



Ecología

Hábitos tróficos de dos especies sintópicas de carácidos en una quebrada de alta montaña en los Andes colombianos

Trophic habits of two syntopic species of characids in a high mountain creek in the Colombian Andes

Cristian Román-Palacios^{a,b,*} y César Román-Valencia^b

^a Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad del Valle, A. A. 25360 Cali, Valle del Cauca, Colombia

^b Laboratorio de Ictiología, A. A. Universidad del Quindío, 2639, Armenia, Quindío, Colombia

Recibido el 24 de julio de 2014; aceptado el 17 de marzo de 2015

Disponible en Internet el 21 de agosto de 2015

Resumen

Para el análisis del grado de traslape trófico, se consideraron 2 especies de carácidos neotropicales: *Hemibrycon brevispini* y *Bryconamericus caucanus*. En ambas especies se ha identificado una dieta insectívora con tendencias al consumo de efemerópteros, himenópteros y dípteros. Se encontró que estos peces comparten el 65% de los ítems alimenticios, lo que se refleja en el elevado traslape trófico (QS=0.620) y, además, no existe diferencia entre las abundancias de las presas consumidas. Los valores de amplitud trófica, diversidad, equidad y riqueza fueron mayores en *B. caucanus* al comparar con *H. brevispini*, lo cual explica la flexibilidad ecológica que exhibe *B. caucanus* en su amplio intervalo de distribución geográfica en relación con *H. brevispini*. En estos taxones, la sintopía responde principalmente a la gran abundancia de recursos disponibles en el transcurso del año.

Derechos Reservados © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.

Palabras clave: Traslape de nicho; Segregación trófica; Ecología trófica; Peces insectívoros; Characiformes

Abstract

To analyze the degree of trophic overlap, 2 species of Neotropical characins were considered: *Hemibrycon brevispini* and *Bryconamericus caucanus*. Both species have been identified as having an insectivorous diet with a tendency to consume mayflies, hymenopterans, and dipterans. It was found that these fish share 65% of food items, which is reflected in their high trophic overlap (QS=0.620). There is also no difference between the abundances of prey consumed. The values of trophic breadth, diversity, evenness, and richness were higher in *B. caucanus* than in *H. brevispini*, which explains the ecological flexibility exhibited by *B. caucanus* throughout its wide range of geographical distribution compared to *H. brevispini*. In these taxa, syntopy is mainly due to the high abundance of resources available during the year.

All Rights Reserved © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access item distributed under the Creative Commons CC License BY-NC-ND 4.0.

Keywords: Niche-overlap; Trophic segregation; Trophic ecology; Insectivorous fishes; Characiforms

Introducción

La comunidad se considera como un ensamble de diferentes especies que coexisten e interactúan en tiempo y espacio (Gotelli

y Colwell, 2001) bajo relaciones de competencia, depredación, parasitismo, comensalismo y mutualismo, entre otras (Allan, 1995). En la naturaleza, la competencia representa una limitante en la distribución de las especies, sobre todo entre las que utilizan el mismo tipo de recurso alimenticio y comparten hábitats. Como resultado de lo anterior, se plantea que 2 especies sintópicas (*sensu* Rivas, 1964) no ocupan, en ningún caso nichos idénticos, por lo cual se excluyen mutuamente en forma tal que cada una aprovecha (explota) alimentos y modos de vida divergentes y

* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: cromanpa94@gmail.com (C. Román-Palacios).

La revisión por pares es responsabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México.

específicos (Cody, 1974; Krebs, 1985; Krebs, 1999; MacArthur, 1972; Pianka, 1982; Zug, Vitt y Caldwell, 2001), con consecuencias ecológicas (Alatalo, 1981) y evolutivas (Diamond, 1978) evidentes.

Entre los aspectos más importantes del nicho se encuentra la dimensión trófica, pues la repartición del recurso alimenticio es fundamental para los organismos, y su división entre especies resulta útil para entender las interacciones derivadas de su coexistencia (Gerking, 1994; Schoener, 1974; Taper y Marquet, 1996). La partición del recurso trófico puede variar con respecto a los cambios en las abundancias de presas (Goszcynski, 1986), hábitat (Clode y MacDonald, 1995) o sitios geográficos, y son modelados bajo la teoría del forrajeo óptimo, que predice el aumento en la amplitud de nicho con respecto al decremento en la disponibilidad de recursos, pues en estas condiciones se promueve el consumo de un amplio rango de presas subóptimas y la pérdida de especificidad trófica (Krebs y Davies, 1981; MacArthur y Pianka, 1966; Svårdson, 1949).

Las definiciones de simpatría y sintopía varían entre diversos autores y suelen usarse indistintamente como sinónimos. Según Funk (1993) la distinción entre estos 2 términos depende únicamente de las características físicas derivadas de la coexistencia; es decir, especies sintópicas ocupan un espacio físico cercano, pero diferentes zonas de vida (microhábitats). Bussing (1998) señala como sintópicas a 2 o más poblaciones que ocupan el mismo hábitat y simpátricas únicamente cuando 2 o más poblaciones están en la misma zona, como peces en la misma cuenca hidrográfica. En este sentido, la diferencia radica únicamente en la escala: la simpatría se da a escala geográfica y la sintopía hace referencia específica al hábitat. Rivas (1964) asume que el término *sintópico* debe ser usado también en especies que tienen la potencialidad geográfica para reproducirse entre sí (por su distribución espacial), pero en ictiología *sintópico* significa que las especies han sido colectadas juntas.

