

Artículo original

## Diversidad y estructura de los ensamblajes ícticos en los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo, Casanare, Colombia

### Diversity and structure of fish assemblages in the wetland, caños and esteros of the Ariporo River floodplain, Casanare, Colombia

Juan Sebastián Ospina-O\*, Daniela Bedoya-Giraldo, Francisco Antonio Villa-Navarro

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

#### Resumen

Las sabanas inundables son un bioma importante para la diversidad y funcionalidad de las comunidades ícticas del Orinoco. Estas sabanas tienen gran conectividad y diversidad ecosistémica, incluida la conformación de diferentes tipos de humedales, por lo que comprender la forma en que sus comunidades de peces se estructuran en los diversos ambientes es clave para la conservación biológica. El objetivo de este estudio fue determinar la diversidad, la composición y la estructura de los ensamblajes ícticos en los humedales, caños del sistema río-planicie de inundación y esteros del sistema periférico en la sabana inundable del río Ariporo (Casanare). Para ello se analizaron siete sitios distribuidos en ambos tipos de humedales muestreados durante dos periodos hidrométricos en aguas en descenso y aguas bajas. Los peces se recolectaron utilizando una red de arrastre de 10 m x 1,5 m y ojo de malla de 2 mm. La estructura y diversidad de los ensamblajes ícticos se analizaron mediante los modelos de distribución-abundancia, los números de Hill, el análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (EMNM) y el índice de especies indicadoras (IndVal). Los resultados indicaron que los caños albergan la mayor riqueza y diversidad de especies. Asimismo, el EMNM ( $stress=0,00009$ ) evidenció la conformación de dos ensamblajes ícticos según el tipo de humedal. En el ensamblaje íctico de caños, se registraron especies especialistas como indicadoras a diferencia de los esteros. Se sugiere que los caños albergan comunidades más complejas y diversas, en tanto que los esteros son dominados por especies generalistas.

**Palabras clave:** Diversidad; Números de Hill; Sabanas inundables; Humedales; Ensamblajes.

#### Abstract

Flooded savannas are an important biome for the functionality and diversity of the Orinoco fish communities. These savannas have high connectivity and ecosystemic diversity including the configuration of different types of wetlands. Understanding how fish communities are structured is critical for biological conservation. Here we aimed at determining the diversity, composition, and structure of fish assemblages in the *caños* of the river-floodplain complex and in the *esteros* in the peripheral system of the Ariporo River flooded savanna in Casanare (Colombia). We sampled seven sites (four in *caños* and three in *esteros*) during two hydrometric seasons in descending and low waters. In each site, we collected fish with a 10 x 1.5 m seine net (2 mm mesh). We analyzed the structure and diversity of fish communities using distribution-abundance models, Hill numbers, non-metric multidimensional scaling analysis (NMDS), and the indicator species index (IndVal). Our results evidenced that *caños* had the highest richness and species diversity. The NMDS analysis ( $stress=0.00009$ ) showed two fish assemblages depending on the wetland type. In *caño* fish assemblages we registered specialist indicator species, but not in the *esteros*. These results suggest that *caños* have more complex and diverse fish assemblages while *esteros* assemblages are dominated by generalist species.

**Keywords:** Diversity; Hill number; Flooded savannah; Wetlands; Assemblages.

**Citación:** Ospina-O JS, Bedoya-Giraldo D, Villa-Navarro FA. Diversidad y estructura de los ensamblajes ícticos en los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo, Casanare, Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(176):806-816, julio-septiembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1305>

**Editor:** Elizabeth Castañeda

**\*Correspondencia:**

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

**Recibido:** 23 de septiembre de 2020

**Aceptado:** 19 de julio de 2021

**Publicado:** 17 de septiembre de 2021



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

## Introducción

Los ríos de la cuenca del Orinoco inundan periódicamente las sabanas adyacentes, conformando así diferentes tipos de humedales y condiciones ambientales que se caracterizan por un alto grado de variabilidad espacio-temporal (Lewis, *et al.*, 2000; Pennington, *et al.*, 2006; Rodríguez, *et al.*, 2009), lo que genera un efecto en la composición, la abundancia y la distribución de las especies acuáticas (Rosales, *et al.*, 2010; Osorio-Peláez & Lasso, 2015).

Asimismo, la secuencia hidrológica producto de los pulsos de inundación (Junk, *et al.*, 1989) somete a las comunidades ícticas a sucesiones ecológicas regulares y repetidas y establece relaciones recíprocas entre las corrientes de agua y los cuerpos lénticos (Lewis, *et al.*, 2000; Bozelli, *et al.*, 2015). En consecuencia, estas comunidades logran dispersarse en todos los ambientes acuáticos disponibles a medida que los ecosistemas fluctúan (Lacabra & Pinilla, 2004; Gutiérrez, *et al.*, 2018).

Las comunidades ícticas son un componente importante de estos ecosistemas, pues gran parte del flujo energético proveniente de la producción primaria pasa a través de los peces hacia depredadores de orden superior (Lacabra & Pinilla, 2004; Hernández, 2009). Además, pueden servir de indicadoras de la degradación del hábitat, el estado ecológico y la productividad del ecosistema (Fischer, 2007; Daufresne, *et al.*, 2015; Poveda, *et al.*, 2018). Para una mejor comprensión de su papel es necesario conocer cómo varía su abundancia y distribución a nivel espacial y temporal, así como su relación con la funcionalidad y estabilidad de los ecosistemas (Chase, 2003; Loreau, *et al.*, 2001; López-Delgado, *et al.*, 2019).

