



Universidad Central de Venezuela

Facultad de Ciencias

ESCUELA DE BIOLOGÍA

***DIETA NATURAL DE THORACOCHARAX STELLATUS
(CHARACIFORMES: GASTEROPELECIDAE) EN UNA
SECCIÓN DE LA CUENCA BAJA DEL RÍO ORITUCO,
ESTADO GUÁRICO.***

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la Ilustre Universidad Central de Venezuela, por la bachiller Kinski Alexandra. Sanabria Esaá, como requisito parcial para optar al título de Licenciado en Biología

Tutor): Lic.Mario Ortaz

CARACAS, VENEZUELA
MAYO-2010

Resumen

Una manera de estudiar las relaciones tróficas es a través del análisis de la dieta de las especies en condiciones naturales, de la disponibilidad del alimento y de su conducta alimentaria lo que resulta fundamental para entender la estructura de las comunidades, sus patrones de distribución, las estrategias de vida de las especies y el papel que éstas desempeñan dentro del ecosistema. Los estudios de los hábitos alimenticios en peces de sistemas tropicales han demostrado la importancia que tienen los diferentes recursos en las comunidades ícticas, señalando que no existen regímenes alimentarios estrictos, debido a las considerables variaciones en la disponibilidad de los recursos a lo largo del año

En las cuencas hidrográficas una de las variables físicas que posee mayor influencia sobre la estructura comunitaria íctica es la descarga hidráulica ya que modifica directamente los recursos. La estructura de los patrones de uso de los recursos dentro de las asociaciones de peces, sometidas a intensas y frecuentes perturbaciones del medio ambiente, como en el caso generado por la dinámica hídrica, la morfología y la fisiología de las especies, pueden generar cambios sustanciales en la estructura comunitaria lo que puede producir una variación en el grado de solapamiento en el uso del alimento.

Con base a lo anterior, en este trabajo se planteó cuantificar, en distintas fases hidrológicas, la dieta de *Thoracocharax stellatus*, especie de Characiforme presente en la cuenca baja del río Orituco así como evaluar la variación de la dieta entre fases y entre diferentes clases de tallas. Los muestreos se realizaron en la cuenca baja del río Orituco, aproximadamente a 167 km aguas debajo de la cuenca alta y cerca de la población de

Calabozo. Se analizaron 380 ejemplares de muestras provenientes de recolectas realizadas entre junio/2006 y mayo/2007 y entre diciembre/2007 y febrero/2008.

Los resultados obtenidos indican que *T. stellatus* posee una dieta orientada al consumo de invertebrados acuáticos y terrestres. La clase Insecta fue el recurso de mayor importancia durante las tres fases hidrológicas evaluadas en ambos periodos de campo, sin embargo no se encontraron todas las categorías en las 3 fases. Durante la fase de ascenso de aguas se lograron identificar 21 ítems de los cuales 11 fueron invertebrados acuáticos y 10 terrestres. En la fase de descenso de aguas se identificaron 16 ítems de los cuales 10 fueron insectos terrestres y 6 invertebrados acuáticos. Durante la fase de aguas bajas se identificaron solamente 3 ítems todos insectos terrestres. Los valores de importancia relativa de las presas consumidas en ascenso de aguas mostraron la siguiente tendencia: Shymphyleona> Anostraca> Ostracoda> Formicidae> Crisomelidae> Psycodidae. Durante la fase de descenso de aguas la tendencia fue: Curculionidae> Formicidae>Stratiomidae> Crisomelidae> Familia Homoptera no identificada> Ostracoda> Coreide. Durante la fase de aguas bajas la tendencia que se encontró fue la siguiente: Familia Coleptera no identificada> Curculionidae> Arachnidae.

Los insectos acuáticos fueron un recurso de gran importancia en la dieta de *Thorachocarax stellatus* durante la fase de ascenso de aguas lo cual probablemente es consecuencia de su mayor disponibilidad en el ambiente debido al aumento en la productividad en el medio, favorecida por el incremento en la carga de nutrientes por efecto de la esorrentía.

Se obtuvieron las variaciones intradiarias en la dieta de *T. stellatus* mostraron cambios en las proporciones de consumo de las presas pero no en la composición de la dieta.

En líneas generales, la dieta de los ejemplares de la Talla 1 estuvo conformada en un 94% por invertebrados acuáticos y el 6% restante por invertebrados terrestres. Los ejemplares de la Talla 2 presentaron una dieta más equitativa donde el 53% fueron insectos terrestres y 41,47% insectos acuáticos. Los ejemplares de la Talla 3 mostraron un mayor consumo de invertebrados acuáticos (89%) que terrestres (11%) Los valores de %IRI de las presas consumidas por ejemplares de la Talla 1 mostraron la siguiente tendencia: Shymphypleona>Familia de Anostraca no identificada> Familia de Ostracoda>Psycodidae> Adultos de díptera no identificados> Familia de Arthropleona> Stratiomidae>Ceratopogonidae>Acarí>Chironomidae>Sphingidae>Formicidae=Vespidae> Crisomelidae=Dyctiscidae= Hydrophilidae=Arachnidae. Los valores de importancia relativa para la Talla 2 fueron: Shymohypleona> Curculionidae>Familia de Homoptera> Stratiomidae> Coreidae> familia de Ostracoda> Huvos> Tabanidae> Fydrophilidae> Elmidae>Arachnidae>Sphingidae = Naucoridae> Dyctiscidae> Empididae> Elateridae> Pleidae>Ceratopogonidae. En la clase de Talla 3 el orden encontrado en el consumo de presas fue: Shymphypleona>Formicidae>Sphingidae. Se encontraron variaciones en la dieta de las diferentes clases de tallas en función de la composición, el tipo de presa consumida y la intensidad de depredación hacia cada presa.

índice

	Páginas
• Introducción	1
• Objetivos	10
• Área de estudio	11
• Materiales y Métodos	13
• Trabajo de campo	13
○ Trabajo de laboratorio	14
○ Análisis de datos	14
• Resultados	21
• Composición general de la dieta	22
• Variación de la dieta en las diferentes fases hidrológicas evaluadas	26
• Variación horaria de la dieta	28
• Variación de la dieta entre clases de tallas	30
• Discusión	38
• Conclusiones	47
• Referencias Bibliográficas	48

Introducción

Una manera de estudiar las relaciones tróficas tanto intra como interespecificas es a través del análisis de la dieta natural de las especies, de la disponibilidad del alimento y de su conducta alimentaria, lo que resulta fundamental para entender la estructura de las comunidades, sus patrones de distribución, las estrategias de vida de las poblaciones y el papel que desempeñan las especies dentro del ecosistema (Blaber, 1997). Las tramas tróficas permiten entonces conocer cómo es el flujo de materia y energía entre las poblaciones heterogéneas de la comunidad (Guevara y *col.*, 2007).

Uno de los aspectos de mayor interés en ecología ha sido, y sigue siendo, el estudio de los factores bióticos y abióticos que regulan la dinámica y estructura de las comunidades naturales. Conocer las interacciones entre estos factores y cuantificar su importancia relativa representa uno de los principales problemas a los que se enfrentan los investigadores (Conde y *col.* 2004).

Los trabajos enfocados en las relaciones tróficas, pretenden identificar patrones generales o particulares en la dieta de las especies, la relación entre los organismos y el ambiente, además de los mecanismos existentes relacionados con estos patrones (Cohen 1978).

Desde mediados de 1960 han surgido múltiples opiniones acerca de las hipótesis que tratan de explicar la dinámica entre las poblaciones. Una cantidad considerable de información se ha obtenido en los años siguientes (Hairston y Hairston 1993). Sin embargo,

aún cuando la ecología de peces neotropicales ha recibido mayor atención en las pasadas tres décadas, el desconocimiento sigue siendo importante.

Uno de los aspectos de las relaciones tróficas que causa mayor controversia, es conocer cuáles son los factores que determinan la distribución de las densidades poblacionales en los diferentes niveles tróficos dentro de un ecosistema (Strong, 1992). Los puntos que reciben mayor atención son la limitación de recursos (procesos bottom-up), el cual puede predominar en todos los niveles tróficos, además de la presión de depredación (proceso top-down) junto con las fuerzas alternas entre los niveles tróficos (Benrong y Wise 1999). La contribución de estos procesos a través de los diferentes niveles tróficos depende de numerosos factores como el tamaño de los organismos, la fisiología, los diferentes consumidores presentes en el medio, la estructura física del hábitat, los factores abióticos, la prevalencia de la depredación o de la omnivoría, entre otros (Abrams 1996, Benrong y Wise 1999).

Los estudios de los hábitos alimenticios en peces de sistemas tropicales han demostrado la importancia que tienen los diferentes recursos en las comunidades ícticas, señalando que no existen regímenes alimentarios estrictos, debido a las grandes variaciones en la disponibilidad de recursos a lo largo del año (Lowe-McConnell 1987, Ortaz 1992, Sanchez y col. 2003).

Los cambios en la dinámica de las comunidades de los ecosistemas acuáticos, requieren ser estudiados en escalas temporales que faciliten el estudio y la comprensión de los patrones ecológicos presentes en ellas (Ricklefs y Schluter 1993, Fukami 2001).

Los ecosistemas lóticos son típicamente complejos y envuelven muchos fenómenos físicos, químicos y biológicos dentro de una intrincada dinámica espacial y temporal. Los cambios en la dinámica de estos ecosistemas acuáticos generan interés debido a la gran variedad de nichos funcionales que permiten el establecimiento de la diversa fauna bentónica, dentro de la cual los insectos acuáticos conforman grupos dominantes y poco estudiados, junto con la presencia de depredadores como las diversas especies de peces. Estas relaciones tróficas resultan potencialmente complejas lo que trae como resultado una difícil interpretación de los resultados (Rivera y *col.* 2008).

La complejidad de estos ecosistemas lóticos viene asociada con una serie de eventos climáticos que generan una perturbación en el medio y que frecuentemente afectan a los individuos de la comunidad, interrumpiendo así los procesos de interacciones entre las diferentes especies. Estas perturbaciones son parcialmente las responsables de los cambios en la estructura comunitaria (Fukami 2001). Siempre y cuando no sean eventos atípicos, las especies presentan adaptaciones evolutivas que le permiten responder a estos cambios.

El régimen ambiental representado por las variables abióticas, actúa directa e indirectamente sobre los patrones temporales de alimentación de las especies en su hábitat (Kitching 2001), además el régimen energético representado por la magnitud del material alóctono y la diversidad biológica dentro del ambiente también poseen una gran importancia dentro de los patrones de alimentación en peces, es decir, dentro de las interacciones entre los diferentes niveles tróficos.

Los regímenes del caudal de los sistemas fluviales provocan cambios importantes en las asociaciones de peces. Estos pueden producir una disminución de la complejidad de las

agrupaciones y favorecer a algunas especies de acuerdo con su fisiología y plasticidad de la dieta (Del Mar Torralba y *col.* 1997; Araoye 2002; Habit y *col.* 2005).

En las cuencas hidrográficas unas de las variables físicas que posee mayor influencia sobre la estructura comunitaria de los peces, es la descarga hidráulica ya que modifica directamente los recursos. Las oscilaciones en el nivel del agua influyen directamente en la velocidad de la corriente, la profundidad y los planos inundables de las cuencas, afectando la disponibilidad de alimento para los peces, cambiando así las interacciones en la cadena alimentaria.

El incremento en la profundidad reduce la disponibilidad de los recursos, especialmente aquellos que son móviles. Sin embargo, durante la fase de aguas altas, las precipitaciones liberan una gran cantidad de nutrientes del suelo que favorece el incremento de las densidades poblacionales del plancton así como la reproducción y crecimiento de las poblaciones de insectos acuáticos, por lo que en muchos ambientes se considera esta como la época de mayor disponibilidad de alimento. Por el contrario, durante la estación seca, hay una disminución de la descarga hidráulica, lo cual genera una disminución en la carga de sedimentos y en consecuencia se reduce la disponibilidad de alimento, convirtiéndola en una fase más extrema.

Estos cambios abióticos forman parte de los factores que determinan las relaciones tróficas en las comunidades de peces de sistemas neotropicales. La estructura de los patrones de uso de los recursos dentro de las asociaciones de peces, sometidas a intensas y frecuentes perturbaciones del medio ambiente, como en el caso generado por la dinámica hídrica, la morfología y la fisiología de las especies, pueden generar cambios sustanciales

en la estructura comunitaria lo que puede producir una variación en el grado de solapamiento en el uso de los recursos (Karr y Freemark 1985, Grossman y *col.* 1998).

La mayoría de las regiones tropicales experimentan precipitaciones estacionales que producen cambios en el caudal del río, alterando las condiciones fisicoquímicas. Durante los periodos de lluvia, la temperatura del agua y la conductividad suelen ser inferiores, mientras que la profundidad del agua, la velocidad de la corriente y las concentraciones de oxígeno disuelto tienden a incrementarse. En esta época se produce una liberación de nutrientes inorgánicos que genera un incremento global en la producción del ecosistema acuático, lo que produce un incremento en las densidades poblaciones de peces debido al aumento en la abundancia y diversidad de los recursos alimentarios. Durante la estación seca se produce una reducción de las poblaciones de peces presentes en la cuenca como consecuencia de la disminución en la disponibilidad de recursos. En esta época de extrema limitación de recursos, algunas poblaciones de peces suelen mostrar una especialización hacia el consumo de una gama reducida de recursos (Sioli 1984).

Winemiller y Jepsen (1998), evaluaron el efecto de la estacionalidad sobre las poblaciones de peces, en la localidad de Caño Maraca (Cordillera de los Andes, Venezuela). La dieta consistió en insectos acuáticos, material vegetal y semillas durante la época de lluvia, mientras que en la estación seca la dieta estuvo conformada por plancton.

