

## Efecto del nivel del agua sobre la dinámica trófica en un lago de inundación

### Effect of water level on trophic dynamics in a flood plane lake

Manuel Tamara, Alcides Sampedro y Pedro Caraballo\*

Universidad de Sucre, Sucre, Colombia

\*Autor de correspondencia: pedro.caraballo@unisucra.edu.co

#### Resumen

.....  
**Palabras Clave:**  
redes tróficas;  
limnología; detritos;  
ciénagas

Con el objetivo de definir las interacciones tróficas en el complejo cenagoso de Caimito (municipio de Caimito, departamento de Sucre 8°47'42,29"N- 75°06'48,59"O) y entre este y los ecosistemas adyacentes, se estudiaron las comunidades biológicas presentes. Se utilizó la información obtenida en estudios previos, uno en periodo de aguas altas y uno en periodo de aguas bajas y un muestreo de los autores, durante el período de aguas altas. En cada uno de ellos se estudió la riqueza biótica del cuerpo de agua y el ambiente aledaño, los grupos bióticos estudiados fueron: aves, macrófitas acuáticas, macroinvertebrados acuáticos, peces, zooplancton y reptiles. Se hizo un listado de las especies y grupos taxonómicos hallados y se establecieron trofoespecies, con las que se realizó una matriz binaria de datos, que sirvió de base para construir la red trófica. Se evidenció el papel importante de los detritos, como una fuente de energía en este tipo de ecosistemas. Los grupos más representativos fueron los peces omnívoros y el conjunto de macro invertebrados acuáticos, cuyo amplio espectro trófico y mecanismos de obtención del alimento, los convierte en grupos vitales en el aprovechamiento de materia y energía y transporte a los niveles tróficos superiores. Las redes tróficas que representan los periodos de sequía e inundación son funcional y estructuralmente diferentes. En el periodo de sequía, la comunidad es dependiente del detritus y en la inundación participan los productores primarios.

#### Abstract

.....  
**Key Words:**  
food webs;  
limnology; detritus;  
flood; plan lakes

In order to define the trophic interactions in the Caimito swamp complex (municipality of Caimito, department of Sucre 84°7'42.29"N-75°06'48.59"O) and between this and the adjacent ecosystems, the biological communities present were studied. We used the information obtained in previous studies, one in high water period and one in low water period and a sampling of the authors, during the high water period. In each of them, the biotic richness of the body of water and the surrounding environment was studied, the biotic groups were: birds, aquatic macrophytes, aquatic macro invertebrates, fish, zooplankton and reptiles. A list was made of the species and taxonomic groups found, and trophic species were established, which served as the basis for the construction of the food web. The important role of detritus as a source of energy was evidenced in this ecosystem. Most representative groups were the omnivorous fish and the aquatic macro invertebrates, whose broad trophic spectrum and mechanisms for obtaining food make them vital groups in the use of matter and energy and transport to higher trophic levels. The food webs that represent the periods of drought and flood are functionally and structurally different. In period of drought, the community is dependent on detritus and primary producers participate during the flood.

## Introducción

Los lagos de inundación, localmente conocidos como ciénagas, son cuerpos de agua asociados directa o indirectamente con un río y su dinámica biológica e hidráulica depende del pulso anual de inundación del río (Junk *et al.*, 1989). Esta conexión genera en los lagos de inundación cuatro períodos limnológicos diferentes entre sí (seca, inundación, llena y bajante) descritos con detalle por Rai y Hill (1984). Estos períodos, son eventos de gran magnitud, en los que incluso la contribución relativa de materia orgánica autóctona y alóctona puede cambiar (Caraballo *et al.*, 2012; 2014). Esta variabilidad ambiental, ocasionada por el pulso de inundación, produce variaciones, entre otras, en las dinámicas poblacionales (Bayley *et al.*, 2018) y procesos reproductivos (Callil *et al.*, 2018). Por ejemplo en la ciénaga de Ayapel, asociada al Río San Jorge al igual que la de Caimito, la dinámica hidrológica y la conectividad al río (Ochoa-Orrego *et al.*, 2015), determinan el ingreso o salida de peces y les provee de zonas seguras de desove y desarrollo. En general es de esperarse que la interrelación entre la estructura de la comunidad ecológica, su estabilidad y los procesos que ocurren dentro del ecosistema, que constituyen la base de las relaciones tróficas, también cambien en esos períodos.