La mayoría de los estudios sobre las comunidades ícticas en el departamento de Casanare se ha centrado en la elaboración de inventarios y en la estimación de su riqueza y diversidad en las sabanas inundables adyacentes a ríos como Cravo-Sur (Villa-Navarro, *et al.*, 2011), Pauto (Maldonado, *et al.*, 2013) y Casanare (Zamudio, *et al.*, 2017). Estas sabanas, no obstante, constituyen un complejo sistema de humedales (Lasso, *et al.*, 2014) sujeto a la conectividad lateral y, por lo tanto, se ha encontrado que sus comunidades ícticas se estructuran según los diferentes tipos de humedales (Villa-Navarro, *et al.*, 2015).

En este contexto se planteó la hipótesis de que los caños del sistema río-planicie de inundación albergaban una mayor diversidad de especies que los esteros del sistema periférico inundable debido a las características propias de cada tipo de humedal. Se propuso, entonces, determinar la estructura de los ensamblajes ícticos en los humedales, caños del sistema río-planicie de inundación y en los esteros del sistema periférico de las sabanas inundables del río Ariporo.

## Materiales y métodos

### Área de estudio

El complejo de humedales de los municipios de Paz de Ariporo y Hato Corozal en el departamento de Casanare cubre 20.766,53 ha (Osorio-Peláez, *et al.*, 2015) y se encuentra en las sabanas inundables del río Ariporo, caracterizadas por tener una geoforma cóncava pronunciada en tierras que soportan inundaciones prolongadas, con ríos divagantes y amplias llanuras de desborde (Sanabria-Ochoa, *et al.*, 2006). En estas sabanas se ubican dos grandes sistemas con diferentes tipos de humedales: a) el sistema río-planicie de inundación, que se caracteriza por la presencia de ríos y caños, y b) el sistema periférico inundable, conformado principalmente por esteros, cañadas y lagunas. Esta clasificación responde a criterios fisiográficos, geomorfológicos, altitudinales, hidrológicos y geoquímicos (Lasso, *et al.*, 2014).

### Muestreo

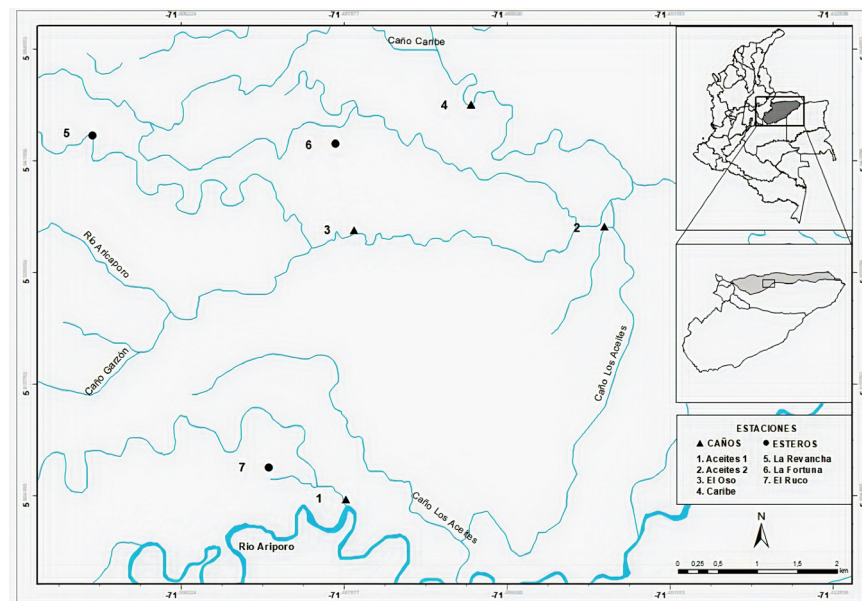
El muestreo se llevó a cabo durante el descenso de aguas, del 24 de noviembre al 3 de diciembre de 2014, y en aguas bajas, del 17 al 22 de febrero de 2015, y se abarcaron siete tipos de humedales: ríos, caños, cañadas, esteros, madre viejas, lagunas de inundación y

jagüeyes. Los peces se recolectaron en diez arrastres cubriendo tanto las orillas como la zona central de cada cuerpo de agua con redes de 10 m x 1.5 m y ojo de malla de 2 mm (Villa-Navarro, *et al.*, 2015).

Los ejemplares recolectados fueron anestesiados con eugenol y se fijaron en una solución de formol al 10 % para su determinación taxonómica; se ingresaron a la Colección de Zoología de la Universidad del Tolima, sección de ictiología (CZUT-IC) y a la Colección de Peces de Agua Dulce del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH-P) (Villa-Navarro, *et al.*, 2015). Las especies se revisaron con el listado de especies para Colombia (DoNascimento, *et al.*, 2017) y sus recientes actualizaciones (DoNascimento, *et al.*, 2020) (Tabla 1S, <https://www.raccefn.co/index.php/raccefn/article/view/1305/3097>).

**Análisis de los datos**

En los análisis estadísticos se tuvieron en cuenta solo dos tipos de humedales: caños, con cuatro estaciones, y esteros, con tres estaciones (Tabla 1, Figura 1), ya que los demás tipos no contaban con el número de estaciones suficiente para su comparación.



