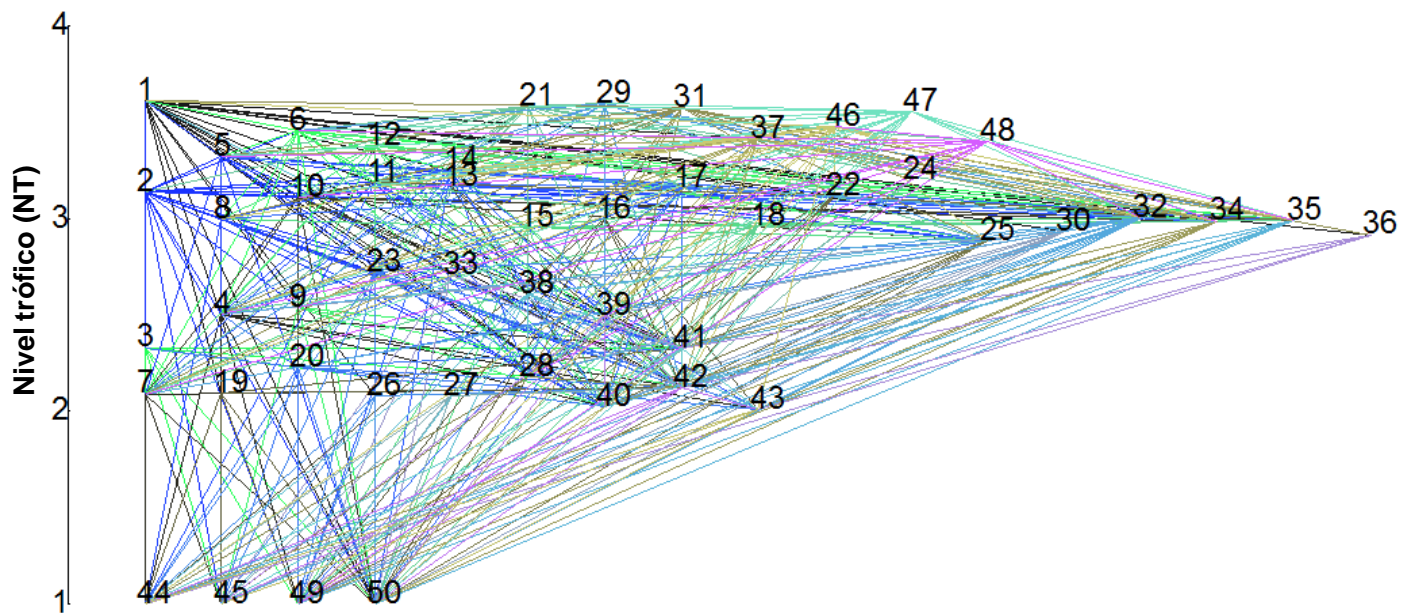




Interacciones tróficas y productividad íctica en el sistema cenagoso de Ayapel, Córdoba Colombia



Candidato a Doctor en Ingeniería
Carlos Mario Marín Avendaño



Interacciones tróficas y productividad íctica en el sistema cenagoso de Ayapel, Córdoba Colombia

MSc Carlos Mario Marín Avendaño
Candidato a Doctor en Ingeniería

Tesis presentada como requisito parcial para la obtención del grado de **Doctor en Ingeniería, área Ambiental, línea de Limnología**, Doctorado en Ingeniería, Universidad de Antioquia (Colombia)

Director
Profesor **Néstor Jaime Aguirre Ramírez** (Dr.rer.nat.)
Universidad de Antioquia

Asesor
Profesor **Mauricio Toro Botero** (Dr. en Hidráulica)
Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín.

Universidad de Antioquia
Facultad de Ingeniería
Doctorado en Ingeniería
Área ambiental. Línea Limnología
Grupo de Investigación en Gestión y Modelación Ambiental GAIA
Medellín, Colombia
2012

COMITÉ EVALUADOR

Profesor Dr. Ronaldo Angelini. Universidad Federal do Rio Grande do Norte.

Profesor Dr. Raúl H. López Peralta. Universidad Militar Nueva Granada.

Profesor Dr. Javier A. Maldonado Ocampo. Universidad Javeriana.

Dedico este trabajo

A mi madre Irene María, por hacer todo posible y por enseñarme que las dificultades sirven para hacernos personas más fuertes.

A mi esposa Aida Irene por su amor, paciencia, comprensión y acompañamiento.

A mis hijos Carlos Alejandro y Sebastián Camilo.

A mis hermanas Rosmira, Dora, Yolanda y Claudia.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al profesor Dr. Néstor Aguirre, director de tesis, por la confianza depositada en mí, por el estímulo, apoyo, disposición y consejos brindados a través de estos años. Sus enseñanzas y acompañamiento representaron un salto cualitativo en mi formación académica.

Agradezco profundamente al Profesor Dr. Ronaldo Angelini por aceptarme como pasante, experiencia que contribuyó en mi formación personal y profesional, por brindarme su apoyo y valiosa colaboración estou muito grato!.

Al Dr. Jaime Palacio, primer director en mi formación de posgrado, gracias por abrirme las puertas y brindarme un espacio dentro del grupo GAIA.

Agradezco también a la Dra. María Teresa Flórez por su amistad y aliento en momentos difíciles.

Quiero agradecer a Nora Villegas, Esnedy Hernández, Alvaro Wills, Juan Carlos Jaramillo y Fabio Vélez con quienes se compartieron gratos momentos.

Estoy sinceramente agradecido con mis amigos Haezel Grajales y Diego Morales cuya presencia y animo aligeraron mi labor.

A todas todas las personas con quienes compartí en el laboratorio de GAIA y soportaron por tanto tiempo mis necesidades, aceleres y estres más siempre pude contar con su apoyo y colaboración.

También quiero reconocer la amabilidad, hospitalidad, disposición y apoyo de los pescadores Eber Jiménez “cascarita” y Domingo Rivera “morrocoy” cuya experiencia y compromiso durante las agotadoras jornadas de pesca fueron vitales para la realización de este trabajo.

A todas aquellas personas, profesores, colegas, compañeros de estudio, que de una forma u otra estuvieron presentes durante el proceso de mi formación académica doy las gracias.

Para realizar este estudio, conté con el apoyo institucional de la Universidad de Antioquia, de las Facultades de Ciencias Agrarias y de Ingeniería, del Grupo de Investigación en Gestión y Modelación Ambiental GAIA, de la Facultad de Ingeniería de la Universidad de Antioquia, del programa de sustentabilidad CODI de la vicerrectoría de investigación de la Universidad de Antioquia, de la ONG Corpoayapel y del Departamento de Ingeniería Civil de la Universidad Federal de Rio Grande del Norte (UFRN).

Con el correr de los años, este trabajo se fue convirtiendo en una obsesión que me sustrajo de mi familia sacrificando innumerables y preciosas horas para compartir con ellos es por eso que agradezco infinitamente a mi madre Irene, a mi esposa Aida y a mis hijos Carlos y Sebastián quienes siempre creyeron y confiaron en mi, a ellos les dedico este trabajo.

CONTENIDO

LISTA DE ANEXOS	10
RESUMEN	15
1. INTRODUCCIÓN	17
2. MARCO TEÓRICO.....	19
2.1. Humedales: definición, distribución e importancia.....	19
2.2. Planicies de inundación y Ciénagas	20
2.3. Valoración de las ciénagas.....	21
2.4. Ciénagas y pesca.....	22
2.5. Problemática	22
2.6. Estudios limnológicos	23
2.7. Sistema Cenagoso de Ayapel (SCA). Recurso pesquero. Problemática	24
2.8. Aproximación al conocimiento	27
2.9. Modelación ecológica	27
2.10. Modelo Ecopath o análisis de rutas.....	28
3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	30
4. HIPÓTESIS	32
5. OBJETIVOS	33
5.1. Objetivo General	33
5.2. Objetivos específicos	33
6. ZONA DE ESTUDIO	33
6.1. Características generales.....	33
6.2. Localización.....	34
6.3. Aspectos ambientales	34
6.3.1. Hidrología, cuencas vertientes	34
6.3.2. Precipitación.....	35
6.3.3. Patrón cíclico de variación hidrológica	37
7. METODOLOGÍA.....	38

8. CARACTERÍSTICAS POBLACIONALES DEL ENSAMBLAJE ÍCTICO INTERACTUANTE CON LA VEGETACIÓN ACUÁTICA LITORAL EN EL SISTEMA CENAGOSO DE AYAPEL	39
8.1. INTRODUCCIÓN	39
8.1.1. Relación vegetación acuática-cadena alimentaria	39
8.1.2. Relación vegetación acuática-avifauna e ictiofauna en el Sistema Cenagoso de Ayapel	40
8.1.3. Relación vegetación acuática-productividad-recurso pesquero en el Sistema Cenagoso de Ayapel	41
8.1.4. Investigaciones básicas: vegetación acuática-ictiofauna en ambientes cenagosos tropicales.....	42
8.2. HIPÓTESIS	45
8.3. OBJETIVOS	45
8.3.1. Objetivo general	45
8.3.2. Objetivos específicos.....	45
8.4. MATERIALES Y MÉTODOS	46
8.4.1. Diseño del muestreo.....	46
8.4.2. Sectores de muestreo	47
8.4.3. Trabajo en campo	52
8.4.4. Trabajo en laboratorio	55
8.4.5. Organización y análisis de la información	55
8.5. RESULTADOS	59
8.5.1. Variables Físicoquímicas del agua	59
8.5.2. Ensamblaje íctico	66
8.6. DISCUSIÓN	103
8.6.1. Variables Físicoquímicas.....	103
8.6.2. Influencia de las variables físicoquímicas sobre la distribución de los peces en la escala tiempo-espacio.....	108
8.6.3. Ensamblaje íctico	109
8.6.4. Comparación Abundancia-Biomasa (ABC)	121
9. MODELO TRÓFICO DEL SISTEMA CENAGOSO DE AYAPEL.....	127

9.1. INTRODUCCIÓN	127
9.2. HIPOTESIS	130
9.3. OBJETIVOS	130
9.3.1. Objetivo General	130
9.3.2. Objetivos Específicos	130
9.4. ZONA DE ESTUDIO	131
9.5. MATERIALES Y MÉTODOS	132
9.5.1. Descripción del modelo	132
9.5.2. Aplicación del modelo.....	134
9.5.3. Matriz de composición de dieta o Matriz depredador-presa (DC_{ji})	150
9.5.4. Balance, calibración y validación del modelo	153
9.5.5. Caracterización trófica del ecosistema. Descripción de los análisis tróficos y Análisis estructurales	156
9.5.6. Propiedades globales del sistema.....	160
9.6. RESULTADOS	163
9.6.1. Calibración y validación del modelo	163
9.6.2. Relaciones tróficas de los grupos considerados	164
9.6.3. Niveles Tróficos.....	166
9.6.4. Distribución de la biomasa en los niveles tróficos	167
9.6.5. Eficiencias Ecotróficas.....	167
9.6.6. Índices de Omnivoría.....	168
9.6.7. Sobreposición de nicho	169
9.6.8. Atributos del sistema	170
9.7. DISCUSIÓN	187
10. CONSIDERACIONES FINALES	205
REFERENCIAS.....	207
LISTA DE ANEXOS	251

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Referencia cronológica de algunos estudios limnológicos sobre la relación macrófitas acuáticas-peces en las planicies de inundación tropicales	43
Tabla 2. Campañas realizadas en el Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período septiembre 2007 – noviembre 2009	46
Tabla 3. Tamaño muestral y valores estadísticos de las variables físicoquímicas registradas en el Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período de estudio. ...	59
Tabla 4. Especies capturadas en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel entre enero de 2008 y junio de 2009	66
Tabla 5. Representatividad numérica de las especies capturadas en el Sistema Cenagoso de Ayapel agrupadas por órdenes taxonómicos	67
Tabla 6. Representatividad en número y biomasa de los individuos capturados en el Sistema Cenagoso de Ayapel agrupados por Familias	68
Tabla 7. Representatividad numérica de los ejemplares capturados en el Sistema Cenagoso de Ayapel durante diferentes niveles de agua agrupados por Familias	70
Tabla 8. Ejemplares capturados en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel agrupados por Familias.	71
Tabla 9. Listado de especies migradoras de importancia económica y amenazadas registradas en el Sistema Cenagoso de Ayapel en el período 2008-2009.	72
Tabla 10. Valores del índice de Dajoz (C) expresado en porcentaje y carácter de ocurrencia para las especies ícticas capturadas en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel durante ocho campañas realizadas en el período 2008-2009.	74
Tabla 11. Número total de individuos (n), abundancia relativa (%), biomasa (media y total) en gramos, longitud estándar (mm) y frecuencia de ocurrencia (%) de las especies capturadas en el Sistema Cenagoso de Ayapel en el período 2008-2009.	78
Tabla 12. Biomasa en gramos (g) y en porcentaje (%) de las especies capturadas durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel	82
Tabla 13. Biomasa en gramos (g) y en porcentaje (%) de las especies capturadas en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.	83
Tabla 14. Número de especies (S) colectadas por nivel de agua y sector de muestreo en el Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período de estudio.	90
Tabla 15. Tamaño muestral y valores estadísticos de los registros espacio temporales del índice de diversidad de Shannon-Wiener (decit/individuo).	93

Tabla 16. Tamaño muestral y valores estadísticos de los registros espacio temporales del índice de Equidad de Pielou	94
Tabla 17. Valores de diversidad Shannon-Wiener en bits, para cuatro niveles de agua y seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.....	94
Tabla 18. Tamaño muestral y valores estadísticos de los registros espacio temporales del índice de Dominancia de Simpson.....	95
Tabla 19. Nivel de perturbación del Sistema Cenagoso de Ayapel basado en descriptores ecológicos. Magnitud del valor medio de la diversidad en bits	97
Tabla 20. Valores del índice de impacto (W) para el SCA considerando el período de estudio, los niveles de agua y sectores de muestreo	100
Tabla 21. Resultados del análisis de redundancia canónica sobre la estructura primaria del ensamblaje íctico y cuatro variables físicoquímicas en el Sistema Cenagoso de Ayapel	101
Tabla 22. Representatividad de la riqueza íctica en las cuencas hidrográficas de los ríos Magdalena, Cauca y San Jorge.....	110
Tabla 23. Referencia de los datos de entrada al modelo trófico del Sistema Cenagoso de Ayapel para los grupos funcionales del compartimento no peces.	138
Tabla 24. Criterios de agrupación de las especies menos representativas. Los porcentajes ses estimaron sobre las capturas totales de ejemplares y biomasa.	142
Tabla 25. Parámetros para determinar los valores de entrada PB, QB del compartimento peces	146
Tabla 26. Referencia de los datos de entrada al modelo trófico del Sistema Cenagoso de Ayapel para los grupos funcionales del compartimento de peces.	147
Tabla 27. Referencias para la matriz de composición de dieta para los grupos funcionales de los vertebrados.....	151
Tabla 28. Valores de biomasa capturada, desembarcada y ajustada ($t\ km^{-2}$) en el compartimento peces durante el período 2008-2009	154
Tabla 29. Calificación asignada a cada uno de los parámetros de entrada mediante la rutina Pedigrí de Ecopath	155
Tabla 30. Valores de entrada y parámetros calculados, entre paréntesis y en negrilla, para el modelo Ecopath del Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período 2008-2009.....	164
Tabla 31. Atributos ecosistémicos calculados para el Sistema Cenagoso de Ayapel	171
Tabla 32. Distribución relativa de la Biomasa ($t\ km^2$) entre los niveles tróficos (NT) discretos del Sistema Cenagoso de Ayapel	171
Tabla 33. Flujos de biomasa ($t\ km^{-2}\ año^{-1}$) en el Sistema Cenagoso de Ayapel.	172
Tabla 34. Participación de los grupos funcionales más representativos en aportes de flujos al detrito	174

Tabla 35. Índices de información relativos a los flujos del Sistema Cenagoso de Ayapel	175
Tabla 36. Aportación por grupo a la Ascendencia (A) total del ecosistema; a la Información y a los flujos totales	176
Tabla 37. Consumidores mayormente impactados por el detrito.	179
Tabla 38. Impactos tróficos de <i>Oreochromis niloticus</i> (grupo impactante) sobre depredadores (IT), grupos con valor comercial y abundantes numéricamente (grupos impactados) y de estos como grupos impactantes en el sistema (ITT)..	183

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Volúmenes de captura (t) de las especies más representativas en el Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período 2007-2009	26
Figura 2. Localización geográfica del Sistema Cenagoso de Ayapel, municipio de Ayapel, cuencas vertientes y conexiones con el río San Jorge y algunos tributarios	35
Figura 3. Patrón estacional de lluvias en la cuenca del Sistema Cenagoso de Ayapel	36
Figura 4. Variación estacional típica de la profundidad media en el Sistema Cenagoso de Ayapel entre 1985 y 2000	36
Figura 5. Patrón típico de variación de volúmenes almacenados en el Sistema Cenagoso de Ayapel	37
Figura 6. Identificación de las campañas realizadas en diferentes momentos del ciclo hidrológico en el Sistema Cenagoso de Ayapel entre 2007 y 2009	47
Figura 7a. Localización de los sectores de muestreo en el Sistema Cenagoso de Ayapel en aguas altas	48
Figura 7b. Localización de los sectores de muestreo en el Sistema Cenagoso de Ayapel en aguas bajas.....	54
Figura 8. Ubicación geográfica de los sitios de pesca en la zona litoral de los sectores de Quebrada Quebradona, Ciénaga Hoyo los Bagres, Ciénaga Escobillitas y Ciénaga Escobillas localizados en el extremo sur oriental del Sistema Cenagoso de Ayapel	53
Figura 9. Ubicación geográfica de los sitios de pesca en la zona litoral de la Ciénaga Playa Blanca localizada en la parte oriental del Sistema Cenagoso de Ayapel	54
Figura 10. Ubicación geográfica de los sitios de pesca en la zona litoral del sector de Caño Grande localizado en el extremo Norte del Sistema Cenagoso de Ayapel.	54
Figura 11. Comportamiento temporal de la temperatura del agua en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel	61
Figura 12. Comportamiento temporal de la conductividad eléctrica en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.....	62
Figura 13. Comportamiento temporal del oxígeno disuelto y la saturación de oxígeno en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.....	62

Figura 14. Comportamiento temporal del pH en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.	63
Figura 15. Agrupamiento temporal de las variables físicoquímicas registradas durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis	64
Figura 16. Agrupamiento espacial de las variables físicoquímicas registradas en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis	65
Figura 17. Distribución de los individuos colectados en el Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período 2008-2009 por clase de longitud (cm).	75
Figura 18. Distribución de individuos por clase de longitud para <i>E. virescens</i> , <i>A. caucanus</i> , <i>A. fasciatus</i> , <i>Cyphocharax magdalenae</i> y <i>T. magdalenae</i> las especies dominantes numéricamente en el Sistema Cenagoso de Ayapel	76
Figura 19. Total de individuos capturados por especie en el Sistema Cenagoso de Ayapel. Período 2008-2009.....	79
Figura 20. Total de biomasa capturada por especie en el Sistema Cenagoso de Ayapel. Período 2008-2009.....	81
Figura 21. Comportamiento espacio-temporal del número de ejemplares capturados durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel.....	85
Figura 22. Comportamiento espacio-temporal de la biomasa capturada durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel	85
Figura 23. Agrupamiento temporal de las capturas de peces (abundancia numérica) durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis	87
Figura 24. Agrupamiento temporal de la biomasa capturada durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis.....	88
Figura 25. Agrupamiento espacial de las capturas de peces (abundancia numérica) en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis	88
Figura 26. Agrupamiento espacial de la biomasa íctica capturada en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis	89
Figura 27. Comportamiento espacio-temporal del número de especies capturadas durante cuatro niveles de agua en la zona litoral del Sistema Cenagoso de Ayapel.	91
Figura 28. Agrupamiento temporal del número de especies capturadas (S) durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis	92
Figura 29. Agrupamiento espacial del número de especies capturadas (S) en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis.....	93

Figura 30. Curvas ABC para el ensamblaje íctico del Sistema Cenagoso de Ayapel en el período 2008-2009 junto con el estadístico W.....	98
Figura 31. Curvas ABC para el ensamblaje íctico del Sistema Cenagoso de Ayapel analizado en diferentes niveles de agua junto con el estadístico W.....	98
Figura 32. Curvas ABC para el ensamblaje íctico del Sistema Cenagoso de Ayapel analizado en diferentes sectores litorales junto con el estadístico W.....	99
Figura 33. Representación gráfica del Análisis de Redundancia Canónica basado en la interacción de las variables ambientales y el ensamblaje íctico.....	102
Figura 34. Localización geográfica del Sistema Cenagoso de Ayapel en el contexto nacional y regional.....	131
Figura 35. Representación geométrica de los lances con atarraya y ecuaciones para calcular el área muestreada.....	140
Figura 36. Representación geométrica de los arrastres con red y ecuaciones para calcular el área muestreada.....	141
Figura 37. Red Trófica de Sistema Cenagoso de Ayapel, Colombia que contiene 50 grupos funcionales y 4956047 rutas de energía.....	166
Figura 38. Sobreposición de nicho entre las especies del modelo para el Sistema Cenagoso de Ayapel.....	170
Figura 39. Diagrama de flujos simplificado por niveles tróficos discretos, evidenciando las magnitudes de los principales tipos de flujos de biomasa ($\text{ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en el Sistema Cenagoso de Ayapel.....	173
Figura 40. Impacto trófico mixto del modelo Ecopath para los productores (Nivel Trófico 1.0) en el Sistema cenagoso de Ayapel.....	178
Figura 41. Impacto trófico mixto del modelo Ecopath para los consumidores primarios el bentos y el zooplancton en el Sistema cenagoso de Ayapel.....	180
Figura 42. Impacto trófico mixto del modelo Ecopath para los depredadores del grupo de peces (NT = 3.6 y 3.5) presentes en el Sistema Cenagoso de Ayapel.....	181
Figura 43. Índice de especies clave para el modelo del Sistema Cenagoso de Ayapel.....	187

LISTA DE ANEXOS

[Anexo 1](#). Coordenadas geográficas de los sitios de pesca experimental registradas en seis sectores de muestreo durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel.

[Anexo 2A](#). Promedios de las variables físicoquímicas registradas en parches de vegetación acuática litoral localizados en seis sectores del Sistema Cenagoso de Ayapel durante ocho campañas realizadas en cuatro niveles de agua contrastantes en el período 2008-2009.

[Anexo 2B](#). Resumen de valores medios de saturación de oxígeno (%) registrados en el tiempo y en el espacio en parches litorales de vegetación acuática en seis sectores del Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período 2008-2009.

[Anexo 2C](#). Tamaño muestral y valores estadísticos de las variables físicoquímicas registradas durante cuatro niveles de agua en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.

[Anexo 2D](#). Tamaño muestral y valores estadísticos para las variables físicoquímicas registradas en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel durante cuatro niveles de agua.

[Anexo 3](#). Análisis estadísticos.

[Anexo 3A](#). Variables físicoquímicas del agua.

[Anexo 3A1](#). Prueba de Wilcoxon y Similaridad de Bray-Curtis para las variables físicoquímicas en el tiempo.

[Anexo 3A2](#). Prueba de Wilcoxon y Similaridad de Bray-Curtis para las variables físicoquímicas en el espacio.

[Anexo 3B](#). Abundancia (n) y Biomasa (g).

[Anexo 3B1](#). Prueba de Wilcoxon y Similaridad de Bray-Curtis para la abundancia y la biomasa en el tiempo.

[Anexo 3B2](#). Prueba de Wilcoxon y Similaridad de Bray-Curtis para la abundancia y la biomasa en el espacio.

[Anexo 3C](#). Estructura del ensamblaje íctico: riqueza de especies e índices de diversidad.

[Anexo 3C1](#). Prueba de Wilcoxon y Similaridad de Bray-Curtis para la riqueza en el tiempo.

[Anexo 3C2](#). Pruebas de Wilcoxon y Similaridad de Bray-Curtis para la riqueza en el espacio.

[Anexo 3C3](#). Valores medios de los índices de diversidad

[Anexo 3C4](#). Prueba de Wilcoxon y Similaridad de Bray-Curtis para los índices de diversidad en el tiempo.

[Anexo 3C5](#). Prueba de Wilcoxon y Similaridad de Bray-Curtis para los índices de diversidad en el espacio.

[Anexo 4A](#). Registros de abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) para las especies colectadas.

[Anexo 4A1](#). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en Quebrada Quebradona durante las campañas correspondientes al nivel de aguas bajas.

[Anexo 4A2](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en Quebrada Quebradona durante las campañas correspondientes al nivel de aguas altas.

[Anexo 4A3](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en Quebrada Quebradona durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en ascenso.

[Anexo 4A4](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en Quebrada Quebradona durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en descenso.

[Anexo 4A5](#) (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Hoyo los Bagres durante las campañas correspondientes al nivel de aguas bajas.

[Anexo 4A6](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Hoyo los Bagres durante las campañas correspondientes al nivel de aguas altas.

[Anexo 4A7](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Hoyo los Bagres durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en ascenso.

[Anexo 4A8](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Hoyo los Bagres durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en descenso.

[Anexo 4A9](#). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillitas (Escobillas Nueva) durante las campañas correspondientes al nivel de aguas bajas.

[Anexo 4A10](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillitas (Escobillas Nueva) durante las campañas correspondientes al nivel de aguas altas.

[Anexo 4A11](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillitas (Escobillas Nueva) durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en ascenso

[Anexo 4A12](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillitas (Escobillas Nueva) durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en descenso.

[Anexo 4A13](#). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillas (Escobillas Vieja) durante las campañas correspondientes al nivel de aguas bajas.

[Anexo 4A14](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillas (Escobillas Vieja) durante las campañas correspondientes al nivel de aguas altas.

[Anexo 4A15](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillas (Escobillas Vieja) durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en ascenso.

[Anexo 4A16](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillas (Escobillas Vieja) durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en descenso.

[Anexo 4A17](#). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Playa Blanca durante las campañas correspondientes al nivel de aguas bajas.

[Anexo 4A18](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Playa Blanca durante las campañas correspondientes al nivel de aguas altas.

[Anexo 4A19](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Playa Blanca durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en ascenso.

[Anexo 4A20](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Playa Blanca durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en descenso.

[Anexo 4A21](#). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en Caño Grande durante las campañas correspondientes al nivel de aguas bajas.

[Anexo 4A22](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en el Sector de Caño Grande durante las campañas correspondientes al nivel de aguas altas.

[Anexo 4A23](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en el Sector de Caño Grande durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en ascenso.

[Anexo 4A24](#). (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en el Sector de Caño Grande durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en descenso.

[Anexo 4B](#). Tabla 18. Abundancia numérica (n) y relativa (%) de los individuos capturados por especie durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel.

[Anexo 4C](#). Abundancia numérica (n) y relativa (%) de los individuos capturados por especie en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.

[Anexo 5](#). Representación gráfica de la tendencia de interacción en la escala tiempo-espacio en las capturas registradas en seis sectores del SCA.

[Anexo 6](#). Cuadro comparativo de las especies reportadas para el Sistema Cenagoso de Ayapel en los períodos 2004-2005 y 2008-2009.

[Anexo 7](#). Listados de especies de fito y zooplancton, plantas acuáticas, fauna bentónica y aves registradas en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

[Anexo 7A](#). Especies Fitoplanctónicas colectados en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

[Anexo 7B](#). Especies Zooplanctónicas colectadas en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

[Anexo 7C](#). Especies de Plantas acuáticas reportadas en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

[Anexo 7D](#). Especies de fauna bentónica reportadas en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

[Anexo 7E](#). Avifauna reportada para el Sistema Cenagoso de Ayapel.

[Anexo 8](#). Biomasa total obtenida y desembarcos en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

[Anexo 9](#). Matriz de composición de dietas.

[Anexo 10](#). Matriz de Impacto Trófico Mixto del modelo Ecopatha para el Sistema Cenagoso de Ayapel.

[Anexo 11](#). Matriz de simulación de impacto trófico ocasionado por *Oreochromis niloticus*

[Anexo 12](#). Nivel de correlaciones entre los grupos funcionales del modelo para el Sistema Cenagoso de Ayapel

[Anexo 13](#). Registros de producción pesquera ($t \text{ año}^{-1}$) para el Sistema Cenagoso de Ayapel entre el 2007 y 2009 y nivel trófico de las especies tradicionales más representativas. Tomado de CCI-MRD 2008-2009.

Interacciones tróficas y productividad íctica en el sistema cenagoso de Ayapel, Córdoba Colombia

MSc Carlos Mario Marín Avendaño
Candidato a Doctor en Ingeniería

RESUMEN

Con el propósito de identificar la relación entre las interacciones tróficas y la productividad asociada a la ictiofauna en el Sistema Cenagoso de Ayapel (SCA) ubicado al norte de Colombia, entre enero de 2008 y noviembre de 2009 se realizaron nueve campañas en diferentes momentos del ciclo hidrológico cubriendo dos pulsos de inundación en seis sitios. En la parte I se evaluó el efecto del pulso de inundación sobre la estructura del ensamblaje íctico. Al igual que para los planos de inundación tropicales, se evidenció una variación temporal significativa toda vez que la fluctuación en el nivel del agua afectó significativamente la estructura del ensamblaje íctico en cuanto la riqueza de especies, biomasa, diversidad y dominancia. Espacialmente no se establecieron diferencias significativas en la estructura del ensamblaje de peces que habita y/o interactúa con la vegetación acuática litoral corroborando la importancia de este biotopo en la conservación y mantenimiento del recurso íctico. En la parte II, mediante un modelo trófico conformado por 50 grupos funcionales en los que se incluyeron 45 especies ícticas, se representó por primera vez, la estructura y funcionamiento del Sistema con un nivel de consistencia y certidumbre adecuadas. Los resultados de la modelación permiten inferir que el SCA es un ambiente productivo y en crecimiento, con cierto nivel de estabilidad que le permite enfrentar las perturbaciones externas y donde las fuentes primarias de energía representadas por las cadenas del pastoreo y del detrito tienen un efecto en la dinámica trófica del sistema regulada por un control ejercido por algunos depredadores como “otros carnívoros”, *Hoplias malabaricus*, mamíferos y *Ctenolucius hujeta* y por el detrito (*bottom-up*).

Palabras clave: Sistema Cenagoso de Ayapel, plano inundable, Ecopath, Modelo de Red trófica, Ensamblaje de peces, vegetación acuática, Estructura y funcionamiento del ecosistema.

ABSTRACT

In order to identify the relationship between trophic interactions and productivity associated with the ichthyofauna of Ayapel Swamp System (ASS) located in northern Colombia, between January 2008 and November 2009, nine campaigns at different times of the hydrological cycle pulses covering two flooding in six sites.

In part I we assessed the effect of the flood pulse on fish assemblage structure. As for tropical floodplain, it showed a significant temporal variation given that the variation in water level significantly affects the assemblage structure of fishes in species richness, biomass, diversity and dominance. Spatially no significant differences were established in the assemblage structure of fishes inhabiting and/or interacting with coastal aquatic vegetation corroborating the importance of this biotope in the conservation and maintenance of the fishery resource.

In Part II, through a preliminary trophic model, consisting of 50 functional groups which included 45 fish species, was first represented the structure and functioning of the system with a level of consistency and certainty appropriate.

The modeling results allow to infer that the Ayapel swamp is a productive and growing system, with a certain level of stability that allows you to confront external disturbances where primary energy sources represented by chains grazing and detritus have an effect on the trophic dynamics regulated by a mixed control exerted by some predators as "other carnivores", *Hoplias malabaricus*, mammals and *Ctenolucius hujeta* (*top-down*) and detritus (*bottom-up*).

Keywords: Ayapel Swamp System, Floodplain, Ecopath, Trophic network model, Fish Assemblage, Aquatic vegetation, Ecosystem structure and functioning.

1. INTRODUCCIÓN

Como resultado de la importancia de los recursos pesqueros en la economía mundial donde la pesca y sus productos pesqueros constituyen una fuente importante de ingresos y un medio de sustento para millones de personas en todo el mundo, los estudios de la estructura de las comunidades acuáticas continentales cobran más relevancia toda vez que el total de la producción mundial de la pesca en aguas continentales ha aumentado de forma espectacular desde mediados de la década de 2000 (FAO, 2008, 2010, 2012).

De igual forma, estudiar la dinámica de las comunidades de peces que habitan estos ambientes es importante, dada la fuerte presión que se ejerce sobre estos ecosistemas y la biota que albergan, más aún en un país como Colombia donde la tendencia a la disminución en la producción pesquera marítima como continental es un denominador común. Es importante resaltar como en aguas interiores de la región Caribe que cuenta con una gran riqueza en humedales y contiene el 82% de las ciénagas del país la situación histórica de disminución de sus recursos es dramática (Aguilera, 2011a, b). Mientras en 1974-1976 las cuencas de los ríos Magdalena, Cauca y San Jorge producían alrededor de 75000 toneladas métricas anuales en estas mismas cuencas se presentaron desembarcos totales de 20221 TM en el 2010 (INDERENA-FAO, 1978; MADR-IICA, 2012).

Además de atributos primarios como la composición, entendida como identidad y variedad de elementos, y de la estructura u organización física del sistema o de las comunidades entendida como complejidad de hábitats, abundancias relativas de especies, distribución, etc., en las investigaciones se consideran condiciones abióticas interdependientes con las asociaciones que si bien permiten hacer “descripciones” acerca de los ecosistemas acuáticos, estos no contribuyen en mucho a entender los procesos y mecanismos de cómo operan estos sistemas. Florin (1994) propone que resulta más útil centrarse en procesos y mecanismos de control que en la descripción de tipologías.

En este sentido, si la única forma de entender un sistema es separarlo en partes, sacrificando de esta forma propiedades importantes del todo, entonces nunca se le podrá entender verdaderamente (Jørgensen *et al.*, 1992).

Son tantos los impactos generados a partir del mal uso de los sistemas cenagosos, que además de las metodologías empleadas para definir la comunidad, caracterizar la composición de especies e identificar ciertos patrones de variación, se requiere por igual, avanzar en el estudio de los procesos y mecanismos de control bajo un enfoque ecosistémico que permita entender la dinámica operativa de estos sistemas, hábitat de una rica biodiversidad de flora y

fauna que tienen un valor económico importante, ya que generan bienestar e ingresos a las poblaciones que se benefician directamente de ellos.

Toda vez que mediante la suma de los detalles reduccionistas del análisis tradicional de sistemas no se puede llegar a la comprensión del sistema total, para propósitos de la gestión ambiental, los ecosistemas deben ser comprendidos como sistemas complejos donde el conjunto del sistema es más que la suma de las partes (Jørgensen & Müller, 2000). Por tanto, una falta de conocimiento sobre la estructura y funcionamiento de los sistemas cenagosos conducirá muy probablemente a una deficiente aplicación de estrategias de planeación y manejo con repercusiones trascendentales en la conservación del estado ecológico de estos sistemas complejos y dinámicos.

En la presente tesis se emplearon dos enfoques complementarios como estrategia metodológica para evaluar la importancia del ensamblaje íctico en el estudio del Sistema Cenagoso de Ayapel (SCA), localizado en la planicie de inundación del río San Jorge en el norte de Colombia.

Como un primer paso en la caracterización del ensamblaje íctico en la escala tiempo-espacio, se exploraron métodos cuantitativos por medio de metodologías matemáticas y estadísticas. Posteriormente, en procura de lograr un mejor entendimiento de este sistema acuático se optó por una aproximación a la dinámica trófica del ecosistema y se utilizó la modelación ecológica para construir redes tróficas que permitieran visualizar las interacciones y los flujos de nutrientes y energía a través de una caracterización cuantitativa y cualitativa de las relaciones que existen entre todos sus componentes o especies.

De acuerdo con Fragoso *et al.* (2009), la modelación ecológica es una herramienta que cuantifica mejor los procesos al punto de identificar y verificar interacciones y conectividades entre los organismos y las variables químicas y físicas así como la dinámica y estado del sistema, además de considerar las condiciones prevalecientes en el sistema las cuales cumplen un papel importante en la sobrevivencia de los organismos y/o comunidades cuando enfrentan cambios fuertes en las condiciones externas o internas.

No obstante las controversias y discrepancias generadas alrededor del modelo propuesto por Lindeman para explicar las relaciones en el uso de la energía dentro de la comunidad, la inclusión de una amplia variedad de conceptos ecológicos, como biodiversidad, historia de vida, dinámica poblacional, condiciones ambientales y disponibilidad de recursos, entre otros aspectos, ha permitido que la evolución de la teoría de la dinámica trófica en su intento por describir la verdadera complejidad y conectividad entre las especies que actúan como presas o depredadores dentro de un ecosistema desplace la ecología a un aspecto más dinámico de los ecosistemas, superando la dificultad de simplificar los ecosistemas sin sacrificar la información esencial y percibiendo igualmente la

complementariedad de funciones disipadoras y productivas inherentes a la estructura trófica (Boror *et al.*, 2005; Burns, 1989; Lindeman, 1942; Montoya *et al.*, 2006; Polis, 1999; Polis & Strong, 1996; Polis *et al.*, 2000).

2. MARCO TEÓRICO

2.1. Humedales: definición, distribución e importancia

Dentro de la expresión humedal, definida en 1971 en la convención Ramsar (Convención relativa a los humedales de importancia internacional, especialmente como hábitat de aves acuáticas), se pueden considerar todos aquellos ecosistemas cuyo componente fundamental es el agua, en torno a la cual se forman ambientes intermedios que varían entre permanentemente inundados y normalmente secos y en los que se incluyen todos los niveles de diversidad biológica que allí se pueda sustentar. Una característica importante de estos ecosistemas es el hecho de que el agua permanece transitoriamente estancada (Junk *et al.*, 1989; Neiff, 1999; Welcomme, 1992b).

Estas zonas húmedas que regulan el equilibrio de los ecosistemas en nuestro planeta, existen en todos los continentes, con excepción de la Antártida y en todos los tipos de climas, desde los trópicos hasta las tundras (Mitsch *et al.*, 1994). Con una extensión de 0,85 millones de km², el 38% del área total de humedales del mundo, los humedales continentales tienen su mayor cobertura en las grandes cuencas hidrográficas en el área tropical y subtropical, (Mitsch *et al.*, 1994; Neiff *et al.*, 1994).

A diferencia de los humedales de anegamiento, en los que el agua que empapa el suelo proviene de lluvias locales, las llanuras o planicies de inundación fluviales son áreas que periódicamente se inundan por el sobre flujo lateral de ríos o bien por la precipitación directa sobre la cuenca de drenaje, dando como resultado un ambiente fisicoquímico cambiante, lo que a su vez provoca adaptaciones morfológicas, anatómicas, fisiológicas o ecológicas de la biota allí presente (Junk *et al.*, 1989; Neiff, 1996).

Con producciones que alcanzan entre 10 y 20 t ha⁻¹ año⁻¹, los humedales son reconocidos como ambientes altamente productivos (Neiff, 1996). Su importancia y necesidad de conservación de estos ambientes acuáticos, se miden no sólo por su capacidad de asegurar una provisión constante de agua potable sino también por sus características biológicas en términos de diversidad y por los servicios ambientales que ellos prestan y que podrían cuantificarse a futuro en términos económicos.

Además de constituirse en un ecosistema importante por su flora y fauna los humedales regulando el ciclo hídrico superficial y de acuíferos al almacenar y liberar lentamente las aguas acumuladas durante las épocas de fuertes lluvias o de crecidas de ríos y durante los períodos de sequía. Servicios ambientales igualmente importantes los constituyen la estabilización del microclima, la regulación del ciclo de nutrientes, la retención de bióxido de carbono, sedimentos y sustancias tóxicas, el transporte, ecoturismo, recreación, educación ambiental e investigación científica.

Es necesario resaltar igualmente el papel que representa la pesca, uno de los productos más importantes que brindan los humedales, en la economía y supervivencia de los pobladores regionales, más aún cuando se estima que dos tercios de los peces que se pescan comercialmente en el mundo pasan al menos una parte de su ciclo de vida en los humedales (Tabilo-Valdivieso, 2003). Una situación similar se ha registrado igualmente para los planos inundables de la región Neotropical y la cuenca del Río Magdalena en la que cerca del 20% de su ictiofauna depende principalmente de la conservación y protección de estos ambientes (Araújo-Lima *et al.* 1995; IRB-AVH, 1988; Lowe-McConnell, 1987; MADR-CCI, 2011; Petrere Jr., 1978).

2.2. Planicies de inundación y Ciénagas

Las planicies de inundación, reconocibles como mosaicos de ecosistemas altamente dinámicos, de bordes lábiles, donde la estabilidad y la diversidad están condicionadas primariamente por la hidrología y los flujos de materiales, son típicos de las grandes llanuras interiores del continente. Estos ambientes lacustres poseen áreas de miles de kilómetros cuadrados y adquieren especial interés para la comprensión biogeográfica y limnológica de la región Neotropical (Mitsch & Gosselink, 1986; Neiff, 1999; Neiff *et al.*, 1994).

En Colombia, las planicies de inundación son reconocidas regionalmente como “ciénagas” (Ramírez & Viña, 1998). Estos sistemas acuáticos de aguas lentas, asociados las planicies de inundación tanto al interior de los continentes como en las zonas costeras, se definen como cuerpos de agua poco profundos conectados a un río que usualmente no sobrepasan los seis metros, se localizan a una altitud inferior a 1000 m.s.n.m., poseen una temperatura superior a los 25 °C y presentan cambios importantes durante los ciclos de inundación y sequía, lo cual hace que su morfología (área, forma, profundidad) varíe a lo largo del año (Asprilla *et al.*, 1998; Roldán, 1992; Valderrama, 1984; Welcomme, 1979).

De acuerdo con Arias (1985), existen cuatro tipos principales de ciénagas asociadas a los ríos: las primarias conectadas directamente con el río a través de

un canal, las que conforman un racimo o rosario de ciénagas conectadas a la ciénaga primaria, las primarias conectadas indirectamente al río a través de canales secundarios y las aisladas o sin conexión con el río.

En la actualidad Colombia posee cerca de 20.252.500 hectáreas de humedales, 17,48% del territorio continental, entre los cuales el 52% son ciénagas, lo que las sitúa como el principal sistema léntico del país, y donde se destaca el complejo cenagoso del río Magdalena con más de 320000 ha (Arias, 1985; MADR-CCI, 2011).

2.3. Valoración de las ciénagas

Consideradas durante mucho tiempo como tierras marginales e insalubres que debían drenarse o ser “recuperadas” para ampliar la frontera agrícola y mejorar las condiciones sanitarias, estos ambientes cenagosos han cobrado importancia gracias al avance del conocimiento que ha permitido establecer su alto “potencial productivo e importancia socioeconómica” incluyéndolas dentro de las áreas más productivas del mundo (Moreno & Fonseca, 1987).

Los servicios ambientales o “*funciones*” derivados de la existencia misma del cuerpo de agua, los bienes materiales producidos en el ecosistema o “*productos*”, las propiedades intangibles o “*atributos*” característicos del humedal y en particular los niveles de biodiversidad y el valor cultural, histórico y simbólico del ambiente, son criterios que se han definido para valorar estos ambientes (Dugan, 1992; Maltby, 1991; Naranjo *et al.*, 1999; Samper *et al.*, 1993).

Dicha valoración, enfocada desde el punto de vista social, identifica las ciénagas como la base de sistemas productivos y socioculturales regionales donde economías extractivas basadas en el uso de muchas especies a través de la pesca artesanal, la caza y la recolección, van acompañadas de actividades agrícolas y de pastoreo en las áreas que permanecen secas durante las épocas de estiaje, (Aguilera, 2009; Aguirre *et al.*, 2005; CVS, 2007).

Es en virtud de su funcionalidad ambiental, estos ambientes lacustres de agua dulce asociados a grandes ríos, ricos en biodiversidad, útiles para el bienestar y desarrollo de la sociedad, se identifican como Ecosistemas Estratégicos al ofrecer al hombre beneficios bien sea por su uso directo, servicios o productos (Arias, 1985; Bó & Malvárez, 1999; Naiman *et al.*, 1995; Neiff, 1999).

2.4. Ciénagas y pesca

La incorporación periódica de nutrientes durante la estación de lluvias procedentes de la dilución y lavado de rocas y de la degradación de materiales orgánicos de origen animal y vegetal autóctonos y transportados por los tributarios hacia los sistemas cenagosos, hacen de estos una despensa de alimento por lo que actúan como hábitats temporales y/o permanentes para el desarrollo y cría de larvas y juveniles de muchas especies ícticas (Jiménez-Segura *et al.*, 2010).

Además de albergar en sus etapas de crianza, una gran cantidad de especies ícticas comerciales provenientes de las cuencas con las que interactúan, las ciénagas podrían producir hasta 250 kg de carne de pescado por hectárea, sustentando un recurso que se constituye en una oferta pesquera importante para el soporte de las comunidades asentadas en sus alrededores (Aguilera, 2009, 2011a, b; Moreno & Fonseca, 1987).

De acuerdo con la información reportada por el Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural (MADR) en convenio con la Corporación Colombia Internacional (CCI) (2009a), la pesca en cuenca del Magdalena aportó el 50.9% al total de la producción pesquera continental del país (22927 t) superando los aportes de las cuencas del Amazonas (34.9%), Atrato (8.5%), Orinoco (4.7%) y Sinú (1.1%). Los registros de volúmenes captura continental en el 2009 muestran como el cerca del 49.2% de la ictiofauna de la cuenca del río Magdalena procede de la depresión Momposina (38.1%) y las ciénagas de Zapatosa (7.8%) y Ayapel (3.4%) (MADR-CCI, 2009a). Lo anterior es un indicador claro de cómo un alto porcentaje de la producción pesquera nacional depende principalmente de la conservación y protección de estos ambientes (Valderrama & Zárate 1989).

Los aportes de 5734.7 t de pescado procedentes de los planos inundables de la cuenca del Magdalena pone de relieve la importancia de estos sistemas en la dieta del pueblo colombiano donde especies como el bocachico (*Prochilodus magdalenae*), el bagre rayado o bagre tigre (*Pseudoplatystoma magdaleniatum*), la tilapia nilótica o mojarra lora (*Oreochromis niloticus*), el nicuro (*Pimelodus blochii*) y el blanquillo (*Sorubim cuspicaudus*), entre otras son de gran importancia social y económica (MADR-CCI, 2009a).

2.5. Problemática

En la actualidad los humedales se encuentran sometidos a una intervención antrópica intensa y creciente. La apropiación ilegal de sus contornos para asentamientos urbanos, la expansión de las fronteras agropecuarias, el desarrollo agroindustrial y minero son, entre otros, algunos de los factores que conducen a

un deterioro acelerado de los mismos (Restrepo, 2005b; Restrepo-Angel, 2005, Roldán, 1992; Travieso-Bello *et al.*, 2005).

Sumado a lo anterior, la contaminación de los cuerpos de agua producto de las descargas domésticas e industriales, la deforestación y la fuerte presión que se ejerce sobre el recurso pesquero agravada por el empleo de prácticas inapropiadas de captura en una cuenca como la del Magdalena donde aproximadamente 15000 familias derivan su sustento exclusivamente de la pesca, inciden negativamente sobre la oferta íctica de estos ambientes (Aguilera, 2009; CVS-CIA, 1990; MADR-CCI, 2011).

Herrera-Arango *et al.* (2008) señalan como pese a la existencia de herramientas legales y jurídicas para mitigar los impactos ambientales sobre los humedales y para implementar la gestión del recurso, el problema del deterioro y afectación a estos ecosistemas va en aumento. Esta situación, de acuerdo con los mismos autores, evidencia la ineffectividad en la aplicación y validación de la normatividad con respecto al uso, manejo y conservación de los humedales colombianos, y da cuenta de la escasez, dispersión y/ poca difusión de la información existente sobre el estado real de estos ecosistemas y las estrategias de gestión procedentes para su rehabilitación, protección y/o conservación.

2.6. Estudios limnológicos

En una revisión parcial sobre 150 trabajos realizados en 86 sistemas de las llanuras inundables colombianas realizada por Montoya & Aguirre (2009), en el que se destaca el predominio de los estudios ícticos enfocados en el reconocimiento, evaluación, diagnóstico y perspectivas de desarrollo del recurso pesquero en respuesta muy probablemente, a la importancia que representa la pesca para un gran sector de la población colombiana asentada en las zonas de influencia de las ciénagas y que derivan su sustento de esta actividad, los autores ponen en evidencia como el conocimiento ecológico de estos ecosistemas en nuestro país es aún incipiente.

No obstante, si bien pocas, existen investigaciones en las que se enfatiza en la importancia de la conectividad entre un sistema léntico y el río como factor modelador del ensamblaje íctico, en la influencia de la temporalidad climática en la aparición de las especies migradoras o en la asociación de especies ícticas de acuerdo a su función trófica y en el impacto generado por el desarrollo hidroeléctrico sobre las poblaciones de peces en las planicies inundables o por la introducción de especies exóticas sobre la comunidad de peces y las pesquerías (Aguirre *et al.*, 2005; Arango, 2005; Arango *et al.*, 2008; Caraballo, 2009; Leal-Flórez, 2007; MADR-CCI, 2008c; Ríos, 2006; Victoria & García, 1983).

2.7. Sistema Cenagoso de Ayapel (SCA). Recurso pesquero. Problemática

La llanura aluvial del río San Jorge presenta algunos sistemas lagunares de agua dulce, entre estos el complejo cenagoso de Ayapel el cual además de cumplir una función ecológica importante al actuar como agente regulador de inundaciones y sostener una rica diversidad de flora y fauna, es reconocido como un reservorio íctico dado el papel que cumple como sitio de cría, alimentación y reproducción para numerosas poblaciones de peces y como un centro de abastecimiento de pescado en la región debido a su productividad pesquera (Aguirre *et al.*, 2005; Aguilera, 2009, 2011a; MADR-CCI, 2008d, 2009b, 2011; Jiménez-Segura *et al.*, 2010).

Ambientalmente, el SCA posee una riqueza de biotopos que además de suministrar alimentos constituyen potencialidades económicas que manejadas de manera sostenible pueden contribuir con el bienestar de la comunidad que habita en sus alrededores (Aguilera, 2009; CVS, 2007).

En el municipio de Ayapel donde se registra un alto porcentaje de la población con necesidades básicas insatisfechas y donde las alternativas de trabajo son muy escasas, la explotación artesanal del recurso pesquero se constituye en una oferta de proteína alimenticia y ocupa un renglón muy importante en la economía local, regional y nacional al influir positivamente en las diferentes etapas de la cadena del sector pesquero y beneficiar a pescadores, comercializadores y transportadores (Aguilera, 2009; CVS, 2007; MADR-CCI, 2008d, 2009b).

Si bien cerca del 60% de la población Ayapelense se beneficia de los recursos que genera la actividad pesquera, esta riqueza no es inagotable y durante la última década, se han registrado descensos considerables en los volúmenes de captura (90.9%) que pasaron de 4.355 ton de pescado movilizadas en el 2000 a solo 397.8 ton desembarcadas en el 2009 (Aguilera, 2009; INCODER-CCI, 2007).

El incremento en el esfuerzo de captura al realizar faenas durante todo el ciclo anual sin observar las normas de veda y excediéndose en las cuotas permitidas por las entidades reguladoras y de control, la captura de ejemplares de tallas mínimas de menos de 25 cm de longitud, el uso indiscriminado de artes y aparejos de pesca ilegales *como* trasmallos de gran tamaño y con un luz de malla de un centímetro y la aplicación de sustancias tóxicas como el barbasco contribuirían a explicar en parte, la disminución en las capturas en el sistema (Aguilera, 2009; MADR-CCI, 2009b, 2010b).

No obstante, la drástica reducción en el recurso pesquero en el SCA, se constituye en una condición catastrófica no solo desde el punto de vista biológico sino también en lo atinente a la economía y alimentación de los habitantes de la región que obedece en gran parte, al efecto de una serie de factores que en conjunto constituyen una problemática ambiental seria que enfrenta el sistema y

entre los que se incluyen: la deforestación de extensas áreas especialmente en la región litoral del sistema, la alteración de la dinámica hídrica natural por la construcción de muros de contención como jarillones y canales para la desecación y posterior apropiación de terrenos de las orillas, la degradación de los suelos resultado de la potrerización y el establecimiento intensivo de actividades como la minería, agricultura y ganadería, los aportes de materia orgánica y de nutrientes, el vertimiento de sustancias tóxicas como combustibles y metales pesados y la contaminación constante y creciente del agua por la disposición inadecuada de residuos líquidos y sólidos (Aguilera, 2009; CVS, 2007).

En un sistema cenagoso como el de Ayapel, donde el 59% de las especies reportadas son de valor comercial, se han registrado, durante la última década, descensos preocupantes en los volúmenes de captura ante la fuerte presión que se ejerce sobre el recurso pesquero y el progresivo deterioro ambiental de sus hábitats (INCODER-CCI, 2007).

La extinción de peces de gran tamaño como el sábalo (*Tarpon atlanticus*) y la dramática declinación en las capturas de especies otrora abundantes como la picuda o rubio (*Salminus affinis*) y la dorada (*Brycon moorei*) son un claro reflejo del deterioro progresivo de sus hábitats (Aguilera, 2009; CVS, 2007; CVS-CIA, 1990; Zarate & Cubides, 1977).

La disminución en las capturas de especies migratorias de importancia económica como el bagre rayado o tigre (*Pseudoplatystoma magdaleniatum*), el bocachico (*Prochilodus magdalenae*) y el nicuro (*Pimelodus blochii*) entre otras, ha traído como consecuencia un incremento en la presión sobre especies abundantes que hacían parte de la dieta de los pescadores, carecían de valor comercial y eran descartadas en las pesquerías como el moncholo (*Hoplias malabaricus*), la mojarra amarilla (*Caquetaia kraussii*), el comelón (*Leporinus muyscorum*), el viejito, pincho o yalúa (*Cyphocharax magdalenae*), agujeta (*Ctenolucius hujeta*), la mayupa (*Apteronotus marie*) y la raya (*Potamotrygon magdalenae*) (MADR-CCI, 2008b, 2009a, 2010a, c, d; Mojica, 2002).

Prochilodus magdalenae con 233.6 t, *L. muyscorum* con 197.4 t y *Cyphocharax magdalenae* con 139,5 t se destacaron como las especies más importante en las pesquerías del SCA en el período 2007-2009 y junto con *P. magdaleniatum*, *P. blochii*, *Plagioscion magdalenae* y *O. niloticus* representaron el 81.2% del total de las capturas reportadas durante este período (Figura 1).

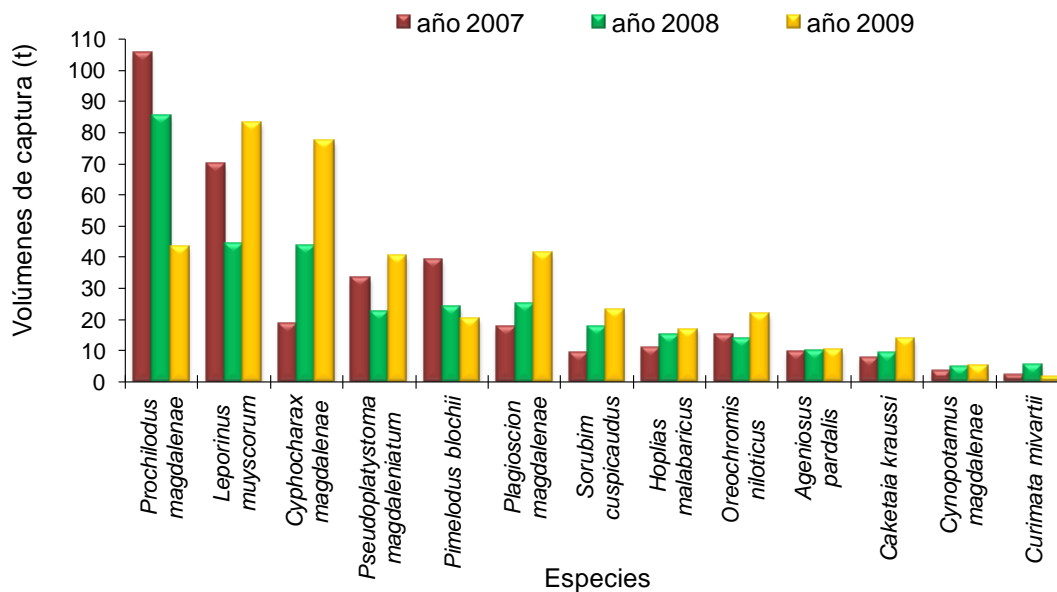


Figura 1. Volúmenes de captura (t) de las especies más representativas en el Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período 2007-2009

En la Figura 1, donde se muestra cómo los desembarcos para las tres especies más representativas en el período 2007-2009 presentaron fuertes variaciones, se destaca el marcado contraste entre las capturas de *Prochilodus magdalenae* que disminuyeron en un 59,1% al pasar de 105.2 t registradas en el 2007 a 43.0 t en el 2009 con el incremento de 3.3 veces en los volúmenes de pesca de *Cyphocharax magdalenae* al pasar de 181.6 t a 772.5 t. Igualmente, es importante resaltar el crecimiento en las capturas de *Oreochromis niloticus*, especie africana introducida al país en la década de los 90, equivalente al 45,4% cuando sus capturas pasaron de 14.9 t a 21,8 t.

No obstante la baja calidad nutricional del detrito en el SCA, *Prochilodus magdalenae*, *L. muyscorum* y *Cyphocharax magdalenae*, especies altamente especializadas que utilizan los sedimentos para satisfacer sus requerimientos alimentarios básicos, representaron el 52.4% de las capturas en los años 2007,2008 y 2009 (Aguirre *et al.*, 2005; MADR-CCI, 2008a, b, d, 2009a, b, 2010a; Ramírez & Noreña, 2004; Rúa, 2009).

Los aportes importantes de biomasa a las pesquerías del SCA estarían confirmando la importancia de estas especies muy productivas, con hábitos detritívoros, en los ambientes lagunares localizados en los planos inundables de ríos neotropicales (Araújo-Lima *et al.*, 1995; Lowe-McConnell, 1987; Ríos, 2006; Welcomme, 1985).

2.8. Aproximación al conocimiento

Cambios en las características ecológicas de estos ecosistemas, entendidas como la suma de los componentes biológicos, físicos y químicos y de sus interacciones, por procesos distintos a las variaciones naturales redundan en la degradación de dichos procesos y en última instancia en la desarticulación del funcionamiento ecológico, biológico e hidrológico del sistema.

De otra parte, las interacciones tróficas y los flujos de biomasa juegan un papel importante en los procesos estructurales y funcionales de los ecosistemas acuáticos, sistemas abiertos que experimentan entradas y salidas constantes de materia y energía, las cuales son utilizadas y transformadas por la biota a través de los diferentes procesos biológicos (Odum, 1995; Begon *et al.*, 1997).

Históricamente utilizadas para comprender la función y estructura trófica de las comunidades en los ambientes en los cuales se encuentran, las redes tróficas permiten determinar el papel de las especies dentro de los procesos del ecosistema toda vez que la producción, y descomposición de la materia orgánica, involucran aspectos relacionados con la productividad del sistema y cambios en la estructura de las comunidades lo cual implica que dentro de los ecosistemas se presenten flujos de nutrientes y energía a través de las cadenas alimentarias (Lindeman, 1942). De ahí la importancia de entender bien las interacciones tróficas al estudiar un sistema.

No obstante, en la actualidad no es suficiente abordar un problema a nivel poblacional o de una comunidad, es necesario un enfoque ecosistémico, que considere los procesos y el conjunto de componentes (bióticos y abióticos) en su totalidad y sus respuestas ante fenómenos externos (Espinosa-Tenorio, 2004).

2.9. Modelación ecológica

Los modelos conceptuales hasta ahora propuestos hacen énfasis en que la dinámica de la inundación es la fuerza modeladora responsable en gran medida de la organización biótica, de su productividad e interacciones en los sistemas de las planicies de inundación (Junk *et al.*, 1989; Neiff, 1999).

A diferencia del enfoque tradicional abordado en el estudio ecológico de los ecosistemas acuáticos para establecer su importancia estructural a partir de sus atributos primarios, otra aproximación al entendimiento más funcional y dinámico de estos ambientes implica el uso de la hidrología, ecología e hidrodinámica para verificar como las comunidades se relacionan con el medio físico, con la cantidad de agua, con su movimiento y como el sistema responde a agentes directos e

indirectos, naturales y antrópicos, y como se conecta con otros sistemas (Fragoso Jr. *et al.*, 2009; Granado, 1996).

De acuerdo con Fragoso Jr. *et al.*, (2009) una integración de esta aproximación a los ecosistemas es posible a través de la modelación matemática aplicada donde los modelos se constituyen en una herramienta adecuada para integrar, sintetizar y analizar datos, así como también para simular y predecir condiciones o estados probables del ecosistema y de sus componentes bióticos.

Por tal motivo los modelos representan una buena alternativa para realizar una evaluación integrada de estos sistemas toda vez que tienen una aproximación más interdisciplinaria y sistemática pudiendo generar una información más fiel de lo que ocurre en ellos (Fragoso Jr. *et al.*, 2009).

Los modelos ambientales, basados en algoritmos matemáticos, utilizados para construir modelos ecológicos de flujos tróficos, consideran en su estructura conceptual procesos relacionados con la biota del sistema al intentar reproducir los procesos relacionados con la cadena alimentaria y de esta forma evaluar la dinámica de los organismos y su influencia en aspectos físicoquímicos del ambiente ofreciendo una mejor aproximación de cómo actúan los recursos y de cómo coexisten (Fragoso Jr. *et al.*, 2009).

No obstante las ventajas que representa al simular interacciones en los sistemas mediante la modelación al permitir: 1) identificar y entender las propiedades del sistema, 2) revelar vacíos en nuestro conocimiento, 3) establecer las prioridades de investigación que pueden revelar las propiedades del sistema a partir de hipótesis generadas por el propio modelo y 4) ofrecer resultados que se pueden comparar con observaciones *in situ* o experimentales y que pueden igualmente servir de base para preguntas de interés científico, es importante tener en consideración que no siempre los modelos reflejan las propiedades reales de los ecosistemas en particular, su adaptabilidad y habilidad de reconocer cambios del estado del sistema cuando se someten a fuertes perturbaciones (Fragoso Jr. *et al.*, 2009).

2.10. Modelo Ecopath o análisis de rutas

Desde hace unas décadas los modelos de ecosistemas acuáticos se han convertido en una importante herramienta para conocer su dinámica y estructura en términos de flujos de materia y energía (Fulton *et al.*, 2003; Walters *et al.*, 1997).

El soporte lógico de un sistema informático especializado como el modelo Ecopath, desarrollado para abordar y responder preguntas ecológicas de carácter

básico, se ha implementado para simular los efectos de la pesca y conocer el estado de salud de los ecosistemas (Christensen *et al.*, 2005; Pauly *et al.*, 2000).

El modelo Ecopath propuesto por Polovina (1984a, b), posteriormente modificado y mejorado a lo largo de una serie de versiones, es un enfoque dinámico que opera a través de un balance de masas para estimar la transferencia de energía a través de diferentes niveles tróficos dentro de los ecosistemas permitiendo, además de caracterizar la estructura trófica y funcionalidad de un ecosistema, investigar los cambios en la dinámica de la población durante un período de tiempo determinado, usualmente año, y conocer los atributos de su organización a través del análisis de redes (Christensen *et al.*, 2005; Christensen & Pauly, 1992a, b, 2005; Christensen & Walters, 2004).

Gracias a su adaptabilidad y disponibilidad en internet para su aplicación en la investigación y en la educación, Ecopath se ha utilizado para investigar rutas ecológicas y balances de energía en ecosistemas que van desde zonas templadas hasta climas tropicales incluyendo desde estanques de acuicultura hasta sistemas abiertos i.e. marinos (Munro *et al.*, 2010).

A escala mundial, este modelo ha sido utilizado por más 5733 usuarios registrados en 164 países y con más de 250 publicaciones, siendo la versión más reciente la de Ecopath con Ecosim ver. 6.0.4 (EwE) (Christensen *et al.*, 2005, 2008; Pauly *et al.*, 2000).

Aun cuando la mayoría de los estudios con Ecopath se basan en la gestión de los recursos pesqueros referidos a ambientes marinos, su aplicación en ambientes más susceptibles a los cambios ambientales como los de agua dulce resulta probable dado el papel que cumplen como una fuente importante de recursos alimentarios (FAO, 2010; Pauly *et al.*, 2000).

En este sentido los estudios realizados en ambientes dulceacuícolas son pocos y en general están más enfocados en aspectos relacionados con su estructura y funcionamiento que con el manejo del recurso pesquero (Angelini & Agostinho, 2005b; Angelini *et al.*, 2006a, b, 2010; Fetahi *et al.*, 2011; Gubiani *et al.*, 2011; Morais, 2010; Villanueva *et al.*, 2006b, 2008).

Si bien el software de modelación Ecopath permite el tratamiento de diferentes niveles tróficos como entidades funcionales dentro de los ecosistemas se considera que no es un medio eficaz para modelar un sistema dinámico completo toda vez que no logra explicar totalmente las interacciones de los flujos tróficos en un sistema con interacciones multiespecíficas donde algunas especies presentan un cambio ontogénico en sus patrones de alimentación a través de la cadena alimentaria a medida que crecen (Christensen & Walters, 2005; Pauly *et al.*, 2000; Walters *et al.*, 1997). En un intento para suplir esta deficiencia el software de modelación Ecopath incluye dos rutinas adicionales para realizar análisis ecológicos en el tiempo y en el espacio: Ecosim como versión temporal y

Ecospace como versión espacial: Ecosim y Ecospace (Christensen *et al.*, 2005; Christensen & Walters, 2004).

Mientras con la rutina *Ecosim* se modelan los flujos tróficos y sus interacciones enfocándose principalmente en la dinámica de la biomasa y las consecuencias sobre esta de las interacciones de varias especies dentro del ecosistema, *Ecospace*, incorpora la totalidad de los elementos clave del software de *Ecosim* para modelar los flujos dinámicos dentro de un marco espacial (Christensen & Walters, 2004; Pauly *et al.*, 2000).

Problemas asociados con algunas inconsistencias matemáticas en las ecuaciones básicas, la calidad y cantidad de los datos disponibles, la dificultad de medir algunos de los componentes y procesos en el ecosistema y el no abordar adecuadamente las incertidumbres en cualquiera de los datos o la estructura del modelo tienen un efecto sobre la robustez y confiabilidad del modelo (Christensen & Walters, 2004; Plagányi & Butterworth, 2004).

Así mismo, la obtención de estimados instantáneos relacionados con descriptores tróficos como el nivel de producción primaria y la eficiencia de transferencia entre niveles tróficos que han demostrado ser más sensibles y por lo tanto mejores indicadores que descriptores estructurales, como la biomasa total de peces o índices de diversidad, junto con un marco estructurado de parametrización, la incorporación de un bien balanceado nivel de realismo, una interpretación nueva y original de los términos de interacción predador-presa, y la inclusión de un enfoque Bayesiano (Ecoranger) para incluir la incertidumbre asociada a los parámetros de entrada son fortalezas que hacen de la aplicación del paquete de software Ecopath con Ecosim (EwE) una herramienta que resulta particularmente útil en el estudio de las rutas ecológicas en los ecosistemas (Arias-González *et al.*, 2004; Plagányi & Butterworth, 2004).

3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Durante la última década se han desarrollado diversos estudios tendientes a reconocer y entender el funcionamiento del SCA enfocados en aspectos físicos, químicos y en diversos componentes biológicos (Aguirre *et al.*, 2005; Chalarca, 2008; CVS, 2007; Gallo, 2007; Hernández, 2006, 2011; Jaramillo-Londoño, 2011; Marín, 2007; Molina, 2008; Montoya, 2011; Montoya & Aguirre, 2010; Montoya-López, 2006; Montoya-Moreno & Aguirre-Ramírez, 2009; 2009a,b; Moreno, 2006; Olaya, 2006; Peña, 2008; Poveda, 2007; Restrepo, 2005a; Ríos, 2006; Vélez-Macías, en prensa; Villabona, 2010; Zapata, 2005).

Sin embargo, la información generada en lo concerniente al estado trófico del sistema además de puntual y fragmentada es contradictoria. Opuesto al concepto

generalizado de ambientes altamente productivos planteado por Likens (1975) y Mitsch & Gosselink (1986), Aguirre *et al.* (2005) identificaron el SCA como un ambiente oligotrófico. Restrepo (2005a) aplicando un modelo diseñado por el Centro Panamericano de Ingeniería Sanitaria y Ciencias del Ambiente (CEPIS) para determinar el estado trófico en sistemas lénticos (LACAT = lagos cálidos tropicales) concluyó que el SCA es un sistema eutrófico. Hernández (2006) y Gallo (2007) al evaluar las comunidades de zooplancton y fitoplancton reportaron productividades muy bajas que según las autoras guardan una estrecha relación con una baja disponibilidad de alimento en el sistema. Aguirre-Ramírez (en prensa), al evaluar el papel de los protistas en la producción biológica de este complejo cenagoso estableció que en el sistema se presentan varios estados tróficos durante el ciclo anual, los cuales pueden estar asociados con ambientes que varían de un estado trófico oligoproductivo a uno hiperproductivo.

De otra parte, el recurso pesquero en el SCA representa importantes volúmenes de captura que bien podrían asumirse como un indicador de una productividad primaria alta. No obstante, los registros estadísticos pesqueros parecen contrastar con las bajas densidades de organismos planctónicos reportadas y el poco contenido de materia orgánica encontrado en los sedimentos (Aguirre *et al.*, 2005; Gallo, 2007; Hernández, 2006; Jaramillo-Londoño, 2011; MADR-CCI, 2008d; Rúa, 2009).

Basándose en la abundancia numérica y en el predominio en biomasa de peces omnívoros, Ríos (2006) plantea que el SCA es generoso “en términos de oferta alimentaria” y las bajas densidades reportadas para las comunidades planctónicas podrían estar relacionadas muy probablemente con una alta demanda por parte de depredadores asociados con la ictiofauna.

Ante la posibilidad de que en el SCA sistema se presenten procesos metabólicos intensos que favorezcan una circulación rápida de nutrientes (Aguirre *et al.*, 2005; CVS-CIA, 1990), podría considerarse el hecho de que la materia orgánica se encuentre almacenada en niveles tróficos superiores en este caso los peces.

De otro lado, el SCA constituye un sistema que brinda soporte a la vida de numerosas poblaciones pobres asentadas en sus alrededores y su destrucción sería causa de la creciente pobreza y privación relacionada con una variedad de problemas económicos y sociales (Aguilera, 2009). En este sentido el funcionamiento de un sistema sometido a perturbaciones naturales ocasionadas por el pulso de inundación se vería cada vez más comprometido por el incremento en número y magnitud de intervenciones antrópicas que generarían un deterioro ambiental que se vería reflejado no sólo en el colapso de las pesquerías sino también en la capacidad del sistema para enfrentar un entorno cada vez más alterado (Aguilera, 2011a; Aguirre *et al.*, 2005; CVS, 2007; CVS-CIA, 1990;

Gutiérrez, 2010; INCODER-CCI, 2007; MADR-CCI. 2008d, 2009b,.2010b, 2010c; Mojica *et al.*, 2002; Ramírez & Viña, 1998).

Los estudios relacionados con la ictiofauna del SCA orientados a identificar las especies, cuantificar el recurso pesquero y contribuir con información básica relacionada con aspectos ecológicos y de biología reproductiva y alimentaria de algunas especies llegando incluso a establecer que en el sistema predominan tres categorías tróficas conformadas por especies omnívoras, detritívoras e insectívoras, constituyen una aproximación al conocimiento estructural y funcional de este complejo sistema cenagoso (Aguirre *et al.*, 2005; CVS-CIA, 1990; Ecoestudios, 1989; Montoya-López, 2006; Moreno, 2006; Neiff, 1999; Olaya, 2006; Ramírez & Viña, 1998; Ríos, 2006; Ríos-Pulgarín *et al.*, 2008).

No obstante, la carencia de una caracterización cuantitativa de sus interacciones o relaciones con otras especies y/o componentes del sistema no permite lograr una aproximación a la forma como son utilizados los recursos alimentarios disponibles en el sistema visualizando su capacidad para sustentar una alta biodiversidad en la que se incluye un importante recurso pesquero más aún cuando su productividad presenta variaciones extremas en el ciclo anual (Aguilera, 2009; Aguirre-Ramírez, en prensa; MADR-CCI, 2008d, 2010a, b, 2011).

De acuerdo con lo señalado anteriormente esta investigación partió de la siguiente pregunta: ¿Cómo contribuye la oferta trófica disponible en el SCA al sostenimiento de un recurso pesquero tan importante para la economía regional?.

4. HIPÓTESIS

El Sistema de Cenagoso de Ayapel presenta una oferta alimentaria variada soportada por los cambios periódicos en el nivel de agua. El uso efectivo de esta oferta por parte de los peces, hace de estos un recurso altamente productivo y de importancia pesquera para la economía regional. Se espera entonces que los peces desempeñen un papel regulador importante en la estructura trófica y el funcionamiento del ecosistema al favorecer el flujo de masa y energía desde los niveles tróficos basales, incluyendo el detrito, hasta niveles tróficos superiores en los que se incluyen peces.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo General

Establecer la relación existente entre la oferta alimentaria y el ensamblaje íctico que ocupa la vegetación acuática de la zona litoral del Sistema Cenagoso de Ayapel a través de las interacciones tróficas y flujos de energía y materia entre las especies ícticas y demás componentes del sistema.

5.2. Objetivos específicos

- ✓ Establecer la composición y estructura del ensamblaje íctico que habita y/o interactúa con la vegetación acuática de la zona litoral en el Sistema Cenagoso de Ayapel.
- ✓ Aportar, a partir de un modelo ecológico de balance de masas, una línea de base previa sobre el conocimiento de aspectos estructurales y funcionales del Sistema Cenagoso de Ayapel relacionados entre otros factores, con su estado de desarrollo, su capacidad de producción y autorregulación, que sirva como base para su manejo sustentable.

6. ZONA DE ESTUDIO

6.1. Características generales

Considerado dentro de los cuatro complejos cenagosos más grandes del país, el SCA es, después de la Ciénaga de Zapatosa y de la Ciénaga Grande del Bajo Sinú, el cuerpo de agua dulce continental más importante tanto por su biodiversidad como por el bienestar e ingresos que genera a las poblaciones que se benefician directamente de él (Aguilera, 2011a, b).

Geológicamente, el SCA corresponde a la macrounidad principal Depósitos Cuaternarios Aluviales de los Ríos San Jorge y Cauca conformados principalmente por sedimentos fluvio-lacustres no consolidados de arcilla, limo areniscas y conglomerados, relacionados con la sedimentación de los ríos San Jorge y Cauca y sus ciénagas adyacentes. Se estima que los 40 y 50 m más superficiales fueron depositados durante los últimos 110.000 años. Pruebas de ¹⁴C efectuadas a partir de apiques en diferentes sectores indican que los 26–27 m de

sedimentos más superficiales se depositaron en los últimos 7500 años (HIMAT, 1977).

A pesar de que el complejo cenagoso de Ayapel actúa como un sistema retenedor de sedimentos, las tasas de depositación de los sedimentos en el sistema son lentas, debido al efecto de arrastre durante el periodo de aguas altas (Aguirre *et al.*, 2005).

6.2. Localización

Localizado en el plano inundable del Río San Jorge en el departamento de Córdoba, costa norte de Colombia, este Sistema raso se ubica casi enteramente en jurisdicción del municipio de Ayapel y en la porción media inferior de la cuenca del río San Jorge, cuya extensión total es de aproximadamente 17400 km² (Aguirre *et al.*, 2005; CVS, 2007; Palacio *et al.*, 2006) (Figura 2).

6.3. Aspectos ambientales

6.3.1. Hidrología, cuencas vertientes

Conformado por un cuerpo de agua principal denominado Ciénaga de Ayapel que se orienta en sentido NE-SW y por varios cuerpos menores conectados a través de una compleja red de caños de diversa magnitud, el SCA se alimenta de los caudales de cinco subcuencas que conforman una cuenca propia situada entre altitudes de 150 y 20 m.s.n.m con una extensión de 1504 km², y ocasionalmente de las crecientes de los ríos Cauca y San Jorge con el que el cuerpo de agua principal permanece conectado durante los períodos de sequía (Aguirre *et al.*, 2005) (Figura 2).

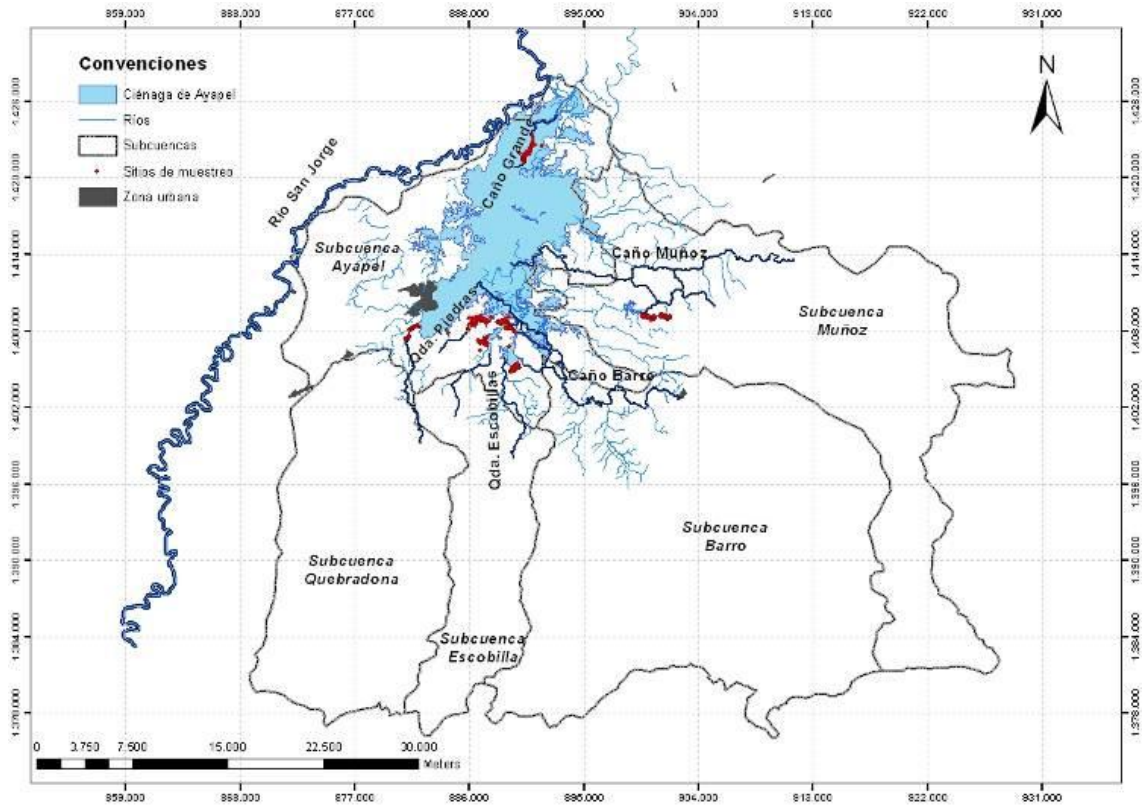


Figura 2. Localización geográfica del Sistema Cenagoso de Ayapel, municipio de Ayapel, cuencas vertientes y conexiones con el río San Jorge y algunos tributarios. Adaptado y modificado de PMA, 2007.

Así mismo, través de caños y quebradas que recogen las precipitaciones de las subcuencas Muñoz (392.9 km²), Barro (582.5 km²) y Escobillas (139.8 km²) ubicadas sobre el costado oriental y suroriental, algunas ciénagas menores de estos sectores mantienen una conexión permanente con el cuerpo de agua principal (Aguirre *et al.*, 2005) (Figura 2).

6.3.2. Precipitación

Con valores medios anuales de precipitación que fluctúan entre 2400 y 2900 mm para las cuencas vertientes, en el SCA se presenta anualmente un régimen unimodal de lluvias locales definido por un período seco que inicia a mediados de diciembre y se prolonga hasta mediados de abril, cuando comienza el período de lluvias que continúa hasta noviembre. En tanto los aportes de lluvia usualmente inferiores a 25 mm se presentan en enero, el mes más seco, los mayores valores se alcanzan entre junio y agosto con totales de hasta 400 mm/mes (Aguirre *et al.*, 2005) (Figura 3).

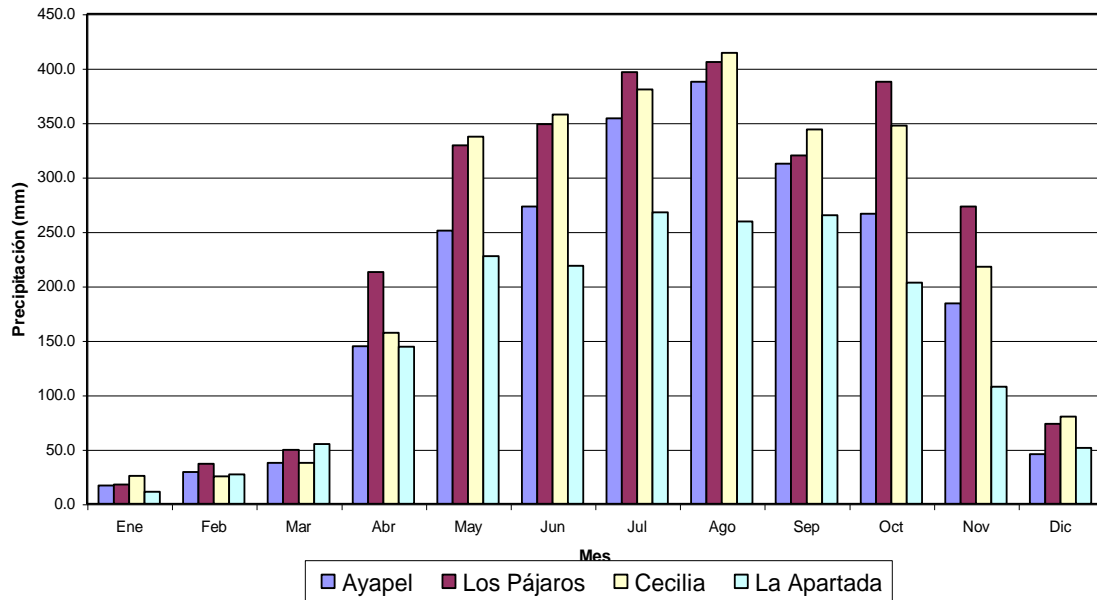


Figura 3. Patrón estacional de lluvias en la cuenca del Sistema Cenagoso de Ayapel. Tomado de Aguirre *et al.*, 2005.

Asociado a los regímenes pluviométricos que alimentan los caños de la cuenca propia y del Río San Jorge, el SCA exhibe cambios marcados en volumen, área inundada y profundidad media. Con un área media de 117.3 km², el área en espejo de agua del sistema presenta una extensión que varía entre 60 y 130 km². En tanto la profundidad media del sistema es de 2.06 m esta puede alcanzar 6.0 m y el volumen almacenado se incrementa hasta ocho veces en los períodos de máximo nivel de agua (Aguirre *et al.*, 2005) (Figuras 4 y 5).

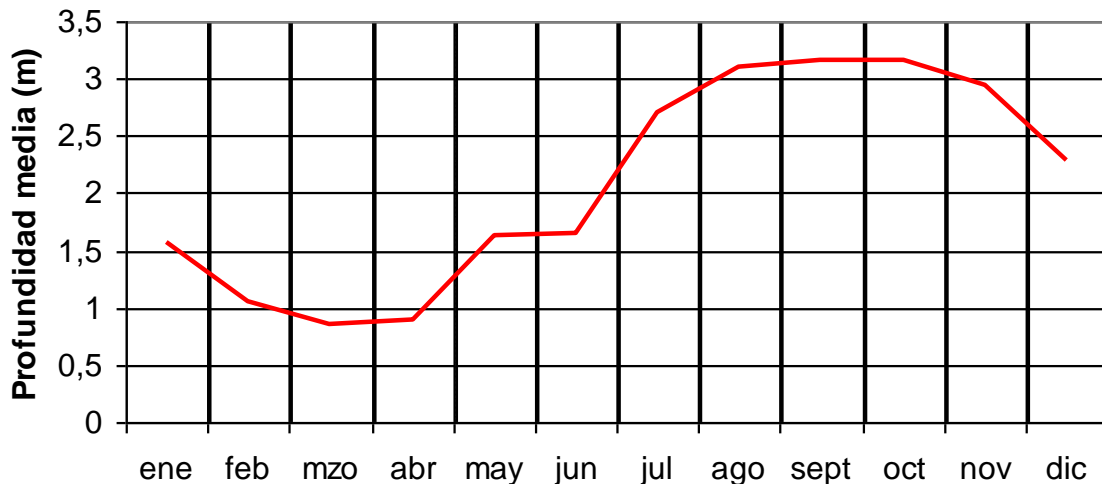


Figura 4. Variación estacional típica de la profundidad media en el Sistema Cenagoso de Ayapel entre 1985 y 2000. Adaptado de Palacio *et al.*, 2006.

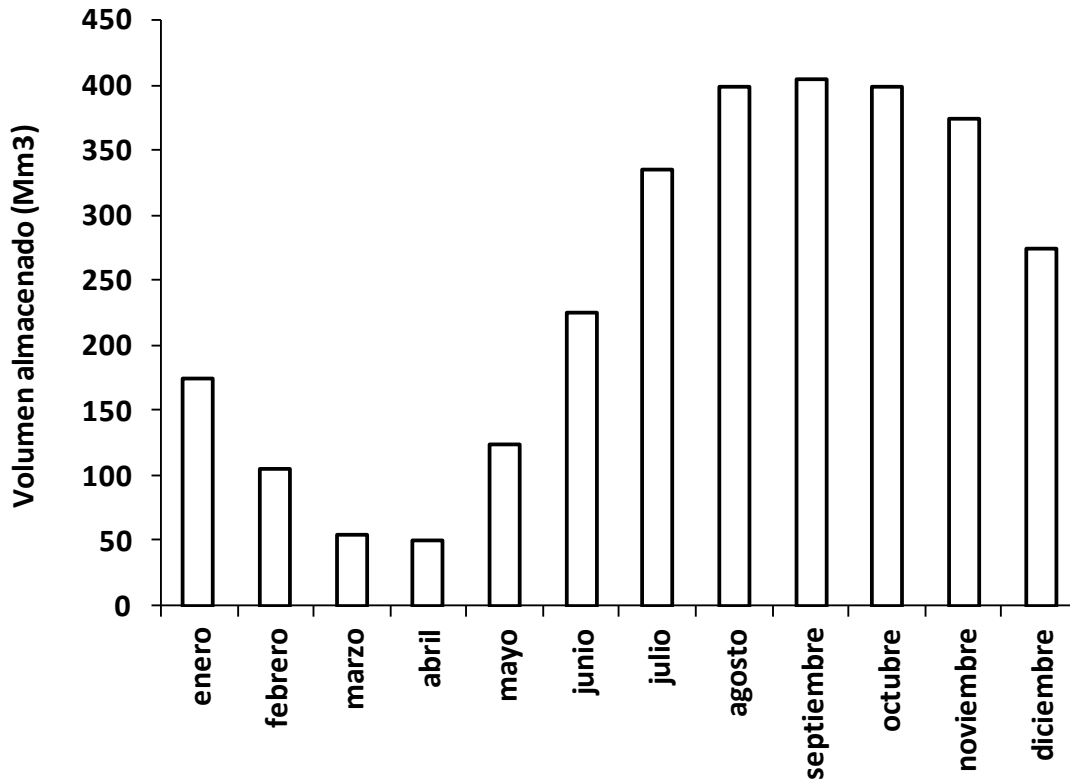


Figura 5. Patrón típico de variación de volúmenes almacenados en el Sistema Cenagoso de Ayapel. Adaptado y modificado de Aguirre *et al.*, 2005.

La relativa baja profundidad del sistema, 3.1 m en promedio en aguas altas y menor de un metro en el período seco, favorecen junto con la amplia longitud del sistema la acción del viento para generar una zona de mezcla que afecta íntegramente la columna de agua (Aguirre *et al.*, 2005).

Especialmente, el sector próximo a la cabecera municipal y el sector de afluencia del caño Barro se presentan profundidades de hasta de 8 m en el momento de aguas altas (Aguirre *et al.*, 2005).

6.3.3. Patrón cíclico de variación hidrológica

Aguirre *et al.* (2005) basados en la secuencia regular de fluctuación en áreas, volúmenes y profundidades que provoca una clara expansión y sucesiva contracción del dominio espacial de los ecosistemas terrestres y acuáticos caracterizaron el SCA como un sistema pulsante.

Dentro de este comportamiento pulsante y en conformidad con dos épocas contrastantes y las correspondientes transiciones del comportamiento hidrológico

asociado al patrón de lluvias Aguirre *et al.* (2005) proponen cuatro momentos básicos que incluyen: llenado, aguas altas, vaciado y aguas bajas.

El comportamiento temporal en el ciclo anual inicia a finales de diciembre con el momento de máxima contracción o sequía (aguas bajas) y se hace evidente entre marzo y abril cuando se alcanzan los niveles más bajos y el volumen se reduce a valores inferiores a 50 Mm³ (período seco). A mediados de abril, con las primeras lluvias locales en la cuenca, se inicia el llenado que continúa durante los meses de junio y julio. A partir de entonces, durante el período septiembre y mediados de noviembre la tasa de llenado disminuye progresivamente y los niveles se mantienen o aumentan levemente hasta 5.8 m inundando un área total del orden aproximado de 125 km² y alcanzando volúmenes que se ubican en torno a los 400 Mm³. Con la declinación franca de la temporada de lluvias desde finales de noviembre y comienzos de diciembre se presenta un vaciado rápido del sistema que se prolonga hasta el siguiente marzo y de esta forma reanuda el ciclo (Figuras 3, 4 y 5).

7. METODOLOGÍA

Con el propósito de lograr los objetivos planteados el estudio se desarrolló en dos etapas. En primer lugar se realizaron actividades de campo y laboratorio para recolectar y procesar información tanto de variables ambientales como biológicas en procura de establecer la estructura del ensamble íctico en el SCA y determinar su comportamiento en el tiempo y espacio. Seguidamente, con base en la información obtenida se procedió a aplicar la herramienta de modelación ecológica Ecopath con Ecosim (EwE) versión 5.1, para describir, a través de la red trófica, la estructura y funcionamiento del sistema y generar una primera aproximación al conocimiento de cómo fluye la energía, obtener información relevante sobre algunos de sus atributos del sistema y del papel que desempeñan los peces en este complejo cenagoso.

8. CARACTERÍSTICAS POBLACIONALES DEL ENSAMBLAJE ÍCTICO INTERACTUANTE CON LA VEGETACIÓN ACUÁTICA LITORAL EN EL SISTEMA CENAGOSO DE AYAPEL

8.1. INTRODUCCIÓN

Los recursos pesqueros de agua dulce dependen en parte de un ciclo denominado pulso de inundación el cual se encuentra asociado con fases de inundación y de sequía que conllevan cambios en el nivel del agua en los planos inundables donde los organismos acuáticos ajustan sus ciclos de producción, consumo y reproducción, y donde procesos como la colonización, producción y descomposición de la vegetación, el consumo y mineralización de la materia orgánica y los flujos de sedimentos influyen en las características físicas, químicas y biológicas de estos ambientes los sistemas (Junk & Wantzen, 2003; Neiff, 1999; Neiff *et al.*, 1994; Ramírez & Viña, 1998).

8.1.1. *Relación vegetación acuática-cadena alimentaria*

Asociados a la fluctuación en el nivel del agua, se presentan igualmente cambios en el patrón de organización y cobertura de la vegetación acuática la cual desempeña un papel muy importante en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas lénticos de aguas someras al afectar la oferta de recursos tanto de hábitat como alimentarios (Brendonck *et al.*, 2003; Meerhoff, 2006; Meerhoff *et al.*, 2003; Thomaz & Bini, 2003a)

Las características morfológicas de la vegetación acuática crean condiciones de soporte que le permite atrapar y retener en las superficies de sus partes sumergidas y/o emergentes detritos orgánicos e inorgánicos que además de favorecer el desarrollo de una biopelícula superficial compuesta por hongos bacterias, protozoos y algas se constituye en una fuente primaria y diversificada de alimento que posibilita la colonización de las plantas acuáticas por parte de una gran variedad de organismos que encuentran allí condiciones adecuadas para la sobrevivencia (Brendonck *et al.*, 2003; Correia, 1999; Mastrantuono, 1986; Peiró & Alves, 2004).

La arquitectura de la vegetación acuática representando un hábitat complejo y una fuente productora de detritos y materia orgánica y por consiguiente de energía, permite sustentar una cadena trófica compleja en la que se incluye una fauna abundante y diversa que varía en número, biomasa, diversidad y composición taxonómica (Dhote, 2007; Dhote & Dixit, 2007; Ferdoushi, *et al.*,

2008; Henry-Silva & Camargo, 2006; Jones, 2009; Kröger *et al.*, 2007; Meerhoff, 2006; Meerhoff & Mazzeo, 2004; Pegado *et al.*, 2006; Peiró & Alves, 2004; Rial, 2006; Rodrigues & Henry, 2010; Rolon *et al.*, 2010; Villamagna, 2009).

8.1.2. Relación vegetación acuática-avifauna e ictiofauna en el Sistema Cenagoso de Ayapel

Aguirre *et al.* (2005) afirman que cerca del 70% de la vegetación acuática en el SCA, lo constituyen plantas flotantes libres y de hojas flotantes entre las que sobresalen la taruya o Jacinto de agua (*Eichhornia crassipes* y de hojas flotantes) y el Jacinto de agua enraizado (*Eichhornia azurea* (Swartz) Kunth) que cubren hasta un 30% la superficie del agua, mientras las plantas emergentes y sumergidas presentan una baja presencia con poco más del 10% para cada grupo.

La proliferación de la vegetación acuática en el SCA se constituye en un hábitat que atrae cerca de 47 especies de aves en su mayoría pescadoras y alrededor de 44 especies ícticas (CVS 2007; Ríos, 2006). Ejemplares juveniles y/o adultos de especies de ícticas de pequeño, mediano y gran porte, encuentran en la estructura compleja conformada por las plantas acuáticas un hábitat apropiado que brinda refugio y una oferta abundante y variada de recursos que favorece su desarrollo (Hasan & Chakrabarti, 2009; Jason *et al.*, 2003; Jones, 2009; Quirós *et al.*, 2010).

En el caso particular de *E. crassipes*, sus raíces sumergidas al brindar refugio y reducir el riesgo de depredación favorecen la colonización por parte de peces pequeños, que encuentran allí un sitio importante para el desove, anidación y levante favorecido por una oferta abundante y variada de recursos representada por sedimentos, detritos orgánicos e inorgánicos, perifiton, algas, microcrustáceos y macroinvertebrados que desempeñan un papel clave en la transferencia de energía desde los productores primarios hasta los peces que posteriormente, conformaran un importante recurso pesquero (Agostinho *et al.*, 2007; CVS, 2007; Kateregga & Sterner, 2009; Kouamé *et al.*, 2010; Meerhoff & Mazzeo, 2004; Montoya, 2011; Montoya & Aguirre, 2010; Montoya-Moreno & Aguirre-Rámirez, 2009a, b; Pegado *et al.*, 2006; Peiró & Alves, 2004, 2006; Pelicice & Agostinho, 2006; Pelicice *et al.*, 2005, 2008; Poi de Neiff & Neiff, 2006; Poveda, 2007; Santos *et al.*, 2009).

Toda vez que las aves ictiófagas pueden llegar a consumir hasta el 90% de la biomasa de peces existentes en un ambiente durante la época de sequía y en el caso de particular de especies como garzas y cigüeñas que pueden llegar a reducir el número y biomasa de peces hasta en un 76%, podría asumirse que tanto aves como peces cumplen un papel importante en la dinámica trófica del SCA (Haag, *et al.*, 1987; Kushlan, 1976; Morales *et al.*, 1981).

8.1.3. Relación vegetación acuática-productividad-recurso pesquero en el Sistema Cenagoso de Ayapel

La importancia indiscutible del recurso pesquero en la economía mundial, se evidencia igualmente en la economía y supervivencia de los pobladores que habitan en cercanías de áreas de libre acceso como las ciénagas del Caribe colombiano y en especial en la Ciénaga de Ayapel, donde la pobreza y falta de oportunidades laborales ha llevado a que cada vez más personas se conviertan en pescadores y donde cerca del 70% de sus habitantes se benefician de empleos directos e indirectos, generados por la actividad pesquera (Aguilera, 2009, 2011; Granado, 1996; INCODER-CCI, 2007; MADR-CCI, 2008a, 2008c, 2009a, 2009b, 2010; Vilorio, 2008).

EL soporte de un recurso natural renovable que genera un impacto social tan importante obedece a un sin número de factores dentro de los cuales la productividad primaria se constituye en un factor de vital importancia toda vez que la vegetación acuática es considerada como uno de los principales productores de materia orgánica en los planos de inundación tropicales (Gutiérrez, 2010; Habit *et al.*, 2002; Redding & Midlen, 1992).

Ariza *et al.* (2012) reportan una situación similar en sistemas costeros altamente productivos con predominio de vegetación acuática considerándolos muy importantes para el sostenimiento de la pesca artesanal.

En las regiones tropicales la vegetación acuática puede alcanzar productividades entre 6500 y 8500 g de materia orgánica $m^{-2} \text{ año}^{-1}$ y *E. crassipes*, puede llegar a producir cantidades de biomasa que alcanzan valores de 53 g de peso seco $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ y una producción neta estimada por el método de biomasa de 20.6 t peso seco $ha^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Esteves, 1998; Reddy & Tucker, 1983). El SCA por su parte, cuenta con una variedad de productores primarios cuyos registros de productividad primaria neta mayores de 500 g C $m^{-2} \text{ año}^{-1}$ permiten caracterizarlo como un sistema euproductivo. No obstante, los valores de producción primaria neta reportados por Aguirre-Ramírez (en prensa) durante el ciclo anual correspondieron a estados tróficos que variaron entre oligoproductivos y euproductivos indicando que el SCA se presenta una alta dinámica trófica. Una situación similar se presentó con la alta productividad primaria bruta registrada en Escobillitas, ciénaga satélite del SCA, (3056.8 g C $m^{-2} \text{ año}^{-1}$) con valores que fluctuaron entre 148.9 y 7944.4 g C $m^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Montoya & Aguirre, 2010).

8.1.4. Investigaciones básicas: vegetación acuática-ictiofauna en ambientes cenagosos tropicales

Sólo a partir del cambio, en la década del 80, en la orientación de los estudios en la Limnología tradicional enfocados en el plancton, los estudios sobre biología, ecología y manejo de macrófitas acuáticas en ambientes tropicales adquieren un desarrollo importante especialmente en el Brasil (Thomaz & Bini, 2003b).

No obstante el reconocimiento de la importancia funcional y ecológica de las macrófitas acuáticas en la conservación, rehabilitación y estructuración de los ecosistemas acuáticos y de sus comunidades incluidas el plancton, invertebrados, peces y aves, los estudios relacionando su influencia con los atributos y estructura de los ensamblajes de peces tropicales son escasos (Agostinho *et al.*, 2003; Meerhoff, 2006; Meerhoff & Mazzeo; 2004; Meerhoff *et al.*, 2003; Thomaz & Bini, 2003a; Thomaz & Cunha, 2010) (Tabla 1).

Tabla 1. Referencia cronológica de algunos estudios limnológicos sobre la relación macrófitas acuáticas-peces en las planicies de inundación tropicales

Año	Autor(es)	Título
1994	Delariva, <i>et al.</i>	Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes
2001	Sánchez-Botero, <i>et al.</i>	As macrófitas acuáticas como berçário para a ictiofauna
2001-2004	Súarez, <i>et al.</i>	Factors regulating diversity and abundance of fish communities
2003	Casatti, <i>et al.</i>	Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes
2003	Schiesari, <i>et al.</i>	Macrophyte rafts as dispersal vectors for fishes and amphibians
2003	Sánchez-Botero, <i>et al.</i>	Ictiofauna associada às macrófitas aquáticas <i>Eichhornia azurea</i> (SW.) Kunth. e <i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms
2005	Pelicice, <i>et al.</i>	Fish assemblages associated with <i>Egeria</i> in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period
2006	Pelicice & Agostinho	Feeding ecology of fishes associated with <i>Egeria</i> spp. patches
2007	Agostinho, <i>et al.</i>	Influence of the macrophyte <i>Eichhornia azurea</i> on fish assemblage
2007	Baginski, <i>et al.</i>	A dimensão espacial e temporal da diversidade de peixes da zona litoral vegetada
2007	Sánchez-Botero, <i>et al.</i>	The aquatic macrophytes as refuge, nursery and feeding habitats for freshwater fish
2008	Pelicice, <i>et al.</i>	Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes.
2008	Sánchez-Botero, <i>et al.</i>	Effects of types of aquatic macrophyte stands and variations of dissolved oxygen and of temperature on the distribution of fishes
2009	Pacheco & Da-Silva	Fish associated with aquatic macrophytes
2009	Santos, <i>et al.</i>	Ecologia trófica de peixes ocorrentes em bancos de macrófitas aquáticas
2010	Milani, <i>et al.</i>	Assembléias de peixes associados às macrófitas aquáticas em ambientes alagáveis
2011	Bulla, <i>et al.</i>	The ichthyofauna of drifting macrophyte mats
2010	Prado, <i>et al.</i>	Assembléias de peixes associadas às macrófitas aquáticas

En una revisión en la que se da a conocer el estado del arte en la investigación de las ciénagas en Colombia, Montoya & Aguirre (2009) señalan como en estos ambientes, donde los peces han recibido mayor atención como recurso pesquero las investigaciones básicas además de escasas, no han evaluado a profundidad aspectos importantes como el perifiton, las macrófitas, la microbiología ambiental y la producción primaria.

Aun cuando se evidencia un gran vacío en el abordaje de la relación vegetación acuática-peces en los ambientes acuáticos colombianos en general y en la influencia que estas pueda ejercer sobre la composición y diversidad de los ensamblajes ícticos en particular, se destaca los trabajos desarrollados por Correa (2008) quien al evaluar el efecto de la estacionalidad hidrológica en la estructura

de la comunidad y la afinidad de hábitat de los peces en el lago Taraira, lago de meandro del río Apaporis en la amazonía Colombiana, consideró habitats con cobertura vegetal densa y alta complejidad estructural como el bosque inundado y parches aislados de arbustos y playas con barro y por Rivera-Rondón *et al.* (2008) quienes con base en el tipo de macrófita dominante (*Eicchornia crassipes*, *Schoenoplectus sp.* o *Eigeria densa*, seleccionaron tres zonas para describir los habitats ocupados por *Grundulus bogotensis* y determinar su distribución vertical y horizontal en la laguna de Fúquene, Cundinamarca, Colombia. Pérez-Mayorga & Prada-Pedrerros (2011) evaluaron la relación entre la estructura y dieta de la comunidad íctica con la cobertura vegetal riparia en dos períodos hidrológicos en riachos de la cuenca del río La Vieja localizados en los departamentos del Quindío y del Valle del Cauca, occidente de Colombia.

Como parte de una serie de investigaciones desarrolladas en el SCA se destacan los estudios realizados por Poveda (2007) y Villabona-González (2011) en un intento por evaluar las interacciones entre las macrófitas acuáticas con macroinvertebrados acuáticos el perifiton y las comunidades planctónicas.

Por su parte, Ríos-Pulgarín *et al.* (2008) evaluaron los cambios espacio-temporales de la comunidad de peces en la ciénaga de Ayapel durante el período hidrológico 2004-2005 en tres habitats conformados por cinco tributarios de la ciénaga principal y una ciénaga satélite situada en el sector suroccidental del SCA la cual, junto con tres “ciénagas” localizadas dentro del cuerpo de agua principal se denominaron “áreas abiertas”. Toda vez que la pesca experimental se desarrolló en la región litoral y debajo de los prados de macrófitas este estudio podría ser considerado como una primera aproximación a la relación macrófitas acuáticas-peces en el SCA.

Para Ríos-Pulgarín *et al.* (2008) los cambios observados en la estructura de la asociación de los peces en el SCA obedecen principalmente a los cambios temporales que tiene el sistema en cada período climático asociados muy probablemente, al cambio en las condiciones de hábitat relacionadas con la variación en la cobertura de macrófitas.

Considerando lo señalado anteriormente se planteó el siguiente interrogante: ¿Cómo es el comportamiento espacio-temporal del ensamblaje de peces que habita y/o interactúa con la vegetación acuática litoral en un complejo cenagoso como el Sistema Cenagoso de Ayapel que presenta un comportamiento pulsante asociado primordialmente a un régimen hidrológico unimodal?.

El término ensamblaje íctico, utilizado en este estudio es propuesto por Fauth (1996) para referirse a un grupo de especies relacionadas filogenéticamente que ocurren en el mismo lugar al mismo tiempo.

8.2. HIPÓTESIS

Si el ensamblaje de peces que habita y/o interactúa con la vegetación acuática en la zona litoral del Sistema Cenagoso de Ayapel está influenciada por los cambios en el nivel del agua, entonces la heterogeneidad espacial del ensamblaje íctico en el sistema soportada en los cambios en el nivel de agua que a su vez inducen cambios en las condiciones físicoquímicas, en la oferta alimentaria y en los patrones de flujo del sistema se verá reflejada en diferencias significativas en su estructura en cuanto la riqueza de especies, abundancia y biomasa registradas e índices de diversidad estimados en diferentes sectores del sistema.

8.3. OBJETIVOS

8.3.1. Objetivo general

Determinar el efecto de los cambios del nivel del agua sobre la estructura del ensamblaje de peces que habita y/o interactúa con la vegetación acuática en la zona litoral de seis sectores del Sistema Cenagoso de Ayapel a partir de muestreos realizados en cuatro niveles limnimétricos contrastantes.

8.3.2. *Objetivos específicos*

- ✓ Determinar el comportamiento espacial y temporal de la estructura del ensamblaje de peces que habita y/o interactúa con la vegetación acuática de la zona litoral en el Sistema Cenagoso de Ayapel y en el período de estudio con base en los descriptores de abundancia, biomasa y riqueza numérica de especies y en los índices de diversidad, equidad, dominancia.
- ✓ Establecer el efecto de las variables físicoquímicas sobre el ensamblaje de peces que habita y/o interactúa con la vegetación acuática de la zona litoral del Sistema Cenagoso de Ayapel.
- ✓ Establecer la relación entre la estructura del ensamblaje de peces que habita y/o interactúa con la vegetación acuática en la zona litoral del Sistema Cenagoso de Ayapel y el comportamiento de algunas variables físicas y químicas.

8.4. MATERIALES Y MÉTODOS

8.4.1. *Diseño del muestreo*

Para caracterizar el ensamble de peces que habita y/o interactúa con la vegetación acuática de la zona litoral del SCA se realizaron diez jornadas de campo, de ocho días cada una, entre septiembre de 2007 y noviembre de 2009.

Previo a la realización de este estudio, se efectuó una salida de reconocimiento de la zona para seleccionar los sectores de muestreo. Posteriormente, se efectuaron ocho campañas, de ocho días cada una, durante cuatro momentos contrastantes del nivel de agua: Aguas bajas, Aguas en ascenso, Aguas altas y Aguas en descenso, y una salida final para recolectar información complementaria en campo (Tabla 2. Figura 6).

Tabla 2. Campañas realizadas en el Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período septiembre 2007 – noviembre 2009

Campañas	Fecha	Nivel agua (m)	Momento Hidrológico	Actividades
1	Septiembre de 2007	5.9	Aguas altas	Reconocimiento
2	Enero de 2008	4.7	Aguas en descenso	Muestreo
3	Abril de 2008	2.7	Aguas bajas	Muestreo
4	Julio de 2008	6.0	Aguas altas	Muestreo
5	Septiembre de 2008	5.9	Aguas altas	Muestreo
6	Febrero de 2008	3.7	Aguas en descenso	Muestreo
7	Marzo de 2008	2.9	Aguas bajas	Muestreo
8	Mayo de 2008	3.8	Aguas en ascenso	Muestreo
9	Junio de 2008	4.6	Aguas en ascenso	Muestreo
10	Noviembre de 2009	4.9	Aguas en ascenso	Recolección información

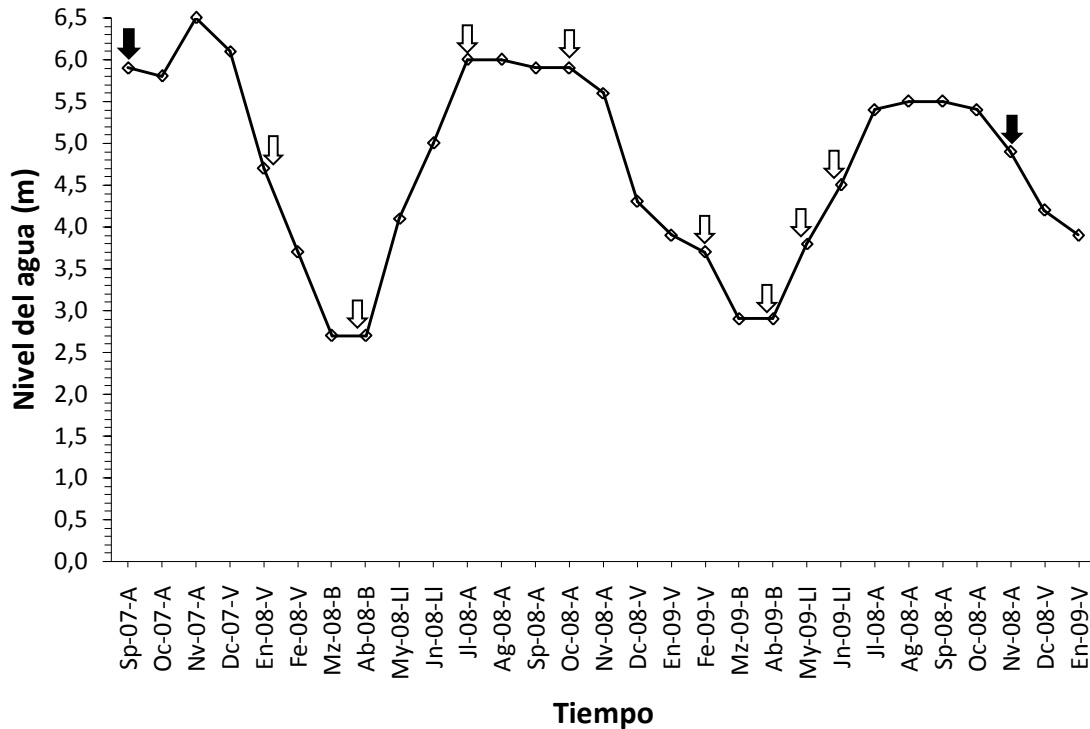


Figura 6. Identificación de las campañas realizadas en diferentes momentos del ciclo hidrológico en el Sistema Cenagoso de Ayapel entre 2007 y 2009. Las lecturas de niveles de agua se realizaron en la Estación limnimétrica Beirut (IDEAM) localizada en la Ciénaga de Ayapel.

8.4.2. Sectores de muestreo

En procura de obtener información rigurosa sobre la estructura del ensamblaje de peces en el SCA, la pesca experimental se realizó en la región litoral de seis sectores del sistema con presencia de vegetación acuática.

Los sectores de muestreo estuvieron representados por dos sistemas que posibilitan la entrada y salida de agua hacia y desde el sistema cenagoso: Caño Grande, Quebrada Quebradona, y cuatro ciénagas satélites: Hoyo los Bagres, Escobillitas, Escobillas y Playa Blanca que permanecen conectadas entre sí y con el cuerpo de agua principal (Figuras 7a, 7b).

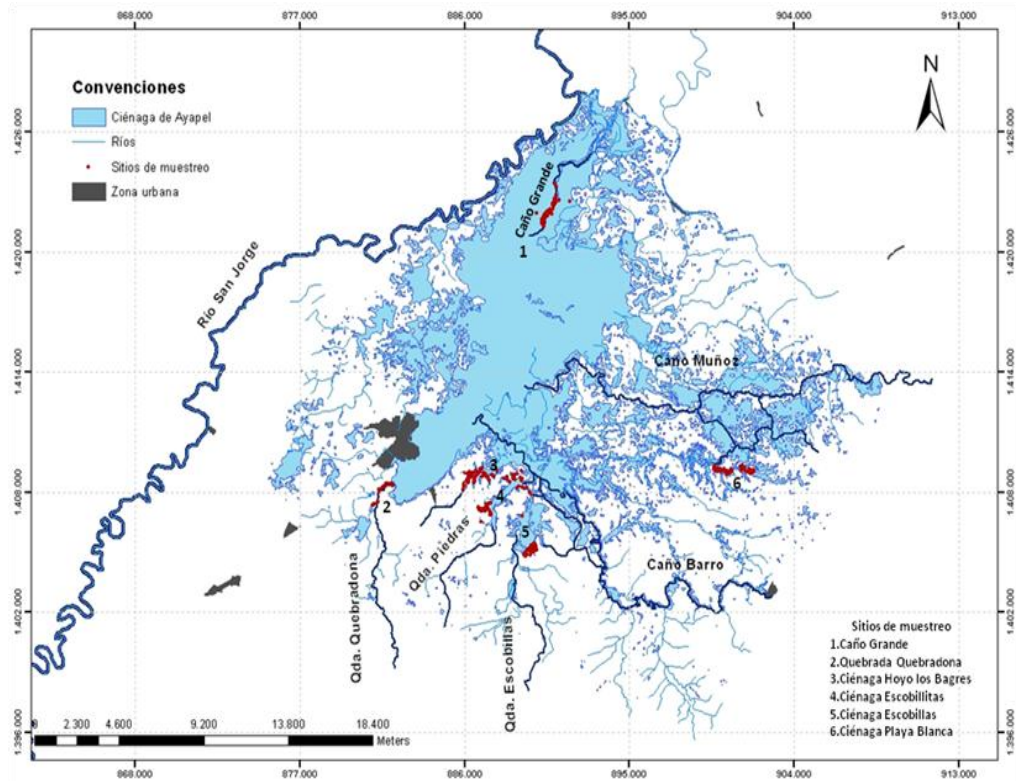


Figura 7a. Localización de los sectores de muestreo en el Sistema Cenagoso de Ayapel en aguas altas. Adaptado y modificado de PMA, 2007.

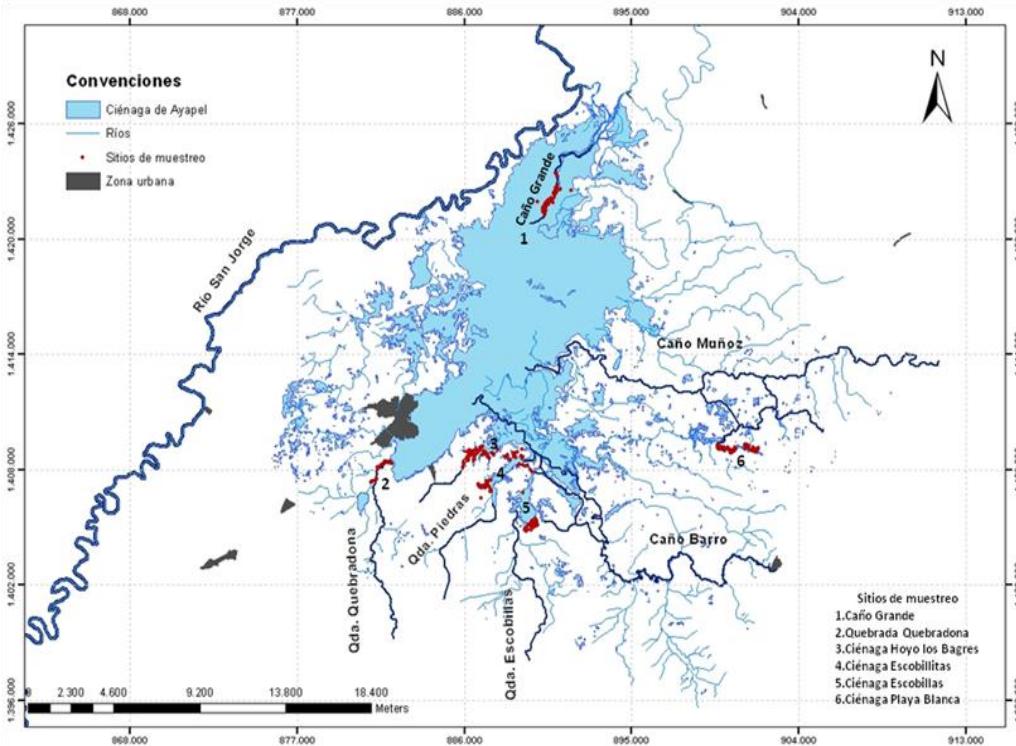


Figura 7b. Localización de los sectores de muestreo en el Sistema Cenagoso de Ayapel en aguas bajas. Adaptado y modificado de PMA, 2007.

8.4.2.1. Selección de los sectores de muestreo

En la selección de los sectores de muestreo se tuvo en cuenta la variable ambiental conductividad eléctrica toda vez que junto con la profundidad, es considerada uno de los factores físicos que inciden sobre la productividad íctica en lagos y embalses a nivel mundial (Bayley, 1988; Coulter, 1981; Kolding *et al.*, 2006; Lemoalle, 2008; Ryder, 1982).

Teniendo en cuenta que en el SCA se presenta un gradiente de conductividad que se incrementa en sentido norte – suroriente se decidió ubicar los sectores de muestreo en esta area sometida a la influencia directa del Río San Jorge y de las subcuencas Quebradona, Escobillas, Barro y Muñoz cuya área de drenaje de 13239.54 km² representa el 88.4% de la cuenca propia del sistema cenagoso y capta el 81.8% de la precipitación media anual seleccionando en el caso de las ciénagas satélites ambientes que permanecieran conectadas con el cuerpo de agua principal (CVS, 2007) (Figuras 7a, 7b).

8.4.2.2. Descripción de los sectores de muestreo

8.4.2.2.1. Caño Grande

Localizado en el sector nordeste del SCA este ramal del Río San Jorge de aproximadamente 5.6 km de longitud, establece contacto directo con la Ciénaga de Ayapel constituyéndose en el principal nexo hidrológico entre el río y el sistema. Dependiendo de los niveles relativos del agua el caño puede tener flujo bidireccional estableciéndose un flujo de intercambio con el Río San Jorge registrándose un aporte neto desde el río hacia la Ciénaga en el período inicial de llenado del sistema cenagoso cuando los niveles del Río San Jorge superan los de la Ciénaga.

El flujo se invierte durante el vaciado cuando al confluir con el caño Fistula formar el Caño Viloría por el cual se transporta la mayor proporción del flujo de salida (CVS, 2007). La vegetación alledaña está conformada por rastrojo, arbustos de tamaño medio y muy pocos árboles que brindan poca protección a la acción del viento. Así mismo, se presentan parches de cultivos de yuca, arroz, plátano y pastos. La profundidad en la zona litoral varía entre 0.6 y 4.0 m y sobre sus márgenes se establecen parches de gramíneas y plantas acuáticas que alcanzan un desarrollo notable durante los momentos de llenado y vaciado del sistema. Del sustrato fangoso se desprenden burbujas y olores fuertes indicadores de una alta actividad de descomposición.

8.4.2.2.2. Quebrada Quebradona

Localizada en el extremo sur esta quebrada hace parte de la subcuenca Quebradona que lleva el mismo nombre y recoge la precipitación de un área de 268.28 km² (CVS, 2007). Además de la reactivación de la minería aurífera en su cuenca, se presentan actividades de extracción de arena y cascajo. El sector de muestreo, de curso sinuoso y con sustratos fangosos y arenosos, se ubicó entre el sitio donde desemboca al sistema cenagoso y la zona de confluencia con las aguas que provienen desde la Ciénaga de Cañaguaté. En el área de influencia directa del sector se encuentran fincas dedicadas a la ganadería, cultivos en los que predominan los pastos naturales, parches de bosque y áreas ocupadas por rastrojo bajo. Sobre sus márgenes, se registran profundidades entre 1.0 y 3.7 m. Durante los momentos de aguas altas y bajas se presenta un desarrollo notable de gramíneas y de *E. azurea* que cubren totalmente el espejo de agua dificultando la navegación.

8.4.2.2.3. Ciénaga Hoyo los Bagres

Esta ciénaga satélite localizada al sur del sistema cenagoso, mantiene conexión con el cuerpo de agua principal y con la Ciénaga Escobillitas y recibe aportes directos del Caño Piedras e indirecta del Caño Grande que drena la mayor área de las cinco subcuencas (528.5 km²). En sus alrededores desprotegidos, la vegetación arbórea es escasa, predominan pasturas y se presentan cultivos de mango y casas de veraneo. La presencia de cobertura vegetal en la zona adyacente al margen litoral se limita a parches de rastrojo, vegetación arbustiva (25 - 30% de su extensión) y plantas acuáticas (*E. azurea* y *E. crassipes*) que alcanzan un gran desarrollo durante el período de aguas altas y gracias a la acción del viento se conforman bancos extensos.

En los márgenes se registran profundidades de hasta 2.2 m y se presenta una gran diversidad de sustratos que incluye material vegetal en proceso de descomposición, fango, arena y barro. Cerca a la zona de confluencia con el cuerpo de agua principal existen extensas franjas de zona litoral con baja pendiente sobre las cuales crece el pasto natural al iniciar el período de lluvias.

8.4.2.2.4. Ciénaga Escobillitas o Escobilla Nueva

Ciénaga satélite que se ubica al sur del sistema cenagoso entre las ciénagas Hoyo los Bagres y Escobillas con las que se mantiene interconectadas todo el

año. En sus alrededores desprotegidos, existen fincas con grandes áreas dedicadas a la ganadería con pastos naturales y manejados, cultivos de mango y casas de veraneo.

En los márgenes de la zona litoral se registran profundidades de hasta 2.7 m y se presentan una gran variedad de sustratos. Las coberturas de rastrojo bajo y de vegetación arbustiva más extensas (30 – 35% extensión) incluyen pequeñas extensiones de *Symmeria paniculata* (Polygonaceae), especie conocida vulgarmente en la zona como “mangle”, que se encuentra igualmente sumergida en el espejo de agua y cumple funciones ecológicas significantes, siendo nicho de muchas especies de reptiles, aves y mamíferos observadas en la zona. Si bien se encuentra más alejada de la Ciénaga de Ayapel los parches y bancos de plantas acuáticas adquieren gran desarrollo durante los períodos de aguas altas.

8.4.2.2.5. Ciénaga Escobillas o Escobilla Vieja

Esta ciénaga satélite debe su nombre a Quebrada Escobillas que la abastece y en cuya cuenca se desarrollan actividades dedicadas a la extracción de oro, que afectan la transparencia del agua. También se le conoce como Palotales por la abundante cantidad de troncos y ramas sumergidos. La cobertura vegetal arbustiva o de rastrojo bajo, sobre los márgenes litorales es reducida (15 – 20%). Lo mismo ocurre con la cantidad y extensión de los parches de vegetación acuática. En algunos sectores se registran profundidades de hasta 3.2 m. y en general predominan los sustratos fangosos. Existen áreas en la zona pelágica en la que se realizan actividades de cultivos de tilapia roja en jaulas.

8.4.2.2.6. Ciénaga Playa Blanca

Esta ciénaga que se localiza en la parte oriental de sistema cenagoso y hace parte de un grupo de ciénagas que se conectan con Caño Muñoz recibe las aguas negras y los desechos sólidos de los habitantes del Corregimiento Playa Blanca. Mientras que en sus alrededores predominan pasturas y se presentan viviendas aisladas tanto de veraneo como rurales en sus márgenes se encuentran áreas importantes ocupadas por rastrojo alto y rastrojo bajo, parches de bosque y vegetación arbórea de fuste grueso que ofrece sombra y protección del viento. En el cuerpo de agua se presentan abundantes parches con gramíneas sumergidas y plantas flotantes que impiden la navegación especialmente durante el período de aguas altas. En la región litoral de la Ciénaga se registran profundidades de hasta 5.5 m. y en general, predomina un sustrato con abundante material vegetal en descomposición que genera compuestos húmicos y ácidos húmicos y fúlvicos los

cuales al ser transferidos al agua le confieren el color pardo que la caracteriza (Peña, 2008).

8.4.3. Trabajo en campo

8.4.3.1. Medición de variables físicoquímicas

En la presente investigación se consideraron la temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$), el oxígeno disuelto (mg/L), el pH (unidad de pH) y la conductividad eléctrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$) como variables físicoquímicas a evaluar. En cada sector se realizaron cuatro mediciones, por campaña, dos en la mañana (08:00 y 12:00 horas) y dos en la tarde (14:00 y 16:00 horas). Las mediciones se efectuaron entre los parches de vegetación acuática, a 20 cm de profundidad, con ayuda de un Potenciómetro portátil marca WTW, modelo pH 330/Set-1, un Conductímetro portátil marca WTW, modelo LF 330/Set y un Oxímetro portátil marca WTW, modelo OXI 330/Set.

8.4.3.2. Pesca experimental

En las faenas de pesca se contó con el apoyo de dos pescadores experimentados de la región y se utilizó una pequeña embarcación de madera o canoa, provista de un motor fuera de borda de 9 HP para desplazarse hasta los sitios de pesca donde se utilizaron remos de madera para facilitar las maniobras de captura con atarraya. Durante cada campaña, cada sector fue visitado aproximadamente entre entre las 06:00 y 18:00 horas. La pesca experimental se desarrolló en promedio, durante 10 horas distribuidas por igual entre la mañana y la tarde con ayuda de una atarraya de 5.0 m de longitud y 4.0 m de diámetro y una red de arrastre de 18.0 m de longitud y 1.7 m de alto. En procura de coleccionar el mayor número posible de especies y de tamaños se utilizaron mallas de 10 mm de luz en ambos aparejos de pesca.

Antes que pretender estandarizar el esfuerzo de captura (CPUE), como opción para obtener un índice de abundancia relativa, comparable en tiempo y espacio mediante técnicas estadísticas tendientes a ajustar la distribución de la variable respuesta y del error asociado en los datos de entrada como plantean Canales & Arana (2010), en este estudio se optó por uniformizar el método de captura adoptado, estandarizando el esquema de muestreo con base en el número de lances y arrastres realizados con la atarraya y la red de arrastre. En consecuencia, durante cada una de las ocho campañas, en la zona litoral de cada sector se efectuaron 30 lances de atarraya próximos a los parches de vegetación acuática y tres arrastres con red en los que se pasó el aparejo de pesca por debajo de los

parches conformados principalmente por macrófitas acuáticas flotantes (i.e. *E. Crassipes* y *E. azurea*).

Con ayuda de un sistema de posicionamiento global (GPS: Thales Mobile Mapper), se georeferenciaron las coordenadas para la mayoría de los lances y arrastres realizados (Anexo 1. Figuras 8, 9 y 10).

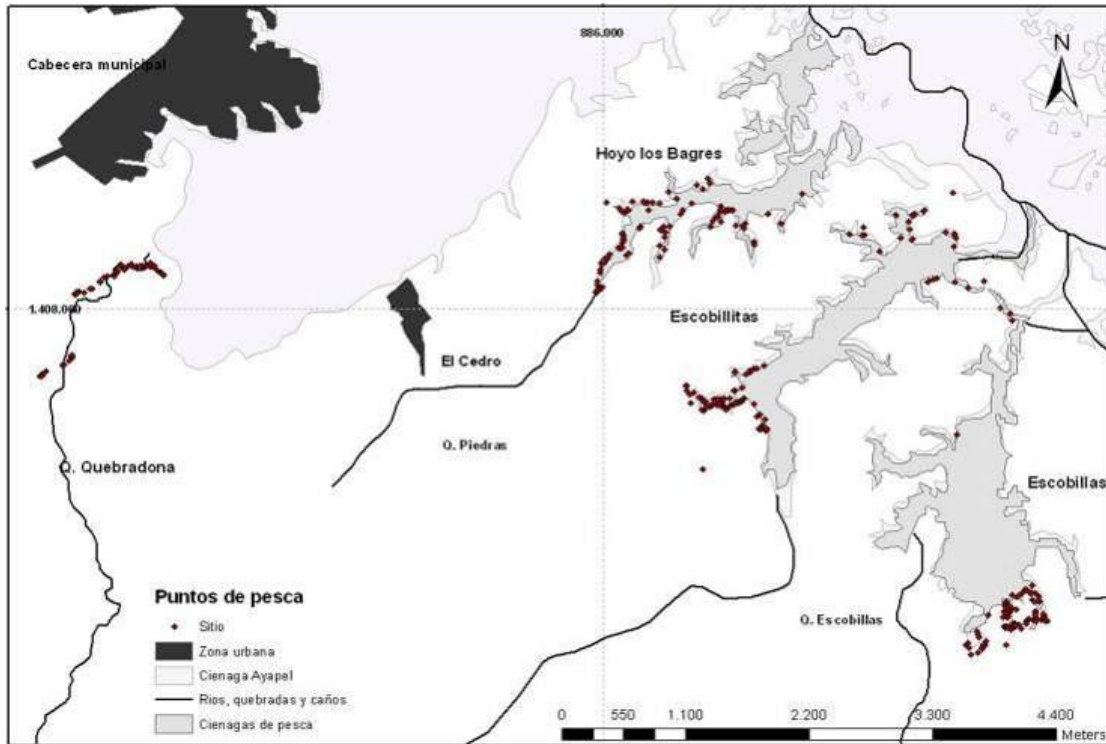


Figura 8. Ubicación geográfica de los sitios de pesca en la zona litoral de los sectores de Quebrada Quebradona, Ciénaga Hoyo los Bagres, Ciénaga Escobillitas y Ciénaga Escobillas localizados en el extremo sur oriental del Sistema Cenagoso de Ayapel. Adaptado y modificado de PMA, 2007.

