

## ASPECTOS ECOLOGICOS DE UNA COMUNIDAD DE BAGRES (PISCES: SILUROIDEI) EN LOS LLANOS INUNDABLES DE VENEZUELA

### ECOLOGICAL ASPECTS OF A COMMUNITY OF CATFISHES (PISCES:SILUROIDEI) IN THE FLOODED LLANOS OF VENEZUELA

Carlos A. Lasso<sup>1,2</sup>; J. Celsa Señaris<sup>2,1</sup>; Oscar Lasso<sup>2,1</sup> y Javier Castroviejo<sup>3</sup>

- (1) Centro de Estudios Tropicales, Asociación de Amigas de Doñana, c/Panamá n°6, 41012, Sevilla, España.
- (2) Museo de Historia Natural La Salle, Apdo. 1930, Caracas, 1010-A, Venezuela.
- (3) Estación Biológica de Doñana. Av. Ma Luisa s/n 41013, Sevilla, España.

#### RESUMEN

Se estudio la composición, abundancia, biomasa, distribución espacial y temporal, ecología alimentaria y reproductiva de los peces Siluroidei de un río de aguas claras (Caño Guaritico) y planicie de inundación en los Llanos de Venezuela. Se identificaron 65 especies agrupadas en 10 familias y 52 géneros, representando el 34.5% de la ictiofauna registrada para el área (189 spp). 61 especies se encontraron en el Caño Guaritico, tributarios y plano inundable asociado a este y 27 en las áreas inundables periféricas de origen básicamente pluvial. 23 especies son comunes a ambos sistemas; 36 son exclusivas al canal principal del río y sólo 4 a las áreas inundables periféricas. *Pimelodus blochii*, *Hypophthalmus edentatus* y *Loricariichthys maculatus* fueron, en términos de abundancia y biomasa, las especies más importantes en las áreas inundables periféricas, mientras que en el canal principal del caño no se observaron especies claramente dominantes. Los análisis de contenido estomacal revelan cinco categorías tróficas: detritívoros (9 spp), zooplactófagos (3 spp), omnívoro-insectívoro (15 spp), omnívoro-carnívoro (2 spp) y omnívoro-herbívoro (2 spp). Se observó cambios en la dieta debido a la estacionalidad climática. La mayoría de las especies se reproducen a principios o durante la época de lluvia o aguas altas, a excepción de los Loricariidae que parecen tener una reproducción continua. Se determinó la fecundidad de 23 especies.

#### ABSTRACT

The composition, abundance, biomass, spatial and temporal distribution and feeding and reproductive ecology of the Siluroidei fish fauna of a clear water river (Caño Guaritico) and floodable plains (Llanos) of Venezuela were studied. 65 species were identified belonging to 10 families and 52 genera. They represent 34.5% of species previously reported for the area. 61 species were found in the Caño Guaritico, tributaries and associated floodable plains. 27 species were found in the peripheral floodable areas. 36 species were only in the main river channel and 23 were common to both systems. Three species (*Pimelodus blochii*, *Hypophthalmus edentatus* and *Loricariichthys maculatus*) dominated in terms of abundance and biomass in the floodable areas. In the river main channel no clearly dominant species were recorded. Stomach content analysis revealed 5 trophic categories: detritivores (9 spp), zooplanktophages (3 spp), omnivore-insectivore (15 spp), omnivore-carnivore (2 spp) and omnivore-herbivore (2 spp). Changes in the diet were observed associated to climatic seasonality. Most species reproduce at the beginning and during the high water phase, except for the Loricariidae which seem to have continuous reproduction.

**Palabras clave:** Ecología, bagres, Llanos, alimentación, reproducción.

**Keywords:** Ecology, catfishes, Llanos, feeding, reproduction.

## INTRODUCCION

Los bagres constituyen uno de los subórdenes más importantes de peces de todo el mundo. Estimaciones recientes señalan más de 2000 especies de las cuales al menos 1300 se distribuyen en el Nuevo Mundo y el resto están repartidas entre los otros continentes, especialmente en las regiones tropicales de Africa y Asia (Burgess, 1989; Nelson, 1984).

En Venezuela el número de especies supera con creces las doscientas y representan el segundo orden de la ictiofauna continental en importante numérica. Previo a este trabajo, Machado-Allison et al (1993) señalan 10 familias y 79 especies para el Bajo Llano. Constituyen el 51% de las especies en las pesquerías continentales del país y 70% de los volúmenes extraídos en la región apureña (Castillo et al, 1988). Además de su importancia económica como fuente de alimento, muchas especies de pequeña y mediana talla son un recurso muypreciado en el mercado de la acuariofilia.

Existe numerosa información, aunque fragmentaria, sobre diferentes aspectos de la historia natural de los bagres en la cuenca del Orinoco. Entre estas destacan Castillo (1980), Castillo y Brull (1989), Machado-Allison (1986, 1987, 1990), Machado-Allison y Zaret (1984), Machado-Allison et al (1993), Mago (1967, 1970, 1978), Mago et al (1986), Novoa y Ramos (1982), Novoa et al (1982), Provenzano (1980), Reid (1983), Román (1982), Taphorn (1989), Taphorn y Lilyestrom (1984) y Winemiller (1987, 1989b) fundamentalmente. Debe mencionarse también el trabajo de Castillo et al (1988) sobre bagres comerciales del río Apure.

Sin embargo, es mucho lo que todavía hoy se desconoce sobre la bioecología de los bagres, especialmente de las especies no comerciales que constituyen la mayor parte del orden. Este trabajo tiene por objetivo estudiar diferentes aspectos de la historia natural de los bagres del Bajo Llano (diversidad, abundancia, distribución espacial y temporal, alimentación y reproducción), haciendo énfasis en las especies más abundantes y representativas de la comunidad.

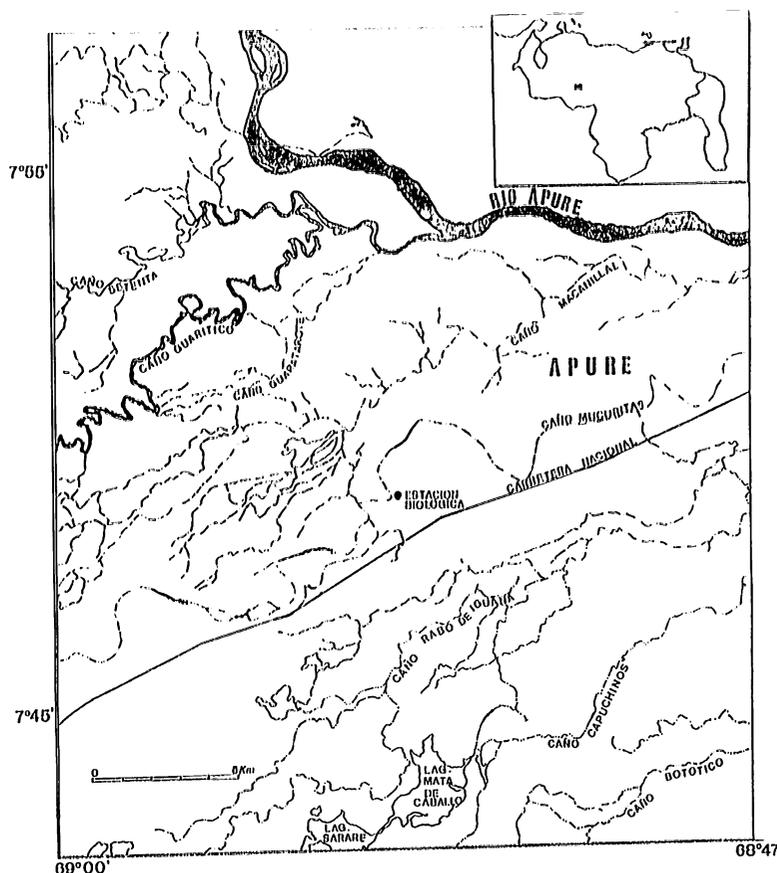


Figura 1.

Situación Geográfica del  
Hato "El Río";  
Estado Apure, Venezuela.

## AREA DE ESTUDIO

El estudio fue realizado en la Estación Biológica "El Frío" (Invega-Asociación de Amigos de Doñana), en la región de los Llano Meridionales ( $7^{\circ} 55' - 7^{\circ} 53'$  y  $68^{\circ} 50' - 69^{\circ} 00'$  W) del estado Apure, Venezuela. El área está localizada en la sección superior de la cuenca del río Apure, entre los 70-80 msnm (Ramía, 1972) (Fig.1). Corresponde a una región de sabanas o llanos inundados estacionalmente (Machado-Allison, 1987; Welcomme, 1979). La climatología del área muestra un acusado régimen estacional, la época seca que se extiende de noviembre a abril y la de lluvias de mayo a octubre. Estas condiciones climáticas determinan dos períodos hidrométricos, aguas bajas (diciembre-mayo) y aguas altas (junio-noviembre) (Lasso y Castroviejo, 1992).

De acuerdo a la heterogeneidad espacial de los cuerpos de agua, se reconocieron dos grandes zonas o sistemas, cada uno de ellos con sus hábitats acuáticos característicos.

El primero es la sección media e inferior de un río (localmente conocido como Caño Guaritico) de aguas claras según la clasificación de Sioli (1965). Incluye los siguientes hábitats. 1) Canal principal: a) zona bentónica, b) playas, c) madrevejas y d) remansos marginales y 2) Plano de inundación: a) manglar y bosque de galería inundable y b) lagunas de inundación.

La segunda gran zona o sistema corresponde a las áreas inundables periféricas, que son sabanas cuyas aguas pueden ser de origen pluvial y/o fluvial, lo que determina dos tipos de aguas, claras y blancas respectivamente. Dentro de estas áreas encontramos una zona intermedia donde las áreas inundadas por lluvias (aguas claras), se encuentran con las de desbordes de caños y lagunas (aguas blancas) y el río (aguas claras) muy similar a lo descrito por Welcomme (1985). Adicionalmente el río Apure (aguas blancas) llega a inundar algunas zonas estudiadas. Las áreas inundables periféricas incluyen los siguientes hábitats: a) caños, b) lagunas, c) esteros, d) charcos temporales y e) bosque inundable.

## MATERIALES Y METODOS

Se realizaron muestreos mensuales diurnos y nocturnos durante dos años, abril 1989 a marzo 1990, en las áreas inundables periféricas (72 estaciones) y febrero 1990 a enero 1991 en el río Guaritico (48 estaciones) (Tabla 1). El esfuerzo de captura fue de 4 horas/estación y dependiendo de cada uno de los hábitats se utilizaron en forma combinada redes de mano, de playa, de ahorque, atarrayas y anzuelos. Para la pesca en el fondo del canal del río Guaritico se usó una red de arrastre adaptada a la canoa según López-Rojas et al. (1984).

Se determinó la frecuencia específica (Fe) en cada uno de los hábitats y épocas del año mediante la fórmula  $Fe = (E \times N) \times 100$ , donde  $x$  es el número de veces que aparece la especie en las muestras y  $N$  el número total de muestras. De acuerdo a la frecuencia específica se determinó la constancia de las especies (C): especies constantes (CT),  $C > 50\%$ ; especies accesorias (AS),  $25\% > C > 50\%$  y especies accidentales (AC),  $C > 25\%$ .

En la abundancia relativa se establecieron las siguientes categorías: escasa (E)  $< 5\%$ ; poco común (PC) 5-20%; comunes (C), 21-40%; abundantes (A), 41-60% y muy abundantes (MA), 61-100%.

Se calculó el índice de dominancia comunitaria (IDC) (McNaughton, 1968) mediante la fórmula  $IDC = y1 + y2/Y$ , donde  $y1$  es la abundancia de la primera especie dominante,  $y2$  es la abundancia de la segunda especie dominante,  $y2$  es la abundancia de la segunda especie dominante e  $Y$  la abundancia total de todas las especies. Se escogieron las dos especies dominantes que obtuvieron las mayores abundancias relativas en cada hábitat y no aquellas que superaron el 40% de la comunidad (Goulding et al, 1988).

Los hábitos alimentarios de las especies se estudiaron por los métodos volumétricos y frecuencia de aparición (Hsylop, 1980). Los resultados del primero fueron el producto de la contribución de cada recurso encontrado en un estómago por su llenura estomacal. El resultado es el volumen absoluto de cada recurso por ejemplar examinado. Los

Tabla 1. Número de estaciones de muestreo en cada uno de los hábitats del río y áreas inundables periféricas.

Sistema	Tipos de Hábitats					
	Areas Inundables Periféricas	Cafios	Lagunas	Charcos Temporales	Bosque Inundable	Esteros
Río Guaritico	Playas	Zona Bentónica	Madreviejas	Remansos Marginales	Lagunas de Inundación	Manglar y Bosque
	33	21	8	5	5	—
	17	9	5	2	8	7

Tabla 2. Lista de las especies de Siluriformes presentes en el área de estudio. Las indicadas con asteriscos son nuevas citas para los Llanos de Venezuela.