En el presente trabajo se analiza el aspecto trófico, que permite explicar la coexistencia de *Hemibrycon brevispini*, una especie con notable grado de endemismo geográfico en las quebradas La Venada y Quebradanegra, Río Quindío, Alto Cauca (Román-Valencia y Arcila-Mesa, 2009; Román-Valencia, Arcila-Mesa y García, 2009), y *Bryconamericus caucanus*, abundante y de amplia distribución en las cuencas de los ríos Ranchería y Cauca-Magdalena, ambas en Colombia (Román-Valencia, Vanegas-Ríos y García, 2009).

Materiales y métodos

Se capturaron 53 individuos de *B. caucanus* y 116 de *H. brevispini* con red de arrastre de 2 × 0.5 m y ojo de 0.5 cm. Con el objetivo de retrasar la degradación enzimática del contenido estomacal, los peces se preservaron *in situ* en una caja de icopor que contenía hielo y se transportaron, el mismo día de la captura, al laboratorio de ictiología de la Universidad del Quindío, Armenia, Colombia (IUQ), donde se realizaron, de igual manera, disecciones uroventrales para la extracción del tracto digestivo (estómago, ciegos pilóricos e intestino). Las muestras de peces se recolectaron mensualmente entre julio de 2011 y enero de 2014, solo en la quebrada La Venada (4°26'47.4"

N; 75°40'44.3" O; 1,307-1,661 msnm), afluente quebrada Quebradanegra, Río Santo Domingo, Alto Cauca, Calarcá, Quindío, Colombia. Los muestreos cubrieron, para el sitio del estudio, los periodos secos (junio-agosto y enero-marzo) y de lluvias (septiembre-diciembre y abril-mayo). Se analizaron los porcentajes volumétricos (%V) (descritos en Capitoli, [1992] y Pedley y Jones [1978]), numéricos (%N) y las frecuencias observadas (%FO) (detallados en Hynes [1950] y Hyslop [1980]) de cada categoría de presas, y se siguieron tal y como se aplican por Román-Palacios, Román-Valencia, y Taphorn (2014).

Se generó una matriz de presas a partir de las muestras examinadas de *B. caucanus* y de *H. brevispini*. La estandarización de los ítems de la dieta para insectos se realizó mediante la categoría *orden*, y otros grupos taxonómicos se agruparon en *orden* o *artificial*. En cada categoría taxonómica se calculó el valor porcentual del índice de importancia relativa (%IRI) propuesto por Cortés (1997) para permitir comparaciones entre especies, así como entre ítems de acuerdo con su importancia relativa (IRI), y se expresa como:

$$\%IRI = \frac{IRI_i}{\sum_{i=1}^n IRI_i} \times 100 \text{ donde,}$$

$$IRI = \%FO_i \cdot (\%No_i + \%Vo_i)$$

donde IRI_i es el valor de IRI para la presa i , y n el número total de categorías tróficas consideradas. $\%Fo_i$, $\%No_i$ y $\%Vo_i$ son los porcentajes de frecuencia, número y volumen observado para la presa i , respectivamente.

Se consideró el índice de dominancia (D) expresado como $D = 1 - \lambda$ índice de Simpson (λ ; Harper, 1999; Simpson, 1949), que presenta un rango entre 0 (en donde todas las presas están igualmente representadas) y 1 (con un único ítem dominante en la dieta de la especie):

$$D = 1 - \lambda \text{ donde, } \lambda = \sum \left(\frac{n_i}{n} \right)^2$$

donde n_i es el número de individuos de la presa i .

La riqueza trófica se calculó con el índice de Margalef (Margalef, 1958) expresado como:

$$MR = \frac{S - 1}{\ln(n)}$$

donde S y n son el número de presas y la abundancia de cada una, respectivamente. Este índice es poco sensible al tamaño de la muestra, ya que presenta características de crecimiento del tipo función radical con respecto al aumento del número de taxones y un crecimiento logarítmico del tamaño de la muestra; es decir, dependiente de las abundancias relativas (Hammer y Harper, 2006).

Se realizaron curvas de rango-abundancia para el contenido trófico de *B. caucanus* y *H. brevispini* con base en la contribución de la abundancia relativa de cada presa en la dieta. Estas curvas permiten una comparación gráfica de la riqueza trófica (número de puntos), sus abundancias relativas, la forma de las curvas (equitatividad) y, además, conservan la identidad de las presas que componen el espectro trófico de las especies (Feinsinger, 2004). El cálculo de la diversidad trófica se realizó a partir del

índice de Shannon-Wiener (H' ; Krebs, 1999; Shannon y Weaver, 1949), que comprende el número de individuos (equitatividad) y número de taxones (riqueza), calculado como:

$$H' = - \sum (n_i/n) \cdot \ln (n_i/n)$$

donde n_i es el número de individuos de la presa i , y n es el número de presas consumidas por la especie. Este índice varía entre 0, para comunidades con un solo taxón, y valores elevados en comunidades con muchos taxones, cada uno con pocos individuos. El dato indica, por lo tanto, la dificultad de predecir la categoría del próximo ítem encontrado (Hammer y Harper, 2006). Los análisis de diversidad, riqueza y equitatividad fueron realizados en Past 2.17 (Hammer, Harper y Ryan, 2001).

