



**Relaciones tróficas y nichos tróficos
de *Austrofundulus guajira* y *Rachovia
hummelincki*
(Cyprinodontiformes: Rivulidae) en
charcas estacionales de La Guajira,
Colombia**

Dayana Vanessa Pacheco Pacheco

Universidad Magdalena

Facultad de Ciencias Básicas

Programa de Biología

Santa Marta, Colombia

Año 2022



Relaciones tróficas y nichos tróficos de *Austrofundulus guajira* y *Rachovia hummelincki* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) en charcas estacionales de La Guajira, Colombia

Dayana Vanessa Pacheco Pacheco

Trabajo presentado como requisito parcial para optar al título de:

Biólogo

Director (a):

Ph.D. Cesar Enrique Tamaris Turizo

Codirector (a):

Msc. Pedro Eslava Eljaiek

Línea de Investigación:

Ecología trófica

Grupo de Investigación:

Grupo de Investigación de Biodiversidad y Ecología Aplicada (GIBEA)

Universidad del Magdalena

Facultad de Ciencias Básicas

Programa de Biología

Santa Marta, Colombia

Año 2022

Nota de aceptación:

Aprobado por el Consejo de Programa en cumplimiento de los requisitos exigidos por el Acuerdo Superior N° 11 de 2017 y Acuerdo Académico N° 41 de 2017 para optar al título de Biólogo

Jurado

Jurado

Santa Marta, ____ de ____ de ____

*“Camina hacia el futuro, abriendo nuevas puertas y
Probando cosas nuevas, se curioso, porque nuestra curiosidad
siempre nos conduce por nuevos caminos” Walt Disney.*

*A mi abuela y a mi madre porque de ellas he
aprendido la paciencia y la fortaleza, el nunca
rendirse para alcanzar los sueños.*

Agradecimientos

Agradezco al proyecto “Redes tróficas de charcas estacionales en el norte del departamento de La Guajira, Colombia” (Proyecto número 16ED16C3F13, Pls: R. Cayón Reyes) financiado por FONCIENCIAS de la Universidad del Magdalena por otorgarme las muestras.

A mis tutores Cesar Enrique Tamariz PhD., docente de la Universidad del Magdalena y Pedro Eslava Eljaiek Msc., director del Grupo de Investigación en Biodiversidad y Ecología Aplicada por sus aportes valiosos, los cuales fueron enriquecedores en la experiencia de trabajar con ustedes, destaco su paciencia y confianza que tuvieron en mí.

A Daniel Serna Macias MsC. docente de la Universidad del Magdalena, por su apoyo en trabajo de campo.

A Carlos García Alzate PhD docente de la Universidad del Atlántico por sus capacitaciones y sus aportes objetivas a la investigación.

Al Grupo de Investigación de Biodiversidad y Ecología Aplicada (GIBEA) por acogerme, todas sus capacitaciones, confianza y apoyo por parte de cada uno de los compañeros.

Contenido

| | |
|--|-----------|
| Resumen..... | 10 |
| Abstract | 11 |
| Introducción | 13 |
| Materiales y Métodos..... | 16 |
| <i>Área de estudio</i> | <i>16</i> |
| <i>Muestreo de la ictiofauna.....</i> | <i>17</i> |
| <i>Análisis de muestras</i> | <i>18</i> |
| Resultados | 20 |
| <i>Variables ambientales</i> | <i>20</i> |
| <i>Rachovia hummelincki.....</i> | <i>23</i> |
| <i>Austrofundulus guajira.....</i> | <i>25</i> |
| Discusión..... | 27 |
| Conclusión | 29 |
| Referencias bibliográficas..... | 30 |

Lista de figuras

| | |
|---|----|
| Figura 1: Ubicación geográfica del área de estudio, Colombia La Guajira (Charca 1 Maicao), (Charca 2 - Km 67 vía Maicao). Elaborado por Dayana Vanessa Pacheco Pacheco. | 17 |
| Figura 2: Diagrama de cajas y bigotes de los pesos <i>Austrofundulus guajira</i> y <i>Rachovia hummelincki</i> | 22 |
| Figura 3: Diagrama de cajas y bigotes de las longitudes totales (LT) de <i>Austrofundulus guajira</i> y <i>Rachovia hummelincki</i> | 22 |
| Figura 4: Porcentaje de frecuencia de ocurrencia de la dieta de <i>Rachovia hummelincki</i> , donde el mayor valor 10,62 que pertenece a restos de insectos no identificados, charca 1 localizada a 11°23' N y los 72°16' O y la charca 2 localizada vía Maicao entre los 11°23' N y los 72°17' O. | 23 |
| Figura 5: Índice volumétrico de la dieta de <i>Rachovia hummelincki</i> , porcentajes de mayor a menor de los ítems alimenticios, charca 1 localizada a 11°23' N y los 72°16' O y la charca 2 localizada vía Maicao entre los 11°23' N y los 72°17' O. | 24 |
| Figura 6: Índice de importancia relativa de las dietas alimenticias de <i>Rachovia hummelincki</i> , charca 1 localizada a 11°23' N y los 72°16' O y la charca 2 localizada vía Maicao entre los 11°23' N y los 72°17' O. | 24 |
| Figura 7: Porcentaje de frecuencia de ocurrencia de <i>Austrofundulus guajira</i> , donde el ítem de mayor frecuencia de aparición fue fibras vegetales y el de menor copépodos charca 1 localizada a 11°23' N y los 72°16' O y la charca 2 localizada vía Maicao entre los 11°23' N y los 72°17' O. | 25 |
| Figura 8: Índice volumétrico de la dieta de <i>Austrofundulus guajira</i> , porcentajes de mayor a menor de los ítems alimenticios, charca 1 localizada a 11°23' N y los 72°16' O y la charca 2 localizada vía Maicao entre los 11°23' N y los 72°17' O. | 26 |
| Figura 9: Índice de importancia relativa de las dietas alimenticias de <i>Austrofundulus guajira</i> , charca 1 localizada a 11°23' N y los 72°16' O y la charca 2 localizada vía Maicao entre los 11°23' N y los 72°17' O. | 26 |

Lista de tablas

Tabla 1: Caracterización ambiental del cuerpo del agua de Maicao (La Guajira, Colombia).21

LISTA DE SÍMBOLO

| Símbolo | Significado |
|----------------------|------------------------|
| cm | Centímetro |
| g | Gramos |
| L | Litro |
| LT | Longitud total |
| mg | Miligramos |
| m | Metros |
| m² | Metros cuadrado |
| N | Norte |
| O | Oeste |

Resumen

Este estudio se basó en evaluar los hábitos tróficos de dos especies de peces anuales de La Guajira (Colombia), *Austrofundulus guajira* y *Rachovia hummelincki* los cuales habitan en charcas estacionales, esto con el fin de conocer sus dietas, la amplitud de nicho trófico y la dinámica poblacional en el ecosistema, se realizaron dos muestreos en noviembre 2018 y enero 2019 en el municipio de Maicao. La recolecta de los peces fueron a través de redes de arrastre y Atarrayas. Para el análisis de datos se utilizaron los siguientes índices clásicos de análisis de contenido estomacal, porcentaje de Frecuencia de Ocurrencia (FO%) para indicar la diversificación de las dietas, el índice de los análisis volumétricos (V%) y el índice de importancia relativa (IIR%) para establecer los hábitos alimentarios de la especie y se emplearon los índices de Levins estandarizados por Hurlbert (BA) para evaluar la amplitud del nicho trófico. Se analizaron 48 ejemplares para *R. hummelincki*. Se determinaron 43 ítems alimenticios, lo más importantes fueron Copepoda con el 22,50% y Chironominae con 22,40% por ende, se establecieron dos categorías de hábitos tróficos Insectívora y zooplanctófaga, se obtuvo una amplitud de nicho de 0,22, el cual sugiere tener un nicho trófico estrecho propio de un especialista. Mientras que, en *A. guajira* se analizaron 11 ejemplares, se identificaron 10 ítems alimenticios en donde se establecieron 5 categorías tróficas herbívora, insectívora, zooplanctófago, piscívoro y oportunista, los ítems de mayor importancia fueron las fibras vegetales con el 20,87% y *Leptestheria sp.* con 17,95%- El índice de Levin arrojó 0,66 por lo que se le considera una especie generalista. Los análisis tróficos de dietas y el nicho mostraron partición del nicho trófico de las dos especies, por lo que la coexistencia es explicada por la teoría clásica de competencia que muestra una diferenciación de los recursos consumidos produciendo una disminución de competencia.