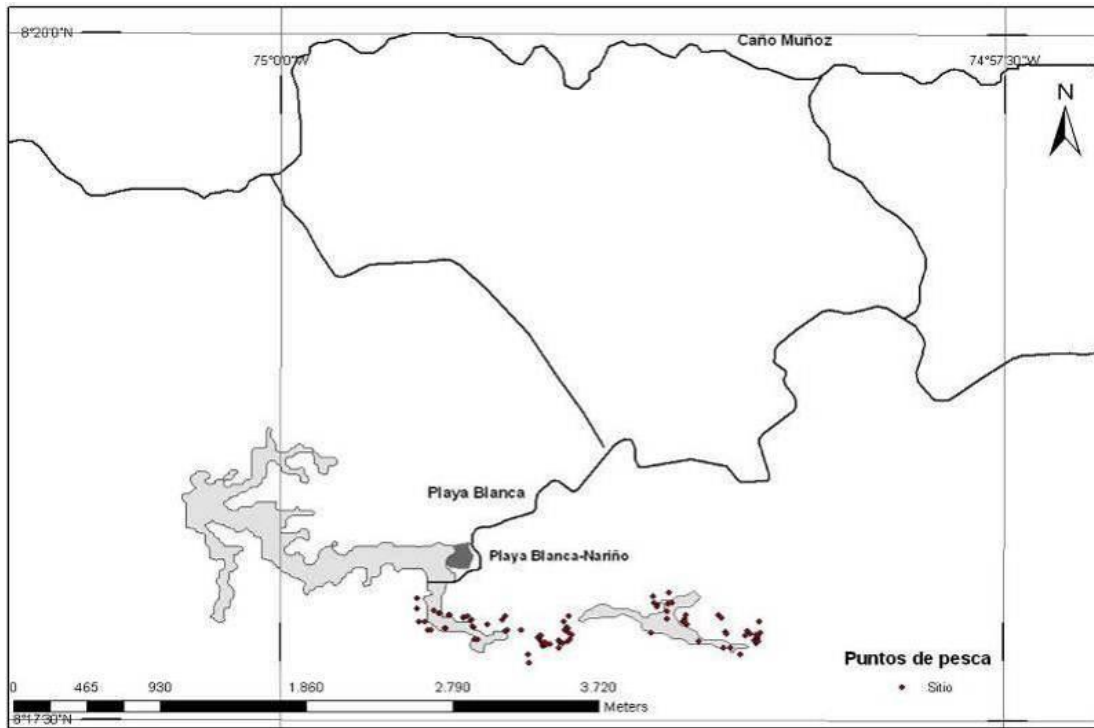


Figura 9. Ubicación geográfica de los sitios de pesca en la zona litoral de la Ciénaga Playa Blanca localizada en la parte oriental del Sistema Cenagoso de Ayapel. Adaptado y modificado de PMA, 2007.

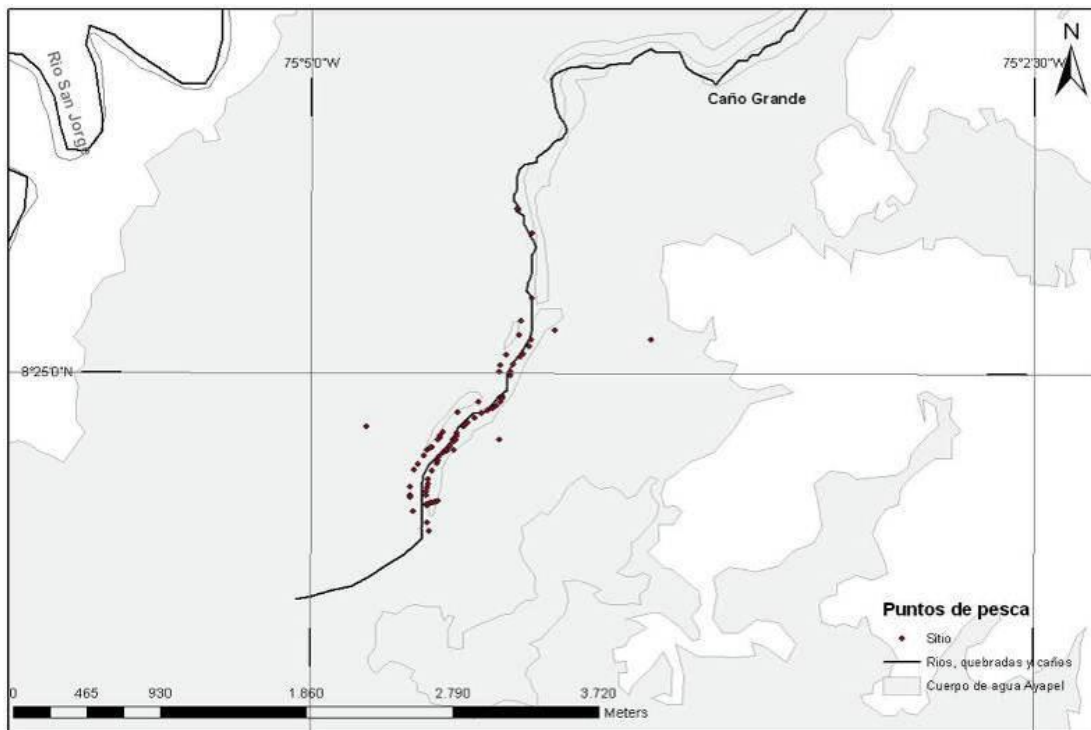


Figura 10. Ubicación geográfica de los sitios de pesca en la zona litoral del sector de Caño Grande localizado en el extremo Norte del Sistema Cenagoso de Ayapel. Adaptado y modificado de PMA, 2007.

Los peces capturados se dispusieron inicialmente en bolsas plásticas con solución de formaldehído al 10%, se etiquetaron teniendo en cuenta el sector, tipo de aparejo y nivel del agua). Posteriormente, se transportaron al laboratorio del grupo GAIA en la Sede de Investigación Universitaria (SIU) en la ciudad de Medellín donde se conservaron para su posterior identificación.

8.4.4. Trabajo en laboratorio

En el laboratorio, los peces se lavaron con abundante agua durante 24 horas para eliminar el exceso de formaldehído y proceder a su determinación hasta especie con la ayuda de claves taxonómicas de Dahl (1971), Eigenmann (1912; 1922), Géry (1977), Maldonado-Ocampo *et al.* (2005) y del material biológico del SCA conservado en la colección de ictiología de la Universidad de Antioquia bajo los números de colección CIUA-143 al CIUA-198 y CIUA-260 al CIUA-263. Cada individuo se pesó en una balanza con exactitud de 0.0001 g y se midió en su longitud estándar con ayuda de un ictiómetro digital con 0.01 mm de precisión. Los datos se organizaron en hojas de cálculo según sitio y momento de muestreo.

8.4.5. Organización y análisis de la información

Para el procesamiento de la información se elaboraron matrices que incluyeron la información biológica de la ictiofauna (especies, abundancia, biomasa, longitud estándar) y de las variables físicoquímicas registradas en cada momento y sector muestreado.

A partir de los datos se determinaron parámetros biológicos primarios del ensamblaje de peces como composición, constancia y riqueza específica o número total de especies (S).

Para conocer el número de veces que apareció una especie durante el período de muestreo se utilizó el índice ecológico de constancia o de ocurrencia de Dajoz (2002), expresado en porcentaje y definido como la relación entre el número de muestreos que contienen la especie y el número total de muestreos. Para calcularlo, se empleó la expresión:

$$C(\%) = \left(\frac{P}{N} \right) 100$$

Donde, C = Frecuencia de ocurrencia de la especie expresada en porcentaje, P = Número de muestreos en los que se encontró una especie y N = Número total de muestreos realizados.

Para comparar y analizar la constancia de ocurrencia de las especies entre niveles de agua, sectores de muestreo y campañas, independientemente de su importancia comercial, se consideraron tres categorías específicas de especies de acuerdo con los valores de C : *especies contantes* o especies que se encuentran presentes en más del 49% de los muestreos realizados ($C \geq 50$); *especies accesorias*, presentes entre el 25 y 49% del total de los muestreos realizados ($25 > C < 50$) y *especies accidentales*, presentes en menos del 25% de los muestreos realizados ($C \leq 25$) (Dajoz, 2002).

Para evaluar si el número de especies capturadas fue representativo de acuerdo con el número de especies esperada para un número dado de individuos se utilizaron los estimadores de riqueza no paramétricos de Chao y Jack-Knife.

Se estimaron igualmente los valores de algunos descriptores emergentes del ensamblaje como: 1) dominancia de Simpson (D'), con el fin de establecer una especie indicadora dentro de la zona de estudio dada su sensibilidad a la abundancia de las especies más frecuentes de la comunidad, 2) diversidad específica de Shannon-Wiener (H'), dada su independencia del tamaño de la muestra, y 3) equidad de Pielou (J') por ser el índice adecuado para usarse con la medida de diversidad de Shannon-Wiener además de su independencia del número de especies (Magurran, 1989; Shannon & Weaner, 1949; Pielou, 1969; Simpson, 1949).

Puesto que el índice de diversidad de Shannon-Wiener es un índice de heterogeneidad afectado tanto por la riqueza de especies como por la equidad se determinó la relación de causalidad y asociación entre éstos mediante el análisis de regresión lineal simple para establecer el de mayor peso en la explicación de la diversidad. También se realizó este análisis para verificar la posible relación entre la riqueza de especies (S) y el número de individuos (Hair, 1987).

Asumiendo que el índice de diversidad se puede utilizar para indicar el grado de estrés ecológico de una comunidad en un ambiente bajo el influjo de perturbaciones, naturales y/o antrópicas, se realizó un análisis complementario utilizando el método de comparación de las curvas Abundancia/Biomasa (ABC) en una misma figura, para determinar el grado de perturbación del ensamblaje de peces que habita y/o interactúa con la vegetación acuática litoral en el Sistema Cenagoso de Ayapel (Magurran, 2004; McManus & Pauly, 1990; Warwick, 1986).

El método ABC es un indicador sensible a las perturbaciones naturales físicas y biológicas ocasionadas en el espacio y tiempo que, además de tener en cuenta el número de especies incluidas en el análisis, permite predecir el estado de perturbación de una comunidad al comparar, en el mismo tiempo y espacio, la distribución del número de individuos y la distribución de la biomasa entre las especies sin necesidad de disponer de datos históricos (Clarke & Warwick, 2001).

Se elaboraron figuras tanto para el período de estudio, como para cada uno de los niveles de agua y sectores de muestreo, clasificando las especies en orden decreciente de su abundancia sobre el eje x con el porcentaje de dominancia de abundancia y biomasa para las especies en el eje y.

Para facilitar la comparación entre ambas curvas, que tienen diferentes unidades de medida, los datos se estandarizaron a una escala común empleando, en el eje y, una escala acumulativa para la abundancia y la biomasa en un mismo rango (0-100), y una escala logarítmica para los porcentajes de participación acumulados para cada especie en el eje x, con valores que fluctuaron entre 0.3 y 2.0 (Clarke & Warwick, 2001; Warwick, 1986).

Al comparar las curvas de abundancia y biomasa, en el mismo tiempo y lugar, es posible reconocer gráficamente cuando una comunidad se encuentra afectada o no por una perturbación severa dependiendo de si la curva de abundancia permanece por encima de la curva de biomasa o si la curva de biomasa permanece por encima de la curva de abundancia. Cuando las dos curvas se encuentran muy próximas y llegan incluso a cruzarse una o varias veces, es indicio de que la comunidad está sometida al efecto de una perturbación moderada (Clarke & Warwick, 2001; Warwick, 1986).

Para comparar muestras con diferente número de especies se aplicó el índice de impacto propuesto por Clarke (1990) o estadístico W , que permite cuantificar el grado de estrés mediante la siguiente interpretación matemática de la curva ABC:

$$W = \sum_{i=1}^S \frac{(B_i - A_i)}{50 - (S - 1)}$$

Donde B_i = biomasa de cada rango de especie i , A_i = abundancia de cada rango de especie i y S = número de especies (Clarke, 1990). El valor W varía de -1 a +1; cuando W es positivo, la curva de biomasa se ubica por encima de la curva de abundancia en situaciones no perturbadas, valores negativos de W indican potencial estresamiento, y cuando W es 0.0 las curvas están muy próximas característico de situaciones de perturbación moderada (Clarke & Warwick, 2001).

Para cada una de las variables físicoquímicas y de los descriptores del ensamblaje íctico medidos como riqueza de especies, abundancia numérica, biomasa e índices de diversidad se calcularon estadígrafos de tendencia central como la media y la mediana y se determinaron estadígrafos de dispersión como varianza, covarianza y coeficiente de variación. También se estimó la normalidad de los datos mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y se efectuaron las pruebas de homocedasticidad y la prueba de rachas o independencia de los datos teniendo en cuenta que la medición de cada variable física, química o biológica en

cada campaña y sector de muestreo no incidiese en la siguiente medición garantizando, en el caso de los peces, la no recaptura de especies.

Con el fin de evaluar el efecto de los factores tiempo (cuatro niveles de agua) y espacio (seis sectores de muestreo), sobre las variables respuesta, se realizaron análisis de varianza bifactoriales o de doble entrada por rangos de Friedman para K muestras relacionadas, definiéndose veinticuatro tratamientos. En el análisis de datos originales, sin transformar, ni estandarizar, se evaluaron dos hipótesis nulas: 1) no existen diferencias significativas de las variables físicoquímicas y de los atributos de los ensamblajes de peces en los diferentes niveles de agua y sectores de muestreo, 2) dentro de cada nivel y sector, no existen diferencias significativas en las variables físicoquímicas y la estructura de los ensamblajes.

En las pruebas que se realizaron posteriormente para determinar la significancia estadística entre las medianas de las variables analizadas, se utilizó el método de Wilcoxon para contrastar las medianas de los datos pareados. Todos los análisis se realizaron con un nivel de confianza del 95%.

Para estimar el grado de semejanza entre los niveles de agua y sectores de muestreo se utilizó la prueba de Bray-Curtis con ligamiento sencillo. Con este método se calcularon las matrices de similaridad de Bray-Curtis y se generaron dendrogramas al clasificar los niveles y/o sectores de acuerdo con los registros de las variables físicoquímicas, número, abundancia y biomasa de las especies. La matriz de semejanzas contiene los coeficientes de semejanza calculados entre cada par de niveles de agua y/o sectores de muestreo. Convencionalmente, un coeficiente de semejanza toma valores en un rango de 0-100%. El coeficiente es igual a 100% si dos muestras son totalmente similares, no disímiles, y es igual a 0 si son totalmente disímiles (Clarke & Warwick, 2001).

Con el fin de establecer la existencia de patrones de distribución de la abundancia asociados con los niveles de agua y/o sectores de muestreo se procedió a un análisis de correspondencia rectificado (DCA) con las variables dependientes obteniéndose una longitud de gradiente menor de 2.5. A partir de este dato y luego de reducir el número de especies de 45 a 13 seleccionando las que presentaron correlaciones iguales o mayores a 0.30 para incorporar las variables independientes, se utilizó el análisis de redundancia canónica (RDA). La significancia de la interacción fue probada mediante una prueba de permutaciones Monte Carlo con 499 permutaciones. Todos los análisis se realizaron sobre los datos centrados $(x_i - \bar{x})$ y transformados a su raíz cuadrada $(\sqrt{x+1})$.

Los cálculos y estimaciones se efectuaron a través de los programas IBM SPSS Statistics versión 19, BioDiversity Profesional versión 2 (McAleence, 1997), PAST (Paleontological Statistics) versión 2.06 (Hammer *et al.*, 2001), y Canoco 4.5 para Windows.

8.5. RESULTADOS

8.5.1. Variables Físicoquímicas del agua

Los valores medios de las variables físicoquímicas registrados en los parches de vegetación acuática litoral durante ocho campañas realizadas en seis sectores litorales del SCA junto con un resumen de los registros temporales y espaciales de saturación de oxígeno así como los resultados de los análisis estadísticos descriptivos por niveles de agua y sectores de muestreo y de la pruebas de Friedman y de Wilcoxon aplicadas para evaluar las condiciones ambientales registradas en el período de estudio se presentan en los anexos 2A, 2B, 2C y 2D.

En el período de estudio se evidenciaron diferencias en el comportamiento de las variables físicoquímicas evaluadas. Mientras la temperatura del agua y el pH fueron las variables más estables (C.V < 10%), el oxígeno disuelto mostró poca estabilidad (C.V = 30.7%) y la conductividad eléctrica presentó la mayor variación (C.V = 65.9%) (Tabla 3).

Tabla 3. Tamaño muestral y valores estadísticos de las variables físicoquímicas registradas en el Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período de estudio.

Variables Físicoquímicas	Tamaño muestral (N)	Valor mínimo	Valor máximo	Promedio	Mediana	Rango Intercuantil (RIC)	Desviación Estándar	Coefficiente de variación (%)
Temperatura del agua (°C)	192	30.8	34.7	31.0	31.0	1.8	1.4	4.6
Oxígeno disuelto (mg/l)	192	5.1	10.7	5.1	5.0	1.8	1.6	30.7
pH	192	6.8	8.7	6.8	6.8	0.7	0.6	9.0
Conductividad eléctrica (μS/cm)	192	37.8	295.2	88.9	77.9	70.5	58.6	65.9

8.5.1.1. Comportamiento temporal

La temperatura del agua y el pH con coeficientes de variación que fluctuaron entre 4.1-4.9% y 5.9-7.8% fueron las variables más estables en los diferentes niveles de agua. La inestabilidad temporal de la conductividad eléctrica (C.V > 43%) alcanzó su mayor variación en aguas altas (65.5%) cuando se obtuvo un registro cuatro veces más bajo (promedio = 29.9 μS cm⁻¹) que los valores medios observados durante los momentos de llenado (125.7 μS cm⁻¹) y vaciado (111.2 μS cm⁻¹).

Por su parte, el oxígeno disuelto evidenció un comportamiento inestable durante los momentos aguas bajas y aguas altas (C.V > 34%) el cual se estabilizó durante los períodos de aguas en ascenso y aguas en descenso cuando se registraron sus valores más altos (promedios = 5.5 mg/L y 5.6 mg/L). Los valores más bajos de oxígeno disuelto se presentaron en el nivel de aguas altas (promedio = 3.8 mg/L).

8.5.1.2. Comportamiento espacial

La temperatura del agua y el pH presentaron un comportamiento espacial similar al registrado durante los cuatro niveles de agua. Su estabilidad espacial fue corroborada por coeficientes de variación que fluctuaron entre 3.4-5.0% y 6.9-9.8%. Por su parte, el oxígeno disuelto presentó variaciones considerables únicamente en Ciénaga Playa Blanca (36.7%) mientras que la conductividad eléctrica evidenció inestabilidad en todos los sitios de muestreo (C.V > 45%) registrando variaciones mayores del 60% en la Ciénaga Escobillitas (65.1%) y en la Ciénaga Playa Blanca (60.8%).

Espacialmente, los valores más bajos de oxígeno disuelto se registraron en la Ciénaga Playa Blanca (promedio = 3.6 mg/L) en tanto que en Quebrada Quebradona se midieron los valores más altos (promedio = 6.3 mg/L). En este promedio influyó el valor máximo que se obtuvo durante el período de aguas bajas (10.7 mg/L) lo cual alteró el patrón de comportamiento espacio temporal observado para esta variable química.

En la Ciénaga Playa Blanca se presentó la conductividad más alta (promedio = 159.5 $\mu\text{S cm}^{-1}$) la cual con la excepción de la registrada en Caño Grande (promedio = 95.5 $\mu\text{S cm}^{-1}$) duplicó los valores que se determinaron en los sectores de muestreo restantes cuyos valores fluctuaron alrededor del 70 $\mu\text{S cm}^{-1}$.

8.5.1.3. Comportamiento espacio-temporal

Los registros de conductividad eléctrica en los sectores de muestreo evidenciaron, a diferencia de la temperatura del agua, un patrón de comportamiento asociado al ciclo hidrológico del Sistema Cenagoso. Mientras los valores altos se relacionaron con los períodos de aguas en ascenso y descenso los valores bajos se relacionaron con los de aguas bajas y altas. En consecuencia, en el SCA se observó un patrón cíclico para la conductividad eléctrica el cual se inició con valores bajos durante el período de aguas bajas (abril-marzo). Estos valores se incrementaron durante el momento de aguas en ascenso (mayo-junio), presentaron una fuerte disminución en aguas altas (mayo-junio) registrándose los picos más bajos, y finalmente, evidenciaron un nuevo incremento durante el

período de aguas en descenso (enero-febrero) Un patrón similar se registró en el compartimento del oxígeno disuelto en los diferentes sectores excepto en Quebrada Quebradona y para el pH excepto en Quebrada Quebradona y Caño Grande (Figuras 11, 12, 13 y 14).

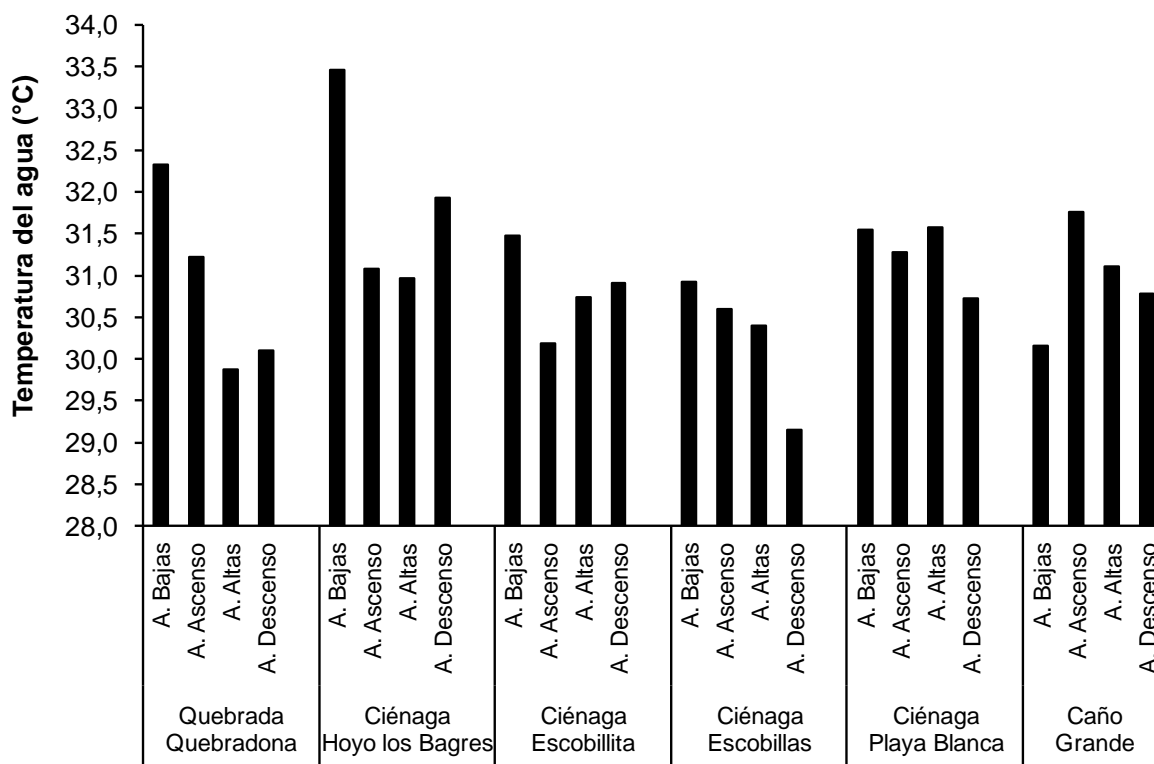


Figura 11. Comportamiento temporal de la temperatura del agua en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.

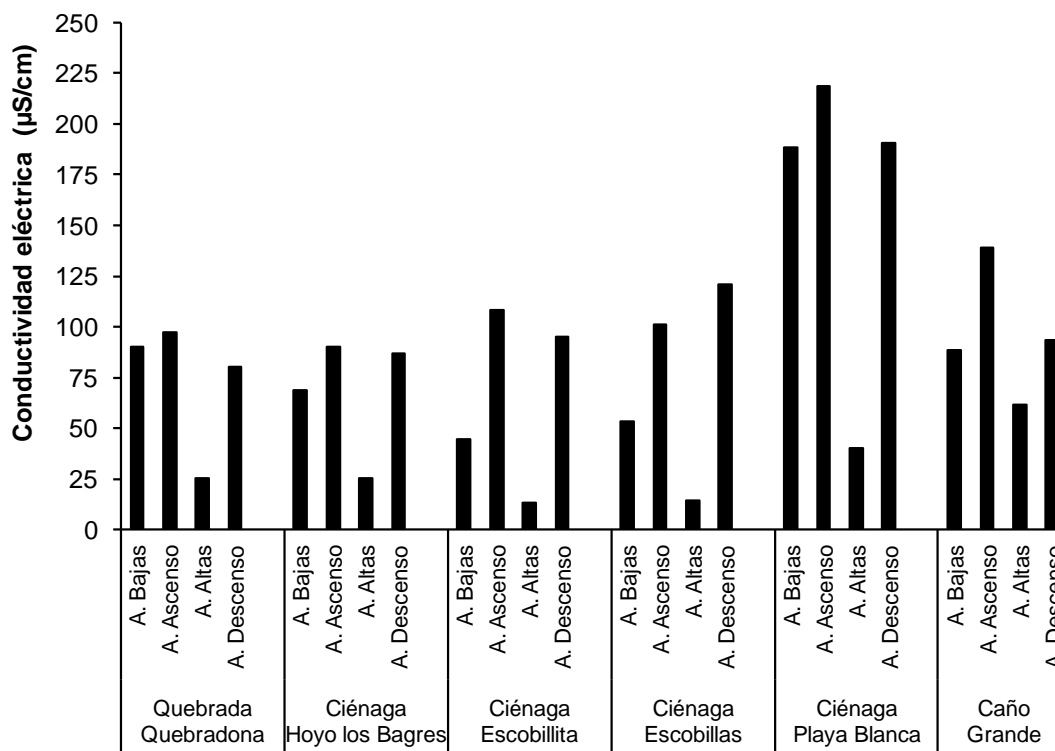


Figura 12. Comportamiento temporal de la conductividad eléctrica en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.

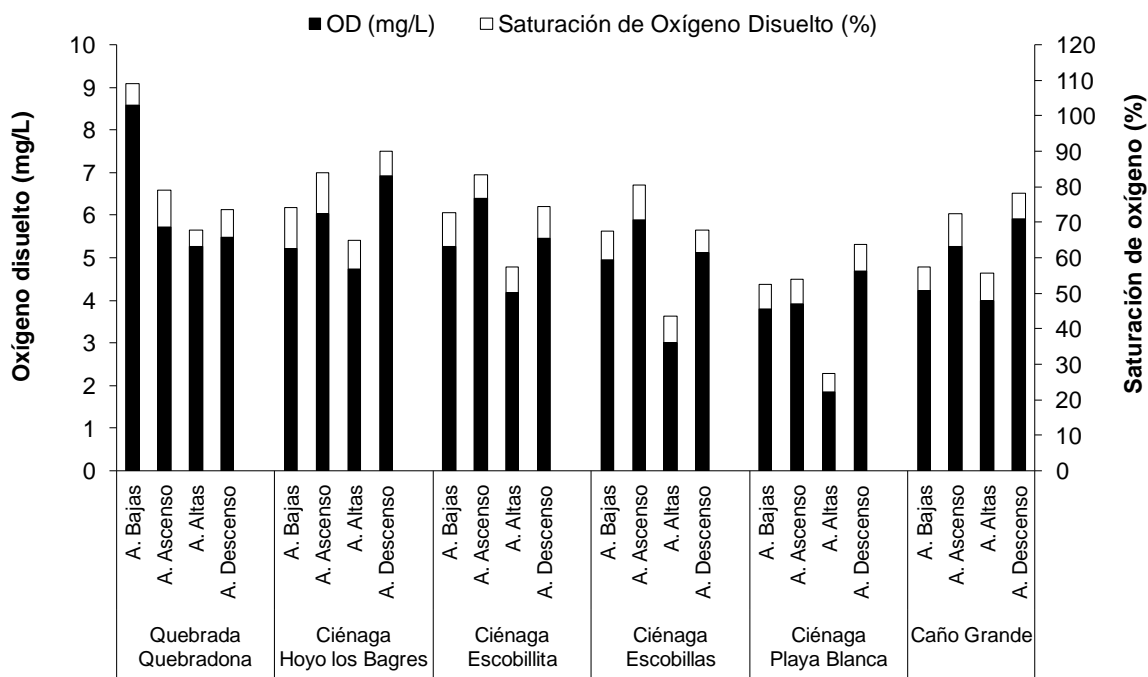


Figura 13. Comportamiento temporal del oxígeno disuelto y la saturación de oxígeno en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.

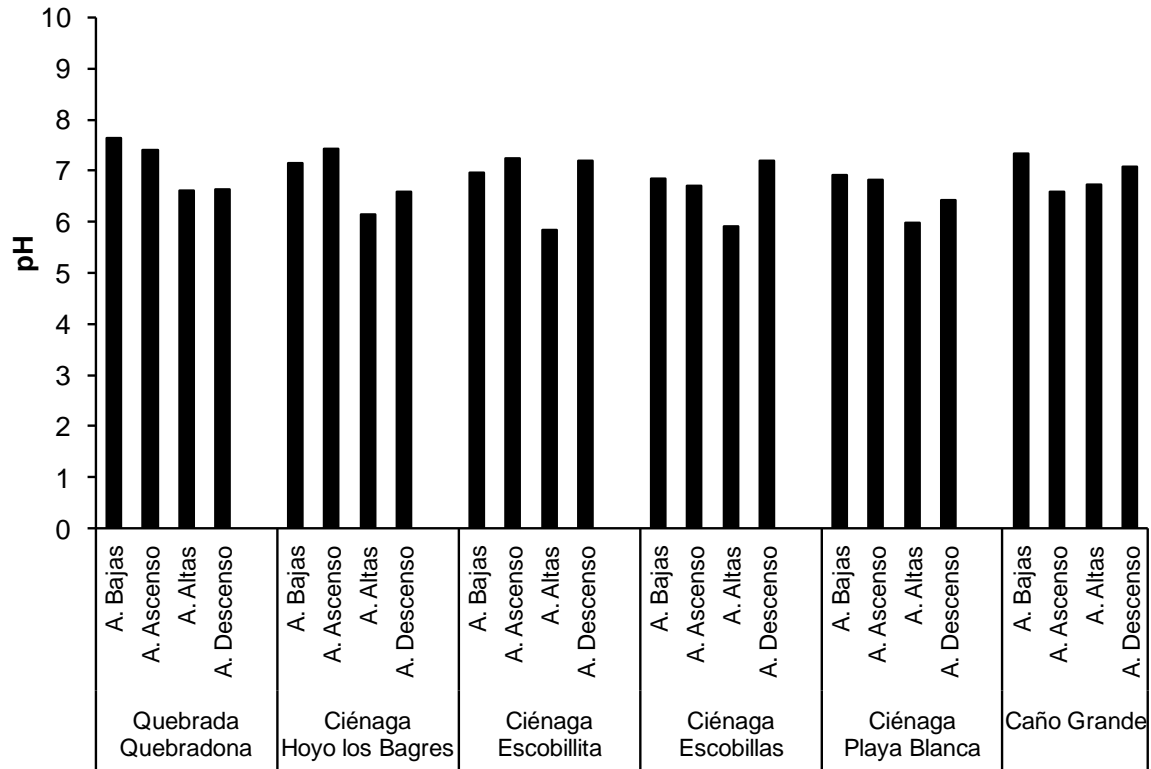


Figura 14. Comportamiento temporal del pH en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.

8.5.1.4. Análisis de varianza

Mediante la ANOVA de Friedman se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los registros temporales y espaciales de temperatura del agua (Anexo 3A).

($X^2_{r\text{Temperatura agua}}(2; 0.0) = 311.7$), oxígeno disuelto ($X^2_{r\text{Oxígeno}}(2; 0.0) = 311.7$), pH ($X^2_{r\text{pH}}(2; 0.0) = 311.7$) y conductividad eléctrica ($X^2_{r\text{Conductividad}}(2; 0.0) = 311.7$).

8.5.1.5. Diferencias entre niveles de agua

En la Figura 15, donde se representa mediante un dendrograma del índice de similitud-disimilitud de Bray-Curtis, el agrupamiento jerárquico temporal de las variables físicoquímicas registradas durante cuatro niveles de agua en el SCA se observan tres grupos cuyo nivel de diferenciación, sobre la escala de similitud global, superior al 50%, indica que en el agrupamiento de los niveles de agua existieron más semejanzas que diferencias en sus características físicoquímicas.

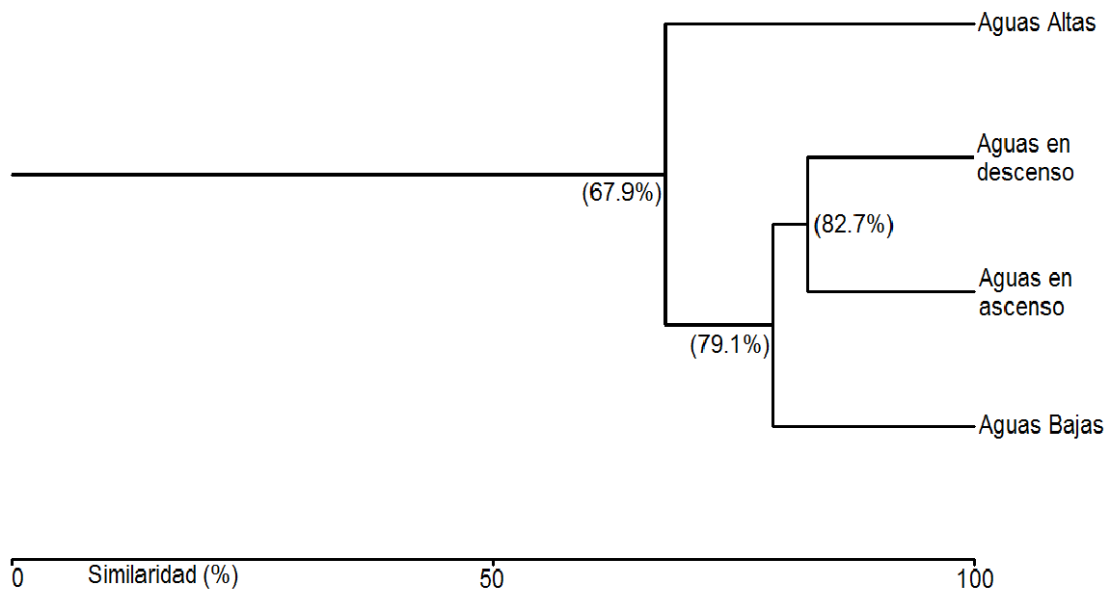


Figura 15. Agrupamiento temporal de las variables físicoquímicas registradas durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis

De acuerdo con la matriz de similitud generada con el índice de Bray-Curtis para las variables físicoquímicas registradas durante cuatro niveles de agua, el mayor índice de similitud se presentó entre los niveles de aguas en ascenso-aguas en descenso (82.7%). Esta similitud fue corroborada por las semejanzas estadísticamente significativas en temperatura ($p = 0.12$), oxígeno disuelto ($Z = -0.79$) pH ($Z = -0.88$) y conductividad eléctrica ($Z = -1.13$) que se encontraron mediante la prueba de Wilcoxon (Anexo 3A1).

Una situación diferente se presentó entre los niveles de aguas altas-aguas bajas. Si bien el valor de similitud estimado sobre la escala de similitud global de Bray-Curtis entre estos niveles de aguas fue del 67.9%, al contrastarlos mediante la prueba de Wilcoxon, se presentaron diferencias estadísticamente significativas para todas las variables físicoquímicas evaluadas ($Z_{\text{Temperatura}} = -0.58$; $Z_{\text{Oxígeno disuelto}} = -3.96$; $Z_{\text{pH}} = -7.33$; $Z_{\text{Conductividad}} = -6.98$) (Anexo 3A1).

En el Anexo 3A2 se resumen los resultados de las pruebas de comparaciones múltiples de Wilcoxon y se presentan los resultados de la matriz de similitud generada con el índice de Bray-Curtis para muestras pareadas, agrupadas por nivel de agua, de las variables físicoquímicas registradas en los parches de vegetación acuática localizados en la región litoral de seis sectores del SCA.

8.5.1.6. Diferencias entre sectores de muestreo

Con base en el agrupamiento jerárquico espacial de las variables físicoquímicas registradas en seis sectores del SCA se formaron tres grupos, representados en un dendrograma de índice de similitud-disimilitud de Bray-Curtis, con un nivel de diferenciación superior al 77% sobre la escala de similitud global (Figura 16).

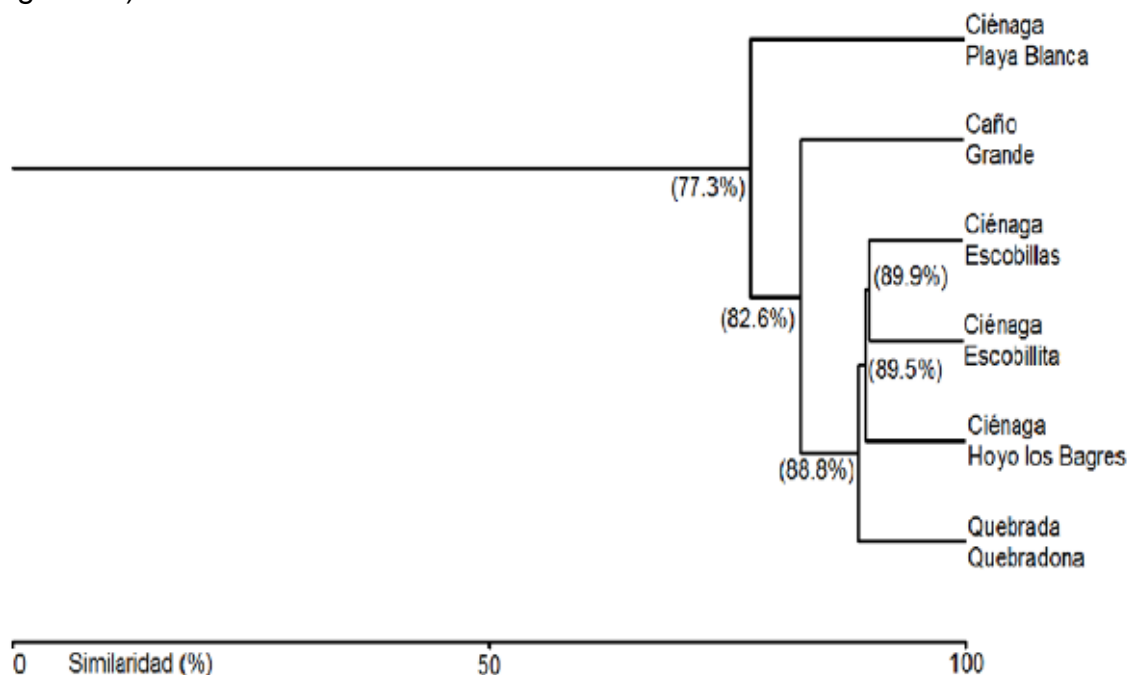


Figura 16. Agrupamiento espacial de las variables físicoquímicas registradas en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis

La alta similitud entre los sectores Ciénagas Escobillitas-Ciénaga Escobillas (89.6%) fue corroborada por las semejanzas estadísticamente significativas encontradas mediante la prueba de Wilcoxon para la temperatura del agua ($Z = -1.26$), oxígeno disuelto ($Z = -1.81$), pH ($Z = -1.87$) y conductividad eléctrica ($Z = -0.73$). La baja similitud entre Ciénaga Escobillitas-Ciénaga Playa Blanca (68.3%) concordó con las diferencias estadísticamente significativas establecidas para la temperatura del agua ($Z = -2.17$), oxígeno disuelto ($Z = -5.19$), pH ($Z = -2.41$) y conductividad eléctrica ($Z = -4.62$) (Anexo 3A2).

8.5.2. Ensamblaje íctico

8.5.2.1. Identificación y composición de especies

Se capturaron 45 especies distribuidas en ocho órdenes y 27 familias (Tabla 4).

Tabla 4. Especies capturadas en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel entre enero de 2008 y junio de 2009.

Orden	Familia	Especie	Nombre Vernáculo		
Myliobatiformes	Potamotrygonidae	<i>Potamotrygon magdalenae</i> (Valenciennes, 1865)	Raya de río		
Clupeiformes	Engraulidae	<i>Anchoa c.f trinitatis</i> (Fowler, 1915)	Anchoa - Sábalo		
Characiformes	Curimatidae	<i>Curimata mivartii</i> (Steindachner, 1878)	Vizcaína		
		<i>Cyphocharax magdalenae</i> (Steindachner, 1878)	Viejita, Yalúa		
	Prochilodontidae	<i>Ichthyoelephas longirostris</i> (Steindachner, 1879)	Jetudo		
		<i>Prochilodus magdalenae</i> Steindachner, 1879	Bocachico		
	Anostomidae	<i>Abramites eques</i> (Steindachner, 1878)	Totumito		
		<i>Leporinus muyscorum</i> Steindachner 1900	Comelon		
		<i>Leporinus striatus</i> Kner, 1858	Rayado		
	Gasteropelecidae	<i>Gasteropelecus maculatus</i> Steindachner, 1879	Palometa		
	Characidae	<i>Astyanax caucanus</i> (Steindachner, 1879)	Sardina		
		<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	Tota, Colirroja		
		<i>Triporthus magdalenae</i> (Steindachner, 1878)	Arenca		
		<i>Cynopotamus magdalenae</i> (Steindachner, 1879)	Cachana		
		<i>Roebooides dayi</i> (Steindachner, 1878)	Juan viejo		
		<i>Saccoderma hastatus</i> (Eigenmann, 1913)	Sardinita		
		Cynodontidae	<i>Gilbertulus alatus</i> (Steindachner, 1878)	Boquiancha	
		Erythrinidae	<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	Moncholo	
		Ctenoluccidae	<i>Ctenolucius hujeta</i> (Valenciennes, 1850)	Agujeta	
		Siluriformes	Aspredinidae	<i>Bunocephalus colombianus</i> Eigenmann, 1912	Negrito
			Callichthyidae	<i>Hoplosternum magdalenae</i> Eigenmann, 1913	Chipe
Loricariidae			<i>Dasylicaria filamentosa</i> (Steindachner, 1878)	Raspacanoa	
	<i>Dasylicaria seminuda</i> (Eigenmann & Vance, 1912)		Raspacanoa		
Heptapteridae	<i>Pimelodella chagresi</i> (Steindachner, 1876)		Capitanejo		
	<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)		Barbudo negro		
Pimelodidae	<i>Pimelodus blochii</i> Valenciennes, 1840		Nicuro		
	<i>Pimelodus grosskopfii</i> Steindachner, 1879		Capaz		
	<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i> Buitrago-Suárez & Burr, 2007		Bagre tigre		
	<i>Sorubim cuspicaudus</i> Littmann, Burr & Nass, 2000		Blanquillo		
Doradidae	<i>Centrochir crocodilli</i> (Humboldt, 1821)	Matacaimán			
Auchenipteridae	<i>Ageneiosus pardalis</i> Lütken, 1874	Doncella			
	<i>Trachelyopterus insignis</i> (Steindachner, 1878)	Barbudo			
	<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes, 1903)	Mayupita			
Gymnotiformes	Sternopygidae	<i>Sternopygus aequilabiatu</i> (Humboldt, 1811)	Mayupa		
		<i>Brachyhyopopomus spp</i>	Mayupita		
	Apterodontidae	<i>Apterodontus mariae</i> (Eigenmann & Fischer, 1914)	Mayupa negra		
Cyprinodontiformes	Poeciliidae	<i>Poecilia caucana</i> (Steindachner, 1880)	Piponcita		
Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1975	Culebra de agua		
Perciformes	Scianidae	<i>Plagioscion magdalenae</i> (Steindachner, 1878)	Pacora		
		<i>Andinoacara latifrons</i> (Steindachner, 1878)	Mojarra azul		
	Cichlidae	<i>Caquetaia kraussii</i> (Steindachner, 1879)	Mojarra amarilla		
		<i>Geophagus steindachneri</i> Eigenmann & Hildebrand, 1910	Mula, Jorobada		
		<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	Tilapia nilotica		
		<i>Oreochromis spp</i>	Tilapia roja		
	Osphronemidae	<i>Trichopodus pectoralis</i> (Regan, 1910)	Gurami		
	8	27	45		

Adaptado de Dahl (1991), Mago-Leccia (1994), Maldonado-Ocampo *et al.* (2008), Mojica *et al.* (2002, 2006), Reis *et al.* (2003).

El orden con mayor número de especies se registró en el grupo de los Characiformes (17 especies), seguido por los Siluriformes (13 especies), Perciformes (7 especies) y Gymnotiformes (4 especies). Cupleiformes, Cyprinodontiformes, Synbranchiformes y Myliobatiformes fueron los órdenes con el menor número de especies en el período de estudio (Tabla 5).

Tabla 5. Representatividad numérica de las especies capturadas en el Sistema Cenagoso de Ayapel agrupadas por órdenes taxonómicos

Ordenes	Especies	
	Número (n)	Porcentaje (%)
Myliobatiformes	1	2.2
Clupeiformes	1	2.2
Characiformes	17	37.8
Siluriformes	13	28.9
Gymnotiformes	4	8.9
Cyprinodontiformes	1	2.2
Synbranchiformes	1	2.2
Perciformes	7	15.6
Total	45	100

Los Characiformes con el 62.7% de las capturas y con el 64.7% de aportes a la biomasa total fue el orden más representativo en el SCA seguido por los Gymnotiformes (23.5% y 16.6%), Perciformes (9.5% y 11.8%), Siluriformes (3% y 6.1%) y Cupleiformes (0.98% y 0.7%). Por su parte los Synbranchiformes, Cyprinodontiformes y Myliobatiformes fueron los órdenes menos representativos (0.24% y 0.11%).

La representatividad numérica de los ejemplares capturados agrupados por órdenes taxonómicos registrada durante el nivel de aguas altas y en el sector de Quebrada Quebradona fue la más baja en la escala espacio-temporal.

Si bien los Characiformes fueron el grupo dominante durante los diferentes momentos hidrológicos (83.5%) y en los diferentes sectores del SCA (60.7%) los Gymnotiformes (6.2%) fueron desplazados del segundo lugar en aguas altas por los Perciformes (8.1%) en tanto que en Quebrada Quebradona los Siluriformes cobran importancia como el segundo grupo más importante (18.3%) por encima de los Gymnotiformes (10.7%), Clupeiformes (8.9%) y Perciformes (3.5%). La importancia de los primeros cuatro órdenes respecto al número de especies persistió tanto en el tiempo como en el espacio.

Las familias Characidae (48.0%) y Sternopygidae (25.3%), con el 60.8% de aportes a las capturas, junto con Curimatidae (10.3%) y Cichlidae (9.3%) contribuyeron con el 91.0% del total de los individuos capturados en el período de

estudio. Por su parte, Characidae (27.3%) y Curimatidae (22.9%) con su aporte del 50.1% a la biomasa total obtenida se destacaron con Sternopygidae (15.0%), Cichlidae (10.2%) y Anostomidae (7.5%) como las familias más representativas en biomasa con su contribución del 82.9% (Tabla 6).

Tabla 6. Representatividad en número y biomasa de los individuos capturados en el Sistema Cenagoso de Ayapel agrupados por Familias

Familia	Abundancia		Biomasa	
	Cantidad (n)	Porcentaje (%)	Cantidad (n)	Porcentaje (%)
Potamotrygonidae	2	0,006	41,0	0,011
Engraulidae	336	0,984	2635,6	0,688
Curimatidae	3474	10,172	87564,3	22,862
Prochilodontidae	11	0,032	1216,9	0,318
Anostomidae	476	1,394	28796,2	7,518
Gasteropelecidae	12	0,035	40,6	0,011
Characidae	16399	48,019	104500,5	27,284
Cynodontidae	607	1,777	3761,9	0,982
Erythrinidae	102	0,299	14264,4	3,724
Ctenoluccidae	333	0,975	7710,7	2,013
Aspredinidae	30	0,088	72,1	0,019
Callichthyidae	3	0,009	37,9	0,010
Loricariidae	94	0,275	1034,8	0,270
Heptateridae	48	0,141	2785,5	0,727
Pimelodidae	66	0,193	4684,5	1,223
Doradidae	42	0,123	382,9	0,100
Auchenipteridae	750	2,196	14326,6	3,741
Sternopygidae	8035	23,528	57443,7	14,998
Hypopomidae	3	0,009	11,0	0,003
Apterontidae	1	0,003	6130,0	1,601
Poeciliidae	75	0,220	16,1	0,004
Synbranchidae	6	0,018	348,1	0,091
Scianidae	10	0,029	0,5	0,000
Cichlidae	3177	9,303	39231,4	10,243
Osphronemidae	59	0,173	5967,4	1,558
Total	34151		383004,8	

De acuerdo con la Tabla 6 se destacan los aportes en número de individuos de la familia Characidae que duplican las capturas de la familia Sternopygidae y alcanzar a superar hasta en cinco veces las capturas de las familias y Curimatidae y Cíclidae en tanto los aportes numéricos de la familia Auchenipteridae, la quinta en orden de importancia numerica, representan sólo el 2.2% de las capturas.

De igual forma en la Tabla 6 se observa como los aportes de biomasa de las familias Characidae y Curimatidae muy similares, duplican las biomásas de las familias Sternopygidae y Cichlidae al tiempo que triplican la biomasa capturada de la Familia Anostomidae.

Temporalmente, la familia Characidae se destacó como el grupo íctico más abundante en los diferentes momentos del nivel de agua alcanzando una participación importante en las capturas (74.5%) durante el período de aguas en ascenso. No obstante la importancia numérica de la familia Sternopygidae como el segundo grupo con mayor abundancia relativa en los diferentes niveles de agua sus capturas durante el período de aguas en altas (6.2%) lo ubican en un lugar secundario siendo superado por las familias Cichlidae (8.1%) y Curimatidae (6.7%) (Tabla 7).

Espacialmente, la familia Characidae fue el grupo que más contribuyó a las capturas representando el 69.9% en Caño Grande. La familia Sternopygidae, el segundo grupo en importancia numérica en las ciénagas satélites, quedó relegada a un tercer lugar por las familias Auchenipteridae y Curimatidae en los sectores de Quebrada Quebradona y Caño Grande (Tabla 8).

Tabla 7. Representatividad numérica de los ejemplares capturados en el Sistema Cenagoso de Ayapel durante diferentes niveles de agua agrupados por Familias

Familias	Aguas bajas		aguas en ascenso		Aguas altas		Aguas en descenso	
	Abundancia							
	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)
Potamotrygonidae	2	0,02						
Engraulidae	225	1,81	68	0,98	26	0,63	17	0,16
Curimatidae	2047	16,48	573	8,26	276	6,70	578	5,42
Prochilodontidae	11	0,09						
Anostomidae	323	2,60	40	0,58	23	0,56	90	0,84
Gasteropelecidae	5	0,04	7	0,10				
Characidae	5320	42,82	3609	52,02	3071	74,54	4399	41,23
Cynodontidae	234	1,88	273	3,93	23	0,56	77	0,72
Erythrinidae	48	0,39	15	0,22	8	0,19	31	0,29
Ctenoluccidae	202	1,63	47	0,68	40	0,97	44	0,41
Aspredinidae	19	0,15	3	0,04	2	0,05	6	0,06
Callichthyidae	2	0,02			1	0,02		
Loricariidae	56	0,45	19	0,27	8	0,19	11	0,10
Heptateridae	20	0,16	7	0,10			21	0,20
Pimelodidae	40	0,32	13	0,19	10	0,24	3	0,03
Doradidae	40	0,32	1	0,01			1	0,01
Auchemipteridae	114	0,92	536	7,73	14	0,34	86	0,81
Sternopygidae	2650	21,33	1002	14,44	255	6,19	4128	38,69
Hypopomidae					2	0,05	1	0,01
Apterontidae			1	0,01				
Poeciliidae	28	0,23	11	0,16	27	0,66	9	0,08
Synbranchidae	4	0,03					2	0,02
Scianidae			10	0,14				
Cichlidae	981	7,90	703	10,13	334	8,11	1159	10,86
Osphronemidae	52	0,42					7	0,07
Total	12423		6938		4120		10670	

Tabla 8. Ejemplares capturados en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel agrupados por Familias.

Familias	Quebrada Quebradona		Ciénaga Hoyo los Bagres		Ciénaga Escobillita		Ciénaga Escobillas		Ciénaga Playa Blanca		Caño Grande	
	Abundancia											
	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)
Potamotrygonidae			1	0,02							1	0,02
Engraulidae	259	8,88	2	0,04	5	0,06	31	0,64	22	0,29	17	0,34
Curimatidae	89	3,05	520	9,89	758	9,07	330	6,82	1170	15,17	607	11,98
Prochilodontidae			1	0,02	2	0,02	5	0,10	3	0,04		
Anostomidae	14	0,48	109	2,07	124	1,48	127	2,62	45	0,58	57	1,12
Gasteropelecidae	7	0,24					5	0,10				
Characidae	1303	44,65	2004	38,11	3719	44,52	2370	48,97	3461	44,87	3542	69,89
Cynodontidae	303	10,38	48	0,91	135	1,62	17	0,35	62	0,80	42	0,83
Erythrinidae	2	0,07	28	0,53	16	0,19	25	0,52	30	0,39	1	0,02
Ctenoluccidae	53	1,82	30	0,57	24	0,29	38	0,79	41	0,53	147	2,90
Aspredinidae	1	0,03	1	0,02			1	0,02	11	0,14	16	0,32
Callichthyidae			2	0,04			1	0,02				
Loricariidae	21	0,72	13	0,25	5	0,06	5	0,10			50	0,99
Heptateridae	1	0,03	8	0,15	3	0,04			13	0,17	23	0,45
Pimelodidae	4	0,14	23	0,44	2	0,02	10	0,21	16	0,21	11	0,22
Doradidae	12	0,41	1	0,02			1	0,02	26	0,34	2	0,04
Auchemipteridae	494	16,93	57	1,08	29	0,35	38	0,79	81	1,05	51	1,01
Sternopygidae	312	10,69	1585	30,14	2605	31,18	1269	26,22	1977	25,63	287	5,66
Hypopomidae							2	0,04	1	0,01		
Apteronotidae											1	0,02
Poeciliidae			8	0,15	31	0,37	26	0,54	10	0,13		
Synbranchidae			1	0,02	1	0,01	2	0,04	2	0,03		
Scianidae			1	0,02							9	0,18
Cichlidae	43	1,47	808	15,37	894	10,70	536	11,07	730	9,46	166	3,28
Osphronemidae			7	0,13	1	0,01	1	0,02	12	0,16	38	0,75
Total	2918		5258		8354		4840		7713		5068	

De las especies capturadas, *Trichopodus pectoralis*, *O. niloticus* y *O. spp* son exóticas, 15 especies se identifican como migradoras, 17 tienen valor comercial y ocho se encuentran incluidas en la lista roja de los peces dulceacuícolas de Colombia (Dahl, 1971; Mojica *et al.*, 2002; MADR-CCI, 2008b; MADR-CCI, 2010c) (Tabla 9).

Tabla 9. Listado de especies migradoras*, de importancia económica y amenazadas registradas en el Sistema Cenagoso de Ayapel en el período 2008-2009. La equis (X) confirma el estatus de la especie. Especies en peligro crítico (CR), en peligro (EN) y vulnerables (VU). *En este estudio se consideran especies migradoras aquellas que salen del SCA formando cardúmenes para remontar el río San Jorge en busca de mejores condiciones bien sea para reproducirse, minimizar la depredación de sus juveniles en espacios reducidos, dispersarse maximizando las posibilidades de expansión y supervivencia de la especie y alimentarse (Barthem & Goulding, 1997; Carolsfeld *et al.*, 2003; Lucas & Baras 2001; Usma *et al.*, 2009).

ESPECIE	Nombre vernáculo	Estatus		Categoría de amenaza
		Migratorio	Económico	
<i>Anchoa c.f. trinitatis</i>	Anchoa - Sábalo	X		
<i>Curimata mivartii</i>	Vizcaína	X	X	VU
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	Viejita, Yalúa		X	
<i>Ichthyoelephas longirostris</i>	Jetudo	X	X	EN
<i>Prochilodus magdalenae</i>	Bocachico	X	X	CR
<i>Abramites eques</i>	Totumito			VU
<i>Leporinus muyscorum</i>	Comelon		X	
<i>Astyanax caucanus</i>	Sardina	X		
<i>Astyanax fasciatus</i>	Tota, Colirroja	X		
<i>Triportheus magdalenae</i>	Arenca	X	X	
<i>Cynopotamus magdalenae</i>	Cachana	X	X	
<i>Hoplias malabaricus</i>	Moncholo		X	
<i>Pimelodus blochii</i>	Nicuro	X	X	
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	Capaz	X	X	
<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>	Bagre tigre	X	X	CR
<i>Sorubim cuspicaudus</i>	Blanquillo	X	X	EN
<i>Ageniosus pardalis</i>	Doncella	X	X	EN
<i>Plagioscion magdalenae</i>	Pacora	X	X	VU
<i>Caquetaia kraussii</i>	Mojarra amarilla		X	
<i>Oreochromis niloticus</i>	Tilapia nilotica		X	
<i>Oreochromis spp</i>	Tilapia roja		X	

Adaptado y modificado de Dahl (1971), Mojica *et al.* (2002), MADR-CCI (2009b), Naranjo & Amaya (2009), Usma *et al.* (2009).

8.5.2.2. Constancia de ocurrencia de las especies

De las 45 especies capturadas en el SCA durante período 2008-2009, 33 especies (73.3%) se capturaron en tres o más sectores de muestreo durante las ocho campañas realizadas en el período de estudio y se agruparon de acuerdo con el índice de Dajoz como especies constantes. De igual forma, cinco especies (11.1%) se agruparon como accesorias y siete especies (15.6%) como accidentales o raras, esto es que solamente fueron capturadas una o dos veces

durante el período de estudio (Ferreira, 2007; Flores-Lopes *et al.*, 2010; Hirschmann *et al.*, 2008; Pazete de Oliveira & Tejerina-Garro, 2010; Schmidt *et al.*, 2008) (Tabla 10).

Diez y siete especies (51.5%) identificadas como constantes, se capturaron en todos los sectores de muestreo y en todos los niveles de agua ($C = 100\%$) mientras quince se capturaron en todos los muestreos ($C = 100\%$).

Dentro de las especies accidentales, se incluyeron además de especies migradoras de valor comercial que se desplazan entre el Sistema Cenagoso y el río San Jorge, como la vizcaína (*C. mivartii*), el pataló o jetudo (*Ichthyoelephas longirostris*) y el bagre rayado (*P. magdaleniatum*) exóticas como la tilapia del nilo (*O. niloticus*) y la tilapia roja (*O. spp.*) y peces que carecen de importancia económica como el capitanejo (*Pimelodella chagresi*) y la mayupa negra (*A. mariae*) (Dahl, 1971; MADR-CCI, 2008d, 2009b; Mojica *et al.*, 2002; Naranjo & Amaya, 2009).

Tabla 10. Valores del índice de Dajoz (C) expresado en porcentaje y carácter de ocurrencia para las especies ícticas capturadas en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel durante ocho campañas realizadas en el período 2008-2009.

Especie	Quebrada Quebradona		Ciénaga Hoyo los Bagres		Ciénaga Escobillita		Ciénaga Escobillas		Ciénaga Playa Blanca		Caño Grande		Total	
	C (%)	Carácter	C (%)	Carácter	C (%)	Carácter	C (%)	Carácter	C (%)	Carácter	C (%)	Carácter	C (%)	Carácter
<i>Potamotrygon magdalenae</i>	0.0		12.5	Accidental	0.0		0.0		0.0		12.5	Accidental	33.3	Accesoria
<i>Anchoa c.f trinitatis</i>	50.0	Constante	25.0	Accidental	25.0	Accidental	37.5	Accesoria	37.5	Accesoria	62.5	Constante	100.0	Constante
<i>Curimata mivartii</i>	0.0		0.0		0.0		0.0		0.0		12.5	Accidental	16.7	Accidental
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	87.5	Constante	100.0	Constante
<i>Ichthyoelephas longirostris</i>	0.0		0.0		0.0		0.0		12.5	Accidental	0.0		16.7	Accidental
<i>Prochilodus magdalenae</i>	0.0		12.5	Accidental	12.5	Accidental	12.5	Accidental	12.5	Accidental	0.0		66.7	Constante
<i>Abramites eques</i>	37.5	Accesoria	50.0	Constante	87.5	Constante	62.5	Constante	75.0	Constante	50.0	Constante	100.0	Constante
<i>Leporinus muyscorum</i>	12.5	Accidental	50.0	Constante	75.0	Constante	62.5	Constante	62.5	Constante	37.5	Accesoria	100.0	Constante
<i>Leporinus striatus</i>	37.5	Accesoria	25.0	Accidental	50.0	Constante	12.5	Accidental	25.0	Accidental	0.0		83.3	Constante
<i>Gasteropelecus maculatus</i>	25.0	Accidental	0.0		0.0		0.0		0.0		0.0		33.3	Accesoria
<i>Astyanax caucanus</i>	87.5	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante
<i>Astyanax fasciatus</i>	87.5	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante
<i>Triportheus magdalenae</i>	75.0	Constante	75.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	87.5	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante
<i>Cynopotamus magdalenae</i>	0.0		0.0		12.5	Accidental	0.0		12.5	Accidental	12.5	Accidental	50.0	Constante
<i>Roeboides dayi</i>	75.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante
<i>Saccoderma hastatus</i>	12.5	Accidental	25.0	Accidental	37.5	Accesoria	25.0	Accidental	0.0		0.0		66.7	Constante
<i>Gilbertulus alatus</i>	62.5	Constante	75.0	Constante	50.0	Constante	50.0	Constante	50.0	Constante	87.5	Constante	100.0	Constante
<i>Haplias malabaricus</i>	25.0	Accidental	62.5	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	87.5	Constante	12.5	Accidental	100.0	Constante
<i>Ctenolucius hujeta</i>	87.5	Constante	100.0	Constante	87.5	Constante	87.5	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante
<i>Bunocephalus colombianus</i>	12.5	Accidental	12.5	Accidental	0.0		12.5	Accidental	50.0	Constante	37.5	Accesoria	83.3	Constante
<i>Haplosternum magdalenae</i>	0.0		25.0	Accidental	0.0		12.5	Accidental	0.0		0.0		33.3	Accesoria
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	50.0	Constante	50.0	Constante	37.5	Accesoria	50.0	Constante	0.0		100.0	Constante	83.3	Constante
<i>Dasylicaria seminuda</i>	12.5	Accidental	25.0	Accidental	0.0		0.0		0.0		37.5	Accesoria	50.0	Constante
<i>Pimelodella chagresi</i>	12.5	Accidental	0.0		0.0		0.0		0.0		0.0		16.7	Accidental
<i>Rhamdia quelen</i>	12.5	Accidental	50.0	Constante	37.5	Accesoria	0.0		50.0	Constante	50.0	Constante	83.3	Constante
<i>Pimelodus blochii</i>	25.0	Accidental	25.0	Accidental	12.5	Accidental	37.5	Accesoria	0.0		62.5	Constante	83.3	Constante
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	12.5	Accidental	12.5	Accidental	0.0		0.0		37.5	Accesoria	12.5	Accidental	66.7	Constante
<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>	0.0		0.0		0.0		0.0		12.5	Accidental	0.0		16.7	Accidental
<i>Sorubim cuspidatus</i>	0.0		37.5	Accesoria	12.5	Accidental	37.5	Accesoria	37.5	Accesoria	12.5	Accidental	83.3	Constante
<i>Centrochir crocodillii</i>	12.5	Accidental	12.5	Accidental	0.0		12.5	Accidental	12.5	Accidental	25.0	Accidental	83.3	Constante
<i>Ageneiosus pardalis</i>	12.5	Accidental	12.5	Accidental	0.0		12.5	Accidental	12.5	Accidental	37.5	Accesoria	83.3	Constante
<i>Trachelyopterus insignis</i>	37.5	Accesoria	87.5	Constante	87.5	Constante	75.0	Constante	62.5	Constante	62.5	Constante	100.0	Constante
<i>Eigenmannia virescens</i>	37.5	Accesoria	100.0	Constante	87.5	Constante	100.0	Constante	87.5	Constante	87.5	Constante	100.0	Constante
<i>Sternopygus aequilabiatius</i>	12.5	Accesoria	62.5	Constante	75.0	Constante	62.5	Constante	25.0	Accidental	25.0	Accidental	100.0	Constante
<i>Brachyhyopomus sp</i>	0.0		0.0		0.0		12.5	Accidental	12.5	Accidental	0.0		33.3	Accesoria
<i>Apteronotus mariae</i>	0.0		0.0		0.0		0.0		0.0		12.5	Accidental	16.7	Accidental
<i>Poecilia caucana</i>	0.0		62.5	Constante	62.5	Constante	37.5	Accesoria	37.5	Accesoria	0.0		66.7	Constante
<i>Synbranchus marmoratus</i>	0.0		12.5	Accidental	12.5	Accidental	25.0	Accidental	25.0	Accidental	0.0		66.7	Constante
<i>Plagioscion magdalenae</i>	0.0		12.5	Accidental	0.0		0.0		0.0		12.5	Accidental	33.3	Accesoria
<i>Andinoacara latifrons</i>	62.5	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	62.5	Constante	100.0	Constante
<i>Caquetaia kraussii</i>	62.5	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante	100.0	Constante
<i>Geophagus steindachneri</i>	25.0	Accidental	75.0	Constante	75.0	Constante	87.5	Constante	50.0	Constante	25.0	Accidental	100.0	Constante
<i>Oreochromis niloticus</i>	0.0		0.0		0.0		0.0		12.5	Accidental	0.0		16.7	Accidental
<i>Oreochromis spp</i>	0.0		0.0		12.5	Accidental	0.0		0.0		0.0		16.7	Accidental
<i>Trichopodus pectoralis</i>	0.0		25.0	Accidental	12.5	Accidental	12.5	Accidental	37.5	Accesoria	12.5	Accidental	83.3	Constante

8.5.2.3. Abundancia y Biomasa

El 71.8% del total de ejemplares capturados, exceptuando la especie *Potamotrygon magdalenae*, correspondió a ejemplares con tallas medias que variaron entre 0.9 y 10.0 cm de longitud estándar equivalente al 61.4% de la biomasa total capturada (Figura 17).

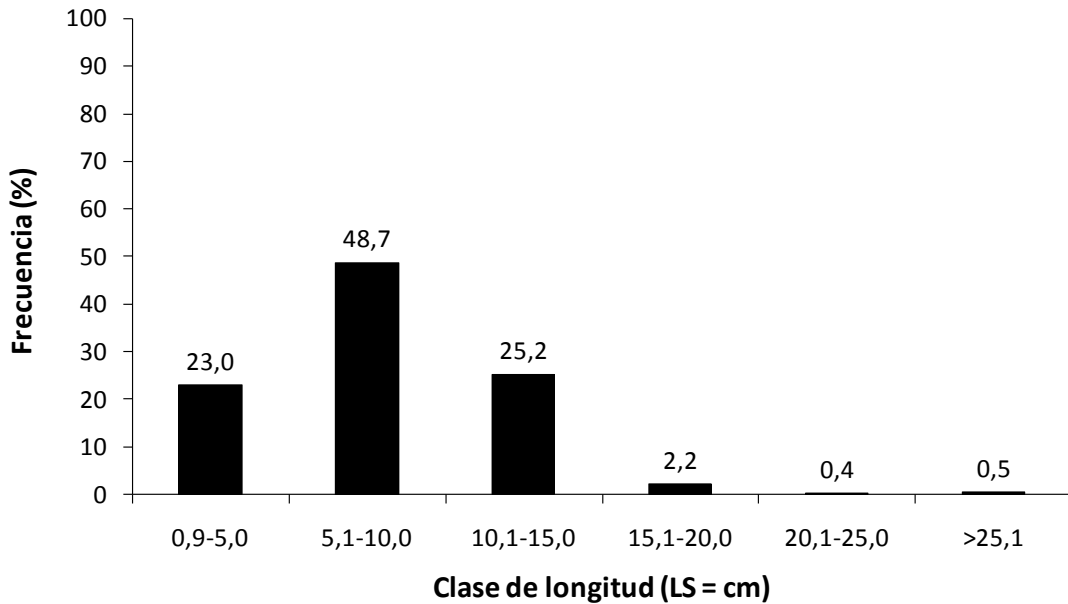


Figura 17. Distribución de los individuos colectados en el Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período 2008-2009 por clase de longitud (cm).

El alto porcentaje de ejemplares de talla pequeña que conformaron el ensamblaje de peces que habita y/o interactúa con la vegetación acuática en el SCA son en gran parte un reflejo de la estructura poblacional de seis especies que representaron el 81% del total de las capturas (*E. virescens*, *A. caucanus*, *A. fasciatus*, *Cyphocharax magdalenae* y *T. magdalenae*) (Figura 18).

La población de *E. virescens*, especie más abundante, de cuerpo alargado y con ejemplares capturados que registraron tallas de hasta 75.6 cm de longitud estándar, estuvo conformada en un 98.4% por individuos con tallas menores de 16.4 cm. Por su parte, las poblaciones de *Cyphocharax magdalenae* y *T. magdalenae*, con ejemplares que presentaron tallas máximas de 18.0 cm y 18.7 cm de Ls y mínimos de 1.7 y 1.3 cm de Ls estuvieron conformadas en un 69.7% y en un 43.2%, por ejemplares con tallas menores o iguales de 10 cm (Figura 24).

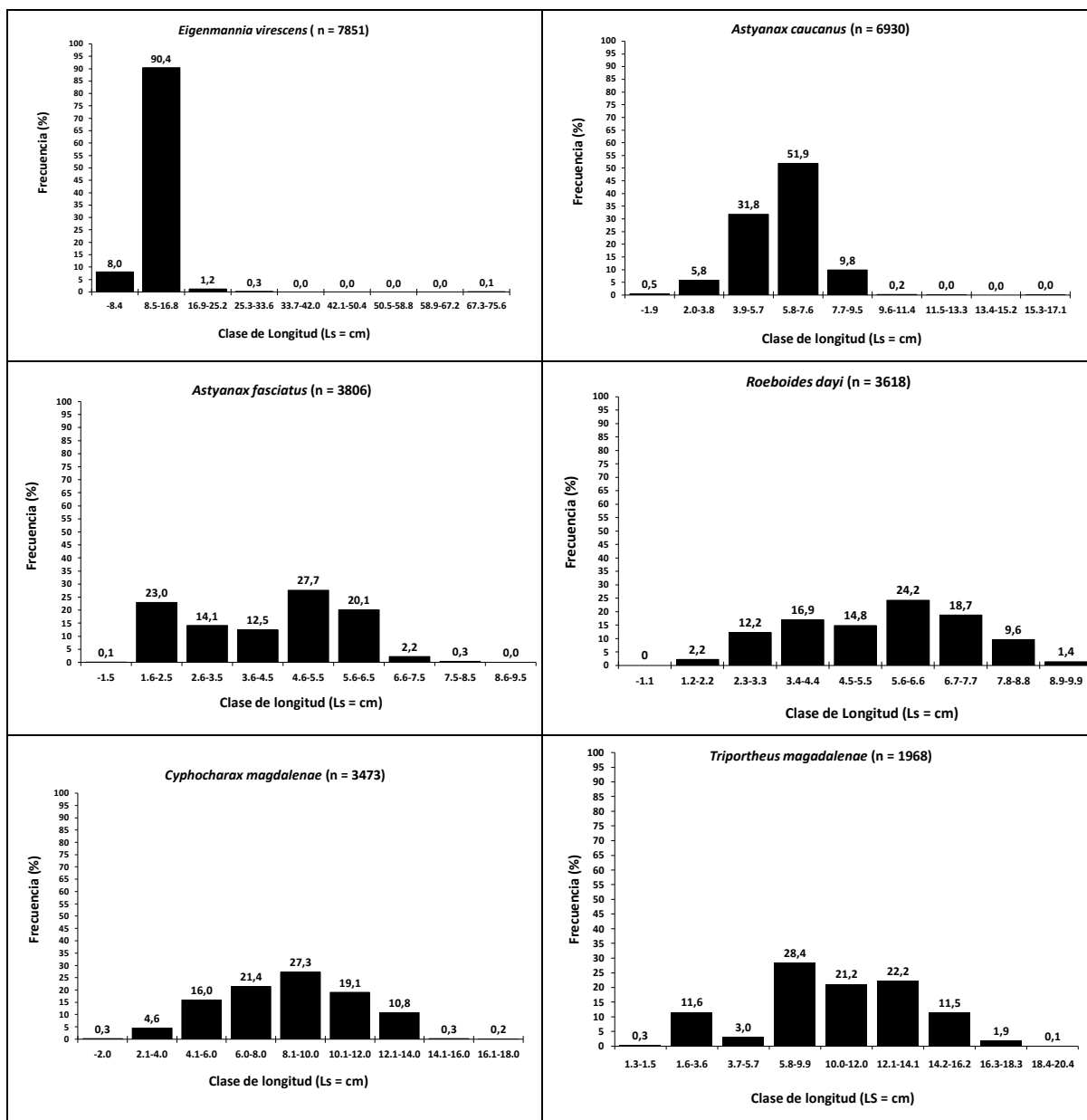


Figura 18. Distribución de individuos por clase de longitud para *E. virescens*, *A. caucanus*, *A. fasciatus*, *Cyphocharax magdalenae* y *T. magdalenae* las especies dominantes numéricamente en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

Igualmente, el 90% de los individuos de la población de *A. caucanus* correspondió a ejemplares con tallas inferiores a 7.6 cm mientras que la población de *A. fasciatus* estuvo conformada en un 97.5% por individuos con tallas de hasta 6.5 cm de longitud estándar. Un porcentaje igualmente alto de individuos pequeños (70.3%) conformaron la población de *R. dayi* (Figura 18).

Diez y siete especies, de las 45 capturadas, registraron una ocurrencia del 100% temporal y espacialmente y representaron el 98.0% del total de ejemplares

capturados y el 93.5% de la biomasa total capturada en el sistema durante el período de estudio (Anexo 4A). Este grupo, además de estar conformado por doce especies residentes (70.6%) que contribuyeron con el 67.2% de la abundancia y el 73.1% de la biomasa, incluyó cinco especies de valor comercial (*Cyphocharax magdalenae*, *L. muyscorum*, *H. malabaricus*, *T. magdalenae* y *C. kraussii*) que aportaron el 49.1% y el 44.7% a la abundancia y biomasa del sistema (Tabla 11).

El aporte de siete especies depredadoras incluidas en el grupo señalado anteriormente, (*H. malabaricus*, *C. hujeta*, *Trachelyopterus insignis*, *Eigenmannia virescens*, *Sternopygus aequilabiatus*, *C. kraussii* y *Geophagus steindachneri*), representó cerca de una tercera parte de la abundancia y biomasa íctica del sistema. Una situación similar se presentó con cinco especies migradoras (*Anchoa* cf. *trinitatis*, *L. muyscorum*, *A. caucanus*, *A. fasciatus*, *T. magdalenae*) que contribuyeron con el 33% y 27.6% de las capturas en abundancia y biomasa (Tabla 11).

E. virescens, *A. caucanus*, *A. fasciatus*, *Roeboides dayi* y *Cyphocharax magdalenae* presentaron los mayores aportes de abundancia relativa (23%, 20.3%, 11.1%, 10.6% y 10.2%) y contribuyeron con el 75.2% de la abundancia y el 51.4% de la biomasa del Sistema Cenagoso. De otra parte, *Cyphocharax magdalenae*, *A. caucanus*, *E. virescens* y *T. magdalenae* con aportes de biomasa del 22.8%, 11.6%, 10.8% y 9.3% contribuyeron con el 54.5% de la biomasa íctica del sistema y con el 59.2% de la abundancia numérica (Tabla 11).

Considerando el total de ejemplares capturados durante el periodo de estudio, la estructura del ensamblaje íctico que habita y/o interactúa con la vegetación acuática en la zona litoral del SCA estuvo conformada por pocas especies representadas por muchos individuos y un número creciente de especies representadas por menor número de individuos (Figura 19).

Tabla 11. Número total de individuos (n), abundancia relativa (%), biomasa (media y total) en gramos, longitud estándar (mm) y frecuencia de ocurrencia (%) de las especies capturadas en el Sistema Cenagoso de Ayapel en el período 2008-2009.

Especies	Abundancia			Frecuencia de Ocurrencia (%)			Biomasa		Longitud Estandar (mm)	
	Total (n)	Relativa (%)	Acumulada (%)	Niveles de agua	Sectores de muestreo	Promedio (g)	Total (g)	Coefficiente de Variación (%)	Promedio (mm)	Coefficiente de Variación (%)
<i>Potamotrygon magdalenae</i>	2	0.006	0.006	25.0	33.3	20.5	41.0	20.5		
<i>Anchoa c.f trinitatis</i>	336	0.984	0.990	100.0	100.0	7.8	2635.6	74.0	87.4	14.2
<i>Curimata mivartii</i>	1	0.003	0.993	25.0	16.7	209.3	209.3		192.6	
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	3473	10.17	11.16	100.0	100.0	25.2	87355.0	81.8	85.3	31.7
<i>Ichthyoelephas longirostris</i>	1	0.003	11.17	25.0	16.7	54.3	54.3		133.7	
<i>Prochilodus magdalenae</i>	10	0.029	11.19	25.0	66.7	116.3	1162.6	32.8	175.4	21.3
<i>Abramites eques</i>	310	0.907	12.10	100.0	100.0	55.1	17034.8	56.1	129.1	22.3
<i>Leporinus muyscorum</i>	151	0.442	12.54	100.0	100.0	77.2	11664.1	68.0	156.5	29.1
<i>Leporinus striatus</i>	15	0.044	12.59	100.0	83.3	6.5	97.3	90.3	62.9	31.7
<i>Gasteropelecus maculatus</i>	12	0.035	12.62	50.0	33.3	3.4	40.6	32.3	45.4	8.8
<i>Astyanax caucanus</i>	6930	20.29	32.92	100.0	100.0	6.4	44329.8	61.2	60.3	23.2
<i>Astyanax fasciatus</i>	3806	11.14	44.06	100.0	100.0	3.0	11480.9	77.0	42.1	35.7
<i>Tripottheus magdalenae</i>	1968	5.76	49.82	100.0	100.0	18.1	35711.3	80.2	99.3	40.1
<i>Cynopotamus magdalenae</i>	20	0.059	49.88	25.0	50.0	28.1	562.9	65.6	95.4	18.7
<i>Roeboides dayi</i>	3618	10.59	60.48	100.0	100.0	3.4	12405.8	83.6	55.3	32.1
<i>Saccoderma hastatum</i>	57	0.167	60.64	50.0	66.7	0.17	9.7	43.4	20.7	15.0
<i>Gilbertolus alatus</i>	607	1.78	62.42	100.0	100.0	6.2	3761.9	76.6	70.2	16.7
<i>Hoplias malabaricus</i>	102	0.299	62.72	100.0	100.0	139.8	14264.4	91.9	171.9	42.3
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	333	0.975	63.69	100.0	100.0	23.2	7710.7	94.1	131.3	24.2
<i>Bunocephalus colombianus</i>	30	0.0878	63.78	100.0	83.3	2.4	72.1	78.3	57.8	22.6
<i>Hoplosternum magdalenae</i>	3	0.009	63.79	50.0	33.3	12.6	37.9	20.6	65.9	3.6
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	79	0.231	64.02	100.0	83.3	7.6	602.9	91.7	106.1	19.5
<i>Dasylicaria seminuda</i>	15	0.044	64.07	50.0	50.0	28.8	431.9	66.3	168.7	26.5
<i>Pimellodella chagresi</i>	1	0.003	64.07	25.0	16.7	5.0	5.0		74.8	
<i>Rhamdia quelen</i>	48	0.141	64.21	75.0	83.3	58.0	2785.5	73.7	147.5	20.9
<i>Pimelodus blochii</i>	18	0.053	64.26	100.0	83.3	54.0	972.8	43.8	146.1	19.2
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	15	0.044	64.31	75.0	66.7	57.5	862.5	76.1	143.0	32.2
<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>	2	0.006	64.31	25.0	16.7	510.3	1020.6	4.2	343.1	0.91
<i>Sorubim cuspidatus</i>	30	0.088	64.40	100.0	83.3	60.8	1823.7	71.9	199.9	27.8
<i>Centrochir crocodili</i>	42	0.123	64.52	75.0	83.3	9.1	382.9	90.1	68.5	29.1
<i>Ageniosus pardalis</i>	11	0.032	64.55	75.0	83.3	23.7	260.5	170.6	106.2	61.8
<i>Trachelyopterus insignis</i>	739	2.16	66.72	100.0	100.0	19.0	14066.2	86.7	93.1	25.8
<i>Eigenmannia virescens</i>	7851	22.99	89.71	100.0	100.0	5.3	41384.7	170.7	113.0	25.0
<i>Sternopygus aequilabiatu</i>	184	0.539	90.25	100.0	100.0	87.3	16059.0	118.4	284.8	40.8
<i>Brachyhyopomus sp</i>	3	0.009	90.26	50.0	33.3	3.7	11.0	24.4	106.8	6.8
<i>Apteronotus marie</i>	1	0.003	90.26	25.0	16.7	6130.0	6130.0		260.0	
<i>Poecilia caucana</i>	75	0.220	90.48	100.0	66.7	0.22	16.1	50.0	19.5	16.8
<i>Synbranchus marmoratus</i>	6	0.018	90.50	50.0	66.7	58.0	348.1	27.1	262.9	141.1
<i>Plagioscion magdalenae</i>	10	0.029	90.52	25.0	33.3	0.05	0.54	63.7	14.2	20.5
<i>Aequidens latifrons</i>	1503	4.40	94.93	100.0	100.0	6.0	9005.6	104.0	43.3	36.5
<i>Caquetaia kraussii</i>	1526	4.47	99.39	100.0	100.0	14.5	22080.2	239.7	51.7	66.8
<i>Geophagus steindachneri</i>	146	0.428	99.82	100.0	100.0	47.8	6983.8	85.2	95.6	40.1
<i>Oreochromis niloticus</i>	1	0.003	99.82	25.0	16.7	718.8	718.8		334.3	
<i>Oreochromis spp</i>	1	0.003	99.83	25.0	16.7	443.1	443.1		239.8	
<i>Trichogaster pectoralis</i>	59	0.173	100.0	50.0	83.3	101.1	5967.4	28.9	143.3	9.3

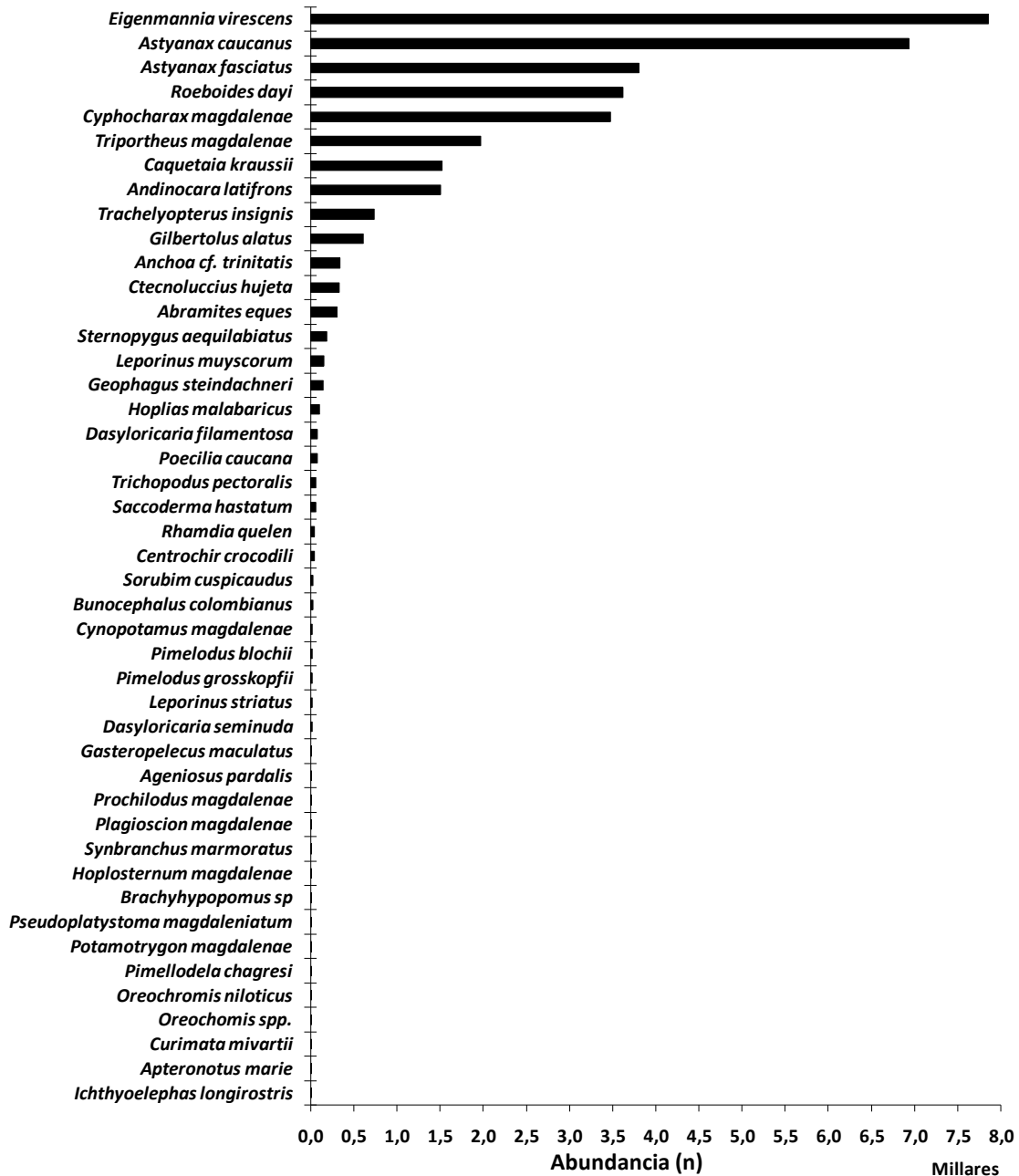


Figura 19. Total de individuos capturados por especie en el Sistema Cenagoso de Ayapel. Período 2008-2009.

Diez especies, correspondientes al 22.2% de las especies capturadas en el período de estudio, presentaron una abundancia numérica superior a 500 individuos en tanto que siete especies, equivalentes al 15.6% del total de las especies capturadas, presentaron entre 101 y 500 individuos. Por su parte, 28 especies que representaron el 62% del total de especies capturadas, presentaron abundancias numéricas por debajo de los 100 individuos (Figura 19).

E. virescens con 7851 ejemplares capturados y un aporte del 23% al total de las capturas junto con *A. caucanus* con 6930 ejemplares y el 20.3% del total de las capturas sobresalieron como las especies dominantes del ensamblaje íctico en el SCA durante el período de estudio (Figura 19).

La dominancia numérica de *E. virescens* y de *A. caucanus* se mantuvo parcialmente en el tiempo y en el espacio dada la importancia que adquirieron especies como *A. fasciatus* durante el nivel de aguas altas, con 1256 ejemplares capturados y su aporte del 30.5% del total de las capturas y en el sector de la Ciénaga Playa Blanca con 1427 ejemplares capturados y con el 18.5% de la biomasa capturada. Igual sucedió con el predominio de *T. insignis* en el sector de Quebrada Quebradona con 491 individuos (16.8%) y de *T. magdalenae* en el sector de Caño Grande con 876 ejemplares capturados (17.3%) (Anexos 4B y 4C).

Durante los niveles de aguas bajas y aguas en ascenso *A. caucanus* y *E. virescens* fueron las especies que dominaron numéricamente en el ensamblaje. Este orden se invirtió durante el nivel de aguas en descenso, período en el que *E. virescens* sobresalió como la especie dominante con su aporte del 38.5% al total de las capturas, sino también en las ciénagas satélites Hoyo los Bagres, Escobillitas, escobillas y Playa Blanca. Por su parte, *A. caucanus* se constituyó en la especie dominante en Quebrada Quebradona y Caño Grande (Anexo 4C).

Cyphocharax magdalenae, con su aporte del 22.8% al total de la biomasa total capturada se constituyó en la especie más representativa durante el período de estudio (Figura 20). Este predominio se mantuvo en la mayoría de los niveles de agua y sectores de muestreo evaluados.

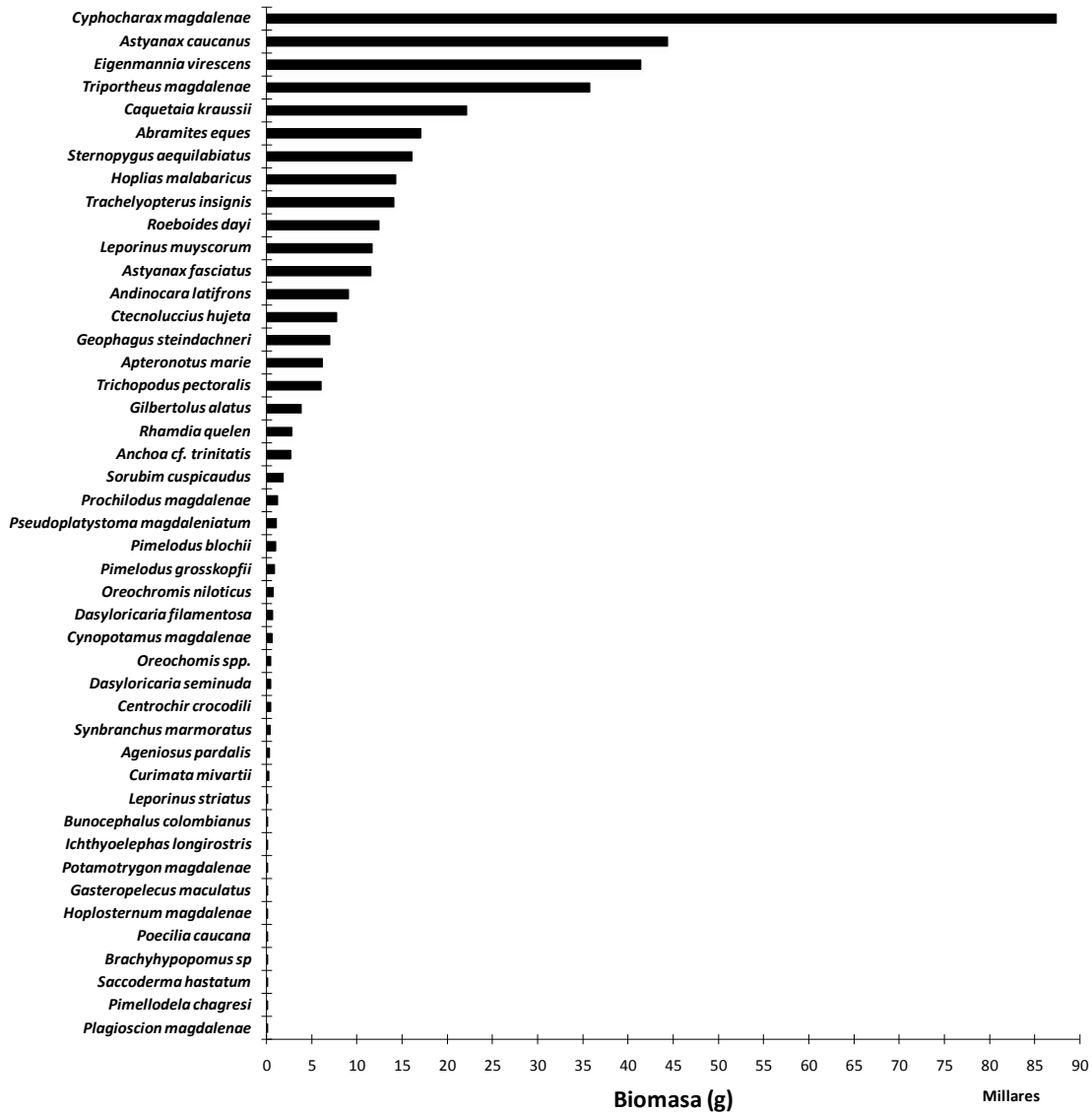


Figura 20. Total de biomasa capturada por especie en el Sistema Cenagoso de Ayapel. Período 2008-2009

Se destaca la dominancia temporal de *Cyphocharax magdalena* con aportes de biomasa importantes durante los niveles de aguas bajas (28%) y aguas altas (27%). Estos aportes disminuyeron durante el nivel de aguas en ascenso al 20% porcentajes y se redujeron al 12.3% durante el nivel de aguas en descenso período en el que fue superada por los aportes de biomasa de *E. virescens* (24.5% y *A. caucanus* (19.5%) (Tabla 12).

Tabla 12. Biomasa en gramos (g) y en porcentaje (%) de las especies capturadas durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel.

Especies	Aguas Bajas		Aguas en ascenso		Aguas Altas		Aguas en descenso		Total	
	Biomasa		Biomasa		Biomasa		Biomasa		Biomasa	
	gramos (g)	Porcentaje (%)	gramos (g)	Porcentaje (%)	gramos (g)	Porcentaje (%)	gramos (g)	Porcentaje (%)	gramos (g)	Porcentaje (%)
<i>Potamotrygon magdalenae</i>	41.0	0.02							41.0	0.01
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	1533.9	0.9	451.9	0.5	521.3	1.3	128.6	0.2	2635.6	0.7
<i>Curimata mivartii</i>			209.3	0.2					209.3	0.1
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	49470.2	28.0	17470.0	20.1	10528.2	27.0	9886.7	12.3	87355.0	22.8
<i>Ichthyoelephas longirostris</i>	54.3	0.03							54.3	0.01
<i>Prochilodus magdalenae</i>	1162.6	0.7							1162.6	0.3
<i>Abramites eques</i>	12687.8	7.2	1227.7	1.4	973.9	2.5	2145.4	2.7	17034.8	4.4
<i>Leporinus muyscorum</i>	7995.8	4.5	1226.1	1.4	343.4	0.9	2098.8	2.6	11664.1	3.0
<i>Leporinus striatus</i>	20.3	0.01	0.4	0.001	47.9	0.1	28.6	0.04	97.3	0.03
<i>Gasteropelecus maculatus</i>	13.4	0.01	27.1	0.03					40.6	0.01
<i>Astyanax caucanus</i>	17777.5	10.1	6291.5	7.2	4575.0	11.7	15685.9	19.5	44329.8	11.6
<i>Astyanax fasciatus</i>	3219.8	1.8	682.6	0.8	4265.2	11.0	3313.3	4.1	11480.9	3.0
<i>Triportheus magdalenae</i>	15533.9	8.8	9266.8	10.7	8470.1	21.7	2440.4	3.0	35711.3	9.3
<i>Cynopotamus magdalenae</i>							562.9	0.7	562.9	0.1
<i>Roeboides dayi</i>	5390.7	3.1	3868.8	4.4	802.0	2.1	2344.3	2.9	12405.8	3.2
<i>Saccoderma hastatum</i>	2.7	0.002	7.1	0.08					9.7	0.008
<i>Gilbertolus alatus</i>	1422.7	0.8	1720.5	2.0	50.5	0.1	568.2	0.7	3761.9	1.0
<i>Hoplias malabaricus</i>	5322.5	3.0	2964.5	3.4	867.8	2.2	5109.7	6.4	14264.4	3.7
<i>Ctenoluccius hujeta</i>	3942.6	2.2	1391.6	1.6	1010.3	2.6	1366.1	1.7	7710.7	2.0
<i>Bunocephalus colombianus</i>	50.2	0.03	11.3	0.01	1.8	0.005	8.8	0.01	72.1	0.02
<i>Hoplosternum magdalenae</i>	22.2	0.01			15.6	0.04			37.9	0.01
<i>Dasylicarica filamentosa</i>	297.0	0.2	104.2	0.1	50.5	0.1	151.2	0.2	602.9	0.2
<i>Dasylicarica seminuda</i>	252.5	0.1	179.5	0.2					431.9	0.1
<i>Pimelodella chagresi</i>			5.0	0.01					5.0	0.001
<i>Rhamdia quelen</i>	1105.4	0.6	349.3	0.4			1330.8	1.7	2785.5	0.7
<i>Pimelodus blochii</i>	257.5	0.1	425.0	0.5	240.6	0.6	49.6	0.1	972.8	0.3
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	722.7	0.4	120.9	0.1	18.9	0.05			862.5	0.2
<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>	1020.6	0.6							1020.6	0.3
<i>Sorubim cuspidatus</i>	1362.5	0.8	92.1	0.1	299.1	0.8	70.0	0.1	1823.7	0.5
<i>Centrochir crocodili</i>	322.9	0.2	20.8	0.02			39.2	0.05	382.9	0.1
<i>Ageniosus pardalis</i>	19.4	0.01	232.7	0.3			8.4	0.01	260.5	0.07
<i>Trachelyopterus insignis</i>	1078.4	0.6	11463.0	13.2	389.5	1.0	1135.3	1.4	14066.2	3.7
<i>Eigenmannia virescens</i>	12675.3	7.2	7573.6	8.7	1394.6	3.6	19741.2	24.5	41384.7	10.8
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	13172.8	7.5	1392.6	1.6	73.1	0.2	1420.6	1.8	16059.0	4.2
<i>Brachyhypopomus sp</i>					8.4	0.02	2.7	0.003	11.0	0.003
<i>Apteronotus marie</i>			6130.0	7.0					6130.0	1.6
<i>Poecilia caucana</i>	4.8	0.03	3.5	0.004	5.1	0.01	2.8	0.003	16.2	0.004
<i>Synbranchus marmoratus</i>	254.9	0.1					93.2	0.1	348.1	0.1
<i>Plagioscion magdalenae</i>			0.5	0.001					0.5	0.0001
<i>Aequidens latifrons</i>	3396.4	1.9	1846.0	2.1	358.8	0.9	3404.5	4.2	9005.6	2.4
<i>Caquetaia kraussii</i>	9143.2	5.2	6418.0	7.4	1676.5	4.3	4842.5	6.0	22080.2	5.8
<i>Geophagus steindachneri</i>	765.1	0.4	3062.5	3.5	1519.6	3.9	1636.6	2.0	6983.3	1.8
<i>Oreochromis niloticus</i>			718.8	0.8					718.8	0.2
<i>Oreochromis spp</i>					443.1	1.1			443.1	0.1
<i>Trichogaster pectoralis</i>	5164.5	2.9					802.9	1.0	5967.4	1.6

Temporalmente *Cyphocharax magdalenae* se mantuvo, en términos generales, como la especie más representativa por sus aportes de biomasa en los diferentes sectores de muestreo (Tabla 13). En tanto se destacó por sus aportes a la biomasa total en Caño Grande (28.3%) y en las ciénagas Escobillas (30%), Playa Blanca (26.8%) y Hoyo los Bagres (19.6%) ocupó una posición secundaria en la

Ciénaga Escobillitas, aun cuando su aporte en biomasa (12.5%) fue muy similar al registrado para las especies mas representativas, *A. caucanus* (13.7%) y *S. aequilabiatus* (12.7%).

La representatividad más baja en biomasa para *Cyphocharax magdalenae* (8.3%) se presentó en Quebrada Quebradona donde pasó a ocupar un quinto lugar al ser superada por especies como *T. insignis* (28.3%), *T. magdalenae* (14.2%), *E. virescens* (10.4%) y *A. caucanus* (9.0%) (Tabla 13).

Tabla 13. Biomasa en gramos (g) y en porcentaje (%) de las especies capturadas en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.

Especies	Quebrada Quebradona		Ciénaga Hoyo los Bagres		Ciénaga Escobillita		Ciénaga Escobillas		Ciénaga Playa Blanca		Caño Grande	
	gramos (g)	Porcentaje (%)	gramos (g)	Porcentaje (%)	gramos (g)	Porcentaje (%)	gramos (g)	Porcentaje (%)	gramos (g)	Porcentaje (%)	gramos (g)	Porcentaje (%)
<i>Potamotrygon magdalenae</i>			23.5	0.04							17.5	0.02
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	1746.5	4.9	12.4	0.02	40.2	0.1	227.2	0.4	498.5	0.7	111.0	0.1
<i>Curimata mivartii</i>											109.3	0.3
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	2979.8	8.3	11284.3	19.6	24027.9	30.1	722.5	12.5	19643.0	26.8	22197.6	28.3
<i>Ichthyocephalus longirostris</i>									54.3	0.1		
<i>Prochilodus magdalenae</i>			50.0	0.1	300.9	0.4	619.2	1.1	192.5	0.3		
<i>Abramites eques</i>	453.6	1.3	2185.7	3.8	4846.7	6.1	5463.3	9.5	991.1	1.4	3094.4	3.9
<i>Leporinus muyscorum</i>	76.0	0.2	5765.2	10.0	1807.6	2.3	2874.2	5.0	825.9	1.1	315.2	0.4
<i>Leporinus striatus</i>	33.4	0.1	7.6	0.01	41.4	0.1	7.8	0.01	7.0	0.01		
<i>Gasteropelecus maculatus</i>	27.1	0.1							13.4	0.02		
<i>Astyanax caucanus</i>	3220.7	9.0	6187.4	10.7	8384.9	10.5	7881.7	13.7	5812.0	7.9	12843.1	16.4
<i>Astyanax fasciatus</i>	266.2	0.7	739.8	1.3	3062.1	3.8	1191.3	2.1	5272.2	7.2	949.4	1.2
<i>Tripottheus magdalenae</i>	5088.7	14.2	3059.6	5.3	3596.7	4.5	5026.8	8.7	5856.2	8.0	13083.3	16.7
<i>Cynopotamus magdalenae</i>					511.1	0.6			37.3	0.1	14.6	0.02
<i>Roeboides dayi</i>	2382.1	6.7	1827.9	3.2	1459.0	1.8	1350.4	2.3	2109.7	2.9	3276.6	4.2
<i>Saccoderma hastatum</i>	0.4	0.001	0.7	0.001	6.9	0.01	1.6	0.003				
<i>Gilbertolus alatus</i>	2225.9	6.2	226.1	0.4	660.2	2800.6	54.3	0.1	279.6	0.4	315.8	0.4
<i>Hoplias malabaricus</i>	107.7	0.3	3370.6	5.8	1907.8	2.4	2800.6	4.9	5972.4	8.1	105.3	0.1
<i>Ctenoluccius hujeta</i>	1536.8	4.3	809.5	1.4	820.6	1.0	866.4	1.5	941.1	1.3	2736.3	3.5
<i>Bunocephalus colombianus</i>	1.5	0.004	4.9	0.01			2.1	0.004	13.1	0.02	50.5	0.1
<i>Hoplosternum magdalenae</i>			26.8	0.05			11.0	0.02				
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	147.9	0.4	64.8	0.1	33.0	0.04	24.7	0.04			332.5	0.4
<i>Dasylicaria seminuda</i>	69.4	0.2	65.2	0.1							297.4	0.4
<i>Pimelodella chagresi</i>	5.0	0.01										
<i>Rhamdia quelen</i>	27.1	0.1	373.1	0.6	169.9	0.2			1145.3	1.6	1070.0	1.4
<i>Pimelodus blochii</i>	96.1	0.3	275.9	0.5	83.2	0.1	205.5	0.4			312.1	0.4
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	39.4	0.1	198.3	0.3					503.9	0.7	120.0	0.2
<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>									1020.6	1.4		
<i>Sorubim cuspicaudus</i>			1018.4	1.8	149.6	0.2	480.6	0.8	133.1	0.2	42.1	0.1
<i>Centrochir crocodili</i>	178.8	0.5	15.4	0.03			2.5	0.004	156.8	0.2	29.5	0.04
<i>Ageneiosus pardalis</i>	224.7	0.6	1.7	0.003			1.2	0.002	5.5	0.01	27.4	0.003
<i>Trachelyopterus insignis</i>	10258.3	28.7	863.8	1.5	672.3	0.8	587.7	1.0	696.0	0.9	988.1	1.3
<i>Eigenmannia virescens</i>	3721.6	10.4	7448.9	12.9	13112.1	16.4	5631.4	9.8	9290.9	12.7	2179.8	2.8
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	39.4	0.1	2444.1	4.2	4847.0	6.1	7351.9	12.7	894.8	1.2	481.1	0.6
<i>Brachyhypopomus sp</i>							8.4	0.01	2.7	0.004		
<i>Apteronotus marie</i>											6130.0	7.8
<i>Poecilia caucana</i>			1.8	0.003	6.0	0.01	5.8	0.01	2.5	0.003		
<i>Synbranchus marmoratus</i>			55.9	0.1	36.0	0.05	123.1	0.2	133.1	0.2		
<i>Plagioscion magdalenae</i>			0.04	0.0001							0.5	0.001
<i>Aequidens latifrons</i>	372.5	1.0	2225.7	3.9	1895.9	2.4	1512.4	2.6	2565.2	3.5	434.0	0.6
<i>Caquetaia kraussii</i>	427.0	1.2	5476.1	9.5	4116.8	5.2	4037.2	7.0	5348.0	7.3	2675.2	3.4
<i>Geophagus steindachneri</i>	33.5	0.1	1049.2	1.8	2768.5	3.5	2046.5	3.5	908.2	1.2	177.9	0.2
<i>Oreochromis niloticus</i>									718.8	1.0		
<i>Oreochromis spp</i>					443.1	0.6						
<i>Trichogaster pectoralis</i>			558.1	1.0	79.3	0.1	99.0	0.2	1318.2	1.8	3911.1	5.0

8.5.2.3.1. Comportamiento temporal de la abundancia y la biomasa

Las capturas de ejemplares registradas durante el período de aguas bajas, con aportes del 36.4% al total de las capturas, superaron las cifras registradas durante los niveles de aguas en descenso (31.2%), aguas en ascenso (20.3%) y aguas bajas (12.1%).

De igual forma, los valores de biomasa registrados en los meses de aguas bajas representaron el 46.1% de la biomasa total capturada en el sistema durante el período de estudio. Estos valores, además de superar en 4.5 veces el registro obtenido en aguas altas que representó el 10.2% de la biomasa total, duplicaron los datos obtenidos durante el nivel de aguas en ascenso y aguas en descenso que contribuyeron con el 22.7% y 21.0% al total de la biomasa capturada

8.5.2.3.2. Comportamiento espacial de la abundancia y la biomasa

La Ciénaga Escobillitas y el sector de Caño Grande con aportes de biomasa del 20.9% y 20.5% fueron los sitios que más contribuyeron al total de la biomasa capturada durante el período de estudio seguidos por Playa Blanca con el 19.2% de los aportes.

Los aportes más bajos de biomasa y ejemplares capturados durante el período de estudio (9.3% y 8.5%) se registraron en el sector de Quebrada Quebradona.

En tanto la mayor contribución al total de ejemplares capturados se registró en las ciénagas Escobillitas y Playa Blanca que contribuyeron con el 24.5% y 22.6% de las capturas en el SCA estas disminuyeron en las ciénagas Hoyo los Bagres (15.4%), Escobillitas (14.2%) y en el sector de Caño Grande (14.8%) mientras que el valor más bajo se registró en el sector de Quebrada Quebradona (8.5%) (Tabla 12).

8.5.2.3.3. Variación temporal de la abundancia y la biomasa por sector

Al evaluar el comportamiento de la abundancia de ejemplares y de la biomasa capturada en cada uno de los sectores a través del tiempo se presentó una relación inversa entre las capturas y el nivel de agua evidenciándose un patrón de comportamiento donde los registros de ambas variables disminuyen con el incremento en el nivel de agua y aumentan a medida que el nivel de agua disminuyó (Figuras 21 y 22).

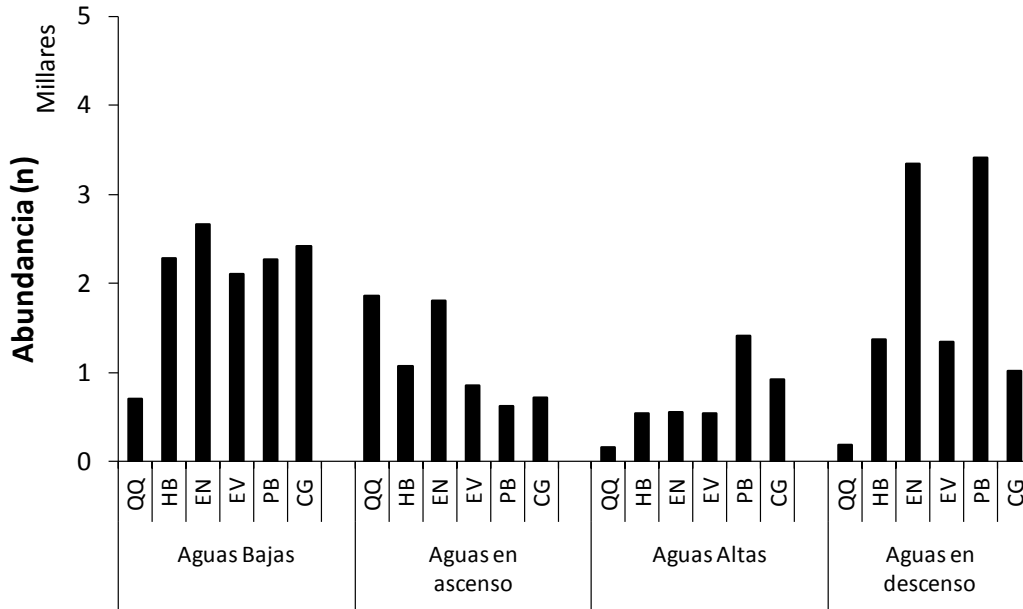


Figura 21. Comportamiento espacio-temporal del número de ejemplares capturados durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel. QQ = Quebrada Quebradona, HB = Ciénaga Hoyo los Bagres, EN = Ciénaga Escobillitas, EV = Ciénaga Escobillas, PB = Ciénaga Playa Blanca, CG = Caño Grande.

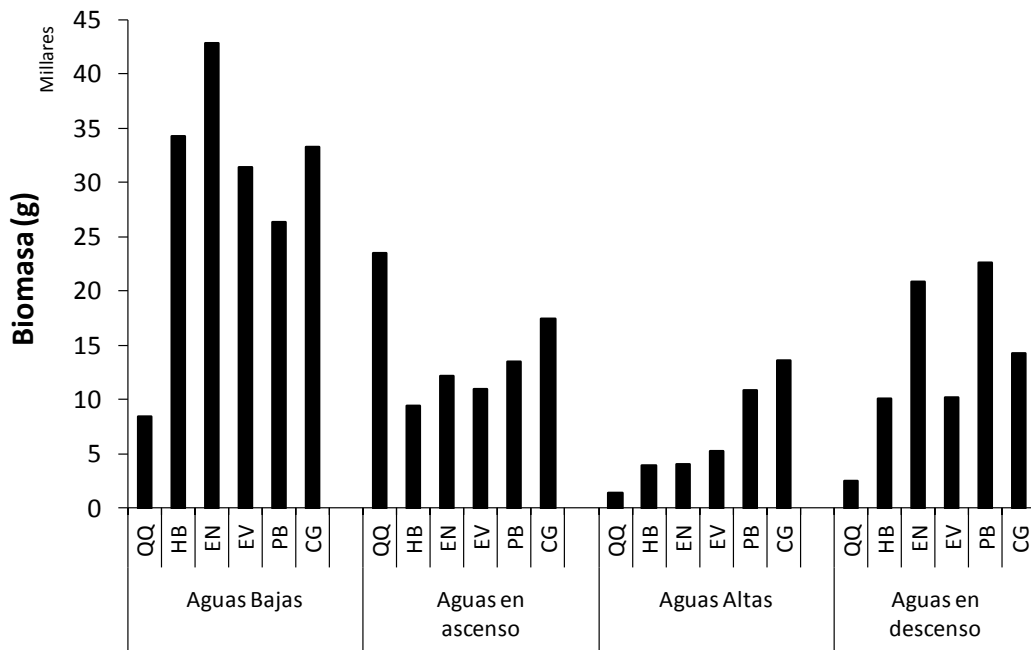


Figura 22. Comportamiento espacio-temporal de la biomasa capturada durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel. QQ = Quebrada Quebradona, HB = Ciénaga Hoyo los Bagres, EN = Ciénaga Escobillitas, EV = Ciénaga Escobillas, PB = Ciénaga Playa Blanca, CG = Caño Grande.

8.5.2.3.4. Variación espacial de la abundancia y la biomasa por nivel de agua

Espacialmente, las ciénagas Playa Blanca y Escobillitas fueron los sitios que más contribuyeron con la abundancia durante el nivel de aguas en descenso (63.3%). Sus aportes del 32% y 31.3% superaron en cerca de 18 veces el aporte registrado por Quebrada Quebradona (1.7%) en el mismo período.

Igualmente, su contribución al total de las capturas superó el 40.8% aportado por la Ciénaga Escobillitas (21.4%) y Caño Grande (19.4%) durante el período de aguas bajas, el 53% aportado por Quebrada Quebradona (26.9%) y Escobillitas (26.1%) durante el nivel de aguas en ascenso y el 56.6% registrado para la ciénaga Playa Blanca (34.4%) y Caño Grande (22.2%) durante el período de aguas altas (Figura 21).

En la Figura 22 de destaca la contribución de la Ciénaga Escobillitas a la biomasa capturada durante el nivel de aguas bajas. Si bien sus aportes de biomasa duplicaron los registrados en Quebrada Quebradona durante el nivel de aguas en ascenso y en la Ciénaga Playa Blanca durante el nivel de aguas en descenso triplicaron los de Caño Grande durante el nivel de aguas altas.

8.5.2.3.5. Análisis de varianza

Mediante la prueba de Friedman se encontró que el efecto combinado de los factores: niveles de agua y los sectores de muestreo influyó en el número de ejemplares y biomasa capturada en el SCA en el período 2008-2009 ($X^2_{rAbundancia(2; 0.0)} = 249.06$; $X^2_{rBiomasa(2; 0.0)} = 653.21$).

Los resultados de los análisis estadísticos para validar los supuestos de normalidad, homocedasticidad y aleatoriedad de los datos registrados para la abundancia y biomasa capturadas así como de las pruebas no paramétricas (Anova de Friedman y Test de Wilcoxon) para establecer si los niveles de agua y sectores de muestreo influyeron o no en las capturas y para determinar el grado de similitud entre los pares contrastados de cada variable se presentan en el Anexo 3B.

8.5.2.3.6. Distribución temporal de la abundancia

Mediante el análisis de disimilitud por el método Bray-Curtis se formaron tres grupos los cuales presentaron un porcentaje de similitud mayor al 64% (Figura 23).

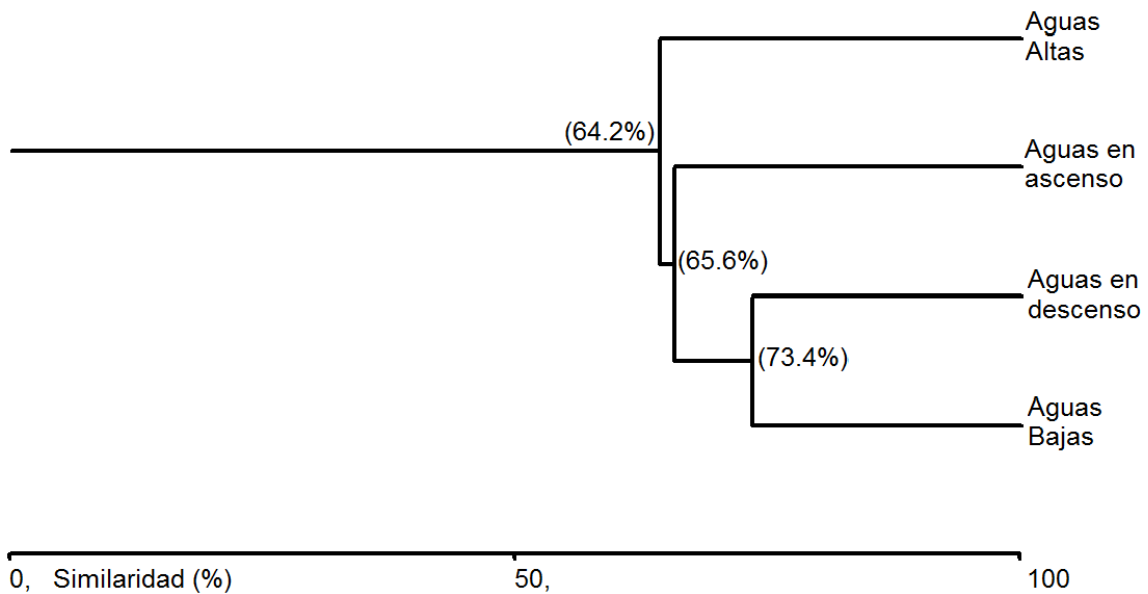


Figura 23. Agrupamiento temporal de las capturas de peces (abundancia numérica) durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis

Los niveles aguas de bajas-aguas en ascenso y aguas altas-aguas en descenso presentaron la similaridad más baja (43.1%, 45.3%) mientras que la similaridad más alta correspondió a los niveles de aguas bajas-aguas en descenso (73.4%) (Figura 24. Anexo 3B1).

Mediante la prueba de Wilcoxon se determinó que todos los pares de nivel de agua contrastados presentaron semejanzas estadísticamente significativas en cuanto al número de ejemplares capturados (Anexo 3B1).

8.5.2.3.7. Distribución temporal de la biomasa

Con base en el análisis de similitud-disimilitud por el método Bray-Curtis, para la biomasa capturada en los diferentes niveles de agua, se formó un grupo con un índice de similaridad superior al 54% (Figura 24).

Por su parte, la prueba de Wilcoxon determinó que entre los pares de niveles de agua contrastados no se presentaron diferencias estadísticamente significativas en cuanto a la biomasa capturada exceto entre los niveles de aguas altas-aguas bajas ($Z = -3.15$) (Anexo 3B1).

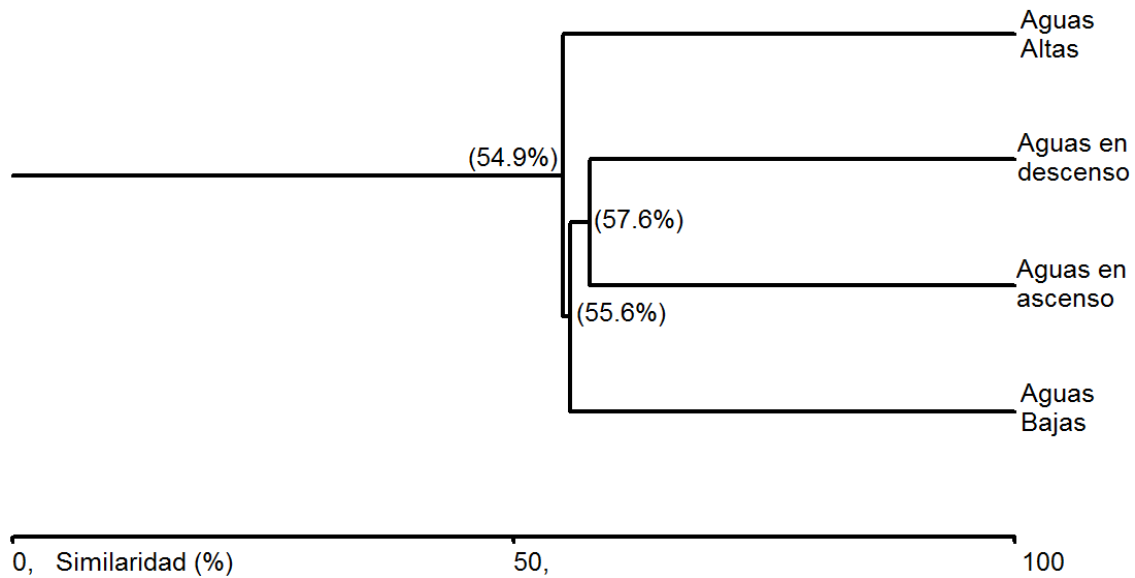


Figura 24. Agrupamiento temporal de la biomasa capturada durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis.

8.5.2.3.8. Distribución espacial de la abundancia y biomasa

Mediante el análisis de similitud-disimilitud de Bray-Curtis para las abundancias de peces y biomasa íctica capturadas en seis sectores litorales del SCA, se formaron cuatro y tres grupos (Figuras 25 y 26). En ambos casos, se destaca la disimilaridad de los grupos que incluyen el sector de Quebrada Quebradona (48.0%, 42.7%) mientras para los grupos restantes se encontró una similaridad superior al 60% (Anexo 3B2).

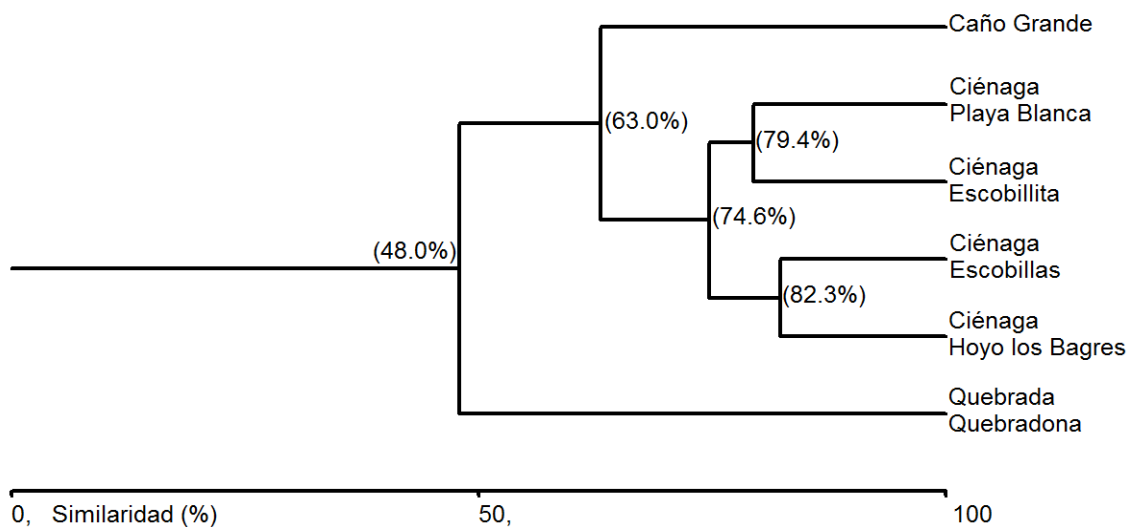


Figura 25. Agrupamiento espacial de las capturas de peces (abundancia numérica) en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis

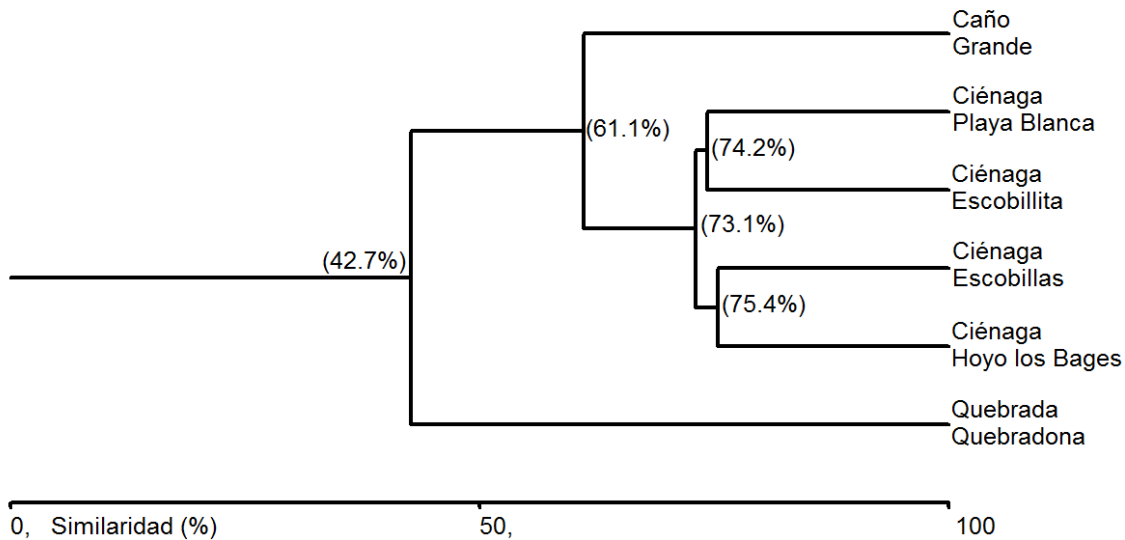


Figura 26. Agrupamiento espacial de la biomasa íctica capturada en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis

Los resultados de las comparaciones múltiples obtenidos mediante la prueba de Wilcoxon, permitieron establecer que entre los pares de sectores contrastados no existen diferencias significativas ($Z = -2$ y 2) en la cantidad de ejemplares capturados (Anexo 3B2).

Excepto la diferencia estimada al contrastar los sectores Quebrada Quebradona-Ciénaga - Ciénaga Playa Blanca en cuanto la biomasa capturada ($Z = -2.03$), entre los sectores restantes no se presentaron diferencias significativas (Anexo 3B2).

8.5.2.4. Riqueza específica de especies (S)

El número de especies capturadas en los parches de vegetación acuática litoral localizados en seis sectores del SCA, presentó una gran estabilidad en los diferentes niveles de agua ($C.V < 25\%$) y en la mayoría de los sectores de muestreo ($C.V < 30\%$) con la excepción de Quebrada Quebradona (38.7%) (Anexo 3C).

8.5.2.4.1. Comportamiento temporal

El mayor número de especies (37) se capturó durante el nivel de aguas bajas, este valor disminuyó en aguas en ascenso (35), alcanzó su valor más bajo en aguas altas (27) y se incrementó levemente en aguas en descenso (30) (Tabla 14).

Tabla 14. Número de especies (S) colectadas por nivel de agua y sector de muestreo en el Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período de estudio.

Sectores de muestreo	Niveles de agua				Total
	Aguas Bajas	Aguas en ascenso	Aguas Altas	Aguas en descenso	
Quebrada Quebradona	22	21	9	13	29
Ciénaga Hoyo los Bagres	31	21	15	22	35
Ciénaga Escobillitas	25	20	19	20	29
Ciénaga Escobillas	27	20	20	21	32
Ciénaga Playa Blanca	27	19	17	25	33
Caño Grande	25	24	16	18	32
Total	37	35	27	30	45

8.5.2.4.2. Comportamiento espacial

Ciénaga Hoyo los Bagres, con el 77.8% del total de especies capturadas, fue el sitio donde se registró el mayor número de especies (35) seguida por la Ciénaga Playa Blanca con 33 especies (73.3%).

La Ciénaga Escobillas y Caño Grande con la misma cantidad de especies (32) equivalentes al 71.1% del total de especies, ocuparon un lugar intermedio en tanto en Quebrada Quebradona y en la Ciénaga Escobillitas se capturó el menor número de especies (29) equivalentes al 64.4% del total las capturadas.

8.5.2.4.3. Variación temporal de las especies capturadas por sector

Los mayores valores de riqueza por sector se registraron durante el período de aguas bajas, abril y marzo. En aguas en ascenso, mayo y junio, se presentó una disminución general en el número de especies capturadas la cual continuó hasta alcanzar los registros más bajos durante el momento de aguas altas, julio y septiembre. Finalmente, en aguas en descenso, enero y febrero, los valores se incrementaron sin llegar a igualar la cantidad de especies capturadas inicialmente (Figura 27).

8.5.2.4.4. Variación espacial de las especies capturadas por nivel de agua

Los valores más altos de especies capturadas se reportaron en el sector de la Ciénaga Hoyo los Bagres durante el nivel de aguas bajas, en Caño Grande en aguas en ascenso, en la Ciénaga Escobillas en aguas altas y en la Ciénaga Playa Blanca en aguas en descenso. Por su parte, la menor cantidad de especies capturadas se reportó para el sector de Quebrada Quebradona durante los niveles de aguas altas, aguas en descenso y aguas bajas. En el sector de la

Ciénaga Playa Blanca se registró el valor más bajo de capturas durante el nivel de aguas en ascenso (Figura 27).

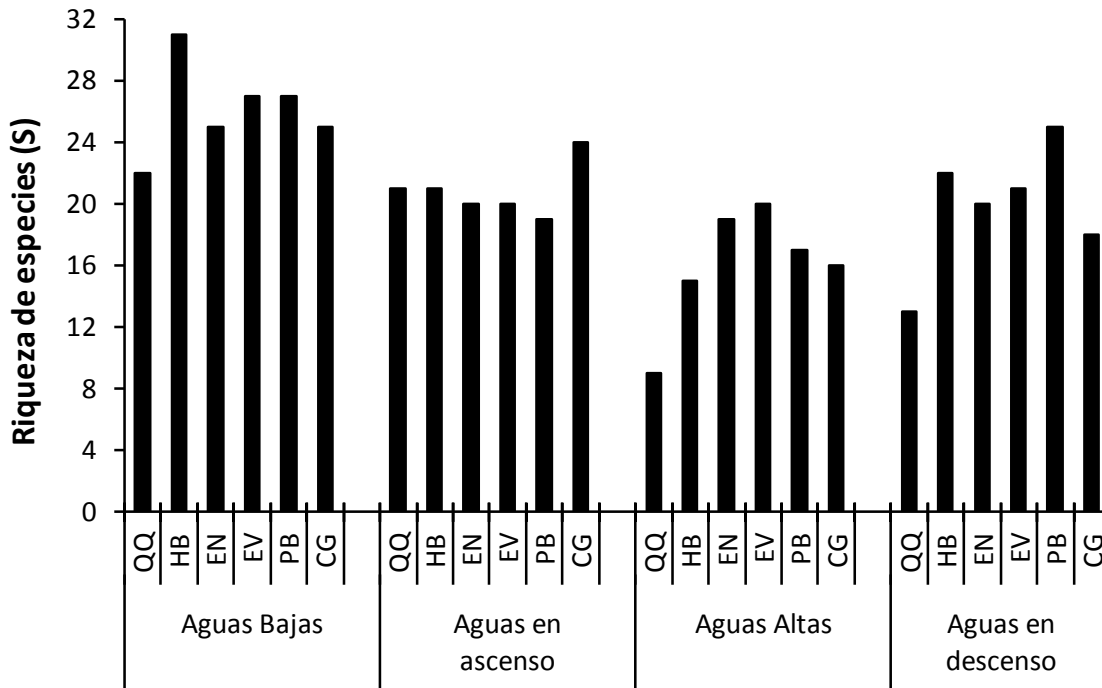


Figura 27. Comportamiento espacio-temporal del número de especies capturadas durante cuatro niveles de agua en la zona litoral del Sistema Cenagoso de Ayapel. QQ = Quebrada Quebradona, HB = Ciénaga Hoyo los Bagres, EN = Ciénaga Escobillitas, EV = Ciénaga Escobillas, PB = Ciénaga Playa Blanca, CG = Caño Grande.

