

Diet and reproduction of *Bryconamericus caucanus* (Characiformes: Characidae) in the Venada Creek, Quindío River, Colombia.

Dieta y reproducción de *Bryconamericus caucanus* (Characiformes: Characidae) en la Quebrada La Venada, Río Quindío, Colombia

Cristian Román-P^{1,2} B.Sc, César Román-Valencia^{1*} Ph.D.

¹Universidad del Quindío, Laboratorio de Ictiología, A. A. 2639, Armenia, Quindío, Colombia.

²Universidad del Valle, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Santiago de Cali, Colombia. *Correspondencia: ceroman@uniquindio.edu.co

Received: September 2016; Accepted: May 2017.

ABSTRACT

Objectives: The reproductive and trophic ecology of *Bryconamericus caucanus* was analyzed in la Venada creek, Quindío river, Alto Cauca, Colombia. **Materials and methods.** Individuals were collected between January and December 2013. Multivariate analyses were performed to compare the trophic characteristics of the species between climatic periods (wet and dry), sexes, and sexual maturity (juvenile and adults). We also analyzed the condition factor (K) and the numerical (%N), volumetric (%V), and frequency (%Fo) percentages for each prey. We tested for deviations in the sex proportion using chi-squared tests and we also estimated the Gonadosomatic Index (GSI) and absolute fecundity (Fa). **Results.** A total of 162 individuals (SL: 40-75 mm) were here analyzed. *B. caucanus* is an insectivorous fish (86.47% IRI) that mainly feeds on the orders Ephemeroptera (Baetidae; 27.71%), Hymenoptera (Formicidae; 23.57%), Diptera (Simuliidae 17.36%; Chironomidae 9.79%), and Trichoptera (Hydropsychidae; 8.04). Multivariate analyses showed differences between climatic periods, with the lowest richness occurring during dry season. Between sexes, females showed the widest trophic niche. Adults, on the other hand, showed a wider trophic niche than juveniles. The species has two reproductive peaks during rainy seasons which are also related to the increase in the trophic richness during the same periods (March-April, September-November). **Conclusions.** We found that *B. caucanus* has an incipient trophic differentiation between ontogenetic stages and sexes. Trophic differences are remarkable between climatic periods. The two spawning periods for the species occur during the beginning of the wet seasons (March-April, September-November).

Keywords: Ichthyology, Native Species, Environmental Statistics, Andean Region (Source:CAB).

RESUMEN

Objetivo. Se analizó la ecología trófica y reproductiva de *Bryconamericus caucanus* en la quebrada la Venada, Rio Quindío, Alto Cauca, Colombia. **Materiales y métodos.** Los ejemplares se recolectaron entre enero y diciembre del 2013. Se realizaron análisis multivariados para comparar las características tróficas entre épocas climáticas (bajas y altas lluvias), sexos y estados de madurez (juveniles y adultos). Se analizó también el factor de condición (K), porcentajes numéricos (%N), volumétricos (%V) y frecuencia de ocurrencia (%Fo) para cada presa. La proporción de sexos se evaluó usando pruebas

de Chi-Cuadrado y se estimaron los índices gonadosomático (IGS) y de fecundidad absoluta (Fa).

Resultados. Se analizó un total de 162 ejemplares (LS: 40-75 mm). Se encontró que *B. caucanus* es un pez insectívoro (86.47% IRI), con un consumo preponderante de ephemeropteros (Baetidae; 27.71%), hymenopteros (Formicidae; 23.57%), dipteros (Simuliidae 17.36%; Chironomidae 9.79%) y trichopteros (Hydropsychidae; 8.04). Los análisis multivariados revelaron diferencias tróficas entre épocas climáticas, con menor riqueza durante la época de sequía. Entre sexos, las hembras registran una mayor amplitud del nicho trófico. Los adultos, presentan una amplitud de nicho mayor a juveniles. La especie tiene dos eventos reproductivos en los períodos de altas lluvias relacionados con el incremento en la riqueza trófica durante las mismas épocas (i.e. marzo-abril, septiembre-noviembre). **Conclusiones.** *B. caucanus* presenta una segregación trófica incipiente entre estadios ontogénicos y sexos. La distinción trófica es sin embargo notable entre períodos climáticos. Los períodos de desove para *B. caucanus* ocurren a inicio de los períodos de lluvias (i.e. mayo-junio y septiembre-octubre).

Palabras clave: Ictiología, Especies nativas, Estadísticas ambientales, Región Andina (Fuente:CAB).

INTRODUCTION

Characidae is the most diverse fish family within the order Characiformes (1,2). Among these, the genus *Bryconamericus*, with more than 80 species, groups small fish that form schools and feed on invertebrates and particles suspended in the water column (2). Because the food that fulfill these characteristics are so abundant, *Bryconamericus* species have developed multiple trophic strategies that have allowed the syntopy with other groups within their geographical range (3).

The study of trophic habits of fish through the analysis of stomach content is a tool that provides direct information on important aspects of the natural history of the species (4). To know what a species consumes give insights on both the behavioral patterns of the species and its position in the trophic web (5-8). Likewise, to understand the trophic interactions of predators is crucial to develop conservation and strategies for sustainable management (9). Currently, seven species of *Bryconamericus* have been described from the Cauca-Magdalena River basin in Colombia (10, 11). There are, however, few studies that provide ecological information on their conservation status. In fact, data on habitat, diet and reproduction are only available for *B. caucanus*, which has a wide distribution in the Cauca-Magdalena and Sinú river basins (10,12,13, see discussion). Specifically on the reproduction of *Bryconamericus* species there are studies by Román-Valencia & Muñoz (14) for *B. galvisi*, observations by Kramer (15) on *B. emperor*, Flecker et al (16) and Taphorn (17) for *B. cismontanus* and *B. alpha*, in addition to Román-Valencia & Muñoz (12) for *B. caucanus* (see discussion).

This work analyzes the diet and reproduction of *B. caucanus* La Venada creek, Río Quindío, Alto Río Cauca, in the Central Andes of Colombia.

INTRODUCCIÓN

Characidae es la familia de peces más diversa dentro del orden Characiformes (1,2). Entre estos, el género *Bryconamericus*, con más de 80 especies, agrupa peces de pequeño tamaño que forman cardúmenes y se alimentan de invertebrados y partículas suspendidas en la columna de agua (2). Por ser tan abundantes los ítems alimenticios que cumplen estas características, las especies de *Bryconamericus* han desarrollado variadas estrategias tróficas que han permitido la coexistencia en sintopía con otros grupos dentro de su rango de distribución geográfica (3).

El estudio de hábitos tróficos de peces a través del análisis del contenido estomacal es una herramienta que suministra información directa sobre aspectos importantes de la historia natural de las especies (4). Conocer que consume una especie genera indicios tanto sobre los patrones comportamentales de la especie como también de su posición en las redes tróficas (5-8). Del mismo modo, comprender las interacciones tróficas de los depredadores es crucial para desarrollar estrategias de conservación y manejo sustentable (9). En la actualidad, siete especies de *Bryconamericus* han sido descritas para la cuenca del Río Cauca-Magdalena, Colombia (10, 11). Existen sin embargo pocos estudios que suministren información ecológica sobre su estado de conservación. De hecho, datos de hábitat, dieta y reproducción solo se disponen para *B. caucanus*, que posee amplia distribución en la cuenca de los ríos Cauca-Magdalena y Sinú (10,12,13; ver discusión). Sobre reproducción de especies de *Bryconamericus* se tienen los trabajos de Román-Valencia & Muñoz (14) para *B. galvisi*, observaciones de Kramer (15) en *B. emperor*, Flecker et al (16) y Taphorn (17) para *B. cismontanus* y *B. alpha*, además de Román-Valencia & Muñoz (12) para *B. caucanus* (véase discusión).

In particular, we provide basic information is provided that allows the conservation of both the species and its habitat. The impact of exhaustive agriculture, the construction of hydroelectric power plantsplants in adjacent areas and the development of exhaustive mining plans in the Andes of Colombia are considered.