La amplitud del nicho es un parámetro que pretende cuantificar qué tan especializada es una especie dentro de un ambiente determinado (Krebs, 1999). Un especialista se alimenta de 1 o 2 recursos alimenticios y tiene, por lo tanto, una amplitud de nicho menor que el de un generalista. Para esto, se aplicó el índice de Levins (1968), que cuantifica la uniformidad en los recursos consumidos por cada especie, expresados como:

$$B = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

donde p_i es la proporción de individuos encontrados usando el recurso i . El índice de Levins (Krebs, 1999) estandarizado ($B_{est} = (B - 1)/n - 1$) se utilizó para expresar la amplitud de nicho en una escala que va desde 0 (nicho angosto) hasta 1 (nicho amplio). Así, cuando los valores son menores de 0.60, el organismo se considera especialista, lo que indica que utiliza un número bajo de recursos y presenta una preferencia por ciertos alimentos (Krebs, 1999). Para estimar el grado de similitud de la dieta entre las especies, se utilizaron 2 índices que miden el nivel en que 2 especies usan un conjunto de recursos en particular y manifiestan el grado de repartición de recursos entre pares de especies, dentro de una comunidad.

Por un lado, se utilizó el índice de sobre posición de dieta simplificado de Morisita (C_λ ; Horn, 1966), expresado como:

$$C_{\lambda} = \frac{2 \sum n_{ij} n_{2i}}{(\lambda_1 + \lambda_2) N_1 N_2} \text{ donde } \lambda_j = \frac{\sum n_{ji}^2}{N_j^2}$$

donde n_{ji} es el número de individuos de la presa i en la especie j y N_j corresponde al número de individuos en la especie j . Este índice no presenta mayor sensibilidad a la riqueza trófica ni al tamaño de muestra como otros índices (Magurran, 2004).

Además, se utilizó el índice de Czekanowski, conocido también como Sorensen cuantitativo (QS):

$$QS = \frac{2c}{a + b}$$

donde a y b son el número de presas en las especie 1 y 2, respectivamente, y c es el número de especies compartidas entre las especies 1 y 2. Este índice enfatiza sobre los taxones compartidos entre especies. Los exámenes de traslape trófico se llevaron a cabo con EcosimR (Gotelli y Ellison, 2013) y R software (R Core Team, 2013).

Se realizó también un análisis de componentes principales (ACP) a partir de la matriz de abundancias transformada ($Y \neq \log [x + 1]$) para verificar patrones subyacentes en el espacio multivariado de los ítems alimenticios entre *B. caucanus* y *H. brevispini*. Este análisis se basa en la abundancia numérica, por ser informativa de acuerdo con el procedimiento de alimentación, e indica características de la estrategia trófica de las especies, más que la importancia nutricional de cada presa (Cailliet, 1977; MacDonald y Green, 1983).

Un análisis de similitud (ANOSIM) se usó para comparar las dietas entre *B. caucanus* y *H. brevispini* (Clarke, 1993). La matriz de similaridad se obtuvo a partir de las abundancias transformadas (Y') y se utilizó el índice de Bray Curtis por presentar un significado biológico (Clarke y Warwick, 1994a). La similaridad de Curtis y las relaciones observadas se compararon con una expectativa aleatoria basada en 9,999 permutaciones. Este análisis permite definir si existen diferencias significativas entre las especies en términos de abundancias de presas. ANOSIM genera un valor de r que varía entre -1 y $+1$, con un dato de 0 que indica la no selección de dieta (Montaña y Winemiller, 2013). Se realizó un análisis del porcentaje de similaridad (Simper), para determinar los ítems tróficos responsables de las diferencias entre las especies, que calcula el promedio de diferencias entre las especies de peces y registra la contribución de cada categoría a esta desigualdad (Clarke y Warwick, 1994b).

Resultados

En el %IRI, *B. caucanus* y *H. brevispini* presentaron registros superiores al 20% para los ítems Ephemeroptera, Diptera e Hymenoptera (tabla 1). Esto indica que existe un aprovechamiento mayoritario por parte de ambas especies hacia presas de estos 3 grupos de insectos. Además, estas especies

Tabla 1

Valores porcentuales de importancia relativa para las categorías de presas consideradas en el análisis del nicho trófico en 2 especies sintópicas, *B. caucanus* y *H. brevispini*, en la quebrada La Venada, Alto Cauca, Colombia.

Presa	<i>B. caucanus</i>	<i>H. brevispini</i>
Hymenoptera	23.81	32.14
Diptera	27.37	36.49
Ephemeroptera	27.71	22.97
Hemiptera	0.00	0.16
Coleoptera	0.53	2.74
Odonata	0.88	0.24
Trichoptera	8.24	4.35
Lepidoptera	0.00	0.06
Miriapoda	0.07	0.05
Crustacea	0.03	0.03
Arachnida	0.02	0.003
Nematoda	8.86	0.19
Gastropoda	0.10	0.003
Plantae	2.05	0.48
Pluma	0	0.02
Oocitos	0	0.01
Escama	0.08	0.00078
Dyctioptera	0	0.00078
Psocoptera	0.02	0
Annelida	0.03	0

comparten el 65% de los ítems presentes en la totalidad del espectro trófico con el 10% únicas para *B. caucanus* y el 40% para *H. brevispini*.

