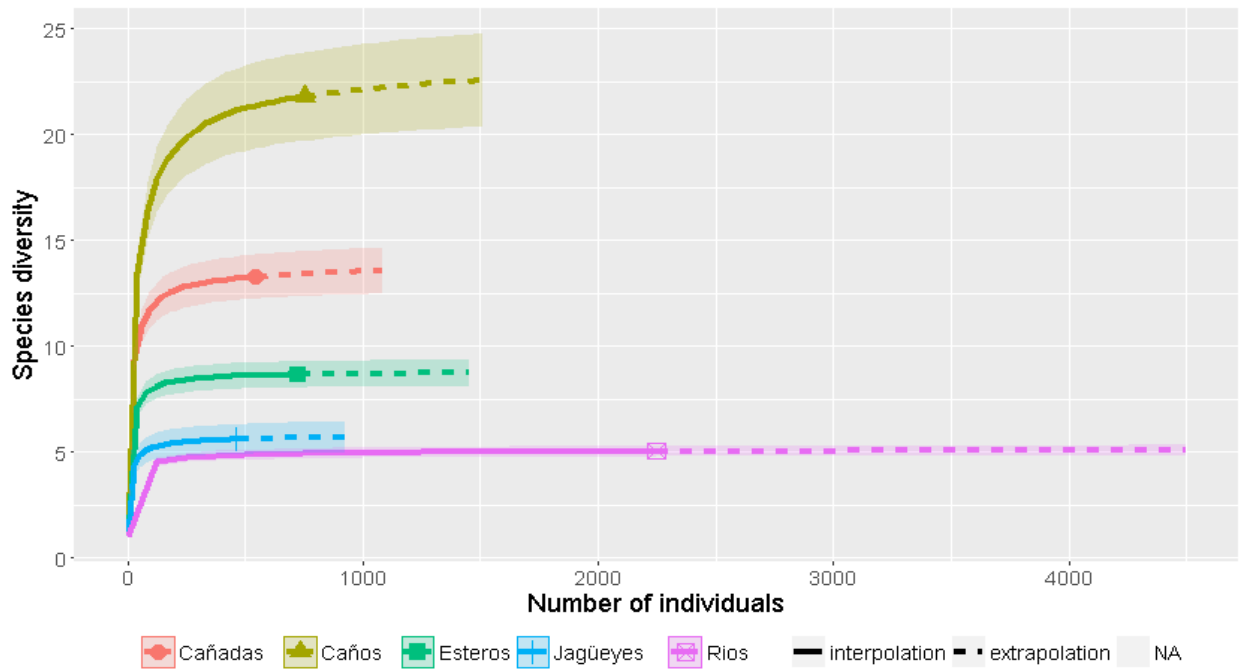
**Figura 9.** Índice de riqueza específica ( $q_0$ ) de la temporada descenso de aguas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.

Para el orden  $q^1$ , todos los tipos de humedales muestran diferencias significativas entre sí, exceptuando a jagüeyes con ríos, los cuales son los menos diversos (5.55 y 5.019 spp efectivas, respectivamente), esto refleja una baja equitatividad donde sólo dos especies abundantes concentran más del 60% de los individuos. En contraste, los caños son los más diversos (21.79 spp efectivas), seguidos de cañadas y esteros (13.26 y 8.64 spp efectivas, respectivamente) (Figura 10).

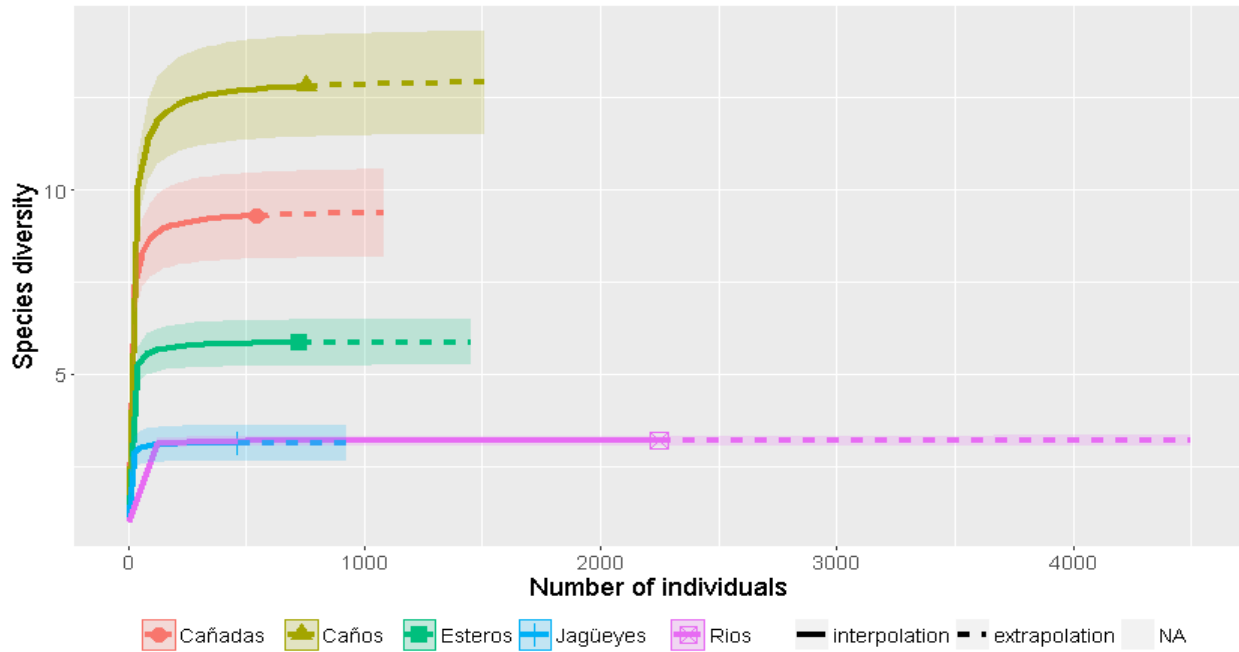
**Figura 10.** Índice de diversidad q1 (entropía de Shannon) de la temporada descenso de aguas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.

La diversidad de orden  $q^2$  mantiene el mismo patrón que en  $q^1$ , jagüeyes y ríos presentan la menor diversidad (3.13 y 3.20 spp efectivas, respectivamente), mientras que caños es el de mayor diversidad (12.80 spp efectivas), seguido de cañadas y esteros (9.29 y 5.85 spp efectivas, respectivamente) (Figura 11).

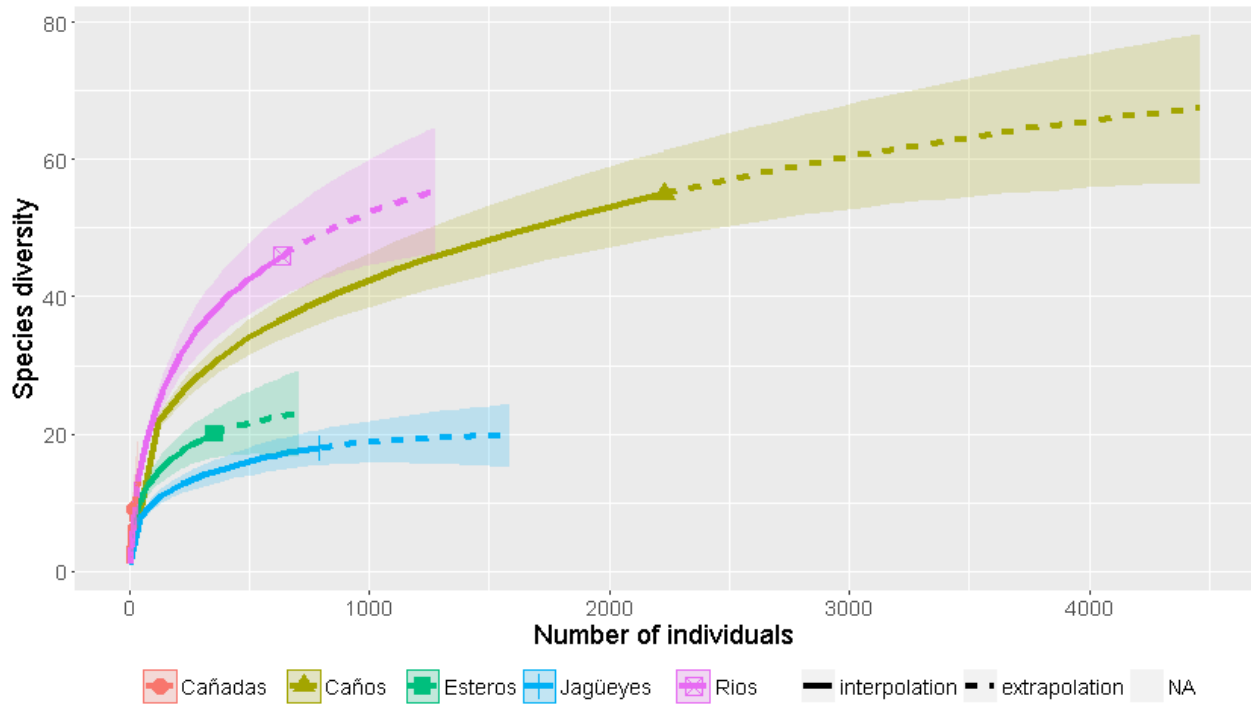
**Figura 11.** Índice de diversidad q2 (Gini-Simpson) de la temporada descenso de aguas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.

En cuanto a la temporada de aguas bajas, en  $q^0$  los ríos y caños son los más ricos (46 y 55 spp efectivas, respectivamente) diferenciándose significativamente de los esteros y jagüeyes (20 y 18 spp efectivas, respectivamente), esto contrasta con la temporada descenso de aguas, que separa los ríos con los esteros y jagüeyes (Figura 12).

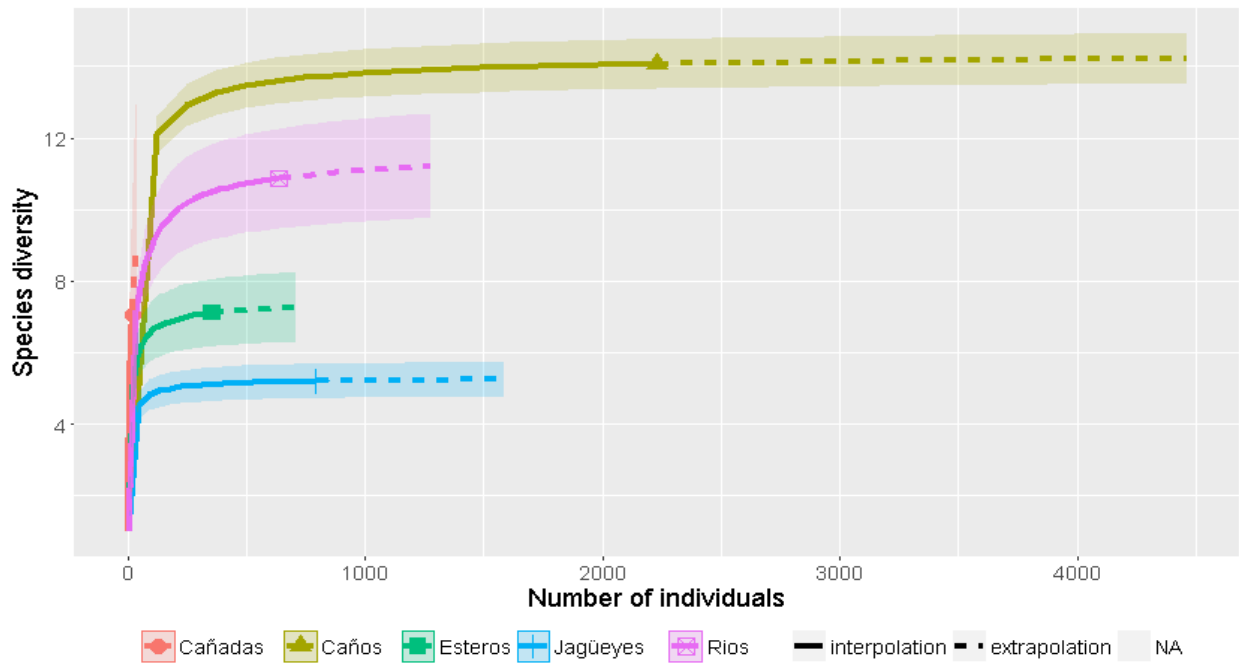
**Figura 12.** Índice de riqueza específica ( $q_0$ ) en la segunda temporada (aguas bajas) en el complejo de humedales de Paz de Aripuro - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.

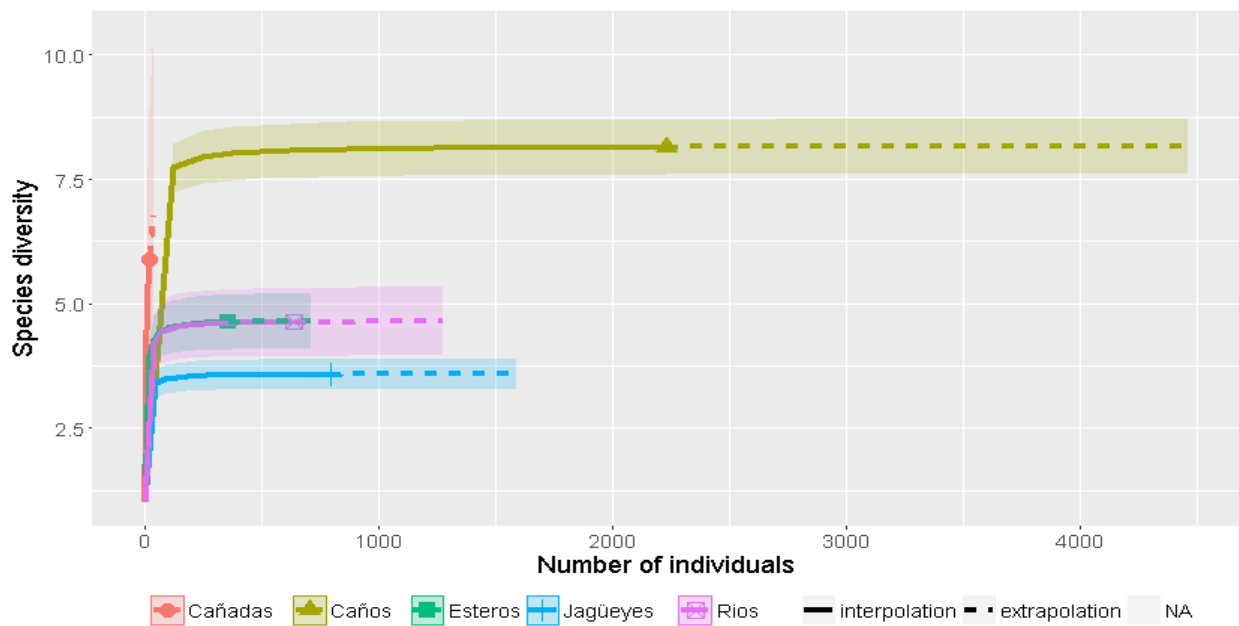
Para la diversidad  $q^1$ , todos los tipos de humedales analizados presentan diferencias significativas entre sí, los caños registran los valores más altos (15.31 spp efectivas), seguidos de ríos, esteros y jagüeyes (10.86, 7.11 y 5.20 spp efectivas, respectivamente) (Figura 13). Mientras que para la diversidad  $q^2$ , los ríos y esteros no se diferencian (4.62 spp efectivas cada uno), los caños se mantienen como el de mayor diversidad (8.58 spp efectivas) y los jagüeyes presentan la más baja diversidad (3.577 spp efectivas) (Figura 14).

**Figura 13.** Índice de diversidad q1 (entropía de Shannon) de la temporada de aguas bajas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.

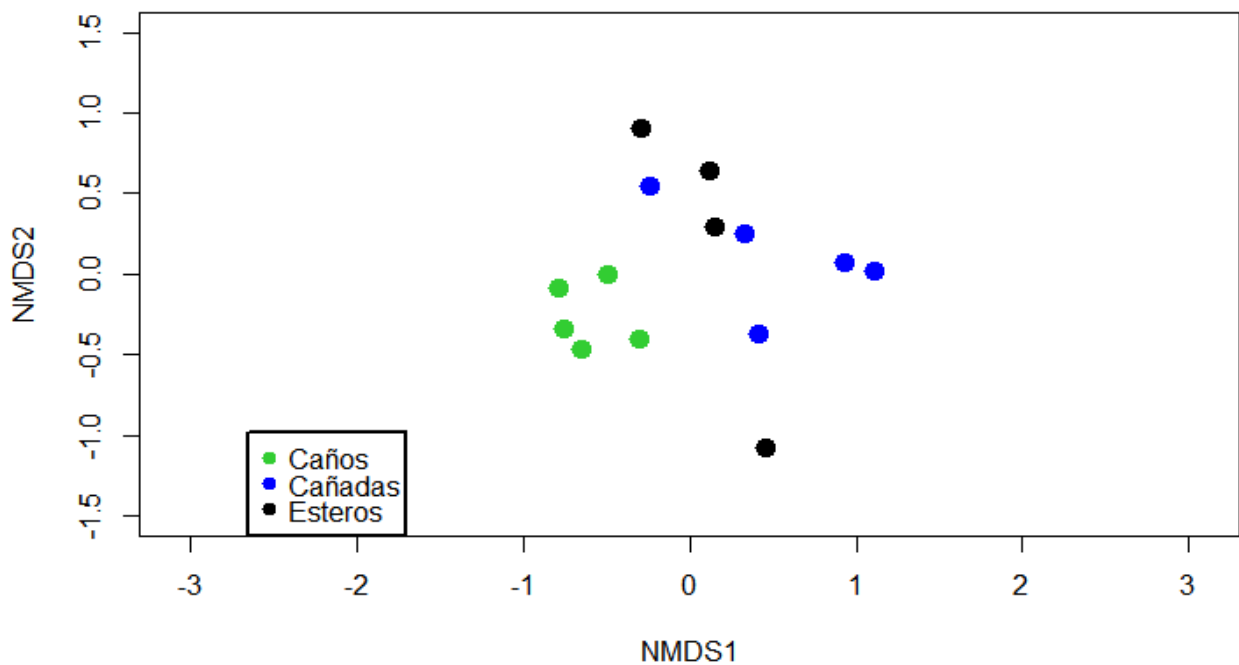
**Figura 14.** Índice de diversidad q2 (Gini-Simpson) de la temporada de aguas bajas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.

**2.4.3 Estructura de los ensamblajes ícticos y especies indicadoras.** En la composición y estructura de los humedales evaluados a nivel espacial, los resultados del análisis NMDs, acompañado del ANOSIM, muestran la conformación de dos grupos significativamente diferentes ( $p = 0.001$ ), el primero corresponde a los caños y un segundo grupo que reúne a los esteros y cañadas (Figuras 15 y 16).

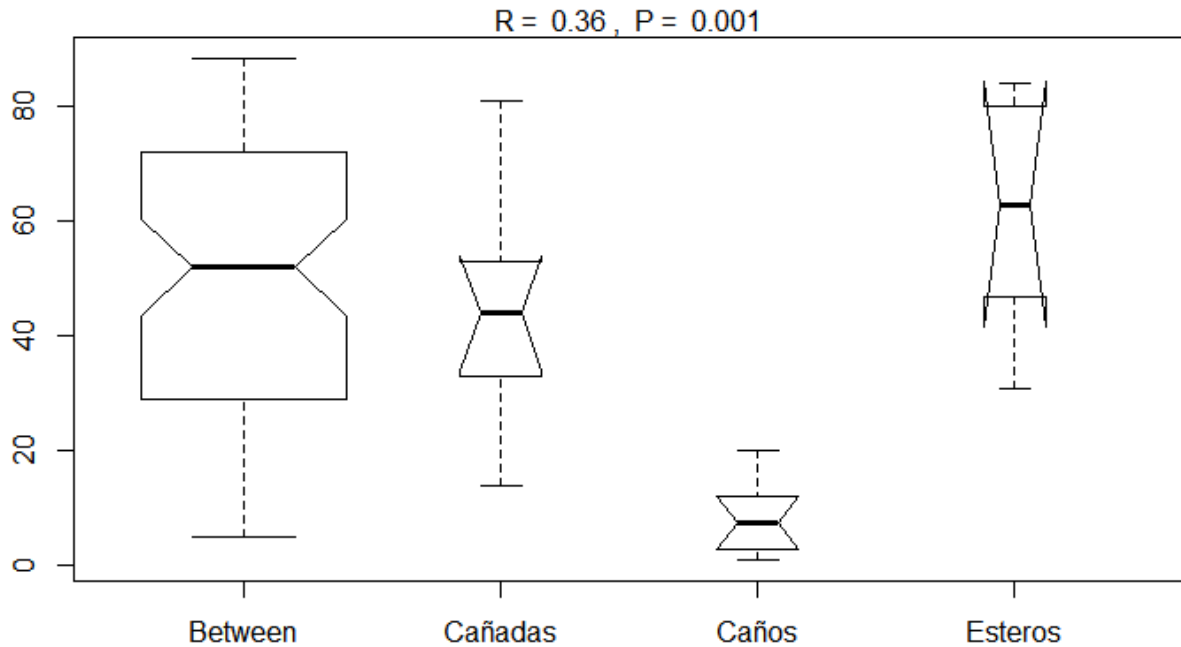
**Figura 15.** Diagrama de ordenación NMDs basado en las abundancias registradas a nivel espacial en los humedales caños, cañadas y esteros de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.



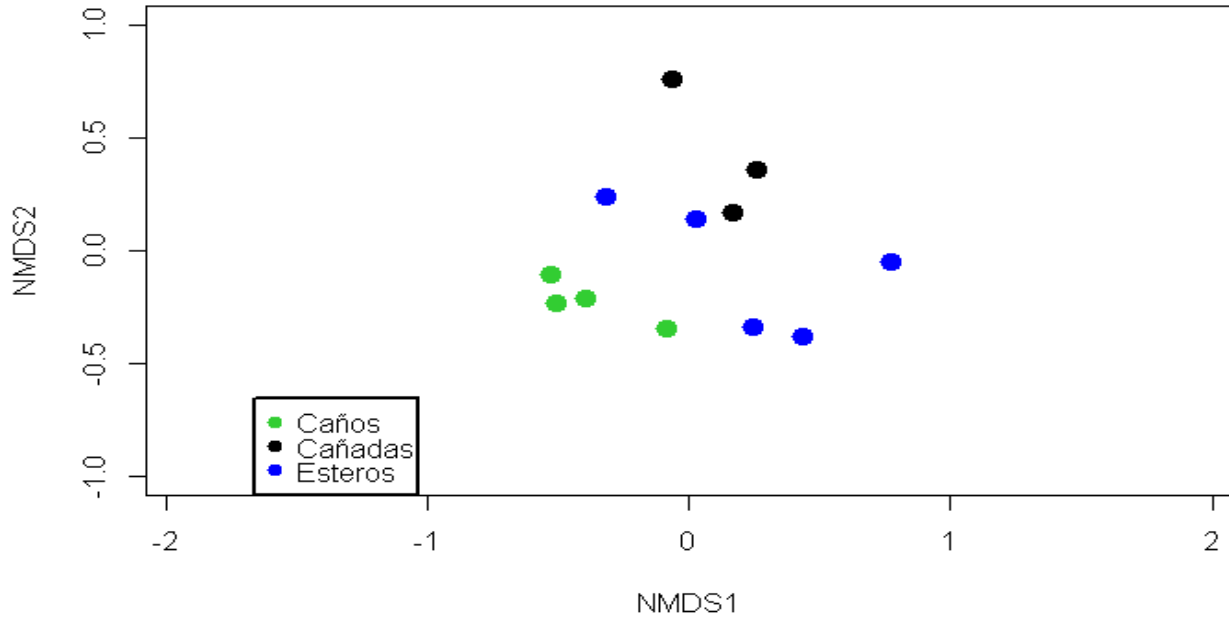
**Figura 16.** Análisis de similitud (ANOSIM) a nivel espacial en los humedales caños, cañadas y esteros de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.