Ortiz (1992) analizó la dieta de 3 carácidos (*Creagrutus bolivari*, *Hemibrycon dentatus* y *Astyanax metae*), un poecílido (*Poecilia reticulata*) y un loricárido (*Chaetostoma* sp.) presentes en el río Limón, en el Parque Nacional Henri Pittier (centro-norte de Venezuela). La dieta de las especies consistió en insectos acuáticos y terrestres

(Coleoptera, Diptera, Megaloptera, Odonata, Ephemeroptera, Heteroptera, Plecoptera y Trichoptera), material vegetal de origen alóctono y microalgas. Dentro de los insectos acuáticos los dípteros fueron los más depredados, mientras que el loricárido consumió con mayor intensidad microalgas. En este caso el recurso alimenticio no resultó ser limitante y se vio reflejado en el bajo porcentaje de estómagos vacíos.

Borjas von Bach (2001) describió la dieta de *Creagrutus bolivari*, estimando sus variaciones estacionales e interanuales. Encontró que la dieta de este carácido estuvo constituida principalmente por insectos acuáticos de los órdenes Coleoptera, Diptera, Trichoptera y Ephemeroptera, siendo los dípteros las presas más consumidas con una variación intra-anual en el consumo de las distintas familias de este orden. La especie mostró un amplio nicho trófico y se caracterizó por consumir a una presa en particular en alta proporción y una variedad de presas adicionales en baja proporción. De los 240 estómagos que analizó, ninguno estuvo vacío, lo cual es un claro ejemplo de que el recurso alimenticio no resultó escaso durante el tiempo de evaluación.

Ortiz (2001) evaluó los cambios estacionales de la dieta de cuatro especies diurnas (*Creagrutus bolivari*, *Knodus deuterodonoides*, *Knodus* sp. y *Poecilia reticulata*) presentes en el río Orituco, al norte de Venezuela. La dieta de estas cuatro especies consistió en insectos acuáticos (Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Odonata, Plecoptera y Trichoptera) y terrestres (Coleoptera, Diptera e Hymenoptera), microalgas, material vegetal de origen alóctono (semillas y hojas fragmentadas) y algunos ejemplares de Arachnidae. El material vegetal y los insectos terrestres fueron los más consumidos durante la época de lluvia mientras que en sequía dominaron dentro de la dieta los insectos acuáticos. Además,

encontró una baja cantidad de estómagos vacíos lo que indicó que el recurso estuvo disponible durante todo el año.

Para el mismo año, Ortaz y Rocha (2001) describieron la dieta de *Creagrutus melasma* en el río Orituco (Venezuela), durante el lapso noviembre-1994 y diciembre-1996. La dieta de *C. melasma* estuvo conformada principalmente por insectos acuáticos (Coleptera, Diptera, Ephemeroptera y Trichoptera), insectos terrestres (Hymenoptera y Lepidoptera) y material vegetal alóctono (semillas). Encontraron un bajo porcentaje de estómagos vacíos indicadores de una alta disponibilidad de alimento, además pudieron observar diferencias estacionales en la dieta entre las estaciones seca y húmeda. Hubo un consumo alternado entre Diptera y Trichoptera, a medida que se incrementaba el consumo de Diptera disminuía el de Trichoptera y viceversa.

Los peces tropicales que habitan en ríos de regiones boscosas y de sabanas, pueden seleccionar microhábitats para refugio, alimentación y reproducción con base a propiedades físicas, químicas y biológicas. La diversidad en los ecosistemas lóticos es consecuencia de las interacciones entre el canal del río y sus alrededores. En las zonas altas de las cuencas hidrográficas que se encuentran asociadas a regiones boscosas, la vegetación ribereña aporta una fuente de material orgánico de origen vegetal y animal al cuerpo de agua además de zonas de refugio para las asociaciones de peces, mientras que en zonas de menor altitud la vegetación ribereña es menor y el aporte de material vegetal y de fauna asociada es igualmente reducido (Ortiz 2008).

Martín (2007) encontró que el espectro trófico de algunas especies ícticas presentes en una sección de la cuenca baja del río Orituco (con características de río de sabana) fue

más reducido que el de las especies presentes en la cuenca alta (típico río de zona boscosa). En este caso, las especies presentes en la zona baja de la cuenca tendieron a mostrar una mayor especialización trófica (dieta más especializada) que las especies habitantes de las secciones altas de la cuenca en las que hay una permanente disponibilidad de alimento.

La dieta de los peces pertenecientes a sistemas lóticos tropicales puede proporcionar información valiosa sobre las respuestas de las poblaciones producto de los cambios en la dinámica del ecosistema influyendo directamente sobre la ecología trófica de los depredadores y sus presas. Otro resultado común es la importancia de los insectos acuáticos como recurso alimenticio para un gran número de especies.

La especie con la que se llevará a cabo la siguiente investigación es *Thoracocharax stellatus*, especie autóctona de la cuenca del río Orituco. *Thoracocharax stellatus* es una especie perteneciente a la familia Gasteropelecidae la cual está relacionada con la familia Characidae y pertenecen al orden Characiformes (Buckup 1998).

La familia Gasteropelecidae está representada por tres géneros y nueve especies. Los miembros de esta familia son fáciles de reconocer debido a que poseen una modificación en la zona pectoral que forma una quilla desarrollada. Son únicos en su habilidad de mover las aletas pectorales lo cual les ayuda a realizar un “vuelo” corto cuando saltan del agua (Taphorn 1992).

La característica más resaltante de esta familia es la presencia del hueso coracoide expandido que da forma de hacha a la quilla. La presencia del hueso coracoide permite la inserción de una musculatura muy desarrollada la cual contribuye en la realización de

movimientos rápidos de las aletas pectorales y realizar saltos fuera de la superficie del agua (Géry 1977).

La técnica utilizada para saltar del agua no se conoce con exactitud, sin embargo se sabe que estos peces suben progresivamente por encima de la superficie del agua posiblemente como una medida de evasión a los depredadores (Taphorn 1992).

Dentro del género *Thoracocharax* se distinguen dos especies, *Thoracocharax stellatus* y *Thoracocharax securis*. Entre las características que permiten diferenciar a ambas especies dentro del género se encuentran, la presencia de una mancha en forma de lunar en la base de la aleta dorsal en *T. stellatus* y una aleta dorsal prácticamente aplanada en *T. securis* (Géry 1977).

Thoracocharax stellatus se encuentra distribuida desde el río Paraguay hasta la cuenca del Amazonas y el Orinoco, por el contrario, *Thoracocharax securi* se ha encontrado principalmente en la zona media- superior de la cuenca del Amazonas (Géry 1977). Ortega y col. (2001) encontraron ejemplares de *Thoracocharax stellatus* en un levantamiento íctico en Perú, igualmente Beltrão dos Anjos y col. (2008) encontraron ejemplares de *T. stellatus* en el río Caeté, Purus y Macapá de la cuenca Amazónica, en el estado de Acre en Brazil.

A pesar de ser una especie con un gran valor ornamental, es poco lo que se conoce de su alimentación natural y del papel ecológico que desempeña dentro del hábitat.

Taphorn (1992) reportó la presencia de insectos terrestres, principalmente hormigas, insectos acuáticos como colémbolos y semillas en ejemplares de *Thoracocharax stellatus* provenientes de recolectas realizadas en el río Apure (Venezuela). Netto- Ferreira

y *col.* (2007) describió la dieta de la especie en una sección de la cuenca alta del río Tocantis (Brazil) perturbada por la construcción de una represa hidroeléctrica en Serra da Mesa. Los insectos representaron el 99.6% de la dieta, dentro de los cuales el 87.6% fueron insectos terrestres y el 12% restante insectos acuáticos. Los órdenes de insectos más consumidos fueron Hymenoptera, Ephemeroptera, Coleoptera y Diptera (Chironomidae). Después de 12 meses de la perturbación, cuando la fuente de recursos alóctonos se redujo, la especie incrementó el consumo de insectos acuáticos como Heteroptera y larvas de Chironomidae. En este trabajo *T. stellatus* se clasificó como insectívora, especializada en el consumo de insectos terrestres presentes en la vegetación ribereña.

Ibáñez (2005) describió la dieta de *Champscephalus gunnari* (Perciformes, Notothenioidei) utilizando la relación tamaño del depredador-tamaño de la presa y encontró que existe una limitación morfológica representada por el tamaño de la boca del depredador que restringe el tamaño de la presa que puede consumir.

En relación a *T. stellatus* y a las demás especies de la familia Gasteropelecidae, la presencia de una quilla pronunciada y una fuerte musculatura que facilita el movimiento de las aletas pectorales podría indicar que el material de origen alóctono es una importante fuente de alimento.

Otro aspecto a considerar en la dinámica de las comunidades acuáticas son los cambios ontogénicos los cuales incrementan la complejidad de las interacciones entre las especies. Generalmente existe sobreposición en la dieta de los juveniles de diferentes especies de peces como respuesta a sus requerimientos fisiológicos y nutricionales (Wootton 1990) y a medida que incrementa el tamaño del individuo se aprecia una

divergencia en las dietas debido a que se desarrollan mecanismos de alimentación más especializados. (Prej y Colomine 1981).

Los cambios en la dieta asociados a la ontogenia, son el reflejo de las capacidades de los peces de ciertas tallas en capturar determinadas presas. Generalmente, los peces en sus edades tempranas suelen ser omnívoros, pero conforme van creciendo, sus preferencias alimentarias cambian y algunos se vuelven altamente selectivos. Las larvas de los peces poseen mayores demandas nutricionales y respiratorias. En fases tempranas del desarrollo, se va incrementando la complejidad del traslado de elementos estructurales que posteriormente formarán el cráneo, algunos presentarán limitaciones que deben ser compensadas con el desarrollo de mecanismos que permiten una mejora en los procesos de respiración y de alimentación (Adriaens y col. 2001).

Machado-Allison y García (1986) determinaron los hábitos alimentarios y los cambios morfológicos durante la ontogenia en *Pygocentrus notatus*, *Pristobrycon striolatus* y *Serrasalmus rhombeus* en el occidente de Venezuela. Las tres especies se encontraban en los márgenes del río asociadas a la vegetación ribereña. Los ejemplares de menores tallas (10-25 mm) se caracterizaron por consumir con mayor frecuencia copépodos, cladóceros, larvas de dípteros y escamas de peces, mientras que presas como hemípteros, ostrácodos y efemerópteros fueron consumidas con menor frecuencia. Las tallas intermedias (40-70 mm) mostraron una dieta mixta que incluyó semillas de ciperáceas, larvas de dípteros, efemerópteros y escamas de peces. Las tallas mayores a 70 mm de longitud estándar, mostraron diferencias interespecificas. *Pygocentrus notatus* presentó restos de peces en su contenido estomacal mientras que *Pristobrycon striolatus* y *Serrasalmus rhombeus* consumieron con mayor intensidad semillas de Ciperáceas. Además, estos autores

encontraron cambios en la morfología de las especies en las diferentes tallas como por ejemplo en el tamaño de las mandíbulas y dientes en el dentario, dientes ectopterygoides (disminución del número de dientes con el incremento en la talla) en *Pristobrycon striolatus* y *Serrasalmus rhombeus*, reemplazando los dientes monocúspides por dientes tricúspides en el dentario, disminución del tamaño y del número de filamentos branquiales progresivamente al incremento de las tallas.

Poot y col. (2005) determinaron la dieta de *Floridichthys polyommus* (Pisces: Cyprinodontidae) en dos lagunas de la Península de Yucatán, realizando comparaciones estacionales, espaciales y ontogénicas. La especie presentó un espectro trófico bastante amplio en el uso de recursos, consumiendo principalmente microcrustáceos, fitoplancton y macrófitas. Hubo diferencias en la alimentación entre ambos cuerpos de agua, tanto espacial como estacionalmente, en una de las lagunas los microcrustáceos representaron la presa preferida mientras que en la otra laguna lo fue el fitoplancton. Los ejemplares de menores tallas se alimentaron de microcrustáceos y los de mayores tallas de macrófitas y fitoplancton.

Los estudios de las dietas de especies de peces aportan una valiosa información sobre sus respuestas ante los cambios ambientales. Existen numerosos trabajos con diferentes especies de peces en diferentes ecosistemas lóticos del Neotrópico, pero la información dirigida al género *Thoracocharax* es sumamente escasa hasta el momento.

Objetivos

Objetivo General:

Cuantificar la dieta natural de *Thoracocharax stellatus* en una sección de la cuenca baja del río Orituco (Estado Guárico) en las fases de descenso de aguas, aguas bajas y ascenso de aguas.

Objetivos específicos:

- Cuantificar la dieta de la especie en la zona y fases hidrológicas antes referidas, por medio de análisis del contenido estomacal y empleando como variables la presencia, el número y el peso de los ítems consumidos.
- Estimar la posible variación de la dieta de la especie entre las fases hidrológicas evaluadas.
- Estimar la posible variación de la dieta de la especie entre las clases de tallas recolectadas.

Área de estudio

El río Orituco nace en la Cordillera de la Costa entre los 66° 15' y 66° 45' de longitud oeste y 10° 00' y 10° 15' de latitud norte, por lo que se ubica en la zona tropical y bajo la influencia de la zona de Convergencia Intertropical (PDVSA 1993).

El río Orituco posee un área de drenaje de aproximadamente 8907 km² y una longitud total de 348 km. Este río tiene su origen dentro del Parque Nacional Guatopo a una altitud de 1200 m.s.n.m.. El recorrido dentro del parque es de aproximadamente 13 km y fuera de él recorre una longitud de 335 km por un valle, donde es común encontrar secciones donde se desarrollan distintas actividades antrópicas.

El curso del río Orituco se encuentra interrumpido por la construcción del embalse Guanapito, para desembocar posteriormente en el río Guárico que es uno de los tributarios del río Orinoco. Las aguas del río Orituco son utilizadas no sólo para el consumo de las zonas urbanas adyacentes sino también para el riego de las cosechas en las localidades cercanas. En su recorrido por el Parque Nacional Guatopo, el cual se puede considerar como la sección alta de la cuenca, el río Orituco se clasifica como un río de 4° orden según la clasificación de Strahler (1945) (citado en Whitton 1975).

