

Artículo

Biología reproductiva de las comunidades de peces en dos lagunas de inundación del bajo Orinoco, Venezuela

Gabriela Echevarria, Nirson González y Carlos A. Lasso

Resumen. Se estudiaron diversos aspectos sobre la biología reproductiva de 23 especies de peces en dos lagunas con distintos niveles de intervención antrópica, en el plano de inundación del bajo Orinoco. Los aspectos reproductivos evaluados fueron: el factor de condición, el índice gonadosomático, la fecundidad absoluta, el diámetro de los óvulos, las proporciones de los distintos estadios gonadales por tallas, la acumulación de grasa y el índice de actividad reproductiva. Hubo diferencias significativas ($P < 0,05$) entre lagunas, en el factor de condición para algunas especies, lo cual podría atribuirse a diferentes tamaños de muestras y niveles de intervención antrópica. Esta medida tendió a ser más alta durante la bajada de aguas y aguas bajas. Los estadios gonadales avanzados, en reproducción y desove (IV-V) se observaron principalmente en subidas de aguas, al igual que los mayores índices gonadosomáticos. En las dos lagunas el índice de actividad reproductiva estimado también fue alto (29-35%) durante este último periodo. Finalmente, este trabajo contribuye con nueva información de la biología reproductiva para algunas especies para las cuales no existía, tales como *Achirus novoae*, *Platydoras armatulus*, *Loricaria cf. cataphracta*, *Cynodon gibbus* e *Hypostomus plecostomoides*. Igualmente, se dan a conocer nuevos aportes que ayudarían a complementar la información ya existente para otras especies.

Palabras clave. Biología reproductiva. Comunidades de peces. Lagunas de inundación. Río Orinoco. Intervención antrópica.

Reproductive biology of the fish communities in two flood lagoons of lower Orinoco, Venezuela

Abstract. Some aspects of the reproductive biology of fish assemblages of two floodplain lagoons of the Low Orinoco River with different levels of human intervention were studied. Information was obtained from 23 species, but only 12 were analyzed. This included condition factor, gonadosomatic index, absolute fecundity, egg diameter, proportions of gonadal stages, sizes fat and reproductive activity index. There were significant differences ($P < 0,05$) between lagoons in the condition factor for some of the species studied, which might be attributed to different sample sizes and levels of anthropogenic intervention. This measure tended to be higher when the levels of water were descending. The latest gonadal stages: IV to V, were registered mostly during the beginning of the rainy season, as well as the highest gonadosomatic relation values. In the two lagoons the reproductive activity was very intense (29-35%) during such period too. Finally, this research furnishes new information about fish species for which little or no data at all on reproductive biology is known existed, such as *Achirus novoae*, *Platydoras armatulus*, *Loricaria cf. cataphracta*, *Cynodon gibbus* and *Hypostomus plecostomoides*.

Key words. Reproductive biology. Fish assemblages. Floodplain lagoons. Orinoco River. Human intervention.

Introducción

En Venezuela son escasos los trabajos de ecología reproductiva que involucren más de una especie (a nivel comunitario), particularmente en lagunas de planicies inundables. Además, la mayoría de las investigaciones que se han realizado al respecto se han enfocado principalmente en ecosistemas lóticos (Novoa y Ramos 1982, Novoa *et al.* 1982, Winemiller 1989, Braga 1990, Barbarino *et al.* 1998, Lasso-Alcalá *et al.* 1998, Lasso 2004, Montaña *et al.* 2007).

Las lagunas de planicies inundables son ecosistemas de gran importancia ecológica, ya que ofrecen diversos tipos de hábitat que sirven como criaderos, refugio contra depredadores y sitios de alimentación para muchos peces de importancia comercial y ornamental (Wilson 1992, Machado-Allison 1994). De ello surge la necesidad de conocer detalladamente los procesos reproductivos de algunas especies de peces en estos cuerpos de agua, especialmente cuando su integridad se ve amenazada debido al auge en el desarrollo urbano e industrial (González 2006). Además, las fluctuaciones hidrológicas a las que están sometidos estos ambientes, determinan los patrones poblacionales y las actividades reproductivas de los peces (Braga 1990, Vazzoler 1996), aspectos que necesitan ser más profundizados en Venezuela.

Por otra parte, los trabajos en biología reproductiva de peces usualmente se limitan a estudiar algunas variables, frecuentemente la fecundidad, el factor de condición, el índice gonadosomático y más recientemente la actividad reproductiva (Lizama y Ambrosio 2002, Querol *et al.* 2002, Costa *et al.* 2005). En el presente trabajo se analizan todas estas variables y adicionalmente las proporciones de los estadios de madurez gonadal, tallas y cantidad de grasa celomática durante un ciclo hidrológico.

El objetivo de este trabajo es describir y evaluar diversos aspectos sobre la biología reproductiva de las comunidades de peces en dos lagunas inundables del bajo Orinoco.

Materiales y Métodos

Área de estudio

La investigación se realizó en las lagunas Las Arhuacas y Los Cardonales, localizadas dentro del plano de inundación del bajo río Orinoco, en la margen derecha de éste, en las coordenadas 8°18'N 63°06'O y 8°19' N 62°47'O. Las Arhuacas, con profundidad máxima de 6 m y superficies de 25,8 y 23,8 hectáreas en aguas altas y bajas respectivamente, está ubicada en el sector Las Galderas, entre Puerto Ordaz y Ciudad Bolívar, el uso de la tierra es rural. Los Cardonales, con profundidad máxima de 4,6 m y superficies de 15 y 12,7 hectáreas respectivamente, está situada al noroeste de Puerto Ordaz, el uso de la tierra es industrial-urbano y presenta un mayor grado de intervención antrópica debido a la influencia de una laguna de lodos rojos muy alcalinos con la cual limita en casi toda su parte sur (González 2006) (Figura 1).

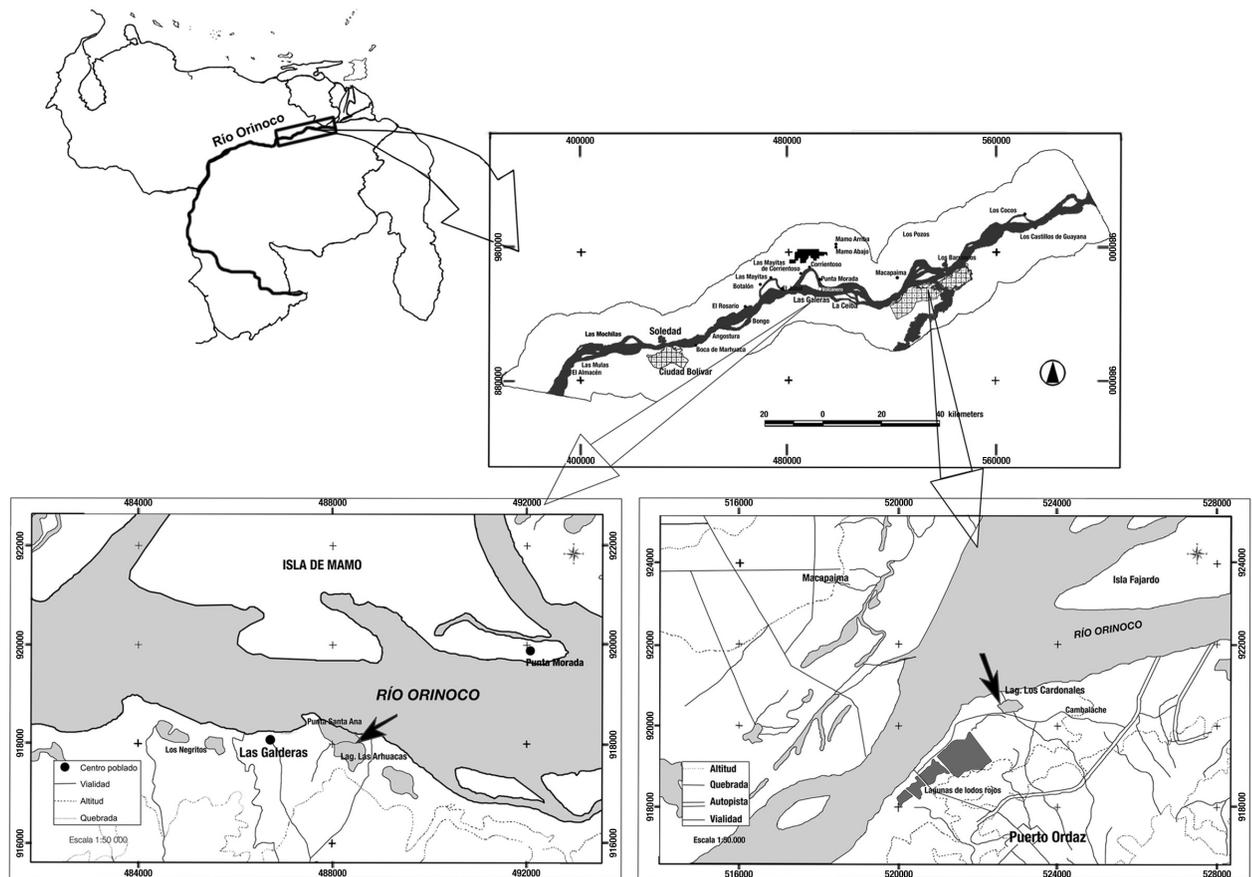


Figura 1. Ubicación geográfica de las dos lagunas estudiadas. Las flechas en negro indican las lagunas.