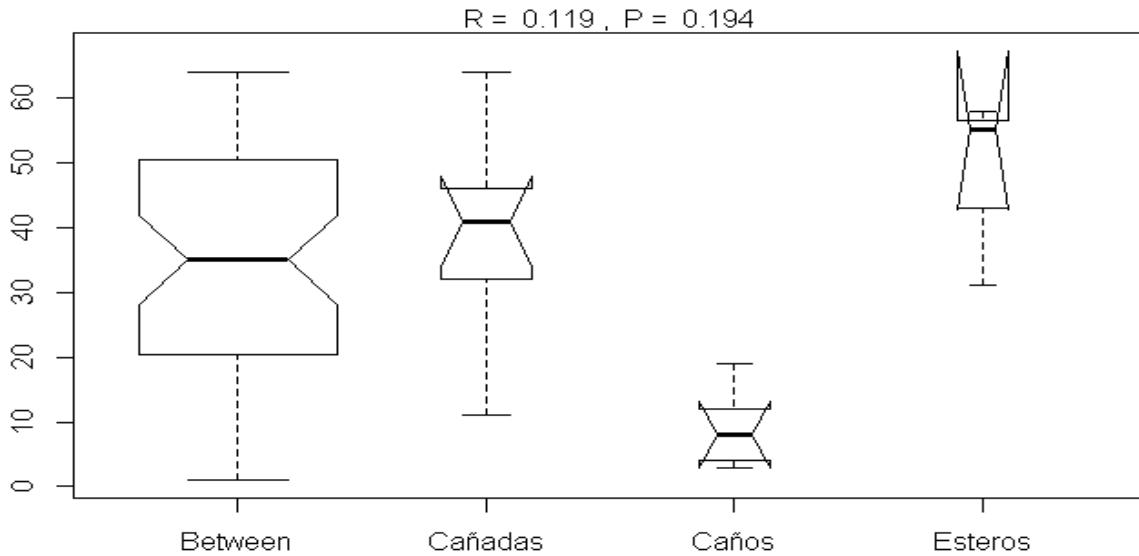
En la temporada descenso de aguas, el NMDS no muestra agrupaciones definidas, ya que las estaciones de los humedales se encuentran dispersas en el diagrama (Figura 17) y el ANOSIM tampoco muestra diferencias significativas entre humedales ( $p = 0,194$ ) (Figura 18). Por el contrario, en la temporada de aguas bajas se repite el mismo patrón hallado a nivel espacial, conformándose los mismos dos grupos (Figura 19), significativamente diferentes ( $p = 0.004$ ) (Figura 20).

**Figura 17.** Diagrama de ordenación NMDS basado en las abundancias registradas de la temporada descenso de aguas en los humedales caños, cañadas y esteros de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



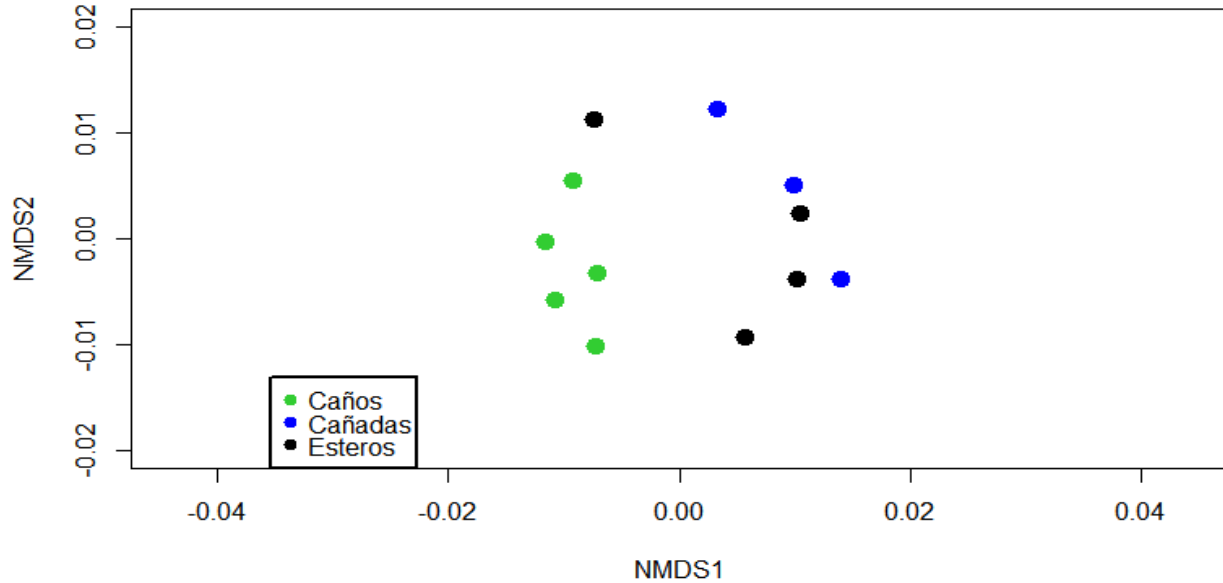
Fuente: Autores.

**Figura 18.** Análisis de similitud (ANOSIM) de la temporada descenso de aguas en los humedales caños, cañadas y esteros de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



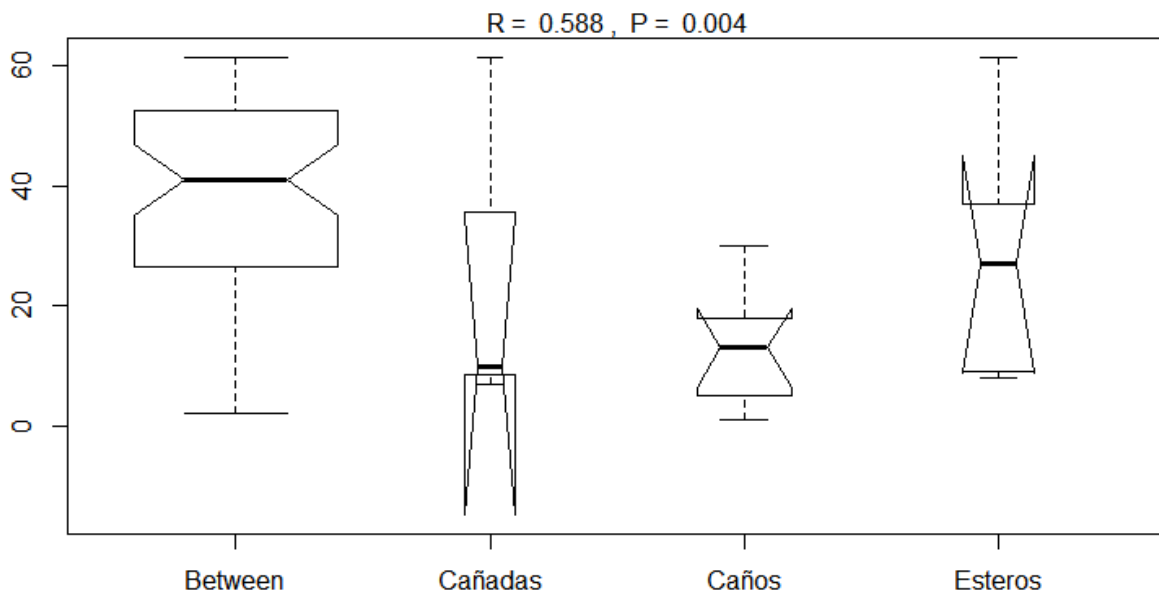
Fuente: Autores.

**Figura 19.** Diagrama de ordenación NMDS basado en las abundancias registradas de la segunda de aguas bajas en los humedales caños, cañadas y esteros de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.

**Figura 20.** Análisis de similitud (ANOSIM) de la temporada de aguas bajas en los humedales caños, cañadas y esteros de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.



Fuente: Autores.

En los análisis de *IndVal* a nivel espacial, los ríos presentaron seis especies indicadoras y los caños tres especies (Tabla 5). Por otra parte, para la primera temporada, en los ríos sólo se presentan dos especies indicadoras, las mismas que en el análisis espacial *Aphyocharax alburnus* y *Pimelodella* sp., y caños solo presentó una especie indicadora diferente al resultado anterior (Tabla 6).

**Tabla 5.** Especies indicadoras a nivel espacial en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.

| Especies                          | Tipo de humedal | <i>IndVal</i> | Valor p |
|-----------------------------------|-----------------|---------------|---------|
| <i>Dentectus barbarmatus</i>      | Ríos            | 1             | 0.009   |
| <i>Engraulisoma taeniatum</i>     | Ríos            | 1             | 0.011   |
| <i>Imparfinis pseudonemacheir</i> | Ríos            | 1             | 0.017   |
| <i>Schizodon scotorhandotus</i>   | Ríos            | 1             | 0.011   |
| <i>Aphyocharax alburnus</i>       | Ríos            | 0.9655928     | 0.001   |
| <i>Pimelodella</i> sp.            | Ríos            | 0.9197324     | 0.004   |
| <i>Steindachnerina argentea</i>   | Caños           | 0.8449096     | 0.038   |
| <i>Gephyrocharax valencia</i>     | Caños           | 0.8253968     | 0.006   |
| <i>Corydoras habrosus</i>         | Caños           | 0.8085106     | 0.01    |

Fuente: Autores.

**Tabla 6.** Especies indicadoras de la temporada descenso de aguas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.

| Especies                     | Tipo de humedal | <i>IndVal</i> | Valor p |
|------------------------------|-----------------|---------------|---------|
| <i>Aphyocharax alburnus</i>  | Ríos            | 0.9861051     | 0.005   |
| <i>Pimelodella</i> sp.       | Ríos            | 0.9762203     | 0.03    |
| <i>Sturisoma tenuirostre</i> | Caños           | 0.75          | 0.038   |

Fuente: Autores.

Respecto a la segunda temporada, los ríos nuevamente presentan tres especies indicadoras, repitiéndose las mismas especies de la primera temporada a excepción de *Engraulisoma taeniatum*. Los jagüeyes presentan cinco especies indicadoras, mientras que para caños no se registró ninguna especie indicadora (Tabla 7).

**Tabla 7.** Especies indicadoras de la temporada de aguas bajas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.

| Especies                             | Tipo de humedal | IndVal    | Valor p |
|--------------------------------------|-----------------|-----------|---------|
| <b><i>Engraulisoma taeniatum</i></b> | Ríos            | 1         | 0.011   |
| <b><i>Aphyocharax alburnus</i></b>   | Ríos            | 0.9291444 | 0.007   |
| <b><i>Pimelodella sp.</i></b>        | Ríos            | 0.8333333 | 0.011   |
| <b><i>Cheirodontops geayi</i></b>    | Jagüey          | 0.9871795 | 0.019   |
| <b><i>Hyphessobrycon otrynus</i></b> | Jagüey          | 0.9165842 | 0.005   |
| <b><i>Roeboides dientonito</i></b>   | Jagüey          | 0.8880309 | 0.021   |
| <b><i>Charax sp.2</i></b>            | Jagüey          | 0.8108108 | 0.040   |
| <b><i>Bujurquina mariae</i></b>      | Jagüey          | 0.6873977 | 0.026   |

Fuente: Autores.

## 1.5 DISCUSIÓN

**1.5.1** Análisis espacial. En el presente estudio la alta predominancia de Characiformes en todos los humedales, tanto a nivel espacial como temporal, coincide con numerosos estudios realizados tanto en el río Orinoco como en otros grandes ríos tropicales (Arrington y Winemiller, 2006; Junk, Soares y Bayley, 2007; Maldonado-Ocampo et al., 2013; Zamudio et al., 2017). La predominancia de Characiformes en los sistemas tropicales se atribuye a su gran diversidad morfológica, estrategias reproductivas y tróficas, adaptaciones fisiológicas y capacidad de dispersión, lo que ha facilitado su posibilidad de colonizar distintos hábitats y el aprovechamiento de los recursos disponibles (Guisande et al., 2012; Reis et al., 2016).

Al parecer esto explicaría la presencia de especies como *Aphyocharax alburnus*, *Odontostible cf. pulchra*, *O. splendida*, *Characidium zebra*, *Pyrrhulina lugubris* y *Hoplias malabaricus*, que se caracterizan por ocupar diferentes hábitats debido a su alta capacidad de dispersión y amplio espectro trófico, esto último les clasifica como oportunistas (Ortaz, Martín y López-Ordaz, 2011; Sarmiento et al., 2014).

De igual manera el desarrollo de protuberancias dérmicas en el labio inferior, en algunas especies como *Gephyrochrax valencia*, *Cheirodontops geayi*, *Ctenobrycon spirilus* y *Thoracocharax stellatus* de los llanos venezolanos, les confiere una absorción más eficiente del oxígeno durante periodos de hipoxia y hábitats con bajos niveles de oxígeno disuelto (Winemiller, 1989).

La heterogeneidad espacial en ecosistemas acuáticos, especialmente en las áreas inundables de los ríos tropicales, ha sido considerada como uno de los principales promotores en el mantenimiento de una alta riqueza y diversidad de especies, ya que oferta diferentes tipos de hábitats y microhábitats, además de ser sistemas altamente productivos (Jackson et al., 2001; Arrington y Winemiller, 2006).

Las sabanas inundables de los ríos del pie de monte llanero en Colombia presentan una zona de río-planicie de inundación, donde se intersectan ríos y caños, y áreas inundables periféricas conformadas por cañadas, esteros y jagüeyes (Lasso et al., 1999). Los ríos y caños son afectados en menor medida por la fluctuación hidrométrica, por tanto, son ecosistemas más estables que ofertan una gran variedad de hábitats, zonas de refugio y recursos alimenticios, facilitando así el establecimiento de un gran número de especies y minimizando el efecto de las interacciones bióticas como la competencia (Jackson et al., 2001; Villa-Navarro et al., 2015).

La mayor diversidad observada en los caños sugiere que este tipo de humedal alberga hábitats de mayor complejidad y heterogeneidad, reflejando aparentemente un empaquetamiento de especies y segregación de nicho (Tonn y Magnuson, 1982; Petry, Bayley y Markle, 2003). Esto puede estar asociado con la optimización de las condiciones y disponibilidad de nutrientes en los microhábitats, a través del aporte de sedimentos y materia orgánica provenientes de otros humedales como madre viejas, esteros, lagunas, bosques inundables, ríos y arroyos (Lasso et al., 2014b; Villa-Navarro et al., 2015).

En cuanto a la baja diversidad de los ríos, puede ser debido a que las zonas litorales presentan una alta abundancia de especies de tallas pequeñas (<80 mm) como *A.*

*alburnus* y *O. cf. Pulchra* (73,11%) asociadas a esos tipos de habitats (Sarmiento, 2000), a diferencia de especies de tallas grandes (>150 mm) como *Prochilodus mariae* y *Salminus hilarii* asociadas al canal principal (Sarmiento et al., 2014) o *Megalonema platycephalum* de zonas profundas (Stewart, Ibarra y Barriga-Salazar, 2002).

Las áreas inundables periféricas se caracterizan por ser ambientes más efímeros e inestables, siendo fuertemente afectados por las fluctuaciones hidrométricas (Lasso et al., 1999; Trujillo et al., 2014), de tal manera que favorecen algunas especies que están mejor adaptadas a ecosistemas con frecuentes perturbaciones (Fernandes et al., 2009).

De esta manera, la diversidad de cañadas y esteros hallada en este estudio puede estar condicionada a la conectividad lateral entre la zona río-planicie y sus áreas periféricas, en donde las cañadas cumplen un papel fundamental para la funcionalidad íctica, conectando jagüeyes, esteros y lagunas, con caños o ríos (Mercado, Batista-Morales, Mora, Osorio-Peláez y Lasso, 2015; Villa-Navarro et al., 2015). Por lo tanto, es posible que este tipo de humedales al tener un ambiente intermedio entre léntico y lótico, contribuyen a la conformación de hábitats complejos y heterogéneos.

De igual forma, la conectividad de los esteros con las cañadas genera oportunidades de dispersión para aquellas especies que buscan refugio para huir de la depredación, nuevos recursos alimenticios o zonas de reproducción (Peres-Neto, 2004). Además, estas zonas lénticas son propicias para aquellas especies que toleran condiciones de bajo oxígeno y descomposición de materia orgánica (Winemiller y Taphorn, 1989; Jackson et al., 2001).

En cuanto a jagüeyes, la comunidad íctica es dominada por *O. cf. pulchra*, *O. splendida* y *Cheirodontops geayi* (60.7%), debido a que los humedales con fuerte presión antrópica presentan una alta homogenización de las condiciones ecológicas, generando cambios en la estructura de la comunidad (Briceño, 2015), lo que favorece la alta dominancia de especie generalistas y/o oportunistas (Peres-Nieto, 2004).

Por otra parte, en las áreas inundables de los ríos tropicales se ha reportado que los patrones de organización de las comunidades ícticas están asociados a múltiples factores, como la transparencia y profundidad en los ríos Araguaia y Orinoco (Rodríguez y Lewis, 1997; Tejerina-Garro, Fortin y Rodríguez, 1998), la velocidad del agua, profundidad (Arrington y Winemiller, 2006) y depredación (Hoeinghaus et al., 2003) en el río Cinaruco y coberturas de macrófitas, complejidad del hábitat y oxígeno disuelto en el río Amazonas (Petry et al., 2003)

En nuestro estudio se conformaron dos ensamblajes de peces bien definidos, el primero corresponde a los caños, donde se destaca la presencia de Loricariidae y Auchenipteridae, cuyas especies se caracterizan por ser preferentemente bentónicas, asociadas con hábitats de flujo de agua moderado, baja penetración de luz y diferentes tipos de sustratos como vegetación, hojarasca, troncos, arena y lodo (Delariva y Agostinho, 2001). Por otro lado, en cuanto a su dieta las distintas especies de Loricariidae son herbívoras y detritívoras (Delariva y Agostinho, 2001), y los Auchenipteridae son generalmente omnívoros, con preferencia a consumir insectos ya sean acuáticos o terrestres (Winemiller et al., 2008).

Igualmente, el ensamblaje estuvo conformado por especies carnívoras (*Salminus hilari*, *Pygocentrus cariba*, *Serrasalmus altuvei*, *S. irritans* y *S. rhombeus*), que se caracterizan por estar asociadas con hábitats pelágicos, con alta penetración de luz, por lo que son dependientes de su capacidad de visión para la eficiencia del forrajeo (Tejerina-Garro et al., 1998; Hoeinghaus et al., 2003)

En contraste al segundo ensamblaje, conformado por cañadas y esteros presentan muy baja representatividad de especies bentónicas en comparación con la casi total dominancia de especies con preferencia de hábitats lénticos, asociadas a bancos de arena y márgenes con vegetación sumergida (*O. cf. pulchra*, *O. splendida*, *Ctenobrycon spilurus* y *Bujurquina mariae*) (Prieto, 2000; Bührnheim y Malabarba, 2007). Igualmente, se observaron detritívoros exclusivos (*S. guentheri*) con preferencia a fondos de lodo (Sarmiento, 2000), y depredadores (*H. malabaricus* y *Hoplerythrinus unitaeniatus*) que



se caracterizan por no presentar preferencias de hábitats y una alta tolerancia a condiciones de hipoxia (Sarmiento et al., 2014).

El uso de especies indicadoras ha sido ampliamente evaluado en los estudios de ecología de peces (Pinto y Araújo, 2007; Machado, Venticinque y Penha, 2011), el cual tiene la finalidad de poder asociar especies con ecosistemas o hábitats específicos y así poder evaluar su estado de conservación o degradación por las actividades antrópicas o las dinámicas de los cambios ecológicos de estos mismos (McGeoch et al., 2002; Caetano, de Oliveira y Zawadzki, 2016).

Para los humedales evaluados sólo se hallaron especies indicadores para ríos y caños (IndVal >70%), en los ríos *Dentectus barbarmatus*, *Imparfinis pseudonemacheir* y *Pimelodella* sp. están asociadas con hábitats bentónicos y nectobentónicos (*Pimelodella* sp.) y de aguas someras con flujo moderado; ambientes en los cuales se presentan diferentes sustratos como lodo, hojarasca, troncos y vegetación riparia (Delariva y Agostinho, 2001; Villa-Navarro et al., 2015)

A diferencia de *A. alburnus* y *Schizodon scotorhandotus*, ya que la primera tiene capacidad de remontar las corrientes fuertes, lo que explicaría su alta abundancia en los ríos con respecto a los otros humedales que tienen corrientes moderadas a ser lenticos totalmente (Maldonado-Ocampo et al., 2005; Winemiller et al., 2008). Mientras que *S. scotorhandotus* está fuertemente asociada con zonas de aguas someras de bajo flujo, además de tener comportamientos migratorios en compañía de algunas especies de *Prochilodus* (Sidlauskas, Garavello y Jellen, 2007).

En cuanto a caños, *S. argentea* y *Corydoras habrosus* se caracterizan por estar fuertemente asociadas a los ambientes lénticos, ocupando la zona bentónica, la primera con preferencia en fondos de lodo y la segunda a sustratos de grava, hojarasca y arena (Nijssen, 1970; Sarmiento, 2000). En contraste con *Gephyrocharax valencia*, que, aunque comparte la preferencia por ambientes lénticos, esta se localiza principalmente en las zonas nectónicas cerca de las orillas (Villa-Navarro et al., 2015).

Finalmente, las especies indicadoras parece evidenciar que las comunidades de peces estan asociadas de acuerdo a cada tipo de humedal, coincidiendo los ríos y caños, que presentan ensamblajes más complejos y albergan especies que requieren condiciones y hábitats muy diferentes, lo que posiblemente indica una segregación de especies por su alta heterogeneidad y complejidad espacial (Arrington y Winemiller, 2006). En contraste con cañadas, esteros y jagüeyes, los cuales presentan ensamblajes menos estructurados, debido a que pocas especies tienen la capacidad de hacer frente a ambientes inestables y con recursos limitados, favoreciendo la colonización por especies generalistas y/o oportunistas (Junk et al., 1989; Jepsen, 1997).

**2.5.2** Análisis temporal. Durante la temporada de aguas bajas se refleja una clara separación de los ríos y caños de las cañadas, esteros y jagüeyes, en comparación durante el descenso de agua. Estos cambios en los patrones de riqueza y diversidad de las comunidades de peces en los diferentes tipos de humedales, puede estar relacionado con el cambio de los niveles hidrométricos, debido a la disminución de las precipitaciones, lo que conllevó la desecación de las cañadas y separación de las áreas inundables periféricas con el área río-planicie inundación (Lasso et al., 1999; Villa-Navarro et al., 2015).

Lo anterior sugiere, que los cambios de los niveles hidrométricos podrían generar una fuerte influencia en la estructuración de las comunidades ícticas de los humedales estudiados, reflejando una disminución en la diversidad en todos ellos (exceptuando ríos), relacionado con múltiples factores abióticos o bióticos (Fernandes et al., 2009), como la disminución de la disponibilidad de hábitats y recursos alimenticios debido al retroceso del agua, así como el cambio en las condiciones fisicoquímicas y aumento de la depredación y la competencia por el recurso limitado (Jackson et al., 2001).

Bajo estas condiciones se generaría una mayor presión sobre las especies, provocando mayores tasas de mortalidad, mayor dominancia de especies con ventajas adaptativas, y migraciones aguas abajo o aguas arriba (Correa, 2008). Esto posiblemente explicaría, en la temporada de aguas bajas, el aumento en la abundancia de algunas especies de

caños (*O. cf. pulchra*, *S. argentea*, *C. spilurus*, *Astyanax bimaculatus* y *Bryconamericus* sp.), a diferencia de ríos donde disminuyen drásticamente *A. alburnus*, *O. cf. pulchra* y *Knodus aff. breviceps* (Petry, Agostinho y Gomes, 2003).

De igual manera, se ha evidenciado que la fluctuación hidrométrica genera cambios en la disponibilidad de hábitat (Arrington y Winemiller, 2006), transparencia y profundidad (Tejerina-Garro et al., 1998), recursos alimenticios (Montaña y Winemiller, 2009) y procesos de colonización (Silvano, Do Amaral y Oyakawa, 2000), factores que son determinantes en la estructuración de las comunidades de peces.

Esto significa, que el pulso de inundación podría ser considerado como una de las principales fuerzas que configuran tanto los ecosistemas como las comunidades de peces en las sabanas inundables (Winemiller y Jepsen, 1998), así como algunos procesos biológicos de las especies, están sincronizados de acuerdo a estos procesos de inundación como las estrategias reproductivas y periodos de migración (Winemiller et al., 2008).

Durante la temporada de descenso de aguas no hubo diferencias entre los ensamblajes de los humedales, lo cual estaría relacionado con la mayor conectividad lateral dada por las cañadas (Mercado et al., 2015) que permite la dispersión de especies oportunistas (*C. spilurus*, *G. valencia*, *O. splendida* y *P. lugubris*) con capacidad de ocupar diferentes tipos hábitats (Winemiller y Jepsen, 1998).

En contraste, en la temporada de aguas bajas se conformaron dos ensamblajes bien definidos; el primero que corresponde a los caños, destacándose por el aumento de la abundancia en varias especies (*G. valencia*, *C. spilurus*, *A. bimaculatus*, *Thoracocharax stellatus* y *S. argéntea*) y la presencia de nuevas especies (*O. pulchra*, *Bryconamericus* sp. y *Moenkhausia lepidura*), indicando que los caños podría estar funcionando como ecosistemas donde se brinda refugio a aquellas especies que colonizan las áreas periféricas inundables (Fernandes et al., 2009; Villa-Navarro et al., 2015).

Igualmente, durante esta temporada no se colectaron *Chaetostoma* sp. e *Hypostomus argus*, lo cual puede ser debido a la disminución del caudal (Hora, 1930); sin embargo, esta situación parece haber favorecido a *C. habrosus*, *C. simulatus* y *O. vittatus*, especies asociadas a fondos de arenas cubiertos parcialmente de lodo, hojarasca y troncos sumergidos (Nijssen, 1970; Axenrot y Kullander, 2003).