De acuerdo con Schindler y Scheuerell (2002), existe un vacío acerca de las causas y consecuencias del acoplamiento ecológico entre los hábitats pelágicos, bentónicos y ribereños. Este vacío puede ser abordado mediante el análisis de las relaciones tróficas, definidas por los recursos alimenticios y la depredación, que son algunos de los factores limitantes del crecimiento poblacional de cualquier especie, por efecto del control ascendente y descendente, (Lynam *et al.*, 2017). Así, las interacciones tróficas son componentes esenciales para entender la dinámica de las comunidades y, consecuentemente los modelos emergentes de coexistencia y diversidad en los ecosistemas (Giacomini y Petreere, 2010).

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; Vanni, 2002), porque son representaciones gráficas de las relaciones que existen

entre predadores y presas de una comunidad.

Entre los recursos alimenticios de un ecosistema, los productores primarios ocupan un lugar muy importante. En general, para los lagos de inundación se han definido cuatro grandes grupos de productores primarios que son las macrófitas acuáticas, la floresta inundable, el fitoplancton y el perifiton (Araujo-Lima *et al.*, 1986), a partir de los cuales se genera gran parte del carbono que sustenta la producción pesquera. A lo anterior se agrega el detritus, que se incluye como una trofoespecie especial por su aporte energético (Pimm *et al.*, 1991), influencia en la composición de la red alimentaria y dinámica, aumentando la estabilidad y la persistencia del sistema, y los efectos sustanciales que tiene sobre la estructura trófica y la diversidad (Moore *et al.*, 2004).

El análisis de las redes tróficas se desarrolla con base en el número de especies (o trofoespecies), la densidad de uniones, que expresa la estabilidad de la red (Dunne *et al.*, 2002) y la conectancia, que define la proporción de conexiones existentes, en función del número total de conexiones posibles (Pimm *et al.*, 1991). Por su parte, Bersier *et al.* (2002) proponen un análisis cuantitativo, refiriéndose al 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.

Otro tipo de análisis que puede hacerse, es simular diversas situaciones o escenarios que alteren la disposición y el número de trofoespecies en la red, lo que permite explorar lo que pasaría en un determinado ecosistema ante distintos escenarios ambientales. Por ello, se planteó como objetivo, comparar las estructuras tróficas de la ciénaga de Caimito en periodo de aguas altas y bajas, considerando la enorme fluctuación que se presenta entre estos periodos limnológicos contrastantes.

## Materiales y métodos

### Área de estudio

El municipio de Caimito se encuentra ubicado al sur del Departamento de Sucre-Colombia (figura 1). Presenta dos periodos climáticos marcados: pluviosidad alta, que va desde abril hasta diciembre y pluviosidad baja, que comprende los meses de diciembre a abril. Temperatura promedio de 28 °C (www.clima.com). Se

halla en la cuenca del río San Jorge y su casco urbano limita con un complejo cenagoso conformado por tres ciénagas, Zarzal, Hoja Ancha y la ciénaga de Caimito (IGAG, 1991) (figura 1).