Palabras clave: Ecología trófica Sintopía Peces Anuales.

Abstract

This study was based on evaluating the trophic habits of two species of annual fish from La Guajira (Colombia), *Austrofundulus guajira* and *Rachovia hummelincki*, which inhabit temporary ponds, this to know their diets, the breadth of the trophic niche, and the population dynamics in the ecosystem, two samplings were carried out in November 2018 and January 2019 in the municipality of Maicao. The fish were collected through trawl nets and cast nets. For the data analysis, the percentage of occurrence frequency (FO%) was used to indicate the diversification of the diets, the volumetric analysis index (V%) and the relative importance index (IIR%) to establish the habits of the species and the Levins indices standardized by Hurlbert (BA) were used to evaluate the breadth of the trophic niche. 48 specimens were analyzed for *R. hummelincki*. 43 food items were determined, the most important were Copepoda with 22,50% and Chironominae with 22,40%, therefore, two categories of trophic habits were established insectivorous and Zooplanktophagous, a niche width of 0.22 was obtained, which suggests having a narrow trophic niche typical of a specialist. While, in *A. guajira*, 11 specimens were analyzed, 10 food items were identified where 5 trophic categories were established: herbivorous, insectivorous, zooplanktophagous, piscivorous, and opportunistic, the most important items were vegetable fibers with 20,87% and *Leptestheria sp.* with 17,95%. The Levin index showed 0,66, so it is considered a generalist species. The trophic analysis of diets and the niche showed a partition of the trophic niche of the two species so that the coexistence is explained by the classical theory of competition, which shows the differentiation of the resources consumed producing a decrease in competition.

Keywords: Trophic Ecology Syntopy, Annuals Fish

Introducción

Los ecosistemas lénticos se encuentran influenciados por factores abióticos y bióticos, que consecuentemente afectan procesos bióticos, como las interacciones ecológicas desde nivel poblacional hasta las comunidades (Smith y Smith., 2007; Yang et al., 2008; Winemiller et al., 2014). Por ejemplo, cuando los sistemas hidrológicos son afectados por la estacionalidad (nivel del agua), perturba directamente la disponibilidad de los recursos (Davis et al., 2018). En este sentido, el estudio de las relaciones tróficas es adecuado para conocer la estructura y el funcionamiento de un ecosistema, a partir de las dietas y las poblaciones, ya que a través del conocimiento de estas relaciones se puede entender el modo alimenticio, la naturaleza y el alcance de las relaciones ecológicas interespecífica o intraespecífica basadas en el consumo (Hutchinson, 1957; Cruz et al., 2000; Elliott et al., 2007; Hajisamae, 2009;).

Para entender las interacciones entre las especies es importante considerar, 1) la hipótesis de “similitud límite” de MacArthur y Levins (1967) basada en el límite de competencia, la cual plantea que las especies que coexisten tienen limitantes en su abundancia, ya que la amplitud de nicho de cada especie disminuye el número de especie que puede coexistir, también se puede reducir el número de su abundancia por la cantidad de recursos disponible pero puede aumentar si las dimensiones del ambiente aumentan, también la aparición de depredadores y la inestabilidad ambiental lo que establece cierto grado de especialización de nichos. 2) Volterra (1926) y Lotka (1978) trabajaron de manera independiente con modelos matemáticos sobre crecimiento poblacional y la limitaciones naturales del suministro de alimento concluyendo que dos especies que usan un mismo recurso no pueden coexistir en el mismo nicho, 3) el principio de Gause o principio de exclusión de especies (1935), demostró de manera experimental que dos especies que compitan en un mismo nicho una de ellas inevitablemente se extinguirá por lo que si dos especies coexisten, considera que están en distintos nichos, 4) el solapamiento de nichos, Hutchinson (1957) postula que las especies que coexisten es porque sus nichos fundamentales están superpuestos.

Así mismo, se tiene en cuenta la definición del nicho trófico, se basa en el concepto de la distribución de utilización de recursos planteado por MacArthur y Levins (1967) describe que el nicho de una población específica será equivalente a la frecuencia de un recurso ordenado en uno o más dimensiones, donde se mide el recurso del sistema ya sea por las dietas, el tamaño, el espacio y el tiempo (Schoener, 1989; Krebs, 1999; Pocheville, 2015).

A nivel mundial se han realizado múltiples estudios sobre las relaciones tróficas de peces de importancia comercial, dentro de ellos se destacan los realizados por Hajisamae (2009) quien evaluó la ecología trófica de ensamblajes de 45 especies de peces en Tailandia (Sur del mar de China), donde la mayoría de las especies exhibieron un alto consumo de alimentos, siendo el camarón el ítem más abundante (31,7%) y el anfípodo gamárido el menos importante (8,3%), de acuerdo con ítems consumidos, los peces se categorizaron en los gremios piscívoros, zooplanctívoros, zoobentívoros y oportunista, estos 4 gremios variaban en la columna de agua, de las cuatro zonas evaluadas, explicando que los cambios en las dietas de los peces se pueden modificar dentro del hábitat, determinando las oportunidades del forrajeo.

Las charcas estacionales son ecosistemas ampliamente distribuidos, en todas las regiones biogeográficas, desde los estanques boreales de nieve derretidas del norte de Escandinavia hasta los estanques de dunas costeras inundados estacionalmente del sur de España (Nilsson y Soderstrom., 1988; Serrano y Serrano., 1996; Williams, 1997). Son consideradas por la convención Ramsar, como humedales que se caracterizan por tener fases de llenado y vaciado cíclico, que se encuentra estrechamente ligado a las precipitaciones (Williams, 1997; Williams et al., 2001; Pérez et al., 2015). Debido a que, no es un ecosistema permanente, sus nutrientes varían por las distintas fluctuaciones de las precipitaciones, produciendo afectaciones de los factores fisicoquímicos del agua (Williams et al., 2001; Pérez et al., 2015;). La mayoría de estas charcas son poco profundas y no poseen un amplio espejo de agua (Serna et al., 2019); como principales factores que afectan estos sistemas se encuentran la agricultura y el

desarrollo urbano (Serrano y Serrano, 1996); y son altamente susceptibles a la contaminación debido a sus bajos volúmenes de agua (Williams, 1997). Estos sistemas pueden tener la misma cantidad de especies raras que un lago permanente, sin embargo, presentan menores abundancias por lo que son considerados como ambientes bajo amenaza considerable (Collinson et al., 1995).

Las especies *Austrofundulus guajira* y *Rachovia hummelincki* son peces anuales, se denominan así, ya que tienen la singularidad de estar adaptados a las dinámicas hidrológicas que exhiben ecosistemas como las charcas estacionales, al estar propensos a la desecación, han desarrollado un mecanismo de ciclo de vida, el cual consiste en que la hembra entierra sus huevos en el sustrato y éstos permanecen en diapausa; que se define como una detección programada del desarrollo, que se regulan por factores endógenos y señales ambientales por ejemplo, la temperatura y el fotoperiodo (Blanco, 2020). Y permanecen así, hasta que el sistema presente condiciones favorables para su eclosión. Los organismos alcanzan madurez sexual de 3 a 5 semanas después haber eclosionado (Taphorn y Thomerson, 1978 Hrbek et al., 2005; Laufer et al., 2009;). *Austrofundulus guajira* fue colectado por Thomerson y Greenfield (1972) y descrito por primera vez por de Beaufort (1940) quien la nombró como *Austrofundulus transilis*; los organismos de esta especie se caracteriza por tener un cuerpo robusto con dimorfismo sexual, cuando los machos están sexualmente maduro presenta una coloración gris en el fondo con pintas más oscuras, tiene una aleta anal vistosa, con una franja roja bordeada y franja negra redondeada sin extensiones, sin embargo, en algunos machos se puede observar una pequeña extensión en la aleta anal (Taphorn y Thomerson, 1978). De igual manera, *Rachovia hummelincki* fue descrita por de Beaufort (1940) esta especie posee dimorfismo sexual se diferencia de todos los machos de las especies de *Rachovia* y *Austrofundulus* porque la quinta parte inferior de la aleta caudal es de color naranja brillante, amarillo o blanco y contrasta con el resto de la aleta, que es de color gris azulado o marrón (Hrbek et al., 2005).

