

**ASPECTOS BIOECOLOGICOS DE LAS TAXOCENOSIS DE PECES
ELECTRICOS O CUCHILLOS (OSTARIOPHYSI:GYMNOTIFORMES)
EN LOS LLANOS DE APURE, VENEZUELA**

**BIOECOLOGICAL ASPECTS OF THE TAXOCENOSIS OF
ELECTRIC FISHES (OSTARIOPHYSI:GYMNOTIFORMES),
IN THE APURE LLANOS OF VENEZUELA**

Carlos A. Lasso^{1,2,4}, Anabel Rial B.¹ y Oscar Lasso-Alcalá³

1) Museo de Historia Natural La Salle, Apto. 1930, Caracas 1010-A, Venezuela. 2) Instituto de Zoología Tropical, Universidad Central de Venezuela, Apto. 47058, Caracas 1041-A, Venezuela. 3) Estación Hidrobiológica de Guayana, Fundación La Salle, Apto. 51, San Félix, Edo. Bolívar, Venezuela. 4) ONG Asociación Amigos de Doñana, Sevilla, España

RESUMEN

Se estudian diferentes aspectos relativos a la diversidad, abundancia, distribución espacio temporal, alimentación y reproducción de los peces Gymnotiformes, en dos sistemas (Caño Guaritico y áreas inundables periféricas) de los Llanos de Apure, Venezuela. Fueron identificadas 21 especies incluidas en 6 familias. El cauce principal del Caño Guaritico presentó una mayor diversidad de Gymnotiformes (19 sp.) en relación a las áreas inundables (12 sp.). El hábitat más característico fué el fondo del cauce y mostró el mayor número de especies (12 sp.). *Eigenmannia virescens* y *Eigenmannia macrops* fueron las especies más abundantes en el área inundable y Caño Guaritico, respectivamente. Le siguen en importancia *Adontosternarchus devenanzii* y *Sternopygus macrurus*. Las fases inmaduras de insectos acuáticos constituyen el principal alimento de casi todos los Gymnotiformes. La zooplanctivoría e ictiofagia aparece secundariamente. No se observaron diferencias estacionales importantes en la dieta de la mayoría de las especies, excepto en *Gymnotus carapo* y algunas especies zooplanctófagas secundarias. Todas las especies se reproducen durante las lluvias y aguas altas. La mayoría completan su ciclo de vida en las áreas inundables mientras que una minoría lo hace en el cauce principal.

ABSTRACT

Different aspects related to diversity, abundance, distribution, feeding and reproductive habits of the gymnotiform fishes of two systems (Caño Guaritico and flooded areas) from the Venezuelan Llanos were studied. 21 species belonging to 6 families were identified. The main channel of Caño Guaritico showed a higher diversity (19 spp), compared with the flooded areas (12 spp). The bottom of the channel was the most characteristic habitat, also showing the highest number of species (12 spp). *E. virescens* and *E. macrops* were the most abundant species in the flooded areas and Caño Guaritico respectively, followed by *Adontosternarchus devenanzii* and *Sternopygus macrurus*. Inmature phases of aquatic insects represented the principal feeding item in almost all the Gymnotiforms while zooplanctivore and carnivore habits are not so common. No seasonally differences on the diet of the majority of the species were observed, except in *G. carapo* and some secondary zooplanctivore species. All the Gymnotiforms reported here reproduce during the rainy season and high water. Most of them complete their life cycle in the flooded areas, while and occasional one do it in the main channel.

Palabras clave: Peces, Gymnotiformes, diversidad, abundancia, hábitos alimenticios, reproducción, áreas inundables, Llanos de Apure, Venezuela.

Key Words: Fishes, Gymnotiforms, diversity, abundance, feeding habits, reproduction, flooded areas, Apure Llanos, Venezuela.

INTRODUCCION

Los peces eléctricos o cuchillos como también son conocidos comúnmente en Venezuela, constituyen el tercer grupo en número de especies del Superorden Ostariophysii. Están representados en la región Neotropical por unas 94 especies y la mayor diversidad del grupo (54 especies) corresponde a la cuenca del Orinoco, aunque en la Guayana y especialmente en el Amazonas, hay una elevada diversidad, 21 y 37 especies respectivamente (Mago, 1994). La estimación más reciente señala cerca de 60 especies para Venezuela (Mago, op. cit.), aunque el número de especies está aumentando notablemente con los estudios y análisis de las muestras obtenidas por las expediciones al Río Orinoco, Neblina y Río Negro (Machado-Allison, 1993).

A pesar de su utilidad desde el punto de vista experimental dada su capacidad electrogénica y de electrolocalización, muchos aspectos relativos a la biología y ecología de estas especies han permanecido desconocidos. Son relativamente recientes los estudios exhaustivos de este grupo en Venezuela referentes a aspectos sistemáticos o taxonómicos. Entre estos destacan Mago (1976 a, 1978, 1994), Mago y Zaret (1978), Mago *et al.*, (1985) y Lundberg y Mago (1986). En relación a los aspectos bioecológicos hay que mencionar a Bottini (1987), Brull (1983), Lasso y Castroviejo (1992), Lundberg *et al.*, (1987), Machado-Allison (1990, 1993), Marrero (1987, 1989, 1990), Marrero *et al.*, (1987), Provenzano (1984) y Rodríguez (1980). Marrero y Taphorn (1991) compilan abundante información sobre la historia natural y distribución de los Gymnotiformes en la Orinoquia.

El presente trabajo tiene por objetivos complementar dicha información y aportar datos comparativos inéditos sobre la historia natural de la gymnotofauna (diversidad, abundancia, distribución, alimentación y reproducción), en dos sistemas (Caño Guaritico y áreas inundables periféricas) de los Llanos de Venezuela.

MATERIALES Y METODOS

1. Area de Estudio. El estudio se desarrolló en las sabanas inundables de la Estación Biológica El Frío (Hato El Frío) y Caño Guaritico, en la región de los llanos meridionales del estado Apure

(7° 55'- 7° 53' N y 68° 50'-69° 00' O) (Fig. 1). El área está ubicada en la sección superior de la cuenca del río Apure y corresponde a una región de sabanas o llanos inundados estacionalmente, tanto por agua de lluvias como por desborde de los ríos (Machado-Allison, 1993; Welcomme, 1985). Dos períodos caracterizan la climatología del área, sequía (noviembre a abril) y lluvias (mayo a octubre). El Caño Guaritico presenta dos niveles hidrométricos, aguas bajas (diciembre-mayo) y aguas altas (junio-noviembre) (Lasso y Castroviejo, 1992).

Considerando la heterogeneidad del ecosistema acuático, se reconocieron dos grandes zonas o sistemas, cada una de ellas con sus hábitats característicos (Lasso, 1996). La primera corresponde a la sección media e inferior del Caño Guaritico, el cual es de aguas claras según la clasificación de Sioli (1975). Este es un afluente del río Apure que se considera activo o funcional, ya que conduce agua durante todo el período de lluvias y aguas altas, aunque puede llegar a perder esta propiedad durante la sequía y aguas bajas (Ayarzaguena, 1982). Incluye los siguientes hábitats. 1) Cauce principal: a) fondo del cauce o zona béntica, b) playas, c) madrevejas o cauces abandonados y d) remansos marginales. 2) Plano inundable del Caño: a) bosque de galería inundable y b) lagunas de inundación. La segunda zona corresponde a las áreas inundables periféricas, cuyas aguas son básicamente de origen pluvial y en menor grado fluvial. En estas áreas encontramos una zona intermedia donde las partes inundadas por lluvias se encuentran con la proveniente del desborde de caños y lagunas (aguas blancas y claras) y del Caño Guaritico (aguas claras). Por otro lado, el río Apure (aguas blancas) llega a inundar parcialmente ciertos sectores de la zona de inundación (Lasso *et al.*, 1995). Incluyen los siguientes hábitats: 1) caños inactivos (no conducen agua en la estación lluviosa debido a la construcción de diques en su curso), 2) lagunas, 3) bosque inundable, 4) esteros y 5) charcos temporales. Para una descripción limnológica y geomorfológica detallada, ver Lasso (1996).

2. Muestras. Se hicieron muestreos mensuales diurnos y nocturnos desde abril 1989 hasta marzo 1990 en las áreas inundables y desde febrero 1990 hasta enero 1991 en el Caño Guaritico. Fueron utilizadas redes de cerco o chinchorros y redes de arrastre, esta última en el fondo del cauce principal del Caño.

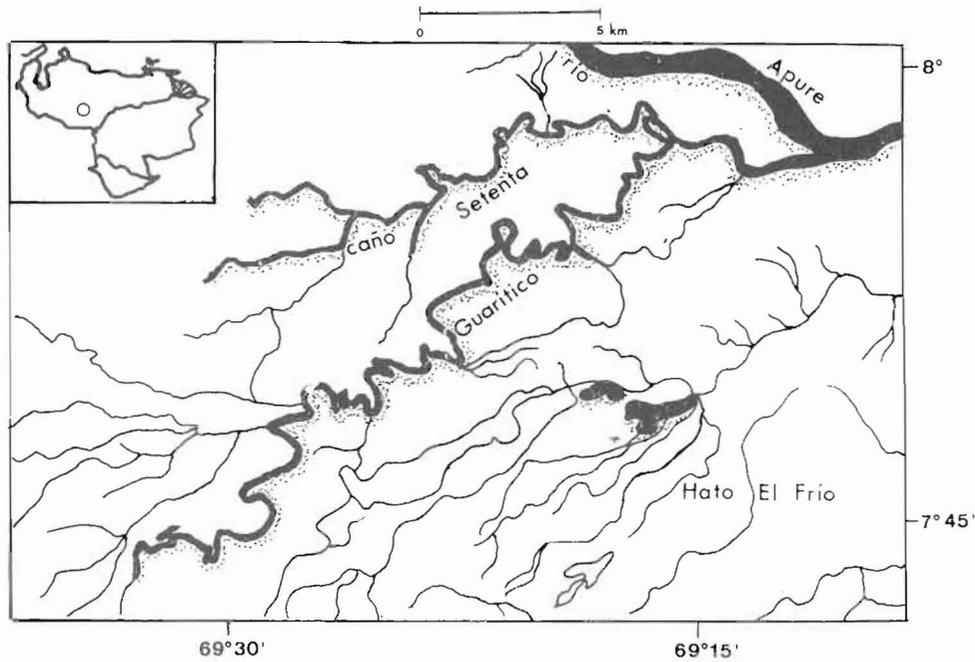


Figura 1.- Mapa del área de estudio.

Obviamente la complejidad ambiental de cada uno de los hábitats, no nos permitió emplear una unidad de esfuerzo común a todos ellos. Por esta razón pasamos a definir la unidad de esfuerzo en cada hábitat en particular (Lasso, 1996):

1) Caño Guaritico: a) Playas, madre viejas y lagunas de inundación. 4 lances/20 m/2hrs + 4 lances/ 5 m/ 2 hrs; b) Bosque inundable. 8 lances/ 5m/ 4 hrs; c) Fondo del cauce. Cada operación de arrastre a velocidad constante duraba 10 minutos cubriendo una distancia media de 147 m a profundidades de 2 a 10 m (Lasso y Castroviejo, 1992).

2) Areas inundables periféricas. a) Caños, lagunas y esteros. Similar al empleado en (1a); b) Bosque inundable y charcos temporales. Similar al empleado en 1b).

