

ANÁLISIS DE LAS RELACIONES TRÓFICAS EN UN LAGO DE INUNDACIÓN DE LA AMAZONIA COLOMBIANA

TROPHIC RELATIONS ANALISYS IN A FLOOD PLAIN LAKE IN THE COLOMBIAN AMAZON

ANDRAMUNIO-ACERO, CLAUDIA ¹, Lic. Biología.; CARABALLO, PEDRO ^{2*}, Dr.

¹ Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia, Maestría en Estudios Amazónicos, Colombia. ² Universidad de Sucre. Grupo de Biodiversidad Tropical, Colombia.

*Correspondencia: caraballo7@yahoo.com

Recibido: 01-03-2012; Aceptado: 27-04-2012.

Resumen

Para determinar las relaciones tróficas en un lago de inundación, se estudió el sistema lagunar de Yahuaraca (Amazonas colombiano), dos kilómetros al Oeste de la ciudad de Leticia. Este sistema presenta las características de un plano inundable. Durante el período hidrológico de aguas bajas se desarrolló un muestreo intensivo de todos los compartimentos ecológicos del sistema que incluyen: región litoral, bentónica, pelágica, vegetación ribereña y aves, para construir, complementando la información de campo con información secundaria, la red trófica del sistema. Fueron encontrados 77 táxones que de acuerdo con sus hábitos alimenticios fueron agrupados en 22 trofoespecies, correspondientes a cuatro niveles tróficos. Dentro de las características topológicas de la red se establecieron 40 conexiones, un valor de conectancia de 0.082, dos relaciones de omnivoría, dos casos de canibalismo, una proporción de 23% de trofoespecies basales, dentro de las cuales se incluye el detrito por analogía funcional con los productores; 59% de trofoespecies intermedias definidas como especies que tienen presa y depredador en el sistema; y finalmente 18% de trofoespecies tope, que no tienen depredador identificado en el sistema y que están representadas por aves y algunos macroinvertebrados carnívoros. La red trófica construida, permite visualizar relaciones energéticas entre el cuerpo de agua y el sistema circundante, al tiempo que permite sugerir hipótesis sobre las vías tróficas que sostienen la producción pesquera del sistema Yahuaraca, resaltando la importancia de la vía detritívora que, con pocos niveles tróficos es altamente eficiente en el flujo de energía en lagos de inundación tropicales.

Palabras claves: Red trófica, trofoespecies, plano de inundable.

Abstract

To determine the trophic relationships in a floodplain lake, we studied the Lake Yahuaraca (Colombian Amazon), two kilometers west of the city of Leticia, which has the characteristics of a floodplain. During the period of low water hydrological developed an intensive survey of all the environmental compartments of the system include: coastal, benthic, and pelagic regions, riparian vegetation and birds. With this data, complementing with literature information, we construct the food web of the system. Seventy seven taxa were found according to his eating habits and were grouped in twenty two trophospecies, corresponding to four trophic levels. Within the topological characteristics of the network we established forty links, a value of 0.082 connectance, two relationships of omnivory, two cases of cannibalism. A proportion of 23% of basal trophospecies, within which the detritus is included by functional analogy with producers; 59% of intermediate trophospecies defined as species that are prey and predator in the system, and finally; 18% of top trophospecies, with no predator identified in the system, and are represented by carnivorous birds and some macroinvertebrates. The food web constructed permit to visualize energy relations between the body of water and the surrounding system, while allowing hypotheses about trophic pathways that sustain fish production in the lake Yahuaraca, highlighting the importance of detritivore path, with few levels has highly efficient trophic flow in lakes of tropical flood.

Key words: Food web, trophospecies, floodplain.

Introducción

Básicamente una cadena trófica es la representación gráfica de la transferencia de energía a través de una serie de organismos y una red trófica es la representación gráfica de las interrelaciones existentes entre esas cadenas tróficas (WETZEL, 2001). Un poco más amplio es el concepto introducido por DE RUITER *et al.* (2005), según quienes una red trófica es el mapa de las interrelaciones entre la estructura de una comunidad ecológica, su estabilidad y los procesos que ocurren dentro de un ecosistema. Se trata de la forma más elemental y efectiva de visualizar una comunidad ya que las interacciones alimenticias permiten mapear el flujo de materiales y nutrientes, identificando las relaciones tróficas importantes a fin de definir una estructura que pueda ser comparada con otros ecosistemas (JEPSEN y WINEMILLER, 2002). Esta estrategia es positiva porque evidencia relaciones básicas como la herbivoría y la depredación, pero también negativo porque trivializa (como consecuencia de agrupar organismos diferentes) relaciones complejas, que pueden asumirse como estáticas cuando en la realidad son profundamente dinámicas (CARABALLO, 2009). De cualquier forma, independiente de la complejidad de los sistemas, existen patrones generales en la

abundancia, biomasa y productividad de diferentes categorías de organismos y en la eficiencia con la que se mueven materiales y energía entre esos grupos (HAIRSTON y HAIRSTON, 1997).