MATERIALS AND METHODS

Study area: The samplings conducted in the middle and lower areas of La Venada creek, tributary of the La Negra stream, Santo Domingo River drainage, Quindío River in the Upper Cauca, Calarcá, Quindío, Andes of Colombia. The creek is located between $4^{\circ}26'47.4''\text{N}$ - $75^{\circ}40'44.3''\text{W}$ (1,661 masl) and $4^{\circ}26'54.9''\text{N}$ - $75^{\circ}40'48.8''\text{W}$ (1,307 masl, Figure 1). The area is classified as a Tropical Humid Forest (18), with two rainy periods between March-May and September-November, accompanied by two dry periods between June-August and December-February (18, 19).

The La Venada stream is a source of water for more than 500 inhabitants of the corregimiento Negra municipality of Calarcá and neighboring farms (Quindío, Colombia). Throughout its course, this creeks is heavily intervened by cattle

En este trabajo se pretende analizar la dieta y reproducción de *B. caucanus* en la quebrada La Venada, Quindío, Alto Río Cauca, en los Andes Centrales de Colombia. En particular, se suministra información básica que permita la conservación tanto de la especie como de su hábitat. Se considera en especial el impacto de la agricultura exhaustiva, la construcción de hidroeléctricas en áreas adyacentes y el desarrollo de planes de minería exhaustiva en los Andes de Colombia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Los muestreos se realizaron en las zonas media y baja de la quebrada La Venada, tributario de la quebrada La Negra, drenaje del Río Santo Domingo, Río Quindío en el Alto Cauca, Calarcá, Quindío, Andes de Colombia. La quebrada se ubica entre los $4^{\circ}26'47.4''\text{N}$ - $75^{\circ}40'44.3''\text{W}$ (1,661 m.s.n.m.) y $4^{\circ}26'54.9''\text{N}$ - $75^{\circ}40'48.8''\text{W}$ (1,307 m.s.n.m.; Figura 1). La zona se clasifica como un Bosque Húmedo Tropical (18), con dos períodos de lluvias entre marzo-mayo y septiembre-noviembre, acompañados de dos períodos secos entre junio-agosto y diciembre-febrero (18,19).

La quebrada La Venada es fuente de agua para más de 500 habitantes del corregimiento Negra del municipio de Calarcá y fincas aledañas

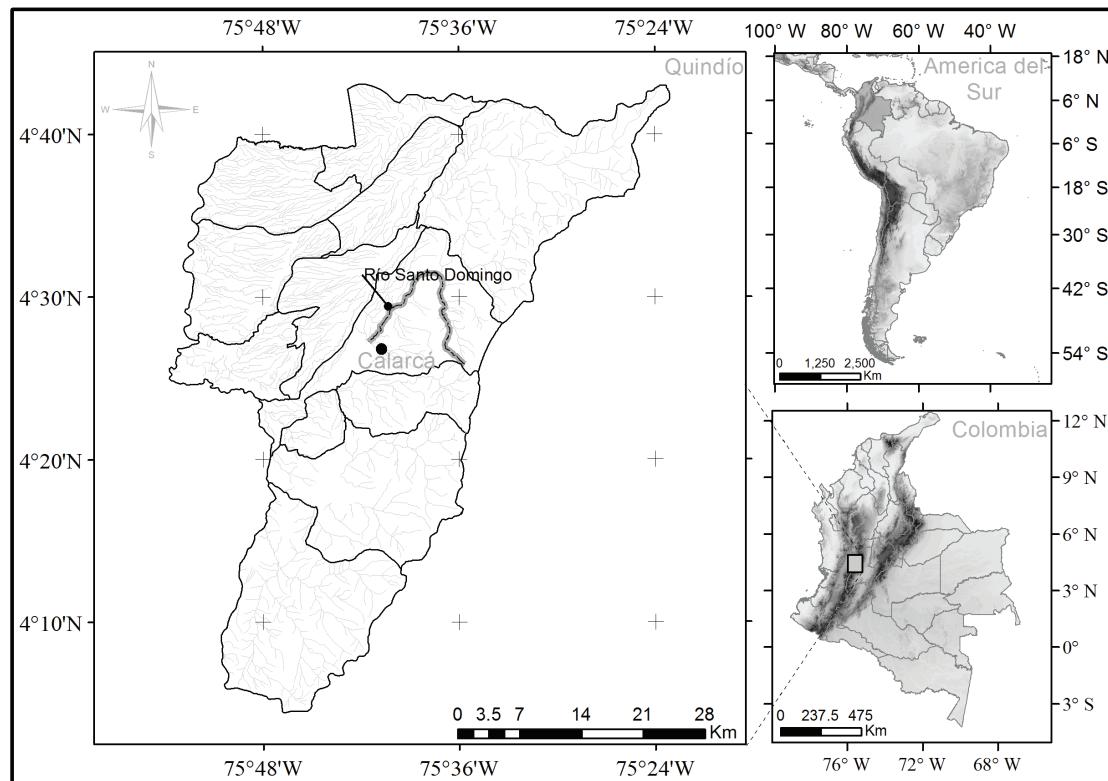


Figure 1. Study site in La Venada Creek, Quindío River, Alto Cauca, Colombia.

and intensive farming activities, which involves the direct or indirect discharge (e.g., run-off) of toxic agrochemicals into the creek. The social and economic context in which this creek is immersed is quite hostile and rough so the survival of fish populations, macroinvertebrates and other organisms that coexist there have been significantly affected. Additional data on the physical-chemical characteristics of the La Venada stream has been previously reported in Román-P et al (19) for the years 2011-2012.

Data collection: Monthly, between January and December 2013, specimens of *B. caucanus* were captured using trawl net of 2m × 0.5m and a 0.5cm eye mesh. To delay the enzymatic degradation of the stomach contents, fishes were preserved *in situ* in a polyethylene box with ice and transported immediately to the Ichthyology Laboratory at the Universidad del Quindío, Armenia, Colombia (UQ). Specimens were deposited in the scientific collection of the same institution (IUQ).

In the laboratory, uroventral dissections were performed for the extraction of the digestive tract (stomach, pyloric blind gut and intestine) and reproductive structures. Biometric measurements were taken using a Mitutoyo calibrator (± 0.01 mm). The total length (LT), standard length (LS), of the digestive tract were also recorded, in addition to the length of the intestine (Li), length of the stomach (Le), and width (Ae). The total weight of each specimen, gonads and stomach were also registered using an Adventurer-Ohaus H226 scale (± 0.0001 g).

Reproduction: The ratio between the sexes in the population compared to the ratio of an expected ideal population (1:1) was evaluated by applying a chi-square test (X^2).

The Gonadosomatic index (IGS) was used to analyze the temporal variation according to sex during the sampling period. According to Vazzoler (20), the IGS is defined as $IGS = (W_g/W_c) \times 100$, where, W_g represents the weight of the gonad and W_c the weight of the body.

It is assumed that the peaks explain periods of high reproductive activity in the species. The average size of sexual maturity was calculated from the graphic method as Ls 50%, that is, the size at which 50% of the individuals of the population are sexually mature. The criteria to define the stage of gonadal maturity has been previously described by Vazzoler (20) and Román-Valencia (21).

The fecundity and the diameter of oocytes were determined through the dry subsample method

(Quindío, Colombia). Desde su nacimiento hasta su desembocadura se encuentra fuertemente intervenida por actividades ganaderas y de agricultura intensiva, que implican el vertimiento directo o indirecto (e.g. escorrentía) de agroquímicos tóxicos a la quebrada. El contexto social y económico en el cual este drenaje se encuentra inmerso es bastante hostil y agreste por lo que las poblaciones de peces, macroinvertebrados y otros organismos que coexisten allí, se han visto notablemente afectadas en su sobrevivencia. Datos adicionales sobre las características físico-químicas de la quebrada La Venada han sido previamente reportadas en Román-P et al (19) para los años 2011-2012.