A pesar de esta particularidad, poco se conoce de su ciclo de vida y de sus dietas (Costa, 1995; Arenzon et al., 2001; Laufer et al., 2009;); por tanto, con el desarrollo

de este estudio se pretende evaluar la ecología trófica de dos especies de peces anuales *Austrofundulus guajira* y *Rachovia hummelincki* en el departamento de La Guajira (Colombia). Por consiguiente, La hipótesis planteada es que las relaciones tróficas evaluadas desde la perspectiva de dietas y los nichos tróficos de las dos especies de peces anuales diferirán, de tal manera, que sus nichos tróficos realizados no se superpongan de manera considerable, permitiendo la coexistencia de las dos especies.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El trabajo se realizó en el departamento de La Guajira, Colombia, en los municipios Riohacha, Maicao, Manaure y Uribia, que se localizan aproximadamente a 54 m de altitud (figura 1). La región presenta un régimen de precipitación bimodal tetra-estacional, donde hay un periodo de mayor sequia entre diciembre y abril, lluvias menores de mayo a junio, y las lluvias mayores inician en septiembre hasta noviembre (Orjuela-Rojas et al., 2011) Los ecosistemas del norte lo dominan dunas en medio de un ambiente desértico, y en el sur, hay influencia de los sistemas montañosos de la Sierra Nevada de Santa Marta y la Serranía del Perijá, los cuales generan un paisaje heterogéneo morfológicamente que propicia las precipitaciones locales (Corpoguajira, 2014).

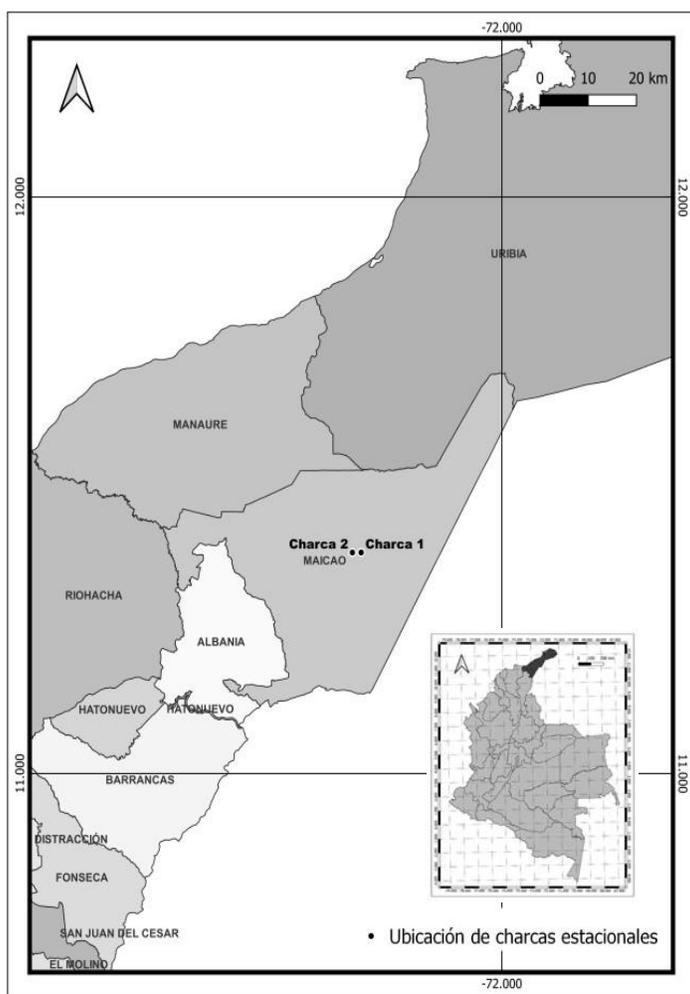


Figura 1: Ubicación geográfica del área de estudio, Colombia La Guajira (Charca 1 Maicao), (Charca 2 - Km 67 vía Maicao). Elaborado por Dayana Vanessa Pacheco Pacheco.

Muestreo de la ictiofauna

Los sitios de muestreos se seleccionaron en el marco del desarrollo del proyecto de investigación “Charcas estacionales del departamento de La Guajira (Colombia)”. En este sentido, se establecieron 2 charcas estacionales para la recolección del material biológico. Una ubicada en la entrada al municipio de Maicao entre los 11°23' N y los 72°16' O y otra localizada en el kilómetro 67 vía Maicao entre los 11°23' N y los 72°17' O.

En cada charca se realizaron dos muestreos, el primero en noviembre de 2018 y el segundo en enero de 2019. Las capturas de los peces se llevaron a cabo con una

red manual de 0,5 m² y 2 mm de ojo de malla, además se empleó una Atarraya de 3 m de diámetro y 1/4 de pulgada de ojo de malla, las recolectas se realizaron entre las 9:00 am y las 11:00 am debido a que, las charcas poseen una pequeña extensión (0,2 ha), se muestreó todo el sistema. Los ejemplares capturados se separaron por morfoespecies, tomando como criterio la aleta caudal normalmente redondeada que no tuviera extensiones, número de escamas laterales de 32 o más (rango 28 -38), la coloración de la aleta caudal característicos de los machos de cada especie (Taphorn y Thomerson,1978). Se almacenaron en bolsas plásticas debidamente marcadas con información de la localidad y se preservaron en etanol al 96% (Samanez et al., 2014). Adicionalmente se registraron las variables fisicoquímicas con un medidor portátil multiparámetro (OHAUS ST-300): Temperatura ambiente, humedad relativa %RH, intensidad lumínica (Lux), Temperatura de agua(°C) y la conductividad (μS/cm) con un potenciométrico SM 2510- B, el pH con un potenciométrico 4500 HB y la concentración de oxígeno (mg/L).

Análisis de muestras

Los peces se trasladaron a las instalaciones del laboratorio 9 del Instituto de investigaciones tropicales (INTROPIC) de la Universidad del Magdalena. A cada organismo se le midió el peso total (g) y la longitud total (cm) con una balanza analítica Ohaus y un calibrador manual respectivamente. Luego, se realizó la extracción del tracto digestivo lo más completo posible con una incisión uroventral, consecuentemente, se cortó desde el intestino anterior hasta el intestino posterior para evitar el sesgo, ya que, podía haber presencia de la presa fácilmente digerible como la presa resistente (Ramachandran y Shinoj, 2018).

Se compararon los pesos y las tallas de las dos especies de peces, para detectar posibles diferencias; para lo cual, se les comprobaron los supuestos de normalidad con la prueba Shapiro-Wilk y homocedasticidad con la prueba F (Fisher), donde para los pesos no se cumplieron los supuestos ya que, para la prueba de normalidad *A.guajira* el P- valor fue de 0,87,y para *R. hummelincki* el P-valor fue

de 0,004, se realizó una prueba no paramétrica U Mann-Whitney y para las tallas se realizó la prueba T- student para muestras de poblaciones independientes al cumplirse los supuestos de normalidad para *A. guajira* 0,15 y *R. hummelincki* 0,42 y para los supuestos de homocedasticidad P- valor 0,203, la comparación se realizó teniendo en cuenta una significancia del 5%.

El contenido estomacal se preservó en etanol al 96% y se observó en un estero- microscopio Carl Zeiss Stemi 508 en aumentos de 5X a 40X, donde se procedió a identificar las presas hasta el nivel más detallado posible, con la ayuda de claves y guías taxonómicas de Roldán (1996), Domínguez & Fernández (2009), Ramírez, (2000);.

Después de que los ítems alimenticios fueron identificados, se procedió a evaluar la dieta empleando el método de frecuencia de ocurrencia (%FO), mediante la siguiente ecuación $FO\% = \frac{Ei}{Et} \times 100$, donde Ei es el número de estómagos con la presa i; Et es el número total de estómagos examinados para cada especie (Starck et al., 1971).

A cada ítem alimenticio se le estimó el volumen ocupado, mediante una estimación indirecta conocido como método volumétrico (%V), mediante la siguiente ecuación $\%V = \frac{Vi}{Vt} \times 100$ (Hyslop,1980). El número total de ítems fue considerado como el 100% de la dieta de cada individuo, donde Vi corresponde el volumen de cada ítem y Vt el volumen total. Los contenidos estomacales se pusieron dentro de una caja de Petri, que se ubicó sobre una hoja de papel milimetrada de 10 x 10 mm para la estimación de los volúmenes de manera indirecta (Morales G., 2016).