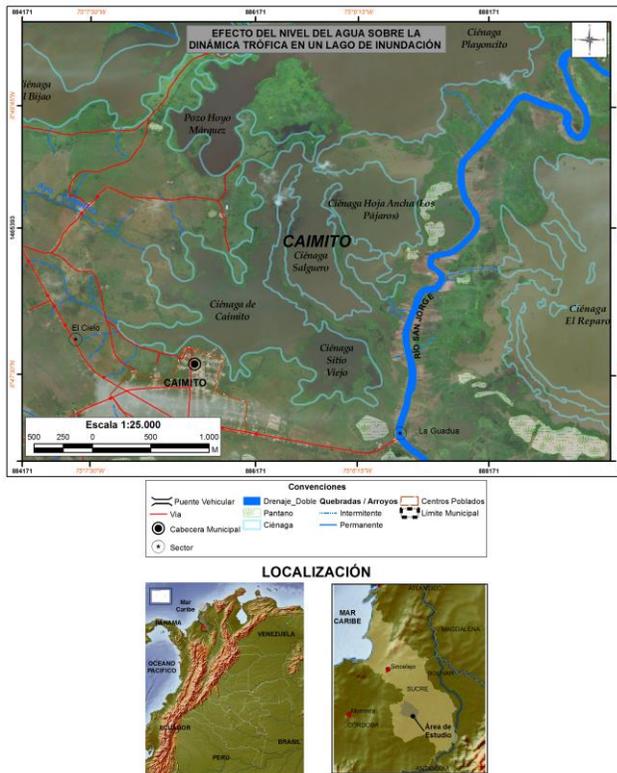


Figura 1. Ubicación geográfica de Caimito y del complejo cenagoso de Caimito. Entrada de agua al complejo: ◀, Ciénaga hoja ancha: □, Ciénaga el Zarzal: ▲, Ciénaga de Caimito: ●. (Imagen tomada y modificada de: Google Earth).

### Fase de campo

Se realizaron dos recorridos de dos días, uno en periodo de aguas bajas, en octubre de 2014 y uno en aguas altas en abril de 2015. En ambos, se enlistaron distintos grupos de organismos que habitan la ciénaga de Caimito: aves, zooplancton, peces, macroinvertebrados acuáticos, reptiles, macrófitas acuáticas, vegetación ribereña y adyacente. La segunda fase consistió en hacer uso de información secundaria para complementar los datos obtenidos, con ello se consiguió añadir los mamíferos voladores y no voladores al inventario previamente establecido, así como saber el hábito alimenticio de cada taxón. Para ello se recurrió a los trabajos de Lamadrid y Paternina (2003), Geney y Benedetti (2003) y Durán y Cancila-Pérez (2006).

Para la definición de las trofoespecies, se hicieron las

agrupaciones basadas en la similitud de presas y depredadores dentro del ecosistema (Pimm *et al.*, 1991), por lo que se le otorgó más relevancia a la función dentro del ecosistema de un determinado organismo, que su posición taxonómica, los datos de los dos muestreos se unieron para obtener la mejor visión posible de los grupos tróficos presentes en la ciénaga.

Habiendo definido el grupo de trofoespecies, se realizó una matriz binaria de datos (1: relación trófica, 0: no relación), dicha matriz fue ingresada en el software Gephi 0.9.1 donde se generó la red trófica gráficamente. En ella se evidenció de forma más clara, las interacciones entre los organismos. Luego, se analizó la red construida en términos de su topología, conectancia y densidad de uniones (Pimm *et al.*, 1991; Dunne, 2009), así como descriptores cuantitativos propuestos por Bersier *et al.* (2002).

Por último, se hicieron simulaciones en el software Gephi 0.9.1, de diferentes escenarios posibles donde se recrea el pulso de inundación del río y la desaparición de distintos grupos de productores, yendo desde el periodo de inundación, donde se contó con la totalidad de las trofoespecies definidas. Luego, la primera simulación en descenso de aguas, lo que ocasiona la desconexión del cuerpo de agua con los cultivos y vegetación ribereña establecidos a su alrededor y en la zona de transición acuático terrestre (ATTZ, por sus siglas en inglés) y demás plantas terrestres ubicadas en las cercanías, la salida de las macrófitas flotantes al río y de las macrófitas enraizadas a la ATTZ por la pérdida de agua de la ciénaga. La ausencia de macrófitas conllevaría a los escasos del perifiton, por lo que, en la segunda simulación, este fue retirado de la red. En la tercera, se eliminó el fitoplancton, debido que la transparencia disminuye (Hernández - Atilano *et al.*, 2008) y con ello, la incidencia de luz, dejando solamente al detrito como fuente primaria de energía en el ecosistema. Al final se analizaron y compararon los parámetros ya mencionados.