Desde el punto de vista de su estructura o topología, las redes tróficas están constituidas por nodos, eslabones y niveles tróficos. Los nodos son la representación de las especies o trofoespecies presentes, siendo estas últimas un agregado de especies que comparten depredador y/o presa en una red trófica. La suma de los nodos, equivale a la riqueza de especies componentes (S). Es claro, como señalan GIACOMINI y PETRERE (2010) que la riqueza de una red trófica no es función sólo de la riqueza biológica de una comunidad, sino del nivel de resolución adoptado para la definición de las trofoespecies. Los eslabones representan las relaciones entre nodos y cuando son direccionales, el sentido de la flecha siempre señala el sentido del flujo de energía. Por último están los niveles tróficos, que son grupos de especies o trofoespecies de una comunidad que ocupan un lugar equivalente en la red trófica, siendo los productores, consumidores y descomponedores, los niveles básicos.

La posición trófica es una variable continua que cuantifica el número de pasos o transferencias tróficas, es decir, determina cuantas veces la biomasa consumida por un organismo es procesada metabólicamente dentro de la cadena alimenticia (SANTOS, 2010). El nivel trófico indica la transformación en energía química de la dieta de un consumidor en biomasa a lo largo de la cadena, energía que está siendo transferida inicialmente de los productores primarios a los consumidores primarios, de los consumidores primarios a los consumidores secundarios, de los consumidores secundarios a los consumidores terciarios y así sucesivamente, en donde normalmente son considerados un máximo de cuatro niveles tróficos en un ecosistema (GIACOMINI y PETRERE, 2010).

El análisis de las redes tróficas permite obtener información de la estructura de los ecosistemas en tres diferentes niveles: individual, intermedio y de grupo. A nivel individual las medidas pueden describir la posición de una especie dentro de la red, así como su potencial efecto sobre otras especies de la misma (RAMÍREZ *et al.*, 2010). En este caso uno de los indicadores más importantes es el grado de centralidad el cual se refiere al número de contactos directos que tiene una especie en la red, y se dividen en grados de entrada y grados de salida que dependen de la dirección del flujo. Los grados de salida son la suma de relaciones que una especie dice tener con las demás especies que conforman la red, es decir cuántas especies o grupos se la comen. Los grados de entrada son la suma de

relaciones referidas hacia una especie por otras, en otras palabras cuántas especies de la red la consumen.

También es importante para establecer el grado de cohesión de la red calcular la conectancia, medida que toma en cuenta el número de interacciones reales dividido por el total de interacciones posibles. Se puede considerar la conectancia interactiva ($C=2L/S(S-1)$), que excluye el canibalismo y los ciclos tróficos cerrados, y la conectancia direccional ($C=L/S^2$), en la que se consideran todas las posibles conexiones. Los valores de conectancia oscilan entre 0,03 y 0,3 con valores medios entre 0,1 y 0,15 (DUNNE y WILLIAMS 2009), siendo que estos valores en oportunidades pueden ser expresados en términos de porcentaje.

Según COHEN (1989) para las redes tróficas basadas en energía solar directa, es decir con productores primarios como especies base, los detritos y sedimentos no son considerados como especies tróficas y no afectan a la conectancia del sistema; por otra parte PIMM *et al.* (1991) propusieron que en otros sistemas es necesario considerar los detritos y sedimentos como trofoespecies (no en un sentido trófico estricto sino en un sentido energético), pues las propiedades del sistema cambian y la conectancia aumenta. En ese sentido, los organismos detritívoros son, desde un punto de vista topológico en la red, consumidores primarios.

Otra de las características importantes en el análisis de las redes tróficas es el número de compartimentalizaciones presentes, definidas por PIMM *et al.* (1991) como agregaciones o pares de especies biológicas que tienen el mismo conjunto de depredadores y presas. La agregación de redes usando criterios tróficos afecta levemente las propiedades de las redes, mientras que la agregación progresiva por afinidades taxonómicas las afecta de forma más rápida. Según autores como MONTROYA *et al.* (2001), estas actúan como redes ocasionales que funcionan como un sistema aislado dentro de la red global, definidas como “pequeños mundos” en donde más compleja sea la red trófica más compartimentalizada se encuentra y reduce el porcentaje de conectancia.

Aunque las descripciones de las redes tróficas son muy criticadas por ser incompletas en la medida que no incluyen todas las especies ni todas las relaciones tróficas existentes (DE RUITER *et al.*, 2005), de todos modos se destacan por ser una estrategia que permite presentar una visión inicial del sistema, de la misma forma que una curva de acumulación de especies que precisa ser ajustada con el tiempo (CARABALLO, 2010).

Dentro del análisis de redes tróficas hay que considerar también las cuestiones referidas al espacio y tiempo, las cuales representan uno de los factores principales para los estudios de este tipo, ya que el espacio limita la estructura de una red y la forma en que las diferentes especies pueden construir sus relaciones dentro de ella, por ejemplo, la capacidad del aparato locomotor de los organismos, la topología del hábitat y la distribución de los recursos influyen en todos los posibles conjuntos de relaciones (RAMIREZ *et al.*, 2010).

Las limitaciones temporales también surgen porque las redes reflejan el estado de las relaciones de un grupo en un punto en el tiempo. Si los datos fueran recogidos durante un período de tiempo largo no todas las relaciones representadas pueden haber existido en el mismo periodo de tiempo, ni tampoco podrían tener a todos los individuos juntos de forma simultánea (CARABALLO, 2009); ambos factores deben ser entendidos cuando se utilizan e interpretan en este tipo de estudios, con el fin de que dichas investigaciones no incurran en los errores de estudios anteriores debido a la “calidad” de los datos (LAWTON, 1989).