## AGENEIOSIDAE

- 01 *Ageneiosus brevifilis* Cuvier y Valenciennes 1840  
 02 *Ageneiosus magoi* Castillo y Brull 1989  
 03 *Ageneiosus ucayalensis* Castelnau 1855

## ASPREIDINIDAE

- 04 *Bunocephalus amaurus* Eigenmann 1910

## AUCHENIPTERIDAE

- 05 *Auchenipterus nuchalis* (Spix) 1829  
 06 *Centromochlus heckelli* (Filipii) 1853  
 07 *Entomocorus gameroi* Mago 1983  
 08 *Entomocorus benjamini* Eigenmann 1917  
 09 *Epaeterus blohmi* Vari, Jewett, Taphorn y Gilbert, 1984  
 10 *Parauchenipterus galeatus* (Linnaeus) 1766  
 11 *Tatia galaxias* Mees 1974

## CALLICHTHYIDAE

- \*12 *Corydoras osteocarus* Bohlke 1951  
 \*13 *Corydoras septentrionalis* Gosline 1940  
 14 *Hoplosternum littorale* (Hancock) 1828  
 15 *Hoplosternum thoracatum* (Valenciennes) 1840

## CETOPSIDAE

- 16 *Cetopsis coecutiens* (Lichtenstein) 1819

## DORADIDAE

- 17 *Agamyxis albomaculatus* (Peters) 1877  
 18 *Haassar iheringi* Fowler 1941  
 19 *Leptodoras limeli* Eigenmann 1940  
 20 *Megalodoras irwini* Eigenmann 1925  
 21 *Orinocodoras eigenmanni* Myers 1927  
 22 *Platydoras armatulus* (Valenciennes) 1840  
 23 *Pseudodoras niger* (Valenciennes) 1833  
 24 *Pseudodoras* sp  
 25 *Pterodoras apurensis* (Fernández-Yépez) 1967

## HYPOPITHALMIDAE

- 26 *Hypophthalmus edentatus* Spix 1829

## LORICARIIDAE

- 27 *Acanthicus hystrix* Spix 1829  
 28 *Aphanotorulus franki* Isbrücker y Nijssen 1985  
 29 *Cochliodon plecostomoides* Eigenmann 1922  
 30 *Hemiancistrus* sp

- 31 *Hypoptopoma joberti* Vaillant 1880

- 32 *Hypoptopoma gulare* Cope 1878

- 33 *Hypostomus plecostomus* (Linnaeus) 1758

- 34 *Limatulichthys punctatus* (Regan) 1904

- 35 *Loricaria cataphracta* Linnaeus 1758

- 36 *Loricariichthys maculatus* (Bloch) 1794

- 37 *Otocinclus* sp

- 38 *Panaque nigrolineatus* (Peters) 1877

- 39 *Pseudohemiodon laticeps* (Regan) 1904

- 40 *Glyptoperichthys multirradiatus* (Hancock) 1824

- 41 *Glyptoperichthys gibbiceps* (Kner) 1854

- 42 *Rineloricaria formosa* Isbrücker y Nijssen 1979

- 43 *Rineloricaria lanceolata* Gunther 1868

- 44 *Sturisoma rostratum* (Spix) 1829

- 45 Género y especie nueva

## PIMELODIDAE

- 46 *Brachyplatystoma filamentosum* (Lichtenstein) 1819

- 47 *Callophysus macropterus* (Lichtenstein) 1819

- \*48 *Duopalatinus* sp

- 49 *Goslinia platynema* (Boulenger) 1898

- 50 *Hexallodontus aguani* Lundberg, Mago y Nass 1991

- 51 *Hemisorubim platyrhynchus* (Valenciennes) 1840

- 52 *Letarius marmoratus* Gill 1870

- \*53 *Microglanis iheringi* Eigenmann 1912

- 54 *Phractocephalus hemilipterus* (Bloch y Schneider) 1801

- 55 *Pimelodella gracilis* (Valenciennes) 1840

- 56 *Pimelodella cristata* (Müller y Troschel) 1848

- \*57 *Pimelodus altissimus* Eigenmann y Pearson 1942

- 58 *Pimelodus blochii* Valenciennes 1840

- 59 *Pimelodus ornatus* Kner 1858

- 60 *Pinirampus pinirampu*

- 61 *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus) 1766

- 62 *Pseudoplatystoma tigrinum* (Valenciennes) 1840

- 63 *Rhandia sebae* (Valenciennes) 1840

- 64 *Sorubim lima* (Bloch) 1801

## TRICHOMYCTERIDAE

- 65 *Ochmacanthus alternus* Myers 1927

volúmenes absolutos de cada recurso por toda la muestra examinada se obtuvieron sumando las contribuciones parciales de cada ejemplar. Estas sumas fueron convertidas a porcentajes. De acuerdo a Goulding et al (1988), los valores volumétricos que alcanzaron un 25% fueron considerados como los recursos de mayor importancia. Para *Pimelodus blochii*, *Pimelodella gracilis*, *Hoplosternum littorale* e *Hypophthalmus edentatus* se hicieron además análisis de la dieta según la época del año.

Se determinó el estado de desarrollo gonadal según Nikolsky (1963). La fecundidad absoluta se calculó a partir de hembras en estadio V y el diámetro de los ovocitos es el promedio de diez mediciones.

## RESULTADOS

### Composición específica

Se identificaron 65 especies pertenecientes a 10 familias y 52 géneros (Tabla 2). Cuatro taxa identificados a nivel genérico (*Pseudodoras*, *Hemiancistrus*, *Otocinclus* y *Duopalatinus*) probablemente corresponden a nuevas especies para la ciencia, además de un nuevo género y especie de la familia Loricariidae. Las familias mejor representadas fueron Pimelodidae y Loricariidae con 19 especies cada una. Le siguen en orden numérico Doradidae (9 especies) y Auchenipteridae (7 especies). La mayor riqueza de Siluriformes correspondió al río Guaritico (61 especies) en relación a las áreas inundables periféricas (27 especies). Entre ambos sistemas sólo hay 23 especies comunes, 36 especies son exclusivas al canal principal del río Guaritico y aparentemente no entran al plano inundable salvo en crecientes excepcionales, mientras que sólo 4 especies son exclusivas de las áreas inundables periféricas (*Ageneiosus magoi*, *Hypoptopoma joberti*, *Rineloricaria formosa* y *Pseudodoras* sp) (Tabla 3).

### Hábitats y distribución espacial

La mayor riqueza de especies en las áreas inundables periféricas correspondió al bosque inundable (20 especies) y caños (19 especies), seguido de las lagunas (14 especies), esteros (7 especies) y por úl-

timo los charcos temporales con una sola especie (*Hoplosternum littorale*) (Fig. 2a). Las especies más ampliamente distribuidas que se encontraron en casi todos los hábitats excepto en los charcos temporales fueron *Pimelodus blochii*, *Pimelodella gracilis*, *H. littorale*, *Hypophthalmus edentatus* y *Loricariichthys maculatus* (Tabla 4). Otras especies se encontraron únicamente en un sólo hábitat en repetidas ocasiones y por ende definen dichos hábitats: caños (*Ageneiosus ucayalensis*, *Epapterus blohmi* y *Pseudodoras* sp), lagunas (*Hoplosternum thoracatum*) y charcos (*H. littorale*). En el bosque inundable encontramos una ictiofauna más diversa que incluye *Corydoras osteocarus*, *C. septentrionalis*, *Cochliodon plecostomoides*, *Hypoptopoma joberti*, *Sturisoma rostratum* y *Microglanis iheringi*. En los esteros no hay una ictiofauna característica sino especies compartidas con los otros hábitats (Tabla 4). En el río Guaritico, las playas constituyeron el hábitat más rico en peces Siluriformes (45 especies), seguido del fondo del canal principal (26 especies), manglar y bosque inundable (19 especies), madre viejas (17 especies), lagunas inundables (15 especies) y remansos marginales del río (10 especies) (Fig. 2b). El número de especies exclusivas de cada hábitat sigue un orden similar a la riqueza de las especies: playas (9 especies), fondo del canal (5 especies), manglar y bosque inundable (4 especies) y las madre viejas y lagunas de inundación con una sola especie cada una. Los remansos marginales no presentaron ninguna especie exclusiva. Las especies que estuvieron presentes en cinco de los seis hábitats del río fueron *Hypostomus plecostomus*, *L. maculatus*, *Glyptoperichthys multirradiatus*, *P. gracilis* y *P. blochii* (Tabla 5).

### Frecuencia específica por hábitat y períodos climáticos.

La frecuencia con que las especies aparecen en cada uno de los hábitats y épocas del año determinaron tres grupos: accidentales, accesorias y constantes. Dentro de las áreas inundables periféricas, en las lagunas y esteros la mayoría de las especies fueron accidentales (9 y 3 especies, respectivamente), mientras que en los caños y charcos temporales fueron accesorias (4 y 1 especies, respectivamente). El mayor grado de constancia específica (65%) se observó en el bosque inundable (13 especies) (Fig.

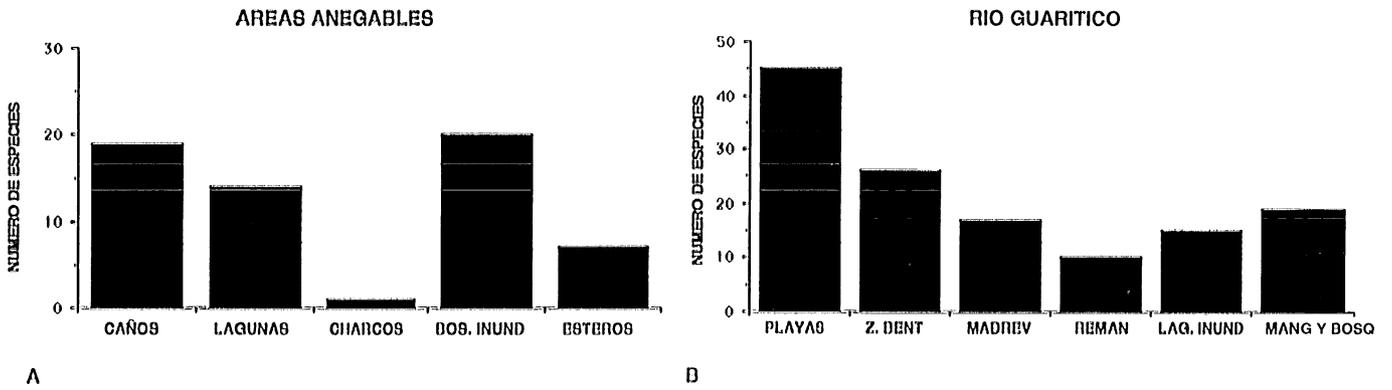


Figura 2. Número de especies en los diferentes hábitats. A. áreas inundables periféricas B. Río Guaritico.

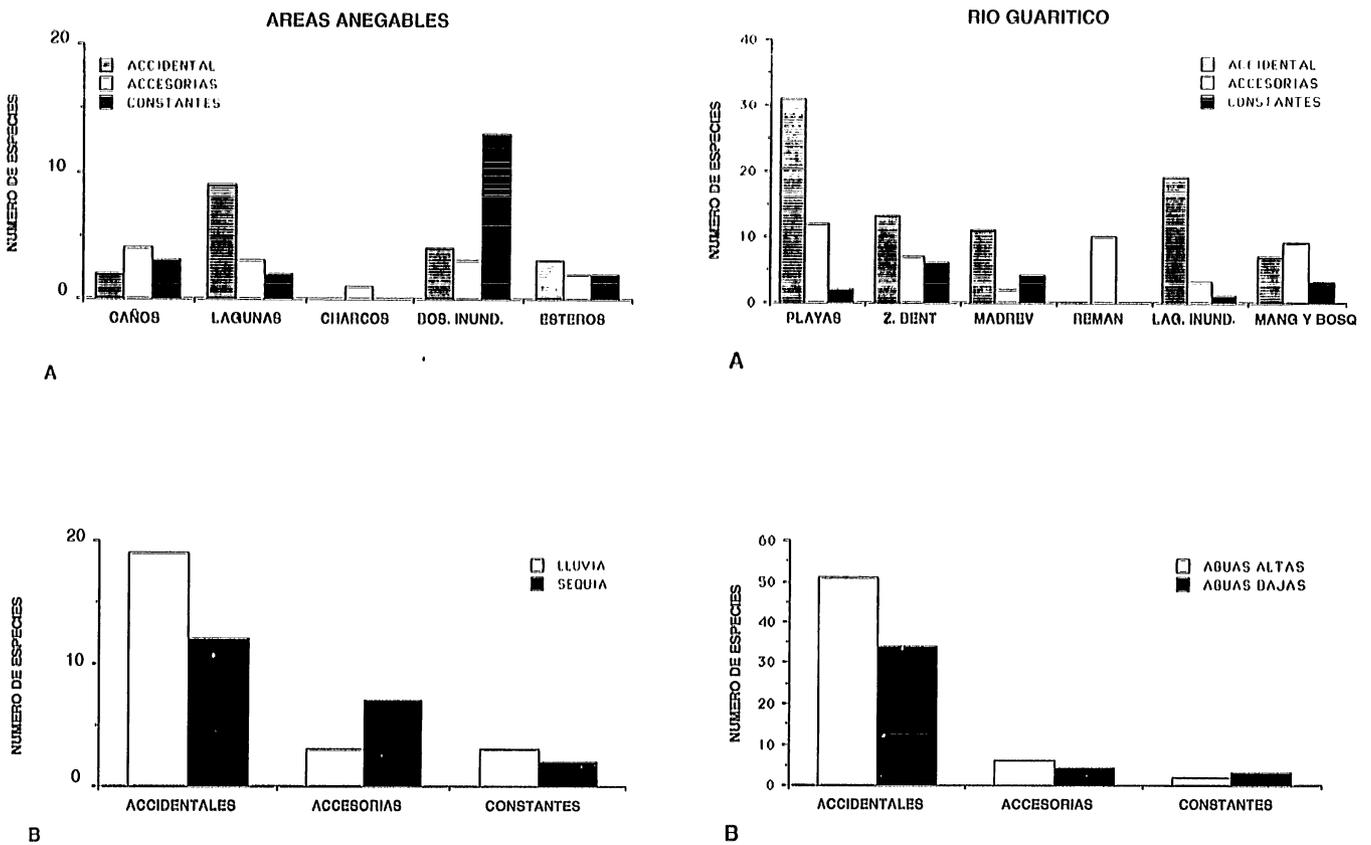


Figura 3. Número de especies accidentales, accesorias y constantes en las áreas inundables periféricas. A: tipo de hábitat, B: época del año.