**Figura 1.** Estaciones de muestreo en los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo

**Tabla 1.** Estaciones de muestreo en los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo

Estación	Tipo humedal	Sigla	Tipología	Coordenadas	
				N	W
Aceites 1	Caño	C_CA1	Aguas blancas	5°54'13,6"	71°29'15,6"
Aceites 2	Caño	C_CA2	Aguas blancas	5°56'4,3"	71°27'30,8"
El Oso	Caño	C_O	Aguas blancas	5°56'2,7"	71°29'12,3"
Caribe	Caño	C_Ca	Aguas blancas	5°56'53,8"	71°28'24,6"
La Revancha	Estero	E_LR	Aguas blancas	5°56'41,1"	71°30'58,2"
La Fortuna	Estero	E_LF	Aguas claras	5°56'38"	71°29'19,8"
El Ruco	Estero	E_R	Aguas blancas	5°54'26,5"	71°29'46,7"

La abundancia relativa se calculó a partir del número de individuos de cada especie y su relación con el número total de registrados. Para determinar si existían diferencias significativas entre los tipos de humedales en cuanto a su abundancia y su relación espacial y temporal se hizo un análisis de varianza (ANOVA) no paramétrica (prueba U de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ) con el programa estadístico R, versión 3.2.5 (**R Development Core Team**, 2016).

La diversidad se calculó utilizando el número efectivo de especies, o números de Hill (**Hill**, 1973), que están dados por los ordenes  $q^0$ ,  $q^1$  y  $q^2$ , los cuales son equivalente a la riqueza de especies (S), exponencial de Shannon ( $eH'$ ) y el inverso de Simpson (1-D), respectivamente. (**Moreno, et al.**, 2011). Asimismo, se calcularon las curvas de rarefacción, interpolación y extrapolación para comparar y evaluar muestras de diferentes tamaños con base en la estimación de la cobertura y el tamaño de la muestra (**Chao, et al.**, 2014) utilizando el programa estadístico R, versión 3.2.5, y las librerías *vegan* e *iNEXT* (**R Development Core Team**, 2016).

La estructura del ensamblaje en los dos tipos de humedales se determinó con los modelos de serie geométrica, logarítmica y vara quebrada de MacArthur (**Ferreira & Petrere**, 2008; **Magurran**, 2004), los cuales evalúan la distribución de las abundancias de cada una de las especies en cada ensamblaje. No se empleó el modelo log normal debido a que requiere un gran número de datos (**Magurran**, 2004). Para establecer cuál de ellos explicaba mejor la distribución de los datos, se empleó la prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov (**Magurran**, 2004).

Para determinar si los ensamblajes ícticos se agrupaban según los tipos de humedales, se hizo un análisis de escalamiento no métrico multidimensional (ENMM) utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis. Asimismo, para establecer si había diferencias significativas en la composición de especies y sus abundancias, se hizo el análisis global de permutaciones y múltiple ANOVA (PERMANOVA) (**Anderson**, 2005) empleando la librería *vegan* del programa estadístico R, versión 3.2.5 (**R Development Core Team**, 2016).

Las especies indicadoras se determinaron con el método IndVal propuesto por **Dufrene & Legendre** (1997), el cual se basa en la abundancia de las especies en cada hábitat (fidelidad) y las veces que estas se encuentran en los diferentes hábitats evaluados (especificidad), a partir de lo cual se calcula el índice IndVal por especie para cada hábitat y se evalúa su significación estadística. Este índice permitió identificar especies como indicadoras ecológicas potenciales en los tipos de humedales evaluados (**McGeoch, et al.**, 2002). El análisis se hizo con el programa estadístico R, versión 3.2.5 y la librería *lavdsv* (**R Development Core Team**, 2016).

## Resultados

### *Abundancia y distribución*

El ANOVA de U de Mann-Whitney no evidenció diferencias significativas ( $p=0,5653$ ) a nivel temporal; sin embargo, durante la temporada de aguas bajas a nivel espacial se observaron diferencias estadísticamente significativas ( $p=0,05$ ) (**Tabla 2S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>).

En los caños el ensamblaje íctico estuvo representado por 70 especies distribuidas en 22 familias y cuatro órdenes, en tanto que en los esteros se hallaron 29 especies distribuidas en 10 familias y cuatro órdenes. Tanto en caños como en esteros los characiformes fueron los más abundantes (87,25 y 94,56 %, respectivamente), mientras que los siluriformes fueron el segundo orden más abundante en caños (10,96), aunque en esteros su abundancia fue menor al 1 %.

A nivel de familias, tanto en caños como en esteros, el orden Characidae tuvo la mayor representatividad (68,41 y 59,81 %, respectivamente), en tanto que el Gasteropelecidae (6,03 %) fue el segundo más abundante en caños y el Lebiasinidae (15,1 %) en esteros.

En cuanto a las especies, *Odontostilbe pulchra* (16,50 %) y *Odontostilbe splendida* (13,67 %) fueron las más abundantes en caños, y *Odontostilbe splendida* (30,50 %) y *Pirrhulina lugubris* (15,01 %) las dos más abundantes en esteros.