Para el caso de los sistemas acuáticos de la región amazónica, el mayor cambio ambiental que sufren es generado por las grandes fluctuaciones en el nivel del agua, produciendo extensas áreas de transición entre el sistema acuático y el sistema terrestre (ATTZ), provocando constantes cambios en las condiciones ecológicas e influenciando el balance de los nutrientes, las cadenas tróficas y los ciclos de energía (JUNK *et al.*, 1989). Por esta razón es de suma importancia que las investigaciones que analicen las interacciones alimenticias presentes en un ecosistema tengan en cuenta el tiempo y el espacio como unos de los factores determinantes en la construcción e interpretación de estas estimaciones tróficas.

El presente trabajo tuvo por objetivo la elaboración de una red trófica en el sistema lagunar de Yahuaraca ubicado sobre el plano de inundación del río Amazonas en la ciudad de Leticia (Amazonas colombiano), el cual tiene una dinámica controlada de acuerdo con el régimen hidrológico y que presenta todas las características inherentes a un sistema de áreas inundables, como también tiene un papel de extrema importancia en la actividad pesquera local. La información primaria para este trabajo fue colectada en campo y analizada por el grupo de trabajo del Curso de Redes Tróficas ofrecido por la Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia en el mes de septiembre de 2010.

Materiales y métodos

Área de estudio: en la cuenca amazónica, el patrón estacional dominante es la fluctuación pronunciada y previsible del nivel de agua de sus ríos, los cuales reflejan diferencias marcadas en la distribución estacional de precipitación a lo largo de la cuenca, resultando en períodos definidos de aguas altas y aguas bajas en cada año (JUNK, 1997). Esta fuerza motriz cambia constantemente el paisaje aluvial de los sistemas hídricos porque en el caso del río Amazonas a la altura de Leticia, los severos cambios del nivel en un ciclo anual pueden llegar a los 11 metros en la vertical y porque el río tiene la capacidad de modelar sus valles aportando nutrientes y erosionando sus riberas (RANGEL y LUENGAS, 1997).

Uno de los sistemas lagunares que presentan este patrón hidrológico para la Amazonia colombiana es Yahuaraca en donde se realizó la presente investigación. Los cuatro principales lagos se encuentran ubicados entre 4° 11' 21" S y 69° 57' 31" W y 4°15'56,2" S y 69°58'8,6" W a una altitud de 82 msnm y a dos kilómetros al oeste de la ciudad de Leticia, capital del Departamento del Amazonas (Colombia).

El conjunto de lagos de Yahuaraca es un sistema interconectado por canales naturales y sus características limnológicas dependen del grado de conexión con el río Amazonas. Sus principales lagos y los que han sido más estudiados son Lago Largo (lago 1), Taricaya (2), Boa Anaconda (3) y Pozo Hondo 1 (4), en donde se realizaron los muestreos para el momento hidrológico de aguas bajas del mes de septiembre de 2010 (Fig. 1).

Métodos de campo y laboratorio: fueron seleccionados varios puntos de muestreo a lo largo del sistema de lagos de Yahuaraca (Fig. 1). Para el zooplancton se realizaron arrastres con mallas de 60 µm, conservados en botellas Schott de capacidad de 1 litro y refrigeradas hasta el laboratorio. Posteriormente las muestras fueron conservadas con formol al 4% en proporción 1:1, observadas con estereoscopio Olympus SZ40 e identificadas hasta el máximo nivel taxonómico.

Una de las formas para establecer la estructura trófica de un ecosistema es organizando los organismos encontrados en función de estrategias tróficas más generales, clasificación que generalmente está basada no solo en la observación directa de las muestras, sino también en datos bibliográficos y experiencia propia de los investigadores en cada zona de estudio (MUÑOZ *et al.*, 2009).



Figura 1. Zona de estudio. Sistema de lagos de Yahuaraca con indicación de convenciones según los grupos muestreados. Fuente Google Earth 2011.

El fitoplancton fue colectado usando el agua que pasaba a través de la red de zooplancton en frascos plásticos de 250 mL y conservados con solución de transeau en proporción 1:1. En laboratorio las muestras fueron observadas con microscopio Olympus CX31 e identificadas taxonómicamente a grandes grupos.

Los macrófitos fueron identificados en campo según experiencia de los investigadores y colectados ejemplares de los más representativos los cuales fueron guardados en bolsas Ziploc® para obtener los macroinvertebrados asociados. En laboratorio las raíces de los macrófitos fueron lavadas sobre tamices de 30 y 70 micrómetros para obtener los macroinvertebrados, que posteriormente fueron conservados en alcohol al 90% e identificados a nivel de Orden.

Las muestras de bentos se tomaron con una draga Eckman de 2 litros de capacidad y fueron guardadas en bolsas Ziploc® hasta el laboratorio. Posteriormente las muestras fueron lavadas sobre tamices de 30 y 70

micrómetros; sin embargo no se encontró ningún organismo, razón por la cual no hay datos de este componente en el estudio.

Para el muestreo de peces se realizaron tres colectas usando una atarraya con ojo de malla de 0,5 cm intentando así capturar especies detritívoras, omnívoras, herbívoras y carnívoras. Cada individuo colectado fue sacrificado y en laboratorio se realizaron disecciones para extraer el aparato digestivo y observación de branquias para poder determinar el hábito alimenticio. La identificación de los organismos se realizó hasta el mínimo nivel taxonómico con la ayuda de claves y participación de expertos en ictiofauna amazónica.