La precipitación promedio anual en el bajo Orinoco es de 1000 mm aproximadamente (Ewel *et al.* 1976). Ocurren dos periodos hidrológicos: aguas altas, de junio a noviembre y aguas bajas, de diciembre a mayo, con diferencias de 10 a 12 m en el nivel hidrométrico (Sánchez y Vásquez 1986).

Muestreos

Con el fin de estandarizar los muestreos en ambas lagunas, se realizaron cuatro jornadas de pesca que coincidieron con las fases hidrológicas: bajada de aguas (finales de noviembre y principios de diciembre 2003), aguas bajas (marzo 2004), subida de aguas (junio 2004) y aguas altas (finales de agosto y principios de septiembre 2004), cumpliéndose tres días continuos de pesca efectiva en cada laguna durante cada una de estas jornadas. Adicionalmente, se tomaron en cuenta como complemento de información, mas no en los análisis estadísticos de comparaciones temporales, dos jornadas de muestreos exploratorios de 21 horas continuas de pesca cada una (con revisiones cada 7 horas). Estas jornadas fueron realizadas previamente durante la fase de subida de aguas (junio 2003) y bajadas de agua (octubre 2003) en las Arhuacas y Cardonales, respectivamente. La colecta de los peces se realizó con diez redes de ahorque de varios tamaños (<50 m longitud) y distintas aberturas de malla (5–12,5 cm). Para los muestreos estandarizados, las redes se dejaban en el agua por 70 horas, con revisión cada 7 horas. Cada revisión de las redes correspondió a una unidad de muestreo, por lo tanto, el esfuerzo de muestreo fue estandarizado a 10 unidades de muestreo en cada fase hidrológica (González *et al.* 2009). A cada ejemplar se le midió el peso (gramos), longitud total y estándar (centímetros), luego se les realizó una incisión ventral para extraer las gónadas y determinar la presencia de grasa celomática. Después de extraer las gónadas, se pesaron (0,01 g de precisión) y posteriormente se mantuvieron en solución Gilson con el fin de disgregar los ovocitos y obtener una mejor cuantificación de la fecundidad. Para el cálculo de la fecundidad se contaron los ovocitos de mayor tamaño, por considerarse como ovocitos maduros. En el caso de los loricáridos se contaron los óvulos presentes en las dos gónadas y para el resto de las especies se tomaron tres submuestras en las cuales se contaron los óvulos, se promediaron y el resultado se extrapoló para el peso total de las dos gónadas.

Igualmente, se midió el diámetro de los ovocitos con la ayuda un micrómetro ocular (0,01 mm precisión), el cual fue estimado mediante el promedio de las mediciones de 10 ovocitos. Los estadios de madurez gonadal fueron definidos por evaluación macro y microscópica, siguiendo la clasificación de Nikolsky (1963). La talla mínima de madurez sexual de cada especie se estableció tomando en consideración la menor talla encontrada con ovarios testículos en proceso de maduración. Para la evaluación del contenido de grasa celomática presente se creó una escala numérica, donde 0= sin grasa presente en vísceras y/o paredes musculares, 1= capa de grasa muy delgada en vísceras y/o paredes musculares, 2= capa de grasa moderadamente densa y 3= capa de grasa densa y abundante.

Cálculos y análisis estadísticos

Se determinó la relación entre la fecundidad absoluta y el diámetro de óvulos de las 23 especies mediante un análisis de regresión simple. Además, a los individuos adultos en estado de madurez gonadal IV y V se les calculó el índice gonadosomático: $IGS = PG/PT \times 100$, donde PG es el peso de las gónadas y PT el peso total (Vazzoler 1996). El resultado de este índice fue promediado por especie y por fase hidrológica. Se evaluaron las proporciones porcentuales de estadios de madurez gonadal, rangos de tallas (LT) y contenido de grasa celomática en cada fase hidrológica. Se estimó el factor de condición para las especies con 5 o más individuos: $K = PT/LT^b$, donde LT es la longitud total y b el coeficiente angular de la regresión entre PT/LT (Vazzoler 1996). Se hicieron comparaciones estacionales y espaciales (entre lagunas) de K mediante la prueba de Kruskal-Wallis.

Se realizó un análisis de “cluster” de similitud UPGMA (coeficiente de Pearson) utilizando las estrategias de vida de las distintas especies analizadas con base en Winemiller (1989) y Winemiller y Taphorn (1992). Las variables que se utilizaron para este análisis fueron fecundidad, diámetro de huevos, longitud estándar máxima y protección parental, obtenidas de los trabajos previamente mencionados.

Se calculó el índice de actividad reproductiva (IAR) propuesto por Agostinho *et al.* (1991) para la comunidad de peces:

$$\text{Comunidad de peces IAR} = \frac{\text{Ln}Ni \left(\frac{ni}{\sum ni} + \frac{ni}{Ni} \right) \frac{IGSi}{IGSe}}{\text{Ln}Nm \left(\frac{nm}{\sum ni} + 1 \right)} \times 100$$

donde Ni = número de individuos en la unidad de muestreo i ; ni = número de individuos en reproducción en la unidad de muestreo i ; Nm = número de individuos en reproducción en la muestra con el mayor número de individuos; $IGSi$ = IGS media de los individuos en reproducción en la unidad de muestreo i ; $IGSe$ = mayor valor individual de IGS . Este se clasificó según la siguiente escala siguiendo el criterio de Agostinho *et al.* (1991) en: nula ($0 < x \leq 2$), incipiente ($2 < x \leq 5$), moderada ($5 < x \leq 10$), intensa ($10 < x \leq 20$) y muy intensa (> 20). Igualmente se realizó una correlación de rangos ordenados de Spearman para relacionar las fluctuaciones del nivel de agua con el IAR.

Resultados

En la tabla 1 se muestran los datos sobre biología reproductiva de las 23 especies procesadas con sus respectivas abundancias para cada laguna.

Sin embargo, para los análisis de IGS , proporciones porcentuales de estadios de madurez y tallas, contenido de grasa y factor de condición solo se utilizaron 12 especies con datos representativos.

Tabla 1. (Continuación)

Especie	Lagunas	Nº Ind	Talla (cm)			IGS			K			TMM (cm)	DO (mm)			N Fec	FA		
			Min	Max	Media	Min	Max	Media	Min	Max	Media		Min	Max	Media		Min	Max	
<i>Serrasalmus irritans</i>	A	2	15,5	16,5	3						15,5	0,78			1	2695			
<i>Sternopygus macrurus</i>	A	8	35	42,4	4,88	0,73	9,44	0,0366	0,0407	0,0306	35	1,16	0,6	1,86	4	1531	956	2023	
<i>Trachelyopterus cf. galeatus</i>	A	10	15,8	22,5	2,26			0,0184	0,0231	0,0144	15,8	1,4			1	1230			
	C	2	18,5	21,8															
<i>Triportheus auritus</i>	A	3	19,2	22	3,27						22	1,1			1	4918			
	C	3	10,5	21															
<i>Triportheus orinocensis</i>	A	4	16,2	20,5	8,27						18,5	0,56			1	47392			
	C	1	15	20															
<i>Triportheus venezuelensis</i>	A	58	6,2	21,15	6,64	1,76	12,36	0,0037	0,0019	0,0062	16,5	0,7	0,58	0,77	6	30927	7865	64033	
	C	10	10,5	22				0,0200	0,0121	0,0337									

Estrategias reproductivas

El diagrama de cluster de las 23 especies (Figura 2) muestra la agrupación de las especies de acuerdo con resultados propios y algunos complementados con reportes bibliográficos obtenidos en la evaluación de los últimos siete parámetros utilizados por Winemiller (1989), para determinar las implicaciones ecológicas y evolutivas llamadas “historias de vida” de las 23 especies. Estos parámetros de una u otra forma determinan las estrategias reproductivas de cada especie. Por ejemplo, la estrategia estacional r^2 , con fecundidad moderada a alta, diámetro de óvulos relativamente pequeños, reproducción estacional, baja inversión parental en la cría, tallas grandes, tiempo generacional relativamente largo y baja supervivencia de juveniles y alta en adultos estuvo definida por las especies *Colossoma macropomum*, *Hypophthalmus edentatus*, *Cynodon gibbus*, *Mylossoma duriventre*, *Leporinus* gr. *friderici*, *Schizodon scotorhabdotus*, *Triporthesus* spp., *Serrasalmus irritans*, *Platydoras armatulus*, *Cynodon gibbus*, *Sternopygus macrurus*, *Trachelyopterus* cf. *galeatus* y *Pygocentrus cariba*. La estrategia en equilibrio K estuvo representada por las especies *Hypostomus argus*, *Hypostomus plecostomoides*, *Liposarcus multiradiatus*, *Loriaria* gr. *cataphracta*, *Loricariichthys brunneus* y *Aphanotorulus ammophilus*, con baja fecundidad, óvulos relativamente grandes, reproducción durante todo el año, alta inversión parental en la cría, tiempo generacional moderado a largo y elevada supervivencia de juveniles. La especie *Achirus novoae* fue la que aparentemente presentó estrategia oportunista r^1 , debido a que obtuvo baja fecundidad pero con varios desoves durante el año, óvulos relativamente pequeños, posiblemente con baja inversión parental en la cría, baja supervivencia de juveniles y adultos, tallas pequeñas y tiempo generacional corto. Asimismo, a través de un análisis de regresión simple se detectó una correlación negativa significativa ($r^2 = -0,6$; $P < 0,05$) (Figura 3), entre la fecundidad absoluta y el diámetro de óvulos, en la medida que el diámetro de óvulos es mayor la fecundidad es menor.