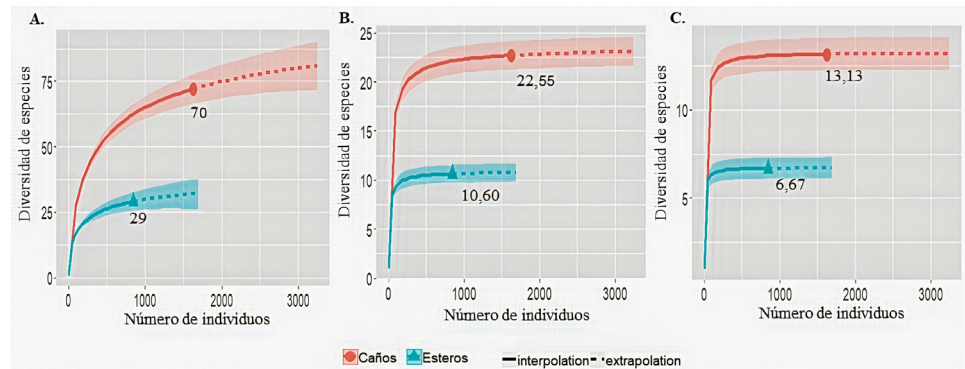
**Diversidad**

Las curvas de rarefacción, con una tendencia a la asíntota (Figura 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>), así como la cobertura de la muestra (0,99) (Figura 2S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>), indicaron que el muestreo fue representativo de las comunidades reales evaluadas en los dos tipos de humedales.

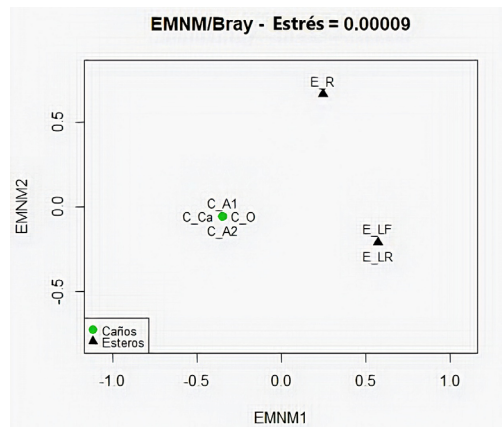
El mayor número efectivo de especies, así como su riqueza ( $q^0$ ) y su diversidad basada en las especies comunes ( $q^1$ ) y abundantes ( $q^2$ ), se registró en los caños (Figura 2). Los intervalos de confianza de las curvas de interpolación y extrapolación, al no estar solapadas, mostraron que había diferencias significativas, lo cual indicaría que los esteros albergan cerca de la mitad de la diversidad observada en los caños.

**Estructura y composición**

El análisis EMNM ( $stress=0,00009$ ) reveló la conformación de dos ensamblajes ícticos de acuerdo a los dos tipos de humedal (Figura 3), entre los cuales se evidenciaron diferencias significativas según el PERMANOVA ( $p=0,028$ ) (Tabla 3S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/3097>).



**Figura 2.** Diversidad de especies en los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo. A. Riqueza de especies ( $q^0$ ). B. Diversidad de orden  $q^1$ . C. Diversidad de orden  $q^2$



**Figura 3.** Escalamiento multidimensional no métrico (EMNM, estrés=0,00009) de la composición de las comunidades ícticas de los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo



**Tabla 2.** Especies indicadores (IndVal) de los humedales, caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo. Las especies con valores resaltados en negrilla (IndVal $\geq$ 0,6) se consideran indicadores. (\*): estadísticamente significativos (p<0,05)

Especies indicadoras	Caños	Esteros
<i>Aphyocharax pusillus</i>	<b>0,94*</b>	0,02
<i>Astyanax bimaculatus</i>	<b>1,00*</b>	0,00
<i>Corydoras habrosus</i>	<b>1,00*</b>	0,00
<i>Ctenobrycon spilurus</i>	<b>0,64</b>	0,36
<i>Gephyrocharax valencia</i>	<b>0,98*</b>	0,02
<i>Gymnocorymbus bondi</i>	0,00	<b>0,67</b>
<i>Gymnotus carapo</i>	0,01	<b>0,64</b>
<i>Hemigrammus micropterus</i>	0,00	<b>0,67</b>
<i>Hoplias malabaricus</i>	0,07	<b>0,73</b>
<i>Markiana geayi</i>	<b>0,75</b>	0,00
<i>Odontostilbe pulchra</i>	<b>0,74</b>	0,01
<i>Pyrrhulina lugubris</i>	0,03	<b>0,64</b>
<i>Roeboides dientonito</i>	<b>1,00*</b>	0,00
<i>Steindachnerina argétea</i>	<b>0,98</b>	0,01
<i>Steindachnerina pupula</i>	<b>0,75</b>	0,00
<i>Sturisoma tenuirostre</i>	<b>0,75</b>	0,00
<i>Thoracocharax stellatus</i>	<b>1,00*</b>	0,00
<i>Xenagoniates bondi</i>	<b>0,75</b>	0,00

Con el método IndVal fue posible identificar 13 especies indicadoras en los caños, de las cuales seis obtuvieron un alto índice IndVal, estadísticamente significativo para este tipo de humedal: *Aphyocharax alburnus*, *Astyanax bimaculatus*, *Corydoras habrosus*, *Gephyrocharax valencia*, *Roeboides dientonito* y *Thoracocharax stellatus* (Tabla 2). En contraste, los esteros no presentaron especies indicadoras asociadas significativamente a ellos, sin embargo, cinco especies mostraron altos valores en el índice IndVal (Tabla 2).

Los ensamblajes en caños y en esteros se ajustaron al modelo de serie logarítmica (D72=0,0704 y D29=0,0859; p>0,05) (Tabla 4S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1305/???>), modelo que explica más adecuadamente aquellas comunidades ricas en especies que se caracterizan por una elevada proporción de especies raras y pocas abundantes (Magurran, 2004).