Los resultados de los análisis estadísticos para validar los supuestos de normalidad, homocedasticidad y aleatoriedad de los datos registrados para la riqueza de especies así como de las pruebas no paramétricas se presentan en el Anexo 3C.

8.5.2.4.5. *Análisis de varianza*

Mediante la prueba de Friedman se estableció que debido al efecto combinado de los factores: niveles de agua y sectores de muestreo en el SCA se presentaron diferencias estadísticas significativas en la riqueza de especies capturadas ($\chi^2_{\text{Riqueza}}(2; 0.0) = 76.1$) (Anexo 3C).

8.5.2.4.6. *Distribución temporal de la riqueza de especies*

Con base en el análisis de agrupamiento jerárquico de Bray-Curtis se establecieron dos grupos los cuales presentaron un índice de similaridad superior

al 88%. Se destaca el alto grado de similaridad estimado para los niveles de aguas en ascenso-aguas en descenso (91.0%) (Figura 28. Anexo 3C1).

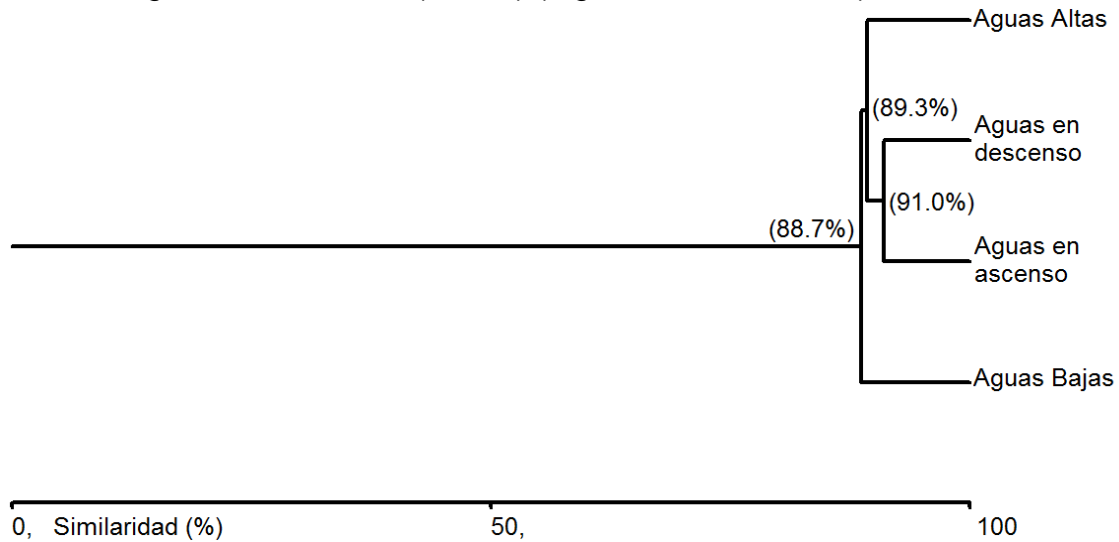


Figura 28. Agrupamiento temporal del número de especies capturadas (S) durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis

Excepto los resultados encontrados mediante la prueba de Wilcoxon para los niveles de aguas en ascenso-aguas en descenso y aguas altas-aguas en descenso que establecen una similaridad de estos niveles en tanto la riqueza de especies ($Z = -1.10$, $Z = -1.22$), en los pares restantes de niveles de agua comparados se presentaron diferencias significativas (valores de Z por fuera del rango -2 y 2) (Anexo 3C1).

8.5.2.4.7. *Distribución espacial de la riqueza de especies*

De acuerdo con el análisis de similitud-disimilitud por el método de Bray-Curtis se formaron dos grupos con un nivel de similaridad superior al 87% (Figura 29).

Los contrastes pareados mediante la prueba de Wilcoxon, permitieron establecer que entre los sectores comparados no existen diferencias significativas en tanto la riqueza de especies capturadas (Z entre -2 y 2) (Anexo 3C2).

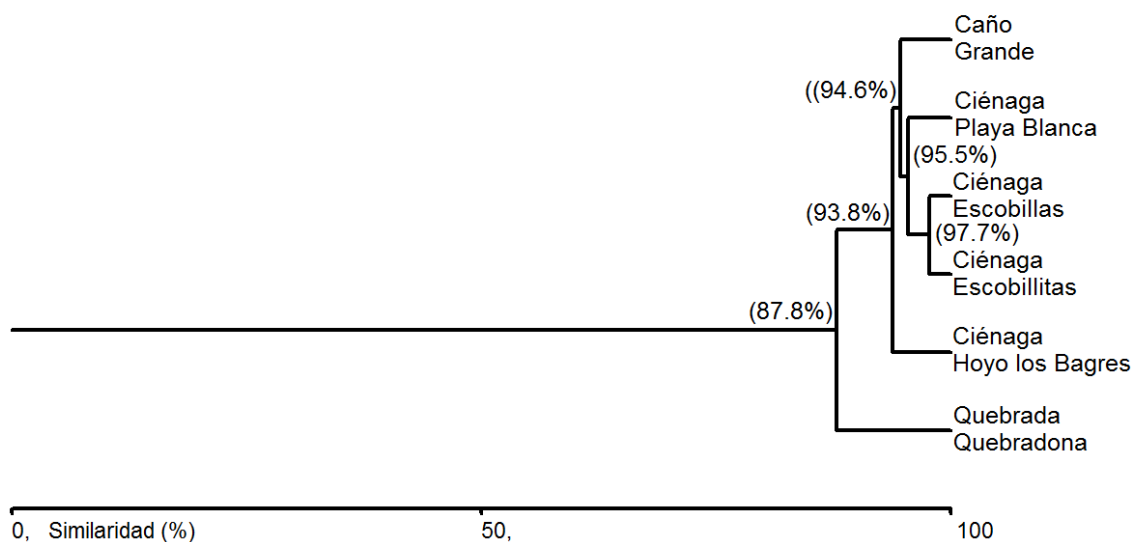


Figura 29. Agrupamiento espacial del número de especies capturadas (S) en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel utilizando la prueba de Bray-Curtis.

8.5.2.5. *Indicadores de Diversidad, Equidad y Dominancia*

Tanto la diversidad como la equidad presentaron una baja variabilidad en el período de estudio (C.V < 16%), niveles de agua y sectores de muestreo (C.V < 26% y C.V < 20%) (Tablas 15 y 16).

Tabla 15. Tamaño muestral y valores estadísticos de los registros espacio temporales del índice de diversidad de Shannon-Wiener (decit/individuo).

Factores	Niveles	Tamaño muestral (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Promedio	Rango intercuantil (RIC)	Desviación Estándar	Coefficiente de Variación (%)
Niveles de agua	Aguas Bajas	6	2.1	2.2	2.2	0.1	0.05	2.3
	Aguas en ascenso	6	1.8	2.2	2.0	0.1	0.2	7.5
	Aguas Altas	6	1.4	2.2	1.8	0.6	0.3	19.0
	Aguas en descenso	6	1.2	2.1	1.7	0.3	0.3	18.4
Sectores de muestreo	Quebrada Quebradona	4	1.4	2.2	1.8	0.3	0.3	16.9
	Ciénaga Hoyo Los Bagres	4	1.8	2.2	2.0	0.1	0.2	9.1
	Ciénaga Escobillita	4	1.5	2.2	1.9	0.3	0.3	16.4
	Ciénaga Escobillas	4	1.9	2.2	2.1	0.1	0.1	6.5
	Ciénaga Playa Blanca	4	1.5	2.1	1.9	0.4	0.3	16.1
	Caño Grande	4	1.2	2.2	1.8	0.5	0.4	25.1
Periodo 2008-2009		24	1.2	2.2	1.9	0.4	0.3	15.2

Tabla 16. Tamaño muestral y valores estadísticos de los registros espacio temporales del índice de Equidad de Pielou

Factores	Niveles	Tamaño muestral (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Promedio	Rango intercuantil (RIC)	Desviación Estándar	Coefficiente de Variación (%)
Niveles de agua	Aguas Bajas	6	0.6	0.7	0.7	0.03	0.02	3.7
	Aguas en ascenso	6	0.6	0.7	0.7	0.1	0.1	9.0
	Aguas Altas	6	0.5	0.8	0.7	0.1	0.1	14.4
	Aguas en descenso	6	0.4	0.7	0.6	0.1	0.1	18.3
Sector de muestreo	Quebrada Quebradona	4	0.6	0.7	0.7	0.03	0.02	3.7
	Ciénaga Hoyo Los Bagres	4	0.6	0.8	0.7	0.1	0.1	12.1
	Ciénaga Escobillita	4	0.5	0.7	0.6	0.1	0.1	16.1
	Ciénaga Escobillas	4	0.6	0.7	0.7	0.1	0.05	7.0
	Ciénaga Playa Blanca	4	0.5	0.7	0.6	0.1	0.1	14.6
	Caño Grande	4	0.4	0.7	0.6	0.1	0.1	20.3
Periodo 2008-2009		24	0.4	0.8	0.6	0.1	0.1	13.0

En general, los valores medios de diversidad (H') expresados en decit/individuo fluctuaron entre 1.2 y 2.2 con un valor de 1.9 decit/individuo para el período de estudio. El mismo índice expresado en bits arrojó valores que variaron entre 2.8 y 3.5 con un valor medio para el período de estudio de 3.3 bits (Tabla 17).

Tabla 17. Valores de diversidad Shannon-Wiener en bits, para cuatro niveles de agua y seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.

Factores	Niveles	Diversidad Shannon-Wiener (bits)
Niveles de agua	Aguas Bajas	3.4
	Aguas en ascenso	3.5
	Aguas Altas	3.0
	Aguas en descenso	2.8
Sector de muestreo	Quebrada Quebradona	3.3
	Ciénaga Hoyo Los Bagres	3.2
	Ciénaga Escobillitas	3.0
	Ciénaga Escobillas	3.2
	Ciénaga Playa Blanca	3.1
	Caño Grande	3.0
Período 2008-2009		3.3

El índice de dominancia, la variable más inestable durante el período de estudio ($C.V = 42.5\%$), con valores que fluctuaron entre 0.1 y 0.5, presentó la variación más alta en los niveles de aguas altas y en descenso ($C.V > 40\%$) y en la mayoría de los sectores de muestreo ($C.V > 30\%$) excepto en la Ciénaga

Escobillas (12.9%). En general, el valor medio de 0.2 estimado para el período de estudio corresponde con un índice de dominancia bajo (Tabla 18).

Tabla 18. Tamaño muestral y valores estadísticos de los registros espacio temporales del índice de Dominancia de Simpson.

Factores	Niveles	Tamaño muestral (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Promedio	Rango intercuantil (RIC)	Desviación Estándar	Coefficiente de Variación (%)
Niveles de agua	Aguas Bajas	6	0.2	0.2	0.2	0.01	0.01	5.9
	Aguas en ascenso	6	0.2	0,3	0.2	0.04	0.05	22.8
	Aguas Altas	6	0.1	0,4	0.2	0.1	0.1	42.8
	Aguas en descenso	6	0.2	0,5	0,3	0.1	0.1	43.9
Sector de muestreo	Quebrada Quebradona	4	0.2	0,3	0.2	0.1	0.1	30.5
	Ciénaga Hoyo Los Bagres	4	0.2	0,3	0.2	0.04	0.1	30.8
	Ciénaga Escobillita	4	0.1	0,4	0.2	0.1	0.1	47.2
	Ciénaga Escobillas	4	0.2	0,2	0.2	0.02	0.02	12.9
	Ciénaga Playa Blanca	4	0.2	0,4	0.2	0.1	0.1	41.5
	Caño Grande	4	0.2	0,5	0,3	0.1	0.2	58.3
Periodo 2008-2009		24	0.1	0.5	0.2	0.1	0.1	42.5

La distribución de abundancias por especies y la dominancia más que la riqueza parecen explicar la diversidad de especies. Mientras los valores de equidad están directamente relacionados con la diversidad y explican el 82.8% de su variación, la dominancia numérica fué el factor con mayor peso para explicar la variación temporal en la diversidad ($R^2 = 94.6\%$). De otra parte los valores de equidad inversamente relacionados con los de dominancia explican el 87.9% de su variación.

8.5.2.5.1. Comportamiento de los índices de diversidad en las escalas temporal y espacial

Ninguno de los índices de diversidad evaluados evidenció un patrón de comportamiento regular asociado con los niveles de agua y sectores de muestreo.

Temporalmente, los valores de diversidad (H') estimados para los diferentes sectores de muestreo fueron en general, más altos y constantes durante el nivel de aguas bajas. Su comportamiento regular con valores alrededor de 2.0 decit/individuos, contrastó con el desequilibrio que se observó en los niveles de aguas altas y aguas en ascenso.

Además de la irregularidad de la diversidad (H') estimada espacialmente durante el nivel de aguas en ascenso con valores que variaron entre 1.8-2.2 decit/individuo, su notoriedad en aguas altas donde los valores oscilaron entre 1.4 y 2.2 decit/individuo se hizo más evidente en aguas en descenso donde los valores fluctuaron entre 1.2 y 2.1 decit/individuos (Anexo 3C3).

La dominancia (D) evidenció un comportamiento similar al reportado temporalmente para la diversidad (H') en los diferentes sectores de muestreo. De una relativa estabilidad en los valores estimados espacialmente durante los niveles de aguas bajas y aguas en ascenso se pasó a situación donde se presentaron variaciones de 0.1 y 0.4 en aguas altas y de 0.2 y 0.5 en aguas en descenso. Estos registros, contrastantes con los valores de equidad, permitirían explicar la diversidad estimada.

De otra parte, los bajos valores de dominancia estimados para los diferentes sectores de muestreo durante el período de aguas bajas (alrededor de 0.2), fueron consistentes con los altos valores de diversidad reportados espacialmente durante este período y que variaron entre 2.1 y 2.2 decit/individuos.

Una situación similar se presentó durante el nivel de aguas en descenso con los valores más altos de dominancia estimados para Caño Grande (0.5), Ciénaga Escobillitas (0.4) y Quebrada Quebradona (0.3) sectores en los que se registraron los valores de diversidad más bajos (1.2, 1.5 y 1.7 decit/individuo). Igual ocurrió con la baja dominancia registrada en la Ciénaga Hoyo los Bagres (0.1) en aguas altas y su alta diversidad (2.2 decit/individuo) y con la alta dominancia encontrada en el sector de la Ciénaga Escobillitas (0.3) y su baja diversidad (1.8 decit/individuo) en aguas en ascenso (Anexo 3C).

Excepto en la Ciénaga Hoyo los Bagres, la diversidad (H') evidenció una tendencia a disminuir ligeramente de acuerdo con la variación en el nivel de agua en el ciclo aguas bajas - aguas en ascenso - aguas altas - aguas en descenso. Durante el nivel de aguas en descenso cuando la disminución se hizo más evidente especialmente en los sectores de Caño Grande (2.2 – 1.5 decit/individuo), Ciénaga Escobillita (2.2 – 1.7 decit/individuo) y Quebrada Quebradona (2.2 – 1.7 decit/individuo).

Los resultados de los análisis estadísticos realizados para validar los supuestos de normalidad, homocedasticidad y aleatoriedad de los datos registrados para la diversidad, dominancia y equidad así como valores de las pruebas no paramétricas, Anova de Friedman y Test de Wilcoxon, realizadas para establecer la influencia o no de los niveles de agua y sectores de muestreo sobre los índices evaluados y el grado de similaridad entre los pares contrastados de cada variable se presentan en el Anexo 3C.

8.5.2.5.2. Análisis de varianza

Mediante la prueba de Friedman se encontró que los niveles de agua y los sectores de muestreo influyen sobre la diversidad, dominancia y equidad ($X^2_{rH'}(2; 0,0) = 23.9$; $X^2_D(2; 0,0) = 76.1$; $X^2_{rJ'}(2; 0,0) = 77.9$).

En los Anexos 3C4 y 3C5 se presentan los resultados de la prueba de Wilcoxon para establecer si existen diferencias o no entre los diferentes índices de diversidad pareados y contrastados en la escala temporal y espacial.

En la escala temporal no se presentaron diferencias significativas entre los pares contrastados de equidad ($p > 0.05$) en tanto para la diversidad y dominancia se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los niveles de aguas bajas-aguas en descenso y de aguas en ascenso-aguas en descenso ($p < 0.05$) (Anexo 3C4).

Excepto la diferencia estadísticamente significativa determinada para la dominancia entre los sectores de Quebrada Quebradona y la Ciénaga Hoyo los Bagres ($p = 0.04$), espacialmente se presentaron condiciones similares de dominancia y equidad (Anexo 3C5).

8.5.2.6. Comparación Abundancia–Biomasa (ABC)

Los resultados obtenidos al evaluar el nivel de perturbación en el SCA con base en la riqueza de especies e índices de diversidad, abundancia y equidad se presentan en la Tabla 19.

Tabla 19. Nivel de perturbación del Sistema Cenagoso de Ayapel basado en descriptores ecológicos. Magnitud del valor medio de la diversidad en bits

Factores	Niveles	Riqueza de Especies (S)	Diversidad Shannon-Wiener (Bits)	Equidad de Pielou (J')	Dominancia de Simpson (D')	Nivel de Perturbación
Niveles de agua	Aguas Bajas	37	3.4	0.66	0.16	Muy Perturbado
	Aguas en ascenso	35	3.5	0.66	0.20	
	Aguas Altas	27	3.0	0.66	0.23	
	Aguas en descenso	30	2.8	0.57	0.30	
Sectores de muestreo	Quebrada Quebradona	29	3.3	0.67	0.23	Moderado
	Ciénaga Hoyo los Bagres	35	3.2	0.67	0.19	
	Ciénaga Escobillita	29	3.0	0.64	0.21	
	Ciénaga Escobillas	32	3.2	0.69	0.17	
	Ciénaga Playa Blanca	33	3.1	0.61	0.25	
	Caño Grande	32	3.0	0.58	0.29	

La representación gráfica del nivel de perturbación en el SCA con base en las curvas ABC para el período de estudio se presenta en la Figura 30 observándose como la curva de biomasa se ubicó por encima de la de abundancia.

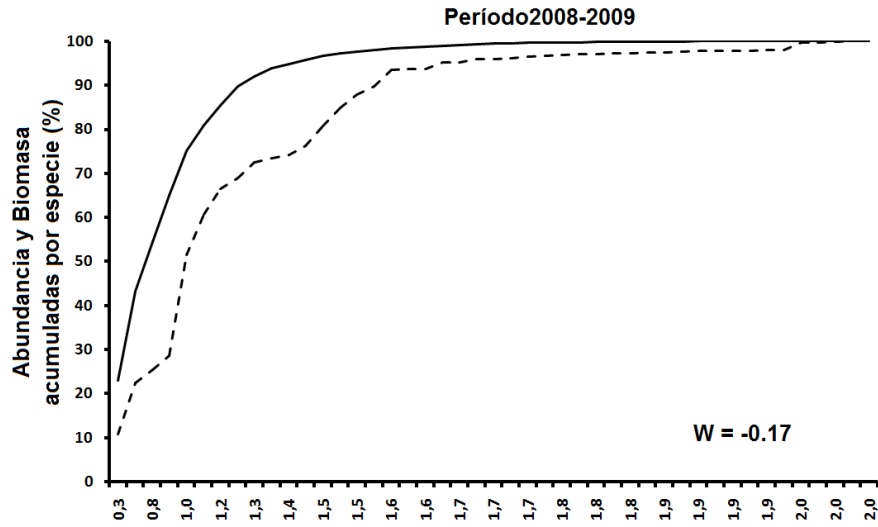


Figura 30. Curvas ABC para el ensamblaje íctico del Sistema Cenagoso de Ayapel en el período 2008-2009 junto con el estadístico W (mide la extensión para la cual la curva de biomasa está por encima de la curva de abundancia). El porcentaje acumulado de abundancia (línea continua) y biomasa (línea punteada) están dados para las especies organizadas en orden de importancia decreciente.

En las Figuras 31 y 32 se muestra detalladamente la variación de la relación abundancia-biomasa del ensamblaje íctico que habita y/o interactúa con la vegetación acuática en la zona litoral del SCA para para cada uno de los niveles de agua y sectores de muestreo evaluados.

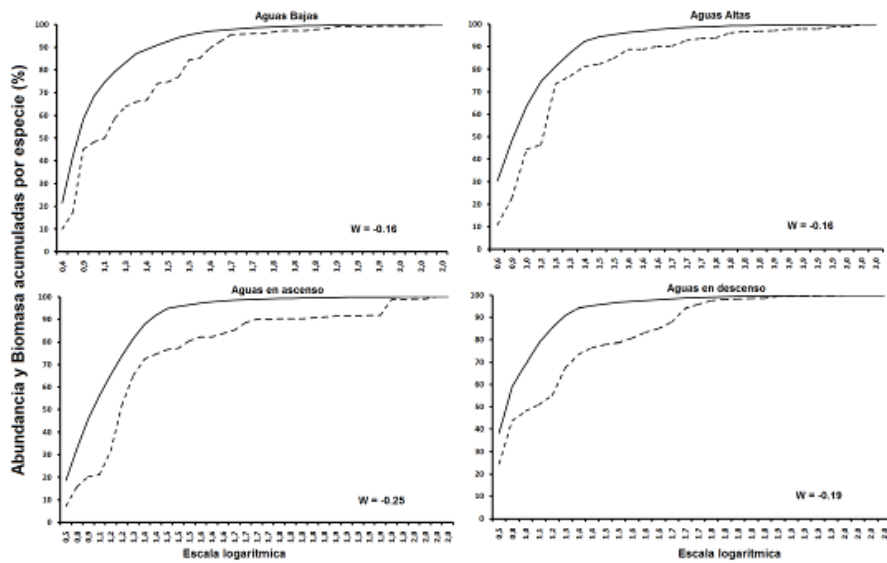


Figura 31. Curvas ABC para el ensamblaje íctico del Sistema Cenagoso de Ayapel analizado en diferentes niveles de agua junto con el estadístico W (mide la extensión para la cual la curva de biomasa está por encima de la curva de abundancia). El porcentaje acumulado de abundancia (línea continua) y biomasa (línea punteada) están dados para las especies organizadas en orden de importancia decreciente.

Temporalmente se observa claramente como la curva de abundancia se ubicó por encima de la curva de biomasa situación que se presentó igualmente en los sectores muestreados con excepción de Quebrada Quebradona donde ambas curvas, casi coincidentes, alcanzan a entrecruzarse.

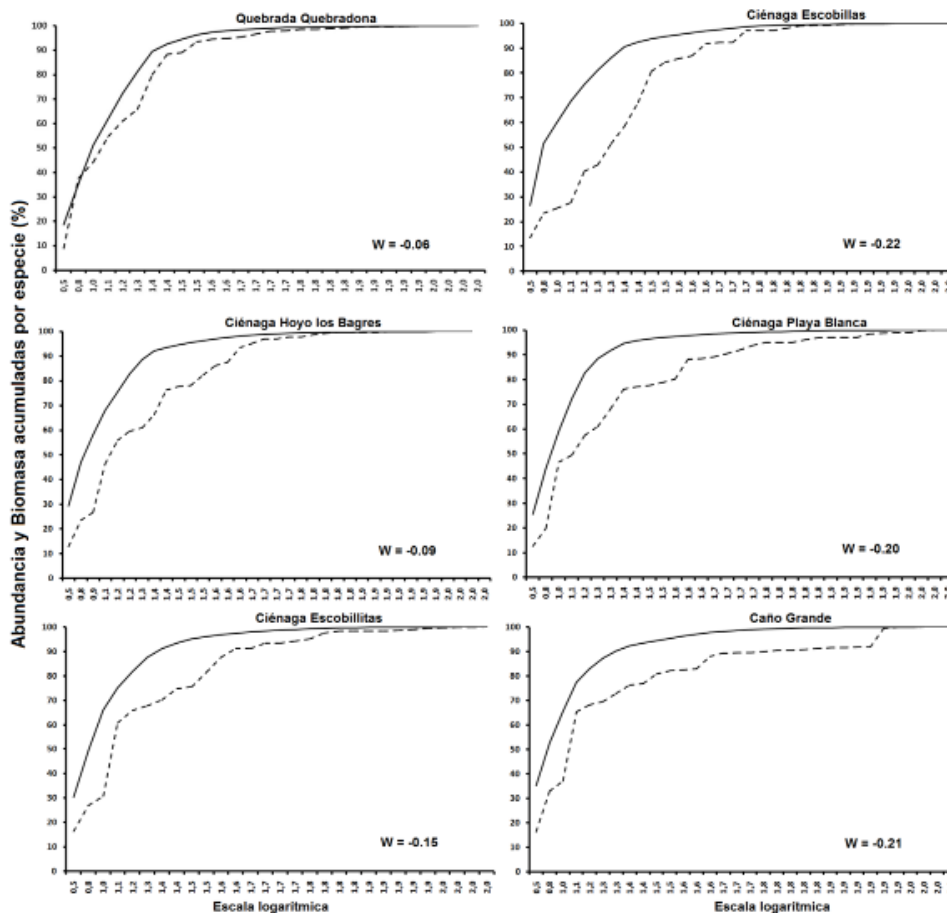


Figura 32. Curvas ABC para el ensamblaje íctico del Sistema Cenagoso de Ayapel analizado en diferentes sectores litorales junto con el estadístico W (mide la extensión para la cual la curva de biomasa está por encima de la curva de abundancia). El porcentaje acumulado de abundancia (línea continua) y biomasa (línea punteada) están dados para las especies organizadas en orden de importancia decreciente. La cuantificación del grado de perturbación en el SCA durante el período 2008-2009 y para cada uno de los niveles de agua y sectores de muestreo basada en el Índice de impacto (W) propuesto por Clarke (1990) se presenta en la Tabla 20.

Tabla 20. Valores del índice de impacto (W) para el SCA considerando el período de estudio, los niveles de agua y sectores de muestreo.

Factores		Niveles	Índice de impacto (W)	Interpretación
Niveles de agua		Aguas Bajas	-0.16	MP
		Aguas en ascenso	-0.25	AP
		Aguas Altas	-0.16	MP
		Aguas en descenso	-0.19	MP
Sectores de muestreo		Quebrada Quebradona	-0.06	LP
		Ciénaga Hoyo los Bagres	-0.09	LP
		Ciénaga Escobillita	-0.15	MP
		Ciénaga Escobillas	-0.22	AP
		Ciénaga Playa Blanca	-0.20	AP
	Caño Grande	-0.21	AP	
Período 2008-2009			-0.17	MP

LP = Ligeramente Perturbado, MP = Muy Perturbado; AP = Altamente Perturbado.

8.5.2.7. Influencia de las variables físicoquímicas sobre la distribución de los peces en la escala tiempo-espacio

Los resultados del análisis de redundancia canónica (RDA) para la abundancia de 45 especies colectadas en ocho campañas realizadas durante cuatro niveles de agua en seis sectores litorales del SCA y los registros simultáneos de las variables físicoquímicas: temperatura del agua, conductividad eléctrica, pH y oxígeno disuelto, se presentan en la Tabla 21.

Los primeros tres ejes extraídos del análisis de redundancia canónica explicaron el 99.4% de la variabilidad acumulada entre la abundancia relativa de las especies y el ambiente acuático.

Cyphocharax magdalenae, la especie más representativa en biomasa y una de las que más contribuyó a la abundancia, se constituyó en la especie que más aportó a los primeros dos componentes.

De otra parte, la conductividad eléctrica, la temperatura del agua y pH fueron las variables físicoquímicas que más información aportaron al componente uno, mientras que el oxígeno disuelto tuvo mayor peso sobre el segundo componente.

El análisis de redundancia canónica no evidenció una correlación significativa entre las cuatro variables físicoquímicas evaluadas y el ensamblaje de peces en la

escala tiempo-espacio ($F= 2.041$ $p= 0.094$). La prueba de Monte-Carlo corroboró la ausencia de una correlación estadísticamente significativa entre el ensamblaje íctico con los niveles de agua y sectores de muestreo ($p>0.05$).

Tabla 21. Resultados del análisis de redundancia canónica sobre la estructura primaria del ensamblaje íctico y cuatro variables físicoquímicas en el Sistema Cenagoso de Ayapel

Eje Canónico	Componentes			
	1	2	3	4
Valor propio	0.118	0.028	0,003	0.001
Correlación especies-variables físicoquímicas	0.499	0.316	0.157	0.188
Varianza acumulada				
Especies	11.8	14.6	14.9	15.0
Especies-variables físicoquímicas	78.7	97.4	99.4	100
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	-0.5396	0.2617	-0.0054	0.0034
<i>Ichthyoelephas longirostris</i>	-0.2791	0.1590	0.0973	0.0487
<i>Leporinus muyscorum</i>	-0.2969	-0.0783	-0.1573	0.0647
<i>Gilbertolus alatus</i>	-0.2547	-0.2451	-0.1187	0.0491
<i>Bunocephalus colombianus</i>	-0.2613	0.1374	0.3007	0.1237
<i>Rhamdia quelen</i>	-0.2652	-0.2137	0.1702	0.0800
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	-0.4746	0.0300	0.0661	0.3201
<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>	-0.2791	0.1590	0.0973	0.0487
<i>Centrochir crocodili</i>	-0.3590	-0.0584	-0.0035	0.1335
<i>Trachelyopterus insignis</i>	-0.3041	-0.0609	-0.0831	-0.0534
<i>Eigenmannia virescens</i>	-0.2715	-0.1269	0.0280	-0.0061
<i>Brachyhypopomus sp</i>	0.2573	0.0005	0.1832	0.0751
<i>Oreochomis spp</i>	0.3279	-0.0074	-0.0648	0.1069
	Variables Físicoquímicas			
Temperatura del agua	-0.6577	-0.1945	-0.3466	0.6398
Oxígeno disuelto	-0.0947	-0.7567	-0.3720	-0.5292
pH	-0.5719	0.0727	-0.2687	-0.7716
Conductividad eléctrica	-0.6633	-0.2218	0.5711	-0.4297

La interpretación visual de la Figura 39, generada a partir del análisis de redundancia canónica (RDA), evidenció una tendencia a la formación de grupos de especies en relación con las variables físicoquímicas, excepto con el oxígeno disuelto.

Pimelodus grosskopfii junto con *Bunocephalus colombianus*, *P. magdaleniatum*, *Cyphocharax magdalenae* e *I. longirostris* formó un grupo asociado positivamente con el pH.

Centrochir crocodrili, *Rhamdia quelen*, *Gilbertolus alatus*, *T. insignis*, *L. muyscorum* y *E. virescens* mostraron una asociación negativa con la temperatura del agua y la conductividad eléctrica en tanto *Brachyhypopomus sp* y *O. spp* mostraron una asociación inversa con la temperatura del agua, la conductividad eléctrica y el pH.

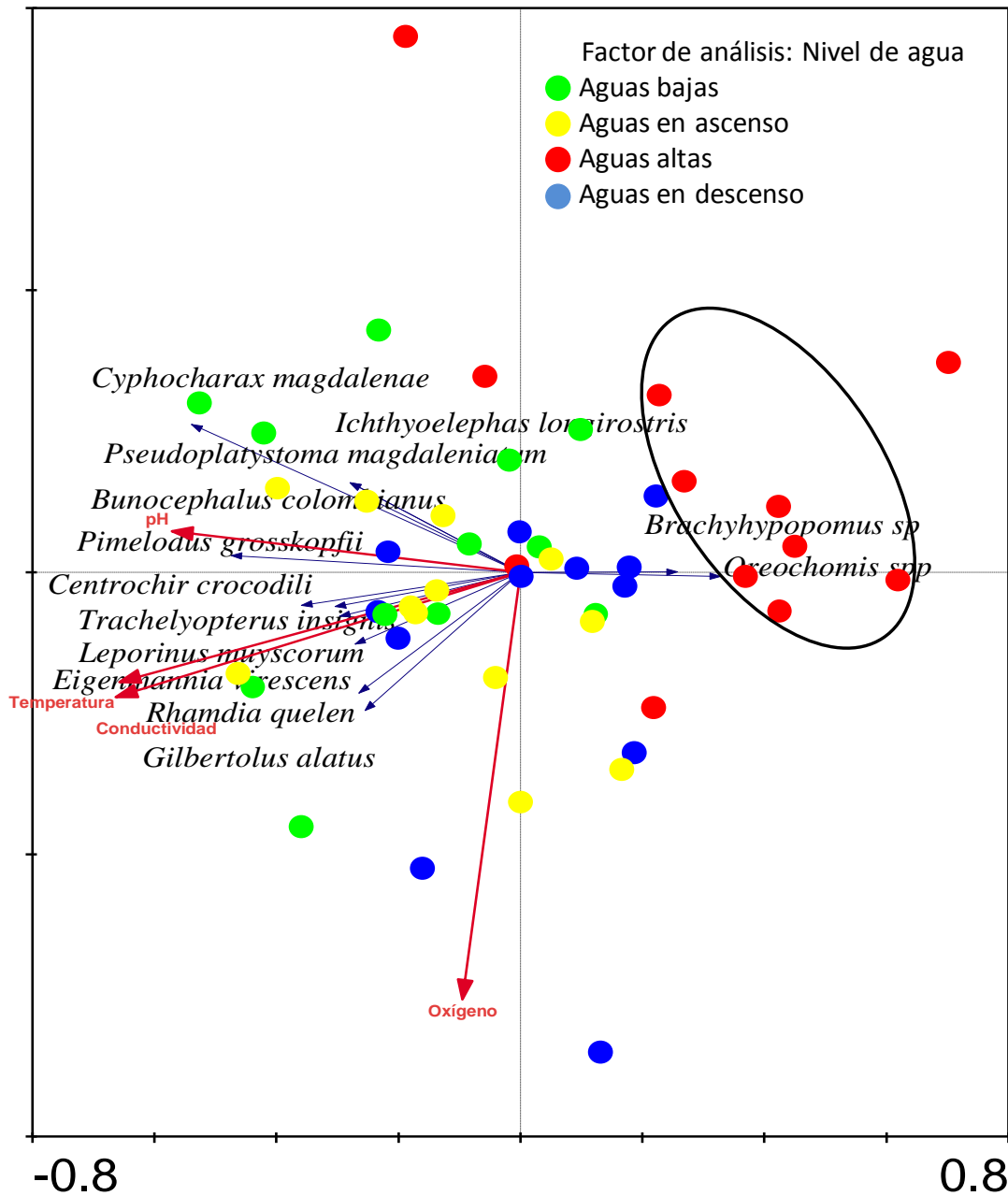


Figura 33. Representación gráfica del Análisis de Redundancia Canónica basado en la interacción de las variables ambientales y el ensamblaje íctico basado en la interacción de las variables ambientales y el ensamblaje íctico que habita y/o interactúa con la vegetación acuática en la zona litoral del Sistema Cenagoso de Ayapel, Colombia. Factor de análisis: niveles de agua. Los círculos representan las capturas registradas en cada uno de los niveles de agua evaluados en muestreos realizados en dos ocasiones en cada uno de los seis sectores de muestreo.

La interpretación gráfica del análisis de redundancia canónica de las especies capturadas temporalmente en seis sectores del SCA, representado en la figura 33, evidencia una tendencia al agrupamiento de las capturas registradas en los seis sectores evaluados en dos oportunidades durante el nivel de aguas altas el cual podría ser un indicador de la homogeneidad ambiental que se podría estar presentando en el sistema durante este momento en particular.

Espacialmente no se generaron tendencias de las capturas registradas durante ocho campañas realizadas en cada uno de los sectores evaluados a conformar agrupamientos definidos sugiriendo que el sistema constituye un ambiente único toda vez que entre los sectores evaluados no se presentan diferencias en la estructura del ensamblaje íctico (Anexo 5).

8.6. DISCUSIÓN

8.6.1. Variables Físicoquímicas

La homogeneidad ambiental en el tiempo y en el espacio, evidenciada en los parches de vegetación acuática localizados en la región litoral del SCA mediante el agrupamiento jerárquico de la prueba de Bray-Curtis, contrastó con la heterogeneidad en las condiciones físicoquímicas evaluadas en los diferentes niveles de agua y sectores de muestreo, establecida a través de la prueba de Friedman y confirmada con la prueba de Wilcoxon.

La información contradictoria obtenida con ambas pruebas podría atribuirse al método empleado. Mientras con la prueba de Bray-Curtis se consideró el efecto de un solo factor (tiempo o espacio) sobre las variables estudiadas (en este caso físicoquímicas), con la prueba de Friedman se evaluó el efecto combinado de ambos factores (tiempo y espacio) sobre dichas variables.

No obstante estas consideraciones, la prueba de Bray-Curtis se utilizó con el objeto de agrupar la información de interés y cuantificar el grado de similitud ambiental tanto en el tiempo como en el espacio.

Así mismo es importante tener en cuenta el peso de las variables como otro factor que pudo afectar muy probablemente, los resultados obtenidos.

En este sentido se evidenció como el índice de similitud de Bray-Curtis estimado para los niveles aguas altas-aguas bajas (67.9%) fue superior al establecido para los niveles aguas altas-aguas en descenso (62%) y aguas en ascenso-aguas altas (58.5%) en los que se presentaron semejanzas estadísticamente significativas sólo de temperatura del agua ($Z = -0.58$), la variable más estable y la de más peso junto con la conductividad (-0.66).

Adicionalmente, en el 83.3% de los pares de niveles de agua contrastados se presentaron diferencias estadísticamente significativas en cuanto a la

conductividad eléctrica, la variable más inestable, contribuyendo muy probablemente con la heterogeneidad ambiental registrada en los parches de vegetación acuática litoral del SCA. Esta heterogeneidad temporal que al parecer se redujo a nivel de oxígeno disuelto y pH, variables con menor peso (-0.57 y -0.09), cuando el 50% de los pares de niveles de agua contrastados presentaron semejanzas estadísticamente significativas es probable que halla alcanzado una homogeneidad a nivel de temperatura del agua, cuando el 66.7% de los casos presentaron semejanzas estadísticamente significativas en lo relacionado con esta variable.

Por su parte, las semejanzas estadísticamente significativas determinadas entre los pares de sectores contrastados para algunas de la variables físicoquímicas evaluadas, permiten identificar una homogeneidad ambiental en la escala espacial atribuible en el 73.3% de los casos al pH, la variable más estable entre los sectores evaluados. Esta homogeneidad espacial fue menor en términos de temperatura del agua (60% de los casos), conductividad eléctrica (53.3%) y oxígeno disuelto (40%).(Anexo 3A2).

El contraste entre el comportamiento relativamente estable de la temperatura del agua y el pH con los amplios márgenes de variación registrados para la conductividad eléctrica y el oxígeno disuelto se dieron muy probablemente, en respuesta a una dinámica de procesos físicos y químicos que si bien ocurrieron al interior del sistema guardan una estrecha relación con fuerzas modeladoras de tipo local y regional (Carvalho *et al.*, 2001; Furch & Junk, 1997a, b; Junk & Wantzen, 2003; Ríos-Pulgarín *et al.*, 2008; Thomaz *et al.*, 2007).

Estos resultados, consistentes con los registrados por Restrepo (2005a) y Villabona (2010) en áreas del SCA cubiertas con vegetación acuática, estarían asociados muy probablemente con el alto calor específico que posee el agua, con la ocurrencia simultánea de procesos biológicos productores de oxígeno y gas carbónico y el posible incremento en la disponibilidad de iones bicarbonato en la noche al disminuir su demanda para la realización de la actividad fotosintética de la vegetación acuática y el fitoplancton como sugieren Garbagnati *et al.* (2005) y con los movimientos masivos del agua ocasionados por el viento y por los intercambios de volúmenes importantes de agua entre el río y el SCA como lo plantean Aguirre *et al.* (2005), Restrepo (2005a) y Zapata (2005).

El área del espejo de agua en SCA varía entre 58 y 120 km² y el volumen de agua almacenada entre 50 y 400 Mm³ (CVS, 2007), ello se constituye en un factor ecológico que genera cambios en las características físicoquímicas del agua dando lugar a una relación inversa entre los valores de conductividad eléctrica y oxígeno disuelto con el volumen de agua almacenado. Es así como la contracción del plano inundable durante el período de aguas bajas, la conductividad eléctrica permaneció relativamente alta (88.9 $\mu\text{S cm}^{-1}$) debido muy probablemente al efecto

combinado de la concentración de iones por evaporación y a la acción del viento que se constituye en un factor importante al resuspender los sedimentos finos del fondo (Junk & Wantzen, 2003; Lewis Jr. *et al.*, 2000; Pagioro & Thomaz, 1999; Welcomme, 1992a).

No obstante y a diferencia de los altos valores registrados en aguas bajas Ríos–Pulgarín *et al.* (2008) encontraron que los valores más altos se registraron durante los períodos de mayor movimiento del agua (aguas en ascenso = 125.7 $\mu\text{S cm}^{-1}$ y aguas en descenso = 112.2 $\mu\text{S cm}^{-1}$). Junk (1973) y Schmidt (1972) observaron conductividades máximas cuando el agua invade la llanura anegable y describieron lagos en los que la conductividad fue máxima durante el período de inundación.

Dentro de los factores que contribuirían a explicar el comportamiento de la conductividad eléctrica durante el llenado se podrían señalar entre otros: (i) la calidad física y química del agua aportada por los tributarios influenciada a su vez por las propiedades geológicas de las regiones que drenan, su cobertura vegetal y la horizontalidad del terreno (Welcomme, 1992a), (ii) los cambios en la composición iónica del agua resultado de la dilución de sólidos y solución de sales presentes en la zona litoral móvil, procedentes de la materia orgánica acumulada durante el período de sequía (Furch & Junk, 1997a, b), con el inicio de las lluvias locales (Carvalho *et al.*, 2001) y su posterior anegamiento gradual y continuo (Junk *et al.*, 1989), y (iii) la resuspensión de materia orgánica y sedimentos generada por el ingreso y salida de agua asociado a una alta tasa de llenado y vaciado (Promedio = 3 $\text{Mm}^3 \text{ día}^{-1}$) (CVS, 2007).

La inundación, durante el período inicial del llenado, conlleva igualmente a una demanda de oxígeno disuelto por la descomposición de la materia orgánica acumulada en la zona de transición acuático-terrestre que se traduce en una disminución drástica en su concentración (Bayley, 1995; Furch & Junk, 1997a).

Las concentraciones de saturación de oxígeno predominantes en los parches de la vegetación acuática litoral del SCA inferiores al 100% podrían atribuirse de acuerdo con Marín (2007), a procesos asociados a la descomposición de la materia orgánica retenida en las estructuras de soporte de la vegetación. Si bien la demanda de oxígeno que se presenta en estos sitios se puede llegar a constituir en un factor limitante para la vida acuática, valores de saturación de oxígeno entre 20% y 30% son según Barndt *et al.* (1995), adecuados para la vida aerobia.

De acuerdo con los porcentajes de saturación de oxígeno consignados en el Anexo 2B la demanda de oxígeno parece acentuarse durante el período de aguas altas en tanto se registró la saturación de oxígeno más baja en los diferentes sectores muestreados y el período de estudio (52.8% en promedio). De acuerdo con Marín (2007) los procesos catabólicos son las actividades metabólicas predominantes en los sistemas radiculares de *E. crassipes* cuya microbiota

asociada dominante, especialmente durante el período de aguas altas, es básicamente de tipo heterótrofo.

En los parches de vegetación acuática localizados en la zona litoral del SCA se registraron los valores más altos de oxígeno disuelto durante los niveles de agua en ascenso y descenso más cercanos al punto de saturación (75.5%-74.6%). Este comportamiento, que difiere de los valores máximos registrados en este mismo sistema durante el período de aguas bajas por Ríos–Pulgarín *et al.* (2008) obedece, muy probablemente, al movimiento constante del agua generado por las altas tasas de llenado y vaciado y por la acción del viento considerado el principal agente oxigenante.

Es probable que las mediciones superficiales de oxígeno que se realizaron en medio de los parches de *E. azurea*, planta acuática dominante en algunos sectores, resultaran afectadas entre otras causas, por una intensa actividad fotosintética realizada en el sistema radicular de esta planta acuática el cual además de actuar como un sustrato sobre el que se establecen organismos autótrofos favorece dichos procesos metabólicos dada su posición subsuperficial en la columna de agua (Alvarez, 2009; Aguirre-Ramírez, en prensa;). Adicionalmente, las condiciones de luminosidad intensa en las horas que se realizaron las mediciones contribuirían a explicar el elevado porcentaje de saturación de oxígeno registrado en el sector de Quebrada Quebradona en particular durante el nivel de aguas bajas.

Los fuertes vientos en el SCA, especialmente durante la noche, podrían posibilitar el establecimiento de un estrecho cinturón de aguas ricas en oxígeno en áreas someras de la zona litoral debido a la turbulencia y al oleaje dando lugar a corrientes que permitirían una renovación con agua oxigenada debajo de la vegetación acuática flotante (CVS, 2007; Welcomme, 1992a). Un efecto similar al descrito se ha observado en las llanuras inundables de los ríos Magdalena y Paraná (Zarate & Cubides, 1977; Welcomme, 1992a).

Cuando el SCA alcanza su máxima extensión y capacidad de almacenamiento de agua en el mes de agosto (promedios = 115 km² y 375 Mm³), el incremento en el nivel del agua se reduce significativamente y se registra un crecimiento explosivo de las plantas acuáticas, especialmente de *E. crassipes*, la especie más representativa (Aguirre *et al.*, 2005; CVS, 2007).

A la proliferación exuberante de la vegetación acuática que va hasta septiembre le sigue una alta mortalidad entre octubre y noviembre la cual podría atribuirse en gran medida, a la reducción de las corrientes (Bayley, 1995). El efecto combinado de factores como la dilución, el eficiente aprovechamiento de los iones presentes en el agua por parte de las plantas acuáticas, reflejado en su productividad, y su capacidad para retener grandes cantidades de sedimentos inorgánicos y materiales orgánicos finos y gruesos en su sistema radicular,

reducen la conductividad eléctrica lo cual contribuiría a explicar los bajos valores registrados en el período de aguas altas ($29.9 \mu\text{S cm}^{-1}$) (Furch & Junk, 1997a, b; Junk *et al.*, 1989; Pagioro & Thomaz, 1999; Poi de Neiff *et al.*, 1994).

A su vez, los niveles de oxígeno observados, son el resultado de los aportes del oxígeno por parte del viento y la circulación del agua, y las demandas por procesos de descomposición de materia (Bayley, 1995; Pagioro & Thomaz, 1999; Poi de Neiff *et al.*, 1994; Santino *et al.*, 2010).

Entre los factores que contribuyen a disminuir la concentración de oxígeno disuelto durante el período de aguas altas se destaca igualmente la disminución de los subsidios de oxígeno por procesos fotosintéticos y de difusión desde la atmósfera, por la presencia de extensos parches de vegetación acuática y la reducción de fitoplancton (Kramer *et al.*, 1978; Welcomme, 1992a).

Finalmente, durante el período de vaciado, se establece un flujo unidireccional característico de sistemas lóticos en el que la masa de agua pasa de un período relativamente estable en aguas altas a constituirse en un sistema de transporte que descarga importantes cantidades de materia orgánica en el río San Jorge ajustándose al patrón descrito en los planos inundables conectados con un río (Esteves, 1998; Welcomme, 1992b).

Considerando que un incremento en el flujo del agua permite una mayor mezcla y reoxigenación de la masa de agua, es probable que con la salida del Sistema Cenagoso de grandes volúmenes de agua (Aproximadamente 350 Mm^3) unida a un vaciado rápido en una tasa media del orden de $3 \text{ Mm}^3 \text{ día}^{-1}$, se estaría generando una turbulencia que además de resuspender sedimentos finos del fondo, sustancias orgánicas e inorgánicas y favorecer la mezcla y oxigenación en las capas superficiales ocasione un incremento en los valores de conductividad eléctrica y oxígeno disuelto que contribuirían en cierta medida a explicar los valores registrados en este período (Bayley, 1995; CVS, 2007; Maier, 1978).

De igual forma, los aportes de agua oxigenada cargada de partículas disueltas y materiales en suspensión procedentes del río San Jorge y la cuenca propia del Sistema que entran al sistema a una tasa creciente que alcanza $4 \text{ Mm}^3 \text{ día}^{-1}$, estarían contribuyendo con la oxigenación de las aguas y la alta conductividad registradas en el sistema durante el período de llenado.

Especialmente se destacan las diferencias estadísticamente significativas en el ambiente físicoquímico observado entre la Ciénaga Playa Blanca y los restantes sectores de muestreo.

Los valores más altos de conductividad eléctrica y los más bajos de oxígeno disuelto registrados en esta ciénaga, con porcentajes de saturación que fluctuaron entre 27.4% y 63.6%, podrían obedecer entre otras causas al incremento en la degradación de materia orgánica y de iones asociados con su descomposición, favorecida por la retención de extensos parches de *E. crassipes* especialmente

durante el nivel de aguas altas (Saturación de oxígeno = 27.4%), la contaminación relacionada con el vertimiento de desechos sólidos y aguas residuales procedentes del corregimiento de Playa Blanca y a la calidad del agua aportada por el Caño Barro que drena una de las cuencas propias del Sistema Cenagoso con mayor área (528.5 km²), factores que podrían ayudar a explicar la alta conductividad eléctrica y el abatimiento del oxígeno disuelto (CVS, 2007; Felipe & Suárez, 2010; Fialho *et al.*, 2008; Pagioro & Thomaz, 1999; Smith *et al.*, 1997; Vega *et al.*, 1998).

8.6.2. Influencia de las variables físicoquímicas sobre la distribución de los peces en la escala tiempo-espacio

Goulding *et al.* (1988), Junk *et al.* (1983), Kramer *et al.* (1978) y Welcomme (1985) plantean que la estructura de las comunidades ícticas y la distribución de las especies en los planos de inundación tropical pueden resultar influenciadas por factores abióticos como la temperatura del agua, la concentración de oxígeno y el pH.

Rodríguez & Lewis (1997) y Tejerina-Garro *et al.* (1998) por su parte reportan que la estructura de la comunidad de peces en lagos de los planos inundables de los ríos Orinoco y Araguaia de la cuenca Amazónica no presenta una relación fuerte ni con el pH ni con la concentración de oxígeno.

De acuerdo con Ríos-Pulgarín *et al.* (2008) en la ciénaga de Ayapel, cuerpo de agua principal del SCA, las asociaciones de especies ícticas están influenciadas significativamente por la profundidad, temperatura, conductividad y oxígeno disuelto ($p = 0.002$).

Una situación diferente se presentó en este estudio al no encontrar una relación significativa entre las características físicas y químicas del agua evaluadas con la distribución de los peces que habitan y/o interactúan con la vegetación acuática de la zona litoral del SCA ($p = 0.094$). No obstante, los resultados obtenidos son consistentes por los reportados por Arango-Rojas *et al.* (2008) quienes registraron una situación similar al evaluar la influencia de la profundidad, la temperatura del agua, la conductividad eléctrica, el potencial redox, el pH, el oxígeno disuelto, el porcentaje de saturación del oxígeno disuelto y el dióxido de carbono disuelto en la asociación de especies capturadas principalmente en la zona litoral vegetada de la Laguna de Cachimbero, ciénaga que hace parte de un complejo cenagoso parcialmente aislado de la influencia del río principal que se encuentra localizado en la región geográfica del Magdalena medio colombiano ($p = 0.16$).

A diferencia del contraste registrado durante los diferentes niveles de agua entre el comportamiento homogéneo de la abundancia de peces capturados por

especie y la heterogeneidad en la biomasa, riqueza de especies e índices de diversidad y dominancia espacialmente, no se presentaron diferencias significativas en los atributos del ensamblaje íctico a pesar de las diferencias físicoquímicas encontradas entre los diferentes sectores de muestreo.

No obstante la variabilidad ambiental registrada en el sistema durante los diferentes niveles de agua en cuanto a las variables físicoquímicas evaluadas, es importante destacar como la tendencia al agrupamiento registrado por el ensamblaje íctico durante el nivel de aguas altas podría asumirse como un indicador de la similaridad que se estaría presentando en todo el sistema entre los distintos ambientes que se presentan en el SCA.

Aun cuando estos resultados son consistentes con lo planteado por Thomaz *et al* (2007) en cuanto la similaridad que se presenta entre los hábitats acuáticos en las planicies de inundación tropicales cuando las comunidades biológicas, incluidas las planctónicas y las de macrófitas además de las ícticas, tienden a hacerse más similares durante la inundación, las diferencias en las condiciones ambientales registradas temporal y espacialmente en tanto las variables físicoquímicas evaluadas en el SCA parecen diferir de la similaridad señalada por estos investigadores en los ambientes acuáticos en aguas altas en algunas variables físicoquímicas entre las que se incluyen la temperatura del agua, la conductividad y el pH.

Toda vez que las mediciones de las variables físicoquímicas se realizaron entre los parches de vegetación acuática en la zona litoral la heterogeneidad en las condiciones ambientales registradas en los diferentes niveles de agua y sectores de muestreo del SCA podría estar asociada a la variación en el nivel del agua influenciada por el pulso hidrológico y su efecto evidente no sólo en la extensión de los parches de vegetación acuática sino también por la densidad y características morfológicas de las especies de plantas acuáticas al crear una disponibilidad de hábitat estructuralmente complejo, visto desde su diseño por los procesos metabólicos que se realizan en sus estructuras de soporte y/o sistemas radiculares (Alvarez, 2009; Neiff *et al.*, 2009; Marín, 2007; Pacheco & Da-Silva, 2009; Petry *et al.*, 2003a; Sánchez-Botero *et al.*, 2008; Suárez *et al.*, 2001, 2004).

8.6.3. Ensamblaje íctico

8.6.3.1. Composición y estructura

El número de especies capturadas (45), cercano a la riqueza esperada de acuerdo con los estimadores de Chao y Jack-Nife (49.9 y 50.8 respectivamente) explica, en un alto porcentaje (90.2% y 88.5%), el número de especies esperadas para el ensamblaje íctico que ocupa la vegetación acuática litoral en el SCA.

Si bien la riqueza de íctica registrada fue muy similar a la reportada por Ríos-Pulgarín *et al.* (2008) en seis tributarios, cuatro ciénagas que hacen parte del cuerpo de agua principal y una ciénaga satélite próxima al casco urbano del municipio de Ayapel (44 especies), entre ambos estudios se presentaron diferencias en cuanto a las especies capturadas.

Mientras en el presente estudio se capturaron ocho especies no reportadas por Ríos-Pulgarín *et al.* (2008) en el período 2004-2005: *L. striatus*, *G. maculatus*, *S. hastatus*, *D. seminuda*, *P. chagresi*, *P. grosskopfii*, *Brachyhypopomus sp*, *Oreochromis spp.*, al mismo tiempo, se dejaron de capturar siete de las especies reportadas por estos investigadores: *Astyanax magdalena*, *Genycharax sp*, *Brycon moorei*, *Hemibrycon sp*, *Rineloricaria magdalena*, *Sturisoma panamense* e *Hypostomus hondae*.

No obstante las diferencias existentes en cuanto a las especies reportadas en este estudio y en el desarrollado por Ríos-Pulgarín *et al.* (2008), atribuibles muy probablemente a la metodología y artes de pesca empleados y a los sitios de muestreo seleccionados, es claro que el número de especies existentes en el SCA supera las riquezas reportadas permitiendo asumir que el ensamblaje íctico lo conforman cerca de 52 especies dejando la posibilidad que puedan ser más (Anexo 6).

De acuerdo con Mojica *et al.* (2002), existen 86 especies registradas para la cuenca del río San Jorge, de ellas 52 especies se presentan en el SCA indicando que este sistema puede ser un componente importante para el mantenimiento de la ictiofauna local y/o regional si consideramos que en un área 126 veces menor se encuentra el 60.5% de las especies reportadas (Tabla 22).

Tabla 22. Representatividad de la riqueza íctica en las cuencas hidrográficas de los ríos Magdalena, Cauca y San Jorge

Cuencas	Area ¹ (km ²)	Número de especies ¹	Representatividad	
			Area (%)	Riqueza íctica (%)
Río Magdalena	256000	139	0.05	37.4
Río Cauca	63300	126	0.19	41.2
Río San Jorge	14800	86	0.79	60.5

Extensión media del Sistema Cenagoso de Ayapel = 117.3 km² (IDEAM, 2005).

¹Tomado de Mojica *et al.* (2002).

La importancia del SCA para el mantenimiento de la ictiofauna y en particular de los parches de vegetación acuática existentes en la zona litoral donde se realizaron las capturas se hace aún más evidente toda vez que en un área 500 y

dos mil veces menor se presenta el 41.2% y 37.4% de las especies registradas en cuencas de los ríos Cauca y Magdalena.

De igual forma, la riqueza íctica estimada para el SCA (52 especies) supera las 42 especies señaladas por Valderrama & Zárate (1989) como propias de los complejos cenagosos de la cuenca del río Magdalena.

Aparentemente, las ventajas que obtienen los peces al usar hábitats estructuralmente complejos son el factor determinante de la riqueza de especies en este sistema puesto que el potencial de refugio y productividad proporcionado por la vegetación acuática pueden compensar las desventajas de condiciones adversas asociadas a los procesos del pulso de inundación (Fisher & Willis 2000).

Estudios realizados en las llanuras inundables de ríos sudamericanos reportan información acerca de su riqueza íctica capturada en áreas vegetadas (Agostinho *et al.*, 2007; Baginski *et al.*, 2007; Bulla *et al.*, 2011; Milani *et al.*, 2010; Pacheco & Da Silva, 2009; Prado *et al.*, 2010; Sánchez-Botero *et al.*, 2007, 2008; Santos *et al.*, 2009). No obstante, diferencias en las metodologías de pesca y esfuerzos de captura entre otros aspectos, no permiten establecer una comparación válida con respecto al número de especies registradas para el SCA.

Los Characiformes y Siluriformes fueron los ordenes con el mayor número de especies (17 y 13 especies), constituyendo más de la mitad del ensamblaje (66.7%), lo cual es consistente con los registros reportados por Ríos-Pulgarín *et al.* (2008) para la ciénaga de Ayapel y por Arango-Rojas *et al.* (2008) para la Ciénaga de Cachimbero, ubicada igualmente en la cuenca media del río Magdalena. Resultados similares se reportan en estudios de la ictiofauna que interactúa con plantas acuáticas (Agostinho *et al.*, 2002; Baginski *et al.*, 2007; Bulla *et al.*, 2011; Da-Silva, 2009; Meschiatti *et al.*, 2000; Pelicice *et al.*, 2005; Thomaz *et al.*, 2007) y en lagunas de planos inundables del río Orinoco en Venezuela (González *et al.*, 2009). Lo anterior sugiere una similaridad estructural de los ensamblajes ícticos en relación con grupos taxonómicos mayores.

Si bien el número de especies del grupo Siluriformes fue representativo la cantidad de individuos capturados (1033 individuos = 3.0%), fue inferior frente a la abundancia de los Gymnotiformes (8039 individuos = 23.5%) y Perciformes (3246 individuos = 9.5%).

Es probable que los Siluriformes tiendan a ser más abundantes en ambientes de aguas turbias al estar favorecidos por su capacidad táctil y químico sensorial para capturar sus presas (Lewis *et al.*, 2000; Lowe-McConnell, 1975; Reid, 1983; Rodríguez & Lewis 1997). En este sentido su presencia podría verse afectada por la transparencia del agua resultante de la alta capacidad de las plantas acuáticas flotantes para retener sedimentos en sus raíces (Kim & Kim, 2000; Meerhoff *et al.*, 2002; Poi de Neiff *et al.*, 1994).

Adicionalmente, los hábitos nocturnos de la mayoría de los Siluriformes podría ser un factor adicional que ayudaría a explicar su baja representatividad en las capturas dado que con el método de captura empleado se estaría considerando el ciclo de actividad diurna de los peces cuando algunas especies presentan mayor actividad en los períodos de oscuridad (Britski *et al.*, 1999; Helfman, 1993; Nico, 2010; Lowe-McConnell, 1987; Pelicice & Agostinho, 2006; Wootton, 1999). Correa *et al.* (2008) al comparar los ensamblajes de peces de la selva inundada y parches flotantes de plantas acuáticas en las llanuras inundables de la Amazonía Peruana, reportaron mayores abundancias y riqueza de especies en las capturas nocturnas.

No obstante lo anterior, *T. insignis* se destacó como la única especie del grupo de los Siluriformes ubicada dentro de las diez especies más abundantes en el período de estudio. Dicha representatividad alcanzó mayor notoriedad en el sector de Quebrada Quebradona especialmente durante el nivel de aguas en ascenso, cuando se capturó el 99.4% y el 66.4% del total de individuos colectados para la especie en este sector y en el Sistema.

Especies dominantes de las familias Characidae como *A. caucanus* y *A. fasciatus* y Cichlidae como *Andinoacara latifrons* y *C. kraussii* constituyeron un componente importante del ensamblaje íctico en términos de abundancia (40.3%). Estos resultados, consistentes con los reportados por Milani *et al.* (2010) en ambientes inundables del Pantanal de Poconé, corroboran la representatividad de estos grupos de peces de ojos grandes que se basan en la orientación visual, en los bancos de macrófitas (Lowe-McConnell, 1969, 1975).

Si bien la abundancia de los Characiformes (62.7%) prevaleció como el orden dominante que caracteriza la ictiofauna de América del Sur (Lowe-McConnell, 1975), fué dentro del grupo de los Gymnotiformes que se presentó la mayor abundancia a nivel de especies (*E. virescens* = 7851 individuos) constituyéndose en el grupo mejor adaptado al complejo hábitat estructural de las plantas acuáticas flotantes (Crampton & Hopkins, 2005; Henderson & Hamilton, 1995; Winemiller & Jepsen, 1998). Resultados similares reportados en extensos parches de vegetación acuática flotante en la cuenca alta del Amazonas demuestran como este grupo constituye un componente importante de la fauna asociada a las plantas (Crampton, 1996). Adicionalmente, la alta abundancia de Gymnotiformes y Cíclidos se podría explicar por el hecho de que estas especies no migran de áreas con vegetación flotante hacia aguas abiertas debido a la presión de depredación (Henderson & Hamilton, 1995).

La concentración de oxígeno disuelto es igualmente un factor importante que influye en la distribución espacial de los peces y sus interacciones (Chapman *et al.*, 1995; Kramer, 1987). En los sistemas tropicales, el oxígeno disuelto se considera una variable abiótica importante que fluctúa durante el ciclo diario y afecta la distribución de los peces (Junk *et al.*, 1983, 1997; Miranda *et al.*, 2000).

En áreas con vegetación acuática la concentración de oxígeno disuelto se reduce ostensiblemente y pueden alcanzar valores de cero al atardecer (Jedicke *et al.*, 1989; Junk *et al.*, 1983; Miranda & Hodges 2000). Aun cuando no se realizaron mediciones durante el ciclo día-noche entre los parches de vegetación acuática para verificar la ocurrencia de valores inferiores a 0.5 mg L⁻¹, indicativos de condiciones hipóxicas según Soares (1993), en general se registraron valores de oxígeno disuelto dentro del rango de 2 a 5 mg L⁻¹ necesario para mantener la vida aeróbica de acuerdo con el grado de exigencia de cada especie (Sperling, 1998).

Cinco de las especies más abundantes *E. virescens*, *A. caucanus*, *A. fasciatus*, *Cyphocharax magdalenae* y *T. magdalenae* que representaron el 81% del total de peces capturados, exhiben una variedad de adaptaciones morfológicas, fisiológicas o etológicas que les permiten tolerar condiciones restrictivas de oxígeno (Anjos, *et al.*, 2008; Chapman, *et al.*, 1995; Crampton, 1996, 1998; Saint-Paul & Soares, 1987; Soares, 1993; Soares, *et al.*, 2006; Suárez, *et al.*, 2004; Winemiller, 1989).

Efectos combinados de una baja tasa metabólica, disminución de la movilidad, respiración en la superficie del agua, presencia de un área superficial respiratoria grande, una alta afinidad hemoglobina-oxígeno favorecerían la presencia de *H. malabaricus* y *S. aequilabiatus*, dos especies piscívoras que exhiben una alta tolerancia a bajos niveles de oxígeno (Crampton, 1998; Driedzic *et al.*, 1978; Soares, 1993; Soares *et al.*, 2006). Por su parte, *C. hujeta* presenta dos apéndices carnosos ubicados a ambos lados del premaxilar que en condiciones extremas de baja concentración de oxígeno podrían facilitar su respiración en la superficie del agua tal y como ocurre con algunos carácidos herbívoros y omnívoros que presentan este rasgo adaptativo y se alimentan en la superficie del agua (Araujo-Lima *et al.*, 1986; Delariva *et al.*, 1994; Géry, 1977; Meschiatti *et al.*, 2000; Suarez *et al.*, 2001, 2004; Winemiller, 1989).

La cobertura de vegetación acuática flotante al afectar negativamente los procesos de fotosíntesis del fitoplancton por efecto de sombreado y por reducir el área de contacto entre el agua y la atmósfera da lugar a bajas concentraciones de oxígeno disuelto (Riemer, 1984). Adicionalmente, la conformación de extensos parches de vegetación acuática flotante podría inducir un abatimiento drástico del oxígeno disuelto en especial durante el nivel de aguas altas cuando se registraron valores mínimos de 0.86 mg/L. Estos valores, consistentes con los reportados por Marín (2007) asociados al sistema radicular de *E. crassipes* donde predominan los procesos de consumo de oxígeno, podrían constituirse en un factor limitante para la fauna íctica que habita y/o interactúa con la vegetación acuática litoral en el SCA. No obstante, seis de las especies dominantes (*E. virescens*; *A. caucanus*, *A. fasciatus*, *R. dayi*, *A. latifrons*, *Cyphocharax magdalenae*) representaron el 90.9 % de las capturas. Si bien, sus adaptaciones morfológicas y/o etológicas

favorecerían su presencia en estos biotopos permitiéndoles incluso utilizar el oxígeno que pueden liberar algunas especies del genero *Eichhornia a través de sus raíces*, es probable que la renovación del agua bajo los parches de plantas acuáticas durante el vaciado desempeñe un papel importante en el mantenimiento de condiciones adecuadas de oxígeno para los peces (Jedicke *et al.*, 1989; Moorhead & Reddy, 1988).

E. virescens con una abundancia relativa del 23.5% fue la especie más representativa numéricamente y su dominancia es consistente con la reportada para la especie *E. trilineata* en regiones litorales cubiertas con *E. crassipes* y *E. azurea* en el pantanal del Mato Grosso en Brasil (Pacheco & Da-Silva, 2009). Aun cuando se considera una especie poco común en ambientes oxigenados su capacidad para respirar en la superficie del agua, reducir su actividad motora descansando entre las raíces, su nado ondulante y gran capacidad de maniobra favorecida por la forma alargada de su cuerpo, su coloración criptica y la presencia de un sistema sensorial eléctrico le permitirían establecerse exitosamente en este micro hábitat donde la baja velocidad de la corriente podría ejercer una influencia positiva al brindarle condiciones ambientales más favorables (Agostinho *et al.*, 2003; Crampton, 1998). En este sentido, la baja representatividad de *E. virescens* en Quebrada Quebradona y Caño Grande donde los parches de vegetación acuática litoral estuvieron sometidos permanentemente a la influencia de la corriente del agua podría estar relacionada con este factor.

Consistente con las adaptaciones anatómicas, morfológicas y comportamentales descritas arriba es probable que el ciclo de vida de *E. virescens* este asociado a la vegetación acuática como se ha registrado para *Gymnotus carapo*, otro representante del orden de los Gymnotiformes (Winemiller & Jepsen, 1998).

De otra parte, existe igualmente la posibilidad que la dominancia de *E. virescens* esté relacionada positivamente con la conductividad eléctrica como lo registró Crampton (1996) en la parte alta de la cuenca del Amazonas. Un comportamiento similar fue detectado por Pacheco & Da-Silva (2009) con *E. trilineata*, especie dominante durante tres períodos hidrológicos en el lago Chacororé y por Correa *et al.* (2008) para algunas especies de la familia Gymnotidae de las tierras bajas de la cuenca del Amazonas central en Brasil que prefieren ambientes con conductividades fluctuantes entre 80 y 150 $\mu\text{S cm}^{-1}$.

Un incremento de hasta 16.4 veces en las capturas de *E. virescens* se presentó durante el nivel de aguas en descenso cuando se registró una conductividad de 111.2 $\mu\text{S cm}^{-1}$, 3.8 veces superior a la baja conductividad registrada durante el nivel de aguas altas (29.9 Sc m^{-1}).

Estos resultados y la alta representatividad de *E. virescens* evidenciada igualmente durante los niveles de aguas restantes asociada a valores de

conductividad mayores de $88 \mu\text{S cm}^{-1}$ sugieren la influencia de esta variable ambiental sobre la abundancia numérica de dicha especie en el ensamblaje íctico que habita y/o interactúa con la vegetación acuática litoral del SCA.

El pulso de inundación y su recurrencia en los planos inundables tropicales favorecen el establecimiento y desarrollo de una diversidad de ambientes en la zona litoral móvil algunos de ellos conformados por parches de vegetación acuática cuya complejidad estructural ofrece una gran variedad de micro hábitats que al ser colonizados por organismos acuáticos impulsados por los cambios en el nivel del agua, se constituyen en un biotopo caracterizado por presentar una gran variedad de recursos que incluyen el detrito, perifiton, invertebrados y macro invertebrados (Arrington & Winemiller 2006; Junk & Wantzen, 2003; Montoya-Moreno & Aguirre-Ramírez, 2009a, b; Poveda, 2007; Saikia, 2011; Takeda *et al.*, 2003; Winemiller, 2004). La agilidad de los Characiformes para colonizar estos ambientes y utilizar eficientemente los recursos disponibles en ellos explicaría la representatividad numérica de este grupo evidenciada durante el período de estudio, niveles de agua y sectores de muestreo (Willis *et al.*, 2005).

Las condiciones ambientales propiciadas por la vegetación acuática litoral le permiten actuar como un ambiente que sirve de refugio contra depredadores y dispensa de alimento, además de ofrecer un sitio para la reproducción y desove de numerosas especies ícticas, principalmente de tamaño pequeño, garantizando la sobrevivencia de una gran cantidad de individuos gracias a su baja especialización trófica, tolerancia y otras adaptaciones desarrolladas por estas especies (Agostinho, 2007; Casatti *et al.*, 2003; Henriques & Arcifa, 2010; Milani, *et al.*, 2010; Pelicice & Agostinho, 2006; Petry *et al.*, 2003a, b; Sánchez-Botero & Araújo-Lima, 2001; Sánchez-Botero *et al.*, 2007; Schiesari *et al.*, 2003; Thomaz & Cunha, 2010).

En este sentido la estructura del ensamblaje íctico que habita y/o interactúa con la vegetación acuática litoral en el SCA estuvo dominada por especies pequeñas con poco peso como *E. virescens* (LS = 113.0 mm y 5.3 g en promedio), *A. caucanus* (LS = 60.3 mm y 6.4 g en promedio), *A. fasciatus* (LS = 42.1 mm y 3.0 g en promedio) y *R. dayi* (LS = 55.3 mm y 3.4 g en promedio). Si bien se pudo establecer la estructura poblacional de las especies más representativas en número de acuerdo con sus tallas no fue posible establecer si se trataba de ejemplares juveniles o adultos toda vez que no se determinaron directamente sus tallas medias de madurez.

Sin ser consumida directamente, la vegetación acuática estaría desempeñando un papel importante en la estructura trófica del ensamblaje de peces del SCA el cual se encuentra dominado por *A. caucanus*, *A. fasciatus* y *E. virescens* (54.4% del total de las capturas), reconocidas como especies generalistas gracias a su habilidad para sacar provecho de la oferta alimentaria abundante y variada

disponible en el ambiente (Abelha *et al.*, 2001; Flores-Lopes *et al.*, 2010; Jiménez-Segura *et al.*, 2010).

El 81.8% del total de individuos capturados estuvo representado por ocho especies: *A. caucanus*, *A. fasciatus*, *T. magdalenae*, *R. dayi*, *E. virescens*, *T. insignis*, *A. latifrons* y *C. kraussii*, identificadas como especies de hábitos omnívoro-opportunistas que consumen un número variable de presas, en ciénagas de los planos inundables de los ríos Magdalena y Sinú (Arango, 2005; Olaya-Nieto *et al.*, 2008). Aun cuando su importancia específica varió de acuerdo con su abundancia, su dominancia, atribuible al patrón de alimentación omnívora combinada con su adaptabilidad temporal y espacial, es consistente con los resultados observados en esta misma ciénaga por en el período 2004-2005 (Ríos, 2006) y en la Ciénaga de Cachimbero (Arango, 2005).

Mientras el predominio en el ensamblaje de especies generalistas es considerado por Felipe & Suarez (2010) como una homogenización del ambiente que indica a su vez una disminución en la calidad del hábitat, la baja abundancia de piscívoros y peces especialistas fue una característica común en los muestreos y sectores. Junto a la baja representatividad de *C. hujeta* (0.98%), *S. aequilabiatum* (0.54%) y *H. malabaricus* (0.29%) se capturó un número reducido de especies ictiófagas de mediano y gran porte como *R. quelen* (0.14%), *S. cuspicaudus* (0.08%), *Cynopotamus magdalenae* (0.06%) y *P. magdaleniatum* (0.006%).

Una posible explicación de las diferencias en las capturas de estas especies depredadoras estaría asociada al hecho de que las primeras especies viven entre la vegetación donde se mimetizan para capturar sus presas, mientras las especies restantes raramente habitan sitios con abundante vegetación donde la complejidad estructural reduce la presión depredadora (Galvis *et al.*, 2006; Mittelbach, 1986; Werner *et al.*, 1983). Lo anterior estaría confirmando el hecho de altas densidades de plantas acuáticas impidiendo la movilidad del depredador (Priyadarshana *et al.*, 2001).

A diferencia de *C. hujeta*, depredador veloz que actúa en las capas superficiales *H. malabaricus* y *S. aequilabiatum* son especies sedentarias que permanecen sobre el fondo y entre las plantas acuáticas (Galvis *et al.*, 2006; Crampton, 1996, 1998; Crampton & Hopkins, 2005; Oyakawa, 2003; Santos, *et al.*, 2009).

Además de poseer ojos relativamente grandes que le ayudan en la depredación, *S. aequilabiatum* puede emitir descargas bioeléctricas para localizar sus presas favoreciendo de esta forma su presencia entre la vegetación acuática (Albert, 2001; Kramer *et al.*, 1981, Crampton, 1998).

Es probable que la escasa representatividad de depredadores de valor comercial como *S. cuspicaudus*, *Cynopotamus magdalenae* y *P. magdaleniatum* pudiera explicarse en parte, por la pesca intensa e indiscriminada que se realiza

en el SCA lo cual se podría reflejar en una abundancia significativa de peces de tamaño pequeño y mediano corroborando lo observado en lagunas de la llanura de inundación del río Orinoco (CCI-MADR, 2008a; CCI-MADR, 2009; González *et al.*, 2009).

Aun cuando las ocho especies omnívoras señaladas anteriormente aportaron el 49.7% a la biomasa total capturada, la representatividad de *Cyphocharax magdalenae*, especie residente con valor comercial pese a su tamaño (LS = 85.3 mm en promedio) y peso (25.3 g promedio), de hábitos detritívoros, altamente especializada, duplicó los aportes en biomasa registrados para *E. virescens* (10.8%) y *A. caucanus* (11.6%) especies dominantes en número, a pesar de la intensa explotación comercial a que se encuentra sometida (CCI-MADR, 2010; Atencio *et al.*, 2005; Bermúdez, 2008; CCI-MADR, 2008b). La fuerte presión pesquera que se ejerce sobre sus depredadores potenciales y otras especies detritívoras como *Prochilodus magdalenae* y *C. mivartii* junto con la oferta alimentaria procedente de la descomposición de la vegetación acuática podrían explicar su aporte importante a la biomasa total capturada (22.8%).

La oferta de recursos (hábitats y alimento) afectada por procesos cíclicos como la fluctuación en el nivel del agua influye igualmente sobre la estructura de las comunidades acuáticas (Junk *et al.*, 1989).

En el SCA se presentan variaciones periódicas en el nivel del agua acompañadas con cambios en la morfometría y en la disponibilidad de recursos asociados a los parches de vegetación acuática en la zona litoral. Los aportes de volúmenes importantes de agua al sistema a través del río San Jorge durante el período de aguas en ascenso traen consigo ejemplares adultos, juveniles y alevinos de diversas especies ícticas los cuales junto a otros peces del sistema se desplazan hacia la zona litoral en busca de refugio, alimento y sitios donde vivir asociados con la vegetación acuática que se desarrolla y prolifera en una extensa franja móvil de aproximadamente 7000 ha (Aguirre *et al.* (2005).

La dispersión y redistribución de los individuos en el sistema además de reducir la vulnerabilidad de los peces a la predación y la captura favorecería la presencia de numerosas especies con abundancias relativamente similares. Esto podría verse reflejado en un ligero incremento en la diversidad (3.5 bits) equivalente al 2.9% respecto a la registrada durante el nivel de aguas bajas (3.4 bits).

Una situación diferente se presenta con la disminución en el nivel del agua durante el vaciado. Simultáneamente con el desplazamiento masivo de extensas praderas flotantes de vegetación acuática hacia el Río San Jorge se estaría generando una migración de peces desde la zona litoral hacia estas islas debido al incremento en la presión biótica por competencia y/o depredación resultado de la pérdida total o parcial de los recursos en estas áreas (Súarez *et al.*, 2001).

Es probable que la disminución importante en la diversidad registrada durante el período de aguas en descenso (20%) pudiera atribuirse a los fenómenos señalados anteriormente.

El contraste en la disponibilidad de recursos, habitats y alimento en la región litoral del SCA, parece hacerse más evidente entre los momentos de aguas altas y aguas bajas cuando se presentan fuertes variaciones en el nivel del agua acompañadas de cambios en la morfometría y en la cobertura del espejo de agua por parte de la vegetación acuática (Aguirre *et al.*, 2005).

El aumento notorio en el volumen de agua durante el período de aguas altas acompañado de una proliferación exuberante de la vegetación acuática, además de generar una disminución en la densidad de los peces en el espacio vital y favorecer una nueva dispersión y redistribución de los peces en el sistema contribuirían a explicar los bajos valores de capturas y la disminución en la diversidad, equivalente al 14.3% al pasar de 3.5 bits en aguas en ascenso a 3.0 bits (Aguirre *et al.*, 2005; Junk *et al.*, 1989; Winemiller & Jepsen, 1998).

La drástica reducción del espacio vital en el sistema, producto de la disminución en el nivel de agua durante el período de aguas bajas, ocasionaría un incremento en la depredación que induciría a los peces a buscar refugio y alimento en los escasos y reducidos parches de vegetación acuática que aún persisten (Junk *et al.*, 1989). El crecimiento del 17.6% en la diversidad íctica en el SCA durante este período conlleva a un aumento en la densidad relativa de los peces facilitando de este modo la captura de un mayor número de ejemplares e incrementando las interacciones tróficas y favoreciendo en última instancia, la permanencia de especies mejor adaptadas a estas nuevas condiciones (Delariva *et al.*, 1994; Winemiller, 1989; Winemiller & Jepsen, 1989).

Corroborando los resultados reportadas por Ríos (2006) en aguas bajas, las capturas registradas en el presente estudio durante este nivel de agua se triplicaron, el número de especies se incrementó en un 37%, el peso medio de los ejemplares aumento en un 24.4% al pasar de 6.5 g a 8.6 g y el número de depredadores evidenció un aumento del 100%.

Considerando las capturas registradas durante el nivel de aguas altas, en aguas bajas se presentaron igualmente incrementos considerables en el número de ejemplares capturados de *L. muyscorum* (47.5 veces más) y *S. aequilabiatus*, (26.6 veces más). Así mismo se registraron crecimientos importantes en las capturas de *E. virescens* (10.1 veces más) la especie numéricamente más importante en el SCA en el período de estudio, *Cyphocharax magdalenae* (7.4 veces más) la especie detritívora más representativa y de *S. cuspidus* (7.7 veces) y *H. malabaricus* (6.0 veces) dos especies ictiófagas. De otra parte, mientras se registraron crecimientos moderados en las capturas de *A. caucanus* (3.7 veces más) y *R. dayi* (2.8 veces más), especies ubicadas en el segundo y

cuarto lugar en cuanto a su representatividad en el SCA, la caída de 2.6 veces en las capturas de *A. fasciatus*, tercera especie en abundancia, de hábitos omnívoros y con un amplio rango de tolerancia a perturbaciones ambientales pudiera estar asociada con la presión de depredación (Araujo, 1998; Menni *et al.*, 1996).

De acuerdo con Lowe-McConnell (1975) la ictiofauna en los ríos neotropicales presenta variaciones en la composición de las especies de acuerdo con el nivel del agua.

Por su parte, en el SCA sometido a un régimen pulsante de inundación que propicia condiciones ambientales típicas de sistemas lóticos (aguas en ascenso-aguas en descenso) que se alternan con condiciones ambientales propias de sistemas lénticos (aguas altas-aguas bajas), la estructura del ensamblaje íctico que habita y/o interactúa con la vegetación acuática litoral resultó afectada significativamente en los diferentes niveles de agua y sectores de muestreo evaluados ($p < 0.05$).

Las diferencias significativas evidenciadas entre los niveles de agua contrastados en cuanto a la riqueza de especies, biomasa capturada e índices de diversidad y dominancia sugieren un alto grado de heterogeneidad temporal en la composición y estructura del ensamblaje íctico que habita y/o interactúa con la vegetación acuática litoral en el SCA donde las condiciones ambientales presentaron igualmente una alta variabilidad temporal.

Una situación diferente se evidenció en los diferentes sectores muestreados al realizar comparaciones pareadas toda vez que no se establecieron diferencias significativas en el 83.3% de los atributos evaluados: riqueza de especies, biomasa capturada, abundancia numérica e índices de diversidad y distribución de la abundancia por especies ($p > 0.05$). Considerando igualmente que en sólo uno de los 15 pares de sectores contrastados (6.7%) se presentaron diferencias significativas en cuanto a la dominancia ($p < 0.05$), se podría asumir, con base en las semejanzas establecidas para los atributos evaluados que el ensamblaje íctico que habita y/o interactúa con la vegetación acuática litoral en el SCA evidencia un alto grado de homogeneidad espacial en condiciones ambientales heterogéneas.

Mientras el valor de diversidad media estimada en bits (3.3 bits), representa de acuerdo con Gouldin *et al.* (1988), una alta diversidad del ensamblaje íctico que habita y/o interactúa con la vegetación acuática litoral en el SCA, los valores estimados en decit/individuo variaron entre 1.7 y 2.2 superando los reportados por Ríos (2006) (0.59 y 1.1 decit/individuo).

Es probable que estas diferencias registrada en ambos estudios, en cuanto la diversidad del ensamblaje íctico, puedan obedecer entre otras razones al diseño en el muestreo en cuanto al número de salidas de campo (ocho vs seis), sitios de muestreo (seis vs ocho) y localización (un caño, una quebrada, cuatro ciénagas satélites permanentemente inundadas vs tres caños, dos quebradas, una ciénaga

satélite y tres sitios en el cuerpo de agua principal), horas en que se realizaron las actividades de pesca experimental (día-noche), cantidad y tipos de aparejos de pesca utilizados (una atarraya, una red de arrastre vs tres atarrayas, cinco redes estacionarias, líneas de anzuelos, redes de mano y jamás) y el esfuerzo de pesca realizado en cada sitio (30 lances/atarraya, tres arrastres con red debajo de los parches de macrófitas vs 30 lances con cada una de las atarrayas, 30 lances de jama bajo macrófitas..).

De otra parte, los altos valores de diversidad estimados, asociados a una baja dominancia (0.22) y valores de equidad igualmente altos (0.64) estarían reflejando condiciones adecuadas de un hábitat que podría definirse como un ambiente favorable para la ictiofauna, reflejado no solo en el número y abundancia de las especies sino también en su mantenimiento (Arrington & Winemiller, 2006; Castillo-Rivera *et al.*, 2003; Delariva *et al.*, 1994; Dibble *et al.*, 1996a, b; Esteves, 1998; Pihl *et al.*, 1994; Suárez *et al.*, 2004).

En tanto para las especies *E. virescens* y *A. caucanus* se registraron los valores de abundancia más altos, su dominancia presentó variaciones temporales y espaciales significativas favorecidas muy probablemente por su habilidad para colonizar nuevos hábitats y por su capacidad para adaptarse a las condiciones ambientales resultantes de las perturbaciones ocasionadas por el régimen pulsante. Al comportamiento fluctuante de la dominancia de ambas especies en los diferentes niveles de agua y sectores de muestreo, se asoció el de algunos grupos de especies con pocos ejemplares pero con abundancias muy similares lo que conllevó a un incremento en la equidad. Resultados similares fueron reportados por Pérez-Mayorga & Prada-Pedreros (2011) al evaluar la relación entre la comunidad íctica y la cobertura vegetal riparia en dos períodos hidrológicos en seis sistemas lóticos de la cuenca del río La Vieja.

Considerada como uno de los factores bióticos más importantes en la estructuración de los ensamblajes ícticos en los planos inundables suramericanos, la vegetación acuática, al actuar como una importante fuente de recursos, habitacionales y alimentarios se constituye en un ambiente de importancia vital para numerosos y diversos grupos de peces que colonizan eficientemente estos biotopos contribuyendo a mantener su composición y estructura con muy poca variación dentro del sistema (Bulla *et al.*, 2011; Winemiller & Jepsen, 1998).

En este sentido, la similaridad espacial evidenciada en la estructura del ensamblaje íctico en el SCA, consistente con los resultados reportados por Milani *et al.* (2010) en ambientes vegetados del pantanal de Poconé en Brasil y las diferencias estructurales del ensamblaje entre los niveles de agua temporales en su estructura consistentes con los resultados reportados por Alencar (2001) y Suárez *et al.* (2001) en los planos inundables del río Paraná, estarían asociadas

muy probablemente con la disponibilidad de parches de vegetación acuática en la zona litoral del SCA y la oferta de recursos asociados a ella.

La medición de la constancia de una especie en un ambiente dado genera información valiosa para establecer el uso temporal que la especie hace de su biotopo (Delariva *et al.*, 1994).

Considerando los muestreos realizados en los parches de vegetación acuática litoral durante los diferentes niveles y en los diferentes sectores, se encontró que cerca de las tres cuartas partes de las especies capturadas (30 especies, 64.7 %) fueron constantes y utilizan este biotopo de forma persistente. Su permanencia, asociada muy probablemente a las condiciones favorables del hábitat y a su capacidad de dispersión o colonización rápida y extensiva, se vería igualmente favorecida por un alto grado de tolerancia gracias a las características adaptativas desarrolladas y que podrían estar relacionadas con aspectos fisiológicos, morfológicos y/o nutricionales, entre otros (Agostinho *et al.*, 2007; González *et al.*, 2009).

Es importante resaltar como dentro de este grupo, siete especies en las que se incluye el comelón (*L. muyscorum*), son migradoras. En consecuencia, se podría considerar que las 23 especies restantes (51.1%) estarían conformando la parte residente estable del ensamblaje íctico que habita y/o interactúa con la vegetación acuática litoral en el SCA.

La fuerte presión que se ejerce sobre el recurso pesquero, el uso indiscriminado de aparejos de pesca con luz de malla muy pequeña, el sacrificio de especies como rayas y mayupas de poco valor comercial capturadas accidentalmente, la alteración y destrucción del hábitat ocasionadas por la contaminación y deforestación, aspectos etológicos de especies como los bagres relacionados con sus hábitos nocturnos, seminocturnos o crepusculares o como las tilapias que excavan nidos sobre el fondo con fines reproductivos pero que dificultan su captura, características fenotípicas de algunas especies como la coloración llamativa de la tilapia roja que favorece su depredación son, entre otros, factores que podrían estar influyendo en su frecuencia de aparición en las capturas y ayudarían a explicar la baja representativa en los muestreos de las especies agrupadas como accidentales o raras (Aguilera 2009; Cala & Bernal, 1997; Daza *et al.*, 2005; Guarnizo, 2007).

8.6.4. Comparación Abundancia-Biomasa (ABC)

La riqueza de especies junto con la diversidad, abundancia y uniformidad del ensamblaje de peces se consideran descriptores adecuados para evaluar el nivel de perturbación o estrés en los ecosistemas acuáticos (Casatti *et al.*, 2006). En este sentido, valores altos de riqueza y diversidad de especies junto a una

distribución relativamente balanceada de los individuos permiten presumir que el ambiente evaluado no exhibe ningún tipo de perturbación (Cunico *et al.*, 2006; Navas-Pereira & Henrique, 1996; Otero *et al.*, 2006).

Considerando la variación en los valores de riqueza registrados en los diferentes niveles de agua y sectores de muestreo, más acentuada en la escala temporal (27%) que en la escala espacial (17.1%), asociada a la fluctuación en los valores estimados para los índices de diversidad, se podría sugerir en principio, que el SCA es un ambiente perturbado.

Frente a los resultados contrastantes evidenciados en la riqueza de especies e índices de diversidad entre los niveles de agua ($H' = 2.8-3.5$; $J' = 0.57-0.66$; $D' = 0.16-0.30$), la menor diferencia y estabilidad que presentan estos descriptores entre los sectores de muestreo podría sugerir que en el SCA se presente muy probablemente un nivel de perturbación que varía entre muy perturbado y moderado bien sea que se encuentre asociado con la variación en el nivel del agua o con los sectores de muestreo.

La aplicación del método ABC propuesto por Warwick *et al.* (1987) se fundamenta en que un incremento en los niveles de perturbación ambiental generalmente se traduce en descensos de los índices de diversidad y de la riqueza específica así como en un aumento en la dominancia.

La interpretación gráfica y matemática de las curvas ABC y de los índices de impacto (W) para el período 2008-2009 y cada uno de los niveles de agua y sectores de muestreo, evidenció señales de alteración que sugieren que el ensamblaje de peces que habita y/o interactúa con la vegetación acuática en la zona litoral del SCA se encuentra sometido a unas condiciones ambientales con cargas de perturbación que varían de niveles moderados a altos.

Toda vez que los trabajos para evaluar la influencia de las perturbaciones en las comunidades acuáticas utilizando las curvas ABC se han enfocado desde su inicio en ambientes marinos, existen pocas referencias para evaluar la sensibilidad del método a los cambios estructurales de los ensamblajes de peces que habitan ecosistemas de agua dulce en respuesta a modificaciones físicas del hábitat resultado de actividades antrópicas como: obras de ingeniería, contaminación química por vertimientos de aguas residuales domésticas e industriales, explotación pesquera e introducción de especies ícticas, entre otras (Amestoy, 2001; Bervoets *et al.*, 2005; Casatti *et al.*, 2006; Coeck *et al.*, 1993; Dias *et al.*, 2010; Kantoussan *et al.*, 2007; Penczak & Kruk, 1999; Petesse, 2006; Rocha & Freire, 2009; Teixeira *et al.*, 2006).

En una primera aproximación de la aplicación del modelo propuesto por Warwick (1986) en el SCA, Ríos (2006) reportó un comportamiento espacial de las curvas ABC similar al observado en este estudio, señalando que la permanencia de la curva de abundancia por encima de la de biomasa es propia de

comunidades de ambientes perturbados o hidrológicamente dinámicos (Clarke & Warwick, 1994).

A excepción del entrecruzamiento registrado entre las curvas de abundancia y biomasa en el sector de Quebrada Quebradona, la sobreposición de la curva de abundancia por encima de la biomasa se mantuvo durante el período de estudio, niveles de agua y sectores de muestreo restantes.

Es probable que este comportamiento guarde relación con las especies capturadas y con su representatividad numérica y en biomasa. Mientras que especies pequeñas de poco peso como *A. caucanus*, *R. dayi* y *G. alatus* representaron el 44.8% de los ejemplares capturados, *T. insignis* y *T. magdalenae* especies de mayor tamaño y peso aportaron el 42.9% al total de la biomasa capturada.

De acuerdo con los antecedentes teóricos del método de las curvas Abundancia-Biomasa, resaltados por Yemane *et al.* (2005), en estados perturbados se presenta una dominancia de especies pequeñas, oportunistas, y de crecimiento rápido (estrategas *r*) cuya biomasa, representada en las curvas ABC, presenta un comportamiento por debajo de la curva de abundancia como el registrado para el período de estudio y cada uno de los diferentes momentos del ciclo hidrológico y sectores de muestreo en el SCA.

Consistente con lo anterior, la dominancia numérica de especies pequeñas y oportunistas como *E. virescens*, *A. caucanus*, *A. fasciatus* y *R. dayi* podría explicarse igualmente, no sólo por el alto desempeño reproductivo que exhiben estas especies con estrategias *r* bajo condiciones de estrés como afirman Boer & Prins (2002) sino también por la reducción en la depredación ejercida por especies ictiófagas de valor comercial como *P. magdaleniatum*, *Plagioscion magdalenae*, *S. cuspicaudus* y *H. malabaricus* entre otras, resultado muy probablemente de la fuerte presión pesquera que se ejerce sobre ellas (CCI-MDR 2009).

La baja representatividad de estas especies en las capturas realizadas durante el período de estudio reflejadas en unas abundancias relativas igualmente bajas (0.01%, 0.03%, 0.1% y 0.3%) son un indicador muy posiblemente de su escasa presencia en estos biotopos situación muy contraria a lo registrado con *C. hujeta* un depredador voraz que además de su constancia temporal y espacial (100%) representó el 1% del total de las capturas.

Mediante el índice de impacto (*W*) se determinó un incremento en la carga de perturbación que se inicia con un impacto moderado en el sector Quebrada Quebradona ($W = -0.06$) localizado en el extremo sur del sistema y que se incrementó fuertemente hacia el sector de Caño Grande ($W = -0.21$) localizado en el extremo norte del sistema y hacia las ciénagas de Escobillas ($W = -0.22$) y Playa Blanca ($W = -0.20$) localizadas en puntos intermedios ubicados hacia el sector oriental del SCA.

La existencia de un marcado gradiente de perturbación espacial en dirección sur-norte es un indicativo de que los sectores evaluados se encuentran expuestos a condiciones de perturbación de diferente intensidad, asociadas con la conexión permanente entre el río San Jorge y el cuerpo principal de agua del sistema a través de Caño Grande y con la influencia ejercida por los Caños Barro y Muñoz que captan las precipitaciones en el 61.3% del área de la cuenca propia del SCA.

En consecuencia, se podría sugerir que la perturbación natural en el sistema reflejada en el comportamiento espacial de la distribución del número de individuos y de la biomasa entre las especies estaría bajo la influencia de la dinámica hidrológica de su propia cuenca como de la cuenca regional. Esta influencia de acuerdo con Ríos *et al.* (2008) define la físicoquímica del agua en la ciénaga de Ayepel.

Con un pico máximo de perturbación en aguas en ascenso ($W = -0.25$), un valor intermedio en aguas en descenso ($W = -0.19$) e índices de impacto más bajos en los niveles de aguas en ascenso y descenso ($W = -0.16$), la interpretación matemática de las curvas ABC permite asumir que en el SCA se encuentra sometido a un estado de perturbación temporal cíclico. Este comportamiento, al parecer asociado con el régimen pulsante presenta una consistencia con las condiciones particulares de ambiente lótico que adquiere el sistema durante los períodos de inundación y vaciado cuando se presentan intercambios de importantes volúmenes con el río San Jorge y de ambiente léntico cuando se reducen significativamente dichos intercambios durante los niveles de aguas altas y aguas bajas como lo señalan Aguirre *et al.* (2005).

Sin embargo, no se puede desconocer que el SCA se encuentra sometido a la influencia antrópica constante y creciente que incluye una serie de actividades de diversa índole y magnitud como: 1) modificación del paisaje natural por deforestación, desecación, etc. 2) sustitución de la cobertura vegetal nativa, por ejemplo el mangle considerado un recurso fundamental para la conservación de los peces y otra fauna que se ha sustituido por pastos y cultivos, 3) degradación de suelos por expansión de la frontera agropecuaria y actividades mineras, 4) la alteración de la dinámica hídrica natural debido a la construcción de muros de contención y canales de irrigación y 5) vertimientos de basuras, desechos orgánicos, aguas residuales domésticas y productos químicos utilizados en la minería, ganadería, agricultura y transporte acuático que finalmente se estarían constituyendo en un factor importante que se debe considerar al tratar de explicar el comportamiento del índice de impacto ya que se asocian indirectamente con él.

Junto a estos procesos generadores de impacto relacionados por Aguirre *et al.* (2005), Chalarca (2008), CVS (2007), CVS-CIA (1990) y Ramírez & Viña (1998), el SCA se encuentra igualmente expuesto a perturbaciones biológicas más severas generadas por la introducción de manadas de búfalos reseñada por Aguilera

(2009) y de especies exóticas como *O. niloticus* que en la actualidad hace parte importante de la producción pesquera del sistema (MADR-CCI, 2008b, d; 2009b, 2010d). Estas perturbaciones, de acuerdo con Casatti *et al.* (2006) podrían generar un impacto sobre la fauna nativa mayor incluso que la ocasionada por la degradación ambiental y química.

Otro factor de perturbación ambiental evidente en el SCA se identifica con la sobre explotación del recurso pesquero (MADR-CCI 2008a, d; 2009a, b; 2010a, b; 2011). Se ha reconocido que tanto la sobrepesca como la utilización de artes destructivos como el chinchorro con ojos de luz muy pequeños, afectan seriamente el recurso pesquero al reducir sus rendimientos y las tallas de madurez sexual de las especies, en especial de las migradoras que dominan en las pesquerías toda vez que su captura se traduce en beneficios sociales y económicos para los pescadores y comunidades ribereñas, especialmente durante la época seca, finales de diciembre, enero, y febrero, cuando se presenta el fenómeno natural, conocido como subienda (Aguilera, 2009; MADR-CCI 2008a, 2008d, 2009a, 2009b, 2010a, 2010b; Mojica, 2002).

La presión intensa y creciente sobre el recurso pesquero ha llevado a incluir al bocachico (*Prochilodus magdalenae*) y al bagre rayado (*Pseudoplatystoma magdaleniatum*) dentro de la categoría de especies en peligro crítico (CR) al enfrentar, de acuerdo con los criterios definidos por la IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza), “un riesgo extremadamente alto de extinción en estado silvestre en el futuro inmediato, en virtud de una reducción drástica de sus poblaciones naturales y un severo deterioro de su área de distribución”.

Una situación similar se presenta con el pataló (*Ichthyoelephas longirostris*) el blanquillo (*Sorubim cuspicaudus*) y la doncella (*Ageniosus pardalis*) consideradas especies en peligro (EN) que “enfrentan un alto riesgo de extinción o deterioro poblacional en estado silvestre en el futuro cercano, en virtud de que existe una tendencia a la reducción de sus poblaciones naturales y un deterioro de su área de distribución” y con la vizcaína (*Curimata mivartii*) y la pacora (*Plagioscion magdalenae*) señaladas como especies vulnerables (VU) que enfrentan un “moderado riesgo de extinción o deterioro poblacional en el mediano plazo y podrían llegar a estar en peligro inminente de extinción de continuar la reducción de sus poblaciones naturales y el deterioro de su área de distribución” (Ajiaco *et al.*, 2002; Alvarez-León, 2002; Buitrago, 2002).

Asumiendo que existen diversos factores resultantes de las actividades humanas que podrían estar desempeñando un papel en la estructura del ensamblaje es claro que el ensamblaje de peces en el SCA está sujeto a una perturbación natural permanente inducida por los cambios en el nivel del agua.

Las diferencias registradas en la determinación del nivel de perturbación en el tiempo y espacio mediante los índices ecológicos y el método de las curvas ABC reafirman la recomendación de su uso complementario para detectar impactos en la biodiversidad ya que pueden no resultar útiles si son considerados por sí solos.

Mientras los índices de diversidad combinan el número de especies y la distribución de la abundancia entre ellas las curvas abundancia-biomasa se basan en el uso conjunto de datos de abundancia numérica y biomasa (Amestoy, 2001; Bervoets *et al.*, 2005; Clarke & Warwick, 2001; Penczak & Kruk, 1999; Salas *et al.*, 2004; Warwick, 1993; Warwick *et al.*, 1987).

Así mismo, las diferencias observadas podrían atribuirse a la falta de precisión de los índices en la detección de estados iniciales de contaminación y de objetividad en el establecimiento de un umbral que indique los efectos de una perturbación atribuida a índices de diversidad bajos (Engle *et al.*, 1994; Pocklington *et al.*, 1994; Yokoyama, 1997 citados por Salas *et al.*, 2004) que no les permiten por sí solos clasificar un sistema de acuerdo con la calidad ambiental del medio (Salas *et al.*, 2004).

Adicionalmente, los índices al resumir la información podrían oscurecer aspectos de los datos que podrían revelarse mediante gráficas (McManus & Pauly, 1990). No obstante, las curvas ABC brindan una información visual cuya interpretación subjetiva, resulta afectada por diversos factores que influyen en el comportamiento de las curvas (Clarke & Warwick, 2001). Es así como las curvas no siempre funcionan como un indicador de contaminación debido al estrés ambiental típico de determinados ambientes o áreas y en el SCA, las inundaciones periódicas son perturbaciones naturales tal y como son consideradas para los planos inundables de grandes ríos (Meire & Dereu, 1990; Neiff, 1999).

Si bien Ríos (2006) atribuye superposición de la curva de biomasa sobre la curva de abundancia en aguas altas a los movimientos migratorios de las especies con altos valores de biomasa hacia el interior y exterior del SCA resulta probable que el análisis de las curvas ABC pudiera estar sesgado por la entrada de numerosos ejemplares juveniles llegando incluso a dar una falsa impresión de perturbación. En este sentido, la variación temporal y espacial del valor de W debiera interpretarse prudentemente ya que pudiera estar indicando diferencias de reclutamiento más que de estrés (Anderlini & Wear, 1992; Beukema, 1988; Clarke & Warwick, 2001; Craeymeersch, 1991; Yemane *et al.*, 2005; Weston, 1990).

9. MODELO TRÓFICO DEL SISTEMA CENAGOSO DE AYAPEL

9.1. INTRODUCCIÓN

En Colombia los ambientes acuáticos localizados en las planicies de inundación denominados “ciénagas”, se caracterizan por su poca profundidad, por estar sometidas a inundaciones periódicas y por albergar una gran cantidad de especies ícticas que constituyen una importante oferta pesquera (Aguirre *et al*, 2005; Aguilera, 2009, 2011b, c; CVS, 2007; Pinilla & Duarte, 2006, Vilorio, 2008). Tal es el caso del Sistema Cenagoso de Ayapel (SCA) donde se presenta una sobreexplotación del recurso pesquero (MADR – CCI, 2008a, b, 2009, 2010).

Como una aproximación a la comprensión de la dinámica y funcionamiento de este complejo cenagoso, el sistema ha sido objeto de una serie de investigaciones en las que se utilizaron modelos numéricos hidrológicos y ecológicos.

Zapata (2005) implementó un modelo de balance hídrico ELCOM (Estuary and Lake Computer Model) que permitió identificar las direcciones principales de comunicación entre los distintos cuerpos de agua y la magnitud de los volúmenes de intercambio; así mismo, realizó una caracterización morfométrica para la cual construyó la primera batimetría disponible para la ciénaga, desde la cual obtuvo algunas relaciones morfométricas básicas.

Al estudiar la dinámica de nutrientes, Restrepo (2005a) simuló las condiciones hidrodinámicas del cuerpo de agua y la cadena trófica de la ciénaga de Ayapel mediante el uso del modelo hidrodinámico ELCOM (Estuary and Lake Computer Model) acoplado con el modelo de calidad de agua CAEDYM (Computational Aquatic Ecosystem Dynamics Model). De igual forma aplicó el modelo LACAT (Lagos Cálidos Tropicales) para determinar el estado trófico del sistema y a diferencia de otros autores como Aguirre *et al*. (2005), Hernández (2006), Gallo (2007) y Rúa (2009), encontró, que la ciénaga de Ayapel es un sistema eutrófico. Posteriormente, utilizando el modelo ELCOM-CAEDYM, Benjumea (2008), extendió el trabajo de Restrepo (2005a) sobre la distribución espacio temporal del nitrógeno y fósforo utilizando un mayor número de sitios de muestreo en tanto Peña (2008), simuló la hidrodinámica y el comportamiento de las especies de carbono orgánico. Ambos autores coinciden en afirmar que el SCA es un sistema exportador de nutrientes y de materia orgánica hacia el río San Jorge. El mismo modelo hidrodinámico y de calidad de agua fue implementado por Chalarca (2008) al estudiar la calidad de agua de la ciénaga usando coliformes como indicadores microbiológicos.

Con la excepción de la herramienta de software propuesta por Molina (2008) los modelos empleados en el SCA no incluyen todas las especies que conforman

el ensamblaje de peces ni tampoco organismos que hacen parte de la cadena alimenticia como insectos acuáticos y terrestres, mamíferos, reptiles y aves. Si bien al analizar las interacciones entre factores ecológicos y socioeconómicos en el sistema el autor incluyó el recurso pesquero no consideró las especies ícticas sin valor comercial.

La aplicación del modelo ecológico Ecopath, basado en un balance de masa en el que se asumen condiciones de equilibrio en el ecosistema en tanto procesos de crecimiento poblacional al compensar los de mortalidad no generan cambios de la biomasa en el tiempo, se constituye en una alternativa útil para construir, describir y cuantificar la estructura trófica y flujo de energía/materia en ambientes acuáticos aun cuando su aplicación en estudios de ambientes tropicales de agua dulce sometidos a pulsos de inundación es escasa (Angelini & Agostinho, 2005b; Christensen & Pauly, 1992a; Morais, 2010).

Si bien en estudios como los realizados en el Golfo de Salamanca y en la Guajira, sistemas surgentes de la plataforma continental del Caribe Colombiano, se construyeron modelos tróficos utilizando Ecopath en Colombia no se tienen referencias sobre modelos ecológicos elaborados con la ayuda de Ecopath en ambientes acuáticos continentales de agua dulce.

Empleando el paquete de software Ecopath II, Duarte & García (2000) construyeron un modelo de balance de masas que incluyó 18 grupos funcionales, con información colectada durante 1997 para describir los flujos de materia y energía del Golfo de Salamanca, ambiente de 400 km² de extensión comprendido dentro de una línea imaginaria que une las Bocas de Ceniza y el Cabo de la Aguja (Cortés & Campos, 1999).

Sobre la base de este modelo trófico, se construyó un modelo dinámico de simulación espacial Ecospace para explorar los efectos de una posible expansión del área de pesca en el Golfo de Salamanca y se realizaron simulaciones dinámicas en el tiempo, Ecosim, para identificar posibles estrategias de gestión al evaluar la sostenibilidad e importancia económica de la pesca artesanal y establecer el papel trófico de peces pelágicos pequeños en este ecosistema (Duarte & García, 2001, 2002, 2004).

Criales-Hernández *et al.* (2006) usando el programa Ecopath 5.0 formularon un modelo trófico de funcionamiento del ecosistema de surgencia tropical en La Guajira, Caribe colombiano, con 27 grupos funcionales obteniendo una base cuantitativa para compararlo con otros sistemas de surgencia.

En el complejo sistema cenagoso de Ayapel, considerado como un sistema único en términos de la homogeneidad estructural del ensamblaje íctico evidenciada en diferentes ambientes del sistema, predominan de acuerdo con Ríos (2006), especies de pequeño porte como *E. virescens*, del género *Astyanax* y

Cyphocharax magdalenae las cuales representaron el 75.2% del total de individuos capturados en el período 2008-2009.

La representatividad numérica de especies omnívoras y de especies detritívoras en términos de biomasa, favorecidas muy probablemente por la homegenización del sistema durante el nivel de aguas altas cosecuencia de la oferta importante de recursos, conllevar a indagar acerca del papel que cumplen estas especies en el funcionamiento del SCA donde al parecer se presenta una alta dinámica trófica como parece reflejarse en los diferentes estados tróficos registrados en el ciclo anual los cuales, de acuerdo con Aguirre-Ramírez (en prensa), varían de oligoproductivos a euproductivos.

El influjo de las Interacciones tróficas en la distribución y abundancia de los organismos y en el desarrollo de las comunidades se evidencia en ecosistemas acuáticos de los planos inundables tropicales donde la estructura trófica de los ensamblajes ícticos, influenciada por su entorno y por mecanismos morfológicos, fisiológicos, comportamentales y ontogénicos propios de cada especie, le brinda la capacidad de utilizar efectivamente los recursos de su entorno (Betz, 2006; Cancino & Burgos, 2009; Lima-Junior & Goitein, 2003; Lolis & Andrian, 1996; Merigoux & Ponton, 1998; Oliveira *et al.*, 2010; Piet, 1998; Peterson & Winemiller, 1997; Wainwright *et al.*, 2001).

En este sentido, la diversificación de la función alimentaria en teleósteos es un aspecto importante que confirma el papel que desempeñan los peces en la ecología y estructura de las comunidades acuáticas al regular la dinámica de las cadenas tróficas, y los patrones de flujo de energía en los ecosistemas acuáticos (Angelini *et al.*, 2006a; Attayde & Hansson 2001; Lazzaro, *et al.*, 2003; McIntyre *et al.*, 2008; Silveira *et al.*, 2010; Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002; Vanni *et al.*, 2005).

Dado que los peces pueden alterar la composición de las especies, la distribución de la biomasa y la estabilidad de los niveles tróficos inferiores o superiores es importante entender la interacción entre las especies ícticas y su ambiente.

Mediante la evaluación de los mecanismos que regulan la biomasa de los organismos dentro de cada nivel trófico y por ende el crecimiento y desarrollo de las redes tróficas es posible lograr una aproximación a la dinámica de las redes tróficas acuáticas basadas en la producción primaria (Angelini *et al.*, 2010).

El control sobre la red trófica puede darse de cuatro formas: 1) por disponibilidad de nutrientes o detrito, control ascendente o *bottom-up*, 2) por depredación, control descendente o *top-down*, 3) por interacción de ambos mecanismos o control mixto o 4) por vinculación dinámica de ambos mecanismos dentro de las redes alimentarias mediante el control simultáneo ejercido por una

especie de nivel trófico intermedio, control cinturón de avispa o *wasp-waist* (Cury *et al.*, 2000; Figueredo & Giani, 2005).

En el control *wasp-waist*, característico de muchos ecosistemas marinos, especialmente en las regiones de surgencia, unas cuantas especies pequeñas de peces pelágicos que ocupan un nivel trófico intermedio, ejercen el control *top-down* sobre el zooplancton al tiempo que presentan un control *bottom-up* sobre los peces depredadores pelágicos (Cury *et al.*, 2000; Hunt & McKinnell, 2006).

Este tipo de control, donde las alteraciones en la abundancia de niveles tróficos intermedios se traducen en efectos sobre sus depredadores y presas podría presentarse igualmente en el SCA considerando la representatividad numérica de especies omnívoras de tamaño pequeño.

9.2. HIPOTESIS

Sí en el SCA el uso eficiente de los recursos se traduce en el predominio numérico de especies omnívoras oportunistas de tamaño pequeño como *Astyanax caucanus* y *Astyanax fasciatus*, entonces su abundancia les permitiría ejercer presión sobre los productores y contribuir sustancialmente a la dietas de peces, reptiles, aves y mamíferos constituyéndose en un importante recurso que ejerce un control *Wasp-Waist* en la dinámica trófica del sistema.

9.3. OBJETIVOS

9.3.1. *Objetivo General*

Toda vez que el Sistema Cenagoso de Ayapel se comporta como un sistema único en cuanto a la homeogeneidad evidenciada en la estructura del ensamblaje ictico, se plantea construir un modelo trófico único que represente la estructura y funcionamiento de todo el sistema sometido al pulso de inundación anual a través de un modelo de balance de masas utilizando el programa Ecopath con Ecosim (Ewe) 5.1 con el fin de comprender su funcionamiento y dinámica.

9.3.2. *Objetivos Específicos*

- ✓ Cuantificar y evaluar las relaciones tróficas entre los grupos funcionales del SCA en función de sus flujos de energía y de biomasa.
- ✓ Identificar los principales grupos funcionales más importantes en el SCA que actúan como especies clave.
- ✓ Identificar las rutas principales de energía del SCA y describir los mecanismos que controlan la dinámica de la red trófica en el Sistema.
- ✓ Estimar el grado de desarrollo del SCA.

9.4. ZONA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el Sistema Cenagoso de Ayapel ubicado en el municipio de Ayapel, extremo oriental del departamento de Córdoba, a una altura de 22 m sobre el nivel del mar (PBOT, 2001) (Figura 34). Conformado por un cuerpo de agua principal, la ciénaga de Ayapel, y un conjunto de ciénagas de menor tamaño, con las que se comunica por medio de una compleja red de canales, este complejo cenagoso posee un sistema hidrológico propio cuyas cuencas hidrográficas suman un área de 1504 km² (CVS., 2007).

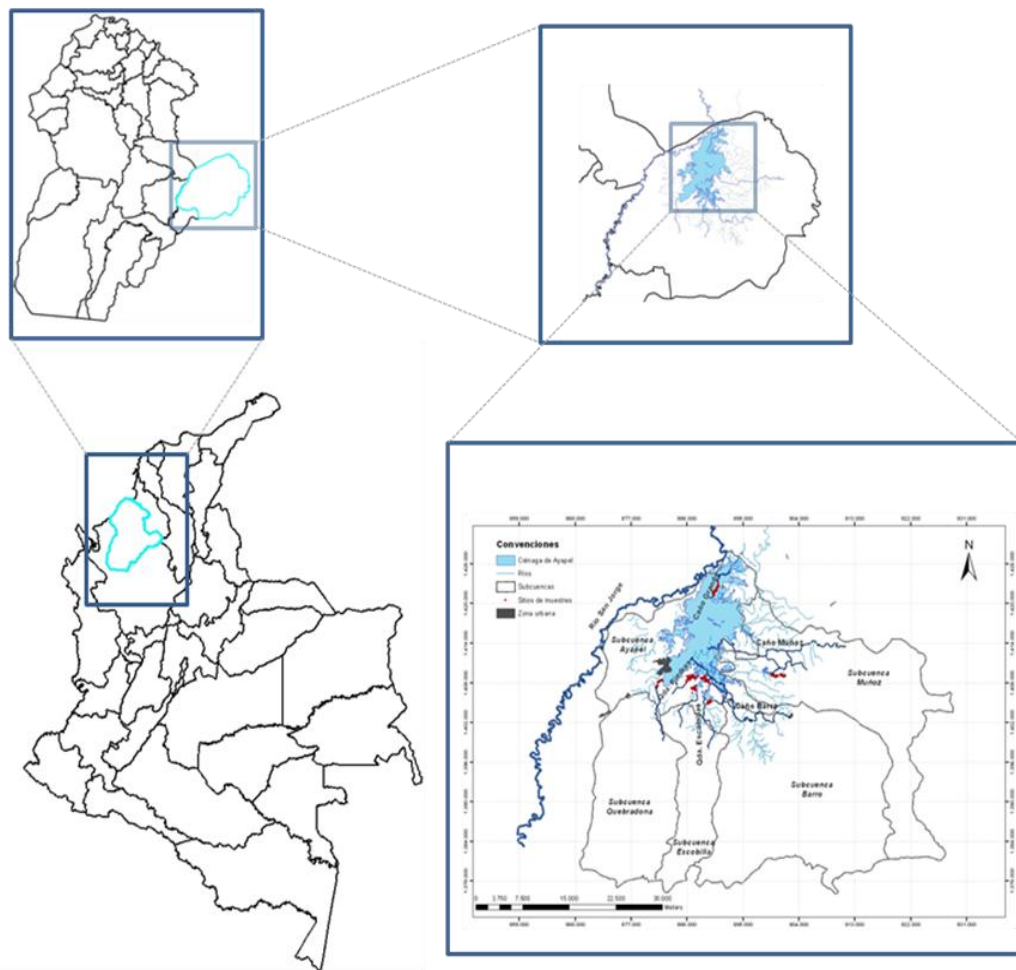


Figura 34. Localización geográfica del Sistema Cenagoso de Ayapel en el contexto nacional y regional. Adaptado y modificado de PMA, 2007.

Como regulador de los regímenes hidrológicos de la zona y sometida al pulso de inundación del río San Jorge el sistema presenta un área media en espejo de agua de 117.3 km² y una profundidad media de 2.0 m que lo caracteriza como un ambiente raso (IDEAM, 2005; CVS, 2007; Zapata, 2005).

9.5. MATERIALES Y MÉTODOS

9.5.1. Descripción del modelo

El software Ecopath con Ecosim 5.1 es un modelo basado en una serie de ecuaciones lineales simultáneas para cada especie. Un grupo funcional se refiere a una especie o conjunto de especies que en la estructuración del modelo se agrupan en cajas de acuerdo a sus similitudes taxonómicas, propiedades tróficas como dietas, depredadores y actividad metabólica, y distribución (Yodzis & Winemiller, 1999). Cada ecuación representa un balance de energía entre la producción y el gasto o pérdida de energía (Christensen & Pauly, 1992b; Christensen & Walters, 2004; Pauly *et al.*, 2000; Polovina, 1984).

El criterio de equilibrio se constituye en el supuesto básico para solucionar el sistema de ecuaciones lineales del modelo Ecopath en el que se reconocen dos ecuaciones básicas (Christensen *et al.*, 2005; Christensen & Pauly, 1992a).

Asumiendo que en cada grupo del sistema se presenta un estado de equilibrio, se obtiene una ecuación balanceada de energía donde las entradas son iguales a las salidas y expresa como,

$$Q = P + R + U \text{ (Ecuación 1)}$$

Donde: Q, es el consumo; P, es la producción; R, la respiración; y U, el alimento no asimilado. En esta ecuación se puede estimar R, si se obtienen los demás flujos.

La otra ecuación describe cómo se puede dividir el término producción para cada grupo (i) de presas en sus componentes. De esta forma, la producción para cada grupo (i) se puede expresar como,

$$\text{Producción} = \text{Capturas} + \text{Mortalidad por Depredación} + \text{Migración Neta} + \text{Acumulación de Biomasa} + \text{Otra Mortalidad} \quad \text{(Ecuación 2)}$$

Cada término de la ecuación 2 se puede expresar matemáticamente como,

$$P_i = Y_i + B_i * M2_i + E_i + BA_i + P_i * (1 - EE_i) \text{ (Ecuación 3)}$$

donde P_i es la tasa de producción total de (i), Y_i es la tasa de captura total por la pesquería de (i); B_i es la biomasa del grupo (i) o presas; E_i es la tasa de migración neta (emigración-inmigración); BA_i es la tasa de acumulación de biomasa para la presa (i); $P_i * (1-EE) = M0_i$ es la parte de la producción que no se incluye en la eficiencia ecotrófica y se define como la tasa de mortalidad atribuible a mortalidades o pérdidas por otras fuentes como enfermedades o vejez (i) en la que EE_i es la eficiencia ecotrófica de la presa (i), y se refiere a la fracción de la producción de la presa (i) que es consumida dentro del sistema o es exportada;

$M2_i$; este término que identifica la mortalidad por depredación se define como la tasa de depredación total del grupo de las presas (i) que vincula los grupos entre sí y sirve para establecer conexiones de depredador-presa, expresadas como,

$$M2_i = \sum_{j=1}^n B_j \left(\frac{Q}{B_j} \right) DC_{ji} \quad (\text{Ecuación 4})$$

donde la sumatoria es sobre todo el grupo de depredadores (n) alimentándose de un grupo (i); Q es la tasa total de consumo; B_j , es la biomasa del grupo (j) o depredadores; Q/B_j o proporción consumo/biomasa del depredador (j) es la tasa de consumo de (j) que expresa el consumo de alimento de una población de peces relativa a su biomasa representa el consumo de alimento por unidad de biomasa para los consumidores; y DC_{ji} , es la fracción de la presa (i) en la dieta del depredador (j), expresada en porcentaje de peso y representa las interacciones tróficas entre los componentes biológicos del ecosistema (Palomares & Pauly, 1998; Pauly, 1986).

La ecuación 3 se puede re-exresar en una ecuación donde la producción de un grupo es igual a la suma de la depredación total, pérdidas por factores diferentes a la depredación y por sus exportaciones. Estos procesos se representan cuantitativamente como,

$$B_i \left(\frac{P}{B_i} \right) EE_i = \sum_{j=1}^n B_j \left(\frac{Q}{B_j} \right) DC_{ji} + B_i \left(\frac{P}{B_i} \right) (1 - EE_i) + EX_i \quad (\text{Ecuación 5})$$

donde P/B_i es la proporción de producción/biomasa de (j) que se asume igual a la tasa de mortalidad total (Z); B_i y EE_i (ver ecuación 3); B_j , Q/B_j y DC_{ji} (ver ecuación 4); EX_i es la biomasa exportada de las presas (i) y se refiere a la biomasa para el grupo (i) que es capturada o que migra a otros ecosistemas (Christensen *et al.*, 2005).

La ecuación 5 se puede re-exresar como,

$$B_i \left(\frac{P}{B_i} \right) EE_i - \sum_{ji} B_j * \left(\frac{Q}{B_j} \right) DC_{ji} - EX_i = 0 \quad (\text{Ecuación 6})$$

donde B_i y EE_i (se explican en la ecuación 3); B_j , Q/B_j y DC_{ji} (se explican en la ecuación 4); EX_i , (se explica en la ecuación 5).

Finalmente, para cada uno de los compartimentos incluidos en el modelo existe una ecuación lineal (6) donde las interacciones tróficas entre los grupos son descritas por la matriz de dieta que representa cuantitativamente, las fracciones de las presas que cada grupo incluye en su dieta (Christensen & Pauly, 1992b). Por tanto, para un ecosistema con n grupos o compartimentos, el sistema tendrá n ecuaciones diferenciales lineales, representadas como,

$$\begin{aligned}
& B_1(P/B)_1 \times EE_1 - B_1 \times (Q/B)_1 \times DC_{11} - B_2 \times (Q/B)_2 \times DC_{21} \dots - B_n \times (Q/B)_n \times DC_{n1} - EX_1 = 0 \\
& B_1(P/B)_2 \times EE_2 - B_1 \times (Q/B)_1 \times DC_{12} - B_2 \times (Q/B)_2 \times DC_{22} \dots - B_n \times (Q/B)_n \times DC_{n2} - EX_2 = 0 \\
& \vdots \\
& \vdots \\
& B_n(P/B)_n \times EE_n - B_1 \times (Q/B)_1 \times DC_{1n} - B_2 \times (Q/B)_2 \times DC_{2n} \dots - B_n \times (Q/B)_n \times DC_{nn} - EX_n = 0
\end{aligned}$$

(Ecuación 7)

En la elaboración del modelo se requieren para cada compartimento, por lo menos tres de los cuatro parámetros poblacionales de entrada: el cociente producción/biomasa (PB) que representa la producción biológica de un organismo por unidad de biomasa, el cociente consumo/biomasa (QB) que representa la cantidad de alimento ingerido por un organismo respecto a su propia biomasa en un período de tiempo determinado, la biomasa (B) o la composición de la dieta del depredador (DC).

A través de la relación de la producción de un grupo con los demás es posible estimar el parámetro faltante dado que la solución del conjunto de ecuaciones (7) se basa en el supuesto de que la producción de un grupo finaliza en otro punto del sistema (Angelini & Gomes, 2008; Christensen & Pauly, 1992a). No obstante, un grupo (j) debe tener al menos dos grupos presa (i), y el canibalismo no debe exceder a la mortalidad por depredación, de lo contrario la siguiente ecuación no tendría solución, o simplemente estimaría un valor de biomasa negativo (Christensen *et al.*, 2005).

La combinación de los parámetros poblacionales B , PB , QB y EE incluyendo datos de capturas permiten describir las relaciones entre depredadores y presas permitiendo estimar los parámetros faltantes y en consecuencia cuantificar los flujos del sistema, propiedades holísticas relacionadas con la producción del ecosistema, su capacidad de crecimiento, desarrollo, de respuesta a las perturbaciones, además de evaluar el impacto directo e indirecto de un componente sobre los otros a través de la matriz de impacto trófico (Christensen & Pauly, 1992a; Leontief, 1951; Pauly *et al.*, 2000; Vasconcellos *et al.*, 1997; Wulff *et al.*, 1989).

9.5.2. Aplicación del modelo

9.5.2.1. Componentes - Datos de entrada

Como un primer paso en la construcción del modelo se definieron los grupos funcionales a incluir. Basándose en la importancia comercial y ecológica de los peces capturados durante esta investigación y de los organismos reportados en el SCA por Aguilera (2009), Aguirre-Ramírez (en prensa), Aguirre *et al.* (2005), CVS

(2007), Gallo (2007), Hernández (2006), Jaramillo-Londoño (2011), Montoya (2011); Montoya-Moreno, & Aguirre-Ramírez (2009a, b), Poveda (2007), Ríos (2006) y Villabona (2010), el modelo se basó en 50 grupos funcionales agrupados en los componentes no peces y peces.

9.5.2.1.1. Componente no peces

Dividido a su vez en productores y consumidores este componente estuvo conformado por once grupos funcionales.

9.5.2.1.1.1. Productores

En la conformación de este componente se consideraron los grupos funcionales correspondientes al fitoplancton, la vegetación acuática, el perifiton y el detrito.

9.5.2.1.1.1.1. Fitoplancton. Vegetación acuática

Considerando la importancia ecológica de los productores primarios se incluyeron los grupos de fitoplancton, para el que se reportan 136 especies en el SCA, y vegetación acuática en el que se agrupan 24 especies entre las que sobresale *E. crassipes* por su abundancia relativa, especialmente durante el período de lluvias (CVS, 2007; Hernández, 2011; Jaramillo-Londoño, 2011) (Anexos7A y 7C).

Si bien la vegetación acuática pudiera no representar un recurso importante dentro del SCA como fuente alimentaria directa es probable que a través de sus aportes de materia orgánica, resultado de su descomposición, adquiera valor como fuente energética dentro del sistema (Furch & Junk, 1997a, b). Adicionalmente, al construir el modelo pretendiendo evaluar una imagen holística del SCA este grupo se incluyó en el modelo considerando igualmente el papel que cumple como sustrato para el desarrollo del perifiton, fuente vital de la producción primaria (Peters, 2005; Rojas-Alvarado, 2005).

Es importante resaltar el hecho de que la vegetación acuática en el SCA constituye un sustrato importante que favorece el desarrollo del perifiton en especial el sistema radicular de la vegetación acuática flotante. En este sentido las macrófitas acuáticas desempeñan un papel importante en la oferta si bien indirecta, de un recurso alimenticio básico en la cadena alimentaria que al mismo tiempo es un indicador de la productividad del sistema (Aguirre-Ramírez, en

prensa; Álvarez, 2009; Marín, 2007; Montoya, 2011, Montoya-Moreno & Aguirre-Ramírez, 2009a, b).

9.5.2.1.1.1.2. Perifiton. Detrito

Dentro de los productores se consideraron igualmente, los grupos de perifiton y detrito reconocidas fuentes de energía y nutrientes que desempeñan un papel importante en las redes alimentarias de los ambientes acuáticos (Araujo-Lima *et al.*, 1995; Esteves, 1998; Odum, 1973; Saikia, 2011; Van Dam *et al.*, 2002).

Aun cuando en el presente estudio se adoptó el término perifiton en un sentido más amplio, entendiéndose como las “comunidades” o “ensambles de algas adheridas” incluidas “todas las algas que no están claramente asociadas a un sustrato ni son libre-flotantes” como plantean Roldán & Ramírez (2008), el perifiton definido por Wetzel (2001) como una comunidad de algas, bacterias, hongos, animales, detritos orgánicos e inorgánicos embebidos en una matriz de polisacáridos, que se encuentra adherida a un sustrato sumergido natural o artificial vivo o inerte, se constituye en un nivel trófico importante y cuantificable utilizado exitosamente como una fuente de alimento en el cultivo de organismos acuáticos, gracias a su calidad, alta productividad y tasa de retorno (Azim *et al.*, 2003, Keshavanath *et al.*, 2001, 2002, 2004; Van Dam *et al.*, 2002).

Por su parte, el detrito o materia orgánica biogénica no viva, asociada a hongos, bacterias, protozoos y otros micro invertebrados que se acumula en el fondo en los ecosistemas acuáticos en diferentes estados de descomposición microbiana, sirve de sustento a una ictiomasa altamente especializada y dominante, cuya importancia en los planos inundables de la región Neotropical que se refleja en las pesquerías (Araujo-Lima *et al.*, 1986; Boling *et al.*, 1975; Bowen, 1983; Petrere Jr., 1978; Yossa & Araujo-Lima, 1998).

9.5.2.1.1.2. Consumidores no peces

Este compartimento se conformó con siete grupos funcionales. De una parte se incluyeron cuatro grupos que representan un recurso importante para la ictiofauna: zooplancton, fauna béntica o bentos e insectos discriminados en insectos que viven exclusivamente en el medio terrestre e insectos acuáticos o semiacuáticos, bien sea que pasen obligatoriamente todo su ciclo de vida en el agua o que viven en este medio solo durante alguna(s) etapa(s) de su desarrollo (formas inmaduras o adultos). De otro lado se consideraron los grupos conformados por reptiles, aves y mamíferos por el papel que estarían desempeñando en el sistema como depredadores.