Posteriormente se calculó el índice de Importancia Relativa (IIR) $IIR = (\%Ni + \%Vi) \times \%FO$, donde %Ni es igual al porcentaje de la categoría de alimentos específicos por número, %Vi es el porcentaje en volumen, %FO es el porcentaje de la frecuencia de ocurrencia. Este índice pondera la relación de los diversos ítems

alimenticios asignando mayor peso a las categorías más comunes y con mayor volumen (Pinkas et al., 1971).

Finalmente, se calculó la amplitud del nicho trófico por medio del índice de Levins $B_j = \frac{1}{n-1} \times \left\{ \left[\frac{1}{\sum p_{ij}^2} \right] \right\} - 1$ a partir de la medición de la uniformidad de los individuos consumidos, donde B_j es el índice de Levins estandarizado, n es el número de ítems de presa consumidos por la especie y p es la probabilidad de hallar el ítem (i) en la muestra (j). Este índice maneja rango de 0 a 1, Los valores del índice mayor o igual que 0,6 indica que el organismo es generalista, mientras que valores menores de 0,6 son propios de organismos especialistas, lo que indica que utiliza un número bajo de recursos y presenta una preferencia por ciertos alimentos (Levins, 1968).

Resultados

Variables ambientales

Los sistemas se caracterizaron por presentar temperatura del ambiente promedios de 34,65 ($\pm 0,55$), temperatura del agua con un promedio de 32,5, la humedad relativa tuvo un promedio 68,8 \pm 4.554, la intensidad lumínica 22,6 ($\pm 2,3$) y la conductividad de 1557 \pm 93, y con un pH promedio 8 ($\pm 0,05$), finalmente la concentración de Oxígeno promedio de 3,48 ($\pm 0,48$) (Tabla 1).

Tabla 1: Caracterización ambiental del cuerpo del agua de Maicao (La Guajira, Colombia).

| Variable | Charca 1 11°23' N y los 72°16' W Entrada de Maicao | Charca 2 11°23' N y los 72°17' W Km 67 Riohacha - Maicao | Promedio/DE |
|--------------------------|--|---|-------------|
| Temperatura ambiente | 34,1 °C | 35,2°C | 34,65± 0,55 |
| Humedad relativa | 63,50% | 72,1% | 68.8 ±4,554 |
| Intensidad Lumínica | 20,3 Lux | 24,9 Lux | 22,6± 2,3 |
| Temperatura del agua | 31,8 °C | 33,2 °C | 32,5± 0,7 |
| Conductividad | 1464 µS/cm | 1650 µS/cm | 1557±93 |
| pH | 7,99 | 8,1 | 8±0.05 |
| Concentración de oxígeno | 3,97 mg/L | 2,99 mg/L | 3,48±0,48 |

Se colectaron 48 individuos de *R. hummelincki* y 11 de *A. guajira*. Las especies presentaron diferencias en sus pesos ($P < 0,05$; U-Mann whitney= 1,587-06) y tallas ($P < 0,05$; t- test =6,95). Los individuos de *R. hummelincki* presentaron un peso medio 1,03 g ($\pm 0,347$) (figura 2) y 4,47 cm, ($\pm 0,770$) de longitud total (LT) (Figura 3). Mientras que, 11 organismos pertenecieron *A. guajira*, tuvieron un peso promedio de 3,39 g ($\pm 0,386$) (figura 2) y 6,18 cm ($\pm 0,530$) de LT (figura 3).

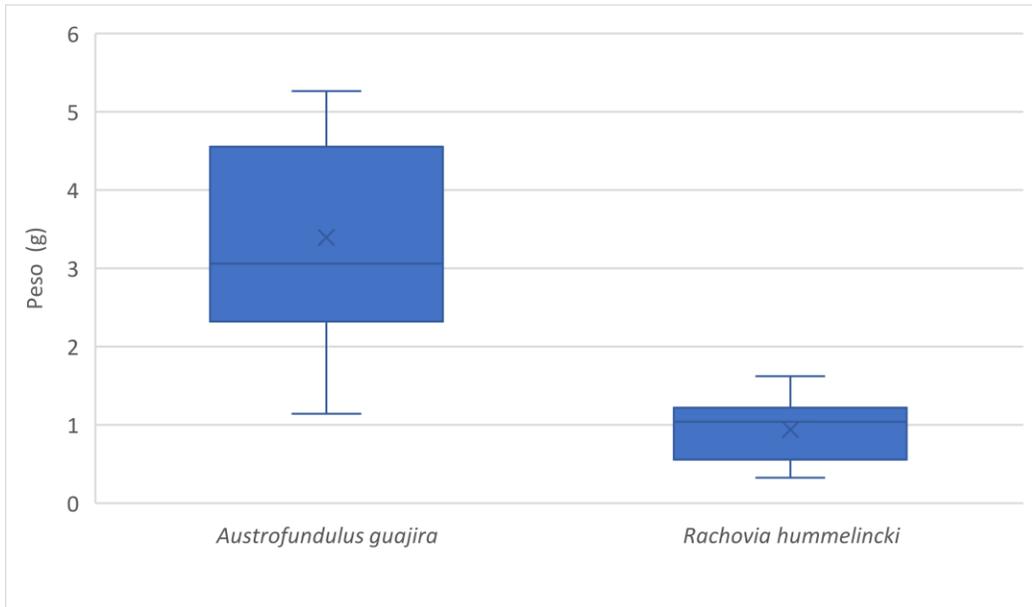


Figura 2: Diagrama de cajas y bigotes de los pesos *Austrofundulus guajira* y *Rachovia hummelincki*.

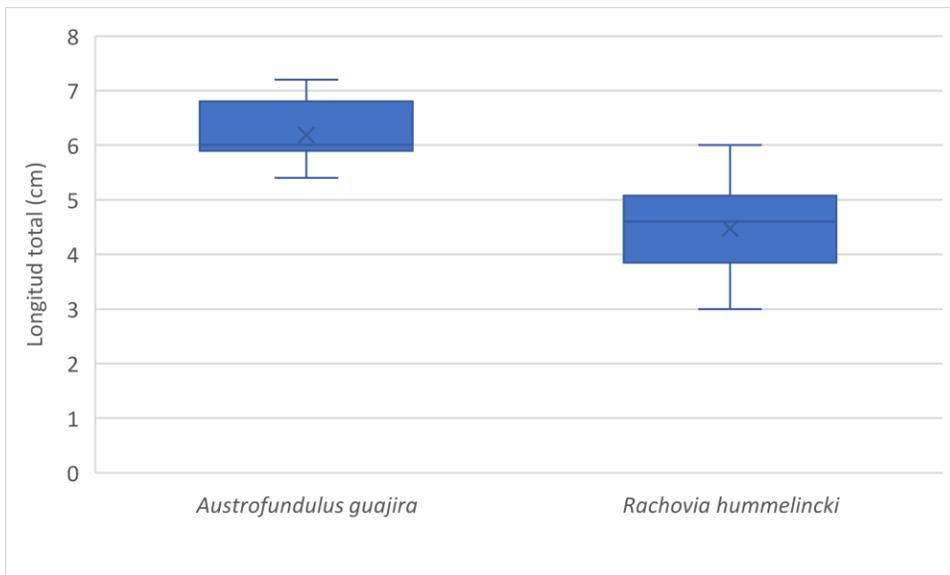


Figura 3: Diagrama de cajas y bigotes de las longitudes totales (LT) de *Austrofundulus guajira* y *Rachovia hummelincki*.

Rachovia hummelincki

De los 48 individuos analizados, presentaron 43 ítems alimenticios. El análisis de frecuencias de ítems mostró que la especie es insectívora y zooplanctófaga, ya que los restos de insectos fue el alimento dominante (FO=10,63%), seguido de copépodos con el 9,84 % y dípteros de la subfamilia Chironominae con 9,45%, además las fibras vegetales (9,44%), y el branquiópodo *Leptestheria sp.* 7,87% presentaron valores altos, en contraste, las familias de insectos como *Torridincolidae* (Coleoptera) y *Veliidae* (Hemiptera) presentaron las menores proporciones (0,39%) (figura 4).