### Resultados

En periodo de aguas altas, los hábitos alimenticios fueron distribuidos en distintos niveles tróficos, hallándose: Productores: detrito, perifiton, fitoplancton, macrófitas acuáticas, vegetación riparia, cultivos, árboles frutales y de fruto seco. Detritívoros: macroinvertebrados acuáticos (raspadores, colectores-

raspadores, raspadores y trituradores) Chironomidae. Filtradores: peces filtradores. Herbívoros: peces herbívoros, aves herbívoras, reptiles herbívoros e insectos herbívoros. Carnívoros: aves y reptiles carnívoros zooplancton carnívoro. Granívoros: aves Omnívoros: peces omnívoros, aves omnívoras, mamíferos omnívoros, reptiles omnívoros *Macrobrachium* sp. Nectarívoros: insectos polinizadores (figura 2).

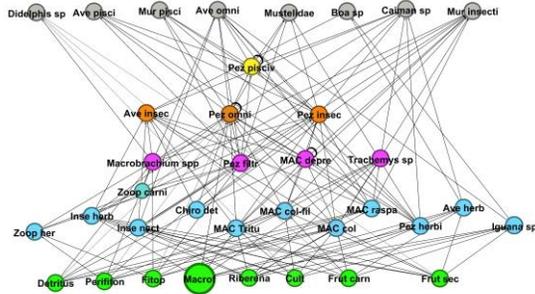


Figura 2: Red trófica de la ciénaga de Caimito en periodo de aguas altas con todas las fuentes de producción primaria disponibles para el sistema.

Se conformaron 14 categorías tróficas, distribuidas en 36 trofoespecies, 166 conexiones nueve niveles tróficos, máximo, densidad de uniones de 4,6 y conectancia interespecifica de 0,12; las trofoespecies y sus proporciones se distribuyen de la siguiente manera: ocho son de tope lo que equivale al 22,2 %. 20 intermedias 55,5 % del total y ocho basales que serían el 22,2 % de los nodos. Las mediciones de estos parámetros y de los índices cuantitativos habiendo realizado las simulaciones, se encuentran en la tabla 1.

En periodo de aguas altas, resaltan los peces omnívoros, debido a que tienen 10 conexiones de entrada (presas)

granívoros. Piscívoros: peces piscívoros, aves piscívoras, murciélagos piscívoros, mamíferos piscívoros, reptiles piscívoros. Insectívoros: peces insectívoros, aves insectívoras y reptiles insectívoros.

y 6 de salida (predadores). También se observa que los macroinvertebrados acuáticos transportan gran cantidad de materia y energía hacia los niveles tróficos superiores, esto, sumando el conjunto de interacciones de estos grupos y no por individual.

En la primera simulación (figura 3), donde se propuso la desaparición de las macrófitas acuáticas y la separación de la ciénaga del medio terrestre, se observó que desaparecieron 15 trofoespecies, una disminución en el valor de la densidad de uniones y un aumento en la conectancia. Los organismos filtradores, detritívoros colectores y raspadores se convierten en los únicos encargados en ser los puentes entre el nivel trófico basal y los superiores.