Se encontró un índice de amplitud trófica de Levins mayor en *B. caucanus* ($B = 6.552$, $B_{EST} = 0.427$) con respecto a *H. brevispini* ($B = 5.252$, $B_{EST} = 0.303$); es decir, *H. brevispini* presenta una mayor especialización en el consumo de efemerópteros, dípteros e himenópteros. Estos índices son también sensibles a la homogeneidad en la distribución de abundancias y entre el número de categorías de presas preestablecidas. Al analizar los valores de diversidad de Shannon-Wiener, *B. caucanus*, con $H \neq 1.927$, presenta mayor diversidad que *H. brevispini*, con $H \neq 1.765$, generada por una alta equitabilidad en las abundancias de presas en la primera especie; es decir, una menor dominancia de un taxón sobre los demás ($D = 0.1873$ y $D = 0.2113$, respectivamente). La riqueza interpretada a partir del índice de Margalef presentó también un valor mayor en *B. caucanus* ($MR = 2.285$) y menor en *H. brevispini* ($MR = 1.824$). La curva de rango-abundancia (fig. 1) apoya los datos encontrados con el índice de Margalef e indica un mayor número de presas consumidas por *H. brevispini*, pero presenta una distribución más heterogénea con respecto a las abundancias relativas de estas, lo que genera un menor registro de diversidad para esta especie, en comparación con *B. caucanus*.

La visualización de ítems (fig. 2A) indica que ambas especies consumen Hymenoptera, Diptera y Ephemeroptera, presas que presentan un consumo importante por parte de ambas especies de peces y contribuyen a la mayoría del traslape trófico. Esta afirmación se obtiene al comparar las abundancias observadas con el uso esperado para una población predictiva a partir de un modelo de comunidad nula (fig. 2B). Los índices de traslape trófico apoyan lo encontrado en la comparación resultante entre la visualización observada y esperada (fig. 2), pues ambos presentaron concordancia en los valores de traslape elevados entre las especies ($C_\lambda = 0.844$ y $QS = 0.620$).

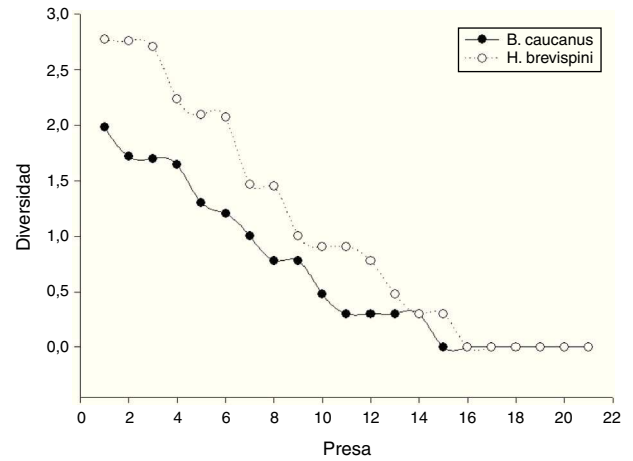


Figura 1. Rango-abundancia para las presas de *B. caucanus* y *H. brevispini*.

Por otro lado, el análisis de similitud (Anosim) indicó la formación de 2 grupos con respecto a la matriz de abundancias, pero estos grupos no se corresponden con los hábitos alimentarios de cada especie. Las especies no se diferencian de forma significativa en cuanto a las características tróficas, pues el consumo de dípteros, himenópteros y efemerópteros es abundante en ambas ($r = 0.33$; $p < 0.05$). Estos grupos insinuados por el Anosim se establecen, como indica el Simper, por diferencias en el consumo de Diptera, Hymenoptera y Ephemeroptera (tabla 2). Existe variación intraespecífica en ambas especies, consecuencia de la captura diferencial de estos 3 ítems que contribuye a la distancia entre grupos.

En los análisis de componentes principales (ACP) se seleccionaron los componentes 1 ($PC1 = 49.31\%$) y 2 ($PC2 = 23.15\%$) que explican un 72.46% de la varianza del espacio multivariado de presas consumidas por *B. caucanus* y *H. brevispini* (fig. 3). El PC1 está dominado en el eje positivo por Hymenoptera (Eigenvalue= 0.801) y Diptera (Eigenvalue= 0.529), y en el negativo por Ephemeroptera (Eigenvalue= -0.179). En el PC2 predomina