Los avistamientos de aves se desarrollaron con observaciones directas en campo y registro fotográfico confrontados en laboratorio con información bibliográfica para identificar los individuos.

Para establecer la estructura trófica simultáneamente a la identificación de los organismos se establecieron por medio de consulta bibliográfica los hábitos alimenticios logrando establecer categorías y niveles tróficos para la construcción de la red.

Resultados

Con base en el hábito alimenticio, se establecieron once categorías tróficas distribuidas en 22 trofoespecies: productores, herbívoros, filtradores, raspadores, granívoros, insectívoros, piscívoros, carnívoros, omnívoros, detritívoros y parásitos. Estos hábitos alimenticios se agruparon en cinco niveles tróficos: productores (fitoplancton, perifiton, macrófitos y vegetación de Várzea), detritívoros (consumidores de materia orgánica, hongos y bacterias), herbívoros (consumidores primarios), omnívoros y carnívoros (consumidores terminales).

Finalmente se establecieron cuatro niveles tróficos: productores (fitoplancton, macrófitas, vegetación riparia y detritos), consumidores de primer orden (organismos herbívoros del zooplancton, macroinvertebrados y peces), consumidores de segundo orden (macroinvertebrados, insectos, peces y aves) y consumidores de tercer orden (peces y aves) con los cuales se construyó la red trófica del sistema lagunar de Yahuaraca para un período de aguas bajas (Fig. 2).

En el grupo del fitoplancton se identificaron organismos pertenecientes a cuatro Clases: Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Euglenophyceae y Zygnemaphyceae; cuatro especies de macrófitas agrupadas como flotantes y enraizadas; tres

especies de cladóceros y tres de rotíferos dentro del zooplancton; ocho familias de insectos; 16 especies de peces y siete especies de aves (Tabla 1). Los táxones reportados para los grupos productores del perifiton y vegetación de várzea se basan completamente en revisión bibliográfica.

Tabla 1. Listado de organismos con el hábito alimenticio encontrados en el sistema lagunar de Yahuaraca para el periodo de aguas bajas.

Grupo	Hábito alimenticio	Taxones	Referencia bibliográfica
Fitoplancton	Organismos productores	Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Euglenophyceae, Zygnemaphyceae	Gomez, 2008; Alba, 2010.
Perifiton	Organismos productores	Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Chrysophyceae, Cyanophyceae, Euglenophyceae, Zygnemaphyceae	Ordoñez, 2002; Andramunio-Acero <i>et al.</i> 2008; Andramunio-Acero y Duque, 2011 (en prep).
Macrófitos	MA1 Macrófitos flotantes	<i>Eichornia crasipes</i> , <i>Eichornia</i> sp.	Ardila, 2009
	MA2 Macrófitos enraizados	<i>Paspalum repens</i> , <i>Ludwigia helminorrhiza</i>	
Vegetación de Várzea	Organismos productores	Fabaceae, Rubiaceae, Moraceae, Polygonaceae, Euphorbiaceae, Annonaceae, Sapotaceae, Violaceae, Myrtaceae, Myristicaceae, Lecythidaceae, Lauraceae, Cecropiaceae, Bombacaceae, Apocynaceae	Gil, 2005
Zooplancton	Z1 (herbívoro)	Cladóceros: <i>Diaphanosoma</i> sp. <i>Moina</i> sp. <i>Bosminopsis deitersi</i> . Rotíferos: <i>Lecane</i> sp. <i>Brachionus</i> sp. <i>Lepadella</i> sp.	Elmoor-Loureiro, 1997; Gaviria y Aranguren, 2003.
	Z2 (carnívoro)	Copépodos ciclopoideos	
Macroinvertebrados	M1 (detritívoros)	<i>Macrobachium amazonicum</i>	Roldan, 2003; Duarte y
	M2 (carnívoros)	Arachnida, Anisoptera, Zygoptera,	

	M3 (filtradores)	Bivalvia, Gasteropoda, Chydoride	Capador. 2006.
Insectos	I1 (carnívoro)	Coenagrionidae, Dytiscidae, Tipulidae	Duarte y Capador, 2006.
	I2 (detritívoro)	Simuliidae, Noteridae, Corixidae, Baetidae	
	I3 (herbívoro)	Pieridae, Hymenoptera (Apocrita)	
Peces	P1 (depredador)	<i>Cichla</i> sp. (juvenil), <i>Cichla</i> sp. (adulta), <i>Serrasalmus</i> <i>rhombeus</i> , <i>Satanoperca</i> <i>jurupari</i> , <i>Pimelodus blochii</i> , <i>Moenkhausia dichroua</i>	Galvis et al. 2006.
	P2 (raspador)	<i>Loricariichthys</i> sp. <i>Hypoptopoma gulare</i>	
	P3 (filtrador)	<i>Mylossoma</i> sp. <i>Pterophyllum scalare</i> ,	
	P4 (omnívoro)	<i>Leporinus fridericci</i> , <i>Tetragonopterus</i> <i>argenteus</i> , <i>Chalceus</i> <i>eritrurus</i>	
	P5 (piscívoro)	<i>Curimatella</i> sp. <i>Prochilodus nigricans</i>	
	P6 (herbívoro)	<i>Schizodon fasciatus</i> , <i>Mylossoma</i> sp. juvenil	
Aves	A1 (piscívoro)	<i>Chloroceryle americana</i> , <i>Casmerodius albus</i> , <i>Sterna cilliaris</i> , <i>Phalacrocorax olivaceus</i> .	
	A2 (insectívoro)	<i>Jacana jacana</i> , <i>Tringa</i> <i>solitaria</i>	
	A3 (granívoro)	<i>Gymnomiystax mexicanus</i>	