En el segundo supuesto (figura 4), la desaparición del perifiton conlleva a un efecto de extinción en cascada mínimo, desapareciendo solo una trofoespecie como resultado. Sin embargo, la densidad de uniones se mantiene a la baja, pero la conectancia se mantiene casi en el mismo valor que en el supuesto anterior. En la última situación simulada (figura 5), siendo el detrito la única fuente de producción primaria, el número de niveles tróficos disminuye a ocho, los peces filtradores se convierten en los principales transportadores de nutrientes, debido a que presentan siete predadores dentro de la red, la densidad de uniones se comporta distinto a las simulaciones anteriores y sube levemente igual que la conectividad.

Tabla 1. Parámetros medidos en las simulaciones hechas para observar el efecto de condiciones ambientales adversas sobre la red.

|                 | Trofoespecies | Conexiones | Densidad | Conectancia |
|-----------------|---------------|------------|----------|-------------|
| Aguas altas     | 36            | 166        | 4,6      | 0,12        |
| Salida de aguas | 25            | 97         | 3,8      | 0,15        |
| Sequía          | 23            | 82         | 3,5      | 0,15        |
| Extrema sequía  | 20            | 72         | 3,6      | 0,18        |

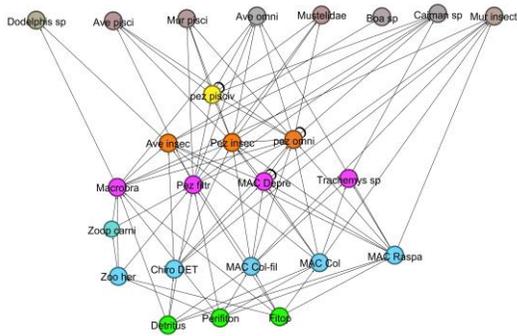


Figura 3. Red trófica de la Ciénaga de Caimito, al inicio de la sequía, sin las macrófitas acuáticas, vegetación riparia y árboles maderables.

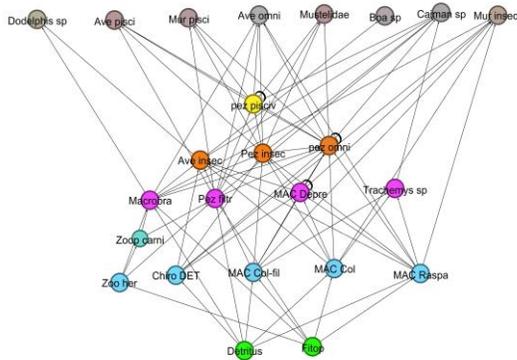


Figura 4: Red trófica de la Ciénaga de Caimito en condición de aguas bajas, sólo con el fitoplancton y el detritus como fuentes de energía y los efectos que esto provoca sobre la red.

### Discusión

Un modo de hacer una comparación clara referente a la estabilidad de una red trófica respecto a otras, es mediante la utilización de parámetros y descriptores topológicos. Otra, es analizándolas funcionalmente e identificando uno o varios grupos de importancia en el funcionamiento de la misma, teniendo siempre en cuenta la influencia del nivel del agua de la ciénaga, definida fuertemente por el pulso de inundación (Junk *et al.*, 1989).

El número de trofoespecies definidas en una red trófica, está ligado al nivel de resolución en la agrupación de organismos, decidido por el investigador. En este estudio se establecieron 39 trofoespecies, número que

contrasta con un estudio enfocado en las relaciones entre peces y macroinvertebrados (López van Oosterom *et al.*, 2006), donde se definieron 23 trofoespecies, lo que sugiere que el número de grupos definidos podría estar influenciado también por los taxones específicos con los que se decida trabajar (Andramunio-Acero y Caraballo, 2012).