## Discusión

Las sabanas inundables de la cuenca del río Orinoco presentan una hiperestacionalidad hidrométrica, con cuatro estaciones: aguas altas, descenso de aguas, aguas bajas y ascenso de aguas, lo que genera cambios graduales en la conectividad lateral de los humedales y en sus comunidades (Lasso, *et al.*, 2014; Osorio-Peláez & Lasso, 2015). Sin embargo, en las comunidades ícticas de los humedales analizados no se detectaron cambios a nivel temporal, lo cual puede ser un efecto del muestreo e indicar que las variaciones entre el descenso de aguas y las aguas bajas son leves y, por lo tanto, que las condiciones ambientales serían similares. Por el contrario, los cambios observados a nivel espacial estarían relacionados con el aislamiento temporal a que se ven sometidos los esteros en periodos de aguas bajas (Trujillo, *et al.*, 2014).

Asimismo, la mayor diversidad observada en los caños puede estar relacionada con su complejidad y heterogeneidad, lo que permitiría mayor empaquetamiento de especies y segregación de nicho (Tonn & Magnuson, 1982; Petry, *et al.*, 2003). Como estos humedales

se interconectan con otros cuerpos de agua (ríos, cañadas, esteros, lagunas, entre otros), optimizan condiciones como la disponibilidad de nutrientes y recursos en los distintos hábitats (Lasso, *et al.*, 2014; Villa-Navarro, *et al.*, 2015). La heterogeneidad espacial en los humedales también se ha considerado como uno de los principales promotores del mantenimiento de una alta riqueza y diversidad de especies, ya que permite la oferta de diferentes tipos de hábitat (Jackson, *et al.*, 2001; Arrington & Winemiller, 2006).

Es importante resaltar que los esteros pueden ser, además, efímeros e inestables, ya que dependen de las fluctuaciones hidrométricas, lo que condiciona su diversidad a la conectividad lateral con ecosistemas lóticos adyacentes (Lasso, *et al.*, 1999; Trujillo, *et al.*, 2014). Esta inestabilidad sugiere que sus especies deberían migrar o dispersarse durante la temporada de descenso de aguas para obtener recursos alimenticios y disponer de áreas de reproducción y refugio para evitar la depredación (Peres-Neto, 2004; Mercado, *et al.*, 2015; Villa-Navarro, *et al.*, 2015).

Ahora bien, la conformación de los ensamblajes observada en estos humedales puede estar asociada a las características intrínsecas de cada humedal: en los caños, a la disponibilidad de una mayor variedad de hábitats (remansos y rápidos), de diferentes tipos de sustratos (guijarro, arena, lodo, hojarasca y troncos) y de vegetación riparia densa y condiciones ambientales idóneas (temperatura y oxígeno disuelto) (Lasso, *et al.*, 2014; Villa-Navarro, *et al.*, 2015). La gran variedad de hábitats que ofrece este tipo de humedal explicaría el elevado número de especies indicadoras, como *Sturisoma tenuirostre* y *C. habrosus*, que se caracterizan por ser exclusivamente bentónicas (Delariva & Agostinho, 2001), así como *G. valencia*, *A. bimaculatus*, *T. stellatus* y *R. dientonito*, las cuales tienen la capacidad de explotar una alta variedad de hábitats (Winemiller, *et al.*, 2008).

A diferencia de los esteros, su ensamblaje podría estar determinado por su carácter léntico, con fondos lodosos, presencia de macrófitas flotantes y enraizadas y baja cobertura de la vegetación riparia, lo que favorece temperaturas más altas y condiciones de hipoxia (Trujillo, *et al.*, 2014; Villa-Navarro, *et al.*, 2015). Tales condiciones ambientales usualmente propician ensamblajes de poca diversidad íctica, dominados por especies neotónicas y oportunistas (*Gymnocorymbus bondi*, *P. lugubris*, *Steindachneri guentheri* y *Hoplias malabaricus*) (Prieto, 2000; Sarmiento, 2000; Sarmiento, *et al.*, 2014).

Estos resultados parecen coincidir con los de algunos estudios sobre las áreas inundables de los ríos tropicales en los que se ha reportado que la estructura de los ensamblajes ícticos puede verse influenciada por factores ambientales como la disponibilidad y la complejidad de los hábitats (Arrington & Winemiller, 2006; Carvalho & Tejerina-Garro, 2015; Montoya, *et al.*, 2019), la transparencia y profundidad (Tejerina-Garro, *et al.*, 1998) y el oxígeno disuelto (Petry, *et al.*, 2003).

Por otra parte, al estar sujetos a las variaciones hidrométricas generadas por los pulsos de inundación (Junk, *et al.*, 1989; Arrington, *et al.*, 2005), los humedales de las sabanas inundables pueden contener ensamblajes de especies predominantemente pioneras (Lowe-McConnell, 1999), las cuales se caracterizan por tener una alimentación facultativa, alta fecundidad y tasas de crecimiento poblacional rápido, tamaño corporal pequeño y capacidad de dispersarse luego de una perturbación (Winemiller & Rose, 1992; Echevarría & Gonzáles, 2017), y explicaría, por lo menos en parte, el predominio de unas pocas especies abundantes en los ensamblajes, tales como *O. splendida*, *O. pulcra* y *G. valencia* en caños, y *S. guentheri*, *O. splendida* y *P. lugubris* en esteros.