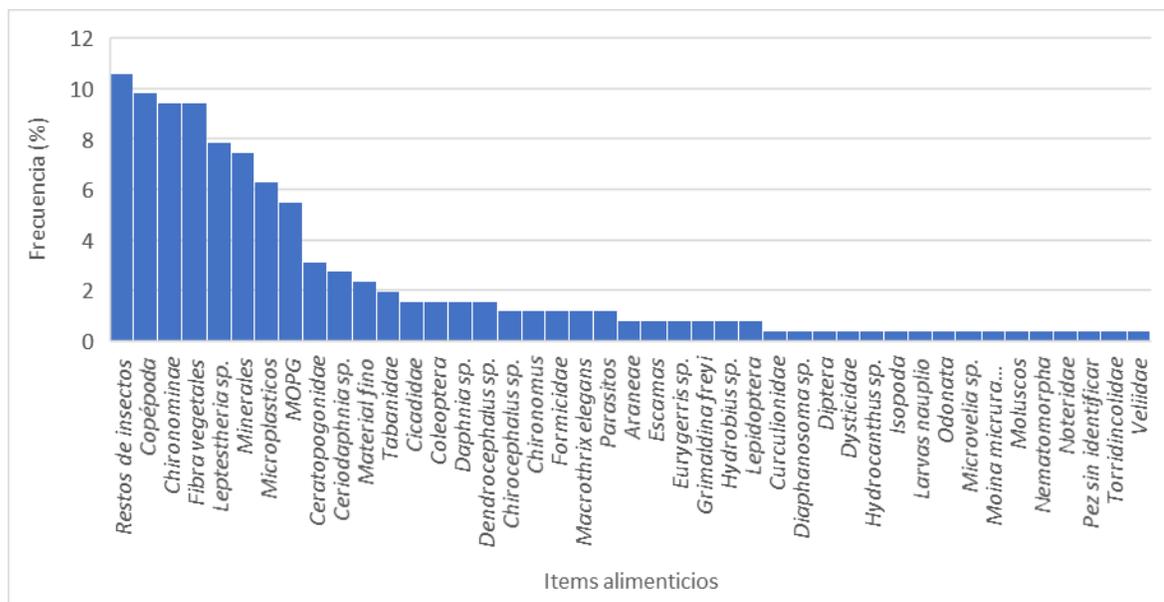


Figura 4: Porcentaje de frecuencia de ocurrencia de la dieta de *Rachovia hummelincki*, donde el mayor valor 10,62 que pertenece a restos de insectos no identificados, charca 1 localizada a 11°23' N y los 72°16' O y la charca 2 localizada vía Maicao entre los 11°23' N y los 72°17' O.

En cuanto al análisis del índice volumétrico el material orgánico particulado grueso (MOPG) de origen animal presentó valores alto de volumen con un porcentaje de 23,75%, seguido de insectos de la subfamilia Chironominae (19,39%) y copépodos (11,39%) (Figura 5). Los menores valores de volumen se observaron en díptero *Hydrocanthus sp.*, cladócono *Diaphanosoma sp.* y *Torridincolidae* (Figura 5).

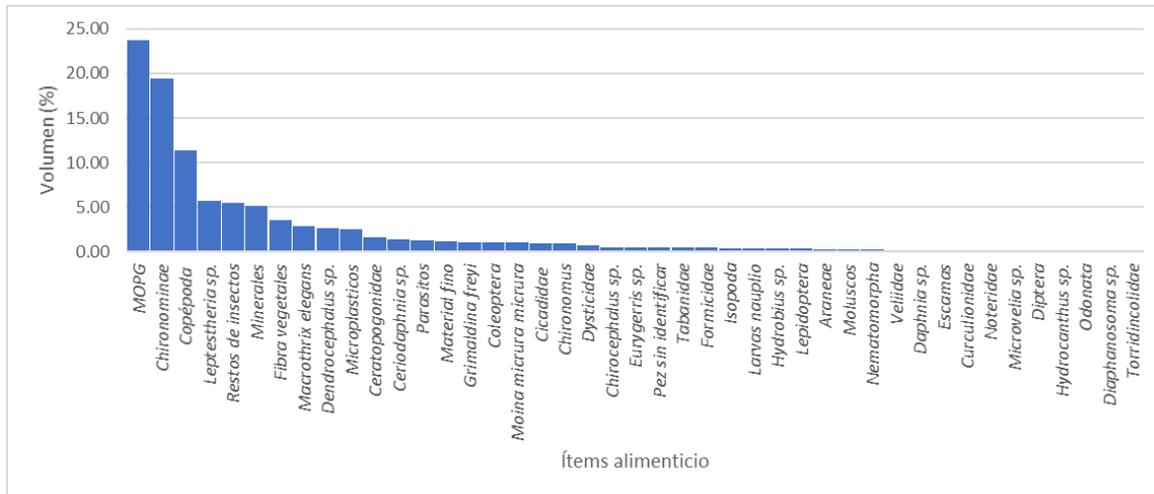


Figura 5: Índice volumétrico de la dieta de *Rachovia hummelincki*, porcentajes de mayor a menor de los ítems alimenticios, charca 1 localizada a 11°23' N y los 72°16' O y la charca 2 localizada vía Maicao entre los 11°23' N y los 72°17' O.

El índice de importancia relativa (IIR) mostró que los copépodos y los Chironominae fueron los ítems más representativos con el 22,5 y 22,4% respectivamente, seguido de *Leptestheria* (14,77%) y restos de insectos (13,33%), mientras que fibras vegetales y otros ítems de insectos fueron considerados ítems incidentales de menor porcentaje importancia (figura 6).

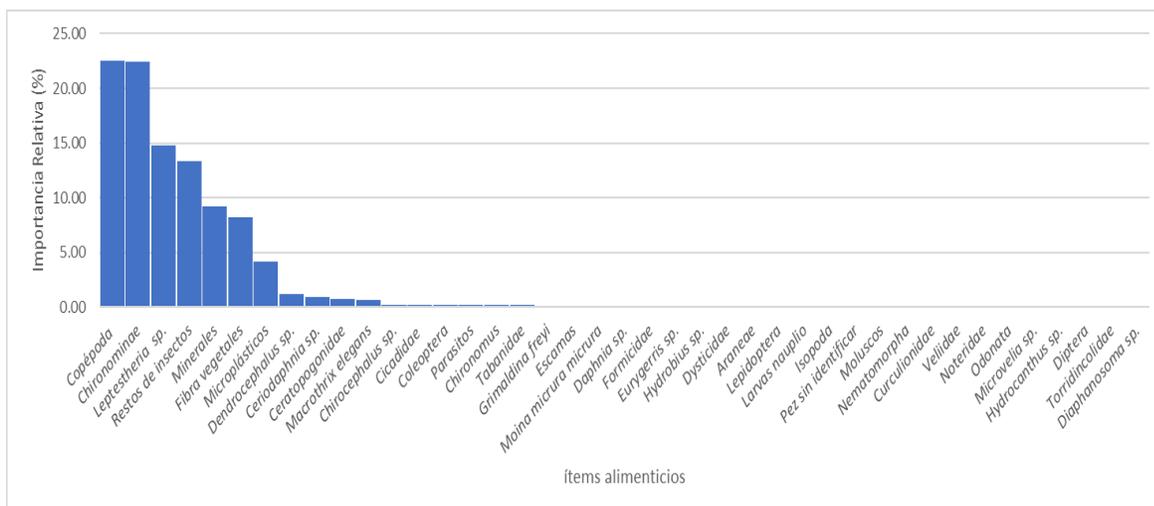


Figura 6: Índice de importancia relativa de las dietas alimenticias de *Rachovia hummelincki*, charca 1 localizada a 11°23' N y los 72°16' O y la charca 2 localizada vía Maicao entre los 11°23' N y los 72°17' O.

Finalmente, el análisis de amplitud de nicho trófico evidencia que la especie *R. hummelincki* es especialista con hábitos tróficos insectívoro y zooplanctófono con un índice de Levin de 0,22.

Austrofundulus guajira

De los 11 individuos analizados solo se encontró un estómago vacío. El análisis de frecuencias mostró la dominancia de fibras vegetales (FO=19,05%), Seguido de restos de insectos no determinados, cladóceros (*Leptestheria sp*) y escamas de peces no identificados (todos con el 14,29%), además, presentaron otros componentes no alimenticios como los microplásticos (9,52%) en altas proporciones, mientras que los odonatos, bivalvos, organismos de la subfamilia Chironominae y copépodos presentaron el 4,76% (figura 7).