Las proporciones entre trofoespecies basales, intermedias y de tope en la red trófica en periodo de aguas altas, es congruente con la descripción de Bersier *et al.* (2002), quienes indicaron que generalmente, la suma de las proporciones entre presas y consumidores (N:P) se agrupan cerca de 1, en este caso fue igual a 1, patrón que parece ser inevitable en las redes grandes (Closs *et al.*, 1993) con mayor proporción de trofoespecies intermedias (Martínez y Lawton, 1995). En la práctica, este valor sugiere que todas las trofoespecies productoras tienen la misma cantidad de presas que los consumidores. Esta proporción también es descrita como constante en las redes tróficas, indistintamente del número de trofoespecies y del hábitat (Pimm, 2002), y es importante en el flujo de energía, ya que se relaciona con una elevada redundancia funcional, por lo que, en caso de pérdida de algunos nodos, el flujo de materia y energía hacia los niveles superiores de la red, está asegurado (Covich *et al.*, 1999), tal como se observó en las simulaciones.

En periodo de aguas altas (figura 2 y tabla 1), el valor de la densidad de uniones de 4,6 indica que, en promedio, las trofoespecies están relacionadas con 4,6 trofoespecies, distribuidas igualmente entre presas y depredadores (Bersier *et al.*, 2002), sin embargo, otros autores han hallado que la proporción de presas es mayor a la proporción de predadores de una trofoespecie (Lindeman, 1942; Odum, 1971; Menzie, 1980), como se halló en este estudio. Esta característica puede ser importante en la dinámica trófica del ecosistema, debido a la pérdida de materia y energía de un nivel a otro, por lo que tener el mismo número de relaciones de presa-depredador, podría acarrear en un flujo menos eficiente y en una red más corta y menos estable. La densidad de uniones va disminuyendo progresivamente mientras se retiran trofoespecies de la red, yendo de 4,6 en inundaciones a 3,6 en la sequía (tabla 1), esto puede deberse a que los grupos retirados contribuyeron ampliamente en la producción de energía en la comunidad y su ausencia produce a una

disminución en la interrelación de los grupos tróficos. El valor de 0,12 en la conectancia, en el período de inundación, sugiere estabilidad en la red (Dunne, 2009), distinto a lo que se va observando en las simulaciones (tabla 1), donde llega a 0,18 y la hace inestable. Estos valores contrastaron con el de otros estudios, debido a que es común que al aumentar el número de trofoespecies, disminuya el valor de la conectividad. Por otro lado Pimm *et al.* (1991), sugieren que incluir al detrito como trofoespecie funcional, ocasionará un aumento de la conectividad. Lo anterior es más evidente cuando, como en este estudio, se incluyen las relaciones tróficas con organismos externos al cuerpo de agua. Además, la naturaleza de las trofoespecies, así como su alto o bajo grado de relaciones alimenticias, puede jugar un papel importante a la hora de estimar estos parámetros.

El porcentaje de omnívora encontrado fue de 53,5 % de nodos consumidores, lo que puede ser una respuesta de los organismos a las condiciones fluctuantes de sus hábitats (Jepsen y Winemiller, 2002). Uno de los grupos más representativos son los peces omnívoros y los macroinvertebrados acuáticos, cuyo amplio espectro alimenticio y modos de obtención de alimento, los lleva a consumir organismos en todos los niveles tróficos inferiores a los suyos (Andramunio-Acero y Caraballo, 2012; Atencia- Gandra *et al.*, 2017), esta cualidad hace que los pasos entre un nivel trófico y otro, sean menores a los que serían si el transporte de materia y energía se diera pasando por todos los niveles de la red, lo que en última instancia significaría un transporte más eficiente de recursos que se perderían por la llamada “Espina de Lindeman” (Lindeman, 1942).

El detritos, resalta su importancia en periodo de sequía, debido a que en lagos de inundación puede tener fuertes influencias en la estructura y dinámica de la red (Polis *et al.*, 1997), suministrando energía que puede sostener mayores densidades de consumidores de lo que se mantendría si estos consumidores se alimentaran exclusivamente con energía producida por el fitoplancton, de este modo los detritívoros se mantienen en la red mediante el consumo de detritus de origen alóctono y autóctono (Schaus y Vanni 2000; Vanni 2002 ).