Nuestros resultados, además, podrían tener implicaciones importantes para la conservación de estos ecosistemas al evidenciar que la estructura del ensamblaje íctico de cada tipo de humedal difiere, y que su diversidad está sujeta tanto a la heterogeneidad ecosistémica como a la conectividad lateral de los distintos tipos de humedales, aspectos claves para la formulación de estrategias de conservación.

## Conclusión

La variación espacial de estas comunidades parece obedecer a las características de los dos sistemas de inundación de las sabanas inundables: los caños del sistema río-planicie

de inundación, con un ensamblaje más complejo conformado por especies que necesitan condiciones y hábitats muy diversos, lo cual sugiere una segregación de especies debida a la heterogeneidad ambiental, y los esteros del sistema periférico inundable que albergan ensamblajes menos estructurados dominados por aquellas especies capaces de establecerse en ambientes inestables y con recursos limitados.

## Agradecimientos

Al Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y a la Universidad del Tolima, que financiaron la logística de los muestreos y la recolección del material biológico. A la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima por el préstamo del material biológico.

## Información suplementaria

**Tabla 1S.** Lista de especies ícticas por periodo de muestreo (Descenso de aguas y aguas bajas) en los humedales caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo. Ver tabla 1S en <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1305/3097>

**Tabla 2S.** Resultados del ANOVA de U de Mann-Whitney, tanto a nivel temporal como espacial. Los valores con asterisco (\*) fueron estadísticamente significativos. Ver tabla 2S en <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1305/3097>

**Figura 1S.** Curva de rarefacción en los humedales caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo. Ver figura 1S en <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1305/3097>

**Figura 2S.** Curva de la cobertura del muestreo con respecto al tamaño de la muestra (número de individuos) de los humedales caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo. Ver figura 1S en <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1305/3097>

**Tabla 3S.** Análisis de Permutaciones y Múltiple ANOVA, GL: Grados de Libertad; SC: Suma de Cuadrado; R2: valor R cuadrado; F: Factor estadístico de prueba y valor-p: prueba de significancia. Ver tabla 3S en <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1305/3097>

**Tabla 4S.** Ajuste de modelos de Distribución-Abundancia de los humedales caños y esteros de la sabana inundable del río Ariporo. Ver tabla 4S en <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1305/3097>

## Contribución de los autores

Se utilizaron datos que hicieron parte del proyecto del grado para la obtención del título de biólogo de JSO y DBG. El proyecto fue dirigido por FAVN. JSO: revisión de los especímenes de la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima, sección de ictiología (GZUT-IC), análisis de datos y redacción del manuscrito. DBG: revisión de los especímenes de la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima, sección de ictiología (GZUT-IC), y ajustes de redacción del manuscrito. FAVN: ajustes estadísticos y redacción del manuscrito.

## Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

## Referencias

- Anderson, M. J.** (2005). Permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, Auckland. **26:** 32-46.
- Arrington, D. A., Winemiller, K. O., Layman, C. A.** (2005). Community assembly at the patch scale in a species rich tropical river. *Oecologia*. **144** (1): 157-167. Doi: 10.1007/s00442-005-0014-7
- Bozelli, R. L., Thomaz, S. M., Padial, A. A., Lopes, P. M., Bini, L. M.** (2015). Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. *Hydrobiologia*. **753** (1): 233-241. Doi: 10.1007/s10750-015-2209-1