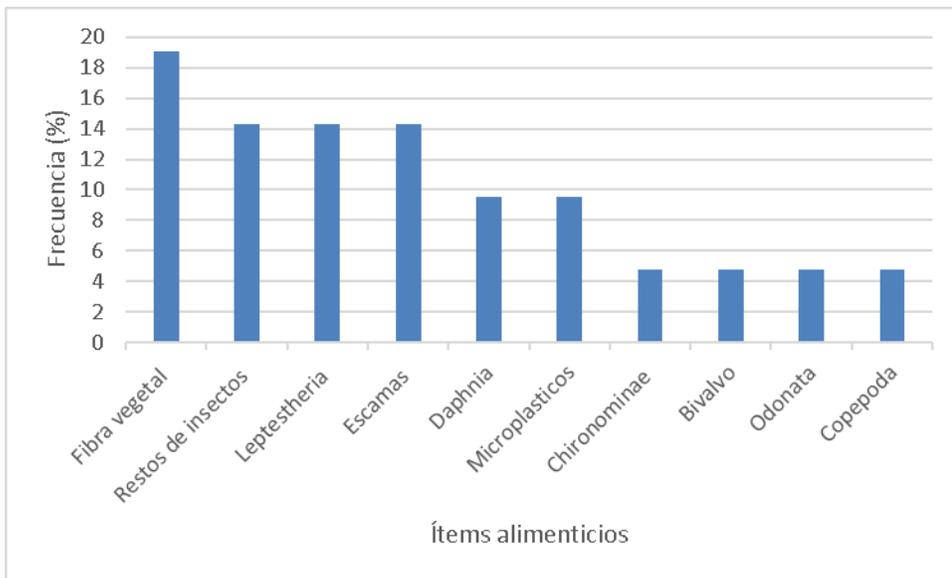


Figura 7: Porcentaje de frecuencia de ocurrencia de *Austrofundulus guajira*, donde el ítem de mayor frecuencia de aparición fue fibras vegetales y el de menor copépodos charca 1 localizada a 11°23' N y los 72°16' O y la charca 2 localizada vía Maicao entre los 11°23' N y los 72°17' O.

El índice volumétrico mostró que los principales ítems alimenticios fueron los odonatos (28,9 %), seguido de escamas (15,03 %) y restos de insectos (12,14 %) mientras que, las fibras vegetales, *Leptestheria sp.* y el cladócero *Daphnia sp.*, le siguieron en importancia

(10,98, 9,83 y 9,25% respectivamente). Los ítems con los menores volúmenes fueron bivalvos (1,16%), Chironominae (1,73%) y Copépoda (0,58%). Finalmente, el ítem no alimenticio microplásticos obtuvo un volumen de 10,40% (Figura 8).

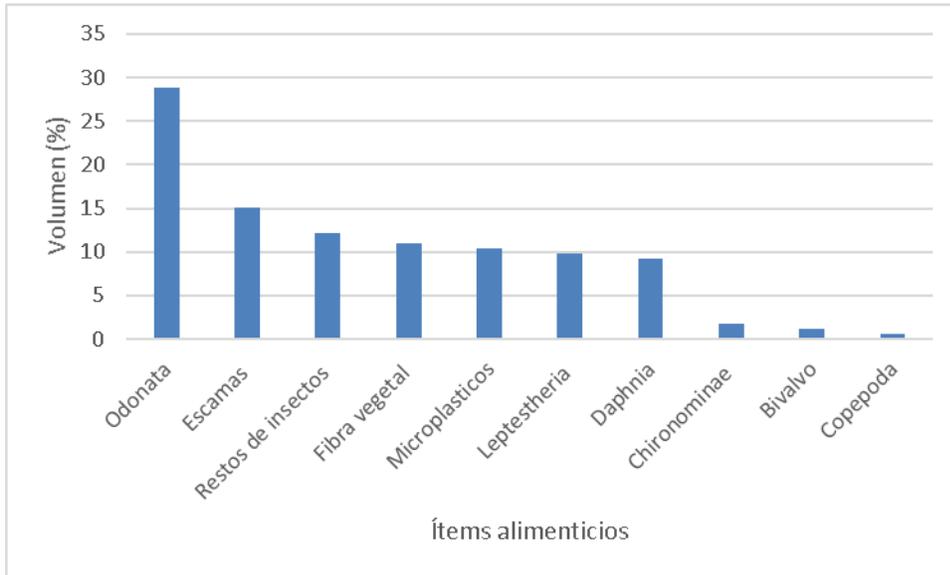


Figura 8: Índice volumétrico de la dieta de *Austrofundulus guajira*, porcentajes de mayor a menor de los ítems alimenticios, charca 1 localizada a 11°23' N y los 72°16' O y la charca 2 localizada vía Maicao entre los 11°23' N y los 72°17' O.

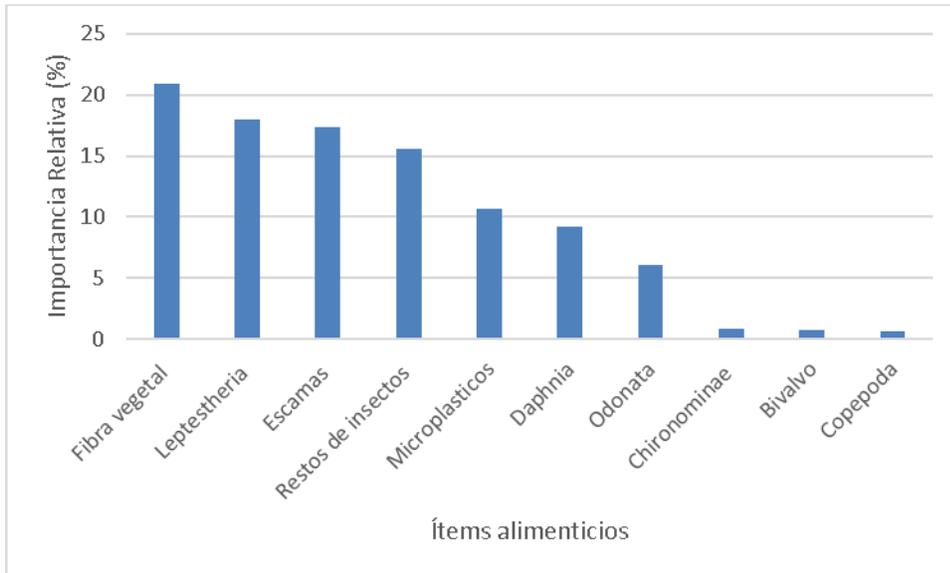


Figura 9: Índice de importancia relativa de las dietas alimenticias de *Austrofundulus guajira*, charca 1 localizada a 11°23' N y los 72°16' O y la charca 2 localizada vía Maicao entre los 11°23' N y los 72°17' O.

El índice de importancia relativa mostró que las fibras vegetales son el ítem de mayor importancia con el 20,87%, seguido por *Leptestheria sp* (17,95%) y escamas de peces (17,36%) y restos de insectos no identificados con el 15,60%. Los porcentajes más bajo del IIR se registraron en los ítems Copepoda, bivalvos y Chironominae.

Finalmente, el análisis de nicho trófico evidencia que esta especie tiene un hábito trófico generalista, ya que el índice de Levin estandarizado arrojó un valor de 0,66. A pesar de solo presentar 10 ítems, 7 de ellos representan más del 90% de la dieta.

Discusión

Los resultados corroboran la hipótesis planteada, ya que se explica la coexistencia de las dos especies *A. guajira* y *R. hummelincki*, debido a que, las relaciones tróficas evaluadas mediante los análisis de contenidos estomacales (dietas) y los nichos tróficos de las dos especies difirieron, demostrando así, la ausencia de competencia por algunos de los recursos y consecuentemente, el solapamiento de sus nichos tróficos, permitiendo así la coexistencia.

Austrofundulus guajira exhibió una amplia variedad de ítems alimenticios, lo que permitió categorizarla como herbívora, Insectívora, zooplanctófago, piscívoro y oportunista, ya que su dieta estuvo representada principalmente de fibras vegetales, microcrustáceos (*Leptestheria sp.* y *Daphnia sp.*) escamas de peces no identificados e insectos. Estos resultados coinciden con los encontrados por Nico y Thomerson (1989) para *A. transilis* una especie congénérica, que es considerada como generalista que consume crustáceos e insectos acuáticos. Por otro lado, en la dieta de *R. hummelincki* dominaron larvas de mosquitos, otros insectos no determinados y microcrustáceos, similar a lo registrado por Dahl (1958) en un estudio de análisis de *Rachovia brevis*, que reporta que su dieta se basa en larvas de mosquitos y otros insectos.