Cada lance se refiere a una operación de pesca, la longitud a la medida del chinchorro (20 m - entrenado 5 mm y 5 m - entrenado 1 mm) y el tiempo a las horas de muestreo. La utilización de un esfuerzo de pesca variable y combinado en ambientes estacionales de los Llanos de Venezuela, ha sido empleado previamente por otros investigadores con resultados aceptables (ver Winemiller, 1989 a, b). No obstante, cualquier comparación entre los tres esfuerzos de pesca, es aproximada y los análisis posteriores parten de esta premisa.

La frecuencia específica (Fe) se determinó según la fórmula $Fe = (x / N) \cdot 100$, donde x es el

número de veces que aparece una especie en un hábitat o período climático determinado y N es el número total de muestras. Fueron establecidas las siguientes categorías: especies constantes, $C > 50\%$; especies accesorias, $25\% \leq c \leq 50\%$ y especies accidentales o raras, $C < 25\%$; donde C es la constancia de especies (Belaud *et al.*, 1990). En términos de abundancia relativa se reconocen los siguientes grupos de especies: escasas $< 5\%$, poco comunes 5-20 %, comunes 21-40%, abundantes 41-60% y muy abundantes 61-100%. Siguiendo el criterio de Goulding *et al.*, (1988), se calculó el índice de dominancia comunitaria (IDC) (Mc Naughton, 1968): $IDC = (Y_1 + Y_2 / Y) \cdot 100$, donde Y_1 e Y_2 corresponden a la abundancia de las dos especies dominantes e Y a la abundancia total de peces Gymnotiformes.

Los hábitos alimenticios se estudiaron mediante los métodos de frecuencia de aparición (Hyslop, 1980) y volumen total (Goulding, 1980). Para las medidas volumétricas se consideraron los siguientes porcentajes de llenura estomacal: 0% (vacío), 10%, 25%, 50%, 75% y 100% (Goulding *et al.*, 1988). La diversidad de la dieta fue estimada con el índice de Shannon.

Se determinó el estado de desarrollo gonadal según Nikolsky (1963); I (inmaduro), II (reposo), III (en maduración), IV (maduros), V (en reproducción o desove), VI (vacío o post-desove). La fecundidad

absoluta fué calculada en hembras de estadio V de acuerdo a la clasificación anterior. El diámetro de los ovocitos es el promedio de diez medidas.

RESULTADOS

Composición específica

Se identificaron 21 especies pertenecientes a seis familias y 15 géneros. Las familias con mayor número de especies fueron Apterontidae y Sternopygidae con ocho y siete especies respectivamente. Le siguen en orden numérico, Rhamphichthyidae con tres especies y por último Electrophoridae, Gymnotidae e Hypopomidae con una especie cada una (Tabla 1). La mayor riqueza de Gymnotiformes correspondió al Caño Guaritico (19 sp.), en relación a las áreas inundables periféricas (12 sp.). Entre ambos sistemas solo hay diez especies comunes, nueve especies son al parecer exclusivas del Caño Guaritico (*Adontosternarchus sachsi*, *Porotergus compsus*, *Sternarchogyton porcinum*, *Sternarchorhamphus muelleri*, *Sternarchorhynchus roseni*, *Eigenmannia macrops*, *Rhabdolichops eastwardii*, *Gymnorhamphichthys hypostomus* y *Electrophorus electricus*), mientras que sólo dos especies son exclusivas de las áreas inundables (*Apteronotus albifrons* y *Rhabdolichops caviceps*).

Uso del hábitat y distribución espacial

Áreas inundables periféricas. En este sistema la mayor riqueza de especies correspondió a los caños inactivos (12 sp.), seguido de las lagunas y bosque inundable (7 sp c/u), esteros (5 sp.) y por último, los charcos temporales en los cuales sólo se encontró a *Gymnotus carapo* (Fig. 2). Esta especie estuvo presente en todos los hábitats considerados. *Adontosternarchus devenanzii*, *Sternopygus macrurus* y *Eigenmannia virescens* se encontraron en todos los hábitats excepto en los charcos temporales. *Apteronotus apurensis* y *R. caviceps* son especies exclusivas de los caños (Tabla 2).

Caño Guaritico. El fondo del cauce principal mostró la mayor riqueza de especies (12 sp.), seguido de las playas (10 sp.), lagunas de inundación (6 sp.), bosque inundable (5 sp.) y por último las madrevejas (3 sp.). En los remansos marginales no se encontró ninguna especie (Fig. 2). Las dos especies presentes en todos los hábitats, excepto en el bosque inundable fueron: *Eigenmannia macrops*

y *Rhamphichthys marmoratus*. Siete especies se encontraron únicamente en el fondo del caño: *A. sachsi*, *S. porcinum*, *S. muelleri*, *S. roseni*, *R. eastwardi*, *A. apurensis* y *Distocyclus conirostris*. De estas, las dos últimas especies también estuvieron presentes en la zona de inundación, el resto son exclusivas del fondo y por tanto definen este hábitat (Tabla 2). *Gymnorhamphichthys hypostomus* y *Electrophorus electricus* se observaron únicamente en las playas de manera eventual fuera del periodo de muestreo, por lo que no se incluyeron en los análisis de frecuencia y abundancia relativa.

Frecuencia específica por hábitat y periodos climáticos.

Áreas inundables periféricas. En los caños inactivos y lagunas la mayoría de las especies se sitúan dentro de la categoría de raras o accidentales (9 y 4 sp. respectivamente), mientras que en el bosque inundable y esteros pueden considerarse accesorias (5 y 4 sp. respectivamente). Los únicos hábitats que presentaron alguna especie con frecuencia de aparición constante, fueron los caños con *E. virescens* y *S. macrurus* y el bosque inundable con *E. virescens* (Fig. 3).

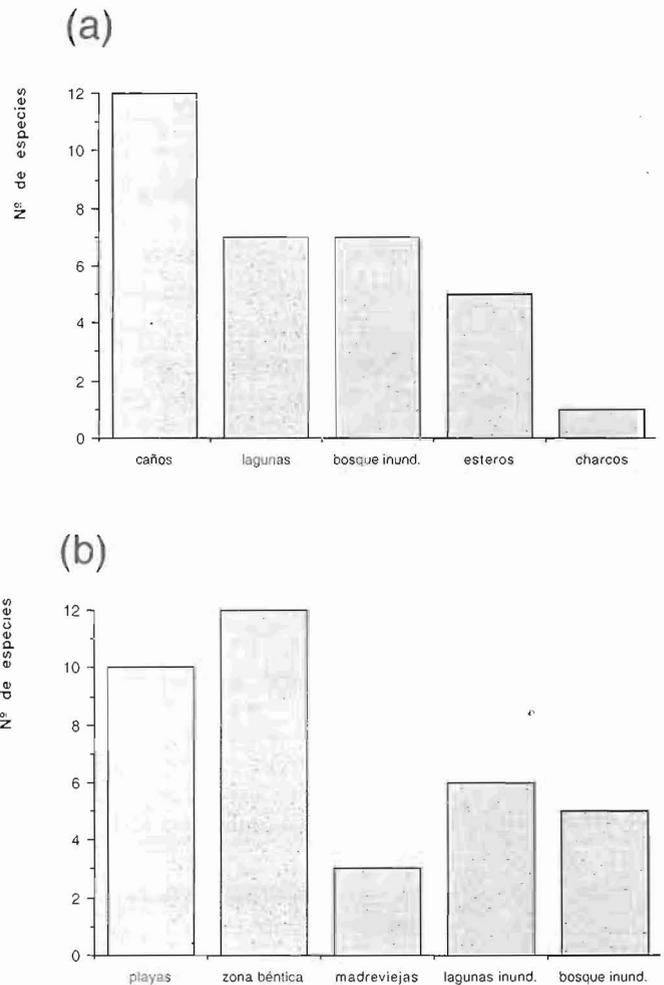
Las áreas inundables presentaron la mayor riqueza de especies durante la sequía (11 especies), tan sólo estuvo ausente *D. conirostris*, mientras que en la época lluviosa hubo más especies ausentes (*A. apurensis*, *A. albifrons* y *B. brevirostris*). De las 11 especies presentes en la época seca, siete fueron raras, dos accesorias y dos constantes. Este predominio de especies raras y accesorias fue similar en lluvias (7 y 2 sp. respectivamente), aunque no hubo ninguna especie constante (Fig. 3).

Eigenmannia virescens fué la especie que siempre presentó la mayor frecuencia específica en todos los hábitats (41,7% lagunas a 70,3% caños) y periodos climáticos (44,1% lluvias a 71,1% sequía). La representación de *Sternopygus macrurus* fué constante en los caños (51,4%) y accesorias en los esteros (50%), bosque inundable (42,9%) y lagunas (25%). Su presencia durante las lluvias (32,4%) y sequía (52,9%) la sitúa como la segunda especie más importante después de *E. virescens*. Otras especies tuvieron también una representación significativa, tal es el caso de *A. devenanzii* en los esteros (50%), bosque inundable (43%) y caños (35,1%) y *G. carapo* en las lagunas (38,3%) (Fig 4).

Tabla 1. Lista de especies de Gymnotiformes capturadas.

APTERONOTIDAE	
1. <i>Adontosternarchus devenanzii</i>	Mago et al., 1985
2. <i>Adontosternarchus sachsi</i>	(Peters, 1871)
3. <i>Apteronotus apurensis</i>	Fernández-Yépez, 1968
4. <i>Apteronotus albifrons</i>	(Linnaeus, 1766)
5. <i>Porotergus compsus</i>	Mago, 1994
6. <i>Sternarchogiton porcinum</i>	Eigenmann y Allen, 1942
7. <i>Sternarchorhamphus muelleri</i>	(Steindachner, 1881)
8. <i>Sternarchorhynchus roseni</i>	(Mago, 1994)
ELECTROPHORIDAE	
9. <i>Electrophorus electricus</i>	(Linnaeus, 1766)
GYMNOTIDAE	
10. <i>Gymnotus carapo</i>	(Linnaeus, 1758)
HYPOPOMIDAE	
11. <i>Brachyhypopomus brevirostris</i>	(Steindachner, 1868)
RHAMPHICHTHYIDAE	
12. <i>Gymnorhamphichthys hypostomus</i>	Ellis, 1912
13. <i>Rhamphichthys marmoratus</i>	Castelnau, 1855
14. <i>Rhamphichthys apurensis</i>	Fernández-Yépez, 1968
STERNOPYGIDAE	
15. <i>Distocyclus conirostris</i>	(Eigenmann y Allen, 1942)
16. <i>Eigenmannia humboldti</i>	(Steindachner, 1878)
17. <i>Eigenmannia macrops</i>	(Boulenger, 1898)
18. <i>Eigenmannia virescens</i>	(Valenciennes, 1847)
19. <i>Rabdolichops caviceps</i>	(Fernández-Yépez, 1968)
20. <i>Rabdolichops eastwardi</i>	Lundberg y Mago, 1986
21. <i>Sternopygus macrurus</i>	(Bloch y Schneider, 1801)

Caño Guaritico. Sólo las playas presentaron una dominancia de especies raras (8 sp.). En el resto de los hábitats prevalecieron las especies accesorias: zona béntica o cauce principal (5 sp.), lagunas (3 sp.) y bosque inundable (3 sp.). El fondo del cauce fué el hábitat con mayor constancia de especies (*E. macrops*, *S. muelleri* y *R. eastwardi*), seguido de las madre viejas (*E. macrops* y *E. humboldti*) y lagunas y bosque inundable (*E. virescens*) (Fig. 3). Durante el período de aguas altas se observó la mayor riqueza de peces Gymnotiformes (16 sp.), ya que estuvieron presentes todas las especies características del Caño a excepción de *B. brevirostris*. En el período de aguas bajas el número de especies fué menor (12 sp.)^a y *A. sachsi*, *A. apurensis*, *Porotergus compsus* y *S. porcinum* estuvieron ausentes. De las 16 especies presentes en aguas altas, 13 fueron raras y tres accesorias, mientras que de las 12 especies presentes en aguas bajas,

**Figura 2.** Número de especies por hábitat para las áreas inundables periféricas (a) y Caño Guaritico (b).

nueve fueron raras y tres accesorias. En ninguno de los dos períodos se encontraron especies constantes (Fig. 3). *Eigenmannia macrops* fué la especie que apareció con mayor frecuencia en las playas (41,1%), zona béntica (100%), madre viejas (80%), aguas altas (30%) y aguas bajas (47,8%). En los dos hábitats restantes, lagunas y bosque inundable, *E. virescens* fué la especie más constante (62,5% en ambos casos) (Fig. 5).