El cauce alto de la cuenca, se encuentra rodeado de un exuberante bosque de galería, el cual produce un importante sombreado sobre el río además de aportan una importante cantidad de material orgánico alóctono.

El lecho del río posee una variedad de sustratos, que van desde grandes piedras hasta sustratos más finos como arcilla y limo. La composición varía de acuerdo a las características geomorfológicas que generan diferencias en las zonas de rápidos y de pozos. En la sección de los rápidos, el sustrato está conformado principalmente por piedras y gravas en la zona central, mientras que en las zonas ribereñas ocurre la acumulación de arcillas y arena (Ortiz 1998).

La zona de muestreo del presente estudio se ubicó en la cuenca baja del río Orituco, aproximadamente a 167 km aguas abajo de la cuenca alta y cerca de la población de Calabozo. Esta sección de la cuenca corresponde con un típico río de los Llanos altos venezolanos. El tipo de vegetación asociada a los márgenes del canal es de porte bajo, que incluye escasa vegetación arbórea, gramíneas y ciperáceas, presenta un lecho areno-fangoso, con restos de cantos rodados y conglomerados ferruginosos (Ortiz 2008).

Materiales y Métodos

Trabajo de campo:

Para el presente trabajo se analizaron muestras provenientes de recolectas realizadas entre junio-2006 y mayo-2007 y entre diciembre-2007 y febrero-2008 en una sección de la cuenca baja del río Orituco. Las salidas comprendieron las fases hidrológicas de descenso de aguas, aguas bajas e inicio de ascenso de aguas.

En la tabla 1 se puede apreciar las fechas de recolectas y las fases hidrológicas en las que se encontraba el río. En cada muestreo se estimó la descarga hidráulica (m^3/s) de la sección de trabajo para verificar la condición hidráulica del canal.

Tabla 1. Período de toma de muestras, descarga hidráulica (m^3/s) y sus fases hidrológicas correspondientes

FECHA DE LA RECOLECTA	Q (m^3/s)	FASE HIDROLÓGICA
09-jun-06	6,03	Ascenso de aguas
09-dic-06	0,28	Descenso de aguas
24-feb-07	0,55	Aguas bajas
09-dic-07	4,21	Descenso de aguas
20-ene-08	0,81	
10-feb-08	0,48	
09-mar-08	0,52	
13-abr-08	0,3	Aguas bajas
08-jun-08	1,2	Ascenso de aguas

Los peces se recolectaron con una red de cerco de 7 m de longitud, 3 m de altura y 0,5 cm de abertura entre nudos. El esfuerzo de pesca varió entre 4 y 10 caladas, manteniéndose 6 caladas como el esfuerzo más frecuente. La mayoría de las capturas fueron realizadas en horarios diurnos entre las 8 y 11 a.m.. Los ejemplares capturados se colocaron en hielo y después de su muerte se preservaron en una solución de formol técnico al 10%.

Trabajo de laboratorio:

Los ejemplares capturados fueron retirados de la solución de formol técnico y posteriormente lavados con abundante agua para eliminar el exceso de formol, ya que este genera un endurecimiento de los tejidos. Posteriormente fueron preservados en una solución de etanol técnico al 70%.

Se estimó en cada ejemplar la longitud estándar (L.E., precisión 0,05 mm) y el peso corporal húmedo (gr, precisión 0,01 gr).

Se realizó la disección de cada ejemplar, se extrajo el estómago y se separó del intestino, para ser analizado posteriormente.

Se empleó el procedimiento descrito en Martín (2007) para estimar el peso del contenido estomacal. El contenido del tracto digestivo fue vaciado en una capsula de Petri y observado detalladamente bajo la lupa (Hyslop 1980). Para la identificación de las presas consumidas, se utilizaron los trabajos de Merritt y Cummins (1984) y Pérez (1996).

Se cuantificaron los distintos ítems presentes en el contenido estomacal de cada ejemplar y posteriormente se pesaron los ítems consumidos (precisión: 0,01 gr).

Análisis de los datos

Se estimaron las frecuencias numérica, de aparición y gravimétrica expresadas en porcentajes (%FA_A, %FN_A y %FG_A) de cada ítem consumido.

El porcentaje de **frecuencia numérica** (%FN_A), representará el total de individuos de cada ítem con relación al número total de individuos de todos los ítems consumidos. Se estimó utilizando la siguiente expresión:

$$\%FN_A = \frac{\text{N}^\circ \text{ de individuos del ítem A}}{\text{N}^\circ \text{ total de individuos de todos los ítems}} \times 100$$

El porcentaje de la **frecuencia de aparición** (%FA_A), representará la relación entre el número de estómagos donde aparecerá el ítem A y el número total de estómagos con alimento. Se estimó utilizando la siguiente expresión:

$$\%FA_A = \frac{\text{N}^\circ \text{ de estómagos con el ítem A}}{\text{N}^\circ \text{ total de estómagos con alimento}} \times 100$$

El porcentaje de la **frecuencia gravimétrica** (%FG_A), representará el cociente entre el peso húmedo de los individuos de cada ítem y el peso de todos los individuos consumidos. Se estimó a través de la siguiente expresión:

$$\%FG_A = \frac{\text{Peso de los individuos del ítem A}}{\text{Peso total de los individuos de todos los ítems}} \times 100$$

Se estimó un **Índice Absoluto de Importancia** (%IAI_A) y un **Índice Relativo de Importancia** (%IRI_A). Ambos índices se expresaron en porcentajes (Hyslop 1980; Cortés 1997).

$$\%IAI_A = \%FN_A + \%FA_A + \%FG_A$$

y

$$\%IRI_A = 100 \times IAI_A / \sum_{i=1}^n IAI_A$$

Siendo n el número de ítems considerados.

Para estimar las clases de tallas de la población a evaluar de *T. stellatus*, se utilizó la distribución de las frecuencia de las longitudes estándar de los ejemplares. Adicionalmente se estimó la relación Talla-Peso de toda la población objeto de estudio (Bagenal 1978).

La distribución de frecuencia de tallas encontrada para la población de *T. stellatus* analizada mostró la siguiente tendencia (Figura 1):

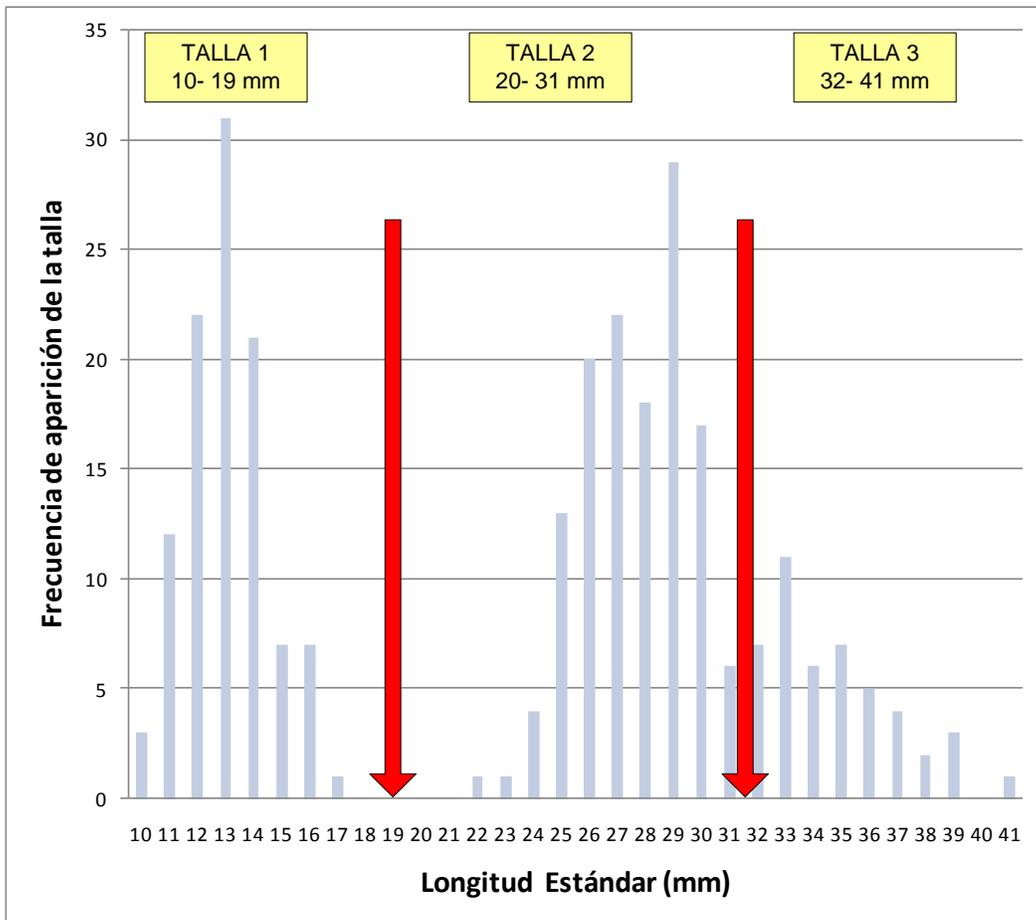


Figura 1. Distribución de la frecuencias de tallas de la población de *Thoracocharax stellatus* durante los periodos 2006-2007 y 2007-2008.

La distribución de la frecuencia de tallas (Figura 1) indicó la presencia de tres grupos. Un primer grupo, que se clasificó como Talla 1, estuvo conformado por ejemplares cuya longitud estándar (L.E.) osciló entre los 10 mm y 19 mm, correspondientes a los individuos más jóvenes de la población. El segundo grupo, clasificado como Talla 2, estuvo integrado por ejemplares cuya longitud estándar (L.E.) varió entre los 22 mm y 31 mm. El tercer grupo, clasificado como Talla 3, estuvo constituido por individuos cuya longitud estándar (L.E.) osciló entre 32 mm y 41 mm. Este último grupo fue el menos frecuente dentro de la población. Se capturó un solo individuo con una talla de 40,7 mm de L.E.

Adicional a la realización de la distribución de la frecuencia de tallas de los diferentes individuos, se estimó la relación talla-peso de la población, evaluada en los períodos de 2006-2007 y 2007-2008.

En peces la relación Talla-Peso está representada por la siguiente expresión:

$$W = aL^b$$

Donde W es el peso (gr) y L la longitud (mm), a y b son constantes. La constante b varía entre 2 y 4, siendo 3 un valor que indica un crecimiento isométrico entre ambas variables.

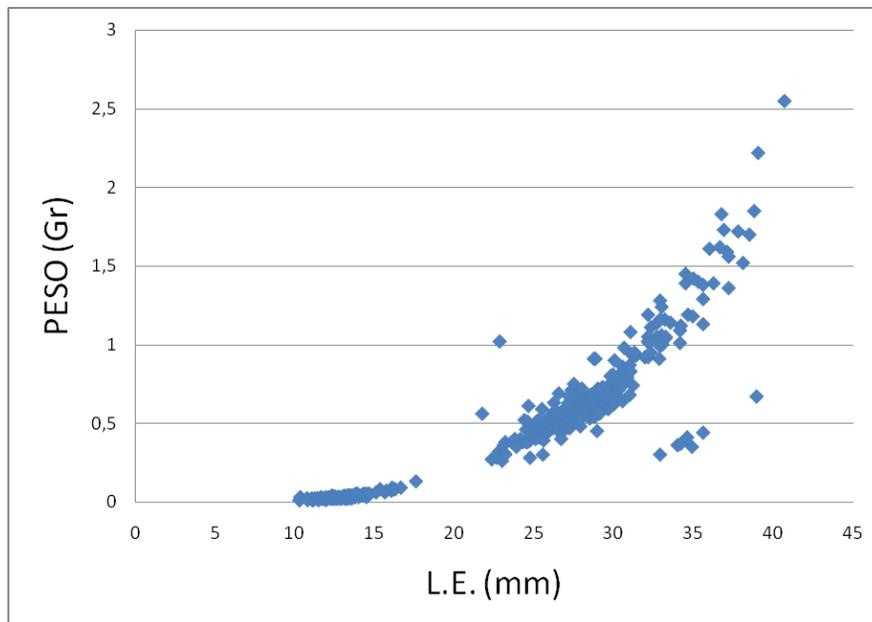


Figura 2. Relación Talla-Peso de la población de *Thoracocharax stellatus* durante los periodos 2006-2007 y 2007-2008.