- Carvalho, R. A. & Tejerina-Garro, F. L.** (2015). Environmental and spatial processes: what controls the functional structure of fish assemblages in tropical rivers and headwater streams? *Ecology of Freshwater Fish.* **24** (2): 317-328. Doi: 10.1111/eff.12152
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., Ellison, A. M.** (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs.* **84** (1): 45-67. Doi: 10.1890/13-0133.1
- Chase, J. M.** (2003). Community assembly: when should history matter? *Oecologia.* **136** (4): 489-498. Doi: 10.1007/s00442-003-1311-7
- Daufresne, M., Veslot, J., Capra, H., Carrel, G., Poirel, A., Olivier, J. M., Lamouroux, N.** (2015). Fish community dynamics (1985–2010) in multiple reaches of a large river subjected to flow restoration and other environmental changes. *Freshwater Biology.* **60** (6): 1176-1191. Doi: 10.1111/fwb.12546
- Delariva, R. L. & Agostinho, A. A.** (2001). Relationship between morphology and diets of six neotropical loricariids. *Journal of Fish Biology.* **58** (3): 832-847. Doi: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb00534.x
- DoNascimento, C., Herrera Collazos, E. E., Maldonado-Ocampo, J. A.** (2020). Lista de especies de peces de agua dulce de Colombia / Checklist of the freshwater fishes of Colombia. v. 2.11. Asociación Colombiana de Ictiólogos. Dataset/Checklist. Doi: 10.15472/numrso
- DoNascimento, C., Herrera-Collazos, E. E., Herrera-R, G. A., Ortega-Lara, A., Villa-Navarro, F. A., Oviedo, J. S. U., Maldonado-Ocampo, J. A.** (2017). Checklist of the freshwater fishes of Colombia: a Darwin Core alternative to the updating problem. *ZooKeys.* **¿Vol?** (708): 25.
- Dufrene, M. & Legendre, P.** (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs.* **67** (3): 345-366. Doi: 10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAIST]2.0.CO;2
- Echevarría, G. & González, N.** (2017). Fish trait diversity in littorals of two floodplain lakes of the highly biodiverse Caura River, Venezuela. *Ecology of Freshwater Fish.* **27** (1): 158-169. Doi: 10.1111/eff.12333
- Ferreira, F. C. & Petreire, Jr. M.** (2008). Comments about some species abundance patterns: classic, neutral, and niche partitioning models. *Brazilian Journal of Biology.* **68** (4): 1003-1012. Doi: 10.1590/S1519-69842008000500008
- Fischer, J. R.** (2007). Structural Organization of Great Plains Stream Fish Assemblages: Implications for Sampling and Conservation (Doctoral dissertation, Kansas State University).
- Gutiérrez C, Á., Ortega, J. C. G., Agostinho, A. A.** (2018). Fish beta diversity responses to environmental heterogeneity and flood pulses are different according to reproductive guild. *Neotropical Ichthyology.* **16** (4): e180022[1-10]. Doi: 10.1590/1982-0224-20180022
- Hernández, M.A.** (2009). Descripción de las comunidades ícticas en ecosistemas acuáticos naturales y emergentes en las sabanas inundables de Orocué (Casanare – Colombia) durante el descenso de los niveles del agua. Tesis de Grado, Universidad Javeriana. <http://hdl.handle.net/10554/8570>
- Hill, M. O.** (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology.* **54** (2): 427-432. Doi: 10.2307/1934352
- Junk, W. J., Bayley, P. B., Sparks, R. E.** (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences.* **106** (1): 110-127.
- Lacambra, C. & Pinilla-Arango, G.** (2004). Caracterización general de la ictiofauna en el área de influencia del complejo Caño Limón, Arauca. Estudios de fauna silvestre en ecosistemas acuáticos en la Orinoquia colombiana. Fundación Omacha/IIRBAVH/GTZ/Pontificia Univ. Javeriana-IDEADE/DET. Santa Fe de Bogotá DC (Colombia), Serie Investigación. **6** (403): 265-301.
- Lasso, C. A., Gutiérrez, F. D. P., & Morales, B.** (2014). Humedales interiores de Colombia: identificación, caracterización y establecimiento de límites según criterios biológicos y ecológicos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. Colombia, 248 pp. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/9280>
- Lasso, C. A., Rial, A., Antelo, R., Colonnello, G., & Machado-Allison, A.** (2014). Humedales de la Orinoquia - Caños. En C. A. Lasso, A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison, y F. Trujillo (Eds.), XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia-Venezuela). Bogotá D- C, Colombia: Serie editorial recursos hidrobiológicos y pesqueros continentales de Colombia. 148-150 pp. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/9280>
- Lewis Jr, W. M., Hamilton, S. K., Lasi, M. A., Rodriguez, M., & Saunders III, J. F.** (2000). Ecological determinism on the Orinoco floodplan. *Bioscience.* **50** (8): 681. Doi: 10.1641/0006-3568(2000)050[0681:EDOTOF]2.0.CO;2

- López-Delgado, E. O., Winemiller, K. O., & Villa-Navarro, F. A.** (2020). Local environmental factors influence beta-diversity patterns of tropical fish assemblages more than spatial factors. *Ecology*. **101** (2): e02940. Doi: 10.1002/ecy.2940
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D. A.** (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*. **294** (5543): 804-808.
- Lowe-McConnell, R. H.** (1999). Estudios ecológicos de comunidades de peixes tropicais. In *Estudios ecológicos de comunidades de peixes tropicais* (pp. 534-534). São Paulo: EDUSP
- Magurran, A. E.** (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwells. 18-70 pp. Oxford, Blackwell publishing.
- Maldonado-Ocampo, J. A., Urbano-Bonilla, A., Preciado, J. V., & Bogotá-Gregory, J. D.** (2013). Peces de la cuenca del río Pauto, Orinoquia colombiana. *Biota Colombiana*. **14** (2): 114-137. <http://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/286>
- McGeoch, M. A.; van Rensburg, B. J., & Botes, A.** (2002). The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology*. **39** (4): 661-672. Doi: 10.1046/j.1365-2664.2002.00743.x
- Mercado, O., Batista-Morales, M. F., Mora, P., Osorio-Peláez, C., Lasso, C. A.** (2015). Tipificación de los humedales paso 2. En C. Osorio-Peláez y F. Trujillo (Eds.), XIII. Aplicación de criterios bioecológicos para la identificación, caracterización y establecimiento de límites funcionales en humedales de las sabanas inundables de la Orinoquia (pp. 85-132). Bogotá D.C., Colombia: Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). <http://hdl.handle.net/20.500.11761/9301>
- Montoya-Ospina, D. C., López-Delgado, E. O., Hevia, V., Villa-Navarro, F. A.** (2020). Effects of habitat structural complexity on diversity patterns of neotropical fish assemblages in the Bita River Basin, Colombia. *Limnologia*. **80**: 125743. Doi: 10.1016/j.limno.2019.125743
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., Pavón, N. P.** (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista mexicana de biodiversidad*. **82** (4): 1249-1261. [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1870-34532011000400019&lng=es&tlng=es](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1870-34532011000400019&lng=es&tlng=es)
- Osorio-Peláez & C. A. Lasso.** (2015). Las sabanas inundables de la Orinoquia. Pp. 35-50. En: Osorio-Peláez, C., C. A. Lasso y F. Trujillo (Editores). 2015. XIII. Aplicación de criterios bioecológicos para la identificación, caracterización y establecimiento de límites funcionales en humedales de las sabanas inundables de la Orinoquia. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C. Colombia. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/9301>
- Pennington, T.; Lewis, P., Ratter, J.** (2006). An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. *Neotropical savannas and seasonally dry forests. Systematics Association special*. **69**: 1-29.
- Peres-Neto, P. R.** (2004). Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia*. **140** (2): 352-360. Doi: 10.1007/s00442-004-1578-3
- Petry, P., Bayley, P. B., Markle, D. F.** (2003). Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology*. **63** (3): 547-579. Doi: 10.1046/j.1095-8649.2003.00169.x
- Poveda, J. L., López-Delgado, E. O., Villa-Navarro, F. A.** (2018). Efecto de la cobertura vegetal de ribera en las comunidades ícticas en el bosque húmedo premontano y muy húmedo premontano del Alto Magdalena, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. **42** (163): 216-226. Doi: 10.18257/raccefyn.623
- Prieto, E. F.** (2000). Estudio ictiológico de un caño de aguas negras de la Amazonia colombiana. Tesis de pregrado. Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/7054>
- R Development Core Team.** (2016). R: a language and environment for statistical computing. R Development Core Team, Vienna. <http://r.meteo.uni.wroc.pl/web/packages/dplR/vignettes/intro-dplR.pdf>
- Rosales, A., Suárez, C. F., Lasso, C. A.** (2010). Descripción del medio natural de la cuenca del Orinoco. In C. A. Lasso, J. S. Usma, F. Trujillo, y A. Rial (Eds.). *Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación*