En el segundo ensamblaje, donde se agrupan cañadas y esteros, las primeras se ven afectadas fuertemente por la disminución de las lluvias, llegando incluso a desecamientos parciales en algunas de ellas, lo que genera el aislamiento temporal de los esteros (Mercado et al., 2015). Este proceso al parecer, favorece a especies con preferencias lénticas, capaces de resistir condiciones de hipoxia, alta temperatura y procesos de descomposición de materia orgánica (*O. cf. pulchra*, *O. splendida*, *Gymnotus carapo* y *H. malabaricus*) (Liem, Eclancher y Fink., 1984; Crampton, 1998; Sarmiento et al., 2014).

Por otro lado, las especies indicadoras de ríos de ambas temporadas, pueden estar relacionadas con la oferta de diversos hábitats dado a su estabilidad ante las fluctuaciones hidrométricas (Lasso et al., 2014a), favoreciendo tanto especies asociadas con zonas de rápidos y vegetación acuática (*A. alburnus*) como de playas arenosas y remansos (*Pimelodella* sp.) (Sarmiento et al., 2014)

Con respecto a los caños, en la temporada de descenso de agua, se presenta un alto aporte de nutrientes que estimula el crecimiento y desarrollo de productores primarios como fitoplancton, algas y macrófitas (Saint-Paul et al., 2000), lo cual favorece a especies herbívoras de la familia Loricariidae como *Sturisoma tenurostre* (Delariva y Agostinho, 2001), siendo indicadora para este tipo de humedal.

En cuanto a los jagüeyes, para la temporada de aguas bajas, las especies indicadoras *C. geayi*, *Hyphessobrycon otrynus*, *Roeboides dientonito*, *Charax* sp.2 y *B. mariae* se caracterizan por estar asociadas a zonas lénticas, sustratos de troncos y ramas, vegetación sumergida o raíces de las zonas litorales (Prieto, 2000; Sarmiento et al., 2014;

Villa-Navarro et al., 2015), lo que sugiere que pese a que son artificiales y estén aislados durante la época de sequía, son humedales utilizados como zonas refugio estableciéndose especies propias de hábitats lenticos y/o lagos (Rial, Lasso, Colonnello y Antelo , 2014).

## **2.6 CONCLUSIONES**

La abundancia y distribución de las comunidades de peces, parecen obedecer a la separación del sistema río-planicie de inundación de los humedales periféricos, siendo estos últimos dominados por Characiformes

La mayor diversidad en los caños sugiere que este tipo de humedales presentan una mayor complejidad y heterogeneidad, situación que favorecería el empaquetamiento de especies y la segregación de nicho.

Las comunidades de peces que están asociadas al sistema de río-planicie de inundación, presentan ensamblajes más complejos y albergan especies que requieren una alta variedad de hábitats y recursos alimenticios.

### 3. RELACIONES ECOMORFOLÓGICAS DE LAS COMUNIDADES DE PECES EN LOS DIFERENTES HUMEDALES DEL MUNICIPIO DE PAZ DE ARIPORO-HATO COROZAL, CASANARE.

#### RESUMEN

Se determinaron los patrones ecomorfológicos de las comunidades ícticas en los diferentes humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. Los especímenes utilizados se obtuvieron de la Colección de Zoología de la Universidad del Tolima, sección Ictiología (CZUT-IC), muestreados durante los años 2014 y 2015. Se analizaron 44 especies en caños, 22 en cañadas y 24 en esteros empleando 25 índices ecomorfológicos. Para la prueba parcial de mantel, en los caños y los esteros se encontró una correlación significativa entre la morfología y la estructura trófica independientemente de la filogenia. El análisis de componentes principales de los caños evidenció una gran variedad de morfotipos relacionando en un extremo especies herbívoras y omnívoras con cuerpos deprimidos y boca ventral o inferior, en el centro del espacio ecomorfológico, especies insectívoras y omnívoras de cuerpos fusiformes, y en el otro extremo especies carnívoras y omnívoras comprimidas lateralmente de boca superior o terminal. En las cañadas y esteros se evidenciaron una baja variedad de morfotipos, asociándose especies nectónicas de cuerpos comprimidos y especies nectobentónicas de cuerpos fusiformes. Finalmente, el análisis de agrupamiento reveló una organización de acuerdo a las similitudes morfológicas y al uso del hábitat, agrupando especies bentónicas, nectobentónicas y nectónicas. La estructura ecomorfológica de las comunidades ícticas de caños y esteros, sugieren que la morfología puede ser un buen predictor de la ecología trófica independientemente de las relaciones filogenéticas de las especies.

**Palabras claves:** Ecomorfología, Estructura trófica, Humedales de Paz de Ariporo – Hato Corozal y Patrones ecomorfológicos.

## ABSTRACT

The ecomorphological patterns of the fish communities were determined in the different wetlands of Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. The specimens were obtained from the Colección de zoología de la Universidad del Tolima, Ichthyology section (CZUT-IC), collected in 2014 and 2015. A total of 44 species in caños, 22 in cañadas and 24 in esteros were analyzed by 25 ecomorphological indices. The partial mantel test found a significant correlation between the morphology and the trophic structure for caños and esteros, independent of the phylogeny. A great variety of morphotype was evident in the Principal Component Analysis of caños relating in a side herbivorous and omnivorous species of flattened bodies and ventral or inferior mouth, in the center of the ecomorphological space, insectivorous and omnivorous species of fusiform body, and in the other side carnivorous and omnivorous species of compressed laterally bodies with superior or terminal mouth. Cañadas and esteros showed a low variety of morphotypes, associating nektonic species of compressed bodies and nektobenthic species of fusiform body. Finally, the Cluster Analysis revealed an organization according to morphological similarities and the habitat usage, grouping benthic, nektobenthic and nektonic species. The ecomorphological structure of the fish community of caños and esteros, suggest that morphology can be a good predictor of trophic ecology independently of the phylogenetic relationships of the species.

**Keywords:** Ecomorphology, Trophic structure, Wetlands of Paz of Ariporo - Hato Corozal and Ecomorphological patterns.

### 3.1 INTRODUCCIÓN

La hipótesis ecomorfológica plantea que los atributos morfológicos de cada especie reflejan características importantes de su ecología (Gatz, 1979a; Watson y Balon, 1984), proporcionando información sobre las estrategias de alimentación, las preferencias de hábitat y el tipo de locomoción de las diferentes especies (Ferreira, 2007), es decir, busca definir los papeles biológicos de las especies a partir del análisis de sus características

anatómicas (Gatz, 1979a). En este sentido, la ecomorfología no solo proporciona una aproximación al ambiente en que estas viven y como pueden explotar los recursos que el medio les provee (Wootton, 2012), sino que también permite hacer predicciones acerca del nicho que ocupa cada una de ellas en la comunidad (Winemiller, 1991; Prado et al., 2016).

Varios estudios han puesto a prueba la relación de la morfología y la ecología (Gatz, 1979a; Mahon, 1984; Watson y Balon, 1984; Balon, Crawford y Lelek, 1986; Wikramanayake, 1990; Winemiller, 1991; Piet, 1998), algunos se han realizado en comunidades de peces de ecosistemas inundables en la región cisandina (Winemiller, 1991; Willis, Winemiller y López-Fernández, 2005; Oliveira et al., 2010; Soares, Begot y Fogaca, 2013; Prado et al., 2016); pero aún estos estudios son insuficientes para las comunidades ícticas de humedales en la Orinoquía colombiana.

Esta región concentra el 44,64% (675 spp.) de la riqueza ictiológica nacional (Herrera-Collazos et al., 2017) y se caracteriza por tener fuertes fluctuaciones hidrométricas, una alta heterogeneidad ambiental y poseer una gran diversidad de humedales, tanto lóticos como lénticos, los cuales presentan una alta conectividad lateral durante el período de lluvias (Osorio-Peláez et al., 2015).

Es precisamente en este periodo donde los humedales del sistema río-planicie de inundación se unen con los humedales periféricos, generando canales por los cuales se producen la dispersión y migración de peces (Osorio-Peláez et al., 2015) mientras que en el período de aguas bajas algunos humedales quedan aislados generando que la riqueza y diversidad disminuyan considerablemente porque las condiciones se hacen más adversas para la comunidad íctica (Winemiller, 1996). Esta variabilidad en el ciclo hidrológico genera una alta heterogeneidad ambiental y dinamismo ecológico (Lasso et al., 2004).

De este modo, el análisis ecomorfológico permite predecir patrones ecológicos en el conjunto de organismos (Conde-Saldaña et al., 2017) de cada uno de los humedales



evaluados y es una herramienta útil para revelar la diversidad de funciones ecológicas de las especies, que en su conjunto determinan la funcionalidad del sistema ecológico como un todo (Lasso et al., 2004). De acuerdo con lo anterior, en el presente estudio se determinaron los patrones ecomorfológicos de las comunidades de peces de diferentes humedales de Paz de Ariporo – Hato Corozal, Casanare, mediante la asociación de la morfología con la ecología trófica, el uso del hábitat y la locomoción.

## 3.2 OBJETIVOS

**3.2.1 Objetivo General:** Determinar las relaciones ecomorfológicas de las comunidades de peces en los diferentes humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.

**3.2.2 Objetivos específicos:**

- Establecer los gremios tróficos presentes en cada tipo de humedal de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.
- Evaluar la relación de la morfología y la estructura trófica de las comunidades de peces en los diferentes humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.
- Establecer los atributos ecomorfológicos asociados a la ecología trófica, preferencia de hábitat y locomoción en cada tipo de humedal de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.
- Determinar las agrupaciones en el espacio ecomorfológico en los diferentes humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare

## 3.3 METODOLOGÍA

Tomando como base el primer capítulo de este estudio, “**Diversidad y estructura de las comunidades de peces del complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato**

**Corozal, Casanare**”, se excluyeron los ríos y jagüeyes comparando los caños, cañadas y esteros en los análisis ecomorfológicos. Lo anterior es debido a los resultados del NMDs, en el cual se conformaron dos ensamblajes definidos, el primero que corresponde a caños y el segundo a cañadas-esteros.

Todas las especies utilizadas en los análisis ecomorfológicos tuvieron como mínimo tres individuos, ya que especies con sólo uno o dos individuos no permiten detectar variaciones específicas en la morfología (Oliveira et al., 2010).

Seseleccionaron los ejemplares en cada una de las especies de los diferentes humedales; posteriormente, se halló el promedio de cada una de las medidas y, finalmente, se usaron estos valores en los análisis estadísticos. Las medidas morfométricas se tomaron en individuos adultos de tallas similares para evitar cambios en la forma del cuerpo debido al desarrollo ontogénico (Piet, 1998).

Fueron tomadas 23 medidas morfométricas lineales relacionadas con el largo, el alto y el ancho del cuerpo, longitud y altura de las aletas, pedúnculo caudal, boca y ojos, éstas medidas se basan en Keast y Webb (1966), Gatz (1979a), Winemiller (1991) y Oliveira et al. (2010), para esto se empleó un calibrador digital, con 0.01 mm de precisión. Además, se hallaron cinco áreas empleando fotografías de las aletas extendidas y el ojo, para lo cual se utilizó el programa ImageJ versión 6 (Rasband, 2004) (Tabla 8).

**Tabla 8.** Descripción de las medidas morfométricas lineales y áreas.

| <b>Medidas morfométricas lineales</b> |                               |  |
|---------------------------------------|-------------------------------|--|
| <b>Sigla</b>                          | <b>Medida</b>                 | <b>Descripción de las medidas</b>  |
| <b>LS</b>                             | Longitud estándar             | Distancia desde la punta de la boca hasta el final del pedúnculo caudal.                 |
| <b>AMC</b>                            | Altura máxima del cuerpo      | Distancia desde la base de la aleta anal hasta la base de la aleta dorsal.               |
| <b>AnMC</b>                           | Ancho máximo del cuerpo       | A la altura de la base de las pectorales.  |
| <b>Lpc</b>                            | Longitud del pedunculo caudal | Distancia desde la parte posterior de la base de la aleta anal hasta la última vertebra. |

|             |                               |  |
|-------------|-------------------------------|--|
| <b>Apc</b>  | Altura del pedunculo caudal   | Distancia desde la parte dorsal del pedunculo a la parte ventral en la parte media.          |
| <b>Anpc</b> | Ancho del pedunculo caudal    | Medida en la parte más angosta del pedunculo.  |
| <b>LC</b>   | Longitud de la cabeza         | Distancia desde el extremo de la boca hasta el final del opérculo.                           |
| <b>AC</b>   | Altura de la cabeza           | Alto de la cabeza medida a la altura del ojo.  |
| <b>AnC</b>  | Ancho de la cabeza            | Distancia de ancho medida a la altura del ojo.   |
| <b>AO</b>   | Altura del ojo                | Distancia desde el punto medio del ojo a la parte más inferior de la cabeza.                 |
| <b>DO</b>   | Diámetro del ojo              | Distancia horizontal de extremo a extremo del ojo.   |
| <b>AB</b>   | Altura de la boca             | La distancia desde el borde anterior de la boca hasta el borde inferior con la boca abierta. |
| <b>AnB</b>  | Ancho de la boca              | Distancia del ancho con la boca cerrada.   |
| <b>LH</b>   | Longitud del hocico           | Distancia entre la pupila del ojo y la punta de la mandíbula superior con la boca cerrada.   |
| <b>LD</b>   | Longitud de la aleta dorsal   | Desde el margen proximal anterior al margen proximal posterior de la aleta dorsal.           |
| <b>AD</b>   | Altura de la aleta dorsal     | Distancia máxima desde el margen proximal al distal de la aleta dorsal.                      |
| <b>LC</b>   | Longitud de la aleta caudal   | Medida desde el inicio de la aleta caudal hasta el radio más largo.                          |
| <b>AC</b>   | Altura de la aleta caudal     | Medida desde la parte más extrema del radio superior hasta el radio inferior.                |
| <b>LV</b>   | Longitud de la aleta ventral  | Distancia máxima de la parte proximal al margen distal de la aleta ventral.                  |
| <b>AV</b>   | Altura de la aleta ventral    | Distancia vertical máxima a través de la aleta completamente extendida.                      |
| <b>LA</b>   | Longitud de la aleta anal     | Distancia máxima de la parte proximal al margen distal de la aleta anal.                     |
| <b>AA</b>   | Altura de la aleta anal       | Distancia vertical máxima a través de la aleta completamente extendida.                      |
| <b>LP</b>   | Longitud de la aleta pectoral | Distancia máxima desde el margen proximal al distal de la aleta pectoral.                    |
| <b>AP</b>   | Altura de la aleta pectoral   | Distancia vertical máxima a través de la aleta completamente extendida.                      |

|            |                           |  |
|------------|---------------------------|--|
| <b>ArO</b> | Área del ojo              | Calculado con el programa ImageJ, delineando el contorno del ojo.                        |
| <b>ArV</b> | Área de la aleta ventral  | Calculado con el programa ImageJ, delineando el contorno de la aleta ventral extendida.  |
| <b>ArA</b> | Área de la aleta anal     | Calculado con el programa ImageJ, delineando el contorno de la aleta anal extendida.     |
| <b>ArP</b> | Área de la aleta pectoral | Calculado con el programa ImageJ, delineando el contorno de la aleta pectoral extendida. |
| <b>ArC</b> | Área de la aleta caudal   | Calculado con el programa ImageJ, delineando el contorno de la aleta caudal extendida.   |

Las medidas morfométricas lineales y las áreas fueron utilizadas para calcular 25 índices ecomorfológicos (Tabla 9), relacionados al uso de hábitat, locomoción y ecología trófica, siguiendo las propuestas de Keast y Webb (1966), Gatz (1979a), Winemiller (1991), Breda et al. (2005), Willis et al. (2005), Casatti y Castro (2006), Oliveira et al. (2010) y Conde-Saldaña et al. (2017).

**Tabla 9.** Índices ecomorfológicos e interpretaciones ecológicas.

| ÍNDICE                                 | PREDICTOR DE    | FÓRMULA         | EXPLICACIÓN   |
|--|-----------------|-----------------|---|
| Índice de compresión                   | Uso del hábitat | $IC = AMC/AnMC$ | Valores altos indican peces comprimidos lateralmente, que se esperaría encontrar en hábitats con baja velocidad del agua (Watson y Balon, 1984).                            |
| Profundidad relativa                   | Uso del hábitat | $PR = AMC/LS$   | Los valores más bajos indicarían peces que habitan en aguas rápidas, y altos están directamente relacionados con su capacidad para realizar giros verticales (Gatz, 1979a). |
| Longitud relativa del pedúnculo caudal | Locomoción      | $LRpd = Lpc/LS$ | Valores altos indican especies con buena capacidad de nado y peces que viven en hábitats con elevado flujo de agua (Gatz 1979a; Watson y Balon, 1984; Winemiller 1991).     |

| ÍNDICE                                    | PREDICTOR DE | FÓRMULA             | EXPLICACIÓN   |
|---|--------------|---------------------|---|
| Índice de compresión del pedúnculo caudal | Locomoción   | $ICpd = Apd/Anpd$   | Los valores altos indican pedúnculos comprimidos, relacionados con baja actividad de natación y posiblemente baja maniobrabilidad (Gatz 1979b; Watson y Balon, 1984).   |
| Altura relativa del pedúnculo caudal      | Locomoción   | $ARpd = Apc/AMC$    | Valores bajos indican mayor potencial de maniobrabilidad (Winemiller, 1991; Conde-Saldaña et al., 2017).  |
| Ancho relativo del pedúnculo caudal       | Locomoción   | $AnRpd = Anpc/AnMC$ | Valores altos indican una mayor capacidad para la natación continua (Winemiller, 1991).   |
| Área relativa de la aleta caudal          | Locomoción   | $ARC = ArC/(LS)^2$  | Altos valores indican aletas caudales capaces de producir movimientos rápidos, necesarios para la natación; típico de muchos peces bentónicos (Webb, 1984; Conde-Saldaña et al., 2017).   |
| Relación del aspecto de la aleta caudal   | Locomoción   | $RAC = (ACd)^2/ArC$ | Se relaciona directamente con la actividad natatoria (Gatz, 1979), bajos valores se relacionan con aletas poco bifurcadas e indican peces que posiblemente no son buenos en la natación continua a gran velocidad (Keast y Webb, 1966; Conde-Saldaña et al., 2017). |
| Área relativa de la aleta pélvica         | Locomoción   | $ARPV = ArV/(LS)^2$ | El área relativa de la aleta pélvica es mayor en los peces bentónicos y menor en los peces pelágicos (Breda et al., 2005; Conde-Saldaña et al., 2017)   |
| Relación del aspecto de la aleta pélvica  | Locomoción   | $RAV = (LV)^2/ArV$  | Se asume que tiene valores bajos en peces bentónicos que usan la aleta pélvica para soportarse en el sustrato. Tiene valores altos en especies que  |

| ÍNDICE                                    | PREDICTOR DE              | FÓRMULA                       | EXPLICACIÓN  |
|---|---------------------------|-------------------------------|--|
|   |                           |                               | usan la aleta para flotabilidad y en especies de hábitats pelágicos (Gatz, 1979a).   |
| Área relativa de la aleta pectoral        | Locomoción/Uso de habitat | $ARP = ArP / (LS)^2$          | Los valores altos se presentan en nadadores lentos, que usan las aletas pectorales para la maniobrabilidad. Sin embargo, el área de la aleta pectoral también puede ser alta para peces bentónicos, en especies que los utilizan para desviar el flujo de agua hacia arriba y permanecer cerca del fondo de la columna de agua, principalmente en hábitats de agua rápida (Gatz, 1979b; Watson y Balon, 1984). |
| Relación del aspecto de la aleta pectoral | Locomoción                | $RAP = (LP)^2 / ArP$          | Valores altos indican una aleta larga y delgada, evidenciada en peces que nadan distancias largas como los migratorios o aquellos que nadan constantemente (Watson y Balon, 1984; Wainwright et al., 2002).  |
| Área relativa de la aleta anal            | Locomoción                | $ARA = ArA / (LS)^2$          | El área relativa mayor indica una mayor capacidad de maniobrabilidad y de movimiento de estabilización (Breda et al., 2005).   |
| Relación del aspecto de la aleta anal     | Locomoción                | $RAA = (LA)^2 / ArA$          | Valores altos indican una mayor capacidad de movimientos hacia delante y hacia atrás (Conde-Saldaña et al., 2017).   |
| Coefficiente de finura                    | Locomoción                | $CF = LS / \sqrt{AMC * AnMC}$ | Evalúa la influencia de la forma del cuerpo en la capacidad para nadar (Blake, 1983; Ohlberger et al., 2006). Los valores 2 a 6 indican arrastre reducido; la relación óptima para la  |

| ÍNDICE                         | PREDICTOR DE     | FÓRMULA             | EXPLICACIÓN   |
|--------------------------------|------------------|---------------------|---|
|                                |                  |                     | natación eficiente es 4,5 (Ohlberger et al., 2006).   |
| Longitud relativa de la cabeza | Ecología trófica | $LRCa = LCa/LS$     | Se relaciona directamente con el tamaño de la presa: valores altos indican la capacidad de capturar presas grandes, lo que indica que pueden ser especies depredadoras (Gatz, 1979; Pouilly et al., 2003; Watson y Balon, 1984).      |
| Altura relativa de la cabeza   | Ecología trófica | $ARCa = AC/AMC$     | Valores altos están relacionados con la capacidad de alimentarse de presas grandes, indicando que pueden ser piscívoros (Willis et al., 2005).  |
| Ancho relativo de la cabeza    | Ecología trófica | $AnRCa = AnCa/AnMC$ | Se esperan altos valores en especies piscívoras o en peces que capturen presas de gran tamaño (Willis et al., 2005).  |
| Altura relativa de la boca     | Ecología trófica | $ARB = AB/AMC$      | Valores altos pueden indicar peces que se alimentan de presas grandes (Watson y Balon, 1984; Willis et al., 2005).  |
| Ancho relativo de la boca      | Ecología trófica | $AnRB = AnB/AnMC$   | Valores altos indican peces que se alimentan de presas de gran tamaño (Gatz, 1979a; Winemiller, 1991).  |
| Posición del ojo               | Uso de hábitat   | $AO/Aca$            | Los valores bajos indicarían que los ojos se ubican dorsalmente, lo que se espera de las especies con hábitos bentónicos. Se esperarían valores altos de hábitos nectónicos con ojos localizados lateralmente (Watson y Balon, 1984). |
| Tamaño relativo del ojo        | Ecología trófica | $TrO = Do/LS$       | Este índice está relacionado con la detección de alimentos y brinda   |

| ÍNDICE                                      | PREDICTOR DE                        | FÓRMULA  | EXPLICACIÓN   |
|---|-------------------------------------|--|---|
|   |                                     |  | información sobre el uso de la visión para los eventos de depredación (Pankhurst, 1989; Pouilly et al., 2003). El tamaño del ojo es una aproximación a la visión de los peces, un mayor tamaño está relacionado con la actividad predatoria (Gatz, 1979a; Pankhurst, 1989). |
| Área relativa del ojo                       | Ecología trófica                    | $ARO = ArO / (LS)^2$   | El índice se relaciona con la detección de alimentos y proporciona información sobre actividades de depredación (Pankhurst, 1989; Pouilly et al., 2003)   |
| Posición de la boca                         | Ecología trófica/<br>Uso de hábitat | 1 = superior<br>2 = terminal<br>3 = subterminal<br>4 = inferior<br>5 = ventral | La posición de la boca indica la ubicación del alimento en relación al pez, es decir, que da indicio de la ubicación en la columna de agua donde el pez obtiene el alimento (Gatz, 1979b).  |
| Presencia de barbillas o apéndices labiales | Ecología trófica/<br>Uso de Hábitat | 0= Ausencia<br>1= Presencia  | La presencia de apéndices o barbillas indican especies que se alimentan en el fondo de la columna de agua (Hugueny y Pouilly, 1999)   |

La variación morfológica fue examinada usando un análisis de componentes principales (ACP) para cada tipo de humedal (caños, cañadas y esteros), ya que así se obtiene la representación de las especies en un espacio ecomorfológico multivariado (Guisande et al., 2006) y, además, identifica patrones de diversificación de la forma del cuerpo relacionados con el uso de recursos ambientales (Casatti y Castro, 2006). El ACP se aplicó sobre la matriz de correlación de Pearson compuesta por los valores medios de los 25 índices ecomorfológicos, transformados previamente con  $\ln(x + 1)$ , utilizando el programa Statistica 7.0 (StatSoft, 2013).



Posteriormente, se realizó un Análisis de agrupamiento UPGMA (“Unweighted Pair-Group Average”) para cada tipo de humedal, de acuerdo con las similitudes ecomorfológicas, utilizando el coeficiente de correlación de Pearson; para esto se empleó el programa Statistica 7.0 (StatSoft, 2013).

Se propuso como hipótesis nula que la estructura morfológica en los diferentes humedales analizados es independiente de la estructura filogenética y trófica, siendo ésta evaluada por medio de la prueba de Mantel, la cual realiza una prueba de correlación entre dos matrices simétricas (Mantel, 1967). En este caso se utilizó las distancias morfológica, trófica y taxonómica para cada tipo de humedal.

La matriz de distancia morfológica se elaboró a partir de la matriz de distancias euclidianas entre los índices ecomorfológicos para cada par de especies. Esta fue generada usando la función *decostand* del programa estadístico R, del paquete “vegan” (Oksanen et al., 2007).