La ecuación anterior también puede expresarse como:

$$\log W = \log a + b \log L$$

Al hacer lineal la expresión nos queda:

$$\log W = -4,44 * 10^{-5} + 3,00 \log L$$

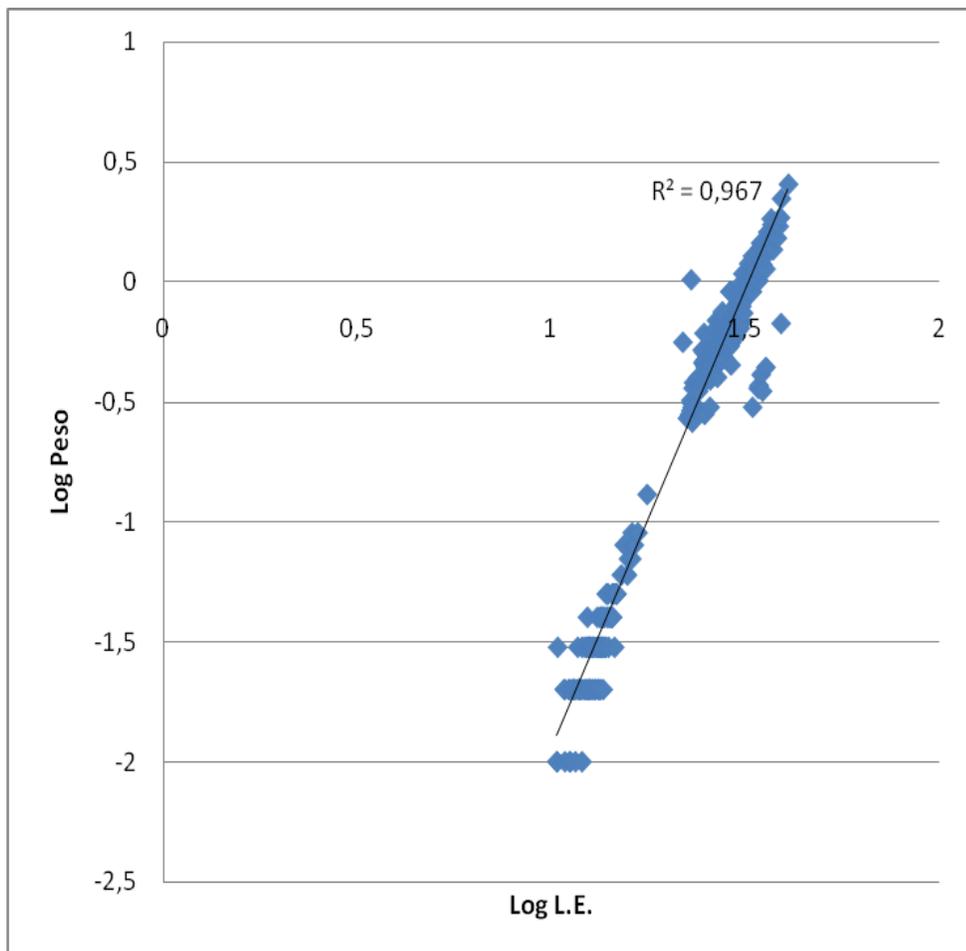


Figura 3. Relación lineal Talla-Peso de la población de *Thoracocharax stellatus* durante los periodos 2006-2007 y 2007-2008.

Se estimó el grado de sobreposición de la dieta entre las diferentes clases de tallas de *T. stellatus* con la modificación de Horn (1966) del Índice de Morisita (Clements y Newman 2002).

La expresión a utilizada fué la siguiente:

$$IM = \frac{2 \sum (P_{ij} \times P_{kj})}{\sum (P_{ij}^2 \times P_{kj}^2)}$$

Donde P_{ij} es la proporción del ítem j en la talla i , P_{kj} es la proporción del ítem j en la talla k . El índice fluctúa entre 0 y 1. El mínimo valor representa una ausencia de sobreposición y 1 indica la máxima sobreposición posible.

Se empleó el coeficiente de correlación de rangos de Spearman para evaluar posibles diferencias de dieta entre tallas y épocas. El coeficiente de correlación de Spearman está descrito por la siguiente ecuación:

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum D^2}{N(N^2 - 1)}$$

Siendo r_s el coeficiente de correlación de rangos de Spearman, D^2 el cuadrado de las diferencias entre las distribuciones X e Y y N el número de parejas.

Se estimó la amplitud de la dieta de toda la población en las diferentes fases evaluadas y de las distintas clases de tallas con la siguiente expresión:

$$B = - \sum_{i=1}^n P_i \times \ln P_i$$

Siendo B la amplitud de dieta y P_i la proporción numérica del recurso utilizado.

La dieta de la especie se evaluó a través de una serie de comparaciones que permitieron estimar las posibles cambios estacionales y entre clases de tallas. En los casos en que fueron evaluadas las variaciones estacionales, se compararon individuos pertenecientes al mismo grupo de talla capturados en diferentes fases hidrológicas del río en el mismo periodo (Tabla 2).

Tabla 2. Muestras comparados para evaluar los posibles cambios estacionales en la dieta de *T. stellatus*. Ascenso de aguas (AA), descenso de aguas (DA) y aguas bajas (AB). Talla 2 (T2) y talla 3 (T3).

FECHA	COMPARACIONES	TALLA	ANALISIS REALIZADOS
DIC. 07 A MAR. 08	DA	T2	%IRI, Bij, Rs
JUN. 08	AA		
FEB. 07 JUN 06	AB AA	T3	%IRI, Bij, Rs

Para la comparación de dietas entre clases de tallas se seleccionaron los ejemplares capturados en la misma fase hidrológica de la cuenca (Tabla 3).

Tabla 3. Muestreos comparados para evaluar los cambios en la dieta de *T. stellatus* entre clases de tallas. Ascenso de aguas (AA) y aguas bajas (AB). Talla 1 (T1), talla 2 (T2) y talla 3 (T3).

FECHA	FASE HIDROLÓGICA	COMPARACIONES	ANALISIS REALIZADOS
JUN. 06	AA	T1 T3	%IRI, Bij, Rs, IM
FEB. 07		T3	
DIC. 07 A MAR. 08	AB	T2	%IRI, Bij, Rs
JUN. 06	AA	T3	%IRI, Bij, Rs
JUN. 08		T2	
JUN. 06	AA	T1	%IRI, Bij, Rs
JUN. 08		T2	

Resultados

Se analizaron 380 ejemplares capturados en la cuenca baja del río Orituco en dos períodos de campo. El intervalo de tallas varió entre 10,3 mm y 40,7 mm, mientras que el peso corporal húmedo fluctuó entre 0,01 gr y 2,55 gr (Tabla 4).

Tabla 4. Variaciones en los intervalos de la longitud estándar (L.E., mm) y peso corporal húmedo (gr.) de los ejemplares capturados en cada fase hidrológica.

PERÍODO	FASE HIDROLÓGICA	L.E. (mm)		PESO (gr)	
		MINÍMO	MÁXIMO	MINÍMO	MÁXIMO
2006-2007	ASCENSO DE AGUAS	10,30	40,7	0,01	2,55
	DESCENSO DE AGUAS	26,05	36,25	0,3	1,39
	AGUAS BAJAS	24,6	38,95	0,37	1,59
2007-2008	ASCENSO DE AGUAS	24,75	37,2	0,39	1,36
	DESCENSO DE AGUAS	22,35	32,7	0,26	1,05
	AGUAS BAJAS	25,15		0,44	

Los ejemplares que presentaron la mayor amplitud de tallas y pesos, se capturaron en ascenso de aguas del período 2006-2007.

Los juveniles pertenecientes al grupo de Talla 1, se capturaron durante la fase de ascenso de aguas en junio de 2006, lo cual indicó que la especie se reprodujo previo al inicio de esta fase. Igualmente, los individuos que presentaron las mayores tallas se capturaron en junio 2006 durante la fase de ascenso de aguas. En el período 2007-2008 los individuos capturados fueron mayoritariamente ejemplares de la Talla 2.

Los individuos de la Talla 3 capturados en junio/2006, diciembre/2007 y febrero/2008, presentaron gónadas bien desarrolladas que indicaron que estaban listos para un evento reproductivo.

COMPOSICIÓN GENERAL DE LA DIETA.

Durante la fase de ascenso de aguas se analizaron 152 estómagos, todos con contenido estomacal. En la fase de descenso de aguas el número de estómagos analizados fue 73 de los cuales 5 no presentaron contenido estomacal. En la fase de aguas bajas el número de estómagos analizados fue 99 de los cuales 75 no presentaron contenido estomacal.

El elevado porcentaje de estómagos vacíos en la fase de aguas bajas fue el reflejo de ausencia de actividad alimentaria, lo cual pudo ser consecuencia de la hora de captura, la cual fue distinta a la empleada en el resto de los muestreos que se realizaron en las primeras horas de la mañana. Esto indica que posiblemente la especie posee lapsos variables de actividad alimentaria.

Los resultados generales indicaron que *Thoracocharax stellatus* posee una dieta orientada al consumo de insectos de origen acuático y terrestre, arácnidos, algunos crustáceos y ácaros. Los insectos fue el grupo más importante en la dieta de *T. stellatus*,

donde se lograron identificar 6 órdenes y 20 familias. Adicionalmente dos subórdenes de la clase Crustacea y en la clase Arachnidae se logró identificar al orden Acari.

Dentro de los insectos se encontraron los órdenes Coleoptera, Hymenoptera, Collembola, Diptera, Lepidoptera y Hemiptera. En el grupo de los crustáceos se encontraron los subórdenes Ostracoda y Anostraca.

Entre las familias identificadas se encontraron 8 del orden Diptera una de ellas no identificada, 7 del orden Coleoptera de las cuales una no fue identificada, 4 del suborden Heteroptera, 2 del orden Hymenoptera y 1 del orden Lepidoptera. Los subórdenes Homoptera, Symphypleona y Arthropleona no se lograron identificar hasta la categoría de familia (Tabla 5)

En el análisis del contenido estomacal se encontró parte del material muy digerido lo cual dificultó su cuantificación e identificación por lo que este se clasificó como “restos de invertebrados no identificados”. Al respecto, los análisis se realizaron sólo con las presas discretas que conformaron la mayor fracción de la dieta. El porcentaje de llenura en los estómagos que presentaron contenido estomacal fue elevado, lo cual indica que el recurso no fue escaso durante los períodos de muestreo.

Tabla 5. Composición de la dieta de *T. stellatus* en las fases hidrológicas de ascenso de aguas (AA), descenso de aguas (DA) y aguas bajas (AB). Familias no identificadas (NI).

ÍTEMS	FAMILIA	AA	DA	AB
COLEOPTERA	CRISOMELIDAE	+	+	+
	DYCTISCIDAE	-	+	+
	HYDROPHILIDAE	+	-	+
	ELATERIDAE	+	-	-
	ELMIDAE	-	+	-
	CURCULIONIDAE	-	+	-
	COLEOPTERA NI	-	-	-
HYMENOPTERA	FORMICIDAE	+	+	+
	VESPIDAE	-	-	+
COLLEMBOLA	SHYMPHYPLEONA	+	-	+
	ARTHROPLEONA	-	-	+
DIPTERA	CERATOPOGONIDAE	-	+	+
	STRATIOMIDAE	-	+	+
	TABANIDAE	+	+	-
	EMPIDIDAE	-	+	-
	THAUMELIDAE	-	-	-
	CHIRONOMIDAE	-	-	+
	PSYCODIDAE	-	-	+
	LARVA NI	-	-	+
	ADULTOS NI	-	-	+
LEPIDOPTERA	SPHINGIDAE	+	+	+
HEMIPTERA	HOMOPTERA	+	+	+
	HETEROPTERA			
	PLEIDAE	-	+	-
	NAUCORIDAE	-	+	-
	COREIDAE	-	+	-
	SALDIDAE	-	-	-
ARACHNIDA		+	-	+
CRUSTACEA	OSTRACODA	-	+	+
	ANOSTRACA	-	-	+
HUEVOS		-	+	-
ACARÍ		-	-	+

**VARIACIÓN DE LA DIETA EN LAS DIFERENTES FASES HIDROLÓGICAS
EVALUADAS.**

De manera general, en la fase de ascenso de aguas el 91% de la dieta correspondió a material de origen acuático y el 9% restante al terrestre. En la fase de descenso de aguas el 72% correspondió al material terrestre y el 28% al acuático mientras que en aguas bajas el 100% correspondió al material de origen terrestre (Figura 4)

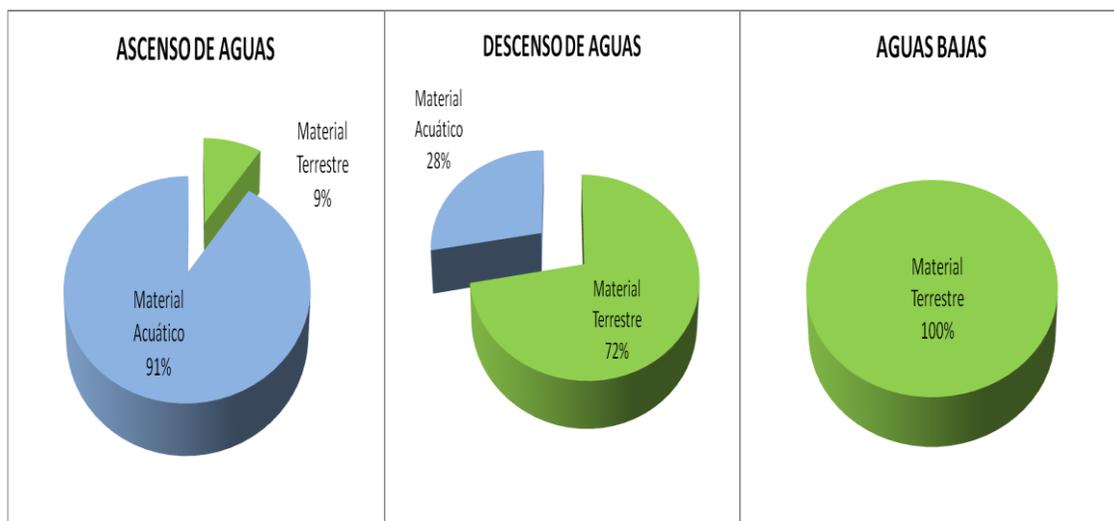


Figura 4. Aporte del material de origen terrestre y acuático en la dieta de *T. Stellatus* en las tres fases hidrológicas evaluadas, expresados como %IRI obtenido.

Durante la fase de ascenso de aguas se lograron identificar 21 ítems, 11 fueron invertebrados acuáticos y 10 insectos terrestres. En la fase de descenso de aguas se identificaron 16 ítems, 10 fueron insectos terrestres y 6 invertebrados acuáticos y en aguas bajas se identificaron solamente 3 ítems todos insectos terrestres.

Los valores de importancia relativa de las presas consumidas en ascenso de aguas mostraron la siguiente tendencia: Shymphypleona> Anostraca> Ostracoda> Formicidae> Crisomelidae> Psycodidae. Durante descenso de aguas la tendencia fue la siguiente: Curculionidae> Formicidae>Stratiomidae> Crisomelidae> Familia Homoptera no identificada> Ostracoda> Coreide. Durante la fase de aguas bajas la tendencia fue: Familia Coleptera no identificada> Curculionidae> Arachnidae (Tabla 6).