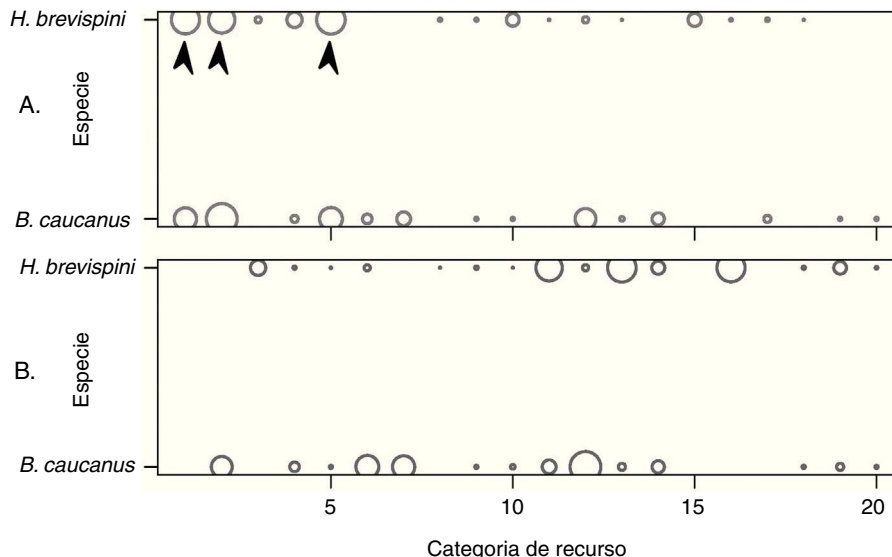


Figura 2. Visualización de presas para las 2 especies *B. caucanus* y *H. brevispini*. A) matriz trófica observada; se indican los ítems alimenticios con mayor uso en ambas especies: Hymenoptera, Ephemeroptera y Diptera. B) Matriz de uso trófico simulada de comunidad nula.

Tabla 2
 Datos de disimilitud generados a partir de Simper para la matriz de abundancias transformada de *B. caucanus* y *H. brevispini*.

Presa	Porcentaje de disimilitud	Contribución%	Acumulado%
Diptera	21.78	26.02	26.02
Hymenoptera	20.18	24.1	50.11
Ephemeroptera	16.39	19.58	69.69
Crustacea	7.47	8.92	78.61
Coleoptera	4.07	4.86	83.47
Nematoda	3.55	4.24	87.71
Trichoptera	2.48	2.96	90.67
Plantae	1.95	2.32	92.99
Pluma	1.78	2.13	95.12
Odonata	1.06	1.26	96.39
Hemiptera	0.92	1.10	97.48
Escama	0.53	0.63	98.11
Lepidoptera	0.30	0.36	98.47
Miriapoda	0.28	0.33	98.8
Arachnae	0.23	0.27	99.07
Annelida	0.22	0.26	99.33
Oocitos	0.21	0.25	99.58
Gastropoda	0.18	0.22	99.8
Psocoptera	0.10	0.12	99.92
Dictyoptera	0.07	0.08	100

Ephemeroptera en el eje positivo (Eigenvalue= 0.975) y Lepidoptera (Eigenvalue= -0.0282) y Plantae (Eigenvalue= -0.029) en el negativo. *Hemibrycon brevispini* presenta tendencias más extremas en el consumo de himenópteros, dípteros y efemerópteros, y además registra la mayor abundancia relativa de lepidópteros y material de origen vegetal en su estómago. Por otro lado, *B. caucanus* presenta una ingesta más homogénea en las abundancias de los ítems constituyentes del espectro trófico,

y por lo tanto, la mayor parte de los individuos analizados se presentan como una dispersión cerca del origen de los ejes.

Discusión

Con base en los resultados de este trabajo y a la luz de las agrupaciones a escala taxonómica suprafamiliar, estas especies coinciden en la utilización de los recursos alimenticios. Sin embargo, los ensambles de peces son excelentes modelos para evaluar conceptos teóricos sobre repartición de recursos (Aranha, Takeuti y Yoshimura, 1998; Motta y Uieda, 2004), amplitud de nicho (Casatti, 2002) y traslape de nicho (Douglas y Matthews, 1992; Douglas, Marsh y Minckley, 1994; Novakowski, Hahn y Fugi, 2008). Estos ensambles presentan particularidades relacionadas con las características intrínsecas al nicho específico como estrategias para reducir el traslape y optimizar la amplitud del nicho. En el caso de los ecosistemas dulceacuícolas neotropicales, la alta diversidad local refleja problemas de coexistencia entre especies que, según la teoría del nicho (Gerking, 1994; Hutchinson, 1957), se basan en la repartición de recursos (Schoener, 1985). Pianka (1969) indica que las especies comparten 3 tipos de recursos: alimento, espacio y tiempo, pero de todas formas la separación trófica se considera como el mecanismo de repartición de recursos más importante en ensambles de peces (Ross, 1986).

La abundancia de recursos puede tener como consecuencia el aumento en el traslape entre 2 especies sintópicas. Cuando la abundancia de recursos alimenticios decrece, el traslape trófico esperado disminuye (Cody, 1974; Lack, 1947; Pianka, 1982; Schoener, 1982; Svårdson, 1949; Wiens, 1989). Aun así, si la restricción en la cantidad de alimento persiste, el nicho trófico volverá a solaparse (Bell y Ford, 1990; Wiens, 1989). Es claro que el traslape trófico de especies coexistentes puede llevar a