Recolección de datos: Mensualmente, entre enero y diciembre del 2013, se capturaron ejemplares de *B. caucanus* con red de arrastre de 2 m × 0.5 m y ojo de malla de 0.5 cm. Para retrasar la degradación enzimática del contenido estomacal, los peces se preservaron *in situ* en una caja de polietileno con hielo y fueron transportados inmediatamente al laboratorio de Ictiología de la Universidad del Quindío, Armenia, Colombia (UQ). Los ejemplares fueron depositados en la colección científica de la misma institución (IUQ).

En el laboratorio se realizaron disecciones uroventrales para la extracción del tracto digestivo (i.e. estómago, ciegos pilóricos e intestino) y las de estructuras reproductivas. Las mediciones biométricas se tomaron usando un calibrador Mitutoyo (± 0.01 mm). Se registró además la longitud total (LT), la longitud estándar (LS), la longitud del intestino (Li), longitud del estómago (Le), y ancho (Ae). Se tomó además el peso total de cada ejemplar, de las gónadas y de estómago usando una balanza Adventurer-Ohaus H226 (± 0.0001 g).

Reproducción: Se evaluó la proporción entre los sexos de la población con respecto a la razón en una población ideal esperada (1:1) al aplicar una prueba de chi-cuadrado (X^2).

Se usó índice Gonadosomático (IGS) para analizar la variación temporal de acuerdo al sexo durante el transcurso del periodo de muestreo. Según Vazzoler (20), el IGS se define como $IGS=(W_g/W_c)\times 100$, donde, W_g representa el peso de la gónada y W_c el peso del cuerpo.

Se asume que los picos explican períodos de elevada actividad reproductiva en la especie. La talla media de madurez sexual se calculó a partir del método gráfico como Ls 50%, es decir, la talla en la cual el 50% de los individuos de la población son sexualmente maduros. Los criterios para definir el estadio de madurez gonádica han

(22). The equation $F_a = \Sigma n^o/N^o$ was followed, where n^o is the number of oocytes per gravid female and N^o the total number of females. The average diameter of the oocytes was calculated using a millimeter sheet. This method has been previously described in detail by Morales and García-Alzate (23).

The condition factor (K) was calculated to evaluate the feeding condition and the energy reserves of the species. The equation $K = W_t * 10^5 / LS^3$ is applied. Where: W_t corresponds to the total weight of the sample and LS to the standard length.

Digestive tract morphology: The biometric variables recorded were analyzed using linear correlations using the *cor* function in statistical package R. Linear association between pairs of variables with significant correlation coefficients greater than 70% ($r > 0.7$) was assumed. The quotient standard length (Ls) / intestine length (Li) was estimated as an initial approximation to the trophic habits of the species.

Trophic structure: The representativeness of the samplings was estimated using a randomized accumulation curve of the prey or food items compared to the number of sampled stomachs. This analysis was performed in estimateS version 8.2 (24). Chao I and II were used as richness estimators. Our results are specifically based on Chao II because it is a less to small samples. This analysis assumes that the increase in the size of the sample (i.e. number of stomachs) generates a decrease in the trophic richness variance. The curve therefore tends to an asymptote consequence of the less frequent appearance of new prey. All prey were identified to the lowest possible taxonomic category using dichotomous keys.

Once the food items were determined, the numerical importance of each prey was estimated using the numerical percentages (% N) defined as: $(n_i / N_p) * 100$. Where n_i is the total number of representatives of prey i ; N_p is the total number of prey consumed. The volumetric percentages (%V) and frequency of occurrence (% Fo) were also estimated. The volume of each item was approximated to an ovoid spheroid (19). Each of these measures explains different aspects of the trophic habits of a taxon. Abundance is informational according to feeding behavior. The occurrence includes the trophic strategy at the population level and the volume reflects the nutritional value of the prey (8).

A more exhaustive analysis of these three indexes at a populational level was done the

sido previamente descritos en Vazzoler (20) y Román-Valencia (21).

Se determinó la fecundidad y el diámetro de ovocitos a través del método de submuestras secas (22). Se siguió la ecuación $F_a = \Sigma n^o/N^o$, donde n^o es el número de ovocitos por hembra grávida y N^o el número total de hembras. El diámetro promedio de los ovocitos se calculó usando una hoja milimetrada. Este método ha sido previamente descrito en detalle por Morales y García-Alzate (23).

Se calculó el factor de condición (K) para evaluar la condición de alimentación y las reservas energéticas de la especie se aplica la ecuación $K = W_t * 10^5 / LS^3$. En esta, W_t corresponde al peso total del ejemplar y LS a la longitud estándar.

Morfología del tracto digestivo: Las variables biométricas registradas se analizaron al utilizar correlaciones lineales mediante la función *cor* en el paquete estadístico R. Se asumió asociación lineal entre pares de variables con coeficientes de correlación significativos mayores al 70% ($r > 0.7$). Se estimó el cociente longitud estándar (Ls) / longitud intestino (Li) como una aproximación inicial a los hábitos tróficos de la especie.

Estructura trófica: La representatividad de los muestreos se estimó usando una curva de acumulación de las presas o ítems alimenticios aleatorizada con respecto al número de estómagos revisados. Este análisis se realizó en estimateS versión 8.2 (24). Se emplearon Chao I y II como estimadores de riqueza. En particular, nuestros resultados están basados en Chao II por ser un estimador menos sesgado para muestras pequeñas. Este análisis asume que el aumento en el tamaño de la muestra (i.e. número de estómagos) genera una disminución en varianza de la riqueza trófica. La curva tiende por lo tanto a una asíntota consecuencia de la aparición menos frecuente de nuevas presas. Todas las presas fueron identificadas hasta la mínima categoría taxonómica posible usando claves dicotómicas.

Una vez determinados los ítems alimenticios se estimó la importancia numérica de cada presa al usar los porcentajes numéricos (%N) definida como: $(n_i / N_p) * 100$. Donde n_i es el número total de representantes de la presa i ; N_p es el número total de presas consumidas. Se estimaron también los porcentajes volumétrico (%V) y de frecuencia de ocurrencia (%Fo). El volumen de cada ítem fue aproximado a un esferoide ovoide (19). Cada una de estas medidas explica diferentes aspectos de los hábitos tróficos de un taxón. La abundancia es informativa de acuerdo al comportamiento de alimentación. La ocurrencia recoge la estrategia

three-dimensional chart proposed by Cortes (8), as a modification Costello's method (25). In this, each point represents the percentage of occurrence and abundance of a particular category of prey. Analysis allow to discern between (i) dominant and rare prey, (ii) specialized or generalist feeding strategies, in addition to (iii) the contribution (volumetric or numerical) of each item. The percentage value of the relative importance index (% IRI) proposed by Pinkas et al (26), was also calculated which incorporates the three indices described above in a non-linear way (% N,% V,% Fo).

A Principal Components Analysis (PCA) was performed based on transformed volumetric values using $\log(x+1)$. This approach to the characteristics of the trophic niche was made for the following groups: weather season (low and high rainfall), sex (males and females) and stage of development (juveniles and adults). Statistical differences were evaluated between the groups (time, sex and stage) by applying a non-parametric multivariate analysis of variance (i.e. PERMANOVA) implemented in the vegan statistical package (27) under the adonis2 function. Finally, the niche amplitude values were estimated for each group and the overlap between pairs was compared, using in both cases the Levins index implemented in the spaa package (28).

RESULTS

Reproduction. A total of 162 specimens were captured (13.5 individuals / month). Among these, 73 were females, 69 males and 20 were immature. The sex percentages did not show statistical differences ($X^2 = 0.072$, $gl = 1$, $p = 0.3$). However, there was a slight predominance of females in the population (1.05 females: 1 males). In total, 21 mature females were registered during the sampling. The values of Gonadosomatic index for them varied between 0.2 and 2.6. Likewise, females also showed higher values in the gonadosomatic index throughout the sampling months, except in May and between December and January, where they were lower than the records for males (Figure 2). The maximum for females were registered during both rainy periods (March-April and September to November). Spawning periods are inferred for the months following the IGS peaks. The males exhibited consistently low IGS values compared to the females. However, throughout the year, some maximum precede the equivalents in females (e.g., February and August). Males had a lower average size at sexual maturity (LS50% = 56.11 mm) than females (59.1 mm, Figure 3). A sexual maturation size for the population of 58.0 mm of standard length was estimated.

trófica a nivel poblacional y el volumen refleja el valor nutricional de las presas (8).