Figura 4. Número de especies accidentales, accesorias y constantes en el río Guaritico. A: tipo de hábitat, B: época del año.

**Tabla 3.** Comparación entre el número de especies exclusivas y compartidas entre los dos sistemas.

	RIO GUARITICO (A)	AREAS INUNDABLES PERIFERICAS (B)
Número de Especies	61	27
Especies Comunes		23
Especies Exclusivas en (A)	36	--
Especies Exclusivas en (B)	--	4

**Tabla 4.** Abundancia y frecuencia específica en los diferentes hábitats y épocas del año en las áreas inundables periféricas.

Abundancia: **E** (escasa), **PC** (poco común), **C** (común), **A** (abundante), **MA** (muy abundante). Frecuencia: **CT** (constante), **AS** (accesorias), **AC** (accidentales).

ESPECIE	ABUNDANCIA (FRECUENCIA ESPECIFICA)						LLUVIA	SEQUIA
	CAÑOS	LAGUNAS	CHARCOS	BOSQUE	ESTEROS			
02. <i>A. magoi</i>	E (AC)	E (AC)	--	E (AC)	--	AC	AC	
03. <i>A. ucayalensis</i>	E (AC)	--	--	--	--	--	AC	
04. <i>B. amaurus</i>	E (AC)	E (AC)	--	E (CT)	--	AC	AC	
07. <i>E. gameroi</i>	E (AC)	--	--	PC (CT)	--	AC	AC	
09. <i>E. blohmi</i>	E (AC)	--	--	--	--	AC	AC	
10. <i>P. galeatus</i>	E (AC)	PC (AC)	--	--	C (CT)	AC	AC	
12. <i>C. osteocarus</i>	--	--	--	PC (AS)	--	AC	AC	
13. <i>C. septentrionalis</i>	--	--	--	E (AS)	--	AC	--	
14. <i>H. littorale</i>	PC (AS)	PC (AS)	MA (CT)	E (AC)	PC (AS)	AS	AS	
15. <i>H. thoracatum</i>	--	E (AC)	--	--	--	AC	--	
16. <i>Pseudodoras sp</i>	E (AC)	--	--	--	--	AC	--	
26. <i>H. edentatus</i>	C (CT)	PC (AS)	--	E (AC)	PC (AC)	CT	AS	
29. <i>C. plecostomoides</i>	--	--	--	E (AC)	--	--	AC	
31. <i>H. joberti</i>	--	--	--	E (AS)	--	AC	AC	
33. <i>H. plectostomus</i>	E (AS)	E (AC)	--	E (CT)	--	AC	AC	
35. <i>L. cataphracta</i>	E (AC)	--	--	E (AC)	--	AC	AC	
36. <i>L. maculatus</i>	PC (CT)	A (CT)	--	E (CT)	PC (CT)	CT	CT	
40. <i>G. multirradiatus</i>	E (AS)	E (AS)	--	E (CT)	PC	CT	CT	
42. <i>R. formosa</i>	E (AC)	--	--	C (CT)	--	AC	AC	
44. <i>S. rostratum</i>	--	--	--	E (CT)	--	AC	--	

**Tabla 4.(cont.)** Abundancia y frecuencia específica en los diferentes hábitats y épocas del año en las áreas inundables periféricas.Abundancia: **E** (escasa), **PC** (poco común), **C** (común), **A** (abundante), **MA** (muy abundante). Frecuencia: **CT** (constante), (accessorias), **AC**(accidentales).

ESPECIE	ABUNDANCIA (FRECUENCIA ESPECIFICA)						LLUVIA	SEQUIA
	CAÑOS	LAGUNAS	CHIARCOS	BOSQUE	ESTEROS			
53. <i>M. thoringi</i>	--	--	--	E (CT)	--	AC	AC	
55. <i>P. gracilis</i>	PC (AS)	E (AC)	--	C (CT)	PC (AC)	AS	AS	
58. <i>P. blochii</i>	C (CT)	C (CT)	--	E (CT)	C (AS)	CT	CT	
61. <i>P. fasciatum</i>	E (AC)	E (AC)	--	--	--	AC	--	
62. <i>P. tigrinum</i>	--	--	--	--	--	AC	--	
63. <i>R. sebae</i>	E (AC)	E (AC)	--	E (CT)	--	AC	AC	
65. <i>O. altermus</i>	E (AC)	E (AC)	--	PC (CT)	E (AC)	AC	AS	

**Tabla 5.** Abundancia y frecuencia específica en los diferentes hábitats y épocas del año en el río Guaritico.Abundancia: **E** (escasa), **PC** (poco común), **C** común), **A** (abundante), **MA** (muy abundante). Frecuencia: **CT** (constante), **AS** (accessorias), **AC** (accidentales).

ESPECIE	ABUNDANCIA (FRECUENCIA ESPECIFICA)						AGUAS	
	PLAYAS	ZONAS BENTICA	MADRE- VIEJA	REMANSO MARGINAL	LAGUNA INUNDACION	MAGLAR BOSQUE	BAJAS	ALTAS
01. <i>A. brevifilis</i>	E (AS)	E (AC)	--	--	--	--	AC	AC
03. <i>A. ucayalensis</i>	E (AS)	E (AC)	--	--	--	--	AC	AC
04. <i>B. amaurus</i>	E (AC)	--	--	--	--	E (AS)	AC	AC
05. <i>A. muchalis</i>	E (AS)	--	--	PC	--	--	AC	AC
06. <i>C. heckelli</i>	E (AC)	--	--	--	--	--	--	AC
07. <i>E. gameroi</i>	--	--	--	--	PC (AC)	A (CT)	--	AC
08. <i>E. benjamini</i>	--	--	--	--	--	E (CT)	--	AC
09. <i>E. blohmi</i> AC	--	--	--	--	--	--	PC	--
10. <i>P. galcatus</i>	--	--	--	--	E (AC)	(AS) PC (AS)	AC	AC
11. <i>T. galaxias</i>	E (AC)	--	--	--	--	--	AC	AC
12. <i>C. osteocarus</i>	E (AC)	--	C (AS)	--	PC (AC)	E (AC)	AC	AC
13. <i>C. septentrionalis</i>	--	--	E (AC)	--	E (AC)	PC (AC)	AC	AC

**Tabla 5.** Continuación.

Abundancia: **E** (escasa), **PC** (poco común), **C** (común), **A** (abundante), **MA** (muy abundante). Frecuencia: **CT** (constante), **AS** (accesorias), **AC** (accidentales).

ESPECIE	PLAYAS	ZONAS BENTICA	MADRE- VIEJA	ABUNDANCIA (FRECUENCIA ESPECIFICA)			AGUAS	
				REMANSO MARGINAL	LAGUNA INUNDACION	MAGLAR BOSQUE	BAJAS	ALTAS
14. <i>H. littorale</i>	E (AC)	--	--	--	PC (AS)	E (AC)	AC	AC
16. <i>C. coecutiens</i>	--	E (AC)	--	--	--	--	--	AC
17. <i>A. albomaculatus</i>	E (AC)	--	--	--	--	E (AS)	--	AC
18. <i>H. iheringi</i>	E (AS)	--	--	--	--	--	AC	AC
19. <i>L. linnelli</i>	E (AC)	E (AC)	--	--	--	--	--	AC
20. <i>M. irwini</i>	E (AC)	E (AS)	--	--	--	--	AC	AC
21. <i>O. eigenmanni</i>	--	--	--	--	E (AC)	E (AC)	AC	AC
22. <i>P. armatulus</i>	PC (AS)	--	E (AC)	E (AS)	--	--	AC	AC
23. <i>P. niger</i>	PC (AS)	--	E (AC)	E (AS)	--	--	AC	AC
25. <i>P. apurensis</i>	E (AC)	E (AC)	--	--	--	--	--	AC
26. <i>H. edentatus</i>	E (AS)	E (AC)	PC (AC)	--	--	--	AC	AC
27. <i>A. hystrix</i>	E (AC)	--	--	--	--	--	--	AC
28. <i>A. franki</i>	C (CT)	E (AC)	E (AS)	E (AS)	--	--	AS	AS
29. <i>C. plecostomoides</i>	--	--	E (AC)	--	--	--	AC	CT
30. <i>Hemiancistrus</i> sp	E (AC)	E (AC)	--	--	--	--	--	AC
32. <i>H. gulare</i>	E (AC)	--	E (AC)	E (AS)	--	E (AS)	AC	AC
33. <i>H. plecostomus</i>	E (AS)	--	E (CT)	E (AS)	E (AC)	E (AS)	CT	AC
34. <i>L. punctatus</i>	E (AC)	E (AS)	E (AC)	--	--	--	--	AS
35. <i>L. cataphracta</i>	E (AC)	C (CT)	--	--	--	--	AC	AS
36. <i>L. maculatus</i>	E (AC)	E (CT)	PC (CT)	--	PC (AS)	E (AS)	CT	AS
37. <i>Otocinclus</i> sp	--	--	--	--	--	E (AC)	--	AC
38. <i>P. nigrolineatus</i>	E (AC)	E (AC)	--	--	--	--	AC	AC
39. <i>P. laticeps</i>	--	E (AS)	--	--	--	--	--	AC
40. <i>G. multirradiatus</i>	E (AS)	E (AC)	E (CT)	--	E (AC)	E (AS)	AS	AC
41. <i>P. gibbiceps</i>	E (AC)	--	E (AC)	--	--	--	AC	AC

**Tabla 5.** (continuación) Abundancia y frecuencia específica en los diferentes hábitats y épocas del año en el río Guaritico.

Abundancia: **E** (escasa), **PC** (poco común), **C** común), **A** (abundante), **MA** (muy abundante). Frecuencia: **CT** (constante), **AS** (accesorias), **AC** (accidentales).

ESPECIE	PLAYAS	ZONAS BENTICA	MADRE- VIEJA	ABUNDANCIA (FRECUENCIA ESPECIFICA)			AGUAS	
				REMANSO MARGINAL	LAGUNA INUNDACION	MAGLAR BOSQUE	BAJAS	ALTAS
43. <i>R. lanceolata</i>	E (AC)	--	E (AC)	--	--	E (AS)	AC	AC
44. <i>S. rostratum</i>	E (AC)	PC (CT)	--	--	--	--	AC	AS
45. Gen. y sp. n	--	E (AS)	--	--	--	--	--	AC
46. <i>B. filamentosum</i>	E (AC)	--	--	--	--	--	--	AC
47. <i>C. macropterus</i>	E (AC)	E (CT)	--	--	--	--	AC	AC
48. <i>Duopalatinus</i> sp	E (AC)	E (CT)	--	--	--	--	AC	AC
49. <i>G. platynema</i>	E (AC)	--	--	--	--	--	--	AC
50. <i>H. aguanaei</i>	--	E (AC)	--	--	--	--	--	AC
51. <i>H. platyrhynchus</i>	E (AS)	E (AC)	E (AC)	--	--	--	AC	AC
52. <i>L. marmoratus</i>	--	--	--	--	E (AC)	--	--	AC
53. <i>M. iheringi</i>	E (AC)	--	--	--	--	--	--	AC
54. <i>P. hemiliopterus</i>	E (AC)	--	--	E	--	--	AC	--
55. <i>P. gracilis</i>	PC (AS)	PC (CT)	E (AC)	A (AS)	PC (AS)	--	AS	AS
56. <i>P. cristata</i>	E (AC)	PC (AC)	E (AC)	--	--	--	AC	AS
57. <i>P. altissimus</i>	--	PC (AC)	--	--	--	--	AC	AC
58. <i>P. blochii</i>	PC (CT)	C (CT)	C (CT)	C (AS)	C (CT)	--	CT	CT
59. <i>P. ornatus</i>	E (AC)	--	--	--	--	--	AC	AC
60. <i>P. pinirampu</i>	E (AC)	E (AS)	--	--	--	--	AC	AC
61. <i>P. fasciatum</i>	E (AS)	E (AC)	--	E (AS)	E (AC)	--	AS	AC
62. <i>P. tigrinum</i>	E (AC)	--	--	E (AS)	E (AC)	--	AC	AC
63. <i>R. sebae</i>	E (AC)	--	--	--	--	E (AC)	AC	AC
64. <i>S. lima</i>	E (AS)	--	--	--	--	--	AC	AC
65. <i>O. alternus</i>	E (AC)	--	--	--	PC (AC)	E (AS)	AC	AC

3a). Las áreas inundables presentaron la mayor riqueza de especies en el período de lluvias (25 especies), sólo estuvieron ausentes *A. ucayalensis* y *C. plecostomoides*, mientras que en la sequía hubo más especies ausentes (*C. septentrionalis*, *H. thoracatum*, *Pseudodoras* sp, *S. rostratum* y *Pseudoplatystoma* spp). (Fig. 3b, Tabla 4). De las 25 especies presentes en lluvias, 15 fueron accidentales, 3 accesorias y 3 constantes. Este predominio de especies accidentales es similar en sequía (12 especies) en relación a las accesorias (7 especies) y constantes (2 especies) (Tabla 4).