Para la creación de la matriz de distancia trófica se definieron los gremios tróficos con base en la literatura que provee información acerca de la dieta y el comportamiento alimenticio de los peces cisandinos (Taphorn, 1989; Taphorn, 2003; Lasso y Machado-Allison, 2000; Covain y Fisch-Muller, 2007; Zamudio, Urbano-Bonilla, Maldonado-Ocampo, Bogotá-Grégory y Cortés-Millán, 2008; Osorio-Peláez et al., 2015). Se obtuvo atribuyendo un valor de 1 a los pares de especies que pertenecen al mismo gremio trófico, y un valor de 2 fue asignado a los pares de especies que no lo comparten (Soares et al., 2003).

En la matriz de distancia taxonómica se codificó un valor de 1 para especies pares congénicas, 2 para especies pares pertenecientes a diferentes géneros dentro de la misma familia, 3 de las especies pares que pertenecen a diferentes familias dentro del mismo orden y 4 para las especies pares pertenecientes a diferentes órdenes (Winemiller, 1991; Douglas y Matthews, 1992).

La prueba de correlación de Mantel, se realizó con dos matrices de distancias morfológicas, donde una de ellas contiene todos los índices ecomorfológicos y la otra solo los índices predictores de la estructura trófica; esto con el fin de obtener información más específica acerca de la relación de los atributos morfológicos con los gremios tróficos de las especies previamente conformados con base en la literatura.

Debido a que es posible que la correlación entre la morfología y estructura trófica sea un artefacto filogenético que podría llevar a correlaciones espurias (Douglas y Matthews, 1992), se realizó una prueba parcial de Mantel, en la cual se evalúa la correlación parcial entre dos matrices (distancias morfológicas vs. distancias tróficas) controlando el efecto de una tercera matriz (distancia taxonómica). Estos análisis fueron realizados con el paquete “vegan” del programa R y la significancia estadística (valor-p <0.05) fue estimada usando 20.000 permutaciones (Oksanen et al., 2007).

### 3.4 RESULTADOS

Se utilizaron un total de 49 especies para los análisis ecomorfológicos de los humedales, donde 44 de ellas se encuentran en caños, 22 en cañadas y 24 en esteros. Éstas especies se agruparon en siete gremios tróficos (Tabla 10).

**Tabla 10.** Listado de especies por tipo de humedal y gremio trófico del complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare. Abrev.= abreviación; n medido = número de ejemplares medidos.

| Especie                     | Abrev. | n medido | Caños | Cañadas | Esteros | Gremio trófico |
|-----------------------------|--------|----------|-------|---------|---------|----------------|
| Characiformes               |        |          |       |         |         |                |
| Characidae                  |        |          |       |         |         |                |
| <i>Aphyocharax alburnus</i> | Aphalb | 35       | x     | X       | X       | Omnívoro       |
| <i>Astyanax bimaculatus</i> | Astbim | 15       | x     |         |         | Omnívoro       |
| <i>Bryconamericus sp.</i>   | Brysp  | 8        | x     |         |         | Omnívoro       |
| <i>Charax condei</i>        | Chacon | 3        |       |         | X       | Carnívoro      |
| <i>Charax sp.2</i>          | Chasp2 | 14       | x     |         | X       | Carnívoro      |
| <i>Cheirodontops geayi</i>  | Chegea | 13       | x     |         |         | Invertívoro    |
| <i>Cheirodontops sp.</i>    | Chesp  | 7        | x     |         |         | Invertívoro    |

|                                    |         |    |   |   |   |                         |
|------------------------------------|---------|----|---|---|---|-------------------------|
| <i>Corynopoma riisei</i>           | Corris  | 6  | x |   |   | Insectívoro             |
| <i>Ctenobrycon</i> sp.             | Ctesp   | 6  |   |   | X | Omnívoro                |
| <i>Ctenobrycon spilurus</i>        | Ctespi  | 35 | x | X | X | Omnívoro                |
| <i>Gephyrocharax valencia</i>      | Gepval  | 28 | x | X | X | Invertívoro             |
| <i>Gymnocorymbus bondi</i>         | Gymbon  | 5  | x | X | X | Omnívoro                |
| <i>Hemigrammus</i> sp.             | Hemsp   | 16 |   | X |   | Omnívoro                |
| <i>Hyphessobrycon otrynus</i>      | Hypotry | 29 | x | X | X | Insectívoro             |
| <i>Hyphessobrycon</i> sp.          | Hypsp   | 7  | x | X | X | Insectívoro             |
| <i>Hyphessobrycon sweglesi</i>     | Hypsw   | 4  | x | X | X | Insectívoro             |
| <i>Moenkhausia lepidura</i>        | Moelep  | 17 | x |   | X | Omnívoro                |
| <i>Odontostilbe pulchra</i>        | Odopul  | 26 | x |   | X | Omnívoro                |
| <i>Odontostilbe splendida</i>      | Odospl  | 33 | x | X | X | Omnívoro                |
| <i>Paragoniates alburnus</i>       | Paralb  | 3  | x |   |   | Carnívoro               |
| <i>Phenacogaster</i> sp.           | Phesp   | 6  |   |   | X | Carnívoro               |
| <i>Roeboides dientonito</i>        | Roedie  | 28 | x | X |   | Lepidófago              |
| <i>Xenagoniates bondi</i>          | Xenbon  | 7  | x |   |   | Invertívoro             |
| Chilodontidae                      |         |    |   |   |   |                         |
| <i>Caenotropus labyrinthicus</i>   | Caelab  | 3  | x |   |   | Invertívoro             |
| Crenuchidae                        |         |    |   |   |   |                         |
| <i>Characidium</i> sp.             | Chasp   | 3  | x |   | X | Insectívoro             |
| <i>Characidium zebra</i>           | Chazeb  | 23 | x | X | X | Insectívoro             |
| <i>Characidium pteroides</i>       | Chapte  | 4  | x | X |   | Insectívoro             |
| Curimatidae                        |         |    |   |   |   |                         |
| <i>Curimatopsis</i> sp.            | Cursp   | 5  | x |   |   | Detritívoro             |
| <i>Steindachnerina argentea</i>    | Stearg  | 11 | x | X | X | Detritívoro             |
| <i>Steindachnerina guentheri</i>   | Stegue  | 14 | x | X | X | Detritívoro             |
| Erythrinidae                       |         |    |   |   |   |                         |
| <i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> | Hopuni  | 5  |   | X |   | Carnívoro               |
| <i>Hoplias malabaricus</i>         | Hopmal  | 6  | x | X | X | Carnívoro               |
| Gasteropelecidae                   |         |    |   |   |   |                         |
| <i>Thoracocharax stellatus</i>     | Thoste  | 22 | x |   |   | Insectívoro             |
| Lebiasinidae                       |         |    |   |   |   |                         |
| <i>Pyrrhulina lugubris</i>         | Pyrlug  | 17 | x | X | X | Insectívoro/Invertívoro |
| Serrasalminidae                    |         |    |   |   |   |                         |
| <i>Pygocentrus cariba</i>          | Pygcar  | 3  | x |   |   | Carnívoro               |
| Siluriformes                       |         |    |   |   |   |                         |
| Aspredinidae                       |         |    |   |   |   |                         |
| <i>Bunocephalus amaurus</i>        | Bunama  | 3  | x |   |   | Detritívoro             |

|  |        |    |   |   |   |             |
|--|--------|----|---|---|---|-------------|
| Auchenipteridae                        |        |    |   |   |   |             |
| <b><i>Centromochlus romani</i></b>     | Cenrom | 4  | x |   |   | Insectívoro |
| <b><i>Trachelyopterus galeatus</i></b> | Tragal | 7  | x |   | X | Carnívoro   |
| Callichthyidae                         |        |    |   |   |   |             |
| <b><i>Corydoras habrosus</i></b>       | Corhab | 8  | x |   |   | Omnívoro    |
| <b><i>Corydoras simulatus</i></b>      | Corsim | 4  | x |   |   | Omnívoro    |
| <b><i>Hoplosternum littorale</i></b>   | Hoplit | 7  | x | X | X | Omnívoro    |
| Heptapteridae                          |        |    |   |   |   |             |
| <b><i>Pimelodella sp.</i></b>          | Pimsp  | 8  | x | X |   | Omnívoro    |
| Loricariidae                           |        |    |   |   |   |             |
| <b><i>Hypoptopoma machadoi</i></b>     | Hypmac | 3  | x |   |   | Herbívoro   |
| <b><i>Hypostomus argus</i></b>         | Hyparg | 3  | x |   |   | Herbívoro   |
| <b><i>Otocinclus sp.</i></b>           | Otosp  | 3  | x |   |   | Herbívoro   |
| <b><i>Otocinclus vittatus</i></b>      | Otovit | 8  | x |   |   | Herbívoro   |
| Gymnotiformes                          |        |    |   |   |   |             |
| Gymnotidae                             |        |    |   |   |   |             |
| <b><i>Gymnotus carapo</i></b>          | Gymcar | 3  | x | X | X | Carnívoro   |
| Sternopygidae                          |        |    |   |   |   |             |
| <b><i>Eigenmannia virescens</i></b>    | Eigvir | 5  | x | X |   | Invertívoro |
| Cichliformes                           |        |    |   |   |   |             |
| Ciclidae                               |        |    |   |   |   |             |
| <b><i>Bujurquina mariae</i></b>        | Bujmar | 20 | x | X | X | Carnívoro   |

Fuente: Autores.

La prueba de Mantel realizada con todos los índices ecomorfológicos y con los índices predictores de la ecología trófica indicó una correlación significativa entre la matriz de distancia morfológica y la matriz de distancia taxonómica para los caños, cañadas y esteros, rechazando así la hipótesis de que la estructura morfológica de las comunidades del complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare, son independientes de la filogenia (Tabla 11).

Además, al relacionar las matrices de distancias morfológica y trófica, usando todos los índices ecomorfológicos, se evidencia una correlación significativa para los caños y cañadas, indicando que la estructura morfológica de estos humedales es dependiente de la ecología trófica; sin embargo, para los esteros no se presentó dicha correlación.

Por el contrario, al relacionar las matrices de distancia morfológica y distancia trófica usando solo los índices predictores de ecología trófica existe correlación significativa para los caños y esteros y no para las cañadas.

En la prueba parcial de Mantel, la cual controla la influencia de las distancias filogenéticas en la relación de la morfología con la estructura trófica, se evidencia una correlación significativa únicamente para los caños indicando que la morfología es un buen predictor de la ecología trófica de las especies de este tipo de humedal. Adicionalmente, al utilizar solo los índices predictores de ecología trófica en esta prueba se evidencia correlación tanto para los caños como para los esteros, y no para las cañadas.

**Tabla 11.** Prueba de Mantel y parcial de Mantel con todos los índices ecomorfológicos y con los índices predictores de la estructura trófica evaluados en las comunidades ícticas de caños, cañadas y esteros de Paz de Ariporo-Hato Corozal, Casanare. En negrita los valores estadísticamente significativos.

|  | Todos los índices ecomorfológicos |              |         |              |         |             | Índices predictores de la estructura trófica |              |         |             |         |             |
|--|-----------------------------------|--------------|---------|--------------|---------|-------------|--|--------------|---------|-------------|---------|-------------|
|  | Caños                             |              | Cañadas |              | Esteros |             | Caños  |              | Cañadas |             | Esteros |             |
| Test de Mantel   | r                                 | p-valor      | R       | p-valor      | R       | p-valor     | r  | p-valor      | R       | p-valor     | r       | p-valor     |
| <b>Morfología vs estructura trófica</b>                              | 0.1                               | <b>0.000</b> | 0.04    | <b>0.043</b> | 0.10    | 0.10        | 0.142  | <b>0.002</b> | 0.116   | 0.08        | 0.23    | <b>0.00</b> |
|  | 45                                | <b>7</b>     | 34      | <b>4</b>     | 10      | 1           |  | <b>3</b>     | 8       | 28          | 73      | <b>17</b>   |
| <b>Morfología vs estructura filogenética</b>                         | 0.4                               | <b>0.000</b> | 0.61    | <b>0.000</b> | 0.00    | <b>0.00</b> | 0.549  | <b>0.000</b> | 0.449   | <b>0.00</b> | 0.39    | <b>0.01</b> |
|  | 98                                | <b>04</b>    | 62      | <b>04</b>    | 13      | <b>13</b>   | 8  | <b>04</b>    | 2       | <b>8</b>    | 05      | <b>42</b>   |
| Prueba parcial de Mantel   |                                   |              |         |              |         |             |  |              |         |             |         |             |
| <b>Morfología vs estructura trófica (vs estructura filogenética)</b> | 0.0                               | <b>0.014</b> | 0.09    | 0.123        | 0.22    | 0.22        | 0.089  | <b>0.025</b> | 0.075   | 0.18        | 0.22    | <b>0.00</b> |
|  | 96                                | <b>84</b>    | 58      | 34           | 69      | 69          | 18   | <b>8</b>     | 36      | 15          | 05      | <b>27</b>   |

Fuente: Autores.

En el ACP para cada tipo de humedal se utilizaron los dos primeros componentes para explicar la variación de los datos (caños 54,29%, cañadas 54,43% y esteros 54,40%). En el primer componente en caños (28.34%), las especies con valores positivos más altos se caracterizaron por ser comprimidos lateralmente, presentar una mayor área relativa de la aleta anal y boca terminal ancha, indicando que exploran hábitats con baja velocidad del agua y tienen un comportamiento predador (Tabla 12) (Figura 21).

**Tabla 12.** Valores propios y contribución de los índices ecomorfológicos en los primeros dos ejes de los componentes principales (ACP) de las especies de los caños de Paz de Ariporo, Casanare. En negrita los índices con altos valores de correlación fueron seleccionados para la interpretación.

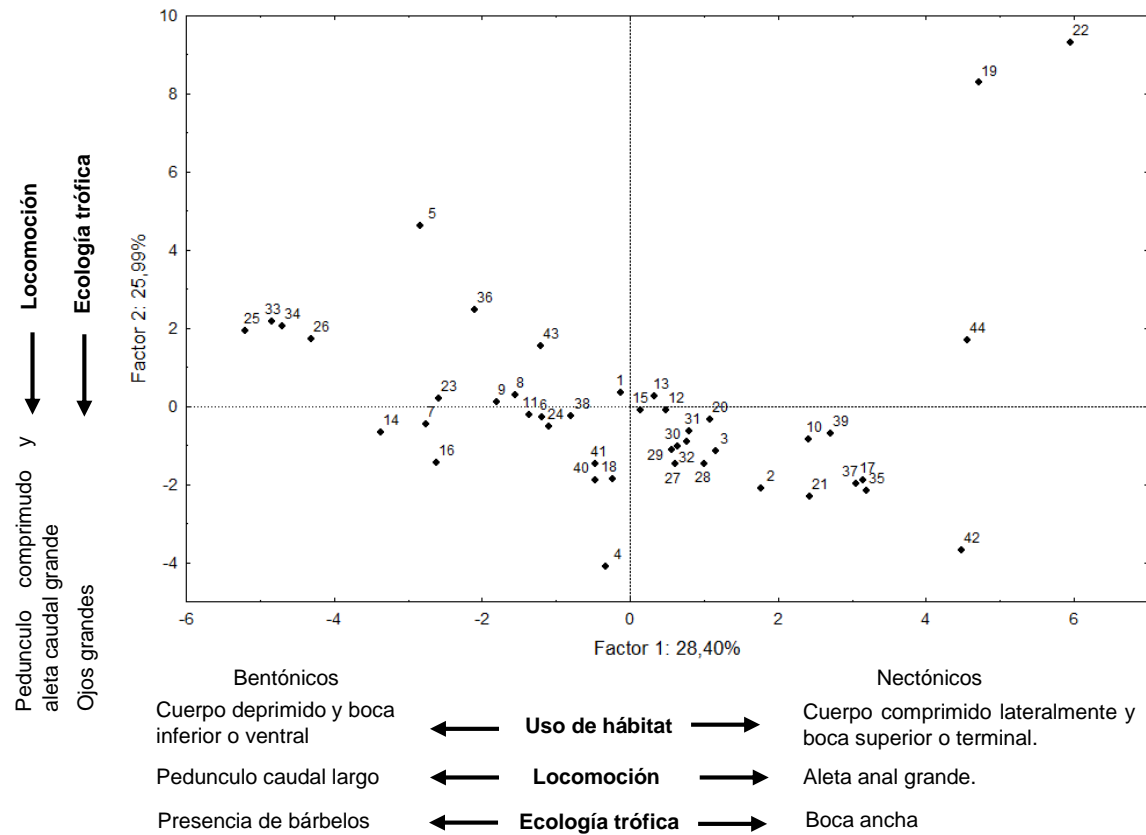
| Índices ecomorfológicos                          | Caños            |                  |
|--|------------------|------------------|
|  | Factor 1         | Factor 2         |
| Índice de compresión (IC)                        | <b>0.834893</b>  | -0.420465        |
| Profundidad relativa (PR)                        | 0.296581         | <b>-0.831341</b> |
| Longitud relativa del pedúnculo caudal (LRpd)    | <b>-0.742702</b> | 0.302018         |
| Índice de compresión del pedúnculo caudal (Icpd) | 0.106964         | <b>-0.744794</b> |
| Altura relativa del pedúnculo caudal (Arpd)      | <b>-0.875714</b> | -0.145444        |
| Ancho relativo del pedúnculo caudal (AnRpd)      | -0.291105        | -0.433867        |
| Área relativa de la aleta caudal (ARC)           | -0.453007        | <b>-0.717798</b> |
| Relación del aspecto de la aleta caudal (RAC)    | -0.004543        | -0.675255        |
| Área relativa de la aleta pélvica (ARPv)         | -0.33969         | -0.412006        |
| Relación del aspecto de la aleta pélvica (RAPv)  | -0.497247        | -0.630757        |
| Área relativa de la aleta pectoral (ARP)         | -0.036658        | -0.505256        |
| Relación del aspecto de la aleta pectoral (RAP)  | -0.385537        | -0.009953        |
| Área relativa de la aleta anal (ARA)             | <b>0.695288</b>  | -0.401972        |
| Relación del aspecto de la aleta anal (RAA)      | 0.579629         | 0.625393         |
| Coefficiente de finura (CF)                      | 0.436729         | 0.698183         |
| Longitud relativa de la cabeza (LRCa)            | -0.539804        | -0.636165        |
| Altura relativa de la cabeza (ARCa)              | <b>-0.800572</b> | 0.07944          |
| Ancho relativo de la cabeza (AnRCa)              | 0.368496         | 0.055307         |
| Altura relativa de la boca (ARB)                 | -0.608769        | 0.208571         |
| Ancho relativo de la boca (AnRB)                 | <b>0.746625</b>  | -0.240025        |
| Posición del ojo (PO)                            | 0.382504         | -0.218923        |

|   |                  |                  |
|---|------------------|------------------|
| <b>Tamaño relativo del ojo (TrO)</b>    | -0.020834        | <b>-0.842803</b> |
| <b>Área relativa del ojo (ARO)</b>      | 0.122979         | <b>-0.711084</b> |
| <b>Posición de la Boca (PB)</b>         | <b>-0.695702</b> | 0.227513         |
| <b>Presencia de barbillones (Pbarb)</b> | <b>-0.717062</b> | 0.315597         |
| <b>Autovalor</b>                        | 7.083849         | 6.488032         |
| <b>Varianza explicada (%)</b>           | 28.3354          | 25.95213         |
| <b>Varianza acumulada (%)</b>           | 28.3354          | 54.2875          |

Las especies con valores negativos se caracterizaron por tener cuerpos deprimidos, tanto la longitud como la altura relativa del pedúnculo caudal son más altas, la boca se encuentra en posición ventral e inferior y presentan bárbelos, lo cual está relacionado con especies bentónicas que viven en hábitats con flujo rápido de agua, con baja capacidad de maniobra y de hábitos herbívoros u omnívoros.

En el segundo componente (25,95%), las especies con los valores negativos, se caracterizaron por ser comprimidas lateralmente, tener ojos grandes y una mayor área relativa de la aleta caudal, lo cual está asociado a especies nectónicas o nectobentónicas, con mayor capacidad de maniobra y de hábitos predadores; mientras que aquellas especies con valores positivos se caracterizaron por presentar ojos pequeños y una mayor capacidad de desplazamiento por su pedúnculo caudal más deprimido, tal es el caso de *Bunocephalus amaurus*.

**Figura 21.** Análisis de componentes principales (ACP) de 49 especies de caños del complejo de humedales Paz de Ariporo – Hato Corozal, Casanare.



Abreviación de especies: 1: *Aphalb*, 2: *Astbim*, 3: *Brysp*, 4: *Bujmar*, 5: *Bunsp*, 6: *Caelab*, 7: *Cenrom*, 8: *Chapte*, 9: *Chasp*, 10: *Chasp2*, 11: *Chazeb*, 12: *Chegea*, 13: *Chesp*, 14: *Corhab*, 15: *Corris*, 16: *Corsim*, 17: *Ctespi*, 18: *Cursp*, 19: *Eigvir*, 20: *Gepval*, 21: *Gymbon*, 22: *Gymcar*, 23: *Hoplit*, 24: *Hopmal*, 25: *Hypmac*, 26: *Hyparg*, 27: *Hypotr*, 28: *Hypsp*, 29: *Hypswe*, 30: *Moelep*, 31: *Odopup*, 32: *Odospl*, 33: *Otosp*, 34: *Otovit*, 35: *Paralb*, 36: *Pimsp*, 37: *Pygcar*, 38: *Pyrlug*, 39: *Roedie*, 40: *Stearg*, 41: *Stegue*, 42: *Thoste*, 43: *Tragal*, 44: *Xenbon*.

Fuente: Autores.

Para las cañadas, las especies con los valores positivos en el primer componente (36,53%), se caracterizaron por su alto valor en el coeficiente de finura y relación del aspecto de la aleta anal, lo cual las asocia a una mayor capacidad de movimiento de progresión y retroceso y natación con arrastre reducido, siendo *Gymnotus carapo* y *Eigenmannia virescens* las representativas (Tabla 13) (Figura 22).