En la figura 4 se presentan los resultados del IGS para 12 especies analizadas en las dos lagunas durante las cuatro fases hidrológicas. El IGS fue más alto para la mayoría de las especies durante la subida de aguas, lo que coincidió con una mayor cantidad de individuos maduros (IV y V).

Hypostomus argus presentó valores relativamente altos durante las cuatro fases en los Arhuacas y en tres fases (exceptuando aguas altas) en Los Cardonales, lo cual corrobora una actividad reproductiva continua a lo largo del periodo hidrológico. *Loricaria* gr. *cataphracta* mostró un patrón similar en Las Arhuacas. *Aphanotorulus ammophilus* también para la misma laguna, obtuvo mayor IGS durante aguas altas y en *Triporthesus venezuelensis* fue considerablemente mayor durante bajada de aguas. Entre lagunas ocurrieron algunas diferencias en los valores de IGS, por ejemplo, en Los Cardonales *Hypostomus argus* y *Liposarcus multiradiatus* obtuvieron valores mas altos durante subida y bajada de aguas y *Pygocentrus cariba* durante la subida de aguas en ambas lagunas.

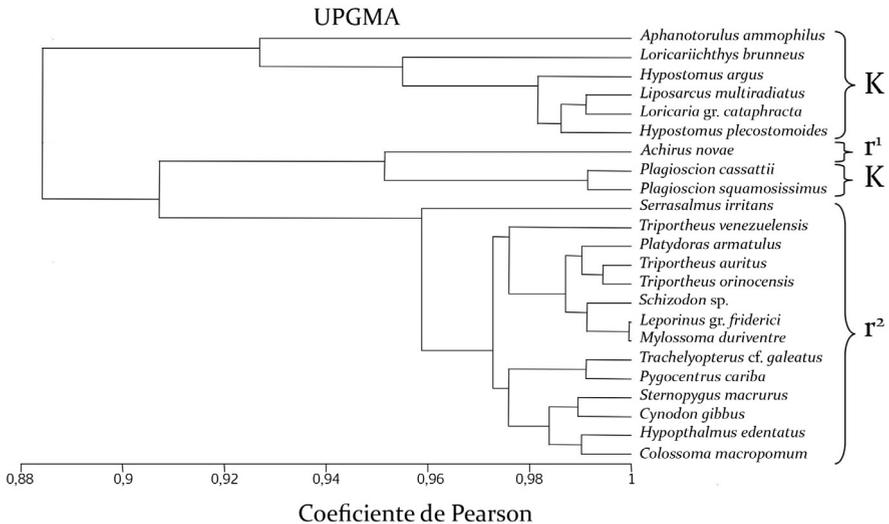


Figura 2. Diagrama de Cluster de 23 especies basado en siete parámetros estandarizados de la historia de vida de acuerdo con Winemiller (1989), que agrupa a las especies de acuerdo a las estrategias reproductivas. K= equilibrio, r^1 = oportunista y r^2 = estacional.

Proporciones porcentuales de estadios de madurez gonadal, distribución de tallas y contenido de grasa celomática

En *Achirus novoae* no hubo presencia de grasa celomática durante todas las fases hidrológicas en las dos lagunas. Durante la subida de aguas, para Las Arhuacas, se encontraron individuos en estadios I y III con tallas pequeñas entre 6 a 15 cm, igualmente durante aguas bajas y bajada predominaron los estadios III con tallas grandes entre 12 a 18 cm. No se colectaron ejemplares durante aguas altas en esta laguna. En Los Cardonales, durante subida de aguas, coincidió con la otra laguna con la presencia de individuos en estadios I y III y tallas pequeñas entre 6 y 15 cm. Sin embargo, se encontraron algunos individuos con estadios IV en esta última fase y un individuo inmaduro de 12,2 cm LT durante bajada de aguas. Durante aguas altas solo se observó un individuo en estadio III de 13,2 cm de LT.

Las especies del orden Characiformes analizadas (*Colossoma macropomum*, *Mylossoma duriventre*, *Pygocentrus cariba*, *Schizodon scotorhabdotus* y *Triportheus venezuelensis*) mostraron en términos generales tendencias similares con algunas variaciones específicas y espaciales, tal como se muestra en la figura 5. Los estadios de madurez más avanzados (III–V) y post desove (VI), fueron encontrados durante la subida de aguas y las tallas más grandes durante aguas bajas y subida de aguas. La mayor cantidad de grasa celomática fue más frecuente durante aguas altas y bajada de aguas. Las mayores proporciones de individuos inmaduros se registraron durante aguas bajas y bajada de aguas.

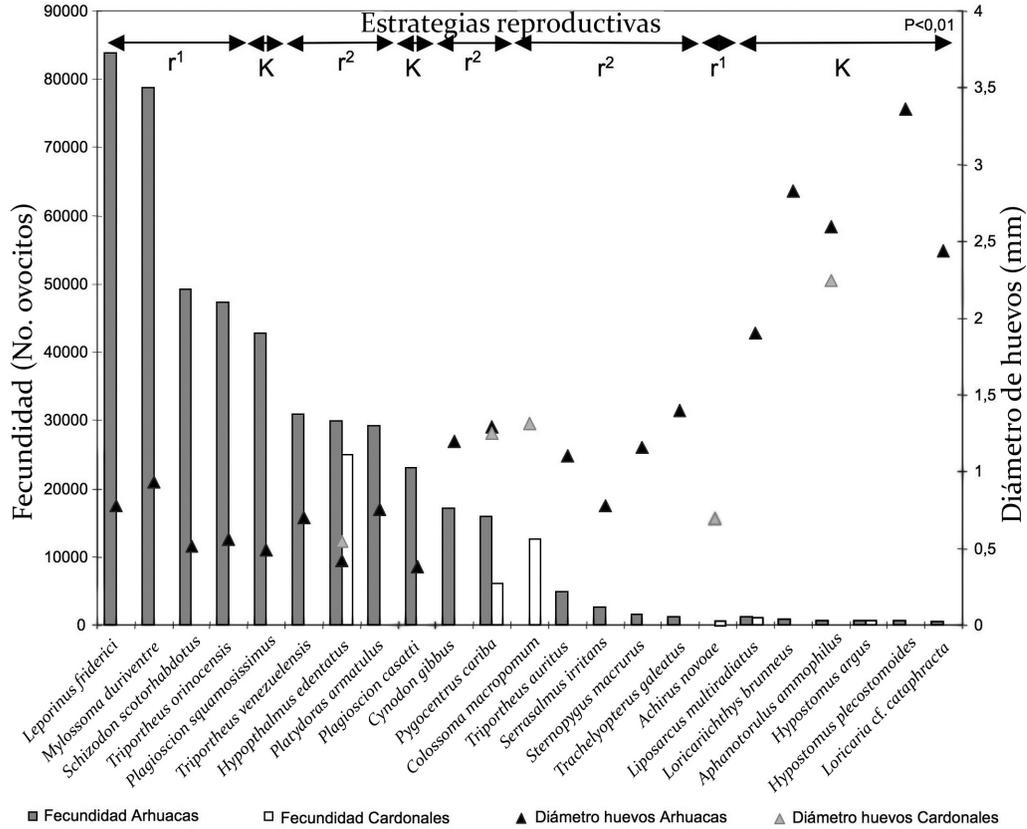


Figura 3. Fecundidad absoluta y su relación con el diámetro de óvulos para algunas especies en las lagunas Las Arhuacas y Los Cardonales.