9.5.2.1.1.2.1. Zooplancton

Este grupo, para el que Jaramillo-Londoño (2011) reporta 136 especies en el SCA, se incluyó dentro del modelo dado el papel ecológico que cumple como consumidor primario y como recurso para numerosas larvas de peces que entran a hacer parte del plancton de un sistema reconocido como área de desove y cría de peces (Esteves, 1998; Jiménez-Segura *et al.*, 2010; Last, 1980; Lowe-McConnell, 1987; Turner, 2004; Villabona, 2010) (Anexo 7B).

9.5.2.1.1.2.2. Bentos

Una situación similar se presentó con la fauna bentónica un recurso trófico importante representado por 64 taxones en los que se incluye además de una especie de esponja de agua dulce (*Spongila lacustris*) un grupo variado de anélidos, moluscos y crustáceos, (CVS, 2007; Poveda, 2007) (Anexo 7D).

9.5.2.1.1.2.3. Reptiles. Aves. Mamíferos

Estos tres grupos de vertebrados que completaron el componente de los consumidores no peces se incluyeron en el modelo por cuanto el SCA al presentar una diversidad de habitats que ofrecen refugio y alimento para una fauna abundante y diversa se constituye en un ambiente favorable para su establecimiento y en un reducto para especies que o bien se encuentran de paso o se consideran dentro de la categoría de especies “amenazadas y/o en peligro de extinción”.

Para el grupo de las aves, consideradas como importantes agentes en los procesos de transferencia de energía dentro y entre ecosistemas se han reportado 178 especies, equivalentes al 9.5% de las registradas para el país, de las cuales 86 especies son migradoras y 47 acuáticas (CVS, 2007; Peake, 1999) (Anexo 7E).

Dentro del grupo de los reptiles presentes en el Sistema se incluyó la tortuga hicoitea (*Trachemys callirostris callirostris*), reconocida como un alimento fundamental dentro de la tradición culinaria a de la región y debido a la sobre explotación se encuentra “amenazada” (Bernal *et al.*, 2004). La babilla (*Caiman crocodilus crocodilus*) otra especie, que se encuentra igualmente en peligro y con la que se adelantan actividades de repoblamiento y de cría en cautiverio dado el valor económico de su piel (Aguilera 2009; CVS, 2007).

En el grupo de los mamíferos que utilizan el sistema como hábitat y fuente de recursos alimentarios se incluyeron además del ganado bovino, las manadas de búfalos recientemente introducidos por las prácticas ganaderas. Igualmente, se tienen registros de manatíes (*Trichechus manatus*), capibaras, chigüiros o

ponches (*Hydrochaeris hydrochaeri*) y nutrias (*Lontra longicaudis*), especies amenazadas, y del murciélago pescador (*Noctilio albiventris*) (Aguilera 2009; CVS, 2007).

9.5.2.1.1.2.4. Datos de entrada componente no peces

Una vez definidos los once grupos funcionales del compartimento de los no peces, se recurrió a la literatura publicada en ambientes tropicales para obtener los datos de entrada del modelo (Angelini & Agostinho, 2005b; Gallo, 2007; Morais, 2010; Villanueva *et al.*, 2006b). La biomasa para cinco de estos grupos incluido el detrito, se estimó a través del programa Ecopath versión 5.1 (Tabla 23).

Tabla 23. Referencia de los datos de entrada al modelo trófico del Sistema Cenagoso de Ayapel para los grupos funcionales del compartimento no peces. ¹Considerando los datos de abundancia de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) registrados por Gallo (2007) en el SCA la biomasa de este grupo funcional se estimó con base en los cálculos propuestos por Angelini & Gomes (2008).

Compartimentos	Referencia
Plantas acuáticas	B: Estimado por Ecopath; PB, EE: Obtenidos de Angelini & Agostinho (2005b)
Fitoplancton	B: Estimado por Ecopath; PB, EE: Obtenidos de Angelini & Agostinho (2005b)
Perifiton	B: Estimado por Ecopath; PB, EE: Obtenidos de Angelini & Agostinho (2005b)
Zooplancton	B: Estimado de Gallo (2007) ¹ PB, QB: Obtenidos de Angelini & Agostinho (2005b); EE: Estimado por Ecopath
Bentos	B: Estimado por Ecopath; PB, QB, EE: Obtenidos de Angelini & Agostinho (2005b)
Insectos acuáticos	B: Estimado por Ecopath; PB, QB, EE: Obtenidos de de Morais (2010)
Insectos terrestres	B: Estimado por Ecopath; PB, QB, EE: Obtenidos de de Morais (2010)
Aves	EE: Estimado por Ecopath; B, PB, QB: Obtenidos de Villanueva <i>et al.</i> (2006b)
Reptiles	EE: Estimado por Ecopath; B, PB, QB: Obtenidos de Villanueva <i>et al.</i> (2006b)
Mamíferos	EE: Estimado por Ecopath; B, PB, QB: Obtenidos de de Morais (2010)
Detritus	B: Se ajustó durante el balance y calibración del modelo EE: Estimado por Ecopath

Inicialmente, el valor de entrada de biomasa para el detrito se calculó a partir de la ecuación empírica de Pauly *et al.* (1993) que relaciona la profundidad de la zona eufótica con la productividad primaria en el área expresada como:

$$\text{Log}_{10}D = -2.41 + 0.95 * \text{Log}_{10}PP + 0.863 * \text{Log}_{10}E \text{ (Ecuación 8)}$$

donde D es la biomasa de detritus (t C m^{-2}); PP es la productividad primaria ($\text{t C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$); y E es la profundidad eufótica del área (m). Sin embargo, ante la imposibilidad de balancear el modelo con el dato estimado para la biomasa (81.0 t km^{-2}) fue preciso ir ajustando este valor durante el proceso de balance y calibración del modelo. Todos los datos de entrada fueron estandarizados en unidades de biomasa, área y tiempo ($\text{t km}^{-2} \text{ año}^{-1}$).

Es importante resaltar que en el procedimiento para estimar la biomasa del zooplancton se adoptaron los valores de abundancia reportados por Gallo (2007) para rotíferos (35.3 ml/L), cladóceros (16.5 ml/L) y copépodos (49.0 ml/L). Estos valores se transformaron en individuos/ m^3 multiplicando por 1000 y en unidades de gramos por metro cúbico multiplicando por el peso medio considerado para cada rotífero (0.0005 g) y para cada copépodo y cladóceros (0.001 g) (Angelini & Gomes, 2008). Considerando que el SCA tiene un área media de 117.3 km^2 y asumiendo que la lámina del agua en la que ocurre el zooplancton es de 0.00129 km (1.29 m), se estimó la biomasa para rotíferos (23.0 g/m^2), copépodos (21.0 g/m^2) y cladóceros (63.0 g/m^2). Finalmente, los tres grupos zooplanctónicos se agruparon en un compartimento obteniéndose una biomasa de 107.0 g m^{-2} o de 107.0 t km^{-2} .

9.5.2.1.2. Componente peces

En este componente, conformado por 39 grupos funcionales, se incluyeron 45 especies colectadas durante ocho campañas realizadas en los meses de enero, abril, julio y septiembre del 2008 y de febrero, marzo, mayo y junio período del 2009 en las que se consideraron dos campañas por momento pluviométrico (Aguas Bajas, Aguas en ascenso, Aguas altas y Aguas en descenso).

9.5.2.1.2.1. Capturas, pesca experimental

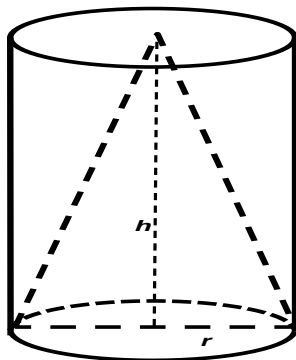
Las actividades de pesca experimental se efectuaron en la zona litoral de seis sectores del SCA con presencia de vegetación acuática toda vez las condiciones de refugio y alimento asociadas a este biotopo lo convierten en un hábitat importante para la ictiofauna cuya presencia se ve favorecida en número y abundancia de especies (Suárez *et al.*, 2004).

Junto a cuatro ciénagas satélites situadas en el sector oriental del sistema que permanecen conectadas con el cuerpo de agua principal (Hoyo los Bagres, Escobillitas, Escobillas y Playa Blanca) se establecieron como sitios de muestreo un sector en Caño Grande localizado en el extremo norte del cuerpo de agua principal y que mantiene la conexión del SCA con el río San Jorge y otro en la Quebrada Quebradona ubicada extremo sur del cuerpo de agua principal y que drena el agua captada en la sub-cuenca Quebradona hacia este.

Además de encontrarse bajo la influencia del 90% de la cuenca propia del SCA donde se capta el 81.8% del total de la precipitación media anual, en el sector oriental del Sistema se presentan valores altos de conductividad eléctrica considerada como uno de los factores físicos del agua que inciden positivamente sobre la productividad íctica en los ambientes lenticos (Wills, comunicación personal; Bayley, 1988; Coulter, 1981; CVS, 2007; Kolding & *et al.*, 2006; Lemoalle, 2008).

Con el propósito de capturar un mayor número de ejemplares incluyendo especies de tallas pequeñas se empleó una atarraya de 5.0 m. de largo y una red de arrastre de 18 m. de longitud y 1.8 m de altura, ambos aparejos con luz de malla de 0.5 cm. De igual forma, para mantener la uniformidad en el esfuerzo de pesca, en cada sitio se realizaron 30 lances con atarraya y tres arrastres con red.

Simultáneamente, con ayuda de un GPS se registró la posición geográfica de los sitios de muestreo. En cada lance de atarraya se hizo una medición aproximada del diámetro del aparejo al caer sobre la superficie del agua y de la altura de la columna de agua mientras que para cada uno de los arrastres se tomaron las distancias descritas en las Figuras 35 y 36.



$$\text{Área} = 2\pi r(h+r)$$

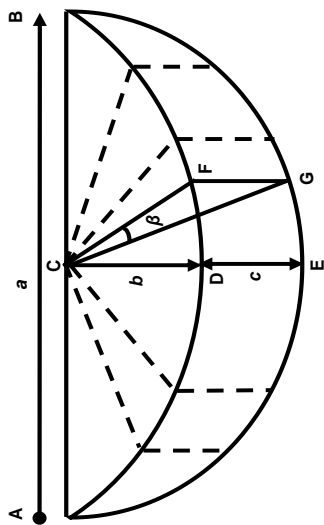
donde:

$$\pi = \text{valor pi} = 3.1416$$

r = radio estimado de la abertura de la atarraya

h = altura de la columna de agua

Figura 35. Representación geométrica de los lances con atarraya y ecuaciones para calcular el área muestreada. Adaptado y modificado de Peterson (2005).



$$\text{Área} = 4\pi b^2\beta/360$$

donde:

π = valor pi = 3.1416.

a = distancia entre extremos A y B del aparejo ubicados sobre margen de la zona litoral.

b = distancia entre un punto ubicado sobre el margen de la zona litoral © y el punto más alejado de la red en el cuerpo de agua (D).

c = distancia entre las parte inferior (E) y superior (D) de la red en el cuerpo de agua, altura.

β = ángulo entre la superficie del agua y el fondo.

Figura 36. Representación geométrica de los arrastres con red y ecuaciones para calcular el área muestreada. Adaptado y modificado de Hillebrand *et al.* (1999), Peterson (2005).

Para determinar el área muestreada con cada uno de los lances y arrastres ejecutados por sector y campaña se utilizaron las ecuaciones señaladas por Peterson, (2005) para el cilindro en el caso de los lances de atarraya, y de la cuña para los arrastres con red. Con base en los valores obtenidos de área barrida se estimaron las densidades en biomasa (peso húmedo) para las distintas especies (peso húmedo por unidad de área).

Los peces capturados se preservaron en una solución de formaldehído al 10%, se etiquetaron registrando el sitio de captura y aparejo utilizado y se transportaron al laboratorio del grupo GAIA en la sede de la Universidad de Antioquia donde se hidrataron y se eliminó el exceso de formol lavándolos con abundante agua durante doce horas. Seguidamente se procedió a su identificación con base en los trabajos de Dahl (1971), Eigenmann (1912, 1922) y Géry (1977) y con ayuda de un ictiómetro digital y de una balanza analítica digital se registró para cada ejemplar su longitud estándar en milímetros y su peso en gramos.

Trece de las 45 especies capturadas fueron pocas representativas en abundancia numérica y biomasa. No obstante, se incluyeron en el modelo considerando su valor económico y la disponibilidad de registros de pesca (INCODER-CCI, 2007; MADR-CCI, 2008a, 2009a, b, 2010a, d). En este sentido se adjudicó un compartimento para cada una de las especies: *O. niloticus*, *Plagioscion magdalenae*, *P. magdaleniatum* y *Prochilodus magdalenae* en tanto las nueve especies restantes se ubicaron, de acuerdo con sus hábitos alimentarios, en tres grupos funcionales correspondientes a: otros detritívoros, otros omnívoros y otros carnívoros (Tabla 24).

Tabla 24. Criterios de agrupación de las especies menos representativas. Los porcentajes ses estimaron sobre las capturas totales de ejemplares y biomasa.

	Abundancia		Biomasa		Importancia económica	Registros de pesquerías	Inclusión en el modelo
	(n)	(%)	(g)	(%)			
<i>Prochilodus magdalenae</i>	10	0.029	1162.6	0.3036	X	X	Grupo funcional único
<i>Plagioscion magdalenae</i>	10	0.029	0.5	0.0001	X	X	Grupo funcional único
<i>Pseuplatystoma magdaleniatum</i>	2	0.006	1020.6	0.2665	X	X	Grupo funcional único
<i>Oreochromis niloticus</i>	1	0.003	718.8	0.1877	X	X	Grupo funcional único
<i>Ichthyoelephas longirostris</i>	1	0.003	54.3	0.0142	X		Otros detritívoros
<i>Curimata mivartii</i>	1	0.003	209.3	0.0546	X	X	Otros detritívoros
<i>Oreochomis spp</i>	1	0.003	443.1	0.1157	X	X	Otros omnívoros
<i>Pimelodella chagresi</i>	1	0.003	5.0	0.0013	X		Otros omnívoros
<i>Brachyhypopomus sp</i>	3	0.009	11.0	0.0029	X		Otros omnívoros
<i>Hoplosternum magdalenae</i>	3	0.009	37.9	0.0099			Otros omnívoros
<i>Potamotrygon magdalenae</i>	2	0.006	41.0	0.1070			Otros carnívoros
<i>Apteronotus mariae</i>	1	0.003	6130.0	1.6005			Otros carnívoros
<i>Synbranchus marmoratus</i>	6	0.018	348.1	0.0909			Otros carnívoros

9.5.2.1.2.2. Datos de entrada compartimento peces

Los datos de entrada para los grupos funcionales de peces incluyeron además de los valores de biomasa (B), producción-biomasa (P/B), consumo-biomasa (Q/B) y eficiencia-ecotrófica (EE) los desembarcos de las especies explotadas comercialmente entre los años 2008 y 2009 así como las dietas alimentarias de los depredadores (DCij).

9.5.2.1.2.2.1. Biomasa (B)

La estimación de la biomasa íctica se realizó mediante el cálculo de la densidad de cada especie, relacionando su captura con el área barrida por la atarraya y la red de arrastre y extrapoliándola al área media total del sistema (117.3 km²) (relación peso-área barrida = t km⁻²).

Se asumió que las capturas obtenidas mediante la pesca experimental representan un porcentaje estimable de la totalidad de los peces presentes en el sistema. Para los desembarques la biomasa se basó en la relación entre el peso (toneladas) y área media del Sistema (km²) (Anexo 8).

9.5.2.1.2.2.2. Cociente Producción/Biomasa (P/B)

Para obtener los valores de Producción/Biomasa de los peces, se asumió que este cociente es igual a la mortalidad (P/B = M) considerando que, en condiciones de equilibrio, la mortalidad natural equivale a la cantidad total de tejido producido

por una población durante un período de tiempo determinado (Allen, 1971; Ivlev, 1945).

Los valores de mortalidad para los grupos funcionales *A. caucanus*, *Cyphocharax magdalenae*, *H. malabaricus*, *L. muyscorum*, *L. striatus*, *D. filamentosa*, *P. blochii* y *P. grosskopfii* se obtuvieron de especies del mismo género reportadas en la literatura (Angelini & Agostinho, 2005a). Para el grupo constituido por la especie *Dasylicaria seminuda* se asumió el valor de mortalidad estimado para *Dasylicaria filamentosa* en tanto, para 31 grupos restantes del compartimento peces la tasa de mortalidad natural (M) se determinó a través de la ecuación empírica de Pauly (1980):

$$PB = M = L_{\infty}^{-0.279} * K^{0.65} * T^{0.463} \text{ (Ecuación 9)}$$

donde M = Mortalidad natural (año⁻¹); K = Constante o tasa crecimiento es un parámetro que cuantifica la curvatura de la curva de crecimiento de von Bertalanffy (CCVB) o velocidad de crecimiento que determina la razón de cambio con la cual el pez alcanza la L_∞ a partir de una longitud determinada (año⁻¹) (Gulland, 1983); L_∞ = Longitud asintótica o infinita o longitud media que pueden alcanzar los peces más viejos al alcanzar la edad de máxima longevidad (cm) (Gulland, 1983); T = temperatura media anual del agua del sistema.

En cuanto a la temperatura del agua (T) se asumió un valor de 31°C, obtenido del promedio diario de las temperaturas diurnas (superficiales y de las capas inferiores) y nocturnas del Sistema reportadas por Restrepo (2005a) y Zapata (2005).

Los parámetros L_∞ y K de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (CCVB) se determinaron con el paquete computarizado FISAT II (FAO-ICLARM Stock Assessment Tools) desarrollado para evaluar poblaciones de peces basado en tallas (Gayanilo *et al.*, 1995, 1997).

Inicialmente, se creó una base de datos de frecuencias de longitud para ocho muestreos con 34109 registros de longitud estándar para 32 especies provenientes de pescas exploratorias durante el período enero 2008 a junio 2009. De este modo, a través de los métodos no paramétricos de la rutina ELEFAN I, (*Electronic Length Frequency ANalysis*) incorporada al programa FISAT, fue posible realizar estimaciones de los parámetros de crecimiento requeridos en la ecuación de Pauly para la mayoría de especies ícticas (Pauly, 1987; Pauly & David, 1981).

Para *A. pardalis* el valor de K se calculó a partir de la relación empírica de la literatura (Petrere Jr. & Angelini, 2009):

$$K = 0.665 - 0.0055 * (L_{\infty}) \text{ (Ecuación 10)}$$

y la longitud infinita o asintótica (L_{∞}) se determinó por medio de la longitud del pez más grande capturado ($L_{m\acute{a}x}$), aplicando la ecuación:

$$(L_{\infty}) = [L_{m\acute{a}x}] * 1.05 \text{ (ecuación 11)}$$

9.5.2.1.2.2.3. Cociente Consumo/Biomasa (Q/B)

Pauly (1986, 1989), define el consumo o ingestión de alimento por una especie en un período de tiempo dado como la razón Q/B correspondiente al número de veces que la población consume su propio peso por año.

Para el compartimiento de los peces, los valores de la tasa Consumo/Biomasa se obtuvieron por medio de dos ecuaciones diferentes. Algunas estimaciones de Q/B se calcularon utilizando una ecuación empírica donde se asume que la producción de un pez es tres veces mayor que su peso:

$$PB = B * 3 \text{ (Ecuación 12)}$$

donde PB = es el cociente Producción/Biomasa; B = Biomasa.

De otra parte, el mayor número de estimaciones se realizó con una ecuación formulada por Palomares & Pauly (1998) basada en la temperatura del ambiente, el tamaño y aspectos morfológicos del pez de modo que,

$$\text{Log}\left(\frac{Q}{B}\right) = 7.964 - 0.204 * \log W_{\infty} - 1.965 * T' + 0.083 * Ar + 0.532 * h + 0.398 * d \text{ (Ecuación 13)}$$

donde, QB = es el cociente anual del Consumo/Biomasa; W_{∞} = es el peso asintótico (g) que se supone alcanza el pez cuando llega a la L_{∞} ; T' = es el inverso de la temperatura media anual del agua equivalente a:

$$T' = \left[\frac{100}{(31^{\circ}C + 273.15)} \right] \text{ (Ecuación 14)}$$

El "aspect ratio" (Ar o A), es una variable morfo métrica que expresa el aspecto radial de la aleta caudal del pez mediante la siguiente ecuación:

$$Ar = \left(\frac{h^2}{s} \right) \text{ (Ecuación 15)}$$

Donde h y s representan la altura (cm) y la superficie (cm²) de la aleta caudal de un pez, y h y d son dos variables binarias que expresan los hábitos alimentarios

($h = 1, d = 0$ para herbívoros; $h = 0, d = 1$ para detritívoros; $h = 0, d = 0$ para carnívoros).

Puesto que no se dispuso de información del índice de la aleta caudal (A_r) se adoptaron valores registrados por otros autores en la misma especie o especies similares en ambientes acuáticos tropicales (Tabla 25).

De otra parte, el peso asintótico (W_∞) se calculó a través de la relación longitud-peso de acuerdo con la ecuación:

$$W_\infty = a * L_\infty^b \text{ (Ecuación 16)}$$

donde, W_∞ es un parámetro de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (CCVB) que expresa el peso medio que los peces de un stock determinado alcanzarían si pudieran crecer durante un período infinitamente largo; a y b representan constantes de la ecuación de regresión potencial que relaciona una medida lineal como la talla con una de volumen como el peso. En tanto a es el coeficiente de regresión que representa la intersección del eje de las ordenadas, b es el coeficiente de crecimiento de la regresión que corresponde a la pendiente de la curva. Ambas constantes se obtuvieron por el método de los mínimos cuadrados (Pauly 1983).

Los parámetros utilizados para determinar los valores de los cocientes PB y QB de los grupos funcionales del compartimento peces incluidos en el modelo trófico del SCA se presentan en la Tabla 25.

Tabla 25. Parámetros para determinar los valores de entrada PB, QB del compartimento peces. N = Número de individuos, $L_{m\acute{a}x}$ y L_{∞} = Longitud máxima y asíntota (cm); a y b = constantes de la ecuación de regresión potencial; k = constante de crecimiento; W_{∞} = peso asíntota (g), Ar = Índices de la aleta caudal (1) Angelini & Agostinho (2005a), (2) Morais (2010).

Especies	N	$L_{m\acute{a}x}$ (g)	L_{∞} (g)	k	a	b	W_{∞} (g)	Ar
<i>Abramites eques</i>	310	18.9	17.7	0.60	0.022	2.999	122.5	
<i>Andinoacara latifrons</i>	1503	13.0	12.9	0.78	0.037	3.201	133.5	
<i>Ageniosus pardalis</i>	11	25.5	26.4	0.01	0.007	3.071	161.7	2.5 ⁽¹⁾
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	336	16.6	16.5	0.59	0.012	2.938	45.1	
<i>Astyanax caucanus</i>	6930	15.3	15.3	0.69	0.023	3.031	90.2	2.9 ⁽²⁾
<i>Astyanax fasciatus</i>	3806	8.6	8.6	2.80	0.055	2.555	13.5	
<i>Bunocephalus colombianus</i>	30	9.1	9.0	0.61	0.010	2.997	7.3	
<i>Caquetaia kraussii</i>	1526	34.8	35.7	0.52	0.032	3.072	1883.4	
<i>Centrochir crocodrili</i>	42	11.9	11.7	0.41	0.031	2.841	33.2	
<i>Ctenoluccius hujeta</i>	333	24.3	25.4	0.53	0.005	3.176	145.0	
<i>Cynopotamus magdalenae</i>	20	13.2	13.7	0.33	0.024	3.058	71.0	
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	3473	15.2	16.0	0.94	0.024	3.118	135.3	0.8 ⁽¹⁾
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	79	21.3	12.9	0.84	0.002	3.357	10.8	
<i>Dasylicaria seminuda</i>	15	24.0	23.4	0.51	0.012	2.688	57.6	
<i>Eigenmannia virescens</i>	7851	75.3	32.9	0.76	0.006	2.728	82.3	
<i>Gasteropelecus maculatus</i>	12	5.1	5.3	0.34	0.011	3.744	5.5	
<i>Geophagus steindachneri</i>	146	22.0	22.5	0.39	0.063	2.778	358.2	
<i>Gilbertolus alatus</i>	607	11.8	12.4	0.90	0.016	2.975	28.6	
<i>Hoplias malabaricus</i>	102	36.3	37.5	0.58	0.028	2.864	899.9	1.8 ⁽²⁾
<i>Leporinus muyscorum</i>	151	40.8	25.6	0.33	0.045	2.657	248.8	2.7 ⁽²⁾
<i>Leporinus striatus</i>	15	9.9	10.1	0.23	0.019	3.023	20.5	2.7 ⁽²⁾
<i>Pimelodus blochii</i>	18	18.0	18.8	0.55	0.012	3.089	103.4	3.1 ⁽²⁾
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	15	20.6	21.6	0.21	0.017	2.958	151.2	3.1 ⁽²⁾
<i>Poecilia caucana</i>	75	2.7	2.8	0.73	0.039	2.429	0.5	
<i>Rhamdia quelen</i>	48	22.0	23.1	0.91	0.012	3.093	198.1	
<i>Roeboides dayi</i>	3618	9.8	10.2	0.58	0.011	3.155	16.6	2.1 ⁽²⁾
<i>Saccoderma hastatus</i>	57	2.8	2.8	0.76	0.016	3.079	0.4	
<i>Sorubim cuspicaudus</i>	30	35.5	34.5	0.86	0.005	3.062	256.6	
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	184	76.5	53.7	0.88	0.005	2.768	306.5	
<i>Trachelyopterus insignis</i>	739	22.0	23.0	1.10	0.015	3.091	242.4	1.4 ⁽¹⁾
<i>Trichopodus pectoralis</i>	59	17.0	16.6	1.40	0.037	2.953	148.0	
<i>Triportheus magdalenae</i>	1968	18.7	18.2	0.76	0.013	2.985	74.5	2.3 ⁽²⁾

En tanto los valores de biomasa para los grupos: *Prochilodus magdalenae*, *P. magdaleniatum* y *Plagioscion magdalenae*, otros detritívoros, otros omnívoros y otros carnívoros, se estimaron a través del programa Ecopath y los de PB, QB y EE se obtuvieron de la literatura, la determinación de los datos de entrada para los grupos restantes se obtuvo a través de diferentes procedimientos identificados en la Tabla 26.

Tabla 26. Referencia de los datos de entrada al modelo trófico del Sistema Cenagoso de Ayapel para los grupos funcionales del compartimento de peces

Compartimentos	Referencias datos de entrada
<i>Abramites eques</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Andinoacara latifrons</i>	B: Colectada directamente en la Ciénaga; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Ageniosus pardalis</i>	B: Colectada directamente en el Sistema y ajustada; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. Palomares & Pauly (1998); EE: Estimada por Ecopath; Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Astyanax caucanus</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: Estimada por Ec. Palomares & Pauly (1998); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Astyanax fasciatus</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: (Pauly, 1980); EE: Estimada por Ecopath
<i>Bunocephalus colombianus</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Caquetaia kraussii</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3 ; EE: Estimada por Ecopath; Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)
<i>Centrochir crocodrili</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath

Tabla 26. Continuación. Referencia de los datos de entrada al modelo trófico del Sistema Cenagoso de Ayapel para los grupos funcionales del compartimento de peces.

Compartimentos	Referencias datos de entrada
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Cynopotamus magdalенаe</i>	B: Colectada directamente en el Sistema y ajustada; B: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3 ; EE: Estimada por Ecopath; Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)
<i>Cyphocharax magdalенаe</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. Palomares & Pauly (1998); EE: Estimada por Ecopath
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Dasylicaria seminuda</i>	B: Colectada directamente en la Ciénaga; PB, QB, EE: Asumidos de <i>D. filamentosa</i>
<i>Eigenmannia virescens</i>	B: Colectada directamente en la Ciénaga; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Gasteropelecus maculatus</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Geophagus steindachneri</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Gilbertolus alatus</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Hoplias malabaricus</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. Palomares & Pauly (1998); EE: Estimada por Ecopath; Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)
<i>Leporinus muyscorum</i>	B: Colectada directamente en el Sistema y ajustada; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. Palomares & Pauly (1998); EE: Estimada por Ecopath; Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)
<i>Leporinus striatus</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. Palomares & Pauly (1998); EE: Estimada por Ecopath

Tabla 26. Continuación. Referencia de los datos de entrada al modelo trófico del Sistema Cenagoso de Ayapel para los grupos funcionales del compartimento de peces.

Compartimentos	Referencias datos de entrada
<i>Oreochromis niloticus</i>	B: Estimada por Ecopath; PB, QB, EE: Obtenidos de Moreau <i>et al.</i> (1993); Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)
<i>Pimelodus blochii</i>	B: Colectada directamente en el Sistema y ajustada; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. Palomares & Pauly (1998); EE: Estimada por Ecopath; Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	B: Colectada directamente en el Sistema y ajustada; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. Palomares & Pauly (1998); EE: Estimada por Ecopath; Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)
<i>Plagioscion magdalenae</i>	B: Estimada por Ecopath; PB, QB, EE: Obtenidos de Angelini & Agostinho (2005b); Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)
<i>Poecilia caucana</i>	B: Colectada directamente en la Ciénaga; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Prochilodus magdalenae</i>	B: Estimada por Ecopath; PB, QB, EE: Obtenidos de Moreau <i>et al.</i> (1993); Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)
<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>	B: Estimada por Ecopath; PB, QB, EE: Obtenidos de Morais (2010); Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)
<i>Rhamdia quelen</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Roeboides dayi</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. Palomares & Pauly (1998); EE: Estimada por Ecopath; Captura por pesca estimada
<i>Saccoderma hastatus</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath

Tabla 26. Continuación. Referencia de los datos de entrada al modelo trófico del Sistema Cenagoso de Ayapel para los grupos funcionales del compartimento de peces.

Compartimentos	Referencias datos de entrada
<i>Sorubim cuspicaudus</i>	B: Colectada directamente en el Sistema y ajustada; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath; Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Trachelyopterus insignis</i>	B: Colectada directamente en el sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. Palomares & Pauly (1998); EE: Estimada por Ecopath
<i>Trichopodus pectoralis</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. PB*3; EE: Estimada por Ecopath
<i>Triportheus magdalenae</i>	B: Colectada directamente en el Sistema; PB: (Pauly, 1980); QB: Estimada por Ec. Palomares & Pauly (1998); EE: Estimada por Ecopath; Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)
Otros Carnívoros (<i>Potamotrygon magdalenae</i> , <i>Apteronotus mariae</i> , <i>Sinbranchus marmoratus</i>)	B: Estimada por Ecopath, PB, QB, EE: Obtenidos de Angelini & Agostinho (2005b); Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)
Otros Omnívoros (<i>Oreochromis. spp</i> , <i>Pimelodella chagressi</i> , <i>Brachyhypopomus sp</i> , <i>Hoplosternum magdalenae</i>)	B: Estimada por Ecopath, PB, QB, EE: Obtenidos de Angelini & Agostinho (2005b)
Otros Detritívoros (<i>Ichthyoelephas longirostris</i> , <i>C. mivartii</i>)	B: Estimada por Ecopath, PB, QB, EE: Obtenidos de Angelini <i>et al.</i> (2006a); Captura por pesca obtenida de MADR-CCI (2008a, 2009b)

9.5.3. Matriz de composición de dieta o Matriz depredador-presa (DC_{ji})

La dieta de los grupos funcionales, propuesta inicialmente para la aplicación del modelo trófico del SCA, se detalla en una matriz (Anexo 9) y sus referencias en la Tabla 27. La matriz de composición de la dieta se determinó por análisis de

contenido estomacal obtenido de diversas fuentes. Dado que no existe información para la mayoría de especies en la zona, las estimaciones se basaron en la dieta de la misma especie en ecosistemas similares. En otros casos, fue necesario considerar en la matriz de dietas, información perteneciente a otras especies de lugares aledaños, o de otras regiones.

Tabla 27. Referencias para la matriz de composición de dieta para los grupos funcionales de los vertebrados

Especies	Fuente
Mamíferos	Aguilar-Cervantes & Alvarez-Solorzano (1991); Álvarez-León (2009); Bordignon (2006); Castelblanco <i>et al.</i> (2005); Forero-Montaña <i>et al.</i> (2003); Gómez-Serrano (1999).
Reptiles	Allsteadt & Vaughan (1994), Bernal <i>et al.</i> (2004); Castaño-Mora (1997); Magnusson <i>et al.</i> (1987).
Peces	
<i>Abramites eques</i>	Balassa <i>et al.</i> (2004)
<i>Andinoacara latifrons</i>	Díaz (2008); Olaya-Nieto <i>et al.</i> (2008).
<i>Ageniosus pardalis</i>	Atencio-García <i>et al.</i> (2003); Atencio-García <i>et al.</i> (2005); Lozano (1983); Rud (1982); Tobías-Arias (2004); Tobías-Arias <i>et al.</i> (2006); Villa & Losada (1997).
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	Fazlul (1984); Parra & León (1984).
<i>Astyanax caucanus</i>	Arango (2005).
<i>Astyanax fasciatus</i>	Arango (2005).
<i>Bunocephalus colombianus</i>	Dahl (1971).
<i>Caquetaia kraussii</i>	Arango (2005); Atencio-García <i>et al.</i> (2005); López <i>et al.</i> (2005a).
<i>Centrochir crocodrili</i>	Dahl (1971).
<i>Ctenolucius hujeta</i>	Arango (2005); Olaya-Nieto <i>et al.</i> (2007).
<i>Cynopotamus magdalenae</i>	Olaya-Nieto <i>et al.</i> (2007).
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	Arango (2005); Atencio-García <i>et al.</i> (2005); Bermúdez (2008); Olaya-Nieto <i>et al.</i> (2007).
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	Dahl (1971).
<i>Dasylicaria seminuda</i>	No se tienen datos
<i>Eigenmannia virescens</i>	Arango (2005).
<i>Gasteropelecus maculatus</i>	Dahl (1971).

Tabla 27. Continuación. Referencias para la matriz de composición de dieta para los grupos funcionales de los vertebrados.

Especies	Fuente
<i>Geophagus steindachneri</i>	Abelha & Goulart (2004); Dahl (1971); Nuñez (1986); Stefani (2006).
<i>Gilbertolus alatus</i>	Montoya-López (2006).
<i>Hoplias malabaricus</i>	Arango (2005); Atencio-García <i>et al.</i> (2005); Banquett-Cano <i>et al.</i> (2005); Olaya-Nieto <i>et al.</i> (2007).
<i>Leporinus muyscorum</i>	Arango (2005); Balassa <i>et al.</i> (2004); Correa & Saab (2006); Olaya (2006); Olaya-Nieto <i>et al.</i> (2007).
<i>Leporinus striatus</i>	Balassa <i>et al.</i> (2004); Dahl (1971).
<i>Oreochromis niloticus</i>	Halwart <i>et al.</i> (1998); Kariman <i>et al.</i> (2009); Oso <i>et al.</i> (2006); Tadesse (1999).
<i>Pimelodus blochii</i>	Arango (2005); Atencio-García <i>et al.</i> (2005); Correa (2005); Olaya-Nieto <i>et al.</i> (2007); López-Casas & Jiménez-Segura (2007); López <i>et al.</i> (2005b); Correa <i>et al.</i> , (2005).
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	Dahl (1971); Villa & Losada (1999).
<i>Plagioscion magdalenae</i>	Dahl (1971); Stefani & Rocha (2009).
<i>Poecilia caucana</i>	Dahl (1971).
<i>Prochilodus magdalenae</i>	Dahl (1971).
<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>	Dahl (1971); Deza <i>et al.</i> (2005); Reid (1983). Cortés-Millán (2003).
<i>Rhamdia quelen</i>	Olaya-Nieto <i>et al.</i> (2007); Ortega-Lara <i>et al.</i> (1999); Pacheco & Ochoa (2008).
<i>Roeboides dayi</i>	Arango (2005); Novakowski <i>et al.</i> (2004).
<i>Saccoderma hastatus</i>	Dahl (1971).
<i>Sorubim cuspicaudus</i>	Dahl (1971); Villadiego <i>et al.</i> (2003).
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	Arango (2005); Olaya-Nieto <i>et al.</i> (2007); Soto & Barrera (2007); Villa-Navarro & Losada-Prado (2004).
<i>Trachelyopterus insignis</i>	Arango (2005); Atencio-García <i>et al.</i> (2005); López (2004); López <i>et al.</i> (2005b); Peinado & Machado (2007).
<i>Trichopodus pectoralis</i>	Khoo <i>et al.</i> (2006).
<i>Triportheus magdalenae</i>	Arango (2005); Moreno (2006).

Tabla 27. Continuación. Referencias para la matriz de composición de dieta para los grupos funcionales de los vertebrados.

Especies	Fuente
Otros Carnívoros	Arango (2005), Atencio-García <i>et al.</i> (2005); Dahl (1971); Olaya-Nieto <i>et al.</i> (2007).
Otros Omnívoros	Arango (2005); Dahl (1971).
Otros Detritívoros	Arango (2005), Dhal (1971).

9.5.4. Balance, calibración y validación del modelo

Cuando la exigencia total de energía de un grupo particular excede su propia producción, incluyendo la energía necesaria para la respiración, el grupo se encuentra “desbalanceado” (Christensen *et al.*, 2000). El grado de desbalance en los flujos se refleja en el valor de la Eficiencia Ecotrófica (EE), estimado por la rutina de balance de masas para cada grupo, el cual debe variar dentro del intervalo de $0 \leq EE_i \leq 1$ (Christensen & Pauly, 1992a).

Valores mayores a ($EE > 1$) indican que la demanda total de energía en un grupo funcional excede la producción total y el mantenimiento de ese grupo lo cual resulta inconsistente ya que no es posible que se consuma o capture más biomasa que la producida por el grupo (Christensen *et al.*, 2005). En consecuencia, es necesario compensar, para cada grupo particular, los flujos de energía entre sus componentes y de esta forma balancear el modelo asegurando que ningún grupo sea predado mas allá de su nivel de producción (Kavanagh *et al.*, 2004).

El parámetro *EE* es el principal instrumento utilizado para equilibrar el modelo y a través de la verificación de sus valores se procedió a balancear el modelo realizando ajustes en los datos de entrada en los casos en que hubo inconsistencias de estos valores hasta obtener salidas aceptables ($EE < 1$) para cada grupo (Christensen *et al.*, 2000).

Para Christensen *et al.* (2000), los valores con mayor incertidumbre en los datos de entrada al modelo son las dietas resultado, en la mayoría de los casos, de la información puntual de los estudios de contenido estomacal. En este sentido, el proceso de balance del conjunto de ecuaciones para el modelo del SCA se inició ajustando gradualmente la matriz de dietas. Un procedimiento similar debió realizarse ajustando los datos de biomasa de doce grupos funcionales del componente peces, incluidas seis especies con valor comercial, para corregir el desbalance manifiesto en una alta mortalidad por predación (Tabla 27).

Tabla 28. Valores de biomasa capturada, desembarcada y ajustada ($t\ km^{-2}$) en el compartimento peces durante el período 2008-2009

Especies	Biomasa Capturada	Biomasa Desembarcada	Biomasa Ajustada
<i>Ageniosus pardalis</i>	0.004136	0.126660	0.1320
<i>Cynopotamus magdalenae</i>	0.008940	0.063333	0.0892
<i>Leporinus muyscorum</i>	0.185231	0.731750	0.8000
<i>Pimelodus blochii</i>	0.015448	0.325546	0.2400
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	0.013697	0.004776	0.0280
<i>Sorubim cuspidatus</i>	0.028961	0.246584	0.1800
<i>Bunocephalus colombianus</i>	0.001144	-	0.0160
<i>Gasteropelecus maculatus</i>	0.000644	-	0.0060
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	0.009574	-	0.0100
<i>Dasylicaria seminuda</i>	0.006859	-	0.0686
<i>Poecilia caucana</i>	0.000256	-	0.0020
<i>Saccoderma hastatus</i>	0.000154	-	0.0018

Una vez balanceado el modelo se estimó el índice de Pedigrí (P), el cual toma un valor según el origen de la información, con el fin de contar con una medida relativa de la calidad del modelo construido con respecto a los datos de entrada (Christensen *et al.*, 2005; Funtowicz & Ravetz, 1990; Morissette, 2006).

Al cuantificar el nivel de incertidumbre asociado al valor de entrada de los parámetros, la rutina de Pedigrí, incluida en Ecopath, es posible calificar el origen de cada dato de entrada para cada grupo funcional con una escala de valores que va de 0 a 1; donde 0 corresponde a la más baja calidad para un dato de entrada que no se basa en registros locales y 1 a la mejor calificación que puede tener un dato que se fundamenta plenamente en información obtenida en el sitio.

En la tabla 29 se muestran los criterios empleados para calificar la calidad de los datos de entrada.

Tabla 29. Calificación asignada a cada uno de los parámetros de entrada mediante la rutina Pedigrí de Ecopath

Parámetro	Opción	Índice de Pedigrí	
Biomasa (B)	Estimado por Ecopath	0.0	
	Tomado de otro modelo	0.0	
	Asumido	0.0	
	Método aproximado o indirecto	0.4	
	Basado en muestreo, baja precisión	0.7	
	Basado en muestreo, alta precisión	1.0	
Producción/Biomasa (PB)	Estimado por Ecopath	0.0	
	Asumido	0.1	
	Tomado de otro modelo	0.2	
	Relación empírica	0.5	
	Consumo/Biomasa (QB)	Grupo similar, especie similar, ecosistema similar	0.6
		Grupo similar, especie similar, mismo ecosistema	0.7
Mismo grupo, misma especie, ecosistema similar		0.8	
Mismo grupo, misma especie, mismo ecosistema		1.0	
Dietas (DC)	Conocimiento general del mismo grupo, especie o grupos relacionados	0.0	
	De otro modelo	0.0	
	Conocimiento general del mismo grupo o especie	0.2	
	Estudio cualitativo de la composición de dieta	0.5	
	Estudio cuantitativo pero limitado de la composición de la dieta	0.7	
	Estudio cuantitativo pero detallado de la composición de la dieta	1.0	
Capturas (Y)	Asumido	0.1	
	De otro modelo	0.1	
	Estadísticas de FAO	0.2	
	Estadísticas Nacionales	0.5	
	Estudios locales, incompletos o de baja precisión	0.7	
	Estudios locales, completos de alta precisión	1.0	

Con base en el valor del índice individual se calculó un índice de Pedigrí (P) general para todos los parámetros de los grupos funcionales incluidos en el modelo construido para el SCA utilizando la ecuación:

$$P = \sum_{i=1}^n \frac{I_{ij}}{n} \text{ (Ecuación 17)}$$

donde, lij es el valor del índice de Pedigrí para el Grupo i y el parámetro j de cada uno de los grupos n vivos del ecosistema, j puede representar Biomasa (B), Producción-Biomasa (P/B), Consumo-Biomasa (Q/B), capturas (Y) o dieta (DC). De esta forma se pudo tener un estimativo general o nivel de certidumbre de la calidad de los datos de entrada en el modelo dependiendo de su naturaleza y origen.

Seguidamente, con el fin de obtener el mejor modelo posible, se utilizó la rutina Ecoranger incorporada en el programa de Ecopath, para tener un criterio de homogeneidad para todos los modelos a partir de los cuales realizar los análisis pertinentes para obtener el mejor modelo posible, que corresponde a la versión final del modelo (Christensen & Pauly, 1995).

Utilizando el criterio de mínimos cuadrados la rutina Ecoranger, ejecuta el Ecopath realizando una serie de iteraciones en las que se modifican los datos de entrada con menores valores de Índice Pedigrí al tiempo que genera un conjunto de soluciones y compara los resultados de las ejecuciones de estas modificaciones con los del modelo original. Para éste procedimiento se modificaron los valores de entrada de acuerdo con una distribución normal de frecuencias previamente seleccionada y se realizaron 10000 iteraciones de las cuales se esperó que por lo menos el 5% de soluciones viables estuvieran dentro de la variación del modelo representada en una baja Suma de Mínimos Cuadrados (Christensen *et al.*, 2005).

9.5.5. Caracterización trófica del ecosistema. Descripción de los análisis tróficos y Análisis estructurales

Con base en los atributos tróficos de los grupos funcionales y del ecosistema, el modelo Ecopath, además de aportar algunos indicadores que pueden ser usados para describir el estado de desarrollo del ecosistema permite describir su estructura y funcionamiento (Christensen & Pauly, 1992a).

9.5.5.1. Nivel trófico (NT)

El nivel trófico es una medida adimensional utilizada para cuantificar los tipos de recursos alimentarios de un organismo que representa la posición de los organismos en la cadena alimenticia, respecto a los productores primarios. Esta simplificación de las relaciones tróficas determina la distribución de los flujos de entrada y salida que contribuyen para el próximo nivel es decir, el número de veces que la energía (materia) es transformada a partir de la dieta de un consumidor en biomasa de otro consumidor a lo largo de la cadena trófica a la que pertenece (Christensen *et al.*, 2005).

Para cada grupo se estimó el nivel trófico fraccionado representando una media del nivel trófico en que un grupo está recibiendo energía. Para la determinación del nivel trófico se utiliza la ecuación:

$$NT_i = 1 + \sum_{j=1}^n DC_{ij} * NT_j \text{ (Ecuación 18)}$$

donde NT es el nivel trófico del grupo; $\sum_{j=1}^n D$ representa el promedio de las presas en la dieta del grupo i ; y NT_j es el nivel trófico de las presas.

Ecopath calcula el nivel trófico (NT) de cada grupo asumiendo NT=1 para todos los productores primarios y el detritus y calculando el NT para los grupos de consumidores como NT = 1 + (el promedio ponderado de los niveles tróficos de las presas en el contenido estomacal del depredador) (Christensen *et al.*, 2005; Levine, 1980).

Siguiendo esta relación, un consumidor que tiene una dieta compuesta por 40% de productores primarios (con NT = 1) y 60% de herbívoros (con NT=2), tendrá un nivel trófico de NT = 1+ [(0.4*1) + (0.6*2)] = 2.6.

9.5.5.2. Agrupamiento trófico, transferencia de energía

Los niveles tróficos de cada componente se agruparon en niveles tróficos discretos (1, 2, 3, 4 y 5) permitiendo concentrar la biomasa y flujos del sistema por nivel trófico para facilitar la comprensión de la eficiencia de la transferencia de biomasa (energía) en el sistema (Lindeman, 1942).

9.5.5.3. Índice de Omnivoría (IO)

Este índice adimensional, mide el comportamiento alimentario de los consumidores a través de las variaciones de los diferentes niveles tróficos en la dieta del consumidor (Pauly *et al.*, 1993). Se calcula como:

$$IO_j = \sum_{i=1}^n [NT_i - (NT_j - 1)]^2 * DC_{ij} \text{ (Ecuación 17)}$$

donde NT_i es el nivel trófico de la presa i ; NT_j es el nivel trófico del depredador j ; y DC_{ij} es la porción de la presa i en la dieta del depredador j .

Mientras el valor 1 ($IO = 1$) indica la máxima versatilidad de alimentación sobre varios niveles tróficos, los valores próximos a cero ($IO = 0$) se refieren a un

consumidor especialista que se alimenta de un solo nivel trófico, los valores próximos a uno ($IO \approx 1$) indican que existe un consumo sobre el mayor número de niveles tróficos posibles refiriéndose a grupos con alta plasticidad alimentaria (Pauly *et al.*, 1993). Ecopath calcula el IO para todo el sistema (SOI) como una medida del índice de cada grupo ponderado por el logaritmo del consumo de la dieta de cada consumidor (Christensen *et al.*, 2000).

9.5.5.4. Matriz de Impacto Trófico

A partir de la matriz desarrollada por Leontief (1951) para identificar las interacciones directas e indirectas de la economía en estados unidos Hannon (1973) y Hannon & Joris (1989) introdujeron este método a la ecología, pero Ulanowicz & Puccia (1990) fueron quienes desarrollaron más este enfoque e incorporaron una rutina similar en ecopath para evaluar el efecto que los cambios de biomasa de un grupo tendrían sobre la biomasa de otro grupo en el sistema (Christensen & Pauly 1992a).

Dado que en las redes tróficas todos los grupos funcionales se encuentran asociados de manera directa o indirecta es posible entonces a través de sus interacciones tróficas, evaluar los impactos entre las especies como grupos impactantes e impactados en términos de efectos positivos y negativos lo que da evidencias sobre el tipo de control en el sistema (Christensen, 1995; Christensen & Pauly, 1992a, b; Ulanowicz & Puccia, 1990).

La matriz de impacto trófico o matriz de Leontief (1951) obtenida de la aplicación del programa Ecopath, posibilita conocer en el corto plazo, los efectos directos e indirectos en los grupos a partir de la simulación de un aumento del 10% en la biomasa de un grupo. La matriz se resume en una figura que además de mostrar si hay impacto o no informa si este es positivo o negativo para el grupo impactado.

No obstante, se debe considerar que en esta rutina la composición de dieta para cada grupo funcional no cambia a pesar de las posibles variaciones en la abundancia de presas limitando su capacidad para predecir a largo plazo, consecuencias en el sistema (Christensen & Pauly, 1993).

9.5.5.5. Índice de especie clave (Ksi)

Para evaluar cuáles especies presentan un mayor impacto potencial en la red trófica se utilizó el índice de especie clave (Libralato *et al.*, 2006). Especies clave son aquellas que tienen un papel importante en la estructura del ecosistema así presenten baja biomasa (Power *et al.*, 1996). El método para la identificación de la especie clave (o grupo de especies) resulta del análisis de la matriz de impacto

trófico mixto. En consecuencia, se pueden identificar a partir de la relación entre el efecto relativo total (e_i), calculado a partir de la matriz de impacto trófico y la contribución de biomasa del grupo a la red trófica (p_i) como se describe a continuación:

$$K_{si} = \log[ei(1 - pi)] \text{ (Ecuación 18)}$$

donde, K_{si} es el Índice de especie clave; $ei = \sqrt{\sum_j m_{ij}}$ donde m_{ij} se calcula a partir de la matriz de impacto trófico; ei son los impactos positivos o negativos de un grupo sobre los demás, por tanto ei es una medida de los efectos de cada grupo en todos los demás de la cadena alimentaria. El efecto de cambio de biomasa del grupo en sí mismo (e_i, m_{ii}) no se incluye; p_i es la contribución de un grupo funcional para la biomasa total de la red alimentaria: $p_i = \frac{B_i}{B_{T0}}$

donde, B_i es la biomasa del grupo impactado dividida por la biomasa total, excepto los detritos.

El índice de especie clave (K_{si}) es elevado cuando los grupos funcionales presentan baja biomasa en el sistema y un alto efecto sobre el conjunto de especies en la red trófica, ajustándose a la definición de especie clave. Por medio de este análisis es posible inferir sobre el tipo de control que rige en el ecosistema (Libralato *et al.*, 2006).

9.5.5.6. Sobreposición de nicho

Las interacciones tróficas de los grupos funcionales se analizaron con el índice de superposición de nicho trófico que se mide a través de un índice de simetría derivado de uno propuesto por Pianka basado en los coeficientes de competición de la ecuación de Lotka-Volterra y derivado a partir del índice de similaridad de Jaccard (Pianka, 1973).

Este índice se utiliza para describir el aspecto trófico de la partición de nicho de las especies actuando tanto como presas o depredadores y se expresa de según Christensen *et al.* (2005) como:

$$O_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^n p_{ji} * p_{ki}}{\sum_{k=1}^n \frac{p_{ji}^2 + p_{ki}^2}{2}} \text{ (Ecuación 19)}$$

El índice varía de $0 \leq O_{ij} \leq 1$, donde $O_{ij} = 0$, se refiere a grupos que presentan poca semejanza en la composición de dieta, y $O_{ij} = 1$ corresponde a grupos similares (Christensen *et al.*, 2005).

9.5.6. Propiedades globales del sistema

9.5.6.1. Flujos totales (FT)

Este estimativo representa el tamaño del sistema en términos de flujo y es útil para establecer comparaciones entre ecosistemas. Los flujos totales del sistema (FT) resultan de la suma de cuatro flujos principales correspondientes a) al consumo total, b) todas las exportaciones, c) la respiración y d) todos los flujos hacia el detrito (Christensen *et al.*, 2005; Ulanowicz, 1986).

9.5.6.2. Producción Primaria Total/Respiración Total (PP/R)

La producción primaria total (PP) es la suma de la producción realizada por los productores (Fitoplancton y plantas acuáticas) substrayendo la respiración. El cociente PP/R describe la madurez de los sistemas y alcanza valores próximos a uno cuando estos son maduros. En las fases iniciales de desarrollo la producción excede la respiración puesto que el sistema requiere acumular biomasa para crecer y el cociente es mayor que uno en tanto en los sistemas expuestos a contaminación orgánica, se espera que esta relación sea menor que 1 (Christensen *et al.*, 2005).

9.5.6.3. Producción Neta (PPN)

La Producción Neta del sistema está representada por la diferencia entre la Producción Primaria y Secundaria Totales y la Respiración Total. Por tanto, la producción neta del sistema debe ser próxima a cero en ambientes equilibrados puesto que el uso de los recursos se hace más eficiente con el aumento de la tasa de ciclaje interna y consecuentemente, con el aumento de la complejidad (Odum, 1969). Sistemas que reciben altas concentraciones de material alóctono presentan valores negativos para este atributo (Christensen *et al.*, 2005).

9.5.6.4. Biomasa Total/Flujos Totales (B/FT)

El cociente Biomasa/Flujos Totales en el sistema, se utiliza para evaluar si la biomasa total es mantenida por la energía disponible en el sistema y se espera que esta razón aumente con la madurez (Christensen, 1995).

9.5.6.5. Índice de ciclaje de Finn (ICF) y Longitud media del camino (CC)

Este índice, concebido inicialmente para cuantificar la conservación de nutrientes en el ecosistema, representa la fracción de flujos de materia reciclados y se utiliza como una medida de madurez, resiliencia y estabilidad del ecosistema (Angelini & Gomes, 2008; Christensen & Walters, 2000; Finn, 1976).

Valores altos de ICF sugieren una estructura de ciclaje relativamente simple (Baird & Ulanowicz, 1993). Por su parte, el ciclaje de nutrientes es más representativo cuanto mayor fuese la longitud media de caminos que la energía hace para alcanzar un compartimento. La longitud media del camino (CC) se calcula como el total de flujos del sistema (Exportación Total + Respiración Total). De esta forma, estos atributos se relacionan de forma positiva con la madurez de los ecosistemas (Christensen & Pauly, 1993,b; Finn, 1980; Odum, 1969).

9.5.6.6. Índice de conectancia (IC)

Este índice representa la relación entre el número de relaciones reales entre los grupos y el número de relaciones teóricamente posibles $(N-1)^2$, para N grupos en la red alimentaria (Christensen *et al.*, 2005; Christensen & Walters, 2004). Este índice está asociado con la madurez, esto es con el nivel de evolución del sistema, pues se espera el cambio de una estructura lineal a una estructura en red, con un mayor número de relaciones, a medida que el sistema se hace más maduro (Odum, 1969).

9.5.6.7. Razón de Schrödinger

A través de la Razón de Schrödinger se puede verificar la estabilidad de los sistemas. Esta se calcula por el cociente de la Respiración Total dividida por la Biomasa Total (ReT/BT).

El aumento de esta razón revela la capacidad del ecosistema para quemar energía, o sea su aptitud para soportar disturbios (Angelini & Gomes, 2008; Odum, 1969).

9.5.6.8. Ascendencia y Overhead (A, O)

Estas propiedades complementarias, derivadas de la teoría de la información, se refieren a la cantidad de información ordenada y desordenada dentro de los sistemas. En este sentido, a medida que el ecosistema se desarrolla, el Overhead tiende a aumentar y la Ascendencia a disminuir (Angelini, 2002; Christensen, 1995; Müller, 1997).

En tanto la Ascendencia indica el grado de desarrollo y tamaño de un ecosistema el Overhead, representa el potencial de reserva cuando el ecosistema se enfrenta a perturbaciones externas inesperadas e indica que tanto puede crecer más la Ascendencia, es decir, desarrollarse el ecosistema, (Christensen & Pauly, 1992b).

Si bien estas estimaciones fueron realizadas por Ecopath, la ascendencia, medida en flowbits ($\text{ton km}^{-2} \text{año}^{-1} \text{ bits}$) se calcula como el producto de los flujos totales del sistema (FTS) medidos en $\text{ton km}^{-2} \text{año}^{-1}$ y el contenido de información del sistema (I) medida en bits:

$$A = FTS * I \text{ (Ecuación 20)}$$

Donde FT se calcula como:

$$FTS = \sum_{i=1, j=1}^n * T_{ij} \text{ (Ecuación 21)}$$

Siendo T_{ij} una medida del flujo de energía o biomasa medido del grupo i al grupo j ; e I está basado en el número de conexiones tróficas y en la posibilidad de la dirección que una unidad de materia puede seguir en la trama trófica del sistema (Ulanowicz, 1986). La información se calcula sobre la base de la teoría de la información de acuerdo con la siguiente expresión:

$$I = \sum_{i=1, j=1}^n f_{ij} * Q_i * \log \left(\frac{f_{ij}}{\sum_{k=1}^n f_{kj} * Q_k} \right) \text{ (Ecuación 22)}$$

Donde f_{ij} es la fracción del flujo total desde i representado por T_{ij} y se calcula como:

$$f_{ij} = \left(\frac{T_{ij}}{\sum_{k=1}^n T_{kj}} \right) \text{ (Ecuación 23)}$$

donde, Q_i es la probabilidad de que una unidad de energía fluya a través de i , expresada como:

$$Q_j = \left(\frac{\sum_{k=1}^n T_{ki}}{\sum_{l=1, m=1}^n T_{lm}} \right) \text{ (Ecuación 24)}$$

Por su parte el Overhead (O) es la diferencia entre la Capacidad de Desarrollo (C) del sistema y la Ascendencia (A):

$$O = C - A \text{ (Ecuación 25)}$$

donde la capacidad de desarrollo (C) es el límite superior teórico de la Ascendencia expresado como:

$$C = H * FT \text{ (Ecuación 26)}$$

donde FT son los flujos totales y H es la entropía estadística o diversidad de flujos calculada por:

$$H = \sum_{i=1}^n Q_i \log Q_i \text{ (Ecuación 27)}$$

En tanto el grado de crecimiento, organización y desarrollo previsto para un ecosistema puede darse por la ascendencia relativa (A/C), la medida del estado de desarrollo de un sistema se puede representar por la ascendencia interna normalizada o cociente de índices internos de A_i y C_i (A_i/C_i) (Baird *et al.*, 1981; Ulanowicz & Mann, 1981). Esta razón parece ser alta en sistemas bien organizados y estables mientras valores bajos se registran en sistemas sometidos a tensiones.

9.6. RESULTADOS

En la pesca experimental se registraron 1534 lances de atarraya y arrastres con red equivalentes a un área barrida de 62970.5 m² y a un volumen de agua filtrada de 30945.8 m³. En total se capturaron 34151 ejemplares distribuidos en 45 especies, a los que se les tomó información de su peso en gramos y de tamaño reportada como longitud estándar en milímetros.

9.6.1. Calibración y validación del modelo

En la calibración se logró un equilibrio rápido del mismo sin necesidad de hacer ajustes de balance de masas a través de la rutina Automatic Mass Balance.

Al evaluar la calidad del modelo de acuerdo al origen de los datos de entrada, se obtuvo un índice de Pedigrí de 0.51. Este valor, indicador de que el modelo propuesto para el SCA se puede considerar aceptable, implicar un cierto grado de incertidumbre Al interpretarse como que la mitad de la información se estimó desde bases cuantitativas para la misma especie/grupo.

A partir del análisis de incertidumbre de los datos, a través de la rutina Ecoranger, asignando un 10% de la variabilidad respecto a los datos originales, el modelo presentó 23 soluciones aceptables lo cual permite considerar la validez del modelo toda vez que los valores medios calculados para cada parámetro son similares a los valores de entrada originales.

9.6.2. Relaciones tróficas de los grupos considerados

Los valores de entrada y las estimaciones de nivel trófico, biomasa, eficiencias ecotróficas, producción y consumo de alimento obtenidos a partir de los datos de entrada para cada grupo se presentan, para el modelo finalmente balanceado y equilibrado, en la Tabla 30. La matriz de composición de las dietas que muestra la proporción de las presas en la dieta de los depredadores, aparecen en el Anexo 9 mientras que la representación grafica de las relaciones tróficas entre depredadores y presas para el SCA se muestra en la Figura 37.

Tabla 30. Valores de entrada y parámetros calculados, entre paréntesis y en negrilla, para el modelo Ecopath del Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período 2008-2009. Nivel Trófico (NT); Biomasa (B); cociente Producción–Biomasa (PB); número de caminos (NC); Eficiencia Ecotrófica (EE); Índice de Omnivoría (IO) y cociente Producción-Consumo (PQ). Valores tomados de: 1= Angelini & Agostinho, 2005b; 2= Angelini *et al.*, 2006b; 3= Villanueva *et al.*, 2006; 4= Morais, 2010; 5= Villanueva *et al.*, 2006b; 6= valor asumido; 7= valor ajustado; * = valor registrado para *Plagioscion squamosissimus*; **= valor registrado para *Prochilodus lineatus*; ***= valor registrado para *Pseudoplatystoma fasciatum*.

Número	Compartimentos	NT	B (t/km ²)	PB (anual)	QB (anual)	EE	IO	NC
1	Otros Carnívoros	(3.61)	(0.042)	4.00 ¹	15.00 ¹	0.990 ¹	(0.29)	(58448)
2	Otros Omnívoros	(3.14)	(0.003)	5.00 ^{1,2}	33.00 ^{1,2}	0.990 ^{1,2}	(0.58)	(499708)
3	Otros Detritívoros	(2.33)	(0.027)	4.30 ^{1,2}	43.00 ^{1,2}	0.990 ^{1,2}	(0.27)	(41)
4	<i>Oreochromis niloticus</i>	(2.50)	(2.610)	1.30 ³	12.80 ³	0.950 ³	(0.32)	(44)
5	<i>Plagioscion magdalenae</i>	(3.32)	(1.260)	1.13 ^{1*}	5.21 ^{1*}	0.730 ^{1*}	(0.20)	(142115)
6	<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>	(3.45)	(1.380)	0.61 ^{4***}	4.39 ^{4***}	0.860 ^{4***}	(0.25)	(135073)
7	<i>Prochilodus magdalenae</i>	(2.09)	(1.590)	4.56 ^{1**}	47.00 ^{1**}	0.990 ^{1**}	(0.09)	(10)
8	<i>Triporthus magdalenae</i>	(3.00)	0.567	1.80	7.02	(0.657)	(0.15)	(41)
9	<i>Trichopodus pectoralis</i>	(2.54)	0.095	2.75	8.25	(0.524)	(0.33)	(40)
10	<i>Trachelyopterus insignis</i>	(3.11)	0.223	2.14	7.96	(0.983)	(0.34)	(59784)
11	<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	(3.19)	0.255	1.46	4.39	(0.923)	(0.27)	(31423)
12	<i>Sorubim cuspidatus</i>	(3.38)	0.180	1.63	4.89	(0.891)	(0.24)	(354119)
13	<i>Saccoderma hastatus</i>	(3.17)	0.002	3.03	9.10	(0.784)	(0.01)	(37)
14	<i>Roeboides dayi</i>	(3.25)	0.197	1.77	7.40	(0.926)	(0.31)	(20038)

Tabla 30. Continuación. Valores de entrada y parámetros calculados, entre paréntesis y en negrilla, para el modelo Ecopath del Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período 2008-2009. Nivel Trófico (NT); Biomasa (B); cociente Producción–Biomasa (PB); número de caminos (NC); Eficiencia Ecotrófica (EE); Índice de Omnivoría (IO) y cociente Producción-Consumo (PQ). Valores tomados de: 1= Angelini & Agostinho, 2005b; 2= Angelini *et al.*, 2006b; 3= Villanueva *et al.*, 2006; 4= Morais, 2010; 5= Villanueva *et al.*, 2006b; 6= valor asumido; 7= valor ajustado; * = valor registrado para *Plagioscion squamosissimus*; **= valor registrado para *Prochilodus lineatus*; ***= valor registrado para *Pseudoplatystoma fasciatum*.

Número	Compartimentos	NT	B (t/km ²)	PB (anual)	QB (anual)	EE	IO	NC
15	<i>Rhamdia quelen</i>	(2.96)	0.044	1.89	5.67	(0.173)	(0.52)	(188577)
16	<i>Poecilia caucana</i>	(3.00)	0.002	2.96	8.87	(0.804)	(0.20)	(43)
17	<i>Pimelodus grosskopfii</i>	(3.16)	0.028	0.74	6.90	(0.924)	(0.51)	(29431)
18	<i>Pimelodus blochii</i>	(2.96)	0.240	1.44	7.00	(0.985)	(0.39)	(31651)
19	<i>Leporinus striatus</i>	(2.09)	0.029	0.94	8.32	(0.228)	(0.10)	(25)
20	<i>Leporinus muyscorum</i>	(2.23)	0.800	0.94	7.66	(0.992)	(0.23)	(168)
21	<i>Hoplias malabaricus</i>	(3.58)	0.227	1.23	6.32	(0.760)	(0.24)	(2805441)
22	<i>Gilbertolus alatus</i>	(3.12)	0.060	2.23	6.70	(0.827)	(0.15)	(34517)
23	<i>Geophagus steindachneri</i>	(2.72)	0.111	1.09	3.28	(0.863)	(0.35)	(18129)
24	<i>Gasteropelecus maculatus</i>	(3.20)	0.006⁷	1.50	4.50	(0.529)	(0.02)	(37)
25	<i>Eigenmannia virescens</i>	(2.88)	0.658	1.52	4.57	(0.800)	(0.28)	(39)
26	<i>Dasylicaria seminuda</i>	(2.08)	0.069⁷	2.11	6.30	(0.043)	(0.08)	(11)
27	<i>Dasylicaria filamentosa</i>	(2.08)	0.010	2.11	5.20	(0.038)	(0.08)	(11)
28	<i>Cyphocharax magdalenae</i>	(2.18)	1.399	2.14	7.67	(0.956)	(0.18)	(10)
29	<i>Cynopotamus magdalenae</i>	(3.60)	0.089⁷	1.13	3.38	(0.816)	(0.25)	(279665)
30	<i>Centrochir crocodrili</i>	(2.93)	0.006⁷	1.36	4.01	(0.763)	(0.35)	(52557)
31	<i>Ctenolucius hujeta</i>	(3.57)	0.122	1.29	3.88	(0.030)	(0.22)	(389303)
32	<i>Caquetaia kraussii</i>	(3.00)	0.351	1.16	3.48	(0.842)	(0.34)	(53133)
33	<i>Bunocephalus colombianus</i>	(2.71)	0.016⁷	1.89	5.67	(0.206)	(0.38)	(24)
34	<i>Astyanax fasciatus</i>	(2.99)	0.182	5.20	15.59	(0.959)	(0.17)	(43)
35	<i>Astyanax caucanus</i>	(2.99)	0.704	1.77	7.02	(0.887)	(0.18)	(439)
36	<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	(2.92)	0.042	1.56	4.69	(0.168)	(0.18)	(25)
37	<i>Ageniosus pardalis</i>	(3.42)	0.132⁷	1.28	6.83	(0.789)	(0.19)	(302070)
38	<i>Andinoacara latifrons</i>	(2.61)	0.143	1.99	5.98	(0.887)	(0.41)	(49241)
39	<i>Abramites eques</i>	(2.50)	0.272	1.55	4.65	(0.722)	(0.35)	(40)
40	Insectos Terrestres	(2.02)	(0.530)	2500 ⁴	250.00 ⁴	0.700 ⁴	(0.03)	(16)
41	Insectos Acuáticos	(2.33)	(1.450)	10.40 ⁴	40.00 ⁴	0.700 ⁴	(0.25)	(14)
42	Bentos	(2.12)	(10.080)	1040 ¹	4000 ¹	0.380 ⁶	(0.11)	(7)
43	Zooplancton	(2.01)	107	55.00 ¹	250.00 ¹	(0.055)	(0.01)	(3)
44	Fitoplancton	(1.00)	(30.010)	250.00 ¹	-	0.900 ¹	0	0
45	Perifiton	(1.00)	(510.99)	20.00 ¹	-	0.800 ⁶	0	0

Tabla 30. Continuación. Valores de entrada y parámetros calculados, entre paréntesis y en negrilla, para el modelo Ecopath del Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período 2008-2009. Nivel Trófico (NT); Biomasa (B); cociente Producción–Biomasa (PB); número de caminos (NC); Eficiencia Ecotrófica (EE); Índice de Omnivoría (IO) y cociente Producción–Consumo (PQ). Valores tomados de: 1= Angelini & Agostinho, 2005b; 2= Angelini *et al.*, 2006b; 3= Villanueva *et al.*, 2006; 4= Morais, 2010; 5= Villanueva *et al.*, 2006b; 6= valor asumido; 7= valor ajustado; * = valor registrado para *Plagioscion squamosissimus*; **= valor registrado para *Prochilodus lineatus*; ***= valor registrado para *Pseudoplatystoma fasciatum*.

Número	Compartimentos	NT	B (t/km ²)	PB (anual)	QB (anual)	EE	IO	NC
46	Aves	(3.48)	0.020 ⁵	0.03 ⁵	4720 ⁵	(0.548)	(0.33)	(257695)
47	Reptiles	(3.56)	0.100 ⁵	0.25 ⁵	0.80 ⁵	(0.032)	(0.31)	(3835048)
48	Mamíferos	(3.40)	0.090 ⁶	150 ⁴	365 ⁴	(0.112)	(0.54)	(648031)
49	Plantas acuáticas	(1.00)	(147.180)	10.00 ¹	-	0.100 ¹	0	0
50	Detritus	(1.00)	10000.00 ⁶	-	-	(0.789)	(0.20)	

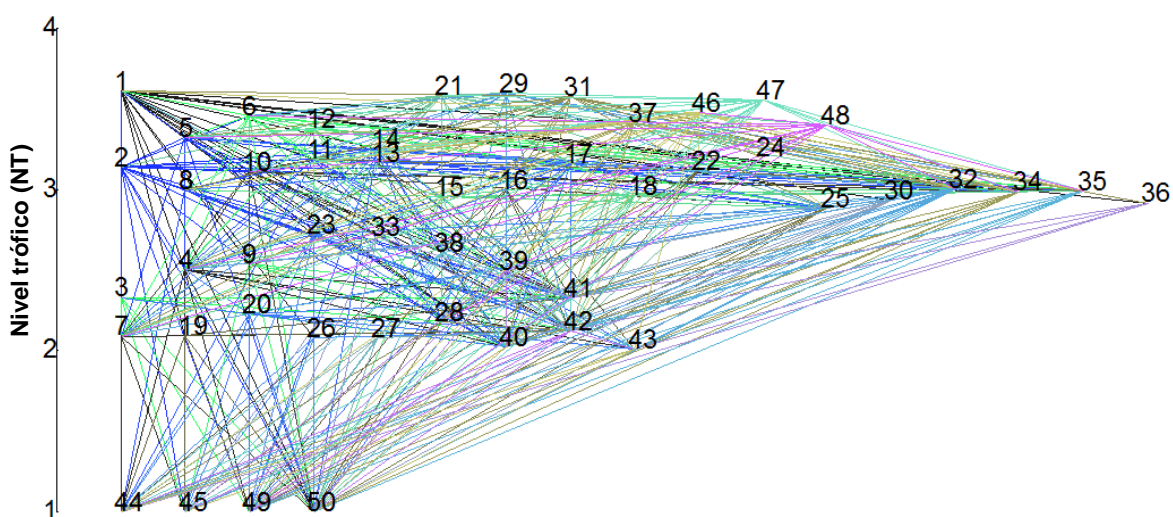


Figura 37. Red Trófica de Sistema Cenagoso de Ayapel, Colombia que contiene 50 grupos funcionales y 4956047 rutas de energía. El eje vertical es el nivel trófico. Los grupos funcionales están numerados en la Tabla 30.

9.6.3. Niveles Tróficos

En el modelo del SCA se presentan tres niveles tróficos fraccionales: uno de productores y dos de consumidores, con un nivel máximo de 3.61. En tanto, el zooplancton y los insectos terrestres tuvieron el nivel trófico más bajo (2.01-2.02) de todos los consumidores, *D. seminuda*, *D. filamentosa*, *Prochilodus magdalenae* y *L. striatus* presentaron el nivel trófico más bajo (2.08-2.09) entre los peces.

Por su parte, niveles tróficos altos, entre 3.61 y 3.56, estuvieron representados por Otros carnívoros, *Cynopotamus magdalenae*, *H. malabaricus*, *C. hujeta* y reptiles seguidos de algunos carnívoros intermediarios como aves, *P. magdaleniatum*, *A. pardalis*, mamíferos, *S. cuspidatus* y *Plagioscion magdalenae* con niveles tróficos de 3.32 a 3.48.

9.6.4. Distribución de la biomasa en los niveles tróficos

La distribución de la biomasa por nivel trófico fraccionado excluyendo el detritus, mostró que esta se encuentra distribuida principalmente entre los productores (83.76%) y consumidores primarios del NT 2.0-2.3 (14.97%) representando el 98.73% de la biomasa total del sistema sin considerar el detrito (821.6 ton km⁻²). Por su parte, los consumidores intermedios de NT 2.5-3.3 representaron el 0.98% de dicha biomasa mientras los carnívoros de alto nivel (NT 3.4-3.6) representaron sólo el 0.29%.

Entre los productores, el perifiton con el 62.19% de la biomasa del sistema y las plantas acuáticas con el 17.91% fueron los grupos con mayores aportes de biomasa en tanto, el zooplancton el grupo más representativo entre los consumidores (13.02%) superó en cerca de 10 veces la biomasa estimada para el bentos (1.23%) y en siete veces la presentada por los 39 grupos funcionales del compartimento peces (1.72%).

De los 39 grupos de peces incluidos en el modelo, 23 grupos (58.97%) que representaron el 0.77% de la biomasa total sin incluir el detrito (6.30 t.km⁻²) se ubicaron en el nivel trófico 3.0. Por su parte, *P. magdaleniatum* (21.9%), *Plagioscion magdalenae* (20.0%), *A. caucanus* (11.2%) y *T. magdalenae* (9.0%) fueron las especies con mayores aportes de biomasa a este nivel. De los 16 grupos funcionales (41.03%) que conformaron el nivel trófico 2.0 aportando el 0.96% de la biomasa del sistema (7.2 t.km⁻²), *O. niloticus* (33.1%), *Prochilodus magdalenae* (20.2%), *Cyphocharax magdalenae* (17.8%), *L. muyscorum* (10.2%) y *E. virescens* (8.4%) fueron las especies más representativas en aportes de biomasa.

9.6.5. Eficiencias Ecotróficas

En general las Eficiencias Ecotróficas de los grupos incluidos en el modelo fluctuaron entre 0.030 y 0.992. Valores entre 0.529 y 0.992 estimados para la mayoría de los grupos (76.0%) evidencian su importancia como presas y/o depredadores en el sistema (Tabla 30).

Los valores más bajos de Eficiencia Ecotrófica se estimaron para los grupos *C. hujeta* (0.030), los reptiles (0.032), *D. filamentosa* (0.038), *D. seminuda* (0.048) y el

zooplancton (0.055) sugiriendo que su explotación y depredación en el sistema es muy limitada.

La baja Eficiencia Ecotrófica asumida para las plantas acuáticas (EE = 0.100) en el SCA partiendo del supuesto de ser un recurso alimentario poco explotado por los depredadores, contrastó con la alta eficiencia estimada por el modelo para el detrito (0.798) cuyo valor resultó muy similar a los altos valores asignadas a los productores: fitoplancton y perifiton (0.900; 0.800) considerados como los grupos que representan la fuente básica de recursos en las cadenas alimentarias.

Una eficiencia particularmente baja se estimó para el zooplancton (EE = 0.055). Aun cuando este grupo ejerce un impacto positivo sobre dos depredadores planctófagos: *A. cf. trinitatis* (IT = 0.12) y *T. magdalenae* (IT = 0.023) el valor estimado bien podría considerarse como un indicador de su baja representatividad en el sistema como recurso trófico. Sin embargo, es importante aclarar que en los grupos funcionales que conformaron el compartimento peces del modelo no se discriminó entre ejemplares juveniles y adultos toda vez que el zooplancton es un recurso importante en la dieta de peces en estados de desarrollo tempranos (Medeiros & Arthington, 2008; Mehner & Thiel, 1999; Prieto & Víctor, 2008).

De los 39 grupos de peces, 24 grupos (61.5%) evidenciaron una Eficiencia Ecotrófica alta (≥ 0.800) en las que se incluyen trece especies de importancia económica. Lo anterior concuerda con especies sometidas a una fuerte presión por depredación y/o explotación comercial.

Es igualmente importante resaltar como valores altos de Eficiencia Ecotrófica estimados para *A. fasciatus* (0.959), *R. dayi* (0.926), *A. caucanus* (0.887) y *E. virescens* (0.800), especies pequeñas, abundantes y sin importancia económica, sugieren que estas constituyen un recurso trófico importante en el sistema.

9.6.6. Índices de Omnivoría

El índice de omnivoría del sistema (IO) de 0.226 varió entre 0.010 y 0.579. Los valores más altos se registraron para los grupos de Otros Omnívoros (0.579) y mamíferos (0.535). Muy probablemente los valores de omnivoría exhibidos por estos grupos pudieran estar relacionados con un amplio espectro de alimentación resultado de una gran capacidad adaptativa para ajustar su dieta alimentaria en respuesta muy probablemente, a la variación en la disponibilidad de recursos en un ambiente sometido al pulso de inundación.

R. quelen y *P. grosskopffii* presentaron índices de omnivoría igualmente altos (0.52 y 0.51) lo cual estaría reflejando la plasticidad trófica de estas especies al cambiar su dieta desde material vegetal o detrital a material animal.

Los valores de omnivoría individual más bajos entre 0.015 y 0.102, se registraron para los grupos de zooplancton, *Saccoderma hastatus*, *G. maculatus*,

D. seminuda, *D. filamentosa*, *Prochilodus magdalenae* y *L. striatus*. Dichos valores sugieren una alta especialización de estos grupos al consumir presas del primer nivel trófico principalmente fitoplancton y perifiton y de otros niveles basales en los que se incluyen los grupos como el zooplancton (NT = 2.01), insectos Terrestres (NT = 2.02), bentos (NT = 2.12) e insectos Acuáticos (NT = 2.33).

La presencia reducida de un grupo de peces especializados, con valores de índice de omnivoría inferiores a 0.195 (30.8%) es un indicativo de la habilidad trófica de la mayoría de las especies ícticas (69.2%) para incluir en su dieta un amplio espectro alimentario favorecido por la diversidad y disponibilidad de recursos representada por organismos planctónicos, bentónicos, neoton, plantas acuáticas, insectos (terrestres y acuáticos) y materiales orgánicos (detritos).

En general, no se evidenció una relación directa entre el nivel trófico y el índice de omnivoría. En este sentido, mientras para otros omnívoros (NT = 3.6) el índice de omnivoría fue de 0.58, para una especie piscívora como *C. hujeta* (NT = 3.6) se estimó un índice de 0.22. Una situación similar se observa con diversos grupos como *Gasteropelecus maculatus* de NT= 3.20 con un IO de 0.021 y *R. quelen* (NT = 3.0, IO = 0.52) entre otros.

9.6.7. Sobreposición de nicho

La dispersión de los puntos en la Figura 38 muestra una alta variabilidad de las relaciones tróficas entre los grupos actuando como presas o depredadores en el modelo del SCA. La mayor sobreposición de nicho se presentó entre *A. fasciatus* (grupo 34) y *A. caucanus* (grupo 35) indicando que estas especies, según el modelo, presentan presas y depredadores en común. Una sobreposición igualmente alta sugiriendo una competencia fuerte por recursos similares, se registró entre las especies más representativas del sistema en abundancia numérica: *E. virescens* (grupo 25), *A. caucanus* (grupo 34), *A. fasciatus* (grupo 5) y *R. dayi* (grupo 25).

De otra parte, las especies *Prochilodus magdalenae* (grupo 7) y *G. alatus* (grupo 22), *G. alatus* (grupo 22) y *D. seminuda* (grupo 26), *Plagioscion magdalenae* (grupo 5) y *A. cf. trinitatis* (grupo 36), *S. aequilabiatus* (grupo 11) y *L. striatus* (grupo 19), *O. niloticus* (grupo 4) y *H. malabaricus* (grupo 21), *S. cuspicaudus* (grupo 12) y *Cyphocharax magdalenae* (grupo 28) presentaron una baja sobreposición de nicho evidenciando la ausencia de depredadores y presas similares entre ellas lo cual podría asumirse como un indicador de preferencias divergentes en términos de los recursos consumidos (Figura 38).

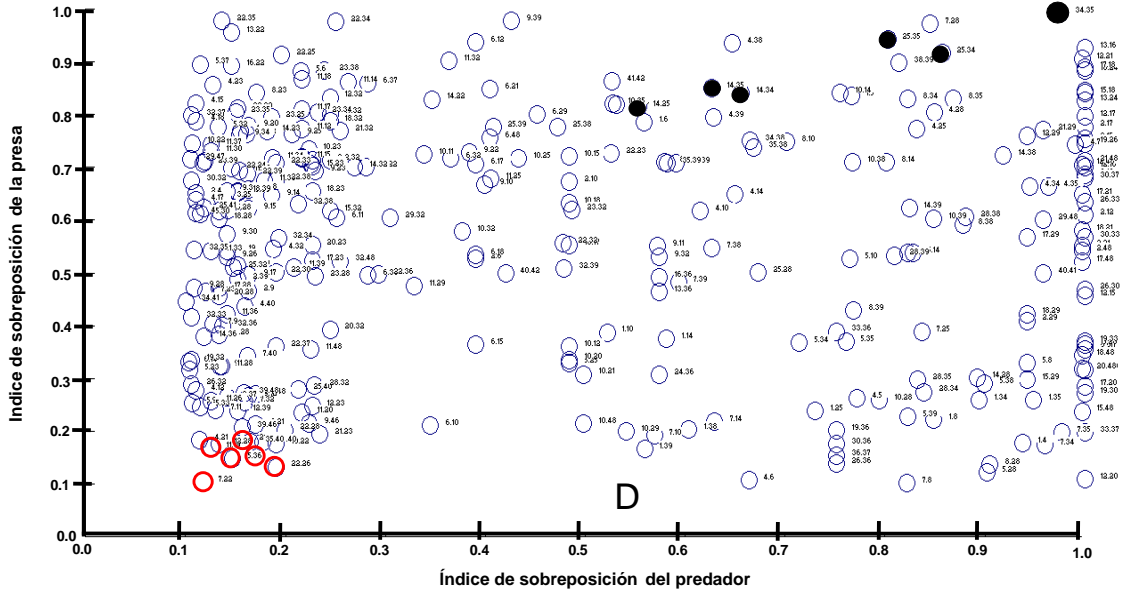


Figura 38. Sobreposición de nicho entre las especies del modelo para el Sistema Cenagoso de Ayapel. Los Grupos en la esquina inferior izquierda de la figura presentan baja sobreposición como depredadores y como presas. Grupos en la esquina superior derecha de la figura presentan alta sobreposición como depredadores y como presas. Los círculos negros resaltan las relaciones entre las especies que representan el 65% del total de las capturas (*E. virescens* 23.0%, *A. caucanus* 20.3%, *A. fasciatus* 11.1% y *R. dayi* 10.6%). Los círculos rojos resaltan especies con características morfológicas diferentes. Los grupos funcionales están numerados en la Tabla 30.

9.6.8. Atributos del sistema

En la Tabla 31 se presenta una serie de resúmenes estadísticos que de acuerdo con Odum (1969) pueden ser utilizados para evaluar la madurez del ecosistema.

Para el SCA la relación entre Producción Primaria Neta Total (PP) y respiración total (R) (PP/R), considerado como otro descriptor importante de la madurez del sistema, fue 1.2. Por su parte, el cociente Biomasa Total/Flujos Totales, resultó ser un valor relativamente bajo (0.013) respecto al valor más alto que hay para un ecosistema maduro.

El índice de conectancia que también se correlaciona con la madurez del sistema, es de 0.21 y se complementó con el índice omnivoría del sistema de 0.23, para caracterizar hasta que punto en el sistema la cadena alimentaria cambia de linear a presentar características de red de araña

Tabla 31. Atributos ecosistémicos calculados para el Sistema Cenagoso de Ayapel

Parámetro	Valor	Unidad
Producción Total	25233.00	t/km ² /año
Producción Primaria Neta Total Calculada	19193.44	t/km ² /año
Producción Primaria Total/Respiración Total (PPT/RT)	1.20	
Producción Neta del sistema (PNS)	3225.46	t/km ² /año
Producción Primaria Total /Biomasa Total (PPT/BT)	23.36	
Biomasa Total/Flujos Totales(BT/FTS)	0.013	
Biomasa Total (sin detritos)	821.62	t/km ²
Índice de Conectancia	0.21	
Índice de Omnivoría	0.23	
Flujos reciclados (sin detritos)	273.60	t/km ² /año
Índice de ciclaje de Finn (FCI)	22.1	%
Razón de Schrödinger (ReT/BT)	19.4	
Longitud del camino [Tf/(TE _x +TRe)]	3.22	
Longitud media del camino de Finn	3.22	
Número de caminos	10540848	

9.6.8.1. Agrupamiento trófico y flujos de biomasa

El análisis de agregación trófica condensó a los grupos modelados en siete niveles tróficos discretos; sin embargo, los flujos resultaron insignificantes más allá del quinto nivel omitiéndose para su análisis (Tsagarakis *et al.*, 2010).

En términos de biomasa, excluyendo el detritus, menos del 1% de la biomasa total del sistema se distribuyó en los niveles cuatro, cinco, seis y siete mientras el 83.8% se presentó en el Nivel I quedando un 14.9% para el Nivel II y un 1.1% para el Nivel III (Tabla 32).

Tabla 32. Distribución relativa de la Biomasa (t km²) entre los niveles tróficos (NT) discretos del Sistema Cenagoso de Ayapel

Nivel Trófico (NT)	Biomasa (B)	
	(t km ⁻²)	Porcentaje (%)
VII	0.003	0.0004
VI	0.033	0.0040
V	0.302	0.0368
IV	1.916	0.2332
III	8.952	1.0896
II	122.227	14.8771
I	688.179	83.7629
Total	821.612	

Dentro de los productores, excluyendo el detrito, se destaca la contribución en biomasa del perifiton (74.3%) superando los aportes de las plantas acuáticas (17.9%) y del fitoplancton (7.3%).

Basado en conceptos desarrollados por teóricos ecologistas, en particular Ulanowicz (1986), Ecopath ofrece una serie de índices de flujo en la red. En la Tabla 33 se presenta el destino de los flujos de biomasa de acuerdo con las estadísticas básicas del SCA y se aprecia como la mayor cantidad de flujos se destinan en su orden, al consumo total (43.9%), a la respiración (25.8%), al detritus (24.6%) y a la exportación o captura (5.2%).

Tabla 33. Flujos de biomasa ($t\ km^{-2}\ año^{-1}$) en el Sistema Cenagoso de Ayapel

Tipo de flujos	Unidades $t\ km^{-2}\ año^{-1}$	Porcentaje (%)
Flujos Destinados al Consumo	27239.1	43.9
Flujos Destinados a las Capturas	3228.1	5.2
Flujos Destinados a la Respiración	15969.0	25.8
Flujos Destinados al Detritus	15262.4	24.6
Flujos Totales en el sistema (FTS)	61698.2	

La fracción de Flujos Totales reciclados, indicativo del estado de madurez o estabilidad del sistema, se cuantificó por intermedio del índice de ciclaje de Finn (ICF) obteniéndose un valor relativamente bajo (22.1%) contrario a valores altos que sugieren una estructura de ciclado relativamente simple propia de sistemas maduros o de sistemas con una alta capacidad para recobrase de las perturbaciones (Baird *et al.*, 1991; Baird & Ulanowicz, 1993).

9.6.8.2. Eficiencias de transferencia

La cantidad de interacciones tróficas que se presentan en un sistema se simplifican en una cadena lineal de transferencias tróficas, llamada espina de Lindeman, que revela la eficiencia con que el sistema está procesando el flujo en cuestión (Figura 39).

Además de los diferentes tipos de flujos, en la Figura 39 se muestran las tasas de eficiencia de transferencia entre los niveles tróficos discretos. El diagrama de flujo permite discriminar el Nivel Trófico I asignado por definición a los Productores Primarios (PP) donde se incluye el fitoplancton, el perifiton y las plantas acuáticas, y al Detritus (D), para evidenciar su papel como fuente de recursos en el modelo del SCA.

Las líneas que salen de las cajas hacia arriba, representan las capturas; las horizontales, los flujos entre los niveles y hacia abajo, los flujos destinados al

detritus. Las líneas cruzadas hacia abajo representan las pérdidas de flujo debido a la respiración. El total de rutas energéticas se concentró en cinco compartimientos.

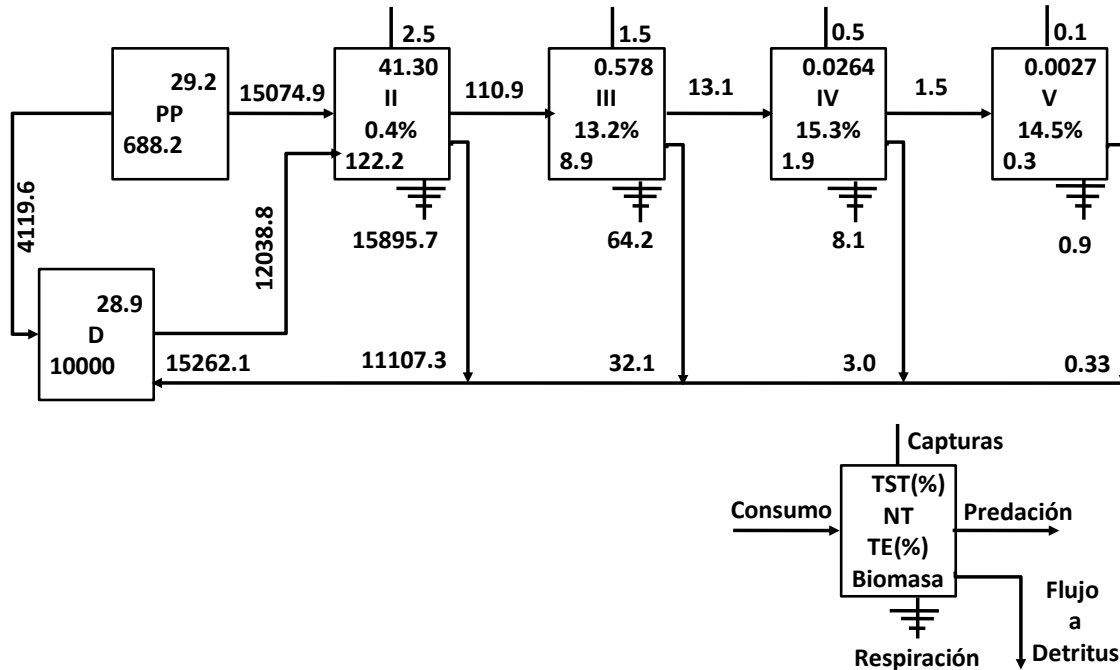


Figura 39. Diagrama de flujos simplificado por niveles tróficos discretos, evidenciando las magnitudes de los principales tipos de flujos de biomasa ($t\ km^{-2}\ año^{-1}$) en el Sistema Cenagoso de Ayapel. Los valores en porcentaje dentro del recuadro indican la eficiencia de transferencia por nivel trófico.

Además de los diferentes tipos de flujos, en la Figura 46 se muestran las tasas de eficiencia de transferencia entre los niveles tróficos discretos. El diagrama de flujo permite discriminar el Nivel Trófico I asignado por definición a los Productores Primarios (PP) donde se incluye el fitoplancton, el perifiton y las plantas acuáticas, y al Detritus (D), para evidenciar su papel como fuente de recursos en el modelo del SCA.

Las líneas que salen de las cajas hacia arriba, representan las capturas; las horizontales, los flujos entre los niveles y hacia abajo, los flujos destinados al detritus. Las líneas cruzadas hacia abajo representan las pérdidas de flujo debido a la respiración. El total de rutas energéticas se concentró en cinco compartimientos.

En tanto los resultados del análisis de la Espina de Lindeman evidencian como los flujos destinados al consumo, respiración, detritos y exportación (capturas) declinan a medida que se alcanzan los niveles tróficos superiores, las eficiencias tróficas, que generalmente disminuyen hacia estos niveles fueron más altas. Esta

característica, especialmente pronunciada en el Nivel Trófico IV (15.3%), podría significar que a pesar del pobre desempeño en la transferencia en los primeros traslados en el sistema (Nivel Trófico II = 0.4%), la entrega de recursos a los niveles tróficos superiores más altos es muy efectiva (Figura 39).

En tanto los aportes al detrito procedentes de los consumidores son 3.7 veces superiores a los los flujos que se generan a partir de los productores primarios, es importante destacar igualmente, como del 73.0% de los flujos destinados al detrito procedentes de los consumidores el zooplancton del Nivel Trófico II, aporta el 71.5% del total de los flujos destinados a este compartimento (Figura 39. Tabla 34).

Tabla 34. Participación de los grupos funcionales más representativos en aportes de flujos al detrito

Grupos funcionales	Flujos destinados al detrito	
	t km ⁻² año ⁻¹	Porcentaje (%)
Peces (39)	37.81	0.25
Insectos terrestres	30.37	0.20
Insectos acuáticos	16.15	0.11
Bentos	145.73	0.95
Zooplancton	10912.74	71.5
Fitoplancton	750.19	4.91
Perifiton	2043.97	13.39
Plantas acuáticas	1325.42	8.68
Total	15262.39	

En la Figura 39, se destaca igualmente, como de la cantidad de flujos generados para el consumo a partir de los productores (27113.8 t km⁻²), el 55.6 % proceden de los productores primarios, mientras que los flujos derivados del detrito representan sólo el 44.4% lo cual se traduce en un cociente Detritivoría: Herbivoría de 0.8:1.

Así mismo, el porcentaje de transferencia de los flujos totales (TST) fue elevado en el Nivel Trófico I (58.1 %), seguido por NT II (41.3%) mientras que la eficiencia trófica de transferencia para el sistema calculada como la media geométrica fue de 4.4%. Estos resultados evidencian como la producción secundaria, proveniente del detrito ligeramente inferior es relativamente pobre, lo cual sugiere que si bien el sistema depende de ambas fuentes para el sostenimiento de la red trófica, la producción primaria representada principalmente por el fitoplancton se constituye en el factor limitante para el Sistema no obstante las altas densidades reportadas por Jaramillo-Londoño (2011) quien considera que este grupo constituye una baja oferta ambiental para los niveles tróficos superiores.

9.6.8.3. Tamaño y desarrollo del sistema

La ascendencia (A), como medida del crecimiento (tamaño) y desarrollo (organización de los flujos) de las relaciones de la red trófica en el SCA correspondió al 31.2% de la capacidad de desarrollo o capacidad de carga del sistema ($C = 184705.9$ flowbits) y quedó constituida por los flujos internos que se dan entre los componentes bióticos del ecosistema (17.5 %), los flujos respiratorios (10.1%) y los flujos de exportación (3.5%). A su vez, la cantidad total de energía del sistema (C), indicador de hasta donde puede crecer el sistema, quedó conformada en un 73.4 % por los flujos internos (Tabla 35).

Tabla 35. Índices de información relativos a los flujos del Sistema Cenagoso de Ayapel. Los índices están en unidades de flowbits y en porcentajes.

Origen	Ascendencia		Overhead		Capacidad	
	(flowbits)	(%)	(flowbits)	(%)	(flowbits)	(%)
Flujos internos	32386.6	17.5	103120.7	55.8	135507.3	73.4
Exportación	6510.7	3.5	7316.5	4.0	13827.2	7.5
Respiración	18712.3	10.1	16620.6	9.0	35332.9	19.1
Totales	57632.9	31.2	127072.9	68.8	184705.9	100

El Overhead, conformado principalmente por los flujos internos (55.8%), representó el 68.8% de la capacidad del SCA para desarrollarse (madurar) y crecer (aumentar de tamaño) y del potencial de energía que reserva para enfrentar las perturbaciones externas a las que se encuentra sometido.

Por su parte, la resiliencia o capacidad del sistema para soportar impactos medida como el cociente Overhead/Capacidad correspondió al 68.8%, valor que podría considerarse moderado.

Así mismo, el grado de crecimiento, organización y desarrollo previsto para el SCA dado por la ascendencia relativa (A/C) fue del 31.2% en tanto la medida del estado de desarrollo de un sistema representada por la ascendencia interna normalizada o cociente de índices internos de A_i y C_i (A_i/C_i) fue 23.8%. Consecuente con lo planteado por Baird *et al.* (1981, 1991) y Ulanowicz & Mann (1981) citados por Baird & Ulanowicz (1993), este valor es propio de sistemas inestables, con bajo nivel de organización y sometidos a tensiones. De acuerdo con Baird *et al.* (1991) y Baird & Ulanowicz (1993), la pequeña diferencia entre estos valores ($A/C - A_i/C_i$) podrían indicar una dependencia menor o más débil del sistema con sistemas físicos y ecológicos adyacentes en este caso con el Río San Jorge.

Para conocer el aporte de cada grupo funcional a la estructura y al funcionamiento global del sistema se consideró la contribución porcentual de cada grupo a la ascendencia total y a los flujos.

En los resultados que se presentan en la Tabla 36 se puede observar la importancia del zooplancton y del detrito en el sistema, ya que estos grupos son los que mayor aportan en esta conformación; sin embargo, los grupos de perifiton y fitoplancton también tienen importantes contribuciones al desarrollo y crecimiento del sistema en tanto la Ascendencia y flujos totales. Estos resultados evidencian como el SCA es dominado energéticamente por niveles tróficos bajos.

Tabla 36. Aportación por grupo a la Ascendencia (A) total del ecosistema a la Información y a los flujos totales

Grupos funcionales	Ascendencia		Flujos Totales	
	(ton km ⁻² year ⁻¹ *bits)	(%)	(ton km ⁻² year ⁻¹ *bits)	(%)
Mamíferos	0.76	0.0013	0.33	0.00053
Aves	1.87	0.0032	0.94	0.00152
Reptiles	0.16	0.0003	0.08	0.00013
Otros Carnívoros	1.97	0.0034	0.62	0.00101
Otros Omnívoros	0.26	0.0005	0.10	0.00016
Otros Detritívoros	1.64	0.0028	1.15	0.00186
<i>Oreochromis niloticus</i>	54.73	0.0950	33.35	0.05381
<i>Plagioscion magdalenae</i>	10.38	0.0180	6.54	0.01055
<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>	8.41	0.0146	6.04	0.00974
<i>Prochilodus magdalenae</i>	116.81	0.2027	74.86	0.12078
<i>Triportheus magdalenae</i>	8.76	0.0152	3.98	0.00643
<i>Trichopodus pectoralis</i>	2.12	0.0037	0.82	0.00132
<i>Trachelyopterus insignis</i>	6.21	0.0108	1.78	0.00286
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	4.37	0.0076	1.12	0.00181
<i>Sorubim cuspicaudus</i>	1.08	0.0019	0.88	0.00142
<i>Saccoderma hastatus</i>	0.08	0.0001	0.02	0.00003
<i>Roeboides dayi</i>	4.00	0.0069	1.46	0.00235
<i>Rhamdia quelen</i>	0.38	0.0007	0.25	0.00041
<i>Poecilia caucana</i>	0.08	0.0001	0.02	0.00003

Tabla 36. Continuación. Aportación por grupo a la Ascendencia (A) total del ecosistema a la información y a los flujos totales.

Grupos funcionales	Ascendencia		Flujos Totales	
	(t.km ⁻² year ⁻¹ *bits)	(%)	(t.km ⁻² year ⁻¹ *bits)	(%)
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	0.34	0.0006	0.19	0.00031
<i>Pimelodus blochii</i>	1.85	0.0032	1.68	0.00271
<i>Leporinus striatus</i>	0.32	0.0006	0.24	0.00039
<i>Leporinus muyscorum</i>	6.40	0.0111	6.13	0.00990
<i>Hoplias malabaricus</i>	1.48	0.0026	1.44	0.00232
<i>Gilbertolus alatus</i>	1.44	0.0025	0.40	0.00065
<i>Geophagus steindachneri</i>	1.37	0.0024	0.37	0.00059
<i>Gasteropelecus maculatus</i>	0.09	0.0002	0.03	0.00004
<i>Eigenmannia virescens</i>	8.75	0.0152	3.03	0.00488
<i>Dasylicaria seminuda</i>	0.48	0.0008	0.43	0.00070
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	0.06	0.0001	0.05	0.00008
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	25.22	0.0438	10.73	0.01732
<i>Cynopotamus magdalenae</i>	0.67	0.0012	0.30	0.00049
<i>Ctenolucius hujeta</i>	0.10	0.0002	0.03	0.00004
<i>Centrochir crocodrili</i>	0.51	0.0009	0.48	0.00077
<i>Caquetaia kraussii</i>	2.80	0.0049	1.23	0.00198
<i>Bunocephalus colombianus</i>	0.16	0.0003	0.09	0.00015
<i>Astyanax fasciatus</i>	9.80	0.0170	2.84	0.00458
<i>Astyanax caucanus</i>	13.11	0.0227	4.94	0.00798
<i>Anchoa cf. trinitatus</i>	0.30	0.0005	0.20	0.00032
<i>Ageniosus pardalis</i>	0.92	0.0016	0.90	0.00146
<i>Andinoacara latifrons</i>	2.94	0.0051	0.86	0.00138
<i>Abramites eques</i>	3.82	0.0066	1.25	0.00202
Insectos Terrestres	202.42	0.3512	132.03	0.21303
Insectos Acuáticos	105.81	0.1836	58.12	0.09379
Bentos	486.02	0.8433	403.47	0.65102
Zooplankton	24547.70	42.5932	26750.00	43.16239
Perifiton	6419.09	11.1379	10219.84	16.49020
Fitoplancton	6011.21	10.4302	7501.90	12.10467
Plantas acuáticas	3031.66	5.2603	1472.69	2.37626
Detrito	16522.06	28.6677	15262.39	24.62659
Total	57632.93	31.2	61975.25	

9.6.8.4. Matriz de impacto trófico mixto

En el Anexo 9, donde se presentan los resultados de la matriz de impacto trófico mixto del modelo Ecopath para el SCA, se registran la magnitud y

frecuencia de los impactos tróficos (IT), los efectos de las capturas sobre los grupos y los impactos tróficos totales (ITT) para los grupos impactantes e impactados sin incluir las capturas. En las figuras 40, 41 y 42 se presentan los impactos tróficos mezclados para diez grupos funcionales de los 50 incluidos en el modelo, que se destacaron por la frecuencia e intensidad de sus impactos resultado de las interacciones tróficas que se dan dentro del SCA.

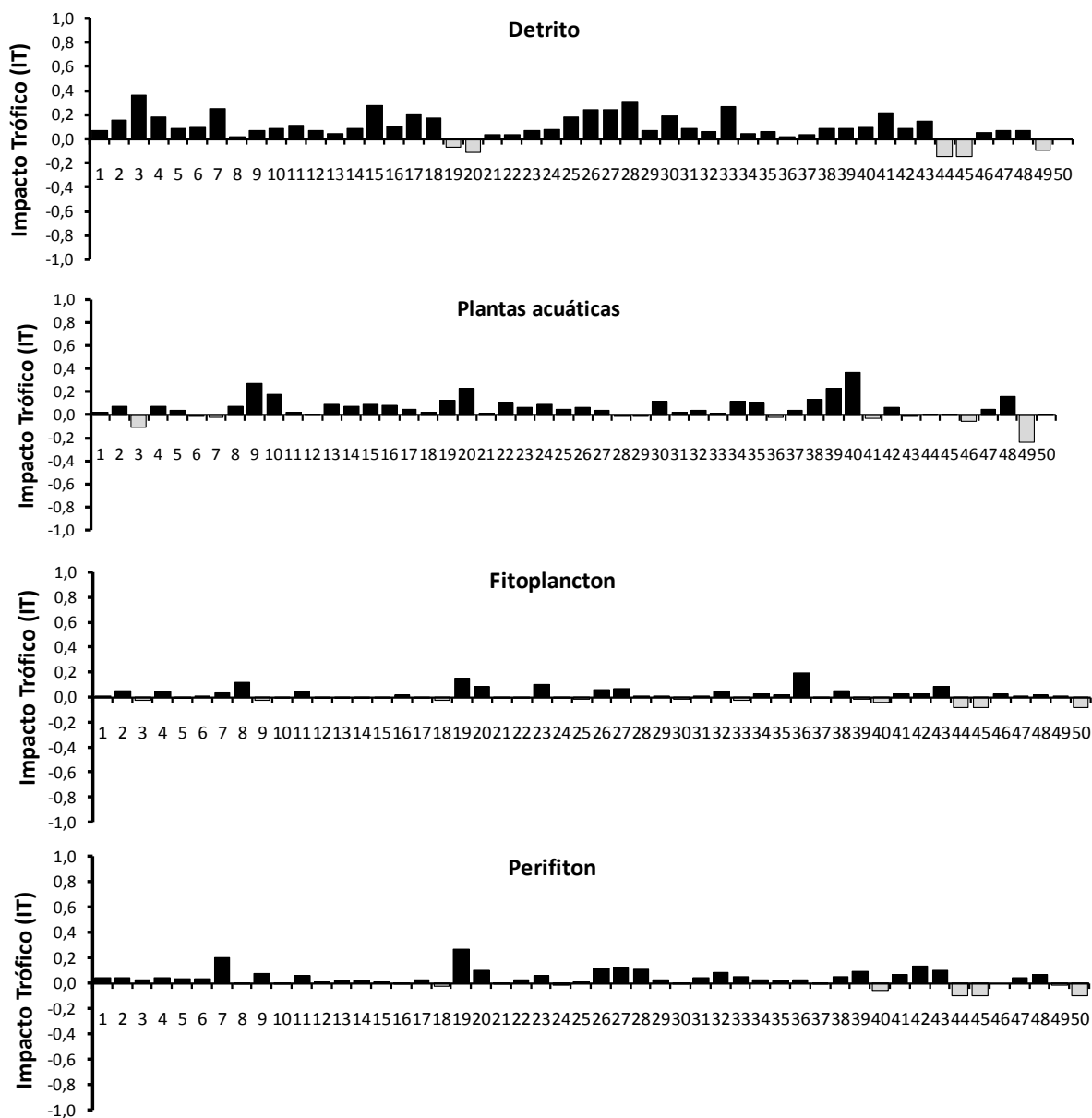


Figura 40. Impacto trófico mixto del modelo Ecopath para los productores (Nivel Trófico 1.0) en el Sistema cenagoso de Ayapel. Los efectos acumulativos, valores absolutos, de un incremento en el 10% de la biomasa del grupo impactante sobre todos los grupos impactados, ubicados sobre el eje X, están relacionados con una escala de -1 a +1, donde 0 indica que no hay impacto. Las barras oscuras hacia arriba indican un impacto positivo mientras las barras de color gris hacia abajo indican un impacto negativo. Los grupos están numerados en la Tabla 30.

Los resultados del incremento en la abundancia de los productores del sistema: detrito (grupo 50), plantas acuáticas (grupo 49), perifiton (grupo 45) y fitoplancton (grupo 44), se presentan en la Figura 40.

Se observa como un cambio pequeño en la biomasa del detrito podría generar un impacto positivo sobre la mayoría de los grupos incluyendo los grupos de peces y afectar negativamente los productores primarios (fitoplancton, IT = -0.15; perifiton, IT = -0.15; plantas acuáticas, IT = -0.10).

En el análisis de los impactos tróficos mixtos para los productores del SCA el detrito presentó una frecuencia de impactos positivos más alta (44) y de mayor magnitud (ITT = 4.85) sobre la mayoría de grupos del sistema, abarcando desde consumidores primarios hasta depredadores de niveles tróficos superiores.

El impacto (frecuencia y magnitud) de la variación de la biomasa del detrito en el sistema podría ser más importante comparado con el aumento de biomasa en los productores primarios.

Comparando el número de grupos impactados positivamente y la intensidad del impacto que podría presentarse al aumentar la biomasa de los productores primarios en un 10% (plantas acuáticas: 41 impactos, ITT = 2.98; fitoplancton: 31 impactos, ITT = 0.86; perifiton: 41 impactos, ITT= 1.90) con el incremento en la abundancia del detrito y del consiguiente efecto positivo fuerte sobre todos los niveles tróficos, se evidencia su importancia como una fuente importante de recursos para el Sistema especialmente sobre los grupos que utilizan este recurso (Tabla 37).

Tabla 37. Consumidores mayormente impactados por el detrito.

Número	Grupo	Impacto Trófico (IT)	Nivel Trófico (NT)
3	Otros Detritívoros	0.36	2.3
28	<i>Cyphocharax magdalenae</i>	0.32	2.2
15	<i>Rhamdia quelen</i>	0.30	3.0
33	<i>Bunocephalus colombianus</i>	0.27	2.7
7	<i>Prochilodus magdalenae</i>	0.25	2.1
26	<i>Dasylicaria seminuda</i>	0.24	2.1
27	<i>Dasylicaria filamentosa</i>	0.24	2.1
22	<i>Gilbertolus alatus</i>	0.22	3.1

Entre los consumidores primarios, el incremento del 10% en la biomasa del bentos (grupo 42, NT = 2.1), registraría, entre los consumidores primarios, una frecuencia y magnitud de impactos positivos muy alta (42 impactos positivos = 84%, ITT = 3.38) generando a su vez un impacto más fuerte sobre aquellos grupos que utilizan este recurso como una fuerte importante de alimento (i.e. S.

hastatus IT = 0.261, *E. virescens* IT = 0.205, *A. fasciatus* IT = 0.205 y *A. caucanus* IT = 0.205) (Figura 41)..

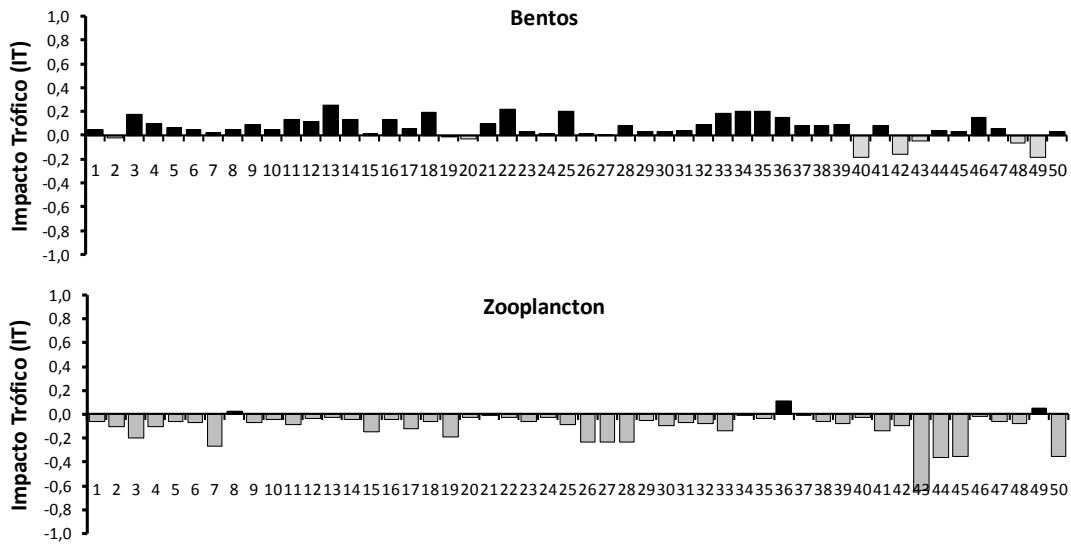


Figura 41. Impacto trófico mixto del modelo Ecotah para los consumidores primarios el bentos y el zooplancton en el Sistema cenagoso de Ayapel. Las barras oscuras hacia arriba indican un impacto positivo mientras las barras grises, hacia abajo, indican un impacto negativo. Los grupos están numerados en la Tabla 30.

Por su parte, con el aumento en la biomasa del zooplancton (grupo 43, NT = 2.0) 47 grupos (94%), en los que se incluyen desde productores hasta predadores tope, resultan impactados negativamente con una intensidad de impacto alta (ITT = -5.23) (Figura 66). Los impactos negativos generados por este recurso poco utilizado en el SCA, alcanzan valores altos en el fitoplancton (IT = -0.360), perifiton (IT = -0,355) y detritos (IT = -0,354) considerados estos últimos junto con las bacterias como sus principales fuentes de alimento según Jaramillo-Londoño (2011). Este efecto negativo sobre la base de la red trófica se refleja a su vez en un impacto negativo sobre especies ícticas que cuentan con estos recursos como parte importante de su dieta (i.e. Otros detritívoros IT = -0.200, *Prochilodus magdalenae* IT = -0,265, *Cyphocharax magdalenae* IT = -0,237).

El incremento en la biomasa del zooplancton afecta igualmente de forma positiva, depredadores como peces planctófagos que utilizan este recurso como fuente de alimento (i.e. *A. cf. trinitatus* IT = 0.115, *T. magdalenae* IT = 0,025, *Cyphocharax magdalenae* IT = -0,237).

Los impactos positivos generados por el incremento del zooplancton sobre *T. magdalenae* (grupo 8) y *A. cf trinitatis* (grupo 36) que utilizan este recurso como base de su dieta (IO = 0.15 y 0.18), contrastan con los impactos negativos sobre los grupos 7, 19, 26 y 27 de peces muy especializados y nivel trófico muy bajo (NT = 2.1) (*Prochilodus magdalenae*, IO = 0.09; *L. striatus*, IO = -0.10; *D. seminuda*, IO

= 0.08; *D. filamentosa*, IO = 0.08) con los que el zooplancton presenta índices de sobreposición de presas muy altos (0.96, 0.74, 0.95, 0.95) (Figura 41).

En la Figura 42 donde se presentan los impactos ocasionados por depredadores de niveles tróficos superiores, se observa como Otros carnívoros, *H. malabaricus* y *C. hujeta* de nivel trófico 3.6, se destacan por encima de *P. magdaleniatum* (NT = 3.5) más por la magnitud de sus impactos negativos sobre los grupos del sistema (ITT = -4.56, -2.53 y -2.25 vs ITT = -1.44) que por las frecuencias de sus impactos (IT = 19, 20 y 14 vs IT = 26) (Anexo 10).

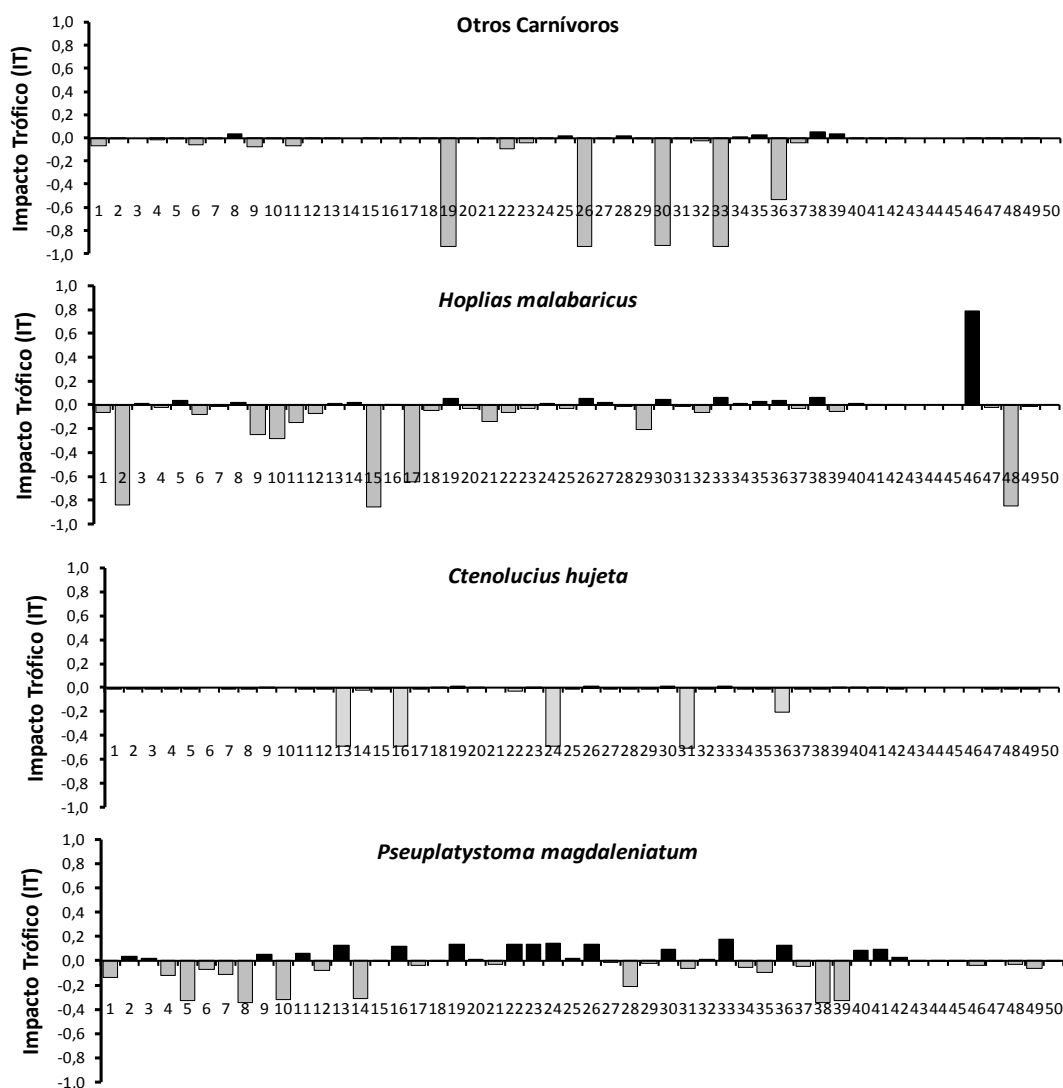


Figura 42. Impacto trófico mixto del modelo Ecopath para los depredadores del grupo de peces (NT = 3.6 y 3.5) presentes en el Sistema Cenagoso de Ayapel. Impacto trófico mixto del modelo Ecopath para los depredadores del grupo de peces (NT = 3.6 y 3.5) presentes en el Sistema Cenagoso de Ayapel. Las barras oscuras hacia arriba indican un impacto positivo mientras las barras grises, hacia abajo, indican un impacto negativo. Los grupos están numerados en la Tabla 30.

En la matriz de simulación se puede observar igualmente como dentro de los consumidores intermedios un incremento del 10% en la biomasa de *O. niloticus* (NT= 2.5) podría traducirse no sólo en un impacto positivo sobre los depredadores del sistema (grupos impactados: 1, 6, 12, 21, 29, 30, 37 y 47 y 48), excepto las aves (grupo 46), sino también en un impacto negativo sobre especies de valor comercial (grupos 3, 7, 17, 18, 20, 28 y 32) y sobre los grupos 14, 25, 28, 34 y 35 más representativos numéricamente en el sistema (75.2% del total de las capturas) (Anexo 11. Tabla 38).

Al comparar el efecto generado por el incremento de una pequeña fracción de la biomasa de *O. niloticus* con otros grupos impactantes del sistema como depredadores de niveles tróficos superiores (NT = 3.6, 3.5 y 3.4), se destaca el impacto que ejerce esta especie introducida en el SCA, toda vez que la cantidad de grupos que afecta negativamente (37) supera no sólo las frecuencias de impactos negativos ocasionadas por el aumento de la biomasa en los depredadores incluidos en el modelo cuyos impactos negativos varían entre 16 y 28, sino también en lo que respecta a la magnitud de dicho impacto en el sistema (ITT = -2.29) (Tabla 38).

El impacto ocasionado por la especie filtradora, *O. niloticus*, sobre todos los grupos funcionales del sistema además de ser muy similar al estimado para *C. hujeta* (grupo 30, ITT = -2.25) un depredador voraz del nivel trófico 3.6, se reduce en un 54.1% respecto al impacto negativo ocasionado por *H. malabaricus* (grupo 21, ITT = -3.53) y en un 97.4% al estimado para otros carnívoros (grupo 1, ITT = -4.55).

No obstante, es importante destacar como el impacto trófico negativo del grupo 4 en el SCA supera en un 37.1% el generado por *P. magdaleniatum*, bagre depredador de gran tamaño e importancia económica (grupo 6, NT = 3.5, ITT = -1.44), triplica el ocasionado por *S. cuspidatus* (grupo 12, NT = 3.4, ITT = -0.73) otro bagre con valor comercial, cuadruplica el de *A. pardalis* (grupo 37, NT = 3.4, ITT = -0.57) bagre carnívoro comercial y es aproximadamente once veces superior al ocasionado por *Cynopotamus magdalenae* (grupo 29, NT = 3.6, ITT = -0.22) carácido ictiófago explotado comercialmente en el SCA (Anexo 11. Anexo 9).

Con el análisis de impacto trófico se identificó igualmente el efecto de “cascada trófica” en el que un depredador impacta negativamente a otro beneficiando a la presa de este (impacto positivo directo). Un ejemplo de este efecto es el ejercido por *P. magdaleniatum* que impacta negativamente a *T. magdalenae* (IT = -0.35) al tiempo que genera un efecto positivo sobre los grupos de insectos acuáticos y terrestres (IT = 0.089 y 0.095) los cuales son utilizados como recurso alimentario por *T. magdalenae*.

Tabla 38. Impactos tróficos de *Oreochromis niloticus* (grupo impactante) sobre depredadores (IT), grupos con valor comercial y abundantes numéricamente (grupos impactados) y de estos como grupos impactantes en el sistema (ITT).

Grupos funcionales	Nivel Trófico (NT)	Carácter			Magnitud impactos tróficos		Impactos tróficos grupos impactantes		
		depredador	Valor comercial	Abundancia numérica	Grupos impactados (IT)	Grupos impactantes (ITT)	Positivo	Negativo	Sin impacto
1 Otros Carnívoros	3.6	X	X		0.123	-4.555	19	25	6
3 Otros Detritívoros	2.3		X		-0.040	-0.051	15	24	11
4 <i>Oreochromis niloticus</i>	2.5		X		-0.070	-2.292	13	37	0
6 <i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>	3.5	X	X		0.051	-1.439	26	24	0
7 <i>Prochilodus magdalenae</i>	2.1		X		-0.037	-0.862	18	32	0
12 <i>Sorubim cuspicaudus</i>	3.4	X	X		0.054	-0.727	18	28	4
14 <i>Roeboides dayi</i>	3.3		X	X	-0.097	-1.098	19	24	7
17 <i>Pimelodus groskopffi</i>	3.2		X		-0.08	-0.142	11	27	12
18 <i>Pimelodus blochii</i>	3.0		X		-0.071	-0.385	20	25	5
20 <i>Leporinus muyscorum</i>	2.2		X		-0.007	-0.880	19	27	4
21 <i>Hoplias malabaricus</i>	3.6	X	X		0.059	-3.526	20	26	4
25 <i>Eigenmannia virescens</i>	2.9			X	-0.083	-0.274	19	26	5
28 <i>Cyphocharax magdalenae</i>	2.2		X		-0.040	-0.258	19	31	0
29 <i>Cynopotamus magdalenae</i>	3.6	X	X		0.024	-0.215	23	20	7
30 <i>Ctenolucius hujeta</i>	3.6	X	X		0.035	-2.245	16	26	8
32 <i>Caquetaia kraussii</i>	3.0		X		-0.031	-0.396	20	26	4
34 <i>Astyanax fasciatus</i>	3.0			X	-0.097	-0.253	18	27	5
35 <i>Astyanax caucanus</i>	3.0			X	-0.112	-0.537	19	29	2
37 <i>Ageniosus pardalis</i>	3.4	X	X		0.064	-0.570	20	26	4
46 Aves	3.5	X			-0.051	-0.736	21	22	7
47 Reptiles	3.6	X			0.053	-1.039	15	16	19
48 Mamíferos	3.4	X			0.071	-0.545	21	24	5

Otro ejemplo de este efecto es el de *P. magdaleniatum* que al tiempo que impacta negativamente la especie *O. niloticus* (IT = -0.124) y ejerce un efecto positivo sobre los grupos de insectos acuáticos y terrestres que son impactados negativamente por *O. niloticus* (IT = -0.167 y -0.147).

Considerando la suma de impactos positivos y negativos ocasionados por los diferentes grupos del SCA (grupos impactantes) sobre cada grupo en particular (grupo impactado) se evidencia como mientras el impacto total sobre las capturas fue positivo (IT = 0.71) todos y cada uno de los grupos funcionales sin excepción recibieron un impacto negativo por parte de los demás grupos funcionales del sistema (Figura 43a).

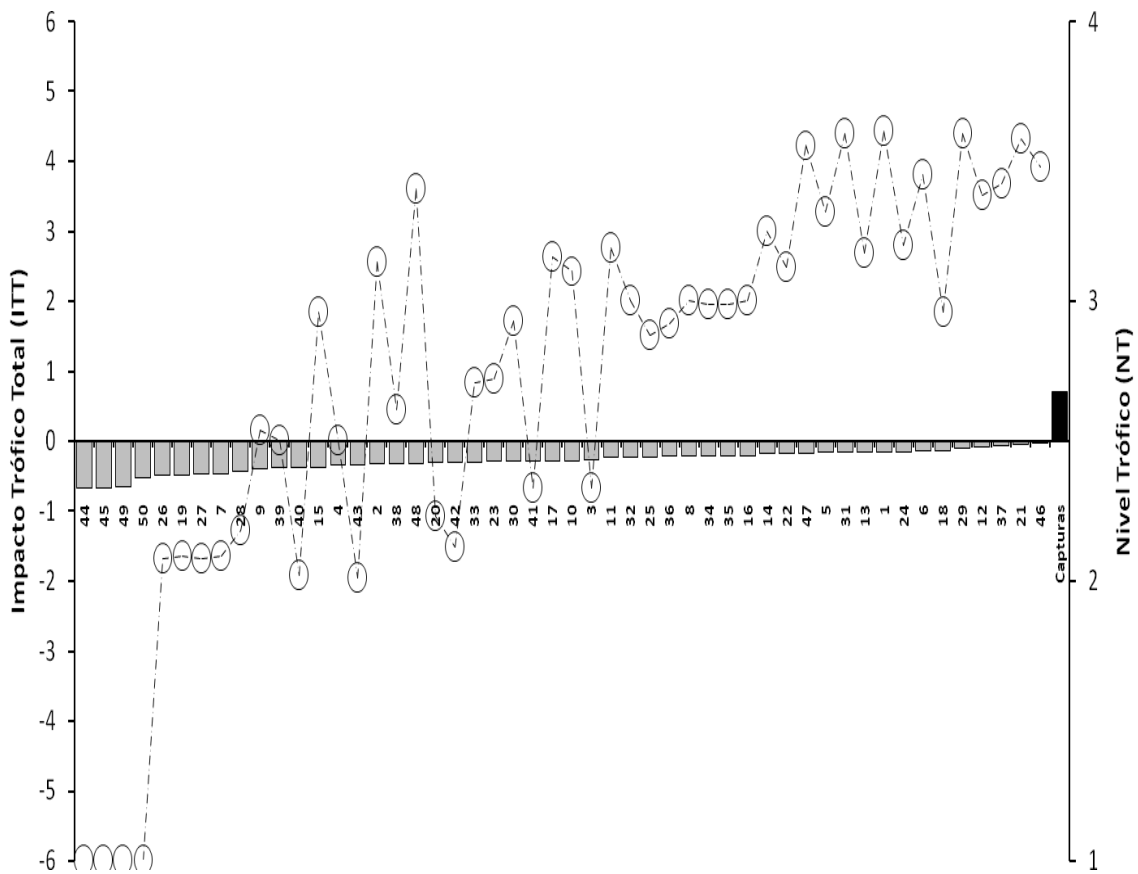


Figura 43a. Impacto Trófico Total (ITT) recibido por cada grupo funcional (grupo impactado) y las capturas en el Sistema Cenagoso de Ayapel por parte de los grupos funcionales restantes (grupos impactantes). Los círculos indican el nivel trófico de cada grupo impactado. Los grupos, están numerados en la Tabla 30.

Los grupos biológicos 7 y 28 representados por *Prochilodus magdalenae* y *Cyphocharax magdalenae* especies explotadas fuertemente por las pesquerías (20.2 y 16.2 % del total de las capturas en 2008-2009), tienen impactos negativos muy fuertes (-0.46 y -0.43) en el sistema junto con los grupos 44, 45, 49 y 50 que representan los productores: Fitoplancton (IT = -0.67), Perifiton (IT = -0.66), Plantas acuáticas (IT = -0.65) y Detrito (IT = -0.52).

A diferencia del grupo aves (46) en el que el impacto recibido tiende a neutralizarse debido a la similitud en la magnitud de los impactos positivos (1.51) y negativos (-1.54), la mayor presión sobre la biomasa de los grupos que reciben impactos mas fuertes, les representa muy probablemente un mayor costo para incrementar o estabilizar su biomasa en un ambiente poco favorable sometido a la perturbación periódica ocasionada por el ciclo hidrológico.

Los resultados del impacto trófico total (ITT) o suma de los impactos tróficos positivos y negativos que un grupo recibe de los demás grupos se muestran en la Figura 69. Al igual que en el caso anterior se evidencia una relación del impacto con el nivel trófico. Adicionalmente, se observa una mayor frecuencia e intensidad de los impactos negativos (40 impactos negativos \approx 80%, ITT = 31.02), en algunos casos de mayor magnitud que los impactos positivos (grupo 43= Zooplancton, grupo 1 = Otros carnívoros). En tanto los impactos positivos de menor frecuencia y magnitud (10 impactos positivos, ITT = 4.8), estos se generan desde la base de la red trófica (productores de grupos 44 = fitoplancton, 45 = perifiton, 49 = plantas acuáticas 50 = detrito) (Figura 43a).