Un análisis más exhaustivo de estos tres índices a nivel poblacional se realizó con el gráfico tridimensional propuesto por Cortes (8), como una modificación al método de Costello (25). En este, cada punto representa el porcentaje de ocurrencia y abundancia para una categoría de presa en particular. El análisis permite discernir entre (i) presas dominantes y raras, (ii) estrategias de alimentación especializadas o generalistas, además del (iii) la contribución (volumétrica o numérica) de cada ítem. Se calculó también el valor porcentual del índice de importancia relativa (%IRI) propuesto por Pinkas et al. (26), el cual incorpora de forma no lineal los tres índices descritos anteriormente (%N, %V, %Fo).

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) basado en valores volumétricos transformados usando $\log(x+1)$. Esta aproximación a las características del nicho trófico fue realizada para los siguientes grupos: épocas climáticas (bajas y altas lluvias), sexo (machos y hembras) y estadio de desarrollo (juveniles y adultos). Se evaluaron diferencias estadísticas entre los grupos (época, sexo y estadio) al aplicar análisis multivariado de varianza no paramétricos (i.e. permanova) implementado en el paquete estadístico vegan (27) bajo la función adonis2. Por último, se estimaron los valores de amplitud de nicho para cada grupo y se comparó el solapamiento entre pares usando en ambos casos el índice de Levins efectuado en el paquete spaa (28).

RESULTADOS

Reproducción. Se capturaron en total 162 ejemplares (13.5 individuos/mes). 73 fueron hembras, 69 machos y 20 inmaduros. Las proporciones entre sexos no presentaron diferencias estadísticas ($X^2=0.072$, $gl=1$, $p=0.3$). Se registró sin embargo una leve predominancia de hembras en la población (1.05 Hembras: 1 Machos). En total, se registraron 21 hembras maduras en el transcurso del muestreo. Los valores de índice Gonadosomático para las mismas varió entre 0.2 y 2.6. Así mismo, las hembras también mostraron valores superiores en el índice gonadosomático durante todos los meses de muestreo, excepto en mayo y entre diciembre y enero, donde fueron inferiores a los registros para machos (Figura 2). Los máximos para hembras se registraron durante ambos períodos de lluvias (marzo-abril y septiembre a noviembre). Los períodos de desove se infieren para los meses subsiguientes a los picos del IGS. Los machos exhibieron valores consistentemente bajos de IGS

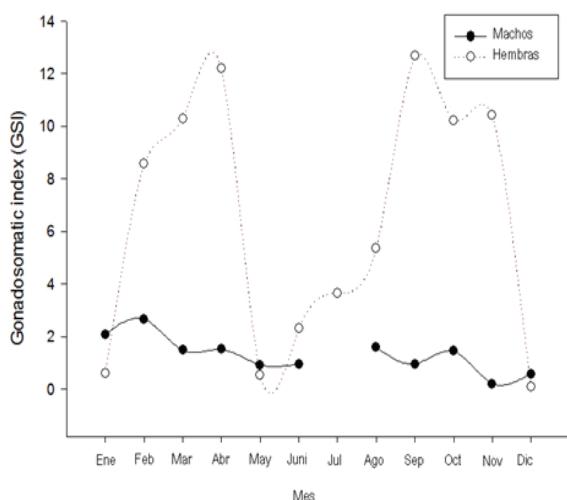


Figure 2. Variation of the gonadosomatic index by sex of *Bryconamericus caucanus* along an annual cycle in the La Venada creek, Quindío River, Alto Cauca, Colombia.

Fecundity and diameter of oocytes. The mean absolute fertility (F_a) was 1.252 oocytes (± 768 , $n=21$). Gravid females presented a maximum of 3,864 and a minimum of 314 oocytes per female. The average diameter of the mature oocytes was 0.60 mm (± 0.005).

Condition factor (K). The condition factor varied noticeably during the sampling. Females and males presented similar trends in the index during the first months, but after August, they became evidently dissimilar (Figure 4). It is suggested that this may be an annual pattern for the initial (first months) and terminal (last months) form of the graph.

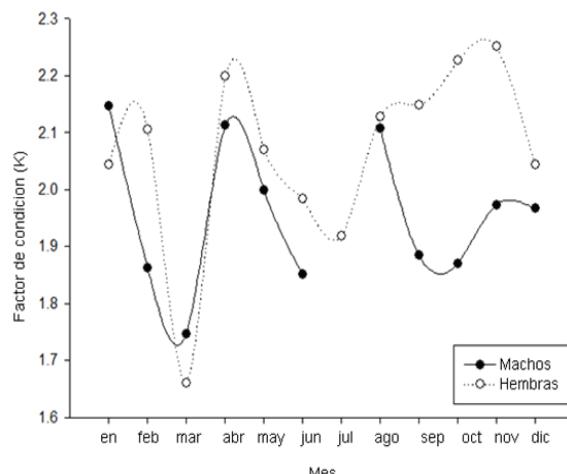


Figure 4. Mean values for the condition factor (K) in the studied population of *Bryconamericus caucanus*, La Venada creek, Quindío River, Alto Cauca, Colombia. February - December 2013, January 2014.

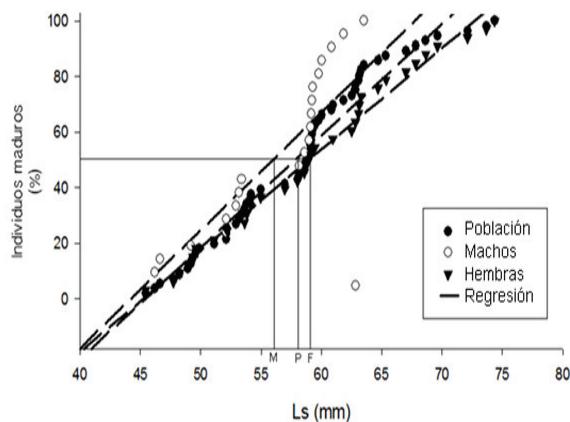


Figure 3. Size of first sexual maturity for the studied population of *Bryconamericus caucanus* in La Venada creek, Quindío River, Alto Cauca, Colombia. February - December 2013, January 2014. Ls: Standard length; M: males; F: Females and P: Population

con relación a las hembras. Sin embargo, durante el transcurso del año, algunos máximos anteceden a los equivalentes en hembras durante (e.g. febrero y agosto). Los machos presentaron una menor talla media de madurez sexual ($LS50\% = 56.11$ mm) que las hembras (59.1 mm; Figura 3). Se estimó además una talla de maduración sexual para la población de 58.0 mm de longitud estándar.

Fecundidad y diámetro de oocitos. La fecundidad absoluta media (F_a) fue de 1.252 oocitos (± 768 ; $n=21$). Las hembras grávidas presentaron un máximo de 3.864 y mínimo de 314 oocitos por hembra. El diámetro promedio de los oocitos maduros fue 0.60 mm (± 0.005).

Factor de condición (K). El factor de condición varió notoriamente durante el transcurso de los muestreos. Hembras y machos presentaron tendencias similares en el índice durante los primeros meses, pero a partir de agosto se hicieron marcadamente disimiles (Figura 4). Se sugiere que este puede ser un patrón anual por la forma inicial (primeros meses) y terminal (últimos meses) de la gráfica. Los machos mostraron valores inferiores respecto a las hembras durante la mayor parte de los muestreos (excepto en marzo). Las hembras exhibieron los mayores valores del factor de condición en coincidencia con los máximos del IGS. Por último, es evidente una disminución de los valores del índice K durante la época seca.

Morfología del tracto digestivo. El estómago de *B. caucanus* registra cuatro ciegos pilóricos

The males showed lower values compared to the females during most of the samplings (except in March). The females exhibited the highest values of condition factor in coincidence with the maximums for IGS. Finally, a decrease in the K-index values during the dry season is evident.