Abundancia relativa

En las áreas inundables periféricas la especie más abundante en todos los hábitats excepto en los charcos temporales fué *Eigenmannia virescens*. Le siguen en importancia *A. devenanzii* y *S. macrurus*. De acuerdo a las categorías establecidas la única especie muy abundante fué *E. virescens* en el bosque inundable y esteros. Tanto en los caños como lagunas la segunda especie más abundante durante las lluvias fué *A. devenanzii*, la

Tabla 2. Distribución de las especies en los hábitats: (C) caños, (L) lagunas, (CH) charcos, (BI) bosque inundable, (E) esteros, (P) playas, (F) fondo del cauce, (M) madrevejas y (LI) lagunas del plano inundable del Caño.

ESPECIES	HABITATS									
	AREAS INUNDABLES					CAÑO GUARITICO				
	C	L	CH	BI	E	P	FC	M	LI	BI
<i>A. devenanzii</i>	X	X		X	X	X	X			X
<i>A. sachsi</i>							X			
<i>A. apurensis</i>	X						X			
<i>A. albifrons</i>	X			X						
<i>P. compsus</i>						X	X			
<i>S. porcinum</i>							X			
<i>S. muelleri</i>							X			
<i>S. roseni</i>							X			
<i>E. electricus</i>						X				
<i>G. carapo</i>	X	X	X	X	X	X			X	X
<i>B. brevirostris</i>	X			X						X
<i>G. hypostomus</i>						X				
<i>R. marmoratus</i>	X	X		X		X	X	X	X	
<i>R. apurensis</i>	X	X		X		X				
<i>D. conirostris</i>	X	X					X			
<i>E. humboldtii</i>	X	X				X		X	X	
<i>E. macrops</i>						X	X	X	X	X
<i>E. virescens</i>	X	X		X	X	X			X	X
<i>R. caviceps</i>	X									
<i>R. eastwardi</i>							X			
<i>S. macrurus</i>	X	X		X	X	X			X	X

cual es sustituida por *S. macrurus* en la sequía. En los esteros la situación es inversa, *S. macrurus* es más abundante en las lluvias y *A. devenanzii* en la sequía. *Gymnotus carapo* y *B. brevirostris* fueron las únicas especies presentes en los charcos y bosque inundable respectivamente, durante las lluvias. La abundancia relativa de cada una de las especies en los diferentes hábitats y períodos se muestran en la figura 6.

En el Caño Guaritico *E. macrops* resultó ser la especie más abundante tanto en aguas altas como bajas, en las playas, fondo del cauce y madrevejas, de tal forma que se ubica en la categoría de muy abundante (62,9%-93,7%). Ya en el plano de inundación (lagunas y bosque), es sustituida por *E. virescens*, la cual puede ser considerada como una especie abundante (43,4%-55,6%). *B. brevirostris* fué la especie más abundante (48,4%) en el bosque de inundación en la época de aguas bajas (Fig. 7).

Dominancia comunitaria

En la Tabla 3 se muestran los valores del IDC y las especies dominantes para cada uno de los hábitats y períodos climáticos en las áreas inundables. Todos los hábitats poseen dos especies domi-

nantes que lo definen, salvo el bosque inundable y los charcos temporales durante las lluvias, en los cuales como indicamos con anterioridad domina una sola especie. Durante la época seca los charcos desaparecen pero el bosque inundado mantiene agua y *Eigenmannia virescens* pasa a ser la especie dominante. Esta especie presenta esta condición también en los caños inactivos, lagunas y esteros en la estación de lluvias, y en los caños, bosque inundable y esteros en la sequía. En todos los casos siempre supera el 40% de la abundancia. En las lagunas durante la época seca es sustituida por *G. carapo*. *A. devenanzii* y *S. macrurus* fueron la segunda especie dominante en muchos casos (Tabla 3).

En el Caño Guaritico *E. macrops* dominó tanto en aguas altas como bajas en las playas, fondo del cauce y madrevejas (Tabla 4), superando siempre el 40% de abundancia en todos los hábitats, salvo en el cauce principal durante las aguas altas. En el caso de las lagunas y bosques inundables durante esta época, *E. virescens* es la especie dominante en las lagunas (aguas altas-bajas) y bosque inundable (aguas altas). Durante las aguas bajas en el bosque inundable es sustituida por *B. brevirostris*.

Alimentación

En los 454 estómagos analizados con contenido, se encontraron 24 tipos de alimento que fueron reunidos en cuatro grandes grupos: zooplankton, insectos acuáticos (fases inmaduras), camarones y peces (Tabla 5). El aporte de los items plantas o material vegetal, arena/detritus, gastrópodos, lamelibranchios y oligoquetos no fué significativo. En las figuras 8 a,b y 9 se muestran los resultados del método volumétrico y de frecuencia de aparición, discriminados según el período climático para las especies más abundantes en los dos sistemas: áreas inundables (*A. devenanzii*, *G. carapo*, *E. virescens* y *S. macrurus*) y Caño Guaritico (*E. macrops*). En la Tabla 6, se resumen los resultados de estos dos métodos para el resto de las especies, excepto *A. albifrons*, *S. roseni*, *E. electricus*, *G. hypostomus* y *R. caviceps* de los cuales o bien todos los estómagos estuvieron vacíos o no se contó con ejemplares suficientes para sus análisis.

Familia Apterontidae. Las seis especies analizadas son entomófagas (Tabla 6). Las fases inmaduras de Chironomidae fueron el item más importante tanto en términos volumétricos como de

Tabla 3.- Índice de Dominancia Comunitaria (IDC) según las dos especies dominantes en las áreas inundables .

LLUVIAS			
HABITATS	IDC	Nº ESPECIES	ESPECIES DOMINANTES
Caños	79	9) <i>Eigenmannia virescens</i> 2) <i>Adontosternarchus devenanzii</i>
Lagunas	71	5) <i>Eigenmannia virescens</i> 2) <i>Adontosternarchus devenanzii</i>
Bosque inundable	100	1	1) <i>B. brevirostris</i>
Charcos	100	1	1) <i>Gymnotus carapo</i>
Esteros	77	5	1) <i>Eigenmannia virescens</i> 2) <i>Sternopygus macrurus</i>
SEQUIA			
Caños	74	11	1) <i>Eigenmannia virescens</i> 2) <i>Sternopygus macrurus</i>
Lagunas	62	7	1) <i>Gymnotus carapo</i> 2) <i>Sternopygus macrurus</i>
Bosque inundable	83	7	1) <i>Eigenmannia virescens</i> 2) <i>Gymnotus carapo</i>
Charcos	0	0	
Esteros	100	2	1) <i>Eigenmania virescens</i> 2) <i>Adontosternarchus devenanzii</i>

Tabla 4.- Índice de Dominancia Comunitaria (IDC) según las dos especies dominantes en el Caño Guaritico .

AGUAS ALTAS			
HABITAT	IDC	Nº ESPECIES	ESPECIES DOMINANTES
Playas	83	8	1) <i>Eigenmannia macrops</i> 2) <i>E. virescens</i>
Zona béntica	61	10	1) <i>Eigenmannia macrops</i> 2) <i>Rhabdolichops eastwardii</i>
Madreviejas	0	0	
Remansos marginales	0	0	
Lagunas inundación	75	3	1) <i>Eigenmannia virescens</i> 2) <i>E. humboldtii</i> 3) <i>Rhamphichthys marmoratus</i>
Bosque inundable	81	3	1) <i>Eigenmannia virescens</i> 2) <i>Adontosternarchus devenanzii</i>
AGUAS BAJAS			
Playas	83	6	1) <i>Eigenmannia macrops</i> 2) <i>E. virescens</i>
Zona béntica	93	4	1) <i>Eigenmannia macrops</i> 2) <i>R. eastwardi</i> , <i>S. muelleri</i> , <i>Rhamphichthys marmoratus</i>
Madreviejas	99	3	1) <i>Eigenmannia macrops</i> 2) <i>E. humboldtii</i>
Remansos marginales	0	0	
Lagunas inundación	62	6	1) <i>Eigenmannia virescens</i> 2) <i>Sternopygus macrurus</i>
Bosque inundable	87	5	1) <i>Brachyhypopomus brevirostris</i> 2) <i>Eigenmannia virescens</i>

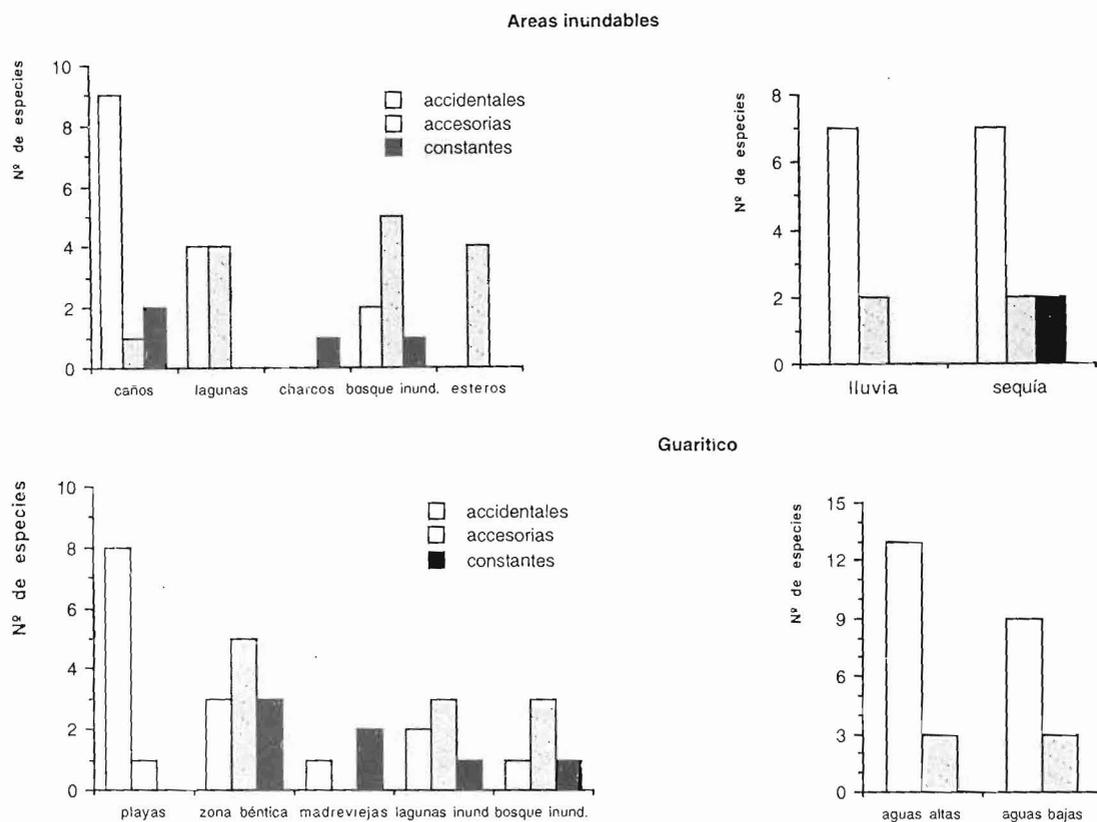


Figura 3. Número de especies constantes, accesorias y accidentales para los hábitats y épocas climáticas en las áreas inundables periféricas y Caño Guaritico.

frecuencia de aparición, en la dieta de *A. sachsi*, *A. apurensis*, *Porotergus compsus* y *S. muelleri*. En segundo término se disponen Ceratopogonidae, Ephemeroptera y Trichoptera. El zooplancton se encuentra también en la dieta de estas especies pero en proporción mucho más baja. Los escasos datos de *S. porcimum* y *A. devenanzii* en el Caño Guaritico, señalan a los Tanypodinae como el recurso más importante. El análisis detallado de la dieta de *A. devenanzii* en el área inundable, nos muestra la condición entomófaga de esta especie, cuyas preferencias apuntan a Chironomidae (Fig. 8a), aunque también fueron importantes los copépodos. No se observaron diferencias significativas entre la lluvia y la sequía o entre área inundable y el Guaritico.