Discusión

Los lagos de inundación son ecosistemas acuáticos de alta variabilidad ambiental, relacionada principalmente con la variación de los niveles del agua y naturalmente de las fuentes alimenticias para los organismos acuáticos. Sin embargo, independientemente del nivel trófico que ocupen, los consumidores dependen directa o indirectamente del carbono fijado por las plantas, que a su vez ponen a disposición los nutrientes para los demás niveles de la cadena alimenticia (SANTOS, 2010). Estudios anteriores para las áreas inundadas de la Amazonia

(ARAUJO-LIMA *et al.*, 1986; FORSBERG *et al.*, 1993; OLIVEIRA, 2003 y OLIVEIRA *et al.*, 2006) establecieron al fitoplancton como la base de las cadenas alimenticias.

Procurando establecer el origen de la materia orgánica para los ecosistemas acuáticos del Amazonas, fueron descritos cuatro grandes grupos de productores primarios que son los macrófitos acuáticos, floresta inundable, fitoplancton y perifiton (ARAUJO-LIMA *et al.*, 1986; FORSBERG *et al.*, 1993; MELACK y FORSBERG, 2001) a partir del cual se genera todo el carbono que sustenta aproximadamente el 60% de la producción pesquera del Amazonas, calculada en aproximadamente 200.000 ton/año (BAYLEY y PETRERE, 1989).

En las redes tróficas que tienen principalmente productores primarios como especies base, los detritos y sedimentos no son considerados como especies tróficas y no afectan a la conectancia del sistema (COHEN, 1989). Sin embargo para el caso de los sistemas de planos inundables, como lo es el sistema lagunar de Yahuaraca, la dinámica hidrológica del sistema y el intercambio de material biológico con los ecosistemas cercanos como el río Amazonas, el bosque inundable y la quebrada de Yahuaraca (que también alimenta a estos lagos) trae consigo un gran aporte de materia orgánica, la cual sufre la degradación microbiana del detritus (Ramírez *et al.*, 2010) dejando disponible una gran fuente de alimento que es adquirida por consumo directo o por depredación de organismos detritívoros presentes en el sistema como insectos (I2), macroinvertebrados (M1) y peces (P5). El detritus si bien es consumido por un gran número de trofoespecies, también es el resultado de la descomposición de muchas de ellas que serán posteriormente aprovechadas por distintos organismos del sistema, razón por la cual esta fracción se destaca en la red trófica del sistema generada por este estudio (Fig. 2).

En ese sentido, PIMM *et al.* (1991) han propuesto que para estos sistemas, a los que designa como “Donor-controller system”, se hace necesario considerar los detritos y sedimentos como especies tróficas, no en el sentido trófico estricto sino en un sentido energético, debido a que las propiedades del sistema cambian y la conectancia aumenta con respecto a los sistemas descritos por Lotka-Volterra, que son basados en energía solar directa con los productores primarios como especies base.

En las redes tróficas, los hábitos alimenticios de omnivoría son escasos pero cuando están presentes poseen características de extensión y posición marcadas. La omnivoría es una estrategia de alimentación común en las especies de

ambientes tropicales que surge como una respuesta adaptativa a las fuertes fluctuaciones estacionales en los niveles del agua (JEPSEN y WINEMILLER, 2002), como es el caso de los lagos de várzea de la Amazonia sujetos a estas variaciones hidrológicas que los caracterizan como ambientes inestables o heterogéneos. Los organismos omnívoros representados en este caso por los peces (P4) presentan una amplia gama alimenticia adquiriendo su alimento de los gremios de su mismo nivel y de casi todos los gremios de los niveles tróficos inferiores, razón por la cual se encuentran ubicados de forma sobresaliente en el esquema de la red trófica (Fig. 2).