Por su parte, al analizar el impacto trófico total que un grupo ejerce sobre los demás (Figura 43b) se observa como el detrito, que es aprovechado intensamente (EE = 0.76) por 44 de los grupos incluidos en el modelo (89.8%) exceptuando los productores primarios, fitoplancton y perifiton, los mamíferos (grupo 48) y los peces *L. striatus* (grupo 19) y *L. muyscorum* (grupo 20) (especies que incluyen el fitoplancton y perifiton como base de su dieta) es el grupo con un impacto positivo más fuerte en el sistema (ITT = 4.85) superando el ejercido por el bentos (grupo 42, ITT = 3.38, NT = 2.1) recurso menos utilizado en el sistema (EE = 0.38) si bien afecta positivamente el 84% de los grupos incluidos en el modelo (Figura 43b).

La suma del impacto trófico total (ITT) de cada grupo, en función con el nivel trófico que ocupan, muestra correlaciones altamente significativas. Una relación inversa en la depredación (grupos impactantes) ($r = -0.53$, $p = 0.0000$) y más alta y directa en las presas (grupos impactados) ($r = 0.90$, $p = 0.0000$) (Anexo 12).

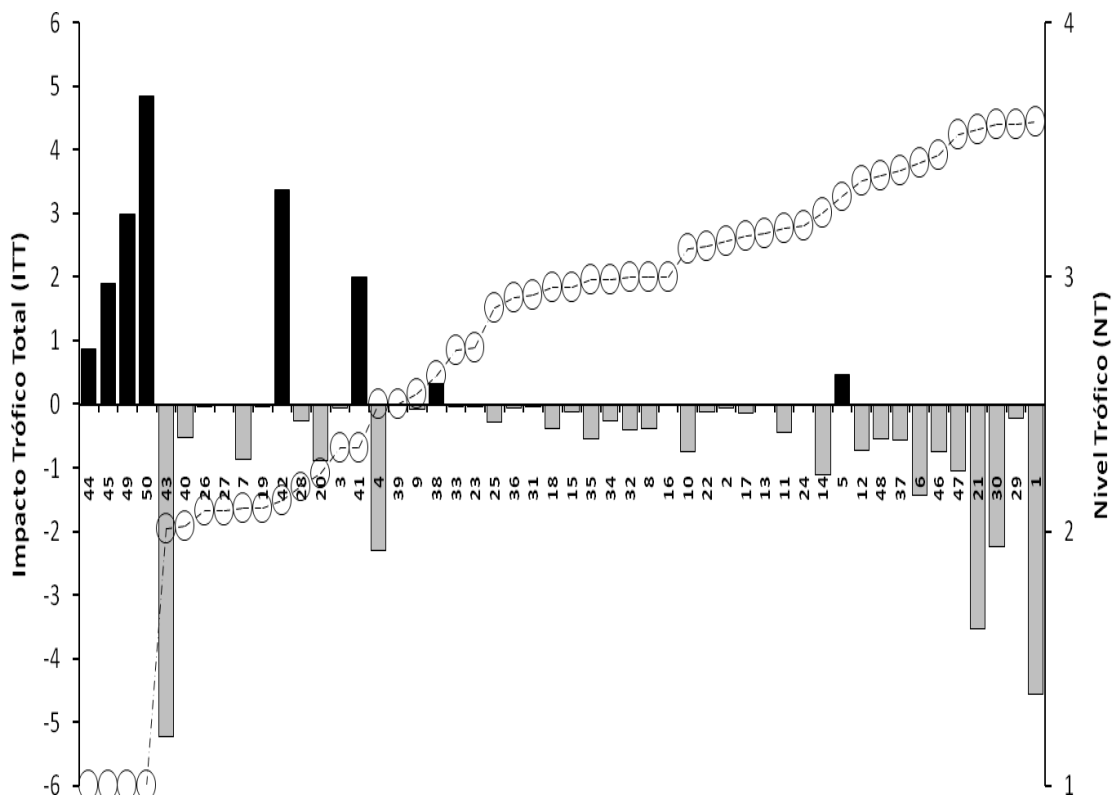


Figura 43b. Impacto trófico total (ITT) ejercido por cada grupo funcional (grupo impactante) en el Sistema Cenagoso de Ayapel sobre los grupos funcionales restantes (grupos impactados). Los círculos indican el nivel trófico de cada grupo impactante. Los grupos están numerados en la Tabla 30.

9.6.8.5. Índice de especies clave

Como síntesis de la importancia de cada componente sobre los demás, en la matriz de impacto trófico se calcularon los índices de especie clave para el sistema. En el modelo, los altos valores del índice de especie clave correspondieron a Otros carnívoros ($K_{si} = 0,29$; $NT = 3.6$) como el grupo depredador más alto seguido por *H. malabaricus* ($K_{si} = 0,206$; $NT = 3.6$), mamíferos ($K_{si} = -0,012$; $NT = 3.4$) *C. hujeta* ($K_{si} = -0,061$; $NT = 3.6$) y Detrito ($K_{si} = -0,062$; $NT = 1.0$) (Figura 44).

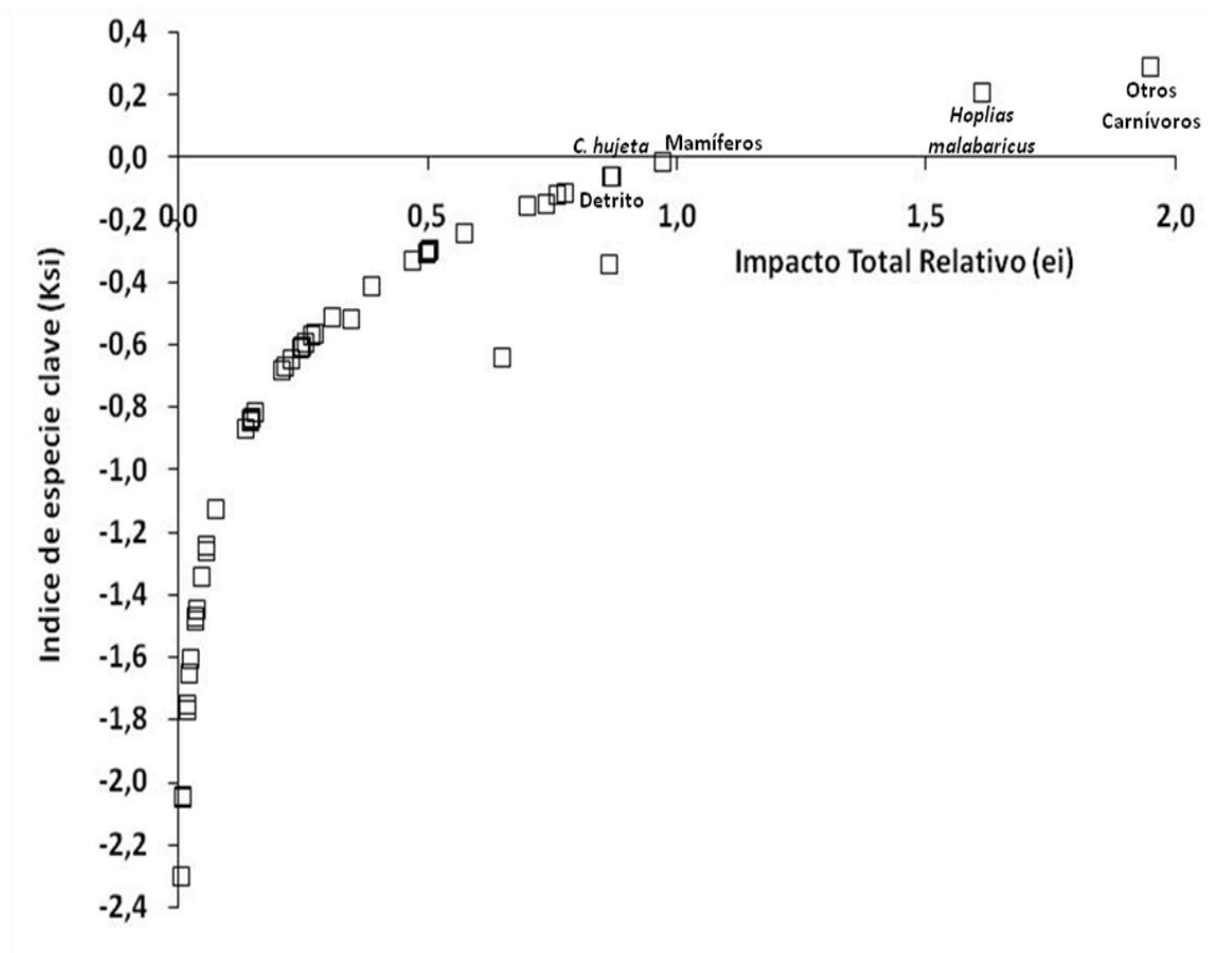


Figura 43. Índice de especies clave para el modelo del Sistema Cenagoso de Ayapel.
ei = ITR con relación a la biomasa total.

9.7. DISCUSIÓN

9.7.1. Aplicación del modelo

9.7.1.1. Datos de entrada

Los insumos que se generan mediante un modelo de balance de masas permiten caracterizar las propiedades estructurales funcionales y organizacionales de un sistema en un momento dado. No obstante, la calidad de los datos de entrada y las limitaciones asociadas con su cálculo son entre otros, factores que afectan la calidad del modelo.

El balance de masas, dado por la igualdad entre las entradas y salidas de materia o energía entre los componentes del ecosistema es uno de los principales

supuestos del enfoque Ecopath (Polovina 1984, Christensen & Pauly 1992a). Su cumplimiento, implica realizar ajustes graduales de acuerdo a criterios biológicos de cada grupo, a gran parte de la información original, principalmente en la matriz de dietas ya que son los que mayor incertidumbre contienen (Christensen *et al.*, 2005; Christensen & Walters, 2004).

La estrecha relación entre la incertidumbre de los resultados y salidas con los parámetros de entrada inherentes al modelo Ecopath para el SCA reflejada en un desbalance del modelo en términos de un exceso de consumo sobre la producción ($EE > 1$) requirió de ajustes en la matriz de dieta y en algunos parámetros de entrada para llegar al balance final.

Considerando las limitaciones en la obtención de información directa para la aplicación del modelo en el que la matriz de dieta se obtuvo a partir de información trófica de especies similares en ecosistemas comparables, los ajustes realizados en la proporción de las presas consumidas por los depredadores en la matriz de dietas hasta que lograr EE menores a 1 fueron necesarios.

Christensen *et al.* (2005) afirman que la información obtenida sobre la alimentación de los grupos funcionales es uno de los parámetros más importantes para la reconstrucción de la trama trófica del ecosistema y para entender su dinámica. Por tal motivo, los resultados se deben analizar considerando la incertidumbre en los datos y deberán ser confirmados o mejorados en la medida que se genere más información y de mejor calidad para el ecosistema orientada a completar y actualizar información básica de los principales grupos especialmente considerando estudios de contenido estomacal.

Una situación similar se presentó con algunos valores de entrada encontrados en la literatura especializada que se consideraron aceptables. Este fue el caso particular de los grupos funcionales de los mamíferos, aves piscívoras y reptiles introducidos en el modelo toda vez que su presencia en ambientes inundables tropicales afectan directa o indirectamente la red trófica posibilitando la coexistencia de muchas especies de presas y reduciendo una posible competición (Resende & Palmeira, 1999).

Adicionalmente, como resultado de limitaciones inherentes con el muestreo, evidentes en las diferencias entre los registros de desembarco y los valores de captura reportados para especies de valor económico, es probable que en la aplicación del modelo se haya presentado una subestimación de las biomásas ícticas toda vez que las capturas se realizaron sólo durante el día y en parches de vegetación acuática localizados en la zona litoral.

9.7.1.2. Consistencia y certidumbre

No obstante el desconocimiento de parámetros poblacionales y ecológicos en grupos de niveles tróficos superiores e inferiores de la red trófica y las limitaciones de la información relacionada con los parámetros de entrada, muchos de los cuales están basados en capturas locales temporales y en información publicada localmente, su calidad relativamente buena, se refleja en un índice de Pedigrí similar al registrado por Cruz-Escalona *et al.* (2007) para la Laguna Alvarado en el Golfo de México, y si bien es relativamente bajo (0.51) comparado con los modelos de Villanueva *et al.* (2006a, b) y Morais (2010), cae dentro del rango para validar un modelo en Ecopath (Christensen *et al.*, 2005). Esto es importante para la credibilidad del primer modelo construido para ambientes acuáticos continentales asociados a planos inundables de la región Caribe en la costa norte de Colombia.

9.7.1.3. Propiedades del ecosistema y sus componentes

Acorde con la congruencia existente entre los valores estimados para diversos atributos de las redes alimentarias, estimados con ayuda de modelos de balances de masas, con los conceptualizados en la teoría ecológica de Odum (1969) para caracterizar el desarrollo de un ecosistema en el tiempo (Christensen & Pauly, 1998), varios de estos atributos cuantificados para el modelo del SCA se pueden analizar para compararlos con otros modelos.

La producción primaria calculada con Ecopath para el SCA fue de 19193.44 t km⁻²·año⁻¹ excluyendo el detrito. Este valor, contrastante con los reportados por Morais (2010) en tres sistemas tropicales similares en el pantanal del sur en Brasil (entre 1226-2248 t·km⁻²·año⁻¹) y por Criales-Hernández *et al.* (2006) en un ecosistema de surgencia en el Caribe Colombiano (1248 t·km⁻²·año⁻¹), es inferior al valor obtenido por Lin *et al.* (1999) en una laguna costera tropical productiva en Taiwán (50591 t km⁻²·año⁻¹) y supera los registrados en áreas marinas muy productivas como los sistemas surgentes del norte de Chile (13452.84 t·km⁻²·año⁻¹) y del sur de Benguela (cerca de 12000 t km⁻²·año⁻¹) y el reportado para la laguna costera Nokoué altamente productiva (11826 t·km⁻²·año⁻¹) (Medina *et al.*, 2007; Shannon *et al.*, 2003; Villanueva *et al.*, 2006a).

Por su parte, los valores de productividad estimados por el modelo para los productores primarios: fitoplancton (7501.90 t km⁻² año⁻¹) y perifiton (10219.84 t km⁻² año⁻¹) fueron superiores a los valores hipotéticos propuestos por Aguirre & González (2011) (1495.82 y 8770.19 t km⁻² año⁻¹).

Una situación similar se presenta al comparar los valores de consumidores como el zooplancton (26750.00 vs 179.5 t km⁻² año⁻¹) y los grupos de las *Astyanax* spp (7.78 vs 10.85 t km⁻² año⁻¹) y los detritívoros *Prochilodus magdalenae* y *Cyphocharax magdalenae* (1052.41 vs 85.59 t km⁻² año⁻¹).

El valor resultante de la Producción neta del Sistema (PNS) para el SCA, inferior al reportado por Lin *et al.* (1999) (4775 t·km⁻²·año⁻¹), supera los registros obtenidos por Shannon *et al.* (2003), Criales-Hernández *et al.* (2006), Villanueva *et al.*, (2006a) y Morais (2010) (2559-1698 t·km⁻²·año⁻¹, 760 t·km⁻²·año⁻¹, 1327 t·km⁻²·año⁻¹, 100-135 t·km⁻²·año⁻¹). Este valor representa, según Odum (1983), la proporción de materia orgánica que es almacenada en el sistema o materia que no es utilizada por los heterótrofos. En este sentido, los valores obtenidos en este modelo indican que mientras el 44.4% de la materia se dedica al consumo el 24.6% fluye al detrito dentro del sistema. Lin *et al.* (1999) reportan una situación similar en la laguna Chikú, importante centro productivo del suroeste asiático (45% y 25.4%).

En cuanto a la energética del sistema, la relación entre la Producción Primaria Total y la Respiración Total es un cociente importante utilizado en la descripción de su madurez (Odum, 1969, 1971). En sistemas maduros donde la respiración aumenta más que la producción, el valor de la relación disminuye, la proporción *PP/R* tiende a uno y el sistema se vuelve más maduro (Odum, 1969).

En el presente estudio, se obtuvo una *PP/R* (1.206) que se encuentra dentro del rango de 0.8 a 3.2 reportado para ecosistemas acuáticos (Christensen & Pauly, 1992a,b). Dicho valor excede el límite de 1 propuesto por Odum (1969) para un sistema cercano a la madurez por lo que se podría asumir que el SCA está alcanzando un estado de madurez.

Este nivel de desarrollo, muy similar al que reportan Lin *et al.* (1999) para la laguna Chiku en Taiwán (1.1) y Villanueva *et al.* (2006a) para el lago Nokoué en la costa occidental africana (1.13) resulta menor al registrado en el embalse de Itaipú (6.3-6.8), el sistema pelágico del norte de Chile (3.17), el sistema surgente de la Guajira en Colombia (2.56) y los lagos africanos Ebrié (5.05) y Kivú (2.21) (Angelini *et al.*, 2006a; Criales-Hernández *et al.*, 2006; Medina *et al.*, 2007; Villanueva *et al.*, 2006a, 2008).

Si bien la inclusión de la Tilapia en el modelo podría contribuir a la madurez del sistema como reportan Fetahi *et al.* (2011), es importante mencionar que el valor estimado en la proporción *PP/R*, podría estar sobre estimado al no considerar dentro de los grupos funcionales organismos descomponedores como las bacterias y por ende el papel que cumplen estos microorganismos en el sistema pues al reutilizar parte del detrito que se exporta lo tornan disponible y por tanto se estaría induciendo una subestimación en la respiración (Christensen & Pauly, 1993).

De acuerdo con Villanueva *et al.* (2006a), la aproximación entre la respiración total del sistema y su producción total además de indicar un nivel cercano a un estado eutrófico, es una característica común en sistemas altamente contaminados. En tal sentido podría considerarse la posibilidad de que el valor estimado ($PP/R = 1.2$) sea un indicador de un nivel moderado de contaminación en el SCA toda vez que el ambiente acuático se encuentra sometido a descargas constantes y crecientes procedentes de actividades domésticas, agropecuarias, transporte y explotación aurífera (Aguilera, 2009; Rúa, 2009; CVS, 2007).

Otro de los atributos que se ha asumido como una medida de la madurez es la proporción entre la producción primaria y la biomasa total del sistema (PP/B) (Christensen, 1995). Esta razón, mayor en sistemas inmaduros, dado que tienen niveles bajos de biomasa con altas producciones, es menor en sistemas maduros, debido a que la biomasa es mayor y la producción disminuye (Odum, 1985, 1992).

El valor obtenido en este trabajo para la proporción PP/B (23.36), muy similar al registrado por Villanueva *et al.* (2006a) para el lago Nokoué (23.79) y por Lin *et al.*, (1999) para la laguna Chikú, está por arriba del reportado por Morais (2010) para los modelos de dos sistemas maduros localizados en el curso inferior del río Miranda, cuenca del río Paraguay en Brasil (11.73-10.45) y por debajo del reportado para dos sistemas menos maduros: el lago Ebrié (41.59) (Villanueva *et al.*, 2006a) y el lago Kivú (52.22) (Villanueva *et al.*, 2008).

Dado que la producción en el SCA fue 23 veces mayor que la biomasa y considerando el hecho señalado por Odum (1992) según el cual el valor de la relación PP/B disminuye conforme el ecosistema se desarrolla para llegar a la madurez, se puede inferir que el sistema se encuentra en desarrollo. De igual forma, el coeficiente positivo de la relación PP/B , sugiere una eficiencia de renovación alta donde los productores primarios (fitoplancton, perifiton y macrófitas) logran doblar su peso rápidamente.

Dentro de las tendencias generales propuestas por Odum (1969, 1992), para caracterizar los cambios en el funcionamiento de los ecosistemas a lo largo de la sucesión, se hace referencia a la disminución del cociente PP/B , resultado del incremento de la producción y la biomasa con tasas diferentes y al predominio de individuos de mayor tamaño en sistemas maduros como una manifestación de la relación de la masa de heterótrofos con la biomasa total del sistema.

Basados en la posibilidad de considerar, bajo la relación producción y biomasa, que la producción de un grupo en el sistema además de reflejar su nivel de desarrollo es específica a su tamaño, Christensen *et al.* (2005) proponen utilizar la relación inversa (B/P) para obtener un índice que permita representar el tamaño de los organismos en el sistema.

El valor B/P (0.043) indica que el SCA está constituido principalmente por grupos de tamaño pequeño, con ciclos de vida corto y rápido crecimiento, lo que

provoca que tengan una mayor tasa de producción respecto a su biomasa, lo cual de acuerdo con Odum (1985) es una característica de sistemas inmaduros. Con respecto a otros sistemas, el valor obtenido similar al del lago Nokoué (0.042), resultó menor que el calculado para dos sistemas maduros: el Brazo del muerto arriba y abajo (0.085-0.096), y mayor que el de sistemas inmaduros como el lago Kivú (0.019), el lago Ebrié (0.024) y el embalse Itaipú (0.035) (Angelini *et al.*, 2006a; Morais, 2010; Villanueva *et al.*, 2006a, 2008).

Una forma de estimar la fracción de la producción primaria utilizada en el ecosistema es a través de la eficiencia en el rendimiento bruto de la pesquería. Este indicador, medido como la proporción entre la captura y la producción primaria neta (Y/PP) tiene un promedio global de 0.02% característico de sistemas en que los stocks de peces se encuentran poco explotados o donde la pesquería se concentra sobre los depredadores superiores (Christensen *et al.*, 2005; Christensen & Pauly, 1992b). Adicionalmente, un bajo valor en el rendimiento bruto de la pesca es un indicador de cómo una alta cantidad de la producción primaria de un sistema no es bien utilizada para la pesca (Fetahi *et al.*, 2011).

Dicho valor, similar al obtenido en éste trabajo (0.0243%), sugiere un bajo aprovechamiento del recurso pesquero en el SCA igual al reportado por Fetahi *et al.* (2011) para el lago africano tropical profundo Hayq localizado a 2030 m.s.n.m (0.0475), en tanto resultó ser mucho menor comparado con valores estimados para dos lagunas costeras africanas: Ebrié y Nokoué (0.4226%-0.8625%), el lago Kivú (0.1445%), el sistema surgente de la Guajira en Colombia (0.11%), un ecosistema pelágico al norte de Chile (0.6765%) y una laguna costera tropical rasa altamente productiva del suroeste asiático en la que se capturan peces, se cultivan ostras y cosechan moluscos (1.8%) (Criales-Hernández *et al.*, 2006; Lin *et al.*, 1999; Medina *et al.*, 2007; Villanueva *et al.*, 2006a, 2008).

Los registros estadísticos presentados por el MADR-CCI (2008, 2010) muestran como en el período 2007-2009 la producción anual para el SCA alcanzó 363.03 t año⁻¹ (0.0309 t ha⁻¹). Estos valores podrían explicar la baja eficiencia de la captura calculada en el SCA si se considera que una alta eficiencia como la calculada por Villanueva *et al.* (2006a) para la laguna Nokoué, sistema costero tropical raso, es consistente con una producción anual igualmente alta (19.500 t año⁻¹, 1.5 t ha⁻¹). Muy probablemente, la carencia de información sobre los volúmenes reales de captura al subestimar los valores de biomasa de los peces capturados da lugar a una interpretación errónea de lo que realmente ocurre en un sistema que como el de Ayapel tradicionalmente sustenta una fuerte producción pesquera basada en la extracción artesanal de especies migradoras como *Prochilodus magdalenae* (CCI-RMD 2008, 2009, 2010). Resulta igualmente importante tener en consideración la presión depredadora ejercida por las aves

piscívoras que suelen alimentarse de altas biomásas de peces llegando incluso a duplicar las capturas pesqueras (Mavuti *et al.*, 1996).

Con respecto al nivel trófico medio de captura, el SCA presentó un valor intermedio (2.63) respecto a las lagunas costeras tropicales Ebrié y Nokoué (2.88-2.46) el cual podría obedecer a la importancia relativa de diferentes especies en las capturas entre las que se encuentra gran parte de los peces depredadores del ecosistema que a su vez influyen en la baja eficiencia bruta de la pesquería (Villanueva *et al.*, 2006a).

Un análisis de la composición específica de los recursos capturados en el SCA entre 2007-2009 evidencia un predominio en biomasa de especies con niveles tróficos muy bajos, representadas por *Prochilodus magdalenae*, *L. muyscorum* y *Cyphocharax magdalenae*, que contribuyen con el 52.4% de las capturas (Anexo 13). De acuerdo con Jarre-Teichmann (1998), la explotación de este tipo de peces podrían indicar un costo ecológico bajo para el SCA toda vez que la eficiencia en la transferencia trófica disminuye gradualmente hacia los niveles tróficos superiores debido al incremento en la tasa de respiración (Christensen & Pauly, 1993).

De otra parte y aun cuando el índice de conectancia parece no guardar una relación con la madurez del sistema este indicador puede ser usado como medida de la complejidad en la estructura de la trama alimenticia (Christensen, 1995; Christensen *et al.*, 2005).

Un sistema presentará un arreglo lineal si la conectancia es alta o en forma de red a medida que la conectancia disminuye. El índice obtenido (IC = 0.21) sugiere que la trama alimenticia en el SCA presenta un arreglo relativamente complejo. Considerando que éste índice depende del número de componentes que son incluidos para describir el ecosistema no resultaría práctico establecer comparaciones con otros sistemas a través de este índice (Pimm, 1982). Por tal motivo, se sugiere utilizar el índice de omnivoría, otro indicador que se encuentra relacionado con la complejidad de la trama trófica (Cabrera, 2005; Christensen & Pauly, 1993b; Manickchand-Heileman *et al.*, 2004).

El índice de omnivoría calculado para el SCA (0.23) muy similar al reportado por Fetahi *et al.* (2011) para el lago etíope Hayq (0.22) en el que se consideraron 15 grupos funcionales, refleja un amplio espectro de alimentos en la dieta de los grupos funcionales indicando un bajo número de especialistas en el sistema (12%). Ambos resultados fueron superiores a los obtenidos por Morais (2010) en tres modelos de lagunas tropicales marginales (IO = 0.169, 0.124 y 0.141) que incluyeron entre 39 y 40 grupos funcionales donde se estimaron igualmente índices de conectancia bajos (IC = 0.145, 0.150 y 0.164) que sugieren cierta simplificación de las cadenas alimentarias características de sistemas más

dependientes del detrito como fuente de energía como podría ser el caso en el SCA.

El índice de ciclaje de Finn (1976), definido como la fracción reciclada de los flujos totales del sistema, es otra medida para describir atributos de estructura de un ecosistema en donde un alto grado de reciclaje es un indicio de la madurez de un sistema y de la capacidad del mismo para recuperarse de perturbaciones temporales (Odum, 1969; Vasconcellos *et al.*, 1997). El alto valor registrado para el SCA (22.12% de los flujos totales), superior a los reportado por Morais (2010) para sistemas lagunares que también se encuentran expuestos al pulso de inundación (6.29; 5.29; 5.28) fue menor comparado con el registrado por Villanueva *et al.* (2006a) para el lago Nokoué (34.0%).

Al igual que el índice de ciclaje, la longitud media del camino para los flujos de energía de Finn es un indicador aceptable del tiempo de recuperación de un sistema mediante el desarrollo de rutas para conservar los nutrientes (Vasconcellos *et al.*, 1997). Su valor igualmente alto (3.2) indica que una pequeña porción de materia que es ciclada a través de la vía del detrito se retiene dentro del sistema por cierto período para ser consumida y transferida arriba de la red trófica lo que sugiere que el sistema puede recuperarse muy rápidamente frente a las perturbaciones ocasionadas por el pulso de inundación y mantener su estabilidad. Considerando el valor de la longitud media de ruta de flujos calculado para el SCA, este es ligeramente superior comparado con los reportados por Morais (2010) para tres sistemas marginales del pantanal de Mato Grosso (2.9; 2.8; 2.8) y en los que predomina la cadena alimentaria del detrito como fuente de energía. Una situación similar se presenta en el lago Nokoué, si bien en este sistema la longitud de ruta reportada por Villanueva *et al.* (2006a) fue muy superior (4.9). Además de corroborar la importancia de esta fuente alimentaria como recurso energético que desempeña un papel importante en la dieta de diferentes grupos en niveles tróficos superiores como afirman Villanueva *et al.* (2006a), los resultados señalados anteriormente coinciden con el planeamiento de Odum (1971) respecto a la existencia de las rutas de flujos de energía por la vía detrítica en casi todos los ecosistemas, pero en proporciones diferentes.

Es importante señalar como el valor de la longitud media del camino puede ser igualmente un indicador del estado de madurez del sistema. Si bien el valor obtenido en este modelo (3.2) es inferior al registrado por Gamito & Erzini (2005) para un sistema maduro como la laguna Ria Formosa en Portugal (4.63), supera los valores estimados por Morais (2010) (2.9, 2.8, 2.8) para tres sistemas maduros en el pantanal brasileiro lo que estaría sugiriendo que el SCA es un sistema maduro.

La red trófica del SCA está caracterizada por dos vías importantes: la cadena alimenticia basada en el pastoreo y la del detrito. Al parecer la oferta de recursos

alimentarios que contribuyen con el sostenimiento y desarrollo de la ictiofauna en el SCA, importante recurso biológico y pesquero, varía de acuerdo con la expansión y contracción del sistema en respuesta al pulso de inundación (Alvarez, 2009; Aguirre *et al.*, 2005; Gallo *et al.*, 2009; Hernández, 2006; Jaramillo-Londoño, 2011; Jiménez-Segura *et al.*, 2010; Marín, 2007; Poveda, 2007; Villabona, 2010; Winemiller, 2004).

Se podría asumir que durante el nivel de aguas en ascenso en el SCA se presente un predominio de la cadena del pastoreo toda vez que durante el período de inundación las especies omnívoras registran un crecimiento más rápido que las especies detritívoras el cual podría estar asociado con el incremento en la disponibilidad de recursos como afirma Bayley (1988). Al incremento en la oferta de fitoplancton que desencadenaría a su vez un rápido crecimiento del zooplancton se sumaría el crecimiento y desarrollo de comunidades perifíticas asociadas a las estructuras radicales y de soporte de la vegetación acuática que comienza a proliferar en la región litoral del SCA durante el período de inundación.

Al tiempo que la densidad de plancton se reduce ostensiblemente durante el nivel de aguas altas, la proliferación de la vegetación acuática conlleva a la conformación de extensos conglomerados de vegetación flotante que llegan a cubrir cerca del 40% del área de espejo de agua (Jaramillo-Londoño, 2011; Jiménez-Segura *et al.*, 2010; Villabona, 2010). En este sentido, se propiciaría un incremento en la oferta de recursos alimentarios aprovechados por el zooplancton, alevinos, ejemplares juveniles y ejemplares adultos de especies omnívoras y detritívoras que acceden a los macroinvertebrados y materia orgánica particulada que abundan en los sistemas radicales de *E. crassipes* y *E. azurea* y al perifiton que crece en las (Marín, 2007; Neiff *et al.*, 2009; Neiff & Carignan, 1997; Poi de Neiff *et al.*, 1994; Poi de Neiff & Neiff, 2006; Poveda, 2007). En consecuencia, durante el nivel de agua altas se se podría estar favoreciendo la participación de ambas cadenas alimentarias herbivoría y detritivoría en la dinámica trófica del sistema.

La exportación de los organismos planctónicos fuera del SCA durante el nivel de aguas en descenso como plantea Jaramillo-Londoño (2011) podría estar ocasionando una limitación de los recursos para las especies que explotan el fitoplancton e invertebrados terrestres como afirma Winemiller (2004). Considerando igualmente que durante este nivel de aguas las interacciones depredador-presa se incrementarían a favor de las especies piscívoras resultado de la reducción de los conglomerados de vegetación acuática, el detrito se constituye en el principal recurso alimentario toda vez que se su disponibilidad resulta favorecida por las grandes cantidades de detritus que se producirían a partir de la vegetación acuática que muere con la disminución en el nivel del agua como afirma Winemiller (2004). Por lo tanto, es probable que durante el período de

vaciado en la trama trófica del sistema se presente un predominio de la detritivoría sobre la herbivoría.

No obstante que el consumo de detrito por parte de los peces es mayor durante el nivel de aguas bajas como referencia Winemiller (2004) en habitats del plano inundable de los ríos Orinoco y Zambezi, los aportes al detrito resultantes de la muerte y decadencia de la vegetación acuática en el SCA se verían afectados ostensiblemente resultado de la notoria reducción en el área cubierta del espejo de agua (5%) señalada por Jiménez-Segura *et al.*, (2010). Ante la baja presencia de vegetación acuática y el incremento en la densidad del plancton y de peces de tamaño pequeño consecuencia de la contracción del sistema durante el nivel de aguas bajas, el fitoplancton pasaría a ser el productor mas importante en el sistema como señala Aguirre-Ramírez (en prensa) posibilitando por tanto el predominio de la cadena alimentaria basada en el pastoreo toda vez que su consumo afecta positivamente las especies planctófagas como afirman Jiménez-Segura *et al.* (2010).

Mientras para Jaramillo-Londoño (2011) los detritos y el bacterioplancton estarían desempeñando un papel primordial en el sostenimiento de la red alimentaria en la ciénaga de Ayapel, los flujos de masa calculados para el SCA considerando el nivel trófico agregado propuesto por Lindeman (1942), revelan la importancia de ambas rutas para los niveles tróficos superiores. Estos resultados concuerdan con el reconocimiento de los grupos de perifiton y detrito como fuentes de energía y nutrientes que además de desempeñar un papel importante en las redes alimentarias de los ambientes acuáticos contribuyen muy probablemente con la estabilidad y madurez del ecosistema (Bowen 1987, 1983; Esteves, 1998; Odum, 1973; Odum, 1969, 1973; Wetzel, 2001).

A diferencia del detrito, la contribución en biomasa desde los productores primarios a los consumidores fue ligeramente superior (55.6% vs 44.4%). Probablemente, el mayor aporte al flujo de biomasa de los productores hacia el nivel trófico II ($15074.7 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) estaría asociado con el perifiton toda vez que unido a su alto consumo ($EE = 0.8$) este representó el 62.2% de la biomasa de los productores y el 74.3% de la biomasa total en el sistema excluyendo el detrito.

El perifiton se destacó igualmente dentro de los productores, por sus aportes a los flujos totales al detrito (49.6%). No obstante, es importante resaltar como los aportes generados por la vegetación acuática equivalentes al 32.2% de los flujos totales al detrito casi duplican los generados por el fitoplancton (18.2%) recurso menos abundante dentro de los productores y en el sistema (7.3% y 4.4%) pero con un índice de consumo mayor ($EE = 0.9$). En este sentido, se podría sugerir que la importancia de la vegetación acuática como recurso alimentario en el SCA con una biomasa equivalente al 17.9% de la biomasa de los productores y 21.4% de la biomasa total en el sistema, estaría más relacionada con la magnitud

de sus flujos destinados al detrito y por el hecho de pasar de ser un recurso poco utilizado en el sistema ($EE = 0.10$) a ser parte de un recurso con mayor consumo ($EE = 0.79$).

Adicionalmente, el 99.8% de los flujos de biomasa destinados al detrito procedentes de los niveles tróficos I y II sugiere que el bucle microbiano, reconocido como una fuente importante de energía en ambientes marinos (Azam *et al*, 1983), se podría considerar que la cadena microbiana si bien no se modeló explícitamente está implícita dentro dentro de la dinámica del perifiton y el detrito como afirman Bowen (1987).

En este sentido, Aguirre-Ramírez (en prensa) plantea la posibilidad de que las bacterias, hongos y protistas asociados al detrito y material orgánico retenido en las raíces de vegetación acuática flotante desempeñan un papel importante en su descomposición y mineralización influyendo en la productividad del sistema la cual, además de presentar fuertes contrastes (hiperproductivo-oligoproductivo) estaría limitada entre otras razones por el corto período de retención hidráulica (HRT menor de 40 días) y los altos niveles de exportación de biomasa autotrófica al río San Jorge.

Si bien la mayor participación del perifiton se reflejó en una razón detritivoría:herbivoría de 0.8:1.0 no necesariamente implica que la cadena del pastoreo sea la vía dominante en el sistema como la registrada por Villanueva *et al*. (2006a) para la laguna Ebrié donde la proporción D:H de 0.4:1.0, indica un predominio notable de la herbivoría que permite sugerir al fitoplancton como la principal fuente de alimento para un sistema en cuyo modelo se incluyeron 42 grupos funcionales. Igualmente, la razón D:H resultó ser ligeramente superior al reportado por Fetahi *et al*. (2011) para el lago Hayq (0.9:1.0), un sistema en el que a pesar de las diferencias geográficas (altura sobre el nivel del mar), morfométricas (tamaño físico, profundidad) y de algunos atributos abióticos (temperatura, salinidad) las redes tróficas se basaron en las cadenas alimentarias de pastoreo y detrito.

Comparado con otros resultados, la razón detritivoría:herbivoría estimada para el SCA fue menor que la reportada por) para ambientes lagunares marginales sometidos al pulso de inundación (4.4:1.0; 1.8:1.0 y 1.8:1.0) en los que de acuerdo con el autor prevalece la cadena del detrito. Un resultado más contundente fue reportado por Villanueva *et al*. (2006a) para el lago Nokoué donde la dominancia de la vía del detrito, consistente con una alta proporción D:H (46.5:1.0) y atribuida por los autores a la degradación ambiental y al cambio de dieta de las especies carnívoras, se constituyó en la fuente de energía más importantante para en un ecosistema en cuyo modelo se incluyeron 31 grupos funcionales.

9.7.1.4. *Sobreposición de nicho*

La variación en la productividad del SCA como señala Aguirre-Ramírez (en prensa) podría estar favoreciendo la participación de las cadenas del perifiton y del detrito, en la estructuración de la red trófica en un sistema caracterizado por la presencia de especies ícticas que o bien se alimentan directamente de un recurso explotándolo como su principal fuente de alimento, i.e. especies detritívoras de las familias, Curimatidae, Prochilodontidae y Loricariidae, o bien al igual que otras especies, omnívoras por ejemplo, pueden adaptar su dieta recurriendo a otras fuentes pasar a alimentarse i.e. perifiton cuando sus alimentos preferidos disminuyan.

La disponibilidad de recursos tróficos asociados a la variabilidad temporal de la vegetación acuática en la zona litoral del SCA, producto de las perturbaciones naturales ocasionadas por el pulso de inundación, conllevaría muy probablemente a un aumento en la amplitud de la dieta de los peces que además de favorecer la coexistencia entre las especies les permitiría ser más tolerantes a la perturbaciones naturales al aprovechar la oferta variada de alimentos que se pudiera estar presentando durante los niveles de aguas en ascenso como el plancton y material orgánico alóctono, en aguas altas recursos alimentarios asociados a macrófitas como perifiton, macroinvertebrados acuáticos, en aguas en descenso como material orgánico autóctono y en aguas bajas como el plancton (Agostinho *et al.*, 2008; Mérona & Rankin de Mérona, 2004).

Mecanismos de alimentación por filtración o predación visual evidenciados por Attayde & Meneses (2008) en *O. niloticus*, son igualmente estrategias desarrolladas por algunas especies que les permite recurrir con éxito a una amplia variedad de recursos alimentarios.

Ostfeld & Keesing (2000) señalan que en sistemas caracterizados por presentar épocas de ascensos exagerados en los recursos y épocas de descensos bruscos en los mismos, la dinámica de sus comunidades se basan en la disponibilidad de estos recursos pulsátiles. Esta situación, evidente en las planicies de inundación tropicales sometidas a variaciones hidrológicas que afectan no solo la cantidad sino también la calidad de los alimentos, conlleva igualmente a una dinámica entre la disponibilidad de alimento y el espectro alimentario de los peces sujeta a los pulsos de inundación que permite a los peces aprovechar la abundancia de recursos alimentarios durante el período de inundación para aumentar sus reservas de grasa para sobrevivir durante las épocas de aguas bajas cuando se restringe la disponibilidad de alimentos (Ferreti *et al.*, 1996; Junk, 1980; Pasian *et al.*, 2006; Wootton, 1999)

Si bien los patrones de uso de las presas dependen de la disponibilidad del recurso en el ambiente y de los efectos indirectos con otras especies no se puede

desconocer el alto grado de oportunismo trófico exhibido por los peces de aguas dulces ni el incremento de la amplitud de la dieta durante la ontogenia de cada especie ni las características morfológicas internas y externas de los peces que les permite explotar efectivamente los recursos que el medio les provee (Abelha *et al.* 2001; Abelha & Goulart, 2004; Agostinho *et al.*, 2009; Hahn *et al.*, 1992, 1997, Hugueny & Pouilly, 1999; Motta *et al.*, 1995b; Wainwright, 1991, 1994; Wainwright & Richard, 1995)

En este sentido, gracias a sus características morfológicas el diseño corporal de los peces les brinda no solo la habilidad para cambiar de dieta sino también para habitar ambientes con estructuras complejas en los cuales puede maniobrar para depredar o evitar enemigos (Bohórquez, 2009; Delariva & Agostinho, 2001; Motta *et al.*, 1995a; Stewart *et al.*, 2002).

La variación temporal en tanto la presencia y extensión de parches de vegetación acuática en la zona litoral del SCA junto a la complejidad estructural y disponibilidad de recursos alimentarios y de hábitat, asociados a ellas favorecerían, muy probablemente, especies cuyo diseño morfológico les permitiría tener un buen desempeño en el uso de los recursos asociados a estos biotopos reflejándose en hábitos alimentarios generalistas y oportunistas así como en respuestas numéricas (éxito reproductivo) como en el caso de *E. virescens*, *A. caucanus*, *A. fasciatus* y *R. dayi*.

Si bien la sobreposición de nicho permitió evidenciar la diversidad funcional de los diferentes grupos y sus interacciones en el SCA, la determinación de numerosos pares de especies actuando como depredadores y presas de un mismo grupo, podría estar asociado muy probablemente más con la eficiencia de un organismo en el uso de varios recursos que con una posible restricción de los organismos que conforman el ensamblaje íctico que ocupa la vegetación acuática en la zona litoral del sistema, al no disponer de recursos ambientales (alimentos, hábitat) suficientes al ser explotados por otras especies (Fauth *et al.*, 1996; Nicolay & Winter, 2006).

Las divergencias en el desempeño alimentario entre algunas de las especies incluidas en el modelo del SCA, se podrían atribuir muy seguramente, a especializaciones relacionadas con caracteres morfológicos externos e internos del cuerpo de los peces como talla, boca, cabeza, branquiespinas, dientes y tracto digestivo entre otros, que permitirían que un número variado de especies explote con mayor éxito los recursos ambientales disponibles en estos biotopos como lo comprobaron Barón (2006) y Sánchez *et al.* (2003) al examinar las relaciones entre la morfología de diferentes especies ícticas y su desempeño alimentario en ambientes lóticos de las regiones de la Amazonía y llanos orientales de Colombia. Faye, *et al.* (2012) corroboraron igualmente la consistencia de las relaciones entre la morfología y ecología en ensamblajes de peces en sistemas estuarinos

tropicales concluyendo que el reparto de recursos entre los peces estaba bajo la influencia de sus atributos morfológicos.

Mientras la representación de la sobreposición de nicho de las especies registrada en este estudio contrastó con la clara diferenciación estimada por Villanueva *et al.* (2006a) para el lago Kivú, la dispersión de los puntos, mostrando una alta variabilidad en las interacciones tróficas en el modelo para las especies que actúan como presas y/o depredadores en el SCA, fue consistente con los resultados reportados por Morais (2010) en los modelos de tres lagos marginales de la cuenca hidrográfica del río Paraguay.

La alta diversidad de especies incluidas en el modelo del SCA (50 grupos) junto al agrupamiento excesivo y simplificado generado en la composición de la matriz de dieta podría propiciar una interferencia en los resultados incluso mayor a la registrada por Morais (2010) en modelos que incluyeron entre 39 y 40 grupos funcionales.

Los impactos tróficos positivos y significativos de los productores primarios sobre la mayoría de los grupos funcionales permitiría sugerir que el control de las comunidades en el SCA recae sobre estos grupos por lo que podrían estar ejerciendo un control bottom-up en la red trófica del SCA.

Igualmente, la matriz de impacto trófico destacó al detrito dentro de los productores al afectar un mayor número de grupos biológicos (89.9%) y ejercer un mayor impacto positivo sobre el sistema (4.85). Esta rutina también indicó que un incremento en su biomasa podría tener un impacto positivo moderado sobre las especies detritívoras de importancia económica que lo utilizan como recurso alimentario por lo que su captura por pesca también se podría incrementar.

Un comportamiento contrastante en la dinámica del ecosistema lo constituyó el efecto ejercido por depredadores del final de la cadena como otros carnívoros, *H. malabaricus*, *C. hujeta* o los mamíferos sobre otros grupos. Sus índices de especie clave ($K_{si} = 0.29, 0.21, -0.012$ y -0.061) y su efecto relativo con relación a la biomasa total ($e_i = 1.95, 1.61, 0.97, 0.67, 0.87$) superando los valores estimados para el detrito ($K_{si} = -0.062, e_i = 0.87$) evidenció igualmente el papel que cumplen en el sistema al ejercer un control top-down sobre la red trófica.

Estos resultados, evidenciando la importancia del detrito y algunos depredadores en el control de la red trófica del SCA indican la presencia de un control combinado en el sistema que descartaría la posibilidad de un control ejercido por niveles tróficos intermedios ocupados por peces pequeños que dominen en número y/o biomasa como se evidenciará más adelante al evaluar el impacto trófico e identificar las especies clave.

Una situación similar de control mixto es reportada por Morais (2010) para los modelos de tres sistemas lagunares tropicales asociados a un plano inundable en Brasil. Ambos resultados, consistentes con el planteamiento de Achá & Fontúrbel

(2003) de la necesidad de considerar ambas fuerzas para una mejor comprensión del sistema en estudio, difieren de los reportados por Manickchand-Heileman *et al.* (2004), Villanueva *et al.* (2008) y Fetahi *et al.* (2011) quienes si bien establecieron la existencia de un control top-down en el Golfo de Paria en Venezuela, el lago africano Kivú y el lago continental africano Hayq destacaron la importancia de las fuerzas *bottom up* en el control de sus redes tróficas dominadas por la vía detritívora.

Esta posición lógica, consistente con la supremacía de los productores primarios en el control de la comunidad argumentada por Hunter & Price (1992) cuando afirman que la remoción de los productores primarios a diferencia de los niveles tróficos superiores no deja sistema alguno y por Power (1992) al señalar que el control de una comunidad está en la base de la cadena trófica quedando por tanto implícita la predominancia del control bottom-up, se podría considerar al explicar la dinámica de las comunidades y poblaciones en el SCA.

Aun cuando no se podría afirmar cual es la fuerza de control predominante en el SCA considerando el hecho de que sólo un enfoque experimental, como proponen Pimm & Kitching (1988), determinaría en última instancia su valor real con todo y que en este se considerarían sólo parte de las interacciones y factores abióticos que regulan las comunidades.

Adicionalmente, al desacuerdo existente acerca del predominio de las fuerzas ascendentes o descendentes en las poblaciones y comunidades señalado por Hunter & Price (1992) habría que agregar el planteamiento radical de Ostfeld & Keesing (2000) según el cual las fluctuaciones temporales en ecosistemas donde las dinámicas de sus comunidades basadas en recursos que presentan épocas de ascensos exagerados y descensos bruscos denominados por ellos recursos pulsátiles, obedecen a muchos factores y difícilmente podrían ser explicados por los modelos *top-down* y *bottom-up*.

Una producción intermitente de recursos como ocurre en el SCA sometido al pulso de inundación podría según Ostfeld & Keesing (2000), cambiar drásticamente las interacciones que se producen entre los individuos en el tiempo, y darse un intercambio entre las fuerzas de control *top-down* y *bottom-up* en el sistema si bien, como señalan estos investigadores, no son las únicas fuerzas de control.

La alta eficiencia ecotrófica (EE) calculada para la mayoría de grupos funcionales sugiere una fuerte utilización de los grupos en el sistema y un uso eficiente de la producción secundaria por los predadores. Por el contrario, dentro de los consumidores primarios la eficiencia ecotrófica del zooplancton fue muy baja (EE = 0.055). Este resultado, además de reflejar un escaso consumo de este recurso, sugiere la existencia de un proceso de acumulación de energía la cual en

lugar de servir de 'enlace' directo a un nivel trófico más alto, es exportada al detrito como lo indica el hecho de que el 72.8% de los flujos que llegan a este compartimento proceden del nivel trófico II de los cuales el 98.2% se relaciona con el zooplancton.

Jaramillo-Londoño (2011) reporta un predominio, de las formas inmaduras de los copépodos en el ensamble zooplanctónico de la ciénaga de Ayapel favorecidas por la disponibilidad de detrito y bacterias su principal fuente de alimento. Además de considerar la depredación por invertebrados o peces, el autor atribuye el predominio de las formas más pequeñas de estos organismos que se reproducen continuamente durante todo el ciclo hidrológico, a una alta tasa de mortalidad durante las distintas etapas de su desarrollo larval y al corto tiempo de retención hidráulica en la ciénaga que incrementaría muy posiblemente la exportación de estos organismos fuera del sistema impidiéndoles completar su desarrollo.

La baja presión de pastoreo ejercida por el zooplancton como sugiere Jaramillo-Londoño (2011) al considerar la composición de los ensamblajes fitoplanctónicos y zooplanctónicos en la ciénaga de Ayapel, podría atribuirse a su baja representatividad consecuencia de la fuerte presión ejercida muy probablemente, por los estadios iniciales de los peces si bien estos no se discriminaron en el modelo.

El poco flujo de biomasa fitoplanctónica destinada al detrito, sólo el 4.9% de la biomasa total en el sistema, junto al predominio de las cianofíceas dentro de los grupos fitoplanctónicos reportado por Jaramillo-Londoño (2011) y atribuible según el mismo autor a su baja palatabilidad, podrían considerarse como un indicador de la fuerte presión que se ejerce sobre el fitoplancton reflejada en una alta eficiencia ecotrófica ($EE = 0.9$).

En este sentido, se podría sugerir que la importancia de la vegetación acuática como recurso alimentario en el SCA con una biomasa equivalente al 17.9% de la biomasa de los productores y 21.4% de la biomasa total en el sistema, estaría más relacionada con la magnitud de sus flujos destinados al detrito y por el hecho de pasar de ser un recurso poco utilizado en el sistema ($EE = 0.10$) a ser parte de un recurso con mayor consumo ($EE = 0.79$).

Mientras el 71.5% una parte importante de los flujos de biomasa del sistema destinados al detrito correspondieron al zooplancton la pequeña proporción destinada al consumo considerando su poca utilización, se tradujo en una baja eficiencia de transferencia (0.4%) que bien podría ser el reflejo de un sistema con una alta producción y una baja abundancia de organismos disponibles o al hecho de que las estimaciones de biomasa asumidas fueron posiblemente, muy bajas.

Con todo y los volúmenes de vegetación acuática que se exportan fuera del SCA durante el período de aguas en descenso, su bajo consumo ($EE = 1.0$)

sugiere la existencia de un proceso de acumulación de energía en el sistema toda vez que este grupo representa el 32.2% de los flujos de biomasa de los productores primarios destinados al detrito, uno de los recursos alimentarios más utilizados.

Aun cuando los valores de eficiencia en la transferencia de biomasa estimada para los niveles tróficos superiores (NT III a VII) mayores al 10%, denotan un buen acoplamiento entre las presas y sus depredadores como afirman Tsagarakis *et al.* (2010), esto no se reflejó en la eficiencia de transferencia calculada como la media geométrica para los niveles tróficos II a VII en el SCA (TE = 4.4 %).

Este valor, muy bajo comparado con el valor promedio del 10% estimado por Pauly & Christensen (1995) a partir del meta-análisis realizado a 50 modelos de ecosistemas marinos y estuarinos y con los valores de eficiencias de transferencia reportados por Morais (2010) para tres sistemas marginales del pantanal del Mato Grosso (Brazo Muerto Abajo = 9.2%, Bahía de Onca = 8.1% y Brazo muerto Arriba = 7.8%) y por Villanueva *et al.* (2008) en el lago Kivú (6.9%) es consistente con el comportamiento registrado para los sistemas de surgencia considerados como las áreas marinas más productivas y calificados al mismo tiempo como sistemas altamente ineficientes en la transferencia de energía dentro de la red trófica (Jarre-Teichmann, 1998; Tsagarakis *et al.*, 2010).

Sin embargo, la ineficiencia en la transferencia de energía en la cadena alimentaria estimada para el SCA donde se presenta una fuerte variación temporal en la productividad como afirma Aguirre-Ramírez (en prensa), contrasta con la alta eficiencia reportada por Tsagarakis *et al.* (2010) para un sistema oligotrófico como el mar Egeo (TE = 17.4%).

El bajo contenido de materia orgánica del detrito en el SCA reportado por Aguirre *et al.* (2005) y Rúa (2009) estaría favoreciendo su alta demanda en aras de satisfacer los requerimientos alimenticios básicos de los consumidores como plantean Bowen *et al.* (1995). En este sentido, la baja calidad nutricional del detrito junto a la escasa utilización del zooplancton contribuiría a explicar la poca contribución a la eficiencia de transferencia en el sistema. Este “cuello de botella” en los flujos a nivel del zooplancton, como lo definieron Shannon *et al.* (2003) para el sistema surgente de Benguela, se presenta igualmente en el sistema pelágico del norte de Chile, en la laguna Nokoué y en el lago Kivú (Medina *et al.*, 2007; Villanueva *et al.*, 2006a, 2008).

Si bien el incremento de las eficiencias de transferencia en los niveles tróficos superiores resultó inconsistente con el número de caminos puesto que se disminuiría la eficiencia como señalan Angelini & Agostinho (2005b), la alta riqueza de especies depredadoras de acuerdo con estos autores aumenta la redundancia dentro de los niveles tróficos superiores atenuando su dependencia de los niveles tróficos inferiores al tiempo que impide la disminución en la

eficiencia de la transferencia de un nivel trófico discreto a otro manteniendo las eficiencias de transferencia elevadas.

Una de las formas de medir el estado de madurez de un ecosistema es a través de la cuantificación de atributos como la Ascendencia y el Overhead, dos propiedades emergentes resultantes de los procesos auto reguladores que dependen de la interrelaciones que se dan entre los componentes bióticos en los sistemas y que guardan relación con sus flujos y su crecimiento (tamaño) (Angelini 2002). En un meta-análisis de 41 ecosistemas acuáticos, Christensen (1995) observó como el Overhead, contrario a la ascendencia, presentó una fuerte correlación positiva con la madurez y puede ser además un indicador de la estabilidad del sistema.

Los valores estimados para estos atributos en el SCA sugieren que el sistema presenta un nivel de crecimiento característico de sistemas en desarrollo o inmaduros con un *bajo nivel de organización* donde los niveles tróficos de la base de la red dominan energéticamente y con un grado de resiliencia y energía de reserva moderados que le permite enfrentar las perturbaciones externas.

Comparados con otros sistemas, los valores de estos atributos son muy similares a los reportados en el sistema surgente del norte de Benguela en la década de 1990 cuando por efecto del niño, el sistema presentó una resiliencia baja y redujo su estado de madurez (A = 31.7%, O = 68.3%) y para la laguna Alvarado, una de las lagunas más productivas del golfo de México, que presenta atributos propios tanto de ecosistemas poco maduros o en desarrollo como de sistemas maduros (A = 30.2%, O = 69.8%) (Cruz-Escalona *et al.*, 2007; Heymans *et al.*, 2004).

De otra parte, estos valores se ubican en un punto intermedio entre los registrados para sistemas inmaduros como la laguna costera Ebrié (A = 35.6%, O = 64.4%), sistemas relativamente maduros o cercanos a la madurez como el Golfo de Paria en Venezuela y el sistema surgente del norte de Benguela cuyas estructuras está desarrolladas casi en la misma proporción que la que tienen de reserva (A = 41.7%, O = 58.3%) o el embalse de Itaipú (A = 46.4%, O = 53.6%) y sistemas maduros como el sistema surgente del norte de Benguela (A = 24.1%, O = 71.9%), la laguna Ria Formosa en Portugal (O = 76.2%), la laguna Nokoué en África (A = 20.2%, O = 79.8%) y tres sistemas marginales en el Pantanal del Mato Grosso (A = varía entre 27.1 y 28.9%, O = varía entre 72.9 y 71.2%) (Gamito & Erzini, 2005; Manickchand-Heileman *et al.*, 2004; Heymans *et al.*, 2004; Morais, 2010; Villanueva *et al.*, 2006a).

10. CONSIDERACIONES FINALES

Con base en los resultados obtenidos en este estudio se pudo establecer que la fluctuación en el nivel del agua en el Sistema Cenagoso de Ayapel, ubicado en un plano de inundación tropical, consecuencia de la conexión de sistema con el río San Jorge y de los aportes captados por la cuenca propia del sistema, constituye un factor perturbador determinante en la dinámica del sistema que influye en la calidad ambiental del mismo evidenciada en la heterogeneidad temporal y espacial de las variables físicoquímicas evaluadas en los parches de vegetación acuática litoral del sistema y en la inestabilidad temporal en la estructura del ensamblaje íctico que habita y/o interactúa con este biotopo reflejada a su vez, en los cambios registrados durante los diferentes niveles de agua evaluados.

No obstante la inestabilidad espacial en las variables físicoquímicas evaluadas (temperatura del agua, conductividad eléctrica, pH y concentración de oxígeno), la homogeneidad espacial en la estructura del ensamblaje íctico que habita y/o interactúa con la vegetación acuática de la zona litoral del Sistema Cenagoso de Ayapel, reflejo de la estabilidad registrada en los diferentes sectores de muestreo de los descriptores estudiados (abundancia, biomasa, riqueza numérica de especies e índices de diversidad), permiten asumir que el sistema se comporta como un sistema único.

La tendencia a la similaridad del ensamblaje íctico en diferentes sectores del Sistema Cenagoso de Ayapel durante el nivel de aguas altas es consistente con los efectos de la inundación como un proceso que reduce la variabilidad espacial en los planos de inundación tropical.

La similaridad espacial en el Sistema Cenagoso de Ayapel en cuanto a la estructura del ensamblaje íctico, podría obedecer más al efecto estabilizador generado por la vegetación acuática, dada la disponibilidad de recursos presentes en estos habitats y que representan una ventaja para los peces, que a la posible influencia que pudieran ejercer las variables físicoquímicas evaluadas toda vez que no se evidenciaron efectos sobre los descriptores de la estructura del ensamblaje íctico evaluados.

Independientemente de la reducción notable del oxígeno disuelto, registrada en los parches litorales de vegetación acuática del SCA, esta variable parece no constituir un factor limitante para la ictiofauna que habita y o interactúa con estos biotopos toda vez que en estos habitats se presenta una alta diversidad de peces junto con la constancia exhibida por un alto número de especies, lo cual podría atribuirse muy posiblemente a las adaptaciones morfológicas y/o fisiológicas combinadas o no con respuestas etológicas, que presentan las diferentes especies permitiéndoles enfrentar con éxito las demandas de oxígeno.

Consecuente con la similaridad registrada en los diferentes sectores de muestreo en término de especies ícticas, se aplicó el primer modelo Ecopath para todo el Sistema Cenagoso de Ayapel ubicado en un plano de inundación del Caribe colombiano, mediante el cual fue posible describir desde un punto de vista holístico, la estructura e interacciones tróficas de las comunidades de este sistema.

Aun cuando los modelos de balance de masa no se ajustan fácilmente al papel de las fuerzas externas sobre la dinámica trófica de un sistema toda vez que generan una dificultad para determinar en qué medida un indicador responde a los impactos en presencia de fluctuaciones ambientales, el modelo propuesto para el SCA constituye una aproximación preliminar al conocimiento de cómo y cuanta materia y energía fluyen dentro del sistema a través de su red trófica en la que los peces desempeñan un papel importante en la transferencia hacia los niveles tróficos superiores y donde los consumidores de tercer orden en particular, evidencian una alta eficiencia de transferencia dentro del SCA atribuible muy posiblemente a un bajo costo energético unido al poco flujo de materia estimado desde este compartimento hacia el detrito.

Dentro de la complejidad estructural y funcional descrita a través del modelo Ecopath propuesto para el SCA, se destaca la elevada producción en el sistema representada en su mayoría por productores primarios y sustentada en las cadenas alimentarias del pastoreo y del detrito donde el fitoplancton, el perifiton y el detrito sobresalen como grupos funcionales bien utilizados en tanto el zooplancton, con aportes importantes en cuanto a los flujos de materia hacia el detrito, se destaca como el grupo menos utilizado en el sistema.

Considerando el modelo ecológico aplicado para el Sistema Cenagoso de Ayapel como una representación mínima de las principales interacciones tróficas y vías de energía que predominan en el sistema, se sugiere la existencia en el sistema de un control mixto o combinado en la dinámica trófica del sistema ejercido por algunos depredadores como otros carnívoros, *H. malabaricus*, mamíferos y *C. hujeta* (*top-down*) y por el detrito (*bottom-up*).

A partir del análisis de los atributos ecosistémicos estimados por el modelo Ecopath en este estudio para Sistema Cenagoso de Ayapel, se puede inferir que el sistema modelado presenta un grado de madurez y un nivel de crecimiento característico de un sistema que se encuentra en desarrollo con capacidad de crecimiento y con cierto nivel de estabilidad que le permiten soportar disturbios y recuperarse de las perturbaciones externas a que se encuentra sometido debido muy posiblemente a la abundancia de especies tolerantes que conllevarían muy posiblemente a un proceso de recuperación después de las perturbaciones.

REFERENCIAS

- Abelha, M. C. F., Agostinho, A. A., Goulart, E. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum*, 23(2):425-434.
- Abelha, M. C. F., Goulart, E. 2004. Oportunismo trófico de *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) (Osteichthyes, Cichlidae) no reservatório de Capivari, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum Biological Sciences*; 26(1): 37-45.
- Achá, D. C. & Fontúrbel, F. R. 2003. La diversidad de una comunidad, ¿está controlada por top-down, bottom-up o una combinación de estos? *La revista*, 13:1-15.
- Agostinho A. A., Gomes, L. C., Zalewski M. 2001. The importance of floodplains for the dynamics of fish communities of the upper river Paraná. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 1: 209-217.
- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Julio Jr., H. F. 2003. Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. Pp. 261-280. En Thomaz, S. M. & Bini, L. M. (Eds). 2003. *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. EDUEM, Maringá, Brasil. 341 p.
- Agostinho, C., Marques, E., Oliveira, R., Braz, P. 2009. Feeding ecology of *Pterodoras granulosus* (Siluriformes, Doradidae) in the Lajeado Reservoir, Tocantins, Brazil. *Iheringia, Sér. Zool.*, 99(3):301-306.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Baltar, L.S.M., Gomes, L. 2002. Influence of aquatic macrophytes on fish assemblages structure of the upper Paraná River floodplain (Brazil). Proceedings of the 11th EWRS International Symposium on Aquatic Weeds, Moliets et Maá (France). pp 69-72.
- Agostinho, A. A., Thomaz, S. M., Gomes, L. C., Baltar, S. L. S M. A. 2007. Influence of the macrophyte *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the Upper Paraná River floodplain (Brazil). *Aquat Ecol.*, 41:611–619.
- Aguilar-Cervantes, M. A., Alvarez-Solorzano, T. 1991. Notas sobre la dieta alimenticia del murciélago pescador *Noctilio leporinus* (Mammalia: Chiroptera). *An. Esc. Nal. Cienc. Biol.*, 35:123-137.
- Aguilera D., M. M. 2009. *Ciénaga de Ayapel: Riqueza en biodiversidad y recursos hídricos. Documento de trabajo sobre economía regional*. Banco de la República. Centro de Estudios Económicos Regionales (CEER). Cartagena de Indias. N° 112. Junio. 74 p.
- Aguilera D., M. M. 2011a. *La economía de las ciénagas del Caribe colombiano*. Colección de Economía Regional. Banco de la República. Bogotá. 201 p.

- Aguilera D., M. M.** 2011b. *Habitantes del agua: El complejo lagunar de la Ciénaga Grande de Santa Marta*. Banco de la República. Centro de Estudios Económicos Regionales (CEER). Documentos de trabajo sobre economía regional. Cartagena. N° 144. 59 p.
- Aguirre, N., & González, E.** 2011. *Redes tróficas y productividad en el sistema cenagoso de Ayapel, Colombia*. Texto de divulgación científica. Medellín, Colombia: Universidad de Medellín.
- Aguirre, N.; Palacio, J.; Flórez, M.; Wills, A.; Caicedo, O.; Jiménez, I.; Villegas, N., Grajales, H.; Palacio, C.; Toro, M., Vélez, J.** 2005: *Análisis de la relación río-ciénaga y su efecto sobre la producción pesquera en el sistema cenagoso de Ayapel, Colombia*. Informe Final COLCIENCIAS 1114-13-13962. Colombia: Universidad de Antioquia, Universidad Nacional de Colombia.
- Aguirre-Ramírez, N. J.** En prensa. *The Role of Protists on Primary Productivity of the Ayapel Swamp System in Córdoba*. Colombia.
- Ajiaco, R. E., Ramírez, H., Álvarez-León, R.** 2002. *Pseudoplatystoma magdaleniatum* pp.97101 En Mojica, J.I, C. Castellanos, S. Usma y R. Álvarez (Eds). Libro Rojo de peces dulceacuícolas de Colombia. La serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia; Ministerio de Medio Ambiente.
- Alencar, M. J.** 2001. *Estructura de comunidade de peixes em três lagoas marginais do Rio Paraná, no trecho entre os reservatórios de Jupia e Porto Primavera*. Tese Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais. Brasil: Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos.
- Allsteadt, J. & Vaughan, C.** 1994. Food habits of *Caiman crocodilus* in Caño Negro, Costa Rica. *Vida Silvestre. Neotropical*, 3: 24-29.
- Álvarez, J. C.** 2009. *Relación entre la producción primaria asociada al sistema radicular de Eichhornia azurea y el nivel del agua, en un sector litoral de la Ciénaga Paticos, Ayapel, Córdoba, Colombia*. Maestría en Ciencias Ambientales. Corporación Ambiental, Universidad de Antioquia.
- Álvarez-León, R.** 2002. *Plagioscion magdalenae* Pp: 146-147 En: Mojica, J.I, C. Castellanos, S. Usma y R. Álvarez (Eds). 2002. *Libro Rojo de peces dulceacuícolas de Colombia*. La serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente.
- Álvarez-León, R.** 2009. Importancia de los peces en la nutrición de la nutria gigante de río (*Pteronura brasiliensis*) (Carnivora: Mustelidae) en Colombia. *Revista Luna Azul*, 28: 8-14. Universidad de Caldas.

- Amestoy R., F. J.** 2001. *Hacia una cuantificación de estrés ecológico en el embalse de Rincón del Bonete (Uruguay)*. Tesis de Doctorado en Biología, Opción Zoología Montevideo: Universidad de la República, Facultad de Ciencias, Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)
- Anderlini, V. C. & Wear, R. G.** 1992. The effect of sewage and natural seasonal disturbances on benthic macrofaunal communities in Fitzroy Bay, Wellington, New Zealand. *Marine Pollution Bulletin*, 24: 21-26.
- Angelini, R.** 2002. Bases para a aplicação da teoria da informação em ecossistemas com ênfase à ascendência. *Acta Scientiarum. Maringá (PR)*, 24(2):275-283.
- Angelini, R., Aloísio, G, Carvalho, A.** 2010. Mixed food web control and stability in a Cerrado river (Brazil). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 5(3): 421-431.
- Angelini, R. & Agostinho, A. A.** 2005a. Parameter estimates for fishes of the Upper Paraná River floodplain and Itaipu Reservoir (Brazil). *NAGA, The WorldFish Center Quarterly, Manila*, 28:53-57.
- Angelini, R. & Agostinho, A. A.** 2005b. Food web model of the Upper River Floodplain: description and aggregation effects. *Ecological Modelling*, 181:109-121.
- Angelini, R., Agostinho, A. A., Gomes, L. C.** 2006a. Modelling energy flow in a large Neotropical reservoir: a tool do evaluate fishing and stability. *Neotrop. Ichthyol.*, 4(2):253-260.
- Angelini, R., Fabr e, N. N., Silva Jr., U. L.** 2006b. Trophic analysis and fishing simulation of the biggest Amazonian catfish. *African Journal of Agricultural Research*, 1:151-158.
- Angelini, R. & Gomes, L. C.** 2008. *Etapas da constru o de um modelo Ecopath Pp. 31-62. Em: O artesan o de ecossistemas: construindo modelos com dados*. Maring : Eduem.
- Anjos, M. B., De Oliveira, R. R., Zuanon, J.** 2008. Hypoxic environments as refuge against predatory fish in the Amazonian floodplains. *Braz. J. Biol.*, 68(1): 45-50.
- Arango R., A.** 2005. *Variaci n espacio-temporal de la comunidad de peces y su participaci n en la trama tr fica en la ci naga de Cachimbero, Magdalena, Medio, Colombia*. Medell n: Universidad de Antioquia, Instituto de Biolog a, Maestr a en Biolog a.
- Arango-Rojas, A., Jim nez-Segura, L. F., Palacio-Baena, J. A.** 2008. Variaci n espacio-temporal de la asociaci n de especies de peces en la laguna de Cachimbero, un humedal en la cuenca media del r o Magdalena, Colombia. *Actual. Biol.*, 30 (88): 163-173.

- Araujo-Lima, C. A. R. M.; Agostinho A., Fabr e, N.** 1995. Trophics aspects of fish communities in Brazilian rivers and reservoirs. En: Tundisi J.G.; Bicudo, C.E.M. & Matsumura Tundisi, T. (Ed.s), *Limnology in Brazil*, Brazilian Academy of Sciences, RJ, 105-136.
- Arias, P.** 1985. Las ci nagas en Colombia. *Revista Divulgaci n Pesquera Inderena*, 22: 39-70.
- Arias-Gonz lez, J. E., Nu nez-Lara, E., Gonz lez-Salas, C., Galzin, R.** 2004. Trophic models for investigation of fishing effect on coral reef ecosystems. *Ecological Modelling*, 172: 197-212.
- Ariza, L., N u ez, J., Ruiz, L., M endez. E.** 2012. Biodiversidad  ctica de praderas de pasto marino de la costa noroeste del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 60 (2): 635-648.
- 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. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 25(1):126-141.
- Asprilla, S., Ram rez, J. J., Rold n, G.** 1998. Caracterizaci n limnol gica preliminar de la ci naga de Jotaud  (Choc , Colombia). *Actualidades Biol gicas*, 20 (69): 87-107.
- Atencio G., V. J., Kerguel n, E., Rosado, R., Cura, E., Vallejo, A., Valderrama, M.** 2005. R gimen alimentario de siete especies  cticas en el embalse de la hidroel ctrica Urr  (C rdoba, Colombia). *Rev. MVZ C rdoba*, 10 (2): 614-622.
- Atencio-Garc a, V. J., Rosado, R., Cura, E., Valderrama, M., Vallejo, A., Kerguel n, E.** 2003. Determinaci n del r gimen alimentario de siete especies  cticas en el embalse de la Hidroel ctrica Urr  (C rdoba, Colombia.) Informe final. Monter a, Colombia: Convenio Universidad de C rdoba-Urr  SA-ESP... 70 p.
- Attayde, J. L. & Hansson, L. A.** 2001. Fish-mediated nutrient recycling and the trophic cascade in lakes. *Can J Fish Aquatic Sci*, 58, 1924-1931.
- Attayde, J. L. & Menezes, R. F.** 2008. Effects of fish biomass and planktivore type on plankton communities. *J Plankton Res*, 8: 885-892.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., Thingstad, F.** 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257-263.
- Azim, M. E., Milstein, A., Wahab, M. A., Verdegam, M. C. J.** 2003. Periphyton–water quality relationships in fertilized fishponds with artificial substrates. *Aquaculture*, 228: 169-187.

- Baginski, L. Jr., Florentino, A. C., Médice, I., Magno, J.; Mateus, L.** 2007. A dimensão espacial e temporal da diversidade de peixes da zona litoral vegetada de lagoas marginais da planície de inundação do rio Cuiabá, Pantanal, Brasil. *Biota Neotropica*, 7 (3): 233-238.
- Baird, D., Marais, J. F. K., Wooldridge, T.** 1981. The influence of a marina canal system on the ecology of the Kromme Estuary, St. Francis Bay. *S Afr J Zool* 16: 21-34.
- Baird, D., McGlade, J. M., Ulanowicz, R. E.** 1991. The comparative ecology of six marine ecosystems. *Phil Trans R Soc Lond B* 333: 15-29.
- Baird, D., Ulanowicz, R. E.** 1993. Comparative study on the trophic structure, cycling and ecosystem properties of four tidal estuaries. *Mar Ecol Prog Ser*, 99: 221–237.
- Balassa, G. C., Fugli, R., Hahn, N. S., Galina, A. B.** 2004. Dieta de espécies de Anostomidae (Teleostei, Characiformes) na área de influencia do reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil. *Iheringia Sér Zool*, 94(1): 77-82.
- Banquett-Cano C, Juris-Torregrosa GA, Olaya-Nieto CW, Segura-Guevara FF, Brú-Cordero SB, Tordecilla-Petro.** 2005. Hábitos alimenticios del Moncholo (*Hoplias malabaricus*) (Pisces: Erythrinidae), en la Ciénaga Grande de Loric, Sistema Río Sinú, Colombia. *Dahlia, Rev Asoc Colomb Ictiol*, 8: 79-88.
- Bardnt, G., Bohn, B., Köhler, E.** 1995. Biologische und chemische Gütebestimmung von Fließgewässern. 6 Auflage. Schriftenreihe der Vereinigung Deutscher Gewässerschutz e.V. (VDG), Band 53. Bonn. 91 seite. OJO ESTE ESS EL DEL OXIGENO
- Barón, B.** 2006. *Relaciones ecomorfológicas y de dieta en siete especies de peces (CHARACIDAE) en afluentes de la Quebrada Yahuaraca (Amazonia colombiana) capturados en un período de época seca.* Trabajo de grado optar al título de Biólogo. Bogotá: Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Ciencias.
- Barthem, R. & Goulding, M.** 1997. *The Catfish Connection. Ecology, Migration and Conservation of Amazon Predators.* Columbia University Press, New York.
- Bayley, P. B.** 1988. Accounting for effort when comparing tropical fisheries in lakes, river-floodplains and lagoons. *Limnol Oceanogr*, 33(4, part 2): 963-972.
- Bayley, P. B.** 1995. Understanding large river-floodplain ecosystems: significant economic advantages and increased biodiversity and stability would result from restoration of impaired systems. *Bioscience*, 45(3): 153-158.
- Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R.** 1997. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades.* Barcelona, España: Ediciones Omega.

- Benjumea, C. A.** 2008. Dinámica del nitrógeno y fósforo, y su relación con las condiciones ambientales en el sistema cenagoso de Ayapel, Córdoba, Colombia. Colombia: Universidad de Antioquia, Facultad de Ingeniería Maestría en Ingeniería, Área Ambiental.
- Bermúdez C., A. F.** 2008. Reproducción y hábitos alimenticios de una población de *Cyphocharax magdalenae* (Steindachner, 1878) (Pisces: Curimatidae), en la laguna de Cachimbero, Magdalena Medio, Río Magdalena, Colombia. Universidad de Antioquia, Instituto de Biología.
- Bernal, M.; Daza, J., Páez, V.** 2004. Ecología reproductiva y cacería de la tortuga *Trachemys scripta* (Testudinata: Emydidae), en el área de la Depresión Momposina, norte de Colombia. *Rev Biol Trop* 52(1): 229-238.
- Bervoets, L., Knaepkens, G., Eens, M., Blust, R.** 2005. Fish community responses to metal pollution. *Environmental Pollution*, 138: 338-349.
- Betz, O.** 2006. Ecomorphology: Integration of form, function, and ecology in the analysis of morphological structures. In: Proceedings of the German Society for General and Applied Entomology, 15: 409-416.
- Beukema, J. J.** 1988. An evaluation of the ABC-method (Abundance/ Biomass comparison) as applied to macrozoobenthic communities living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Marine Biology*, 99: 425-433.
- Bó, R. & Malvárez, A. I.** 1999. Las inundaciones y la biodiversidad en humedales. Un análisis del efecto de eventos extremos sobre la fauna silvestre. Pp: 151-172. Malvárez, M. I. (Ed) 1999. *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. UNESCO. Montevideo, Uruguay. pp. 151-175.
- Boer, W. F., & Prins, H. H. T.** 2002. The community structure of a tropical intertidal mudflat under human exploitation. *ICES Journal of Marine Science*, 59: 1237–1247.
- Bohórquez, J.** 2009. *Ecomorfología alimentaria de algunas especies de peces asociadas a fondos blandos*. Tesis maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos. México: Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas- CICIMAR.
- Bordignon, M.** 2006. Diet of the fishing bat *Noctilio leporinus* (Linnaeus) (Mammalia, Chiroptera) in a mangrove area of southern Brazil. *Rev Bras Zool*, 23(1): 256-260.
- Boror, E. T., E. W. Seabloom, J. B. Shurin, K. E. Anderson, C. A. Blanchette, B. Broitman, S. D. Cooper, Halpern, B. S.** 2005. What determines the strength of a trophic cascade? *Ecology*, 86:528-537.
- Bowen, S. H.** 1983. Detritivory in neotropical fish communities. *Environ Biol Fishes*, 9 (2): 137–144.

- Bowen, S. H.** 1987. Composition and nutritional value of detritus. In: Detritus and microbial ecology in aquaculture. ICLARM Conference Proceedings Volume 14. (Eds.) D.J.W. Moriarty & R.S.V.Pullins. Pp: 192-208. Centre for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Bowen, S. H., Lutz, E. V., Ahlgren, M. O.** 1995. Dietary protein as determinants of food quality: Trophic strategies compared. *Ecology*, 76: 1559 – 1565.
- Brendonck L., Maes J., Rommens W., Dekeza N., Nhiwatiwa T., Barson M., Callebaut V., Phiri C., Moreau K., Gratwicke B., Stevens M., Alyn N., Holsters E., Ollevier F., Marshall B.** 2003. The impact of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in a eutrophic subtropical impoundment (Lake Chivero, Zimbabwe). II. Species diversity. *Arch Hydrobiologie*, 158: 389-405.
- Britski, H. A., Silimon, K. Z. S., Lopes, B. S.** 1999. *Peixes do Pantanal: manual de identificação*. Brasília: EMBRAPA.
- Buitrago, U.** 2002. Sorubim cuspicaudus Pp:129-131 En: Mojica, J.I, C. Castellanos, S. Usma y R. Álvarez (Eds). 2002. *Libro Rojo de peces dulceacuícolas de Colombia. La serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia*. Bogotá, Colombia: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente.
- Bulla, C. K., Gomes, L. C., Miranda, L. E., Agostinho, A. A.** 2011. The ichthyofauna of drifting macrophyte mats in the Ivinhema River, upper Paraná River basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 9(2):403-409.
- Burns, T. P.** 1989. Lindeman's contradiction and the trophic structure of ecosystems. *Ecology*, 70(5):1355-1362.
- Cabrera, E.** 2005. *Estructura trófica y flujos de energía en el ecosistema de la plataforma continental de Tabasco, México*. México: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur, Maestría en Ciencias Marinas.
- Cala, P. & Bernal, G.** 1997. Ecología y adaptaciones de la tilapia nilotica (*Oreochromis niloticus*) en ambientes naturales -caso embalse de Betania y Ciénaga de Chilloa, sistema del Río Magdalena, Colombia. *DAHLIA Rev Asoc Colomb Ictiol*, (1997) 2: 3-29.
- Canales, C. & Arana, P.** 2010. Estandarización de la captura por área barrida (CPUA) en cruceros de evaluación directa de camarón nailon (*Heterocarpus reedi*) (1998-2006). *Lat Am J Aquat Res*, 38(3): 387-402.
- Cancino, C. & Burgos, F.** 2009. Consideraciones ecomorfológicas del mecanismo de captura de presas en *Xiphias gladius* (Linnaeus, 1758). *Lat Am J Aquat Res*, 37(1): 17-28.

- Caraballo G, P.** 2009. Efecto de tilapia *Oreochromis niloticus* sobre la producción pesquera del embalse el Guájaro Atlántico – Colombia. *Rev MVZ Córdoba* 14(3):1796-1802
- Carolsfeld J, Harvey B, Ross C, Baer A. (Eds).** 2003. *Migratory Fishes of South America*. Victoria, Canadá: World Fisheries Trust.
- Carvalho, P., Bini, L. M., Thomaz, S. M., Oliveira, L. G., Robertson, B., Tavecchio, W. L. G., Darwisch, A. J.** 2001. Comparative limnology of South-American lakes and lagoons. *Acta Scientiarum*, 23: 265–273.
- Casatti, L. J., Langeani, F., Silva, A. M., Ferreira, C. P.** 2006. Effects of physical habitat degradation on the stream fish assemblage structure in a pasture region. *Environmental Management*, 38(1): 974-482.
- Casatti, L.; Mendes, H. F., Ferreira, K. M.** 2003. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema River, Southeastern Brazil. *Braz J Biol*, 63(2): 213-222.
- Castaño Mora, O. V.** 1997. Status of the tortoises and freshwater turtles of Colombia. Pp. 302-306. In: van Abemba J (Ed). *Proceedings: Conservation, Restoration, and Management of Tortoises and Turtles. An International Conference*. Nueva York: New York Turtle and Tortoise Society.
- Castelblanco, D. N., Gómez, C., I., Bermúdez, A. L.** 2005. Ecología y conservación del manatí antillano *Trichechus manatus manatus* en la zona comprendida entre Puerto Carreño, Colombia y Puerto Ayacucho, Venezuela. Informe final 2004-2005. *Sirenian International*.
- Castillo-Rivera, M., Zárate, R., Sanvicente-Añorve, L.** 2003. Patrones de la diversidad de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. *Hidrobiológica*, 13 (4): 289-298.
- Chalarca R., D. A.** 2008. Presencia, transporte y destino de las bacterias fecales en la Ciénaga de Ayapel, Córdoba, Colombia. Colombia: Facultad de Ingeniería, Universidad de Antioquia, Maestría en Ingeniería, Área Ambiental,
- Chapman, L. J., Kaufman, L. S., Chapman, C. A., McKenzie, F. E.** 1995. Hypoxia tolerance in twelve species of east African cichlids: potencial for low oxygen refugia in Lake Victoria. *Conservation Biology*, 9(5): 1274-1287.
- Christensen, V.** 1995. Ecosystem maturity - towards quantification. *Ecological Modelling*, 77: 3-32.
- Christensen V. & Pauly, D.** 1998. Changes in models of aquatic ecosystems approaching carrying capacity. *Ecological Applications*, 8(1) Supplement. S104-S109 p.

- Christensen, V. & Pauly, D.** 1992a. ECOPATH II - A software for balancing steady state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61:169-185.
- Christensen, V. & Pauly, D.** 1992b. A Guide to the ECOPATH II Program (Version 2.1) ICLARM Software 6. 72 pp.
- Christensen, V. & Pauly, D.** 1993. Flow characteristics of aquatic ecosystems. Pp: 338–352. In: Christensen, V. & Pauly, D. Eds. *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. ICLARM Conference Proceedings, 26, 390 pp.
- Christensen, V. & Pauly, D.** 1995. Fish production, catches and the carrying capacity of the world oceans. *Naga*, 18 (3): 34–40.
- Christensen, V. & Walters, C. J.** 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 172: 109-139.
- Christensen, V., Walters, C. J., Pauly, D.** 2000. *Ecopath with Ecosim: a user's guide*. October 2000 edition. Vancouver, Canada: Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada and ICLARM, Penang, Malaysia.
- Christensen, V., Walters, C. J., Pauly, D.** 2005. *Ecopath with Ecosim: a User's Guide*. Fisheries Center, University of British Columbia/ICLARM, Vancouver, Canada. 154 pp.
- Christensen, V., Walters, C. J., Pauly, D., Forrest, R.** 2008. *Ecopath with Ecosim version 6. User's Guide. Lenfest Ocean Futures Project*. 235 pp.
- Clarke, K. R.** 1990. Comparisons of dominance curves. *J Exp Mar Biol Ecol* 138: 143-157.
- Clarke K. R. & Warwick R. M.** 1994. *Change in marine communities. An approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth Marine laboratory U.K. Natural Environment Research Council, U.K. 144 pp.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M.** 2001. *Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition*. PRIMER-E: Plymouth.
- Coeck, J., Vandelannoote, A., Yseboodt, R., Verheyen, R. F.** 1993. Use of the abundance/biomass method for comparison of fish communities in regulated and unregulated lowland rivers in Belgium. Regulated *Rivers: Research & Management*, 8: 73-82.
- Correa, E. F.** 2005. *Hábitos alimenticios del Barbul (Pimelodus clarias f.c. Bloch, 1785) en el Río Sinú, Colombia*. Trabajo de pregrado. Programa de Acuicultura, Departamento de Ciencias Acuícolas, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad de Córdoba. Lórica, Colombia.

- Correa Galván, O, Esquivel, F., Olaya, C. W., Segura, F. F., Brú, S. B., Tordecilla, G.** 2005. *Ecología trófica del Barbul (Pimelodus clarias f.c., 1785) en el Río Sinú, Colombia*. XL Congreso Nacional de Ciencias Biológicas. Cali, Colombia.
- Correa, J. S., Saab, S.** 2006. *Hábitos alimenticios de la Liseta (Leporinus muyscorum Steindachner, 1901) en el Río Sinú, Colombia*. Trabajo de pregrado. Programa de Acuicultura, Departamento de Ciencias Acuícolas, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad de Córdoba. Lórica, Colombia. 47.
- 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.
- Correa, S. B., Crampton, W. G. R., Chapman, L. J., Albert, J. S.** 2008. A comparison of flooded forest and floating meadow fish assemblages in an upper Amazon floodplain. *Journal of Fish Biology*, 72, 629–644.
- Correia, L. C. S.** 1999. *Comparação entre as assembléias de macroinvertebrados associados a substratos naturais e artificiais na represa do Monjolinho (São Carlos–SP)*. Dissertação Mestrado em Ecologia–Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- Cortés S., M. L. & Campos, N. H.** 1999. Crustáceos decápodos de fondos blandos, en la franja costera del Departamento del Magdalena, Caribe, Colombiano. *Rev Acad Colomb Cienc*, 23(89): 604-614.
- Cortés-Millán, G. A.** 2003. *Guía para el manejo, cría y conservación del bagre rayado Pseudoplatystoma fasciatum (Linneaus, 1766)*. Convenio Andrés Bello, serie: Ciencia y Tecnología No. 125. Bogotá. 56 p.
- Coulter, G. W.** 1981. Biomass, production and potential yield of the lake Tanganika pelagic fish community. *Trans Am Fish Soc* 110: 325-335.
- Craeymeersch, J. A.** 1991. Applicability of the abundance/biomass comparison method to detect pollution effects on intertidal macrobenthic communities. *Hydrobiol Bull* 24 (2), 133–140.
- Crampton, W. G. R.** 1996. Gymnotiform fish: an important component of Amazonian floodplain fish communities. *J Fish Biol*, 48: 298–301
- Crampton, W. G. R.** 1998. Effects of anoxia on the distribution, respiratory strategies and electric signal diversity of gymnotiform fishes. *J Fish Biol*, (Supplement A): 307–330.
- Crampton, W. G. R. & Hopkins, C. D.** 2005. Nesting and paternal care in the weakly electric fish *Gymnotus* (Gymnotiformes: Gymnotidae) with descriptions of larval and adult electric organs discharges of two species. *Copeia*, 2005: 48-60.

- Criales-Hernández, M. I., García, C. B., Wolff, M.** 2006. Flujos y estructura de un ecosistema de surgencia en la Guajira, Caribe Colombiano. *Rev Biol Trop*, 54(4): 1257-1282.
- Cruz-Escalona, V. H., Arreguín-Sánchez, F., Zetina-Rejón, M.** 2007. Analysis of the ecosystem structure of Laguna Alvarado, western Gulf of Mexico, by means of a mass balance model. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72 (1–2): 155–167.
- Cunico, A. M., Agostinho, A. A., Latini, J. D.** 2006. Influência da urbanização sobre as assembléias de peixes em três córregos de Maringá, Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(4): 1101-1110.
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, R. J. M., Jarre, A., Quinones, R. A.** 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3):603-618.
- CVS-CIA.** 1990. *Estudio de impacto ambiental por minería en la Ciénaga de Ayapel*. V.III
- CVS-Corporación Autónoma Regional de los Valles del Río Sinú y del San Jorge.** 2007. *Plan de manejo ambiental del complejo de humedales de Ayapel*. Medellín, Colombia: Universidad de Antioquia, Grupo de Investigación en Gestión del Desarrollo Ambiental-GAIA, Corporación Académica Ambiental.
- Dahl, G.** 1971. *Los Peces del Norte de Colombia*. Bogotá: Ministerio de Agricultura, INDERENA.
- Dajoz, R.** 2002. *Tratado de ecología*. 2a ed. Ed. Mundi-Prensa. España. 600 p.
- Daza, P., Landines, M., Sanabria, A. (Eds).** 2005. *Reproduccion de los peces en el trópico*. Instituto Colombiano de Desarrollo Rural INCODER. Bogota, Colombia: Universidad Nacional de Colombia.
- Delariva, R. L. & A. A. Agostinho.** 2001. Relationship between morphology and diets of six neotropical loriciids. *Journal of Fish Biology*, 58: 832-847.
- Delariva, R. L, Agostinho, A. A, Nakatani, K., Baumgartner, G.** 1994. Ichthyofauna associated to aquatic macrophytes in the Upper Paraná River floodplain. *Revista UNIMAR*, 16 (suplemento 3):41–60.
- Deza T., S. A., Bazán A., R. S., Culquichicón M., Z. G.** 2005. Bioecología y pesquería de *Pseudoplatystoma fasciatum* (LINNAEUS, 1766; PISCES), doncella, en la Región Ucayali. *Folia Amazónica*, 14 (2).
- Dhote, S.** 2007. Role of Macrophytes in improving water quality of an aquatic eco-system. *J Appl Sci Environ Manage*, 11(4): 133–135.
- Dhote, S. & Dixit, S.** 2007. Water Quality Improvement through Macrophytes: A Case Study. *Asian J Exp Sci*, 21(2): 427-430.

- Dias, A. M. & Tejerina-Garro, F. L.** 2010. Changes in the structure of fish assemblages in streams along an undisturbed-impacted gradient, upper Paraná River basin, Central Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 8(3):587-598.
- Díaz V, C.** 2008. *Hábitos alimenticios del Cocobolo (Aequidens pulcher Gill, 1858) en la ciénaga Grande de Lorica, Colombia*. Trabajo de pregrado. Programa de Acuicultura, Departamento de Ciencias Acuícolas, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad de Córdoba. Lorica, Córdoba.
- Dibble, E. D., Killgore, K. J. & Harrel. S. H.** 1996a. Assessment of fish-plant interactions. *American Fisheries Society Symposium*, 16: 357-372.
- Dibble, E. D., Killgore, K. J. & Dick, G. O.** 1996b. Measurements of plant architecture in seven aquatic plants. *Journal of Freshwater Ecology*, 11:311–318.
- Driedzic, W. R., Phleger, C. F., Fields, J. H. A., French, C.** 1978. Alterations in energy metabolism associated with the transition from water to air breathing in fish. *Can J Zool*, 56 (4): 730-735.
- Duarte, L. O., & García, C. B.** 2000. *Modelo trófico preliminar de un sistema costero tropical. Golfo de Salamanca, Caribe Colombiano*. En: Resúmenes XX Congreso en Ciencias del Mar, Concepción 2000. Sociedad Chilena de Ciencias del Mar, Universidad Católica de la Santísima Concepción, pp. 110.
- Duarte, L. O. & García, C. B.** 2001. *Explorando los efectos de la expansión del área de pesca en un sistema costero tropical mediante un modelo dinámico de simulación espacial*. En: IX Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar. San Andrés Isla, Colombia.
- Duarte, L. O., & Garcia, C. B.** 2002. Testing responses of a tropical shelf ecosystem to fisheries management strategies. A small-scale fishery from the Colombian Caribbean Sea. In: Pitcher, T., Cochrane, K. (Eds.), *The Use of Ecosystem Models to Investigate Multispecies Management Strategies for Capture Fisheries*. *Fish Centre Res Rep* 10 (2), 142–149.
- Duarte, L. O. & García, C. B.** 2004. Trophic role of small pelagic fishes in a tropical upwelling ecosystem. *Ecological Modelling*, 172: 323–338.
- Dugan, P.** 1992. *Conservación de humedales. Un análisis de temas de actualidad y acción inmediata*. UICN. Gland, Suiza.
- ECOESTUDIOS Ltda.** 1989. *Estudio del manejo integral de la Ciénaga de Ayapel*. Montería.
- Espinosa-Tenorio, A.** 2004. *Modelo cualitativo de indicadores ambientales para el análisis de escenarios pesqueros: caso de estudio el Norte del Golfo de California*. Tesis de maestría en ciencias. Ensenada, México: Facultad de Ciencias Marinas. Instituto de Investigaciones Oceanológicas, UABC.

- Esteves, F.** 1998. *Fundamento de Limnologia*. 2^a ed. Rio de Janeiro, Brasil: Ed. Interciência.
- FAO Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.** 2008. *El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2008*.
- FAO Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.** 2010. *El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2010*.
- FAO Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.** 2012. *El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2012*.
- Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits Jr., W. J., Van Buskirk, J., McCollum, S. A.** 1996. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *The American Naturalist*, 147 (2): 282-286.
- Faye, D., Le Loc'h, F., Thiaw, O., Moraïs, L.** 2012. Mechanisms of food partitioning and ecomorphological correlates in ten fish species from a tropical estuarine marine protected area (Bamboung, Senegal, West Africa). *African Journal of Agricultural Research*, 7(3): 443-455.
- Fazlul H., M.** 1984. Alimentación de las dos especies de anchovetas *Anchoa lyolepis* (Evermann & Marsh) y *Anchoa lamprotaenia* (Hildebrand) (Pisces: Engraulidae) del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol Inst Oceanogr Venezuela Univ Oriente*, 23 (1/2): 149–15.
- Felipe, T. R. A., Suárez, Y. R.** 2010. Characterization and influence of environmental factors on stream fish assemblages in two small urban sub-basins, Upper Paraná River. *Biota Neotrop*, 10(2): 143-151.
- Ferdoushi, Z., Haque, F., Khan, S., Haque, M.** 2008. The Effects of two Aquatic Floating Macrophytes (*Lemna* and *Azolla*) as Biofilters of Nitrogen and Phosphate in Fish Ponds. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 8: 253-258.
- Ferreira, M.** 2007. Biology and ecomorphology of stream fishes from the rio Mogi- Guaçu basin, Southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 5(3):311-326.
- Fetahi, T., Schagerl, M., Mengistou, S., Libralato, S.** 2011. Food web structure and trophic interactions of the tropical highland lake Hayq, Ethiopia. *Ecological Modelling*, 222:804–813.
- Fialho, A. P., Oliveira, L. G., Tejerina-Garro, F. L., Mérona, B.** 2008. Fish-habitat relationship in a tropical river under anthropogenic influences. *Hydrobiologia*, 598: 315–324.
- Figueredo, C., Giani, A.** 2005. Ecological interactions between Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*, L.) and the phytoplanktonic community of the Furnas Reservoir (Brazil). *Freshwater Biology*, 50: 1391–1403.

- Finn, J. T.** 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *J Theor Bio.*, 56:363-380.
- Finn, J. T.** 1980. Flow analysis of models of the Hubbard Brook ecosystem. *Ecology*, 6: 562-571.
- Fisher, S. J., Willis, D. W.** 2000. Seasonal dynamics of aquatic fauna and habitat parameters in a perched upper Missouri river wetland. *Wetlands*, 20(3):470-478.
- Flores-Lopes, F., Cetra, M., Malabarba, L. R.** 2010. Utilization of ecological indexes on assemblages of fish as instrument of assessment of the environmental degradation in monitoring programs. *Biota Neotrop.* 10(4): 183-193.
- Florin, M.** 1994. Funcionamiento de lagunas salinas temporales manchegas. Fluctuaciones hídricas, hidroquímicas y dinámica trófica. Tesis doctoral. Universidad autónoma de Madrid.
- Forero-Montaña, J., Betancur, J., Cavelier, J.** 2003. Dieta del capibara *Hydrochaeris hydrochaeris* (Rodentia: Hydrochaeridae) en Caño Limón, Arauca, Colombia. *Rev Biol Trop* 51(2): 579-590.
- Fragoso Jr., C., Finkler, T., Motta, S.** 2009. Modelagem ecológica em ecossistemas aquáticos. Oficina de textos. Sao Paulo, Brasil. 304 p.
- Fulton, E. A., Smith, A. D. M., Johnson, C. R.** 2003. Effect of complexity on marine ecosystem models. *Mar Ecol Prog Ser.* 253: 1-16.
- Furch, K. & Junk, W.** 1997a. *Physicochemical conditions in Floodplains.* pp: 69-107. In: Ecological Studies, Vol. 120. Junk (Ed.) The Central Amazon Floodplain. Springer Verlag Berlin Heidelberg.
- Furch, K. & Junk, W. J.** 1997b. *The chemical composition, food value and decomposition of herbaceous plants, leaves and leaf litter of the floodplain forests.* Pp: 187-205. In: Junk, W.J. (Ed.) The Central Amazon Floodplain Ecology of a Pulsing System.- Ecological Studies, Vol.126, Springer Verlag, Berlin.
- Gallo, L. J.** 2007. *Agremiación zooplanctónica (rotifera y microcrustacea) y su relación con los cambios del nivel del agua en la ciénaga de Ayapel, Córdoba, Colombia.* Trabajo de investigación para optar al título de Magister en Biología. Colombia : Universidad de Antioquia, Instituto de Biología.
- Galvis, G., Mojica, J. I., Duque, S. R., Castellanos, C., Sánchez-Duarte, P., Arce, M., Gutiérrez, A., Jiménez, L. F., Santos, M., Vejarano-Rivadeneira, S., Arbeláez, F., Prieto, E., Leiva, M.** 2006. *Peces del medio Amazonas. Región de Leticia.* Serie de Guías Tropicales de Campo N°5. Conservación Internacional. Bogotá, Colombia: Editorial Panamericana.

- Gamito, S & Erzini, K.** 2005. Trophic food web and ecosystem attributes of a water reservoir of the Ria Formosa (south Portugal). *Ecological Modelling*, 18: 509–520.
- Garbagnati, M., González, P., Antón, R., Mallea, M.** 2005. Características físico-químicas, capacidad buffer y establecimiento de la línea base ambiental del Río Grande, San Luis, Argentina. *Ecología Austral*, 15:59-71.
- Gayanilo Jr. F. C., Pauly, D.** 1997. *The FAO ICLARM Stock Assessment Tools (FiSAT). Reference manual.* FAO Computerized Information Series (Fisheries), 8. Rome, 186 p.
- Gayanilo Jr., F. C., Sparre P., Pauly, D.** 1995. *The FAO ICLARM Stock Assessment Tools (FiSAT) User's Guide.* FAO Computerized Information Series (Fisheries), 8, Rome, 186 p.
- Géry, J.** 1977. *Characoids of the world.* Neptune City (NJ), USA: T.F.H. Publications, Inc. 672 p.
- Gómez-Serrano, J. R.** 1999. *Ecología alimentaria de la nutria gigante (Pteronura brasiliensis) en el bajo Río Bita Vichada, Colombia.* Tesis Profesional. Colombia: Pontificia Univ. Javeriana Fac. de Ciencias.
- 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.
- Goulding, M., Leal-Carvalho, M., Ferreira, E. G.** 1988. *Rio Negro: Rich life in poor water.* The Hague: SPB Academic Publishing, 200 pp.
- Granado, C.** 1996. *Ecología de peces.* Sevilla: Secretariado de publicaciones de la Universidad de Sevilla.
- Guarnizo, M.** 2007. *Caracterización seminal y ensayos preliminares de crioconservación de semen de bagre rayado (Pseudoplatystoma fasciatum - Linnaeus 1766).* Trabajo de grado presentado para optar al título de Zootecnista. Palmira, Valle: Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Producción Animal.
- Gulland, J. A.** 1983. *Fish stock assessment A manual of basic methods.* FAO/Wiley Ser. on Food and Agriculture, Vol 1: 233 p.
- Gutiérrez, F. P.** 2010. *Los recursos hidrobiológicos y pesqueros continentales en Colombia.* Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Haag K. H., Joyce J. C., Hetrick W. M., Jordan J. C.** 1987. Predation on waterhyacinth weevils and other aquatic insects by three wetland birds in Florida. *The Florida Entomologist*, 70: 457-471.

- Habit, E., González, S., Victoriano, P. 2002. Alcances sobre el uso sustentable de la ictiofauna de sistemas fluviales. *Theoria*, 11: 15-20.
- Hahn, N. S., Agostinho, A. A., Goitein, R. 1997. Feeding ecology of curvina *Plagioscion squamosissimus* (Hechel, 1840) (Osteichthyes, Perciformes) in the Itaipu reservoir and Porto Rico floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 9:11-22.
- Hahn, N. S.; Monfredinho Jr., A., Fugi, R., Agostinho, A. A. 1992. Aspectos da alimentação do armado, *Pterodoras granulosus* (Ostariophysii, Doradidae) em distintos ambientes do alto rio Paraná. *Revista Unimar, Maringá*, 14: 163-176.
- Hair, J. 1987. *Medida de la diversidad ecológica*. Pp: 283-289. En Rodríguez Tarrés, R, Orejas Miranda, B., & Fontes Riganti, A. (Eds.) *Manual de Técnicas de Gestión de la Vida Silvestre. 4ª ed. The Wildlife Society*. Washington, EEUU. 703 p.
- Halwart, M., Viray, M.C., Kaule, G. 1998. *Cyprinus carpio* and *Oreochromis niloticus* as biological control agents of the Golden Apple Snail *Pomacea canaliculata* – effects of predator size, prey size and prey density. *Asian Fisheries Science*, 11:31-42.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 pp.
- Hannon, B. 1973. The structure ecosystem. *J Theor Biol*, 41: 535-546.
- Hannon, B. & Joiris, C. 1989. A seasonal analysis of the southern North Sea ecosystem. *Ecology*, 70(6): 1916-1934.
- Hasan, M. R. & Chakrabarti, R. 2009. Use of algae and aquatic macrophytes as feed in small-scale aquaculture: a review. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. No. 531. Rome, FAO. 123p.
- Helfman, G. S. 1993. *Fish behaviour by day, night, and twilight*. Pp: 479-512. In *Behaviour of teleost fishes*, segunda edición, T. J. Pitcher (Ed.). London: Chapman and Hall.
- Henderson, P. A. & Hamilton, H. F. 1995. Standing crop and distribution of fish in drifting and attached floating meadow within an Upper Amazonian varzea lake. *Journal of Fish Biology*, 47: 266-276.
- Henriques E., A. L. & Arcifa, M. S. 2010. Which is the best environment for the development of the early life stages of fish during the dry season? *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22 (3): 267-275.
- Henry-Silva, G. G. & Camargo, A. F. M. 2006. *Composição química de macrófitas aquáticas flutuantes utilizadas no tratamento de efluentes de aqüicultura*. *Planta Daninha, Viçosa-MG*, 24(1): 21-28.

- Hernández, E.** 2006. *Estructura de la agremiación fitoplanctónica en la ciénaga de Ayapel en diferentes períodos del pulso hidrológico*. Trabajo de investigación para optar al título de Magister en Biología. Colombia: Universidad de Antioquia, Instituto de Biología.
- Hernandez, E.** 2011. *Respuesta morfológica y pigmentaria del fitoplancton en seis sistemas leníticos de las regiones Caribe, Andina y Amazónica de Colombia*. Tesis de doctorado. Medellín: Universidad de Antioquia, Instituto de Biología.
- Herrera-Arango, M. & Sepúlveda-Lenis, M.** 2008. Análisis sobre la aplicabilidad de las herramientas de gestión ambiental para el manejo de los humedales naturales interiores de Colombia. *Gestión y Ambiente*, 11(2): 1-20.
- Heymans, J. J., Shannon, L. J., Jarre, A.** 2004. Changes in the northern Benguela ecosystem over three decades: 1970s, 1980s, and 1990s. *Ecological Modelling*, 172: 175–195.
- Hillebrand, H., Dürselen, C.-D., Kirschel, D., Pollinger, U., Zohary, T.** 1999: Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 35: 403-424.
- HIMAT. Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras.** 1977. *Concentración de Pb, Hg y Cd en el río Magdalena*.
- Hirschmann, A., Majolo, M., Grillo, H.** 2008. Alterações na ictiocenose do rio Forqueta em função da instalação da Pequena Central Hidrelétrica Salto Forqueta, Putinga, Rio Grande do Sul. *Iheringia Sér Zoo* 98(4):481-488.
- Hugueny, B. & M. Pouilly.** 1999. Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *Journal of Fish Biology*, 54: 1310-1325.
- Hunt, Jr. G. L. & McKinnell, S.** 2006. Interplay between top-down, bottom-up and waspwaist control in marine ecosystems. *Progress in Oceanography*, 68:115-124.
- Hunter, M. & Price, P.** 1992. Playing Chutes and Ladders: Heterogeneity and the Relative Roles of Bottom-Up and Top-Down Forces in Natural Communities. *Ecology*, 73 (3): 724-732.
- IDEAM.** 2005. *Registros hidrológicos de la Ciénaga Ciénaga de Ayapel años 1972-2000*.
- INCODER-CCI.** 2007. *Pesca y Acuicultura Colombia, 2006*. Bogotá: Convenio Instituto Colombiano de Desarrollo-Corporación Colombia Internacional.
- INDERENA-FAO.** 1978. *Proyecto Pesca Continental*. Bogotá: Inderena,

- IRB-AVH. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt.** 1988. Hacia la conservación de los humedales de Colombia: bases científicas y técnicas para una política nacional de humedales. *Biosíntesis*. Boletín No. 9:4.
- Jaramillo-Londoño, J.** 2011. *Efecto del pulso de inundación sobre los ensamblajes del plancton en el sistema cenagoso de ayapel, Córdoba, Colombia*. Tesis de doctorado. Medellín: Universidad de Antioquia, Instituto de Biología.
- Jarre-Teichmann, A.** 1998. The potential role of mass balance models for the management of upwelling ecosystems. *Ecological Applications*, 8 (1) **Supplement**:S93–S103
- Jason, D., Toft, J. D., Simenstad, Ch. A., Cordell, J. R., Grimaldo, L. F.** 2003. The Effects of Introduced Water Hyacinth on Habitat Structure, Invertebrate Assemblages, and Fish Diets. *Estuaries*, 26(3): 746–758.
- Jedicke, A., Furch, B., Saint-Paul, U., Schlüter, U. B.** 1989. Increase in the oxygen concentration in Amazon waters resulting from the root exudation of two notorious water plants, *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) and *Pistia stratiotes* (Araceae). *Amazoniana*, 11(1): 53-69.
- Jiménez-Segura, L., Carvajal-Quintero, J., Aguirre, N.** 2010. Las ciénagas como hábitat para los peces: estudio de caso en la Ciénaga de Ayapel (Córdoba), Colombia. *Actual Biol.*, 32 (92): 53-64.
- Jones, R. W.** 2009. *The impact on biodiversity, and integrated control, of water hyacinth, Eichhornia crassipes (Martius) Solms-Laubach (Pontederiaceae) on the Lake Nsezi – Nseleni River System*. Thesis for the degree of Master of Science Department of Zoology and Entomology. Grahamstown: Rhodes University.
- Jørgensen, S. E. & Müller, F.** 2000, Ecosystems as complex systems. In S. E. Jørgensen y F. Müller (Eds), *Handbook of Ecosystem Theories and Management*, Environmental and Ecological Modeling, Lewis Publishers.
- Jørgensen, S. E., Patten, B. C., Straškraba, M.** 1992, Ecosystems emerging: toward an ecology of complex systems in a complex future, *Ecological Modelling*, 62(1–3): 1–27.
- Junk, W. J.** 1973. Investigations on the ecology and production-biology of the “floating meadows” (*Paspalo-Echinochloetum*) on the Middle Amazon. Part II. The aquatic fauna in the root zone of floating vegetation. *Amazoniana*, IV (1): 9-102.
- Junk, W. J.** 1980. Áreas inundáveis: um desafio para alimnologia. *Acta Amazonica, Manaus*, 10(4): 775-796.

- Junk, W. J., Bayley, P. B., Sparks, R. E.** 1989. The flood pulse concept in river – floodplain systems. Pp: 110-127. In: D. P. Dodge (ed.). Proceedings of the International Large River Symposium. *Canadian Special Publication of the Fisheries and Aquatic Science*, 106. Canadá.
- Junk, W. J., Soares, M. G. M., Carvalho, F. M.** 1983. Distribution on fish species in a lake of the Amazon River floodplain near Manaus (Lago Camaleao), with special reference to extreme oxygen conditions. *Amazoniana* 7: 397-431.
- Junk, W. J. & Wantzen K. M.** 2003. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications – an update. Pp. 117-140. In: Welcomme RL, Petr T (Eds.). *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries, Volume II. Sustaining livelihoods and biodiversity in the new millennium 11-14 February 2003*. Phnom Penh, Cambodia.
- Kantoussan, J., Ecoutin, J. M., Simier, M., Fontenelle, G. Thiaw, O. T. Laë, R.** 2007. The relevance of species-based indicators as a tool for evaluating the structure of exploited fish assemblages: a comparative study of two tropical lakes in Mali, West Africa. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 12(3): 135-148.
- Kariman A., Shalloof, Sh., Khalifa, N.** 2009. Stomach Contents and Feeding Habits of *Oreochromis niloticus* (L.) From Abu-Zabal Lakes, Egypt. *World Applied Sciences Journal*, 6 (1): 01-05.
- Kateregga, E., & Sterner, T.** 2009. Lake Victoria fish stocks and the effects of water hyacinth. *The Journal of Environment & Development*, 18: 62-78.
- Kavanagh, P., Newlands, N. Christensen, V., Pauly, D.** 2004. Automated parameter optimization for Ecopath ecosystem models. *Ecological Modelling*, 172: 141–149.
- Keshavanath, P., Ramesh, T. J., Gangadhar, B., Beveridge, M. C. M., van Dam, A. A., Verdegem, M. C. J.** 2001. A field trial on pond carp production with sugarcane bagasse as substrate for periphyton. *Asian Fish. Sci.*, 14: 367-376.
- Keshavanath, P., Gangadhar, B., Ramesh, T. J., Beveridge, M. C. M., Verdegem, M. C. J., van Dam, A. A., Baird, D. J.** 2002. Performance of indigenous carps, Tor khudree and Labeo fimbriatus in fed and non-fed tanks with different bamboo substrate densities. *Aquaculture*, 213: 207-218.
- Keshavanath, P., Gangadhar, B., Ramesh, T. J., van Dam, A. A., Beveridge, M. C. M. and Verdegem, M. C. J.** 2004. Effects of bamboo substrate and supplemental feeding on growth and production of hybrid red tilapia fingerlings (*Oreochromis mossambicus* x *Oreochromis niloticus*). *Aquaculture*, 235: 303-314.

- Khoo, K. H. & Tan E., S. P.** 1980. Review of rice-fish cultura in Southeast Asia, p. 1-14. In R.S.V. Pullin and Z.H. Shehadeh (eds.) Proc. of the ICLARM-SEARCA Conf. on Integrated Agriculture-Aquaculture Farming Systems, 6-9 August 1979, Manila, Philippines, 258 p.
- Kim, Y. & W. J. Kim,** 2000. Roles of Water Hyacinth and their roots for reducing algal concentration in the effluent from waste stabilization ponds. *Water Res* 34: 3285-3294.
- Kolding, J., Zwieten, P. A. M. van.** 2006. Improving productivity in tropical lakes and reservoirs. Challenge Program on Water and Food - *Aquatic Ecosystems and Fisheries Review Series 1*. Theme 3 of CPWF, C/o WorldFish Center, Cairo, Egypt. 139 pp.
- Kouamé, M. K., Diétoa, M. Y., Da Costa, S. K., Edia, E. O., Ouattara A., Gourène G.** 2010. Aquatic macroinvertebrate assemblages associated with root masses of water hyacinths, *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach, 1883 (Commelinales: Pontederiaceae) in Taabo Lake, Ivory Coast. *Journal of Natural History*, 44(5-6): 25-278.
- Kramer, B., Kirschbaum, F., Markl, H.** 1981. Species specificity of electric organ discharges in a sympatric group of gymnotoid fishes from Manaus (Amazonas). In *Sensory Physiology of Aquatic Lower Vertebrates*, Vol. 31 (Szabo, T. & Czeh, G., Eds), pp. 195–219. Budapest: Akademiai Kiado, Pergamon.
- Kramer, D. L.,** 1987. Dissolved oxygen and fish behavior. *Env Biol Fish*, 18(2): 81-92.
- Kramer, D. L., Lindsey, C. C., Moodie, E. E., Stevens. E. D.** 1978. The fishes and aquatic environment of the central Amazon basin, with particular reference to respiratory patterns. *Can J Zool* 56: 717-729.
- Kröger, R., Holland, M.M., Moore M.T. & Cooper, C.M.** 2007. Plant senescence: A mechanism for nutrient release in temperate agricultural wetlands. *Environmental Pollution*, 146: 114-119.
- Kushlan, J. A.,** 1976. Wading bird predation in a seasonally fluctuating pond. *Auk*, 93: 464 - 476.
- Last, J. M.** 1980. The food of twenty species of fish larvae in the west-central North Sea. Fisheries Resources Technical Report, MAFF Directorate of Fisheries Research, Lowestoft, 60. 44 pp.
- Lazzaro, X., Bouvy, M., Ribeiro-Filho, R., Oliviera, V., Sales, L., Vasconcelos, A., Mata, M.** 2003. Do fish regulate phytoplankton in shallow eutrophic Northeast Brazilian reservoirs? *Freshwater Biology*, 48, 649-668.
- Leal-Flórez, J.** 2007. Impacts of non-native fishes on the fish community and the fishery of the Ciénaga Grande de Santa Marta estuary, northern Colombia. Faculty of Biology and Chemistry (FB 2), University of Bremen. Bremen. 153 p.

- Lemoalle, J.** 2008. Water productivity of aquatic systems. Final report for the Project: Improved fisheries productivity and management in tropical reservoirs, CP-PN34: Challenge Program on Water and Food and the WorldFish Center, Penang, Malaysia, 32.
- Leontief, W. W.** 1951. The structure of the American economy, 2nd ed. Oxford University Press. New York. 264 p.
- Levine, S.** 1980. Several measures of trophic structure applicable to complex food webs. *J Theor Biol* 83:195-207.
- Lewis Jr., W. M., Hamilton, S. K., Lasi, M. A., Rodríguez, M., Saunders III, J. F.** 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *BioScience*, 50: 681–692.
- Libralato, S., Christensen, V., Pauly, D.** 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling*, 195:153-171.
- Likens, G. E.** 1975: Primary production of island aquatic ecosystems. In: Primary productivity of the biosphere. pp 185-202. Lieth, Helmuth and Whittaker, Robert, Eds. Springer-Verlag. Berlin Heiderberg New York Inc. Ecological Studies 14.
- Lima-Junior, S. & Goitein, R.** 2003. Ontogenetic diet shifts of a Neotropical catfish, *Pimelodus maculatus* (Siluriformes, Pimelodidae): An ecomorphological approach. *Environmental Biology of Fishes*, 68: 73–79.
- Lin, H. J., Shao, K. T., Kuo, S. R., Hsieh, H. L., Wong, S. L., Chen, I. M., Lo, W. T., Hung, J.J.,** 1999. A Trophic Model of a Sandy Barrier Lagoon at Chiku in Southwestern Taiwan. *Estuar Coast Shelf Sci*, 48: 575-588.
- Lindeman, R.** 1942: The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399–417.
- Lolis, A. A. & Andrian, I. F.** 1996. Alimentação de *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Pimelodidae), na planície de inundação do alto rio Paraná. *Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo*, 23: 187-202.
- López, S.** 2004. *Dinámica trófica y reproductiva de la Cachagua, Trachelyopterus insignis (Steindachner, 1878) (Pisces: Auchenipteridae), en la ciénaga de Cachimbero, cuenca media del río Magdalena, Colombia.* Trabajo de grado presentado para optar al título de Bióloga. Colombia: Universidad de Antioquia.
- López, S., Jiménez, L. F., Palacio, J.** 2005a. *Dinámica trófica y reproductiva de la cachagua, Trachelyopterus insignis (Steindachner, 1878) (Pisces: Auchenipteridae), en la Ciénaga de Cachimbero, Cuenca Media del Río Magdalena, Colombia.* En: Informe final “Estudio ecológico de la Ciénaga de Cachimbero, Municipio de Cimitarra-Santander”. GAIA (Grupo de Investigación en Modelación y Gestión Ambiental), Corporación Ambiental. Convenio Universidad de Antioquia - Club Rotario Medellín.

- López, S., Jiménez, L. F., Palacio, J.** 2005b. *Dinámica trófica y reproductiva del nicuro *Pimelodus clarias* (Bloch, 1785) (Pisces: Pimelodidae), en la Ciénaga de Cachimbero, Cuenca Media del Río Magdalena, Colombia.* En: Informe final “Estudio cológico de la Ciénaga de Cachimbero, Municipio de Cimitarra-Santander”. GAIA (Grupo de Investigación en Modelación y Gestión Ambiental), Corporación Ambiental. Convenio Universidad de Antioquia - Club Rotario Medellín.
- López-Casas, S.; Jiménez-Segura, L. F.** 2007. Reproducción y hábitos alimenticios del nicuro, *Pimelodus Blochii* (Valenciennes, 1840) (Pisces: Pimelodidae), en la Ciénaga de Cachimbero, Río Magdalena, Colombia. ***Actual Biol*** 29 (87): 193-201, 2007.
- Lowe-McConnell, R. H.** 1969. The cichlid fishes of Guyana, South America, with notes on their ecology and breeding behaviour. ***Zoological Journal of the Linnean Society***, 48: 255–302.
- Lowe-McConnell, R. H.** 1975. Fish communities in tropical freshwaters. Longman, New York. 337 pp.
- Lowe-McConnell, R. H.** 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, England. 382 p.
- Lozano, G. E.** 1983. *Contribución al conocimiento de la biología de la “Doncella”, *Ageneiosus caucanus* Steindachner, 1880, del embalse del Río Prado, Tolima.* Trabajo de grado. Facultad de Biología Marina. Bogotá, Colombia. Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. 81 p.
- Lucas, M. C., Baras, E.** 2001. Migration of freshwater fishes. Blackwell Science, Oxford. United Kingdom.
- MADR-CCI.** 2008a. *Pesca y Acuicultura Colombia, 2007. Informe Técnico Regional Cuencas del Magdalena, Sinú y Atrato.* Bogotá: Convenio Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-Corporación Colombia Internacional.
- MADR-CCI.** 2008b. Especies que adquieren valor comercial en la Cuenca del Magdalena. Sistema de Información de Precios y Mercados para la Producción Acuícola y Pesquera. Convenio Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-Corporación Colombia Internacional. Bogotá. ***Boletín Semanal***, 49 (4): 23.
- MADR-CCI.** 2008c. La Ciénaga Grande de Santa Marta. Sistema de Información de Pesca y Acuicultura. Convenio Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-Corporación Colombia Internacional. Bogotá. ***Boletín Trimestral***.
- MADR-CCI.** 2008d. Ayapel, capital pesquera de Córdoba.a Marta. Sistema de Información de Precios y Mercados para la Producción Acuícola y Pesquera Convenio Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-Corporación Colombia Internacional. Bogotá. ***Boletín Semanal***, 4(33): 22.

- MADR-CCI.** 2009a. Pesca y Acuicultura Colombia, 2008. "Informe Técnico Regional Cuencas del Magdalena, Sinú y Atrato". Convenio Corporación Colombia Internacional - Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. Bogotá. 70 p.
- MADR-CCI.** 2009b. La pesca en el municipio de Ayapel. Sistema de Información de Precios y Mercados para la Producción Acuícola y Pesquera. Convenio Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-Corporación Colombia Internacional. Bogotá. ***Boletín Semanal***, 5 (46): 27.
- MADR-CCI.** 2010a. Pesca y Acuicultura Colombia 2009. "Informe Técnico Regional Cuencas del Magdalena, Sinú y Atrato". Convenio Corporación Colombia Internacional - Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. Bogotá. 76 p.
- MADR-CCI.** 2010b. Artes de pesca nocivas, Ayapel. Sistema de Información de Precios y Mercados para la Producción Acuícola y Pesquera. Convenio Corporación Colombia Internacional - Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. ***Boletín Semanal***, 6(11): 26.
- MADR-CCI.** 2010c. Nuevo mercado de especies del magdalena. Sistema de Información de Precios y Mercados para la Producción Acuícola y Pesquera. Convenio Corporación Colombia Internacional - Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. ***Boletín Semanal***, 6(28): 26.
- MADR-CCI.** 2010d. Especies que se están posicionando comercialmente en la pesca del Magdalena. Sistema de Información de Precios y Mercados para la Producción Acuícola y Pesquera. Convenio Corporación Colombia Internacional - Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. ***Boletín Semanal***, 6(46): 26.
- MADR-CCI.** 2011. La Gestión, estrategias y situación actual de los humedales Y la pesca artesanal del Magdalena Medio. Sistema de Información de Pesca y Acuicultura. Convenio Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-Corporación Colombia Internacional. Bogotá. ***Boletín Mensual***, 59: 1-28.
- MADR-IICA.** 2012. Agenda nacional de investigación en pesca y acuicultura 2011-2012. Convenio Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. Bogotá- Colombia. 154 p.
- Magnusson, W., Da Silva, E., Lima, A.** 1987. Diets of Amazonian crocodiles. ***J Herpetol*** 21 (2): 85-95.
- Mago-Leccia, F.** 1994. *Electric fishes of the continental waters of America*. Caracas: Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Electric Fishes: 1-206.
- Magurran, A. E.** 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Barcelona: Ediciones Vedral.
- Magurran, A. E.** 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell Science Ltd.

- Maier, M. H.**, 1978. Consideração sobre características limnológicas de ambientes lóticos. *Boletim do Instituto de Pesca*, 5: 75–90.
- Maldonado-Ocampo, J. A., Vari, R. P., Usma, J. S.** 2008. Checklist of the Freshwater Fishes of Colombia. *Biota Colombiana*, 9 (2) 143 - 237.
- Maldonado-Ocampo, J.A.; Ortega-Lara, A.; Usma O., J.S.; Galvis V., G.; Villa-Navarro, F.A.; Vásquez G., L.; Prada-Pedrerros, S. & Ardila R., C.** 2005. *Peces de los Andes de Colombia*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos «Alexander von Humboldt».
- Maltby, E.** 1991. *Wetlands and their values*. In: Finalyson, M. & M. Moser (Eds.). *Wetlands. Facts of Life* Ud. Oxford. U. K.
- Manickchand-Heileman, S., Mendoza-Hill, J., Lum K., A., Arocha, F.** 2004. A trophic model for exploring possible ecosystem impacts of fishing in the Gulf of Paria, between Venezuela and Trinidad. *Ecological Modelling*, 172: 307–322.
- Marín. C. M.** 2007. *Producción y consumo de oxígeno en raíces de Eicchornia crassipes y material asociado bajo condiciones controladas en un sitio en la ciénaga de Ayapel, Córdoba - Colombia*. Colombia: Universidad de Antioquia, Corporación Ambiental, Maestría en Ciencias Ambientales.
- Mastrantuono, L.** 1986. Community structure of the zoobentos associated with submerged macrophytes in a eutrophic Lake Nemi (Central Italy). *Boll Zool*, 53: 41-47.
- Mavuti, K., Moreau, J., Munyadorero, J., Plisnier, P. D.** 1996. Analysis of trophic relationships in two shallow equatorial lakes Lake Naivasha (Kenya) and Lake Ihema (Rwanda) using a multispecies trophic model. *Hydrobiologia*, 321, 89–100.
- McAleence, N.** 1997. *BioDiversity Professional Beta. Version 2*. The Natural History Museum & The Scottish Association for Marine Science.
- McIntyre, P. B., Flecker, A. S., Vanni, M. J., Hood, J. M., Taylor, B. W. & Thomas, S. A.** 2008. Fish distributions and nutrient cycling in streams: Can fish create biogeochemical hotspots? *Ecology*, 89, 2335-2346.
- McManus, J. & Pauly, D.** 1990. Measuring Ecological stress – variations on theme by Warwick, R. M. *Marine Biology*, 106(2): 305-309.
- Medeiros, E. S. F. & Arthington, A. H.** 2008. The importance of zooplankton in the diets of three native fish species in floodplain waterholes of a dryland river, the Macintyre River, Australia. *Hydrobiologia*, 614:19–31.

- Medina, M., Arancibia, H., Neira, S.** 2007. Un modelo trófico preliminar del ecosistema pelágico del norte de Chile (18°20'S-24°00'S). *Invest Mar*, Valparaíso, 35(1): 25-38.
- Meerhoff, M.** 2006. The structuring role of macrophytes on trophic dynamics in shallow lakes under a climate-warming scenario. PhD thesis, National Environmental Research Institute, Department of Freshwater Ecology. University of Aarhus, Department of Biological Sciences. 158 p.
- Meerhoff, M. & Mazzeo, N.** 2004. Importancia de las plantas flotantes libres de gran porte en la conservación y rehabilitación de lagos someros de Sudamérica. *Ecosistemas*, 13 (2): 13-22.
- Meerhoff M., Mazzeo N., Moss B. & Rodriguez-Gallego L.** 2003. The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology*, 37, 377-391.
- Mehner, T. & Thiel, R.** 1999. A review of predation impact by fish on zooplankton in fresh and brackish waters of the temperate northern hemisphere. *Environmental Biology of Fishes*, 56: 169–181.
- Meire, P. M. & Dereu, J.** 1990. Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities. *Journal of Applied Ecology*, 27: 210-223.
- Menni, R. C.; Gomez, S. E., Lopez-Armengol, F.** 1996, Subtle relationships: freshwater fishes and water chemistry in southern South América. *Hydrologia*, 328(3): 173-197.
- Merigoux, S. & Ponton, D.** 1998. Body shape, diet and ontogenetic diet shifts in young fish of the Sinnamary River, French Guiana, South America. *Journal of Fish Biology*, 52: 556-569.
- Mérona, B. & Rankin de Mérona, J.** 2004. Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotrop. Ichthyol.* 2: 75-84
- Meschiatti, A. J., Arcifa, M. S., Fenerich-Verani, N.** 2000. Fish communities associated with macrophytes in Brazilian floodplain lakes. *Environ Biol Fish*, 58: 133-143.
- Milani, V., Machado, F. A., Silva, V. C. F.** 2010. Assembléias de peixes associados às macrófitas aquáticas em ambientes alagáveis do Pantanal de Poconé, MT, Brasil. *Biota Neotrop*, 10(2): 261-270.
- Miranda, L. E., Driscoll, M. P., Allen, M. S.** 2000. Transient physicochemical microhabitats facilitate fish survival in inhospitable aquatic plant stands. *Freshwater Biol.* 44(4):617-628.

- Miranda, L. E. & Hodges, K. B.** 2000. Role of aquatic vegetation coverage on hypoxia and sunfish abundance in bays of a eutrophic reservoir. *Hydrobiologia*, 427: 51-57.
- Mitsch, W. J. & Gosselink, J. G.** 1986. *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold Company, New York. 539 p.
- Mitsch, W. J., Mitsch, R., Turner, R. E.** 1994. Wetlands of the Old and New Worlds: ecology and management. *In Global Wetlands Old and New*: W.J. Mitsch (Ed.). Elsevier Press. New York, New York. 895 p.
- Mittelbach, G.**, 1986. Predator-mediated habitat use: some consequences for species interactions. *Env Biol Fish*, 16(1-3): 159-169.
- Mojica, J. I.** 2002. Las pesquerías de la cuenca del río Magdalena: Ejemplo a no repetir. Pp 35-41. En: Mojica, J. L., C. Castellanos, S. Usma & R. Álvarez (Eds.). Libro Rojo de peces dulceacuícolas de Colombia. La serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá, Colombia.
- Mojica, J. I, Castellanos, C., Usma, S. Álvarez, R. (Eds).** 2002. *Libro Rojo de peces dulceacuícolas de Colombia. La serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia*. Bogotá, Colombia: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente,
- Mojica, J. I., Galvis, G., Sánchez–Duarte, P., Castellanos, C., Usma, S., Villa-Navarro, F. A.** 2006. Peces del valle medio del río Magdalena, Colombia. *Biota Colombiana*, 7(1): 23-38.
- Molina S., R. D.** 2008. Modelo de la dinámica ecosistémica en la Ciénaga de Ayapel (Córdoba, Colombia). Trabajo de Maestría. Facultad de Ingeniería. Universidad de Antioquia.
- Montoya, Y.** 2011. Efecto del pulso de inundación sobre la dinámica algal epifítica en un sistema de lagos de planicie de inundación tropicales (Ciénaga de Ayapel-Colombia). Tesis de doctorado. Facultad de Ingeniería, Universidad de Antioquia. Medellín.
- Montoya, Y. & Aguirre, N.** 2009. Estado del arte de la limnología de lagos de planos inundables (ciénagas) en Colombia. *Revista Gestión y Ambiente*. 12(3):85-106.
- Montoya, Y. & Aguirre, N.** 2010. Dinámica de la producción primaria fitoplanctónica en un lago tropical (ciénaga Escobillitas) a lo largo del pulso de inundación. *Rev Fac Ing Univ Antioquia*, 55: 76-89.
- Montoya-López, A. F.** 2006. *Algunos aspectos sobre la biología reproductiva y los hábitos alimenticios de Gilbertolus alatus Steindachner, 1878 (Pisces: Cynodontidae) en la Ciénaga de Ayapel, Bajo río San Jorge- Colombia*. Colombia: Universidad de Antioquia Instituto de Biología.