- y uso sostenible de la biodiversidad. (pp. 51–73). Bogotá, DC: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquía, Universidad Nacional de Colombia Orinoquía y Fondo FEN, Bogotá D. C., Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/9677>
- Sanabria-Ochoa, A. I.; Victoria-Daza, P., Beltrán, I. C.** (2006). Aspectos geográficos de la Orinoquía. In G. Galvis, J. Mojica, F. Provenzano, C. A. Lasso, D. Taphorn, R. Royero, y P. Sánchez (Eds.). *Peces de la Orinoquía colombiana con énfasis en especies de interés ornamental*. (pp. 17–32). Bogotá, DC: Instituto Colombiano de Desarrollo Rural (INCODER) y Universidad Nacional de Colombia.
- Sarmiento J., Bigorne R., Carvajal-Vallejos F. M., Maldonado M., Leciak E., Oberdorff T.** (Eds.). (2014). *Peces de Bolivia/Bolivian fishes*. Bolivia: Plural editores. 211 pp.
- Sarmiento, J.** (2000). Observaciones preliminares sobre la composición y distribución de la ictiofauna de la Estación Biológica del Beni, Bolivia. En O., Herrera-MacBryde, F., Dallmeier, B., MacBryde, J., Comiskey y C. Miranda (Eds). *Biodiversidad, conservación y manejo en la región de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia* (pp. 129-150.). Washington D.C., USA: SI/MAB Series, (4).
- Tejerina-Garro, F. L., Fortin, R., Rodríguez, M. A.** (1998). Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia River, Amazon Basin. *Environmental Biology of Fishes*. **51** (4): 399-410. Doi: 10.1023/A:1007401714671
- Tonn, W. M. & Magnuson, J. J.** (1982). Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. *Ecology*. **63** (4): 1149-1166. Doi: 10.2307/1937251
- Trujillo, F., Caro-Caro, C., Lasso, C. A., Usma, J. S.** (2014). Humedales de la Orinoquía-Esteros. En C. A. Lasso, A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison, y Trujillo (Eds.). *XI. Humedales de la Orinoquía (Colombia-Venezuela)*. Serie editorial recursos hidrobiológicos y pesqueros continentales de Colombia (pp. 163–166). Bogotá, D.C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/31361>
- Villa-Navarro, F. A., Roa, M., Albornoz, G., Montoya, D.** (2015). PECES. In C. Osorio-Peláez, C. A. Lasso, y F. Trujillo (Eds.). *XIII. Aplicación de criterios bioecológicos para la identificación, caracterización y establecimiento de límites funcionales en humedales de las sabanas inundables de la Orinoquía* (pp. 227–249). Bogotá, DC: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/9301>
- Villa-Navarro, F.A., Urbano-Bonilla, A., Ortega-Lara, A., Taphorn, D. C., Usma-Oviedo, J. S.** (2011). Peces del Casanare. En J. S. Usma y F. Trujillo (Eds.). *Biodiversidad del Casanare: Ecosistemas estratégicos del departamento* (pp. 120-137). Bogotá, D.C., Colombia: Gobernación del Casanare – WWF Colombia.
- Winemiller, K. O., Agostinho, A. A., Caramaschi, É. P.** (2008). Fish ecology in tropical streams. En D. Dudgeon (Ed). *Tropical stream ecology* (pp. 107-III). Academic Press. Hong Kong.
- Winemiller, K. O. & Rose, K. A.** (1992). Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and aquatic sciences*. **49** (10): 2196-2218. Doi: 10.1139/f92-242
- Zamudio, J., Urbano-Bonilla, A., Preciado-Silva, V., Rodríguez-Cubillos, D., Herrera-Collazos, E. E.** (2017). Ichthyofauna of piedmont and savannah environments in the Casanare River drainage, Orinoco Basin, Colombia. *Biota colombiana*. **18** (2): 199-211. <https://doi.org/10.21068/c2017.v18n02a13>