No se encontraron grandes diferencias en la composición de la dieta entre las diferentes fases hidrológicas en los dos períodos de muestreo evaluados. Durante el período 2006-2007 se lograron identificar 19 ítems en la fase de aguas bajas, 16 ítems en la fase de descenso de aguas y 8 ítems en ascenso de aguas En el período 2007-2008 se lograron identificar 16 ítems en descenso de aguas, 9 en ascenso de aguas y no se identificaron ítems en aguas bajas ya que se logró capturar solo un ejemplar cuyo contenido estomacal se encontraba muy digerido.

Tabla 6. Composición de la dieta de *T. stellatus* en las fases hidrológicas evaluadas. Ascenso de aguas (AA), descenso de aguas (DA) y aguas bajas (AB) invertebrado terrestre (T), invertebrado acuático (A).

ÍTEM		AA %IRI	DA %IRI	AB %IRI
ANOSTRACA	A	22,88		
OSTRACODA	A	2,58	5,73	
FORMICIDAE	T	2,00	15,11	
CRISOMELIDAE	T	1,92	9,46	
PSYCODIDAE	A	1,79		
DIPTERA ADULTO FAM 2	T	1,12		
ARTHROPLEONA	A	1,07		
SPHINGIDAE	T	1,00	1,83	
ARACHNIDAE	T	0,86		9,97
HOMOPTERA FAM 1	T	0,86	6,12	
STRATIOMIDAE	A	0,71	11,67	
HYDROPHILIDAE	T	0,68	0,00	
TABANIDAE	A	0,53	3,15	
CERATOPOGONIDAE	A	0,47	1,46	
ACARÍ	A	0,46	3,82	
CHIRONOMIDAE	A	0,45		
VESPIDE	T	0,34		
DYCTISCIDAE	T	0,31	2,32	
DIPTERA LARVA FAM 1	A	0,28		
ELATERIDAE	T	0,28		
ELMIDAE	T		3,53	
CURCULIONIDAE	T		24,06	19,93
COLEOPTERA NI FAM 1	T			70,10
EMPIDIDAE	A		2,07	
THAUMELIDAE	A			
PLEIDAE	T		1,58	
NAUCORIDAE	T		2,69	

Las variaciones en la dieta se evaluaron a través de las comparaciones entre las diferentes fases hidrológicas que tuvieron en común ejemplares que pertenecieron a las mismas clases de tallas (Tabla 2).

Durante el período 2006-2007, los valores de importancia relativa para la resolución de familia mostraron la siguiente tendencia en la fase de ascenso de aguas: Shymohyleona>Sphingidae> Formicidae. Durante la fase de aguas bajas la única familia consumida fue Formicidae.

En aguas altas, el 92,33% de la dieta correspondió a insectos acuáticos mientras que el 8% estuvo conformado por insectos de origen terrestre. Los insectos acuáticos estuvieron representados por una sola familia de Shymphypleona, mientras que los insectos terrestres estuvieron representados por Sphingidae (4,21%) y Formicidae (3,46%). Todo lo contrario ocurrió en la fase de aguas bajas donde el 100% de la dieta estuvo constituida por insectos de origen terrestre.

La amplitud de dieta de los ejemplares de la Talla 3 fue mayor en ascenso de aguas ($B_{ij} = 0,25306$) y en aguas bajas se obtuvo el mínimo valor posible ($B_{ij} = 0$), debido a que los peces consumieron un único recurso.

El coeficiente de correlación de Spearman obtenido ($R_s = 0,5171$; $p = 0,002891$) indicó que la dieta de la clase de talla 3 fue similar entre las fases de ascenso de aguas y aguas bajas.

En la fase de descenso de aguas del período 2007-2008 el 74,11% de la dieta correspondió a insectos terrestres y el 25,89% a insectos acuáticos. La tendencia encontrada

fue: Curculionidae> Stratiomidae> Formicidae> Crisomelidae> Homoptera> Ostracoda> Coreidae> huevos no identificados> Elmidae> Naucoridae> Dytiscidae> Empididae> Sphingidae> Pleidae. En este caso sólo los ostrácodos y los huevos son de origen acuático, es por ello que durante este período los recursos de origen alóctono presentaron una mayor importancia en la dieta.

En ascenso de aguas se encontró que el 52,618% de la dieta estuvo constituida por insectos de origen terrestre pertenecientes a las siguientes familias: Crisomelidae> Formicidae> Familia Homoptera no identificada> Hydrophilidae> Aracnidae> Tabanidae> Elateridae> Sphingidae. El 47,383% restante estuvo conformado por el suborden Shymphypleona, los cuales son insectos acuáticos (Tabla 7).

El número de ítems consumidos durante la fase de descenso de aguas fue menor que en ascenso, sin embargo la amplitud de dieta fue mayor en descenso de aguas ($B_{ij} = 2,45619$ vs. $B_{ij} = 0,55495$). El coeficiente de Spearman indico diferencias entre fases ($r_S = 0,1276$; $p = 0,49392$).

Tabla 7. Composición de la dieta de la talla 2 de *T. stellatus* en las fases descenso de aguas (DA) y ascenso de aguas (AA). Invertebrado terrestre (T), invertebrado acuático (A).

ÍTEM		DA	AA
		T2	T2
CURCULIONIDAE	T	24,795	
STRATIOMIDAE	A	12,294	
FORMICIDAE	T	11,943	12,027
CRISOMELIDAE	T	8,379	12,422
HOMOPTERA	T	6,466	11,787
OSTRACODA	A	6,239	
COREIDAE	T	5,724	
ELMIDAE	T	3,871	
HUEVOS	T	3,831	
TABANIDAE	A	3,488	3,806
NAUCORIDAE	T	2,862	
DYCTISCIDAE	T	2,491	
EMPIDIDAE	A	2,244	
SPHINGIDAE	T	1,997	1,735
PLEIDAE	T	1,750	
CERATOPOGONIDAE	A	1,626	
HYDROPHILIDAE	T		7,096
ELATERIDAE	T		2,740
SHYMPHYPLEONA	A		43,577
ARACNIDA	T		4,811

VARIACIÓN HORARIA DE LA DIETA

En junio/2006 se capturaron y analizaron individuos de la talla 1 en horas diurnas y nocturnas, cuyos resultados de dieta se muestran a continuación:

Se obtuvo un alto porcentaje de estómagos vacíos en el muestreo nocturno a diferencia del muestreo en el donde todos los estómagos analizados presentaron contenido.

La composición general de la dieta diurna y nocturna presentó ciertos ítems en común. No obstante, se observaron cambios horarios en la frecuencia numérica, de aparición y gravimétrica que generaron cambios en la importancia relativa de las presas. La dieta diurna estuvo constituida por 19 tipos de presas, mientras que la nocturna estuvo conformada por 8 ítems, de los cuales el 91,56% fueron de origen acuático y el 8,44% de origen terrestre.

La tendencia encontrada en la importancia relativa de las presas consumidas en la noche fue la siguiente: Symphypleona> Anostraca> Diptera adultos no identificados> Diptera larvas no identificados> Thaumelidae> Acarí> Familia de Arthropleona> Saldidae>. En el muestreo diurno la tendencia fue la siguiente: Shymphypleona> Anostraca> Ostracoda> Pscodidae> Diptera adultos no identificados> Arthropleona> Stratimidae> Ceratopogonidae> Acarí> Chironomidae> Homoptera> Sphingidae> Formicidae= Vespidae> Crisomelidae= Dytiscidae= Hydrophilidae= Aracnidae (Tabla 8).

El número de ítems consumidos en el día fue superior al de la noche, es por ello que la amplitud de dieta fue mayor en el muestreo diurno ($B_{ij} = 0,756257$) que en el nocturno ($B_{ij} = 0,25306$)

La sobreposición de dieta encontrada fue elevada (IM: 0,96308), esto debido a la similitud en las proporciones de consumo de ciertas presas. El coeficiente de correlación de rangos de Spearman encontrado ($R_s = 0,34999$; $p = 0,05358$) indicó que las dietas fueron diferentes.

Tabla 8. Composición de la dieta de *T. stellatus* expresada como % IRI de los diferentes ítems consumidos durante el ascenso de agua por ejemplares de la Talla 1 colectados en el periodo de 2006-2007 en dos horarios diferentes. Invertebrados terrestres (T), invertebrado acuático (A).

ÍTEM		DIURNA	NOCTURNA
		%IRI	%IRI
SHYMPHYPLEONA FAM NI	A	55,50	57,64
ANOSTRACA FAM NI	A	28,53	20,62
OSTRACODA FAM NI	A	3,64	
PSYCODIDAE	A	2,42	
DIPTERA ADULTO NI	T	1,59	6,21
ARTHROPLEONA FAM NI	A	1,45	2,82
STRATIOMIDAE	A	0,96	
CERATOPOGONIDAE	A	0,61	
ACARÍ	A	0,60	2,99
CHIRONOMIDAE	A	0,59	
HOMOPTERA FAM NI	T	0,53	
SPHINGIDAE	T	0,50	
FORMICIDAE	T	0,47	
VESPIDAE	T	0,47	
DYCTISCIDAE	T	0,44	
HYDROPHILIDAE	T	0,44	
ARACNIDAE	T	0,44	
CRISOMELIDAE	T	0,44	
DIPTERA LARVA NI	A	0,40	4,46
THAUMELIDAE	A		3,05
SALDIDAE	T		2,22

VARIACIÓN DE LA DIETA ENTRE CLASES DE TALLA

En líneas generales la dieta de los ejemplares de la Talla 1 estuvo conformada en un 94% por invertebrados acuáticos y el 6% restante por invertebrados terrestres. Los ejemplares de la Talla 2 presentaron una dieta más equitativa y el 53% de esta correspondió a insectos terrestres y el 47% a insectos acuáticos. Los ejemplares de la Talla 3 mostraron mayor consumo de invertebrados acuáticos (89%) que terrestres (11%) (Figura 5).

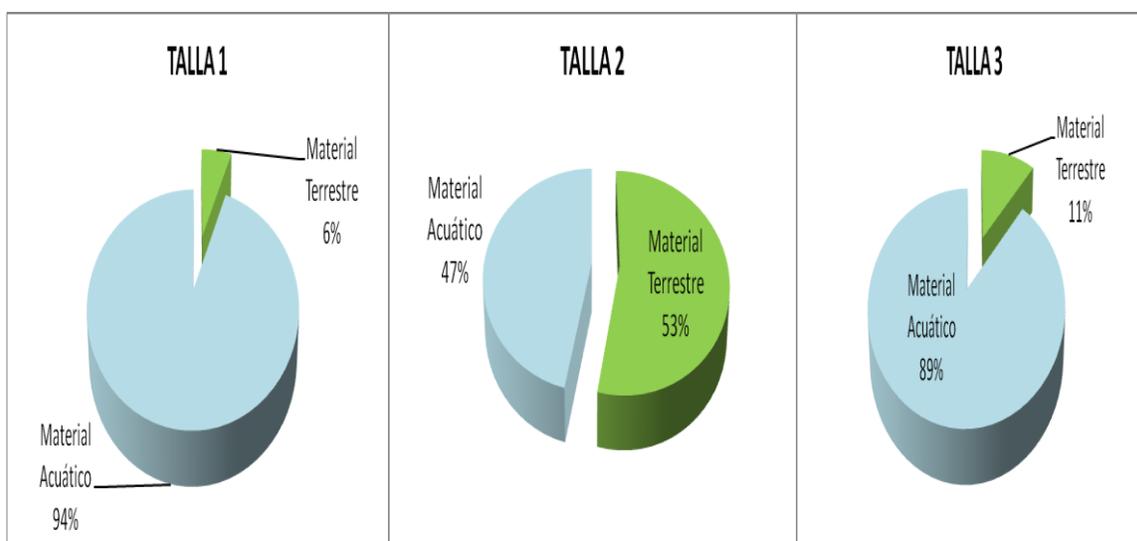


Figura 5. Aporte del material de origen terrestre y acuático en la dieta de *T. stellatus* en las tres clases de tallas evaluadas, expresados como %IRI obtenido.

Los ejemplares de la Talla 1 consumieron un total de 19 ítems de los cuales, 10 fueron acuáticos y 9 terrestres. Los ejemplares de la Talla 2 consumieron 20 ítems, 13 terrestres y 7 acuáticos. Los ejemplares de la Talla 3 apenas consumieron 3 ítems y 2 de ellos fueron terrestres.

Los valores de %IRI mostraron la siguiente tendencia en el consumo de presas en la Talla 1: Shymphypleona>Familia de Anostraca no identificada> Famiia de Ostracoda>Psycodidae> Adultos de diptera no identificados> Familia de Arthropleona> Stratiomidae>Ceratopogonidae>Acarí>Chironomidae>Sphingidae>Formicidae=Vespidae> Crisomelidae=Dyctiscidae= Hydrophilidae=Arachnidae.

Los valores de importancia relativa para la Talla 2 fueron: Shymohypleona> Curculionidae>Familia de Homoptera>Stratiomidae>Coreidae>familia de Ostracoda> Huevos>Tabanidae>Hydrophilidae>Elmidae>Arachnidae>Sphyngidae=Naucoridae>Dycti scidae>Empididae>Elateridae>Pleidae>Ceratopogonidae.

En la clase de Talla 3 el orden encontrado fue: Shymphypleona> Formicidae>Sphingidae.(Tabla 9).

El número de ítems consumidos en las clases de Talla 1 y 2 fue parecido y presentaron 11 ítems en común, sin embargo se encontraron diferencias entre las proporciones de consumo de las presas en ambas tallas.

Los ejemplares de la Talla 1 se capturaron durante el período 2006-2007 en la fase de ascenso de aguas. En este período también se capturaron los ejemplares de mayor L.E, pertenecientes a la clase de Talla 3. Las dietas de ambas clases de tallas indican la importancia del material de origen acuático.