- Montoya-Moreno, Y. & Aguirre-Ramirez, N.** 2009a. Dinámica del perifiton asociado a las macrófitas en la la Ciénaga de Escobillitas y su relación con el pulso de inundación. *Investigación, Biodiversidad y Desarrollo*, 28 (2): 196-202.
- Montoya-Moreno, Y. & Aguirre-Ramírez, N.** 2009b. Asociación de algas perifíticas en raíces de macrófitas en una ciénaga tropical Colombiana. *Hidrobiológica*, 18 (3): 189-198.
- Montoya, J. M., Pimm, S. L., Sole, R. V.** 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442:259-264.
- Moorhead, K. K., Reddy, K. R. R.** 1988. Oxygen transport through selected aquatic macrophytes. *Journal of Environmental Quality*, 17: 138-142.
- Morais, R. J.** 2010. *Estrutura e interações tróficas em três lagoas marginais no Pantanal Sul. Dissertação para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução.* Brasil: Universidade Federal de Goiás. Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução.
- Morales, G. H., Pinowski, J., Pacheco, J., Madriz, M., Gomez, F.** 1981. Densidades poblaciones, flujo de energía y hábitos alimentarios de aves ictiófagas de los módulos de Apure, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 11:1-45.
- Moreau, J., Christensen, V., Pauly, D.** 1993. *A trophic ecosystem model of Lake George, Uganda.* Pp: 124-129. In V. Christensen and D. Pauly (Eds) *Trophic models of aquatic ecosystems.* ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.
- Moreno, G.** 2006. *Ecología básica de la arenca Triportheus magdalenae en la ciénaga de Ayapel, cuenca media del río San Jorge durante el ciclo hidrológico 2004-2005.* Trabajo de grado para optar al título de biólogo. Colombia: Universidad de Antioquia. Instituto de Biología,
- Moreno & Fonseca.** 1987: Las Ciénagas: Polos de desarrollo. *Actualidades biológicas*, 16(60): 57-68.
- Motta, P. J., Clifton, K. B., Hernandez, P., Eggold, B. T.** 1995a. Ecomorphological correlates in ten species of subtropical seagrass fishes: diet and microhabitat utilization. *Environ Biol Fishes* 44: 37-60.
- Motta, P. J., Norton, S .F., Luckzkovich, J. J.** 1995b. Perspectives on the ecomorphology of the bony fishes. *Environ Biol Fishes* 44:11-20.
- Müller, F.** 1997. State-of-the-art in ecosystem theory. *Ecological Modelling*, 100:135-161.
- Munro, L. I., Falconer, L., Telfer, Ross, T. C. L.G.** 2010. *Review of Environmental Models. Sustaining Ethical Aquaculture Trade: SEAT Deliverable Ref: D 4.1.* University of Stirling.

- Naiman, R. J., Magnuson, J. J., Mcknight, D. M., Stanford, J. A.** 1995: *The Freshwater Imperative: a Research Agenda*. Washington: Island Press.
- Naranjo, G. L., Amaya E., J. D.** (Eds.). 2009. *Plan Nacional de las especies migratorias. Diagnóstico e identificación de acciones para la conservación y el manejo sostenible de las especies migratorias de la biodiversidad en Colombia*. Bogotá, Colombia: MAVDT Convenio Ministro de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial y WWF Colombia. Dirección de Ecosistemas.
- Naranjo, L. G., Andrade, G. I., Ponce de León, E.** 1999. *Humedales Interiores de Colombia: Bases técnicas para su conservación y uso sostenible*. Colombia: Ministerio del Medio Ambiente Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Navas-Pereira, D. & Henrique, R. M.** 1996. Aplicação de índices biológicos numéricos na avaliação da qualidade ambiental. *Revista brasileira Biologia*, 56(1): 441-450.
- Neiff, J. J.** 1996. *Ecosistemas de América Latina y sus potencialidades de producción*. I Simpósio sobre Ecosistemas Naturais do Mercosul-UFSM, Santa María, Brasil, CECOAL.
- Neiff, J. J.** 1999. *El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica*, Parte II, Pp: 99-149. En: Malvárez, A. I. (Ed) Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica: 15-25. Montevideo, Uruguay: UNESCO,
- Neiff, A. P. & Carignan, R.** 1997. Macroinvertebrates on *Eichhornia crassipes* roots in two lakes of the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*, 345: 185-196.
- Neiff, J. J., Iriondo, M. H., Carignan, R.** 1994. Large Tropical South American Wetlands: An Overview. Proc. of the Internat. Workshop on the Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones: 156-165.
- Neiff, J. J., Neiff, A., Canón, M.** 2009. The role of vegetated areas on fish assemblage of the Paraná River floodplain: effects of different hydrological conditions. *Neotrop Ichthyol* 7(1): 39-48.
- Nico, L. G.** 2010. Nocturnal and diurnal activity of armored suckermouth catfish (Loricariidae: *Pterygoplichthys*) associated with wintering Florida manatees (*Trichechus manatus latirostris*). *Neotropical Ichthyology*, 8 (4): 893-898.
- Nicolay, C. & Winter, Y.** 2006. *Performance Analysis as a Tool for Understanding the Ecological Morphology of Flower-Visiting Bats*. Pp: 131-144. In: Zubaid, A., McCracken, G., Kunz, T. (Eds). *Functional and Evolutionary Ecology of Bats*. New York: Oxford, University Press.
- Novakowski, G. C.; Fugli, R.; Segatti H., N.** 2004. Diet and dental development of three species of *Roeboides* (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*, 2(3):157-162.

- Núñez J, W. G. 1986.** Repartición de recursos alimentarios entre dos especies sublitorales, *Aequidens pulcher* (Gill) y *Geophagus surinamensis* (Bloch) en el lago de Valencia. **Acta Biol Vez.**, 12(2): 24-33.
- Odum, E. 1995.** *Ecología: Peligra la vida. Interamericana.* Segunda edición. México: McGraw-Hill.
- Odum, E. P. 1969.** The Strategy of ecosystem development. **Science**, 164:262-270.
- Odum, E. P. 1971.** *Fundamentals of Ecology*, 3rd ed. Philadelphia, PA, USA: W.B. Saunders, Co.
- Odum, E. P. 1985.** *Fundamentos de ecología.* México: Editorial interamericana.
- Odum, E. P. 1992.** Great ideas in ecology for the 1990's. **BioScience**, 42(7): 542-545.
- Odum, H.T. 1983.** *Systems Ecology: An Introduction.* New York: Wiley.
- Odum, W. E., 1973.** Utilizations of direct grazing and plant Detritus food Chains by the Striped mullet *Mugil cephalus*. Págs: 222 – 240 In: Marine Food Chains (Steele, J. H., Ed.), Edinburgh: Oliver & Boyd.
- Olaya, G. 2006.** Algunos Aspectos de la Biología de dos especies de Anostómidos: *Abramites eques* y *Leporinus muyscorum* en la Ciénaga de Ayapel durante el Ciclo Hidrológico 2004 – 2005. Trabajo de grado presentado para optar al título de Biólogo. Colombia: Universidad de Antioquia.
- Olaya-Nieto, Ch. W., Segura-Guevara, F. F., Tordecilla-Petro, G., Appeldoorn, R. 2007.** *Estimación de los parámetros biológicos básicos de peces comerciales del Río Sinú – II Fase.* Colombia: Universidad de Córdoba. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Departamento de Ciencias Acuícolas. Programa de Acuicultura. Laboratorio de Investigación Biológico Pesquera-LIBP. Informe Final.
- Olaya-Nieto, Ch. W., Segura-Guevara, F. F., Tordecilla-Petro, G., Appeldoorn, R. S. 2008.** *Biología básica del cocobolo (Aequidens pulcher Gill, 1858) en la Ciénaga Grande de Lorica, Colombia.* Informe final. Colombia: Universidad de Córdoba, Programa de Acuicultura, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Departamento de Ciencias Acuícolas. Laboratorio de Investigación Biológico Pesquera-LIBP.
- Oliveira, E., Goulart, E., Breda, L., Mente-Vera, C., Souza, L., Rizzato, 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.
- Ortega-Lara A. Murillo O, Pimienta C, Sterling E. 1999.** Los peces del alto Cauca. Catálogo de especies. Informe presentado a la Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, CVC. Cali, Colombia. 122 pp.

- Oso, J.A.; Ayodele, I. A.; Fagbuaro, O.** 2006. Food and Feeding Habits of *Oreochromis niloticus* (L.) and *Sarotherodon galilaeus* (L.) in a Tropical Reservoir. **World Journal of Zoology**, 1 (2): 118-121.
- Ostfeld, R. & Keesing, F.** 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. **Tree**, 15 (6): 232–237.
- Otero, M. E. B., Spach, H. L., Pichler, H. A., Queiroz, G. M. L. N., Santos, C., A. L. C., Silva.** 2006. O uso de atributos das assembleias de peixes para avaliar a integridade biótica em habitats rasos das Baías de Antonina e Paranaguá, Paraná. **Acta Biológica Paranaense**, 35 (1): 69-82.
- Oyakawa, O. T.,** 2003. *Family Erythrinidae*. Pp: 238–240 In Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds), Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brazil.
- Pacheco, E. B. & Da-Silva, C. J.** 2009. Fish associated with aquatic macrophytes in the Chacororé-Sinhá Mariana Lake system and Mutum River, Pantanal of Mato Grosso, Brazil. **Braz J Biol**, 69(1): 101-108.
- Pacheco, L. M. & Ochoa, J.** 2008. *Hábitos alimenticios del Liso (Rhamdia quelen Quoy & Gaimard, 1824) en el Bajo río Sinú, Colombia*. Trabajo de pregrado. Colombia: Universidad de Córdoba, Programa de Acuicultura, Departamento de Ciencias Acuícolas, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia.
- Pagioro, T. A. & Thomaz, S. M.** 1999. Influence of the decomposition of *Eichhornia azurea* on selected abiotic limnological variables of different environments of the floodplain of the high Paraná River. **Acta Limnologica Brasiliensia**, 11(2): 157-171.
- Palacio, J., Aguirre, N., Flórez, M. T., Wills, A., Villegas, N., Rodríguez, W., Hernandez, E., Gallo, L. J., Caicedo, O., Poveda, A., Jiménez, L. F., Arredondo, C., Prada, J. F., Peña, A. F., Turbay, S., Zárate, C. y Jaramillo, P.** 2006, *Plan de Manejo Ambiental del complejo de humedales de Ayapel, Córdoba, Informe final*. Colombia: Universidad de Antioquia & Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y del San Jorge, Grupo de Investigación en Gestión y Modelación Ambiental.
- Palomares, M. L. D.; & Pauly, D.** 1998. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. **Mari Freshwater Res**, 49(5):447-453.
- Parra H., B. J. & León, J. R.** 1984. Análisis del contenido estomacal y hábitos alimenticios de la camiguana *Anchoa parva* (Meek & Hildebrand, 1923), (Pisces: Engraulidae) del Golfo de Cariaco, Edo. Sucre, Venezuela. **Bol Inst Oceanogr Venezuela Univ. Oriente** 23 (1-2): 15–41.

- Pasian, A., Goulart, E., Oliveira, E., Abelha, M.** 2006. Hábitos alimentares e sobreposição trófica das raias *Potamotrigon falkneri* e *Potamotrygon motoro* (Chondrichthyes, Potamotrygonidae) na planície alagável do alto rio Paraná, Brasil. **Acta Sci Biol** 28(3): 195-202.
- Pauly, D.** 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. **Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer** 39, 175–92.
- Pauly, D.** 1983. Algunos Métodos Simples para la Evaluación de Recursos Pesqueros Tropicales. **FAO Fish. Tech. Pap.**, 234: 49 p.
- Pauly, D.** 1986. A simple method for estimating the food consumption of fish population from growth data and food conversion experiments. **Fish. Bull**, 84: 827–840.
- Pauly, D.** 1987. A review of the ELEFAN system for analysis of length-frequency data in fish and aquatic invertebrates. Pp 7-34. *In*: D. Pauly & G. R. Morgan (Eds) Length-based models in fisheries research. ICLARM Conference Proceedings 13, 468 p.
- Pauly, D. & David, N.** 1981. ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length-frequency data. **Meeresforschung**, 28(4): 205-221.
- Pauly, D., Christensen, V, Walters, C.** 2000. Ecopath, Ecosim and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. **ICES J Mar Sci** 57:697-706.
- Pauly D., Soriano M., Palomares, M. L.** 1993. Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state models. *In*: Christensen V. & D. Pauly (Eds.) Trophic model of aquatic ecosystems. ICLARM Conference Proceedings 26.
- Pazete de Oliveira, M & Tejerina-Garro, F.** 2010. Distribuição e estrutura das assembléias de peixes em um rio sob Influência antropogênica, localizado no alto da bacia do rio Paraná – Brasil Central. **Bol Inst Pesca, São Paulo**, 36(3): 185–195.
- PBOT** *Plan básico de ordenamiento territorial San Jerónimo de Ayapel.* 2001.
- Peake, D. E.** 1999. *Distribution and Relative Abundance of Pelagic Seabirds of the Northern Gulf of Mexico.* Pp: 236-247. *En*: Kumpf H., K. Steidinger y K. Sherman (Eds.) The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem. USA, Blackwell Science.
- Pegado A., F. J., Fonseca G., A. A., Leite, R. L., Ruffo, L. M.** 2006. Gastrópodes e outros invertebrados do sedimento associados a macrófita *Eichhornia crassipes* de um acude hipertrófico do semi-árido paribano. **Revista de Biología e Ciências da Terra**, 1: 165-178.

- Peinado, J. J. & Machado, C. A.** 2007. Hábitos alimenticios del Perico (*Trachelyopterus badeli* f.c. Dahl, 1955) en el río Sinú, Colombia. Trabajo de pregrado. Colombia: Universidad de Córdoba, Programa de Acuicultura, Departamento de Ciencias Acuícolas, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia.
- Peiró, D. F. & Alves, R. G.** 2004. Levantamento preliminar da entomofauna associada a macrófitas aquáticas da região litoral de ambientes lênticos. *Revista Uniara*, 15: 177-188.
- Peiró, D. F. & Alves, R. G.** 2006. Insetos aquáticos associados a macrófitas da região litoral da Represa do Ribeirão das Anhumas (Município de Américo Brasiliense, São Paulo, Brasil). *Biota Neotropica*, 6 (2): 1-9.
- Pelicice, F. M. & Agostinho, A. A.** 2006. Feeding ecology of fishes associated with *Egeria* spp. patches in a tropical reservoir, Brazil. *Ecology of Freshwater Fish*, 15: 10-19.
- Pelicice, F. M., Agostinho, A. A. & Thomaz, S. M.** 2005. Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecologica*, 27: 9-16.
- Pelicice, F. M., Thomaz, S. M., Agostinho, A. A.** 2008. Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes. *Neotropical Ichthyology*, 6(4):543-550.
- PMA PLAN DE MANEJO AMBIENTAL DEL COMPLEJO DE HUMEDALES DE AYAPEL.** 2007. Informe Convenio Universidad de Antioquia-Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y del San Jorge, CVS. Elaborados por el Grupo de Investigación en Gestión y Modelación Ambiental – GAIA-, Corporación Académica Ambiental. Medellín. 433 pp.
- Penczak, T. & Kruk, A.** 1999. Applicability of the abundance/biomass comparison method for detecting human impacts on fish populations in the Pilica River, Poland. *Fisheries Research*, 39(3): 229-240.
- Peña, D. S.** 2008. *Comportamiento del carbono orgánico en la ciénaga Ayapel, Colombia*. Colombia: Universidad de Antioquia, Facultad de Ingeniería, Maestría en Ingeniería, Área Ambiental.
- Pérez-Mayorga, A & Prada-Pedrerros, S.** 2011. Relación entre comunidad íctica y cobertura vegetal riparia en dos períodos hidrológicos (Eje Cafetero, Colombia). *Universitas Scientiarum*, 16 (2): 119-139.
- Peters, L.** 2005. *Periphyton as a Habitat for Meiofauna — a case of a neglected community Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades des Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)*. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Sektion Fachbereich Biologie. Universität Konstanz. 135 p.

- Peterson, C. & Winemiller, K.** 1997. Ontogenic diet shifts and scale-eating in *Roeboides dayi*, a Neotropical characid. ***Environmental Biology of Fishes***, 49: 111–118.
- Peterson, J. C.** 2005. *Matemáticas básicas: Álgebra, trigonometría y geometría analítica*. 2da ed. México: Compañía Editorial Continental.
- Pettesse, M. L.** 2006. Caracterização da ictiofauna da represa de Barra Bonita (SP) e adaptação do índice de integridade biótica (IIB). Teses de Doutorado em Ciências Biológicas (Área de concentração: Ecologia). Brasil: Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista “Júlio Mesquita Filho”.
- Petriere, M. Jr.** 1978. Pesca e esforço de pesca no Estado do Amazonas I. Esforço e captura por unidade de esforço. ***Acta Amazonica*** 8: 439 – 454.
- Petriere, M. Jr. & Angelini, R.** 2009. Análise trófica de dois ambientes em lagos de várzea amazônicos. Pp: 291-313. In: Fraxe, T. J. P; Witkoski, A. C.; Silva, S. C. P (org). A pesca na Amazônia Central – ecologia, conhecimento tradicional e formas de manejo.
- Petry, A. C., Agostinho, A. A., Gomes, L.C.** 2003a. Fish assemblages of tropical floodplain lagoons: exploring the role of connectivity in a dry year. ***Neotrop Ichthyol*** 1(2):111-119.
- Petry, P., Bayley, P. B, Markle, D.F.** 2003b, Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River Floodplain. ***J Fish Biol***, 63:547-579.
- Pianka, E. R.** 1973. The structure of lizard communities. ***Annual Review and Systematics***, 4:53-74.
- Pielou, E.C.** 1969. An itroduction to mathematical ecology. Wiley-Interscience, New York. 294 pp.
- Piet, G. J.** 1998. Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. ***Env Biol Fish***, 51: 67–86.
- Pihl, L., Wennhage, H., Nilsson, S.** 1994. Fish assemblage structure in relation to macrophytes and filamentous epiphytes in shallow non-tidal and soft-bottom habitats. ***Environmental Biology of Fishes***, 39: 271–288.
- Pimm, S. L. & Kitching, R. L.** 1988. Food web patterns: trivial flaws or the basis of an active research program? ***Ecology***, 69:1669-1672.
- Pinilla, G. & Duarte, J.** 2006. *La importancia ecológica de las ciénagas del Canal del Dique y la determinación de su estado limnológico*. Colombia: Convenio Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá- Cormagdalena. Estudios e investigaciones de las obras de restauración ambiental y de navegación del Canal del Dique.

- Plaganyi E. & Butterworth, D.** 2004. A critical look at the potential of Ecopath with Ecosim to assist in practical fisheries management. *African Journal of Marine Science*, 26: 261-287.
- Poi de Neiff, A & Neiff, J. J.** 2006. Riqueza de especies y similaridad de los invertebrados que viven en plantas flotantes de la planicie de inundación del Río Paraná (Argentina). *Interciencia*, 31(3): 219-225.
- Poi de Neiff, A., Neiff, J. J., Orfeo, O., Carignan, R.** 1994 . Quantitative importance of particulate matter retention by the roots of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms in the Paraná floodplain. *Aquatic Botany*, 47: 213-223.
- Polis, G. A.** 1999. Why are parts of the world green? multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos*, 86:3-15.
- Polis, G., Sears, A., Huxel, G., Strong, D., Maron, J.** 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Tree*, 15 (11): 473-475.
- Polis, G. A. & Strong, D. R.** 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, 147: 813-842.
- Polovina, J. J.** 1984a. Model of a coral reef ecosystems I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*, 3(1):1-11.
- Polovina, J. J.** 1984b. An overview of the ECOPATH model. *Fishbyte*, 2(2):5-7.
- Poveda S., A.** 2007. *Variación temporal de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos asociados a raíces de Eichhornia crassipes en un sector de la ciénaga de Ayapel Córdoba, Colombia*. Trabajo de grado en Biología. Colombia: Universidad de Antioquia. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Instituto de Biología.
- Power, M.** 1992. Top-Down and Bottom-Up Forces in Food Webs: Do Plants Have Primacy. *Ecology*, 73 (3): 733-746.
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, S., Daily, G., Castilla, J. C., Lubchenco, J., Paine, R.** 1996. Challenges in the quest for keystones. *Bioscience*, 46(8):609-620.
- Prado, K. L., Freitas, C. E. & Soares, M. C.** 2010. Assembléias de peixes associadas às macrófitas aquáticas em lagos de várzea do baixo rio Solimões. *Revista Biotemas*, 23 (1):131-142.
- Prieto, M. & Victor, A.** 2008. Zooplankton en la larvicultura de peces neotropicales. *Rev MVZ Córdoba*, 13(2):1415-1425.
- Priyadarshana, T., Asaeda, T., Manatunge, J.** 2001. Foraging behaviour of planktivorous fish in artificial vegetation: the effects on swimming and feeding. *Hydrobiologia*, 442: 231-239.

- Quirós, J. A., Arias, J. E. & Rodríguez, E. R.** 2010. Gastrópodos asociados a *Eichhornia crassipes* en el Complejo Cenagoso del bajo Sinú (Córdoba, Colombia). **Temas Agrarios**, 15:(1): (84 – 95).
- Ramírez, J; & Noreña, J.** 2004. Caracterización del sedimento de una laguna tropical rasa. **Caldasia**, 26 (1): 173-183.
- Ramírez A & Viña G.** 1998. *Limnología Colombiana: aportes a su conocimiento y estadísticas de análisis*. Bogota: Panamericana.
- Redding, T. & Midlen, A.** 1992. Estudio de la producción piscícola en los canales de riego. FAO Documento Técnico de Pesca. N° 317. Roma, FAO. 114pp.
- Reddy, K. R. & Tucker, J. C.** 1983. Productivity and Nutrient Uptake of Water Hyacinth, *Eichhornia crassipes* L. Effect of Nitrogen. **Economic Botany**, 37(2): 237-247.
- Reid, S.** 1983. Biología de los bagres rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* y *Pseudoplatystoma tigrinum* en la cuenca del río Apure, Venezuela. Universidad Nacional Experimental de los Llanos Orientales. Ezequiel Zamora. **Serie: Prod Agric.**, 1(1).
- Resende, E. K. & Palmeira, S. S.** 1999. *Estrutura e dinâmica das comunidades de peixes da planície inundável do rio Miranda, Pantanal de Mato Grosso do Sul*. Anais do II Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal, Manejo e Conservação, de 18 a 22 de novembro de 1996. Corumbá-MS. EMBRAPA Pantanal, 535 p.
- Restrepo, C. A.** 2005a. *Estudio de la dinámica del transporte del nitrógeno y del fósforo en la Ciénaga de Ayapel*. Colombia: Universidad Nacional de Colombia, Maestría en Aprovechamiento de Recursos Hidráulicos.
- Restrepo-Angel, J. D.** 2005. *Los sedimentos del río Magdalena: Reflejo de la crisis ambiental*. Medellín: Fondo Editorial Universidad EAFIT.
- Restrepo, J. D. Editor.** 2005b. *Los Sedimentos del Río Magdalena: Reflejo de la Crisis Ambiental*. Fondo Editorial Universidad EAFIT, Medellín, Colombia. 267 p
- Rial B., A.** 2006. Variabilidad espacio-temporal de las comunidades de plantas acuáticas en un humedal de los Llanos de Venezuela. **Rev Biol Trop** 54 (2): 403-413.
- Rice, J.,** 1995. Food web theory, marine food webs, and what climate change may do to northern marine fish populations. In: Beamish, R.J. (Ed.), *Climate Change and Northern Fish Populations*. **Can Spec Publ Fish Aquat Sci**, 121:561-568.
- Rierner, D. N.** 1984. *Introduction to freshwater vegetation*. AVI Publishing Company, Inc. Westport. 98 p.

- Ríos, M. I. 2006. *Estructura de la comunidad de peces y su variación espacio-temporal en el sistema cenagoso de Ayapel, Córdoba (Colombia) durante el ciclo hidrológica 2004-2005*. Trabajo de investigación para optar al título de Magíster en biología. Colombia: Universidad de Antioquia, Instituto de Biología.
- Ríos-Pulgarín, M. I., Jiménez-Segura, L. F., Palacio-Baena, J. A., Ramírez-Restrepo, J. J. 2008. Comunidad de peces en la Ciénaga de Ayapel, Río Magdalena (Córdoba) Colombia: cambios espacio-temporales en su asociación. *Actual Biol*, 30 (88): 29-53.
- Rivera-Rondón, C., Prada-Pedrerros, S., Galindo, D., Maldonado-Ocampo, J. 2008. Effects of aquatic vegetation on the spatial distribution of *grundulus bogotensis*, Humboldt 1821 (CHARACIFORMES: CHARACIDAE). *Caldasia*, 30(1): 135-150
- Rocha, G. R. A. & Freire, K. M. F. 2009. Biology and dominance relationships of the main fish species in the Lake Encantada, Ilhéus, Brazil. *Acta Limnologica Brasileira*, 21(3): 309-316.
- Rodrigues C., M. L. & Henry, R. 2010. Phosphorus, nitrogen, and carbon contents of macrophytes in lakes lateral to a tropical river (Paranapanema River, São Paulo, Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22(2): 122-132.
- Rojas-Alvarado, J. D. 2005. *Diversidad bacteriana en el perifiton de raíces de Eichhornia crassipes, Pistia sp. y Azola sp., en un humedal artificial de la Universidad de Earth*. Informe final de graduación. Cartago, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Biología, Ingeniería en Biotecnología.
- Roldán P., G. & Ramírez R., J. 2008. *Fundamentos de Limnología Neotropical*. 2ª ed. Colombia: Universidad de Antioquia.
- Roldán P., G. 1992. *Fundamentos de limnología neotropical*. Colombia: Universidad de Antioquia.
- Rolon, A., Flores, H., Maltchik, L. 2010. Aquatic macrophytes in natural and managed wetlands of Rio Grande do Sul State, Southern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22 (2): 133-146.
- Rúa, A. 2009 Comportamiento espacial y temporal de las concentraciones de mercurio, plomo, cromo y cadmio en los sedimentos de la Ciénaga de Ayapel–Córdoba, noroccidente Colombiano. Trabajo de Maestría. Facultad de Ingeniería. Universidad de Antioquia.
- Rud, J. 1982. Hábitos alimenticios de la *Doncella Ageneiosus caucanus* (Steindachner, 1880). *Rev Div Pesquera*, XIX (3-5): 1-7.
- Ryder, R. A. 1982. The morphoedaphic index: use, abuse, and fundamental concepts. *Transactions of the American Fisheries Society*, 111:154-164.

- Saikia, S.** 2011. Review on Periphyton as Mediator of Nutrient Transfer in Aquatic Ecosystems. *Ecologia Balkanica*, 3 (2): 65-78.
- Saint-Paul, U. & Soares G. M.** 1987. Diurnal distribution and behavioral responses of fishes to extreme hypoxia in an Amazon floodplain lake. *Environ Biol Fishes*, 20(2): 91-104.
- Salas, F., Neto, J. M., Borja, A., Marques, J. C.** 2004. Evaluation of the applicability of a marine biotic index to characterize the status of estuarine ecosystems: the case of Mondego estuary (Portugal). *Ecological Indicators*, 4: 215–225.
- Samper, D., González, E. & Guillot, G.** 1993. *Colombia. Caminos del Agua*. Bogotá: Banco de Occidente.
- Sánchez, R. M., Galvis, G., Victoriano, P. F.** 2003. Relación entre características del tracto digestivo y los hábitos alimentarios de peces del Río Yucao, sistema del Río Meta (Colombia). *Gayana*, 67(1): 75-86.
- Sánchez-Botero, J. I. & Araújo-Lima, C. A. R. M.** 2001. As macrófitas aquáticas como berçário para a ictiofauna da várzea do rio Amazonas. *Acta Amazonica*, 3 (3): 437-447.
- Sánchez-Botero, JI., Araujo-Lima, CARM., Garcez, DS.** 2008. Effects of types of aquatic macrophyte stands and variations of dissolved oxygen and of temperature on the distribution of fishes in lakes of the amazonian floodplain. *Acta Limnol Bras*, 20(1): 45-54.
- Sánchez-Botero, J. I., Leitão, R. P., Caramaschi, E. P., Garcez, D. S.** 2007. The aquatic macrophytes as refuge, nursery and feeding habitats for freshwater fish from Cabiúnas lagoon, restinga de Jurubatiba National Park, Rio de Janeiro, Brazil. *Acta Limnológica Brasileira*, 19 (2): 143-153.
- Santino, M.; Bianchini Jr., I., Okawa, M.** 2010. The fate of *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth. detritus within a tropical reservoir. *Acta Limnol Bras*, 22 (2): 109-121.
- Santos, C., Santos, I., Silva, C.** 2009. Ecologia trófica de peixes ocorrentes em bancos de macrófitas aquáticas na baía Caiçara, Pantanal Mato-Grossense. *Rev Bras Bioci, Porto Alegre*, 7(4): 473-476.
- Schiesari, L., Zuanon, J., Azevedo-Ramos, C., Garcia, M., Gordo, M. Messias, M., Monteiro, E.** 2003. Macrophyte rafts as dispersal vectors for fishes and amphibians in the Lower Solimões River, Central Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 19:333–336.
- Schmidt, G. W.** 1972. Seasonal changes in water chemistry of a tropical lake (Lago do Castanho, Amazonia, South America). *Verh Int Ver Theor Angew Limnol*, 18: 613–21.

- Schmidt, T. C. S., Martins, I. A., Reigada, A. L. D., Dias, J. F.** 2008. Taxocenose of marine catfish (Siluriformes, Ariidae) in the complex bay-estuary of São Vicente, SP, Brazil. *Biota Neotrop*, 8(4): 73-81.
- Shannon, L. J., Moloney, C. L., Jarre, A., & Field, J.G.** 2003. Trophic flows in the southern Benguela during the 1980s and 1990s. *Journal of Marine Systems*, 39:83–116.
- Shannon, C. E & Weaver, W.** 1949. The Mathematical theory of communication, The University of Illinois press. Urbana. 19-27.
- Silveira, R., Paiva, L., Camargo, J.** 2010. Top-down control in a tropical shallow lake of Northern Pantanal, Brazil. *Acta Limnol Bras*, 22 (4): 455-465.
- Simpson, E. H.** 1949. Measurement of Diversity. *Nature*, 163: 688.
- Smith, W. S., Barrella, W., Cetra, M.** 1997. Comunidade de peixes como indicadora de poluição ambiental. *Revista Brasileira de Ecologia*, 1: 67-71.
- Soares, M. G. M.** 1993. Estratégias respiratórias em peixes do Lago Camaleão (Ilha da Marachantaria), AM, Brasil Ph.D Thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia / Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.
- Soares, M.G.M., Menezes, N. A., Junk, W. J.** 2006. Adaptations of fish species to oxygen depletion in a central Amazonian floodplain lake. *Hydrobiologia*, 568: 353-367.
- Soto, P.R. & Barrera, J. A.** 2007. *Hábitos alimentícios de la Mayupa (Sternopygus macrurus Bloch & Schneider, 1801) en el Río Sinú, Colombia*. Trabajo de grado. Colombia: Universidad de Córdoba, Programa de Acuicultura, Departamento de Ciencias Acuícolas, Facultad de Medicina Veterinaria.
- Sperling, E. V.** 1998. *Qualidade da água em atividades de mineração*. Pp: 95-105. In: Dias, L. E. & Mello, J. W. V. (Eds). *Recuperação de áreas degradadas*. Sociedade Brasileira de Áreas Degradadas, Viçosa, Brasil.
- Stefani P. M.** 2006. *Ecologia trófica de espécies alóctones (Cichla cf. ocellaris e Plagioscion squamosissimus) e nativa (Geophagus brasiliensis) nos reservatórios do rio Tietê*. Dissertação de mestrado em Ciências da Engenharia Ambiental. Escola de Engenharia de São Carlos. Universidade de São Paulo. São Carlos.
- Stewart, D., Ibarra, M., Barriga-Salazar, R., Montgomery, W. L.** 2002. Comparison of Deep-River and Adjacent Sandy-Beach Fish Assemblages in the Napo River Basin, Eastern Ecuador. *Copeia*, 2002(2): 333-343.
- Stefani, P. M. & Rocha, O.** 2009. Diet composition of *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840), a fish introduced into the Tietê River system. *Braz J Biol*, 69(3): 805-812.

- Suárez, Y. R., Petrere-Jr., M., Catella, A. C.** 2001. Factors regulating diversity and abundance of fish communities in Pantanal lagoons, Brazil. *Fisheries Management and Ecology*, 8: 173-186.
- Suarez., Y. R., Petrere Jr., M., Catella, A. C.** 2004. Factors regulating diversity and abundance of fish communities in Pantanal lagoons, Brazil. *Fisheries Management and Ecology*, 11: 45–50.
- Tabilo-Valdivieso, E.** 2003. *El Beneficio de los Humedales en la Región Neotropical*. La Serena, Chile: Centro Neotropical de Entrenamiento en Humedales.
- Tadesse, Z.** 1999. The nutritional status and digestibility of *Oreochromis niloticus* L. diet in Lake Langeno, Ethiopia. *Hydrobiologia*, 416: 97-106.
- Takeda, A. M., Souza-Franco, G. M., Melo, S. M. & Monkolski, A.** 2003. *Invertebrados associados às macrófitas aquáticas da planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil)*. Pp: 243-260. In Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas (S.M.Thomaz & L.M. Bini, eds). EDUEM, Maringá.
- Teixeira P., B. C., Peixoto, M., Araújo, F.** 2006. Effects of the proximity from an industrial plant on fish assemblages in the rio Paraíba do Sul, southeastern Brazil. *Neotrop Ichthyol*, 4(2):269-278.
- Tejerina-Garro, F., 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: 399–410.
- Thomaz, S. M. & Bini, L. M. (Eds).** 2003a. *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. EDUEM, Maringá, Brasil. 341 p.
- Thomaz, S. M. & Bini, L. M.** 2003b. Análise crítica dos estudos sobre macrófitas aquáticas desenvolvidos no Brasil. Pp. 19-38, En Thomaz, S. M. & Bini, L. M. (Eds). 2003. *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. EDUEM, Maringá, Brasil. 341 p.
- Thomaz, S. M. & Cunha, E. R.** 2010. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22 (2): 218-236.
- Thomaz, S. M., Bini, L. M. & Bozelli, R. L.** 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579:1-13.
- Tobías-Arias, A. J.** 2004. *Hábitos alimenticios de la Doncella Ageneiosus pardalis (Lütken, 1874) en el Río Sinú, Colombia*. Trabajo de grado. Colombia: Universidad de Córdoba, Departamento de Acuicultura, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Montería, Colombia.

- Tobías-Arias, A., Olaya-Nieto, C. W., Segura-Guevara, F. F., Tordecilla-Petro, G., Brú- Cordero, S. B.** 2006. Ecología trófica de la Doncella (*Ageneiosus pardalis* Lütken, 1874) en la Cuenca del Río Sinú, Colombia. **Rev MVZ Córdoba**, (1), suplemento 1.
- Tsagarakis, K., Coll, M., Giannoulaki, M., Somarakis, S., Papaconstantinou, C., Machias, A.** 2010 Food-web traits of the North Aegean Sea ecosystem (Eastern Mediterranean) and comparison with other Mediterranean ecosystems. **Estuar Coast Shelf Sci.**, 88:233–248.
- Travieso-Bello, A., Moreno-Casola, P., Campos, A.** 2005. Efectos de diferentes usos pecuarios sobre el suelo y la vegetación en humedales transformados a pastizales. **Interciencia**, 30: 12-17.
- Turner, J. T.** 2004. The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. **Zoological Studies**, 43(2): 255-266.
- Ulanowicz, R. E.** 1986. Growth and Development: Ecosystem Phenomenology. Springer Verlag, New York. 203 pp.
- Ulanowicz, R. E. & Mann, K. H.** 1981. *Ecosystems under stress*. In: Platt, T., Mann, K. H., Ulanowicz, R. E. (eds.) Mathematical models in biological oceanography. The UNESCO Press, Paris, p. 133-137.
- Ulanowicz, R. E. & Puccia, C. J.** 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. **Coenoses**, 5: 7–16.
- Usma, J., Valderrama, M., Escobar, M., Ajiaco-Martínez, R., Villa-Navarro, F., Castro, F., Ramírez-Gil, H., Sanabria, A., Ortega-Lara, A., Maldonado-Ocampo, J., Alonso, J., Cipamocha, C.** 2009. *Peces dulceacuícolas migratorios en Colombia*. Pp. 103-131. En: Naranjo, L. G. & Amaya, J. D. (Eds). 2009. *Plan Nacional de las especies migratorias. Diagnóstico e identificación de acciones para la conservación y el manejo sostenible de las especies migratorias de la biodiversidad en Colombia*. Colombia: Dirección de Ecosistemas, Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial-WWF Colombia.
- Valderrama, M.** 1984. Análisis de la situación actual y perspectivas de desarrollo pesquero en embalses de Colombia. **Divulgación Pesquera, INDERENA (Bogotá)**, XXII (2, 3, 4):72-91.
- Valderrama, M., & Zárate, M.** 1989. Some ecological aspects and present state of the fishery of the Magdalena river basin, Colombia, South America. pp. 209-421. En: D. P. Dodge (ed.). Proceedings of the International Large River Symposium. **Can Spec Publ Fish Aquat Scien**, 106: 209-421.
- Van Dam, A. A., Beveridge, M. C. M., Azim, M. E., Verdegem, M. C. J.** 2002. The potential of fish production based on Periphyton. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, 12: 1–31.

- Vander Zanden, M. J. & Vadeboncoeur, Y.** 2002. *Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes.* ***Ecology***, **83**, 2152-2161.
- Vanni, M. J., Arend, K. K., Bremigan, M. T., Bunnell, D. B., Garvey, J. E., Gonzalez, M. J., Renwick, W. H., Soranno, P. A., Stein, R. A.** 2005. Linking landscapes and food webs: Effects of omnivorous fish and watersheds on reservoir ecosystems. ***Bioscience***, **55**, 155-167
- Vasconcellos, M., Mackinson, S., Sloman, K., Pauly D.** 1997. The stability of trophic mass-balance models of marine ecosystems: a comparative analysis. ***Ecological Modelling***, **100**:125-134.
- Vega, M., R. Pardo, E. Barrado, Debán. L.** 1998. Assessment of seasonal and polluting effects on the quality of river water by exploratory data analysis. ***Water Research***, **32**: 3581–3592.
- Vélez-Macías, F.** En prensa. *Análisis espacio temporal de los principales aspectos y procesos bio-culturales y geográficos en la Ciénaga de Ayapel y la construcción de un modelo geográfico soportado en herramientas de sensoramiento remoto, para la interpretación y simulación de la dinámica del paisaje.* Colombia: Universidad de Antioquia, Facultad de Ingeniería, Doctorado en Ingeniería, Área Ambiental.
- Victoria, G. & García, L.** 1983. *Efectos del desarrollo hidroeléctrico sobre las poblaciones de peces de ríos con planicie inundable.* En: A. Ramos y G. Corredor (Eds.). *Sistemas de acuicultura para Colombia.* Simposio Universidad de Caldas, Manizales. Colombia: Publicaciones ICFES: pp. 99-114.
- Villa, N. F. & S. Losada.** 1999. *Hábitos alimentarios de Pimelodus grosskopfii y Ageneiosus caucanus (Pisces: Siluriformes) en la represa de Prado (Tolima).* Memorias XXXIV Congreso de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas (ACCB). Resumen.
- Villabona, S.** 2010. *Comparación de la estructura de rotíferos y microcrustáceos en dos hábitats: macrófitas y aguas abiertas, en diferentes períodos limnimétricos en el complejo cenagoso de Ayapel, Córdoba, Colombia.* Trabajo de investigación presentado como requisito para optar al título de Magister en Biología. Colombia: Universidad de Antioquia, Instituto de Biología.
- Villabona-González, S., Aguirre, N., Estrada, A.** 2011. Influencia de las macrófitas sobre la estructura poblacional de rotíferos y microcrustáceos en un plano de inundación tropical. ***Rev Biol Trop***, **59**(2): 853-870.
- Villadiego M., P., Ortiz V., E., Atencio G., V. J.** 2003. Evaluación del régimen alimentario del bagre blanco *Sorobium cuspidus* en el Bajo Sinú, Colombia. ***Rev MVZ Córdoba***, **8**(1): 275.

- Villamagna, A. M.** 2009. *Ecological effects of water hyacinth (Eichhornia crassipes) on Lake Chapala, Mexico*. Dissertation submitted to the Faculty of the Virginia Polytechnic Institute and State University in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy in Fisheries and Wildlife Sciences. Blacksburg, Virginia.
- Villa-Navarro F. A. & Losada-Prado S.** 2004. Aspectos bioecológicos del Caloche, *Sternopygus macrurus* (Gymnotiformes: Sternopygidae), en la represa de Prado, Tolima, Colombia. *Dahlia Rev Asoc Colomb Ictiol*, 7: 49-56.
- Villanueva, M. C. S., Isumbisho, M., Kaningini, B., Moreau, J., Micha, J. C.** 2008. Modeling trophic interactions in Lake Kivu: What roles do exotic play? *Ecological Modelling*, 212:422-438.
- Villanueva, M. C., Laléye, P., Albaret, J.-J., Laë, R., Tito de Morais, L., Moreau, J.** 2006a. Comparative analysis of trophic structure and interactions of two tropical lagoons. *Ecological Modelling*, 197:461-477.
- Villanueva, M. C.; Ouedraogo M.; Moreau J.** 2006b. Trophic relationships in the recently impounded Bagré reservoir in Burkina Faso. *Ecological Modelling*, 191: 243-259.
- Viloria, J.** 2008. *Economía extractiva y pobreza en la Ciénaga de Zapatosá*. Colombia: Banco de la República. Centro de Estudios Económicos Regionales (CEER). Documentos de trabajo sobre economía regional. Cartagena de Indias. N° 103, 72.
- Wainwright, P. C.** 1991. Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems. *Am. Zool.*, 31(4): 680-693.
- Wainwright, P. C.** 1994. *Functional morphology as a tool in ecological research*. Pp: 42-59. In: Wainwright, P. C. & Reilly, S. M. *Ecological morphology*. The University of Chicago Press, Chicago, London.
- Wainwright, P. C., Ferry-Graham, L. A., Waltzek, T. B., Carroll, A. M., Hulsey, C .D., Grubich, J. R.** 2001. Evaluating the use of ram and suction during prey capture by cichlid fishes. *J Exp Biol*, 204(17): 3039-3051.
- Wainwright, P. C. & Richard, B. A.** 1995. Predicting patterns of prey use from morphology with fishes. *Env Biol Fish*, 44: 97-113.
- Walters, C., Christensen, V. & Pauly, D.** 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Rev Fish Biol Fisher* 7: 139-172.
- Warwick, R. M.** 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology*, 92: 557-562.
- Warwick, R. M.** 1993. Environmental impact studies on marine communities: pragmatical considerations. *Aust. J. Ecol.*, 18: 63-80.

- Warwick, R. M., Pearson, T. H., Ruswahyuni.** 1987. Detection of pollution effects on marine macrobenthos: further evaluation of the species abundance/biomass method. *Marine Biology*, 95: 193-200.
- Welcomme, R. L.** 1985. River Fisheries. *FAO FishTechPap*, (262):330 pp.
- Welcomme, R. L.** 1992a. Pesca fluvial. Documento Técnico de Pesca. N.º 262, FAO. Roma, Italia. 330 p.
- Welcomme, R. L.** 1992b. River conservation-future prospects. Pp: 454-462. In: Boon, P. J., Calow, P. Petts, G. E. eds. River Conservation and Management. John Wiley and Sons. New York.
- Welcomme, R. L.** 1979. Fisheries ecology of Floodplain Rivers. Longman, London. 317 p.
- Weston, D. P.** 1990. Quantitative examination of macrobenthic community changes along an organic enrichment gradient. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 61: 233-244.
- Wetzel, R. G.** 2001. Limnology: lakes and River Ecosystems. Third Edition. San Diego, USA: Academic Press.
- Winemiller, K. O.** 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan Llanos. *Environmental Biology of Fishes*, 26(3): 177-199.
- Winemiller, K. O.** 2004. Floodplain river food webs: generalizations and implications for fisheries management. Pp.: 285-309 in: R. Welcomme, & T. Petr, Editors. Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries Volume II. Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, Thailand. RAP Publication 2004/16.
- Winemiller, K. O. & D. B. Jepsen, D. B.** 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river. *Journal of Fish Biology*, 53 (Supplement A): 267–296.
- Wootton, R. J.** 1999. *Ecology of teleost fish*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 386 pp
- Wulff, F., Field, J. G., Mann, K. H.** 1989. *Network analysis in marine ecology*. Berlin: Springer- Verlag.
- Yemane, D., Field, J. G., Leslie, R. W.** 2005. Exploring the effects of fishing on fish assemblages using Abundance Biomass Comparison curves. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 374-379.
- Yodzis, P. & Winemiller, K. O.** 1999. In search of operational trophospecies in a tropical aquatic food web. *Oikos*. 87: 327-340.
- Yossa, M. I. & C. Araujo-Lima.** 1998. Detritivory in a two Amazonian fish species. *J Fish Biol*, 52: 1141–1153.

Zapata, J. F.: 2005. *Dinámica hidrológica e hidráulica de la ciénaga de Ayapel.* Colombia: Universidad Nacional de Colombia, Maestría en Aprovechamiento de Recursos Hidráulicos.

Zarate, M. & Cubides, A. 1977. *Estudio ecológico de las ciénagas del plano inundable del Río Magdalena.* Cartagena, Colombia: INDERENA-FAO.

ANEXOS

Anexo 1. Coordenadas geográficas de los sitios de pesca experimental registradas en seis sectores de muestreo durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel (Sistema de referencia Datum: Colombia. Bogotá).

Tabla 1. Coordenadas de los sitios de pesca con atarraya registradas durante cuatro niveles de agua en la zonal litoral de Quebrada Quebradona.

Aguas Bajas		Aguas en ascenso		Aguas Altas		Aguas en descenso	
Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste
08° 17'25.25	075°09'06.37	08°17'23.16	075°09'04.06	08°17'23.61	075°09'04.33	08°17'23.16	075°09'04.06
08° 17'25.91	075°09'06.82	08°17'23.62	075°09'04.56	08°17'24.54	075°09'05.86	08°17'23.62	075°09'04.56
08°17'26.70	075°09'08.01	08°17'24.48	075°09'05.71	08°17'25.03	075°09'06.37	08°17'24.48	075°09'05.71
08°17'25.64	075°09'08.00	08°17'25.03	075°09'06.34	08°17'25.88	075°09'06.78	08°17'25.03	075°09'06.34
08°17'25.71	075°09'10.58	08°17'25.90	075°09'06.71	08°17'25.87	075°09'10.23	08°17'25.90	075°09'06.71
08°17'25.64	075°09'11.90	08°17'26.81	075°09'07.76	08°17'25.82	075°09'10.80	08°17'26.81	075°09'07.76
08°17'26.24	075°09'16.50	08°17'25.96	075°09'08.96	08°17'25.74	075°09'11.89	08°17'25.96	075°09'08.96
08°17'26.00	075°09'16.65	08°17'25.71	075°09'09.51	08°17'25.61	075°09'12.94	08°17'25.71	075°09'09.51
08°17'17.88	075°09'29.03	08°17'25.20	075°09'10.29	08°17'26.62	075°09'13.40	08°17'25.20	075°09'10.29
08°17'17.34	075°09'29.70	08°17'25.77	075°09'10.69	08°17'24.95	075°09'15.45	08°17'25.77	075°09'10.69
08°16'55.76	075°09'32.79	08°17'25.68	075°09'11.64	08°17'26.09	075°09'16.47	08°17'25.68	075°09'11.64
08°16'55.63	075°09'33.20	08°17'26.26	075°09'13.69	08°17'24.33	075°09'17.44	08°17'26.26	075°09'13.69
08°16'53.01	075°09'39.23	08°17'25.51	075°09'14.64	08°17'23.52	075°09'17.71	08°17'25.51	075°09'14.64
08°16'52.34	075°09'40.03	08°17'24.85	075°09'15.41	08°17'22.75	075°09'18.42	08°17'24.85	075°09'15.41
08°16'55.80	075°09'33.04	08°17'25.40	075°09'15.60	08°17'22.77	075°09'20.41	08°17'25.40	075°09'15.60
08°16'53.88	075°09'38.19	08°17'26.24	075°09'16.52	08°17'22.30	075°09'21.34	08°17'26.24	075°09'16.52
08°16'53.67	075°09'38.54	08°17'24.26	075°09'17.45	08°17'21.13	075°09'22.54	08°17'24.26	075°09'17.45
08°17'24.93	075°09'15.43	08°17'22.75	075°05'19.30	08°17'18.89	075°09'24.83	08°17'22.75	075°05'19.30
08°17'25.05	075°09'15.17	08°17'22.52	075°05'20.09	08°17'18.89	075°09'25.39	08°17'22.52	075°05'20.09
08°17'23.44	075°09'04.20	08°17'21.78	075°05'21.67	08°17'17.78	075°09'27.24	08°17'21.78	075°05'21.67
08°17'23.86	075°09'04.88	08°17'21.42	075°05'21.99	08°17'18.00	075°09'28.72	08°17'21.42	075°05'21.99
		08°17'21.07	075°09'22.38	08°17'17.88	075°09'29.25	08°17'21.07	075°09'22.38
		08°17'17.76	075°09'29.12	08°17'17.48	075°09'29.10	08°17'17.76	075°09'29.12
		08°17'17.12	075°09'29.68	08°17'12.44	075°09'30.09	08°17'17.12	075°09'29.68
		08°16'58.58	075°09'30.56	08°16'58.54	075°09'30.72	08°16'58.58	075°09'30.56
		08°16'58.17	075°09'30.85	08°16'58.30	075°09'30.93	08°16'58.17	075°09'30.85
		08°16'57.44	075°09'31.06	08°16'57.96	075°09'30.44	08°16'57.44	075°09'31.06
		08°16'57.14	075°09'31.57	08°16'58.82	075°09'30.47	08°16'57.14	075°09'31.57
		08°16'53.14	075°09'38.86	08°16'52.63	075°09'39.45	08°16'53.14	075°09'38.86
		08°16'52.59	075°09'39.37	08°16'52.29	075°09'39.39	08°16'52.59	075°09'39.37

Tabla 2. Coordenadas de los sitios de pesca con atarraya y red de arrastre, registradas durante cuatro niveles de agua en la zonal litoral de la Ciénaga Hoyo los Bagres.

Aguas Bajas		Aguas en ascenso		Aguas Altas		Aguas en descenso	
Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste
08°17'43.30	075°06'20.17	08°17'19.21	075°06'57.31	08°17'36.22	075°05'14.37	08°17'19.21	075°06'57.31
08°17'43.29	075°06'22.16	08°17'18.28	075°06'58.32	08°17'19.32	075°06'56.93	08°17'18.28	075°06'58.32
08°17'42.52	075°06'22.34	08°17'20.54	075°06'57.91	08°17'18.87	075°06'57.65	08°17'20.54	075°06'57.91
08°17'41.17	075°06'22.98	08°17'24.13	075°06'57.17	08°17'18.97	075°06'58.03	08°17'24.13	075°06'57.17
08°17'40.06	075°06'24.48	08°17'26.99	075°06'56.84	08°17'21.59	075°06'57.93	08°17'26.99	075°06'56.84
08°17'38.23	075°06'25.03	08°17'27.68	075°06'55.92	08°17'25.04	075°06'57.13	08°17'27.68	075°06'55.92
08°17'19.87	075°06'56.54	08°17'28.33	075°06'55.85	08°17'26.54	075°06'56.44	08°17'28.33	075°06'55.85
08°17'18.90	075°06'57.78	08°17'31.58	075°06'51.44	08°17'28.23	075°06'55.77	08°17'31.58	075°06'51.44
08°17'18.01	075°06'58.31	08°17'29.99	075°06'48.97	08°17'29.65	075°06'54.54	08°17'29.99	075°06'48.97
08°17'20.58	075°06'57.86	08°17'35.42	075°06'50.56	08°17'31.66	075°06'51.90	08°17'35.42	075°06'50.56
08°17'27.52	075°06'56.05	08°17'42.32	075°06'50.19	08°17'32.09	075°06'50.93	08°17'42.32	075°06'50.19
08°17'28.43	075°06'55.89	08°17'43.26	075°06'43.27	08°17'34.44	075°06'50.45	08°17'43.26	075°06'43.27
08°17'28.69	075°06'55.04	08°17'45.46	075°06'55.28	08°17'31.72	075°06'50.77	08°17'45.46	075°06'55.28
08°17'31.55	075°06'51.27	08°17'45.78	075°06'47.79	08°17'36.09	075°06'50.68	08°17'45.78	075°06'47.79
08°17'29.51	075°06'49.60	08°17'45.64	075°06'44.67	08°17'42.24	075°06'50.21	08°17'45.64	075°06'44.67
08°17'29.99	075°06'48.85	08°17'45.36	075°06'42.13	08°17'42.89	075°06'50.89	08°17'45.36	075°06'42.13
08°17'32.00	075°06'50.90	08°17'45.21	075°06'39.87	08°17'43.62	075°06'51.63	08°17'45.21	075°06'39.87
08°17'33.17	075°06'50.74	08°17'36.47	075°06'38.07	08°17'43.43	075°06'49.20	08°17'36.47	075°06'38.07
08°17'34.14	075°06'50.46	08°17'34.94	075°06'38.32	08°17'38.32	075°06'45.56	08°17'34.94	075°06'38.32
08°17'35.98	075°06'50.71	08°17'28.97	075°06'39.90	08°17'37.72	075°06'45.83	08°17'28.97	075°06'39.90
08°17'42.65	075°06'50.16	08°17'44.42	075°06'22.15	08°17'38.31	075°06'37.15	08°17'44.42	075°06'22.15
08°17'43.19	075°06'48.93	08°17'43.26	075°06'20.61	08°17'38.15	075°06'38.88	08°17'43.26	075°06'20.61
08°17'45.51	075°06'44.24	08°17'43.27	075°06'19.31	08°17'37.36	075°06'39.68	08°17'43.27	075°06'19.31
08°17'45.51	075°06'43.46	08°17'37.79	075°06'15.29	08°17'36.96	075°06'39.66	08°17'37.79	075°06'15.29
08°17'41.90	075°06'33.80	08°17'39.25	075°06'15.18	08°17'44.44	075°06'22.09	08°17'39.25	075°06'15.18
08°17'43.29	075°06'33.20	08°17'38.58	075°06'15.83	08°17'43.17	075°06'20.07	08°17'38.58	075°06'15.83
08°17'45.23	075°06'30.70	08°17'38.59	075°06'17.64	08°17'42.72	075°06'20.90	08°17'38.59	075°06'17.64
08°17'48.67	075°06'37.39	08°17'39.68	075°06'22.19	08°17'43.40	075°06'22.04	08°17'39.68	075°06'22.19
08°17'50.66	075°06'29.04	08°17'41.04	075°06'23.47	08°17'33.62	075°06'12.53	08°17'41.04	075°06'23.47
08°17'49.49	075°06'27.40	08°17'52.83	075°06'25.85	08°17'32.77	075°06'12.42	08°17'52.83	075°06'25.85
08°17'39.16	075°06'04.51	08°17'48.17	075°05'58.45	08°17'42.22	075°06'08.53	08°17'46.76	075°06'35.10
08°17'51.39	075°06'25.48	08°17'31.17	075°06'38.57	08°17'43.22	075°06'18.53	08°17'39.88	075°05'27.66
08°17'43.23	075°06'19.76	08°17'32.42	075°06'39.99			08°17'48.68	075°05'14.63

Tabla 3. Coordenadas de los sitios de pesca con atarraya y red de arrastre, registradas durante cuatro niveles de agua en la zonal litoral de la Ciénaga Escobillitas.

Aguas Bajas		Aguas en ascenso		Aguas Altas		Aguas en descenso	
Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste
08°17'41.81	075°05'26.30	08°17'34.90	075°05'13.89	08°16'46.28	075°06'15.32	08°17'34.90	075°05'13.89
08°17'42.08	075°05'25.68	08°17'36.60	075°05'16.72	08°16'45.87	075°06'15.49	08°17'36.60	075°05'16.72
08°17'43.20	075°05'23.09	08°17'41.54	075°05'26.51	08°16'45.36	075°06'15.95	08°17'41.54	075°05'26.51
08°17'37.62	075°05'27.13	08°17'43.32	075°05'22.93	08°16'45.12	075°06'16.56	08°17'43.32	075°05'22.93
08°17'34.90	075°05'29.80	08°16'45.24	075°06'16.59	08°16'44.81	075°06'17.14	08°16'45.24	075°06'16.59
08°16'44.96	075°06'17.57	08°16'44.98	075°06'17.33	08°16'44.40	075°06'17.85	08°16'44.98	075°06'17.33
08°16'44.52	075°06'17.96	08°16'44.52	075°06'17.94	08°16'43.50	075°06'20.80	08°16'44.52	075°06'17.94
08°16'44.34	075°06'18.37	08°16'43.25	075°06'20.69	06°16'43.16	075°06'20.66	08°16'43.25	075°06'20.69
08°16'44.29	075°06'19.02	08°16'44.07	075°06'21.53	06°16'42.76	075°06'20.66	08°16'44.07	075°06'21.53
08°16'43.69	075°06'19.74	08°16'44.21	075°06'23.04	06°16'43.99	075°06'21.54	08°16'44.21	075°06'23.04
08°16'44.30	075°06'23.17	08°16'44.05	075°06'24.50	06°16'44.15	075°06'22.04	08°16'44.05	075°06'24.50
08°16'44.37	075°06'23.17	08°16'43.87	075°06'25.23	06°16'44.25	075°06'22.47	08°16'43.87	075°06'25.23
08°16'42.53	075°06'27.00	08°16'43.74	075°06'26.09	08°16'44.12	075°06'24.45	08°16'43.74	075°06'26.09
08°16'45.09	075°06'26.68	08°16'24.59	075°06'27.33	08°16'43.68	075°06'25.34	08°16'24.59	075°06'27.33
08°16'45.09	075°06'26.68	08°16'48.62	075°06'31.79	08°16'43.56	075°06'25.96	08°16'48.62	075°06'31.79
08°16'46.07	075°06'23.53	08°16'49.89	075°06'31.88	08°16'42.68	075°06'27.49	08°16'49.89	075°06'31.88
08°16'46.01	075°06'22.12	08°16'47.86	075°06'29.89	08°16'44.65	075°06'30.66	08°16'47.86	075°06'29.89
08°16'46.03	075°06'21.22	08°16'45.39	075°06'26.89	08°16'47.33	075°06'30.97	08°16'45.39	075°06'26.89
08°16'48.46	075°06'18.19	08°16'45.80	075°06'27.57	08°16'49.95	075°06'32.17	08°16'45.80	075°06'27.57
08°16'48.56	075°06'17.96	08°16'46.25	075°06'27.58	08°16'46.37	075°06'28.43	08°16'46.25	075°06'27.58
08°16'49.56	075°06'15.92	08°16'45.05	075°06'26.48	08°16'45.19	075°06'26.82	08°16'45.05	075°06'26.48
08°16'54.15	075°06'18.03	08°16'46.01	075°06'24.18	08°16'45.99	075°06'21.03	08°16'46.01	075°06'24.18
08°16'54.39	075°06'18.03	08°16'45.98	075°06'22.90	08°16'46.05	075°06'23.96	08°16'45.98	075°06'22.90
08°16'48.46	075°06'18.19	08°16'45.00	075°06'21.59	08°16'40.70	075°06'11.33	08°16'45.00	075°06'21.59
08°16'53.48	075°06'14.71	08°16'46.11	075°06'21.09	08°16'39.97	075°06'09.18	08°16'46.11	075°06'21.09
08°16'54.11	075°06'13.61	08°16'46.23	075°06'19.49	08°16'36.89	075°06'09.91	08°16'46.23	075°06'19.49
08°16'54.62	075°06'13.61	08°16'44.54	075°06'12.23	08°16'36.82	075°06'10.65	08°16'44.54	075°06'12.23
08°16'55.13	075°06'12.30	08°16'41.31	075°06'10.73	08°16'36.94	075°06'08.68	08°16'41.31	075°06'10.73
08°16'55.20	075°06'11.48	08°16'37.98	075°06'09.57	08°16'36.49	075°06'08.87	08°16'37.98	075°06'09.57
08°16'56.28	075°06'09.35	08°16'37.01	075°06'10.85	08°17'38.15	075°05'40.72	08°16'37.01	075°06'10.85
08°16'35.46	075°05'13.50	08°17'30.97	075°05'35.93	08°17'35.65	075°05'41.10	08°17'36.11	075°05'14.01
08°17'34.46	075°05'26.54	08°17'35.85	075°05'40.37	08°17'36.05	075°05'44.82	08°17'34.56	075°05'26.43
08°17'41.97	075°05'31.24	08°17'32.41	075°05'14.45	08°17'36.19	075°05'14.41	08°17'43.20	075°05'23.09

Tabla 4. Coordenadas de los sitios de pesca con atarraya y red de arrastre, registradas durante cuatro niveles de agua en la zonal litoral de la Ciénaga Escobillas.

Aguas Bajas		Aguas en ascenso		Aguas Altas		Aguas en descenso	
Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste
08°15'45.32	075°04'51.22	08°15'31.58	075°05'10.62	08°15'41.40	075°04'50.43	08°15'31.58	075°05'10.62
08°15'44.68	075°04'50.90	08°15'32.28	075°05'09.90	08°15'40.85	075°04'50.44	08°15'32.28	075°05'09.90
08°15'41.81	075°04'50.40	08°15'31.59	075°05'05.75	08°15'39.48	075°04'52.25	08°15'31.59	075°05'05.75
08°15'39.16	075°04'50.91	08°15'30.70	075°05'06.04	08°15'39.22	075°04'52.68	08°15'30.70	075°05'06.04
08°15'39.22	075°04'50.23	08°15'29.52	075°05'07.07	08°15'38.75	075°04'53.13	08°15'29.52	075°05'07.07
08°15'39.46	075°04'49.76	08°15'28.91	075°05'08.99	08°15'38.20	075°04'53.05	08°15'28.91	075°05'08.99
08°15'39.40	075°04'48.63	08°15'34.08	075°05'06.90	08°15'39.08	075°04'50.18	08°15'34.08	075°05'06.90
08°15'40.02	075°04'48.20	08°15'40.82	075°05'04.24	08°15'39.39	075°04'47.24	08°15'40.82	075°05'04.24
08°15'39.84	075°04'47.83	08°15'44.80	075°04'58.83	08°15'40.40	075°04'47.85	08°15'44.80	075°04'58.83
08°15'44.83	075°04'49.32	08°15'31.67	075°04'58.83	08°15'41.18	075°04'48.10	08°15'31.67	075°04'58.83
08°15'45.49	075°04'49.50	08°15'42.51	075°04'55.88	08°15'49.82	075°04'51.34	08°15'42.51	075°04'55.88
08°15'46.49	075°04'49.69	08°15'41.77	075°04'59.34	08°15'44.35	075°04'58.91	08°15'41.77	075°04'59.34
08°15'46.83	075°04'49.88	08°15'40.24	075°04'59.89	08°15'43.94	075°04'59.15	08°15'40.24	075°04'59.89
08°15'46.83	075°04'57.17	08°15'37.26	075°04'59.19	08°15'43.43	075°04'59.31	08°15'37.26	075°04'59.19
08°15'47.39	075°04'50.40	08°15'36.92	075°04'59.12	08°15'42.14	075°04'59.29	08°15'36.92	075°04'59.12
08°15'47.58	075°04'51.97	08°15'37.26	075°04'58.90	08°15'41.17	075°04'59.29	08°15'37.26	075°04'58.90
08°15'48.31	075°04'52.83	08°15'36.93	075°04'57.41	08°15'36.82	075°04'59.24	08°15'36.93	075°04'57.41
08°15'44.59	075°04'58.95	08°15'36.25	075°04'57.33	08°15'36.84	075°04'59.04	08°15'36.25	075°04'57.33
08°15'42.32	075°04'58.93	08°15'37.35	075°04'56.43	08°15'36.87	075°04'58.44	08°15'37.35	075°04'56.43
08°15'41.79	075°04'59.46	08°15'38.13	075°04'56.38	08°15'38.10	075°04'57.28	08°15'38.13	075°04'56.38
08°15'40.75	075°04'59.37	08°15'37.82	075°04'55.03	08°15'37.54	075°04'56.25	08°15'37.82	075°04'55.03
08°15'35.80	075°05'07.29	08°15'36.66	075°04'54.68	08°15'36.47	075°04'57.38	08°15'36.66	075°04'54.68
08°15'34.86	075°05'07.02	08°15'46.74	075°04'55.26	08°15'40.07	075°04'58.64	08°15'46.74	075°04'55.26
08°15'32.96	075°05'04.89	08°15'46.39	075°04'55.69	08°15'40.28	075°04'58.42	08°15'46.39	075°04'55.69
08°15'31.74	075°05'05.04	08°15'48.68	075°04'53.31	08°15'42.16	075°04'57.50	08°15'48.68	075°04'53.31
08°15'32.26	075°05'09.89	08°15'48.03	075°04'52.60	08°15'43.05	075°04'57.55	08°15'48.03	075°04'52.60
08°15'31.69	075°05'10.59	08°15'47.34	075°04'51.71	08°15'43.33	075°04'57.85	08°15'47.34	075°04'51.71
08°15'31.66	075°05'10.55	08°15'39.89	075°04'47.96	08°15'31.50	075°05'10.17	08°15'39.89	075°04'47.96
08°17'13.62	075°05'00.90	08°15'38.95	075°04'47.62	08°15'30.82	075°05'09.64	08°15'38.95	075°04'47.62
08°17'11.93	075°04'58.02	08°15'38.94	075°04'46.83	08°15'30.45	075°05'05.93	08°15'38.94	075°04'46.83
08°15'41.00	075°04'58.49	08°15'38.06	075°04'56.29	08°17'10.02	075°04'57.35	08°15'42.28	075°04'57.59
08°17'19.94	075°05'10.22	08°15'38.39	075°04'57.00	08°17'49.09	074°58'42.96	08°15'47.30	075°04'54.32
08°17'21.49	075°05'14.00	08°15'37.15	075°04'59.48			08°17'21.85	075°05'05.50

Tabla 5. Coordenadas de los sitios de pesca con atarraya y red de arrastre, registradas durante cuatro niveles de agua en la zonal litoral de la Ciénaga Playa Blanca.

Aguas Bajas		Aguas en ascenso		Aguas Altas		Aguas en descenso	
Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste
08°17'53.87	074°59'28.12	08°17'52.79	074°59'24.76	08°17'53.30	074°59'26.93	08°17'52.79	074°59'24.76
08°17'53.38	074°59'27.04	08°17'52.43	074°59'21.83	08°17'51.66	074°59'20.39	08°17'52.43	074°59'21.83
08°17'52.89	074°59'24.98	08°17'52.64	074°59'21.12	08°17'50.46	074°59'19.98	08°17'52.64	074°59'21.12
08°17'52.18	074°59'21.97	08°17'50.80	074°59'17.09	08°17'51.85	074°59'13.83	08°17'50.80	074°59'17.09
08°17'47.98	074°59'06.58	08°17'47.18	074°59'05.94	08°17'52.64	074°59'13.19	08°17'47.18	074°59'05.94
08°17'46.08	074°59'05.41	08°17'48.40	074°59'06.12	08°17'48.33	074°59'05.84	08°17'48.40	074°59'06.12
08°17'47.36	074°59'02.22	08°17'46.35	074°59'05.42	08°17'46.98	074°59'05.12	08°17'46.35	074°59'05.42
08°17'45.77	074°59'02.25	08°17'46.95	074°59'01.86	08°17'46.41	074°59'04.76	08°17'46.95	074°59'01.86
08°17'47.22	074°59'00.30	08°17'47.69	074°58'59.96	08°17'46.56	074°59'04.06	08°17'47.69	074°58'59.96
08°17'42.39	074°59'08.36	08°17'49.07	074°59'00.16	08°17'46.80	074°59'01.42	08°17'49.07	074°59'00.16
08°17'49.69	074°59'09.95	08°17'49.95	074°59'00.54	08°17'48.61	074°58'59.45	08°17'49.95	074°59'00.54
08°17'49.47	074°59'13.30	08°17'51.46	074°59'01.19	08°17'50.10	074°59'00.40	08°17'51.46	074°59'01.19
08°17'49.70	074°59'12.79	08°17'45.94	074°58'26.59	08°17'52.76	074°59'00.09	08°17'45.94	074°58'26.59
08°17'47.57	074°59'19.01	08°17'44.47	074°58'24.56	08°17'46.90	074°58'21.24	08°17'44.47	074°58'24.56
08°17'47.50	074°59'19.70	08°17'48.46	074°58'23.50	08°17'47.06	074°58'21.02	08°17'48.46	074°58'23.50
08°17'50.09	074°59'25.93	08°17'48.84	074°58'22.45	08°17'47.31	074°58'20.75	08°17'48.84	074°58'22.45
08°17'49.60	074°59'29.40	08°17'47.50	074°58'21.57	08°17'48.30	074°58'20.98	08°17'47.50	074°58'21.57
08°17'51.40	074°59'29.92	08°17'51.56	074°58'20.59	08°17'49.48	074°58'23.02	08°17'51.56	074°58'20.59
08°17'51.40	074°59'31.22	08°17'45.92	074°58'27.96	08°17'48.81	074°58'21.24	08°17'45.92	074°58'27.96
08°17'56.58	074°59'31.57	08°17'47.32	074°58'33.13	08°17'49.27	074°58'27.70	08°17'47.32	074°58'33.13
08°17'50.26	074°59'19.87	08°17'52.20	074°58'39.70	08°17'52.48	074°58'28.39	08°17'52.20	074°58'39.70
08°17'49.23	074°58'20.38	08°17'53.85	074°58'39.78	08°17'53.03	074°58'28.97	08°17'53.85	074°58'39.78
08°17'52.19	074°17'52.19	08°17'55.31	074°58'41.92	08°17'50.96	074°58'35.71	08°17'55.31	074°58'41.92
		08°17'57.11	074°58'42.56	08°17'51.55	074°58'36.43	08°17'57.11	074°58'42.56
		08°17'57.92	074°58'39.39	08°17'52.13	074°58'36.06	08°17'57.92	074°58'39.39
		08°17'49.61	074°59'01.01	08°17'52.97	074°58'35.87	08°17'49.61	074°59'01.01
		08°17'49.95	074°59'25.58	08°17'54.89	074°58'41.90	08°17'49.95	074°59'25.58
		08°17'49.56	074°59'28.76	08°17'55.65	074°58'42.37	08°17'49.56	074°59'28.76
		08°17'51.48	074°59'29.92	08°17'55.34	074°58'39.48	08°17'51.48	074°59'29.92
		08°17'54.40	074°59'31.52	08°17'55.61	074°58'38.70	08°17'54.40	074°59'31.52
		08°17'47.76	074°58'21.12	08°17'48.81	074°58'27.35	08°17'51.96	074°59'20.26
		08°17'48.13	074°58'21.07	08°17'51.59	074°58'36.12	08°17'50.35	074°59'00.48
		08°17'51.47	074°58'36.50	08°17'49.09	074°58'42.96	08°17'44.30	074°59'08.54

Tabla 6. Coordenadas de los sitios de pesca con atarraya y red de arrastre, registradas durante cuatro niveles de agua en la zonal litoral de Caño Grande.

Aguas Bajas		Aguas en ascenso		Aguas Altas		Aguas en descenso	
Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste	Latitud Norte	Longitud Oeste
08°24'30.12	075°04'38.70	08°24'31.88	075°04'34.78	08°24'33.01	075°04'39.44	08°24'31.88	075°04'34.78
08°24'33.52	075°04'39.42	08°24'32.11	075°04'34.06	08°24'35.33	075°04'39.47	08°24'32.11	075°04'34.06
08°24'45.59	075°04'33.62	08°24'43.25	075°04'31.81	08°24'38.97	075°04'38.62	08°24'43.25	075°04'31.81
08°24'45.59	075°04'20.89	08°24'44.30	075°04'31.21	08°24'40.27	075°04'37.80	08°24'44.30	075°04'31.21
08°24'54.45	075°04'20.52	08°24'43.37	075°04'30.40	08°24'42.15	075°04'36.53	08°24'43.37	075°04'30.40
08°24'55.01	075°04'20.23	08°24'46.48	075°04'29.79	08°24'43.89	075°04'35.17	08°24'46.48	075°04'29.79
08°24'59.62	075°04'18.68	08°24'48.40	075°04'28.34	08°24'31.25	075°04'35.83	08°24'48.40	075°04'28.34
08°25'00.33	075°04'18.68	08°24'49.31	075°04'27.46	08°24'31.57	075°04'35.80	08°24'49.31	075°04'27.46
08°25'05.99	075°04'14.86	08°24'50.38	075°04'26.07	08°24'31.82	075°04'35.05	08°24'50.38	075°04'26.07
08°25'08.42	075°04'16.89	08°24'51.40	075°04'24.57	08°24'32.03	075°04'34.24	08°24'51.40	075°04'24.57
08°25'11.44	075°04'16.49	08°24'52.03	075°04'23.45	08°24'32.30	075°04'33.69	08°24'52.03	075°04'23.45
08°25'35.81	075°04'17.11	08°24'52.42	075°04'22.46	08°24'33.46	075°04'36.12	08°24'52.42	075°04'22.46
08°25'35.42	075°04'17.11	08°24'53.01	075°04'21.62	08°24'34.26	075°04'36.11	08°24'53.01	075°04'21.62
08°25'35.81	075°04'17.36	08°24'53.77	075°04'20.83	08°24'35.18	075°04'35.94	08°24'53.77	075°04'20.83
08°25'30.62	075°04'14.15	08°24'54.62	075°04'20.42	08°24'36.00	075°04'35.77	08°24'54.62	075°04'20.42
08°25'16.32	075°04'14.21	08°24'42.67	075°04'32.55	08°24'37.07	075°04'35.70	08°24'42.67	075°04'32.55
08°25'09.44	075°04'09.44	08°24'41.94	075°04'33.40	08°24'38.91	075°04'34.92	08°24'41.94	075°04'33.40
08°25'04.05	075°04'19.43	08°24'40.49	075°04'33.78	08°24'41.14	075°04'33.74	08°24'40.49	075°04'33.78
08°25'01.96	075°04'18.10	08°24'43.27	075°04'35.86	08°24'43.17	075°04'32.09	08°24'43.27	075°04'35.86
08°24'46.97	075°04'29.73	08°24'43.86	075°04'35.27	08°24'43.34	075°04'31.77	08°24'43.86	075°04'35.27
08°24'45.57	075°04'30.52	08°24'44.04	075°04'34.87	08°24'44.23	075°04'31.17	08°24'44.04	075°04'34.87
08°24'31.51	075°04'36.04	08°24'45.92	075°04'33.34	08°24'45.29	075°04'30.34	08°24'45.92	075°04'33.34
08°24'27.48	075°04'35.91	08°24'45.58	075°04'33.69	08°24'45.70	075°04'30.07	08°24'45.58	075°04'33.69
08°24'25.70	075°04'35.55	08°24'46.39	075°04'33.24	08°24'48.76	075°04'28.15	08°24'46.39	075°04'33.24
		08°24'46.39	075°04'33.24	08°25'00.32	075°04'20.88	08°24'46.39	075°04'33.24
		08°24'47.31	075°04'32.65	08°25'01.78	075°04'20.71	08°24'47.31	075°04'32.65
		08°24'48.45	075°04'48.48	08°25'03.61	075°04'16.70	08°24'48.45	075°04'48.48
		08°24'51.47	075°04'29.48	08°25'04.24	075°04'16.06	08°24'51.47	075°04'29.48
		08°24'53.80	075°04'25.21	08°25'06.02	075°04'14.79	08°24'53.80	075°04'25.21
		08°25'07.38	075°03'49.57	08°25'07.30	075°04'14.33	08°25'07.38	075°03'49.57

Anexo 2A. Promedios de las variables físicoquímicas registradas en parches de vegetación acuática litoral localizados en seis sectores del Sistema Cenagoso de Ayapel durante ocho campañas realizadas en cuatro niveles de agua contrastantes en el período 2008-2009.

Sectores de Muestreo	Campañas	Niveles de agua	Nivel Limnimétrico (m)	Temperatura del agua (°C)	Oxígeno disuelto (mg/L)		pH	Conductividad eléctrica (µS/cm)
Quebrada Quebradona	Enero 2008	Aguas en descenso	4.7	29.8	5.4	61.0	6.9	74.2
	Abril 2008	Aguas bajas	2.7	30.7	9.6	117.0	8.4	113.0
	Julio 2008	Aguas altas	6.0	29.5	4.4	58.0	6.5	29.8
	Septiembre 2008	Aguas altas	5.9	30.2	6.1	85.0	6.8	20.7
	Febrero 2009	Aguas en descenso	3.7	30.4	5.6	77.0	6.4	86.6
	Marzo 2009	Aguas bajas	2.9	34.0	7.6	110.0	6.9	67.4
	Mayo 2009	Aguas en ascenso	3.8	30.9	5.8	79.0	7.3	114.1
Ciénaga Hoyo Los Bagres	Junio 2009	Aguas en ascenso	4.5	31.6	5.6	77.0	7.5	80.4
	Enero 2008	Aguas en descenso	4.7	31.5	5.5	75.0	7.3	92.4
	Abril 2008	Aguas bajas	2.7	31.8	5.3	72.0	7.0	45.9
	Julio 2008	Aguas altas	6.0	30.0	4.3	58.0	5.9	14.0
	Septiembre 2008	Aguas altas	5.9	31.5	4.1	57.0	5.8	12.4
	Febrero 2009	Aguas en descenso	3.7	30.3	5.5	74.0	7.1	97.4
	Marzo 2009	Aguas bajas	2.9	31.2	5.2	78.0	6.9	43.4
Ciénaga Escobillitas	Mayo 2009	Aguas en ascenso	3.8	30.1	6.1	84.0	7.3	75.4
	Junio 2009	Aguas en ascenso	4.5	30.3	6.7	80.0	7.2	140.9
	Enero 2008	Aguas en descenso	4.7	29.9	5.2	60.0	7.2	116.5
	Abril 2008	Aguas bajas	2.7	31.6	4.6	65.0	6.9	32.7
	Julio 2008	Aguas altas	6.0	28.6	3.2	43.0	6.1	15.5
	Septiembre 2008	Aguas altas	5.9	32.2	2.9	40.0	5.7	12.9
	Febrero 2009	Aguas en descenso	3.7	28.4	5.1	70.0	7.2	125.5
Ciénaga Escobillitas	Marzo 2009	Aguas bajas	2.9	30.2	5.4	71.0	6.8	74.2
	Mayo 2009	Aguas en ascenso	3.8	29.9	5.6	74.0	6.9	95.2
	Junio 2009	Aguas en ascenso	4.5	31.3	6.2	78.0	6.5	106.9
	Enero 2008	Aguas en descenso	4.7	32.0	5.6	80.0	7.1	88.2
	Abril 2008	Aguas bajas	2.7	32.9	3.8	54.0	7.1	77.1
	Julio 2008	Aguas altas	6.0	29.7	3.9	51.0	6.1	31.7
	Septiembre 2008	Aguas altas	5.9	32.2	5.6	80.0	6.2	18.5
Ciénaga Playa Blanca	Febrero 2009	Aguas en descenso	3.7	31.9	8.3	117.0	6.1	85.2
	Marzo 2009	Aguas bajas	2.9	34.0	6.7	100.0	7.2	60.6
	Mayo 2009	Aguas en ascenso	3.8	30.3	6.6	83.0	7.8	102.5
	Junio 2009	Aguas en ascenso	4.5	31.9	5.5	77.0	7.0	77.7
	Enero 2008	Aguas en descenso	4.7	29.6	4.2	57.0	6.6	148.8
	Abril 2008	Aguas bajas	2.7	32.3	3.4	49.0	7.2	185.5
	Julio 2008	Aguas altas	6.0	31.5	1.2	17.0	6.1	62.0
Caño Grande	Septiembre 2008	Aguas altas	5.9	31.7	2.5	36.0	5.8	17.9
	Febrero 2009	Aguas en descenso	3.7	31.8	5.2	72.0	6.2	232.7
	Marzo 2009	Aguas bajas	2.9	30.8	4.2	56.0	6.6	191.9
	Mayo 2009	Aguas en ascenso	3.8	30.9	4.7	64.0	6.9	180.6
	Junio 2009	Aguas en ascenso	4.5	31.7	3.2	44.0	6.8	256.8
	Enero 2008	Aguas en descenso	4.7	31.2	5.6	77.0	7.1	148.8
	Abril 2008	Aguas bajas	2.7	30.8	4.5	62.0	7.7	81.9
Caño Grande	Julio 2008	Aguas altas	6.0	31.2	4.8	65.0	6.7	59.3
	Septiembre 2008	Aguas altas	5.9	31.0	3.2	45.0	6.7	63.7
	Febrero 2009	Aguas en descenso	3.7	30.4	6.2	83.0	7.1	38.2
	Marzo 2009	Aguas bajas	2.9	29.5	4.0	54.0	6.9	94.5
	Mayo 2009	Aguas en ascenso	3.8	34.0	4.4	64.0	6.6	104.3
	Junio 2009	Aguas en ascenso	4.5	29.5	6.1	82.0	6.6	173.6

Anexo 2B. Resumen de valores medios de saturación de oxígeno (%) registrados en el tiempo y en el espacio en parches litorales de vegetación acuática en seis sectores del Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período 2008-2009.

Sectores de muestreo	Aguas Bajas	Aguas en ascenso	Aguas Altas	Aguas en descenso
Quebrada Quebradona	109.0	78.9	67.8	73.5
Ciénaga Hoyo Los Bagres	74.0	83.9	64.8	90.1
Ciénaga Escobillita	72.8	83.3	57.5	74.5
Ciénaga Escobillas	67.5	80.5	43.6	67.8
Ciénaga Playa Blanca	52.5	53.8	27.4	63.6
Caño Grande	57.3	72.4	55.6	78.1

Anexo 2C. Tamaño muestral y valores estadísticos de las variables físicoquímicas registradas durante cuatro niveles de agua en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.

Nivel de agua	Variabes Físicoquímicas	Tamaño muestral (N)	Valor mínimo	Valor máximo	Promedio	Mediana	Rango Intercuantil (RIC)	Desviación Estándar	Coefficiente de Variación (%)
Aguas bajas	Temperatura agua (°C)	48	28.7	34.7	31.6	31.4	2.0	1.5	4.9
	Oxígeno disuelto (mg/l)	48	2.6	10.7	5.3	4.9	2.3	1.9	34.7
	pH	48	6.3	8.7	7.1	7.0	0.6	0.5	7.6
	Conductividad eléctrica (µS/cm)	48	29.1	211.0	88.9	74.2	65.7	51.4	57.8
Aguas en ascenso	Temperatura agua (°C)	48	28.6	34.5	31.0	31.0	1.7	1.4	4.5
	Oxígeno disuelto (mg/l)	48	2.9	7.1	5.5	5.8	1.4	1.1	19.4
	pH	48	6.4	8.3	7.0	7.0	0.6	0.4	5.9
	Conductividad eléctrica (µS/cm)	48	60.6	277.6	125.7	107.8	79.1	54.5	43.7
Aguas altas	Temperatura agua (°C)	48	27.8	32.6	30.8	30.9	2.0	1.3	4.1
	Oxígeno disuelto (mg/l)	48	0.86	7.1	3.8	4.1	1.7	1.4	35.9
	pH	48	5.1	7.0	6.2	6.2	0.8	0.5	7.5
	Conductividad eléctrica (µS/cm)	48	10.2	69.2	29.9	19.1	25.0	19.6	65.5
Aguas en descenso	Temperatura agua (°C)	48	27.5	32.8	30.6	30.7	1.8	1.3	4.4
	Oxígeno disuelto (mg/l)	48	3.5	8.8	5.6	5.4	1.0	1.1	19.9
	pH	48	5.5	7.7	6.9	6.9	0.7	0.5	7.8
	Conductividad eléctrica (µS/cm)	48	33.3	295.2	111.2	98.2	48.0	49.6	44.6

Anexo 2D. Tamaño muestral y valores estadísticos para las variables físicoquímicas registradas en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel durante cuatro niveles de agua.

Sectores de muestreo	Variables Físicoquímicas	Tamaño muestral (N)	Valor máximo	Valor mínimo	Promedio	Mediana	Rango Intercuantil (RIC)	Desviación Estándar	Coefficiente de Variación (%)
Quebrada	Temperatura agua (°C)	32	34.2	28.1	31.0	30.9	1.8	1.5	5.0
Quebradona	Oxígeno disuelto (mg/l)	32	10.7	4.1	6.3	5.8	2.1	1.7	26.8
	pH	32	8.7	6.0	7.1	7.0	0.9	0.7	9.4
	Conductividad eléctrica (µS/cm)	32	155.4	18.9	73.3	70.4	36.0	35.9	49.0
Ciénaga	Temperatura agua (°C)	32	34.7	29.0	31.8	32.0	1.6	1.4	4.4
Hoyo Los	Oxígeno disuelto (mg/l)	32	8.8	2.7	5.7	5.9	2.1	1.5	27.0
Bagres	pH	32	8.3	5.6	6.8	6.9	1.0	0.7	9.8
	Conductividad eléctrica (µS/cm)	32	139.4	17.4	67.7	73.3	32.7	30.8	45.5
Ciénaga	Temperatura agua (°C)	32	34.2	28.9	30.8	30.6	1.5	1.1	3.6
Escobillitas	Oxígeno disuelto (mg/l)	32	6.9	3.2	5.3	5.2	1.5	0.9	16.9
	pH	32	7.7	5.6	6.8	7.0	0.7	0.6	8.8
	Conductividad (µS/cm)	32	142.9	10.2	65.2	59.7	64.2	42.4	65.1
Ciénaga	Temperatura agua (°C)	32	32.6	27.5	30.2	30.3	2.7	1.5	4.9
Escobillas	Oxígeno disuelto (mg/l)	32	6.5	2.4	4.7	4.9	1.6	1.2	25.1
	pH	32	7.6	5.4	6.6	6.8	0.5	0.6	8.4
	Conductividad eléctrica (µS/cm)	32	132.6	11.2	72.4	86.6	83.9	44.1	60.8
Ciénaga	Temperatura agua (°C)	32	33.4	28.7	31.3	31.5	1.5	1.6	3.4
Playa	Oxígeno disuelto (mg/l)	32	5.7	0.9	3.6	3.7	1.6	1.3	36.7
Blanca	pH	32	7.4	5.1	6.5	6.7	0.8	0.5	8.2
	Conductividad eléctrica (µS/cm)	32	295.2	17.1	159.5	180.1	87.7	79.5	49.8
Caño	Temperatura agua (°C)	32	34.5	28.6	30.9	30.8	1.7	1.5	4.9
Grande	Oxígeno disuelto (mg/l)	32	6.8	3.1	4.8	4.8	1.8	1.1	23.7
	pH	32	8.7	6.3	6.9	6.8	0.2	0.5	6.9
	Conductividad eléctrica (µS/cm)	32	178.4	33.3	95.5	81.6	73.1	45.8	47.9

Anexo 3. Análisis estadísticos

Planteamiento del problema. Entre enero de 2008 y junio de 2009 se realizaron ocho campañas en las que se recolectó material biológico y se registraron datos de algunas variables físicoquímicas del agua en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel durante cuatro niveles de agua. Mediante pesca experimental se capturaron 34151 individuos distribuidos en 46 especies y equivalentes a 383004.8 g. El interés es establecer si en el Sistema Cenagoso de Ayapel los niveles de agua y los sectores de muestreo afectan:

- A. Las variables físicoquímicas del agua (temperatura del agua, oxígeno disuelto, pH y conductividad eléctrica).
- B. La abundancia numérica de individuos colectados (n) y biomasa íctica capturada (g).
- C. La estructura del ensamblaje íctico (Riqueza específica de especies = S, diversidad = H', equidad = J' y dominancia = D').

Anexo 3A. Variables físicoquímicas del agua.

I. Diagnóstico del modelo.

1. Definición de variables:

- 1) Características: N = 192
- 2) Variables Dependientes: Temperatura del agua (°C), Oxígeno disuelto (%), pH y Conductividad eléctrica (μScm^{-1}).
- 3) Variables Independientes y niveles:
 - a) Nivel de agua: AB = Aguas bajas, AAs = Aguas en ascenso, AA = Aguas Altas, AD = Aguas en descenso.
 - b) Sectores: QQ = Quebrada Quebradona, HB = Ciénaga Hoyo los Bagres, EN = Ciénaga Escobillitas o Escobillas Nueva, EV = Ciénaga Escobillas o Escobillas Vieja, PB = Ciénaga Playa Blanca y CG = Caño Grande.

2. Validación de supuestos.

- i. Supuesto de Normalidad.

Tabla 1. Prueba de normalidad por el test de Kolmogorov–Smirnov (K-S) con la corrección de significación de Lilliefors.

Variables dependientes	Estadístico	gl	Significación
Temperatura del agua (°C)	0.054	192	0.2
Oxígeno disuelto (mg/l)	0.048	192	0.2
pH	0.115	192	0.0
Conductividad eléctrica (μS/cm)	0.109	192	0.0

La tabla 1 presenta los resultados de validación del supuesto de normalidad para las variables temperatura del agua (°C), oxígeno disuelto (mg/L), pH y conductividad eléctrica (μS cm⁻¹).

La prueba realiza el siguiente contraste de hipótesis cada una de las variables:

- H₀: Los datos de las variables X_{Temp}; X_{OD}; X_{pH}; X_{Cond} se distribuyen normalmente.
- H_a: Los datos de las variables X_{Temp}; X_{OD}; X_{pH}; X_{Cond} no siguen una distribución normal.
 - ✓ Niveles de significación (α) = 0.05
 - ✓ Nivel de confianza (□) = 0,95%

Lilliefors: Estadístico modificado del test de Kolmogorov Smirnov que al buscar los parámetros de la normal a partir de la muestra ajusta la muestra y por tanto, toma valores, en general, menores que el test de K-S. *Variable dependiente:* o variables de criterio o de respuesta observadas que podrían estar influenciadas por los valores de las variables independientes. *Estadístico:* Medida de resumen utilizada para describir la muestra. *gl:* grados de libertad o número de términos estadísticamente independientes para obtener el nivel de significación. *Significación:* nivel de significación o probabilidad condicional de que exista una relación tan fuerte como la observada en los datos si la hipótesis nula fuera cierta.

Interpretación: Cuanto menor es la significación, con mayor probabilidad se puede rechazar la hipótesis nula (H₀), y por tanto, con mayor confianza se puede decir que los datos no se distribuyen normalmente.

Resultados:

Tabla 2. Interpretación de la prueba de Kolmogorov – Smirnov (K-S) con la corrección de significación de Lilliefors.

Variables dependientes	Significación	Aceptación	
		Ho	Ha
Temperatura del agua (°C)	0.2	X	
Oxígeno disuelto (mg/l)	0.2	X	
pH	0.0		X
Conductividad eléctrica (µS/cm)	0.0		X

Decisión: *No existe evidencia para rechazar la hipótesis nula* dado que el valor de significación establecido para la temperatura del agua y el oxígeno disuelto (0.2) es mayor que el valor del nivel alfa (0.01). En consecuencia, se acepta que los datos de temperatura del agua y oxígeno disuelto cumplen con el supuesto de normalidad con un nivel de confianza del 99%. En el caso del pH y la conductividad eléctrica *existe evidencia suficiente para rechazar la hipótesis nula* aceptándose que sus datos no cumplen con el supuesto de normalidad con un nivel de confianza del 99%, en ambos casos el valor de significación establecido es menor que el valor del nivel alfa (0,01).

Conclusión: Los datos de temperatura del agua y oxígeno disuelto registrados durante el período 2008-2009 en diferentes niveles de agua y sectores de muestreo del Sistema Cenagoso de Ayapel presentan una distribución normal mientras que los registros de pH y conductividad eléctrica no siguen una distribución normal.

Observación: En los casos que se cumple con el supuesto de normalidad se sugiere utilizar procedimientos de estadística paramétrica. Un análisis de varianza factorial permite evaluar el efecto de los factores, niveles de agua y sectores, sobre cada una de las variables dependientes: temperatura del agua y oxígeno disuelto. El test de Friedman, prueba no paramétrica, permite evaluar el efecto de los factores sobre el pH o sobre la conductividad eléctrica cuyos datos no siguen una distribución normal.

ii. Supuesto de homocedasticidad u Homogeneidad de Varianzas.

Tabla 3. Prueba de homocedasticidad por el contraste de Levene para la temperatura del agua (°C).

Factores		Análisis de contraste	Estadístico de Levene	gl1	gl2	Significación
Niveles de agua		Basándose en la media	0.657	3	188	0.580
		Basándose en la mediana.	0.490	3	188	0.690
		Basándose en la mediana y con gl corregido	0.490	3	178.5	0.690
		Basándose en la media recortada	0.635	3	188	0.593
Sectores de muestreo		Basándose en la media	1.2	5	186	0.311
		Basándose en la mediana.	1.2	5	186	0.301
		Basándose en la mediana y con gl corregido	1.2	5	170.5	0.302
		Basándose en la media recortada	1.2	5	186	0.303

Tabla 4. Prueba de homocedasticidad por el contraste de Levene para el oxígeno disuelto (mg/L).

Factores		Analisis de contraste	Estadístico de Levene	gl1	gl2	Significación
Niveles de agua		Basándose en la media	5.36	3	188	0.001
		Basándose en la mediana.	3.72	3	188	0.012
		Basándose en la mediana y con gl corregido	3.72	3	147.2	0.013
		Basándose en la media recortada	4.85	3	188	0.003
Sectores de muestreo		Basándose en la media	2.73	5	186	0.021
		Basándose en la mediana.	2.07	5	186	0.071
		Basándose en la mediana y con gl corregido	2.07	5	145.3	0.072
		Basándose en la media recortada	2.56	5	186	0.029

Tabla 5. Prueba de homocedasticidad por el contraste de Levene para el pH.

Factores		Analisis de contraste	Estadístico de Levene	gl1	gl2	Significación
Niveles de agua		Basándose en la media	0.53	3	188	0.66
		Basándose en la mediana.	0.33	3	188	0.81
		Basándose en la mediana y con gl corregido	0.33	3	158.4	0.81
		Basándose en la media recortada	0.42	3	188	0.74
Sectores de muestreo		Basándose en la media	1.49	5	186	0.19
		Basándose en la mediana.	1.38	5	186	0.23
		Basándose en la mediana y con gl corregido	1.38	5	181.2	0.23
		Basándose en la media recortada	1.63	5	186	0.15

Tabla 6. Prueba de homocedasticidad por el contraste de Levene para la conductividad eléctrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$).

Factores	Análisis de contraste	Estadístico de Levene	gl1	gl2	Significación
Niveles de agua	Basándose en la media	9.67	3	188	0.000
	Basándose en la mediana.	5.69	3	188	0.001
	Basándose en la mediana y con gl corregido	5.69	3	157,2	0.001
	Basándose en la media recortada	8.46	3	188	0.000
Sector de muestreo	Basándose en la media	8.29	5	186	0.000
	Basándose en la mediana.	4.95	5	186	0.000
	Basándose en la mediana y con gl corregido	4.95	5	95,27	0.000
	Basándose en la media recortada	8.07	5	186	0.000

Las tablas 3, 4, 5 y 6 representan los resultados de validación del supuesto de homogeneidad o igualdad de varianzas, mediante la prueba **de Leven**, para las variables dependientes temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$), oxígeno disuelto (mg/L), pH y conductividad eléctrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$) registradas durante cuatro niveles de agua en seis sectores de muestreo.

La prueba realiza los siguientes contrastes de hipótesis para cada variable dependiente por:

a. Niveles de agua:

- H_0 : X_{Temp} ; X_{OD} ; X_{pH} ; X_{Cond} ($\sigma^2_B = \sigma^2_{As} = \sigma^2_A = \sigma^2_D$); todos los grupos tienen la misma varianza.
- H_a : X_{Temp} ; X_{OD} ; X_{pH} ; X_{Cond} ($\sigma^2_B \neq \sigma^2_{As} \neq \sigma^2_A \neq \sigma^2_D$); al menos un grupo tiene la varianza diferente del resto.

b. Sectores de muestreo:

- H_0 : X_{Temp} ; X_{OD} ; X_{pH} ; X_{Cond} ($\sigma^2_{QQ} = \sigma^2_{HB} = \sigma^2_{EN} = \sigma^2_{EV} = \sigma^2_{EV} = \sigma^2_{PB} = \sigma^2_{CG}$); todos los grupos tienen la misma varianza.
- H_a : X_{Temp} ; X_{OD} ; X_{pH} ; X_{Cond} ($\sigma^2_{QQ} \neq \sigma^2_{HB} \neq \sigma^2_{EN} \neq \sigma^2_{EV} \neq \sigma^2_{EV} \neq \sigma^2_{PB} \neq \sigma^2_{CG}$); al menos un grupo tiene varianza diferente del resto.

✓ Nivel de significación (α) = 0,05 (5%)

✓ Nivel de confianza (\square) = 0,95 (95%)

Factores: o fuentes de variación son un conjunto de variables no observadas que tienen efecto sobre la variable respuesta. **Análisis de contraste:** o análisis de comparación para aceptar o no una hipótesis, en este de caso se realiza un contraste de las varianzas de diversas muestras para establecer si proceden o no de una población con la misma varianza basándose en unas medidas de centralización. **Estadístico de Levene (F):** Estadístico de contraste que se utiliza para describir la muestra bajo el supuesto de que las muestras provienen de poblaciones con igual varianza. **gl1:** grados de libertad del numerador. **gl2:** grados

de libertad del denominador. *Significación:* Probabilidad condicional de que exista una relación tan fuerte como la observada en los datos, si la hipótesis nula fuera cierta.

Interpretación: Cuanto menor es la significación, con mayor probabilidad se puede rechazar la hipótesis nula, y por tanto, con mayor confianza se puede decir que los datos, no transformados, no cumplen con el supuesto de homocedasticidad.

Resultados:

Tabla 7. Interpretación de la prueba de Levene con base en la mediana.

Variables dependientes	Niveles de Agua			Sectores		
	Significación	Aceptación		Significación	Aceptación	
		Ho	Ha		Ho	Ha
Temperatura del agua (°C)	0.58	X		0.31	X	
Oxígeno disuelto (mg/l)	0.001		X	0.02		X
pH	0.66	X		0.19	X	
Conductividad eléctrica (µS/cm)	0.00		X	0.00		X

Decisión: Los valores de significación hallados para la temperatura del agua y el pH por momentos hidrológicos y sitios, mediante la prueba de Levene y basados en la media, son mayores que el valor del nivel alfa (0,05) mientras que en los casos del oxígeno disuelto y la conductividad dichos valores son menores que el nivel alfa.

Conclusión: No existe evidencia para rechazar la hipótesis nula por lo que se acepta que los datos de temperatura del agua y pH registrados durante los cuatro niveles de agua en los seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel cumplen con el supuesto de homocedasticidad. Una situación diferente se presenta para las variables conductividad eléctrica y oxígeno disuelto cuyos datos no cumplen con el supuesto de homocedasticidad ya que *existe evidencia suficiente para rechazar la hipótesis nula.*

Observación: Como los grupos definidos por la variable factor para el oxígeno disuelto y conductividad no proceden de una población con la misma varianza, no se cumple el supuesto de homogeneidad de varianza, se pueden realizar transformaciones a los datos para lograr la normalidad de los datos, una de las formas más usuales es sacar el logaritmo.

i. Supuesto de Aleatoriedad.

Tabla 8. Pruebas de rachas o independencia de los datos.

Prueba de Rachas	Temperatura del agua (°C)	Oxígeno disuelto (mg/l)	pH	Conductividad eléctrica (µS/cm)
Mediana	31.0	5.0	6.8	77.9
Casos < Valor de Mediana	94	95	76	96
Casos >= Valor de Mediana	98	97	116	96
Casos totales (N)	192	192	192	192
Número de rachas (R)	71	41	45	36
Z	-3.76	-8.1	-7.24	-8.83
Significación asintótica (bilateral)	0.00	0.00	0.00	0.00
d (Durbin-Watson)	1.01	0.54	0.88	0.53

La tabla 8 presenta los resultados de validación del supuesto de aleatoriedad o independencia de los datos de las variables físicoquímicas (temperatura del agua, oxígeno disuelto, pH y conductividad eléctrica) registradas en el Sistema Cenagoso de Ayapel mediante la prueba de *Rachas*. En este análisis se exige que el valor observado de una variable para un individuo no esté influenciado por los valores de esta variable en otros individuos.

La prueba de Rachas realiza el siguiente contraste de hipótesis:

- H_0 : La muestra es aleatoria, las observaciones son independientes.
- H_a : La muestra no es aleatoria, las observaciones no son independientes.
 - ✓ Nivel de significación (α) = 0,05 (5%)
 - ✓ Nivel de confianza (\square) = 0,95 (95%)

Mediana: observación que separa el 50% de los casos ordenados por magnitud, se utiliza como punto de corte para crear una variable dicotómica. *Casos < valor de mediana:* número de observaciones menores que la mediana. *Casos > valor de mediana:* número de observaciones mayores o iguales a la mediana. *N* = número total de casos. *Número de rachas:* número de secuencias de observaciones de un mismo tipo. *Z:* estadístico de contraste de distribución aproximada normal. *Sig. asintót. (bilateral):* Significación asintótica bilateral o probabilidad, basada en la distribución asintótica de un estadístico de contraste y asumiendo que el conjunto de datos es grande, de obtener un resultado tan extremo como el observado y en cualquiera de las dos direcciones, cuando la hipótesis nula es cierta. *d:* estadístico de Durbin – Watson que prueba la auto correlación de los datos.

Interpretación: Cuanto menor es la significación, con mayor probabilidad se puede rechazar la hipótesis nula, y por tanto, con mayor confianza se puede decir

que los datos, no cumplen la hipótesis de independencia. Cuanto más se acerca el estadístico “d” a dos, menos correlacionados estarán los datos (incorrelados), si es cercano a cuatro estarán autocorrelados negativamente, y si se aproxima a cero estarán autocorrelados positivamente.

Resultados:

Tabla 9. Interpretación de la prueba de Rachas con la basada en la mediana.

Variables dependientes	Significación asintótica (bilateral)	Aceptación		d
		Ho	Ha	
Temperatura agua (°C)	0.00		X	1.01
Oxígeno disuelto (mg/l)	0.00		X	0.54
pH	0.00		X	0.88
Conductividad eléctrica (µS/cm)	0.00		X	0.53

Decisión: Dado que el valor de significación hallado para la temperatura del agua (°C), el oxígeno disuelto (mg/L), el pH y la conductividad eléctrica (µS cm⁻¹) (0.00) es menor que el valor del nivel alfa (0.05) *existe evidencia suficiente para rechazar la hipótesis nula* con un nivel de confianza del 95%. Adicionalmente, de acuerdo con el estadístico de Durbin-Watson (d) los datos están más cerca de uno.

Conclusión: la secuencia de observaciones para los datos de temperatura del agua (°C), oxígeno disuelto (mg/L), pH y conductividad eléctrica (µS cm⁻¹) registrados en los diferentes niveles de agua y sectores de muestreo del Sistema Cenagoso de Ayapel no son independientes entre sí y presentan correlación positiva.

I. Pruebas no paramétricas.

1. Análisis de varianza bifactorial o de doble entrada por rangos de Friedman para K muestras relacionadas.

Tabla 10. Anova de Friedman para las variables físicoquímicas.

Niveles	Rango promedio	Estadísticos de contraste			
		N	Chi-cuadrado	gl	Significación asintótica
Temperatura del agua (°C)	3.0	192	312	2	0.0
Nivel de agua	1.3				
Sectores	1.7				
Oxígeno disuelto (mg/l)	2.6	192	143	2	0.0
Nivel de agua	1.4				
Sectores	2.0				
pH	3.0	192	312	2	0.0
Nivel de agua	1.3				
Sectores	1.7				
Conductividad eléctrica (µS/cm)	3.0	192	312	2	0.0
Nivel de agua	1.3				
Sectores	1.7				

La tabla 10 presenta los resultados del análisis de varianza para las variables temperatura del agua (°C), oxígeno disuelto (mg/L), pH y conductividad eléctrica (µS cm⁻¹) asociadas a diferentes niveles de agua y sectores de muestreo mediante la prueba de Friedman.

La prueba realiza los siguientes contrastes de hipótesis por:

a. Niveles de agua:

- H₀: X_{Temp}; X_{OD}; X_{pH}; X_{Cond}; (M_B = M_{As} = M_A = M_D); todos los grupos tienen la misma mediana.
- H_a: X_{Temp}; X_{OD}; X_{pH}; X_{Cond}; (M_B ≠ M_{As} ≠ M_A ≠ M_D); al menos un grupo tiene mediana diferente del resto.

b. Sectores de muestreo:

- H₀: X_{Temp}; X_{OD}; X_{pH}; X_{Cond}; (M_{QQ} = M_{HB} = M_{EN} = M_{EV} = M_{EV} = M_{PB} = M_{CG}); todos los grupos tienen la misma mediana.
- H_a: X_{Temp}; X_{OD}; X_{pH}; X_{Cond}; (M_{QQ} ≠ M_{HB} ≠ M_{EN} ≠ M_{EV} ≠ M_{EV} ≠ M_{PB} ≠ M_{CG}); al menos un grupo tiene mediana diferente del resto.

- ✓ Nivel de significación (α) = 0,05 (5%)
- ✓ Nivel de confianza (□) = 0,95 (95%)

Rango promedio: Media de los datos ordenados por rangos de 1 a k. *N*: Tamaño de la población. *Chi cuadrado*: Estadístico de contraste que se utiliza para establecer si X^2_r (estadístico calculado del análisis de varianza por rangos de Friedman) sigue una distribución chi cuadrado o distribución de probabilidad continua. *gl*: grados de libertad o número de términos estadísticamente independientes para obtener el nivel de significación. *Significación asintótica* o probabilidad, basada en la distribución asintótica de un estadístico de contraste y asumiendo que el conjunto de datos es grande, de obtener un resultado tan extremo como el observado en una direcciones, cuando la hipótesis nula es cierta.

Interpretación: Cuanto menor es la significación, con mayor probabilidad se puede rechazar la hipótesis nula, y por tanto, con mayor confianza se puede decir que los datos provienen de la misma población con la misma mediana y no se presentan diferencias entre los grupos.

Resultados:

Tabla 11. Interpretación de la prueba de Friedman.

Variables dependientes	Significación asintótica	Aceptación	
		Ho	Ha
Temperatura el agua (°C)	0.0		X
Oxígeno disuelto (mg/l)	0.0		X
pH	0.0		X
Conductividad eléctrica (µS/cm)	0.0		X

Decisión: El valor de significación asintótica establecido para las variables en los diferentes niveles de agua y sectores de muestreo (0.0) es menor que el valor del nivel alfa (0.05) lo que indica que *existe evidencia para rechazar la hipótesis nula*. Por tanto, se acepta que al menos un grupo tiene mediana diferente del resto con un nivel de confianza del 95%.

Conclusión: Existen diferencias significativas en las variables físicoquímicas (temperatura del agua, oxígeno disuelto, pH y conductividad eléctrica) registradas en diferentes niveles de agua y sectores de muestreo del Sistema Cenagoso de Ayapel.

Observación: Como los grupos definidos para las variables físicoquímicas registradas en el tiempo y espacio no proceden de una población con la misma mediana, se puede realizar una prueba de Wilcoxon para contrastar datos pareados y evaluar la diferencia entre sus medianas.

2. Prueba de Wilcoxon para contrastar datos pareados.

a. Variable de agrupación: niveles de agua.

Tabla 12. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por nivel de agua como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de temperatura del agua (°C) (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Aguas Bajas	48	53.1	2551	2105	-1.63	0.10
Aguas en ascenso	48	43.9	2105			
<i>Total</i>	96					
Aguas Bajas	48	55.2	2649.5	2006.5	-2.36	0.02
Aguas Altas	48	41.8	2006.5			
<i>Total</i>	96					
Aguas Bajas	48	56.7	2721.5	1934.5	-2.89	0.00
Aguas en descenso	48	40.3	1934.5			
<i>Total</i>	96					
Aguas en ascenso	48	50.1	2407	2249	-0.58	0.56
Aguas Altas	48	46.9	2249			
<i>Total</i>	96					
Aguas en ascenso	48	52.0	2496.5	2159.5	-1.24	0.22
Aguas en descenso	48	45.0	2159.5			
<i>Total</i>	96					
Aguas Altas	48	50.1	2406.5	2249.5	-0.58	0.56
Aguas en descenso	48	46.9	2249.5			
<i>Total</i>	96					

Tabla 13. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por nivel de agua como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de oxígeno disuelto (mg/L) (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Aguas Bajas	48	43.9	2106.5	2106.5	-1.62	0.10
Aguas en ascenso	48	53.1	2549.5			
<i>Total</i>	96					
Aguas Bajas	48	59.7	2867.5	1788.5	-3.96	0.00
Aguas Altas	48	37.3	1788.5			
<i>Total</i>	96					
Aguas Bajas	48	43.4	2084	2084	-1.79	0.07
Aguas en descenso	48	53.6	2572			
<i>Total</i>	96					
Aguas en ascenso	48	64.7	3106	1550	-5.7	0.00
Aguas Altas	48	32.3	1550			
<i>Total</i>	96					
Aguas en ascenso	48	50.7	2435.5	2220.5	-0.79	0.43
Aguas en descenso	48	46.3	2220.5			
<i>Total</i>	96					
Aguas Altas	48	31.8	1524	1524	-5.9	0.00
Aguas en descenso	48	65.3	3132			
<i>Total</i>	96					

Tabla 14. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por nivel de agua como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de pH (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Aguas Bajas	48	50.9	2442.5	2213.5	-0.84	0.40
Aguas en ascenso	48	46.1	2213.5			
<i>Total</i>	96					
Aguas Bajas	48	69.3	3325.5	1330.5	-7.33	0.00
Aguas Altas	48	27.7	1330.5			
<i>Total</i>	96					
Aguas Bajas	48	52.6	2526.5	2129.5	-1.46	0.14
Aguas en descenso	48	44.4	2129.5			
<i>Total</i>	96					
Aguas en ascenso	48	67.7	3251.5	1404.5	-6.78	0,00
Aguas Altas	48	29.3	1404.5			
<i>Total</i>	96					
Aguas en ascenso	48	51.0	2447.5	2208.5	-0.88	0.38
Aguas en descenso	48	46,0	2208.5			
<i>Total</i>	96					
Aguas Altas	48	32.7	1571.5	1571.5	-5.56	0.00
Aguas en descenso	48	64.3	3084.5			
<i>Total</i>	96					

Tabla 15. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por nivel de agua como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de conductividad eléctrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$) (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Aguas Bajas	48	38.0	1825	1825	-3.69	0.00
Aguas en ascenso	48	59.0	2831			
<i>Total</i>	96					
Aguas Bajas	48	68.3	3280	1376	-6.98	0.00
Aguas Altas	48	28.7	1376			
<i>Total</i>	96					
Aguas Bajas	48	39.4	1892.5	1892.5	-3.19	0.00
Aguas en descenso	48	57.6	2763.5			
<i>Total</i>	96					
Aguas en ascenso	48	72.2	3465	1191	-8.33	0.00
Aguas Altas	48	24.8	1191			
<i>Total</i>	96					
Aguas en ascenso	48	51.7	2482.5	2173.5	-1.13	0.26
Aguas en descenso	48	45.3	2173.5			
<i>Total</i>	96					
Aguas Altas	48	25.6	1228	1228	-8.06	0.00
Aguas en descenso	48	71.4	3428			
<i>Total</i>	96					

Las tablas 12, 13, 14 y 15 presentan los resultados de las comparaciones múltiples para muestras pareadas relacionadas de cada una de las variables físicoquímicas agrupadas por nivel de agua mediante la prueba de Wilcoxon.

La prueba realiza los siguientes contrastes de hipótesis para la temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$), oxígeno disuelto (mg/L), pH y conductividad eléctrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$) entre los niveles de la variable independiente nivel de agua:

- H_0 : X_{Temp} ; X_{OD} ; X_{pH} ; X_{Cond} ; ($M_B = M_{As}$; $M_B = M_A$; $M_B = M_D$; $M_{As} = M_A$; $M_{As} = M_D$; $M_A = M_D$); todos los grupos tienen la misma mediana, no existen diferencias entre los grupos.
 - H_a : X_{Temp} ; X_{OD} ; X_{pH} ; X_{Cond} ; ($M_B \neq M_{As}$; $M_B \neq M_A$; $M_B \neq M_D$; $M_{As} \neq M_A$; $M_{As} \neq M_D$; $M_A \neq M_D$); no todos los grupos tienen la misma mediana, al menos un grupo tiene mediana diferente del resto, existen diferencias entre los grupos.
- ✓ Nivel de significación (α) = 0,05 (5%)
 ✓ Nivel de confianza (\square) = 0,95 (95%)

Rango: Clasificación de las diferencias de las observaciones pareadas sin importar el signo, cuando el valor absoluto de dos o más diferencias es el mismo, se asigna a cada uno el promedio de los rangos. *W de Wilcoxon:* Estadístico que

corresponde a la suma de los rangos correspondientes a las diferencias positivas. Z: estadístico de contraste de distribución aproximada normal. *Sig. asintót. (bilateral)*: Significación asintótica bilateral o probabilidad, basada en la distribución asintótica de un estadístico de contraste y asumiendo que el conjunto de datos es grande, de obtener un resultado tan extremo como el observado y en cualquiera de las dos direcciones, cuando la hipótesis nula es cierta.

Interpretación: Cuanto menor es la significación, con mayor probabilidad se puede rechazar la hipótesis nula, y por tanto, con mayor confianza se puede decir que los datos no provienen de una población con la misma mediana y se presentan diferencias entre los grupos. Cuando las muestras son grandes (>25) se utiliza el estadístico Z para conocer la si prueba es o no significativa. Si el valor de Z está por fuera del rango -2 a +2 se rechaza la hipótesis nula.

Resultado: La tabla 16 representa las decisiones sobre el contraste de muestras pareadas de las variables temperatura del agua (°C), oxígeno disuelto (mg/L), pH y conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$) agrupadas por nivel de agua basadas en el estadístico de contraste Z, establecido mediante la prueba de Wilcoxon.

Tabla 16. Interpretación de la prueba de Wilcoxon para las variables físicoquímicas del agua contrastadas temporalmente. La equis (X) indica la hipótesis que se acepta.

Par de comparación	Temperatura del agua (°C)			Oxígeno disuelto (mg/l)			pH			Conductividad eléctrica ($\mu\text{S/cm}$)		
	Estadístico	Aceptación		Estadístico	Aceptación		Estadístico	Aceptación		Estadístico	Aceptación	
	Z	Ho	Ha	Z	Ho	Ha	Z	Ho	Ha	Z	Ho	Ha
Aguas Bajas Aguas en ascenso	-1.63	X		-1.62	X		-0.84	X		-3.69		X
Aguas Bajas Aguas Altas	-2.36		X	-3.96		X	-7.33		X	-6.98		X
Aguas Bajas Aguas en descenso	-2.89		X	-1.79	X		-1.46	X		-3.19		X
Aguas en ascenso Aguas Altas	-0.58	X		-5.7		X	-6.78		X	-8.33		X
Aguas en ascenso Aguas en descenso	-1.24	X		-0.79	X		-0.88	X		-1.13	X	
Aguas Altas Aguas en descenso	-0.58	X		-5.9		X	-5.56		X	-8.06		X

Decisión: En los casos donde el valor del estadístico Z establecido para las variables dependientes contrastadas entre diferentes niveles de agua está dentro del rango esperado de -2 a +2 se acepta la hipótesis nula en caso contrario se acepta la hipótesis alternativa.

Conclusión: Al *no existir evidencias para rechazar la hipótesis nula* se puede concluir con un nivel de confianza del 95% de que no existen diferencias entre las medianas de los grupos contrastados ya que todos los grupos proceden de una población con la misma mediana. En caso de *existir evidencias suficientes para*

rechazar la hipótesis nula se concluye que los grupos contrastados presentan diferencias en sus medianas.

Con relación a las seis pares de niveles de agua contrastados acuerdo con los registros de temperatura del agua, oxígeno disuelto, pH y conductividad eléctrica, se puede concluir que:

1. La temperatura del agua difiere entre los niveles aguas bajas-aguas altas y entre aguas bajas-aguas en descenso ($Z = -2.38$ y -2.89) y se mantiene igual para los niveles de agua restantes.
2. Para el oxígeno disuelto se destaca la similaridad entre los niveles aguas en ascenso-aguas en descenso ($Z = -0.79$) y la disimilaridad entre los niveles aguas altas-aguas bajas ($Z = -3.98$). Por su parte aguas bajas-aguas en ascenso ($Z = 1.62$) y aguas bajas-aguas en descenso ($Z = -1.79$) fueron similares mientras que los niveles de aguas en ascenso-aguas altas ($Z = -5.7$) y aguas altas-aguas en descenso ($Z = -5.9$) no presentaron similaridad.
3. El pH presentó un comportamiento similar al descrito anteriormente para el oxígeno disuelto.
4. La conductividad eléctrica fue la única variable que varió en la mayoría de los niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel (83.3% de los casos) presentando condiciones similares sólo entre los niveles de aguas en ascenso–aguas en descenso ($Z = -1-13$).

b. Variable de agrupación: sitios.

Tabla 17. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por sectores de muestreo como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de temperatura del agua (°C) (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Quebrada Quebradona	32	25.9	830	830	-2.82	0.00
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	39.1	1250			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	31.8	1016.5	1016.5	-0.32	0.75
Ciénaga Escobillita	32	33.2	1063.5			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	35.2	1125.5	954.5	-1.15	0.25
Ciénaga Escobillas	32	29.8	954.5			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	28.3	904.5	904.5	-1.82	0.07
Ciénaga Playa Blanca	32	36.7	1175.5			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	32.0	1024.5	1024.5	-0.21	0.83
Caño Grande	32	33.0	1055.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	39.7	1271.5	808.5	-3.11	0.00
Ciénaga Escobillita	32	25.3	808.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	41.3	1321.5	758.5	-3.78	0.00
Ciénaga Escobillas	32	23.7	758.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	37.0	1185	895	-1.95	0.05
Ciénaga Playa Blanca	32	28.0	895			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	38.9	1245	835	-2.75	0.01
Caño Grande	32	26.1	835			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	35.4	1134	946	-1.26	0.21
Ciénaga Escobillas	32	29.6	946			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	27.5	878.5	878.5	-2.17	0.03
Ciénaga Playa Blanca	32	37.5	1201.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	32.3	1034	1034	-0.08	0.94
Caño Grande	32	32.7	1046			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillas	32	26.2	838.5	838.5	-2.71	0.01
Ciénaga Playa Blanca	32	38.8	1241.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillas	32	29.3	938.5	938.5	-1.36	0.17
Caño Grande	32	35.7	1141.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Playa Blanca	32	36.1	1156.5	923.5	-1.57	0.12
Caño Grande	32	28.9	923.5			
<i>Total</i>	64					

Tabla 18. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por sectores de muestreo como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de oxígeno disuelto (mg/L) (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Quebrada Quebradona	32	34.8	1113	967	-0.98	0.33
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	30.2	967			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	32.7	1189.5	890.5	-2.01	0.04
Ciénaga Escobillita	32	27.8	890.5			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	40.1	1284	796	-3.28	0.00
Ciénaga Escobillas	32	24.9	796			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	46.0	1472	608	-5.8	0.00
Ciénaga Playa Blanca	32	10.9	608			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	40.4	1291.5	788.5	-3.38	0.00
Caño Grande	32	24.6	788.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	35.3	1128	952	-1.18	0.24
Ciénaga Escobillita	32	29.8	952			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	38.4	1228	852	-2.53	0.01
Ciénaga Escobillas	32	26.6	852			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	43.9	1405.5	674.5	-4.91	0.00
Ciénaga Playa Blanca	32	21.1	674.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	38.0	1215	865	-2.35	0.02
Caño Grande	32	27.0	865			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	36.7	1175	905	-1.81	0.07
Ciénaga Escobillas	32	28.3	905			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	44.6	1426	654	-5.19	0.00
Ciénaga Playa Blanca	32	20.4	654			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	36.5	1169.5	910.5	-1.74	0.08
Caño Grande	32	28.5	910.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillas	32	40.9	1310	770	-3.63	0.00
Ciénaga Playa Blanca	32	24.1	770			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillas	32	32.6	1042	1038	-0.03	0.98
Caño Grande	32	32.4	1038			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Playa Blanca	32	24.4	780.5	780.5	-3.49	0.00
Caño Grande	32	40.6	1300			
<i>Total</i>	64					

Tabla 19. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por sectores de muestreo como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de pH (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Quebrada Quebradona	32	35.2	1125.5	954.5	-1.15	0.25
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	29.8	954.5			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	35.0	1121.5	958.5	-1.1	0.27
Ciénaga Escobillita	32	30.0	958.5			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	37.5	1199,0	881	-2.14	0.03
Ciénaga Escobillas	32	27.5	881			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	39.7	1269	811	-3.08	0.00
Ciénaga Playa Blanca	32	25.3	811			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	34.4	1099.5	980.5	-0.8	0.42
Caño Grande	32	30.6	980.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	32.1	1027.5	1027.5	-0.17	0.87
Ciénaga Escobillita	32	32.9	1052.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	35.7	1142.5	937.5	-1.38	0.17
Ciénaga Escobillas	32	29.3	937.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	37.0	1183.5	896.5	-1.93	0.05
Ciénaga Playa Blanca	32	28.0	896.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	32.9	1053	1027	-0.18	0.86
Caño Grande	32	32.1	1027			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	36.8	1178.5	901.5	-1.87	0.06
Ciénaga Escobillas	32	28.2	901.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	38.1	1219	861	-2.41	0.02
Ciénaga Playa Blanca	32	26.9	861			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	34.3	1097.5	982.5	-0.78	0.44
Caño Grande	32	30.7	982.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillas	32	34.7	1111	969	-0.96	0.34
Ciénaga Playa Blanca	32	30.3	969			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillas	32	29.8	953	953	-1.18	0.24
Caño Grande	32	35.2	1127			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Playa Blanca	32	26.9	860.5	860.5	-2.42	0.02
Caño Grande	32	38.1	1219,5			
<i>Total</i>	64					

Tabla 20. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por sectores de muestreo como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de conductividad eléctrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$) (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Quebrada Quebradona	32	33.8	1083	997	-0.58	0.56
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	31.2	997			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	34.6	1108	972	-0.91	0.36
Ciénaga Escobillita	32	30.4	972			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	31.8	1018	1018	-0.3	0.77
Ciénaga Escobillas	32	33.2	1062			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	23.5	752	752	-3.87	0.00
Ciénaga Playa Blanca	32	41.5	1328			
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	29.0	926.5	926.5	-1.52	0.13
Caño Grande	32	36.0	1153.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	33.2	1063.5	1016.5	-0.32	0.75
Ciénaga Escobillita	32	31.8	1016.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	30.7	983	983	-0.77	0.44
Ciénaga Escobillas	32	34.3	1097			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	23.0	736	736	-4.08	0.00
Ciénaga Playa Blanca	32	42.0	1344			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	27.8	888	888	-2.04	0.04
Caño Grande	32	37.3	1192			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	30.8	985.5	985.5	-0.73	0.46
Ciénaga Escobillas	32	34.2	1094.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	21.8	696	696	-4.62	0.00
Ciénaga Playa Blanca	32	43.3	1384			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	26.8	859	859	-2.43	0.02
Caño Grande	32	38.2	1221			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillas	32	22.1	707	707	-4.47	0.00
Ciénaga Playa Blanca	32	42.9	1373			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillas	32	28.7	919.5	919.5	-1.62	0.11
Caño Grande	32	36.3	1160.5			
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Playa Blanca	32	40.9	1309	771	-3.61	0.00
Caño Grande	32	24.1	771			
<i>Total</i>	64					

Las tablas 17, 18, 19 y 20 presentan los resultados de las comparaciones múltiples para muestras pareadas relacionadas de cada una de las variables físicoquímicas agrupadas por sectores de muestreo mediante la prueba de Wilcoxon.

La prueba realiza los siguientes contrastes de hipótesis para la temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$), el oxígeno disuelto (mg/L), el pH y la conductividad eléctrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$) entre los niveles de la variable independiente sectores de muestreo:

- H_0 : X_{Temp} ; X_{OD} ; X_{pH} ; X_{Cond} ; ($M_{\text{QQ}} = M_{\text{HB}}$; $M_{\text{QQ}} = M_{\text{EN}}$; $M_{\text{QQ}} = M_{\text{EV}}$; $M_{\text{QQ}} = M_{\text{PB}}$; $M_{\text{QQ}} = M_{\text{CG}}$; $M_{\text{HB}} = M_{\text{EN}}$; $M_{\text{HB}} = M_{\text{EV}}$; $M_{\text{HB}} = M_{\text{PB}}$; $M_{\text{HB}} = M_{\text{CG}}$; $M_{\text{EN}} = M_{\text{EV}}$; $M_{\text{EN}} = M_{\text{PB}}$; $M_{\text{EN}} = M_{\text{CG}}$; $M_{\text{EV}} = M_{\text{PB}}$; $M_{\text{EV}} = M_{\text{CG}}$; $M_{\text{PB}} = M_{\text{CG}}$); todos los grupos tienen la misma mediana, no existen diferencias entre los grupos.
 - H_a : X_{Temp} ; X_{OD} ; X_{pH} ; X_{Cond} ; ($M_{\text{QQ}} \neq M_{\text{HB}}$; $M_{\text{QQ}} \neq M_{\text{EN}}$; $M_{\text{QQ}} \neq M_{\text{EV}}$; $M_{\text{QQ}} \neq M_{\text{PB}}$; $M_{\text{QQ}} \neq M_{\text{CG}}$; $M_{\text{HB}} \neq M_{\text{EN}}$; $M_{\text{HB}} \neq M_{\text{EV}}$; $M_{\text{HB}} \neq M_{\text{PB}}$; $M_{\text{HB}} \neq M_{\text{CG}}$; $M_{\text{EN}} \neq M_{\text{EV}}$; $M_{\text{EN}} \neq M_{\text{PB}}$; $M_{\text{EN}} \neq M_{\text{CG}}$; $M_{\text{EV}} \neq M_{\text{PB}}$; $M_{\text{EV}} \neq M_{\text{CG}}$; $M_{\text{PB}} \neq M_{\text{CG}}$); no todos los grupos tienen la misma mediana, al menos un grupo tiene mediana diferente del resto, existen diferencias entre los grupos.
- ✓ Nivel de significación (α) = 0,05 (5%)
- ✓ Nivel de confianza (\square) = 0,95 (95%)

Rango: clasificación de las diferencias de las observaciones pareadas sin importar el signo, cuando el valor absoluto de dos o más diferencias es el mismo, se asigna a cada uno el promedio de los rangos. *W de Wilcoxon:* estadístico que corresponde a la suma de los rangos correspondientes a las diferencias positivas. *Z:* estadístico de contraste de distribución aproximada normal. *Sig. asintót. (bilateral):* Significación asintótica bilateral o probabilidad, basada en la distribución asintótica de un estadístico de contraste y asumiendo que el conjunto de datos es grande, de obtener un resultado tan extremo como el observado y en cualquiera de las dos direcciones, cuando la hipótesis nula es cierta.

Interpretación: Cuanto menor es la significación, con mayor probabilidad se puede rechazar la hipótesis nula, y por tanto, con mayor confianza se puede decir que los datos no provienen de la misma población con la misma mediana y se presentan diferencias entre los grupos. Cuando las muestras son grandes (>25) se utiliza el estadístico Z para conocer si la prueba es o no significativa. Si el valor de Z está por fuera del rango -2 a +2 se rechaza la hipótesis nula.

Resultado:

Tabla 21. Interpretación de la prueba de Wilcoxon para las variables físicoquímicas del agua contrastadas espacialmente. La equis (X) indica la hipótesis que se acepta.

Par de comparación	Temperatura del agua (°C)			Oxígeno disuelto (mg/l)			pH			Conductividad eléctrica (µS/cm)		
	Estadístico	Aceptación		Estadístico	Aceptación		Estadístico	Aceptación		Estadístico	Aceptación	
		Z	Ho		Ha	Z		Ho	Ha		Z	Ho
Quebrada Quebradona Ciénaga Hoyo los Bagres	-2.82		X	-0.98	X		-1.15	X		-0.58	X	
Quebrada Quebradona Ciénaga Escobillita	-0.32	X		-2.01	X		-1.1	X		-0.91	X	
Quebrada Quebradona Ciénaga Escobillas	-1.15	X		-3.28		X	-2.14		X	-0.3	X	
Quebrada Quebradona Ciénaga Playa Blanca	-1.82	X		-5.8		X	-3.08		X	-3.87		X
Quebrada Quebradona Caño Grande	-0.21	X		-3.38		X	-0.8	X		-1.52	X	
Ciénaga Hoyo los Bagres Ciénaga Escobillita	-3.11		X	-1.18	X		-0.17	X		-0.32	X	
Ciénaga Hoyo los Bagres Ciénaga Escobillas	-3.78		X	-2.53		X	-1.38	X		-0.77	X	
Ciénaga Hoyo los Bagres Playa Blanca	-1.95	X		-4.91		X	-1.93	X		-4.08		X
Ciénaga Hoyo los Bagres Caño Grande	-2.75		X	-2.35		X	-0.18	X		-2.04		X
Ciénaga Escobillita Ciénaga Escobillas	-1.26	X		-1.81	X		-1.87	X		-0.73	X	
Ciénaga Escobillita Ciénaga Playa Blanca	-2.17		X	-5.19		X	-2.41		X	-4.62		X
Ciénaga Escobillita Caño Grande	-0.08	X		-1.74	X		-0.78	X		-2.43		X
Ciénaga Escobillas Ciénaga Playa Blanca	-2.71		X	-3.63		X	-0.96	X		-4.47		X
Ciénaga Escobillas Caño Grande	-1.36	X		-0.03	X		-1.18	X		-1.62	X	
Ciénaga Playa Blanca Caño Grande	-1.57	X		-3.49		X	-2.42		X	-3.61		X

La tabla 21 presenta las decisiones sobre el contraste de muestras pareadas de las variables temperatura del agua (°C), oxígeno disuelto (mg/L), pH y conductividad eléctrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$) agrupadas por sectores de muestreo basadas en el estadístico de contraste Z, establecido mediante la prueba de Wilcoxon.