Índice Gonadosomático

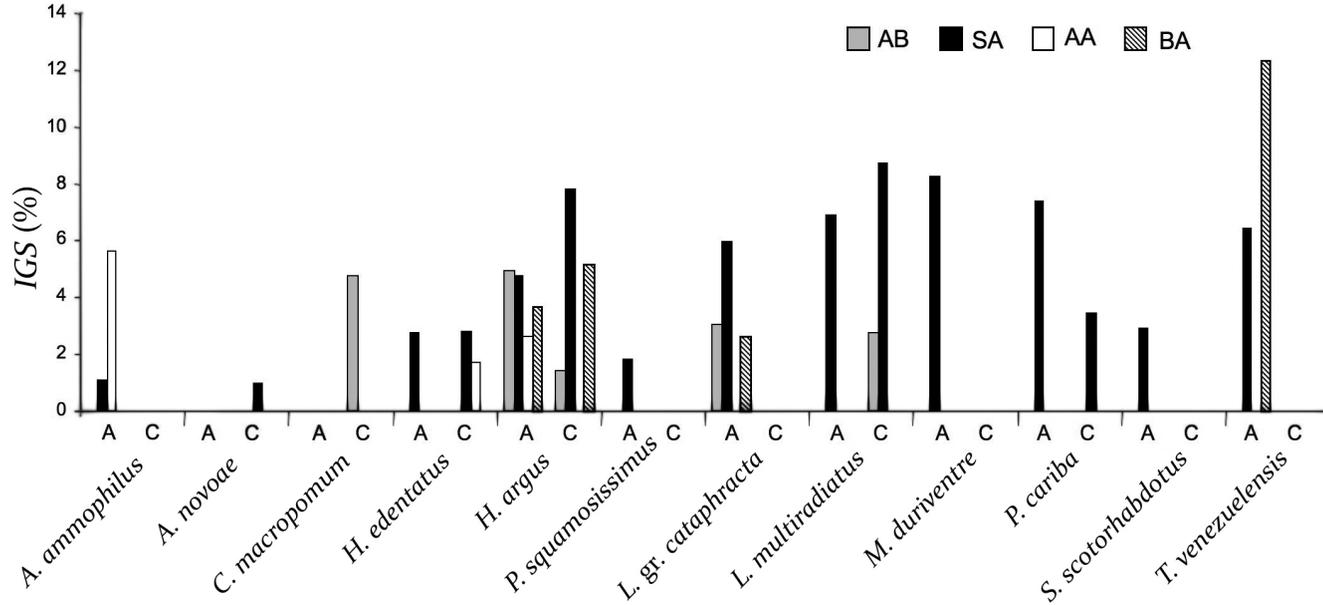


Figura 4. Índice gonadosomático promedio de 12 especies durante las cuatro fases hidrológicas en las dos lagunas estudiadas. A= Las Arhuacas. C= Los Cardonales. AB= aguas bajas. SA= subidas de agua. AA= aguas altas. BA= bajada de aguas. Calculado para individuos en estados de madurez sexual IV-V.

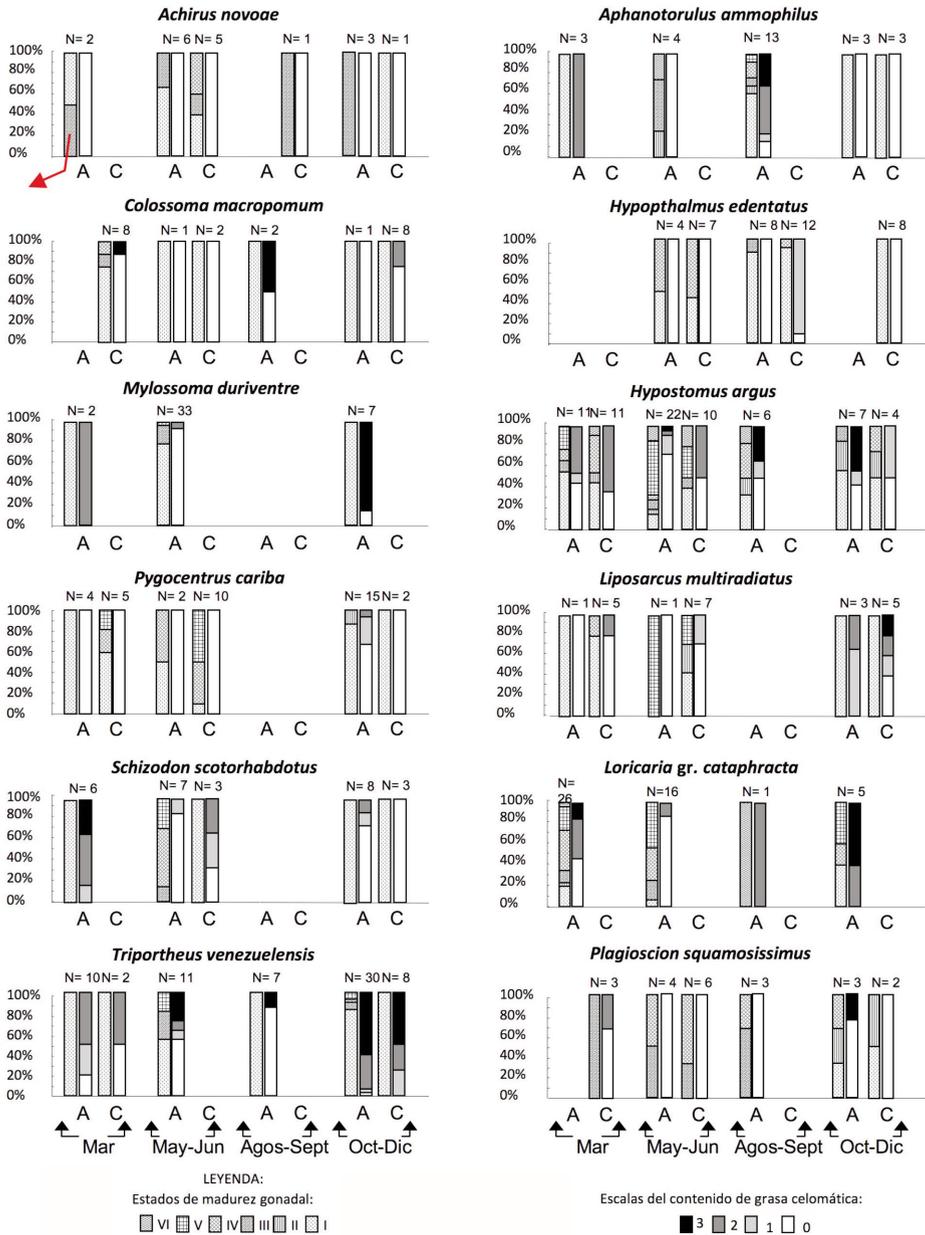


Figura 5. Proporción de los diferentes estados de madurez gonadal (tramas) y acumulación de grasa celomática (escala de grises) en ambas lagunas (A= Las Arhuacas, C= Los Cardonales) durante las jornadas de muestreos. Mar= Marzo (Aguas bajas), May-Jun= Mayo-Junio (Subida de agua), Agos-Sept= Agosto-Septiembre (Aguas altas) y Oct-Dic= Octubre-Diciembre (Bajada de aguas).

Solo se consiguieron individuos de *Colossoma macropomum* con avanzados estadios de madurez gonadal en Los Cardonales. *Mylossoma duriventre* fue colectada exclusivamente en Las Arhuacas, sin embargo no se colectó ningún ejemplar durante aguas altas. Para *Pigocentrus cariba* hubo una mayor proporción de estadios gonadales avanzados y tallas grandes en las dos lagunas durante subida de aguas. Durante aguas altas no se capturó ningún ejemplar de esta especie en las dos lagunas. En bajada de aguas esta especie presentó más acumulación de grasa en Las Arhuacas, pero en Los Cardonales los individuos fueron más grandes.

Se registraron ejemplares de *Schizodon scotorhabdotus* con avanzada madurez gonadal únicamente en Las Arhuacas y una mayor proporción de tallas grandes durante subida de aguas. Asimismo, para esta laguna se presentaron individuos con altos contenidos de grasa en casi todas las fases, siendo menor durante bajada de aguas. En Los Cardonales las mayores tallas se registraron durante bajada de aguas y las mayores proporciones de grasa celomática fueron observadas en subida de aguas. Solo se colectaron individuos maduros de *Triportheus venezuelensis* en Las Arhuacas durante subida de aguas y en menor proporción en bajada. Durante aguas bajas los peces colectados en Las Arhuacas fueron más grandes y con altos contenidos de grasa celomática.

Con respecto a los Siluriformes, *Aphanotorulus ammophilus*, *Hypophthalmus edentatus*, *Hypostomus argus*, *Liposarcus multiradiatus* y *Loricaria* gr. *cataphracta* (Figura 6), los estadios de madurez gonadal avanzados se presentaron durante las cuatro fases hidrológicas. Las tallas más grandes se registraron en subida, aguas altas y bajada de aguas. Los contenidos de grasa celomática fueron variables a través del ciclo hidrológico, a lo largo del cual ocurrieron proporciones importantes de inmaduros.