Familia Gymnotidae. *G. carapo* mostró ser una especie esencialmente entomófaga incluyendo otros invertebrados acuáticos de mayor tamaño (camarones y caracoles) y peces en su dieta. Las ninfas de Ephemeroptera fueron el renglón más importante prácticamente en ambos períodos del año, aunque el aporte de otros insectos y coleópteros de origen alóctono fué importante en lluvias y sequía respectivamente. Se observaron diferencias estacionales importantes en la diversidad de la dieta, lluvias ($H' = 0,364$) y sequía ($H' = 1,051$) (Fig. 8a).

Familia Sternopygidae. Las cinco especies estudiadas resultaron ser también entomófagas (tabla 6). Nuevamente los Chironomidae son el ítem más consumido por la mayoría de las especies. En *D. conirostris* y *E. humboldtii* ocupa el primer lugar, y en menor proporción los otros dípteros (Ceratopogonidae-Tanypodinae) y Ephemeroptera. *Rhabdolichops eastwardi* utiliza fundamentalmente a los efemerópteros. En estas tres especies el zooplancton aparece de manera secundaria (Tabla 6).

El estudio de la dieta de *Eigenmannia virescens* en el área de inundación reveló que es la especie con la dieta más amplia (21 ítems) (Fig. 8b). Según el método volumétrico, los Ephemeroptera y Chironomidae fueron los ítems más importantes (17,2 % y 14,2%), seguidos por copépodos y ostrácodos (14% c/u) en las lluvias. En sequía, los quironómidos y los copépodos pasan a ser los recursos más representativos (17% y 14% respectivamente), observándose además un notable incremento en el aporte de otros dípteros. La diversidad de la dieta fue: lluvias ($H' = 0,813$) y sequía ($H' = 0,693$). En cuanto al método de frecuencia de aparición los resultados muestran que

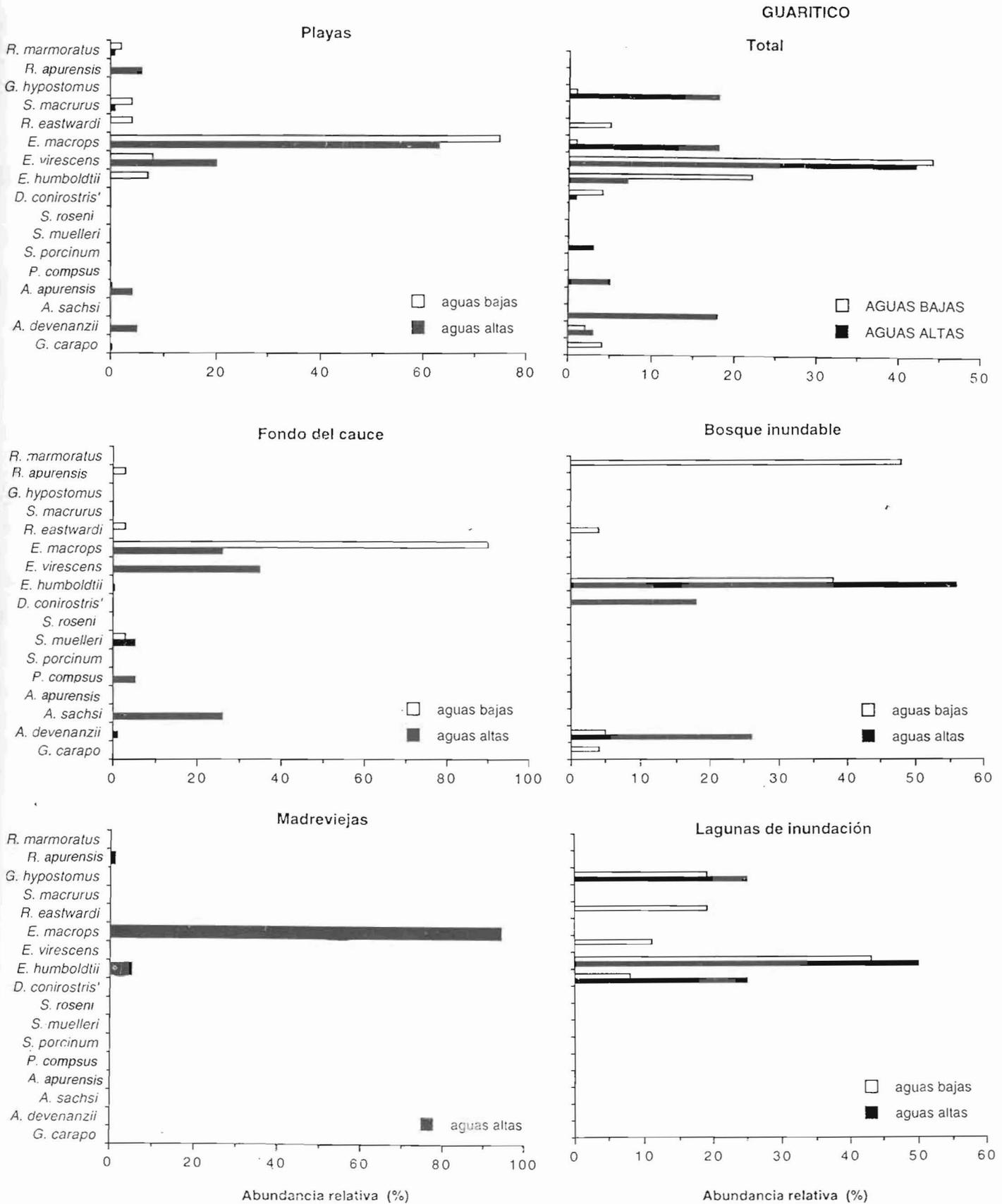


Figura 4. Frecuencia específica para los hábitats y épocas climáticas en la áreas inundables periféricas.

Figura 5.- Frecuencia específica para los hábitats y fases hidrológicas en el Caño Guaritico.

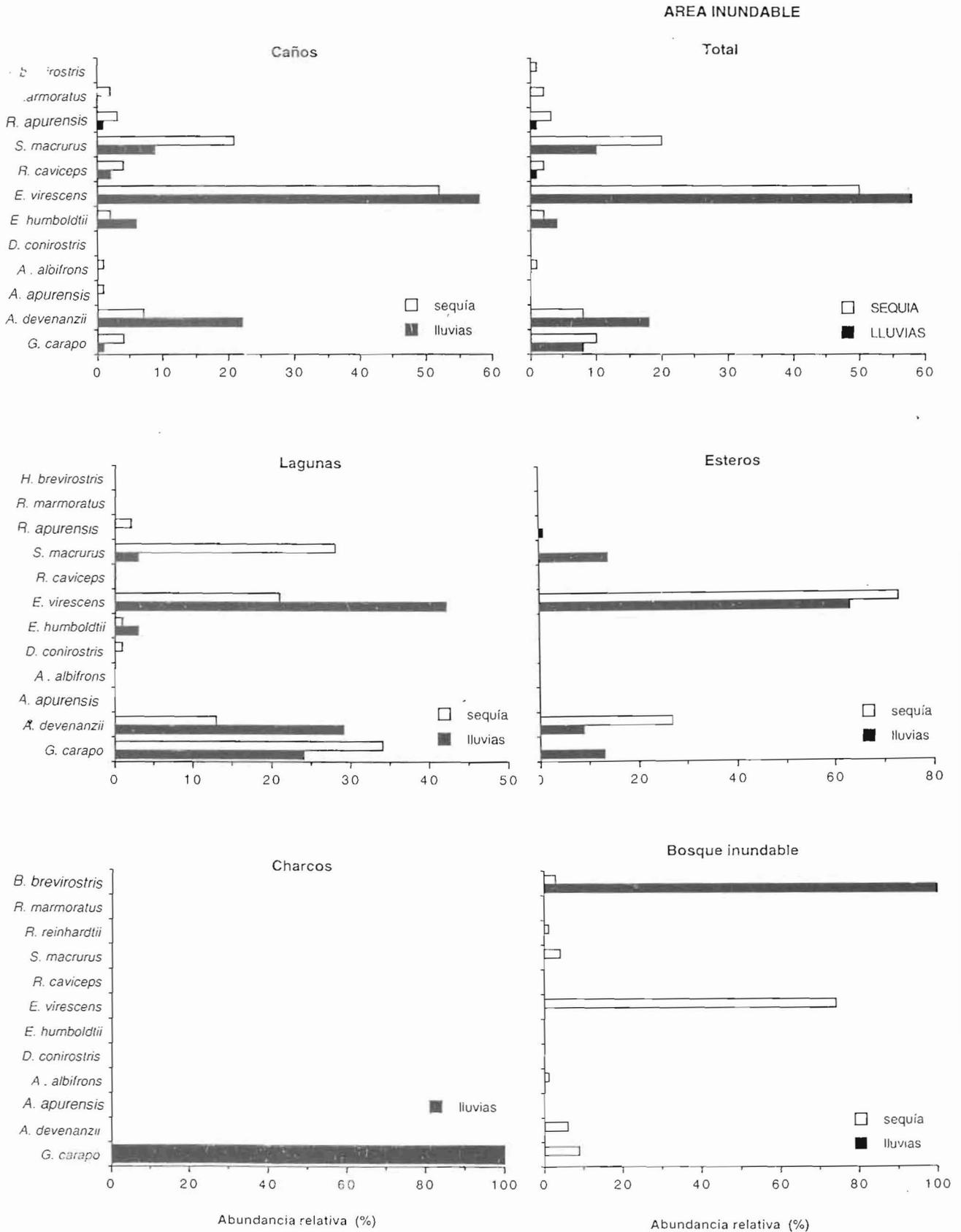


Figura 6. Abundancia relativa de especies para los hábitats y épocas climáticas en las áreas inundables periféricas.

los quironómidos, ostrácodos y copépodos (57%, 53% y 47% respectivamente), son los más importantes durante la estación lluviosa, mientras que en sequía se reparten importancia los copépodos (63%), hidracarínidos, quironómidos y tanipodínidos (57% c/u) y los ceratopogónidos (53%). En contenidos estomacales de ejemplares provenientes del Guaritico, los Chironomidae fueron el componente más importante de la dieta según el método volumétrico (40%) y frecuencia de aparición (82%).