Decisión: En los casos donde el valor del estadístico Z establecido para las variables dependientes contrastadas entre diferentes momentos hidrológicos está dentro del rango esperado de -2 a +2 se acepta la hipótesis nula en caso contrario se acepta la hipótesis alternativa.

Conclusión: Al no existir evidencias para rechazar la hipótesis nula se puede concluir con un nivel de confianza del 95% de que no existen diferencias entre las medias de los grupos contrastados, todos los grupos tienen la misma mediana. En

caso de *existir evidencias suficientes para rechazar la hipótesis nula* se concluye que los grupos contrastados presentan diferencias en sus medianas.

Con relación a los quince pares de sectores contrastados de acuerdo con los registros de temperatura del agua, oxígeno disuelto, pH y conductividad eléctrica, se puede concluir que:

1. En el 60% de los casos se presentan semejanzas espaciales de temperatura del agua. Mientras las condiciones de temperatura de agua registradas en Quebrada Quebradona son estadísticamente similares con las registradas en la mayoría de los sectores de muestreo (excepto con la Ciénaga Hoyo los Bagres). La situación contraria se presenta entre la Ciénaga Hoyo los Bagres y los sectores de muestreo restantes excepto con la Ciénaga Playa Blanca, con los que se establecieron diferencias estadísticamente significativas de temperatura. Se destaca como la Ciénaga Hoyo los Bagres presenta condiciones de temperatura de agua estadísticamente similares únicamente con la Ciénaga Playa Blanca.
2. En el 40% de los casos se presentan semejanzas espaciales de oxígeno disuelto. Sin embargo predominan las diferencias estadísticamente significativas entre los pares contrastados entre las que se destaca las registradas entre Quebrada Quebradona y los sectores de muestreo restantes.
3. En el 73.3% de los casos se presentan semejanzas espaciales de pH. Se destacan las semejanzas estadísticamente significativas registradas entre la Ciénaga Hoyo los Bagres y los sectores de muestreo restantes.
4. En el 53.3% de los casos se presentan semejanzas espaciales de conductividad eléctrica. Se destacan las semejanzas significativas en la conductividad registrada entre Quebrada Quebradona y la Ciénaga Escobillas con los sectores restantes excepto con la Ciénaga Playa Blanca.

Anexo 3A1. Prueba de Wilcoxon y Similitud de Bray-Curtis para las variables físicoquímicas en el tiempo.

Tabla 1. Tamaño muestral, resumen de los resultados de la prueba de Wilcoxon y valores del índice de similitud de Bray-Curtis para muestras pareadas de las variables físicoquímicas evaluadas temporalmente.

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Temperatura del agua (°C)	Oxígeno disuelto (mg/l)	pH	Conductividad eléctrica (µS/cm)	Índice de similitud de Bray-Curtis (%)
Aguas bajas	48	-1.63	-1.62	-0.84	-3.69	78.1
Aguas en ascenso	48					
Total	96					
Aguas bajas	48	-2.36	-3.96	-7.33	-6.98	67.9
Aguas altas	48					
Total	96					
Aguas bajas	48	-2.89	-1.79	-1.46	-3.19	79.1
Aguas en descenso	48					
Total	96					
Aguas en ascenso	48	-0.58	-5.7	-6.78	-8.33	58.5
Aguas altas	48					
Total	96					
Aguas en ascenso	48	-1.24	-0.79	-0.88	-1.13	82.7
Aguas en descenso	48					
Total	96					
Aguas Altas	48	-0.58	-5.9	-5.56	-8.06	62.0
Aguas en descenso	48					
Total	96					

Anexo 3A2. Prueba de Wilcoxon y Similaridad de Bray-Curtis para las variables físicoquímicas en el espacio.

Tabla 1. Tamaño muestral, resumen de los resultados de la prueba de Wilcoxon y valores del índice de similaridad de Bray-Curtis para muestras pareadas de las variables físicoquímicas evaluadas espacialmente.

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Temperatura del agua (°C)	Oxígeno disuelto (mg/l)	pH	Conductividad eléctrica (µS/cm)	Índice de similaridad de Bray-Curtis (%)
Quebrada Quebradona	32	-2.82	-0.98	-1.15	-0.58	88.8
Ciénaga Hoyo los Bagres	32					
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	-0.32	-2.01	-1.1	-0.91	85.8
Ciénaga Escobillita	32					
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	-1.15	-3.28	-2.14	-0.3	85.6
Ciénaga Escobillas	32					
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	-1.82	-5.8	-3.08	-3.87	71.5
Ciénaga Playa Blanca	32					
<i>Total</i>	64					
Quebrada Quebradona	32	-0.21	-3.38	-0.8	-1.52	80.4
Caño Grande	32					
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	-3.11	-1.18	-0.17	-0.32	89.5
Ciénaga Escobillita	32					
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	-3.78	-2.53	-1.38	-0.77	87.2
Ciénaga Escobillas	32					
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	-1.95	-4.91	-1.93	-4.08	69.2
Ciénaga Playa Blanca	32					
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Hoyo los Bagres	32	-2.75	-2.35	-0.18	-2.04	81.7
Caño Grande	32					
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	-1.26	-1.81	-1.87	-0.73	89.9
Ciénaga Escobillas	32					
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	-2.17	-5.19	-2.41	-4.62	68.3
Ciénaga Playa Blanca	32					
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillita	32	-0.08	-1.74	-0.78	-2.43	79.4
Caño Grande	32					
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillas	32	-2.71	-3.63	-0.96	-4.47	70.8
Ciénaga Playa Blanca	32					
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Escobillas	32	-1.36	-0.03	-1.18	-1.62	82.6
Caño Grande	32					
<i>Total</i>	64					
Ciénaga Playa Blanca	32	-1.57	-3.49	-2.42	-3.61	77.3
Caño Grande	32					
<i>Total</i>	64					

Anexo 3B. Abundancia (n) y Biomasa (g).

I. Diagnósis del modelo.

1) Definición de variables:

1) Características: N = 498

2) Variables Dependientes:

a) Abundancia (n)

b) Biomasa (g)

3) Variables Independientes y niveles:

c) Nivel de agua: AB = Aguas bajas, AAs = Aguas en ascenso, AA = Aguas Altas, AD = Aguas en descenso.

d) Sectores: QQ = Quebrada Quebradona, HB = Ciénaga Hoyo los Bagres, EN = Ciénaga Escobillitas o Escobillas Nueva, EV = Ciénaga Escobillas o Escobillas Vieja, PB = Ciénaga Playa Blanca y CG = Caño Grande.

2) Descripción de la muestra

Tabla 1. Tamaño muestral y valores estadísticos de las variables abundancia numérica (n) y biomasa (g) registradas en el Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período de estudio.

Variable dependiente	Tamaño muestral (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Media	Mediana	Rango intercuantil (RIC)	Desviación Estándar	Coefficiente de Variación
Abundancia (n)	498	1.00	1878.0	68.58	9.0	58.0	163.8	238.8
Biomasa (g)	498	0.04	20770.4	769.09	208.6	617.4	1646.3	214.1

Tabla 2. Tamaño muestral y valores estadísticos de los registros espacio temporales de la abundancia numérica (n).

Factores	Niveles	Tamaño muestral (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Media	Mediana	Rango intercuantil (RIC)	Desviación Estándar	Coefficiente de Variación
Niveles de agua	Aguas Bajas	157	1.00	723	79.1	14.0	68.0	151.2	191.1
	Aguas Ascenso	125	1.00	523	55.5	7.0	54.0	108.1	194.8
	Aguas Altas	96	1.00	857	42.9	8.5	50.8	100.5	234.2
	Aguas Descenso	120	1.00	1878	95.3	9.0	71.0	253.8	266.5
Sectores de muestreo	Quebrada Quebradona	65	1.00	488	44.9	6.0	33.0	95.2	212.0
	Ciénaga Hoyo los Bagres	89	1.00	668	59.1	9.0	56.0	116.7	197.6
	Ciénaga Escobillita	85	1.00	1878	98.3	11.0	79.0	242.6	246.8
	Ciénaga Escobillas	88	1.00	600	55.0	11.0	61.0	107.5	195.5
	Ciénaga Playa Blanca	88	1.00	1462	87.6	9.5	66.0	214.0	244.1
	Caño Grande	83	1.00	734	61.1	7.0	37.0	132.9	217.6
Período 2008-2009		498	1.00	1878	68.6	9.0	58.0	163.8	238.8

Tabla 3. Tamaño muestral y valores estadísticos de los registros espacio temporales de la biomasa (n).

Factores	Niveles	Tamaño muestral (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Media	Mediana	Rango intercuantil (RIC)	Desviación Estándar	Coefficiente de Variación
Niveles de agua	Aguas Bajas	157	0.08	20770.4	1125.4	286.5	20770.3	2269.8	201.7
	Aguas Ascenso	125	0.04	10241.9	695.6	214.5	10241.8	1328.3	190.9
	Aguas Altas	96	0.26	5895.7	405.7	145.2	5895.4	851.0	209.7
	Aguas Descenso	120	0.26	10054.9	713.3	228.3	10054.7	1434.1	201.0
Sectores de muestreo	Quebrada Quebradona	65	0.44	10241.4	550.6	79.9	10241.4	1375.6	249.8
	Ciénaga Hoyo los Bagres	89	0.04	7659.8	648.5	202.5	7659.8	1163.7	179.4
	Ciénaga Escobillita	85	0.21	20770.2	939.8	269.3	20770.2	2562.1	272.6
	Ciénaga Escobillas	88	0.08	6745.5	656.1	284.4	6745.5	1074.2	163.7
	CiénagaPlaya Blanca	88	0.32	10506.6	833.5	266.6	10506.6	1514.4	181.7
	Caño Grande	83	0.50	6387.7	946.2	161.7	6388.7	1726.2	182.5
Período 2008-2009		498	0.04	20770.4	769.1	208.6	617.3	1646.3	214.1

3) Validación de supuestos.

i. Supuesto de Normalidad.

Tabla 4. Prueba de normalidad por el test de Kolmogorov–Smirnov (K-S) con la corrección de significación de Lilliefors.

Variables dependientes	Estadístico	gl	Significación
Abundancia (n)	0.34	498.0	0.00
Biomasa (g)	0.32	498.0	0.00

ii. Supuesto de homocedasticidad u Homogeneidad de Varianzas.

Tabla 5. Prueba de homocedasticidad por el contraste de Levene para la abundancia numérica (n).

Factores	Análisis de contraste	Estadístico de Levene	gl1	gl2	Significación
Niveles de agua	Basándose en la media	6.00	3	494	0.001
	Basándose en la mediana.	1.92	3	494	0.125
	Basándose en la mediana y con gl corregido	1.92	3	313.3	0.126
	Basándose en la media recortada	3.27	3	494	0.21
Sectores de muestreo	Basándose en la media	3.50	5	492	0.004
	Basándose en la mediana.	1.28	5	492	0.270
	Basándose en la mediana y con gl corregido	1.28	5	322.6	0.271
	Basándose en la media recortada	2.03	5	492	0.73

Tabla 6. Prueba de homocedasticidad por el contraste de Levene para la biomasa (g).

Factores	Análisis de contraste	Estadístico de Levene	gl1	gl2	Significación
Momentos	Basándose en la media	9.12	3	494	0.000
Hidrológicos	Basándose en la mediana.	4.20	3	494	0.006
	Basándose en la mediana y con gl corregido	4.20	3	342.3	0.006
	Basándose en la media recortada	2.40	3	494	0.000
Sectores de muestreo	Basándose en la media	2.40	5	492	0.036
	Basándose en la mediana.	0.75	5	492	0.584
	Basándose en la mediana y con gl corregido	0.75	5	325.3	0.584
	Basándose en la media recortada	1.47	5	492	0.197

iii. Supuesto de Aleatoriedad.

Tabla 7. Pruebas de rachas o independencia de los datos para la abundancia (n) y la biomasa (g).

Prueba de Rachas	Abundancia (g)	Biomasa (g)
Mediana	9	209
Casos < Valor de Mediana	242	249
Casos >= Valor de Mediana	256	249
Casos Totales (N)	498	498
Número de rachas (R)	206	232
Z	-3.93	-1.61
Sig. asintót. (bilateral)	0.00	0.11
d (Durbin-Watson)	1.99	2.07

II. Pruebas no paramétricas.

1. Análisis de varianza bifactorial o de doble entrada por rangos de Friedman para K muestras relacionadas.

Tabla 8. Anova de Friedman para las variables abundancia (n) y biomasa (g).

Niveles	Rango promedio	Estadísticos de contraste			
		N	Chi-cuadrado	gl	Significación asintótica
Abundancia	2.47				
Nivel del agua	1.52	498	249	2	0.00
Sectores	20.2				
Biomasa	2.88				
Nivel del agua	1.34	498	653	2	0.00
Sectores	1.78				

2. Prueba de Wilcoxon para contrastar datos pareados.

a. Variable de agrupación: niveles de agua.

Tabla 9. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por nivel de agua como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de abundancia (n) (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Aguas Bajas	157	145.6	22858	17045	-0.95	0.34
Aguas en ascenso	125	136.4	17045			
<i>Total</i>	282					
Aguas Bajas	157	130.8	20535	11596	-1.06	0.29
Aguas Altas	96	120.8	11596			
<i>Total</i>	253					
Aguas Bajas	157	142.5	22370	16133	-0.83	0.41
Aguas en descenso	120	134.4	16133			
<i>Total</i>	277					
Aguas en ascenso	125	111.5	13933	10598	-0.12	0.90
Aguas Altas	96	110.4	10598			
<i>Total</i>	221					
Aguas en ascenso	125	122.0	15249	15249	-0.23	0.82
Aguas en descenso	120	124.1	14886			
<i>Total</i>	245					
Aguas Altas	96	107.3	10304	10304	-0.25	0.81
Aguas en descenso	120	109.4	13132			
<i>Total</i>	216					

Tabla 10. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por nivel de agua como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de biomasa (g) (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Aguas Bajas	157	148.3	23276	16627	-1.56	0.12
Aguas en ascenso	125	133.0	16627			
<i>Total</i>	282					
Aguas Bajas	157	138.3	21718	10413	-3.15	0.00
Aguas Altas	96	108.5	10413			
<i>Total</i>	253					
Aguas Bajas	157	146.4	22991	15512	-1.77	0.08
Aguas en descenso	120	129.3	15512			
<i>Total</i>	277					
Aguas en ascenso	125	117.4	14671	9860	-1.69	0.09
Aguas Altas	96	102.7	9860			
<i>Total</i>	221					
Aguas en ascenso	125	124.1	15507	14628	-0.24	0.81
Aguas en descenso	120	121.9	14628			
<i>Total</i>	245					
Aguas Altas	96	101.3	9724	9724	-1.52	0.13
Aguas en descenso	120	114.3	13712			
<i>Total</i>	216					

b. Variable de agrupación: sitios.

Tabla 11. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por sectores de muestreo como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de abundancia (n) (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Quebrada Quebradona	65	73.9	4801.0	4801.0	-0.87	0.38
Ciénaga Hoyo los Bagres	89	80.2	7134.0			
<i>Total</i>	154					
Quebrada Quebradona	65	68.9	4477.5	4477.5	-1.64	0.10
Ciénaga Escobillita	85	80.6	6847.5			
<i>Total</i>	150					
Quebrada Quebradona	65	71.8	4664.5	4664.5	-1.26	0.21
Ciénaga Escobillas	88	80.9	7116.5			
<i>Total</i>	153					
Quebrada Quebradona	65	72.1	4683.5	4683.5	-1.19	0.23
Ciénaga Playa Blanca	88	80.7	7097.5			
<i>Total</i>	153					
Quebrada Quebradona	65	71.7	4661.0	4661.0	-0.70	0.48
Caño Grande	83	76.7	6365.0			
<i>Total</i>	148					
Hoyo los Bagres	89	84.5	7522.5	7522.5	-0.80	0.42
Ciénaga Escobillita	85	90.6	7702.5			
<i>Total</i>	174					
Hoyo los Bagres	89	87.7	7804.5	7804.5	-0.34	0.73
Ciénaga Escobillas	88	90.3	7948.5			
<i>Total</i>	177					
Ciénaga Playa Blanca	89	87.5	7790.0	7790.0	-0.39	0.70
Ciénaga Hoyo los Bagres	88	90.5	7963.0			
<i>Total</i>	177					
Ciénaga Hoyo los Bagres	89	87.0	7740.5	7137.5	-0.13	0.90
Caño Grande	83	86.0	7137.5			
<i>Total</i>	172					
Ciénaga Escobillita	85	88.7	7537.5	7513.5	-0.43	0.66
Ciénaga Escobillas	88	85.4	7513.5			
<i>Total</i>	173					
Ciénaga Escobillita	85	88.4	7517.5	7533.5	-0.37	0.71
Ciénaga Playa Blanca	88	85.6	7533.5			
<i>Total</i>	173					
Ciénaga Escobillita	85	88.1	7492.0	6704.0	-0.98	0.32
Caño Grande	83	80.8	6704.0			
<i>Total</i>	168					
Ciénaga Escobillas	88	88.4	7780.0	7780.0	-0.02	0.98
Ciénaga Playa Blanca	88	88.6	7796.0			
<i>Total</i>	176					
Ciénaga Escobillas	88	88.0	7743.5	6962.5	-0.54	0.59
Caño Grande	83	83.0	6962.5			
<i>Total</i>	171					
Ciénaga Playa Blanca	88	88.1	7752.0	6954.0	-0.57	0.57
Caño Grande	83	83.8	6954.0			
<i>Total</i>	171					

Tabla 12. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por sectores de muestreo como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de biomasa (g) (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Quebrada Quebradona	65	74.4	4838.0	4838.0	-0.73	0.47
Ciénaga Hoyo los Bagres	89	79.7	7097.0			
<i>Total</i>	154					
Quebrada Quebradona	65	67.8	4409.0	4409.0	-1.89	0-06
Ciénaga Escobillita	85	81.4	6916.0			
<i>Total</i>	150					
Quebrada Quebradona	65	71.3	4634.0	4634.0	-1.37	0.17
Ciénaga Escobillas	88	81.2	7147.0			
<i>Total</i>	153					
Quebrada Quebradona	65	68.5	4455.0	4455.0	-2.03	0.04
Ciénaga Playa Blanca	88	83.3	7326.0			
<i>Total</i>	153					
Quebrada Quebradona	65	69.7	4532.0	4532.0	-1.20	0.23
Caño Grande	83	78.2	6494.0			
<i>Total</i>	148					
Hoyo los Bagres	89	84.2	7495.0	7495.0	-0.88	0.38
Ciénaga Escobillita	85	90.9	7730.0			
<i>Total</i>	174					
Hoyo los Bagres	89	87.1	7753.0	7753.0	-0.49	0.62
Ciénaga Escobillas	88	90.9	8000.0			
<i>Total</i>	177					
Ciénaga Playa Blanca	89	84.5	7523.0	7523.0	-1.17	0.24
Ciénaga Hoyo los Bagres	88	93.5	8230.0			
<i>Total</i>	177					
Ciénaga Hoyo los Bagres	89	85.4	7601.0	7601.0	-0.30	0,77
Caño Grande	83	87.7	7277.0			
<i>Total</i>	172					
Ciénaga Escobillita	85	88.4	7517.0	7534.0	-0.37	0.71
Ciénaga Escobillas	88	85.6	7534.0			
<i>Total</i>	173					
Ciénaga Escobillita	85	85.6	7272.0	7272.0	-0.37	0.71
Ciénaga Playa Blanca	88	88.4	7779.0			
<i>Total</i>	173					
Ciénaga Escobillita	85	88.1	7492.0	6791.0	-0.71	0.48
Caño Grande	83	80.8	6704.0			
<i>Total</i>	168					
Ciénaga Escobillas	88	85.5	7525.0	7525.0	-0.78	0.44
Ciénaga Playa Blanca	88	91.5	8051.0			
<i>Total</i>	176					
Ciénaga Escobillas	88	86.5	7614.0	7092.0	-0.14	0.89
Caño Grande	83	85.4	7092.0			
<i>Total</i>	171					
Ciénaga Playa Blanca	88	89.1	7843.0	6863.0	-0.85	0.40
Caño Grande	83	82.7	6863.0			
<i>Total</i>	171					

Anexo 3B1. Prueba de Wilcoxon y Similaridad de Bray-Curtis para la abundancia y la biomasa en el tiempo.

Tabla 1. Tamaño muestral, resumen de los resultados de la prueba de Wilcoxon y valores del índice de similitud de Bray-Curtis para muestras pareadas de abundancia (n) y biomasa (g) evaluadas temporalmente.

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Abundancia (n)		Biomasa (g)	
		Estadístico de contraste Z	Índice de similitud de Bray-Curtis (%)	Estadístico de contraste Z	Índice de similitud de Bray-Curtis (%)
Aguas Bajas	157	-0.95	65.6	-1.56	50.5
Aguas en ascenso	125				
<i>Total</i>	282				
Aguas Bajas	157	-1.01	43.1	-3.15	34.0
Aguas Altas	96				
<i>Total</i>	253				
Aguas Bajas	157	-0.83	73.4	-1.77	55.6
Aguas en descenso	120				
<i>Total</i>	277				
Aguas en ascenso	125	-0.124	64.2	-1.69	54.9
Aguas Altas	96				
<i>Total</i>	221				
Aguas en ascenso	125	-0.23	63.0	-0.24	57.6
Aguas en descenso	120				
<i>Total</i>	245				
Aguas Altas	96	-0.25	45.3	-1.52	50.3
Aguas en descenso	120				
<i>Total</i>	216				

Anexo 3B2. Prueba de Wilcoxon y Similitud de Bray-Curtis para la abundancia y la biomasa en el espacio.

Tabla 1. Tamaño muestral, resumen de los resultados de la prueba de Wilcoxon y valores del índice de similitud de Bray-Curtis para muestras pareadas de abundancia y biomasa evaluadas espacialmente.

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Abundancia (n)		Biomasa (g)	
		Estadístico de contraste Z	Índice de similitud de Bray-Curtis (%)	Estadístico de contraste Z	Índice de similitud de Bray-Curtis (%)
Quebrada Quebradona	65	-0.87	45.7	-0.73	40.2
Ciénaga Hoyo los Bagres	89				
<i>Total</i>	154				
Quebrada Quebradona	65	-1.64	34.0	-1.89	33.1
Ciénaga Escobillita	85				
<i>Total</i>	150				
Quebrada Quebradona	65	-1.26	47.7	-1.37	42.7
Ciénaga Escobillas	88				
<i>Total</i>	153				
Quebrada Quebradona	65	-1.19	37.0	-2.03	39.5
Ciénaga Playa Blanca	88				
<i>Total</i>	153				
Quebrada Quebradona	65	-0.7	48.0	-1.2	36.8
Caño Grande	83				
<i>Total</i>	148				
Ciénaga Hoyo los Bagres	89	-0.8	72.9	-0.88	69.6
Ciénaga Escobillita	85				
<i>Total</i>	174				
Ciénaga Hoyo los Bagres	89	-0.34	82.3	-0.49	75.4
Ciénaga Escobillas	88				
<i>Total</i>	177				
Ciénaga Hoyo los Bagres	89	-0.39	74.6	-1.17	73.1
Ciénaga Playa Blanca	88				
<i>Total</i>	177				
Ciénaga Hoyo los Bagres	89	-0.13	60.1	-0.3	51.5
Caño Grande	83				
<i>Total</i>	172				
Ciénaga Escobillita	85	-0.43	71.2	-0.37	72.8
Ciénaga Escobillas	88				
<i>Total</i>	173				
Ciénaga Escobillita	85	-0.37	79.4	-0.37	74.2
Ciénaga Playa Blanca	88				
<i>Total</i>	173				
Ciénaga Escobillita	85	-0.98	55.5	-0.71	61.0
Caño Grande	83				
<i>Total</i>	168				
Ciénaga Escobillas	88	-0.02	65.6	-0.78	61.8
Ciénaga Playa Blanca	88				
<i>Total</i>	176				
Ciénaga Escobillas	88	-0.54	63.0	-0.14	49.7
Caño Grande	83				
<i>Total</i>	171				
Ciénaga Playa Blanca	88	-0.57	49.0	-0.85	61.1
Caño Grande	83				
<i>Total</i>	171				

Anexo 3C. Estructura del ensamblaje íctico: riqueza de especies e índices de diversidad

1) Definición de variables:

1) Características: N = 48

2) Variables Dependientes:

a) Riqueza de especies (S).

b) Índices de diversidad:

a. Índice de diversidad de Shannon (H')

b. Índice de Equidad (J')

c. Índice de Dominancia (D)

3) Variables Independientes y niveles:

c) Nivel de agua: B = Aguas bajas, As = Aguas en ascenso, A = Aguas Altas, D = Aguas en descenso.

d) Sectores: QQ = Quebrada Quebradona, HB = Ciénaga Hoyo los Bagres, EN = Ciénaga Escobillitas o Escobillas Nueva, EV = Ciénaga Escobillas o Escobillas Vieja, PB = Ciénaga Playa Blanca y CG = Caño Grande.

2) Descripción de la muestra

Tabla 1. Tamaño muestral y valores estadísticos de las variables riqueza de especies (S) e índices de diversidad (H'), equidad (J') y dominancia (D) registrados en el Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período de estudio.

Variables dependientes (descriptores del ensamblaje íctico)	Tamaño muestral (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Pomedio	Mediana	Rango intercuantil (RIC)	Desviación Estándar	Coficiente de Variación (%)
Riqueza de especies (S)	48	1	27	16.48	16	6.5	5.11	31.02
Índice Diversidad de Shannon (H')	48	0.00	2.49	1.76	1.86	0.45	0.44	25.02
Índice Equidad de Pielou (J')	48	0.00	0.84	0.63	0.66	0.13	0.14	22.84
Índice Dominancia de Simpson (D)	48	0.11	1.00	0.28	0.22	0.13	0.16	58.78

Tabla 2. Tamaño muestral y valores estadísticos de los registros espacio temporales de la riqueza (S).

Factores	Niveles	Tamaño muestral (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Media	Mediana	Rango intercuantil (RIC)	Desviación Estándar	Coficiente de Variación
Niveles de agua	Aguas Bajas	12	1	27	20.3	22.0	3.5	6.9	33.9
	Aguas Ascenso	12	13	21	16.9	17.0	2.8	2.7	15.8
	Aguas Altas	12	7	17	13.1	14.0	2.3	3.1	24.1
	Aguas Descenso	12	9	24	15.6	15.0	5.5	4.1	26.6
Sectores de muestreo	Quebrada Quebradona	8	1	22	11.8	10.5	10.5	7.1	60.5
	Ciénaga Hoyo los Bagres	8	12	26	18.1	17.0	8.3	5.6	30.9
	Ciénaga Escobillita	8	15	21	17.6	17.0	2.8	2.3	13.2
	Ciénaga Escobillas	8	13	23	17.5	17.0	5.0	3.6	20.7
	Ciénaga Playa Blanca	8	13	27	17.4	15.5	5.0	5.3	30.6
	Caño Grande	8	12	23	16.5	16.0	4.3	3.8	23.1

Tabla 3. Tamaño muestral y valores estadísticos de los registros espacio temporales de la diversidad (H').

Factores	Niveles	Tamaño muestral (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Media	Mediana	Rango intercuantil (RIC)	Desviación Estándar	Coficiente de Variación
Niveles de agua	Aguas Bajas	12	0.00	2.49	1.87	1.99	0.31	0.62	33.4
	Aguas Ascenso	12	1.39	2.12	1.89	1.94	0.31	0.24	12.9
	Aguas Altas	12	0.90	2.32	1.66	1.72	0.67	0.43	26.0
	Aguas Descenso	12	1.01	2.04	1.61	1.70	0.38	0.35	21.9
Sectores de muestreo	Quebrada Quebradona	8	0.00	2.12	1.42	1.64	0.75	0.71	50.2
	Ciénaga Hoyo los Bagres	8	1.39	2.24	1.91	1.97	0.15	0.25	12.8
	Ciénaga Escobillita	8	1.01	2.32	1.86	1.89	0.30	0.39	21.0
	Ciénaga Escobillas	8	1.70	2.14	1.96	1.96	0.15	0.14	7.0
	CiénagaPlaya Blanca	8	1.33	2.12	1.78	1.85	0.35	0.26	14.4
	Caño Grande	8	1.05	2.49	1.61	1.51	0.64	0.50	30.9

Tabla 4. Tamaño muestral y valores estadísticos de los registros espacio temporales de la equidad (J').

Factores	Niveles	Tamaño muestral (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Media	Mediana	Rango intercuantil (RIC)	Desviación Estándar	Coficiente de Variación
Niveles de agua	Aguas Bajas	12	0.00	0.79	0.61	0.65	0.08	0.20	32.9
	Aguas Ascenso	12	0.45	0.82	0.67	0.70	0.09	0.10	15.1
	Aguas Altas	12	0.46	0.84	0.65	0.65	0.18	0.12	18.8
	Aguas Descenso	12	0.37	0.77	0.60	0.63	0.22	0.14	23.6
Sectores de muestreo	Quebrada Quebradona	8	0.00	0.72	0.56	0.66	0.13	0.24	43.1
	Ciénaga Hoyo los Bagres	8	0.45	0.77	0.68	0.71	0.14	0.11	16.1
	Ciénaga Escobillita	8	0.37	0.84	0.65	0.67	0.09	0.14	21.1
	Ciénaga Escobillas	8	0.58	0.76	0.69	0.71	0.07	0.07	9.6
	CiénagaPlaya Blanca	8	0.50	0.82	0.63	0.63	0.10	0.10	16.4
	Caño Grande	8	0.42	0.79	0.57	0.55	0.19	0.13	23.5

Tabla 5. Tamaño muestral y valores estadísticos de los registros espacio temporales de la dominancia (D).

Factores	Niveles	Tamaño muestral (N)	Valor Mínimo	Valor Máximo	Media	Mediana	Rango intercuantil (RIC)	Desviación Estándar	Coficiente de Variación
Niveles de agua	Aguas Bajas	12	0.11	1.00	0.26	0.22	0.07	0.23	90.1
	Aguas Ascenso	12	0.15	0.44	0.23	0.21	0.04	0.09	39.8
	Aguas Altas	12	0.12	0.60	0.30	0.26	0.23	0.15	48.3
	Aguas Descenso	12	0.15	0.57	0.31	0.27	0.16	0.15	47.9
Sectores de muestreo	Quebrada Quebradona	8	0.15	1.00	0.39	0.29	0.27	0.29	72.7
	Ciénaga Hoyo los Bagres	8	0.14	0.44	0.22	0.20	0.06	0.10	43.9
	Ciénaga Escobillita	8	0.12	0.55	0.23	0.20	0.06	0.13	57.9
	Ciénaga Escobillas	8	0.18	0.27	0.21	0.20	0.04	0.03	16.5
	CiénagaPlaya Blanca	8	0.15	0.43	0.26	0.23	0.11	0.09	35.2
	Caño Grande	8	0.11	0.57	0.34	0.35	0.23	0.16	48.1

3) Validación de supuestos.

i. Supuesto de Normalidad

Tabla 6. Prueba de normalidad por el test de Kolmogorov–Smirnov (K-S) con la corrección de significación de Lilliefors.

Variables dependientes	Estadístico	gl	Significación
Riqueza de especies (S)	0.107	48	0.200
Índice de Diversidad de Shannon (H')	0.207	48	0.000
Índice de Equidad de Pielou (J')	0.207	48	0.000
Índice de Dominancia (D)	0.323	48	0.000

ii. Supuesto de homocedasticidad u Homogeneidad de Varianzas

Tabla 7. Prueba de homocedasticidad por el contraste de Levene para la riqueza de especies (S).

Factores	Analisis de contraste	Estadístico de Levene	gl1	gl2	Significación
Niveles de agua	Basándose en la media	1.66	3	44.0	0.189
	Basándose en la mediana.	0.97	3	44.0	0.415
	Basándose en la mediana y con gl corregido	0.97	3	21.8	0.424
	Basándose en la media recortada	1.16	3	44.0	0.334
Sector de muestreo	Basándose en la media	2.74	5	42.0	0.031
	Basándose en la mediana.	2.15	5	42.0	0.079
	Basándose en la mediana y con gl corregido	2.15	5	30.2	0.087
	Basándose en la media recortada	2.61	5	42.0	0.038

Tabla 8. Prueba de homocedasticidad por el contraste de Levene para la diversidad (H').

Factores	Analisis de contraste	Estadístico de Levene	gl1	gl2	Significación
Niveles de agua	Basándose en la media	0.98	3	44.0	0.411
	Basándose en la mediana.	0.78	3	44.0	0.509
	Basándose en la mediana y con gl corregido	0.78	3	20.9	0.516
	Basándose en la media recortada	0.89	3	44.0	0.456
Sector de muestreo	Basándose en la media	3.50	5	42.0	0.010
	Basándose en la mediana.	2.02	5	42.0	0.095
	Basándose en la mediana y con gl corregido	2.02	5	21.4	0.116
	Basándose en la media recortada	3.17	5	42.0	0.016

Tabla 9. Prueba de homocedasticidad por el contraste de Levene para la equidad (J').

Factores	Analisis de contraste	Estadístico de Levene	gl1	gl2	Significación
Niveles de agua	Basándose en la media	0.31	3	44.0	0.820
	Basándose en la mediana.	0.42	3	44.0	0.740
	Basándose en la mediana y con gl corregido	0.42	3	21.9	0.741
	Basándose en la media recortada	0.29	3	44.0	0.835
Sector de muestreo	Basándose en la media	1.69	5	42.0	0.157
	Basándose en la mediana.	0.90	5	42.0	0.488
	Basándose en la mediana y con gl corregido	0.90	5	14.4	0.505
	Basándose en la media recortada	1.28	5	42.0	0.292

Tabla 10. Prueba de homocedasticidad por el contraste de Levene para la dominancia (D).

Factores	Analisis de contraste	Estadístico de Levene	gl1	gl2	Significación
Niveles de agua	Basándose en la media	0.87	3	44.0	0.461
	Basándose en la mediana.	0.61	3	44.0	0.610
	Basándose en la mediana y con gl corregido	0.61	3	22.8	0.613
	Basándose en la media recortada	0.57	3	44.0	0.639
Sector de muestreo	Basándose en la media	3.09	5	42.0	0.018
	Basándose en la mediana.	1.82	5	42.0	0.130
	Basándose en la mediana y con gl corregido	1.82	5	18.1	0.160
	Basándose en la media recortada	2.75	5	42.0	0.031

iii. Supuesto de Aleatoriedad.

Tabla 11. Pruebas de rachas o independencia de los datos para la riqueza de especies (S) y los índices de diversidad de Shannon (H'), de equidad (J') y de dominancia (D).

VARIABLES DEPENDIENTES	Riqueza de especies (S)	Índice de Diversidad de Shannon (H')	Índice de Equidad de Pielou (J')	Índice de Dominancia (D)
Mediana	16	1.85	0.69	0.20
Casos < Valor de Mediana	20	24	24	4
Casos >= Valor de Mediana	28	24	24	44
Casos totales (N)	48	48	48	48
Número de rachas (R)	14	25	22	9
Z	-2.95	0.00	0.73	0.17
Significación asintótica (bilateral)	0.003	1.00	0.47	0.87
d (Durbin-Watson)	1.53	1.76	1.53	1.53

II. Pruebas no paramétricas.

1. Análisis de varianza bifactorial o de doble entrada por rangos de Friedman para K muestras relacionadas.

Tabla 12. Anova de Friedman para las variables riqueza de especies (S) y los índices de diversidad de Shannon (H') de equidad (J') y de dominancia (D).

Niveles	Rango promedio	Estadísticos de contraste			
		N	Chi-cuadrado	gl	Significación asintótica
Riqueza de especies (S)	2.98	48	76.06	2	0.000
Nivel de agua	1.34				
Sectores	1.68				
Índice de Diversidad de Shannon (H')	1.52	48	23.91	2	0.000
Nivel de agua	2.00				
Sectores	2.48				
Índice de Equidad de Pielou (J')	1.00	48	77.91	2	0.000
Nivel de agua	2.33				
Sectores	2.67				
Índice de Dominancia (D)	1.02	48	76.06	2	0.000
Nivel de agua	2.32				
Sectores	2.66				

2. Prueba de Wilcoxon para contrastar datos pareados.
 a. Variable de agrupación: niveles de agua.

Tabla 12. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por nivel de agua como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de riqueza de especies (S) (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Aguas Bajas	12	16.1	193.5	106.5	-2.53	0.011
Aguas en ascenso	12	8.9	106.5			
<i>Total</i>	24					
Aguas Bajas	12	17.3	208.0	92.0	-3.36	0.001
Aguas Altas	12	7.7	92.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas Bajas	12	16.3	195.	105.0	-2.60	0.009
Aguas en descenso	12	8,8	105.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas en ascenso	12	16.4	197.0	103.0	-2.74	0.006
Aguas Altas	12	8.6	103.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas en ascenso	12	141.	169.0	131.0	-1.10	0.270
Aguas en descenso	12	10.9	131.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas Altas	12	10.8	129.0	129.0	-1.22	0.222
Aguas en descenso	12	14.3	171.0			
<i>Total</i>	24					

Tabla 13. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por nivel de agua como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de diversidad de Shannon (H') (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Aguas Bajas	12	13.5	162.0	138.0	-0.70	0.482
Aguas en ascenso	12	11.5	138.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas Bajas	12	14.8	178.0	122.0	-1.63	0.104
Aguas Altas	12	10.2	122.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas Bajas	12	16.1	193.5	106.5	-2.53	0.011
Aguas en descenso	12	8.9	106.5			
<i>Total</i>	24					
Aguas en ascenso	12	14.5	174.5	125.5	-1.43	0.154
Aguas Altas	12	10.5	125.5			
<i>Total</i>	24					
Aguas en ascenso	12	15.8	189.0	111.0	-2.27	0.023
Aguas en descenso	12	9.3	111.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas Altas	12	13.0	156.5	143.5	-0.38	0.706
Aguas en descenso	12	12.0	143.5			
<i>Total</i>	24					

Tabla 14. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por nivel de agua como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de equidad (J') (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Aguas Bajas	12	11.5	138.0	138.0	-0.71	0.478
Aguas en ascenso	12	13.5	162.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas Bajas	12	12.5	150.5	149.5	-0.03	0.977
Aguas Altas	12	12.5	149.5			
<i>Total</i>	24					
Aguas Bajas	12	13.1	157.0	143.0	-0.41	0.684
Aguas en descenso	12	11.9	143.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas en ascenso	12	13.3	159.0	141.0	-0.54	0.591
Aguas Altas	12	11.8	141.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas en ascenso	12	13.9	167.0	133.0	-1.00	0.316
Aguas en descenso	12	11.1	133.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas Altas	12	13.3	159.5	140.5	-0.55	0.580
Aguas en descenso	12	11.7	140.5			
<i>Total</i>	24					

Tabla 15. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por nivel de agua como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de dominancia (D) (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Aguas Bajas	12	12.1	145.0	145.0	-0.36	0.719
Aguas en ascenso	12	12.9	155.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas Bajas	12	10.5	126.0	126.0	-1.51	0.130
Aguas Altas	12	14.5	174.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas Bajas	12	9.8	117.0	117.0	2.09	0.037
Aguas en descenso	12	15.3	183.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas en ascenso	12	10.8	129.0	129.0	-1.36	0.173
Aguas Altas	12	14.3	171.0			
<i>Total</i>	24					
Aguas en ascenso	12	9.9	118.5	118.5	-2.04	0.042
Aguas en descenso	12	15.1	181.5			
<i>Total</i>	24					
Aguas Altas	12	11.9	142.5	142.5	-0.45	0.650
Aguas en descenso	12	13.1	157.5			
<i>Total</i>	24					

b. Variable de agrupación: sitios.

Tabla 16. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por sectores de muestreo como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de riqueza de especies (S) (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Quebrada Quebradona	8	6.3	50.5	50.5	-1.84	0.065
Ciénaga Hoyo los Bagres	8	10.7	85.5			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	6.8	54.0	54.0	-1.48	0.139
Ciénaga Escobillita	8	10.3	82.0			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	6.5	52.0	52.0	-1.69	0.091
Ciénaga Escobillas	8	10.5	84.0			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	6.6	53.0	53.0	-1.58	0.113
Ciénaga Playa Blanca	8	10.4	83.0			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	6.9	55.0	55.0	-1.37	0.171
Caño Grande	8	10.1	81.0			
<i>Total</i>	16					
Hoyo los Bagres	8	8.1	65.0	65.0	-0.32	0.751
Ciénaga Escobillita	8	8.9	71.0			
<i>Total</i>	16					
Hoyo los Bagres	8	8.4	67.5	67.5	-0.05	0.958
Ciénaga Escobillas	8	8.6	68.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Playa Blanca	8	8.6	69.0	67.0	-0.11	0.915
Ciénaga Hoyo los Bagres	8	8.4	67.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Hoyo los Bagres	8	8,9	71.5	64.5	-0.37	0.712
Caño Grande	8	8,1	64.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillita	8	8,7	69.5	66.5	-0.16	0.874
Ciénaga Escobillas	8	8,3	66.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillita	8	9,5	76.0	60.0	-0.85	0.398
Ciénaga Playa Blanca	8	7,5	60.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillita	8	9,5	76.0	60.0	-0.86	0.392
Caño Grande	8	7,5	60.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillas	8	9,0	72.0	64.0	-0.43	0.670
Ciénaga Playa Blanca	8	8,0	64.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillas	8	9,3	74.5	61.5	-0.69	0.492
Caño Grande	8	7,7	61.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Playa Blanca	8	8,9	71.0	65.0	-0.32	0.750
Caño Grande	8	8,1	65.0			
<i>Total</i>	16					

Tabla 17. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por sectores de muestreo como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de diversidad de Shannon (H') (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Quebrada Quebradona	8	6.7	53.5	53.5	-1.54	0.124
Ciénaga Hoyo los	8	10.3	82.5			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	6.7	53.5	53.5	-1.54	0.125
Ciénaga Escobillita	8	10.3	82.5			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	6.3	50.5	50.5	-1.87	0.062
Ciénaga Escobillas	8	10.7	85.5			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	7.5	60.0	60.0	-0.85	0.397
Ciénaga Playa Blanca	8	9.5	76.0			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	8.3	66.5	66.5	-0.16	0.874
Caño Grande	8	8.7	69.5			
<i>Total</i>	16					
Hoyo los Bagres	8	9.1	72.5	63.5	-0.48	0.628
Ciénaga Escobillita	8	7.9	63.5			
<i>Total</i>	16					
Hoyo los Bagres	8	7.9	63.0	63.0	-0.54	0.587
Ciénaga Escobillas	8	9.1	73.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Playa Blanca	8	10.1	80.5	55.5	-1.34	0.181
Ciénaga Hoyo los	8	6.9	55.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Hoyo los	8	10.2	81.5	54.5	-1.43	0.152
Caño Grande	8	6.8	54.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillita	8	7.6	61.0	61.0	-0.74	0.457
Ciénaga Escobillas	8	9.4	75.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillita	8	9.5	76.0	60.0	-0.85	0.393
Ciénaga Playa Blanca	8	7.5	60.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillita	8	9.8	78.5	57.5	-1.11	0.266
Caño Grande	8	7.2	57.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillas	8	10.7	85.5	50.5	-1.87	0.062
Ciénaga Playa Blanca	8	6.3	50.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillas	8	10.6	84.5	51.5	-1.75	0.080
Caño Grande	8	6.4	51.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Playa Blanca	8	9.8	78.5	57.5	-1.11	0.267
Caño Grande	8	7.2	57.5			
<i>Total</i>	16					

Tabla 18. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por sectores de muestreo como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de equidad (J') (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Quebrada Quebradona	8	7.3	58.5	58.5	-1.01	0.311
Ciénaga Hoyo los Bagres	8	9.7	77.5			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	7.9	63.0	63.0	-0.54	0.591
Ciénaga Escobillita	8	9.1	73.0			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	7.2	57.5	57.5	-1.14	0.153
Ciénaga Escobillas	8	9.8	78.5			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	8.1	64.5	64.5	-0.38	0.705
Ciénaga Playa Blanca	8	8.9	71.5			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	9.2	73.5	62.5	-0.58	0.559
Caño Grande	8	7.8	62.5			
<i>Total</i>	16					
Hoyo los Bagres	8	8.9	71.0	65.0	-0.32	0.750
Ciénaga Escobillita	8	8.1	65.0			
<i>Total</i>	16					
Hoyo los Bagres	8	8.6	68.5	67.5	-0.05	0.957
Ciénaga Escobillas	8	8.4	67.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Playa Blanca	8	9.1	73.0	63.0	-0.53	0.594
Ciénaga Hoyo los Bagres	8	7.9	63.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Hoyo los Bagres	8	10.3	82.5	53.5	-1.53	0.126
Caño Grande	8	6.7	53.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillita	8	7.9	63.0	63.0	-0.54	0.591
Ciénaga Escobillas	8	9.1	73.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillita	8	8.9	71.0	65.0	-0.32	0.748
Ciénaga Playa Blanca	8	8.1	65.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillita	8	9.8	78.5	57.5	-1.11	0.267
Caño Grande	8	7.2	57.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillas	8	9.4	75.5	60.5	-0.81	0.416
Ciénaga Playa Blanca	8	7.6	60.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillas	8	10.6	84.5	51.5	-1.75	0.080
Caño Grande	8	6.4	51.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Playa Blanca	8	9.9	79.5	56.5	-1.22	0.222
Caño Grande	8	7.1	56.5			
<i>Total</i>	16					

Tabla 19. Resumen estadístico de comparaciones múltiples por sectores de muestreo como variable de agrupación para muestras pareadas relacionadas de dominancia (D) (Test de Wilcoxon).

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Rangos		Estadístico de contraste		
		Promedio	Suma	W de Wilcoxon	Z	Significación asintótica (bilateral)
Quebrada Quebradona	8	10.7	85.5	50.5	-2.03	0.042
Ciénaga Hoyo los	8	6.3	50.5			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	10.6	84.5	51.5	-1.91	0.056
Ciénaga Escobillita	8	6.4	51.5			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	10.4	83.0	53.0	-1.75	0.080
Ciénaga Escobillas	8	6.6	53.0			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	10.1	80.5	55.5	-1.38	0.167
Ciénaga Playa Blanca	8	6.9	55.5			
<i>Total</i>	16					
Quebrada Quebradona	8	8.7	69.5	66.5	-0.16	0.872
Caño Grande	8	8.3	66.5			
<i>Total</i>	16					
Hoyo los Bagres	8	8.4	67.5	67.5	-0.07	0.945
Ciénaga Escobillita	8	8.6	68.5			
<i>Total</i>	16					
Hoyo los Bagres	8	7.8	62.0	62.0	-0.83	0.407
Ciénaga Escobillas	8	9.3	74.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Playa Blanca	8	7.8	62.0	62.0	-0.73	0.468
Ciénaga Hoyo los	8	9.3	74.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Hoyo los	8	6.7	53.5	53.5	-1.63	0.102
Caño Grande	8	10.3	82.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillita	8	7.8	62.0	62.0	-0.83	0.407
Ciénaga Escobillas	8	9.3	74.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillita	8	7.8	62.5	62.5	-0.67	0.506
Ciénaga Playa Blanca	8	9.2	73.5			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillita	8	7.0	56.0	56.0	-1.35	0.177
Caño Grande	8	10.0	80.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillas	8	8.3	66.0	66.0	-0.24	0.807
Ciénaga Playa Blanca	8	8.8	70.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Escobillas	8	6.9	55.0	55.0	-1.46	0.143
Caño Grande	8	10.1	81.0			
<i>Total</i>	16					
Ciénaga Playa Blanca	8	7.1	56.5	56.5	-1.25	0.212
Caño Grande	8	9.9	79.5			
<i>Total</i>	16					

Anexo 3C1. Prueba de Wilcoxon y Similitud de Bray-Curtis para la riqueza en el tiempo.

Tabla 1. Tamaño muestral, resumen de los resultados de la prueba de Wilcoxon y valores del índice de similitud de Bray-Curtis para muestras pareadas de la riqueza de especies evaluada temporalmente.

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Estadístico de contraste Z	Índice de similitud de Bray-Curtis (%)
Aguas Bajas	12	-2.53	88.7
Aguas en ascenso	12		
<i>Total</i>	24		
Aguas Bajas	12	-3.36	75.9
Aguas Altas	12		
<i>Total</i>	24		
Aguas Bajas	12	-2.6	86.2
Aguas en descenso	12		
<i>Total</i>	24		
Aguas en ascenso	12	-2.74	86.9
Aguas Altas	12		
<i>Total</i>	24		
Aguas en ascenso	12	-1.1	91.0
Aguas en descenso	12		
<i>Total</i>	24		
Aguas Altas	12	-1.22	89.3
Aguas en descenso	12		
<i>Total</i>	24		

Anexo 3C2. Pruebas de Wilcoxon y Similaridad de Bray-Curtis para la riqueza en el espacio.

Tabla 1. Tamaño muestral, resumen de los resultados de la prueba de Wilcoxon y valores del índice de similaridad de Bray-Curtis para muestras pareadas de la riqueza de especies evaluada espacialmente.

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Estadístico de contraste Z	Índice de similaridad de Bray-Curtis (%)
Quebrada Quebradona	8	-1.84	84.4
Ciénaga Ciénaga Hoyo los Bagres	8		
<i>Total</i>	16		
Quebrada Quebradona	8	-1.48	85.9
Ciénaga Escobillita	8		
<i>Total</i>	16		
Quebrada Quebradona	8	-1.69	83.7
Ciénaga Escobillas	8		
<i>Total</i>	16		
Quebrada Quebradona	8	-1.58	82.4
Ciénaga Playa Blanca	8		
<i>Total</i>	16		
Quebrada Quebradona	8	-1.37	87.8
Caño Grande	8		
<i>Total</i>	16		
Ciénaga Hoyo los Bagres	8	-0.32	92.5
Ciénaga Escobillita	8		
<i>Total</i>	16		
Ciénaga Hoyo los Bagres	8	-0.05	93.8
Ciénaga Escobillas	8		
<i>Total</i>	16		
Ciénaga Hoyo los Bagres	8	-0.11	93.8
Ciénaga Playa Blanca	8		
<i>Total</i>	16		
Ciénaga Hoyo los Bagres	8	-0.37	91.9
Caño Grande	8		
<i>Total</i>	16		
Ciénaga Escobillita	8	-0.16	97.7
Ciénaga Escobillas	8		
<i>Total</i>	16		
Ciénaga Escobillita	8	-0.85	94.2
Ciénaga Playa Blanca	8		
<i>Total</i>	16		
Ciénaga Escobillita	8	-0.86	94.6
Caño Grande	8		
<i>Total</i>	16		
Ciénaga Escobillas	8	-0.43	95.5
Ciénaga Playa Blanca	8		
<i>Total</i>	16		
Ciénaga Escobillas	8	-0.69	92.4
Caño Grande	8		
<i>Total</i>	16		
Ciénaga Playa Blanca	8	-0.32	91.2
Caño Grande	8		
<i>Total</i>	16		

Anexo 3C3. Valores medios de los índices de diversidad.

Tabla 31. Valores medios de los índices diversidad estimados en diferentes niveles de agua y sectores de muestreo para el ensamblaje de peces que habitan y/o interactúa con la vegetación acuática en la zona litoral del Sistema Cenagoso de Ayapel en el período 2008-2009.

Indices de Diversidad	Niveles de agua	Quebrada Quebradona	Ciénaga Hoyo los Bagres	Ciénaga Escobillita	Ciénaga Escobillas	Ciénaga Playa Blanca	Caño Grande
Shannon-Wiener (H')	Aguas Bajas	2.2	2.2	2.1	2.2	2.1	2.2
	Aguas en ascenso	2.0	1.8	2.0	2.2	2.1	2.0
	Aguas Altas	1.4	2.1	2.2	2.1	1.5	1.6
	Aguas en descenso	1.7	2.1	1.5	1.9	1.8	1.2
Dominancia de Simpson (D)	Aguas Bajas	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
	Aguas en ascenso	0.2	0.3	0.2	0.2	0.2	0.2
Equidad de Pielou (J')	Aguas Altas	0.3	0.2	0.1	0.2	0.4	0.3
	Aguas en descenso	0.3	0.2	0.4	0.2	0.3	0.5
Equidad de Pielou (J')	Aguas Bajas	0.7	0.6	0.7	0.7	0.6	0.7
	Aguas en ascenso	0.6	0.6	0.6	0.7	0.7	0.6
Equidad de Pielou (J')	Aguas Altas	0.7	0.8	0.7	0.7	0.5	0.6
	Aguas en descenso	0.7	0.7	0.5	0.6	0.6	0.4

Anexo 3C4. Prueba de Wilcoxon y Similitud de Bray-Curtis para los índices de diversidad en el tiempo.

Tabla 1. Tamaño muestral y resumen de los resultados de la prueba de Wilcoxon para muestras pareadas de diversidad, equidad y dominancia evaluadas temporalmente.

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Diversidad (H')	Dominancia (D)	Equidad (J')
		Significación asintótica (bilateral)		
Aguas Bajas	12	0.48	0.72	0.48
Aguas en ascenso	12			
Total	24			
Aguas Bajas	12	0.10	0.13	0.98
Aguas Altas	12			
Total	24			
Aguas Bajas	12	0.01	0.04	0.68
Aguas en descenso	12			
Total	24			
Aguas en ascenso	12	0.15	0.17	0.59
Aguas Altas	12			
Total	24			
Aguas en ascenso	12	0.02	0.04	0.32
Aguas en descenso	12			
Total	24			
Aguas Altas	12	0.71	0.65	0.58
Aguas en descenso	12			
Total	24			

Anexo 3C5. Prueba de Wilcoxon y Similaridad de Bray-Curtis para los índices de diversidad en el espacio.

Tabla 1. Tamaño muestral, resumen de los resultados de la prueba de Wilcoxon y valores del índice de similaridad de Bray-Curtis para muestras pareadas de abundancia y biomasa evaluadas espacialmente.

Par de comparación	Tamaño muestral (N)	Diversidad (H')	Dominancia (D)	Equidad (J')
		Significación asintótica (bilateral)		
Quebrada Quebradona	8	0.12	0.04	0.31
Ciénaga Hoyo los Bagres	8			
Total	16			
Quebrada Quebradona	8	0.12	0.06	0.59
Ciénaga Escobillita	8			
Total	16			
Quebrada Quebradona	8	0.06	0.08	0.25
Ciénaga Escobillas	8			
Total	16			
Quebrada Quebradona	8	0.40	0.17	0.70
Ciénaga Playa Blanca	8			
Total	16			
Quebrada Quebradona	8	0.87	0.87	0.56
Caño Grande	8			
Total	16			
Ciénaga Hoyo los Bagres	8	0.63	0.94	0.75
Ciénaga Escobillita	8			
Total	16			
Ciénaga Hoyo los Bagres	8	0.59	0.41	0.96
Ciénaga Escobillas	8			
Total	16			
Ciénaga Hoyo los Bagres	8	0.18	0.47	0.59
Ciénaga Playa Blanca	8			
Total	16			
Ciénaga Hoyo los Bagres	8	0.15	0.10	0.13
Caño Grande	8			
Total	16			
Ciénaga Escobillita	8	0.46	0.41	0.59
Ciénaga Escobillas	8			
Total	16			
Ciénaga Escobillita	8	0.39	0.51	0.75
Ciénaga Playa Blanca	8			
Total	16			
Ciénaga Escobillita	8	0.27	0.18	0.27
Caño Grande	8			
Total	16			
Ciénaga Escobillas	8	0.06	0.81	0.42
Ciénaga Playa Blanca	8			
Total	16			
Ciénaga Escobillas	8	0.08	0.14	0.08
Caño Grande	8			
Total	16			
Ciénaga Playa Blanca	8	0.27	0.21	0.22
Caño Grande	8			
Total	16			

Anexo 4A. Registros de abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) para las especies colectadas.

Anexo 4A1. Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en Quebrada Quebradona durante las campañas correspondientes al nivel de aguas bajas.

Especies	Abril 2008 - Aguas Bajas										Marzo 2009 - Aguas Bajas									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>											193	1304.7	9.6	4.5	6.8	15.5	96.6	71.7	85.3	5.3
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	23	331.8	28.2	7.2	14.4	40.2	97.0	60.0	75.9	14.7	18	859.2	87.7	11.7	47.7	46.7	139.0	71.6	112.0	16.0
<i>Abramites eques</i>											6	304.5	92.9	25.1	50.7	52.0	159.4	105.7	126.1	17.9
<i>Leporinus muyscorum</i>											2	76.0	41.2	34.8	38.0	11.9	129.9	127.0	128.5	1.6
<i>Leporinus striatus</i>											1	6.3	6.3	6.3	6.3		69.9	69.9	69.9	
<i>Astyanax caucanus</i>											75	532.1	15.3	2.0	7.1	39.5	83.8	43.3	65.1	14.0
<i>Astyanax fasciatus</i>											11	54.6	6.9	2.9	5.0	28.5	64.6	48.2	57.0	9.0
<i>Triportheus magdalenae</i>											76	1963.5	62.5	2.8	25.8	46.2	165.7	46.5	120.3	20.5
<i>Roeboides dayi</i>											31	156.6	11.7	2.0	5.1	48.9	89.2	50.0	65.0	14.3
<i>Gilbertolus alatus</i>											35	357.4	19.6	4.0	10.2	42.9	108.4	67.5	80.7	14.1
<i>Hoplias malabaricus</i>											1	36.1	36.1	36.1	36.1		120.8	120.8	120.8	
<i>Ctecnolucius hujeta</i>											22	498.2	75.1	10.4	22.6	63.2	201.6	112.3	234.2	14.8
<i>Bunocephalus colombianus</i>											1	1.5	1.5	1.5	1.5		50.8	50.8	50.8	
<i>Dasylicaria filamentosa</i>											12	63.4	8.4	2.6	5.3	31.6	112.1	84.3	100.1	9.2
<i>Dasylicaria seminuda</i>											2	69.4	58.0	11.3	34.7	95.2	240.0	145.6	192.8	34.6
<i>Rhamdia quelen</i>											1	27.1	27.1	27.1	27.1		118.6	118.6	118.6	
<i>Pimelodus grosskopfii</i>											1	39.4	39.4	39.4	39.4		142.3	142.3	142.3	
<i>Centrochir crocodilii</i>											12	178.8	30.3	5.9	14.9	51.1	112.1	65.5	85.4	19.1
<i>Trachelyopterus insignis</i>											3	16.4	6.7	4.7	5.5	20.3	74.7	67.3	70.9	5.2
<i>Eigenmannia virescens</i>											168	1227.6	58.8	3.3	7.3	75.3	241.4	100.0	129.0	14.2
<i>Andinoacara latifrons</i>											6	63.2	12.6	8.3	190.5	14.7	63.0	51.3	57.7	7.3
<i>Caquetaia kraussii</i>											5	252.1	79.1	10.6	50.4	69.9	120.0	67.3	99.5	28.3
Total	23	331.8	28.2	7.2	14.4		97.0	60.0	75.9		682	8087.9	92.9	1.5	11.9		241.4	43.3	99.4	

Anexo 4A2. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en Quebrada Quebradona durante las campañas correspondientes al nivel de aguas altas.

Especies	Julio 2008 - Aguas Altas										Septiembre 2008 - Aguas Altas									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	3	94.8	37.9	27.8	31.6	17.4	102.0	98.0	100.0	2.0	1	37.9	37.9	37.9	37.9		106.0	106.0	106.0	
<i>Leporinus striatus</i>											1	19.2	19.2	19.2	19.2		99.4	99.4	99.4	
<i>Astyanax caucanus</i>	8	26.6	11.1	1.7	3.3	95.0	76.6	43.8	50.1	21.8	44	380.3	21.9	1.8	8.6	50.0	92.1	43.8	67.7	16.4
<i>Astyanax fasciatus</i>	5	8.2	2.0	0.8	1.6	32.6	44.1	30.3	39.5	13.9	17	63.9	7.4	2.6	3.8	40.8	63.8	46.7	51.2	11.0
<i>Triportheus magdalenae</i>	70	499.6	43.1	3.5	7.1	95.4	148.4	65.0	78.8	21.7										
<i>Roebooides dayi</i>	3	17.3	7.2	4.8	5.8	21.6	77.5	67.0	70.9	8.1	3	18.8	7.7	4.8	6.3	23.2	78.0	67.4	73.1	7.3
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	1	16.9	16.9	16.9	16.9		129.5	129.5	129.5		6	147.7	50.3	16.0	24.6	53.3	187.1	124.4	140.9	16.7
<i>Pimelodus blochii</i>	1	57.0	57.0	57.0	57.0		142.7	142.7	142.7											
<i>Geophagus steindachneri</i>											1	4.8	4.8	4.8	4.8		50.2	50.2	50.2	
Total	91	720.3	57.0	0.8	7.9		148.4	30.3	75.8		73	672.7	50.3	1.8	9.2		187.1	43.8	70.8	

Anexo 4A3. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en Quebrada Quebradona durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en ascenso.

Especies	Mayo 2009 - Aguas en ascenso										Junio 2009 - Aguas en ascenso									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	50	334.7	9.5	4.1	6.7	17.7	97.5	71.7	85.6	6.3	13	80.2	8.2	4.6	6.2	17.5	92.3	71.6	81.8	6.9
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	20	654.7	70.2	17.5	32.7	43.1	132.2	84.4	103.2	12.6	22	937.8	71.3	14.9	42.6	34.9	125.8	81.3	111.9	10.8
<i>Abramites eques</i>	2	64.5	36.2	28.3	32.3	17.1	116.5	110.1	113.3	4.0	1	84.7	84.7	84.7	84.7		150.8	150.8	150.8	
<i>Gasteropelecus maculatus</i>	4	15.4	4.7	2.1	3.8	31.8	50.8	40.9	47.0	9.0	3	11.7	4.9	2.4	3.9	33.6	50.8	41.0	7.0	11.2
<i>Astyanax caucanus</i>	163	744.1	13.0	2.1	4.6	49.1	89.4	42.6	56.5	16.0	164	898.4	18.2	2.2	5.5	52.0	87.7	44.6	57.3	16.1
<i>Astyanax fasciatus</i>	7	25.5	4.2	3.1	3.6	10.5	58.2	50.3	53.5	4.9	6	27.3	5.8	3.7	4.5	17.3	60.2	53.2	56.5	5.1
<i>Triportheus magdalenae</i>	69	1923.1	50.6	15.8	27.9	33.5	169.6	110.0	132.6	10.7	24	622.7	60.4	1.7	25.9	53.9	164.6	51.4	123.1	23.3
<i>Roeboides dayi</i>	114	569.8	11.6	0.7	5.0	51.0	91.9	38.9	67.1	16.4	302	1542.2	13.0	0.5	5.1	45.7	92.8	50.7	66.7	14.0
<i>Saccoderma hastatum</i>											1	0.4	0.4	0.4	0.4		27.5	27.5	27.5	
<i>Gilbertolus alatus</i>	139	792.3	9.1	2.8	5.7	19.7	85.9	56.7	71.6	6.6	102	730.3	91.2	3.9	7.2	121.5	113.0	62.2	73.6	10.3
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	6	211.2	54.3	17.4	35.2	41.9	182.3	126.3	164.8	12.4	1	35.8	35.8	35.8	35.8		163.6	163.6	163.6	
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	3	13.8	5.3	3.5	4.6	20.2	101.2	90.9	96.6	5.4	1	4.6	4.6	4.6	4.6		95.2	95.2	95.2	
<i>Pimelodella chagresi</i>											1	5.0	5.0	5.0	5.0		74.8	74.8	74.8	
<i>Pimelodus blochii</i>	1	39.2	39.2	39.2	39.2		127.6	127.6	127.6								74.8	74.8	74.8	
<i>Ageniosus pardalis</i>	3	224.7	120.6	18.5	74.9	69.3	254.7	120.5	192.5	35.1										
<i>Trachelyopterus insignis</i>	198	4595.7	62.3	4.0	23.2	60.5	190.2	60.3	99.7	19.5	290	5646.2	208.3	4.0	19.5	94.1	220.1	60.7	96.8	19.7
<i>Eigenmannia virescens</i>	66	407.8	20.8	3.5	6.2	39.8	205.4	101.2	125.6	11.6	77	2086.3	372.6	0.5	27.1	276.5	753.4	65.1	169.8	90.3
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	1	39.4	39.4	39.4	39.4		267.8	267.8	267.8											
<i>Andinoacara latifrons</i>	5	61.0	21.4	2.4	12.2	76.2	75.3	38.4	57.9	30.7	1	12.9	12.9	12.9	12.9		61.1	61.1	61.1	
<i>Caquetaia kraussii</i>	1	18.0	18.0	18.0	18.0		75.3	75.3	75.3		1	29.6	29.6	29.6	29.6		90.7	90.7	90.7	
<i>Geophagus steindachneri</i>	1	28.7	28.7	28.7	28.7		90.1	90.1	90.1											
Total	853	10763.5	120.6	0.7	12.6		267.8	38.4	86.6		1010	12756.1	372.6	0.4	12.6		753.4	27.5	84.9	

Anexo 4A4. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en Quebrada Quebradona durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en descenso.

Especies	Enero 2008 - Aguas en descenso										Febrero 2009 - Aguas en descenso									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>											3	26.9	11.1	7.4	9.0	21.2	98.4	90.5	93.8	4.4
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	1	4.5	4.5	4.5	4.5		53.0	53.0	53.0		1	59.3	59.3	59.3	59.3		126.6	126.6	126.6	
<i>Leporinus striatus</i>											1	7.9	7.9	7.9	7.9		72.1	72.1	72.1	
<i>Astyanax caucanus</i>	23	132.8	14.8	1.7	5.8	64.2	81.0	39.0	56.8	21.6	66	506.4	18.2	2.9	7.7	36.1	86.4	40.3	65.6	14.5
<i>Astyanax fasciatus</i>	6	72.9	15.4	7.5	12.1	24.8	86.0	63.0	78.7	10.6	4	18.2	4.1	2.8	3.4	16.7	50.8	46.7	49.0	4.2
<i>Triportheus magdalenae</i>	1	34.8	34.8	34.8	34.8		142.0	142.0	142.0		1	45.0	45.0	45.0	45.0		154.1	154.1	154.1	
<i>Roebooides dayi</i>											9	77.5	14.8	1.8	8.6	50.9	95.3	50.5	78.1	17.8
<i>Gilbertolus alatus</i>	3	34.7	13.5	10.0	11.6	15.5	97.0	88.0	91.7	5.2	24	311.2	30.5	5.5	13.0	52.2	117.8	69.3	89.3	15.6
<i>Hoplias malabaricus</i>	1	71.6	71.6	71.6	71.6		150.0	150.0	150.0											
<i>Ctenolucania hujeta</i>	6	201.4	98.1	9.1	33.6	107.7	204.0	107.0	155.7	29.4	11	425.4	99.1	16.3	38.7	77.9	212.0	124.1	154.4	22.4
<i>Dasylicaria filamentosa</i>											3	66.1	51.9	5.5	22.0	117.6	213.5	101.8	143.4	42.6
<i>Andinoacara latifrons</i>	3	49.4	19.1	13.4	16.5	17.5	70.1	65.5	68.1	3.8	16	186.0	16.8	3.8	11.6	29.7	66.9	41.6	59.3	11.3
<i>Caquetaia kraussii</i>	1	14.5	14.5	14.5	14.5		71.6	71.6	71.6		2	112.8	98.0	14.8	56.4	104.3	127.3	69.4	98.4	41.6
Total	45	616.6	98.1	1.7	13.7		204.0	39.0	80.2		141	1838.2	99.1	1.8	13.0		213.5	40.3	80.0	

Anexo 4A5 (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Hoyo los Bagres durante las campañas correspondientes al nivel de aguas bajas.

Especies	Abril 2008 - Aguas Bajas										Marzo 2009 - Aguas Bajas									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Minima	Promedio	CV (%)	Máxima	Minima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Minima	Promedio	CV (%)	Máxima	Minima	Promedio	CV (%)
<i>Potamotrygon magdalenae</i>											1	23.5	23.5	23.5						
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>											1	5.5	5.5	5.5						
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	210	2505.0	29.1	4.2	11.9	49.3	97.3	56.0	69.8	15.1	158	5154.9	96.7	2.3	32.6	69.8	142.4	44.6	98.0	22.1
<i>Prochilodus magdalenae</i>	1	50.0	50.0	50.0	50.0		123.0	123.0	123.0											
<i>Abramites eques</i>	15	619.7	103.3	9.2	41.3	60.1	160.5	73.0	116.4	21.9	17	1223.0	113.5	21.9	71.9	40.6	173.5	101.7	144.0	14.1
<i>Leporinus muyscorum</i>	38	4098.4	310.9	15.8	107.9	53.4	408.0	90.0	178.4	27.3	13	894.5	129.9	32.3	68.8	51.0	190.2	119.2	150.7	16.2
<i>Astyanax caucanus</i>	219	1395.2	15.7	2.1	6.4	36.8	85.1	41.4	60.8	12.0	135	1017.4	19.4	0.4	7.5	42.6	93.0	26.2	67.9	14.6
<i>Astyanax fasciatus</i>	59	294.9	7.9	0.3	5.0	29.3	64.8	22.5	55.4	12.2	3	10.8	4.6	3.1	3.6	23.7	55.2	50.1	51.9	5.6
<i>Triporthes magdalenae</i>	15	499.0	55.4	22.7	33.3	26.9	156.0	115.0	129.9	8.3	18	449.6	45.9	12.0	25.0	48.4	159.0	100.3	125.2	17.4
<i>Roeboides dayi</i>	40	238.4	10.4	0.7	6.0	44.6	84.0	38.0	69.0	16.7	173	777.5	10.6	0.4	4.5	53.8	91.3	30.9	66.4	20.1
<i>Gilbertolus alatus</i>	1	10.2	10.2	10.2	10.2		85.0	85.0	85.0		26	137.2	10.5	1.8	5.3	40.7	92.9	52.2	70.6	13.8
<i>Hoplias malabaricus</i>	10	649.2	114.4	30.2	64.9	45.4	1892.0	114.0	142.6	16.5	8	1590.4	440.6	49.7	198.8	64.5	297.0	128.4	206.0	25.5
<i>Ctenoluccius hujeta</i>	1	7.8	7.8	7.8	7.8		99.0	99.0	99.0		9	218.9	42.6	9.5	24.3	42.6	162.1	110.3	140.4	11.8
<i>Bunocephalus colombianus</i>	1	4.9	4.9	4.9	4.9		82.0	82.0	82.0											
<i>Hoplosternum magdalenae</i>	1	11.2	11.2	11.2	11.2		64.0	64.0	64.0											
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	1	8.2	8.2	8.2	8.2		108.0	108.0	108.0		5	23.1	7.7	2.0	4.6	46.9	111.4	80.9	96.6	12.0
<i>Dasylicaria seminuda</i>											1	54.2	54.2	54.2	54.2		231.4	231.4	231.4	
<i>Rhamdia quelen</i>	5	314.1	101.5	38.5	62.8	40.2	172.0	124.0	152.6	12.3	1	34.0	34.0	34.0	34.0		128.3	128.3	128.3	
<i>Pimelodus blochii</i>	3	212.4	90.6	47.8	70.8	30.5	178.0	143.0	163.3	11.1										
<i>Pimelodus grosskopfii</i>											3	198.3	75.4	59.1	66.1	12.8	171.0	146.0	158.2	7.9
<i>Sorubim cuspicaudus</i>	2	184.9	109.7	75.2	92.4	26.4	245.0	230.0	237.5	4.5	13	796.3	173.3	19.6	61.3	71.3	355.5	145.3	206.2	26.3
<i>Centrochir crocodili</i>											1	15.4	15.4	15.4	15.4		88.3	88.3	88.3	
<i>Trachelyopterus insignis</i>	1	3.5	3.5	3.5	3.5		56.0	56.0	56.0		13	199.0	63.5	3.0	15.3	109.8	137.3	52.4	83.9	31.0
<i>Eigenmannia virescens</i>	178	759.4	10.7	1.0	4.3	46.7	152.0	68.1	110.9	17.1	490	2430.2	23.4	0.8	5.0	49.7	197.5	60.7	119.0	16.2
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	28	1917.8	218.4	6.7	68.5	95.9	424.0	142.0	274.3	33.8	5	184.3	76.4	13.8	36.9	75.5	320.8	171.8	240.6	30.6
<i>Poecilia caucana</i>	2	0.4	0.2	0.2	0.2	20.2	20.0	18.0	19.0	7.4										
<i>Synbranchus marmoratus</i>	1	55.9	55.9	55.9	55.9		257.8	257.8	257.8											
<i>Aequidens latifrons</i>	138	1159.9	22.4	0.4	8.4	67.7	74.0	21.0	50.4	23.9	39	315.7	28.4	1.7	8.1	84.8	83.6	33.2	50.3	24.9
<i>Caquetaia kraussii</i>	92	1048.0	157.4	0.1	11.4	205.1	149.0	13.0	49.8	57.9	72	1775.2	107.3	0.4	24.7	112.1	162.5	23.2	75.5	38.4
<i>Geophagus steindachneri</i>	3	131.2	60.2	27.6	43.7	37.3	117.0	86.0	103.0	15.3	2	58.6	43.7	15.0	29.3	69.2	104.2	69.9	87.1	27.8
<i>Trichogaster pectoralis</i>	6	456.1	97.6	52.3	78.0	26.5	150.0	113.0	133.3	10.2	1	102.0	102.0	102.0	102.0		141.4	141.4	141.4	
Total	1071	16635.5	310.9	0.1	15.5		424.0	13.0	82.7		1208	17689.2	107.3	0.4	14.7		355.5	0.00	99.5	

Anexo 4A6. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Hoyo los Bagres durante las campañas correspondientes al nivel de aguas altas.

Especies	Julio 2008 - Aguas Altas										Septiembre 2008 - Aguas Altas									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	14	463.1	39.2	26.0	33.1	12.0	103.3	97.7	99.6	1.8	2	84.3	45.5	38.8	42.1	11.2	107.0	106.8	106.9	0.2
<i>Astyanax caucanus</i>	92	295.4	17.0	0.2	3.2	100.8	84.8	21.9	46.8	31.4	24	200.3	20.4	2.3	8.3	67.4	88.0	46.4	65.3	20.1
<i>Astyanax fasciatus</i>	15	38.1	8.8	0.3	2.5	114.3	62.8	23.0	39.6	38.1	64	185.5	8.5	0.2	2.9	85.9	66.5	21.6	43.0	30.6
<i>Triportheus magdalenae</i>	55	705.6	39.7	2.6	12.8	84.7	148.1	62.1	92.8	30.2	85	75.0	8.0	0.05	0.9	199.7	82.9	16.9	32.7	45.4
<i>Roeboides dayi</i>	49	66.3	10.6	0.1	1.4	191.8	89.3	19.7	34.8	58.7	11	16.4	5.5	0.5	1.5	98.5	71.1	32.7	44.3	26.2
<i>Gilbertolus alatus</i>	2	5.1	2.9	2.2	2.6	18.5	56.2	55.4	55.8	1.0	3	59.8	23.5	16.9	19.9	16.6	149.6	134.4	142.0	5.3
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	5	153.8	90.5	8.9	30.8	109.7	197.3	112.0	139.2	24.3	1	8.5	8.5	8.5	8.5		119.7	119.7	119.7	
<i>Hoplosternum magdalenae</i>	1	15.6	15.6	15.6	15.6		68.5	68.5	68.5		1	30.3	30.3	30.3	30.3		114.4	114.4	114.4	
<i>Dasylicararia filamentosa</i>	1	41.0	41.0	41.0	41.0		120.4	120.4	120.4		13	55.7	14.8	1.4	4.3	98.8	157.9	72.2	103.8	26.6
<i>Trachelyopterus insignis</i>	7	67.9	18.6	0.3	9.7	78.6	197.7	46.4	139.6	47.4	10	20.3	15.2	0.2	2.0	227.8	63.3	17.2	26.7	48.9
<i>Eigenmannia virescens</i>	2	0.4	0.2	0.1	0.2	49.0	22.6	17.7	20.1	17.1	36	746.2	294.7	0.2	20.7	308.8	195.7	17.5	44.7	96.9
<i>Poecilia caucana</i>	17	50.0	23.2	0.1	2.9	194.4	80.9	16.7	33.7	54.1	6	261.3	110.3	0.1	43.5	113.0	143.3	16.5	75.1	81.5
<i>Andinoacara latifrons</i>	19	95.7	70.1	0.1	5.0	314.4	120.2	17.0	35.8	65.1	256	1743.5	294.7	0.05	6.8		195.7	16.5	47.4	
<i>Caquetaia kraussii</i>	8	190.1	123.2	2.9	23.8	170.4	148.4	45.6	73.6	44.1										
<i>Geophagus steindachneri</i>	287	2188.2	123.2	0.1	7.6		197.7	16.7	59.1											

Anexo 4A7. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Hoyo los Bagres durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en ascenso.

Especies	Mayo 2009 - Aguas en ascenso										Junio 2009 - Aguas en ascenso									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	37	1261.9	73.2	0.2	34.1	58.8	133.4	19.8	97.0	31.7	13	396.3	76.8	0.6	30.5	64.4	137.5	28.9	94.3	32.1
<i>Abramites eques</i>	3	125.0	54.3	34.9	41.7	26.3	130.0	117.7	122.5	5.4										
<i>Astyanax caucanus</i>	26	234.4	44.0	1.1	9.0	94.6	153.2	36.0	71.0	34.9	55	292.2	19.3	0.1	5.4	102.9	91.7	19.6	53.6	36.1
<i>Astyanax fasciatus</i>	17	46.5	7.5	0.2	2.7	79.5	73.5	23.3	44.5	34.3	52	69.7	7.0	0.1	1.3	137.9	62.5	19.0	33.2	39.7
<i>Triportheus magdalenae</i>	31	878.7	53.0	17.4	28.3	40.6	169.3	111.4	131.5	13.1	60	167.3	28.9	0.1	2.8	139.1	134.6	20.0	522.4	41.6
<i>Roeboides dayi</i>	105	260.3	11.6	0.3	2.5	94.3	91.1	30.8	52.5	27.5	29	64.4	10.2	0.1	2.2	143.6	86.5	21.4	42.0	57.5
<i>Saccoderma hastatum</i>	2	0.3	0.2	0.1	0.2	15.4	21.8	20.0	20.9	6.2	1	0.4	0.4	0.4	0.4		28.0	28.0	28.0	
<i>Gilbertolus alatus</i>	3	22.1	10.2	3.7	7.4	45.1	84.8	61.6	75.6	16.3										
<i>Hoplias malabaricus</i>	3	843.4	371.4	128.4	281.1	47.3	362.9	187.4	273.5	32.1	1	79.8	79.8	79.8	79.8		157.1	157.1	157.1	
<i>Ctenolucius hujeta</i>	1	8.4	8.4	8.4	8.4		112.2	112.2	112.2		8	333.1	88.4	0.8	41.6	71.9	212.4	52.7	155.8	32.8
<i>Dasylicaria seminuda</i>	1	11.0	11.0	11.0	11.0		125.3	125.3	125.3											
<i>Pimelodus blochii</i>	1	63.4	63.4	63.4	63.4		156.9	156.9	156.9											
<i>Sorubim cuspicaudus</i>	1	37.2	37.2	37.2	37.2		166.8	166.8	166.8											
<i>Trachelyopterus insignis</i>	2	36.2	21.4	14.8	18.1	25.6	105.8	92.2	99.0	9.7										
<i>Eigenmannia virescens</i>	520	2932.2	16.7	0.6	5.6	40.8	178.3	62.0	121.7	14.6	3	17.2	10.7	1.0	5.7	84.3	143.0	64.0	107.0	37.3
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	3	133.6	66.6	17.3	44.5	56.2	292.1	197.4	257.7	20.3	1	11.7	11.7	11.7	11.7		176.2	176.2	176.2	
<i>Poecilia caucana</i>	2	0.5	0.3	0.2	0.2	14.7	21.3	20.1	20.7	4.1	1	0.3	0.3	0.3	0.3		23.0	23.0	23.0	
<i>Plagioscion magdalenae</i>	1	0.04	0.04	0.04	0.04		14.1	14.1	14.1											
<i>Andinoacara latifrons</i>	21	151.1	25.7	0.3	7.2	83.8	80.7	18.9	47.7	30.7	5	42.2	15.0	0.6	8.2	70.3	64.5	25.5	50.6	30.0
<i>Caquetaia kraussii</i>	24	524.3	255.5	0.1	21.8	261.0	180.8	14.9	49.9	90.1	34	287.4	139.0	0.2	8.5	343.7	151.1	17.6	39.5	78.9
<i>Geophagus steindachneri</i>	1	87.8	87.8	87.8	87.8		130.6	130.6	130.6											
Total	805	7658.5	371.4	0.04	9.5		362.9	14.1	104.9		263	1768.1	139.9	0.1	6.7		212.4	17.6	52.5	

Anexo 4A8. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Hoyo los Bagres durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en descenso.

Especies	Enero 2008 - Aguas en descenso										Febrero 2009 - Aguas en descenso									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>											1	6.9	6.9	6.9	6.9		86.5	86.5	86.5	
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	65	195.3	5.9	0.2	3.0	41.2	55.0	33.0	46.1	12.6	21	1223.6	80.4	33.5	58.3	23.6	180.0	111.0	132.4	15.2
<i>Abramites eques</i>											3	217.9	96.7	32.1	72.6	48.6	179.3	114.5	152.9	22.3
<i>Leporinus muyscorum</i>	3	33.2	20.3	5.8	11.1	72.6	104.0	68.0	81.3	24.3	15	739.1	69.3	26.0	49.3	28.3	156.0	111.7	135.9	9.8
<i>Leporinus striatus</i>	1	1.9	1.9	1.9	1.9		50.0	50.0	50.0		1	5.7	5.7	5.7	5.7		64.5	64.5	64.5	
<i>Astyanax caucanus</i>	20	165.7	13.5	3.1	8.3	36.6	80.0	50.0	68.0	13.5	366	2579.7	20.5	2.3	7.0	46.8	94.7	43.1	63.7	15.6
<i>Astyanax fasciatus</i>	61	37.1	2.1	0.1	0.6	58.9	46.0	17.0	28.6	20.0	27	57.1	7.7	0.2	2.1	102.6	77.6	20.3	38.5	37.6
<i>Triportheus magdalenae</i>											12	359.4	55.6	14.7	30.0	43.5	151.9	100.2	125.6	13.8
<i>Roebooides dayi</i>	42	29.7	2.9	0.1	0.7	84.6	58.0	23.0	35.7	21.3	52	316.2	13.0	0.3	6.1	44.2	90.0	23.7	69.7	17.8
<i>Gilbertolus alatus</i>											5	35.1	9.9	4.7	7.0	28.6	86.9	66.3	76.0	10.9
<i>Hoplias malabaricus</i>											6	207.8	115.0	3.1	34.6	116.5	183.6	51.7	108.5	39.5
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	1	5.0	5.0	5.0	5.0		94.0	94.0	94.0		2	22.7	12.4	10.3	11.4	12.7	119.8	110.5	115.1	5.7
<i>Dasylicaria filamentosa</i>											4	25.0	7.3	4.9	6.3	18.1	111.5	93.7	104.7	7.3
<i>Rhamdia quelen</i>	1	7.9	7.9	7.9	7.9		85.0	85.0	85.0		1	17.2	17.2	17.2	17.2		106.4	106.4	106.4	
<i>Ageniosus pardalis</i>	1	1.7	1.7	1.7	1.7		59.0	59.0	59.0											
<i>Trachelyopterus insignis</i>	5	32.7	22.8	1.8	6.5	139.3	108.0	47.0	63.2	40.2	33	521.1	38.1	2.1	15.8	57.8	128.9	48.2	92.9	21.2
<i>Eigenmannia virescens</i>	99	259.0	5.8	1.1	2.6	35.8	151.0	70.0	94.5	13.9	234	927.1	11.7	0.5	4.0	55.9	172.7	54.4	104.7	18.1
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>											4	196.6	75.6	24.3	49.1	42.7	326.6	224.9	273.4	15.0
<i>Poecilia caucana</i>											1	0.4	0.4	0.4	0.4		25.5	25.5	25.5	
<i>Andinoacara latifrons</i>	37	206.4	23.8	0.1	5.6	100.1	75.0	16.0	45.1	28.2	121	281.1	26.6	0.1	2.3	153.4	80.8	16.0	31.5	36.5
<i>Caquetaia kraussii</i>	68	567.4	67.9	0.3	8.3	125.0	123.0	18.0	52.6	41.9	47	431.8	38.8	0.4	9.2	97.7	99.9	22.8	56.5	33.1
<i>Geophagus steindachneri</i>	8	320.2	58.0	25.9	40.0	29.7	113.0	87.0	99.4	9.3										
Total	412	1863.3	67.9	0.1	4.5		151.0	16.0	57.9		956	8171.7	115.0	0.1	8.5		326.6	16.0	75.1	

Anexo 4A9. Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillitas (Escobillas Nueva) durante las campañas correspondientes al nivel de aguas bajas.

Especies	Abril 2008 - Aguas Bajas										Marzo 2009 - Aguas Bajas									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	4	32.7	9.0	7.4	8.2	7.6	101.0	85.0	93.5	7.2	426	19282.4	94.4	4.0	45.3	54.0	144.0	52.6	107.4	20.4
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	88	1487.9	30.8	5.0	16.9	45.7	97.0	56.0	78.3	16.9	2	300.9	155.2	145.7	150.4	4.5	260.5	179.8	220.2	25.9
<i>Prochilodus magdalenae</i>											41	2787.1	118.5	36.5	69.7	41.0	182.2	116.9	143.6	12.6
<i>Abramites eques</i>	29	1399.9	146.6	5.3	48.3	72.2	189.2	60.0	118.5	28.3	11	541.8	188.2	23.1	49.3	94.8	235.8	110.5	134.6	25.9
<i>Leporinus muyscorum</i>	4	227.3	154.0	18.0	56.8	114.5	210.0	97.0	131.0	40.6										
<i>Leporinus striatus</i>	1	7.5	7.5	7.5	7.5		70.0	70.0	70.0											
<i>Astyanax caucanus</i>	164	1080.9	17.1	0.2	6.6	44.2	87.2	25.2	60.4	15.8	432	2725.2	16.8	0.9	6.3	45.0	89.2	43.8	61.7	16.0
<i>Astyanax fasciatus</i>	313	1319.8	9.1	0.4	4.2	30.8	68.3	18.5	30.9	47.1	24	25.6	3.5	0.2	1.1	95.6	50.9	21.4	33.0	27.1
<i>Triportheus magdalenae</i>	9	395.5	60.5	33.9	43.9	19.6	163.0	135.0	146.4	6.4	41	1113.6	54.3	13.5	27.2	44.2	165.2	98.2	125.7	15.1
<i>Roeboides dayi</i>	100	275.6	11.1	0.4	2.8	81.4	88.0	30.0	52.7	24.7	70	340.7	14.4	0.4	4.9	63.6	91.2	32.0	65.5	22.0
<i>Saccoderma hastatum</i>											14	2.6	0.3	0.1	0.2	21.4	24.5	20.2	22.1	6.5
<i>Gilbertolus alatus</i>	130	630.7	9.1	2.8	4.9	27.1	83.0	54.0	64.5	8.5	2	12.3	7.2	5.1	6.2	24.8	80.6	68.3	74.4	11.8
<i>Hoplias malabaricus</i>	2	290.2	241.1	49.2	145.1	93.5	219.0	130.0	174.5	36.5	1	315.4	315.4	315.4	315.4		270.7	270.7	270.7	
<i>Cteconluccius hujeta</i>	7	206.7	78.0	8.5	29.5	78.1	206.0	101.0	142.1	23.8	2	62.5	48.9	13.6	31.3	79.8	175.8	119.7	147.7	26.8
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	3	16.3	6.8	3.8	5.4	27.4	109.0	96.0	101.7	6.5	1	6.7	6.7	6.7	6.7		112.2	112.2	112.2	
<i>Rhamdia quelen</i>	1	72.7	72.7	72.7	72.7		159.0	159.0	159.0											
<i>Sorubim cuspicaudus</i>											1	149.6	149.6	149.6	149.6		280.5	280.5	280.5	
<i>Trachelyopterus insignis</i>	10	20.1	3.0	1.3	2.0	27.0	58.0	43.0	48.9	8.8	2	118.7	68.3	50.4	59.4	21.4	159.9	134.4	147.2	12.2
<i>Eigenmannia virescens</i>	309	1293.1	15.9	0.5	4.2	59.7	183.0	50.0	108.9	19.7	244	1175.0	39.7	0.6	4.8	98.8	278.0	53.9	110.5	27.6
<i>Sternopygus aequilabatus</i>	38	3262.3	522.2	2.5	85.8	125.6	644.0	97.0	282.8	41.5	4	611.2	335.4	47.7	152.8	85.3	526.2	271.0	367.0	31.1
<i>Poecilia caucana</i>	7	1.0	0.3	0.1	0.1	60.8	22.2	9.0	16.6	25.5	1	0.4	0.4	0.4	0.4		23.8	23.8	23.8	
<i>Andinoacara latifrons</i>	41	215.8	14.8	0.5	5.3	86.0	65.4	22.0	42.2	32.1	16	125.8	30.4	0.5	7.9	111.8	87.4	23.3	46.7	40.8
<i>Caquetaia kraussii</i>	32	471.0	109.0	0.1	14.7	171.0	146.0	10.0	53.8	66.4	28	244.2	61.4	0.1	8.7	146.9	115.4	15.0	50.9	48.1
<i>Geophagus steindachneri</i>											1	125.3	125.3	125.3	125.3		160.2	160.2	160.2	
<i>Trichopodus pectoralis</i>	1	79.3	79.3	79.3	79.3		133.0	133.0	133.0											
Total	1293	12786.2	522.1	0.1	9.9		644.0	9.0	74.5		1364	30067.0	335.4	0.1	22.1		526.2	15.0	90.4	

Anexo 4A10. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillitas (Escobillas Nueva) durante las campañas correspondientes al nivel de aguas altas.

Especies	Julio 2008 - Aguas Altas										Septiembre 2008 - Aguas Altas									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	6	175.9	33.9	23.7	29.3	14.3	104.0	98.0	100.4	2.4	5	227.4	59.8	35.2	45.5	22.2	130.0	106.9	115.6	8.9
<i>Abramites eques</i>											1	43.2	43.2	43.2	43.2		122.4	122.4	122.4	
<i>Leporinus muyscorum</i>											1	230.0	230.0	230.0	230.0		370.0	370.0	370.0	
<i>Leporinus striatus</i>	1	0.5	0.5	0.5	0.5		31.5	31.5	31.5		3	28.1	19.7	2.9	9.4	96.8	95.4	52.6	71.0	31.0
<i>Astyanax caucanus</i>	20	95.5	19.1	1.9	4.8	98.6	87.2	42.2	54.4	23.3	16	100.7	20.5	2.1	6.3	79.4	91.0	47.4	60.4	22.3
<i>Astyanax fasciatus</i>	42	47.8	5.6	0.1	1.1	94.4	58.9	19.3	32.6	29.9	67	108.7	10.2	0.1	1.6	137.6	69.9	15.0	33.7	42.5
<i>Triportheus magdalenae</i>	16	296.0	42.9	3.2	18.5	87.4	152.0	65.3	103.5	35.9	24	234.4	11.3	8.2	9.8	9.0	95.2	84.7	89.9	3.5
<i>Roebooides dayi</i>	33	57.2	8.6	0.1	1.7	141.4	78.8	18.4	40.2	54.7	32	81.3	14.4	0.1	2.5	135.4	85.9	20.9	44.0	46.2
<i>Hoplias malabaricus</i>	2	94.0	47.0	47.0	47.0		131.8	131.8	131.8		1	2.0	2.0	2.0	2.0		46.1	46.1	46.1	
<i>Ctecnolucius hujeta</i>	3	128.0	52.2	27.5	42.7	31.2	184.6	158.4	172.9	7.7	3	49.6	21.4	9.7	16.5	36.9	137.3	115.6	128.9	9.0
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	1	10.0	10.0	10.0	10.0		123.9	123.9	123.9											
<i>Trachelyopterus insignis</i>											2	6.0	33.9	32.2	33.0	3.6	124.8	112.3	118.5	7.4
<i>Eigenmannia virescens</i>	28	210.2	19.5	0.6	7.5	69.3	191.2	50.0	126.7	32.0	72	269.9	8.4	0.4	3.7	51.1	129.6	46.1	100.5	19.5
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	3	8.8	8.4	0.2	2.9	161.4	155.9	31.3	72.9	98.6										
<i>Poecilia caucana</i>	15	2.3	0.2	0.1	0.2	28.4	21.2	15.9	18.4	8.9										
<i>Andinoacara latifrons</i>	25	132.7	19.7	0.1	5.3	118.8	82.0	16.5	40.4	50.3	3	16.3	15.8	0.2	5.4	165.5	66.2	18.9	34.8	78.3
<i>Caquetaia kraussii</i>	35	48.7	11.5	0.1	1.4	178.0	67.7	15.8	29.0	43.7	79	203.6	119.3	0.2	2.6	524.9	142.4	16.2	28.5	57.6
<i>Geophagus steindachneri</i>	5	434.8	123.7	56.6	87.0	30.0	137.1	110.0	126.4	8.9	3	148.7	125.2	9.4	49.6	132.3	139.5	63.6	91.6	45.5
<i>Oreochomis spp</i>	1	443.1	443.1	443.1	443.1		239.8	239.8	239.8											
Total	236	2185.7	443.1	0.1	9.3		239.8	15.8	59.0		312	1810.1	230.0	0.1	5.8		370.0	15.0	59.7	

Anexo 4A11. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillitas (Escobillas Nueva) durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en ascenso.

Especies	Mayo 2009 - Aguas en ascenso										Junio 2009 - Aguas en ascenso									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	1	7.4	7.4	7.4	7.4		93.1	93.1	93.1		37	668.3	115.2	0.3	18.1	147.8	179.6	22.1	63.9	68.8
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	45	1359.6	64.7	7.4	30.2	52.7	135.9	65.9	99.5	17.8	4	159.0	115.2	0.8	39.8	135.7	179.6	34.4	94.2	76.1
<i>Abramites eques</i>	3	143.2	55.2	38.3	47.7	18.0	134.1	120.1	127.0	5.5										
<i>Leporinus muyscorum</i>	3	181.0	82.0	43.7	60.3	32.5	165.8	130.6	147.4	12.0										
<i>Astyanax caucanus</i>	145	945.1	14.9	0.3	6.5	42.7	84.6	22.9	63.4	17.5	323	369.9	15.5	0.1	1.1	212.5	88.0	16.0	29.4	47.6
<i>Astyanax fasciatus</i>	21	19.6	3.5	0.2	0.9	96.8	52.3	21.0	31.2	27.1	484	173.4	5.2	0.1	0.4	145.0	58.5	15.1	23.0	24.7
<i>Triportheus magdalenae</i>	30	696.8	46.6	14.2	23.2	31.4	153.2	106.1	122.9	9.3	66	707.5	49.5	0.1	10.7	130.7	165.6	16.3	76.2	52.2
<i>Roeboides dayi</i>	107	333.8	10.2	0.4	3.1	74.4	87.9	34.0	56.3	22.6	46	71.4	7.7	0.1	1.6	163.4	84.2	16.5	36.0	60.4
<i>Saccoderma hastatum</i>	14	2.7	0.3	0.2	0.2	17.0	25.4	20.3	22.0	5.8	15	1.7	0.2	0.04	0.1	72.0	22.7	13.7	17.4	19.4
<i>Gilbertolus alatus</i>	2	17.1	9.4	7.7	8.6	14.3	88.4	78.0	83.2	8.8	1	0.1	0.1	0.1			18.3	18.3	18.3	
<i>Hoplias malabaricus</i>	1	136.7	136.7	136.7	136.7		191.8	191.8	191.8		1	1.2	1.2	1.2			41.3	41.3	41.3	
<i>Ctenolucius hujeta</i>	2	142.4	117.3	25.2	71.2	91.4	230.3	139.1	184.7	34.9	5	185.1	89.4	18.6	37.0	80.4	212.5	130.1	154.6	21.9
<i>Pimelodus blochii</i>	1	83.2	83.2	83.2	83.2		157.7	157.7	157.7											
<i>Trachelyopterus insignis</i>	3	175.6	61.8	53.0	58.5	8.2	156.8	132.2	147.9	9.2	3	58.0	19.9	19.0	19.3	2.5	99.8	99.4	99.6	0.2
<i>Eigenmannia virescens</i>											14	109.0	15.6	0.2	7.8	67.5	190.8	36.3	123.9	39.6
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	4	569.2	395.0	34.8	142.3	119.1	559.7	233.2	362.3	38.9										
<i>Poecilia caucana</i>											1	0.2	0.2	0.2	0.2		20.5	20.5	20.5	
<i>Andinoacara latifrons</i>	28	194.3	17.3	0.1	6.9	82.3	68.0	13.8	44.4	49.1	72	777.5	35.3	0.2	10.8	80.9	99.0	15.3	54.2	34.1
<i>Caquetaia kraussii</i>	56	945.5	294.0	0.1	16.9	372.0	200.5	12.3	39.9	97.0	244	1170.4	281.9	0.1	4.8	605.4	201.5	11.0	30.8	73.3
<i>Geophagus steindachneri</i>	7	307.6	60.8	13.1	43.9	38.4	117.1	70.4	102.3	15.7	22	1445.0	181.9	0.9	65.7	67.0	163.6	15.4	109.5	34.0
Total	473	6261.0	395.0	0.1	13.2		559.7	12.3	68.2		1338	5897.7	281.9	0.04	4.4		212.5	11.0	35.2	

Anexo 4A12. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillitas (Escobillas Nueva) durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en descenso.

Especies	Enero 2008 - Aguas en descenso										Febrero 2009 - Aguas en descenso											
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)					Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Total		Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	141	224.1	5.1	0,05	1,6	90.7	55.0	17.3	35.2	29.9	10	602.2	91.2	37.2	60.2	28.0	140.0	112.0	123.7	8.8		
<i>Abramites eques</i>	1	22.2	22.2	22.2	22.2		103.8	103.8	103.8		6	292.2	86.5	30.2	48.7	45.5	149.0	112.5	126.5	11.8		
<i>Leporinus muyscorum</i>	3	189.7	134.0	4.9	63.2	103.5	190.0	64.0	134.0	47.9	10	437.9	79.3	21.8	43.8	43.5	166.2	104.8	130.7	15.3		
<i>Leporinus striatus</i>	2	5.3	3.2	2.1	2.6	28.7	55.0	51.0	53.0	5.3												
<i>Astyanax caucanus</i>	115	953.2	18.8	0.6	8.3	37.0	88.0	41.0	67.7	12.6	369	2114.3	21.1	0.3	5.7	53.1	92.1	23.3	58.7	18.7		
<i>Astyanax fasciatus</i>	374	1150.4	11.6	0.1	3.1	69.2	75.1	16.0	45.2	24.8	61	216.7	8.8	0.2	3.6	58.1	66.5	22.3	48.5	24.4		
<i>Triportheus magdalenae</i>	1	40.8	40.8	40.8	40.8		148.0	148.0	148.0		5	112.1	39.7	11.9	22.4	56.6	144.7	94.9	117.6	19.2		
<i>Cynopotamus magdalenae</i>											16	511.1	68.8	10.5	31.9	58.9	131.7	70.0	95.8	20.9		
<i>Roeboides dayi</i>	40	80.1	8.9	0.2	2.0	141.6	84.0	22.0	42.4	46.5	70	218.9	11.6	0.2	3.1	97.7	87.4	24.5	52.0	39.9		
<i>Hoplias malabaricus</i>	4	734.0	315.0	13.9	183.5	83.5	255.0	90.0	186.3	40.2	4	334.3	218.8	33.2	83.6	108.1	250.0	115.8	156.7	40.1		
<i>Ctecnolucius hujeta</i>											2	46.2	24.5	21.7	23.1	8.6	142.0	135.9	138.9	3.1		
<i>Rhamdia quelen</i>	1	50.4	50.4	50.4	50.4		154.0	154.0	154.0		1	46.9	46.9	46.9	46.9		170.0	170.0	170.0			
<i>Trachelyopterus insignis</i>	3	8.2	4.9	1.2	2.7	71.7	62.0	39.0	50.0	23.1	6	225.3	62.5	16.9	37.6	44.4	190.0	90.0	126.7	27.2		
<i>Eigenmannia virescens</i>	263	898.1	16.3	0.2	3.4	73.4	192.0	32.7	99.1	22.4	1615	9156.9	88.2	0.5	5.7	131.4	328.6	48.0	113.0	23.0		
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	2	15.9	8.9	7.0	8.0	16.4	165.0	150.0	157.5	6.7	9	379.6	127.6	3.5	42.2	114.1	386.6	114.3	213.8	43.2		
<i>Poecilia caucana</i>	7	2.1	0.5	0.1	0.3	35.8	25.0	18.0	22.2	10.5												
<i>Synbranchus marmoratus</i>	1	36.0	36.0	36.0	36.0		223.8	223.8	223.8													
<i>Andinoacara latifrons</i>	79	382.2	19.3	0.3	4.2	105.3	69.0	18.0	39.0	34.0	33	105.3	11.8	0.3	3.2	99.1	60.3	16.7	35.4	37.6		
<i>Caquetaia kraussii</i>	57	618.8	109.6	0.2	10.9	190.1	145.6	17.0	51.9	53.6	19	414.7	250.0	0.8	21.8	263.2	175.0	27.8	58.6	61.8		
<i>Geophagus steindachneri</i>	8	307.1	60.1	25.8	38.4	32.5	115.0	86.0	98.8	11.4												
Total	1102	5664.2	315.0	0.05	5.1		255.0	16.0	60.6		2236	15214.8	250.0	0.2	6.8		386.6	16.7	99.4			

Anexo 4A13. Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillas (Escobillas Vieja) durante las campañas correspondientes al nive de aguas bajas.

Especies	Abril 2008 - Aguas Bajas										Marzo 2009 - Aguas Bajas									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	5	39.8	10.5	5.8	8.0	24.2	97.0	78.0	88.0	8.5	21	142.4	9.5	5.1	6.8	15.0	97.5	74.7	86.7	6.9
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	126	1695.7	27.5	5.3	13.5	51.6	97.0	56.0	72.4	17.5	40	1663.0	82.9	7.8	41.6	61.0	140.9	64.4	104.5	23.6
<i>Prochilodus magdalenae</i>	5	619.2	181.4	97.5	123.8	28.2	204.0	150.0	174.0	12.4										
<i>Abramites eques</i>	30	1713.7	115.1	9.7	57.1	61.9	178.0	74.0	127.9	25.5	34	2302.5	121.6	9.8	67.7	49.8	185.6	65.5	139.2	20.3
<i>Leporinus muyscorum</i>	16	1491.7	207.6	25.1	93.2	58.8	228.0	107.0	169.5	22.8	6	299.2	100.4	31.6	49.9	52.9	175.1	119.7	135.5	15.8
<i>Gasteropelecus maculatus</i>											5	13.4	3.2	2.0	2.7	21.0	45.0	40.5	43.1	5.7
<i>Astyanax caucanus</i>	215	1456.3	19.4	2.7	6.8	38.6	90.6	45.3	63.1	12.1	385	2659.0	18.6	0.8	6.9	44.4	91.7	41.8	63.4	16.5
<i>Astyanax fasciatus</i>	71	298.7	6.7	0.3	4.2	35.1	62.6	23.8	52.1	15.0	27	73.8	7.1	0.3	2.7	64.6	64.6	22.7	44.4	26.5
<i>Triportheus magdalenae</i>	15	500.4	64.3	18.7	33.4	37.4	173.0	110.0	130.7	14.3	44	1288.7	65.0	12.8	29.3	47.5	172.9	103.3	128.2	16.0
<i>Roeboides dayi</i>	60	258.6	10.7	0.4	4.3	60.0	86.0	31.0	61.3	23.1	142	585.8	15.5	0.3	4.1	69.9	98.3	29.8	60.8	23.1
<i>Saccoderma hastatum</i>											1	0.1	0.1	0.1	0.1		17.3	17.3	17.3	
<i>Gilbertolus alatus</i>	1	4.4	4.4	4.4	4.4		64.0	64.0	64.0		8	38.4	8.3	2.2	4.8	43.3	79.1	54.3	66.5	12.9
<i>Hoplias malabaricus</i>	14	1309.5	240.6	10.3	93.5	79.0	235.0	78.0	152.9	31.4	2	466.6	290.6	176.1	233.3	34.7	242.1	210.0	226.0	10.0
<i>Ctenoluccius hujeta</i>	4	89.5	45.8	11.0	22.4	70.8	168.0	110.0	131.0	19.4	12	347.2	74.6	10.7	28.9	74.8	193.5	112.1	141.5	19.7
<i>Hoplosternum magdalenae</i>	1	11.0	11.0	11.0	11.0		65.1	65.1	65.1											
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	2	13.7	7.6	6.1	6.9	15.4	111.0	107.0	109.0	2.6	1	3.9	3.9	3.9	3.9		94.9	94.9	94.9	
<i>Sorubim cuspicaudus</i>											2	153.5	78.2	75.2	76.8	2.6	240.0	217.3	228.7	7.0
<i>Centrochir crocodili</i>	1	2.5	2.5	2.5	2.5		47.0	47.0	47.0											
<i>Trachelyopterus insignis</i>	18	116.0	24.1	1.5	6.4	99.3	110.0	40.0	64.5	28.8	4	96.5	62.2	10.3	24.1	105.2	130.3	81.9	94.7	25.1
<i>Eigenmannia virescens</i>	462	2124.6	39.5	0.8	4.6	54.0	277.0	63.6	114.9	15.5	67	349.8	38.7	1.2	5.2	86.6	249.3	73.1	118.6	19.4
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	46	5753.3	593.1	4.9	125.1	103.3	765.0	122.0	338.0	36.9	4	992.3	461.8	126.3	248.1	60.8	565.4	365.3	436.5	20.7
<i>Poecilia caucana</i>	18	3.0	0.3	0.1	0.2	44.3	22.0	9.0	18.1	16.5										
<i>Synbranchus marmoratus</i>	1	47.3	47.3	47.3	47.3		244.0	244.0	244.0		1	75.8	75.8	75.8	75.8		294.4	294.4	294.4	
<i>Andinoacara latifrons</i>	75	296.1	15.2	0.3	3.9	84.7	65.4	17.0	39.1	28.1	10	134.2	21.3	0.2	13.4	51.3	72.1	18.6	57.2	29.2
<i>Caquetaia kraussii</i>	85	1099.2	127.4	0.1	12.9	196.5	150.0	12.0	50.0	65.0	15	382.0	82.4	0.4	25.5	117.1	122.0	23.9	71.0	48.3
<i>Geophagus steindachneri</i>	3	286.5	109.7	69.5	95.5	23.6	137.0	119.0	130.0	7.4										
<i>Trichopodus pectoralis</i>											1	99.9	99.9	99.9	99.9		152.1	152.1	152.1	
Total	1274	19230.5	593.1	0.1	15.1		765.0	9.0	94.9		832	12168.1	461.8	0.1	14.6		565.4	17.3	80.6	

Anexo 4A14. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillas (Escobillas Vieja) durante las campañas correspondientes al nivel de aguas altas.

Especies	Julio 2008 - Aguas Altas											Septiembre 2008 - Aguas Altas										
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)					Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Total		Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	10	334.4	43.9	29.2	33.4	12.5	105.0	98.0	100.9	2.2	6	238.7	41.1	35.9	39.8	4.9	110.0	105.0	106.0	1.9		
<i>Abramites eques</i>											3	178.2	71.9	52.3	59.4	18.2	157.4	137.6	144.9	7.5		
<i>Astyanax caucanus</i>	67	297.0	19.5	0.2	4.4	96.1	92.2	20.5	51.9	33.3	33	257.3	20.8	0.5	7.8	69.5	92.5	28.2	64.4	22.3		
<i>Astyanax fasciatus</i>	24	12.1	4.7	0.03	0.5	243.0	55.2	12.2	21.9	47.3	76	270.8	8.5	0.2	3.6	47.6	67.2	20.8	48.9	18.2		
<i>Triportheus magdalenae</i>	11	384.2	44.6	23.9	34.9	23.3	157.9	122.4	141.7	8.2	122	1257.6	58.9	7.8	10.3	64.0	165.4	82.8	90.4	13.5		
<i>Roebooides dayi</i>	32	11.3	4.8	0.1	0.4	233.6	67.0	17.9	25.9	32.5	32	52.0	9.3	0.2	1.6	140.9	81.5	23.9	41.6	38.0		
<i>Gilbertolus alatus</i>											6	10.7	7.5	0.5	1.8	157.3	75.8	32.6	41.8	40.2		
<i>Hoplias malabaricus</i>	1	105.4	105.4	105.4	105.4		183.4	183.4	183.4		2	2.8	2.3	0.5	1.4	94.1	49.4	26.7	38.1	42.3		
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	4	53.1	19.7	0.4	13.3	65.7	141.7	46.5	110.7	39.2	5	191.4	91.3	22.2	38.3	77.8	218.8	138.5	156.0	22.5		
<i>Dasylicaria filamentosa</i>											1	1.4	1.4	1.4	1.4		62.9	62.9	62.9			
<i>Pimelodus blochii</i>	1	24.0	24.0	24.0	24.0		129.4	129.4	129.4													
<i>Sorubim cuspicaudus</i>	3	299.1	149.6	74.5	99.7	43.3	282.2	207.4	238.4	16.4												
<i>Trachelyopterus insignis</i>	2	67.5	41.0	26.5	33.8	30.5	120.4	113.7	117.1	4.1	2	15.1	8.2	7.0	7.6	11.5	77.7	72.2	75.0	5.2		
<i>Eigenmannia virescens</i>	16	213.8	40.5	0.3	13.4	99.3	197.7	46.4	128.1	40.0	31	234.7	19.2	0.8	7.6	69.8	200.3	56.3	126.5	31.7		
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>											2	64.2	58.1	6.1	32.1	114.5	288.7	140.4	214.5	48.9		
<i>Brachyhyopomus sp</i>	2	8.4	4.4	4.0	4.2	6.1	112.4	109.5	111.0	1.8												
<i>Poecilia caucana</i>											1	0.3	0.3	0.3	0.3		21.2	21.2	21.2			
<i>Andinoacara latifrons</i>	8	38.3	28.3	0.3	4.8	203.6	83.6	18.0	34.4	64.8	4	57.6	26.7	0.6	14.4	74.6	77.6	23.2	58.1	41.3		
<i>Caquetaia kraussii</i>	6	32.8	28.1	0.1	5.5	204.4	90.0	17.1	37.1	76.6	8	41.7	34.1	0.1	5.2	224.3	98.6	25.2	40.6	58.9		
<i>Geophagus steindachneri</i>	2	83.4	73.5	9.8	41.7	108.0	126.0	65.1	95.5	45.1	10	382.2	99.0	0.2	38.2	101.4	136.8	20.2	81.8	56.2		
Total	189	1964.8	149.6	0.03	10.4		282.2	12.2	63.8		344	3256.7	99.0	0.1	9.5		288.7	20.2	76.6			

Anexo 4A15. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillas (Escobillas Vieja) durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en ascenso.

Especies	Mayo 2009 - Aguas en ascenso										Junio 2009 - Aguas en ascenso										
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	42	1167.4	61.7	8.0	27.8	58.2	126.0	66.2	94.8	19.1	29	907.4	59.7	0.5	31.3	38.4	125.6	28.9	100.0	17.0	
<i>Abramites eques</i>	10	636.8	103.2	25.2	63.7	48.5	172.5	105.0	137.9	17.1											
<i>Leporinus muyscorum</i>	5	512.5	169.4	24.6	102.5	58.0	255.6	112.5	184.2	32.0											
<i>Astyanax caucanus</i>	85	628.6	17.6	0.3	7.4	42.0	88.1	24.7	65.8	18.1	117	325.2	11.1	0.1	2.8	106.1	80.1	15.9	42.4	45.2	
<i>Astyanax fasciatus</i>	18	8.1	1.0	0.1	0.4	65.6	35.0	18.9	25.4	20.4	60	115.1	7.0	0.1	1.9	103.6	65.6	17.7	37.6	41.7	
<i>Triportheus magdalenae</i>	22	719.6	60.2	16.7	32.7	42.8	168.8	111.0	134.9	13.0	18	492.8	54.1	1.5	27.4	61.9	167.6	49.0	123.0	30.5	
<i>Roebooides dayi</i>	45	113.2	11.8	0.5	2.5	106.0	91.5	34.0	51.7	28.6	28	101.3	13.6	0.1	3.6	87.3	95.4	19.2	57.7	35.8	
<i>Saccoderma hastatum</i>	9	1.6	0.2	0.1	0.2	10.3	21.3	19.5	20.7	3.6											
<i>Gilbertolus alatus</i>											2	0.8	0.5	0.4	0.4	19.4	32.6	32.3	32.4	0.8	
<i>Hoplias malabaricus</i>	2	310.0	275.0	34.9	155.0	109.5	241.1	115.4	178.2	49.9	1	5.1	5.1	5.1	5.1		65.7	65.7	65.7		
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	3	49.5	28.1	9.3	16.5	61.6	149.3	104.8	124.7	18.2	9	8.5	1.9	0.1	0.9	57.4	99.0	17.2	55.9	38.4	
<i>Dasylicaria filamentosa</i>											1	5.6	5.6	5.6	5.6		108.0	108.0	108.0		
<i>Pimelodus blochii</i>	2	131.9	71.5	60.4	65.9	12.0	167.0	153.6	160.3	5.9											
<i>Trachelyopterus insignis</i>	8	285.9	60.4	8.3	35.7	50.1	140.8	75.9	116.2	17.3											
<i>Eigenmannia virescens</i>	216	1196.0	14.0	1.5	5.5	40.3	189.5	74.8	120.8	14.8	6	30.1	12.2	0.3	5.0	109.7	163.4	41.8	95.6	70.7	
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	7	418.3	103.2	9.9	59.8	73.3	191.7	154.1	165.8	7.8											
<i>Poecilia caucana</i>											7	2.6	0.6	0.2	0.4	37.0	26.8	19.5	22.9	11.1	
<i>Andinoacara latifrons</i>	32	394.0	55.7	0.3	12.3	123.6	130.3	18.8	56.6	50.2	21	14.0	5.5	0.1	0.7	169.9	48.8	15.4	23.9	29.1	
<i>Caquetaia kraussii</i>	37	1809.7	295.6	0.1	48.9	174.7	205.5	14.3	74.9	75.1	5	7.8	3.6	0.1	1.6	90.9	45.5	14.3	31.9	39.0	
<i>Geophaga steindachneri</i>	9	546.5	148.8	0.2	60.7	102.3	160.8	21.3	88.3	70.7	1	1.0	1.0	1.0	1.0		32.7	32.7	32.7		
Total	552	8929.5	295.6	0.1	16.2		255.6	14.3	95.0		305	2017.2	59.7	0.1	6.6		167.6	14.3	52.8		

Anexo 4A16. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Escobillas Escobillas Vieja durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en descenso.

Especies	Enero 2008 - Aguas en descenso										Febrero 2009 - Aguas en descenso									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>											5	45.0	10.5	7.8	9.0	14.1	97.2	86.2	90.6	5.5
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	60	177.0	5.8	0.3	2.9	52.0	55.0	33.0	45.5	15.6	17	1039.0	87.5	35.3	61.1	26.7	170.0	112.0	128.7	10.8
<i>Abramites eques</i>											14	632.2	77.8	16.7	45.2	48.8	147.1	93.4	123.5	15.7
<i>Leporinus muyscorum</i>	4	350.2	154.3	35.9	87.5	58.7	210.0	125.0	163.3	22.4	4	220.6	83.3	29.1	55.2	43.1	167.4	112.0	139.5	17.7
<i>Leporinus striatus</i>											1	7.8	7.8	7.8	7.8		73.1	73.1	73.1	
<i>Astyanax caucanus</i>	62	454.4	14.4	0.2	7.3	66.7	84.0	20.0	59.1	37.6	320	1803.8	25.5	0.3	5.6	54.4	97.5	22.8	57.4	19.4
<i>Astyanax fasciatus</i>	102	267.6	15.3	0.1	2.6	100.3	83.0	19.0	41.9	29.2	42	145.0	8.0	0.4	3.5	49.3	69.7	25.4	49.1	17.9
<i>Triportheus magdalenae</i>	1	19.8	19.8	19.8	19.8		118.0	118.0	118.0		11	363.8	45.5	14.1	33.1	26.0	152.4	101.9	135.3	9.9
<i>Roebooides dayi</i>	49	99.0	9.7	0.1	2.0	149.4	86.0	20.0	42.8	45.8	24	129.4	11.3	0.5	5.4	59.2	87.9	31.5	67.2	22.6
<i>Hoplias malabaricus</i>	2	530.8	315.3	215.5	265.4	26.6	230.5	220.5	225.5	3.1	1	70.6	70.6	70.6	70.6		153.6	153.6	153.6	
<i>Ctenolucius hujeta</i>											1	127.2	127.2	127.2	127.2		243.1	243.1	243.1	
<i>Bunocephalus colombianus</i>											1	2.1	2.1	2.1	2.1		60.3	60.3	60.3	
<i>Pimelodus blochii</i>											1	49.6	49.6	49.6	49.6		149.8	149.8	149.8	
<i>Sorubim cuspicaudus</i>											1	27.9	27.9	27.9	27.9		167.7	167.7	167.7	
<i>Ageniosus pardalis</i>	1	1.2	1.2	1.2	1.2		61.0	61.0	61.0											
<i>Trachelyopterus insignis</i>	3	6.6	2.9	1.6	2.2	30.6	62.0	49.0	54.0	13.0										
<i>Eigenmannia virescens</i>	180	594.3	14.6	0.1	3.3	54.2	155.0	33.2	99.3	17.5	230	888.1	13.7	0.4	3.9	60.8	193.3	50.2	104.5	19.5
<i>Sternopygus aequilabius</i>											2	123.8	81.6	42.2	61.9	44.9	290.5	257.9	274.2	8.4
<i>Andinoacara latifrons</i>	48	228.5	17.8	0.1	4.8	87.8	71.2	18.0	42.6	29.1	76	349.8	20.9	0.3	4.6	78.6	72.6	19.5	41.9	26.8
<i>Caquetaia kraussii</i>	43	503.3	109.0	0.2	11.7	174.8	140.6	22.0	54.9	49.2	17	160.6	38.8	1.1	9.4	108.2	100.5	30.4	57.1	33.0
<i>Geophagus steindachneri</i>	12	342.4	45.0	14.9	28.5	34.0	105.0	73.0	90.4	11.7	9	404.6	70.0	24.6	45.0	34.3	118.6	82.8	102.3	11.6
Total	567	3574.9	315.3	0.1	6.3		230.5	18.0	66.3		777	6590.9	127.2	0.3	8.5		290.5	19.5	75.9	

Anexo 4A17. Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Playa Blanca durante las campañas correspondientes al nivel de aguas bajas.

Especies	Abril 2008 - Aguas Bajas										Marzo 2009 - Aguas Bajas									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	1	8.8	8.8	8.8	8.8		102.0	102.0	102.0		61	1727.6	87.9	1.6	28.3	65.7	140.8	39.3	92.1	23.5
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	662	8779.3	37.9	3.6	13.3	54.9	97.0	55.0	71.9	18.0										
<i>Ichthyoelephas longirostris</i>	1	54.3	54.3	54.3	54.3		133.7	133.7	133.7											
<i>Prochilodus magdalenae</i>	2	192.5	109.7	82.8	96.3	19.8	171.0	150.0	160.5	9.3										
<i>Abramites eques</i>	14	222.8	31.2	7.0	15.9	37.5	111.0	67.0	86.9	12.4	5	325.5	107.0	41.5	65.1	38.0	166.0	124.2	138.6	11.5
<i>Leporinus muyscorum</i>	2	46.9	26.8	20.1	23.5	20.0	107.0	98.0	102.5	6.2	1	187.3	187.3	187.3	187.3		230.5	230.5	230.5	
<i>Leporinus striatus</i>	1	6.6	6.6	6.6	6.6		67.4	67.4	67.4											
<i>Astyanax caucanus</i>	133	863.5	14.8	2.0	6.5	48.8	85.3	41.8	60.3	17.3	278	2124.1	95.2	0.1	7.6	78.3	96.5	17.3	64.5	13.6
<i>Astyanax fasciatus</i>	113	527.9	9.5	0.4	4.7	39.5	69.2	23.8	53.6	14.7	43	139.4	8.6	0.3	3.2	62.4	69.4	22.7	47.5	26.3
<i>Triportheus magdalenae</i>	67	1832.1	55.7	14.3	27.3	33.2	170.0	99.0	124.5	12.2	44	1103.4	52.7	11.5	25.1	45.5	160.7	96.5	122.5	15.3
<i>Roeboides dayi</i>	82	318.1	17.0	0.4	3.9	76.7	97.0	29.0	57.4	27.6	57	176.0	9.2	0.6	3.1	72.3	85.0	35.7	56.7	25.3
<i>Gilbertulus aiatus</i>	1	5.4	5.4	5.4	5.4		67.0	67.0	67.0		14	84.7	14.7	3.2	6.1	47.8	98.7	59.4	71.1	13.9
<i>Hoplias malabaricus</i>	5	199.6	106.2	8.5	39.9	96.2	164.0	75.0	113.2	28.5	4	360.2	255.5	14.7	90.0	124.9	230.0	94.3	150.6	41.5
<i>Ctecnolucius hujeta</i>	13	403.9	59.4	12.2	31.1	56.3	191.0	117.0	147.5	18.1	3	45.7	21.1	7.7	15.2	44.9	131.3	99.3	114.8	14.0
<i>Bunocephalus colombianus</i>	3	4.0	1.9	0.7	1.3	46.4	52.0	42.0	46.3	11.1	3	3.4	1.9	0.3	1.1	70.6	54.0	31.0	45.2	27.5
<i>Rhamdia quelen</i>	1	67.4	67.4	67.4	67.4		157.0	157.0	157.0											
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	3	28.7	14.3	7.0	9.6	43.3	101.0	76.0	85.3	16.0	4	456.4	132.1	87.9	114.1	16.5	206.4	175.5	195.1	6.9
<i>Pseudoplatystoma magdalenii</i>	2	1020.6	525.3	495.2	510.3	4.2	345.3	340.9	343.1	0.9										
<i>Sorubim cuspicaudus</i>	4	35.2	18.7	4.2	8.8	75.6	146.0	89.0	111.5	22.0	1	43.1	43.1	43.1	43.1		204.1	204.1	204.1	
<i>Centrochir crocodilli</i>	25	117.6	10.8	1.7	4.7	46.8	77.0	41.0	56.7	15.2										
<i>Trachelyopterus insignis</i>	36	106.4	7.5	1.5	3.0	44.3	86.0	42.0	54.2	14.8										
<i>Eigenmannia virescens</i>	159	568.5	17.8	0.8	3.6	59.3	200.0	58.2	100.8	17.0	223	1223.5	16.1	0.5	5.5	47.0	199.1	67.5	116.5	16.0
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	4	190.1	98.4	15.4	47.5	75.0	347.0	183.0	248.0	28.1										
<i>Synbranchus marmoratus</i>	1	75.8	75.8	75.8	75.8		294.4	294.4	294.4											
<i>Andinoacara latifrons</i>	85	584.5	25.5	0.8	6.9	79.4	76.0	24.6	46.8	26.2	23	186.3	22.6	1.9	8.1	62.6	73.8	33.0	50.7	21.0
<i>Caquetaia kraussii</i>	58	694.1	53.5	0.2	12.0	90.1	113.0	18.0	60.2	32.7	16	754.8	111.0	0.3	47.2	102.0	175.3	20.5	96.0	53.6
<i>Trichopodus pectoralis</i>	4	357.9	99.9	78.2	89.5	10.0	133.0	130.0	132.3	1.1	1	157.5	157.5	157.5	157.5		170.4	170.4	170.4	
Total	1482	17312.1	525.3	0.2	11.7		347.0	18.0	74.0		781	9098.9	255.5	0.1	11.7		230.5	17.3	85.9	

Anexo 4A18. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Playa Blanca durante las campañas correspondientes al nivel de aguas altas.

Especies	Julio 2008 - Aguas Altas										Septiembre 2008 - Aguas Altas									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	19	472.9	53.1	4.2	24.9	66.6	165.5	70.2	119.5	29.1	29	1197.9	51.3	30.0	41.3	12.0	120.0	105.0	108.1	2.7
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	51	1778.1	45.9	27.0	34.9	11.9	105.0	97.4	101.0	2.3	3	159.7	60.4	46.4	53.2	13.2	136.2	122.6	130.1	5.3
<i>Abramites eques</i>											1	113.4	113.4	113.4	113.4		198.0	198.0	198.0	
<i>Leporinus muyscorum</i>											85	591.4	22.7	1.1	7.0	58.1	90.8	33.1	62.4	17.5
<i>Astyanax caucanus</i>	21	94.0	10.3	0.8	4.5	66.0	75.4	33.4	55.7	22.4	580	2280.0	12.3	0.1	3.9	60.0	72.0	15.7	48.8	26.8
<i>Astyanax fasciatus</i>	277	888.9	7.6	0.3	3.2	61.9	69.9	23.2	47.4	24.9	16	203.2	50.0	7.9	12.7	82.4	158.8	82.5	95.1	19.4
<i>Triportheus magdalenae</i>	50	1175.0	50.2	1.5	23.5	78.9	163.4	39.8	109.9	40.1	92	123.7	28.3	0.1	1.3	252.4	94.2	16.6	34.4	49.6
<i>Roeboides dayi</i>	49	135.2	5.7	0.1	2.8	46.2	73.9	22.1	55.6	18.4	2	663.6	453.6	210.0	331.8	51.9	340.2	290.0	315.1	11.3
<i>Hoplias malabaricus</i>											6	131.9	34.7	11.6	22.0	35.0	172.4	111.3	137.1	14.4
<i>Ctenoluccius hujeta</i>	1	0.1	0.1	0.1	0.1		29.0	29.0	29.0											
<i>Bunocephalus colombianus</i>	2	1.8	1.0	0.8	0.9	13.0	47.0	43.0	45.0	6.3										
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	1	18.9	18.9	18.9	18.9		114.2	114.2	114.2											
<i>Trachelyopterus insignis</i>	1	6.7	6.7	6.7	6.7		72.0	72.0	72.0											
<i>Eigenmannia virescens</i>	20	95.1	13.5	0.4	4.8	91.2	180.2	46.1	102.6	45.9	61	241.4	13.9	0.7	4.0	56.4	180.6	51.2	100.9	21.1
<i>Poecilia caucana</i>	4	0.9	0.4	0.1	0.2	54.0	22.7	14.4	18.6	19.3	5	1.3	0.3	0.1	0.3	31.8	23.1	14.0	19.5	17.4
<i>Andinoacara latifrons</i>	6	10.4	8.6	0.1	1.7	194.0	57.7	15.2	31.6	62.0	7	17.1	14.0	0.2	2.4	209.0	64.6	18.0	28.3	57.3
<i>Caquetaia kraussii</i>	4	7.1	5.5	0.3	1.8	142.6	53.6	20.2	32.1	46.2	23	441.6	93.6	0.3	19.2	155.3	128.1	18.7	57.1	69.5
Total	506	4685.1	53.1	0.1	9.3		180.2	14.4	64.6		910	6166.3	453.6	0.1	6.8		340.2	14.0	56.3	

Anexo 4A19. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Playa Blanca durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en ascenso.