Aphanotorulus ammophilus fue colectado en Los Cardonales exclusivamente en bajada de aguas, durante esta estación los individuos colectados fueron inmaduros o estuvieron en reposo y las tallas más grandes se registraron en esta laguna. Sin embargo, no presentaron grasa celomática en ninguna de las lagunas. No se colectaron ejemplares de *Hypophthalmus edentatus* durante aguas bajas; en subida de aguas hubo tendencias similares en las dos lagunas con respecto a las proporciones de los estadios de madurez y distribución de tallas. La presencia de grasa celomática (escala 1) solo se obtuvo durante aguas altas en Los Cardonales y en Las Arhuacas hubo una mayor proporción de individuos grandes. Las mayores proporciones de individuos maduros y en post-desove (IV–VI) de *H. argus* se obtuvieron durante subida de aguas para ambas lagunas. De igual modo, la presencia de grasa fue variable en las cuatro fases, siendo mayor la proporción de individuos con abundante grasa durante aguas altas en Los Cardonales y bajada de aguas en Las Arhuacas.

Las especies de mayor talla estuvieron presentes en Las Arhuacas. *Liposarcus multiradiatus* mostró avanzada madurez gonadal durante subida de aguas en las dos lagunas, esta especie no fue colectada durante aguas altas y los individuos con más grasa y tallas pequeñas se colectaron en bajada de aguas. *Loricaria* gr. *cataphracta* fue

colectada únicamente en Las Arhuacas; los estadios de madurez gonadal más avanzados se observaron en subida y aguas altas, al igual que las mayores longitudes, mientras que, durante bajada de aguas ocurrió el mayor contenido de grasa celomática.

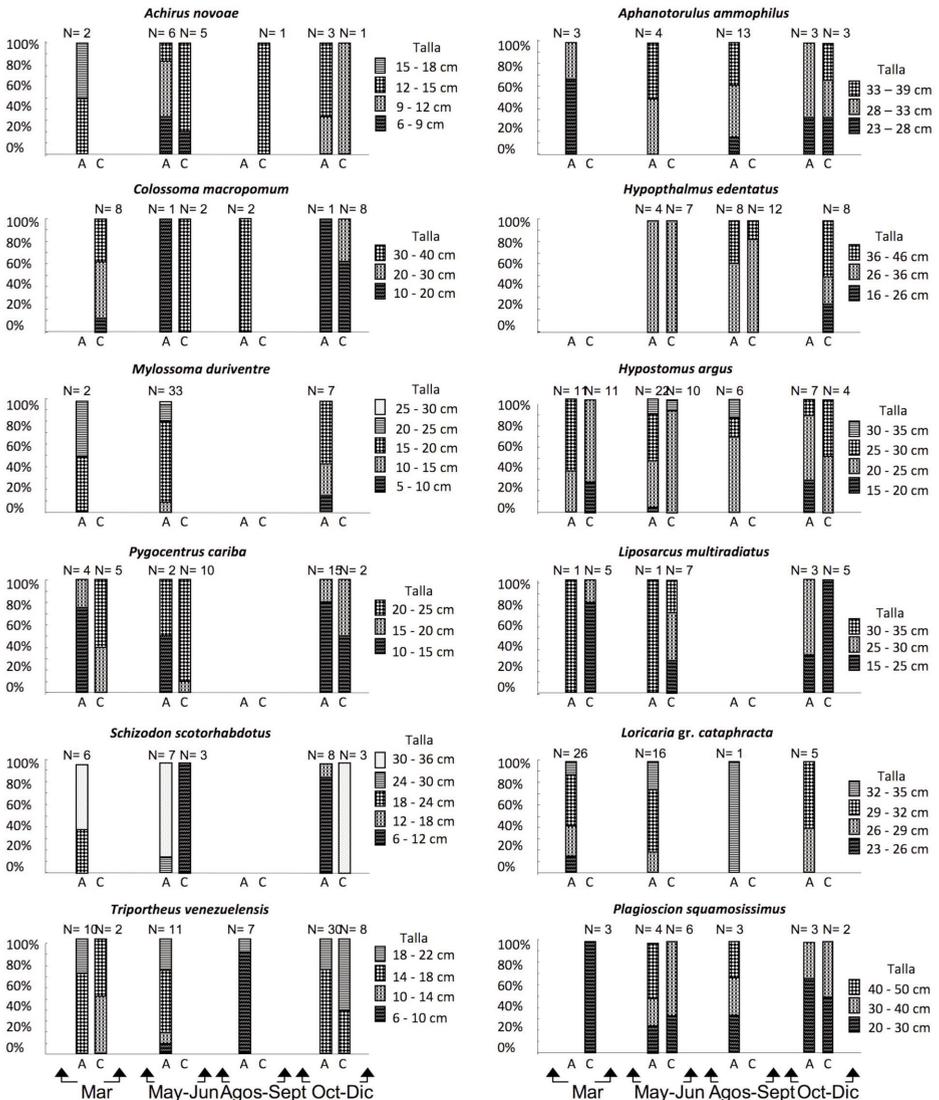


Figura 6. Proporción de tallas por especies en ambas lagunas durante las jornadas de muestreo. Las abreviaturas son explicadas en la figura 5.

En cuanto a *Plagioscion squamosissimus*, en ambas lagunas fueron encontrados ejemplares en estadios de madurez gonadal III y IV durante aguas bajas, subida de aguas y aguas altas, la presencia de inmaduros tuvo lugar en bajada de aguas; los individuos con mayor contenido de grasa se capturaron durante aguas bajas y bajada de aguas.

Factor de condición (K)

En general hubo diferencias significativas (Kruskal-Wallis; $P < 0,05$) entre lagunas para casi todas las especies analizadas (Tabla 2, Figura 7), excepto *Aphanotorulus ammophilus*, *Schizodon scotorhabdotus*, *Loricaria* gr. *cataphracta* y *Mylossoma duriventre*. Estas dos últimas solo estuvieron presentes en Las Arhuacas. En las especies *Achirus novoae*, *Hypophthalmus edentatus*, *Hypostomus argus* y *Liposarcus multiradiatus*, el factor de condición fue significativamente mayor para Las Arhuacas, mientras que *Colossoma macropomum*, *Pygocentrus cariba*, *Plagioscion squamosissimus* y *Triportheus venezuelensis*, presentaron valores significativamente mayores para los Cardonales. Por otro lado, los cambios estacionales del factor de condición a nivel de especie, no mostraron diferencias significativas a lo largo del ciclo hidrológico en ambas lagunas, excepto en *H. argus* que para Los Cardonales obtuvo valores de K significativamente mayores (Kruskal-Wallis; $P < 0,001$) durante aguas bajas (Figura 8).

Tabla 2. Resultados del análisis de variación (ANOVA: Kruskal-Wallis) del factor de condición (K) para las especies que presentaron diferencias significativas entre lagunas.

Especie	Estadístico	P
<i>A. novoae</i>	12,1579	0,000488494
<i>C. macropomum</i>	9,27273	0,00232503
<i>A. ammophilus</i>	7,22866	0,00717317
<i>H. argus</i>	28,6483	0,0000000868
<i>H. edentatus</i>	13,1185	0,000292185
<i>L. multiradiatus</i>	11,0932	0,000865974
<i>P. cariba</i>	25,64	0,0000004108
<i>P. squamosissimus</i>	8,82759	0,00296
<i>T. venezuelensis</i>	25,3645	0,0000004746

En general, para las dos lagunas, los valores de K tendieron a ser mayores en bajada de aguas y aguas bajas. En las Arhuacas, las especies *Achirus novoae*, *Mylossoma duriventre*, *Liposarcus multiradiatus* y *Triportheus venezuelensis* mostraron los valores más altos durante aguas bajas y los más bajos durante subida de aguas; *Hypostomus argus* y *Loricaria* gr. *cataphracta* también mostraron valores altos durante aguas bajas pero disminuyeron durante aguas altas. El factor de condición de las especies *A. ammophilus*, *C. macropomum*, *P. squamosissimus* y *P. cariba* fue mayor durante bajadas de aguas y menor durante subidas de aguas (Figura 8).

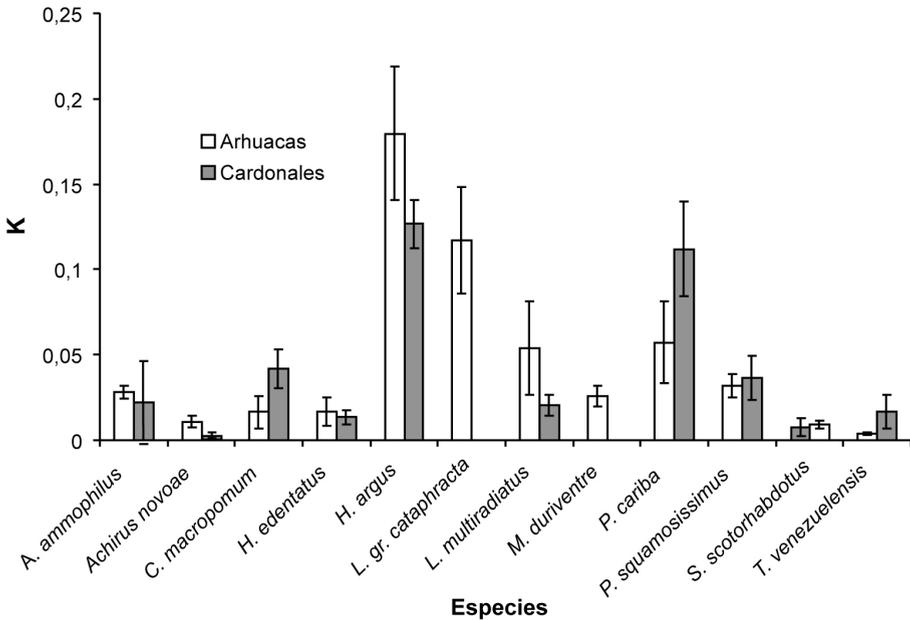


Figura 7. Valores promedio (\pm Desviación Estandar) del factor de condición (K) en ambas lagunas para 12 especies de peces.