Durante la fase de descenso de aguas la mayor parte de los ejemplares que fueron capturados correspondieron a la Talla 2. y en ellos hubo un consumo importante tanto del material alóctono como del autóctono.

Los ejemplares de la Talla 2 también se capturaron durante la fase de aguas bajas, sin embargo en esta fase el 100 % de la dieta correspondió a insectos terrestres. Los ejemplares de la Talla 2 capturados durante esta fase aprovecharon únicamente la fracción de insectos terrestres.

Tabla 9. Composición general de la dieta de *T. stellatus* en las tres clases de tallas evaluadas. Talla 1 (T1), Talla 2 (T2) y Talla 3 (T3) Invertebrado terrestre (T), Invertebrado acuático (A).

ÍTEM		T1 %IRI	T2 %IRI	T3 %IRI
SHYMPHYPLEONA	A	55,50	31,39	89,08
ANOSTRACA	A	28,53		
OSTRACODA	A	3,64	2,86	
PSYCODIDAE	A	2,42		
DIPTERA ADULTO FAM 2	T	1,59		
ARTHROPLEONA	A	1,45		
STRATIOMIDAE	A	0,96	5,07	
CERATOPOGONIDAE	A	0,61	0,63	
ACARÍ	A	0,60		
CHIRONOMIDAE	A	0,59		
HOMOPTERA FAM 1	T	0,53	6,90	
SPHINGIDAE	T	0,50	1,52	3,27
FORMICIDAE	T	0,47	9,38	7,65
VESPIDE	T	0,47		
CRISOMELIDAE	T	0,44	7,61	
DYCTISCIDAE	T	0,44	1,25	
HYDROPHILIDAE	T	0,44	2,06	
ARACNIDAE	T	0,44	1,61	
DIPTERA LARVA FAM 1	A	0,40	0,00	
ELATERIDAE	T		0,90	
ELMIDAE	T		1,70	
CURCULIONIDAE	T		15,22	
COLEOPTERA NI FAM 1	T			
TABANIDAE	A		2,77	
EMPIDIDAE	A		1,07	
THAUMELIDAE	A			
PLEIDAE	T		0,72	
NAUCORIDAE	T		1,52	
COREIDAE	T		3,04	
SALDIDAE	T			
HUEVOS			2,78	

A continuación se muestra la comparación de dieta entre los ejemplares de las tallas 1 y 3 capturados en junio/2006 (fase de ascenso de aguas).

Los valores de %IRI mostraron la tendencia en el consumo de presas en la Talla 1: Shymphypleona>Familia de Anostraca no identificada> Famiia de Ostracoda>Psycodidae> Adultos de Diptera no identificados> Familia de Arthropleona> Stratiomidae>Ceratopogonidae>Acarí>Chironomidae>Sphingidae>Formicidae=Vespidae> Crisomelidae=Dyctiscidae= Hydrophilidae=Arachnidae. Mientras que en la Talla 3 se encontró: Shymphypleona>Formicidae>Sphingidae (Tabla 9).

La amplitud de dieta de los individuos de Talla 1 fue mayor (Bij: 0,7562) a la de los individuos de la Talla 3 (Bij: 0,2530) ya que estos consumieron una baja variedad de presas. El coeficiente de Spearman indicó diferencias en la dieta de ambas clases de tallas (rS: 0,2802; p: 0,1268)

La sobreposición de dieta estimada con el índice de Morisita fue baja (IM: 0,0293). Aún cuando la talla 3 comparte con la talla 1 todos los ítems que consume, la intensidad de consumo fue diferente en ambas. Los ejemplares de la talla 1 y la talla 3 consumieron mayoritariamente presas de origen acuático, sin embargo los ejemplares de la talla 1 explotaron una mayor variedad de presas aunque en menor proporción.

La dieta de los ejemplares de la Talla 1 estuvo constituida por un 94% de insectos acuáticos y apenas el 6% es aportado por insectos de origen terrestre. La dieta de la Talla 2 estuvo conformada por 52,62% de insectos terrestres y 47,38% de insectos acuáticos.

La importancia relativa de las presas consumidas por la talla 1 fue: Familia de Shymphypleona no identificada> familia de Anostraca no identificada> familia de

Ostracosa no identificada> Adultos de Diptera no identificados> Pshycodidae> familia de Arthropleona no identificada> larvas de Diptera no identificadas> familia de Acari> Stratiomidae> Thaumelidae> Ceratopogonidae> familia de Homoptera> Sphingidae> Formicidae= Vespidae> Saldidae> Aracnidae= Crisomelidae= Dytiscidae= Hydrophilidae.

La importancia relativa de las presas encontradas en la Talla 2 mostró la siguiente tendencia: Familia de Shymphypleona> Crisomelidae> Formicidae> Familia de Homoptera> Hydrophilidae> Arachnidae> Tabanidae> Sphingidae (Tabla 10)

Los individuos de la Talla 1 consumieron un mayor número de ítems que la Talla 2, es por ello que la amplitud de dieta de la Talla 1 ($B_{ij} = 0,756273$) fue superior a la obtenida en la Talla 2 ($B_{ij} = 0,55495$) El valor del r_s de Spearman ($r_s = -0,03533$; $p = 0,85034$) indicó que las dietas de ambas tallas fueron diferentes.

En la Talla 2 de febrero/2007 y del período diciembre-marzo/2008 (aguas bajas) el 76% de la dieta estuvo constituida por insectos de origen terrestre y el 24% por insectos de origen acuático. Los individuos de la Talla 3 capturados en esta fase consumieron sólo insectos de origen terrestre.

Tabla 10. Composición de la dieta de *T. stellatus* expresada como % IRI de los diferentes ítems consumidos en ascenso de aguas por ejemplares de la Talla 1 capturados en junio/2006 y ejemplares de la Talla 2 capturados en junio/2007. Invertebrado terrestre (T), invertebrado acuático (A).

ÍTEM		T1 %IRI	T2 %IRI
SHYMPHYPLEONA FAM NI	A	57,79	43,58
ANOSTRACA FAM NI	A	25,68	
OSTRACODA FAM NI	A	3,05	
DIPTERA ADULTO NI	T	2,30	
PSYCODIDAE	A	2,02	
ARTHROPLEONA FAM NI	A	1,63	
DIPTERA LARVA NI	A	1,02	
ACARÍ	A	0,89	
STRATIOMIDAE	A	0,78	
THAUMELIDAE	A	0,50	
CERATOPOGONIDAE	A	0,49	
CHIRONOMIDAE	A	0,47	
HOMOPTERA FAM NI	T	0,42	11,79
SPHINGIDAE	T	0,40	1,74
FORMICIDAE	T	0,38	12,03
VESPIDAE	T	0,38	
SALDIDAE	T	0,37	
CRISOMELIDAE	T	0,36	12,42
DYCTISCIDAE	T	0,36	
HYDROPHILIDAE	T	0,36	7,10
ARACNIDAE	T	0,36	4,81
ELATERIDAE	T		2,74
TABANIDAE	A		3,81

Los valores de importancia relativa encontrados mostraron la siguiente tendencia: en la clase de Talla 3 el 100% de la dieta estuvo constituida por la familia Formicidae. En la dieta de la clase de Talla 2 se encontró: Curculionidae> Stratiomidae> Formicidae> Crisomelidae> Familia de Homoptera no identificada > Familia de Ostracoda no identificada> Coreidae> Elmidae> Huevos no identificados> Naucoridae> Dytiscidae> Empididae> Sphingidae> Pleidae> Ceratopogonidae (Tabla 11).

Tabla 11. Composición de la dieta de *T. stellatus* expresada como % IRI de los diferentes ítems consumidos durante descenso de aguas por ejemplares de la Talla 3 colectados en el periodo 2006-2007 y ejemplares de la Talla 2 colectados durante el periodo 2007-2008. Invertebrado terrestre (T), invertebrado acuático (A).

ITEMS		T3 %IRI	T2 %IRI
CURCULIONIDAE	T		24,795
STRATIOMIDAE	A		12,294
FORMICIDAE	T	99,998	11,943
CRISOMELIDAE	T		8,379
HOMOPTERA FAM NI	T		6,466
OSTRACODA	A		6,239
COREIDAE	T		5,724
ELMIDAE	T		3,871
HUEVOS			3,831
TABANIDAE	A		3,488
NAUCORIDAE	T		2,862
DYCTISCIDAE	T		2,491
EMPIDIDAE	A		2,244
SPHINGIDAE	T		1,997
PLEIDAE	T		1,750
CERATOPOGONIDAE	A		1,626

La amplitud de dieta de los individuos de la Talla 2 ($B_{ij} = 2,45619$) fue mayor que la de los individuos de la Talla 3 ($B_{ij} = 0$), quienes obtuvieron el mínimo valor posible, ya que solo consumieron un único recurso a diferencia de los anteriores que consumieron 16 diferentes ítems. El r_S de Spearman ($r_S: 0,28174$; $p: 0,12466$) indicó diferencias en las dietas.

En los meses junio/2006 y junio/2008 (ascenso de aguas) la dieta de la Talla 2 estuvo conformada por 52,62% de insectos terrestres y 47,38% de insectos acuáticos. En los individuos de la Talla 3 y en los mismos meses, los insectos acuáticos representaron el 92% de la de la dieta y el 8% lo los insectos terrestres.

La importancia relativa presentó la siguiente tendencia en los ejemplares de la Talla 3: Shymphypleona> Sphingidae> Formicidae. La dieta de la Talla 2 mostró la tendencia que se muestra a continuación: Shymphypleona> Crisomelidae> Formicidae> Familia de Homoptera no identificada> Hydrophilidae> Aracnidae> Tabanidae> Elateridae> Sphingidae (Tabla 11).

Tabla 11. Composición de la dieta de *T. stellatus* expresada como % IRI de los diferentes ítems consumidos en ascenso de aguas por ejemplares de la Talla 3 capturados en junio/2006 y ejemplares de la Talla 2 capturados en junio/2007. Invertebrado terrestre (T), invertebrado acuático (A).

ITEMS		T3	T2
		%IRI	%IRI
SHYMPHYPLEONA FAM NI	A	92,33	43,58
CRISOMELIDAE	T		12,42
FORMICIDAE	T	3,46	12,03
HOMOPTERA FAM NI	T		11,79
HYDROPHILIDAE	T		7,10
ARACNIDAE	T		4,81
TABANIDAE	A		3,81
ELATERIDAE	T		2,74
SPHINGIDAE	T	4,21	1,74

La amplitud de dieta de la Talla 2 ($B_{ij} = 0,55495$) fue superior a la obtenida en la Talla 3 ($B_{ij} = 0,25306$), esto se debe a que los ejemplares de la Talla 2 consumieron un mayor número de ítems.

El valor obtenido con el coeficiente de correlación de rangos de Spearman ($R_s: 0,53352; p: 0,001991$) indicó que las dietas fueron similares.

Discusión.

El material de origen terrestre es un componente de gran importancia dentro de la dieta de las comunidades ícticas. Los peces presentes en arroyos tropicales suelen alimentarse de invertebrados acuáticos y terrestres que están presentes en la columna de agua o que se encuentran asociados a la vegetación ribereña (Deus y Pretete 2003). En este estudio se encontró que los invertebrados terrestres y acuáticos representan un recurso de gran importancia en la dieta de *Thoracocharax stellatus*, principalmente los de la Clase Insecta. Resultados similares fueron reportados por Taphorn (1992) y Netto-Ferreira y col. (2005) para la misma especie. Sin embargo, la importancia relativa de estos dos grupos varió temporalmente y entre tallas.

En los ecosistemas lóticos tropicales la importancia de los recursos alóctonos y autóctonos parece ser consecuencia de las variaciones estacionales en su disponibilidad (Baxter y col. 2005) y Netto-Ferreira y col. (2005). Estas variaciones estacionales en el alimento son consecuencia de los cambios hidrológicos que ocurren en el ambiente (Montes 1998).

Durante la fase de ascenso de aguas las presas más consumidas por los adultos y juveniles de *T. stellatus* fueron los insectos acuáticos y con menor importancia los insectos terrestres. Por el contrario, durante la fase de aguas bajas los insectos terrestres resultó ser el recurso alimenticio más consumido.

Martín (2007) reportó para la misma sección y en la fase de ascenso de aguas, una elevada importancia del material autóctono en la dieta de cinco especies de carácidos, mientras que en las fases hidrológicas de descenso de aguas y aguas bajas, el material de origen alóctono fue el más consumido por las especies de peces evaluadas.

Numerosos trabajos realizados en ríos tropicales reportan variaciones estacionales en la dieta de los peces (Ortaz 1992, Winemiller y Jepsen 1998, Borjas von Bach 2001, Ortaz, 2001, Ortaz y Rocha 2001). La mayoría de las regiones tropicales experimentan precipitaciones estacionales que producen cambios en el caudal del río alterando las condiciones fisicoquímicas, generando la liberación de nutrientes durante la época de lluvia que favorece el incremento de la abundancia y diversidad de los recursos alimenticios, mientras que durante la sequía se presenta una reducción de estos recursos alimentarios para los peces (Sioli 1984).

Los insectos acuáticos fue un recurso de gran importancia en la dieta de *Thorachocarax stellatus* durante la fase de ascenso de aguas. Se espera que durante la época de lluvia los invertebrados acuáticos se encuentren más disponibles dentro de la columna de agua como consecuencia de un incremento en sus densidades poblacionales como consecuencia del aumento en la productividad en el medio, la cual se ve favorecida por el incremento del área superficial del río y el consecuente arrastre de nutrientes desde río arriba y desde el entorno terrestre (Angermeier y Karr, 1983). El incremento en el volumen del río genera una expansión lateral de la cuenca lo cual favorece la presencia de invertebrados asociados a la vegetación sumergida (Winemiller y Jepsen 1998).