Las redes alimenticias varían en la medida en que los detritos se derivan de fuentes alóctonas o autóctonas y

la forma particular en que se producen. Para integrar detritus en la comprensión de los factores que impulsan la función y la diversidad de organismos, poblaciones y ecosistemas, se deben reconocer los vínculos íntimos entre detritus y otros componentes de los sistemas vivos, así como la heterogeneidad y ontogenia de los recursos detriticos (Moore *et al.*, 2004).

Para este estudio, se consideran al conjunto de macro invertebrados acuáticos y a los peces omnívoros, como trofoespecies clave, esta postura es nueva referente a la tendencia de siempre nombrar un solo grupo, por lo que esta posición deberá ser evaluada a futuro, con estudios dirigidos al flujo específico de energía de dichas trofoespecies, y cuantificar su importancia dentro del sistema. El número de trofoespecies de tope encontradas, y persistentes a lo largo de los periodos hidrológicos simulados, indican que el ecosistema exporta gran cantidad de energía, lo que es coherente con la dinámica expresada por el pulso de inundación.

La vegetación ribereña, aves acuáticas, insectos emergentes entre otros, sirven como rutas bidireccionales de materia y energía entre los ecosistemas acuático y terrestre. La reducción del tamaño de la ciénaga, hace que aumente la intensidad y frecuencia de las interacciones tróficas, fenómeno que quedó evidenciado al evidenciar el aumento de la conectancia, luego de haber realizado las simulaciones.

## Referencias

- Andramunio- Acero, C. P. y Caraballo, P. 2012. Análisis de las relaciones tróficas en un lago de inundación de la Amazonia colombiana. *Revista Colombiana de Ciencia Animal-RECIA* 4(1):102-120.
- Araujo-Lima, C., Forsberg, B., Victoria, R. y Martinelli, L. 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science* 234(4781): 1256-1258.
- Atencia Gándara, P., Conde, Ó. y Solano, L. 2017. Uso de recursos biológicos por *Elachistocleis pearsei* (Ruthven, 1914) (Anura: Microhylidae) en un ecosistema léntico del departamento de Sucre, Colombia. *Acta zoológica mexicana* 33(1):130-132.
- Bayley, P., Castello, L., Batista, V. y Fabrè, N. 2018. Response of *Prochilodus nigricans* to flood pulse