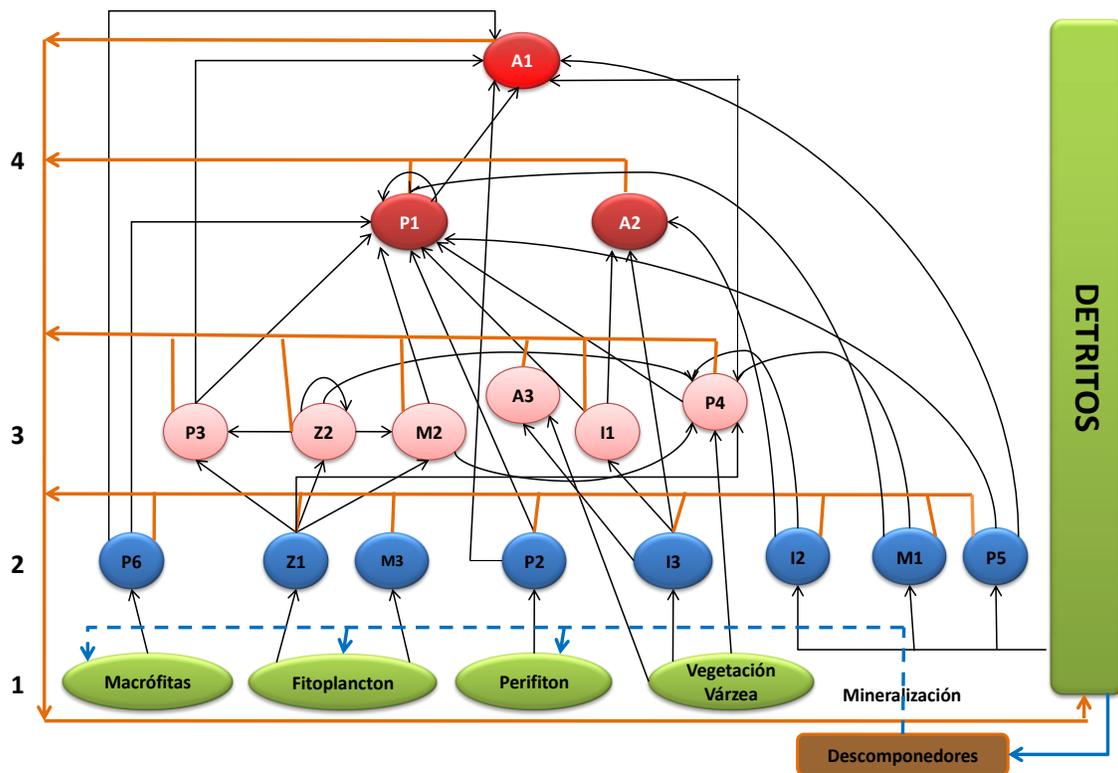


Figura 2. Red trófica del sistema lagunar de Yahuaracaca para el período de aguas bajas. Se destacan en color los elementos principales: parte inferior productores (color verde), parte media consumidores de primer y segundo orden (azul y rosado) y parte superior consumidores terciarios o terminales (rojo).

Como lo reporta SANTOS (2010) para el lago Grande en la Amazonia Brasileira, la ictiofauna está sujeta a los cambios estacionales del nivel del agua, afectando de esta forma la longitud de la cadena alimenticia, debido a que el período de aguas altas pone a disposición una gran oferta de ítems alimenticios, favoreciendo las relaciones de omnivoría, en comparación con el período de aguas bajas en donde

se favorece la carnivoría. Por esta razón, es de suma importancia distinguir el momento hidrológico, así como las especies y las relaciones tróficas dependientes de las variables estacionales y temporales del ambiente, puesto que una gran oferta alimenticia, por ejemplo, puede generar mudanzas en el nivel trófico que ocupa una especie en un período hidrológico determinado.

Otro vínculo trófico específico encontrado en la red que se observa en la figura 2 lo presentaron los gremios del zooplancton (Z2) y peces (P1) con reportes de canibalismo entre sus especies; este es considerado un ciclo de longitud 1 (donde la especie A se alimenta de la especie A). La importancia del estudio de estos ciclos dentro de las redes tróficas radica en dos razones: 1) Se trata del papel de la retroalimentación positiva que se presenta en estos, como fenómeno determinante para la estructura de todo un sistema; esta retroalimentación positiva es auto-estimulada, es decir, es un incremento en cualquier elemento de un ciclo cuando se ubica a lo largo de este, generando así un incremento del mismo elemento para el siguiente ciclo: Un ejemplo de esto sería el aumento en el detrito, lo que incrementará a los organismos detritívoros, aumentando a su vez a los organismos carnívoros, los cuales producirán más detritus para el inicio del nuevo ciclo. 2) La segunda razón se centra en la contribución de los ciclos a cualquier comportamiento autónomo que los sistemas puedan presentar (REJMÁNEK y STARÝ, 1979; RAMÍREZ *et al.*, 2010).

En términos de conectancia el valor para la red trófica del estudio fue de 0,082 (Tabla 2), evidenciando que las relaciones tróficas en el sistema para el momento hidrológico de aguas bajas son inestables o poseen poca capacidad de recuperación cuando se presente alguna alteración ambiental, como la variación en el nivel del agua, patrón modelador de estos sistemas de planos inundables. A pesar de lo anterior, el sistema lagunar de Yahuaraca no presenta un único grupo o especie dominante del cual dependan todas las relaciones alimenticias, lo que indica que la red presenta un buen grado de conexión.

Como lo describen BANASEK-RICHTER *et al.* (2005), el número de enlaces por especie se incrementa con la riqueza de estas en el sistema. Esto implica que las redes pueden tener interacciones fuertes con solo un número limitado de las especies coexistentes, aún cuando el número de interacciones débiles se incrementa continuamente con la riqueza de especies. (RIED *et al.*, 2010).

Las especies consumen una fracción o número constante, de las especies coexistentes (MARTÍNEZ, 1992). Si la riqueza de especies a través de la red

alimenticia incrementa con la extensión espacial de los hábitats, la conectancia disminuirá con la riqueza de especies debido al decrecimiento en la relación depredador-presa (BROSE *et al.*, 2004). La complejidad creciente del hábitat genera una riqueza más alta de especies con muchas relaciones depredador-presa y que pueden concentrarse en sub-hábitats específicos, como estratos bien definidos de vegetación (TEWS *et al.*, 2004) o zonas específicas en los cuerpos de agua de los sistemas hidrológicos.