En el caso de *Sternopygus macrurus* en el área inundable, con ambos métodos, observamos que los Ephemeroptera son el renglón alimenticio fundamental durante las lluvias (49,4% vol, 85% frec. ap.) y en segundo lugar los Chironomidae (Fig. 8b). En la época seca, en volumen, el aporte de los camarones es el más importante (27,1%), mientras que de acuerdo a la frecuencia lo fueron los Chironomidae (44,4%). Los peces, coleópteros y otros invertebrados mayores que los dípteros constituyen también items representativos. La diversidad de la dieta en ambas estaciones fue: lluvias: ($H' = 0,653$) y sequía ($H' = 0,94$). Las muestras del Guaritico indican un consumo preferente por los hemípteros e incluyen en su dieta items poco comunes, oligoquetos y lamelibranquios.

Los hábitos alimenticios de *Eigenmannia macrops* fueron estudiados en el cauce principal del Caño Guaritico (Fig. 9). En ambos períodos, los Chironomidae fueron el item más importante 22% (vol.)-54% (frec. apar.), en aguas bajas y 35% (vol.)-96% (frec. apar.) en aguas altas. El resto de los dípteros (Tanipodinos) y cladóceros fueron el grupo más importante en aporte volumétrico, mientras que los copépodos e hidracarínidos lo fueron en frecuencia de aparición. La diversidad estimada en las dos fases hidrológicas fué: aguas altas ($H' = 0,764$) y aguas bajas ($H' = 0,972$).

Depredación

De las 46 especies potencialmente ictiófagas presentes en el área de estudio, cuatro Characiformes incluyen Gymnotiformes en su dieta: *Hoplias malabaricus* e *Hydrolicus scomberoides* (*E. virescens*). *Pygocentrus caribe* (*R. marmoratus*) y *Cynopotamus bipunctatus* (*Sternopygidae*, no identificado).

Reproducción

En la Figura 10 se muestra la relación entre el patrón de precipitación y el nivel hidrométrico, con los diferentes estadios de desarrollo gonadal que determinan el espectro reproductivo. Se obtuvo información directa de 15 especies. No hay datos sobre la reproducción de *E. electricus*, *B. brevirostris*, *G. hypostomus*, *A. sachsi*, *A. albifrons* y *R. caviceps*.

Familia Apterontidae

En las áreas inundables se observaron ejemplares de *A. devenanzii* en tres estadios: maduros (IV), en reproducción (V) y en postdesove (VI) durante los meses de agosto, septiembre y octubre respectivamente (fase final de lluvias). También se observaron individuos en fase de maduración (III) durante los meses de abril y mayo (final sequía-inicio lluvias), mientras que en el Guaritico se encontraron en mayo (inicio crecida de aguas). En el cauce del Caño fueron observados *S. porcinum* y *S. roseni* maduros en junio (subida de aguas) y *A. apurensis* maduros en julio (aguas altas). En este mismo mes *Porotergus compsus* estaba en desove, mientras que *S. muelleri* no alcanzó el estadio VI hasta noviembre (bajada de aguas), lo que podría indicar que en esta especie el desove tiene lugar en los meses anteriores (aguas altas) (Fig. 10).

Familia Gymnotidae

G. carapo parece reproducirse casi todo el año, en el área inundable, ya que se encontraron ejemplares maduros y en desove desde mayo hasta agosto y en postdesove en enero. También se detectaron individuos en maduración en la estación seca (febrero) (Fig. 10).

Familia Rhamphichthyidae

Rhamphichthys apurensis parece tener una reproducción temprana como lo indica la presencia de individuos en estadio VI en agosto (mitad época lluvias) y en estadio III-IV en marzo (final época seca). En *R. marmoratus* se observaron ejemplares en maduración durante toda la época seca (noviembre-marzo), por lo cual debería esperarse la reproducción en lluvias (Fig. 10).

Tabla 5.- Items alimenticios consumidos por peces Gymnotiformes.

ABREVIATURA	ITEMS	PRINCIPALES REPRESENTANTES	ESTADIO
(CLA)	CLADOCERA	<i>Moinia sp</i>	adulto
(COP)	COPEPODA	Ciclopoidea	nauplios
(OST)	OSTRACODA	indeterminado	adultos
(HID)	HIDRACARINA	indeterminado	adultos
(EUB)	EUBRANCHIOPODA	indeterminado	adultos
(COL)	COLEOPTERA	Gyrinidae	larvas
(DIP)	DIPTERA	indeterminado	pupas, larvas
(CUL)	CULICIDAE	indeterminado	pupas
(CHI)	CHIRONOMIDAE	indeterminado	pupas, larvas
(CER)	CERATOPOGONIDAE	indeterminado	larvas
(TAN)	TANYPODINAE	indeterminado	larvas
(EPH)	EPHEMEROPTERA	<i>Campsurus sp, Astenopus sp, Traverella sp</i>	ninfas
(PLE)	PLECOPTERA	indeterminado	pupas
(HEM)	HEMIPTERA	<i>Belostomatidae, Notonectidae, Nepidae, Naucoridae</i>	adultos
(ODO)	ODONOTA	indeterminado	ninfas
(TRIC)	TRICOPTERA	Hydropsichidae	larvas, pupas
(HYM)	HYMENOPTERA	indeterminado	adultos
(ins)	INSECTOS	indeterminado	varios estadios
(cam)	CAMARONES	<i>Macrobrachium spp</i>	adultos
(pec)	PECES	indeterminado	larvas, adultos
(GAS)	GASTROPODA	<i>Pomacea spp</i>	juveniles
(LAM)	LAMELIBRANCHIA	indeterminado	adultos
(OLI)	OLIGOCHAETA	indeterminado	adultos
(pla)	PLANTAS	-	-
(are/det)	ARENA/DETRITUS	-	-

Familia Sternopygidae

Distocyclus conirostris en el área inundable se encuentra en reproducción en junio (lluvias). En el Caño Guaritico se observa en el estadio VI un mes más tarde, es decir en julio, luego el desove debe ocurrir en plena subida de aguas. Individuos de *R. eastwardi* y *E. macrops* desovan en junio (inicio de aguas altas). *Sternopygus macrurus* se reproduce durante las lluvias dado que en mayo-junio se observaron individuos maduros y ya a partir de septiembre habían completado el desove. En el Guaritico la maduración gonadal comienza simultáneamente con la subida de aguas. En el área de inundación, *E. humboldtii* se reproduce durante toda la estación lluviosa (abril-octubre), desfasada respecto a su congénere *E. virescens*, que inicia su reproducción en mayo y culmina un mes antes en septiembre (Fig. 10).

Estructura de tallas

En las tablas 7 y 8 se muestran los datos relativos a las tallas de los Gymnotiformes en el área de inundación y Caño Guaritico. Si bien com-

plementa los datos sobre la reproducción de las especies conocidas, también muestra evidencias indirectas sobre otras especies de las cuales no teníamos información. Por ejemplo, la presencia de ejemplares de 76 mm LT de *A. albifrons* en octubre y de *R. caviceps* en agosto, serían el reflejo de una reproducción al principio de las lluvias en el plano de inundación (Tabla 7). En el Guaritico observamos juveniles de *A. sachsi* (30 mm LT) en agosto, justo el pico de aguas altas, mientras que ejemplares de 100 -150 mm LT de *S. muelleri* y de 100 mm LT de *R. marmoratus* fueron colectados entre junio y julio cuando las aguas están subiendo, evidencias ambas de una reproducción que ocurre justo antes del inicio de la subida de aguas (Tabla 8).

En la Figura 11 se presenta la estructura de tallas de manera detallada para *A. devenanzii*, *G. carapo*, *E. virescens*, *S. macrurus* (área inundable) y *E. macrops* (Guaritico). En la misma se observa la presencia de juveniles y preadultos de *A. devenanzii* entre octubre-marzo y de *S. macrurus* en febrero, que corresponden a la generación de las últimas lluvias. En *E. macrops* se

detectaron juveniles entre el máximo nivel del caño (agosto) hasta la bajada de aguas.

Fecundidad absoluta

En la Tabla 9 se incluyen los resultados relativos a la fecundidad, diámetro de los ovocitos y talla mínima de madurez sexual en las hembras de 13 especies de Gymnotiformes. No se obtuvo dicha información en: *A. sachsi*, *A. albifrons*, *S. muelleri*, *E. electricus*, *B. brevirostris*, *G. hypostomus*, *R. apurensis* y *R. caviceps*. La fecundidad (log fecundidad) y el diámetro de los ovocitos estuvieron correlacionados positivamente con la longitud total de los peces, $r = 0,609$ y $r = 0,605$, $p < 0,05$, respectivamente. Los valores más bajos de fecundidad correspondieron a *Sternarchorhynchus roseni* (277 ovocitos) que fué precisamente la especie con los ovocitos de mayor diámetro ($\bar{x} = 2,06$ mm). La

especie con mayor fecundidad fué *Rhamphichthys marmoratus*.

DISCUSION

Las 21 especies de Gymnotiformes identificadas, representan el 11% de la ictiofauna del área (Lasso, 1996). Si comparamos esta riqueza de especies con otras áreas representativas e inventariadas en detalle en los Llanos, como por ejemplo los ríos Aguaro-Guariquito (8 sp., Machado-Allison *et al.*, 1993), río Orituco (10 esp., Machado-Allison y Moreno, 1983) y módulos (9 sp., Taphorn y Lilyestrom, 1984), encontramos la mayor diversidad taxonómica de Gymnotiformes conocida para los Llanos. De hecho, Marrero y Taphorn (1991) reportan 20 especies para todo el Bajo Llano y 25 especies para toda la cuenca del Apure. Si consideramos que la

Tabla 6.- Análisis del contenido estomacal en algunas especies de Gymnotiformes de acuerdo al método volumétrico (entre paréntesis) y frecuencia de aparición. (LT) longitud total, (N) Número de estómagos con contenido.