En el caso del río Guaritico cuatro hábitats se caracterizaron por una dominancia de especies accidentales: playas (31 especies), zona bentónica del canal (13 especies), madre viejas (11 especies) y lagunas (11 especies). Tan sólo en los remansos marginales del río y en el manglar-bosque inundable prevalecieron las especies accesorias (10 y 9, respectivamente). En todos estos hábitats las especies constantes siempre representaron el menor porcentaje (Fig. 4a). El mayor número de especies se observó en aguas altas (59 especies) en relación a las aguas bajas (11 especies) (Fig. 4b). La ausencia de especies en ambos períodos fue mayor en las áreas inundables y menor en aguas altas (2 especies ausentes) que en aguas bajas (20 especies ausentes) (Tabla 5). Al igual que en las áreas inundables las especies accidentales dominaron tanto en aguas altas como bajas (51 vs. 34), las accesorias fueron 6 vs. 4 y las constantes 2 vs. 3, respectivamente (Tabla 5).

### Abundancia de especies

En las áreas inundables periféricas las especies más abundantes fueron *P. blochii*, *P. gracilis*, *H. littorale*, *H. edentatus* y *L. maculatus* (Tabla 4). De acuerdo a las categorías establecidas la única especie muy abundante fue *H. littorale* en los charcos temporales. En los caños las especies comunes fueron *H. edentatus* y *P. blochii*, le siguen las poco abundantes como *H. littorale*, *L. maculatus* y *P. gracilis*. Las otras 14 especies fueron escasas. En las lagunas la especie más abundante fue *L. maculatus*, seguida por *P. blochii* (común), *P. galeatus*, *H. littorale* y *H. edentatus* (poco comunes). Las otras 9 especies fueron escasas. En los esteros si hubo más especies comunes siendo *P. galeatus* y *P. blochii* las más importantes (Tabla 4).

La comunidad de bagres del río Guaritico no se caracterizó por una abundancia marcada de una o varias especies en los diferentes hábitats, sino que a diferencia de las áreas inundables periféricas las especies fueron menos abundantes. Al considerar todos los hábitats la especie más común fue *P. blochii*. En las playas *Aphanotorulus franki*, en el fondo del canal *Loricaria cataphraxis* y *P. blochii*, en las madre viejas, *P. blochii* y *C. osteocarus* y en los remansos marginales *P. gracilis* y *P. blochii*. En las lagunas inundable *P. blochii* y por último en el manglar y bosque inundable *Entomocorus gameroi* (Tabla 5).

### Dominancia comunitaria

Los valores del índice de dominancia comunitaria (IDC) y las dos especies dominantes para cada uno de los hábitats de los dos sistemas se muestran en las Tablas 6 y 7. En las áreas inundables cada hábitat tiene dos especies dominantes que lo definen, salvo en los charcos temporales que sólo están representados por *H. littorale*. *Pimelodus blochii* aparece como la segunda especie dominante en tres hábitats (caños, lagunas y esteros) (Tabla 6). Una situación similar se observa en el río Guaritico donde cada hábitat también está definido por dos especies dominantes. En este caso *P. blochii* de nuevo fue la primera y segunda especie dominante en 4 hábitats (fondo del canal, madre viejas, remansos, lagunas de inundación) (Tabla 7). Todas las especies dominantes en ambos sistemas, excepto *Corydoras osteocarus*, son taxa de tallas mediana o grande y los adultos superan los 40 mm de longitud estándar.

### Alimentación

En 1418 estómagos analizados, y con contenido, se encontraron un total de 43 tipos de alimento, los cuales fueron agrupados en cinco grandes categorías: arena-detritus, zooplacton, invertebrados acuáticos (principalmente insectos), peces y material vegetal. En la Tabla 8 se muestran los valores de cada recurso según el método de frecuencia de aparición y volumétrico para las especies con más de cinco estómagos de contenido. En la Tabla 9 se indican los recursos encontrados en aquellas especies con menos de cinco estómagos con contenido. A continuación se exponen en forma resumida estos resultados por familias.

**Tabla 6.** Valores del índice de dominancia comunitaria (IDC), número de especies y especies dominantes para las áreas inundables periféricas.

Habitat	IDC	#Especies	Especies Dominantes
Cafío	0.54	19	1) <i>Hypophthalmus edentatus</i> 2) <i>Pimelodus blochii</i>
Lagunas	0.67	14	1) <i>Loricariichthys maculatus</i> 2) <i>Pimelodus blochii</i>
Charcos	1	1	1) <i>Hoplosternum littorale</i>
Bosque	0.58	20	1) <i>Pimelodella gracilis</i> 2) <i>Rineloricaria formosa</i>
Esteros	0.54	7	1) <i>Parauchenipterus galeatus</i> 2) <i>Pimelodus blochii</i>

**Tabla 7.** Valores del índice de dominancia comunitaria (IDC), número de especies y especies dominantes para el Rio Guaritico.

Habitat	IDC	#Especies	Especies Dominantes
Playas	0.34	45	1) <i>Aphanotorulus franki</i> 2) <i>Pimelodella gracilis</i>
Zona Bentónica	0.48	26	1) <i>Loricaria cataphracta</i> 2) <i>Pimelodus blochii</i>
Madreviejas	0.60	17	1) <i>Pimelodus blochii</i> 2) <i>Corydoras</i> sp "A"
Remansos	0.73	10	1) <i>Pimelodella gracilis</i> 2) <i>Pimelodus blochii</i>
Lagunas Inundables	0.37	15	1) <i>Pimelodus blochii</i> 2) <i>Loricariichthys maculatus</i>
Manglar y Bosque Inundable	0.62	19	1) <i>Entomocorus gameroi</i> 2) <i>Platydoras armatulus</i>

**Familia Ageneiosidadae.** En *Ageneiosus magoi* se encontró que el recurso camarones (*Macrobrachium* spp) representa más del 80% de su dieta, mientras que en *A. ucayalensis* los recursos más importantes lo constituyen los peces y dípteros. En el único estómago con contenido de *A. brevifilis* se encontraron restos de un pez.

**Familia Aspredinidae.** *Bunocephalus amaurus* es fundamentalmente detritívoro. Su alimentación se

complementa con insectos, especialmente larvas de efemenópteros y dípteros. Los elevados porcentajes de escamas y restos de insectos podrían indicar su consumo como consecuencia de su hábito detritívoro.

**Familia Auchenipteridae.** Los resultados obtenidos muestran a *Auchenipterus nuchalis* como zooplancófago. Complementa su dieta con insectos acuáticos y camarones. *Entomocorus gameroi* y

*Parauchenipterus galeatus* se presentan como omnívoros con una tendencia entomófaga. Los coleópteros, dípteros y efemenópteros son los recursos de mayor importancia. El porcentaje volumétrico relativamente elevado del recurso peces en la dieta de *P. galeatus* lo señala como un omnívoro con tendencia ictiófaga.

**Familia Callichthyidae.** Si bien *Hoplosternum littorale* aparece como un omnívoro, se encontró que el recurso zooplanctón es el mayor de importancia volumétrica. Le siguen los insectos acuáticos especialmente dípteros, detritus y material vegetal. Los escasos datos sobre la alimentación de *Corydoras septentrionalis* y *C. osteocarus* no permiten enmarcarlas en ningún tipo particular de categoría.

**Familia Doradidae.** Los insectos acuáticos, fundamentalmente dípteros, son el recurso más importante en la dieta de esta familia. Cabe señalar que en los estómagos de *Megalodoras irwini* sólo se encontraron semillas y caracoles del género *Pomacea*. En el caso de *Platydoras armatulus* las escamas son el alimento de mayor importancia seguido de los efemenópteros. Es posible que las escamas provengan de otros peces vivos, ya que no se encontró detritus en ningún estómago analizado.

**Familia Hypophthalmidae.** *Hypophthalmus edentatus* es zooplanctófago y ocasionalmente complementa su dieta con insectos (principalmente larvas de dípteros y efemenópteros) y camarones (juveniles o fases larvares).

**Familia Loricariidae.** Todos los miembros de esta familia presentan una misma dieta. El detritus es el tipo de alimento de mayor importancia, sobrepasando ampliamente el 50% del volumen total e incluso es el único recurso encontrado en los estómagos de *H. plecostomus*, *Glyptoperichthys multirradiatus*, *Rineloricaria formosa* y *Sturisoma rostrata*.

**Familia Pimelodidae.** En general las especies de esta familia aparecen omnívoras con una fuerte tendencia entomófaga. Las larvas de dípteros, fundamentalmente quironómidos y ceratopogónidos, son los insectos de mayor relevancia.

**Familia Trichomycteridae.** Sólo 5 de los 31 estómagos de *Ochmacantus alternus* analizados conte-

nían mucus (o sustancia pastosa), probablemente de otros peces.

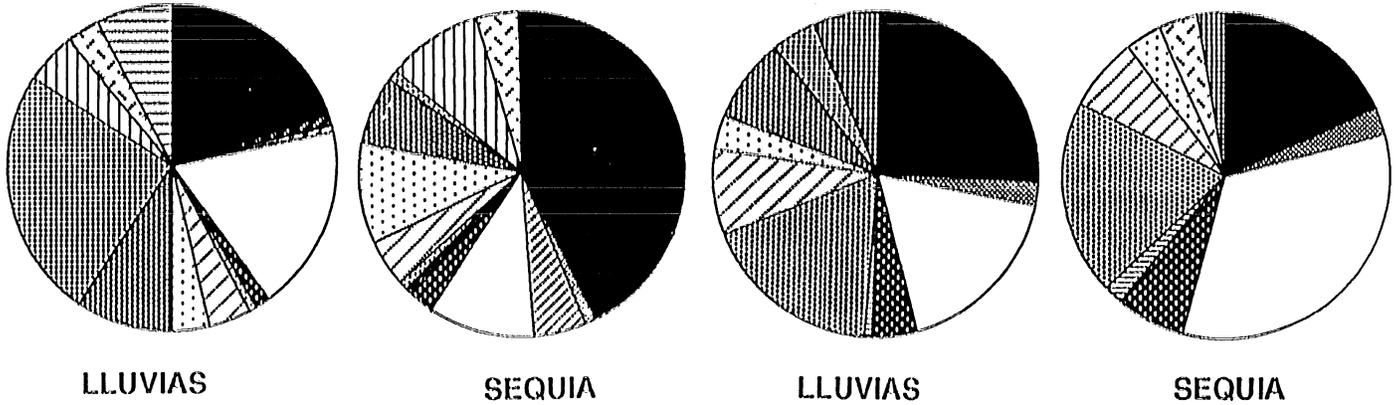
Resumiendo la información anterior se puede categorizar de forma preliminar los siguientes grupos tróficos: 1) Detritívoros. Especies de la familia Aspredinidae y Loricariidae; 2) Zooplanctófagos. Familia Hypophthalmidae y Auchenipteridae (*A. nuchalis*); 3) Omnívoros-herbívoros (mayoría de las especies); 4) Omnívoros-carnívoros; 5) Omnívoros-herbívoros y finalmente una especie que consume únicamente mucus (*O. alternus*).

La alimentación de *P. blochii*, *P. gracilis*, *H. littorale* y *H. edentatus*, fue estudiada según la época climática.

*Pimelodus blochii* puede ser considerado como una especie omnívora, ya que su dieta incluye recursos animales, vegetales y detritus. Los detritus, insectos y semillas tienen la mayor importancia en términos volumétricos. En la Fig. 5 se muestran los resultados discriminados según la época del año. Durante las lluvias las larvas de insectos (especialmente Ephemeroptera) junto con las semillas, restos vegetales y detritus (particularmente vegetal), representan cerca del 70% del volumen de la dieta. Durante la sequía ocurre un incremento muy importante en el consumo de detritus. De igual manera aumentan los recursos peces y camarones y disminuye el consumo de restos vegetales, semillas e insectos.

*Pimelodella gracilis* es un omnívoro-entomófago. También se observaron cambios en la dieta debido a la bioestacionalidad (Fig. 6). Así las diferencias en la importancia de los recursos insectos y restos vegetales son las más evidentes. Durante las lluvias estos son de mayor importancia que en la sequía. Sin embargo, los efemenópteros tienen un mayor valor volumétrico en la época seca que durante las lluvias. El detritus disminuye también en la sequía, pero aumentan otros recursos de fondo como tricópteros y escamas.