Morphology of the digestive tract. The stomach of *B. caucanus* registers four pyloric caeca arranged laterally. It shows an elongated tendency with an average length of 10.7 mm ($SD \pm 1.71$) and an average width of 5.6 mm (± 1.14). The intestine has an average length of 43.6 mm (± 12.3), without significant correlation regarding total length ($r=0.24$, $p=0.078$). The relation standard length and length of the intestine was positive and significant ($r=0.3$, $p=0.032$). For *B. caucanus* there is an average ratio between the standard length and the length of the intestine of 1.42 mm (± 0.44).

We found high and significant correlation values (ie $r>0.7$, $p<0.05$) between the pairs of variables total weight (Wt): gonads weight (Wg), total length: body weight (Wc), total weight (Wt) : body weight (Wc), standard length (Ls): body weight (Wc), standard length (Ls): total weight (Wt), and total length: standard length. The weight of the stomach is not significantly correlated with any of the biometric variables considered.

Diet. *Bryconamericus caucanus* is a predominantly insectivorous fish. The chosen richness estimators presented expected values between 29.59 and 37.49 food items (Chao I and II respectively), that is, a corresponding representativeness between 64% and 81.4% of the trophic richness (Figure 5).

24 food items were found in the diet of *B. caucanus* (Table 1). Both stones and nematodes are excluded from the analyzes. Among the remaining items, Ephemeroptera (Baetidae: 27.71%), Hymenoptera (Formicidae: 23.57%), Diptera (Simuliidae: 17.36%, Chironomidae: 9.79%) and Trichoptera (Hydropsychidae: 8.04%) presented the highest values of the relative importance index (% IRI). On the other hand, both Ephemeroptera (Baetidae) and Hymenoptera also showed the highest observed frequency ($Fo = 18.75\%$, 16.41% respectively). Diptera (Simuliidae), Ephemeroptera (Baetidae) and Hymenoptera (Formicidae) had the highest relative abundance corresponding to 26.49%, 16.89%, and 15.56% respectively. Diptera (Chironomidae) and Nematoda registered the highest volumetric percentages: 15.22% and 15.11%. Allochthonous items such as arachnids, psocoptera, adult diptera (Drosophilidae and Muscidae), annelids, isopods are considered accidental or circumstantial food because of their

dispuestos lateralmente. Presenta una tendencia alargada con una longitud promedio de 10.7 mm ($SD \pm 1.71$) y un ancho promedio de 5.6 mm (± 1.14). El intestino, presenta una longitud promedio de 43.6 mm (± 12.3), sin correlación significativa con respecto a la longitud total ($r=0.24$, $p=0.078$). En la relación longitud estándar y longitud del intestino se registró una correlación positiva y significativa ($r=0.3$, $p=0.032$). Para *B. caucanus* existe una proporción promedio entre la longitud estándar y la longitud del intestino de 1.42 mm (± 0.44).

Se encontraron valores de correlación altos y significativos (i.e. $r>0.7$; $p<0.05$) entre los pares de variables peso total (Wt): peso gónadas (Wg), longitud total: peso del cuerpo (Wc), peso total (Wt): peso del cuerpo (Wc), longitud estándar (Ls): peso del cuerpo (Wc), longitud estándar (Ls): peso total (Wt), y longitud total: longitud estándar. El peso del estómago no está correlacionado significativamente con ninguna de las variables biométricas consideradas.

Dieta. *Bryconamericus caucanus* es un pez predominantemente insectívoro. Los estimadores de riqueza elegidos presentaron valores esperados entre 29.59 y 37.49 ítems alimenticios (Chao I y II respectivamente), es decir, una representatividad correspondiente entre 64% y 81.4% de la riqueza trófica (Figura 5).

Se hallaron 24 ítems alimenticios en la dieta de *B. caucanus* (Tabla 1). Se excluyen de los análisis tanto piedras como nematodos. Entre los ítems restantes, Ephemeroptera (Baetidae: 27.71%), Hymenoptera (Formicidae: 23.57%), Diptera (Simuliidae: 17.36%, Chironomidae: 9.79%) y

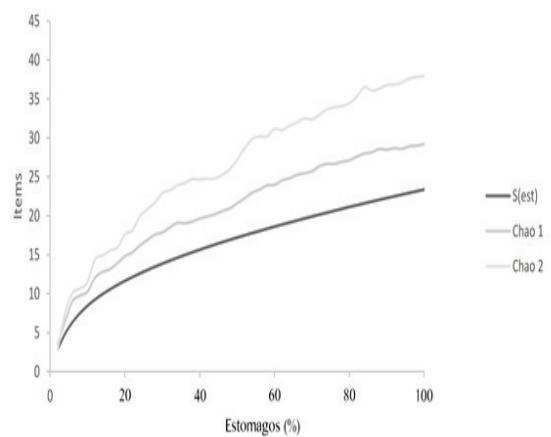


Figure 5. Accumulation curve of preys regarding the number of sampled *B. caucanus* at La Venada creek, Quindío River, Alto Cauca, Colombia.

low values (0.03% IRI). Characid scales were also found in three of the stomachs reviewed.

The diet of *B. caucanus* is mostly represented by baetids (% N = 16.89, % V = 13.7 and % Fo = 18.75) and formicids (% N = 15.56, % V = 14.17 and % Fo = 16.41). Both items showed the maximum values in the trophic descriptors considered (i.e. volume, abundance and frequency, Figure 6). The remaining prey were considered rare because they are closer to the origin of the three axes in Figure 6. These prey also have the lowest abundance, volume and frequency values compared to the remaining items. The greatest contribution in the abundance of prey was contributed by baetids. On the contrary, chironomids have a greater volumetric contribution than in abundance. In this sense, their consumption is restricted in terms of volume and not by the amount of individuals ingested.

The first three axes of the main component analysis were selected and explained ~76.60% of the variance. Principal component one (CP1) contained 45.88% of the variance, while two (CP2) 22.87% and three (CP3) 7.85%. The first component was found to be dominated on the positive axis by chironomids (Loadings 0.9771). The negative

Trichoptera (Hydropsychidae: 8.04%) presentaron los valores más altos del índice de importancia relativa (%IRI). Por otro lado, tanto Ephemeroptera (Baetidae) como Hymenoptera presentaron también la mayor frecuencia observada (Fo= 18.75%, 16.41% respectivamente). Díptera (Simuliidae), Ephemeroptera (Baetidae) e Hymenoptera (Formicidae) registraron la mayor abundancia relativa correspondiente al 26.49%, 16.89%, y 15.56% respectivamente. Diptera (Chironomidae) y Nematoda registraron los porcentajes volumétricos más altos: 15.22% y 15.11%. Los ítems de origen alóctono como arácnidos, psocópteros, adultos dípteros (Drosophilidae y Muscidae), anélidos, isópodos considerados alimento accidental o circunstancial por sus bajos valores (0.03%IRI). Se encontraron además escamas de carácidos en tres de los estómagos revisados.