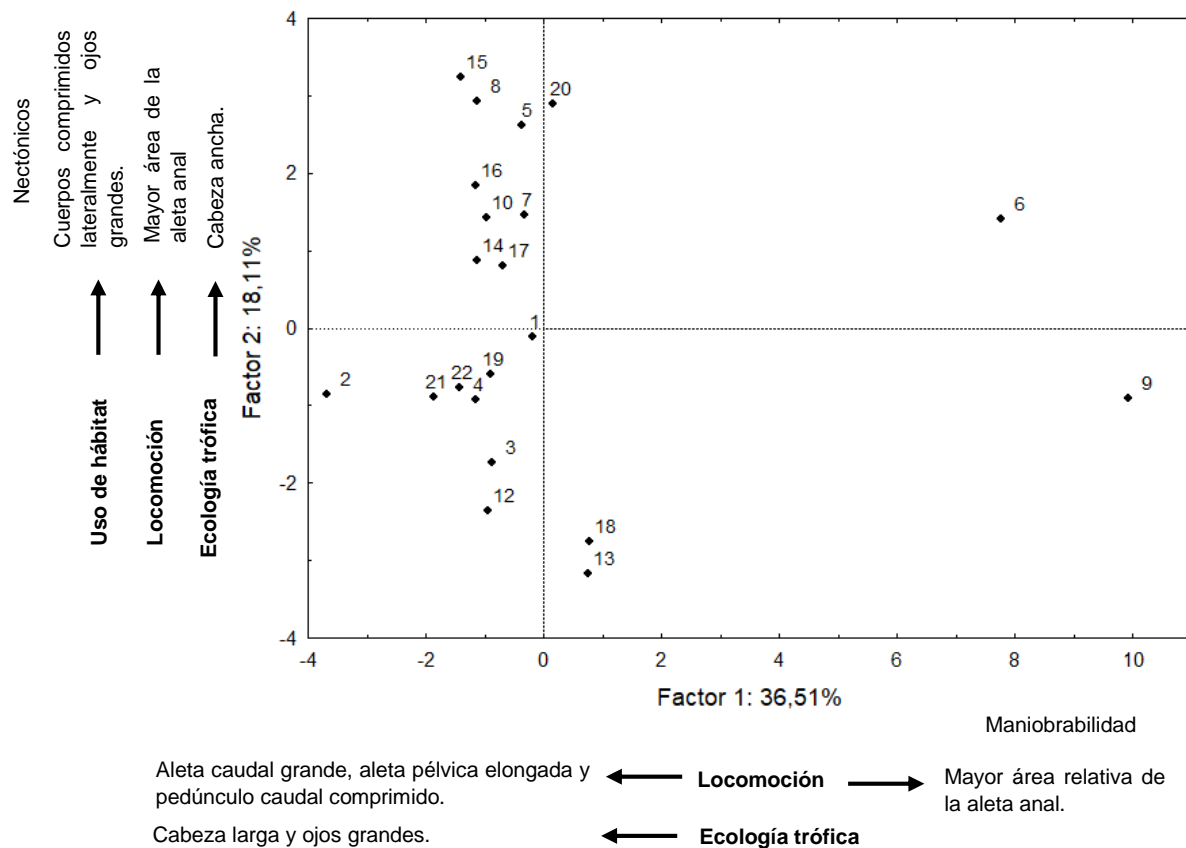


**Tabla 13.** Valores propios y contribución de los índices ecomorfológicos en los primeros dos ejes del ACP de las especies de las cañadas de Paz de Ariporo, Casanare. En negrita los índices con altos valores de correlación fueron seleccionados para la interpretación.

| Índices ecomorfológicos                          | Cañadas         |                 |
|--|-----------------|-----------------|
|  | Factor 1        | Factor 2        |
| Índice de compresión (IC)                        | 0.021851        | <b>0.923281</b> |
| Profundidad relativa (PR)                        | -0.71246        | 0.272894        |
| Longitud relativa del pedúnculo caudal (LRpd)    | -0.16193        | -0.18575        |
| Índice de compresión del pedúnculo caudal (lcpd) | <b>-0.76413</b> | -0.0575         |
| Altura relativa del pedúnculo caudal (Arpd)      | -0.67328        | -0.58124        |
| Ancho relativo del pedúnculo caudal (AnRpd)      | -0.71514        | 0.399031        |
| Área relativa de la aleta caudal (ARC)           | <b>-0.92057</b> | -0.0688         |
| Relación del aspecto de la aleta caudal (RAC)    | -0.7116         | 0.140718        |
| Área relativa de la aleta pélvica (ARPv)         | -0.61112        | -0.38801        |
| Relación del aspecto de la aleta pélvica (RAPv)  | <b>-0.90908</b> | -0.06436        |
| Área relativa de la aleta pectoral (ARP)         | -0.61352        | -0.11538        |
| Relación del aspecto de la aleta pectoral (RAP)  | -0.34501        | 0.19313         |
| Área relativa de la aleta anal (ARA)             | -0.22519        | <b>0.744106</b> |
| Relación del aspecto de la aleta anal (RAA)      | <b>0.893183</b> | 0.15452         |
| Coeficiente de finura (CF)                       | <b>0.84604</b>  | 0.250871        |
| Longitud relativa de la cabeza (LRCa)            | <b>-0.87948</b> | -0.2872         |
| Altura relativa de la cabeza (ARCa)              | -0.46866        | -0.0289         |
| Ancho relativo de la cabeza (AnRCa)              | 0.217269        | <b>0.721415</b> |
| Altura relativa de la boca (ARB)                 | -0.35224        | 0.163276        |
| Ancho relativo de la boca (AnRB)                 | 0.159721        | 0.582877        |
| Posición del ojo (PO)                            | 0.364774        | -0.38056        |
| Tamaño relativo del ojo (TrO)                    | <b>-0.81695</b> | 0.492675        |
| Área relativa del ojo (ARO)                      | -0.6602         | 0.625621        |
| Posición de la Boca (PB)                         | -0.09169        | -0.3638         |
| Presencia de barbillones (Pbarb)                 | -0.02169        | -0.51227        |
| Autovalor  | 9.13146         | 4.476028        |
| Varianza explicada (%)                           | 36.52584        | 17.90411        |
| Varianza acumulada (%)                           | 36.5258         | 54.43           |

Fuente: Autores.

**Figura 22.** Análisis de componentes principales de 22 especies de cañadas del complejo de humedales Paz de Ariporo – Hato Corozal, Casanare.



Abreviación de especies: 1: *Aphalb*, 2: *Bujmar*, 3: *Chapte*, 4: *Chazeb*, 5: *Ctespi*, 6: *Eigvir*, 7: *Gepval*, 8: *Gymbon*, 9: *Gymcar*, 10: *Hemsp*, 11: *Hoplit*, 12: *Hopmal*, 13: *Hopuni*, 14: *Hypotr*, 15: *Hypsp*, 16: *Hypswe*, 17: *Odospl*, 18: *Pimsp*, 19: *Pyrlug*, 20: *Roedie*, 21: *Stearg*, 22: *Stegue*.

Fuente: Autores.

Mientras que las especies con valores negativos fueron explicadas por el área relativa de la aleta caudal, relación del aspecto de la aleta pélvica y ojos grandes, indicando que estas especies son de hábitos nectónicos o nectobentónicos debido a su mayor capacidad de natación, siendo en su mayoría especies de la familia Characidae.

Para el segundo componente (17,90%), las especies con los valores positivos, se caracterizaron por tener cuerpos comprimidos lateralmente y una mayor área de la aleta anal, relacionándolas con una alta maniobrabilidad, como *Ctenobrycon spilirus* y *Roeboides dientonito*. A diferencia de los valores negativos, los cuales asociaron a

especies de cuerpos más fusiformes y pedúnculo caudal alto, capaces de ocupar tanto la parte media como el fondo del cuerpo del agua, como *Characidium zebra* y *Hoplias malabaricus*.

Por último, en el primer componente de los esteros (33.22%), separó *Gymnotus carapo* debido a que presenta una aleta anal muy larga y sin presencia de aletas pélvicas. En cuanto a las especies de los valores positivos, se caracterizaron por presentar un pedúnculo largo y comprimido, aleta caudal desarrollada y aletas pélvicas (Tabla 14) (Figura 23).

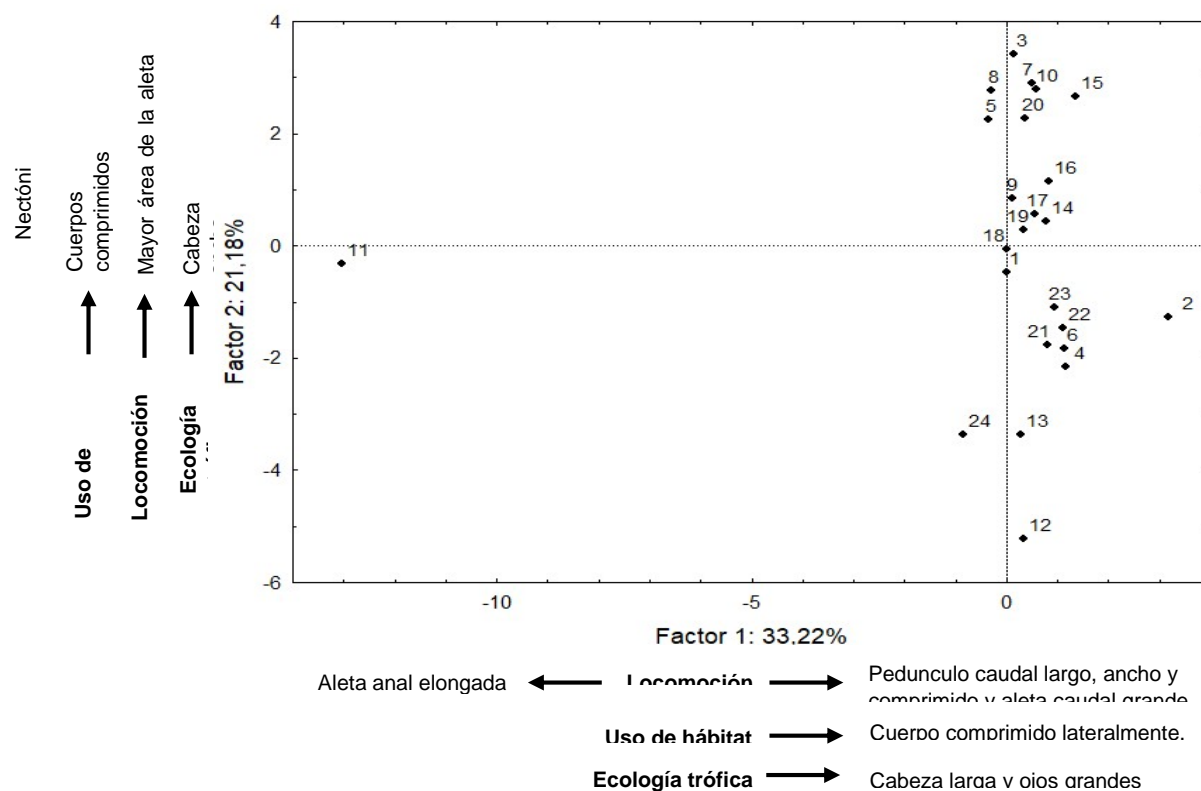
**Tabla 14.** Valores propios y contribución de los índices ecomorfológicos en los primeros dos ejes del ACP de las especies de los esteros de Paz de Ariporo, Casanare. En negrita los índices con altos valores de correlación fueron seleccionados para la interpretación.

| Índices ecomorfológicos                          | Esteros          |                 |
|--|------------------|-----------------|
|  | Factor 1         | Factor 2        |
| Índice de compresión (IC)                        | 0.176615         | <b>0.942492</b> |
| Profundidad relativa (PR)                        | 0.568262         | 0.372485        |
| Longitud relativa del pedúnculo caudal (LRpd)    | <b>0.724106</b>  | -0.326778       |
| Índice de compresión del pedúnculo caudal (Icpd) | <b>0.884083</b>  | 0.079151        |
| Altura relativa del pedúnculo caudal (Arpd)      | 0.641477         | -0.666791       |
| Ancho relativo del pedúnculo caudal (AnRpd)      | <b>0.792067</b>  | 0.198716        |
| Área relativa de la aleta caudal (ARC)           | <b>0.807833</b>  | -0.273873       |
| Relación del aspecto de la aleta caudal (RAC)    | 0.566556         | 0.208306        |
| Área relativa de la aleta pélvica (ARPv)         | 0.448881         | -0.488578       |
| Relación del aspecto de la aleta pélvica (RAPv)  | <b>0.819621</b>  | 0.014202        |
| Área relativa de la aleta pectoral (ARP)         | 0.487224         | -0.212656       |
| Relación del aspecto de la aleta pectoral (RAP)  | 0.499479         | 0.167990        |
| Área relativa de la aleta anal (ARA)             | 0.152130         | <b>0.778087</b> |
| Relación del aspecto de la aleta anal (RAA)      | <b>-0.852074</b> | 0.169134        |
| Coefficiente de finura (CF)                      | -0.664635        | 0.284531        |
| Longitud relativa de la cabeza (LRCa)            | <b>0.763600</b>  | -0.288551       |
| Altura relativa de la cabeza (ARCa)              | 0.611492         | -0.092894       |
| Ancho relativo de la cabeza (AnRCa)              | 0.245726         | <b>0.868753</b> |
| Altura relativa de la boca (ARB)                 | 0.369214         | -0.154202       |

| Índices ecomorfológicos          | Esteros         |           |
|----------------------------------|-----------------|-----------|
|                                  | Factor 1        | Factor 2  |
| Ancho relativo de la boca (AnRB) | -0.123482       | 0.695099  |
| Posición del ojo (PO)            | -0.278721       | -0.158575 |
| Tamaño relativo del ojo (TrO)    | <b>0.728650</b> | 0.574732  |
| Área relativa del ojo (ARO)      | 0.549573        | 0.621173  |
| Posición de la Boca (PB)         | 0.031515        | -0.316612 |
| Presencia de barbillones (Pbarb) | -0.028493       | -0.574339 |
| Autovalor                        | 8.304948        | 5.294911  |
| Varianza explicada (%)           | 33.21979        | 21.17964  |
| Varianza acumulada (%)           | 33.2198         | 54.3994   |

Fuente: Autores.

**Figura 23.** Análisis de componentes principales de 24 especies de Esteros del complejo de humedales Paz de Ariporo – Hato Corozal, Casanare.



Abreviación de especies: 1: *Aphalb*, 2: *Bujmar*, 3: *Chacon*, 4: *Chasp*, 5: *Chasp2*, 6: *Chazeb*, 7: *Ctesp*, 8: *Ctespi*, 9: *Gepval*, 10: *Gymbon*, 11: *Gymcar*, 12: *Hoplit*, 13: *Hopmal*, 14: *Hypotr*, 15: *Hypsp*, 16: *Hypswe*, 17: *Moelep*, 18: *Odopul*, 19: *Odospl*, 20: *Phesp*, 21: *Pyrlug*, 22: *Stearg*, 23: *Stegue*, 24: *Tragal*.

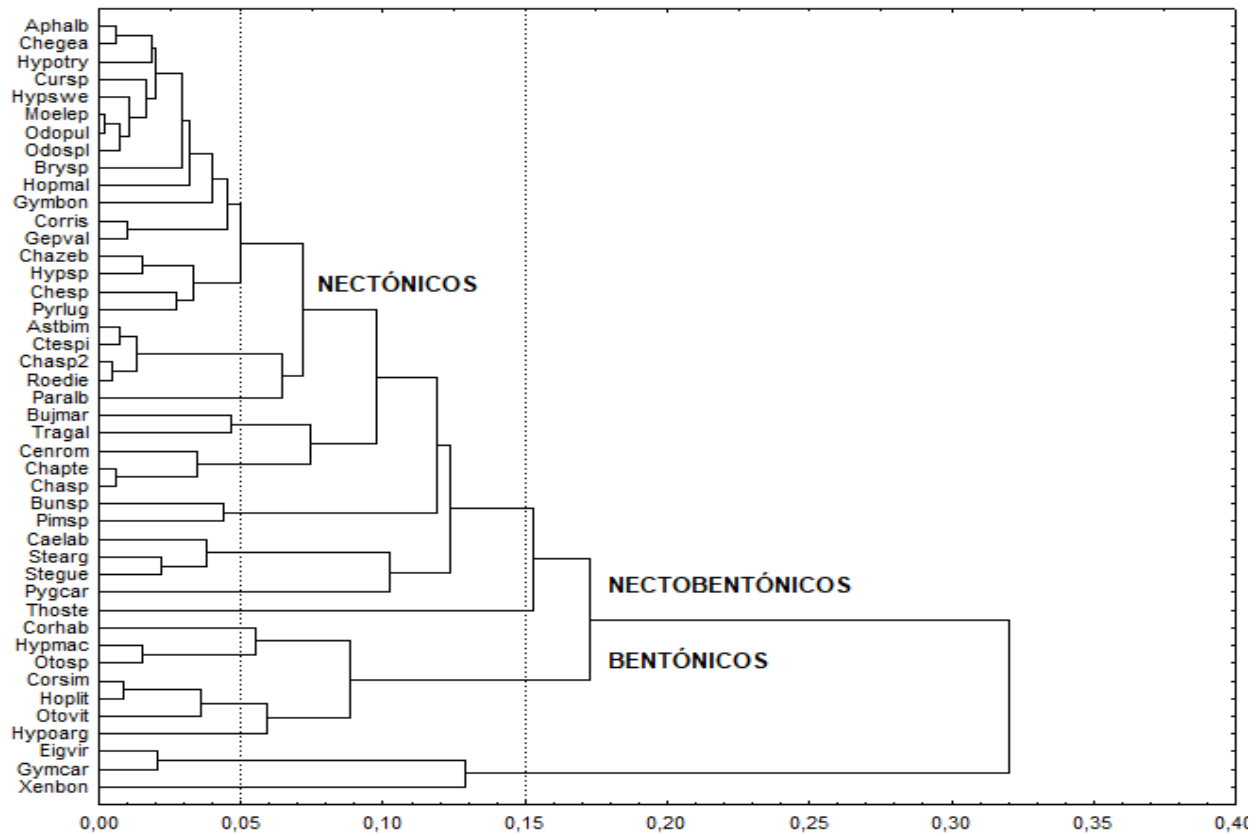
Fuente: Autores.

En el segundo componente (21.18%), las especies con valores positivos fueron explicadas por el índice de comprensión, ancho relativo de la cabeza y área relativa de la aleta anal, indicando especies con capacidad de maniobra y estabilidad. En cuanto a los valores negativos, estas especies se caracterizaron por tener cuerpos robustos y una mayor altura relativa del pedúnculo caudal.

En el dendrograma de las relaciones ecomorfológicas de caños, las especies claramente disímiles son *Eigenmannia virescens* y *Gymnotus carapo*, debido a características morfológicas particulares como cuerpo elongado, aletas pectorales reducidas y ausencia de aleta dorsal y ventral. El primer grupo es conformado por especies bentónicas, tanto del gremio herbívoro (*Hypostomus argus*, *Otocinclus vitattus*, *Otocinclus* sp. e *Hypoptopoma machadoi*) como omnívoro (*Hoplosternum littorale*, *Corydoras simulatus* y *Corydoras habrosus*) (Figura 24).

El segundo grupo asocia especies nectobéntonicas, siendo el más amplio ya que abarca desde *Pygocentrus cariba* y *Steindachnerina argentea* hasta *Astyanax bimaculatus*, incluye especies de distintos órdenes y familias asociadas principalmente con zonas litorales y remansos. El tercer grupo asocia a especies nectónicas como *Aphyocharax alburnus*, *Cheirodontops geayi*, *Hyphessobrycon otrynus*, *Gephyrocharax valencia* y *Odontostilbe splendida*. Es interesante observar que *C. zebra* y *Pyrrulina lugubris* que en la literatura son reportadas como nectobéntonicas quedan incluidas como nectónicas.

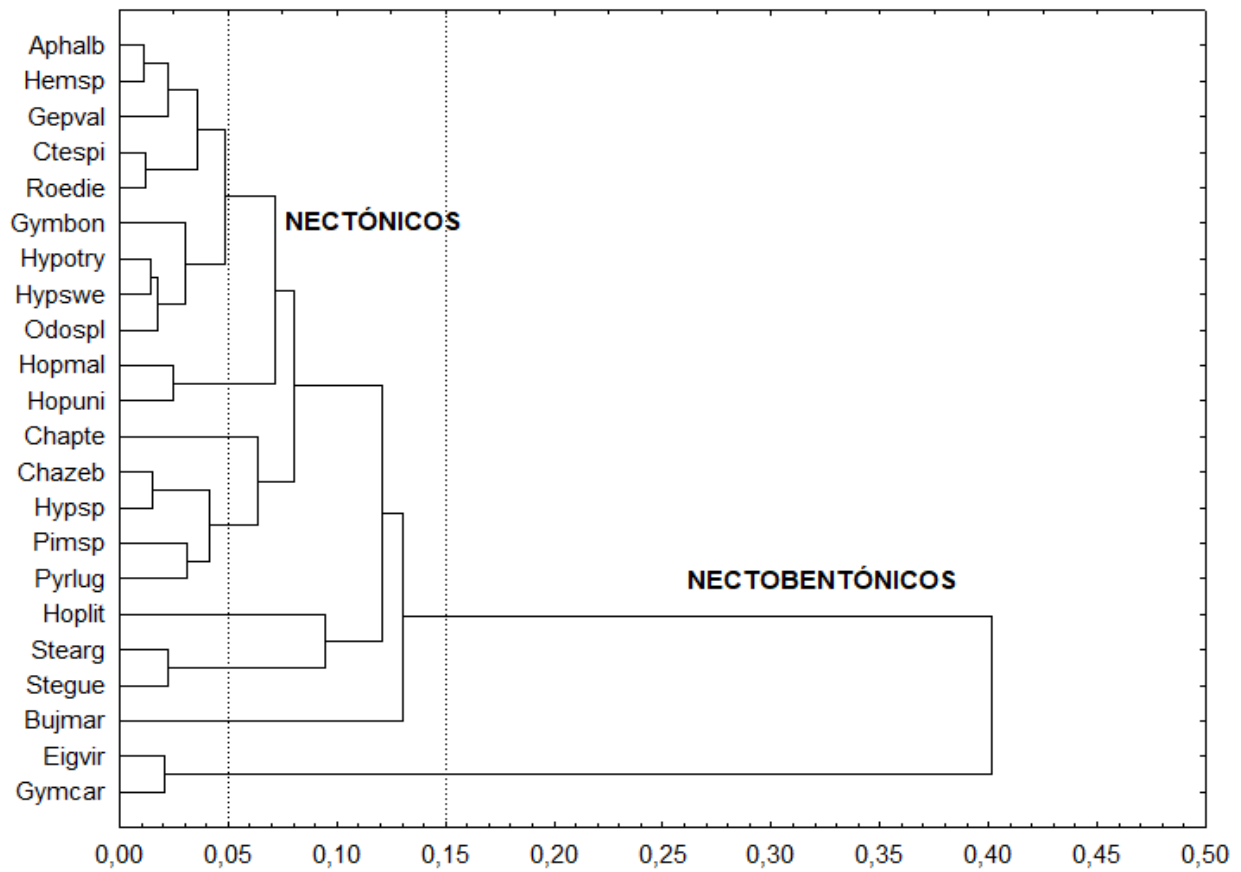
**Figura 24.** Dendrograma de las relaciones ecomorfológicas para las 44 especies de los caños del complejo de Humedales Paz de Ariporo, Casanare



Fuente: Autores

En el dendrograma de las relaciones ecomorfológicas de cañadas (Figura 25) se observan dos grupos; el primer grupo es de especies nectobéntonicas, el cual incluye a *Gymnotus carapo* y *Eigenmannia virescens*, además de especies asociadas con aguas de flujo moderado como *Characidium pteroides*, una especie bentónicas como *Hoplosternum littorale* y *Hoplias malabaricus* que es una especie sin preferencia de hábitat. El segundo grupo incluye a especies nectónicas como *Ctenobrycon spirilus* y *Roeboides dientonito*, especies que en caños se ubican como nectobentónicas.

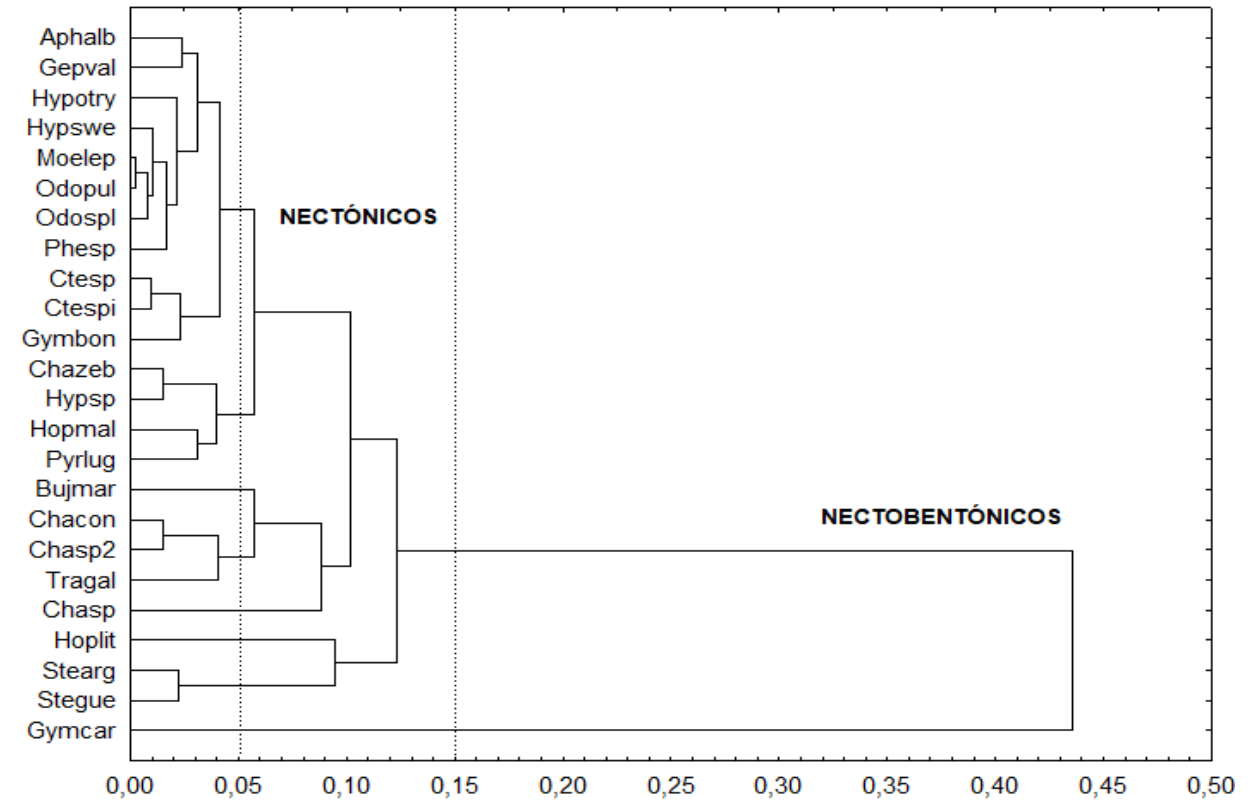
**Figura 25.** Dendrograma de las relaciones ecomorfológicas para las 22 especies de las cañadas del complejo de Humedales Paz de Ariporo, Casanare.



Fuente: Autores

En el dendrograma de esteros (Figura 26) se observa un grupo de especies nectobéntonicas incluyéndolo a *Gymnotus carapo* como la más disímil, *Hoplosternum littorale* ubicada como bentónica en caños, y *Hoplias malabaricus* como límite del grupo. En cuanto a las especies nectónicas, se incluye a *Gymnocorymbus bondi* y *C. spilius*, que fue ubicada como nectobentónica en caños, entre otras.

**Figura 26.** Dendrograma de las relaciones ecomorfológicas para las 24 especies de los esteros del complejo de Humedales Paz de Ariporo, Casanare.