*Hypophthalmus edentatus* es una especie claramente zooplanctófaga ya que cerca del 80% de su dieta la componen cladóceros, copépodos y ostrácodos (Fig. 7). Durante las lluvias hubo un mayor número de recursos que en la sequía. Los



LLUVIAS

SEQUIA

LLUVIAS

SEQUIA

- DETRITUS
- ▨ OSTRACODA
- ▩ CLADOCERA
- ▧ COPEPODA
- EPHEMENOP
- ▣ COLEOPTERA
- ▤ HEMIPTERA
- ▥ DIPTERA

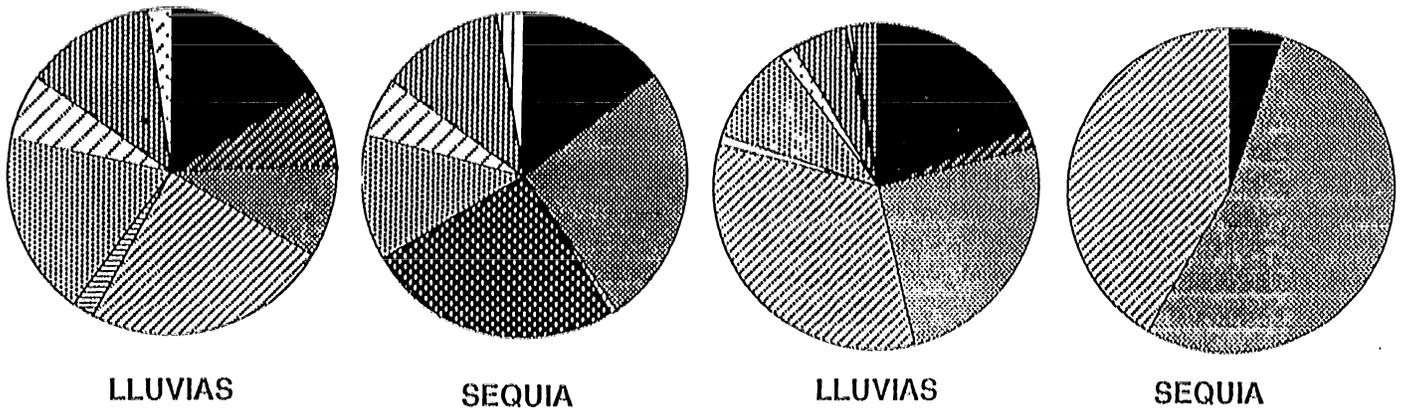
- ▦ REST. INSEC
- ▧ CAMARON
- ▨ RES VEGETAL
- ▩ SEMILLAS
- PECES
- ESCAMAS
- ▬ POMACEA
- ▭ OTROS

- DETRITUS
- ▨ OSTRACODA
- ▩ CLADOCERA
- ▧ COPEPODA
- EPHEMENOP
- ▣ COLEOPTERA
- ▤ HEMIPTERA
- ▥ DIPTERA

- ▦ REST. INSEC
- ▧ CAMARON
- ▨ RES VEGETAL
- ▩ SEMILLAS
- PECES
- ESCAMAS
- ▬ POMACEA
- ▭ OTROS

Figura 5. Variación estacional (lluvia-sequia) de la dieta de *Pimelodus blochii*

Figura 6. Variación estacional (lluvia-sequia) de la dieta de *Pimelodella gracilis*



LLUVIAS

SEQUIA

LLUVIAS

SEQUIA

- DETRITUS
- ▨ OSTRACODA
- ▩ CLADOCERA
- ▧ COPEPODA
- EPHEMENOP
- ▣ COLEOPTERA
- ▤ HEMIPTERA
- ▥ DIPTERA

- ▦ REST. INSEC
- ▧ CAMARON
- ▨ RES VEGETAL
- ▩ SEMILLAS
- PECES
- ESCAMAS
- ▬ POMACEA
- ▭ OTROS

- DETRITUS
- ▨ OSTRACODA
- ▩ CLADOCERA
- ▧ COPEPODA
- EPHEMENOP
- ▣ COLEOPTERA
- ▤ HEMIPTERA
- ▥ DIPTERA

- ▦ REST. INSEC
- ▧ CAMARON
- ▨ RES VEGETAL
- ▩ SEMILLAS
- PECES
- ESCAMAS
- ▬ POMACEA
- ▭ OTROS

Figura 7. Variación estacional (lluvia-sequia) de la dieta de *Hypophthalmus edentatus*

Figura 8. Variación estacional (lluvia-sequia) de la dieta de *Hoplosternum littorale*

copépodos y cladóceros aparecen casi en igual proporción (30% cada uno) y los dípteros, especialmente quironómidos, representan un 15% aproximadamente en las lluvias. En la sequía disminuye el número de recursos consumidos. Los cladóceros representan aproximadamente el 55% mientras que el resto corresponde a copépodos y restos semidigeridos de zooplacton.

*Hoplosternum littorale* aparece como una especie plancto-entomófaga (Fig. 8). Siguen en importancia el material vegetal y detritus. Durante la sequía los restos vegetales, cladóceros e insectos son respectivamente los recursos de mayor importancia. En las lluvias aumenta el número de recursos consumidos y los copépodos, ostrácodos y semillas incrementan su importancia constituyendo cerca del 50%.

### Depredación

De las 46 especies, considerando toda la comunidad de peces que pudieran tener hábitos ictiófagos, se ha determinado que al menos 7 de estas incluyen bagres en su dieta, ya sean larvas, juveniles o adultos (Tabla 10).

### Reproducción

En las Tablas 11 y 12 se indican los estadios de desarrollo gonadal de varias especies de Siluriformes correspondientes a las áreas inundables periféricas y río Guaritico. En general se observa la presencia de ejemplares en los estadios IV, V y VI, correspondientes a maduración, madurez y desove respectivamente, entre los meses de mayo a octubre (época de lluvias). Esto indica que la mayoría de las especies se reproducen durante esta época, específicamente a mitad y final de esta estación. En contraste, las especies de la Familia Loricariidae parecen tener una reproducción continua, ya que se encontraron individuos en desove o post-desove durante todo el período de muestreo (Fig. 9).

### Estructura de Tallas

Los resultados anteriores se ven conformados por los que aporta la estructura de tallas de cada especie. Se observa la presencia de juveniles o ejemplares de la menor talla durante la época de lluvias (mayo-octubre) para las áreas inundables pe-

riféricas (Tabla 13) o de aguas altas (junio-noviembre) para el río (Tabla 14). Por otra parte, las especies de Loricariidae presentan juveniles tanto en lluvias como en sequía lo que indica una reproducción constate.

De forma particular en las Figuras 10 a la 14 se presenta la estructura de tallas de *Pimelodus blochii*, *Pimelodella gracilis*, *Hypophthalmus edentatus*, *Hoplosternum littorale* y *Loricariichthys maculatus*. La presencia de juveniles de *P. blochii* y *H. littorale* durante los meses de mayo-octubre indican una reproducción durante las lluvias, particularmente en su inicio. Si bien el mayor número de juveniles de *H. edentatus* corresponden al período de lluvias, la presencia de ejemplares menores de 5 cm en enero, aunado a la presencia continua de adultos entre 5 -10 cm, puede indicar una reproducción constante. Igualmente la aparición de un número elevado de ejemplares de *P. gracilis* entre 2-4 cm a finales de la época lluviosa y principio de la época seca parecen indicar una reproducción continua. Por último, la presencia de juveniles de *L. maculatus* durante todo el período de estudio es indicativo de una reproducción constante, que incluso tendría dos picos, uno a principio y otro a finales de la época de lluvias.

Al comparar la estructura de tallas de todas las especies en las áreas inundables periféricas y el río Guaritico (Fig. 15), observamos que hay un mayor número de especies de menor talla (hasta 300 mm L.E.) en las áreas inundables que en el río. Esta situación se revierte en las especies de talla mediana (300-700 mm L.E.) las cuales son más numerosas en el río Guaritico. Para las especies de mayor talla (700 mm L.E. en adelante) debería esperarse algo similar, sin embargo, los efectos de explotación pesquera en el canal principal del río Guaritico impedirían que algunas de ellas alcancen su talla máxima.

### Fecundidad

En la Tabla 15 se indican los resultados del cálculo de fecundidad absoluta, diámetro de ovocitos y talla mínima reproductiva observada en este estudio así como datos de la literatura. Los menores valores de fecundidad fueron encontrados en las especies de las familias Ageneiosidae, Aspredinidae y

Tabla 8. Valores expresados en porcentaje de cada uno de los recursos alimentarios según el método volumétrico y frecuencia de aparición (entre paréntesis). Arena (Are), Detritus (De), Cladóceros (Cla), Copépodos (Cop), Ostrácosos (Ost), Coleópteros (Col), Dípteros (Dip), Ephemeroptera (Eph), Hemiptera (He), Odonata (Odo), Trichoptera (Tri), Insectos No Identificados (Ins), Pomacea (Pom), Camarones (Cam), Pez (Pez), Escamas (Esc), Vegetales (Veg) y Semillas (Sem).

ESPECIE	N	Are	Det	Cla	Cop	Ost	Col	Dip	Eph	Hem	Odo	Tri	Ins	Pom	Cam	Pez	Esc	Veg	Sem
<b>AGENEIOSIDAE</b>																			
<i>Ageneiosus magoi</i>	5(5)		20 (2.9)					20 (5.7)							80 (85.7)				40 (5.7)
<i>Ageneiosus ucavalensis</i>	22(7)		14.3 (2.1)	14.3 (2.4)				71.4 (41.5)					14.3 (4.3)		14.3 (2.4)	42.9 (47.3)			
<b>ASPRIDINIDAE</b>																			
<i>Bunoecephalus amaurus</i>	33(11)		50 (37.7)			10 (3.3)		20 (6.6)	20 (11.5)	10 (6.6)			30 (19.6)					10 (14.7)	
<b>AUCHENIPTERIDAE</b>																			
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	9(8)			75 (41.9)	62.5 (29.4)		25 (13.1)	12.5 (1.3)				25 (10.5)			12.5 (3.8)				
<i>Entomocorus gameroi</i>	30(27)		7.4 (4.2)	14.8 (2.1)		3.7 (0.4)	33.3 (31.1)	18.5 (24.2)	18.5 (16.7)	8.1 (7.1)			14.8 (10.8)					3.7 (0.4)	7.4 (3)
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	40(22)		31.8 (12.6)	4.6 (0.2)			18.2 (37.8)	4.6 (0.2)	13.4 (10.9)				13.6 (37.8)			9.1 (12.8)		4.6 (2.6)	
<b>CALLICHTHYIDAE</b>																			
<i>Hoplosternum littorale</i>	48(28)		35.7 (15.8)	35.7 (12.7)	35.7 (19.8)	17.9 (6.2)	7.1 (5.6)	42.9 (16.6)		3.8 (1.6)			28.6 (6.3)			3.6 (0.6)	3.6 (2.2)	25 (12.6)	
<b>DORADIDAE</b>																			
<i>Hassar iteringi</i>	6(6)						16.7 (6.7)	83.3 (86.7)	16.7 (6.6)										
<i>Leptodoras linnelli</i>	6(6)	33.3 (8.5)	35.3 (12.5)					100 (79.2)											
<i>Megalodoras irwini</i>	8(6)																		
<i>Platyodoras armatus</i>	7(7)					14.3 (0.7)		42.9 (5.7)	57.1 (32.9)	14.3 (4.3)						14.3 (1.4)	71.4 (35.7)	28.6 (4.3)	57.1 (15)
<i>Pseudodoras niger</i>	16(14)	14.3 (4.6)	28.6 (12.7)			35.7 (3.4)	28.6 (8.8)	85.7 (37.6)	21.4 (15.5)	21.4 (1.8)		35.7 (4.2)	21.4 (2.3)					14.3 (4.7)	21.4 (4.4)
<b>HYPOPHthalmIDAE</b>																			
<i>Hypophthalmus edentatus</i>	71(58)		27.6 (15.9)	74.1 (34)	63.8 (36.8)	13.8 (1.5)		8.6 (7.3)	3.5 (0.8)		1.7 (0.6)				8.6 (1.1)				

Tabla 8. (Continuación)

ESPECIE	N	Are	Det.	Cla	Cop	Ost	Col	Dip	Eph	Hem	Odo	Tri	Ins	Pom	Cam	Pez	Esc	Veg	Sem
<b>LORICARIIDAE</b>																			
<i>Hypostomus plecostomus</i>	18(15)		100 (100)																
<i>Limatulichthys punctatus</i>	11(11)	54,5 (33,2)	45,5 (30,8)	18,2 (9,4)		7,3 (15,9)		27,3 (9,4)		9,1 (1,3)									
<i>Loricaria cataphracta</i>	52(48)	22,9 (5)	85,4 (84,1)	4,2 (0,3)		6,3 (0,5)		37,5 (10,5)	8,3 (1,1)			6,3 (0,3)				2 (0,1)			16,7 (3)
<i>Loricariichthys maculatus</i>	63(47)		93,1 (97)	4,3 (0,5)	2,1 (0,5)			6,4 (1)								2,1 (1)			55,6
<i>Pseudohermiodon laticeps</i>	9(9)	22,2 (0,9)	77,8 (53)			44,4 (9,6)		55,6 (8,2)				22,2 (2,7)							
<i>Glyptoperichthys multiradiatus</i>	29(23)		100 (100)																
<i>Rineloricaria formosa</i>	10(7)		100 (100)																
<i>Sturisoma rostrata</i>	26(25)		100 (100)																
<b>PIMELODIDAE</b>																			
<i>Duopalatinus</i> sp	18(10)							30 (24,2)	20 (16)	10 (7,9)	10 (15,8)	20 (24,8)			20 (8,1)			10 (3,2)	
<i>Pimelodella gracilis</i>	74(63)		39,7 (22,6)	11,1 (2,5)	6,4 (1,3)		7,9 (5,6)	53,9 (18,4)	28,6 (23,7)	4,8 (1,4)	3,2 (1)	9,5 (2,7)	15,9 (8)		3,2 (3,4)		6,4 (1,5)	9,5 (5,1)	6,4 (2,8)
<i>Pimelodus altissimus</i>	15(15)					20	26,7 (4,3)	86,7 (20,1)	66,7 (34,9)	6,7 (1,3)		6,7 (2)	53,3 (14,8)		6,7 (3)		33,3 (13,2)	6,7 (1,7)	
<i>Pimelodus blochii</i>	121(104)		33,7 (30)	3,9 (0,6)	3,9 (2,5)		3,9 (2,1)	3,9 (0,8)	19,2 (14,3)	1,9 (0,1)		4,8 (2,7)	4,8 (4,3)	5,8 (4)	11,5 (6,2)		8,6 (3,6)	17,3 (8)	17,3 (13,4)
<i>Pinirampus pinirampu</i>	14(9)		33,3 (12,8)			22,2 (4,4)		55,6 (20,5)	66,7 (46,7)				11,1 (4,5)		11,1 (11,1)				
<i>Rhamdia sebae</i>	8(7)		42,9 (22,9)			28,6 (17,8)	14,3 (21,9)	14,3 (1,1)				14,3 (2,2)			14,3 (17,6)		28,6 (6,6)	14,3 (7,7)	



**Tabla 10.** Lista de especies presa (Siluriformes) y depredadores activos.

Especie	Presa
<i>Paratrygon aireba</i>	<i>Loricariichthys maculatus</i> <i>Hypostomus plectostomus</i>
<i>Cynopotamus bipunctatus</i>	<i>Pimelodella cristata</i>
<i>Hoplias malabaricus</i>	<i>Hypophthalmus edentatus</i> Doradidae no Identificado
<i>Ageneiosus brevifilis</i>	<i>Pimelodus blochii</i>
<i>Phractocephalus hemiliopterus</i>	<i>Agamyxis albomaculatus</i> <i>Hypostomus plectostomus</i>
<i>Caquetaia krausii</i>	<i>Loricariichthys maculatus</i>

Loricariidae. Así mismo en estas familias se encontraron los mayores valores en los diámetros de sus ovocitos. Por el contrario las mayores fecundidades se observaron en las familias Doradidae y Pimelodidae. La mayor fecundidad corresponde a *Megalodoras irwini*, que a su vez es la especie de mayor tamaño.