Los ítems alimentarios con mayor frecuencia de aparición para *R. hummelincki* coinciden con los ítems de mayor importancia relativa, entre estos se destaca que Chironominae y Copepoda presentaron los mayores valores en el IIR, su forma larval está asociada con el fondo y el plancton respectivamente. Las proporciones de restos de minerales en *R. hummelincki*, es considerado como un consumo incidental, pero evidencia que esta especie ingiere alimento asociado al fondo de las charcas (Apperson et al., 2006; Hanson y Springer, 2010; Murrieta et al., 2016). En cuanto los ítems de mayor frecuencia de

ocurrencia para *A. guajira* e importancia relativa fueron fibras vegetales, *Leptostheria* sp., escamas y restos de insectos, ítems que se asocian a la superficie y la columna de agua (Pérez-Bote et al., 2005).

En cuanto a la amplitud del nicho trófico *A. guajira* obtuvo una mayor amplitud ($B= 0,6$) con respecto a *R. hummelincki* ($B= 0.2$), es decir, *R. hummelincki* presenta una mayor especialización en el consumo de Copepoda y Chironominae, lo cual evidencia que existe una diferenciación de nichos tróficos, (Hutchinson, 1957). Cabe resaltar que este índice es sensible a la homogeneidad de la distribución de abundancias y entre el número de categorías de los alimentos, sin embargo, para las especies de peces dulceacuícolas de aguas lólicas, que ingieren gran variedad de ítems alimenticios, la competencia no tiene pie, ya que, hay una especialización trófica (Vojtech et al., 2002) o una repartición de recursos (Schoener 1974, Hynes 2001) por lo que son sistemas que tienen más potencial en tener un mayor número de especies coexistentes (Román y Román 2015)

Por lo tanto, los resultados confirman la relación sintópica (es decir, que ocupan el mismo espacio, pero diferentes zonas de vida en este) entre las especies *R. hummelincki* y *A. guajira*, primero, se debe a las diferencias morfológicas (tallas y peso) y segundo a la diferenciación en sus hábitos tróficos. Esto coincide con Turner (1967) al comparar varios estudios de peces que comparten hábitat, sugiere que la sintopía de los peces anuales neotrópicos se deben a la diferenciación de las dietas que siguen una línea piscívora versus líneas insectívoras, y que las especies generalistas suelen estar asociadas al borde de los ecosistemas, por lo que contienen un amplio espectro de ítems alimentarios. Dahl (1958) estudió la relación trófica de *A. myers* y *R. brevis*, dos especies que se distribuyen en la parte baja de la cuenca del Magdalena cerca al municipio de Sincelejo (norte de Colombia), y encontró que *A. myers*, se alimenta de pequeños peces *Poecilia caucana*; mientras que, *R. brevis* lo hizo de larvas de mosquitos y otros insectos. Nico & Thomerson, (1989) evaluó la relación trófica de *A. transilis* y *Terranatos dolichopterus* de la Cuenca del Orinoco en charcas temporales del Estado Portuguesa, Venezuela, los dos estaban relacionados a la parte media de la columna de agua ya que se alimentaban de pequeños crustáceos, pero al ser *A. transilis* más grande y tener la capacidad de alimentarse una gama más amplia de alimentos por lo que había una diferenciación de sus nichos realizados.

Finalmente, se registraron la presencia de microplásticos en la dieta, esto implica que probablemente los peces interactúan con los microplásticos, debido a las actividades antrópicas que puede haber alrededor de ella, según Setälä *et al.* (2014) la ingesta de microplásticos se puede dar de forma directa o indirecta ya que estos, pueden ser confundidos por presas. Así mismo, Boerger *et al.* (2010) sugiere que la similitud de los microplásticos a las presas explica la ingesta de estos, tanto para los peces como al plancton, por lo cual puede haber una transferencia desde los consumidores primarios a secundarios (Botterell *et al.* 2019; Ortiz *et al.* 2021).

Conclusión

Este trabajo registra por primera vez la dieta de las especies de peces *R. hummelincki* y *A. guajira* que se encuentran en las charcas estacionales de La Guajira, Colombia, donde la dieta *R. hummelincki* se basó en insectos y zooplancton, mientras que, *A. guajira* tuvo un amplio espectro de alimento teniendo hábitos tróficos de herbivoría, insectívora, zooplanctófaga, piscívora y oportunista.

Los análisis de amplitud de nicho trófico sugieren que *A. guajira* es una especie generalista y *R. hummelincki* es especialista, basada en la uniformidad de los ítems alimenticios, por lo que se recomienda profundizar en otras épocas del año si hay un cambio por la disponibilidad del recurso. Se confirma que existe sintopía entre *R. hummelincki* y *A. guajira* basada en las diferenciación morfológica y dietas, sugerido anteriormente para otras especies de peces anuales por Turner (1967)

Los análisis tróficos de dietas y el nicho mostraron partición del nicho trófico de las dos especies, por lo que la coexistencia es explicada por la teoría clásica de competencia que muestra una diferenciación de los recursos consumidos produciendo una disminución de competencia. Donde, *R. hummelincki* se alimentó principalmente de organismos asociados al fondo, mientras que *A. guajira* lo hizo de organismos asociados a la columna de agua y la superficie.

Referencias bibliográficas

- Apperson, C., Waldvogel, M., & Bambara, S. (2006). Biology and control of non-biting aquatic midges. Insect Notes-ENT/Rsc-15. Dept of Entomology, North Carolina State University, Raleigh, NC.
- Arenzon, A., A. C. Peret & M. B. C. Bohrer. (2001) Growth of the annual fish *Cynopoecilus melanotaenia* (Regan, 1912) based in a temporary water body population in Rio Grande Do Sul State, Brazil (Cyprinodontiformes, Rivulidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 61(1): 117-123.
- Blanco González, D.F. (2020) Diapausa I: estudio de la expresión del gen cordina en *Austrolebias charrua*. Facultad de Ciencias. Universidad de la republica Uruguay.
- Boerger, C.M., Lattin, G.L., Moore, S.L., Moore, C.J. 2010. Plastic ingestion by planktivorous fishes in the North Pacific Central Gyre. *Marine Pollution Bulletin* 60(12):2275-2278
- Botterell, Z.L.R., Beaumont, N., Dorrington, T., Steinke, M., Thompson, R.C., Lindeque, P.K. 2019. Bioavailability and effects of microplastics on marine zooplankton: A review. *Environmental Pollution* 245:98-110.
- Collinson, N. H., Biggs, J., Corfield, A., Hodson, M. J., Walker, D., Whitfield, M., & Williams, P. J. (1995). Temporary and permanent ponds: An assessment of the effects of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities. *Biological Conservation*, 74(2). [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(95\)00021-U](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00021-U)
- Costa, W. J. E. M. 1995^aPearl Killifishes: The Cynolebiatinae: systematics and biogeography of the Neotropical annual fish subfamily (Cyprinodontiformes: Rivulidae). Neptune City, TFH Publications, 128p.
- Corpogujira. (2014). Atlas Ambiental del Departamento de La Guajira. In Igarss 2014 (Issue 1)
- Cruz-Escalona, V. H., Abitia-Cardenas, L. A., Campos-Dávila, L., & Galvan-Magaña, F. (2000). Trophic interrelations of the three most abundant fish species from Laguna San Ignacio, Baja California Sur, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 66(2).
- Dahl, G. (1958). Two new cyprinodont fishes from northern Colombia. *Stanford Ichthyological Bulletin*, 7, 42–46.
- Davis, A. M., Pusey, B. J., & Pearson, R. G. (2018). Big floods, big knowledge gap: Food web dynamics in a variable river system. *Ecology of Freshwater Fish*, 27(4). <https://doi.org/10.1111/eff.12401>

de Beaufort, L. F. (1940). Freshwater fishes from the Leeward group, Venezuela and Eastern Colombia. *Studies on the Fauna of Curaçao and Other Caribbean Islands*, 2(1), 109–114.

Domínguez, E., & Fernández, H. R. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y Biología*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina, 656.