En los Cardonales, las especies *Hypostomus argus*, *Liposarcus multiradiatus* y *Pygocentrus cariba* mostraron también valores altos de K durante aguas bajas pero disminuyeron durante subida de aguas. Mientras que *Colossoma macropomum*, *Plagioscion squamosissimus* y *Triporthesus venezuelensis* mostraron valores de K relativamente altos y bajos durante bajada y aguas bajas respectivamente.

Schizodon scotorhabdotus mostró valores relativamente altos durante subida de aguas en las dos lagunas; sin embargo, valores relativamente bajos sucedieron durante aguas bajas y bajada de aguas para las Arhuacas y Cardonales respectivamente. Del mismo modo, *Hypophthalmus edentatus* obtuvo valores de K relativamente altos y bajos durante aguas altas y subidas respectivamente para las dos lagunas. *Aphanotorulus ammophilus* solo estuvo presente durante bajadas de agua en los Cardonales; sin embargo, mostró valores relativamente más altos con respecto a los valores de K en las Arhuacas durante todo el ciclo hidrológico.

Índice de actividad reproductiva

Los valores de IAR, que combinan las frecuencias de individuos en reproducción y los valores de IGS, revelaron una actividad reproductiva muy intensa durante subida de aguas en las comunidades de peces de las dos lagunas. En Las Arhuacas dicha actividad fue moderada durante aguas bajas y bajada de aguas e incipiente durante aguas altas.

Por otra parte, en Los Cardonales la reproducción fue moderada durante aguas bajas, mientras que en aguas altas y bajada de aguas fue nula. En la figura 9 se observa que en todas las fases hidrológicas el IAR fue mayor para Las Arhuacas, lo cual puede ser atribuido a una mayor proporción de individuos en reproducción en este cuerpo de agua. No se encontró una correlación significativa ($P > 0,05$) entre las fluctuaciones de los niveles de agua de las lagunas con el índice de actividad reproductiva.

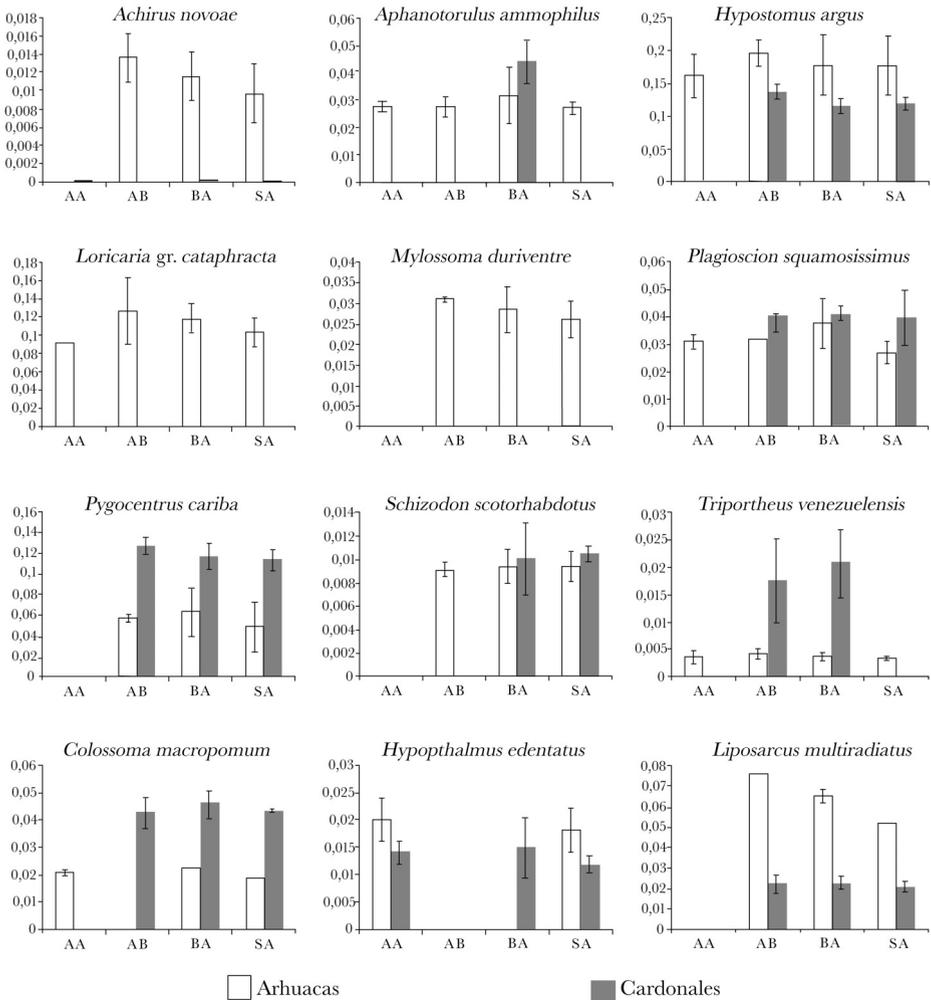


Figura 8. Valores promedio (\pm Desviación Estandar) del factor de condición para 12 especies en las dos lagunas durante las fases hidrológicas.

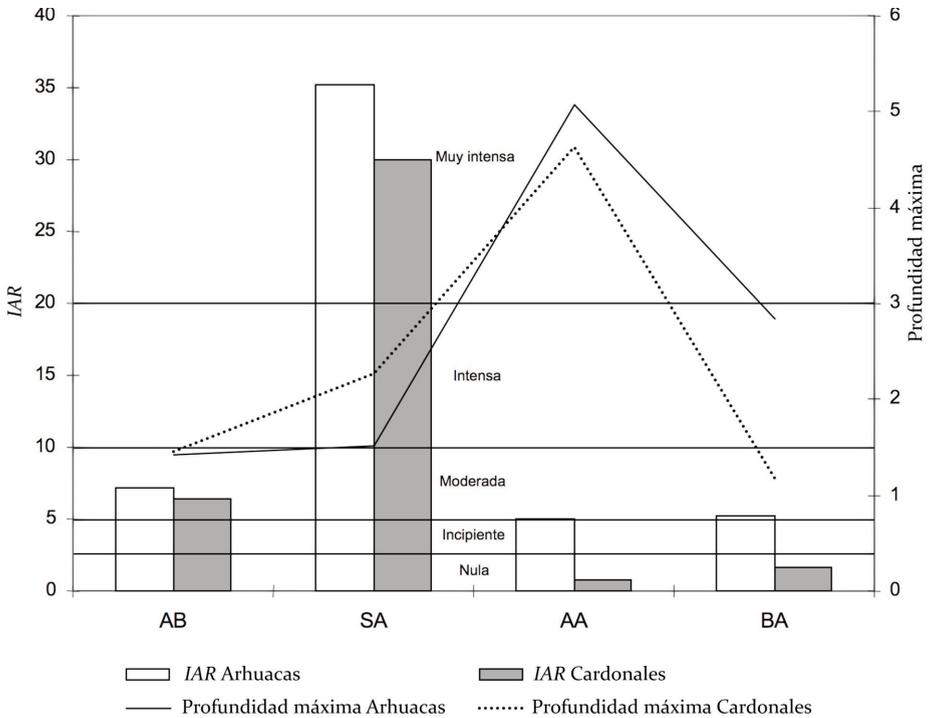


Figura 9. Índice de Actividad Reproductiva (IAR) y profundidades máximas para cada estación hidrológica en las dos lagunas.