## DISCUSION

Las especies reportadas representan aproximadamente la tercera parte de la ictiofauna del área (Lasso et al, 1991), proporción que se mantienen al considerar toda la ictiofauna del Bajo Llano (Machado-Allison, 1993). Si comparamos la composición de la silurofauna con otras áreas representativas de la cuenca del Orinoco como por ejemplo Lagunas del Bajo Orinoco (38 especies. Lasso, 1988; 37 especies. Rodríguez y Lewis, 1990), río Suapure (41 especies. Lasso, 1992), río Orituco (59 especies Machado-Allison y Moreno, 1993), ríos Aguaro-Guariquito (28 especies. Machado-Allison et al, 1993), río Atabapo (36 especies. Royero et al, 1992) y sistemas modulares llaneros (21 especies. Taphom y Lilyestrom, 1984), encontramos la mayor riqueza de Siluriformes registrada para Venezuela. La complejidad biótica y física de los ambientes estudiados unida a métodos de muestreo diurnos y nocturnos que no subestiman a

los Siluriformes, resultan en una elevada diversidad taxonómica.

Existe una disminución marcada en la diversidad de la comunidad a medida que nos alejamos del canal principal del río y planicie de inundación asociada hacia las áreas periféricas inundables. Taphom y Lilyestrom (1984) encontraron relaciones similares en módulos del Bajo Llano. Welcomme (1985) compara este patrón de distribución de la riqueza de la sabana inundable del Apure-Arauca con las áreas inundables africanas. El intenso intercambio biótico entre el canal principal y el plano inundable, da como resultado por lo general, una diversidad de especies más alta en el sistema río-plano de inundación que en las áreas periféricas inundadas básicamente por agua de lluvias (Junk y Fiurch, 1993). Este incremento en la diversidad de especies está ligado además, de muchos otros factores, a la heterogeneidad ambiental y disponibilidad de nichos (Lowe-McConnell, 1987; Machado-Allison, 1987; Machado-Allison et al, 1993). Estas varían en función de la extensión y dinámica del ecotono o zona de transición acuática-terrestre ("ATTZ"), la cual depende a su vez del pulso de inundación (Junk et al, 1989). La duración, regularidad, frecuencia y amplitud de este último, regulan no sólo los patrones de distribución espacial sino que incluye otras interacciones bióticas tales como alimentación, reproducción y distribución temporal.

Tabla 11. Estadios de desarrollo gonadal (hembras) de las especies en las Areas Inundables \* (machos dimórficos).

ESPECIE	MESES											
	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M
<b>AGENIOSIDAE</b> <i>Ageneiosus magoi</i> <i>Ageneiosus ucayalensis</i>							IV					VI*
<b>ASPRIDINIDAE</b> <i>Bunocephalus amaurus</i>		II-IV		IV		IV	IV-V	II				
<b>AUCHENIPTERIDAE</b> <i>Entomocorus gameroi</i> <i>Parauchenipterus galeatus</i>	II		IV			II	II	II				
<b>CALLICHTHYIDAE</b> <i>Hoplosternum littorale</i> <i>Corydoras septentrionalis</i>	II	III-IV				II	II		II			II
<b>DORADIDAE</b> <i>Pseudorasbora sp.</i>					V							
<b>HYPOPITHALMIDAE</b> <i>Hypophthalmus edentatus</i>	II	I				II	II	II				II
<b>LORICARIIDAE</b> <i>Hypostomus plecostomus</i> <i>Loricariichthys maculatus</i> <i>Glyptoperichthys multiradiatus</i>	III-IV	IV	IV	III-IV	II	II	II	II	II	II		II
<b>PIMELODIDAE</b> <i>Pimelodella gracilis</i> <i>Pimelodus blochi</i> <i>Rhamdia sebae</i>	IV				III	IV		II	II			III
<b>TRICHOMYCTERIDAE</b> <i>Ochmacanthus alternus</i>	III-IV	IV	III-IV			II			II		II	III-IV
	IV					IV						

Tabla 12. Estadios de desarrollo gonadal (hembras) de las especies en el río Guaritico \* (machos dimórficos), \*\* (machos expulsando esperma).

ESPECIE	MESES											
	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E
<b>AGENIOSIDAE</b> <i>Ageneiosus brevifilis</i> <i>Ageneiosus ucayalensis</i>	II	III-IV	III-IV	IV	III-IV			II				II
<b>CALLICHTHYIDAE</b> <i>Corydoras osteocarus</i>			III									
<b>DORADIDAE</b> <i>Leptodoras limelli</i> <i>Megalodoras irwini</i> <i>Pseudodoras niger</i> <i>Pterodoras apurensis</i>							V	VI			III-IV	
<b>HYPOPITHALMIDAE</b> <i>Hypophthalmus edentatus</i>	II			IV	IV-VI	VI						
<b>LORICARIIDAE</b> <i>Aphanotorulus franki</i> <i>Limatulichthys punctatus</i> <i>Glyptoperichthys multiradiatus</i> <i>Glyptoperichthys gibbiceps</i> <i>Sturisoma rostratum</i> Género y especie n.				IV			VI	VI		VI	VI	
<b>PIMELODIDAE</b> <i>Brachyplatystoma vaillanti</i> <i>Hemisorubim platyrhynchus</i> <i>Pimelodus blochii</i> <i>Pinirampus pinirampu</i> <i>Phractocephalus hemiliopterus</i> <i>Pseudoplatystoma fasciatum</i> <i>Pseudoplatystoma tigrinum</i>					VI							
	II	III-IV	III	IV		VI						
	III	III-IV	III									
	III	III-IV						IV				



Tabla 13. Relación de Tallas (longitud estándar) para las especies en las áreas inundables. \* (indica juveniles).

ESPECIE	MESES											
	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M
<b>AGENEIOSIDAE</b>												
<i>Ageneiosus magoi</i>				83			168	117-168	118			
<i>Ageneiosus ucayalensis</i>	157-168											
<b>ASPREDINIDAE</b>												
<i>Bunocephalus amaurus</i>		41-54		23-51	*16-53	19-51	24-65	22-53	27-56	*17-31		
<b>ACHIBENIPTERIDAE</b>												
<i>Entomocorus gameroi</i>	38-52			54-55			28-35	30-54	37-48		51-57	
<i>Epapterus blohmi</i>				72					61-67			
<i>Parauchenipterus galeatus</i>		85-129				98-114	98-119	100-133	119-153	87-156	87-125	94-142
<b>CALLICHTHYIDAE</b>												
<i>Corydoras osteocarus</i>							16-34	19-28	24-27	22-25		
<b>LORICARIIDAE</b>												
<i>Cochliodon plecostomoides</i>									*34-91	*36-107		
<i>Hypoptopoma joberti</i>								42		*20-48		
<i>Hypostomus plecostomus</i>	100-194	135-215	*24-225	*11-180		*46-215	*18-187	*39-68	*51-200		*58-115	
<i>Loricaria cataphracta</i>			114		84-92	67-85	73-129	112	82-90			
<i>Glyptoperichthys multiradiatus</i>	56-250	207-240	*20-36	*17-257	41-42	*20-240	83	67-266	62-260	89-265	208	222
<i>Rineloricaria formosa</i>						68	*34-100	*34-99	*32-63	*39-92		
<i>Sturisoma rostratum</i>							68	66-109		76		
<b>PIMELODIDAE</b>												
<i>Microglanis iheringi</i>									20	19-29		
<i>Rhamdia sebae</i>	99-112		57		63	*43-145	69		88			
<b>TRICHOMYCTERIDAE</b>												
<i>Ochmacanthus alternus</i>	25-34	29	31-33			20-38	20-33	22-38	24-30	22-34	27-42	

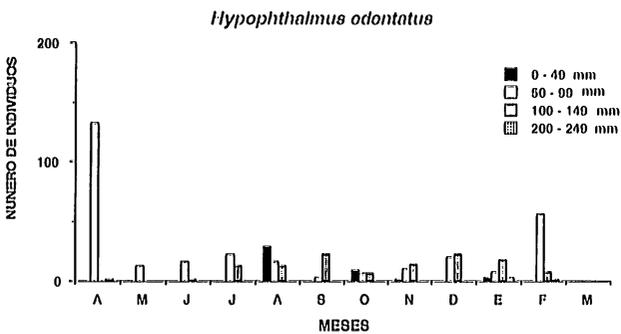


Figura 10. Estructura de tallas de *Hypophthalmus edentatus*

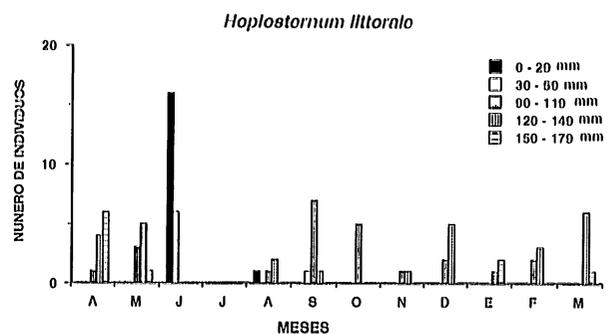


Figura 11. Estructura de tallas de *Hoplosternum littorale*.

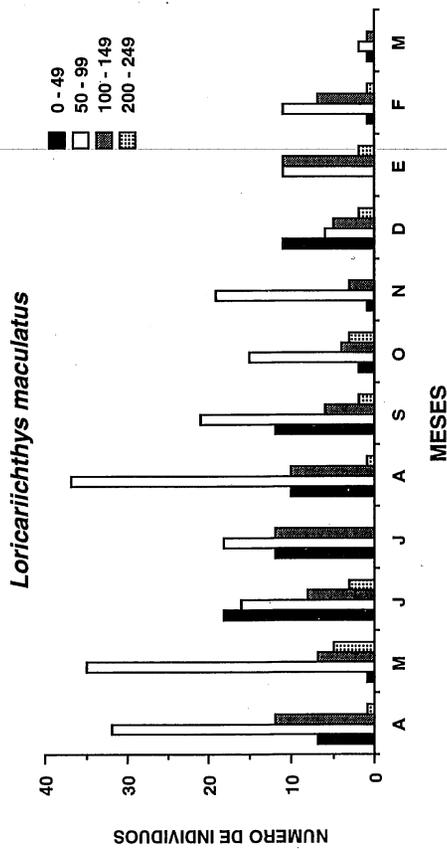
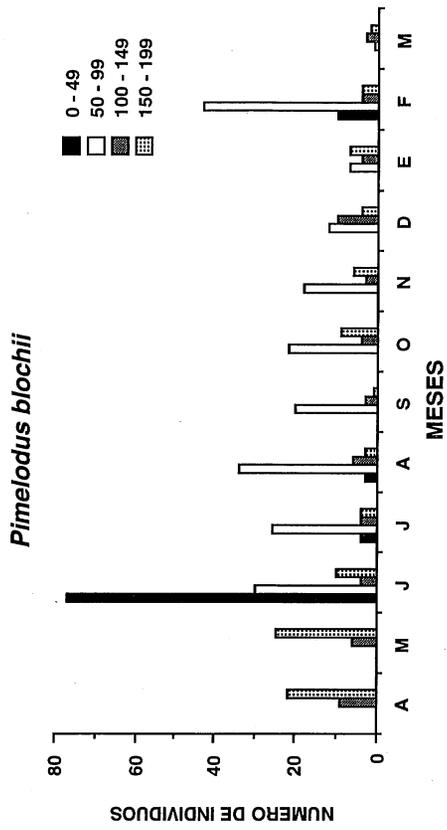


Figura 12. Estructura de tallas de *Loricariichthys maculatus*

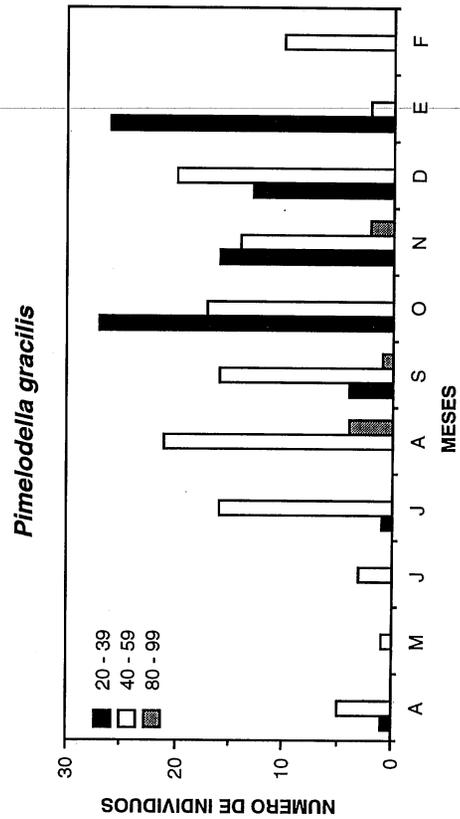


Figura 14. Estructura de tallas de *Pimelodella gracilis*.