- variation in the central Amazon. *Royal Society open science* 5(6): 1-15.
- Bersier, L.F., Banašek-Richter, C. y Cattin, M.F. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology* 83(9):2394-2407.
- Caraballo, P., Fosberg, B. y Leite, R. 2012. Papel trófico del microbial loop en un lago de inundación en la Amazonía Central. *Acta Biológica Colombiana* 17(1):103-116.
- Caraballo, P., Forsberg, B. y Leite, R. 2014. Seasonal variation in the distribution and isotopic composition of phytoplankton in an Amazon floodplain lake, Brazil. *Acta Biológica Colombiana* 19(2):291-304.
- Callil, C., Leite, M., Mateus, L. y Jones, J. 2018. Influence of the flood pulse on reproduction and growth of *Anodontites trapesialis* (Lamarck, 1819) (Bivalvia: Mycetopodidae) in the Pantanal wetland, Brazil. *Hydrobiologia* 810(1): 433-448.
- Closs, G., Watterson, G.A. y Donnelly, P.J. 1993. Constant Predator-Prey Ratios: An Arithmetical Artifact?. *Ecology* 74(1):238-243.
- Covich, A, Palmer, M. y Crowl T. 1999. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems: zoobenthic species influence energy flows and nutrient cycling. *BioScience* 49(2): 119-127.
- Dunne, J, Williams, R., y Martinez, N. 2002. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(20): 12917-12922.
- Dunne, J. 2009. Food webs. En: Meyers, R.A. Editor. *Encyclopedia of complexity and systems science*. Springer, New York.
- Durán, A., y Canchila-Pérez, S. 2015. Ensamblaje de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) en dos zonas del departamento de Sucre, Colombia. *Acta zoológica mexicana* (31)3:358-36.
- Geney, G. y Benedetti, C. 2003. Análisis de la extracción pesquera artesanal en el complejo cenagoso del municipio de Caimito (Sucre) durante la época de aguas altas. Trabajo de pregrado, Universidad de Sucre, Sucre, Colombia.
- Giacomini, H. y Petrere, M. 2010. A estrutura de teias tróficas. *Boletim da Sociedade Brasileira de Limnologia* 38(1): 1-33.
- Hernández-Atilano, E., Aguirre, N., Palacio, J. y Ramírez, J. 2008. Variación espacio temporal de la asociación fitoplanctónica en diferentes momentos del pulso hidrológico en la ciénaga de Ayapel (Córdoba), Colombia. *Actualidades Biológicas* 30(88):67-81.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). 1991. *Carta Catastral*. Instituto Geográfico Agustín Codazzi.
- Jepsen, D.B., y Winemiller, K.O. 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos* 96: 46–55.
- Junk, W., Bayley, P.B. y Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: Dodge, D.P. Editor. *Proceedings of the International Large River Symposium (LARS)*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, Ottawa - Ontario.
- Lamadrid, P. y Paternina, A. 2003. Macroinvertebrados bentónicos y su relación con el “pulso” de inundación del Río San Jorge en el complejo lagunar de Caimito (Sucre). Trabajo de pregrado, Universidad del Atlántico, Atlántico.
- Lindeman, R. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23(4): 399-417.
- López van Oosterom, M.V, Ocón, C.S, Brancolini, F., Maroñas, M.E, Sendra E D, Rodrigues Capítulo, A. 2013. Trophic relationships between macroinvertebrates and fish in a pampean lowland stream (Argentina). *Iheringia. Série Zoologia* 103(1):57-65.
- Lynam, C., Llope, M., Möllmann, C., Helaouët, P., Bayliss-Brown, G. y Stenseth, N. 2017. Interaction between top-down and bottom-up control in marine food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114(8): 1952-1957.
- Martínez, N., y Lawton, J. 1995. Scale and food-web structure - from local to global. *Oikos*, 73(2): 148-154.
- Menzie, C.A. 1980. Potential significance of insects in

the removal of contaminants from aquatic systems. *Water, Air, and Soil Pollution* 13(4):473-479.

Moore, J., Berlow, E., Coleman, D., Ruitter, P. y Dong, Q., Hastings, A. y Nadelhoffer, K. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology letters* 7(7): 584-600.

Ochoa-Orrego, L., Jiménez, L. y Palacio, J. 2015. Ictioplancton en la ciénaga de Ayapel, río San Jorge (Colombia): cambios espacio-tempo. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural* 19(1):103-114.

Odum, E. 1971 *Fundamentals of ecology*. Saunders. Philadelphia, Pennsylvania.

Pimm, S. 2002. *Food Webs*. The University of Chicago Press, London.

Pimm, S., Lawton, J., y Cohen, J. 1991. Food web

patterns and their consequences. *Nature* 350:669-674.

Polis, G., Anderson, W. y Holt R. 1997. Towards an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Ecology System* 28: 289-316.

Rai, H. y Hill, G. 1984. *Primary production in the Amazonian aquatic ecosystem*. In The Amazon. Springer, Dordrecht.

Schaus, M. y Vanni, M. 2000. Effects of gizzard shad on phytoplankton and nutrient dynamics: Role of sediment feeding and fish size. *Ecology* 81:1701-1719.

Schindler, D.E. y Scheuerell, M.D. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos* 98(2): 177-189.

Vanni, M. 2002. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Ecology System* 33: 341-370.

**Citar como:** Tamara, M., Sampedro, A. y Caraballo, P. 2019. Efecto del nivel del agua sobre la dinámica trófica en un lago de inundación. *Intropica* 14(1): DOI: <http://dx.doi.org/10.21676/23897864.2719>.