Discusión

Los resultados obtenidos acerca de la biología de *Aphanotorulus ammophilus*, *Hypophthalmus edentatus*, *Hypostomus argus*, *Liposarcus multiradiatus*, *Mylossoma duriventre*, *Plagioscion squamosissimus*, *Pygocentrus cariba*, *Schizodon scotorhabdotus*, *Serrasalmus irritans*, *Sternopygus macrurus*, *Trachelyopterus cf. galeatus* y *Triportheus auritus* con relación a las tallas mínimas de madurez sexual, diámetro de óvulos y fecundidad absoluta fueron similares a los de Taphorn (1992) y Lasso (2004) en la cuenca del río Apure; Galvis *et al.* (1989) en el río Metica, Colombia; Ramírez y Ajiaco (2001) en la baja orinoquia colombiana y Novoa (2002) en el eje fluvial Orinoco-Apure. Sin embargo, para *P. squamosissimus*, Novoa (2002) y Lasso (2004), reportan fecundidades mayores (200.000 y 101.000–437.000 óvulos respectivamente), la talla mínima de madurez fue similar a la reportada por Lasso-Alcalá *et al.* (1998) para las hembras y por Carnelós y Benedito-Cecilio (2000) para los sexos combinados. Por otra parte, en Los Cardonales, la talla mínima de madurez en *P. cariba* fue mayor a las reportadas por estos autores e inversamente las fecundidades observadas fueron

menores. Para *Schizodon scotorhabdotus* y *Sternopygus macrurus*, las fecundidades fueron mayores que aquellas reportadas por Lasso (2004). Asimismo, para la última especie Kirschbaum y Schugardt (2002) observaron ovocitos más grandes (3 mm versus 1,86 mm en este trabajo). En cuanto a *Triportheus orinocensis* y *T. venezuelensis*, se registraron fecundidades mayores y óvulos más pequeños a aquellos señalados por Taphorn (1992).

En cuanto a *Colossoma macropomum*, resalta el hecho de que tanto la talla mínima de madurez como las fecundidades obtenidas en Los Cardonales fueron considerablemente inferiores a aquellas reportadas por Lasso (2004), Taphorn (1992) y Novoa (2002) (200.000-1.000.000 versus 12.657 ovocitos en este trabajo). Quizás, las especies examinadas por estos autores tendieron a ser de mayores tallas o pudo haber existido alguna alteración en las tallas de estas especies producto de la contaminación o intervenciones antrópicas a la que está sometida esta laguna (González *et al.* 2009). Por el contrario, *Leporinus* gr. *friderici* mostró fecundidades mayores y ovocitos más pequeños en Las Arhuacas que aquellos señalados por Lasso (2004). La fecundidad y diámetro de óvulos de *Loricariichthys brunneus* coincide con lo reportado por Lasso (op. cit). Sin embargo, Galvis *et al.* (1989) reportaron una fecundidad media de 286 óvulos de 4,18 mm de diámetro y tallas mínimas de madurez de 22 cm, lo cual indica ovocitos más grandes y fecundidades menores que lo obtenido en este trabajo.

En esta investigación se logró recabar información biológica de especies como *Achirus novoae*, *Cynodon gibbus*, *Loricaria* gr. *cataphracta*, *Plagioscion casattii* y *Platydoras armatulus*, para las cuales no existían datos de tallas mínimas de madurez sexual, fecundidad o diámetro de óvulos.

Estrategias reproductivas

Se observaron tres grupos con tendencias diferentes. Tales grupos se asocian a estrategias reproductivas distintas de acuerdo con Winemiller (1989, 1992) y Winemiller y Taphorn (1992).

El primer grupo, de estrategias r^2 , con altas fecundidades y óvulos pequeños, está representado por especies que se reproducen estacionalmente y con mayor intensidad durante el periodo de lluvias (subida de agua y aguas altas) (Winemiller 1992, Winemiller y Taphorn 1992) momento en el cual se registraron los más altos IGS, como señalan Taphorn (1992) y Lasso (2004), tal es el caso de los Characiformes *Schizodon scotorhabdotus*, *Mylossoma duriventre*, *Leporinus* cf *friderici*. Otros autores han obtenido resultados similares en otras regiones. Costa *et al.* (2005) observaron que para *Leporinus copelandii* en el río Paraíba del sur, el IGS aumentó entre agosto y septiembre al inicio de las lluvias y decreció luego en los meses posteriores, los cuales se asociaron a una fase de recuperación gonadal. López *et al.* (2000) reportaron tendencias similares en *L. friderici* en la cuenca alta del Paraná y Amaral *et al.* (2003) en *Prochilodus cearensis* en el Río Grande al norte de Brasil. Igualmente, Neuberger *et al.* (2007) registraron los valores más altos de IGS y la mayor frecuencia de indi-

viduos en reproducción entre octubre y febrero, durante el incremento de los niveles de agua y al inicio de la estación de aguas altas. Este parece ser el comportamiento de *M. duriventre*, *S. scotorhabdotus* y *Pygocentrus cariba* en el área de estudio, para los cuales sólo se encontraron individuos maduros en subida de aguas. *Hyphopthalmus edentatus* parece reproducirse entre subida y aguas altas, lo cual ha sido observado en otros Siluriformes como *Pinirampus pirinampus* (Peixer *et al.* 2006).

Los valores del IGS indicaron que algunas especies de este grupo pueden tener un periodo reproductivo más largo con más de un desove, que puede ocurrir entre aguas bajas y finales de aguas altas. Tal es el caso de *Colossoma macropomum* y *Triportheus venezuelensis*. Por ejemplo, *C. macropomum* obtuvo un IGS relativamente alto para aguas bajas, lo cual coincide con Taphorn (1992) y Vieira *et al.* (1999) quienes señalan que esta especie comienza a madurar durante aguas bajas y alcanza su madurez en subida. Esta estrategia es compartida por otras especies y en otras regiones, como es el caso de *Cichla monoculus* (Chellappa *et al.* 2003), *Brycon opalinus* (Gomiero y Braga 2006) y *Gymnotus aff. carapo* (Cognato y Fialho 2006), en Brasil.

En cuanto a *Plagioscion squamosissimus*, Braga (1990), Lasso-Alcalá *et al.* (1998), Novoa (2002) y Ramírez y Ajiaco (2001) señalan que es una especie que se reproduce durante todo el año. Asimismo, Carnelós y Benedicto-Cecilio (2000) encontraron que se reproduce desde primavera hasta otoño con distintos picos reproductivos y desoves durante todo el año. En este trabajo también se presentaron estados de madurez gonadal avanzados durante las cuatro fases hidrológicas en las dos lagunas, lo cual corrobora lo señalado por estos últimos autores. Sin embargo, los valores de IGS fueron elevados durante subida de aguas, único momento en que se encontraron individuos hembras en avanzada madurez sexual. En las otras fases se encontraron principalmente individuos machos en avanzada madurez.

El segundo grupo, de estrategias K, constituido por algunos peces de la familia Loricariidae, mostró las menores fecundidades y los ovocitos más grandes. Estas especies se reproducen durante todo el año según Lasso *et al.* (1995) y Lasso (2004), lo cual ha sido verificado para otros miembros de la familia Loricariidae por Marcucci *et al.* (2005) y Duarte (1999). Los altos índices de IGS en más de un periodo reproductivo para *Hypostomus argus*, *Loricaria* gr. *cataphracta* y *Liposarcus multiradiatus* corroboran lo señalado por estos autores. Aunado a esto, estas especies muestran distintas formas de cuidado de óvulos (Taylor 1983, Agostinho *et al.* 1991, Bruton 1996), lo cual sugiere una mayor inversión en la actividad reproductiva que los grupos anteriores. Además, Nikolsky (1963) apunta que las especies que cuidan sus óvulos usualmente tienen fecundidades bajas.

Finalmente, *Achirus novoae* mostró una fecundidad y tamaño de óvulos intermedios entre las otras dos estrategias, sin embargo, presentó desoves durante las cuatro fases, por lo cual podría caracterizarse como estrategia oportunista r^1 . La falta de información acerca de la biología reproductiva de esta especie imposibilita la comparación de los resultados de la presente investigación con los de otros autores.

Proporciones porcentuales de estadios de madurez gonadal, rangos de tallas y contenido de grasa celomática

Al parecer, la mayoría de las especies que persisten en ambientes inundables desarrollaron estrategias reproductivas vinculadas a la dinámica hidrológica, es decir, la sincronización en la producción de crías o reclutas durante la llegada de las lluvias (subida de aguas) coincide con condiciones de hábitat oportunos (mayor heterogeneidad de hábitat) y una mayor capacidad por la dispersión rápida y extensiva o la colonización persistente que tiene que ver con la supervivencia.

Por ejemplo, la alta proporción de individuos en maduración entre aguas bajas y subida de aguas en los Characiformes parece indicar que estos inician su madurez sexual y crecimiento a partir aguas bajas y durante subida de aguas, siendo esta última fase donde generalmente ya están aptos para iniciar el desove. Luego, en aguas altas, empiezan a engordar y a prepararse para el próximo ciclo. Sin embargo, entre ellos hay algunas especies que pueden tener un periodo reproductivo más largo con más de un desove, que puede estar entre subida y bajada de aguas. Resultados similares han sido obtenidos por Braga (1990), Lizama y Ambrosio (2002), Amaral *et al.* (2003), Aguirre-León y Díaz -Ruíz (2006), Peixer *et al.* (2006) y Neuberger *et al.* (2007).