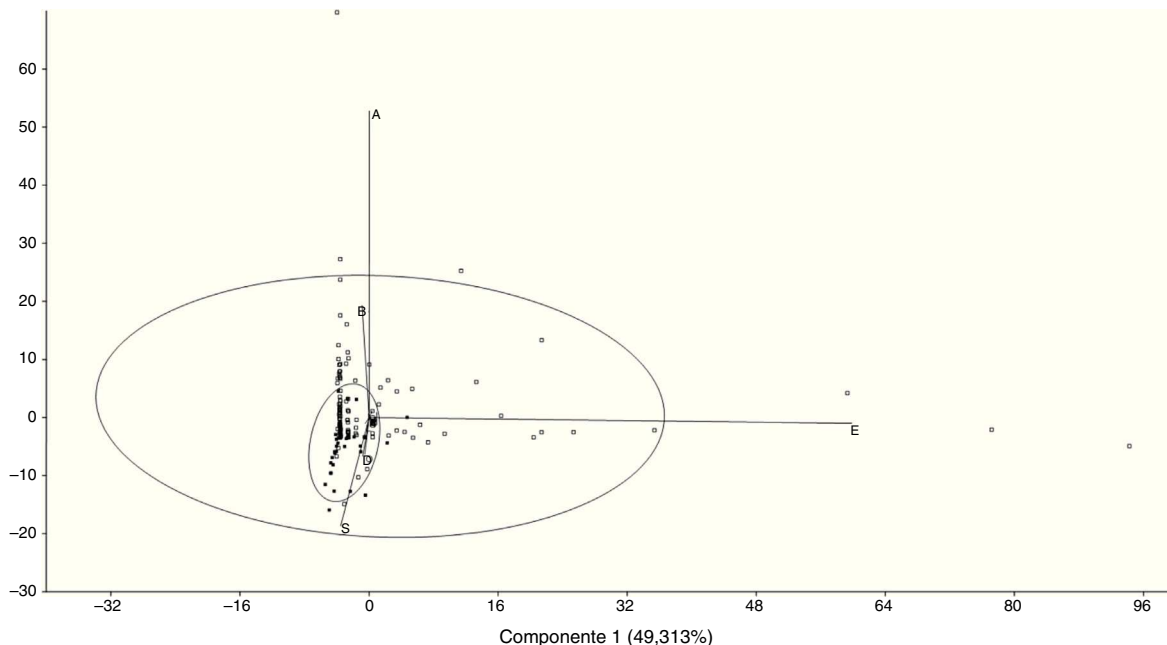


Figura 3. Análisis de componentes principales (ACP) de 116 individuos pertenecientes a *B. caucanus* (cuadros negros) y *H. brevispini* (cuadros vacíos) en la quebrada La Venada, Río Quindío, Alto Cauca, Colombia.

la competencia interespecífica por la repartición del recurso alimenticio, pero se ha sugerido que en peces dulceacuícolas de aguas lóaticas, que consumen gran variedad de ítems alimenticios disponibles en su ambiente, la competencia no parece tener lugar ni forma parte de las interacciones preponderantes entre especies. La especialización trófica (Vojtech et al., 2002) o la repartición diferencial de recursos (Hynes, 2001; Ross, 1986; Schoener, 1974) son responsables de la falta de competencia en los ensamblajes de peces neotropicales y generan, así, una potencialidad mayor en el número de especies coexistentes. Se indica también que la plasticidad trófica permite coexistir al explorar diferentes fuentes de alimento (Balassa, Fugi, Hahn y Galina, 2004).

Por otro lado, aunque no ha sido desarrollado un fundamento estadístico para establecer la significación de los estimadores de traslape en el nicho trófico (Cailliet y Barry, 1979), como los aplicados en el presente trabajo; se ha designado por consenso que registros superiores a 0.6 indican un elevado traslape en el eje trófico del hipervolumen de nicho (Cortés, 1997). Las especies objeto de este estudio (*B. caucanus* y *H. brevispini*) exhiben un alto traslape trófico, ya que los índices presentan datos entre 0.62 y 0.84, consecuencia de la tendencia hacia la insectivoría marcada en los taxones. *Bryconamericus caucanus*, a diferencia de *H. brevispini*, aprovecha con mayor equitatividad el espectro trófico que consume, por lo que se considera que hay una gran abundancia de alimento para ambas especies, siendo *H. brevispini* un poco más selectiva que *B. caucanus*, la cual come lo que ve.

Bryconamericus caucanus se localizó cerca de la orilla o zona litoral, en refugios bajo vegetación ribereña, mientras *H. brevispini* se observó únicamente en aguas abiertas cerca de la superficie en la columna de agua en los charcos o remansos de su hábitat, con tendencia hacia una mayor reófila en áreas amplias observadas sin vegetación. En este sentido, aunque es necesario un nuevo examen de la repartición espacial en ambas especies, en general se reconoce que la repartición de recursos y las tácticas exploratorias para la minimización del traslape de nicho representan alternativas a la competencia en estos ambientes con gran diversidad de ítems alimenticios. Asimismo, el traslape de nichos puede ser reducido a partir de las características intrínsecas de las especies como la elevada diversidad de adaptaciones morfológicas y la explotación de diferentes microhábitats y periodos de actividad (Chase y Leibold, 2003; Hurlbert, 1978).

Hemibrycon brevispini y *B. caucanus* presentan una notoria similitud en cuanto a los ítems consumidos en su espectro trófico. Se ha demostrado que un recurso trófico puede ser consumido por muchas especies de peces en una comunidad sin generar relaciones antagónicas entre estas (Novakowski et al., 2008; Pouilly, Lino, Breténoux y Rosales, 2003; Pouilly, Yunoki, Rosales y Torres, 2004; Pouilly, Barrera y Rosales, 2006). Creemos que los ítems Ephemeroptera, Hymenoptera y Diptera aportan un alto valor nutricional evidente en la contribución volumétrica de la dieta de cada especie y, por lo tanto, son depredados con intensidad similar por ambas especies estudiadas. Sin embargo, hay que tener en cuenta que el alto consumo puede ser una consecuencia de la abundancia y tal vez no

en el valor nutricional (Rezende, Caramaschi, Lobón-Cerviá y Mazzoni, 2013).