ESPECIE	N	LT.	ar/det	CLA	COP	OST	HIDR	EUBR	COL	DIP	CUL	CHI	CER
AREAS INUNDABLES													
<i>R. marmoratus</i>	21/(9)	187-634				(1,3)11,1	(1,25)11,1	(1,25)11,1			(2,8)22,2	(17,8)44,4	(12,5)55,5
<i>R. apurensis</i>	14/(10)	270-760								(10,8)10		(15,4)70	(18,2)40
<i>E. humboldtii</i>	28/(27)	169-520		(0,8) 7,4	(5,6)15	(1,4)11,1	(9,2)41	(0,6)3,7		10,4		(25)59,2	(7,6)18,3
<i>D. conirostris</i>	2/(2)	250-255										(40)100	(40)100
GUARITICO													
<i>A. devenanzii</i>	12/(7)	37-136	(10,5)14,2	(5,3) 28,6	(7)43	(3,5)28,6	(8,8)14,2					(20,2)43	(1,8)14,2
<i>A. sachsi</i>	18/(15)	30-144	20 (27)	(13)47		(4,7)20	(4,7)6,6				(1,4)6,6	(29)53	(8,3)33,3
<i>A. apurensis</i>	7/(7)	164-316				(5,8)57	(1,4)14,3				(4,3)43	(45)100	(17,4)100
<i>P. compsus</i>	19/(19)	65-290			(3,5)21	(0,3)5,3	(2,3)16		(1)5,3		(1)5,3	(51)95	(17)47,4
<i>S. porcinum</i>	1/(1)	87										(20)100	
<i>S. muelleri</i>	14/(10)	142-390		(6,3)10							(10,2)40	(69,7)90	(9,4)40
<i>G. carapo</i>	6/(6)	30-241				(1,1)16,6			(3,2)16,6			(8,7)33,3	(27)80
<i>B. brevirostris</i>	6/(5)	112-161	(4)20	(18)60	(7)40	(2)20	(5)40						
<i>R. apurensis</i>	8/(7)	122-381									(2,8)14,3	(60,4)86	(22)71
<i>D. conirostris</i>	10/(9)	162-386	(4,1)11		(1,2)11	(7,8)33,3						(58)100	(20)77,7
<i>E. humboldtii</i>	9/(8)	210-290		(1,4)12,5	(18)62,5	(2,0)12,5	(3,4)25		(5,5)25			(23)75	(1,4)25
<i>E. virescens</i>	34/(34)	25-167		(0,5)8,8	(1,2)8,8	(6,3)35,5	(7,4)35,3		(2,0)15			(40)82	(12)41
<i>R. eastwardi</i>	18/(18)	94-277		(4,1)16,6	(5,8)33,3	(1,5)11,1	(1,7)16,6		(7,4)16,6			(6,8)33,3	
<i>S. macrurus</i>	11/(11)	64-435		(1,6)9		(2,7)18			(2,7)18			(3,8)18	
ESPECIE	N	LT	TAN	EPHE	HEM	ODO	TRIC	insec	camar	peces	mat. veg	OLI	LAM
AREAS INUNDABLES													
<i>R. marmoratus</i>	21/(9)	187-634	(63)77,7										
<i>R. apurensis</i>	14/(10)	270-760	(26,3)40	(29,3)50									
<i>E. humboldtii</i>	28/(27)	169-520	(9,9)44,4	(23,3)56			(3,3)19			(0,4)7,4	(2,5)11,1		
<i>D. conirostris</i>	2/(2)	250-255	(20)50										
GUARITICO													
<i>A. devenanzii</i>	12/(7)	37-136	(22,1)71,4	(21)28,6									
<i>A. sachsi</i>	18/(15)	30-144	(12,3)13,3	(2)6,6			(4)6,6	(1,2)6,6					
<i>A. apurensis</i>	7/(7)	164-316	(4,3)28,6	(16,7)57			(5,1)28,6						
<i>P. compsus</i>	19/(19)	65-290	(5)11	(2,5)16	(1,5)5,3		(8)26			2(16)		(5)5,3	
<i>S. porcinum</i>	1/(1)	87	(60)100	(20)100									
<i>S. muelleri</i>	14/(10)	142-390	(4,7)20										
<i>G. carapo</i>	6/(6)	30-241	(15)16,6	(52)66,6	(17)50		(2)16,6					(2)16,6	
<i>B. brevirostris</i>	6/(5)	112-181	(17)60	(15)40				(4)20		(1)20			
<i>R. apurensis</i>	8/(7)	122-381	(2,8)14,3	(12)43									
<i>D. conirostris</i>	10/(9)	162-386	(4,7)22,2	(4,1)22,2									
<i>E. humboldtii</i>	9/(8)	210-290	(4,1)25	(31)75	(5,5)25								
<i>E. virescens</i>	34/(34)	25-167	(5,6)16,5	(9,5)29	(4,1)14,7			(10,6)44			(0,8)6		(5,5)12,5
<i>R. eastwardi</i>	18/(18)	94-277	(3,4)27,7	(64)83,3	(1,2)5,5		(2,9)11,1			(0,6)5,5	(0,6)5,5		
<i>S. macrurus</i>	11/(11)	64-435	(1,4)18	(3)9	(23,1)36	(11)9	(11)9	(0,5)9	(4,4)9	(9,3)18	(6,6)27	(11)9	(0,5)9

Tabla 7.- Intervalo de tallas para algunas especies de Gymnotiformes en el área inundable. (*) cola rota.

ESPECIES	Intervalo de tallas (mm)												
	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	
<i>A. albifrons</i>							76	120-125	255				128
<i>A. apurensis</i>												145	167
<i>B. brevirostris</i>							224				152	178	
<i>R. marmoratus</i>							260	187-317	228-475	*300	590	*260-634	
<i>R. reinhardtii</i>	650-680				279-544		480-483		265-760	415-764		*264-643	
<i>D. conirostris</i>			250					255					
<i>E. humboldtii</i>	317-454	392-525	135-329	261-329	285-294		267-400	254-345	164-324		*124-414	212-225	
<i>R. caviceps</i>					76-254						126-162	147-151	

Tabla 8. Intervalo de tallas para algunas especies de Gymnotiformes en el Caño Guaritico. (*) juveniles, (**) cola rota.

ESPECIES	Intervalo de tallas (mm)											
	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E
<i>A. devenanzii</i>				137-141	136-138	*16-121	*30-93		112-124	91-122		**70-108
<i>A. sachsii</i>						65-122	*30-90		93-147	93-139		
<i>A. apurensis</i>						53-318	164-279		104-144	115-130		
<i>P. compsus</i>					177-218	231-261	*47-290	100-128	56-93			
<i>S. porcinum</i>					88							
<i>S. muelleri</i>					104-390	150-390	142-349			360-410		
<i>S. roseni</i>					267							
<i>G. carapo</i>						*30-32						156-241
<i>B. brevirostris</i>											112-113	**119-187
<i>R. marmoratus</i>						100-190				302-312		
<i>R. apurensis</i>								122-390	162-175	310	326	
<i>G. hypostomus</i>												93-115
<i>D. conirostris</i>					220-224	195-297				160-285	**180-386	
<i>E. humboldtii</i>	**120-285	210-220	290-293							222		222-287
<i>E. virescens</i>			120-192			*26-67	40-122	**87-177	**46-156	58-133	62-117	73-182
<i>R. eastwardi</i>					180-280		170-245		56-217	57-205	95-105	
<i>S. macrurus</i>			402			60-122						202-435

revisión más completa del grupo señala la presencia de 55 a 60 especies en Venezuela (Mago 1976a, 1978, 1994) y aún incluyendo las especies descritas posteriormente, confirmamos una vez más la importancia del Caño Guaritico y sabanas inundables del Hato El Frío para la conservación de la biodiversidad íctica. La complejidad biótica y abiótica de estos ecosistemas por un lado, aunada a una metodología de muestreo adaptada a los patrones de distribución espacio/temporal de los peces por otro, resultan en una estimación adecuada de la diversidad, relegada ésta por demás, a un segundo plano en trabajos anteriores. Resultados similares se han observado en peces Siluriformes, especies de hábitos y requerimientos ecológicos muy parecidos a los Gymnotiformes (Lasso *et al.*,

1995). La disminución más o menos gradual de la riqueza de especies de Gymnotiformes desde el cauce principal (19 sp.) hacia las áreas inundables periféricas parece ser un patrón característico de las comunidades de peces en estos ambientes estacionales (Lasso *et al.*, 1995; Lasso, 1996).

Estas diferencias en la diversidad guardan relación, entre otros factores, con la heterogeneidad ambiental y disponibilidad de nichos (Lowe-McConnell, 1987) y dinámica del pulso de inundación (Junk *et al.*, 1989). El análisis de la distribución de las especies en ambos sistemas y períodos climáticos, parece indicar una relación directamente proporcional entre el número de especies y el carácter permanente o capacidad de retención de agua en

términos espacio/temporales de cada uno de los hábitats. De hecho, en el área de inundación, los hábitats que retienen mayor cantidad de agua y por más tiempo (caños) fueron los más ricos. Un comportamiento similar se observa en el cauce principal del Caño Guaritico en relación a los hábitats adyacentes más someros. La comunidad de peces Gymnotiformes bénticos tiene características propias que la hacen diferente del resto de las asociaciones de peces (Lasso y Castroviejo, 1992). López-Rojas *et al.*, (1984) y Lundberg *et al.*, (1986) encontraron una elevada diversidad de estos peces (28 sp. aprox.) asociadas al cauce del río Orinoco.

En los caños y lagunas de las áreas inundables, no se observaron diferencias significativas en cuanto al número de especies de un mismo hábitat entre las épocas seca y lluviosa. Estas diferencias son más evidentes en hábitats marcadamente temporales como charcos y esteros, donde la tasa de desaparición de especies es muy alta a causa la desecación del cuerpo de agua y depredación por otros vertebrados. El bosque inundable por el contrario, actúa como refugio durante gran parte de la época seca al garantizar condiciones adecuadas (sombra, alimento y protección contra depredadores).

En el Caño Guaritico hubo un mayor número de especies (16 sp.) en aguas altas que en bajas (12 sp.). Un patrón similar se ha observado al considerar todas las especies de peces asociadas al fondo del cauce de dicho caño (Lasso y Castroviejo, 1992) y todos los peces Siluriformes (Lasso *et al.*, 1995). Curiosamente de las seis especies que no aparecen en aguas bajas, cinco (*A. sachsii*, *A. apurensis*, *Porotergus compsus*, *S. porcinum* y *S. roseni*) son habitantes característicos del fondo. A diferencia de los Characiformes y Siluriformes, de los cuales son conocidas importantes migraciones laterales y longitudinales, en los Gymnotiformes no se han reportado migraciones de este tipo, salvo pequeños movimientos locales de carácter trófico desde el fondo hacia las zonas menos profundas durante las crecidas. Tal es el caso de *A. apurensis*, *Sternarchorhynchus* spp y *Adontosternarchus* spp (Marrero y Taphorn, 1991). Lundberg *et al.*, (1987) reportan un movimiento similar en el Orinoco durante el descenso de las aguas. Durante nuestro muestreo se constataron movimientos nocturnos desde fondo del cauce hacia las orillas en *Porotergus compsus* y *E. macrops*. Steinbach (1970) observó un movimiento similar en Gymnotiformes del río Negro en Brasil. Debido a que los arrastres en el fondo del cauce se hicieron en un

Tabla 9. Fecundidad, diámetro de los ovocitos y talla mínima de madurez sexual para algunos Gymnotiformes.