Figura 13. Estructura de tallas de *Pimelodus blochii*

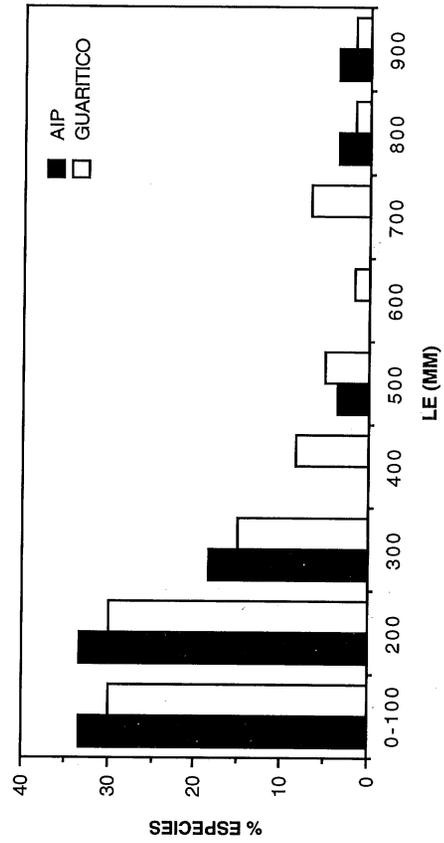


Figura 15. Histograma comparativo de las tallas (longitud estándar) de las especies en el río Guaritico y áreas inundables periféricas (AIP).

Tabla 14. Relación de tallas (longitud estándar) para las especies en el río Guaritico. \*(indica juveniles)

ESPECIE	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E
AGENEIOSIDAE												
<i>Ageneiosus brevifilis</i>	258			285-355	355	*37-225			197			
<i>Ageneiosus ucayalensis</i>				153-269		*43-59	108				141	
ASPRENDINIDAE												
<i>Bunocephalus amaurus</i>											30	*16-19
AUCHENIPTERIDAE												
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	129-148				143		149			134		82-84
<i>Centromochlus heckelli</i>					18		30	35				
<i>Entomocorus benjamini</i>								30-45	34-42	31-33		28-32
<i>Entomocorus gameroi</i>							45-47	46-54				
<i>Epapterus blohmi</i>												
<i>Parauchenipterus galeatus</i>												58-138
<i>Tatia galaxias</i>								52				
CALLICHTHYIDAE												
<i>Corydoras osteocarus</i>	31											17-24
<i>Corydoras septentrionalis</i>			20-27									
<i>Hoplosternum littorale</i>										99-109		
CETOPSIDAE												
<i>Cetopsis coecutines</i>						*36-39		*37-44				
DORADIDAE												
<i>Agamyxis albomaculatus</i>										38	52	
<i>Hassar iheringi</i>				138	189			156	69-72			
<i>Leptodoras linnelli</i>								76-146	82	145		
<i>Megalodoras irwini</i>						430	400-540	420			*185-271	
<i>Orinocodoras eigenmanni</i>		155									69	
<i>Pseudodoras niger</i>	320-375	245-405	370-435	400	245-465	400			430	360-400		
<i>Platyodoras armatus</i>											37-60	48-69
<i>Pterodoras apurensis</i>					*65-270	*66		*53			*62	
HYPOPHthalmIDAE												
<i>Hypophthalmus edentatus</i>				*68-153	*36-38	71-100	167					



Tabla 15. Fecundidad, diámetro de los ovocitos y talla mínima de madurez sexual observadas en algunas especies. \*(registro basado en la literatura).

FAMILIA	ESPECIE	LE (mm)	FECUNDIDAD	Ø OVOCITOS (mm)	TALLA MINIMA MADUREZ
AGENEIOSIDAE	<i>Agenetosus brevifilis</i>	750?	1.90*	250 (macho)	
	<i>Agenetosus magoi</i>	161	1874		161
	<i>Agenetosus ucayalensis</i>				150 (macho)
ASPREDINIDAE	<i>Bunocephalus amaurus</i>	48	890	0.66	41
AUCHENIPTERIDAE	<i>Parauchenipterus galeatus</i>	125	1632	1.15	107
CALICHTHYIDAE	<i>Hoplosternum littorale</i>	130	10039	1.51	94
DORADIDAE	<i>Leptodoras linnelli</i>	160	34868	0.65	140
	<i>Megalodoras irwini</i>	540	459279	0.88	540
	<i>Pseudodoras niger</i>	350	249389		245
	<i>Pseudodoras</i> sp	335	308507		
	<i>Pterodoras apurensis</i>	270			270 (macho)
HYPOPHTHALMIDAE	<i>Hypophthalmus edentatus</i>	380	30358	0.42	315
LORICARIIDAE	<i>Aphanotorulus franki</i>	270	1513		262
	<i>Hypoptopoma joberti</i>		52*	1.60*	
	<i>Hypostomus plecostomus</i>	152	760	2.95	132
	<i>Limatulichthys punctatus</i>	144	666	1.34	134
	<i>Loricariichthys maculatus</i>	210	800	1.62(3.05*)	170
	<i>Otocinclus</i> sp	28	707	0.81	23
	<i>Pseudohemiodon laticeps</i>	200*			
	<i>Pterygoplichthys multirradiatus</i>	251	5124	3.07	214
	<i>Pterygoplichthys gibbiceps</i>	210	1122	0.92	210
	<i>Sturisoma rostratum</i>	220	949	1.78	220
Género y especie nueva	162	347	2.38	160	
PIMELODIDAE	<i>Pimelodella gracilis</i>	84	10955	0.51	43
	<i>Pimelodus blochii</i>	185	115424	0.68	140
	<i>Phractocephalus hemiliopterus</i>		300000*		
	<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>		300000*		
	<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i>		300000*		
	<i>Rhamdia sebae</i>	151	7512	0.75	97
TRICHOMYCTERIDAE	<i>Ochmacanthus alternus</i>	30	290	0.4(0.75*)	30

con los peces béticos del río Guaritico (Lasso y Castroviejo, 1992).

El grado de presencia de una especie en un hábitat y época del año en particular determina su condición de generalista, intermedia o especialista (Pérez, 1984). Muy pocas especies fueron constantes en cuanto a la utilización del hábitat en términos espacio-temporales. *Pimelodus blochii* y

*Loricariichthys maculatus* fueron las especies más representativas de la condición generalista. Otras especies como *Pimelodella gracilis*, *Hoplosternum littorale*, *Hypophthalmus edentatus*, *Hypostomus plecostomus* y *Glyptoperichthys multirradiatus*, muestran esta condición en forma más laxa. Hablar de una condición estrictamente especialista requiere de límites flexibles, más aun cuando es evidente la utilización diferencial del hábitat debido a la fluc-

tuación en sus dos dimensiones. Welcomme (1985) en alusión a los trabajos de Lowe-McConnell (1964) en las sabanas del Rupununi, llama la atención por la selección tan marcada de las especies durante la estación seca. De la totalidad de las especies casi un 80% se encontraron en un sólo tipo de hábitat.

Winemiller (1989 a 1990) señala una elevada sobreposición de hábitat entre piscívoros y atribuye el frecuente movimiento entre hábitats, el uso del borde de estos y la actividad diurna o nocturna de las especies, la efecto reguladores de la interacción depredador-presa. Pérez (1984) recalca dicho efecto e incorpora cuatro factores a nuestro parecer claves: oferta alimentaria, limitaciones de acceso, competencia y presencia de refugios.

Las variaciones en la abundancia y frecuencia de aparición de las especies, indican claramente los cambios durante el ciclo anual y la utilización de hábitats diferentes en respuesta a la fluctuación lluvia-sequía. Las especies generalistas tendieron a ser las más abundantes y dominantes en ambos sistemas y hábitats en particular. Excepto en las lagunas de inundación del río y los esteros de las áreas inundables, se observó tal como plantea Goulding et al (1988), una ligera tendencia en la disminución de la dominancia a medida que la diversidad taxonómica aumenta.

La asignación de categorías o niveles tróficos se basó en un número adecuado de estómagos por especie, tal que representen la evolución espacio-temporal de la actividad trófica. La única especie con una especialización característica fue *Ochmacanthus alternus* ya que utiliza el mucus de otros peces como fuente de alimento (Winemiller y Yan, 1989).

En la familia Ageneiosidae dos especies resultaron ser ictiófagas (*Ageneiosus brevifilis* y *A. ucayalensis*) mientras que *A. magoi* consumió fundamentalmente camarones. Castillo et al (1988) y Castillo y Brull (1989) consideran a *A. brevifilis* y *A. magoi* como ictiófagas.

*Bunocephalus amaurus* resultó ser detritívoro, aprovechando además los insectos asociados al detrito, hábito desconocido hasta ahora.

En la familia Auchenipteridae la mayoría de las especies pueden ser considerada como omnívoras con tendencia a la entomofagia. La única especie zooplactófaga fue *Auchenipterus nuchalis*. Rodríguez et al (1990) reportan zooplanctivoría en *Entomocorus gameroi*. Vari et al (1984) encontraron casi exclusivamente restos de material vegetal en *Epapterus blohmi*, mientras que Taphorn y Lilyestrom (1984) consideran a esta especie como zooplanctófaga. Para *Parauchenipterus galeatus* Machado-Allison (1987), Machado-Allison et al (1993), Taphorn y Lilyestrom (1984) y Winemiller (1989a) reportan consumo de peces.

Dentro de los calictidos, *Hoplosternum littorale* mostró ser más bien omnívoro, lo que concuerda con las observaciones de Castillo et al (1988), Novoa et al (1982), Taphorn (1989) y Winemiller (1987). Machado-Allison (1986) considera a esta especie como iliófago estricto que aprovecha los invertebrados asociados al fondo, pero la diversidad en la dieta observada en nuestro trabajo parece indicar lo contrario. Taphorn (1989) señala una dieta similar a la de *H. littorale* para *H. thoracathum* y considera a *Corydoras osteocarus* y *C. septentrionalis* como omnívoros bénticos.

Las especie de la familia Doradidae, además de la omnivoría presentan una tendencia a la entomofagia. Castillo et al (1988) y Taphorn y Lilyestrom (1984) encontraron una dieta muy similar a la observada en este trabajo en el caso de *Pseudodoras niger*. *Megalodoras irwini* aparece como consumidor de caracoles y semillas de mangle (*Coccoloba obtusifolia*). Goulding (1980) encontró resultados similares en el Amazonas para *Megalodoras* y Castillo et al (1988) y Mago (1978) la consideran malacófaga exclusiva.

*Hypophthalmus edentatus* es un reconocido zooplanctófago (Castillo et al, 1988; Machado-Allison, 1987; Machado-Allison et al, 1993 y Martinho, 1980).

Todas las especies de la familia Loricariidae fueron detritívoras, hecho confirmado por numerosas autores, Winemiller (1990) puntualiza que los loricáridos pueden ser detritívoros facultativos, es decir, pasan de comer algas y microorganismos asociados durante las lluvias a ser exclusivamente detritívoro en la sequía.

La familia Pimelodidae exhibe la mayor diversidad en la dieta, con dominancia de las especies omnívoras-entomófagas. En las especies de talla mediana y grande los peces tanto pelágicos como bentónicos constituyen un recurso muy importante en la dieta (Castillo et al, 1988; Machado-Allison, 1987; Machado-Allison et al, 1993; Novoa y Ramos, 1982; Reid, 1983 y Taphorn y Lilyestrom, 1984).

*Cetopsis coecutiens*, el único representante de esta familia en el área de estudio, consume insectos acuáticos y terrestres. Baskin et al (1980) señalan una alimentación exclusiva de insectos de origen terrestre para *Pseudocetopsis plumbeus* en el Llano Alto.

El estudio detallado de la dieta de *Pimelodus blochii*, *Pimelodella gracilis*, *Hoplosternum littorale* e *Hypophthalmus edentatus* confirmó la hipótesis generalizada de la variación estacional de dieta (Castillo, 1980; Goulding, 1980; Lowe-McConnell, 1987; Machado-Allison, 1987; Machado-Allison et al, 1993; Welcomme, 1985 y Winemiller, 1990). Esta es influenciada además por la disponibilidad de recursos que fluctúan en relación a las lluvias o aguas altas y sequía o aguas bajas. En la mayoría de los bagres capturados durante las horas diurnas se encontraron, al igual que Castillo et al (1988) y Reid (1983), contenidos recién digeridos, lo que indica una actividad diurna, en vez o adicional, a la clásica actividad crepuscular o nocturna reportada para los bagres.