La dieta de *B. caucanus* se encuentra mayormente representada por baetidos (%N= 16.89, %V= 13.7 y %Fo= 18.75) y formícidos (%N= 15.56, %V= 14.17 y %Fo= 16.41). Ambos ítems mostraron los máximos valores en los descriptores tróficos considerados (i.e. volumen, abundancia y frecuencia; Figura 6). Las presas restantes fueron

Table 1. *B. caucanus* diet during the sampling seasons. % N = numerical percentage, % V = volumetric percentage, % Fo = percentage of frequency of occurrence, % IRI = food importance index percentage value. Stone items (Fo = 77.1%) are excluded from the analysis because they do not represent nutritional value in the diet of the species. Nematodes are included even though they are common parasites of Characids in the Neotropics

Filum / Division	Class	Order	Family	%N	%V	%F	%IRI	
Arthropoda	Insecta	Diptera	Trichoptera	Hydropsychidae	5.63	10.77	10.16	8.04
				Leptoceridae	0.66	1.99	1.56	0.20
			Hymenoptera	Formicidae	15.56	14.17	16.41	23.57
				Apidae	0.66	2.58	1.56	0.24
			Ephemeroptera	Baetidae	16.89	13.7	18.75	27.71
				Simuliidae	26.49	8.9	10.16	17.36
				Muscidae	0.33	0.23	0.78	0.02
				Psychodidae	0.33	0.23	0.78	0.02
				Drosophilidae	0.33	0.12	0.78	0.01
			Odonata	Chironomidae	3.31	15.22	10.94	9.79
				Dixidae	0.33	1.17	2.34	0.17
				Anisoptera	2.32	2.58	3.13	0.73
			Coleoptera	Zygoptera	0.66	1.41	1.56	0.15
				Elmidae	1.66	1.87	3.13	0.53
Angiospermae		Diplopoda	Psocoptera	Psocidae	0.33	0.23	0.78	0.02
					0.33	1.76	0.78	0.07
		Malacostraca	Araneae	Salticidae	0.33	0.35	0.78	0.02
			Isopoda		0.33	0.7	0.78	0.03
			(Hojas)		4.97	4.1	4.69	2.05
			(Semillas)		1.66	0.94	0.78	0.09
Nematoda					14.24	15.11	6.25	8.86
Mollusca	Gastropoda				0.66	0.7	1.56	0.10
Annelida					0.33	0.59	0.78	0.03
Chordata	Actinopterygii	Characiformes			1.66	0.59	0.78	0.08

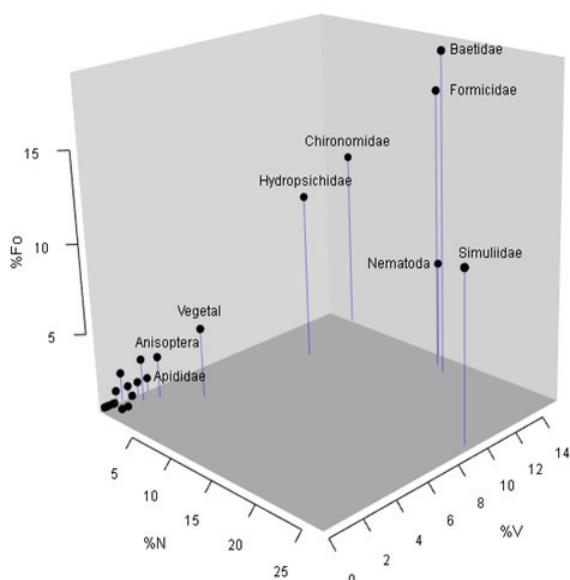


Figure 6. Three-dimensional dispersion diagram for the indices of items consumed by *Bryconamericus caucanus* at La Venada creek, Quindío River, Alto Cauca, Colombia.

axis of the same presented the lowest eigenvalues for hydropsychids, simulids and plant material (-0.0584, -0.0320 and -0.0238, respectively). The second main component showed dominance for baetids in the positive axis (Loading 0.0.2341), and in the negative axis for formicids and hydropsychids (Loadings -0.7283 and -0.5906).

Males presented a higher numerical consumption of apids, chironomids, simuliids, plant material and anisopteros. Females exhibited a more homogeneous trend in the distribution of the volume of prey in the diet, with maximum for hydropsychids, formicids, diplopods and baetids. The amplitude analysis for trophic niche revealed a greater volumetric exploitation on different items by males (females: 6.99, males: 9.53). The overlapping of trophic niche between sexes was 0.709 according to the Levine index (0.509-0.922 bst). No statistical differences were detected between the groups (PERMANOVA: $F = 0.9487$, $p = 0.453$).

When analyzing the diet in relation to the states of maturity (Figure 7), adults exhibit a dispersion associated to CP1. This indicates a higher volumetric consumption of chironomides, baetids and dixids. Immature specimens also consume high Baetid volumes, as well as plant material and baetid. The largest niche amplitude was recorded for mature stages (adults: 8.75, juveniles: 7.41). The trophic overlap between stages is higher than that registered between sexes (0.85, 0.652-0.991 bst). There are no

consideradas raras por presentar una mayor cercanía al origen de los tres ejes en la Figura 6. Estas presas presentan además los valores más bajos de abundancia, volumen y frecuencia con respecto a los ítems restantes. Se encontró que la mayor contribución en la abundancia de presas fue aportada por baétidos. Por el contrario, chironomidos una mayor contribución volumétrica que en términos de abundancia. En este sentido, el consumo de estos se restringe en términos de volumen y no por la cantidad de individuos ingeridos.

Se seleccionaron los tres primeros ejes del análisis de componentes principales que explican el ~76.60% de la varianza. El componente principal uno (CP1) recogió el 45.88% de la varianza, el dos (CP2) 22.87% y el tres (CP3) un 7.85%. El primer componente se encontró dominado en el eje positivo por chironomidos (Loadings 0.9771). El eje negativo del mismo presentó los menores valores propios para hydropsychidos, simulidos y material vegetal (-0.0584, -0.0320 y -0.0238, respectivamente). El segundo componente principal mostró dominancia para baétidos en el eje positivo (Loading 0.0.2341), y en el negativo para formicidos e hydropsychidos (Loadings -0.7283 y -0.5906).

Los machos presentaron un mayor consumo numérico de apidos, chironomidos, simuliidos, material vegetal y anisopteros. Las hembras exhibieron una tendencia más homogénea en la distribución del volumen de presas en la dieta, con máximos para hydropsychydos, formicidos, diplopodos y baetidos. Los análisis de amplitud de nicho trófico revelaron una mayor explotación volumétrica sobre diferentes ítems por parte de machos (hembras: 6.99; machos: 9.53). El solapamiento de nicho trófico entre sexos fue de 0.709 según el índice de Levine (0.509-0.922 bst). No se detectaron sin embargo diferencias estadísticas entre los grupos (PERMANOVA: $F=0.9487$, $p=0.453$).

Al analizar la dieta con relación a los estados de madurez (Figura 7), se encontró que los adultos exhiben una dispersión asociada al CP1. Esto indica un mayor consumo volumétrico de chironomidos, baetidos y dixidos. Los ejemplares inmaduros consumen también altos volúmenes Baetidos, así como material vegetal y formicidos. La mayor amplitud de nicho fue registrada para estadios maduros (adultos: 8.75; juveniles: 7.41). El solapamiento trófico entre estadios es superior al registrado entre sexos (0.85; 0.652-0.991 bst). Entre estadios de maduración no se presentan tampoco diferencias estadísticas (PERMANOVA: $F=0.3326$, $p=0.956$).