ESPECIES	LT (mm)	Peso (g)	Peso ovarios (g)	Diámetro ovocitos (x mm)	Fecundidad	Talla mínima madurez sexual (mm)
<i>A. devenanzii</i>	185	12	0,7	1,4	1228	102
<i>A. apurensis</i>	316	29,2	0,6	1,5	1577	280
<i>P. compsus</i>	261	21,5	1,3	1,7	3136	261
<i>S. porcinum</i>	87	2,5	0,8	0,8	1782	*87
<i>S. roseni</i>	267	17,1	0,3	2,1	277	267
<i>G. carapo</i>	264	58	5,9	1,7	2120	217
<i>R. marmoratus</i>	560	250	27,7	1,8	2685	260
<i>D. conirostris</i>	250	26	3,3	1,5	3335	*200
<i>E. humboldtii</i>	392	80	7,5	1,5	8070	251
<i>E. macrops</i>	230	8,2	0,2	1	2059	215
<i>E. virescens</i>	188	20	4,4	1,3	5309	135
<i>R. eastwardi</i>	191	8,6	0,5	1,1	1925	180
<i>S. macrurus</i>	355	138	3,7	1,5	5920	267

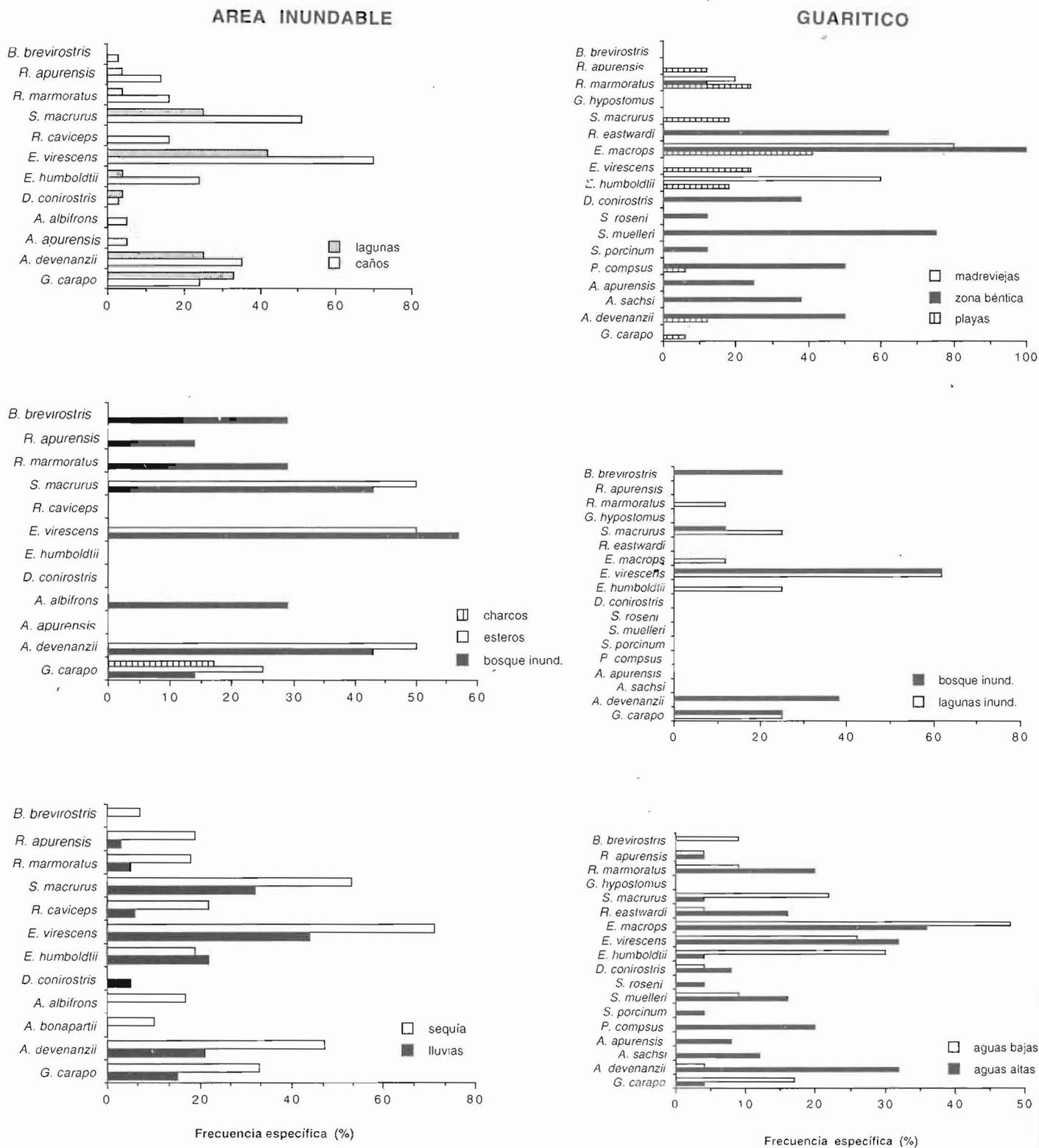
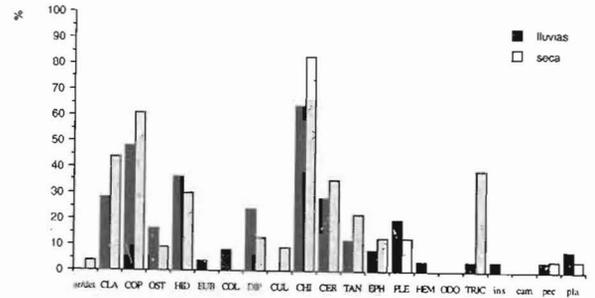
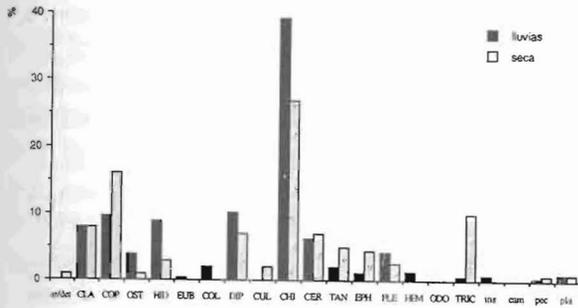


Figura 7.- Abundancia relativa de especies para los hábitats y fases hidrológicas en el Caño Guaritico.

Adontosternarchus devenanzii



Gymnotus carapo

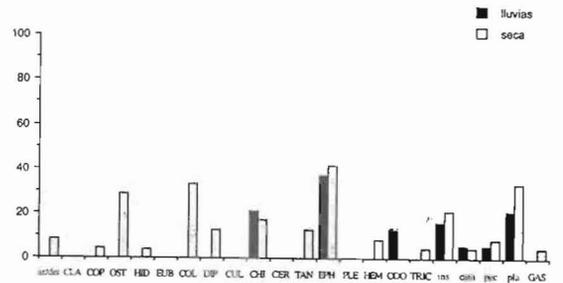
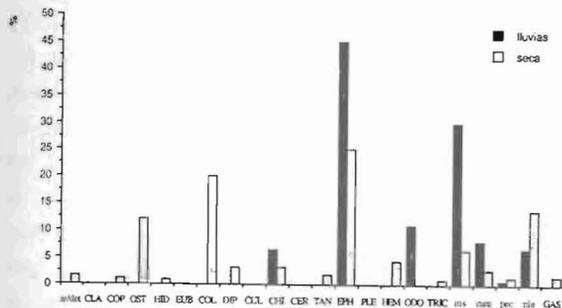
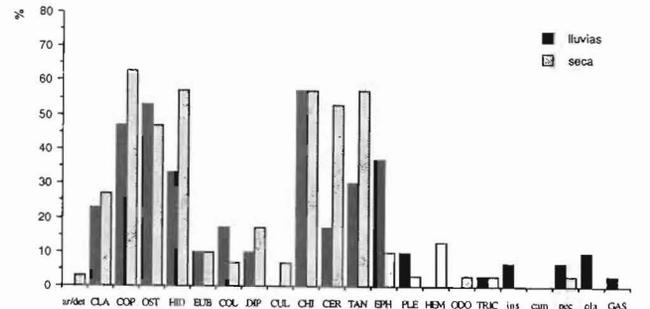
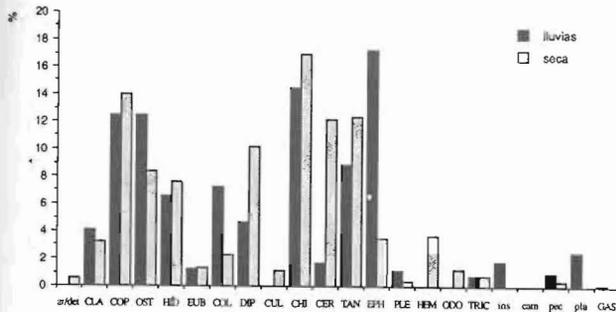


Figura 8a.- Hábitos alimenticios de *Adontosternarchus devenanzii* (n=25 lluvias-23 sequía) y *Gymnotus carapo* (n= 11 lluvias - 24 sequía) en las áreas inundables periféricas, según el método volumétrico (izquierda) y de frecuencia de aparición (derecha).

Eigenmannia virescens



Sternopygus macrurus

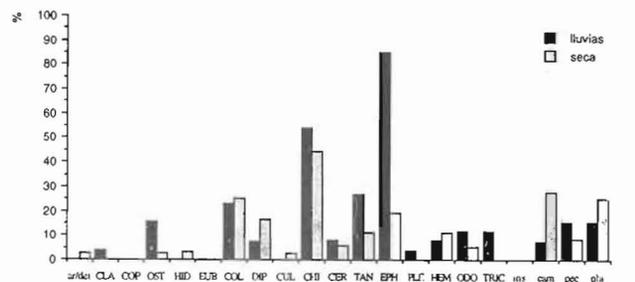
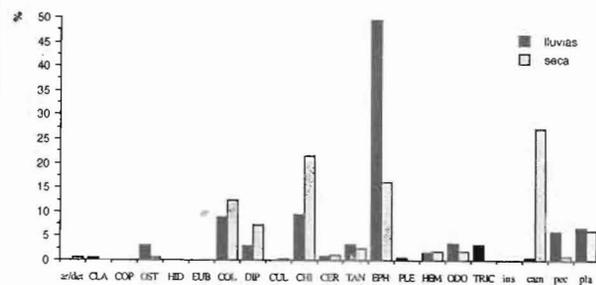


Figura 8b.- Hábitos alimenticios de *Eigenmannia virescens* (n= 29 lluvias.- 30 sequía) y *Sternopygus macrurus* (n=26 lluvias-35 sequía) en las áreas inundables periféricas, según el método volumétrico (izquierda) y de frecuencia aparición (derecha)

transecto del Guaritico confluyente con el río Apure, cabe la posibilidad de que las cinco especies de Gymnotiformes ausentes se hayan desplazado hacia este río durante el descenso de las aguas.

A excepción de *Eigenmannia virescens* y *Sternopygus macrurus*, la mayoría de las especies fueron raras y accesorias. Se observó además, un menor grado de constancia espacio/temporal en el Guaritico respecto al plano inundable, donde *E. macrops* y *E. virescens* fueron las especies generalistas. Mago (1976a) considera a *E. virescens* y *S. macrurus* como las especies más comunes en Venezuela. El hábitat con la composición específica más característica, fué el fondo del cauce del Caño Guaritico con cinco especies únicas. Información adicional sobre el tipo de hábitat y biotopos utilizados por los Gymnotiformes, es discutida por Jorgensen (1994), Lasso (1996), Lundberg y Mago (1986), Machado-Allison (1990, 1993), Mago (1970), Mago *et al.*, (1985) y Marrero y Taphorn (1991), Marrero y Winemiller (1993).

En función de la fluctuación de la precipitación y nivel de las aguas, las especies muestran variaciones tanto en su abundancia como en su frecuencia. Las especies generalistas fueron las más abundantes y dominantes en ambos sistemas. Todos

los hábitats presentaron al menos una especie dominante característica tal como *E. macrops* en el Caño Guaritico y *E. virescens* en el área inundable, superando casi siempre el 40% de abundancia. Otras especies aunque menos abundantes siempre acompañan a la dominante. Tal es el caso de *A. devenanzii*, *S. macrurus* y *G. carapo*, por citar las más representativas. Lasso *et al.*, (1995) observaron una "asociación" similar en Siluriformes. Jorgensen (1994) encontró que los Gymnotiformes eran el grupo más importante en términos de abundancia y biomasa, asociados a las plantas flotantes de las áreas inundables. En dicho estudio *E. virescens*, *S. macrurus* y *B. brevirostris*, fueron siempre las especies más abundantes. De los datos de López-Rojas *et al.*, (1984), se desprende que los Gymnotiformes representan el 96% de todos los peces colectados en el fondo del cauce del Delta del Orinoco, donde *A. sachsi* y *A. devenanzii* fueron las más abundantes. Tal como apunta Goulding *et al.*, (1988), se observó una tendencia en la disminución de la dominancia específica, a medida que la diversidad taxonómica aumentaba, lo cual es más evidente en el Caño Guaritico que en las áreas inundables. Resultados similares aunque no tan marcados se han observado en los mismos sistemas con peces Siluriformes (Lasso *et al.*, 1995).