Elliott, M., Whitfield, A. K., Potter, I. C., Blaber, S. J. M., Cyrus, D. P., Nordlie, F. G., & Harrison, T. D. (2007). The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: A global review. In *Fish and Fisheries* (Vol. 8, Issue 3). <https://doi.org/10.1111/j.1467-2679.2007.00253.x>

Gause, G. F. (1935). The Struggle for Existence. *Annals of the Entomological Society of America*, 28(1), 59. <https://doi.org/10.1093/aesa/28.1.59>

Hajisamae, S. (2009). Trophic ecology of bottom fishes assemblage along with coastal areas of Thailand. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 82(3). <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.02.010>

Hanson Paul AND Springer, M. A. N. D. R. A. (2010). Capítulo 1: Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical*, 58, 3–37. http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442010000800001&nrm=iso

Hrbek, T., Taphorn, D. C., & Thomerson, J. E. (2005). Molecular phylogeny of *Austrofundulus* Myers (Cyprinodontiformes: Rivulidae), with revision of the genus and the description of four new species. In *Zootaxa* (Issue 825). <https://doi.org/10.11646/zootaxa.825.1.1>

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks cold spring harbor symposia on quantitative biology. *GS SEARCH*, 22.

H.B.N. Hynes *The ecology of running Waters* Blackburn Press, Caldwell (2001)

Krebs, C. J. (1999). *Ecological methodology* (Issue 574.5072 K7).

Laufer, G., Arim, M., Loureiro, M., Piñeiro-Guerra, J. M., Clavijo-Baquet, S., & Fagúndez, C. (2009). Diet of four annual killifishes: An intra and interspecific comparison. *Neotropical Ichthyology*, 7(1). <https://doi.org/10.1590/s1679-62252009000100010>

Levins, R. (1968). *Evolution in Changing Environments. Some Theoretical Explorations*. Richard Levins. Princeton In *Science*.

Lotka, A. J. (1978). The growth of mixed populations: Two species competing for a common food supply. https://doi.org/10.1007/978-3-642-50151-7_12

MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101(921). <https://doi.org/10.1086/282505>

Morales, J., & García-Alzate, C. A. (2016). Estructura trófica de los peces en arroyos del Corral de San Luis, cuenca del Bajo Magdalena, Caribe, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 64(2), 715–732.

Murrieta-Morey, G. A., Nájjar, J., & Alcantara-Bocanegra, F. (2016). incubación de huevos y determinación del ciclo biológico de *Chironomus* sp. (Chironomidae, DÍPTERA) en cubetas de plástico. *Folia Amazónica*, 25(1). <https://doi.org/10.24841/fa.v25i1.381>

Nico, L. G., & Thomerson, J. E. (1989). Ecology, food habits, and spatial interactions of Orinoco Basin annual killifish. *Acta Biologica Venezuelica*, 12(3–4), 106–120.

Nilsson, A. N., & Söderström, O. (1988). Larval consumption rates, interspecific predation, and local guild composition of egg-overwintering *Agabus* (Coleoptera, Dytiscidae) species in vernal ponds. *Oecologia*, 76(1). <https://doi.org/10.1007/BF00379611>

Orjuela-Rojas, A. M., Villamil, C. A., & Sanjuan-Muñoz, A. (2011). Cobertura y estructura de los bosques de mangle en la Baja Guajira, Caribe Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 40(2).

<https://doi.org/10.25268/bimc.invemmar.2011.40.2.117>

Ortíz, C. H. M., Xajil-Sabán, M., Blanda, E., & Delvalle-Borrero, D. (2021). Ocurrencia de microplásticos en el tracto digestivo de peces de la Reserva Natural de Usos Múltiples Monterrico, Guatemala. *Ecosistemas*, 30(2), 2188-2188.

Pérez-Bilbao, A., Benetti, C. J., & Garrido, J. (2015). Biodiversity and Conservation of Temporary Ponds — Assessment of the Conservation Status of “Veiga de Ponteliñares”, NW Spain (Natura 2000 Network), Using Freshwater Invertebrates. In *Biodiversity in Ecosystems - Linking Structure and Function*. <https://doi.org/10.5772/59104>

Pérez-Bote, J. L., Muñoz, A., Méndez, E., Roso, R., Martín, A. B., Romero, A. J., & López, M. T. (2005). Grandes branquiópodos: importancia ecológica y conservación. *Ecosistemas: Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente*, 14(2).

Pinkas, L., Oliphant, S., & Iverson, I. L. K. (1971). Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *Fish Bulletin*, 152.

Pocheville, A. (2015). The ecological niche: History and recent controversies. In *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9014-7_26

Ramachandran, C., & Shinoj, P. (2018). Responsible Fisheries and Biodiversity Conservation In ICAR Sponsored Winter School on Recent Advances in Fishery Biology Techniques for Biodiversity Evaluation and Conservation, 1-21 December 2018, Kochi.

Ramírez, J. (2000). Fitoplancton de agua dulce: bases ecológicas, taxonómicas y sanitarias. In *Fitoplancton de agua dulce: bases ecológicas, taxonómicas y sanitarias*.

Roldán, G. (1996). Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. In *Universidad de Antioquia*.

Román-Palacios, C., & Román-Valencia, C. (2015). Hábitos tróficos de dos especies sintópicas de carácidos en una quebrada de alta montaña en los Andes colombianos. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(3), 782–788. doi:10.1016/j.rmb.2015.06.009

Samanez Valer, I., Hidalgo Del Águila, M., Palma Gonzales, C., Ortega Torres, H., Correa Roldán, V., Arana Maestre, J., & Rimarach\in Ching, V. (2014). Métodos de colecta, identificación y análisis de comunidades biológicas: plancton, perifitton, bentos (macroinvertebrados) y necton (peces) en aguas continentales del Perú.

T. Schoener, Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185 (1974), pp. 27-39

Schoener, T. W. (1989). The ecological niche. In Cherrett, J. M. (Ed). *Ecological concepts; the contribution of ecology to an understanding of the natural world*, Symposium British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications, Cambridge.

Setälä, O., Fleming-Lehtinen, V., Lehtiniemi, M. 2014. Ingestion and transfer of microplastics in the planktonic food web. *Environmental Pollution* 185:77-83.

Serna-Macías, D., Eslava-Eljaiek, P., & Tamaris-Turizo, C. (2019). Caracterización de una charca estacional del norte de Colombia y aspectos biológicos y ecológicos de *Dendrocephalus affinis*. *Revista Peruana de Biología*, 26, 361–368. <https://doi.org/10.15381/rpb.v26i3.15719>

Serrano, L., & Serrano, L. (1996). Influence of groundwater exploitation for urban water supply on temporary ponds from the Doñana National Park (SW Spain). *Journal of Environmental Management*, 46(3). <https://doi.org/10.1006/jema.1996.0018>

Smith, T. M., & Smith, R. L. (2007). *Ecología 6/e*. Pearson Educación. <https://books.google.com.co/books?id=AdPSNAAACAAJ>

Starck II, W. A., & Schroeder, R. E. (1971). *Investigations on the gray snapper, Lutjanus griseus*. University of Miami Press.

Taphorn, D., & Thomerson, J. (1978). A revision of the South American Cyprinodont fishes of the genera *Rachovia* and *Austrofundulus* with the description of a new genus. *Acta Biologica Hungarica*, 9, 377–452.

Thomerson, J. E., & Greenfield, D. W. (1972). *A preliminary key to the freshwater fishes of Belize (British Honduras)*. Edwardsville: Southern Illinois University.

Turner, B. J. (1967). Discovery of the Rivuline Cyprinodontid Teleost *Rachovia hummelincki* near Barranquilla, Colombia, with Notes on Its Biology and Distribution. *Copeia*, 1967(4), 843–846. <http://www.jstor.org/stable/1441900>.

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, pp. 841-844

Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memoria Della Regia Accademia Nazionale Del Lincei Ser.*, 62.

Williams, D. D. (1997). Temporary ponds and their invertebrate communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 7(2).
[https://doi.org/10.1002/\(sici\)1099-0755\(199706\)7:2<105::aid-aqc222>3.3.co;2-b](https://doi.org/10.1002/(sici)1099-0755(199706)7:2<105::aid-aqc222>3.3.co;2-b)

Williams, P., Biggs, J., Fox, G., Nicolet, P., & Whitfield, M. (2001). History, origins, and importance of temporary ponds. *Freshwater Forum*, 17.

Winemiller, K. O., Montana, C. G., Roelke, D. L., Cotner, J. B., Montoya, J. V., Sanchez, nL., Castillo, M. M., & Layman, C. A. (2014). Pulsing hydrology determines top-down control of basal resources in a tropical river-floodplain ecosystem. *Ecological Monographs*, 84(4), 621–635.

Yang, L. H., Bastow, J. L., Spence, K. O., & Wright, A. N. (2008). What can we learn from resource pulses? In *Ecology* (Vol. 89, Issue 3). <https://doi.org/10.1890/07-0175.1>