Fuente: Autores

### 3.5 DISCUSIÓN

La ecomorfología propone que los atributos morfológicos de las especies están relacionados con características importantes de su ecología, considerando que ellos serían buenos predictores del comportamiento trófico y preferencia del hábitat (Norton, Luczkovich y Motta, 1995; Gibran, 2010). Sin embargo, pocos estudios han evaluado la capacidad predictiva de estos atributos en comunidades ícticas de ecosistemas inundables en la Orinoquía colombiana, los cuales presentan diferentes tipos de humedales con alta conectividad ecológica y heterogeneidad de hábitats, contribuyendo así a su gran diversidad íctica (Osorio-Peláez et al., 2015).



En este estudio, la estructura trófica muestra una correlación significativa con la morfología de las distintas especies en caños, independientemente de las relaciones filogenéticas entre ellas. Esto sugiere que la comunidad íctica se encuentra ecomorfológicamente estructurada de acuerdo a su explotación de los recursos tróficos; de tal forma que hay una alta probabilidad que dos especies morfológicamente similares pertenezcan al mismo gremio trófico, sin importar su posición filogenética, por ejemplo, *Characidium zebra* y *Centromochlus romani* son insectívoros siendo Characiformes y Siluriformes, respectivamente (Lasso et al., 2008; Sarmiento-Soares et al., 2013).

Es probable que la ausencia de correlación entre la morfología y la estructura trófica de la comunidad en las cañadas, indique una estructura aleatoria o que presenta una estructura ecomorfológica definida por sus relaciones filogenéticas (Oliveira, et al., 2010). Esto puede estar dado a que estas comunidades se encuentran sometidas a regulares y repetidas sucesiones ecológicas (Lewis, Hamilton, Lassi, Rodríguez y Saunders, 2000), generando procesos de colonización por especies oportunistas, siendo en su mayoría Characiformes, ya que estos humedales funcionan como canales temporales (Winemiller y Taphorn, 1989; Taphorn, 2003; Villa-Navarro et al., 2015).

La correlación significativa entre la morfología de las especies (índices predictores de la ecología trófica) y la estructura trófica en los esteros, podría reflejar que existen atributos morfológicos específicos para la explotación del recurso trófico en las especies de los gremios más abundantes (omnívoros y carnívoros); en contraste con las cañadas donde no hay distinción morfológica entre los gremios tróficos de la comunidad. No obstante, al evaluar todos los índices ecomorfológicos, incluyendo el uso de hábitat y locomoción, la comunidad no presenta una estructura ecomorfológica definida. Esto posiblemente es debido a que todas las especies comparten rasgos morfológicos similares, que les permiten ocupar diferentes zonas en la columna del agua aún perteneciendo a diferentes gremios.

En cuanto a los patrones ecomorfológicos de la comunidad íctica de los caños se evidenció en un extremo especies que se caracterizan por estar asociadas a zonas con

baja velocidad del agua y hábitats complejos estructuralmente, debido a su alta maniobrabilidad y eficiencia en movimientos verticales (Gatz, 1979a; Oliveira et al, 2010), así como la alta capacidad visual de especies depredadoras como *Pygocentrus cariba* y *Paragoniates alburnus* (Gonzalez y Gonzalez, 2001).

En contraste, en el otro extremo del espacio ecomorfológico se asociaron especies bentónicas herbívoras, adaptadas a zonas de flujo rápido (*Hypoptopoma machadoi*, *Otocinclus vittatus* e *Hypostomus argus*), que consumen fragmentos de madera de la vegetación sumergida (Nelson, Wubah, Whitmer, Johnson y Stewart, 1999) o se alimentan de perifiton (Axenrot y Kullander, 2003); así como especies omnívoras (*Corydoras habrosus* y *C. simulatus*) que son comunes en fondos fangosos y pantanos de los márgenes de los ríos (Axenrot y Kullander, 2003).

Mientras que en el centro del espacio ecomorfológico se encuentran la mayoría de las especies insectívoras y omnívoras, asociándose tanto especies que ocupan toda la columna del agua y zonas litorales de flujo lento y moderado (García-Alzate, Urbano-Bonilla y Taphorn, 2017), debido a su capacidad de flotabilidad y natación activa (Casatti y Castro, 2006; Breda et al., 2005), así como peces con baja actividad natatoria y mayor capacidad de explotar hábitats de fondo, como *C. zebra* en zonas de rápidos (Winemiller y Yan, 1989) y *Pimelodella* sp. en zonas de flujo lento (González y González, 2001).

En cuanto al espacio ecomorfológico de las cañadas y esteros, se encontró únicamente *Pimelodella* sp., *Tracheleopterus galeatus* y *Hoplosternum littorale*, como especies asociadas al bentos de zonas fangosas y hábitats lénticos (Axenrot y Kullander, 2003; De Santana et al., 2006). En comparación a los caños, donde se registró un mayor número de especies bentónicas, principalmente Siluriformes, que presentan características de adaptación conductuales o morfológicas que generan una mayor prevalencia en zonas de agua rápidas (Casatti et al., 2001; Casatti, 2005; Leal et al., 2011).

Adicionalmente, se observan dos tendencias definidas dominadas por especies de Characiformes, la primera asocia especies neotónicas y la segunda neotobentónicas adaptadas para explorar el sustrato. En el caso de los esteros, la primera tendencia relaciona a *Gymnocorimbos bondi*, *Ctenobrycon spirilus* y *Charax condei*, caracterizadas por tener cuerpos comprimidos lateralmente y aletas anales bien desarrolladas que les permiten gran maniobrabilidad y agilidad (Breda et al., 2005) para nadar en espacios con abundantes macrófitas (Oliveira et al., 2010; Prado et al., 2016), como *Pistia stratiotes* y *Eichornia* sp. comunes en estos humedales (Villa-Navarro et al., 2015).

De igual manera, también están presentes *Aphyocharax alburnus*, *Odontostilbe splendida* e *Hyphessobrycon otrynus* adaptadas a vivir en cuerpos de agua libres de obstáculos, debido a que son fusiformes, presentan un pedúnculo caudal bajo y una aleta caudal alta que reducen la resistencia que se opone al movimiento y permite la propulsión y mantenimiento más eficiente de la velocidad en áreas pelágicas (Gosline, 1971; Werner, 1977).

En contraste con las cañadas, que se podrían caracterizar como humedales semi-lóticos, se evidencia que la primera tendencia asocia únicamente a especies fusiformes como *Aphyocharax alburnus*, *Hyphessobrycon* sp., *Hemigrammus* sp. y *Odontostilbe splendida* quienes tienen un alto rendimiento de natación continua (Oliveira et al., 2010), pudiendo explotar tanto zonas litorales de flujo moderado como su superficie (Sarmiento et al., 2014; Osorio-Peláez et al., 2015; García-Alzate et al., 2017).

En cuanto a la segunda tendencia, tanto en esteros como en cañadas, es representada por especies de cuerpos robustos, aletas pectorales y pélvicas más anchas que largas y pedúnculos caudales altos, como ocurre en el centro del espacio ecomorfológico en los caños. En esta tendencia se asocian *C. zebra*, *P. lugubris* y *Characidium pteroides*, insectívoros con capacidad de ocupar zonas de remansos y litorales (Lasso y Meri, 2001; Leal et al., 2011); así como *Steindachnerina argentea* y *S. guentheri*, detritívoras que habitan zonas fangosas y con detritus particulado fino (Sarmiento, 2000).

Los patrones ecomorfológicos anteriormente descritos parecen obedecer a la división de las sabanas inundables de la Orinoquía colombiana en dos zonas, la primera es el sistema río-planicie de inundación (ríos y caños), caracterizada por tener una alta heterogeneidad de hábitats y oferta de recursos, dadas por su estabilidad y conectividad espacial (Echevarría y Machado-Allison, 2014), lo cual explicaría la alta variedad de morfotipos encontrados en el espacio ecomorfológico de caños.

Con respecto a la segunda zona, que comprende las áreas inundables periféricas, caracterizada por tener ambientes más efímeros e inestables dados por la fuerte fluctuación hidrométrica (Lasso et al., 1999), podría generar una reducida variedad de morfotipos en cañadas y esteros, siendo estos dominados por Characiformes que están mejor adaptados a ambientes con frecuentes perturbaciones (Winemiller y Taphorn, 1989).

De esta forma, los patrones ecomorfológicos de las comunidades ícticas posiblemente estuvieron influenciados por las características físicas de los diferentes tipos de humedales, tales como el flujo del agua, heterogeneidad de hábitats y recursos tróficos (Nikolski, 1933). En consecuencia, el análisis de agrupamiento revela una organización relacionada a la ubicación en la columna del agua y al recurso trófico en caños y esteros, a diferencia de las cañadas donde la ecología trófica de las especies no influyó la conformación de los grupos, soportado por la prueba de Mantel.

En el primer grupo de caños, las especies analizadas exhiben adaptaciones morfológicas que les confieren la capacidad de explotar los fondos, como el cuerpo elongado, pedúnculos caudales largos y aletas pares ubicadas horizontalmente. De este modo, se ubicaron *H. machadoi*, *H. argus*, *O. vittatus* y *Otocinclus* sp. quienes se caracterizan por su boca ventral en forma de disco o ventosa, dentario en forma de rastrillo y, generalmente, intestinos largos con estómagos poco desarrollados (Delariva y Agostinho, 2001), características típicas de peces herbívoros.

Por el contrario, *H. littorale*, *C. simulatus* y *C. habrosus* son de hábitos omnívoros y se caracterizan por poseer boca inferior, dentición oral durante al menos una parte del desarrollo e intestinos cortos con estómagos desarrollados (Huyseune y Sire, 1997; Delariva y Agostinho, 2001).

En cuanto al segundo grupo, que corresponde a especies nectobentónicas, se caracterizó por una amplia variedad de morfotipos capaces de explotar el fondo y la parte media de la columna del agua, como las carnívoras *Bujurquina mariae*, *P. cariba*, *T. galeatus* y *P. alburnus* que se ubican en el fondo para visualizar a sus presas (Oliveros y Rossi, 1991; Hoeinghaus et al., 2003), insectívoras como *C. romani* asociada a fondos arenosos profundos y de flujo lento (Leal et al., 2011) y detritívoras como *S. argentea*, *S. guentheri* y *Bunocephalus amaurus* con preferencias a las áreas someras de fondos fangosos (Sarmiento, 2000).

De igual manera, se formó un pequeño subgrupo compuesto por *Astyanax bimaculatus*, *Ctenobrycon spilirus* y *Roeboides dientonito*, que se caracterizan por tener la capacidad de explotar una alta variedad de hábitats (Arcifa et al., 1991 y Tello-Martín et al., 1992), por tanto, en caños probablemente puede estar asociada con las zonas litorales poco profundas, a diferencia de cañadas y esteros que se pueden ubicar en la zona media y superior de la columna del agua con presencia de macrófitas.

El tercer grupo se encuentra conformado por especies de hábitos insectívoros y omnívoros asociadas a zonas de flujo moderado (*A. alburnus* y *Bryconamericus* sp.) (Maldonado-Ocampo et al., 2005 y Zamudio et al., 2008) y vegetación sumergida de zonas litorales (*Hyphessobrycon sweglesi* y *Moenkhausia lepidura*) (Cyrino, 2008; Sarmiento et al., 2014), explotando en mayor medida la parte media y superior de la columna del agua donde probablemente aprovechan recursos de origen alóctono y autóctono (semillas, frutos, insectos e invertebrados acuáticos).

No obstante, *H. malabaricus*, *C. zebra* y *P. lugubris* que hacen parte de este grupo, se ubican como nectobentónicas en esteros y cañadas, posiblemente porque en estos

humedales se encuentra una menor cantidad de especies compitiendo tanto por hábitat y recursos tróficos (Zaret y Rand, 1971), a diferencia de caños, en el cual se puede encontrar un número considerable de especies bentónicas y nectobentónicas de hábitos carnívoras, omnívoras y herbívoras que estarían desplazando a estos organismos hacia la parte media y superior de la columna del agua.

Finalmente, en esteros y cañadas el grupo nectónico y nectobentónico presentó una baja variedad de morfotipos, en comparación con caños, lo cual puede estar dado a que estos humedales están sometidos a mayor efecto de estacionalidad quedando aislados del cauce principal durante el periodo de aguas bajas, generando condiciones de hipoxia y descomposición de materia orgánica y, así, se restringe la presencia de especies que están fisiológicamente mejor adaptadas a las condiciones impuestas por estos ecosistemas (Winemiller y Taphorn 1989; Lasso et al., 2004).

### **3.6 CONCLUSIONES**

Los caños presentan una mayor variedad de gremios tróficos a diferencia de las cañadas y esteros, indicando posiblemente que estos humedales ofrecen una amplia variedad de microhabitats y recursos alimenticios.

La estructura ecomorfológica de las comunidades ícticas de caños y esteros, sugieren que la morfología puede ser un buen predictor de la ecología trófica independientemente de las relaciones filogenéticas de las especies.

Los caños muestran una mayor complejidad en la estructura ecomorfológica, asociando una alta variedad de morfotipos que explotan diferentes microhábitats y recursos alimenticios presentándose tanto especies generalistas como especialistas.

Los patrones ecomorfológicos de las comunidades ícticas de cañadas y esteros, presentaron una reducida variedad de morfotipos dado por la dominancia de especies nectónicas y nectobentónicas del orden Characiformes.

## REFERENCIAS

- Antelo, R., Ayar-Zagüen, J., Hernández, O., & Castroviejo, J. (2008). Biología del Cocodrilo o Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en la Estación Biológica El Frío, Estado Apure (Venezuela). *Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales FUDECI*, 1(1).
- Amundsen, P. A., Knudsen, R., Klemetsen, A., & Kristoffersen, R. (2004). Resource competition and interactive segregation between sympatric whitefish morphs. *Annales Zoologici Fennici*, 41, 301-307.
- Arcifa, M. S., Northcote, T. G., & Froehlich, O. (1991). Interactive ecology of two cohabiting characin fishes (*Astyanax fasciatus* and *Astyanax bimaculatus*) in an eutrophic Brazilian reservoir. *Journal of Tropical Ecology*, 7(2), 257-268.
- Arrington, D. A., & Winemiller, K. O. (2006). 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*, 25(1), 126–141.
- Axenrot, T. E., & Kullander, S. O. (2003). *Corydoras diphyes* (Siluriformes: Callichthyidae) and *Otocinclus mimulus* (Siluriformes: Loricariidae), two new species of catfishes from Paraguay, a case of mimetic association. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 14(3), 249-272
- Balon, E.K., Crawford S.S. & Lelek, A. (1986). Fish communities of the Upper Danube River (Germany, Austria) prior to the new Rhein-Main-Donau connection. *Environmental Biology of Fishes*, 15(4), 243-271.
- Barón-Medonza, B. C. (2006). *Relaciones ecomorfológicas y de dietas en siete especies de peces (Characidae) en afluentes de la quebrada Yahuaraca (Amazonia Colombiana) capturados en un período de época seca* (Tesis de pregrado). Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de Ciencias. Biología. Bogotá, Colombia.
- Barreto, A. P. (2005). *Características ecomorfológicas relacionadas r alimentação e ao uso do micro-hábitat em quatro espécies de Characiformes no Río Morato-Guaqueçaba-PR* (Tesis doctoral). Universidade Federal do Paraná, Brasil.

- Begon, M., C. R. Townsend & J. L. Harper. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. Oxford, Reino Unido: 4 edición.
- Bock, W. J. (1994). Concepts and methods in ecomorphology. *J. Biosci.* 19(4), 403-413.
- Boulton, A. J., Boyero, L., Covich, A. P., Dobson, M., Lake, S., & Pearson, R. (2008). Are tropical streams ecologically different from temperate streams?. En Dudgeon, D. (Ed.), *Tropical stream ecology* (pp. 257-284). Hong Kong, China: Academic press is an imprint of Elsevier.
- Breda, L. (2005). *Ecomorfologia de Astyanax altiparanae, Moenkhausia intermedia, Roeboides paranensis e Serrasalmus marginatus (Osteichthyes-Characidae) da planície alagável do alto rio Paraná, Brasil: variações inter e intra-específica* (Tesis de Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais). Maringá, Universidade Estadual de Maringá.
- Breda, L., Oliveira, E. F. & Goulart, E. (2005). Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. *Acta Sci. Biol. Sci.* 27(4), 371-381.
- Briceño Vanegas, G. (2015). Evolución de la integridad estructural de ecosistemas lóticos del piedemonte llanero frente a la intervención antrópica. *Acta Biológica Colombiana*, 20(2), 133-144.
- Bührnheim, C. M., & Malabarba, L. R. (2007). Redescription of *Odontostilbe pulchra* (Gill, 1858) (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae), and description of two new species from the río Orinoco basin. *Neotropical Ichthyology*, 5(1), 1–20.
- Caetano, D. L. F., De Oliveira, E. F., & Zawadzki, C. H. (2016). Fish species indicators of environmental quality of Neotropical streams in Southern Brazil, upper Paraná river basin. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 46(2), 87-96.
- Casatti L (2005) Fish assemblage structure in a first order stream, southeastern Brazil: longitudinal distribution, seasonality, and microhabitat diversity. *Biota Neotrop*, 5(1), 1–9.
- Casatti, L. & Castro, R. M. C. (2006). Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater fishes fish assemblage of the rio São Francisco, southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 4(2), 203-214.
- Casatti, L., Langeani, F., & Castro, R. (2001). Peixes de riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, bacia do alto rio Paraná, SP. *Biota Neotropica*, 1-15.



- Cassemiro, F. A. D. S., Hahn, N. S., & Rangel, T. F. L. V. D. (2003). Diet and trophic ecomorphology of the silverside, *Odontesthes bonariensis*, of the Salto Caxias reservoir, rio Iguaçu, Paraná, Brazil. *Neotropical ichthyology*, 1(2), 127-131
- Chan, M. D. (2001). *Fish ecomorphology: predicting habitat preferences of stream fishes from their body shape* (Tesis Doctoral). Facultad del instituto politecnico de Virginia, Virginia.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H... Colwell, R. K (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67.
- Chapman, M. G. & Underwood, A. J. (1999). Ecological patterns in multivariate assemblages: information and interpretation of negative values in ANOSIM tests. *Marine Ecology Progress Series*, 180, 257–265.
- Chase, J. (2003). Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136(4), 489–498.
- Chen, L. S. (2002). Post-settlement Diet Shift of *Chlorurus sordidus* and *Scarus schlegelii* (Pisces: Scardiae). *ZOOLOGICAL STUDIES-TAIPEI-*, 41(1), 47-58.
- Clements, F. E. (1916). Plant succession: an analysis of the development of vegetation. *Science*, 45(1162), 339-341.
- Conde-Saldaña, C. C., Albornoz-Garzón, J. G., López-Delgado, E. O., & Villa-Navarro, F. A. (2017). Ecomorphological relationships of fish assemblages in a trans-Andean drainage, Upper Magdalena River Basin, Colombia. *Neotropical Ichthyology*, 15(4).
- Correa, H.D. Ruiz, S.L. & Arévalo, L.m. (eds) (2006). Plan de acción en biodiversidad de la Cuenca del Orinoco – Colombia / 2005 – 2015 – Propuesta Técnica. Bogotá D.C.: Corporinoquia, Cormacarena, I.A.v.H, Unitrópico, Fundación Omacha, Fundación Horizonte Verde, Universidad Javeriana, Unillanos, WWF – Colombia, GTZ – Bogotá D.C, Colombia.
- Correa, S. B. (2008). Fish assemblage structure is consistent through an annual hydrological cycle in habitats of a floodplain-lake in the Colombian Amazon. *Neotropical Ichthyology*, 6(2), 257–266.

- Covain, R., & Fisch-Muller, S. (2007). The genera of the Neotropical armored catfish subfamily Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae): a practical key and synopsis. *Zootaxa*, 1462(1), 1-40.
- Crampton, W. G. R. (1998). Effects of anoxia on the distribution, respiratory strategies and electric signal diversity of gymnotiform fishes. *Journal of Fish Biology*, 53, 307-330.
- Cyrino, J. E. P. (2008). *Feeding and digestive functions in fishes*. Rio de Janeiro, Brasil: CRC Press.
- De Santana, C. D., Castillo, O., & Taphorn, D. (2006). *Apteronotus magoi*, a new species of ghost knifefish from the Orinoco basin Venezuela (Gymnotiformes: Apteronotidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 17(3), 275-280.
- Delariva, R. L., & Agostinho, A. A. (2001). Relationship between morphology and diets of six neotropical loricariids. *Journal of Fish Biology*, 58(3), 832–847.
- Herrera-Collazos, E. E., Herrera-R, G., DoNascimento, C., & Maldonado-Ocampo, J. A. (2017). Lista de especies de peces de agua dulce de Colombia / Checklist of the freshwater fishes of Colombia v2.9. *Asociación Colombiana de Ictiólogos*. Dataset/Checklist. <http://doi.org/10.15472/numrso>
- Douglas, M. & Matthews, W. (1992). Does morphology predict ecology? Hypothesis within a freshwater stream fish assemblage. *Oikos*, 65(2), 213-224.
- Dufrene, M. & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345–366.
- Echevarría, G., & Machado-Allison, A. (2014). Comunidades de peces en planicies de inundación de ríos tropicales: factores que intervienen en su estructura. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales*, 74(1), 35-67.
- Esguícero, A. L. H. & M. S. Arcifa. (2010). Which is the best environment for the development of the early life stages of fish during the dry season?. *Acta Limnológica Brasiliensis*, 22, 267-275.
- Fernandes, R., Gomes, L. C., Pelicice, F. M., & Agostinho, A. A. (2009). Temporal organization of fish assemblages in floodplain lagoons: the role of hydrological connectivity. *Environmental Biology of Fishes*, 85(2), 99–108.

- Ferreira, K. M. (2007). Biology and ecomorphology of stream fishes from the rio Mogi-Guacu basin, Southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 5 (3), 311-326.
- Fischer, J. R. (2007). *Structural Organization of Great Plains Stream Fish Assemblages: Implications for Sampling and Conservation* (Tesis de maestría). Universidad estatal de Kansas, Kansas.
- Fugi, R., Agostinho, A. A., & Hahn, N. S. (2001). Trophic morphology of five benthic-feeding fish species of a tropical floodplain. *Revista brasileira de biología*, 61(1), 27-33.
- Furch, K. & Klinge, H. (1978). Towards a regional characterization of the biogeochemistry of alkali-and alkali-earth metals in northern South America. *Acta Cientifica Venezolana*, 29, 434–444.
- Galvis-Vergara, G., Mojica-Corso, Ji., Provenzano-Rizzi, F., Lasso-alcalá, C., Taphorn, D., Castellanos-Castillo, C., Gutiérrez, Á., Gutiérrez, M., López, Y., Mesa, L., Sánchez-Duarte, P., Cipamocha-Castro, Ca. & Royero, R. (2005). Peces ornamentales y otras especies de la Orinoquia colombiana. En: Memorias VIII Simposio Colombiano de Ictiología. Universidad Tecnológica del Chocó Diego Luis Córdoba-ACICTIOS, Quibdó, Chocó. 1,198-204.
- García-Alzate, C. A., Urbano-Bonilla, A., & Taphorn, D. C. (2017). A new species of *Hyphessobrycon* (Characiformes, Characidae) from the upper Guaviare River, Orinoco River Basin, Colombia. *ZooKeys*, (668), 123-138.
- Gatz, J. A. J. (1979a). Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology*, 60 (4), 711-718.
- Gatz J, A. J. (1979b). Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane studies in zoology and botany*, 21(2), 91-124.
- Gibran, F.Z. (2010). Habitat partitioning, habits and convergence among coastal nektonic fish species from the São Sebastião Channel, southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 8 (2), 299-310.
- Gleason, H. A. (1917). The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 44(10), 463–481.
- González, A. R., & González, E. M. (2001). Variación estacional y ontogenética en la alimentación de *Pygocentrus cariba* (Humboldt, 1829) en una laguna de

- inundación de la cuenca del Orinoco medio. *Saber, Universidad de Oriente, Venezuela*, 13(1), 3-7.
- González, N., Lasso, C., & Rosales, J. 2009. Stability and spatio-temporal structure in fish assemblages of two floodplain lagoons of the lower Orinoco River. *Neotropical Ichthyology*, 7(4), 719-736.
- Gosline, W.A. (1971). *Functional Morphology and Classification of Teleostean Fishes*. University Press of Hawaii, Honolulu, USA.
- Guisande, C. G., Barreiro, A., Maneiro, I., Riveiro, I., Vergara, A. R. & Vaamonde, A. (2006). *Tratamiento de datos*. Universidad de Vigo, España.
- Guisande, C., Pelayo-Villamil, P., Vera, M., Manjarrés-Hernández, A., Carvalho, M. R., Vari, R. P., Jimenez, L. F., Fernández, C., Martínez, P., Prieto-Piraquive, E., Granado-Lorencio, C. & Duque, S. R. (2012). Ecological factors and diversification among Neotropical characiforms. *International Journal of Ecology*, 2012, 20. doi: <https://doi.org/10.1155/2012/610419>.
- Hernández, M.A. (2009). *Descripción de las comunidades ícticas en ecosistemas acuáticos naturales y emergentes en las sabanas inundables de Orocué (Casanare – Colombia) durante el descenso de los niveles del agua* (Tesis de Grado). Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427–432.
- Hoeinghaus, D. J., Layman, C. A., Arrington, D. A., & Winemiller, K. O. (2003). Spatiotemporal variation in fish assemblage structure in tropical floodplain creeks. *Environmental Biology of Fishes*, 67(4), 379–387.
- Hora, S. L. (1930). Ecology, Bionomics and Evolution of the Torrential Fauna, with Special Reference to the Organs of Attachment. *Zoological survey of India, Calcutta*, 218, 450-461.
- Huber, O. (1995). Geographical and physical features. In J. Steyermark, P. Berry, & B. Holst (Eds.), *Flora of the venezuelan Guayana*, (1), 1–61.
- Huber, O., de Stefano, R. D., Aymard, G., & Riina, R. (2006). Flora and Vegetation of the Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography,

- and Conservation. En Pennington, Lewis, Ratter.(Ed.), *Neotropical savannas and seasonally dry forest*, Edinburgh, U.K.
- Hugueny, B., & Pouilly, M. (1999). Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *Journal of Fish Biology*, *54*, 1310- 1325.
- Huysseune, A., & Sire, J. Y. (1997). Structure and development of teeth in three armoured catfish, *Corydoras aeneus*, *C. arcuatus* and *Hoplosternum littorale* (Siluriformes, Callichthyidae). *Acta Zoologica*, *78*(1), 69-84.
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia - Ideam. (2013). Zonificación y codificación de unidades cuencas hidrográficas e hidrogeológicas de Colombia. Ideam. Bogotá, Colombia. 46 pp.
- Jackson, D. A., Peres-Neto, P. R. & Olden, J. D. (2001). What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *58*(1), 157–170.
- Jepsen, D. B. (1997). Fish species diversity in sand bank habitats of a neotropical river. *Environmental Biology of Fishes*, *49*(4), 449–460.
- Junk, W. J. & Furch. K. (1993). A general review of tropical South American flood- plains. *Wetland Ecology and Management*, (2), 231-238.
- Junk, W. J., Bayley, P. B & Sparks, R. E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Proceedings of the International Large River Symposium. Dodge*, *106*, 110–127.
- Junk, W. J., Soares, M. G. M., & Bayley, P. B. (2007). Freshwater fishes of the Amazon River basin: their biodiversity, fisheries, and habitats. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, *10*(2), 153–173.
- Keast, A. (1978). Trophic and spatial interrelationships in the fish species of an Ontario temperate lake. *Environmental Biology of Fishes*, *3*(1), 7-31.
- Keast, A. & Webb, D. (1966). Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. *Journal fisheries research board of Canada*. *23* (12), 1865-1874.
- Kerfoot, J. R., & Schaefer, J. F. (2006). Ecomorphology and habitat utilization of *Cottus* species. *Environmental Biology of Fishes*, *76*(1), 1-13.