Tabla 2. Características de la red trófica del sistema lagunar de Yahuaraca para el periodo de aguas bajas.

Eslabones	Conectancia	Densidad de Uniones	Tamaño Max. de la red	Compartimentalización
40	0,082	1,8	4	0
No. especies superiores	No. especies intermedias	No. especies basales	No. Omnívoros	
3	14	5	1	

Finalmente se destaca la importancia de la construcción de la red trófica para este sistema de aguas blancas de la Amazonia Colombiana como un aporte inicial al conocimiento de las relaciones alimenticias presentes en estos ambientes; sin embargo también se evidencia la necesidad de un estudio en periodos más prolongados de tiempo, incluyendo los otros períodos limnológicos, con mayores colectas de información que revelen de forma completa la variación de estas relaciones y demuestre si los factores como el espacio y el tiempo son determinantes para establecer las relaciones tróficas del sistema

Agradecimientos

Al grupo de trabajo del Curso teórico-práctico “Redes Tróficas en ambientes acuáticos” por su ayuda para la realización de esta investigación. A la Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia y al grupo de investigación en Limnología Amazónica por su apoyo en las actividades de campo y laboratorio; COLCIENCIAS y Universidad de Sucre por su financiación a través del proyecto “Estructura trófica del lago Yahuaraca en el Amazonas, Colombia” y al proyecto Bicentenario “Valoración integral del flujo histórico y actual de carbono en el sistema de inundación Yahuaraca (Amazonia Colombiana): su importancia en el cambio climático global”.

Referencias

ALBA, P. 2010. *Productividad primaria y estructura de la comunidad fitoplanctónica y su relación con la dinámica hidrológica en el sistema de lagos Yahuaraca*. Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Bogotá, Colombia.

ANDRAMUNIO-ACERO, C.; DUQUE, S.; SIERRA, C. 2008. Estudio sucesional-espacial de la comunidad fitoperifítica asociada a *Paspalum repens* en el lago Tarapoto (Amazonia Colombiana). Facultad de Ciencias Naturales y Exactas. Universidad del Valle. Revista de Ciencias 12: 57-72.

ARAÚJO-LIMA, C.; FORSBERG, B.; VICTÓRIA, R.; MARTINELLI, L., 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science* 234: 256-1258.

ARDILA, P. 2009. *Dinámica de gramalotales en la llanura inundable del río Amazonas – Puerto Nariño – Colombia*. Tesis de maestría en Estudios Amazónicos. Universidad Nacional de Colombia – Sede Amazonia. Leticia, Colombia.

BANASEK-RICHTER, C.; CATTIN BLANDENIER, M-F.; BERSIER, L.-F. 2005. Food web structure: from scale invariance to scale dependence, and back again? In: De Ruiter, P.C.; Wolters, V.; Moore, J.C (eds) *Dynamic Food Webs*. Academic Press, Burlington, USA

BAYLEY, P.; PETRERE, M.JR. 1989. Amazon Fisheries: assessment methods, current status and managment options. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106: 385-398.

BROSE, U.; OSTLING A.; HARRISON, K.; MARTINEZ, N. 2004. Unified spatial scaling of species and their trophic interactions. *Nature* 428:167–171.

CARABALLO, P. 2009. Uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno para estudios de ecología acuática. *Boletín científico CIOH* 27:176-187.

CARABALLO, P. 2010. *O papel do microbial loop na dinâmica trófica de um lago de varzea na Amazônia Central*. Tese de Doutorado, Curso de Ecologia. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA. Manaus, Brasil.

COHEN, J.E. 1989. Food webs and community structure. Pag 181-202. In: Roughgarden, J.; May, R.M.; Levin, S (eds) *Perspectives on Ecological*. Princeton University Press, Princeton. New Jersey, USA.

DE RUITER, P.; WOLTERS, V.; MOORE, J.; WINEMILLER, K. 2005. Food Web Ecology: Playing Jenga and Beyond. *Science*. 309: 68-70.

DUARTE, J.; CAPADOR, R. 2006. *Entomofauna acuática asociada a Paspalum repens (Poaceae) en los lagos ly IV del sistema Lagunar de Yahuaraca (Leticia Amazonas)*. Tesis de pregrado. Universidad Pedagógica Nacional. Facultad de Ciencia y Tecnología. Departamento de Biología. Bogotá, Colombia.

DUNNE, J.A.; WILLIAMS, R.J. 2009. Cascading extinctions and community collapse in model food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 364: 1711-1723.

ELMOOR-LOUREIRO L. 1997. *Manual de identificação de Cladoceros límnicos do Brasil*. Editora Universa, Brasília.

FORSBERG, B.; ARAUJO-LIMA, C.; MARTINELLI, L.; VICTÓRIA, R., BONASSI, J. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the Central Amazon. *Ecology* 74: 643 – 652.

GALVIS G.; MOJICA J.; DUQUE S.; CASTELLANOS C.; SÁNCHEZ P.; ARCE M.; GUTIÉRREZ A.; JIMÉNEZ L.; SANTOS, M.; VEJARANO, S.; ARBELÁEZ, F.; PRIETO, E.; LEIVA, M. 2006. *Peces del medio Amazonas. Región de Leticia. Guías Tropicales de campo No 5*. Conservación Internacional. Bogotá – Colombia.