Durante la fase de ascenso de aguas las familias *Shymphypleona* y una no identificada de Ostracoda estuvieron sujetas a altas tasas de consumo posiblemente como consecuencia de su mayor abundancia en el medio.

Al igual que en la época de lluvia, en sequía se producen cambios importantes pero desfavorables en las condiciones del medio que influyen directamente sobre las comunidades presentes. En sequía se produce una disminución en la descarga hidráulica, reducción en la carga de nutrientes que son liberados del sustrato, una reducción del plano superficial del río, disminución en la turbulencia y la reducción en la difusión del oxígeno en la columna de agua como consecuencia de las bajas velocidades. Estas condiciones no resultan favorables para las comunidades de invertebrados bentónicos lo que se refleja como una reducción en sus densidades poblacionales y en su disponibilidad como recurso (Winemiller y Jepsen 1998, Wantzen y col. 2002).

Los cambios en la dieta pueden ser consecuencia de una baja disponibilidad del recurso, lo que incrementa el tiempo empleado en su búsqueda activa lo cual puede promover un cambio hacia el consumo de las presas más abundantes (Prejs y Prejs 1987).

En los períodos de descenso de aguas y aguas bajas las presas más consumidas fueron los insectos terrestres representados por las familias Curculionidae, Stratiomidae, Formicidae, una familia de Coleptera no identificada. Esto pudo ser el resultado de una disminución en las densidades poblacionales de los insectos acuáticos producto de los cambios en el caudal en esa sección del río durante la época de sequía. Durante esta época se produce una disminución de la turbulencia del agua, la cual genera una reducción en la difusión del oxígeno hacia los estratos inferiores del canal. Esta condición limita el

desarrollo de las comunidades de invertebrados bentónicos y favorece el desarrollo de las comunidades planctónicas (Ortiz 2010).

Martín (2007) encontró que el material de origen terrestre conformado por material vegetal y detritus, fue mayormente consumido durante las fases de descenso de aguas y aguas bajas por cinco especies de carácidos, mientras que Ortiz (2010) encontró que durante las mismas fases se produjo un incremento en el consumo de microcrustáceos zooplantófagos. Estos resultados sugieren que los insectos acuáticos son poco disponibles en esta época.

En algunos trabajos realizados en ríos tropicales se reportan en las comunidades ícticas amplias variaciones estacionales en la dieta de las especies, en las cuales el consumo de alimento en la época de lluvia es superior al que ocurre en sequía (Lowe-McConnell 1975). Los resultados obtenidos demuestran que durante la fase de ascenso de aguas, la dieta es más amplia (mayor número de ítems reportados) que durante la sequía. Durante la estación de lluvia hay un incremento en la disponibilidad y la calidad del alimento que causa un incremento en la actividad alimentaria. Todo lo contrario ocurre en sequía en donde se reporta una reducción del espectro trófico producto de las condiciones del medio que no favorecen a las comunidades bentónicas.

Los resultados mostraron cambios estacionales en la dieta en ejemplares pertenecientes a dos grupos de tallas (Talla 2 y Talla 3). En ambas tallas durante la fase de ascenso de agua el componente de mayor importancia dentro de la dieta fueron los insectos acuáticos representados por la familia Shymphypleona. Los individuos de la Talla 3 durante la fase de aguas bajas consumieron únicamente presas de la familia Formicidae, mientras

que en descenso de aguas, los ejemplares de la Talla 2 consumieron Curculionidae, Formicidae, Crisomelidae, Stratiomidae, todos insectos terrestres. Estos resultados confirman que las variaciones en la dieta se encuentran estrechamente relacionadas con las variaciones estacionales del recurso producto de los cambios hídricos en el medio.

En la fase de ascenso de aguas donde probablemente incrementa la disponibilidad de invertebrados bentónicos, el orden Collembola estuvo sujeto a una alta tasa de consumo al ser el recurso más abundante. Por el contrario en la estación seca la dieta estuvo orientada al consumo de invertebrados terrestres, en especial a insectos de los órdenes Coleoptera e Hymenoptera.

Los valores de sobreposición de dieta estimados fueron bajos, lo que sugiere que la competencia por el alimento debe ser un factor poco importante dentro de la población de *T. stellatus*. Aún cuando consume casi exclusivamente insectos, es capaz de explotar diferentes grupos dentro de esta clase.

Thoracocharax stellatus ha sido considerada una especie perteneciente al gremio “invertívoro” debido a que los escasos conocimientos que se tenían de su alimentación indicaban que estaba orientada hacia el consumo de invertebrados acuáticos y terrestres. Se pueden presentar cambios en la dieta de las especies como consecuencias de cambios en el ambiente y cambios en las interacciones entre los individuos, además de las características propias de cada especie. Es por esto que en función de la particular morfología de los miembros de la familia Gasterolpelecidae, en especial la especie evaluada *T. stellatus*, se esperaba sin embargo que la especie consumiera de manera permanente una mayor proporción de insectos terrestres durante todo el año independientemente de los cambios en

el medio, sin embargo se encontró que es durante la época de sequía donde los insectos terrestres resultan los más importantes dentro de la dieta.

Según lo reportado por Ortaz (2010), quien evaluó las variaciones estacionales en la dieta de *Ctenobrycon spirulus*, *Moenkhausia lepidura*, *Aphyocharax alburnus* y *Cheirodon pulcher* presentes en la misma sección del río durante el período 2007-2008, la dieta de estas especies estuvo orientada hacia el consumo de insectos acuáticos, insectos terrestres y zooplancton. Durante el período de lluvia, los insectos acuáticos fueron los más consumidos por los peces, incluyendo a *T. stellatus*, mientras que durante la sequía, disminuyó el consumo de insectos acuáticos e incrementó la depredación sobre el zooplancton. Los insectos terrestres resultó un recurso poco importante para las otras especies de peces presentes en la cuenca, ya que se registró un bajo consumo de los mismos. Estos resultados podrían ser consecuencia de una disminución de la disponibilidad de insectos acuáticos durante los periodos de descenso de aguas y aguas bajas, debido a la reducción del área inundada del río, el efecto de la acumulación de nutrientes que favorece el aumento de las densidades poblacionales de las comunidades planctónicas, la presencia de un manto perífítico que proporciona una fuente de alimento para el zooplancton además del fitoplancton en tránsito a lo largo del canal.

La dieta de *T. stellatus* resultó parecida a la de otras especies del mismo gremio únicamente durante la época de ascenso de aguas en la cual los insectos acuáticos son los más depredados, sin embargo en esta época las demás especies consumieron principalmente al orden Diptera (Chironomidae), mientras que *T. stellatus* consumió Collembola (Symphyleona). En sequía se observó una divergencia absoluta entre las dietas debido a que mientras el zooplancton fue la fuente alimenticia más importante en las demás especies,

T. stellatus consumió casi exclusivamente insectos terrestres, lo siguiente de modo que en esta época su dieta es mucho más independiente de los cambios que ocurren dentro del cuerpo de agua.

Otro de los aspectos considerado en este estudio fueron las variaciones ontogénicas en la dieta de *T. stellatus*. La dieta de los peces usualmente cambia durante su vida, principalmente debido a los cambios morfológicos asociados al crecimiento, la edad, uso del hábitat, estrategias de captura de presas, entre otros (Trujillo y Espinosa 2006).

Numerosos trabajos señalan que ciertas especies de peces pueden ubicarse en un nivel trófico sin dificultad, sin embargo, en otras no resulta tan sencillo como consecuencia de la flexibilidad de su dieta y de sus cambios ontogénicos (Ross 1978, Allan 1995). La transición en la dieta de las poblaciones de peces entre una etapa y otra, generalmente son graduales, pero están estrechamente relacionadas a las etapas del crecimiento en el desarrollo ontogénico de cada especie (Livingston 2003). Estos cambios en las preferencias alimentarias están relacionados a cambios en la morfología, dentición y dimensiones de la boca e intestino.

En especies de peces con un amplio intervalo de tamaño, se observa una progresión de cambios en las preferencias alimentarias. La mayoría de los peces en sus edades tempranas son omnívoros, pero conforme el pez va creciendo, sus preferencias alimenticias cambian y algunos se vuelven altamente selectivos (Salazar y col 2005).

Los ejemplares de menores tallas son en muchos casos planctívoros y a medida que crecen hay una progresión gradual hacia la depredación de bentos u otras comunidades. Lo

contrario ocurre en las poblaciones de peces que presentan una menor amplitud de tamaño (Canto y Vega 2008)

Con relación a la ontogenia, se observó que la dieta cambió con el crecimiento. Aunque los juveniles y adultos de *Thoracocharax stellatus* presentaron una dieta conformada principalmente por insectos, existieron cambios en los cuales los juveniles (Tallas 1 y 2) tendieron a consumir más tipos de presas que los adultos (Talla 3).

La dieta de los ejemplares de la Talla 1 estuvo conformada por un número reducido de presas consumidas con gran intensidad y un elevado número de presas consumidas con baja intensidad. Algunas de las presas poco consumidas no se observaron formando parte de la dieta de las tallas 2 y 3. Los ejemplares de menores tallas mostraron una dieta mucho más amplia, más variada y con diferentes intensidades de consumo que los ejemplares de mayores tallas. Estos resultados reflejan que no sólo en especies de grandes intervalos de tallas se pueden encontrar divergencias en la dieta como consecuencia de cambios en las preferencias alimenticias. Las diferencias en el consumo de los diferentes ítems alimenticios, tanto estacional como entre los diferentes grupos de tallas podrían explicar la coexistencia de los individuos de diferentes etapas ontogénicas en esa sección de la cuenca baja durante los diferentes ciclos hidrológicos (Salazar y col 2005).

Un aspecto importante de resaltar, es que las especies son capaces de explotar aquellas fuentes que se encuentran disponibles cuando los recursos preferenciales se encuentran escasos, es por ello que se encontró que durante una misma condición hidrológica, ejemplares de diferentes tallas, que potencialmente pueden explotar los mismo recursos, presentaron diferencias en las proporciones de consumo de las presas, esto es

consecuencia no solo de la disponibilidad sino de las preferencias alimentarias de cada clase de talla.

El consumo de algunos grupos tróficos y la relación con las modificaciones morfológicas que se presentan a medida que los peces aumentan de talla, puede ser uno de los factores responsables de los cambios en la dieta a lo largo del desarrollo. A medida que los peces crecen, el tamaño de su boca y la capacidad de apertura se incrementa (Ibañez 2005, Rivera y col. 2007) es por esto que los peces de menores tallas tienden a consumir presas pequeñas y aquellos peces de mayores tallas consumen presas más grandes (Wootton 1990). Los resultados obtenidos en el análisis de la dieta de *T. stellatus* indican que el tamaño de las presas consumidas no resultó ser un factor determinante de los cambios en la dieta de la especie, ya que tanto juveniles como adultos consumieron presas de diferentes tamaños.

En Venezuela la información que se tiene sobre los hábitos alimenticios de los peces de agua dulce es aún escasa y está orientada hacia aquellas especies con hábitos diurnos de modo que poco es lo que se conoce de las especies con hábitos alimenticios nocturnos y si las especies consideradas diurnas presentan alguna actividad alimentaria nocturna importante (Montes 1998).

Los resultados encontrados señalan que durante el día la especie consume un mayor número de grupos de invertebrados acuáticos en comparación con la noche. Los ejemplares capturados durante la noche presentaron contenido estomacal, sin embargo el porcentaje de llenura encontrado fue bajo (X :43,2%) en comparación con el muestreo diurno (X: 81,9%)

La sobreposición horaria de la dieta entre los juveniles y adultos recolectados en junio-2006 durante la fase de ascenso de aguas fue elevada como consecuencia de que ambas tallas consumieron los mismos recursos y para dicha época los invertebrados acuáticos fueron el recurso más abundante. Es por ello que se obtuvo un elevado consumo de colémbolos del subórden Shymphypleona.

Las variaciones intradiarias en la dieta de *T. stellatus* muestran cambios en las proporciones de consumo de las presas pero no en la composición de la dieta. No sólo los cambios en la descarga hidráulica puede modular los patrones de deriva de las comunidades de macroinvertebrados en la cuenca, también existe diferencias diarias en los patrones de deriva de los insectos a lo largo del canal (Donatto 2008). Estas diferencias en los patrones de deriva de insectos pudieran modificar la disponibilidad de los diferentes grupos a lo largo del día y como consecuencia se observan las diferencias en las proporciones de consumo de los distintos recursos alimenticios.

La elevada proporción de “restos de invertebrados no identificados” en el análisis del contenido estomacal de las capturas nocturnas y las realizadas en junio/2006 a horas del mediodía indicaron que *T. stellatus* es una especie que presenta mayor actividad alimentaria en las primeras horas de alimentación.

Considerar a la especie como generalista o especialista con base a su estrategia alimentaria, resulta un aspecto delicado de tratar. Una especie se considera generalista si posee un nicho trófico amplio, mientras que una especie es considerada especialista si el nicho trófico es estrecho. Una población de nicho estrecho esta constituida por individuos de nichos estrechos, sin embargo una población con nicho amplio, puede estar conformada

por varios individuos de nichos estrechos o amplios o la combinación de ambos. Es por ello que el nicho trófico de una población depende de las variaciones individuales en el consumo de las presas (variaciones de la dieta a nivel individual) y de las variaciones poblacionales en el consumo de las presas (Pianka 1994). Basados en este criterio se puede considerar a *T. stellatus* como una especie especialista debido a que consume casi exclusivamente insectos en comparación con otras especies presentes en la misma cuenca que explotan una mayor variedad de recursos.

Los insectos acuáticos fueron los más depredados durante los períodos de lluvia, en particular los colémbolos del suborden Symphypleona mientras que en sequía consumieron insectos terrestres destacando el consumo de Formicidae, Cricolmelidae, Curculionidae.