- Lacambra, C. & Pinilla, G. (2004). Caracterización general de la ictiofauna en el área de influencia del complejo Caño Limón, Arauca. En *Estudios de fauna silvestre en ecosistemas acuáticos en la Orinoquía colombiana*. Fundación Omacha, Pontificia Univ. Javeriana, Santa Fe de Bogotá DC, Colombia, Serie Investigación, 6(403), 265-301.
- Lasso, C. A. (2004). Los peces de la Estación Biológica El Frío y Caño Guaritico (estado Apure), Llanos del Orinoco, Venezuela. *Publicaciones Del Comité Español Del Programa MaB y de La Red IberoMaB de La UNESCO*, (5), 458.
- Lasso, C. A., Colonnello, G. & Rial, A. (2014a). Humedales de la Orinoquía-Ríos de aguas blancas. In C. A. Lasso, A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison, & Trujillo (Eds.), *XI. Humedales de la Orinoquía (Colombia-Venezuela)*. Serie editorial recursos hidrobiológicos y pesqueros continentales de Colombia, 226–229.
- Lasso, C. A., Rial, A., Colonnello, G., Machado-Allison, A., & Trujillo, F. (2014b). Humedales de la Orinoquía - Caños. In C. A. Lasso, A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison, & Trujillo (Eds.), *XI. Humedales de la Orinoquía (Colombia-Venezuela)*. Bogotá D- C, Colombia: Serie editorial recursos hidrobiológicos y pesqueros continentales de Colombia.
- Lasso, C. A., Gutierrez, M., & Morales, B. (Editores). (2014c). Uso de la biota acuática en la identificación, caracterización y establecimiento de límites en humedales interiores. Pp 89 – 176. En: Lasso, C.A., F. de P. Gutiérrez & D. Morales-B. (Editores). (2014). *X. Humedales Interiores de Colombia: identificación, caracterización y establecimiento de límites según criterios biológicos y ecológicos*. Bogota, D. C, Colombia: Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de investigación de Recursos Biológicos. Alexander von Humboldt (IAvH).
- Lasso, C. A., Giraldo, A., Lasso-Alcalá, O. M., Rodríguez, J. C., León-Mata, O., DoNascimento, & Provenzano, F. (2008). Peces del alto río Paragua, cuenca del Caroní, Estado Bolívar, Venezuela: Resultados del AquaRAP alto Paragua 2005. *Evaluación Rápida de la Biodiversidad de los Ecosistemas Acuáticos de la Cuenca*

- Alta del Río Paragua, Estado Bolívar, Venezuela*. RAP Bulletin of Biological Assessment, (49), 110-115.
- Lasso, C. A., Mojica, J. I., Usma, J. S., Maldonado, J., DoNascimento, C., Taphorn, D., Provenzano, F., Lasso-Alcalá, O.M., Galvis, G., Vásquez, L., Lugo, M., Machado-Allison, A., Royero, R., Suárez, C. & Ortega-Lara, A. (2004). Peces de la cuenca del río Orinoco. Parte I: lista de especies y distribución por subcuencas. *Biota colombiana*, 5(2), 95 – 158.
- Lasso, C. A., Rial, A., & Lasso-Alcalá, O. M. (1999). Composición y Variabilidad espacio-temporal de las comunidades de peces en ambientes inundables de los llanos de Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica*, 19(2), 1–28.
- Lasso, C. & Machado-Allison. (2000). Sinopsis de las especies de peces de la familia Cichlidae presentes en la cuenca del río Orinoco. *Serie Peces de Venezuela, Universidad Central de Venezuela, Instituto de Zoología Tropical, Caracas*.
- Lasso, C., & Meri, J. (2001). Estructura comunitaria de la ictiofauna en herbazales y bosques inundables del bajo río Guanipa, cuenca del Golfo de Paria, Venezuela. *Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat*, 155, 73-90.
- Leal, C. G., Junqueira, N. T., & Pompeu, P. S. (2011). Morphology and habitat use by fishes of the Rio das Velhas basin in southeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 90(2), 143-157.
- Lewis, Jr., W. M., S. Hamilton, M. Lassi, M. Rodríguez & J. F. Saunders. (2000). Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *Bioscience* 50(8), 681-692
- Liem, K. F., Eclancher, B., & Fink, W. L. (1984). Aerial respiration in the banded knife fish *Gymnotus carapo* (Teleostei: Gymnotoidei). *Physiological Zoology*, 57(1), 185-195.
- Lombarte, A., Gordoia, A., Whitfield, A. K., James, N. C. & Tuset, V. M. (2012). Ecomorphological analysis as a complementary tool to detect changes in fish communities following major perturbations in two South African estuarine systems. *Environmental Biology of Fishes*, 94, 601-614.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., ... Schmid, B. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543), 804–808.

- Lowe-McConnell, R. H. (1999). Estudios ecológicos de comunidades de peixes tropicais. *Universidade de São Paulo*, Brasil.
- Machado, N. G., Venticinque, E. M., & Penha, J. (2011). Effect of environmental quality and mesohabitat structure on a Biotic Integrity Index based on fish assemblages of cerrado streams from Rio Cuiabá basin, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 71(3), 577–586.
- Machado-Allison, A. (1994). Los esteros de las zonas inundables de Venezuela: Ictiofauna y Conservación. *Tribuna Del Investigador*, 1(2), 76–89.
- Maclaurin, J. & Sterelny, K. (2008). *What is biodiversity?*. Chicago, Reino Unido: University of Chicago Press.
- Magurran, A. E., Khachonpisitsak, S., & Ahmad, A. B. (2011). Biological diversity of fish communities: pattern and process. *Journal of Fish Biology*, 79(6), 1393–1412.
- Mahon, R. (1984). Divergent structure in fish taxocenes of north temperate streams. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 41(2), 330-350.
- Maldonado-Ocampo J. A., Bogotá-Gregory J. D. & Villa-Navarro F. A. (2009). Peces- En: Villareal-Leal H., M. Álvarez-Rebolledo, M. Higuera-Díaz, J. Aldana-Domínguez, J.D. Bogotá-Gregory, F.A. Villa-Navarro, Von Hildeverndt, A. Prieto-Cruz, J.A. Maldonado Ocampo, A.M. Umaña-Villaveces, S. Sierra & F. Forero. *Caracterización de la Biodiversidad de la Selva de Mataven (Sector centro Oriental) Vichada, Colombia*. Instituto Alexander Von Humboldt y Asociación de Cabildos y Autoridades Tradicionales Indígenas de la Selva de Mataven (Acatiseña). Bogotá D.C. Colombia.
- Maldonado-Ocampo, J. A. (2000). *Peces de Puerto Carreño: lista ilustrada*. Bogotá D.C., Colombia: Fundación Omacha, Printed Nueva Gráfica Digital
- Maldonado-Ocampo, J. A. (2001). Peces del área de confluencia de los ríos Meta, Bitá y Orinoco en el municipio de Puerto Carreño, Vichada. Colombia. *Dahlia Revista de la Asociación Colombiana de Ictiología*, 4, 61–74.
- Maldonado-Ocampo, J. A. (2005). La colección de peces del Instituto Alexander von Humboldt (IAvH-P), nuevos registros y representatividad. Parte I: Orinoquía. *Dahlia Revista de la Asociación Colombiana de Ictiología*, 8, 29-37.



- Maldonado-Ocampo, J. A., Lugo, M., Bogotá-Gregory, J. D., Lasso, C. A., Vásquez, L., Usma, J. S., Taphorn, D.C. & Provenzano, F. (2006). Peces del río Tomo, cuenca del Orinoco, Colombia. *Biota Colombiana*, 7(1), 113–128.
- Maldonado-Ocampo, J. A., Urbano-Bonilla, A., Preciado, J. V., & Bogotá-Gregory, J. D. (2013). Peces de la cuenca del río Pauto, Orinoquía colombiana. *Biota Colombiana*, 14(2), 114–137.
- Maldonado-Ocampo, J. A.; Usma, J. S.; Chávez, M. E. & Restrepo-Santamaría, D. (2006). Estado del conocimiento sobre peces dulceacuícolas en Colombia. En C. M. Villa & M. Gaitán (Eds), *Informe Nacional Sobre El Avance En El Conocimiento y La Información Sobre La Biodiversidad*. Bogotá D.C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Maldonado-Ocampo, J.A., Ortega-Lara, A., Usma, J.S., Galvis, G., Villa-Navarro, F., Vásquez, L., ... & Ardilla, C. (2005). *Peces de los Andes de Colombia*. Bogotá D.C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Mantel, N. (1967). The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. *Cancer Research*, 27(2), 209-220.
- Mcgeoch, M. A.; Van Rensburg, B. J. & Botes, A. (2002). The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, 39(4), 661–672.
- Mercado, O., Batista-Morales, M. F., Mora, P., Osorio-Peláez, C., & Lasso, C. A. (2015). Tipificación de los humedales paso 2. En C. Osorio-Peláez & F. Trujillo (Eds.), *XIII. Aplicación de criterios Bioecológicos para la identificación, caracterización y establecimiento de límites funcionales en Humedales De las Sabanas Inundables de la Orinoquía* (pp. 85–132). Bogotá D.C., Colombia: Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Mitsch, W. & Gosselink, J. (1993). *Wetlands Van Nostrand Reinhold*. New York, USA.
- Molano, J. (2011). Biogeografía de la Orinoquía colombiana. En D. Fajardo Montaña (Ed.), *Colombia Orinoco* (pp. 69-101). Bogotá D.C., Colombia: Universidad Nacional de Colombia.

- Montaña, C. G., & Winemiller, K. O. (2009). Comparative feeding ecology and habitats use of *Crenicichla* species (Perciformes: Cichlidae) in a Venezuelan floodplain river. *Neotropical Ichthyology*, 7(2), 267–274.
- Mora-Fernández, C., Peñuela-Recio, L., & Castro-Lima, F. (2015). Estado del conocimiento de los ecosistemas de las sabanas inundables en la Orinoquía Colombiana. *Orinoquía*, 19(2), 253–271.
- Moreno, C. E.; Barragán, F.; Pineda, E. & Pavón, N. P. (2011). Re-análisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(4), 1249–1261.
- Nelson, J. A., Wubah, D. A., Whitmer, M. E., Johnson, E. A., & Stewart, D. J. (1999). Wood-eating catfishes of the genus *Panaque*: gut microflora and cellulolytic enzyme activities. *Journal of Fish Biology*, 54(5), 1069-1082.
- Nijssen, H. (1970). Revision of the Surinam Catfishes of the genus *Corydoras*. *Beaufortia*, 18(230), 1-75.
- Nikolski, G. V. (1933). On the influence of the rate of flow on the fish fauna of the rivers of central Asia. *The Journal of Animal Ecology*, 2(2), 266-281.
- Norton, S.F., Luczkovich, J.J. & Motta, P.J. (1995). The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44(1.3), 287-304.
- Ohlberger, J., Staaks, G., & Hölker, F. (2006). Swimming efficiency and the influence of morphology on swimming costs in fishes. *Journal of Comparative Physiology B*, 176(1), 17-25.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M. H. H., Oksanen, M. J., & Suggests, M. (2007). The vegan package. *Community Ecology Package*, 10, 631–637.
- Oliveira, E. F., Goulart, E., Breda, L., Minte-Vera, V., Souza-Paiva L. R. & Rizzato-Vismara, M. (2010). Ecomorphological patterns of the fish assemblage in a tropical floodplain: Effects of trophic, spatial and phylogenetic structures. *Neotropical Ichthyology*, 8(3), 569-586.

- Oliveira, E. F., Minte-Vera, C. V., & Goulart, E. (2005). Structure of fish assemblages along spatial gradients in a deep subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay border). *Environmental biology of fishes*, 72(3), 283-304.
- Oliveros, O. B., & Rossi, L. M. (1991). Ecología trófica de *Hoplias malabaricus malabaricus* (Pisces, Erythrinidae). *Natura Neotropicalis*, 2(22), 55-68.
- Ortiz, M., Martín, R., & López-Ordaz, A. (2011). Variación espacial y temporal en la composición de la dieta de peces invertívoros en un río neotropical, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 59(3), 1217-1231
- Ortega, J. C., Dias, R. M., Petry, A. C., Oliveira, E. F., & Agostinho, A. A. (2014). Spatio-temporal organization patterns in the fish assemblages of a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, 745(1), 31-41.
- Osorio-Peláez & C. A. Lasso. 2015. Las sabanas inundables de la Orinoquía. En C. Osorio-Peláez, C. A. Lasso & F. Trujillo (Editores). 2015. *XIII. Aplicación de criterios bioecológicos para la identificación, caracterización y establecimiento de límites funcionales en humedales de las sabanas inundables de la Orinoquía* (pp. 35-59). Bogotá, D. C., Colombia: Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Osorio-Peláez, C., C. A. Lasso & F. Trujillo (Eds). 2015. *XIII. Aplicación de criterios bioecológicos para la identificación, caracterización y establecimiento de límites funcionales en humedales de las sabanas inundables de la Orinoquia*. Bogotá, D. C., Colombia: Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Pankhurst, N. (1989). The relationship of ocular morphology to feeding modes and activity periods in shallow marine teleosts from New Zealand. *Environmental Biology of Fishes*, 26(3), 201-211.
- Pennington, T.; Lewis, P. & Ratter, J. (2006). An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. *Neotropical savannas and seasonally dry forests. Systematics Association special*, (69), 1-29.

- Peres-Neto, P. R. (2004). Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia*, 140(2), 352–360.
- Petry, A. C., Agostinho, A. A., & Gomes, L. C. (2003). Fish assemblages of tropical floodplain lagoons: exploring the role of connectivity in a dry year. *Neotropical Ichthyology*, 1(2), 111-119.
- Petry, P., Bayley, P. B., & Markle, D. F. (2003). Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology*, 63(3), 547–579.
- Piet, G. J. (1998). Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. *Environmental Biology of Fishes*, 51(1), 67-86
- Pinto, B. C. T., & Araújo, F. G. (2007). Assessing of biotic integrity of the fish community in a heavily impacted segment of a tropical river in Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 50(3), 489–502.
- Pouilly, M., Lino, F., Bretenoux, J.G. & Rosales, C. (2003). Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology*, 62(5), 1137-1158.
- Prado, A. V., Goulart, E., & Pagotto, J. (2016). Ecomorphology and use of food resources: inter-and intraspecific relationships of fish fauna associated with macrophyte stands. *Neotropical Ichthyology*, 14(4). [dx.doi.org/10.1590/1982-0224-20150140](https://doi.org/10.1590/1982-0224-20150140).
- Prieto, E. F. (2000). *Estudio ictiológico de un caño de aguas negras de la Amazonia colombiana* (Tesis de pregrado). Universidad Nacional de Colombia, Leticia, Colombia.
- Rasband, W.S. (2004). ImageJ. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA.  
Disponible en: <https://imagej.nih.gov/ij/index.html>
- Reis, R. E., Albert, J. S., Di Dario, F., Mincarone, M. M., Petry, P., & Rocha, L. A. (2016). Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of Fish Biology*, 89(1), 12–47.
- Rial, A.; Lasso, C. A.; Colonnello, G. & Antelo, R. (2014). Humedales de la Orinoquía-Jagüeyes. En C. A. Lasso, A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison, & Trujillo (Eds.), *XI. Humedales de la Orinoquía (Colombia-Venezuela)* (pp. 268–271.).

- Bogotá D.C., Colombia: Serie editorial recursos hidrobiológicos y pesqueros continentales de Colombia.
- Ripley, B.; Venables, B.; Bates, D.; Hornik, K.; Gebhardt, A.; Firth, D. & Ripley, M. B. (2013). Package "MASS." CRAN Repos. <http://cran.R-Project.org/web/packages/MASS/MASS.Pdf>.
- Roberts, D. W. (2016). labdsv: ordination and multivariate analysis for ecology, R package version 1.5-0. 2012.
- Rodriguez, M. A., & Lewis, W. M. (1997). Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs*, 67(1), 109–128.
- Rodríguez, M.; Andrade, G.; Castro, L.; Armando, D.; Rudas, D.; Uribe, E. & Wils, E. (2009). La mejor Orinoquía que podemos construir: elementos para la sostenibilidad ambiental de desarrollo. *Universidad de los Andes - Facultad de Administración, Bogotá D. C., Colombia*. 66 pp.
- Rosales, A., Suárez, C. F., & Lasso, C. A. (2010). Descripción del medio natural de la cuenca del Orinoco. En C. A. Lasso, J. S. Usma, F. Trujillo, & A. Rial (Eds.), *Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad* (pp. 51–73). Bogotá D.C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquía, Universidad Nacional de Colombia Orinoquía y Fondo FEN.
- Rosales, J., Rodríguez M., & A. Narayán. 2007. El corredor ribereño del bajo Orinoco, basamiento hidrogeomorfológico y sedimentológico funcional. *Revista Copérnico*, 4(7): 46-58.
- Rugeles Lugo, M., Vásquez Gamboa, L., & Bayona Rodríguez, C. (2007). *Catálogo de peces ornamentales comerciales de Arauca*. Bogotá D.C., Colombia: Universidad Nacional de Colombia-Sede Orinoquía.
- Saint-Paul, U., Zuanon, J., Correa, M. A. V., García, M., Fabré, N. N., Berger, U., & Junk, W. J. (2000). Fish communities in central Amazonian white-and blackwater floodplains. *Environmental Biology of Fishes*, 57(3), 235–250.

- Sanabria-Ochoa, A. I.; Victoria-Daza, P. & Beltran, I. C. (2006). Aspectos geográficos de la Orinoquía. En G. Galvis, J. Mojica, F. Provenzano, C. A. Lasso, D. Taphorn, R. Royero, & P. Sánchez (Eds.), *Peces de la Orinoquía colombiana con énfasis en especies de interés ornamental* (pp. 17–32). Bogota D.C., Colombia: Instituto Colombiano de Desarrollo Rural (INCODER) y Universidad Nacional de Colombia.
- Sánchez, R. M., Castro, W., & Galvis, G. (1999). Similaridad de la composición íctica entre dos ambientes del río Yucao, sistema del río Meta. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23, 567-574.
- Sánchez, R. M., Galvis, G. & Victoriano, P. F. (2003). Relación entre características del tracto digestivo y los hábitos alimentarios de peces del río Yuaco, sistema del río Meta (Colombia). *Gayana (concepción)*. 67(1), 75-86.
- Sarmiento-Soares, L. M., Cabeceira, F. G., Carvalho, L. N., Zuanon, J., & Akama, A. (2013). *Centromochlus meridionalis*, a new catfish species from the southern Amazonian limits, Mato Grosso State, Brazil (Siluriformes: Auchenipteridae). *Neotropical Ichthyology*, 11(4), 797-808.
- Sarmiento J., Bigorne R., Carvajal-Vallejos F. M., Maldonado M., Leciak E. & Oberdorff T. (Eds). (2014). *Peces de Bolivia/Bolivian fishes*. Bolivia: Plural editores.
- Sarmiento, G. (1994). *Sabanas naturales, génesis y ecología*. *Sabanas Naturales de Colombia*. Cali: Banco de Occidente.
- Sarmiento, J. (2000). Observaciones preliminares sobre la composición y distribución de la ictiofauna de la Estación Biológica del Beni, Bolivia. En O., Herrera-MacBryde, F., Dallmeier, B., MacBryde, J., Comiskey & C. Miranda (Eds), *Biodiversidad, conservación y manejo en la región de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia* (pp. 129-150.). Washington D.C., USA: SI/MAB Series, (4).
- Saunders, J. & Lewis, W. (1988). Transport of phosphorus, nitrogen, and carbon by the Apure River, Venezuela. *Biogeochemistry*, 5(3), 323–342.
- Sidlauskas, B. L., Garavello, J. C., & Jellen, J. (2007). A new *Schizodon* (Characiformes: Anostomidae) from the Río Orinoco system, with a redescription of *S. isognathus* from the Rio Paraguay system. *Copeia*, 2007(3), 711-725.

- Silvano, R. A. M., Do Amaral, B. D., & Oyakawa, O. T. (2000). Spatial and temporal patterns of diversity and distribution of the Upper Juruá River fish community (Brazilian Amazon). *Environmental Biology of Fishes*, 57(1), 25–35.
- Soares, B. E., Ruffeil, T. O. B., & Montag, L. F. D. A. (2013). Ecomorphological patterns of the fishes inhabiting the tide pools of the Amazonian Coastal Zone, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 11(4), 845-858.
- Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1986). *Introducción a la Bioestadística*. Barcelona, España: Reverté, S.A.
- Springate-Baginski, O., Allen, D. J., & Darwell, W. (Eds.). (2009). *An integrated wetland assessment toolkit: a guide to good practice*. Gland, Switzerland: IUCN and Cambridge.
- Stanford, J. A., Lorang, M. S., & Hauer, F. R. (2005). The shifting habitat mosaic of river ecosystems. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 29(1), 123-136.
- StatSoft, Inc. (2013). *Electronic Statistics Textbook*. Tulsa, OK: StatSoft. WEB: <http://www.statsoft.com/textbook/>.
- Stewart, D. J., Ibarra, M., & Barriga-Salazar, R. (2002). Comparison of deep-river and adjacent sandy-beach fish assemblages in the Napo River Basin, Eastern Ecuador. *Copeia*, 106(2), 333–343.
- Taphorn, D. C. (1989). Los peces de la familia Callichthyidae de la cuenca del Río Apure. *Biollania*, 6, 15-50.
- Taphorn, D.C. (2003) *Manual de Identificación y biología de los peces Characiformes de la cuenca del Río Apure en Venezuela*. Unellez, Guanare:
- Tejerina-Garro, F. L., Fortin, R., & Rodríguez, M. A. (1998). Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia River, Amazon Basin. *Environmental Biology of Fishes*, 51(4), 399–410.
- Tello-Martín, J. S., Montreuil-Frias, V. H., Maco-García, J. T., Ismiño-Orbe, R. A., & Sánchez-Ribeiro, H. (1992). Bioecología de peces de importancia económica de la parte inferior de los ríos Ucayali y Marañón-Perú. *Folia Amazónica*, 4(2), 87-107.