GAVIRIA, S.; ARANGUREN, N. 2003. *Guía de laboratorio para identificación de Cladóceros (Anomopoda y Ctenopoda) y Copépodos (Calanoida y Cyclopida)*. Curso técnicas de determinación taxonómica de Cladóceros y Copépodos límnicos de Colombia. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja. Colombia.

GIACOMINI, H.C.; PETRERE, M. 2010. A estrutura de teias tróficas. *Boletim da Sociedade Brasileira de Limnologia* 38 (1): 1-33.

GIL, N. 2005. *Caracterización de la vegetación arbórea, suelos y aguas de saturación en los bosques inundables de un tramo del Río Amazonas*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia – Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Programa de Maestría en Bosques y Conservación Ambiental. Medellín, Colombia.

GÓMEZ, M. 2008. *Dinámica espacial y temporal de la comunidad fitoplanctónica en el lago Yahuaraca, Planicie de inundación del río Amazonas*. Tesis de Maestría. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.

HAIRSTON, N.G, Jr.; HAIRSTON, N.G, Sr. 1997. Does food web complexity eliminate trophic-level dynamics?. *The American Naturalist* 149 (5): 1001-1007.

JEPSEN, D. B.; WINEMILLER, K. O. 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos* 96: 46–55.

JUNK, W. (eds). 1997. *The central Amazon floodplain. Ecology of a pulsing system*. Springer. Berlín, Germany.

JUNK, W.; BAYLEY, P.; SPARKS, R. 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci* 106: 110-127.

LAWTON, J.M. 1989. Food Webs. Pag 43-78. In Cherett, J.M (eds) *Ecological Concepts*. USA.

MARTÍNEZ, N. 1992. Constant connectance in community food webs. *Am. Nat.* 139: 1208–1218.

MELACK, J.M.; FORSBERG, B.R. 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes and associated wetlands. Pag 235-274. In: McClain, M.E.; Victoria, R.L.; Richey, J.E (eds) *The biogeochemistry of the Amazon Basin*. Oxford University Press. Oxford, USA.

MONTOYA, J.; SOLÉ, R.; RODRÍGUEZ, M. 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas Revista de Ecología y Medio Ambiente*. Asociación Española de Ecología Terrestres 10(2). Disponible en: <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=369>.

MUÑOZ, I.; ROMANÍ, A.; RODRIGUES-CAPÍTULO, A.; GONZÁLEZ, J.; GARCÍA-BERTHOU, E. 2009. Relaciones tróficas en el ecosistema fluvial. Pág 347-366. En: Elosegí, A.; Sabater, S (eds) *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. Fundación BBVA. España.

OLIVEIRA, A. 2003. Isótopos estáveis de C e N como indicadores qualitativo e quantitativo da dieta do tambaqui (*Colossoma macropomum*) da Amazônia Central. Tese Doutorado. Centro de Energia Nuclear na Agricultura/CENA/USP. São Paulo, Brasil.

OLIVEIRA, A.; SOARES, M.; MARTINELLI, L.; MOREIRA, M. 2006. Carbon sources of fish in an Amazonian floodplain lake. *Aquat, Sci* 68: 229 – 238.

ORDÓÑEZ, J. 2002. *Estructura de la comunidad de algas epifíticas en dos macrófitos (Paspalum repens y Polygonum densiflorum) en los lagos de Yahuaraca (Amazonas – Colombia)*. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes. Bogotá, Colombia.

PIMM, S. L.; LAWTON, J. H.; COHEN, J. E. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* 350: 669-674.

RAMÍREZ, D.; ABARCA, L.; VALERO-PACHECO, E.; MACSWINEY, C. 2010. Redes tróficas, una herramienta de estudios ecosistémicos. *Aleph Zero* 57: 32-43.

RANGEL, E.; LUENGAS, B. 1997. Clima - Aguas. En: IGAC (eds) *Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasileño (Eje Apaporis - Tabatinga: PAT)*. Editorial Linotipia. Bogotá, Colombia.

REJMÁNEK, M.; STARÝ, P. 1979. Bounds on food web connectance. *Nature* 285:591–592.

RIED, E.; RALL, B.; BANASEK-RICHTER, C.; NAVARRETE, S.; WIETERS, E.; EMMERSON M.; UTE, J.; BROSE, U. 2010. Scaling of Food-Web Properties with Diversity and Complexity Across Ecosystems. In Guy Woodward, editor: *Advances in Ecological Research*, Vol. 42, Burlington: Academic Press. pp. 139-170.

ROLDÁN, G. 2003. *Bioindicadores de la calidad del agua en Colombia, propuesta para el uso del BMWP*. Editorial Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia.

SANTOS, F. 2010. *Estrutura trófica de peixes do Lago Grande, Manacapuru, am com base nos isótopos estáveis de C e N*. Tese de Maestria. Programa de Pós-Graduação em Ciências Pesqueiras nos Trópicos da Universidade Federal do Amazonas. Manaus, Brasil.

TEWS, J.; BROSE, U.; GRIMM, V.; TIELBORGER, K.; WICHMANN, M.C.; SCHWAGER, M.; JELTSCH, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31: 79–92.

WETZEL, R. G. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic Press. San Francisco, USA.