Algunas presas fueron consumidas en bajas proporciones en las diferentes épocas del año, lo cual indica que existen variaciones en la dieta entre los miembros de la población. Estas presas consumidas en bajas proporciones se registraron en un número reducido de individuos lo que pudiera sugerir que existe una especialización individual en algunos miembros de la población. Estos resultados sugieren que dentro de la población existen individuos especializados en el consumo de determinadas presas. Si se incrementara el nivel de resolución con el que fueron identificadas las presas seguramente se podría apreciar con mayor claridad a individuos especialistas de *T. stellatus*.

Conclusiones

1. *Thoracocharax stellatus* se puede clasificar como una especie especializada en el consumo de insectos terrestres y acuáticos.
2. Se obtuvieron diferencias estacionales en la dieta posiblemente como consecuencia de los cambios en la disponibilidad del recurso en el medio, modulados principalmente por la dinámica hídrica del río. Durante la fase de ascenso de agua los insectos acuáticos fueron los más depredados, especialmente los pertenecientes al orden Symphypleona. En las fases de descenso de aguas y aguas bajas los insectos terrestres presentaron una mayor importancia dentro de la dieta en particular las familias Curculionidae, Formicidae, Crisomelidae y una familia no identificada de Coleoptera.
3. Se encontró una variación horaria en la dieta, presentándose una mayor actividad alimentaria a tempranas horas del día. La dieta diurna estuvo constituida por 19 tipos de presas, mientras que en la noche se identificaron 8 tipos de presas. En ambos casos las presas más depredadas fueron Symphypleona y Anostraca.

4. Se encontraron variaciones ontogénicas en la dieta de la especie, siendo los ejemplares de menores tallas capaces de explotar un mayor número de presas pero en baja proporción, mientras que los ejemplares adultos consumieron una menor variedad de presas pero en alta intensidad.

Referencias Bibliográficas

- Abrams, P.A. 1996. Dynamics and interactions in food webs with adaptative foragers. Págs. 113-121 en: G.A. Polis and K.O. Winemiller (eds.), Food webs: integration of patterns and dynamics. Chapman and Hall. New York, New York, USA.
- Adriaens, D., Aerts, P., Verraes, W. 2001. Ontogenetic shift in mouth opening mechanisms in catfish (Siluriformes: Clariidae.): A response to increasing functional demands. *J. Morph.* 247:197-216.
- Allan, J.D. 1995. Stream Ecology. Chapman and Hall, London. 388 p.
- Angermeier, P.L. y Karr, J.R. 1983. Fish communities along environmental gradients in a System of tropical stream. *Environ. Biol. Fish.* 9 (2): 117-135.
- Araoye, P. A. 2002. Man-made lakes, ecological studies and conservation needs in Nigeria. *Rev. Biol. Trop.* 50:857-864.
- Bagenal, T. 1978. Methods for assessment of fish production in fresh waters. Blackwell Scientific Publications. Third edition. Oxford. 365p.

- Baxter, C.V., Fauch, K.D. y W.C. Saunders. 2005. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrates prey link stream and riparian zones. *Freshwater Biology*.50 (2):201-220.
- Beltrão dos Anjos, H., Zuanon, J., Porto, T., Silva, K. 2008. List of species: Fish, upper Purus river, state of Acre, Brazil. *Check list*. 4 (2): 198-213.
- Benrong, C., Wise, D. 1999. Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology*. 80 (3): 761-772.
- Blaber, J.M. 1997. Fish and fisheries of tropical estuaries. Págs. 336 en: JohnWiley and Sons (eds.), *Community ecotoxicology*. Chapman y Hall y M.C. Newman. Chichester. 367 p.
- Borjas von Bach, P. 2001. Empleo de dos métodos para el análisis de la dieta de *Creagrutus bolivari* (Pisces: Characidae) y estimación de su variación temporal. Tesis de Licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 94p.
- Buckup, P.A. 1998. Relationships of the Characidiinae and Phylogeny of Characiform Fishes (Teleostei: Ostariophysi). Págs. 123-144. en: Malabarba, L.R.; R.E. Reis, R. P. Vari, Z. M.S. Lucena & C. A. Lucena. (eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs.
- Canto, W.G. y M.E. Vega. 2008. Hábitos alimenticios del pez *Lagodon rhomboids* (Perciformes: Sparidae) en la laguna costera de Chelem, Yucatán, México. *Rev. Biol. Trop.* 56 (4): 1837-1846.

- Clements, W.H., Newman, M.C. 2002. Community ecotoxicology. John Wiley and Sons, Chichester. 336 p.
- Cohen J.E. 1978. Food Webs and Niche Space. Princeton University Press: Princeton, New Jersey. 208 pp.
- Conde, J. M., Ramos, E., Morales, R. 2004. El zooplancton como integrante de la estructura trófica de las comunidades de sistemas lénticos. *Ecosistemas*. 13 (2): 23-29.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 54: 726-738.
- Del Mar Torralba, M., Puig, M.A., Fernandez, C. 1997. Effect of river regulation on the life history pattern of *Barbus sclateri* in the Segura river basin (south-east Spain). *J. Fish Biol.* 51: 300-311.
- Deus, C.P. y M. Pretete. 2003. Seasonal diet shift of seven fish species in an Atlantic rainforest stream in southeastern Brazil. *Brazil J. Biol.* 63 (4):579-588.
- Donatto, J.C. 2008 Ecología de un río de montaña de los Andes colombianos (Río Tota, Boyacá) Universidad Nacional de Colombia. 224 pp..
- Fukami, T. 2001. Sequence effects of disturbance on community structure. *Oikos*. 92 (2): 215-224.
- Géry, J. 1977. Characoids of the world. T.F.H. Publications, Inc. Neptune City. 672 pp.

- Grossman, G.D., Ratajczak, R., Crawford, M., Freeman, M.C. 1998. Assemblage organization in stream fishes: Effect of environmental variation and interspecific interaction. *Ecol. Monogr.* 68 (3):395-420.
- Guevara, E., Álvarez, H., Mascaró, M., Rosas, C., Sánchez, A. 2007. Hábitos alimenticios y ecología trófica del pez *Lutjanus griseus* (Pisces: Lutjanidae) asociado a la vegetación sumergida en la laguna de términos, Campeche, México. *Rev. Biol. Trop.* 55 (3-4): 989-1004.
- Habit, E., Victoriano, P., Campos, H. 2005. Ecología trófica y aspectos reproductivos de *Trichomycterus areolatus* (Pisces: Trichomycteridae) en ambientes lóticos artificiales. *Rev. Biol. Trop.* 53 (1-2) 195-210.
- Hairton, N. y N. Hairton. 1993. Cause- Effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. *Am. Nat.* 142 (3): 379-411.
- Horn, H.S. 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. *Am. Nat.* 100: 419-424.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis- a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17: 411- 429.
- Ibáñez, C. 2005. Relaciones morfométricas del draco rayado *Champscephalus gunnari* (Perciformes, Notothenioidei) y su presa el krill antártico *Euphausia superba* (Crustacea, Euphausiacea). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat., Chile.* 54: 33-36.

- Karr, J.R., Freemark, K.E. 1985. Disturbance and vertebrates: an integrative perspective págs. 153- 168. en: Pickett, S.T.A. and White, P.S. (Eds.), The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando.
- Kitching, R.J. 2001. Food webs in Phytotelmata: “Bottom-up” and “Top-Down” explanations for Community Structure. *Rev Entomol.* 46:729-760.
- Livingstone, R.J. 2003. Trophic organization in coastal system CRC Florida. University, Tallahassee, Florida, USA.
- Lowe-McConnell, R.H. 1975. Fish communities in tropical freshwater, Logman, London 337 p.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press. London 382 pp.
- Machado-Allison, A., García, C. 1986. Food habits and morphological changes during ontogeny in three serrasalmin fish species of the Venezuelan floodplains. *Copeia.* 1: 193-196.
- Martin R. 2007. Estrategia alimentaria de algunas especies de carácidos (Pisces: Characidae) en la cuenca baja del río Orituco (Estado Guárico, Venezuela). Tesis de Licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Merritt, R.W., Cummins, K.W. 1984. An introduction to Aquatic insects of North America. Second Edition. Kendall/ Hunt. Dubuque. 720 pp.

- Montes, E.1998. Alimentación nocturna de tres especies de microcaracidos(Pisces: Characidae) en la Cuenca alta del río Orituco, Venezuela. Tesis de Licenciatura.Universidad central de Venezuela, Caracas. 51 pp.
- Netto- Ferreira, A., Albrecht, M., Nessimian, J., Caramaschi, E. 2007. Feeding Habits of *Thoracocharax stellatus* (Characiformes: Gasteropelecidae) in the upper river Tocantins, Brazil. *Neotrop Ichthyol.* 5(1): 69-74.
- Ortaz, M. 1992. Hábitos alimenticios de los peces de un río de montaña Neotropical. *Biotropica.* 24(4): 550-559.
- Ortaz, M. 1998. Variaciones inter-anales en las estrategias alimentarias de la ictiofauna omnívora diurna de la cuenca alta del río Orituco dentro del Parque Nacional Guatopo.Informe técnico C.D.C.H.- UCV. Proyecto N° 03-10-3510/95, Caracas.
- Ortaz, M. 2001. Diet seasonality and food overlap among fishes inhabiting the upper Orituco stream in northern Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 49 (1):191-198.
- Ortaz, M. y M.E. Rocha. 2001. Dieta de *Creagrutus melasma* (Pisces: Characidae) en un río de montaña de zona boscosa. *Acta Biol. Venezuela.* 21(1): 9-15.
- Ortaz M. 2008. Ancho de nicho trófico y sobreposición trófica de la ictiofauna invertívora en dos secciones del cauce principal del río Orituco (Estado Guárico) en las fases hidrológicas de descenso de aguas y aguas bajas. Informe técnico. C.D.C.H.- UCV. Proyecto N° 03-00-6857-2007, Caracas.

- Ortaz, M. 2010. Ancho de nicho trófico y sobreposición trófica de la ictiofauna insectívora en dos secciones del cause principal del río Orituco (estado Guarico) en las fases hidrológicas de descenso de aguas y aguas bajas. . Informe técnico. C.D.C.H.- UCV. Poyecto N° 03-00-6857-2007, Caracas.
- Ortega, H, Hidalgo, M., Salcedo, N., Castro, E., Riofrio, C. 2001. Diversity and conservation of fish of lower Urubamba Region, Peru. 143-150. en: The Biodiversity of a Peruvian Reinform. Urubamba: Biodiversity program. 204 pp.
- PDVSA. 1993. Imagen de Venezuela. Una visión espacial. Editorial Arte. Caracas. 271 pp.
- Pérez, G.R. 1996. Guía de estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Universidad de Antioquia, Bogotá. 217 pp.
- Pianka, E.R. 1994. Evolutionary Ecology. 5th ed. HarperCollins Publishers, United States of America. 397pp.
- Poot, A., Canto, W., Vega, M. 2005. Hábitos alimenticios de *Floridichthys polyommus* (Pisces: Cyprinodontidae) en dos sistemas lagunares costeros. *Hidrobiológica*. 15 (002): 183-194.
- Prej, A., Colomine, G. 1981. Métodos para el estudio de los alimentos y las relaciones tróficas de los peces. Universidad Central de Venezuela. Caracas. 127 pp.
- Prejs, A. y K. Prejs. 1987. Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in resource availability and resource use. *Oecología*. 71: 397-404.

- Ricklefs, R.F., Schluter, D. 1993. Species diversity: regional and historical influences. en: Ricklefs, R.F and D. Schluter (eds.), Species diversity ecological communities: Historical and Geographical perspectives. Univ. of Chicago Press, Chicago 350-363 pp.
- Rivera, J., Camacho, D., Botero, A. 2008. Estructura numérica de la entomofauna acuática en ocho quebradas del departamento de Quindío-Colombia. *Acta Biol. Colomb.* 13 (2): 133-146.
- Ross, S.T. 1978. Trophic ontogeny of the leopard searobin *Prinotus scitulus* (Pisces: Triglidae). *Fish. Bull. Us* 76: 225-234
- Salazar, A., W Canto y M.E. Vega. 2005. Hábitos alimenticios de *Floridichthys polymmus* Hubbs, 1936 (Pisces: Cyprinodontidae) en dos sistemas costeros. *Hydrobiológica* 15 (2): 183-194.
- Sánchez, R., Galvis, G., Victoriano, P. 2003. Relación entre características del tracto digestivo y los hábitos alimentarios de peces del río Yucao, sistema del río Meta (Colombia). *Guayana.* 67(1): 75-86.
- Sioli, H. 1984. The Amazon and its main affluents: hidrography, morphology of the river courses, and river types. In the Amazon. *Monograp. Biol.* (56): 127-166.
- Strong, D.R. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose systems. *Ecology.* 73:747-754.
- Taphorn, D. 1992. The Characiform fishes of the Apure river drainage, Venezuela. *Biollania Edición Especial.* N° 4 537pp.

- Trujillo, P. y E. Espinosa. 2006. La ecología alimentaria del pez endémico *Girardinichthys multiradiatus* (Cyprinodontiformes: Goodeidae), en el Parque Nacional Lagunas de Zempoala, México. Cuernavaca Rev. Biol. Trop. 54(4): 1247-1255.
- Wantzen, K.M., Machado F.A, Voss M., Boriss H. y W.J. Junk 2002. Seasonal isotopic shifts in fish of the pantanal wetland, Brazil Aquat. Sci. 64: 239-251.
- Weitzman, S.H. y L. Palmer. 1996. Do freshwater hatchetfishes really fly? Trop. Fish Hobbyist. 45:195-206.
- Whitton, B.A. 1975. River ecology. Blackwell, Berkeley. 575 pp.
- Winemiller, K.O., Jepsen, D.B. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *J. Fish Biol.* 53: 267-296.
- Wootton, R.J. 1990. Ecology of Teleost Fishes. Chapman and Hall. Londres. 404 p.
- Wootton, R.J. 1992. Fish Ecology. Blackie USA: Chapman and Hall. U.S.A. New York. 212 pp.