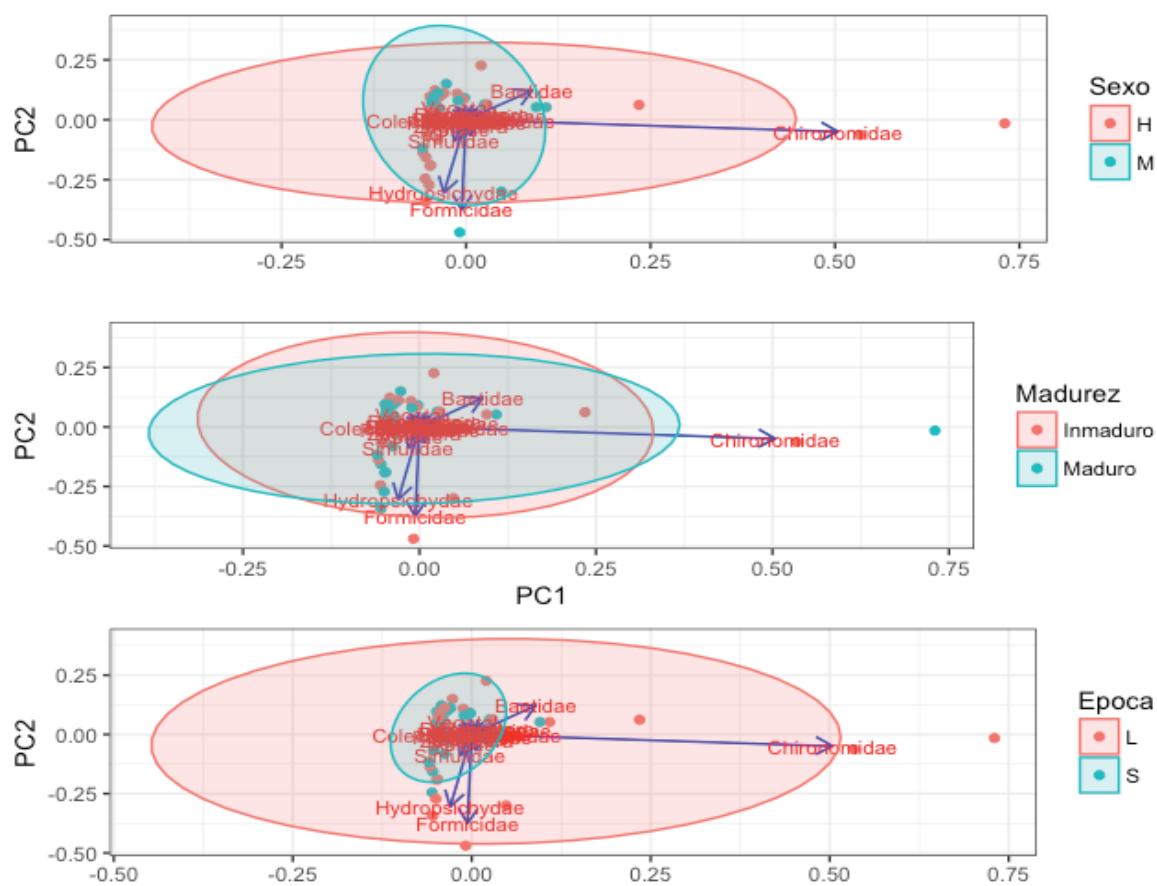


Figure 7. Principal component analysis for the diet of *Bryconamericus caucanus* in La Venada Creek, Quindío River, Alto Cauca. Three different types of groupings are shown based on sex (above), stage of maturity (medium) and time of collection (below). Stones and scales are excluded from the graph. H: Females, M: Males, L: Rains, S: Drought.

statistical differences between maturity stages either (PERMANOVA: $F = 0.3326$, $p = 0.956$).

A lower trophic amplitude during the dry season was found compared to all the food items found during the rainy season (Figure 7). These differences are statistically supported (PERMANOVA: $F = 2.2998$, $p = 0.022$). During rainy periods, *B. caucanus* explores new items that become more abundant in the stream (e.g. Formicidae, Hydropsichidae, Chironomidae). The Levins index supports this pattern (drought: 6.75, rains: 10.22) and also suggests the lowest value of overlap between periods in relation to sex and stage of maturity (0.66, 0.4-0.89 bst).

DISCUSSION

This work describes the trophic and reproductive characteristics of *Bryconamericus caucanus* in the La Venada creek affluent of the Quindío

Se encontró una menor amplitud trófica durante época seca con respecto a la totalidad de ítems alimenticios encontrados durante las lluvias (Figura 7). Estas diferencias son estadísticamente soportadas (PERMANOVA: $F = 2.2998$, $p = 0.022$). Durante períodos de lluvia, *B. caucanus* explora nuevos ítems que se hacen más abundantes en la quebrada (e.g. Formicidae, Hydropsichidae, Chironomidae). El índice de Levins soporta este patrón (sequía: 6.75, lluvias: 10.22) y sugiere además el menor valor de solapamiento entre períodos con relación a sexo y estadio de madurez (0.66; 0.4-0.89 bst).

DISCUSIÓN

En el presente trabajo se describen las características tróficas y reproductivas de *Bryconamericus caucanus* en la quebrada La Venada afluente del Río Quindío, Calarcá, Quindío, Colombia. Información sobre aspectos

River, Calarcá, Quindío, Colombia. Information on dietary and reproduction aspects for species of the genus *Bryconamericus* have been previously published by Román-Valencia and Muñoz (14) for *B. galvisi*, Taphorn (17) for *B. cismontanus* and *B. alpha*. There are three previous works focused on describing the diet of *B. caucanus* (12,13,29). However, the incorrect identification of samples of specimens collected and examined by Román-Valencia & Muñoz (12), has implied the erroneous description of the characteristics of natural history for this species (30). The morphological limits between *B. caucanus* and multiple species of *Hemibrycon* have therefore confused the diet and reproduction for *B. caucanus* (30). This work is only based on material from *B. caucanus* and therefore lacks the previously identified issues.

Bryconamericus caucanus is a predominantly insectivorous fish. This species mainly preys on ephemeroptera, trichoptera, larvae of diptera and ants that fall on the water surface. Although there are differential trends in the capture of prey in relation to sex, no statistical support was found for variable. Females however, consume a more restricted trophic spectrum than males. A similar pattern is evident for juveniles and adults. Adult stages consume a greater variety of prey, which is a reflection of both morphological characteristics (e.g. oral diameter), as well as behavioral aspects. On the other hand, seasonality has a notorious impact on the composition of the diet in the species. During periods of high rainfall, *B. caucanus* has access to resources that are scarce during the drought period. The trophic overlap between climatic periods is therefore, less than between sexes or stages of maturation, which is related to the novel appearance or the accelerated increase (in terms of volume) of specific prey available in the stream. In this sense, the volumetric contribution of prey such as ants and chironomids dominates the difference between weather periods.

The reproductive characteristics of the species are similar to the data previously reported for species of the same genus (12, 13, 29). The spawning periods established here for *B. caucanus* coincide in general with those reported for the species in the Upper Cauca. Periods of high reproductive activity occur twice a year during the beginning of the rainy periods (i.e. May-June and September-October). On the other hand, the IGS and K values suggest that during the reproductive period, this species tends to feed more than in other months. It is also evident that there is a greater feeding frequency during the beginning of this phase derived from the similarity between the peaks of the gonadosomatic index (IGS) and the condition factor (K). If reproductive information is related to trophic data, prey with greater volumetric

de dieta y reproducción para especies del género *Bryconamericus* han sido previamente publicados por Román-Valencia y Muñoz (14) para *B. galvisi*, Taphorn (17) para *B. cismontanus* y *B. alpha*. En particular, existen tres trabajos anteriores enfocados en describir la dieta de *B. caucanus* (12,13,29). Sin embargo, la identificación incorrecta de muestras de ejemplares recolectados y examinados por Román-Valencia & Muñoz (12), ha implicado la descripción errónea de las características de historia natural para esta especie (30). Los límites morfológicos entre *B. caucanus* y múltiples especies de *Hemibrycon* han confundido por lo tanto los análisis de dieta y reproducción para *B. caucanus* (30). El presente trabajo se encuentra únicamente basado en material de *B. caucanus* y por lo tanto carece de los problemas identificados previamente.

Bryconamericus caucanus es un pez predominantemente insectívoro. Esta especie depreda principalmente ephemerópteros, tricópteros, larvas de dípteros y hormigas que caen en la superficie del agua. Aunque existen tendencias diferenciales en la captura de presas con relación al sexo, no se encontró soporte estadístico para ello. Las hembras sin embargo consumen un espectro trófico más restringido que los machos de la especie. Un patrón similar es evidente para juveniles y adultos. Estadios adultos consumen una mayor variedad de presas, lo cual es un reflejo tanto de las características morfológicas (e.g. diámetro bucal), así como también de aspectos comportamentales. Por otro lado, la estacionalidad tiene un impacto notorio sobre la composición de la dieta en la especie. Durante períodos de altas lluvias, *B. caucanus* tiene acceso a recursos que escasean durante la sequía. El solapamiento trófico entre períodos climáticos es por lo tanto menor que entre sexos o estadios de maduración, lo cual está relacionado con la aparición novedosa o el incremento acelerado (en términos de volumen) de presas particulares disponibles en la quebrada. En este sentido, el aporte volumétrico presas como hormigas y chironomidos domina la diferencia entre períodos climáticos.