Agradecimientos

Este trabajo se benefició de la lectura crítica y sugerencias de Carlos A. García, Carmen Montaña, Douglas Rodríguez-Olarte, Donald C. Taphorn, K. W. Winemiller, D. Moraga y 2 revisores anónimos. Algunos estudiantes de la carrera de Biología de la Universidad del Quindío (curso: Biología Animal 2011–2013) participaron en los muestreos realizados.

Referencias

- Alatalo, R. V. (1981). Competition in tits *Parus* spp. and the Goldcrest *Regulus regulus*: foraging shifts in multispecific flocks. *Oikos*, 37, 335–344.
- Allan, D. J. (1995). *Stream ecology: structure and function of running waters*. New York: Chapman y Hall.
- Aranha, J. M. R., Takeuti, D. F. y Yoshimura, T. M. (1998). Habitat use and food partitioning of the fishes in a coastal stream of Atlantic Forest. *Brazil. Revista de Biología Tropical*, 46, 955–963.
- Balassa, G. C., Fugi, R., Hahn, N. S. y Galina, A. B. (2004). Dieta de espécies do Anostomidae (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de Manso, Mato Grosso. *Brasil. Iheringia, série Zoologia*, 94, 77–82.
- Bell, H. L. y Ford, H. A. (1990). The influence of food shortage on interspecific niche overlap and foraging behaviour of three species of Australian warblers (Acanthizidae). *Studies in Avian Biology*, 13, 381–388.
- Bussing, W.A. (1998). *Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Supl. 2*. San José: Revista de Biología Tropical, Universidad de Costa Rica.
- Cailliet, G.M. (1977). Several approaches to the feeding ecology of fishes. En C. A. Simenstad y S. J. Lipovsky (Eds.), *Fish food habits studies: proceedings of the 1st Pacific Northwest Technical Workshop* (pp. 1–13). Seattle: Washington sea grant publication. Washington sea grant program, University of Washington.
- Cailliet, G. M. y Barry, J. P. (1979). Comparison of food array overlap measures useful in fish feeding habit analysis. *Gutshop*, 78, 67–79.
- Capitoli, R. R. (1992). Métodos para estimar volúmenes do conteúdo alimentar de peixes e macroinvertebrados. *Atlantica, Rio Grande*, 4, 117–120.
- Casatti, L. (2002). Alimentação dos peixes em um riacho do parque Estadual Morro do Diabo, bacia do Alto Rio Paraná, Sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 2, 1–14.
- Chase, J. M. y Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. Chicago: University of Chicago Press.
- Clarke, K. R. (1993). Nonparametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143.
- Clarke, K. R. y Warwick, M. (1994a). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth: Natural Environmental Research Council, Plymouth Marine Laboratory.
- Clarke, K. R. y Warwick, M. (1994). Similarity-based testing for community pattern: the two-way layout with no replication. *Marine Biology*, 118, 167–217.
- Clode, D. y MacDonald, D. W. (1995). Evidence for food composition between mink (*Mustela vison*) and otter (*Lutra lutra*) on Scottish island. *Journal of Zoology London*, 237, 435–444.
- Cody, M. L. (1974). *Competition and the structure of bird communities*. Princeton: Princeton University Press.
- Cortés, E. (1997). A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 726–738.
- Diamond, J. M. (1978). Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *American Scientist*, 66, 322–331.