La mayoría de las especies de bagres se reproducen durante toda la época de lluvias o aguas altas, algunas de ellas al principio, en la mitad o al final. El período previo al comienzo de las lluvias se caracteriza por la maduración de las gónadas en muchas de las especies y la aparición de caracteres sexuales secundarios en otras. Un patrón similar ha sido observado por otros autores en los Llanos (Castillo et al, 1988; Castillo y Brull, 1989; Machado-Allison, 1986-1987; Mago, 1970; Provenzano, 1980; Reid, 1983; Taphorn, 1989 y Taphorn y Lilyestrom, 1984). También algunas especies pueden tener una reproducción continúa durante todo el año, como es el caso de la familia Loricariidae. Winemiller (1989b) y Machado-Allison (1992) re-

conocen tres estrategias reproductivas para peces en ambientes sujetos a fuerte estacionalidad. La llamada "estrategia de equilibrio" incluiría a las especies de esta última familia excepto los géneros *Hypoptopoma* y *Otocinclus*. Los calictidos *Hoplosternum littorale* y *H. thoracatum* entrarían también en esta categoría. Otra estrategia denominada "estacional" incluye al resto de los bagres. El caso extremo de dicha estrategia corresponde a los grandes pimelódidos y dorádidos, donde no existen un cuidado parental, hay elevadas fecundidades e inclusive migraciones reproductivas, contrario a la estrategia de equilibrio. La presencia de juveniles de *Hypoptopoma* y *Bunocephalus* en enero y *Megalodoras*, *Pterodoras* y *P. fasciatum* en diciembre indican una reproducción tardía. Sin embargo, algunas especies que suelen reproducirse en sincronía con las lluvias pueden llegar a tener un período de reproducción más prolongada. Esto sucede en nuestro caso con *Hypophthalmus edentatus* y *Pimelodella gracilis*. Castillo et al (1988) observaron lo mismo en *Pinirampus pinirampu* y Machado-Allison (1987, 1993) en *H. edentatus*, argumentando condiciones favorables en el medio. Este último autor clasifica los peces llaneros de acuerdo al desarrollo del ciclo de vida ya sea en el área de inundación exclusivamente o en el canal principal del río en forma parcial. La ubicación de nuestras especies en cualquiera de estas dos divisiones es consecuencia del estudio de patrones de distribución espacial. Los resultados son coincidentes excepto para *Pseudohemiodon laticeps* que la encontramos únicamente en el canal principal.

La fecundidad, diámetro de los ovocitos y longitud de las especies guardan una relación muy estrecha con la estrategia reproductiva (*sensu* Winemiller 1989b). De esta forma tenemos que la estrategia de equilibrio se caracteriza por fecundidad más baja, diámetro de los ovocitos mayores (p.e. loricáridos) que la estrategia estacional (p.e. pimelódidos y dorádidos). Aunque los valores más altos de fecundidad fueron observados en peces de mayores tallas (desovadores estacionales), no hubo una relación significativa entre los dos parámetros (fecundidad y longitud) para todas las especies. Winemiller (op cit.) encontró correlaciones positivas entre la longitud estándar y fecundidad, pero también señala que los peces más grandes no siempre exhiben mayores fecundidades que los más pequeños.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado parcialmente por la Asociación Amigos de Doñana y Centro de Estudios Tropicales, Sevilla, España (Programa Ecode-sarrollo de los Llanos del Orinoco). Varias personas e Instituciones dieron el apoyo logístico necesario: C.A. Invega, Familia Maldonado, Estación Biológica "El Frio", 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 Frio" (F. Ibáñez, I. Moreno, J. González, A. Aguirre, L. Viña y A. Rial), Universidad de los Llanos Ezequiel Zamora (O. Castillo).

## LITERATURA CITADA

- BASKIN, J. T. ZARET Y F. MAGO  
1980. Feeding of reportedly parasitic catfishes (Trichomycteridae and Cetopsidae) in the Rio portuguesa Basin. *Biotropica*, 12 (3): 182-186.
- BURGUESS, W.  
1989. An atlas of Freshwater and Marine Catfishes. A preliminary Survey of the Suliriformes. T.F.H. Publ. Inc., Neptune City, 784 pp.
- CASTILLO, O.  
1980. Biología de *Pimelodus blochii* (Valenciennes, 1840) (Teleostei, Siluriformes, Pimelodidae) en Venezuela. Alimentación. TEG, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 88 pp.
- CASTILLO, O., E. VALDEZ, N. ORTIZ Y M. MOSCO  
1988. Aspectos sobre la historia natural de los bagres comerciales del Bajo Llano. *Mem Soc. Cienc. Nat. La Salle.*, 48 (supl.): 253-281.
- CASTILLO, O. Y O. BRULL  
1989. *Ageneiosus magoi*, una nueva especie de bagre ageneiosido (Teleostei, Siluriformes) para Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 12(3-4): 72-87.
- GOULDING, M.  
1980. The Fishes and the Forest. Berkley, University of California Press, 280 pp.
- GOULDING M., M. CARVALHO Y E. FERREIRA  
1988. Río Negro. Rich Life in Poor Water. SPV Academic Publishing bv, 200 pp.
- HYSLOP, E.  
1980. Stomach contents analysis: a new review of methods and their application. *Journ. Fish Biol.*, 17(4): 411-430.
- JUNK, W.; P. BAYLEY Y R. SPARKS  
1989. The flood pulse concept in rivers-floodplain systems. En: Proc. Intern. Large River Symp. D.P. Dodge (ed.) *Can. Spec. Publ. Aquat Sci.*, 106: 110-127.
- JUNK, W. Y K. FURCH  
1993. A general review of tropical South America floodplains. *Wetlands Ecol and Manag.* 2(4):231-238.
- LASSO, C.  
1988. Inventario de la ictiofauna de nueve lagunas de inundación del Bajo Orinoco. Venezuela. I. Batoidei-Clupeomorpha - Ostariophysi (Characiformes) *Mem Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 48 (130): 121-140.
- LASSO C., B. MORA, X. ELGUEZABAL Y H. PIÑANGO  
1991. Inventario de la ictiofauna del Refugio, Reserva de Pesca y Zona Protectora del Caño Guaritico, Llanos de Apure, Venezuela, *Acta Cien. Venez.*, 42 (supl. 1): 290 (Resumen).
- LASSO, C. Y J. CASTROVIEJO  
1992. Composition, abundance and biomass of the benthic fish fauna from Guaritico river of a Venezuela floodplain. *Annals Limnol.*, 28(1):71-84.
- LOPEZ-ROJAS, H., J. LUNDBERG Y E. MARSH  
1984. Designing and operation of a small trawling apparatus for use with dugout canoes. *North. Am. Jour. of Fish Manag.*, 4:331-334.
- LOWE-McCONNELL, R.S.  
1964. The fishes of the Rupununi Savanna district of British Guiana. Pt1. Grouping of fish species and effects of the seasonal cycles of fish. *J. Linn. Soc. (Zool.)* 15: 103-144.
1987. *Ecological Studies in Tropical Fish Communities.* New York, Cambridge University Press, 381 pp.
- MACHADO-ALLISON, A.  
1986. Aspectos sobre la historia natural del "curito" *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1928) (Siluriformes, Callichthyidae) en los Llanos de Venezuela: desarrollo, alimentación y distribución espacial. *Acta Cien. Venez.*, 37(1):72-78.
1987. Los Peces de los Llanos de Venezuela. Un Ensayo sobre su Historia Natural. Universidad Central de Venezuela, 141 pp.
- MACHADO-ALLISON, A. Y H. MORENO  
1993. Estudios sobre la comunidad de peces del río Orituco. Estado Guárico, Venezuela. I. Inventario, abundancia relativa y diversidad. *Acta Biol. Venez.*, 14(4):77-94.

- MACIADO-ALLISON, A. Y T.M. ZARET**  
1984. Datos sobre la biología reproductiva de *Hoplosternum littorale* (Siluriformes, Callichthyidae) de Venezuela. *Acta Cien. Venez.*, 35(2): 142-146.
- MACIADO-ALLISON, A., C. LASSO Y R. ROYERO**  
1993. Inventario preliminar y aspectos ecológicos de los peces de los ríos Aguaro-Guariquito (Parque Nacional), Estado Guárico, Venezuela. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle (en prensa).
- MACIADO-ALLISON, A.; F. MAGO-LECCIA, O. CASTILLO, R. ROYERO, C. MARRERO, C. LASSO Y F. PROVENZANO**  
1993. Lista de especies de peces reportadas en los diferentes cuerpos de agua de los Bajos Llanos de Venezuela. Anexo I. Los Peces de los Llanos de Venezuela (A. Machado-Allison, ed.): 129-136.
- MAGO-LECCIA, F.**  
1967. Notas preliminares sobre los peces de los Llanos de Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, 27(112):237-263.  
1970. Estudio preliminar sobre la ecología de los peces de los Llanos de Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 7(1):72-102.  
1978. Los Peces de Agua Dulce de Venezuela. Caracas, Cuadernos Lagoven, 35 pp.
- MAGO-LECCIA, F.; P. NASS Y O. CASTILLO**  
1986. Larvas, juveniles y adultos de bagres de la familia Pimelodidae (Teleostei, Siluriformes) de Venezuela. CONICIT, Proyecto S1-1500, Informe Técnico, Caracas, 168 pp.
- MARTINIÑO, F.**  
1980. Alimentación do mapará (*Hypophthalmus edentatus*, Spix, 1829) do lago do Castanho, Amazonas (Siluriformes, Hypophthalmidae). *Acta Amazonica*, 10(3):515-555.
- NELSON, J.**  
1984. Fishes of the World. Second Edition. John Wiley and Sons, New York, 523 pp.
- NIKOLSKY, G.**  
1963. The Ecology of Fishes, London, Academic Press, 352 pp.
- NOVOA, D. Y F. RAMOS**  
1982. Aspectos generales sobre la biología de las principales especies de importancia comercial del río Orinoco. En: Novoa, D. (ed.) Los Recursos Pesqueros del Río Orinoco y su Explotación. Caracas, Corporación Venezolana de Guayana, 21-50.
- NOVOA, D., F. CERVIGON Y F. RAMOS**  
1982. Catálogo de recursos pesqueros del Delta del Orinoco. En: Novoa, D. (ed.), Los Recursos Pesqueros del Río Orinoco y su Explotación. Caracas, Corporación Venezolana de Guayana, 261-360.
- PEREZ, L.**  
1984. Uso del hábitat por la comunidad de peces de un río tropical asociado a un bosque. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle*, 44(121):143-162.
- PROVENZANO, F.**  
1980. Biología de *Pimelodus blochii* Val., 1840 (Teleostei, Siluriformes, Pimelodidae) en los Llanos de Venezuela. I. Reproducción. TFG, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 54 pp.
- RAMÍLA, M.**  
1972. Cambios en la vegetación de las sabanas de el Hato "El Frío" (Alto Apure) causados por diques. *Bol. Soc. Venez. Cien. Nat.*, 124-125:57-80.
- REID, S.**  
1983. La biología de los bagres rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* y *Pseudoplatystoma tigrinum* en la cuenca del Río Apure, Venezuela. *Rev. UNELLEZ Cien. y Tecn.*, 1(11):13-41.  
1986. Cryptic adaptations of small juvenile catfishes *Sorubim lima* (Pimelodidae) in Venezuela. *Biotropica*, 18(1):86-88.
- RODRÍGUEZ, M., S. RICHARDSON Y W. LEWIS**  
1990. Nocturnal behavior and aspects of the ecology of a driftwood catfish, *Entomocorus gameroi* (Auchenipteridae). *Biotropica*, 22 (4):435-438.
- RODRÍGUEZ, M. Y W. LEWIS**  
1990. Diversity and species composition of fish communities of Orinoco floodplain lakes. *National Geog. Research*, 6(3):319-328.
- ROMÁN, B.**  
1982. Los Bagres. Colección Peces de los Llanos de Venezuela. Tomo II. Fundación Científica Fluvial de los Llanos. Caracas, 191 pp.
- ROYERO, R., A. MACHADO-ALLISON, B. CHERNOFF Y D. MACIADO-ARANDA**  
1992. Peces del Río Atabapo. Territorio Federal Amazonas. Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 14(1):41-55.
- SIOLI, H.**  
1965. Bemerkungen zur Typologie amazonischer Flüsse. *Amazoniana*, 1(1):74-83.
- TAPHORN, D.**  
1989. Los peces de la familia Callichthyidae de la cuenca del río Apure. *Biollania*, 6:15-50.
- TAPHORN, D. Y C. LILYESTROM**  
1984. Los peces del módulo "Fernando Corrales". Resultados Ictiológicos del proyecto de investigación del CONICIT-PIMA-18. *Rev. UNELLEZ Cien. y Tecn.*, 2(2):55-86.
- VARI, R. S. JEWETT, D. TAPHORN Y C. GILBERT**  
1984. A new catfish of the genus *Epapterus* (Siluriformes, Auchenipteridae) from the Orinoco River basin. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 97:462-72.

WELCOMME, R.

1974. Fisheries Ecology of Floodplain Rivers. London, Longman, 317 pp.

1985. River Fisheries. *FAO Fish Tech. Pap.*, (262):1-330.

WINEMILLER, K.

1987. Feeding and reproductive biology of curito, *Hoplosternum littorale*, in the Venezuelan Llanos with commentes of the possible function of the enlarge male pectorale spines. *Env. Biol. Fishes*, 20 (3):219-227.

1989a. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuela Llanos. *Env. Biol Fishes*, 26:177-199.

1989b. Patterns of variation in life history among South american fishes in seaonal enviroments. *Oecologia*, 81: 225-241.

1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Monog.*, 60 (3): 331-367.

WINEMILLER, K. Y H. YAN

1989. Obligate mucus-feeding in a South American trichomycterid catfish (Pisces, Ostariophysii). *Copeia*, 2:511-514.