Las características reproductivas de la especie son similares a los datos que previamente han sido reportados para especies del mismo género (12, 13, 29). Los períodos de desove establecidos aquí para *B. caucanus* coinciden en general con lo reportado para la especie en el Alto Cauca. Los períodos de alta actividad reproductiva ocurren dos veces al año durante los inicios de períodos de lluvias (i.e. mayo-junio y septiembre-octubre). Por otro lado, los valores de IGS y K sugieren que durante el período reproductivo esta especie tiende a alimentarse más que en otros

representation during periods of rainfall (e.g. chironomids, ants) contributes significantly to the nutritional gain of individuals (29).

Acknowledgements

Funding was received from the Universidad del Quindío (project No. 824), Faculty of Basic Sciences-Biology Program. Carlos A. García-Alzate (IUQ and U. Atlántico) and students of the course of Animal Biology 2012 and 2013 of the biology career at the Universidad del Quindío, Armenia, Colombia for their help in some field samplings. Carlos A. García-Alzate, Donald C. Taphorn and four anonymous reviewers for critical reading and suggestions made to earlier versions of this document.

meses. Es evidente también mayor frecuencia de alimentación durante el inicio de esta fase derivada de la similitud entre los picos del índice gonadosomático (IGS) y el factor de condición (K). Si se relaciona la información reproductiva con los datos tróficos, se encuentra que las presas con mayor representatividad volumétrica durante períodos de lluvias (e.g. chironomidos, hormigas) contribuyen de forma significativa a la ganancia nutricional de los individuos (29).

Agradecimientos

Se recibió financiación de la Universidad del Quindío (proyecto No. 824), Facultad de Ciencias Básicas-Programa de Biología. Carlos A. García-Alzate (IUQ y U. Atlántico) y estudiantes del curso de Biología Animal 2012 y 2013 de la carrera de biología de la Universidad del Quindío, Armenia, Colombia por su ayuda en algunos muestreos de campo. Carlos A. García-Alzate, Donald C. Taphorn y cuatro revisores anónimos por la lectura crítica y sugerencias asumidas en versiones del documento.

REFERENCIAS

1. Ohara WM, de Queiroz LJ, Zuanon J, Torrente-Vilara G, Vieira FG, da Costa Doria C. Fish collection of the Universidade Federal de Rondônia: its importance to the knowledge of Amazonian fish diversity. *Acta Sci Biol Sci* 2015; 37(2):251.
2. Oliveira C, Avelino GS, Abe KT, Mariguela TC, Benine RC, Ortí G, Vari R, Castro, RMC. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. *BMC Evol Biol* 2011; 11(1):275.
3. Russo MR, Hahn NS, Pavanelli CS. Resource partitioning between two species of *Bryconamericus* Eigenmann, 1907 from the Iguaçu river basin, Brazil. *Acta Sci Agron* 2004; 26(4):431-6.
4. Elmer KR, Lehtonen TK, Kautt AF, Harrod C, Meyer A. Rapid sympatric ecological differentiation of crater lake cichlid fishes within historic times. *BMC Biol* 2010; 8(1):60.
5. Ebert DA, Cowley PD, Compagno LJV. A preliminary investigation of the feeding ecology of skates (Batoidea: Rajidae) off the west coast of southern Africa. *Afr J Marine Sci* 2010; 10(1):71-81.
6. Layman CA, Allgeier JE. Characterizing trophic ecology of generalist consumers: a case study of the invasive lionfish in The Bahamas. *Mar Ecol Prog Ser* 2012; 448:131-141.
7. Pasquaud S, Pillet M, David V, Sautour B, Elie P. Determination of fish trophic levels in an estuarine system. *Coast. Shelf Sci* 2010; 86(2):237-246.
8. Cortés E. A critical review of methods of studying fish feeding base on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can J Fish Aquat Sci* 1997; 54:726-738
9. Lampert VR, Azevedo MA, Fialho CB. Reproductive biology of *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Ostariophysi: Characidae) from the Rio Ibicuí, RS, Brazil. *Braz arch biol technol* 2007; 50(6):995-1004.

10. Román-Valencia C, Vanegas-Ríos JA, García GMD. Análisis comparado de las especies del género *Bryconamericus* (Teleostei: Characidae) en la cuenca de los ríos Cauca-Magdalena y Ranchería, Colombia. Rev Mex Biodivers 2009; 80(2):465-82.
11. Román-Valencia C, Vanegas-Ríos JA, Ruiz-C RI. Especie nueva del género *Bryconamericus* (Teleostei: Characidae) del río Fonce, sistema río Magdalena, Colombia. Rev Mex Biodivers 2009; 80(2):455-63.
12. Román-Valencia C, Muñoz A. Ecología trófica y reproductiva de *Bryconamericus caucanus* (Pisces: Characidae). Boll Mus Reg Sci Nat Torino 2001; 18:459-67
13. Román-Palacios C, Román-Valencia C. Hábitos tróficos de dos especies sintópicas de carácidos en una quebrada de alta montaña en los Andes colombianos. Rev Mex Biodivers 2015; 86(3):782-8.
14. Román-Valencia C, Muñoz-A. Alimentación y reproducción de *Bryconamericus galvisi* (Pisces: Characidae) en alto Putumayo, Amazonia Colombiana Bol Ecotróp 2001; 35:37-50.
15. Kramer DL. Reproductive seasonality in the fishes of a tropical stream. Ecology 1978; 59:976-985.
16. Flecker AS, Taphorn DC, Lovel JA, Feifarek BP. Drift of characin larvae *Bryconamericus deuterodonoides*, during the dry season from Andean Piedmont streams. Env Biol Fish 1991; 31:197-202.
17. Taphorn DC. The Characiform fishes of the Apure River drainage, Venezuela. Biollania (edición Especial) 1992; (4):1-537.
18. López J, Román-Valencia C. Sobre la biología del Corroncho *Chaetostoma fischeri* (Steindacher, 1879) (Pisces: Loricariidae) en el río La Vieja, Alto Cauca, Colombia. Boletín Ecotrópica: Ecosistemas Tropicales 1996; (30):37-57.
19. Román-Palacios C, Román-Valencia C, Taphorn DC. Trophic and reproductive ecology of a Neotropical characid fish *Hemibrycon brevispini* (Teleostei: Characiformes). Caldasia 2014; 36(2):289-304.
20. Vazzoler A. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Maringá; EDUEM/SBI: 1996.
21. Román-Valencia C. Ciclo biológico del Bocachico *Prochilodus magdalenae* (Steindachner 1879) (Pisces: Prochilodontidae) en la cuenca del Río Atrato, Colombia. Brenesia 1993; 39(40):59-70.
22. Ricker, E. Methods for assessment of fish production in freshwater IBP. New Jersey; Blackwell Science Ltd: 1971.
23. Morales J, García-Alzate CA. Trophic structure of river fish from Corral de San Luis, Magdalena river basin, Colombia Caribbean. Rev Biol Trop 2016; 64(2):715-732.
24. Colwell RK. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5, 2005. 2010.
25. Costello MJ. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. J Fish Biol 1990; 36(2): 261-263.
26. Pinkas L. Bluefin tuna food habits. Fish Bulletin - California Department of Fish Game 1971; 152:47-63.
27. Dixon P. Vegan, a package of R functions for community ecology. Jour Veg Sci 2003; 14(6):927-930.
28. Zhang J, Ding Q, Huang J. spaas: SPecies Association Analysis. R package version 0.2. 1: 2013;.
29. Román-Valencia C, Ruiz-CRI, Giraldo A. Dieta y reproducción de dos especies sintópicas: *Hemibrycon boquiae* y *Bryconamericus caucanus* (Pisces: Characidae) en la quebrada Boquia, río Quindío, Alto Cauca, Colombia. Rev Mus Argent Cienc Nat 2008; 10:55-62.
30. Román-Valencia C, Arcila-Mesa DK. Five new species of *Hemibrycon* (Characiformes: Characidae) from the Río Magdalena basin, Colombia. Rev Biol Trop 2010; 58(1):339-56.