Especies	Mayo 2009 - Aguas en ascenso										Junio 2009 - Aguas en ascenso									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Minima	Promedio	CV (%)	Máxima	Minima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Minima	Promedio	CV (%)	Máxima	Minima	Promedio	CV (%)
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	121	2694.6	67.3	6.8	22.3	54.7	135.7	62.0	89.8	16.2	67	1463.1	43.2	0.2	21.8	42.3	120.0	19.9	88.6	23.0
<i>Abramites eques</i>	2	14.5	7.5	7.0	7.3	4.7	73.4	72.2	72.8	1.2										
<i>Leporinus muyscorum</i>	4	352.9	126.6	62.4	88.2	35.7	195.1	152.2	169.4	12.2	1	125.3	125.3	125.3	125.3		200.2	200.2	200.2	
<i>Leporinus striatus</i>	1	0.4	0.4	0.4	0.4		25.8	25.8	25.8											
<i>Astyanax caucanus</i>	99	741.0	19.6	3.0	7.5	37.8	91.7	50.1	66.6	13.2	38	475.8	16.7	8.3	12.5	17.5	87.3	70.8	79.5	5.1
<i>Astyanax fasciatus</i>	6	16.6	5.5	0.2	2.8	78.2	60.2	22.6	44.1	31.5	35	155.2	7.4	0.3	4.4	31.6	64.5	22.8	55.4	13.9
<i>Triportheus magdalenae</i>	23	763.5	60.0	17.8	33.2	42.1	183.3	113.0	138.4	14.9	23	765.8	67.2	7.6	33.3	35.5	171.6	85.5	136.2	12.6
<i>Roeboides dayi</i>	41	175.1	9.5	0.6	4.3	57.9	86.0	35.5	65.1	19.2	16	89.5	12.0	0.5	5.6	66.6	94.4	36.8	68.6	25.0
<i>Gilbertolus alatus</i>	3	15.4	6.5	4.2	5.1	24.2	77.6	63.9	69.4	10.5										
<i>Hoplias malabaricus</i>	2	523.5	294.6	228.9	261.7	17.7	254.6	222.4	238.5	9.5	4	1064.9	437.5	2.4	166.2	70.3	257.8	51.3	194.4	49.4
<i>Ctenolucius hujeta</i>	7	233.3	87.3	15.6	33.3	76.7	213.7	125.2	151.3	21.4	2	17.2	16.1	1.1	8.6	123.6	125.5	61.7	93.6	48.2
<i>Rhamdia quelen</i>	1	64.1	64.1	64.1	64.1		165.1	165.1	165.1											
<i>Sorubim cuspicaudus</i>	1	54.9	54.9	54.9	54.9		200.9	200.9	200.9											
<i>Trachelyopterus insignis</i>	10	241.9	61.5	7.7	24.2	63.9	143.7	80.1	104.3	17.9										
<i>Eigenmannia virescens</i>											41	268.7	14.4	1.5	6.6	40.7	171.6	77.0	122.5	15.6
<i>Andinoacara latifrons</i>	11	101.0	20.9	0.1	9.2	78.9	73.1	12.8	49.4	40.4	18	98.9	15.1	0.3	5.5	101.5	65.3	19.7	40.1	45.0
<i>Caquetaia kraussii</i>	18	1488.3	320.6	0.1	82.7	116.1	347.6	13.1	104.5	80.8	15	77.0	45.8	0.2	5.1	242.3	102.7	11.6	34.1	72.5
<i>Geophagus steindachneri</i>	5	616.2	188.8	32.4	123.2	47.9	220.2	94.0	154.2	29.6	4	29.8	26.7	0.9	7.4	172.0	87.4	14.4	33.2	109.1
<i>Oreochromis niloticus</i>											1	718.8	718.8	718.8	718.8		334.3	334.3	334.3	
Total	355	8097.1	320.6	0.1	22.8		347.6	12.8	86.7		265	5349.8	718.8	0.2	20.2		334.3	11.6	86.9	

Anexo 4A20. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en la Ciénaga Playa Blanca durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en descenso.

Especies	Enero 2008 - Aguas en descenso										Febrero 2009 - Aguas en descenso									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>											2	16.8	10.5	6.3	8.4	35.4	92.8	80.4	86.6	10.1
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	151	580.8	18.3	0.8	3.8	45.3	84.6	36.0	49.3	11.9	28	1421.	78.4	36.4	50.8	18.9	132.0	106.0	117.3	5.7
<i>Abramites eques</i>	6	44.4	11.9	4.9	7.4	38.5	84.0	64.0	72.7	10.9	4	224.2	81.6	40.6	56.0	34.9	148.0	118.8	130.2	10.0
<i>Astyanax caucanus</i>	33	209.2	13.6	0.2	6.3	69.0	79.0	22.0	56.8	29.0	108	713.2	16.1	0.7	6.6	44.1	81.5	30.0	60.5	16.1
<i>Astyanax fasciatus</i>	200	623.6	8.0	0.2	3.1	61.7	64.0	19.0	45.3	24.3	173	640.6	12.2	0.2	3.7	51.3	73.5	20.8	49.4	20.8
<i>Triportheus magdalenae</i>											1	13.2	13.2	13.2	13.2		98.4	98.4	98.4	
<i>Cynopotamus magdalenae</i>											3	37.3	14.6	10.6	12.4	16.1	99.1	90.4	93.5	5.1
<i>Roeboides dayi</i>	12	27.3	7.2	0.2	2.3	104.5	80.0	27.0	46.7	40.4	663	1064.9	10.7	0.2	1.6	101.9	87.3	25.5	44.5	27.7
<i>Gilbertolus alatus</i>											44	174.1	7.3	0.8	4.0	36.2	73.9	37.3	60.6	13.5
<i>Hoplias malabaricus</i>	4	725.9	288.3	3.4	181.5	69.0	240.3	55.0	183.8	47.2	9	2434.8	500.0	25.5	270.5	56.1	350.0	107.4	242.4	29.7
<i>Ctecnolucius hujeta</i>	1	12.3	12.3	12.3	12.3		116.0	116.0	116.0		8	96.7	15.1	8.8	12.2	17.2	127.1	108.0	117.3	5.8
<i>Bunocephalus colombianus</i>											3	4.0	1.5	1.1	1.3	14.7	58.7	50.2	53.4	8.6
<i>Rhamdia quelen</i>	1	10.3	10.3	10.3	10.3		91.0	91.0	91.0		10	1003.6	218.8	23.3	100.4	66.1	220.0	112.4	173.5	19.6
<i>Centrochir crocodili</i>											1	39.2	39.2	39.2	39.2		119.3	119.3	119.3	
<i>Ageniosus pardalis</i>											3	5.5	2.4	1.1	1.8	37.4	65.7	50.6	57.9	13.0
<i>Trachelyopterus insignis</i>	2	4.2	2.5	1.7	2.1	28.0	51.0	47.0	49.0	5.8	29	336.8	52.5	1.4	11.6	103.2	130.0	43.7	75.9	32.0
<i>Eigenmannia virescens</i>	154	429.9	10.9	0.3	2.8	59.9	148.0	41.1	92.0	16.1	1308	6463.9	66.3	0.4	4.9	74.0	299.3	48.0	109.9	17.9
<i>Sternopygus aequilabiatu</i>											7	704.7	245.0	9.2	100.7	103.8	435.0	152.3	280.9	42.4
<i>Brachyhyopomus sp</i>											1	2.7	2.7	2.7	2.7		98.6	98.6	98.6	
<i>Poecilia caucana</i>											1	0.3	0.3	0.3	0.3		22.8	22.8	22.8	
<i>Synbranchus marmoratus</i>	1	57.2	57.2	57.2	57.2		269.2	269.2	269.2											
<i>Andinoacara latifrons</i>	132	729.4	26.1	0.2	5.5	96.9	77.0	17.0	43.0	33.2	174	837.6	25.6	0.1	4.8	97.7	80.0	13.8	40.4	34.1
<i>Caquetaia kraussii</i>	47	717.6	122.2	0.4	15.3	162.5	150.2	23.0	61.1	45.9	72	1167.7	125.0	0.2	16.2	1512.4	150.0	17.6	61.1	51.2
<i>Geophagus steindachneri</i>	10	215.4	54.7	1.6	21.5	88.3	120.0	36.0	74.2	41.1	1	46.9	46.9	46.9	46.9		120.0	120.0	120.0	
<i>Trichopodus pectoralis</i>											7	802.9	160.0	55.0	114.7	30.8	161.7	125.0	147.3	8.2
Total	754	4387.4	288.3	0.2	5.8		269.2	17.0	58.6		2660	18252.7	500.0	0.1	6.9		435.0	13.8	81.8	

Anexo 4A21. Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en Caño Grande durante las campañas correspondientes al nivel de aguas bajas.

Especies	Abril 2008 - Aguas Bajas										Marzo 2009 - Aguas Bajas										
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	
<i>Potamotrygon magdalenae</i>											1	17.5	17.5	17.5	17.5						
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	203	4406.4	35.3	7.4	21.7	28.9	97.1	60.0	86.3	9.3	32	1577.0	75.6	22.8	49.3	31.0	133.5	90.7	115.9	11.0	
<i>Abramites eques</i>	9	599.4	88.7	16.1	66.6	34.6	163.0	90.7	143.4	15.5	25	1189.8	77.0	12.2	47.6	32.0	152.8	86.4	130.5	11.0	
<i>Leporinus muyscorum</i>											2	132.8	80.5	52.3	66.4	30.0	177.3	142.8	160.0	15.2	
<i>Astyanax caucanus</i>	593	3521.4	20.9	1.9	5.9	49.1	93.0	40.9	59.8	16.7	56	402.3	12.4	3.6	7.2	29.1	81.7	49.7	68.9	8.8	
<i>Astyanax fasciatus</i>	106	461.2	11.6	0.5	4.4	47.5	76.9	27.3	53.4	15.4	2	13.1	9.3	3.9	6.6	58.1	71.5	53.9	62.7	19.9	
<i>Triportheus magdalenae</i>	256	6000.9	41.7	12.0	23.4	19.9	151.0	96.0	117.2	6.7	12	387.3	50.2	18.0	32.3	39.6	163.3	121.9	138.8	11.7	
<i>Roeboides dayi</i>	379	1716.5	10.8	1.7	4.5	38.2	96.0	46.0	63.2	12.3	117	546.9	13.2	0.5	4.7	57.1	91.2	32.1	65.8	18.4	
<i>Gilbertolus alatus</i>	7	60.2	15.1	3.7	8.6	53.2	98.0	60.0	78.6	18.6	9	81.8	18.2	4.6	9.1	48.3	104.2	66.4	82.7	15.5	
<i>Hoplias malabaricus</i>	1	105.3	105.3	105.3	105.3	32.1	176.0	176.0	176.0	8.3											
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	14	193.7	25.5	7.7	13.8		137.0	101.0	115.7		115	1868.4	175.5	1.6	16.2	106.0	202.2	99.3	120.4	12.2	
<i>Bunocephalus colombianus</i>											11	36.5	8.7	1.6	3.3	59.6	87.7	51.6	64.4	14.8	
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	1	8.2	8.2	8.2	8.2		108.0	108.0	108.0		21	153.5	11.0	3.5	7.3	27.2	118.8	85.7	107.1	8.1	
<i>Dasylicaria seminuda</i>											6	128.9	44.2	8.2	21.5	75.6	208.8	122.6	152.3	24.9	
<i>Rhamdia quelen</i>											11	590.3	120.0	22.9	53.7	57.7	203.1	114.5	147.9	18.6	
<i>Pimelodus blochii</i>	1	45.1	45.1	45.1	45.1		135.0	135.0	135.0												
<i>Centrochir crocodili</i>											1	8.7	8.7	8.7	8.7		74.4	74.4	74.4		
<i>Ageniosus pardalis</i>	1	11.5	11.5	11.5	11.5		107.0	107.0	107.0		1	8.0	8.0	8.0	8.0		96.4	96.4	96.4		
<i>Trachelyopterus insignis</i>	14	164.0	20.4	4.6	11.7	51.3	102.0	59.0	81.8	19.5	11	237.8	45.0	9.5	21.6	45.9	131.0	86.0	104.4	12.9	
<i>Eigenmannia virescens</i>	116	868.1	20.4	3.7	7.5	39.5	198.0	103.0	132.4	13.2	101	655.5	12.8	2.2	6.5	30.5	166.4	91.1	126.2	11.5	
<i>Sternopygus aequilabatus</i>											4	261.5	162.0	12.9	65.4	101.1	386.3	185.9	280.9	29.8	
<i>Andinoacara latifrons</i>	6	103.3	26.4	9.7	17.2	35.7	79.0	56.0	65.6	12.8	39	211.6	20.1	0.3	5.4	95.0	73.3	21.0	43.3	31.7	
<i>Caquetaia kraussii</i>	11	306.6	44.1	10.3	27.9	37.6	106.0	60.0	85.7	15.9	77	2116.0	106.0	0.3	27.5	77.3	152.6	21.8	82.6	30.2	
<i>Geophagus steindachneri</i>											3	163.5	92.6	30.0	54.5	61.4	133.5	89.0	106.6	22.2	
<i>Trichogaster pectoralis</i>											38	3911.9	152.3	61.7	102.9	27.9	166.1	126.6	144.6	9.0	
Total	1718	18572.0	105.3	0.5	10.8		198.0	27.3	78.3		695	14700.7	175.5	0.3	21.2		386.3	0.0	100.4		

Anexo 4A22. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en el Sector de Caño Grande durante las campañas correspondientes al nivel de aguas altas.

Especies	Julio 2008 - Aguas Altas										Septiembre 2008 - Aguas Altas											
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)					Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Total		Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	5	35.6	9.0	5.0	7.1	24.6	90.2	75.5	83.1	7.9	2	12.8	7.0	5.8	6.4	13.3	82.2	76.7	79.4	4.9		
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	84	2981.1	47.3	23.0	35.5	13.1	105.0	97.4	101.3	2.2	65	2914.6	84.6	34.3	44.8	21.2	135.0	105.0	109.7	5.8		
<i>Abramites eques</i>											9	592.8	113.0	38.1	65.9	34.6	185.1	120.4	142.3	13.1		
<i>Astyanax caucanus</i>	36	204.0	23.6	1.0	5.7	103.0	90.0	34.6	56.2	27.9	287	2032.3	30.8	1.5	7.1	76.6	101.9	39.4	62.2	22.4		
<i>Astyanax fasciatus</i>	3	6.8	2.5	2.0	2.3	11.8	44.7	41.2	42.8	4.1	86	354.3	11.6	0.2	4.1	57.1	78.9	22.8	52.7	19.4		
<i>Triportheus magdalenae</i>	210	2357.6	57.4	0.5	11.2	115.9	172.8	53.5	86.6	35.1	62	1356.9	59.6	5.3	21.9	67.3	178.2	74.7	114.1	25.5		
<i>Roeboides dayi</i>	6	40.4	9.2	2.0	6.7	39.2	87.3	52.3	77.0	16.8	30	123.4	8.3	0.2	4.1	51.7	79.9	26.9	62.2	19.6		
<i>Gilbertolus alatus</i>	2	2.4	1.4	1.0	1.2	21.2	46.5	41.4	43.9	8.2	2	15.9	8.6	7.3	7.9	11.3	82.8	78.6	80.7	3.7		
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	1	16.9	16.9	16.9	16.9		134.2	134.2	134.2		2	61.1	45.3	15.9	30.6	68.0	181.8	129.3	155.5	23.9		
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	1	9.3	9.3	9.3	9.3		111.5	111.5	111.5		4	21.3	8.1	1.8	5.3	50.8	116.0	74.8	97.5	17.8		
<i>Pimelodus blochii</i>	2	16.3	9.6	6.7	8.1	25.9	84.9	79.5	82.2	4.7	2	143.4	85.0	58.3	71.7	26.3	180.0	158.0	169.0	9.2		
<i>Trachelyopterus insignis</i>	5	162.8	50.8	24.5	32.6	32.8	130.7	107.1	117.5	8.2												
<i>Eigenmannia virescens</i>	2	5.9	4.6	1.3	2.9	79.9	161.5	126.0	143.8	17.5												
<i>Andinoacara latifrons</i>											1	16.1	16.1	16.1	16.1		67.1	67.1	67.1			
<i>Caquetaia kraussii</i>	1	15.6	15.6	15.6	15.6		67.9	67.9	67.9		5	43.5	17.1	4.2	8.7	57.7	75.0	48.0	58.7	17.5		
<i>Geophagus steindachneri</i>											1	14.4	14.4	14.4	14.4		72.6	72.6	72.6			
Total	358	5854.7	57.4	0.5	16.4		172.8	34.6	87.1		558	7702.8	113.0	0.2	13.8		185.1	22.8	74.4			

Anexo 4A23. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en el Sector de Caño Grande durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en ascenso.

Especies	Mayo 2009 - Aguas en ascenso										Junio 2009 - Aguas en ascenso									
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)			
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	1	209.3	209.3	209.3	209.3		192.6	192.6	192.6		4	29.6	9.3	6.1	7.4	18.6	93.2	78.1	85.8	7.5
<i>Curimata mivartii</i>	104	4216.7	100.4	22.0	40.5	35.4	142.5	90.6	109.8	9.1	35	1742.2	96.2	20.3	49.8	35.1	142.5	91.6	118.3	9.7
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	1	54.3	54.3	54.3	54.3		148.6	148.6	148.6											
<i>Leporinus muyscorum</i>	33	260.9	17.7	4.2	7.9	40.4	94.5	64.7	75.0	11.5	48	369.0	18.4	0.9	7.7	44.0	97.0	34.3	69.4	15.9
<i>Astyanax caucanus</i>	3	16.8	6.2	5.0	5.6	10.6	70.3	67.6	68.8	2.1	2	8.6	4.8	3.8	4.3	16.8	56.6	55.1	55.8	1.9
<i>Astyanax fasciatus</i>	13	320.9	55.7	10.6	24.7	52.3	166.2	97.4	126.7	14.8	263	1208.1	80.5	0.03	4.6	244.8	186.5	13.5	40.9	100.7
<i>Triportheus magdalenae</i>	38	197.4	12.6	0.7	5.2	53.4	90.3	37.3	67.3	18.1	47	350.1	12.0	0.2	7.5	32.8	93.0	22.4	77.9	14.7
<i>Roeboides dayi</i>	9	67.0	10.0	4.9	7.4	24.8	87.7	69.6	79.0	8.3	12	75.4	9.7	4.2	6.3	21.7	85.9	68.0	75.3	6.2
<i>Gilbertolus alatus</i>	2	150.1	112.3	37.9	75.1	70.1	230.7	156.7	193.7	27.0	1	16.9	16.9	16.9	16.9		92.0	92.0	92.0	
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	3	11.3	7.5	1.6	3.8	85.4	90.6	55.7	69.4	26.9										
<i>Bunocephalus colombianus</i>	3	25.9	9.9	7.5	8.6	14.3	117.8	110.0	112.8	3.8	5	54.3	19.0	2.8	10.9	70.7	107.7	89.3	99.4	6.6
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	3	163.8	52.9	36.0	45.6	19.1	230.8	179.2	203.7	12.7	2	31.6	17.2	14.4	15.8	12.5	136.8	127.1	131.9	5.2
<i>Dasylicaria seminuda</i>	3	139.2	65.3	20.6	46.4	49.9	167.0	110.1	142.4	20.6	3	146.0	68.0	37.3	48.7	34.6	159.5	132.1	141.7	10.9
<i>Rhamdia quelen</i>	1	49.8	49.8	49.8	49.8		145.0	145.0	145.0		1	57.4	57.4	57.4	57.4		154.9	154.9	154.9	
<i>Pimelodus blochii</i>	3	120.9	82.0	6.8	40.3	94.9	172.3	70.8	126.0	40.8										
<i>Pimelodus grosskopfii</i>											1	20.8	20.8	20.8	20.8		103.3	103.3	103.3	
<i>Centrochir crocodili</i>	1	7.9	7.9	7.9	7.9		93.3	93.3	93.3											
<i>Ageniosus pardalis</i>	15	365.9	62.2	10.8	24.4	59.1	181.2	85.3	105.9	22.8	3	57.7	20.8	16.9	19.2	10.8	103.3	92.0	98.3	5.9
<i>Trachelyopterus insignis</i>	32	510.2	78.4	4.8	15.9	124.2	257.3	107.5	149.0	26.2	5	16.0	4.1	2.0	3.2	25.9	64.0	53.8	60.8	6.7
<i>Eigenmannia virescens</i>	6	220.3	50.4	9.1	36.7	43.1	303.5	172.3	248.5	23.5										
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	1	6130.0	6130.0	6130.0	6130.0		260.0	260.0	260.0											
<i>Apteronotus marie</i>											9	0.5	0.1	0.02	0.1	64.5	20.9	9.9	14.2	21.8
<i>Plagioscion magdalenae</i>	2	26.7	26.3	0.4	13.4	137.0	86.0	23.9	55.0	79.9	1	33.5	33.5	33.5	33.5		95.0	95.0	95.0	
<i>Caquetaia kraussii</i>																				
Total	277	13238.5	6130.0	0.4	47.8		303.5	23.9	108.9		442	4218.2	96.2	0.02	9.5		186.5	9.9	57.9	

Anexo 4A24. (Cont.). Abundancia (n), biomasa (g) y longitud estándar (mm) registrados por especie en el Sector de Caño Grande durante las campañas correspondientes al nivel de aguas en descenso.

Especies	Enero 2008 - Aguas en descenso										Febrero 2009 - Aguas en descenso											
	Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)					Número de individuos (n)	Biomasa (g)					Longitud Estándar (LS = mm)				
		Total	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Total		Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)	Máxima	Mínima	Promedio	CV (%)		
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	4	19.7	8.2	3.3	4.9	44.3	89.0	67.0	75.8	12.4	2	13.3	6.7	6.6	6.6	1.7	81.8	80.2	81.0	1.4		
<i>Cyphocharax magdalenae</i>											83	4359.6	84.1	30.4	52.5	20.4	180.0	110.0	119.5	9.5		
<i>Abramites eques</i>											10	712.3	123.4	47.8	71.2	35.0	175.2	126.5	146.4	11.4		
<i>Leporinus muyscorum</i>	1	128.1	128.1	128.1	128.1		195.0	195.0	195.0													
<i>Astyanax caucanus</i>	132	1210.7	25.1	2.6	9.2	55.4	95.0	47.0	68.8	18.1	602	4842.6	29.5	2.0	8.0	48.2	104.7	43.1	66.8	14.9		
<i>Astyanax fasciatus</i>	1	4.3	4.3	4.3	4.3		57.0	57.0	57.0		16	84.2	7.9	2.8	5.3	25.3	65.6	51.8	58.0	7.1		
<i>Triportheus magdalenae</i>	8	255.4	51.8	16.6	31.9	37.8	162.8	108.0	130.4	13.1	52	1196.1	67.6	8.9	23.0	66.5	168.9	85.8	115.3	21.5		
<i>Cynopotamus magdalenae</i>	1	14.6	14.6	14.6	14.6		94.0	94.0	94.0													
<i>Roeboides dayi</i>	1	11.8	11.8	11.8	11.8		86.0	86.0	86.0		41	289.6	12.4	1.8	7.1	46.5	91.5	48.8	73.4	16.6		
<i>Gilbertolus alatus</i>											1	13.1	13.1	13.1	13.1		93.7	93.7	93.7			
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	6	306.8	93.1	36.0	51.1	41.1	210.0	147.0	177.7	11.7	6	122.4	40.8	10.5	20.4	53.7	168.6	110.4	130.5	15.8		
<i>Bunocephalus colombianus</i>											2	2.7	1.6	1.2	1.4	20.6	54.4	45.2	49.8	13.0		
<i>Dasylicararia filamentosa</i>	1	2.8	2.8	2.8	2.8		84.0	84.0	84.0		3	57.2	40.3	3.7	19.1	99.6	213.4	89.7	144.6	43.6		
<i>Rhamdia quelen</i>											6	194.5	60.4	20.8	32.4	47.4	170.5	108.7	127.8	17.8		
<i>Sorubim cuspicaudus</i>											1	42.1	42.1	42.1	42.1		203.1	203.1	203.1			
<i>Eigenmannia virescens</i>	14	84.4	8.4	4.3	6.0	18.5	128.0	108.0	118.4	5.2	7	39.6	7.1	4.8	5.7	15.0	127.0	112.1	118.8	5.3		
<i>Andinoacara latifrons</i>	1	20.5	20.5	20.5	20.5		74.0	74.0	74.0		10	82.5	13.6	5.6	8.2	35.1	62.2	46.9	52.7	11.2		
<i>Caquetaia kraussii</i>	6	97.3	32.1	8.8	16.2	51.5	91.0	60.0	72.2	15.5	2	35.9	25.2	10.7	17.9	57.3	86.6	62.9	74.7	22.4		
Total	176	2156.5	128.1	2.6	12.3		210.0	47.0	80.5		844	12087.6	123.4	1.2	14.3		213.4	43.1	77.7			

Anexo 4B. Tabla 18. Abundancia numérica (n) y relativa (%) de los individuos capturados por especie durante cuatro niveles de agua del Sistema Cenagoso de Ayapel.

Especies	Aguas bajas		Aguas en ascenso		Aguas altas		Aguas en descenso	
	Abundancia		Abundancia		Abundancia		Abundancia	
	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)
<i>Potamotrygon magdalenae</i>	2	0,016						
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	225	1,811	68	0,980	26	0,631	17	0,159
<i>Curimata mivartii</i>			1	0,014				
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	2047	16,478	572	8,244	276	6,699	578	5,417
<i>Ichthyoelephas longirostris</i>	1	0,008						
<i>Prochilodus magdalenae</i>	10	0,080						
<i>Abramites eques</i>	225	1,811	25	0,360	16	0,388	44	0,412
<i>Leporinus muyscorum</i>	95	0,765	14	0,202	2	0,049	40	0,375
<i>Leporinus striatus</i>	3	0,024	1	0,014	5	0,121	6	0,056
<i>Gasteropelecus maculatus</i>	5	0,040	7	0,101				
<i>Astyanax caucanus</i>	2685	21,613	1296	18,680	733	17,791	2216	20,769
<i>Astyanax fasciatus</i>	772	6,214	711	10,248	1256	30,485	1067	10,000
<i>Triportheus magdalenae</i>	597	4,806	642	9,253	636	15,437	93	0,872
<i>Cynopotamus magdalenae</i>				0,000			20	0,187
<i>Roebooides dayi</i>	1251	10,070	918	13,231	446	10,825	1003	9,400
<i>Saccoderma hastatum</i>	15	0,121	42	0,605				
<i>Gilbertolus alatus</i>	234	1,884	273	3,935	23	0,558	77	0,722
<i>Hoplias malabaricus</i>	48	0,386	15	0,216	8	0,194	31	0,291
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	202	1,626	47	0,677	40	0,971	44	0,412
<i>Bunocephalus colombianus</i>	19	0,153	3	0,043	2	0,049	6	0,056
<i>Hoplosternum magdalenae</i>	2	0,016			1	0,024		
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	47	0,378	13	0,187	8	0,194	11	0,103
<i>Dasylicaria seminuda</i>	9	0,072	6	0,086				
<i>Pimelodella chagresi</i>			1	0,014				
<i>Rhamdia quelen</i>	20	0,161	7	0,101			21	0,197
<i>Pimelodus blochii</i>	4	0,032	7	0,101	6	0,146	1	0,009
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	11	0,089	3	0,043	1	0,024		
<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>	2	0,016						
<i>Sorubim cuspicaudus</i>	23	0,185	2	0,029	3	0,073	2	0,019
<i>Centrochir crocodilli</i>	40	0,322	1	0,014			1	0,009
<i>Ageniosus pardalis</i>	2	0,016	4	0,058			5	0,047
<i>Trachelyopterus insignis</i>	112	0,902	532	7,668	14	0,340	81	0,759
<i>Eigenmannia virescens</i>	2517	20,261	980	14,125	250	6,068	4104	38,463
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	133	1,071	22	0,317	5	0,121	24	0,225
<i>Brachyhyopomus sp</i>					2	0,049	1	0,009
<i>Apteronotus marie</i>			1	0,014				
<i>Poecilia caucana</i>	28	0,225	11	0,159	27	0,655	9	0,084
<i>Synbranchus marmoratus</i>	4	0,032					2	0,019
<i>Plagioscion magdalenae</i>			10	0,144				
<i>Andinoacara latifrons</i>	478	3,848	214	3,084	81	1,966	730	6,842
<i>Caquetaia kraussii</i>	491	3,952	438	6,313	216	5,243	381	3,571
<i>Geophagus steindachneri</i>	12	0,097	50	0,721	36	0,874	48	0,450
<i>Oreochromis niloticus</i>			1	0,014				
<i>Oreochromis spp.</i>					1	0,024		
<i>Trichopodus pectoralis</i>	52	0,419					7	0,066

Anexo 4C. Tabla 19. Abundancia numérica (n) y relativa (%) de los individuos capturados por especie en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.

Especies	Quebrada Quebradona		Ciénaga Hoyo los Bagres		Ciénaga Escobillitas	
	Abundancia		Abundancia		Abundancia	
	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)
<i>Potamotrygon magdalenae</i>			1	0,019		
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	259	8,876	2	0,038	5	0,060
<i>Curimata mivartii</i>						
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	89	3,050	520	9,890	758	9,073
<i>Ichthyoelephas longirostris</i>						
<i>Prochilodus magdalenae</i>			1	0,019	2	0,024
<i>Abramites eques</i>	9	0,308	38	0,723	85	1,017
<i>Leporinus muyscorum</i>	2	0,069	69	1,312	32	0,383
<i>Leporinus striatus</i>	3	0,103	2	0,038	7	0,084
<i>Gasteropelecus maculatus</i>	7	0,240				
<i>Astyanax caucanus</i>	543	18,609	937	17,820	1584	18,961
<i>Astyanax fasciatus</i>	56	1,919	298	5,668	1386	16,591
<i>Triportheus magdalenae</i>	241	8,259	191	3,633	192	2,298
<i>Cynopotamus magdalenae</i>					16	0,192
<i>Roeboides dayi</i>	462	15,833	575	10,936	498	5,961
<i>Saccoderma hastatum</i>	1	0,034	3	0,057	43	0,515
<i>Gilbertolus alatus</i>	303	10,384	48	0,913	135	1,616
<i>Hoplias malabaricus</i>	2	0,069	28	0,533	16	0,192
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	53	1,816	30	0,571	24	0,287
<i>Bunocephalus colombianus</i>	1	0,034	1	0,019		
<i>Hoplosternum magdalenae</i>			2	0,038		
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	19	0,651	11	0,209	5	0,060
<i>Dasylicaria seminuda</i>	2	0,069	2	0,038		
<i>Pimelodella chagresi</i>	1	0,034				
<i>Rhamdia quelen</i>	1	0,034	8	0,152	3	0,036
<i>Pimelodus blochii</i>	2	0,069	4	0,076	1	0,012
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	1	0,034	3	0,057		
<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>						
<i>Sorubim cuspicaudus</i>			16	0,304	1	0,012
<i>Centrochir crocodili</i>	12	0,411	1	0,019		
<i>Ageniosus pardalis</i>	3	0,103	1	0,019		
<i>Trachelyopterus insignis</i>	491	16,827	56	1,065	29	0,347
<i>Eigenmannia virescens</i>	311	10,658	1544	29,365	2545	30,464
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	1	0,034	41	0,780	60	0,718
<i>Brachyhypopomus sp</i>						
<i>Apteronotus marie</i>						
<i>Poecilia caucana</i>			8	0,152	31	0,371
<i>Synbranchus marmoratus</i>			1	0,019	1	0,012
<i>Plagioscion magdalenae</i>			1	0,019		
<i>Andinoacara latifrons</i>	31	1,062	388	7,379	297	3,555
<i>Caquetaia kraussii</i>	10	0,343	392	7,455	550	6,584
<i>Geophagus steindachneri</i>	2	0,069	28	0,533	46	0,551
<i>Oreochromis niloticus</i>						
<i>Oreochromis spp.</i>					1	0,012
<i>Trichopodus pectoralis</i>			7	0,133	1	0,012

Anexo 4C. Tabla 19. (Cont.). Abundancia numérica (n) y relativa (%) de los individuos capturados por especie en seis sectores litorales del Sistema Cenagoso de Ayapel.

Especies	Ciénaga Escobillas		Ciénaga Playa Blanca		Caño Grande	
	Abundancia		Abundancia		Abundancia	
	(n)	(%)	(n)	(%)	(n)	(%)
<i>Potamotrygon magdalenae</i>					1	0,020
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	31	0,640	22	0,285	17	0,335
<i>Curimata mivartii</i>					1	0,020
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	330	6,818	1170	15,169	606	11,957
<i>Ichthyoelephas longirostris</i>			1	0,013		
<i>Prochilodus magdalenae</i>	5	0,103	2	0,026		
<i>Abramites eques</i>	91	1,880	34	0,441	53	1,046
<i>Leporinus muyscorum</i>	35	0,723	9	0,117	4	0,079
<i>Leporinus striatus</i>	1	0,021	2	0,026		
<i>Gasteropelecus maculatus</i>	5	0,103				
<i>Astyanax caucanus</i>	1284	26,529	795	10,307	1787	35,260
<i>Astyanax fasciatus</i>	420	8,678	1427	18,501	219	4,321
<i>Triplocheilichthys magdalenae</i>	244	5,041	224	2,904	876	17,285
<i>Cynopotamus magdalenae</i>			3	0,039	1	0,020
<i>Roeboidea dayi</i>	412	8,512	1012	13,121	659	13,003
<i>Saccoderma hastatum</i>	10	0,207				
<i>Gilbertulus alatus</i>	17	0,351	62	0,804	42	0,829
<i>Hoplias malabaricus</i>	25	0,517	30	0,389	1	0,020
<i>Ctenopoma hujeta</i>	38	0,785	41	0,532	147	2,901
<i>Bunocephalus colombianus</i>	1	0,021	11	0,143	16	0,316
<i>Hoplosternum magdalenae</i>	1	0,021				
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	5	0,103			39	0,770
<i>Dasylicaria seminuda</i>					11	0,217
<i>Pimelodella chagresi</i>						
<i>Rhamdia quelen</i>			13	0,169	23	0,454
<i>Pimelodus blochii</i>	4	0,083			7	0,138
<i>Pimelodus grosskopfii</i>			8	0,104	3	0,059
<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>			2	0,026		
<i>Sorubim cuspicaudus</i>	6	0,124	6	0,078	1	0,020
<i>Centrochir crocodilii</i>	1	0,021	26	0,337	2	0,039
<i>Ageniosus pardalis</i>	1	0,021	3	0,039	3	0,059
<i>Trachelyopterus insignis</i>	37	0,764	78	1,011	48	0,947
<i>Eigenmannia virescens</i>	1208	24,959	1966	25,489	277	5,466
<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	61	1,260	11	0,143	10	0,197
<i>Brachyhypopomus sp</i>	2	0,041	1	0,013		
<i>Apteronotus marie</i>					1	0,020
<i>Poecilia caucana</i>	26	0,537	10	0,130		
<i>Synbranchus marmoratus</i>	2	0,041	2	0,026		
<i>Plagioscion magdalenae</i>					9	0,178
<i>Andinoacara latifrons</i>	274	5,661	456	5,912	57	1,125
<i>Caquetaia kraussii</i>	216	4,463	253	3,280	105	2,072
<i>Geophagus steindachneri</i>	46	0,950	20	0,259	4	0,079
<i>Oreochromis niloticus</i>			1	0,013		
<i>Oreochromis spp.</i>						
<i>Trichopodus pectoralis</i>	1	0,021	12	0,156	38	0,750

Anexo 5. Representación gráfica de la tendencia de interacción en la escala tiempo-espacio en las capturas registradas en seis sectores del SCA.

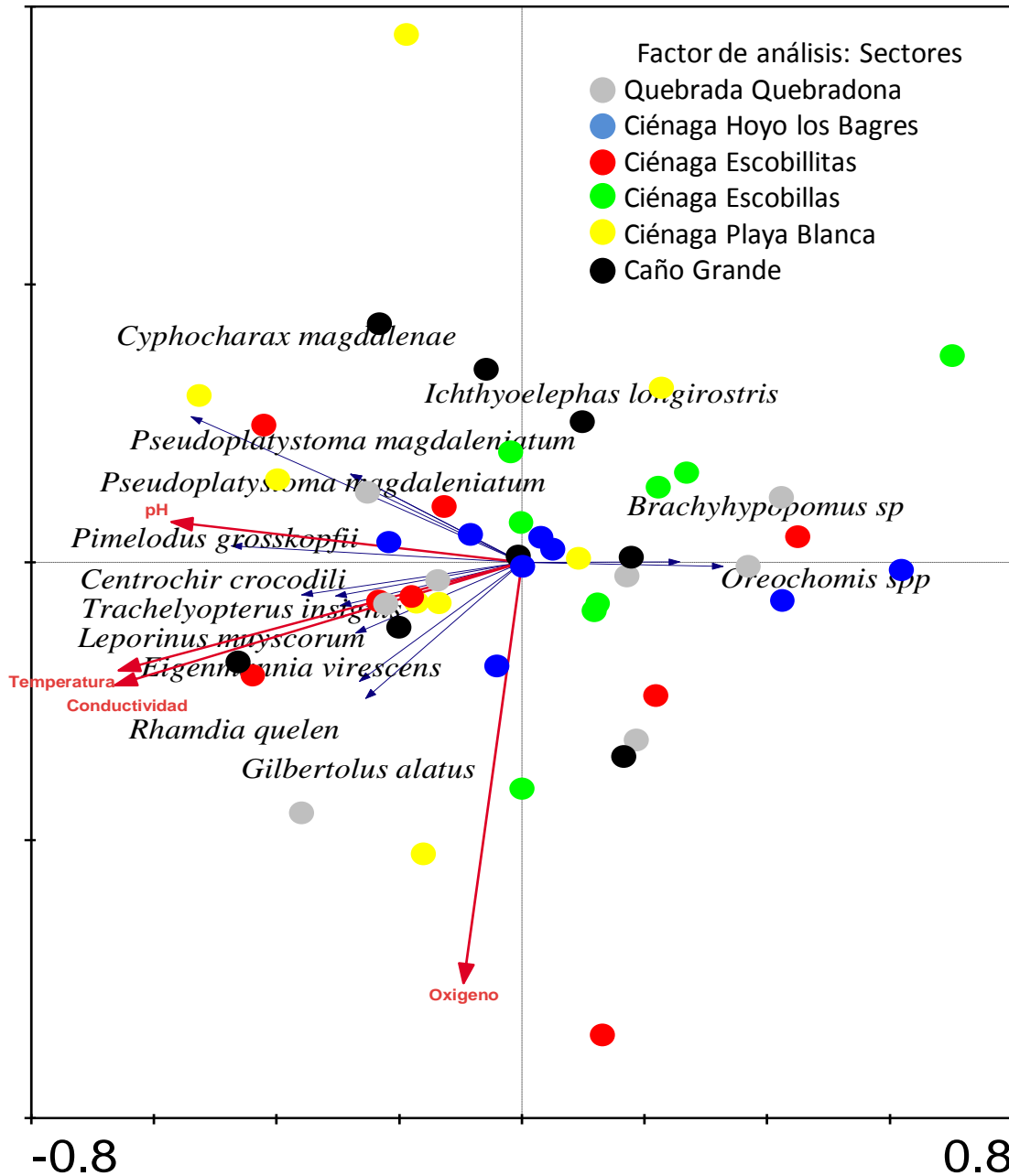


Figura 1. Representación gráfica del Análisis de Redundancia Canónica basado en la interacción de las variables ambientales y el ensamblaje ictico que ocupa la vegetación acuática en la zona litoral del Sistema Cenagoso de Ayapel, Colombia. Factor de análisis: sectores de muestreo. Los círculos representan las capturas registradas durante ocho campañas que incluyeron muestreos realizados en cuatro niveles de agua diferentes con su respectiva réplica en cada uno de los seis sectores evaluados.

Anexo 6. Cuadro comparativo de las especies reportadas para el Sistema Cenagoso de Ayapel en los períodos 2004-2005 y 2008-2009. *Tomado de Ríos, 2006.

Especies	2008 - 2009	2004 - 2005*
<i>Potamotrygon magdalenae</i> (Dumeril, 1865)	x	x
<i>Anchoa</i> c.f <i>trinitatis</i> (Fowler, 1915)	x	x
<i>Curimata mivartii</i> (Steindachner, 1878)	x	x
<i>Cyphocharax magdalenae</i> (Steindachner, 1878)	x	x
<i>Ichthyocephalus longirostris</i> (Steindachner, 1879)	x	x
<i>Prochilodus magdalenae</i> Steindachner, 1879	x	x
<i>Abramites eques</i> (Steindachner, 1878)	x	x
<i>Leporinus muyscorum</i> Steindachner 1900	x	x
<i>Leporinus striatus</i> Kner, 1858	x	
<i>Gasteropelecus maculatus</i> Steindachner, 1879	x	
<i>Astyanax caucanus</i> (Steindachner, 1879)	x	x
<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	x	x
<i>Astyanax magdalenae</i> Eigenmann & Henn, 1916		x
<i>Genycharax</i> Eigenmann, 1912		x
<i>Brycon moorei</i> Steindachner, 1878		x
<i>Hemibrycon</i> Günther, 1864		x
<i>Triportheus magdalenae</i> (Steindachner, 1878)	x	x
<i>Cynopotamus magdalenae</i> (Steindachner, 1879)	x	x
<i>Roebooides dayi</i> (Steindachner, 1878)	x	x
<i>Saccoderma hastatus</i> (Eigenmann, 1913)	x	
<i>Gilbertolus alatus</i> (Steindachner, 1878)	x	x
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	x	x
<i>Ctenolucius hujeta</i> (Valenciennes, 1850)	x	x
<i>Bunocephalus colombianus</i> Eigenmann, 1912	x	x
<i>Hoplosternum magdalenae</i> Eigenmann, 1913	x	x
<i>Dasyloricaria filamentosa</i> (Steindachner, 1878)	x	x
<i>Dasyloricaria seminuda</i> (Eigenmann & Vance, 1912)	x	
<i>Rineloricaria magdalenae</i> (Steindachner, 1879)		x
<i>Sturisoma panamense</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)		x
<i>Hypostomus hondae</i> (Regan) 1912.		x
<i>Pimelodella chagresi</i> (Steindachner, 1876)	x	
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	x	x
<i>Pimelodus blochii</i> Valenciennes, 1840	x	x
<i>Pimelodus grosskopfii</i> Steindachner, 1879	x	
<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i> Buitrago-Suárez & Burr, 2007	x	x
<i>Sorubim cuspicaudus</i> Littmann, Burr & Nass, 2000	x	x
<i>Centrochir crocodilii</i> (Humboldt, 1821)	x	x
<i>Ageneiosus pardalis</i> Lütken, 1874	x	x
<i>Trachelyopterus insignis</i> (Steindachner, 1878)	x	x
<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes, 1903)	x	x
<i>Sternopygus aequilabiatus</i> (Humboldt, 1811)	x	x
<i>Brachyhypopomus</i> sp	x	
<i>Apteronotus mariae</i> (Eigenmann & Fischer, 1914)	x	x
<i>Poecilia caucana</i> (Steindachner, 1880)	x	
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1975	x	x
<i>Plagioscion magdalenae</i> (Steindachner, 1878)	x	x
<i>Andinoacara latifrons</i> (Steindachner, 1878)	x	x
<i>Caquetaia kraussii</i> (Steindachner, 1879)	x	x
<i>Geophagus steindachneri</i> Eigenmann & Hildebrand, 1910	x	x
<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	x	x
<i>Oreochromis</i> spp	x	
<i>Trichopodus pectoralis</i> (Regan, 1910)	x	x
	52	44

Anexo 7. Listados de especies de fito y zooplancton, plantas acuáticas, fauna bentónica y aves registradas en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

Anexo 7A. Especies Fitoplanctónicas colectados en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

Especies	Especies	Especies
<i>Acanthoceras</i> sp.	<i>Cyclotella stelligera</i>	<i>Gonium formosum</i>
<i>Actinastrum hantzschii</i>	<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	<i>Gregiochloris</i> sp.
<i>Anabaena</i> cf. <i>fertilissima</i>	<i>Cymbella</i> sp.	<i>Gyrosigma</i> sp.
<i>Ankistrodesmus densus</i>	<i>Desmidium baileyi</i>	<i>Hyaloraphidium contortum</i>
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	<i>Desmidium swartzii</i>	<i>Hyalotheca</i> sp.
<i>Ankistrodesmus spiralis</i>	<i>Diacanthos</i> sp.	<i>Kirchneriella obesa</i>
<i>Aulacoseira granulata</i>	<i>Dimorphococcus lunatus</i>	<i>Lyngbya</i> cf. <i>limnetica</i>
<i>Bambusina brebissonii</i>	<i>Encyonema</i> sp.	<i>Melosira</i> sp.
<i>Centrtractus belanophorus</i>	<i>Euastrum bidentatum</i>	<i>Merismopedia minina</i>
<i>Chlorococcum</i> sp.	<i>Euastrum gayanum</i>	<i>Micrasterias crux-melitensis</i>
Chlorophyceae	<i>Euastrum pectinatum</i>	<i>Micrasterias furcata</i>
<i>Closterium acicularis</i>	<i>Euastrum</i> sp.	<i>Monoraphidium contortum</i>
<i>Closterium setaceum</i>	<i>Eudorina</i> sp.	<i>Mougeotia</i> sp.
<i>Closterium</i> sp.	<i>Euglena acus</i>	<i>Navicula</i> sp.
<i>Coelastrum</i> cf. <i>microporum</i>	<i>Euglena oxyuris</i>	<i>Nephrochlamys</i> sp.
<i>Coelosphaerium naegelianium</i>	<i>Euglena próxima</i>	<i>Nephrocytium</i> sp.
<i>Cosmarium botrytis</i>	<i>Euglena spyrogira</i>	<i>Nitzschia acicularis</i>
<i>Cosmarium capitulum</i>	<i>Eunotia camelos</i>	<i>Onychonema</i> sp.
<i>Cosmarium contractum</i>	<i>Eunotia dydima</i>	<i>Oocystis lacustris</i>
<i>Cosmarium depressum</i>	<i>Eunotia</i> sp.	<i>Oocystis</i> sp.
<i>Cosmarium protractum</i>	<i>Fragilaria</i> sp.	<i>Oscillatoria</i> sp.
<i>Cosmarium reniforme</i>	<i>Frustulia</i> sp.	<i>Pachycladella</i> sp.
<i>Cosmarium</i> sp.	<i>Glaucocystis</i> sp.	<i>Pediastrum duplex</i>
<i>Crucigenia fenestrata</i>	<i>Gomphonema</i> sp.	<i>Pediastrum simplex</i>
<i>Crucigenia tetrapedia</i>	<i>Gonatozygon mougeotia</i>	<i>Pediastrum tetras</i>
<i>Cryptomonas</i> sp.	<i>Gonatozygon pilosum</i>	<i>Peridinium</i> cf. <i>bipes</i>

Adaptado de Hernández, 2006; Jaramillo-Londoño, 2011.

Anexo 7A. (Cont.). Especies Fitoplanctónicas colectados en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

Especies	Especies
<i>Peridinium</i> sp.	<i>Staurodesmus convergens</i>
<i>Phacus</i> cf. <i>longicauda</i>	<i>Staurodesmus cuspidatus</i>
<i>Phacus</i> sp.	<i>Staurodesmus dejectus</i>
<i>Pinnularia</i> cf. <i>episcopalis</i>	<i>Staurodesmus jaculiferus</i>
<i>Scenedesmus acuminatus</i>	<i>Staurodesmus subulatus</i>
<i>Scenedesmus arcuatus</i>	<i>Strombomonas giberosa</i>
<i>Scenedesmus brasiliensis</i>	<i>Surirella</i> sp.
<i>Scenedesmus denticulatus</i>	<i>Syendra</i> cf. <i>ulna</i>
<i>Scenedesmus javanensis</i>	<i>Synedra</i> sp.
<i>Scenedesmus opoliensis</i>	<i>Tetraedron gracile</i>
<i>Scenedesmus</i> sp.	<i>Tetraedron trigonum</i>
<i>Selenastrum bibraianum</i>	<i>Tetrastrum heterocanthum</i>
<i>Selenastrum</i> sp.	<i>Trachelomonas crebea</i>
<i>Spirogyra</i> sp.	<i>Trachelomonas hystrix</i>
<i>Spondylosium pulcrum</i>	<i>Trachelomonas robusta</i>
<i>Spondylosium</i> sp.	<i>Trachelomonas volvocinopsis</i>
<i>Staurastrum chaetoceras</i>	<i>Treubaria</i> sp.
<i>Staurastrum hexacerum</i>	<i>Ulnaria acus</i>
<i>Staurastrum hirsutum</i>	<i>Urosolenia eriensis</i>
<i>Staurastrum leptocladum</i>	<i>Xanthidium cristatum</i>
<i>Staurastrum minesotense</i>	<i>Xanthidium setigerum</i>
<i>Staurastrum nudibrachiatum</i>	<i>Xanthidium</i> sp.
<i>Staurastrum setigerum</i>	<i>Zygnema</i> sp.
<i>Staurastrum wolleanum</i>	

Adaptado de Hernández, 2006; Jaramillo-Londoño, 2011.

Anexo 7B. Especies Zooplanctónicas colectadas en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

Especies	Especies	Especies
<i>Ascomorpha</i> sp	<i>Gastropus minor</i>	<i>Keratella lenzi</i>
<i>Asplachna sieboldi</i>	<i>Hexarthra cf. mollis</i>	<i>Keratella serrulata</i>
Bdelloidea	<i>Hexarthra intermedia</i>	<i>Keratella tropica</i>
<i>Beauchampiella eudactylota</i>	<i>Hexarthra mira</i>	<i>Latonopsis australis</i>
<i>Brachionus angularis</i>	<i>Horaella brehmi</i>	<i>Lecaene piriformis</i>
<i>Brachionus bidentatus</i>	<i>Alona guttata</i>	<i>Lecaene pumila</i>
<i>Brachionus budapestinensis</i>	<i>Alonella</i> sp	<i>Lecaene quadridentata</i>
<i>Brachionus calyciflorus</i>	<i>Bosmina deitersi</i>	<i>Lecaene signifera</i>
<i>Brachionus caudatus</i>	<i>Bosmina longirostris</i>	<i>Lecane bulla</i>
<i>Brachionus dimidiatus</i>	<i>Bosmina tubicen</i>	<i>Lecane cf. hastata</i>
<i>Brachionus diversicornis</i>	<i>Bosminopsis deitersi</i>	<i>Lecane cf. hornemanni</i>
<i>Brachionus dolabratus</i>	<i>Camptocercus dadayi</i>	<i>Lecane cf. ungulata</i>
<i>Brachionus falcatus</i>	<i>Ceriodaphnia cornuta</i>	<i>Lecane cornuta</i>
<i>Brachionus havanaensis</i>	<i>Ceriodaphnia cornuta</i>	<i>Lecane curvicornis</i>
<i>Brachionus mirus</i>	<i>Ceriodaphnia rigaudi</i>	<i>Lecane elsa</i>
<i>Brachionus patulus</i>	<i>Cerodiaphnia rigaudi</i>	<i>Lecane hornemanni</i>
<i>Brachionus quadridentatus</i>	<i>Chydorus</i> sp	<i>Lecane leontina</i>
<i>Brachionus urceolaris</i>	Copepoditos	<i>Lecane ludwigii</i>
<i>Collotheca</i> sp	<i>Diaphanosoma birgei</i>	<i>Lecane luna</i>
<i>Conochilus coenabasis</i>	<i>Diaphanosoma brevireme</i>	<i>Lecane lunaris</i>
<i>Conochilus dossuarius</i>	<i>Diaphanosoma dentatum</i>	<i>Lecane papuana</i>
<i>Conochilus dossuarius</i>	<i>Diaphanosoma spinulosum</i>	<i>Lecane proiecta</i>
<i>Conochilus natan</i>	<i>Diaphanosoma spinulosum</i>	<i>Lepadella cf. amazonica</i>
<i>Dipleuchlanis cf. propatula</i>	Euryalona	<i>Lepadella cf. costata</i>
<i>Epiphanes macroura</i>	<i>Horaella thomassoni</i>	<i>Lepadella cf. patella</i>
<i>Euchlanis dilatata</i>	<i>Ilyocryptus spinifer</i>	<i>Lepadella heterodactyla</i>
<i>Filinia longiseta</i>	<i>Ilyocryptus spinosus</i>	<i>Leydigia acanthocercoides</i>
<i>Filinia opoliensis</i>	<i>Keratella americana</i>	<i>Macrochaetus</i> sp
<i>Filinia pejleri</i>	<i>Keratella americana</i>	<i>Macrothrix</i> sp
<i>Filinia terminalis</i>	<i>Keratella cochlearis</i>	<i>Macrothrix spinosa</i>

Adaptado de Gallo, 2007; Villabona, 2010; Jaramillo-Londoño, 2011

Anexo 7B. (Cont.) Especies Zooplanctónicas colectados en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

Especies	Especies
<i>Mesocyclops cf. longisetus</i>	<i>Ploesoma truncatum</i>
<i>Mesocyclops venezolanus</i>	<i>Polyarthra dolichoptera</i>
<i>Mesocyclops venezolanus</i>	<i>Polyarthra</i> sp
<i>Microcyclops alius</i>	<i>Rhacodiaptomus calatus coalescens</i>
<i>Moina micrura</i>	<i>Scaridium</i> sp
<i>Moina micrura</i>	<i>Simocephalus cf. exspinosus</i>
<i>Moina minuta</i>	<i>Synchaeta</i> sp.
<i>Moina reticulata</i>	<i>Synchaeta stylata</i>
<i>Mytilina mucronata</i>	<i>Testudinella mucronata</i>
<i>Mytilina ventralis</i>	<i>Testudinella patina</i>
Nauplios	<i>Thermocyclops decipiens</i>
<i>Nitokra</i> sp.	<i>Trichocerca agnata</i>
<i>Notoalona cf. sculpta</i>	<i>Trichocerca bicristata</i>
<i>Notodiaptomus coniferoides</i>	<i>Trichocerca capuccina</i>
<i>Notodiaptomus henseni</i>	<i>Trichocerca cf. pulsilla</i>
<i>Notodiaptomus maracaibensis</i>	<i>Trichocerca cf. stylata</i>
<i>Notodiaptomus simillimus</i>	<i>Trichocerca chattoni</i>
<i>Philodina</i> sp	<i>Trichocerca cylindrica</i>
<i>Plationus patulus</i>	<i>Trichocerca inermis</i>
<i>Platylas quadricornis</i>	<i>Trichocerca similis</i>
<i>Platylas leloupi</i>	<i>Trichocerca tetractis</i>
<i>Platylasquadricornia</i>	<i>Trichotria tetractis</i>
<i>Ploesoma</i> sp	<i>Trochosphaera solstitialis</i>

Anexo 7C. Especies de Plantas acuáticas reportadas en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

Especies	Plantas acuáticas		
	Flotantes	Sumergidas	Emergentes o anfibias
<i>Azolla caroliniana</i>	X		
<i>Cabomba caroliniana</i>		X	
<i>Ceratopteris pteridoides</i>		X	
<i>Cyperus odoratus</i>			X
<i>Eichhornia azurea</i>	X		
<i>Eichhornia crassipes</i>	X		
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	X		
<i>Leersia hexandra</i>			X
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>	X		
<i>Ludwigia sedoides</i>	X		
<i>Marsilea polycarpa</i>	X		
<i>Mimosa pigra</i>			X
<i>Neptunia oleracea</i>	X		
<i>Nymphoides humboldtiana</i>	X		
<i>Panicum sp.</i>			X
<i>Paspalum repens</i>			X
<i>Phyllanthus fluitans</i>	X		
<i>Pistia stratiotes</i>	X		
<i>Polygonum acuminatum</i>			X
<i>Polygonum glabrum</i>			X
<i>Salvinia auriculata</i>	X		
<i>Spirodela polyrhiza</i>	X		
<i>Thalia geniculata</i>			X
<i>Utricularia foliosa</i>		X	

Adoptado de CVS, 2007.

Anexo 7D. Especies de fauna bentónica reportadas en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

Especies	Especies	Especies
<i>Acantagrion</i>	<i>Dero</i> (c.f)	<i>Macronema</i>
<i>Aedes</i>	<i>Dythemis</i>	<i>Macrotemis</i>
<i>Aeshna</i>	<i>Dytiscidae</i> sp	<i>Mansonia</i>
<i>Argia</i>	<i>Erythemis</i>	<i>Marisa cornuarietis</i>
<i>Ataenius</i>	<i>Erythrodiplax</i> sp	<i>Merragata</i>
<i>Baetis</i>	<i>Eulimnadia</i> (c.f)	<i>Mesovelis</i>
<i>Belostoma</i> sp	<i>Eupera</i>	<i>Microvelis</i>
<i>Berosus</i>	<i>Hellobdella</i>	<i>Neoplea</i>
<i>Biomphalaria</i> sp	<i>Helophorus</i>	<i>Onychylis</i>
<i>Bratislavia</i> (c.f)	<i>Hydrocanthus</i>	<i>Paraplea</i>
<i>Caenis</i>	<i>Hydrochus</i>	<i>Pelocoris</i>
<i>Camellus</i>	<i>Hydrovathus</i>	<i>Probezzia</i>
<i>Carpelimus</i>	<i>Ischnura</i>	<i>Sida</i> (c.f)
<i>Chironomus</i>	<i>Laccobius</i>	<i>Stibbezzia</i>
<i>Chrysops</i>	<i>Laccophilus</i>	<i>Suphis</i>
<i>Copelatus</i>	<i>Leptohyphes</i>	<i>Suphis</i>
<i>Culex</i>	<i>Leptonema</i>	<i>Tabanus</i>
<i>Curicta</i>	<i>Limnocois</i>	<i>Tenegobia</i> sp
<i>Cypridopsis</i>	<i>Lipogomphus</i>	<i>Thraulodes</i>
<i>Cyzicus</i>	<i>Lymnocythere</i>	<i>Tropisternus</i>
<i>Derallus</i>	<i>Macrobrachium</i> sp	<i>Uvarus</i>

Adaptado de CVS, 2007; Poveda, 2007)

Anexo 7E. Avifauna reportada para el Sistema Cenagoso de Ayapel.

Especies	Especies	Especies
<i>Agamia agami</i>	<i>Campylorhynchus nuchalis</i>	<i>Cyanocorax affinis</i>
<i>Agelaius icterocephalus</i>	<i>Caprimulgus cayennensis</i>	<i>Dendrocincla fuliginosa</i>
<i>Ajaia ajaja</i>	<i>Caprimulgus maculicaudus</i>	<i>Dendrocygna autumnalis</i>
<i>Amazilia tzacatl</i>	<i>Caracara plancus</i>	<i>Dendrocygna bicolor</i>
<i>Amazona amazonica</i>	<i>Cathartes aura</i>	<i>Dendrocygna viduata</i>
<i>Amazona farinosa</i>	<i>Cathartes burrovianus</i>	<i>Dendroica castanea</i>
<i>Amazona ochrocephala</i>	<i>Ceryle torquata</i>	<i>Dendroica petechia</i>
<i>Anhinga anhinga</i>	<i>Chaetura brachyura</i>	<i>Donacobius atricapillus</i>
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	<i>Charadrius collaris</i>	<i>Egretta caerulea</i>
<i>Ara macao</i>	<i>Chauna chavaria</i>	<i>Egretta thula</i>
<i>Aramus guarauna</i>	<i>Chloroceryle aenea</i>	<i>Elaenia chiriquensis</i>
<i>Aratinga pertinax</i>	<i>Chloroceryle amazona</i>	<i>Elaenia flavogaster</i>
<i>Ardea alba</i>	<i>Chloroceryle americana</i>	<i>Elanus leucurus</i>
<i>Ardea cocoi</i>	<i>Chloroceryle inda</i>	<i>Euphonia laniirostris</i>
<i>Ardea herodias</i>	<i>Chlorostilbon gibsoni</i>	<i>Euphonia trinitatis</i>
<i>Arundinicola leucocephala</i>	<i>Chordeiles minor</i>	<i>Falco ruficularis</i>
<i>Asturina nitida</i>	<i>Circus buffoni</i>	<i>Falco sparverius</i>
<i>Basileuterus fulvicauda</i>	<i>Coccyzus americanus</i>	<i>Fluvicola pica</i>
<i>Brotogeris jugularis</i>	<i>Coereba flaveola</i>	<i>Formicivora grisea</i>
<i>Bubulcus ibis</i>	<i>Colaptes punctigula</i>	<i>Forpus conspicillatus</i>
<i>Busarellus nigricollis</i>	<i>Colinus cristatus</i>	<i>Furnarius leucopus</i>
<i>Buteo magnirostris</i>	<i>Columba livia</i>	<i>Galbula ruficauda</i>
<i>Buteogallus anthracinus</i>	<i>Columbina minuta</i>	<i>Gampsonyx swainsonii</i>
<i>Buteogallus meridionalis</i>	<i>Columbina passerina</i>	<i>Geranoospiza caeruleascens</i>
<i>Buteogallus urubitinga</i>	<i>Columbina talpacoti</i>	<i>Glaucis hirsuta</i>
<i>Butorides striata</i>	<i>Contopus virens</i>	<i>Herpetotheres cachinnans</i>
<i>Cacicus cela</i>	<i>Coragyps atratus</i>	<i>Himantopus mexicanus</i>
<i>Cairina moschata</i>	<i>Crotophaga ani</i>	<i>Hypnelus ruficollis</i>
<i>Camptostoma obsoletum</i>	<i>Crotophaga major</i>	<i>Icterus auricapillus</i>
<i>Campylorhynchus griseus</i>	<i>Crotophaga sulcirostris</i>	<i>Icterus nigrogularis</i>

Adaptado de CVS, 2007.

Anexo 7E. (Cont.) Avifauna reportada para el Sistema Cenagoso de Ayapel.

Especies	Especies	Especies
<i>Jacana jacana</i>	<i>Patagoneas subvinacea</i>	<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>
<i>Larus atricillus</i>	<i>Phaetusa simplex</i>	<i>Sturnella militaris</i>
<i>Legatus leucophaeus</i>	<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	<i>Sublegatus arenarum</i>
<i>Lepidopyga coeruleogularis</i>	<i>Phimosus infuscatus</i>	<i>Synallaxis albescens</i>
<i>Lepidopyga goudoti</i>	<i>Piaya cayana</i>	<i>Synallaxis candei</i>
<i>Leptotila verreauxi</i>	<i>Piaya minuta</i>	<i>Tachycineta albiventer</i>
<i>Machetornis rixosus</i>	<i>Picumnus cinnamomeus</i>	<i>Tangara inornata</i>
<i>Megarhynchus pitangua</i>	<i>Picumnus olivaceus</i>	<i>Tapera naevia</i>
<i>Megascops choliba</i>	<i>Pilherodius pileatus</i>	<i>Thalurania colombica</i>
<i>Melanerpes rubricapillus</i>	<i>Pitangus lictor</i>	<i>Thamnophilus doliatus</i>
<i>Mesembrinibis cayennensis</i>	<i>Pitangus sulphuratus</i>	<i>Theristicus caudatus</i>
<i>Milvago chimachima</i>	<i>Podilymbus podiceps</i>	<i>Thraupis episcopus</i>
<i>Mniotilta varia</i>	<i>Porphyrio martinicus</i>	<i>Thraupis palmarum</i>
<i>Molothrus bonariensis</i>	<i>Progne chalybea</i>	<i>Thryothorus leucotis</i>
<i>Mycteria americana</i>	<i>Progne tapera</i>	<i>Tiaris fuliginosa</i>
<i>Myiarchus apicalis</i>	<i>Pteroglossus torquatus</i>	<i>Tigrisoma fasciatum</i>
<i>Myiarchus panamensis</i>	<i>Ramphocelus dimidiatus</i>	<i>Tigrisoma lineatum</i>
<i>Myiodynastes maculatus</i>	<i>Rostrhamus sociabilis</i>	<i>Todirostrum cinereum</i>
<i>Myiozetetes cayanensis</i>	<i>Rynchops niger</i>	<i>Troglodytes aedon</i>
<i>Myiozetetes similis</i>	<i>Sakesphorus canadensis</i>	<i>Turdus grayi</i>
<i>Nyctanassa violacea</i>	<i>Saltator coerulescens</i>	<i>Tyrannus melancholicus</i>
<i>Nyctibius griseus</i>	<i>Saltator maximus</i>	<i>Tyrannus savana</i>
<i>Nycticorax nycticorax</i>	<i>Saltator striatipectus</i>	<i>Tyto alba</i>
<i>Nyctidromus albicollis</i>	<i>Saucerottia saucerrottei</i>	<i>Vanellus chilensis</i>
<i>Ortalis garrula</i>	<i>Seiurus noveboracensis</i>	<i>Vireo olivaceus</i>
<i>Ortalis guttata columbiana</i>	<i>Serpophaga cinerea</i>	<i>Volatinia jacarina</i>
<i>Oryzoborus crassirostris</i>	<i>Sicalis flaveola</i>	<i>Xiphorhynchus picus</i>
<i>Pandion haliaetus</i>	<i>Sporophila intermedia</i>	<i>Zenaida auriculata</i>
<i>Patagoneas cayennensis</i>	<i>Sporophila minuta</i>	
<i>Patagoneas speciosa</i>	<i>Sporophila schistacea</i>	

Adaptado de CVS, 2007.

Anexo 8. Biomasa total obtenida y desembarcos en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

Tabla 1. Registros de abundancia, biomasa total obtenida para 46 especies ícticas mediante pesca experimental con atarraya y red de arrastre y desembarcos de algunas especies comerciales en el Sistema Cenagos de Ayapel extrapolados al área media total del Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período enero 2008 a junio 2009 (t km²).

Especies	Abundancia numérica (n)	Biomasa obtenida		Desembarcos (ton) (1)		Desembarcos (ton km ⁻²)
		(g)	(ton/km ²)	2008	2009	Promedio 2008-2009
<i>Abramites eques</i>	310	17034,8	0,27052			
<i>Andinoacara latifrons</i>	1503	9005,6	0,14301		10,137	
<i>Ageniosus pardalis</i>	11	260,5	0,00413	9,7885	5	0,1267
<i>Anchoa cf. trinitatis</i>	336	2635,6	0,04185			
<i>Apteronotus marie</i>	1	6130,0	0,09734			
<i>Astyanax caucanus</i>	6930	44329,8	0,70397			
<i>Astyanax fasciatus</i>	3806	11480,9	0,18232			
<i>Brachyhypopomus sp</i>	3	11,0	0,00017			
<i>Bunocephalus colombianus</i>	30	72,1	0,00114			
<i>Caquetaia kraussii</i>	1526	22080,2	0,35064	8,9195	13,976	0,1356
<i>Centrochir crocodili</i>	42	382,9	0,00608			
<i>Ctecnoluccius hujeta</i>	333	7710,7	0,12244			
<i>Curimata mivartii</i>	1	209,3	0,00332	5,3940	1,5470	0,0526
<i>Cynopotamus magdalenae</i>	20	562,9	0,00894	4,8110	5,2360	0,0633
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	3473	88096,1	1,39900	43,653	77,254	
<i>Dasylicaria filamentosa</i>	79	602,9	0,00957	0	0	0,7014
<i>Dasylicaria seminuda</i>	15	431,9	0,00685			
<i>Eigenmannia virescens</i>	7851	41384,7	0,65720			

<i>Gasteropelecus maculatus</i>	12	40,6	0,00064 4
<i>Geophagus steindachneri</i>	146	6983,8	0,11090 5
<i>Gilbertolus alatus</i>	607	3761,9	0,05974 1

Area barrida con atarraya y red de arrastre = 62.9 km² Area área media total del sistema =117.3 km²; (1) MADR-CCI, 2008-2009)

Tabla 2. (Cont.) Registros de biomasa total obtenida para 46 especies ícticas mediante pesca experimental con atarraya y red de arrastre y desembarcos de algunas especies comerciales en el Sistema Cenagos de Ayapel extrapolados al área media total del Sistema Cenagoso de Ayapel durante el período enero 2008 a junio 2009 (t km²).

Especies	Abundancia numérica (n)	Biomasa		Desembarcos (t)		Desembarcos (t km ² año ⁻¹)
		(g)	(ton km ² año ⁻¹)	2008	2009	Promedio 2008-2009
<i>Hoplias malabaricus</i>	102	14264,4	0,22652	14,7550	16,662	0,1968
<i>Hoplosternum magdalenae</i>	3	37,9	0,00060			
<i>Ichthyoelephas longirostris</i>	1	54,3	0,00086	0,0225	0,0030	0,0002
<i>Leporinus muyscorum</i>	151	11664,1	0,18523	44,2875	83,093	0,7317
<i>Leporinus striatus</i>	15	97,3	0,00154			
<i>Oreochomis spp</i>	1	443,1	0,00703			
<i>Oreochromis niloticus</i>	1	718,8	0,01141	13,9790	21,760	0,2119
<i>Pimellodela chagresi</i>	1	5,0	0,00007	28,2715	19,830	0,3255
<i>Pimelodus blochii</i>	18	972,8	0,01544	0,4730	0,1745	0,0048
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	15	862,5	0,01369			
<i>Plagioscion magdalenae</i>	10	0,5	0,00000	25,0250	41,472	0,3901
<i>Poecilia caucana</i>	75	16,1	0,00025			
<i>Potamotrygon magdalenae</i>	2	41,0	0,00065			
<i>Prochilodus magdalenae</i>	10	1162,6	0,01846	107,541	43,036	1,1002

<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>	2	1020,6	7	22,6210	40,403	5	0,3651
					0,01620		
<i>Rhamdia quelen</i>	48	2785,5	5				
		12405,	0,19701				
<i>Roeboides dayi</i>	3618	8	0				
			0,00015				
<i>Saccoderma hastatum</i>	57	9,7	4				
			0,02896		22,808		
<i>Sorubim cuspicaudus</i>	30	1823,7	1	17,5200		5	0,2466
		16059,	0,25502				
<i>Sternopygus aequilabiatu</i>	184	0	4				
			0,00552				
<i>Synbranchus marmoratus</i>	6	348,1	8				
		14066,	0,22337				
<i>Trachelyopterus insignis</i>	739	2	7				
			0,09476				
<i>Trichopodus pectoralis</i>	59	5967,4	5				
		35711,	0,56711				
<i>Triporthus magdalenae</i>	1968	3	2	0,605		0,36	0,0067

Área barrida con atarraya y red de arrastre = 62.9 km² Area área media total del sistema =117.3 km²; (1) MADR-CCI, 2008a, 2009a)

Anexo 9. Matriz de composición de dietas

Tabla 1. Matriz de dietas o Matriz depredador-presa propuesta para la construcción del modelo trófico del Sistema Cenagoso de Ayapel.

Número	Presa/Predador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	Otros Carnívoros	0,01	0,01			0,01	0,01						
2	Otros Omnívoros												
3	Otros Detritívoros												
4	<i>Oreochomis niloticus</i>	0,2	0,08			0,15	0,15			0,04	0,06	0,14	
5	<i>Plagioscion magdalenae</i>	0,08	0,04			0,01	0,06						0,06
6	<i>Pseuplatystoma magdaleniatum</i>	0,1	0,04			0,02							
7	<i>Prochilodus magdalenae</i>	0,2	0,12			0,32	0,3			0,04	0,13	0,26	
8	<i>Triportheus magdalenae</i>					0,02	0,06					0,03	0,02
9	<i>Trichogaster pectoralis</i>	0,02	0,02										0,02
10	<i>Trachelyopterus insignis</i>	0,02	0,02				0,03						0,02
11	<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	0,04	0,02								0,04		0,01
12	<i>Sorubim cuspidatus</i>												
13	<i>Saccoderma hastatus</i>												
14	<i>Roebooides dayi</i>	0,02	0,02				0,02			0,02	0,02		
15	<i>Rhamdia quelen</i>												
16	<i>Poecilia caucana</i>												
17	<i>Pimelodus groskopffi</i>												
18	<i>Pimelodus blochii</i>												
19	<i>Leporinus striatus</i>	0,01											
20	<i>Leporinus muyscorum</i>												
21	<i>Hoplias malabaricus</i>												
22	<i>Gilbertolus alatus</i>	0,02	0,02									0,01	
23	<i>Geophagus steindachneri</i>	0,01	0,02									0,02	0,03
24	<i>Gasteropelecus maculatus</i>												
25	<i>Eigenmannia virescens</i>					0,03	0,02			0,05	0,06	0,02	
26	<i>Dasylicaria seminuda</i>	0,01											
27	<i>Dasylicaria filamentosa</i>												
28	<i>Cyphocharax magdalenae</i>	0,02				0,04	0,14					0,1	0,12
29	<i>Cynopotamus magdalenae</i>												
30	<i>Centrochir crocodili</i>	0,01											
31	<i>Ctenolucius hujeta</i>												
32	<i>Caquetaia kraussi</i>	0,02											0,02
33	<i>Bunocephalus colombianus</i>	0,01											
34	<i>Astyanax fasciatus</i>	0,01	0,03			0,04	0,04			0,02	0,02	0,04	
35	<i>Astyanax caucanus</i>					0,06	0,06			0,02	0,02	0,03	
36	<i>Anchoa cf. trinitatus</i>	0,01											
37	<i>Ageniosus pardalis</i>	0,01											
38	<i>Aequidens latifrons</i>						0,02			0,02		0,02	
39	<i>Abramites eques</i>						0,02						
40	Insectos Terrestres	0,045	0,1	0,04	0,08	0,11			0,25	0,09	0,28	0,09	0,01
41	Insectos Acuáticos	0,045	0,1	0,04	0,08	0,06			0,27	0,09	0,12	0,08	
42	Bentos	0,07	0,07	0,21	0,21	0,1	0,04	0,08	0,18	0,29	0,18	0,23	0,14
43	Zooplancton		0,06		0,08				0,18			0,03	
44	Fitoplancton		0,05	0,09	0,08			0,12	0,12			0,03	
45	Perifiton		0,02	0,17	0,09			0,32		0,08			
46	Aves												
47	Reptiles												
48	Mamíferos												
49	Macrófitas		0,04	0,01	0,09					0,31	0,08		
50	Detrito	0,01	0,12	0,44	0,29	0,03	0,03	0,48		0,14	0,07	0,07	0,04
	Importaciones										0,02		

Tabla 2. (Cont.) Matriz de dietas o Matriz depredador-presa propuesta para la consytricción del modelo trófico del Sistema Cenagoso de Ayapel.

Número	Presa\Predador	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1	Otros Carnívoros												
2	Otros Omnívoros									0,01			
3	Otros Detritívoros								0,01				
4	<i>Oreochomis niloticus</i>					0,02	0,02		0,01	0,14			
5	<i>Plagioscion magdalenae</i>					0,06				0,01			
6	<i>Pseuplatystoma magdaleniatum</i>									0,06			
7	<i>Prochilodus magdalenae</i>		0,05	0,07		0,18	0,17			0,2			
8	<i>Triportheus magdalenae</i>		0,05	0,02		0,02							
9	<i>Trichogaster pectoralis</i>									0,01			
10	<i>Trachelyopterus insignis</i>									0,1			
11	<i>Sternopygus aequilabiatus</i>			0,02		0,02	0,02			0,03	0,01		
12	<i>Sorubim cuspidatus</i>									0,01			
13	<i>Saccoderma hastatus</i>												
14	<i>Roeboides dayi</i>		0,01	0,02						0,01	0,01	0,01	
15	<i>Rhamdia quelen</i>									0,01			
16	<i>Poecilia caucana</i>												
17	<i>Pimelodus groskopffi</i>									0,01			
18	<i>Pimelodus blochii</i>									0,01			
19	<i>Leporinus striatus</i>												
20	<i>Leporinus muyscorum</i>									0,01			
21	<i>Hoplias malabaricus</i>									0,01			
22	<i>Gilbertolus alatus</i>		0,02	0,01									
23	<i>Geophagus steindachneri</i>		0,02			0,02				0,01			
24	<i>Gasteropelecus maculatus</i>												
25	<i>Eigenmannia virescens</i>			0,02		0,04	0,04		0,01	0,03		0,01	
26	<i>Dasylicaria seminuda</i>												
27	<i>Dasylicaria filamentosa</i>												
28	<i>Cyphocharax magdalenae</i>		0,06	0,08		0,08	0,06			0,12	0,05		
29	<i>Cynopotamus magdalenae</i>									0,01			
30	<i>Centrochir crocodili</i>												
31	<i>Ctenolucius hujeta</i>												
32	<i>Caquetaia kraussi</i>		0,02	0,02		0,03				0,02			
33	<i>Bunocephalus colombianus</i>												
34	<i>Astyanax fasciatus</i>		0,06	0,03		0,04	0,03			0,01	0,01		
35	<i>Astyanax caucanus</i>		0,06	0,03		0,04	0,03			0,01	0,01		
36	<i>Anchoa cf. trinitatus</i>												
37	<i>Ageniosus pardalis</i>												
38	<i>Aequidens latifrons</i>		0,02	0,02		0,02				0,01			
39	<i>Abramites eques</i>		0,01							0,02			
40	Insectos Terrestres	0,27	0,14	0,12	0,2	0,04	0,04		0,02		0,15	0,12	0,35
41	Insectos Acuáticos	0,34	0,16	0,12	0,38	0,06	0,08	0,02	0,02		0,28	0,17	0,55
42	Bentos	0,39	0,22	0,11	0,23	0,12	0,26	0,06	0,09	0,12	0,4	0,19	0,1
43	Zooplancton				0,03				0,03			0,12	
44	Fitoplancton				0,03			0,22	0,14			0,12	
45	Perifiton							0,38	0,23			0,08	
46	Aves												
47	Reptiles												
48	Mamíferos									0,01			
49	Macrófitas		0,03	0,06	0,04	0,04	0,03	0,2	0,34		0,08	0,06	
50	Detrito		0,07	0,25	0,09	0,17	0,22	0,12	0,1			0,12	
	Importaciones												

Tabla 3. (Cont.) Matriz de dietas o Matriz depredador-presa propuesta para la consytricción del modelo trófico del Sistema Cenagoso de Ayapel.

Número	Presa\Predador	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
1	Otros Carnívoros							0,01					
2	Otros Omnívoros												
3	Otros Detritívoros												
4	<i>Oreochomis niloticus</i>					0,1	0,11	0,13	0,04				
5	<i>Plagioscion magdalenae</i>							0,06					
6	<i>Pseuplatystoma magdaleniatum</i>					0,04							
7	<i>Prochilodus magdalenae</i>					0,27	0,08	0,23	0,2				
8	<i>Triportheus magdalenae</i>							0,02					
9	<i>Trichogaster pectoralis</i>												
10	<i>Trachelyopterus insignis</i>					0,03							
11	<i>Sternopygus aequilabiatus</i>					0,21		0,01					
12	<i>Sorubim cuspicaudus</i>												
13	<i>Saccoderma hastatus</i>							0,01					
14	<i>Roeboides dayi</i>							0,03	0,03				
15	<i>Rhamdia quelen</i>												
16	<i>Poecilia caucana</i>							0,01					
17	<i>Pimelodus groskopffi</i>												
18	<i>Pimelodus blochii</i>												
19	<i>Leporinus striatus</i>												
20	<i>Leporinus muyscorum</i>												
21	<i>Hoplias malabaricus</i>												
22	<i>Gilbertolus alatus</i>							0,02	0,02				
23	<i>Geophagus steindachneri</i>												
24	<i>Gasteropelecus maculatus</i>							0,01					
25	<i>Eigenmannia virescens</i>					0,04		0,04	0,02				
26	<i>Dasylicaria seminuda</i>												
27	<i>Dasylicaria filamentosa</i>												
28	<i>Cyphocharax magdalenae</i>					0,18	0,1	0,18	0,12				
29	<i>Cynopotamus magdalenae</i>					0,01							
30	<i>Centrochir crocodili</i>												
31	<i>Ctenolucius hujeta</i>							0,01					
32	<i>Caquetaia kraussi</i>					0,03	0,03	0,01	0,01				
33	<i>Bunocephalus colombianus</i>												
34	<i>Astyanax fasciatus</i>					0,03		0,08	0,01				
35	<i>Astyanax caucanus</i>					0,03		0,08					
36	<i>Anchoa cf. trinitatus</i>							0,01					
37	<i>Ageniosus pardalis</i>												
38	<i>Aequidens latifrons</i>							0,01	0,01				
39	<i>Abramites eques</i>					0,01	0,08						
40	Insectos Terrestres	0,1				0,01	0,16	0,04	0,06		0,2	0,2	
41	Insectos Acuáticos	0,3					0,09		0,05	0,33	0,23	0,27	0,16
42	Bentos	0,34	0,07	0,07	0,16	0,01	0,09		0,18	0,24	0,38	0,36	0,24
43	Zooplancton								0,05		0,05	0,02	0,43
44	Fitoplancton		0,14	0,14	0,09				0,05		0,02	0,02	0,17
45	Perifiton		0,24	0,24	0,22		0,02		0,06	0,08			
46	Aves												
47	Reptiles												
48	Mamíferos												
49	Macrófitas	0,07	0,11	0,11			0,07		0,05	0,04	0,08	0,07	
50	Detrito	0,19	0,44	0,44	0,53		0,17		0,04	0,31	0,04	0,06	
	Importaciones												

Tabla 4. (Cont.) Matriz de dietas o Matriz depredador-presa propuesta para la consytricción del modelo trófico del Sistema Cenagoso de Ayapel.

Número	Presa\Predador	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
1	Otros Carnívoros		0,02								0,01		
2	Otros Omnívoros												
3	Otros Detritívoros												
4	<i>Oreochomis niloticus</i>	0,16								0,08	0,15	0,15	
5	<i>Plagioscion magdalenae</i>	0,04									0,01	0,06	
6	<i>Pseuplatystoma magdaleniatum</i>	0,03									0,1	0,08	
7	<i>Prochilodus magdalenae</i>	0,23								0,18	0,21	0,22	
8	<i>Triportheus magdalenae</i>									0,03			
9	<i>Trichogaster pectoralis</i>	0,02								0,06	0,04	0,06	
10	<i>Trachelyopterus insignis</i>	0,03								0,06	0,04	0,05	
11	<i>Sternopygus aequilabiatus</i>									0,08	0,04		
12	<i>Sorubim cuspidatus</i>												
13	<i>Saccoderma hastatus</i>												
14	<i>Roebooides dayi</i>	0,02								0,02			
15	<i>Rhamdia quelen</i>												
16	<i>Poecilia caucana</i>												
17	<i>Pimelodus groskopffi</i>												
18	<i>Pimelodus blochii</i>												
19	<i>Leporinus striatus</i>												
20	<i>Leporinus muyscorum</i>												
21	<i>Hoplias malabaricus</i>											0,01	
22	<i>Gilbertolus alatus</i>									0,02			
23	<i>Geophagus steindachneri</i>												
24	<i>Gasteropelecus maculatus</i>												
25	<i>Eigenmannia virescens</i>		0,01							0,06			
26	<i>Dasylicaria seminuda</i>												
27	<i>Dasylicaria filamentosa</i>											0,01	
28	<i>Cyphocharax magdalenae</i>	0,08	0,02							0,02	0,03	0,02	
29	<i>Cynopotamus magdalenae</i>										0,02		
30	<i>Centrochir crocodili</i>												
31	<i>Ctenolucius hujeta</i>												
32	<i>Caquetaia kraussi</i>	0,06								0,02	0,02	0,02	
33	<i>Bunocephalus colombianus</i>												
34	<i>Astyanax fasciatus</i>	0,01								0,05	0,02	0,04	
35	<i>Astyanax caucanus</i>	0,01								0,02	0,04	0,05	
36	<i>Anchoa cf. trinitatus</i>												
37	<i>Ageniosus pardalis</i>												
38	<i>Aequidens latifrons</i>	0,01											
39	<i>Abramites eques</i>	0,07								0,04	0,06	0,09	
40	Insectos Terrestres	0,08	0,09	0,04	0,01					0,06	0,06		
41	Insectos Acuáticos	0,02	0,08	0,14	0,01	0,01				0,06	0,02		
42	Bentos	0,12	0,22	0,24		0,2	0,01			0,04	0,08		
43	Zooplancton		0,07			0,09	0,11	0,01			0,03		
44	Fitoplancton		0,07			0,09	0,11	0,25		0,03			
45	Perifiton		0,07	0,11		0,11	0,28	0,3					
46	Aves												0,01
47	Reptiles											0,01	
48	Mamíferos											0,01	
49	Macrófitas		0,17	0,3	0,65	0,1	0,12			0,03	0,02	0,15	
50	Detrito	0,01	0,18	0,17	0,31	0,4	0,37	0,44					
	Importaciones				0,02								

Anexo 10. Matriz de Impacto Trófico Mixto del modelo Ecopatha para el Sistema Cenagoso de Ayapel.

Tabla 1. Magnitud y frecuencia de los impactos positivos y negativos entre grupos impactantes e impactados y el efectos entre estos y las capturas en el Sistema Cenagoso de Ayapel. El impacto trófico total (ITT) no incluye el efecto de las capturas.

Número	Grupo Impactante/Impactado	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	Otros Carnívoros	-0,064	0,002	0,000	-0,012	-0,010	-0,058	0,005	0,036	-0,077	-0,001	-0,064
2	Otros Omnívoros	-0,006	-0,009	0,000	-0,001	-0,002	-0,005	0,000	0,003	-0,015	-0,005	-0,006
3	Otros Detritívoros	0,002	0,007	-0,006	0,001	-0,002	-0,003	0,001	0,000	0,004	0,004	0,002
4	<i>Oreochomis niloticus</i>	0,123	-0,026	-0,040	-0,070	0,034	0,051	-0,037	-0,117	-0,041	-0,085	0,003
5	<i>Plagioscion magdalenae</i>	-0,292	0,050	0,015	-0,195	-0,083	-0,188	-0,202	-0,051	0,076	0,097	0,002
6	<i>Pseuplatystoma magdaleniatum</i>	-0,142	0,039	0,020	-0,124	-0,326	-0,071	-0,117	-0,349	0,057	-0,320	0,059
7	<i>Prochilodus magdalenae</i>	0,085	0,116	-0,007	-0,101	0,133	0,093	-0,109	-0,076	-0,038	-0,011	0,066
8	<i>Triportheus magdalenae</i>	-0,016	-0,007	-0,007	-0,013	-0,014	0,050	-0,006	-0,058	0,000	-0,040	0,024
9	<i>Trichogaster pectoralis</i>	0,019	0,011	-0,001	-0,002	-0,003	-0,006	0,000	0,000	-0,018	-0,007	-0,004
10	<i>Trachelyopterus insignis</i>	0,015	-0,060	-0,001	-0,021	-0,014	0,010	-0,005	0,014	-0,025	-0,056	-0,216
11	<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	0,023	-0,010	0,001	-0,017	-0,003	-0,018	-0,016	-0,028	-0,033	0,020	-0,077
12	<i>Sorubim cuspidatus</i>	0,016	0,016	0,003	-0,011	-0,055	-0,013	-0,009	-0,004	-0,103	-0,016	-0,013
13	<i>Saccoderma hastatus</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
14	<i>Roeboides dayi</i>	0,020	0,003	0,000	0,003	-0,008	0,001	-0,005	-0,099	-0,007	0,011	0,000
15	<i>Rhamdia quelen</i>	0,000	-0,009	0,000	0,001	0,000	-0,002	-0,001	-0,004	-0,001	-0,003	-0,016
16	<i>Poecilia caucana</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
17	<i>Pimelodus groskopffi</i>	0,003	-0,009	0,000	0,002	-0,010	0,000	-0,001	-0,003	-0,002	-0,003	-0,013
18	<i>Pimelodus blochii</i>	0,005	0,029	0,002	0,008	-0,016	-0,025	-0,026	0,020	0,027	0,022	-0,082
19	<i>Leporinus striatus</i>	0,009	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,001	0,000	0,000	-0,001	0,000	-0,001
20	<i>Leporinus muyscorum</i>	0,020	0,076	-0,529	0,002	-0,021	-0,036	0,011	0,017	0,044	0,050	0,034
21	<i>Hoplias malabaricus</i>	-0,060	-0,841	0,002	-0,024	0,039	-0,080	-0,013	0,025	-0,251	-0,285	-0,151
22	<i>Gilbertolus alatus</i>	0,017	0,019	-0,011	-0,001	-0,002	-0,003	0,000	-0,002	-0,009	-0,004	-0,008
23	<i>Geophagus steindachneri</i>	0,010	0,011	0,000	-0,001	-0,002	-0,002	0,000	-0,002	-0,007	-0,004	0,015
24	<i>Gasteropelecus maculatus</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
25	<i>Eigenmannia virescens</i>	-0,018	-0,033	-0,009	-0,014	0,012	0,006	-0,010	-0,028	-0,029	0,019	0,017
26	<i>Dasylicarica seminuda</i>	0,009	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,001	0,000	0,000	-0,001	0,000	-0,001
27	<i>Dasylicarica filamentosa</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
28	<i>Cyphocharax magdalenae</i>	0,007	-0,007	0,002	-0,017	-0,039	0,061	-0,027	-0,033	-0,003	-0,023	0,074
29	<i>Cynopotamus magdalenae</i>	-0,003	0,001	0,001	0,001	0,004	-0,019	-0,002	0,016	0,008	-0,013	-0,164
30	<i>Ctenolucius hujeta</i>	-0,013	-0,001	0,001	-0,004	-0,013	0,000	-0,002	0,001	0,002	0,000	-0,007
31	<i>Centrochir crocodili</i>	0,009	0,000	0,000	-0,001	0,000	-0,001	0,000	0,000	-0,001	0,000	-0,001
32	<i>Caquetaia kraussi</i>	0,017	-0,007	0,001	-0,008	-0,009	-0,021	-0,025	0,022	-0,003	0,002	-0,007
33	<i>Bunocephalus colombianus</i>	0,009	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,001	0,000	0,000	-0,001	0,000	-0,001
34	<i>Astyanax fasciatus</i>	-0,009	0,018	-0,006	-0,017	0,011	0,023	-0,012	-0,038	-0,010	-0,008	0,000
35	<i>Astyanax caucanus</i>	-0,025	-0,017	-0,010	-0,024	0,017	0,037	-0,015	-0,062	0,010	-0,019	0,006
36	<i>Anchoa cf. trinitatus</i>	0,009	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,001	0,000	0,000	-0,001	0,000	-0,001
37	<i>Ageniosus pardalis</i>	0,017	0,017	0,001	-0,019	-0,023	-0,042	-0,005	0,029	-0,113	-0,029	0,013
38	<i>Aequidens latifrons</i>	-0,100	-0,009	0,000	-0,002	-0,008	0,022	-0,003	-0,014	0,003	0,007	0,000
39	<i>Abramites eques</i>	0,001	-0,017	0,000	-0,005	-0,009	0,010	-0,002	-0,006	-0,008	-0,013	0,005
40	Insectos Terrestres	-0,004	0,027	0,076	-0,016	0,059	-0,001	-0,023	0,107	-0,105	0,118	-0,004
41	Insectos Acuáticos	0,010	0,087	-0,026	0,007	0,032	0,003	-0,035	0,166	0,005	0,069	-0,001
42	Bentos	0,051	-0,018	0,183	0,099	0,069	0,048	0,026	0,052	0,093	0,055	0,138
43	Zooplancton	-0,062	-0,102	-0,200	-0,102	-0,062	-0,066	-0,265	0,025	-0,071	-0,047	-0,090
44	Fitoplancton	0,010	0,052	-0,022	0,043	0,004	0,011	0,033	0,117	-0,022	-0,011	0,039
45	Perifiton	0,045	0,045	0,030	0,044	0,034	0,033	0,200	0,002	0,076	0,003	0,058
46	Aves	-0,074	0,003	0,002	-0,008	0,001	0,000	-0,012	-0,023	-0,362	-0,111	-0,173
47	Reptiles	-0,002	0,002	0,000	-0,001	0,001	-0,004	0,000	0,001	-0,016	-0,003	-0,007
48	Mamíferos	0,079	-0,013	-0,002	0,005	-0,006	-0,034	0,013	0,041	0,224	0,089	0,176
49	Macrófitas	0,026	0,077	-0,107	0,079	0,040	0,001	-0,020	0,079	0,274	0,180	0,027
50	Detritus	0,070	0,159	0,362	0,185	0,087	0,098	0,253	0,014	0,073	0,091	0,116
	Capturas	0,151	0,556	0,029	0,138	-0,116	-0,222	0,060	0,111	0,314	0,385	0,258
	Impacto Trófico Total (ITT)	-0,154	-0,328	-0,262	-0,351	-0,163	-0,144	-0,463	-0,210	-0,398	-0,280	-0,234

Tabla 2. (Cont.) Magnitud y frecuencia de los impactos positivos y negativos entre grupos impactantes e impactados y el efectos entre estos y las capturas en el Sistema Cenagoso de Ayapel. El impacto trofico total (ITT) no incluye el efecto de las capturas.

Número	Grupo Impactante\Impactado	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1	Otros Carnívoros	0,003	-0,005	0,000	0,003	-0,005	0,004	0,005	-0,936	0,003	-0,001	-0,095
2	Otros Omnívoros	-0,001	0,000	-0,003	-0,008	0,000	-0,006	0,000	0,006	0,000	0,008	-0,017
3	Otros Detritívoros	-0,009	-0,004	0,000	0,007	-0,003	0,003	-0,010	-0,001	0,001	-0,008	-0,002
4	<i>Oreochomis niloticus</i>	0,054	-0,160	-0,097	-0,119	-0,141	-0,080	-0,071	-0,112	-0,007	0,059	-0,069
5	<i>Plagioscion magdalenae</i>	-0,026	0,071	0,065	0,039	0,065	0,042	-0,034	0,293	0,001	-0,054	0,066
6	<i>Pseuplatystoma magdaleniatum</i>	-0,082	0,129	-0,313	0,003	0,120	-0,037	0,005	0,134	0,011	-0,029	0,134
7	<i>Prochilodus magdalenae</i>	0,021	-0,097	-0,038	0,062	-0,083	0,109	-0,057	-0,093	-0,183	-0,020	-0,054
8	<i>Triporthus magdalenae</i>	0,010	-0,035	0,011	0,009	-0,034	0,012	-0,008	0,023	0,009	-0,006	-0,025
9	<i>Trichogaster pectoralis</i>	0,017	-0,003	-0,001	-0,009	-0,003	-0,007	-0,002	-0,018	0,000	0,007	-0,004
10	<i>Trachelyopterus insignis</i>	0,004	0,005	-0,099	-0,085	0,007	-0,067	-0,013	-0,012	0,001	0,073	0,040
11	<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	-0,004	0,010	-0,067	-0,009	0,010	-0,008	0,016	-0,023	0,005	0,020	-0,082
12	<i>Sorubim cuspidatus</i>	-0,047	0,010	0,013	0,026	0,010	0,001	-0,028	-0,017	-0,028	-0,029	0,013
13	<i>Saccoderma hastatus</i>	0,000	-0,005	0,000	0,000	-0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
14	<i>Roeboides dayi</i>	-0,016	0,002	-0,053	0,001	0,002	-0,022	0,000	-0,020	0,006	0,005	-0,233
15	<i>Rhamdia quelen</i>	-0,001	0,001	-0,013	-0,010	0,001	-0,008	0,000	0,000	0,001	0,008	-0,015
16	<i>Poecilia caucana</i>	0,000	-0,005	0,000	0,000	-0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
17	<i>Pimelodus groskopffi</i>	-0,003	0,001	0,001	-0,009	0,001	-0,009	0,000	-0,003	0,000	0,008	0,004
18	<i>Pimelodus blachii</i>	-0,048	0,007	0,013	0,029	0,007	0,004	-0,050	-0,005	-0,040	-0,037	0,009
19	<i>Leporinus striatus</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,009	0,000	0,000	-0,001
20	<i>Leporinus muyscorum</i>	-0,096	-0,010	0,017	0,082	-0,009	0,034	-0,104	-0,021	-0,115	-0,084	-0,004
21	<i>Hoplias malabaricus</i>	-0,073	0,010	0,022	-0,858	0,008	-0,649	-0,049	0,059	-0,028	-0,143	-0,065
22	<i>Gilbertolus alatus</i>	-0,001	-0,012	0,002	0,008	-0,012	-0,001	-0,001	-0,017	0,001	-0,001	-0,013
23	<i>Geophagus steindachneri</i>	0,027	-0,001	0,007	-0,009	-0,001	0,013	-0,002	-0,010	-0,001	0,008	-0,006
24	<i>Gasteropelecus maculatus</i>	0,000	-0,005	0,000	0,000	-0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
25	<i>Eigenmannia virescens</i>	0,009	-0,039	-0,027	-0,016	-0,040	0,013	0,027	0,019	0,008	0,023	-0,027
26	<i>Dasylicoraria seminuda</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,009	0,000	0,000	-0,001
27	<i>Dasylicoraria filamentosa</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
28	<i>Cyphocharax magdalenae</i>	-0,012	-0,083	0,014	0,075	-0,080	0,038	-0,064	-0,009	-0,115	-0,001	0,006
29	<i>Cynopotamus magdalenae</i>	-0,008	0,001	0,024	0,002	0,001	-0,001	-0,010	0,003	-0,006	-0,005	0,018
30	<i>Ctenolucius hujeta</i>	-0,001	-0,487	-0,020	-0,002	-0,488	-0,002	0,002	0,013	0,003	0,000	-0,032
31	<i>Centrochir crocodili</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,009	0,000	0,000	-0,001
32	<i>Caquetaia kraussi</i>	-0,003	0,005	-0,084	0,014	0,005	0,021	-0,017	-0,017	-0,010	-0,004	-0,192
33	<i>Bunocephalus colombianus</i>	0,000	-0,001	0,000	0,000	-0,001	0,000	0,000	-0,009	0,000	0,000	-0,001
34	<i>Astyanax fasciatus</i>	0,027	-0,055	0,031	0,015	-0,053	0,026	0,018	0,011	0,004	0,003	-0,017
35	<i>Astyanax caucanus</i>	0,014	-0,073	0,018	0,007	-0,071	0,022	0,013	0,030	0,008	0,000	-0,017
36	<i>Anchoa cf. trinitatus</i>	0,000	-0,006	-0,001	0,000	-0,006	0,000	0,000	-0,009	0,000	0,000	-0,002
37	<i>Ageniosus pardalis</i>	-0,017	0,002	-0,018	0,023	0,002	0,012	-0,007	-0,017	-0,009	-0,024	0,036
38	<i>Aequidens latifrons</i>	0,015	-0,004	0,008	0,009	-0,003	0,010	-0,003	0,100	0,000	0,008	0,005
39	<i>Abramites eques</i>	-0,005	-0,004	0,002	-0,018	-0,004	-0,015	-0,003	-0,002	-0,001	0,016	0,003
40	Insectos Terrestres	0,017	0,114	0,041	0,029	0,049	-0,001	0,012	-0,073	-0,102	0,012	0,003
41	Insectos Acuáticos	-0,019	0,182	0,087	0,097	0,257	0,045	0,020	-0,001	0,021	-0,011	0,114
42	Bentos	0,118	0,261	0,139	0,015	0,138	0,057	0,193	-0,009	-0,029	0,102	0,221
43	Zooplankton	-0,031	-0,024	-0,046	-0,148	-0,042	-0,120	-0,057	-0,193	-0,027	-0,013	-0,030
44	Fitoplancton	0,001	-0,002	-0,001	-0,008	0,021	0,001	-0,026	0,152	0,084	-0,002	-0,006
45	Perifiton	0,011	0,018	0,017	0,014	-0,006	0,030	-0,027	0,270	0,105	0,005	0,029
46	Aves	-0,009	0,014	-0,022	0,015	0,013	0,010	0,000	0,074	0,003	-0,020	-0,117
47	Reptiles	0,000	0,000	0,001	0,003	0,000	0,002	0,000	0,002	0,000	-0,003	-0,003
48	Mamíferos	0,008	-0,014	0,039	-0,018	-0,013	-0,012	0,002	-0,078	-0,002	0,025	0,115
49	Macrófitas	0,006	0,089	0,074	0,093	0,082	0,048	0,020	0,131	0,232	0,015	0,106
50	Detritus	0,066	0,048	0,084	0,276	0,108	0,206	0,173	-0,068	-0,114	0,035	0,039
	Capturas	-0,617	-0,064	0,112	0,598	-0,061	0,279	-0,670	-0,146	-0,711	-0,587	-0,010
	Impacto Trófico Total (ITT)	-0,084	-0,154	-0,173	-0,370	-0,206	-0,282	-0,137	-0,480	-0,310	-0,055	-0,170

Tabla 3. (Cont.) Magnitud y frecuencia de los impactos positivos y negativos entre grupos impactantes e impactados y el efectos entre estos y las capturas en el Sistema Cenagoso de Ayapel. El impacto trófico total (ITT) no incluye el efecto de las capturas.

Número	Grupo Impactante\Impactado	23	24	25	26	27	28	29	31	30	32	33
1	Otros Carnívoros	-0,043	-0,005	0,016	-0,936	0,005	0,020	-0,008	-0,933	0,004	-0,022	-0,936
2	Otros Omnívoros	-0,017	-0,001	0,001	0,006	0,001	0,002	-0,003	0,006	0,000	0,000	0,006
3	Otros Detritívoros	0,001	-0,004	0,000	-0,002	0,000	-0,001	-0,005	-0,002	0,000	-0,002	-0,004
4	<i>Oreochomis niloticus</i>	-0,055	-0,186	-0,083	-0,118	-0,049	-0,040	0,024	-0,071	0,035	-0,031	-0,192
5	<i>Plagioscion magdalenae</i>	0,030	0,074	-0,160	0,294	0,042	-0,012	-0,083	0,271	-0,027	-0,020	0,325
6	<i>Pseuplatystoma magdaleniatum</i>	0,135	0,148	0,024	0,138	-0,011	-0,215	-0,023	0,093	-0,061	0,009	0,178
7	<i>Prochilodus magdalenae</i>	-0,028	-0,058	-0,056	-0,096	-0,096	-0,112	0,083	-0,039	0,080	0,063	-0,102
8	<i>Triportheus magdalenae</i>	-0,023	-0,057	-0,021	0,021	0,008	-0,011	-0,002	0,000	0,002	-0,007	-0,001
9	<i>Trichogaster pectoralis</i>	-0,007	-0,004	-0,001	-0,019	-0,019	0,000	-0,004	-0,021	-0,001	-0,007	-0,021
10	<i>Trachelyopterus insignis</i>	0,063	0,003	-0,087	-0,013	-0,009	0,008	-0,036	-0,020	-0,008	-0,007	-0,012
11	<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	-0,181	0,012	-0,083	-0,023	-0,015	-0,030	0,174	-0,028	-0,005	-0,013	-0,019
12	<i>Sorubim cuspidatus</i>	-0,237	0,012	0,012	-0,017	0,005	-0,025	-0,028	-0,020	-0,006	-0,054	-0,014
13	<i>Saccoderma hastatus</i>	0,000	-0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,005	0,000	0,000
14	<i>Roeboides dayi</i>	-0,250	0,004	0,006	-0,020	0,005	-0,021	-0,007	-0,027	0,002	-0,060	-0,018
15	<i>Rhamdia quelen</i>	0,007	0,001	-0,004	0,000	0,001	-0,004	-0,006	-0,001	-0,002	-0,014	0,000
16	<i>Poecilia caucana</i>	0,000	-0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,005	0,000	0,000
17	<i>Pimelodus groskopffi</i>	-0,034	0,002	-0,059	-0,003	0,001	-0,003	-0,005	-0,004	-0,001	-0,017	-0,003
18	<i>Pimelodus blochii</i>	0,029	0,006	-0,005	-0,005	0,006	-0,025	-0,056	-0,008	-0,009	-0,011	-0,007
19	<i>Leporinus striatus</i>	-0,001	0,000	0,000	-0,009	0,000	0,000	0,000	-0,009	0,000	0,000	-0,010
20	<i>Leporinus muyscorum</i>	0,015	-0,011	-0,051	-0,021	-0,003	-0,002	-0,060	-0,020	0,001	-0,016	-0,025
21	<i>Hoplias malabaricus</i>	-0,026	0,011	-0,027	0,059	0,024	-0,009	-0,204	0,051	-0,002	-0,067	0,063
22	<i>Gilbertolus alatus</i>	-0,002	-0,014	-0,003	-0,017	0,001	-0,007	-0,002	-0,019	0,008	0,016	-0,020
23	<i>Geophagus steindachneri</i>	-0,015	-0,002	-0,007	-0,010	0,001	-0,001	0,000	-0,011	-0,001	-0,004	-0,011
24	<i>Gasteropelecus maculatus</i>	0,000	-0,006	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,005	0,000	0,000
25	<i>Eigenmannia virescens</i>	-0,003	-0,054	-0,038	0,019	0,004	-0,007	0,029	0,007	0,013	0,007	-0,003
26	<i>Dasylicaria seminuda</i>	0,000	0,000	0,000	-0,009	0,000	0,000	0,000	-0,009	0,000	0,000	-0,010
27	<i>Dasylicaria filamentosa</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
28	<i>Cyphocharax magdalenae</i>	-0,021	-0,073	-0,001	-0,010	-0,016	-0,056	0,088	0,083	0,078	0,057	-0,013
29	<i>Cynopotamus magdalenae</i>	0,032	0,000	0,006	0,003	-0,004	-0,006	-0,067	0,001	-0,001	-0,026	0,003
30	<i>Ctenolucius hujeta</i>	0,009	-0,486	-0,006	0,013	0,001	-0,011	-0,003	0,012	-0,509	-0,006	0,015
31	<i>Centrochir crocodili</i>	0,000	0,000	0,000	-0,009	0,000	0,000	0,000	-0,010	0,000	-0,002	-0,009
32	<i>Caquetaia kraussi</i>	0,024	0,003	-0,020	-0,017	-0,005	-0,040	0,003	0,005	-0,005	-0,045	-0,017
33	<i>Bunocephalus colombianus</i>	-0,001	-0,001	0,000	-0,009	0,000	0,000	0,000	-0,009	0,000	0,000	-0,010
34	<i>Astyanax fasciatus</i>	-0,026	-0,065	-0,024	0,010	-0,004	-0,013	0,018	-0,004	0,032	-0,005	-0,004
35	<i>Astyanax caucanus</i>	-0,029	-0,095	-0,038	0,029	-0,011	-0,015	0,017	0,004	0,028	-0,013	-0,003
36	<i>Anchoa cf. trinitatus</i>	-0,001	-0,006	-0,001	-0,009	0,000	0,000	0,000	-0,009	0,005	0,000	-0,010
37	<i>Ageniosus pardalis</i>	0,009	0,002	0,023	-0,017	0,014	-0,002	-0,011	-0,038	-0,001	-0,148	-0,016
38	<i>Aequidens latifrons</i>	-0,002	-0,004	-0,015	0,100	0,000	-0,014	-0,004	0,097	0,002	0,006	0,099
39	<i>Abramites eques</i>	-0,004	-0,006	0,000	-0,002	-0,029	-0,004	0,005	0,073	-0,002	-0,013	-0,006
40	Insectos Terrestres	0,016	0,141	-0,030	-0,038	-0,050	-0,009	0,008	0,055	0,016	-0,004	-0,055
41	Insectos Acuáticos	0,082	0,429	0,155	-0,026	-0,018	-0,048	0,004	0,044	0,013	-0,009	0,215
42	Bentos	0,034	0,020	0,205	0,017	0,010	0,089	0,030	0,030	0,046	0,096	0,184
43	Zooplancton	-0,061	-0,027	-0,084	-0,230	-0,233	-0,237	-0,052	-0,092	-0,067	-0,075	-0,142
44	Fitoplancton	0,099	-0,007	-0,015	0,062	0,064	0,009	0,006	-0,019	0,011	0,043	-0,027
45	Perifiton	0,064	-0,011	0,009	0,121	0,125	0,113	0,027	0,006	0,040	0,084	0,049
46	Aves	0,056	0,016	-0,033	0,074	0,019	0,009	-0,038	0,066	-0,005	-0,043	0,079
47	Reptiles	0,001	0,000	0,000	0,002	-0,499	0,001	-0,010	0,001	0,000	-0,002	0,002
48	Mamíferos	-0,061	-0,015	0,041	-0,079	-0,016	0,000	0,038	-0,076	0,006	0,027	-0,083
49	Macrófitas	0,064	0,094	0,051	0,064	0,043	-0,013	-0,006	0,115	0,026	0,041	0,011
50	Detritus	0,067	0,076	0,180	0,242	0,241	0,316	0,074	0,188	0,087	0,063	0,270
	Capturas	0,107	-0,081	0,166	-0,148	-0,026	-0,017	-0,368	-0,125	0,026	-0,092	-0,173
	Impacto Trófico Total (ITT)	-0,291	-0,154	-0,223	-0,490	-0,471	-0,426	-0,095	-0,291	-0,163	-0,231	-0,304

Tabla 4. (Cont.) Magnitud y frecuencia de los impactos positivos y negativos entre grupos impactantes e impactados y el efectos entre estos y las capturas en el Sistema Cenagoso de Ayapel. El impacto trófico total (ITT) no incluye el efecto de las capturas.

Número	Grupo Impactante/Impactado	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
1	Otros Carnívoros	0,014	0,024	-0,532	-0,042	0,050	0,038	-0,002	-0,001	0,001	0,000	0,000
2	Otros Omnívoros	-0,001	0,003	0,003	0,000	0,003	0,001	0,000	-0,001	0,000	0,000	0,000
3	Otros Detritívoros	0,000	-0,001	-0,003	-0,009	0,001	0,003	-0,003	-0,004	-0,004	0,000	0,000
4	<i>Oreochomis niloticus</i>	-0,097	-0,112	-0,129	0,064	-0,032	-0,053	-0,147	-0,167	-0,075	0,002	-0,002
5	<i>Plagioscion magdalenae</i>	-0,181	-0,232	0,198	-0,014	0,080	0,102	0,011	0,070	0,043	-0,002	0,002
6	<i>Pseuplatystoma magdaleniatum</i>	-0,056	-0,099	0,129	-0,048	-0,348	-0,328	0,089	0,095	0,031	-0,001	0,001
7	<i>Prochilodus magdalenae</i>	-0,087	-0,099	-0,101	0,001	-0,063	-0,065	0,048	0,027	-0,102	0,005	-0,005
8	<i>Triporthus magdalenae</i>	-0,029	-0,034	0,001	-0,011	-0,022	-0,017	-0,059	-0,066	0,013	-0,001	0,001
9	<i>Trichogaster pectoralis</i>	-0,002	-0,001	-0,012	0,016	0,002	-0,009	-0,004	-0,005	-0,003	0,000	0,000
10	<i>Trachelyopterus insignis</i>	-0,023	-0,017	-0,004	0,016	-0,127	-0,009	-0,023	0,005	0,002	0,000	0,000
11	<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	-0,014	-0,006	-0,008	-0,006	0,014	0,001	0,002	0,010	0,002	0,000	0,000
12	<i>Sorubim cuspidatus</i>	-0,011	0,007	-0,005	-0,040	-0,054	0,018	0,007	0,006	0,002	0,000	0,000
13	<i>Saccoderma hastatus</i>	0,000	0,000	-0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
14	<i>Roeboides dayi</i>	-0,086	-0,069	-0,011	0,012	-0,107	-0,049	0,004	0,007	0,001	0,000	0,000
15	<i>Rhamdia quelen</i>	-0,006	-0,005	0,001	-0,001	-0,016	0,001	-0,001	0,000	0,001	0,000	0,000
16	<i>Poecilia caucana</i>	0,000	0,000	-0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
17	<i>Pimelodus groskopffi</i>	-0,005	-0,002	-0,001	-0,001	-0,014	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000
18	<i>Pimelodus blochii</i>	-0,038	-0,029	0,000	-0,046	0,013	0,025	-0,002	-0,004	-0,001	0,000	0,000
19	<i>Leporinus striatus</i>	0,000	0,000	-0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
20	<i>Leporinus muyscorum</i>	0,018	0,016	-0,015	-0,103	0,018	0,040	-0,013	-0,009	-0,007	0,000	0,000
21	<i>Hoplias malabaricus</i>	0,011	0,033	0,037	-0,033	0,064	-0,057	0,012	0,008	0,004	0,000	0,000
22	<i>Gilbertolus alatus</i>	-0,007	-0,005	-0,015	-0,001	0,000	-0,002	-0,003	-0,008	0,000	0,000	0,000
23	<i>Geophagus steindachneri</i>	-0,002	-0,001	-0,006	-0,002	-0,001	0,000	-0,002	-0,004	0,000	0,000	0,000
24	<i>Gasteropelecus maculatus</i>	0,000	0,000	-0,002	0,000	0,000	0,000	-0,001	-0,001	0,000	0,000	0,000
25	<i>Eigenmannia virescens</i>	-0,026	-0,027	-0,005	-0,010	0,000	-0,015	-0,014	-0,066	0,001	0,000	0,000
26	<i>Dasylicaria seminuda</i>	0,000	0,000	-0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,001	0,000	0,000
27	<i>Dasylicaria filamentosa</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
28	<i>Cyphocharax magdalenae</i>	-0,016	-0,015	-0,044	-0,044	-0,017	-0,024	0,015	0,006	-0,029	0,002	-0,001
29	<i>Cynopotamus magdalenae</i>	-0,001	0,000	0,002	-0,009	0,010	0,001	-0,001	-0,001	0,001	0,000	0,000
30	<i>Ctenolucius hujeta</i>	-0,012	-0,008	-0,204	0,001	-0,007	0,002	0,003	0,006	0,001	0,000	0,000
31	<i>Centrochir crocodili</i>	0,000	0,000	-0,005	-0,001	0,001	-0,006	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
32	<i>Caquetaia kraussi</i>	0,005	0,018	-0,007	0,033	-0,028	0,006	-0,004	-0,001	0,003	0,000	0,000
33	<i>Bunocephalus colombianus</i>	0,000	0,000	-0,006	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,002	0,000	0,000	0,000
34	<i>Astyanax fasciatus</i>	-0,032	-0,034	-0,016	-0,001	-0,020	-0,016	-0,030	-0,039	-0,004	0,000	0,000
35	<i>Astyanax caucanus</i>	-0,046	-0,054	-0,012	-0,005	-0,026	-0,018	-0,055	-0,087	-0,003	0,001	-0,001
36	<i>Anchoa cf. trinitatus</i>	0,000	0,000	-0,008	-0,001	0,000	0,000	0,000	-0,003	0,000	0,000	0,000
37	<i>Ageniosus pardalis</i>	0,015	0,018	-0,008	-0,041	0,002	-0,176	-0,001	0,002	0,003	0,000	0,000
38	<i>Aequidens latifrons</i>	-0,007	-0,007	0,055	0,012	-0,018	-0,013	-0,003	-0,002	-0,002	0,000	0,000
39	<i>Abramites eques</i>	-0,003	-0,005	-0,002	0,064	-0,006	-0,025	-0,001	-0,012	-0,002	0,000	0,000
40	Insectos Terrestres	0,037	0,037	-0,026	0,050	-0,042	-0,122	-0,351	-0,128	-0,005	0,001	-0,001
41	Insectos Acuáticos	0,082	0,122	0,071	-0,003	0,002	0,065	-0,013	-0,144	-0,237	0,007	-0,006
42	Bentos	0,206	0,204	0,153	0,085	0,087	0,094	-0,178	0,081	-0,158	-0,046	0,040
43	Zooplancton	-0,013	-0,033	0,115	-0,009	-0,064	-0,082	-0,024	-0,138	-0,095	-0,636	-0,360
44	Fitoplancton	0,023	0,019	0,193	-0,007	0,050	-0,019	-0,043	0,029	0,027	0,088	-0,087
45	Perifiton	0,026	0,019	0,025	0,002	0,050	0,094	-0,058	0,065	0,132	0,099	-0,100
46	Aves	-0,030	0,000	0,048	-0,015	0,022	-0,110	0,009	0,012	0,005	0,000	0,000
47	Reptiles	-0,001	0,000	0,001	-0,001	0,002	-0,006	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
48	Mamíferos	0,026	-0,002	-0,050	0,006	-0,003	0,028	-0,008	-0,011	-0,004	0,000	0,000
49	Macrófitas	0,120	0,110	-0,016	0,040	0,133	0,231	0,368	-0,027	0,063	-0,004	0,003
50	Detritus	0,040	0,060	0,017	0,033	0,090	0,084	0,098	0,219	0,086	0,151	-0,150
	Capturas	0,125	0,114	-0,109	-0,667	0,127	0,282	-0,048	-0,068	-0,006	0,000	0,000
	Impacto Trófico Total (ITT)	-0,209	-0,207	-0,218	-0,069	-0,321	-0,387	-0,377	-0,283	-0,310	-0,334	-0,666

Tabla 5. (Cont.) Magnitud y frecuencia de los impactos positivos y negativos entre grupos impactantes e impactados y el efectos entre estos y las capturas en el Sistema Cenagoso de Ayapel. El impacto trófico total (ITT) no incluye el efecto de las capturas

Número	Grupo Impactante\Impactado	45	46	47	48	49	50	Capturas	Impacto Trófico Total (ITT)
1	Otros Carnívoros	0,000	0,006	-0,004	-0,004	0,002	0,000	-0,003	-4,555
2	Otros Omnívoros	0,000	0,007	-0,001	-0,009	0,000	0,000	0,000	-0,061
3	Otros Detritívoros	0,000	-0,008	0,000	0,009	0,003	0,000	0,009	-0,051
4	<i>Oreochomis niloticus</i>	-0,001	-0,051	0,053	0,071	0,099	-0,001	0,034	-2,292
5	<i>Plagioscion magdalenae</i>	0,002	-0,072	-0,039	0,015	-0,019	0,002	-0,004	0,457
6	<i>Pseuplatystoma magdaleniatum</i>	0,001	-0,042	0,007	-0,026	-0,061	0,001	-0,025	-1,439
7	<i>Prochilodus magdalenae</i>	-0,006	-0,055	0,085	0,194	0,010	-0,006	0,178	-0,862
8	<i>Triportheus magdalenae</i>	0,001	0,011	-0,003	0,004	0,033	0,001	0,001	-0,389
9	<i>Trichogaster pectoralis</i>	0,000	0,008	0,019	0,049	0,002	0,000	0,000	-0,078
10	<i>Trachelyopterus insignis</i>	0,000	0,055	0,011	-0,028	0,012	0,000	0,001	-0,753
11	<i>Sternopygus aequilabiatus</i>	0,000	0,089	0,015	-0,030	-0,002	0,000	-0,007	-0,434
12	<i>Sorubim cuspidatus</i>	0,000	-0,022	-0,006	0,012	-0,004	0,000	0,028	-0,727
13	<i>Saccoderma hastatus</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,012
14	<i>Roeboidea dayi</i>	0,000	0,021	-0,005	-0,019	-0,002	0,000	-0,006	-1,098
15	<i>Rhamdia quelen</i>	0,000	0,005	-0,001	-0,009	0,000	0,000	-0,001	-0,124
16	<i>Poecilia caucana</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,012
17	<i>Pimelodus groskopffi</i>	0,000	0,007	-0,001	-0,009	0,000	0,000	-0,001	-0,142
18	<i>Pimelodus blochii</i>	0,000	-0,042	-0,006	0,029	0,002	0,000	0,041	-0,385
19	<i>Leporinus striatus</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,038
20	<i>Leporinus muyscorum</i>	0,000	-0,077	0,002	0,087	-0,002	0,000	0,111	-0,880
21	<i>Hoplias malabaricus</i>	0,000	0,796	-0,024	-0,848	-0,007	0,000	0,010	-3,526
22	<i>Gilbertulus alatus</i>	0,000	0,018	-0,001	0,000	0,002	0,000	-0,001	-0,122
23	<i>Geophagus steindachneri</i>	0,000	0,008	0,000	-0,009	0,001	0,000	0,001	-0,036
24	<i>Gasteropelecus maculatus</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,015
25	<i>Eigenmannia virescens</i>	0,000	0,073	-0,004	-0,027	0,009	0,000	0,002	-0,274
26	<i>Dasylicaria seminuda</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,038
27	<i>Dasylicaria filamentosa</i>	0,000	0,000	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
28	<i>Cyphocharax magdalenae</i>	-0,001	0,006	0,013	0,010	0,003	-0,002	0,115	-0,258
29	<i>Cynopotamus magdalenae</i>	0,000	-0,014	0,005	0,002	0,000	0,000	0,007	-0,215
30	<i>Ctenolucius hujeta</i>	0,000	0,000	-0,001	-0,003	-0,002	0,000	-0,003	-2,245
31	<i>Centrochir crocodilli</i>	0,000	0,000	0,000	-0,001	0,000	0,000	0,000	-0,047
32	<i>Caquetaia kraussi</i>	0,000	-0,007	0,005	0,014	0,001	0,000	0,011	-0,396
33	<i>Bunocephalus colombianus</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,044
34	<i>Astyanax fasciatus</i>	0,000	0,004	0,006	0,032	0,020	0,000	0,001	-0,253
35	<i>Astyanax caucanus</i>	-0,001	-0,045	0,014	0,044	0,034	0,000	0,000	-0,537
36	<i>Anchoa cf. trinitatus</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-0,061
37	<i>Ageniosus pardalis</i>	0,000	-0,005	-0,013	-0,011	0,001	0,000	0,010	-0,570
38	<i>Aequidens latifrons</i>	0,000	0,005	0,000	-0,009	0,001	0,000	0,000	0,318
39	<i>Abramites eques</i>	0,000	-0,033	0,029	0,068	0,000	0,000	0,000	0,009
40	Insectos Terrestres	0,000	0,093	0,008	-0,078	-0,369	-0,003	-0,014	-0,514
41	Insectos Acuáticos	-0,004	0,036	0,002	0,032	0,050	-0,006	-0,009	2,006
42	Bentos	0,033	0,156	0,058	-0,058	-0,180	0,035	0,061	3,375
43	Zooplancton	-0,355	-0,018	-0,059	-0,082	0,054	-0,354	-0,129	-5,226
44	Fitoplancton	-0,086	0,028	0,009	0,018	0,013	-0,086	0,025	0,863
45	Perifiton	-0,100	0,000	0,040	0,065	-0,016	-0,100	0,090	1,906
46	Aves	0,000	-0,042	-0,019	-0,014	-0,006	0,000	-0,005	-0,736
47	Reptiles	0,000	0,024	-0,501	-0,026	0,000	0,000	0,000	-1,039
48	Mamíferos	0,000	-0,944	0,016	-0,011	0,006	0,000	0,003	-0,545
49	Macrófitas	0,003	-0,059	0,046	0,164	-0,241	0,002	0,040	2,978
50	Detritus	-0,150	0,054	0,071	0,074	-0,097	0,000	0,138	4,845
	Capturas	0,000	-0,524	0,029	0,636	0,038	0,000		
	Impacto Trófico Total (ITT)	-0,664	-0,026	-0,169	-0,318	-0,650	-0,517		

Anexo.11. Matriz de simulación de impacto trófico ocasionado por *Oreochromis niloticus*.

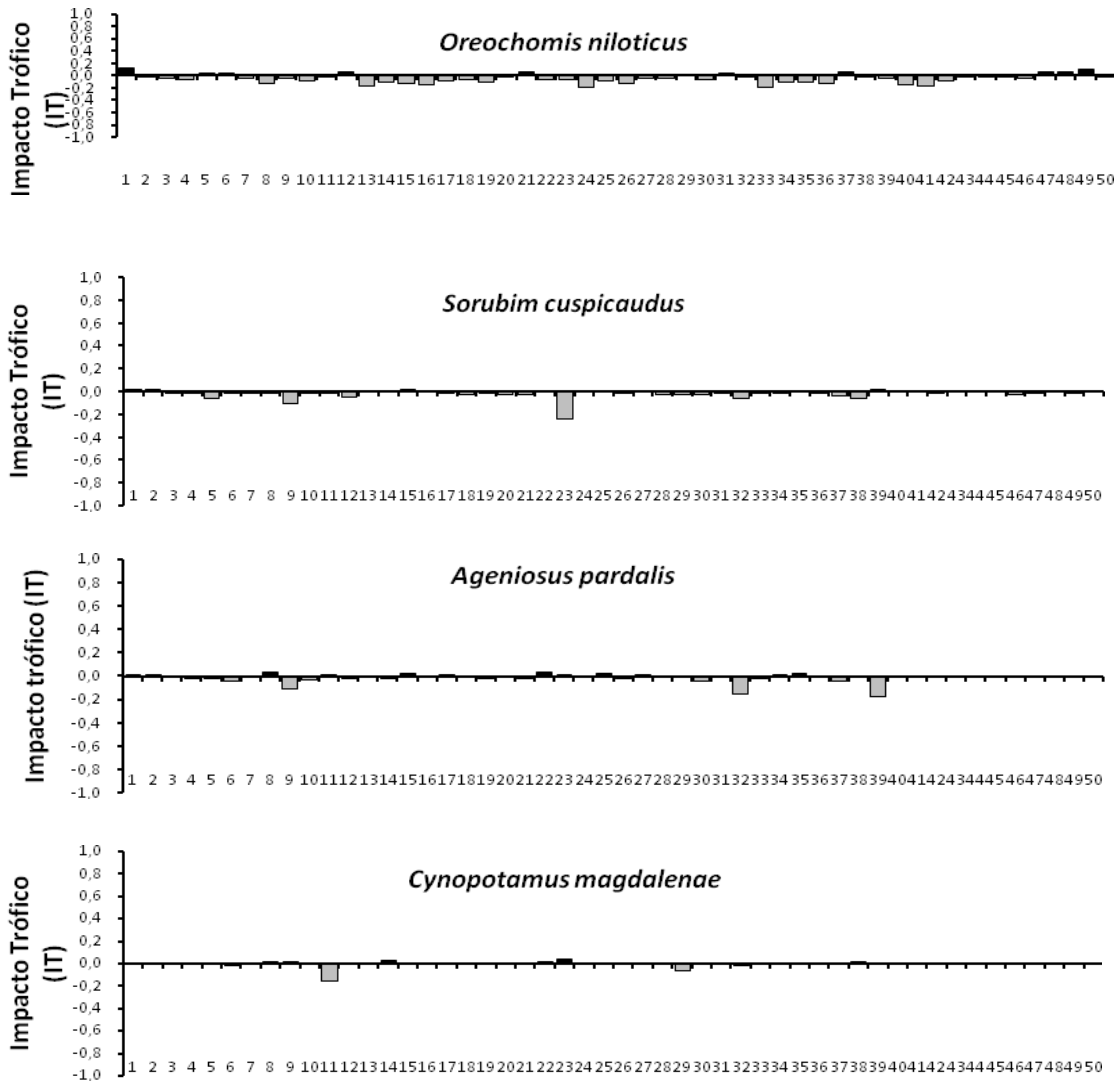


Figura 1. Impacto trófico mixto del modelo Ecopath para *Oreochromis niloticus* (NT = 2.5) y depredadores del grupo de peces (NT = 3.6 y 3.5) presentes en el Sistema Cenagoso de Ayapel. Las barras oscuras hacia arriba indican un impacto positivo mientras las barras grises, hacia abajo, indican un impacto negativo. Los grupos, están numerados en la Tabla 55.

Anexo 12. Nivel de correlaciones entre los grupos funcionales del modelo para el Sistema Cenagoso de Ayapel.

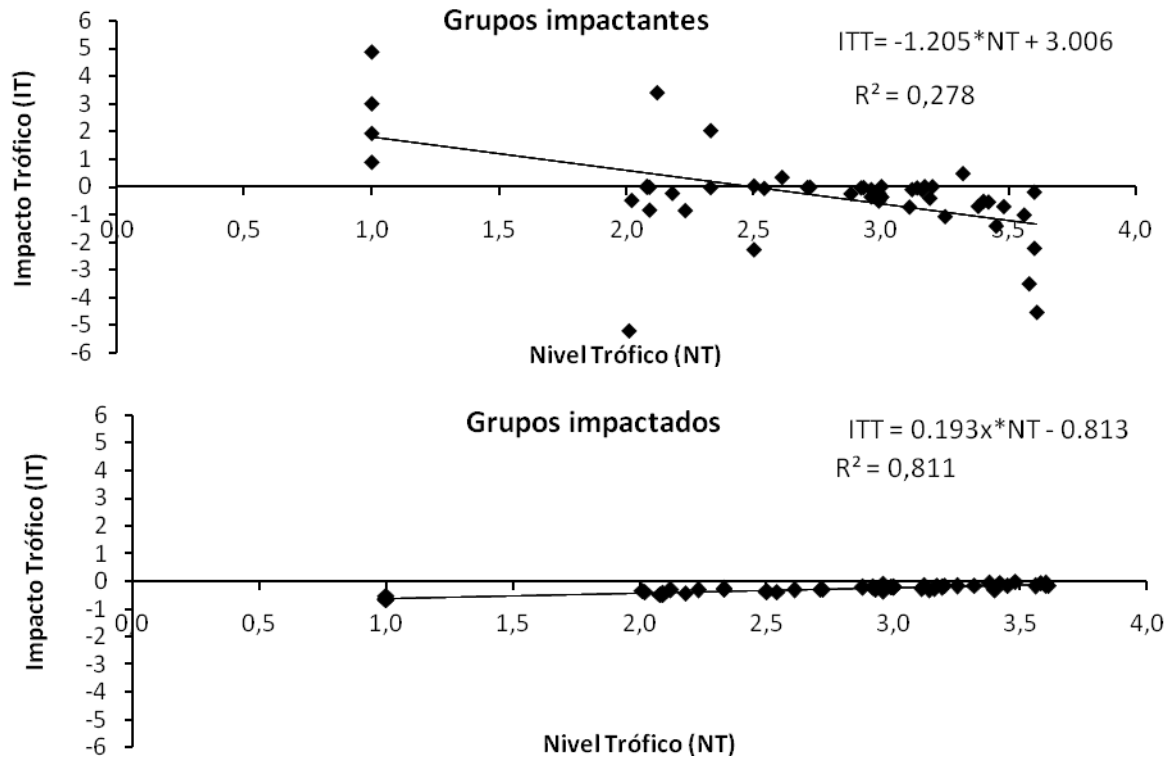


Figura 1. Relación entre el impacto tráfico total (ITT) de los grupos impactantes e impactados y el nivel tráfico de cada grupo funcional (excluido el impacto por pesca) en el Sistema Cenagoso de Ayapel.

Anexo 13. Registros de producción pesquera (t año-1) para el Sistema Cenagoso de Ayapel entre el 2007 y 2009 y nivel trófico de las especies tradicionales más representativas. Tomado de CCI-MRD 2008-2009.

Especie	Año			Biomasa media 2007-2009		(Nivel trófico) NT
	2007	2008	2009	Toneladas (t)	Porcentaje (%)	
<i>Prochilodus magdalenae</i>	105.24	85.29	43.04	77.86	21.4	2.1
<i>Leporinus muyscorum</i>	70.00	44.29	83.09	65.79	18.1	2.2
<i>Cyphocharax magdalenae</i>	18.61	43.65	77.25	46.51	12.8	2.2
<i>Plagioscion magdalenae</i>	17.33	25.03	41.47	27.94	7.7	3.3
<i>Pseudoplatystoma magdaleniatum</i>	33.36	22.62	40.40	32.13	8.9	3.5
<i>Pimelodus blochii</i>	39.25	24.00	19.83	27.69	7.6	3.0
<i>Sorubim cuspicaudus</i>	9.17	17.52	22.81	16.50	4.5	3.4
<i>Oreochromis niloticus</i>	14.91	13.98	21.76	16.88	4.7	2.5
<i>Hoplias malabaricus</i>	10.78	14.76	16.66	14.07	3.9	3.6
<i>Caquetaia kraussii</i>	7.48	8.92	13.98	10.13	2.8	3.0
<i>Ageneiosus pardalis</i>	9.44	9.79	10.14	9.79	2.7	3.4
Total	344.67	346.63	397.79	363.03		