- Tokeshi, M. 1999. *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives*. London, U.K.: Blackwell Sciences.
- Tonn, W. M., & Magnuson, J. J. (1982). Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. *Ecology*, 63(4), 1149–1166.
- Trujillo, F., Caro-Caro, C., Lasso, C. A., & Usma, J. S. (2014). Humedales de la Orinoquía-Esteros. En C. A. Lasso, A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison, & Trujillo (Eds.), *XI. Humedales de la Orinoquía (Colombia-Venezuela). Serie editorial recursos hidrobiológicos y pesqueros continentales de Colombia* (pp. 163–166). Bogotá D.C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Urbano-Bonilla, A., Ballen, G. A., Herrera-R, G. A., Zamudio, J., Herrera-Collazos, ..., & Maldonado-Ocampo, J. A. (2018). Fishes of the Cusiana River (Meta River basin, Colombia), with an identification key to its species. *ZooKeys*, (733), 65-97
- Usma, J. S., Maldonado-Ocampo, J. A., Villa-Navarro, F. A., Ortega-Lara, A., Taphorn, D., Urbano-Bonilla, A., ... & DoNascimento, C. (2016). Peces de la cuenca del río Meta. En F. Trujillo, R. Antelo & S. Usma (Eds), *Biodiversidad de la cuenca baja y media del río Meta* (pp 105-122). Bogotá D.C., Colombia: Fundación Omacha, Fundación Palmarito, WWF.
- Villa-Navarro, F. A., Roa, M., Albornoz, G., & Montoya, D. (2015). PECES. En C. Osorio-Peláez, C. A. Lasso, & F. Trujillo (Eds.), *XIII. Aplicación de criterios bioecológicos para la identificación, caracterización y establecimiento de límites funcionales en humedales de las sabanas inundables de la Orinoquía* (pp. 227–249). Bogota DC, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Villa-Navarro, F., Urbano-Bonilla, A., Ortega-Lara, A., Taphorn, D. C. & Usma Oviedo, J. S. (2011). Peces del Casanare. En J. S. Usma & F. Trujillo (Eds.), *Biodiversidad del Casanare: Ecosistemas Estratégicos del Departamento* (pp 120-137). Bogota D.C., Colombia: Gobernación del Casanare – WWF Colombia.
- Villa-Navarro, F.A., López-Delgado, E.O., Albornoz-Garzón, J.G., Monotoya, D., Taphorn, D.C., DoNascimento, C., Usma, S., Mesa-Salazar, L.M. & Lasso, C.A. (2017). Peces. En F. Trujillo, & C. A. Lasso (Eds). *IV. Biodiversidad del río Bitá*.



- Vichada, Colombia* (pp. 169-240). Bogotá, D. C., Colombia: Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Villarreal-Leal, H., & Maldonado-Ocampo, J. A. (2007). *Caracterización biológica del parque nacional natural El Tuparro (sector noreste), Vichada, Colombia*. Bogotá D. C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Wainwright, P. C., Bellwood, A. R. & Westneat, M. W. (2002). Ecomorphology of locomotion in labrid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 65(1), 47-62.
- Wainwright, P.C, & Richard, A. B. (1995). Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44(1-3), 97-113.
- Watson, D. J. & Balon, E. K. (1984). Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology*, 25(3), 371-384.
- Webb, P.W. (1984) Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist*, 24(1),107–120.
- Welcomme, R. L. (1979). Fisheries ecology of floodplain rivers. *Longman*, 325.
- Werner, E. E. (1977). Species packing and niche complementarity in three sunfishes. *The American Naturalist*, 111(979), 553-578.
- Wikramanayake, E. D. (1990). Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. *Ecology*, 71(5), 1756-1764.
- Willis, S.C., Winemiller K.O. & Lopez-Fernandez H. (2005). Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in Neotropical floodplain river. *Oecologia*, 142(2), 284-295
- Winemiller K. O., Kelso-Winemiller, L. C. & Brenkert, A. (1995). Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44, 235-261.
- Winemiller, K. (1991). Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, 61(4), 343-365.
- Winemiller, K. O. (1989). Development of dermal lip protuberances for aquatic surface respiration in South American characid fishes. *Copeia*, 1989(2), 382–390.

- Winemiller, K. O. (1996). Factors driving spatial and temporal variation in aquatic floodplain food webs. En: F. A. Polis & K.O. Winemiller (Eds.), *Food Webs: Integration of patterns and dynamics* (pp. 298-312). New York, USA: Chapman and Hall.
- Winemiller, K. O., & Taphorn D.C. (1989). La evolución de las estrategias de vida en los peces de los llanos occidentales de Venezuela. *Biollania* 6, 77-122.
- Winemiller, K. O., & Yan, H. Y. (1989). Obligate mucus-feeding in a South American trichomycterid catfish (Pisces: Ostariophysi). *Copeia*, 1989(2), 511-514.
- Winemiller, K. O., Agostinho, A. A., & Caramaschi, É. (2008). Fish Ecology in Tropical Streams. En Dudgeon, D. (Ed.), *Tropical stream ecology* (pp. 107-146). Hong Kong, China: Academic press is an imprint of Elsevier
- Winemiller, K. O., & Jepsen, D. B. (1998). Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology*, 53, 267–296.
- Wootton, R. J. (2012). *Ecology of teleost fishes*. London, New York: Chapman and Hall.
- Zamudio, J., Urbano-Bonilla, A., Maldonado-Ocampo, J. A., Bogotá-Grégory, J. D., & Cortés-Millán, G. A. (2008). Hábitos alimentarios de diez especies de peces del piedemonte del departamento del Casanare, Colombia. *Dahlia Revista de la Asociación Colombiana de Ictiología*, 10: 43-56.
- Zamudio, J., Urbano-bonilla, A., Preciado-silva, V., Rodríguez-, D., & Herrera-collazos, E. E. (2017). Ichthyofauna of piedmont and savannah environments in the Casanare River drainage, Orinoco Basin, Colombia. *Biota colombiana*, 18(2), 199–211. <https://doi.org/10.21068/c2017.v18n02a13>
- Zaret, T. M., & Rand, A. S. (1971). Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52(2), 336-342.

# ANEXOS


**Anexo A.** Especies registradas en el complejo de humedales de Paz de Ariporo - Hato Corozal, Casanare.

| Ordenes                        | Familias    | Especies                        | Cañadas | Caños | Esteros | Jagüeyes | Ríos |    |
|--------------------------------|-------------|---------------------------------|---------|-------|---------|----------|------|----|
| Characiformes                  | Anostomidae | <i>Leporinus friderici</i>      |         |       |         |          | 2    |    |
|                                |             | <i>Schizodon scotorhabdotus</i> |         |       |         |          | 2    |    |
|                                | Bryconidae  | <i>Salminus hilarii</i>         |         | 3     |         |          | 1    |    |
|                                | Characidae  | <i>Acestrocephalus</i> sp.      |         |       |         |          |      | 3  |
|                                |             | <i>Aphyocharax alburnus</i>     | 24      | 68    | 2       | 3        | 1145 |    |
|                                |             | <i>Aphyocharax</i> sp.          | 2       |       |         |          |      |    |
|                                |             | <i>Astyanax bimaculatus</i>     |         | 141   |         |          |      | 21 |
|                                |             | <i>Astyanax fasciatus</i>       |         |       |         |          |      | 1  |
|                                |             | <i>Astyanax integer</i>         |         |       |         |          |      | 26 |
|                                |             | <i>Astyanax</i> sp.             |         |       |         |          |      | 1  |
|                                |             | <i>Bryconamericus</i> sp.       |         | 121   |         |          |      | 1  |
|                                |             | <i>Ceratobranchia joanae</i>    |         |       |         |          |      | 11 |
|                                |             | <i>Charax condei</i>            |         |       |         | 5        |      |    |
|                                |             | <i>Charax</i> sp2.              |         |       | 5       | 27       | 13   |    |
|                                |             | <i>Cheirodontops geayi</i>      |         |       | 10      |          | 155  |    |
|                                |             | <i>Cheirodontops</i> sp.        |         |       | 1       |          |      | 23 |
|                                |             | <i>Corynopoma riisei</i>        |         |       | 7       |          | 2    |    |
|                                |             | <i>Corynopoma</i> sp.           |         |       | 3       |          |      |    |
|                                |             | <i>Creagrutus bolivari</i>      |         |       |         |          |      | 13 |
|                                |             | <i>Creagrutus</i> sp.           |         |       |         |          |      | 10 |
|                                |             | <i>Ctenobrycon</i> sp.          |         |       |         |          | 121  |    |
|                                |             | <i>Ctenobrycon spilurus</i>     |         | 41    | 235     | 63       | 56   | 7  |
|                                |             | <i>Cynopotamus bipunctatus</i>  |         |       |         |          |      | 2  |
|                                |             | <i>Gephyrocharax valencia</i>   |         | 25    | 325     | 3        |      | 16 |
|                                |             | <i>Gymnocorymbus bondi</i>      |         | 1     |         | 9        |      |    |
|                                |             | <i>Hemibrycon metae</i>         |         |       |         |          |      | 5  |
|                                |             | <i>Hemigrammus micropterus</i>  |         |       |         | 4        |      |    |
|                                |             | <i>Hemigrammus</i> sp.          |         | 89    | 46      |          | 8    |    |
|                                |             | <i>Hemigrammus</i> sp.2         |         |       |         | 11       |      |    |
|                                |             | <i>Hemigrammus</i> sp.3         |         | 7     |         | 1        |      |    |
| <i>Hyphessobrycon otrynus</i>  |             |                                 | 13      | 83    | 51      | 139      |      |    |
| <i>Hyphessobrycon</i> sp.      |             | 52                              | 9       | 18    |         |          |      |    |
| <i>Hyphessobrycon sweglesi</i> |             | 7                               | 5       | 9     |         |          |      |    |
| <i>Knodus aff. breviceps</i>   |             |                                 |         |       |         | 129      |      |    |

| Ordenes | Familias         | Especies                            | Cañadas | Caños | Esteros | Jagüeyes | Ríos |
|---------|------------------|-------------------------------------|---------|-------|---------|----------|------|
|         |                  | <i>Markiana geayi</i>               |         | 22    |         |          | 3    |
|         |                  | <i>Microschemobrycon casiquiare</i> |         |       |         |          | 1    |
|         |                  | <i>Moenkhausia chrysargyrea</i>     |         |       |         | 2        |      |
|         |                  | <i>Moenkhausia dichroua</i>         |         |       |         | 23       |      |
|         |                  | <i>Moenkhausia lepidura</i>         |         | 48    | 13      | 7        | 40   |
|         |                  | <i>Odontostilbe cf. Pulchra</i>     |         | 643   | 103     | 360      | 965  |
|         |                  | <i>Odontostilbe splendida</i>       | 58      | 222   | 258     | 248      |      |
|         |                  | <i>Paragoniates alburnus</i>        |         | 1     |         | 1        | 6    |
|         |                  | <i>Paragoniates sp.</i>             |         | 1     |         |          |      |
|         |                  | <i>Phenacogaster sp.</i>            |         |       | 41      | 9        |      |
|         |                  | <i>Poptella compressa</i>           |         |       |         | 2        |      |
|         |                  | <i>Roeboides dientonito</i>         | 6       | 42    |         | 56       | 1    |
|         |                  | <i>Xenagoniates bondi</i>           | 1       | 32    |         |          | 12   |
|         | Chilodontidae    | <i>Caenotropus labyrinthicus</i>    |         | 4     |         |          |      |
|         | Crenuchidae      | <i>Characidium cf. pteroides</i>    | 1       | 10    |         |          |      |
|         |                  | <i>Characidium sp.</i>              |         | 39    | 3       |          |      |
|         |                  | <i>Characidium steindachneri</i>    |         |       |         |          | 1    |
|         |                  | <i>Characidium zebra</i>            | 14      | 18    | 39      | 16       | 20   |
|         | Curimatidae      | <i>Potamorhina altamazonica</i>     |         |       |         |          | 1    |
|         |                  | <i>Curimatopsis evelynae</i>        |         | 1     |         |          |      |
|         |                  | <i>Steindachnerina argentea</i>     | 2       | 222   | 3       | 12       | 2    |
|         |                  | <i>Steindachnerina guentheri</i>    | 13      | 21    | 112     | 48       | 42   |
|         |                  | <i>Steindachnerina pupula</i>       |         | 8     |         | 2        | 43   |
|         | Erythrinidae     | <i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>  | 9       |       |         | 1        |      |
|         |                  | <i>Hoplias malabaricus</i>          | 3       | 6     | 12      | 7        | 1    |
|         | Gasteropelecidae | <i>Thoracocharax stellatus</i>      |         |       | 187     |          | 43   |
|         | Lebiasinidae     | <i>Pyrrhulina lugubris</i>          | 115     | 6     | 127     | 57       |      |
|         | Parodontidae     | <i>Parodon apolinari</i>            |         |       |         |          | 62   |
|         | Prochilodontidae | <i>Prochilodus mariae</i>           |         | 2     |         |          | 2    |
|         | Serrasalmidae    | <i>Pygocentrus cariba</i>           |         | 10    |         | 1        | 7    |
|         |                  | <i>Serrasalmus altuvei</i>          |         | 1     |         |          |      |
|         |                  | <i>Serrasalmus irritans</i>         |         | 5     |         |          | 3    |
|         |                  | <i>Serrasalmus rhombeus</i>         |         | 1     |         |          | 1    |
|         | Triportheidae    | <i>Engraulisoma taeniatum</i>       |         |       |         |          | 4    |
|         |                  | <i>Triportheus orinocensis</i>      |         | 18    |         |          | 4    |
|         |                  | <i>Triportheus venezuelensis</i>    |         | 4     |         |          |      |

| Ordenes                                      | Familias        | Especies                                | Cañadas | Caños | Esteros | Jagüeyes | Ríos |    |
|--|-----------------|---|---------|-------|---------|----------|------|----|
| Gymnotiformes                                | Apteronotidae   | <i>Sternarchorhynchus roseni</i>        |         |       |         |          | 1    |    |
|  | Gymnotidae      | <i>Electrophorus electricus</i>         |         | 1     |         |          |      |    |
|  |                 | <i>Gymnotus carapo</i>                  | 8       | 1     | 19      |          |      |    |
|  | Sternopygidae   | <i>Eigenmannia virescens</i>            | 5       | 10    |         |          | 1    |    |
| Siluriformes                                 | Aspredinidae    | <i>Bunocephalus</i> sp.                 |         | 5     |         |          |      |    |
|  |                 | <i>Pseudobunocephalus lundbergi</i>     |         | 2     |         |          |      |    |
|  | Auchenipteridae | <i>Ageneiosus magoi</i>                 |         |       | 1       |          |      |    |
|  |                 | <i>Centromochlus romani</i>             |         |       | 8       |          |      | 15 |
|  |                 | <i>Entomocorus gameroi</i>              |         |       | 3       |          |      |    |
|  |                 | <i>Trachelyopterus galeatus</i>         |         |       | 3       | 2        |      |    |
|  | Callichthyidae  | <i>Callichthys callichthys</i>          |         |       |         | 1        |      |    |
|  |                 | <i>Corydoras habrosus</i>               |         |       | 95      |          |      | 9  |
|  |                 | <i>Corydoras simulatus</i>              |         |       | 35      |          |      |    |
|  |                 | <i>Hoplosternum littorale</i>           | 17      | 2     | 1       | 1        |      |    |
|  | Cetopsidae      | <i>Cetopsis Orinoco</i>                 |         |       |         |          |      | 4  |
|  | Heptapteridae   | <i>Imparfinis pseudonemacheir</i>       |         |       |         |          |      | 9  |
|  |                 | <i>Pimelodella</i> sp.                  | 1       | 11    |         |          |      | 55 |
|  | Loricariidae    | <i>Rhamdia</i> sp.                      |         |       | 2       |          |      |    |
|  |                 | <i>Ancistrinae</i> sp.                  |         |       | 3       |          |      |    |
|  |                 | <i>Ancistrus</i> sp.                    |         |       | 2       |          |      | 1  |
|  |                 | <i>Chaetostoma</i> sp.                  |         |       | 2       |          |      |    |
|  |                 | <i>Dentectus barbarmatus</i>            |         |       |         |          |      | 8  |
|  |                 | <i>Farlowella</i> cf. <i>marialenae</i> |         |       |         |          |      | 4  |
|  |                 | <i>Farlowella vittata</i>               |         |       |         |          |      | 4  |
| <i>Hypoptopoma machadoi</i>                  |                 |   |         | 4     |         |          |      |    |
| <i>Hypoptopoma spectabile</i>                |                 |   |         | 2     |         |          |      |    |
| <i>Hypostominae</i> sp.                      |                 |   |         | 2     |         |          |      |    |
| <i>Hypostomus</i> aff. <i>plecostomoides</i> |                 |   |         | 4     |         |          |      |    |
| <i>Hypostomus argus</i>                      |                 |   |         | 9     |         |          |      |    |
| <i>Hypostomus taphorni</i>                   |                 |   |         | 5     |         |          |      |    |
| <i>Lasiancistrus tentaculatus</i>            |                 |   |         | 1     |         |          |      |    |
| <i>Loricariichthys brunneus</i>              |                 |   |         | 1     |         |          | 1    |    |
| <i>Otocinclus</i> sp.                        |                 |   | 5       |       |         |          |      |    |
| <i>Otocinclus vittatus</i>                   |                 |   | 95      |       |         | 1        |      |    |
| <i>Pterygoplichthys gibbiceps</i>            | 1               | 1                                       |         |       |         |          |      |    |
| <i>Pterygoplichthys multiradiatus</i>        |                 |   |         |       | 1       | 1        |      |    |

| Ordenes          | Familias          | Especies                         | Cañadas | Caños | Esteros | Jagüeyes | Ríos |
|------------------|-------------------|----------------------------------|---------|-------|---------|----------|------|
|                  |                   | <i>Rineloricaria eigenmanni</i>  |         | 3     |         |          |      |
|                  |                   | <i>Sturisoma tenuirostre</i>     |         | 3     |         |          | 3    |
|                  | Pimelodidae       | <i>Megalonema platycephalum</i>  |         |       |         |          | 1    |
|                  |                   | <i>Pimelodus blochii</i> group   |         | 1     |         |          |      |
|                  | Pseudopimelodidae | <i>Microglanis iheringi</i>      |         | 3     |         |          |      |
|                  | Trichomycteridae  | <i>Ochmacanthus alternus</i>     | 2       | 4     |         |          | 2    |
|                  |                   | <i>Paravandellia phaneronema</i> |         |       |         |          | 1    |
|                  |                   | <i>Sarcoglanidinae</i> sp.       |         | 1     |         |          | 1    |
|                  |                   | <i>Schultzichthys bondi</i>      |         |       |         |          | 79   |
|                  |                   | <i>Trichomycterus</i> sp.        |         |       |         |          | 1    |
| Synbranchiformes | Synbranchidae     | <i>Synbranchus marmoratus</i>    | 12      |       |         | 2        |      |
| Cichliformes     | Ciclidae          | <i>Apistogramma hongloi</i>      |         | 1     |         |          |      |
|                  |                   | <i>Bujurquina mariae</i>         | 32      | 16    | 21      | 24       | 3    |
|                  |                   | <i>Cichlidae</i> sp.             | 1       |       |         |          |      |
|                  |                   | <i>Crenicichla</i> sp.           |         | 1     | 2       |          |      |
|                  |                   | <i>Crenicichla</i> sp2           |         | 1     |         |          |      |

|   |   |  |
|---|---|--|
|  | <b>PROCEDIMIENTO DE FORMACIÓN DE USUARIOS</b><br><b>AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL</b> | Página 1 de 3                              |
|   |   | Código: GB-P04-F03                         |
|   |   | Versión: 03                                |
|   |   | Fecha Aprobación:<br>15 de Febrero de 2017 |

Los suscritos:

|                                    |            |                  |
|------------------------------------|------------|------------------|
| _____ Daniela Bedoya Giraldo       | con C.C N° | _____ 1110554058 |
| _____ Juan Sebastián Ospina Ospina | con C.C N° | _____ 1110557409 |
| _____                              | con C.C N° | _____            |
| _____                              | con C.C N° | _____            |
| _____                              | con C.C N° | _____            |

Manifiesto (an) la voluntad de:

**Autorizar**

**No Autorizar**  **Motivo:** \_\_\_\_\_

La consulta en físico y la virtualización de **mi OBRA**, con el fin de incluirlo en el repositorio institucional de la Universidad del Tolima. Esta autorización se hace sin ánimo de lucro, con fines académicos y no implica una cesión de derechos patrimoniales de autor.


Manifestamos que se trata de una OBRA original y como de la autoría de LA OBRA y en relación a la misma, declara que la UNIVERSIDAD DEL TOLIMA, se encuentra, en todo caso, libre de todo tipo de responsabilidad, sea civil, administrativa o penal (incluido el reclamo por plagio).

Por su parte la UNIVERSIDAD DEL TOLIMA se compromete a imponer las medidas necesarias que garanticen la conservación y custodia de la obra tanto en espacios físico como virtual, ajustándose para dicho fin a las normas fijadas en el Reglamento de Propiedad Intelectual de la Universidad, en la Ley 23 de 1982 y demás normas concordantes.

La publicación de:

|   |                                     |                 |                          |                           |                          |
|---|-------------------------------------|-----------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|
| Trabajo de grado  | <input checked="" type="checkbox"/> | Artículo        | <input type="checkbox"/> | Proyecto de Investigación | <input type="checkbox"/> |
| Libro   | <input type="checkbox"/>            | Parte de libro  | <input type="checkbox"/> | Documento de conferencia  | <input type="checkbox"/> |
| Patente   | <input type="checkbox"/>            | Informe técnico | <input type="checkbox"/> |                           |                          |
| Otro: (fotografía, mapa, radiografía, película, video, entre otros) |                                     |                 |                          |                           | <input type="checkbox"/> |



|  |   |  |
|--|---|--|
| <br><b>Universidad del Tolima</b> | <b>PROCEDIMIENTO DE FORMACIÓN DE USUARIOS</b><br><br><b>AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL</b> | Página 2 de 3                              |
|  |   | Código: GB-P04-F03                         |
|  |   | Versión: 03                                |
|  |   | Fecha Aprobación:<br>15 de Febrero de 2017 |

Producto de la actividad académica/científica/cultural en la Universidad del Tolima, para que, con fines académicos e investigativos, muestre al mundo la producción intelectual de la Universidad del Tolima. Con todo, en mi condición de autor me reservo los derechos morales de la obra antes citada con arreglo al artículo 30 de la Ley 23 de 1982. En concordancia suscribo este documento en el momento mismo que hago entrega del trabajo final a la Biblioteca Rafael Parga Cortes de la Universidad del Tolima.

De conformidad con lo establecido en la Ley 23 de 1982 en los artículos 30 “...**Derechos Morales. El autor tendrá sobre su obra un derecho perpetuo, inalienable e irrenunciable**” y 37 “...**Es lícita la reproducción por cualquier medio, de una obra literaria o científica, ordenada u obtenida por el interesado en un solo ejemplar para su uso privado y sin fines de lucro**”. El artículo 11 de la Decisión Andina 351 de 1993, “**los derechos morales sobre el trabajo son propiedad de los autores**” y en su artículo 61 de la Constitución Política de Colombia.

- Identificación del documento:

Título completo: **DIVERSIDAD Y RELACIONES ECOMORFOLÓGICAS DE LA COMUNIDAD ÍCTICA DEL COMPLEJO DE HUMEDALES DE PAZ DE ARIPORO - HATO COROZAL, CASANARE**

- Trabajo de grado presentado para optar al título de:

**Biólogo**

---

- Proyecto de Investigación correspondiente al Programa (No diligenciar si es opción de grado “Trabajo de Grado”):

---

- Informe Técnico correspondiente al Programa (No diligenciar si es opción de grado “Trabajo de Grado”):

---

- Artículo publicado en revista:


---

- Capítulo publicado en libro:

---

- Conferencia a la que se presentó:

---

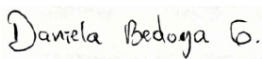
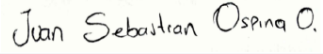
|  |   |  |
|--|---|--|
| <br><b>Universidad<br/>del Tolima</b> | <b>PROCEDIMIENTO DE FORMACIÓN DE<br/>USUARIOS</b><br><br><b>AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN EN EL<br/>REPOSITORIO INSTITUCIONAL</b> | Página 3 de 3                              |
|  |   | Código: GB-P04-F03                         |
|  |   | Versión: 03                                |
|  |   | Fecha Aprobación:<br>15 de Febrero de 2017 |

Quienes a continuación autentican con su firma la autorización para la digitalización e inclusión en el repositorio digital de la Universidad del Tolima, el:

Día: **8** Mes: **Noviembre** Año: **2018**

Autores:

Firma

|         |                              |  |      |            |
|---------|------------------------------|--|------|------------|
| Nombre: | Daniela Bedoya Giraldo       |  | C.C. | 1110554058 |
| Nombre: | Juan Sebastián Ospina Ospina |  | C.C. | 1110557409 |
| Nombre: | _____                        | _____  | C.C. | _____      |
| Nombre: | _____                        | _____  | C.C. | _____      |

El autor y/o autores certifican que conocen las derivadas jurídicas que se generan en aplicación de los principios del derecho de autor.