Eigenmannia macrops

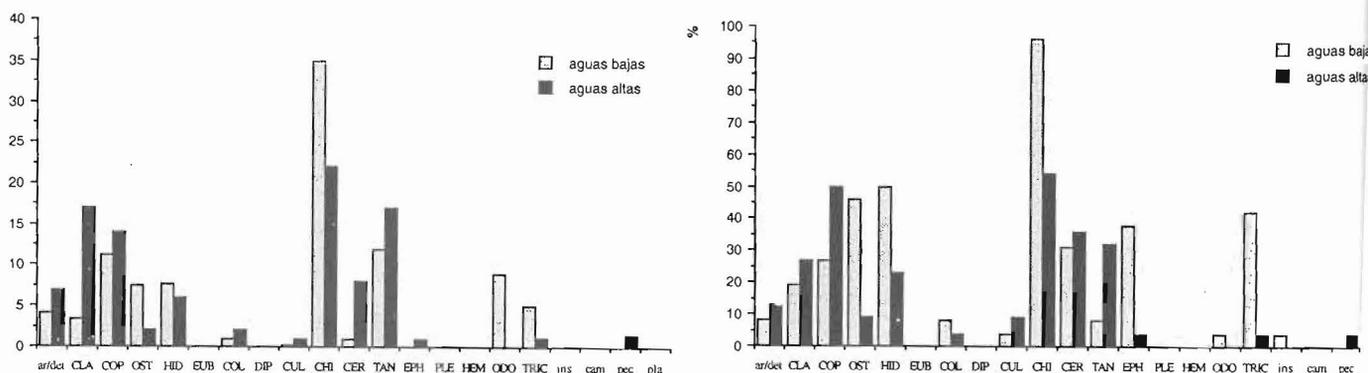


Figura 9. Hábitos alimenticio de *Eigenmannia macrops* (n= 26 aguas altas- 22 aguas bajas) en el Caño Guaritico, según el método volumétrico (izquierda) y de frecuencia de aparición (derecha).

En la familia Apterontidae, las seis especies estudiadas son básicamente entomófagas, con una marcada preferencia sobre los quironómidos y en menor grado sobre otras fases inmaduras de dípteros, efemerópteros y tricópteros. La zooplanctivoría en esta familia es una condición secundaria. Marrero (1987) coincide en señalar que los quironómidos y efemerópteros son los ítems más importantes en la dieta de *A. devenanzii*. Señala además que *S. roseni* y *A. apurensis* se alimentan exclusivamente de efemerópteros y tricópteros. La dieta de esta última especie difiere de nuestros resultados en el sentido de que en este caso los quironómidos están presentes en la dieta y constituyen el recurso más importante. Bottini (1987) reporta para *S. muelleri* una alimentación compuesta principalmente por dípteros (Chironomidae, Tanytopodinae, Ceratopogonidae) y efemerópteros (Polymitarcidae), lo cual es coincidente con nuestros datos. *Gymnotus carapo* es una especie entomófaga aunque sus presas suelen ser de mayor tamaño que en el resto de los Gymnotiformes, excepto en *S. macrurus*. Otros invertebrados e inclusive peces son un componente importante de su dieta. Junto con *S. macrurus*, son las únicas especies que incluyen insectos de origen alóctono en su dieta. Rodríguez (1980) señala que *G. carapo* consume tanto insectos acuáticos como camarones y peces pequeños, presentando diferencias estacionales. Winemiller (1989) considera a *G. carapo* un piscívoro que cambia su dieta con el desarrollo ontogenético. Aunque no tenemos datos de *Electrophorus electricus*, es conocida su condición ictiófaga (Mago 1976, Machado-Allison *et al.*, 1993). *Brachyhypopomus brevirostris* resultó ser una especie entomo-zooplanctófaga. Marrero y Taphorn (1991) indican un hábito similar para *B. beebei*. En la familia Rhamphichthyidae las dos especies de *Rhamphichthys* fueron básicamente entomófagas, lo cual es confirmado por Marrero (1989) para *R. marmoratus*. *G. hypostomus* es una especie que consume en general insectos acuáticos inmaduros (Marrero y Taphorn, 1991). Todas las especies de la familia Sternopygidae resultaron ser entomófagas, aunque el zooplancton es bastante importante en la dieta de *Eigenmannia* spp, al igual que en *R. eastwardii* (Lundberg y Mago, 1986). Mago y Zaret (1978) acotan lo mismo para *R. caviceps*. Rodríguez (1980) señala que *E. virescens* también alterna su dieta de insectos

acuáticos con micro-crustáceos. Marrero y Taphorn (1991) señalan una dieta entomófaga para *S. macrurus*.

La entomobentofagia es la condición trófica característica de la mayoría de los Gymnotiformes. Excepciones a este patrón lo constituyen *R. zaretii* y *R. troscheli* que son zooplanctófagos primarios y *E. electricus* que es ictiófago. Si bien la idea de la variación estacional de la dieta ha sido confirmada en numerosas especies de peces (Castillo, 1980; Goulding, 1980; Lasso, 1996; Lasso *et al.*, 1995; Lowe-McConnell, 1987; Machado-Allison, 1987; Prejs y Prejs, 1987; Welcomme, 1985 y Winemiller, 1990; entre otros), nuestros resultados indican que en Gymnotiformes no se puede generalizar. De las cinco especies estudiadas en detalle, sólo *G. carapo* mostró una dieta marcadamente diferente en lluvias (menos diversa) que en sequía (más diversa). Aunque se ha postulado que los peces en los llanos durante la sequía tienden a ser más especializados (Machado-Allison, 1990), pareciera que la tendencia fuera al menos en esta especie utilizar los recursos disponibles de manera más generalista. Winemiller (1989 b) menciona que *G. carapo* fue más generalista durante la época de transición lluvia/sequía que en cualquiera de estas dos épocas por separado. Rodríguez (1980) atribuye las diferencias en la dieta de *G. carapo*, a una menor disponibilidad de sus presas habituales (peces pequeños y camarones) durante las lluvias, lo que induciría al pez a comer insectos acuáticos. *E. virescens*, *E. macrops*, *S. macrurus* y *A. devenanzii* no mostraron diferencias cuantitativas en sus dietas en las dos épocas, tan sólo variaron el orden de importancia de los ítems. Bottini (1987) observó lo mismo para *S. muelleri* y Marrero (1989) para *R. marmoratus*. Este último autor explica este hecho en base a dos razonamientos que nuestro parecer muy acertados. En primer lugar la disponibilidad uniforme de presas durante todo el año -ya sugerido por Mago (1976)-, lo que permitiría a la especie mantener su dieta y en segundo lugar, la morfología bucal que impondría fuertes restricciones.

Por otro lado, el consumo de zooplancton en Gymnotiformes si parece guardar relación con la estacionalidad como lo atestiguan los resultados de Lundberg *et al.*, (1987) para *R. zaretii* y Mott

(1988) para *R. troscheli*. Una situación similar se evidencia en nuestro caso para *E. virescens*, *E. macrops* y *A. devenanzii*.

Todas las especies estudiadas se reproducen durante la estación de lluvias o aguas altas, algunas de ellas al inicio, en la mitad o al final de esta. Los meses previos al comienzo de las lluvias y posterior elevación paulatina del nivel de las aguas, se caracterizan por la maduración de las gónadas. Durante el periodo de transición y descenso de las aguas la inactividad reproductiva es el factor dominante, fenómeno ampliamente conocido para numerosas especies de peces en los Llanos (Machado-Ailison, 1990, 1993). Dichos procesos parecen estar relacionados con cambios físico químicos del agua, especialmente disminución de la conductividad durante las lluvias y posterior inundación (Kirschbaum, 1976; Provenzano, 1984).

De acuerdo a la fecundidad y ciclos de maduración gonadal las especies pueden ser desovadores parciales o totales. Dentro de la primera categoría estaría *E. virescens*, *A. devenanzii* (Provenzano, 1984) y *G. carapo* e *Brachyhyppomus* sp. (Winemiller, 1989 a,b). En la segunda estarían *R. marmoratus* (Brull, 1983) y probablemente *S. macrurus* (Provenzano, 1984). La asignación de un tipo de desove a las especies restantes requiere de estudios más exhaustivos.

Finalmente, Winemiller (1989 a) en base a los atributos de las historias de vida, reconoce tres estrategias, de las cuales la de "equilibrio" (estrategia K) incluiría a *G. carapo*. La otra estrategia llamada "estacional" (estrategia r) que es la más común en la mayoría de los peces llaneros, incluiría a especies como *A. devenanzii*, *Brachyhyppomus brevirostris*, *E. virescens* y *R. marmoratus*. No se encontró ninguna especie de estrategia oportunista.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido parcialmente financiado por la Asociación Amigos de Doñana y el Centro de Estudios Tropicales, Sevilla, España (Programa Ecodesarrollo de los Llanos del Orinoco). Diversas personas e instituciones brindaron el apoyo logístico necesario: C.A. Invega, Familia Maldonado, Estación Biológica El Frío, Fundación La Salle (Museo de Historia Natural) y Ministerio de Agricultura y Cría. Los siguientes investigadores y personal técnico participaron en el trabajo de campo: Ministerio del Ambiente y Recursos Naturales Renovables (X. Elguezabal, B. Mora y H. Piñango), Estación Biológica El Frío (F. Ibañez, I. Moreno, J. González, A. Aguirre y L. Viña), Universidad de los Llanos Ezequiel Zamora (O. Castillo). Agradecemos especialmente a los Drs. Antonio Machado-Ailison y Francisco Provenzano por la revisión del manuscrito.

LITERATURA CITADA

AYARZAGUENA, J.

1982.- Ecología del babo o caimán de anteojos (*Caiman crocodylus* L.) en los Llanos de Apure. *Doñana Acta Vertebrata* 9 (4): 1-136.

BELAUD, A., D. BENGEN Y P. LIM.

1990.- Approche de la structure du peuplement ichthyologique de six bras mort de la Garone. *Anns. Limnol.*, 26 (1): 81-90.

BOTTINI, B.

1987.- Hábitos alimenticios de *Sternarchorhamphus muelleri* Steindachner 1888 (Teleostei, Gymnotiformes, Apternotidae), en el Río Apure. Edo. Apure. Tesis de Grado, U C V, Caracas, 118 p.

BRULL, O.

1983.- Biología de *Rhamphichthys marmoratus* Castelnau 1855 (Teleostei, Gymnotiformes, Rhamphichthyidae) en el bajo llano de Venezuela. II Reproducción. Tesis de Grado, U C V, Caracas, 88 p.

CASTILLO, O.

1980.- Biología de *Pimelodus blochii* (Valenciennes, 1840) (Teleostei, Siluriformes, Pimelodidae) en Venezuela. Alimentación. Tesis de Grado, UCV Caracas, 100 p.

GOULDING, M.

1980.- *The Fishes and the Forest, Explorations in Amazonian Natural History*. Univ. California Press, 280 p.

GOULDING, M., M. LEAL CARVALHO Y E. FERREIRA.

1988.- *Rio Negro. Rich Life in Poor Water: Amazonian Diversity and Foodchain Ecology as Seen Through Fish Communities*. The Hague: SPB Academic Pub., 220 p.

HYSLOP, E.

1980.- Stomach content analysis. A review of methods and their application. *J. Fish Biol.*, 17: 411-429

JORGENSEN, J.

1994.- *Fish communities associated to macrophytes in floodplain lakes, Orinoco drainage, Venezuela*. Thesis Cand. Scient. Biology, The Zoological Museum, University of Copenhagen, 79 p.