- Douglas, M. E., Marsh, P. C. y Minckley, W. L. (1994). Indigenous fishes of Western North America and the hypothesis of competitive displacement: *Meta fulgida* (Cyprinidae) as a case study. *Copeia*, 1, 9–19.
- Douglas, M. E. y Matthews, W. J. (1992). Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater fish assemblage. *Oikos*, 65, 213–224.
- Feinsinger, P. (2004). El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. In *Santa Cruz de la Sierra*: Editorial FAN.
- Funk, V. (1993). Uses and misuses of floras. *Taxon*, 42, 761–772.
- Gerking, D. S. (1994). *Feeding ecology of fish*. San Diego: Academic Press.
- Goszczyński, J. (1986). Diet of foxes and martens in central Poland. *Acta Theriologica*, 31, 491–506.
- Gotelli, N. J. y Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379–391.
- Gotelli, N. J. y Ellison, A.M. (2013). *EcoSimR: null models for ecology*. Version 1.00 [consultado 24 May 2015]. Disponible en: <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>. Fecha de acceso: 24 de mayo del 2015.
- Hammer, Ø. y Harper, D. (2006). *Paleontological Data Analysis*. Oxford: Blackwell Publishing.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 9. Recuperado de http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Harper, D. A. T. (Ed.). (1999). *Numerical Palaeobiology*. John Wiley y Sons.
- Horn, H. S. (1966). Measurement of “Overlap” in comparative ecological studies. *American Naturalist*, 100, 419–424.
- Hurlbert, S. H. (1978). The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59, 67–77.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks Cold Spring Harbor Symposium. *Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Hynes, H. B. N. (1950). The food of fresh water Sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology*, 19, 36–58.
- Hynes, H. B. N. (2001). *The ecology of running waters*. Caldwell: Blackburn Press.
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis a review and methods and their application. *Journal Fish Biology*, 17, 411–429.
- Krebs, C. J. (1985). *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance* (3rd ed.). New York: Harper and Row.
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological methodology*. (Segunda edición). New York: Addison-Wesley.
- Krebs, J. R. y Davies, N. B. (1981). *An introduction to behavioural ecology*. Oxford: Blackwell.
- Lack, D. (1947). *Darwin's finches*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Levins, R. (1968). *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton: Princeton University Press.
- MacArthur, R. H. (1972). *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. New York: Harper and Row.
- MacArthur, R. H. y Pianka, E. R. (1966). On optimal use of patchy environment. *American Naturalist*, 100, 603–609.
- MacDonald, J. S. y Green, R. H. (1983). Redundancy of variables used to describe importance of prey species in fish diets. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40, 635–637.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell Science.
- Margalef, R. (1958). Information theory in ecology. *General Systematics*, 3, 36–71.
- Montaña, C. G. y Winemiller, K. O. (2013). Evolutionary convergence in Neotropical cichlids and Nearctic centrarchids: evidence from morphology, diet and stable isotope analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109, 146–164.
- Motta, R. S. y Uieda, V. S. (2004). Dieta de duas espécies de peixes do ribeirão do Atalho, Itatinga. *SP. Revista Brasileira de Zoologia*, 6, 191–205.
- Novakowski, G. C., Hahn, N. S. y Fugii, R. (2008). Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotropical Ichthyology*, 6, 567–576.
- Pedley, R. B. y Jones, J. W. (1978). The comparative feeding behaviour of Brown trout *Salmo trutta* L. and Atlantic salmon *Salmo salar* L. En Llyndwytwch Wales. *Journal Fish Biology*, 12, 253–256.
- Pianka, E. R. (1969). Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in Western Australia. *Ecology*, 50, 1012–1030.
- Pianka, E. R. (1982). *Evolutionary ecology*. New York: Harper and Row.
- Pouilly, M., Barrera, S. y Rosales, C. (2006). Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the Upper Beni watershed (Bolivia). *Journal Fish Biology*, 68, 37–156.
- Pouilly, M., Lino, F., Bretenoux, J. G. y Rosales, C. (2003). Dietary-morphological relationships in a fish assemblages of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal Fish Biology*, 62, 1137–1158.
- Pouilly, M., Yunoki, T., Rosales, C. y Torres, L. (2004). Trophic structure of fish assemblages from Mamoré River floodplain lakes (Bolivia). *Ecology of Freshwater Fish*, 13, 245–257.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria [consultado 19 Feb 2014]. Disponible en: <http://www.R-project.org/>.
- Rezende, C. F., Caramaschi, E. P., Lobón-Cerviá, L. y Mazzoni, R. (2013). Trophic ecology of two benthivorous fishes in relation to drift and benthos composition in a pristine Serra do mar stream (RJ, South-Eastern Brazil). Fundamental and applied Limnology. *Journal of the International Association of Theoretical and Applied Limnology*, 13, 163–175.
- Rivas, L. R. (1964). A reinterpretation of the concepts “Sympatric” and “Allopatric” with proposal of the additional terms “Syntopic” and “Allo-topic”. *Systematic Zoology*, 13, 42–43.
- Román-Palacios, C., Román-Valencia, C. y Taphorn, D. C. (2014). Trophic and reproductive ecology of a Neotropical characid fish *Hemibrycon brevispini* (Teleostei: Characiformes). *Caldasia*, 36, 289–304.
- Román-Valencia, C. y Arcila-Mesa, D. K. (2009). Two new species of *Hemibrycon* (Characiformes: Characidae) from the Magdalena River. *Colombia. Animal Biodiversity and Conservation*, 32.2, 77–87.
- Román-Valencia, C., Arcila-Mesa, D. K. y García, M. D. (2009). . *Diversidad fenotípica en peces del género Hemibrycon (Characiformes: Characidae) del sistema del río Magdalena-Cauca (71-72) Colombia*. Brenesia.
- Román-Valencia, C., Vanegas-Ríos, J. A. y García, M. D. (2009). Análisis comparado de las especies del género *Bryconamericus* (Teleostei: Characidae) en la cuenca de los ríos Cauca-Magdalena y Ranchería Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 466–482.
- Ross, S. T. (1986). Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, 2, 352–388.
- Schoener, T. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27–39.
- Schoener, T. W. (1982). The controversy over interspecific competition. *American Scientist*, 70, 586–590.
- Schoener, T. W. (1985). Some comments on Connell's and my reviews of field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*, 125, 730–740.
- Shannon, C. E. y Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of communication*. Urbana: University of Illinois Press.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Svårdson, G. (1949). Competition and habitats selection in birds. *Oikos*, 1, 157–174.
- Taper, M. L. y Marquet, P. A. (1996). How do species really divide resources? *The American Naturalist*, 147, 1072–1082.
- Vojtech, N., Basset, Y., Miller, S., Weiblen, G., Bremer, B., Cizek, L., et al. (2002). Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature*, 416, 841–844.
- Wiens, J. A. (1989). *The ecology of bird communities*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Zug, G. R., Vitt, L. J. y Caldwell, J. P. (2001). *Herpetology An introductory biology of Amphibians and Reptiles*. In *Segunda edición*. San Diego: Academic Press.