Entre los Siluriformes frecuentemente se presentaron todos los estadios gonadales, tallas y escalas de acumulación de grasa a lo largo de todo el periodo hidrológico, con excepción de *Hypophthalmus edentatus* para el cual la maduración sexual parece limitarse a la época de lluvias, mientras que el mayor crecimiento tuvo lugar entre aguas altas y bajada de aguas. En los loricáridos estudiados se observaron las tallas más grandes entre subida y bajada de aguas y la acumulación de grasa se dio, a partir de aguas altas y disminuyó durante subida de aguas, patrón que también ha sido detectado para otras especies de esta familia (Querol *et al.* 2002). Lasso *et al.* (1995) observaron en su estudio de las comunidades de Siluriformes la presencia de juveniles y tallas pequeñas durante la época de lluvias en áreas inundables; sin embargo, para la familia Loricariidae la presencia de juveniles ocurrió tanto en lluvias como en sequía.

En *Plagioscion squamosissimus* es posible que los individuos empiecen a crecer a partir de bajada de aguas para alcanzar las mayores tallas durante subida de aguas y acumulen grasa durante las fases secas.

Las proporciones de estadios de madurez gonadal de *Achirus novoae* en Las Arhuacas sugieren que esta especie podría reproducirse principalmente durante la estación seca, cuando también fueron registradas las mayores tallas. Por el contrario, en Los Cardonales la maduración gonadal y las tallas más grandes tuvieron lugar durante la estación de lluvias.

Por otra parte, en *Colossoma macropomum*, *Mylossoma duriventre*, *Schizodon scotorhabdotus* y *Triporthus venezuelensis* se observó una predominancia de individuos inmaduros durante las cuatro fases hidrológicas. Esto podría indicar que utilizan las lagunas como áreas de crianza y luego migran a otros sectores. Al respecto, Taphorn (1992) reporta la ocurrencia de migraciones regionales en estas especies para la cuenca del río Apure.

Factor de condición

El factor de condición mostró algunas variaciones a lo largo del ciclo hidrológico que se relacionaron con el periodo reproductivo de las especies. Tales variaciones ya han sido ampliamente reportadas por otros autores (Braga 1990, Lizama y Ambrosio 2002, Chellappa *et al.* 2003, Vismara *et al.* 2004, Gomiero y Braga 2005, 2006), quienes han observado que esta medida tiende a aumentar luego del periodo de desove.

En general el factor de condición tendió a aumentar luego del periodo reproductivo, a partir de finales de aguas altas hasta bajada de aguas. En este sentido, para *Colossoma macropomum* los valores de K disminuyeron en subida de aguas para ascender luego durante bajada de aguas. En *Pygocentrus cariba* el aumento de K entre subida y bajada de aguas indicaría que el desove pudo ocurrir durante aguas altas. *Triportheus venezuelensis* no presentó variaciones drásticas entre fases en Las Arhuacas. En los Cardonales fue mayor en bajada de aguas. Para los loricáridos K fue mayor entre aguas bajas y bajada de aguas. En este sentido, de acuerdo con Agostinho *et al.* (1991), los peces durante el periodo de maduración sexual tienen que invertir más energía en el desarrollo de sus células sexuales, mientras que luego del periodo reproductivo entran en una fase de recuperación y además hay una mayor disponibilidad de alimento debido a los nuevos hábitats que aparecen con la inundación de los bosques, con lo cual aumenta el factor de condición.

En *Achirus novoae* el factor de condición fue más alto durante las fases secas. Los bajos valores de K junto con la presencia de individuos en estadios avanzados de madurez gonadal y la IGS en subida de aguas, permitirían inferir que la reproducción ocurre principalmente en esta estación, momento en el cual hay mayor transferencia de recursos energéticos a las gónadas.

El análisis de la varianza con promedios cuadrados reveló que ocurrieron diferencias significativas en el factor de condición entre lagunas. El factor K tendió a ser mayor en Las Arhuacas para la mayoría de las especies estudiadas (Figura 7). Aunque los resultados no permiten realizar conclusiones definitivas, se especula que el menor factor de condición en Los Cardonales podría relacionarse con la mayor intervención antrópica en esa laguna, como ha sido reportado para *Astyanax fasciatus* en ambientes intervenidos por Schulz y Martins Jr. (2001).

En cuanto a *Hypophthalmus edentatus*, a pesar de que su abundancia fue mayor en Los Cardonales, el factor de condición fue significativamente mayor en Las Arhuacas. En este sentido, González (2006) señala que esta especie podría ser considerada tolerante debido a las condiciones ambientales presentes en Los Cardonales.

Índice de actividad reproductiva

El índice de actividad reproductiva permite evaluar el estado funcional de los individuos de una comunidad, así como la intensidad reproductiva de la comunidad dominante (Vazzoler 1996). En el área de estudio la actividad reproductiva fue muy intensa durante subida de aguas. De acuerdo con el patrón observado, la mayoría de

los peces parecen iniciar su maduración gonadal durante aguas bajas y alcanzan su clímax durante subida, cuando las lagunas se empiezan a conectar con el río Orinoco, momento a partir del cual empiezan a desovar. Resultados similares fueron obtenidos por Braga (1990) y Neuberger *et al.* (2007) en Brasil.

Con el avance de la estación de aguas altas la actividad reproductiva disminuye notablemente mas no desaparece del todo, esto es evidente particularmente en Las Arhuacas, donde la intensidad fue incipiente. Lasso *et al.* (1995) y Lasso *et al.* (1997) en sus respectivos estudios de Siluriformes y Gymnotiformes observaron un espectro reproductivo que tuvo lugar entre mayo y noviembre, lo cual se asemeja a los resultados de esta investigación. En las otras fases hidrológicas la intensidad se mantiene moderada, lo cual puede ser atribuido a los conjuntos de especies que presentan periodos reproductivos largos y aquellos que se pueden reproducir durante todo el año. Wootton (1991) afirma que en latitudes bajas los patrones reproductivos de los peces están relacionados con el efecto en los cambios del nivel de agua. Sin embargo, no se demostró una relación directa ($P > 0,05$) entre las fluctuaciones de los niveles de agua y la actividad reproductiva en alguna de las lagunas, lo cual coincide con Andrade y Braga (2005), quienes sí pudieron detectar una relación directa entre los patrones de maduración gonadal y la pluviosidad y la temperatura de las aguas.

Finalmente, la intensidad de la actividad reproductiva fue mayor en Las Arhuacas durante todo el periodo hidrológico. Esto se debe al efecto de una mayor cantidad de individuos en reproducción en esta laguna que en Los Cardonales, lo cual podría estar asociado a los mayores niveles de intervención antrópica de esta última (González 2006, González *et al.* 2009).

Agradecimientos. Los autores desean agradecer a los estudiantes Ramcis Rojas y Adalberto Orta del Liceo Náutico Pesquero de la Fundación La Salle (FLASA), Campus Margarita, por la ayuda en el Laboratorio. Agradecemos también a los estudiantes Marcela Villar, Giuseppe Palumbo, Angela Torres y Mariana Rodríguez de la Carrera Técnico Superior Agropecuario de la Universidad Nacional Experimental de Guayana (UNEG) por la asistencia en el campo. Igualmente agradecemos a Jorge Medina y Jesús Pérez por brindar apoyo logístico y transporte al sitio de estudio. La logística de campo para la obtención de muestras que permitió el desarrollo de este estudio fue cofinanciada entre FLASA y el Proyecto Corredor del Orinoco (1ra fase) llevado a cabo por la UNEG bajo la coordinación de Judith Rosales.

Bibliografía

- AGOSTINHO, A., N. E. HAHN Y C. AGOSTINHO. 1991. Ciclo reproductivo e primeira maturação de fêmeas de *Hypostomus commersonii* (Valenciennes, 1840) (Siluriformes, Loricariidae) no Reservatório Capivari-Cachoeira, PR. *Revista Brasileira de Biologia* 51: 31–37.
- AGUIRRE-LEON, A. Y S. DÍAZ-RUIZ. 2006. Estructura de tallas, madurez gonádica y alimentación del pez *Diapterus rhombeus* (Gerreidae) en el sistema fluvio-deltáico Pom-Atasta, Campeche, México. *Revista Biología Tropical* 54: 599–611.

- AMARAL DE A. S., H. DE C. B. GURGEL Y R. S. N. SOARES. 2003. Indicadores do desenvolvimento gonadal e nutricional de *Prochilodus caerensis* (Steindachner, 1911) (Characiformes, Prochilodontidae) no açude Itans/Caicó, Rio Grande do Norte, Brasil. *Acta Scientiarum, Biological Sciences* 25: 377–384.
- ANDRADE, P. Y F. BRAGA. 2005. Reproductive seasonality of fishes from a lotic stretch of the Grande River, high Paraná River Brazil, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 65: 387–394.
- BARBARINO, A., D. TAPHORN Y K. WINEMILLER. 1998. Ecology of the coporo *Prochilodus mariae* (Characiformes, Prochilodontidae), and status of annual migrations in Western Venezuela. *Environmental Biology of Fishes* 53: 33–46.
- BRAGA, D. S. 1990. Aspectos da reprodução e alimentação de peixes comuns em um trecho do rio Tocantins entre Emperatriz e Estreito, estados do Maranhão e Tocantins, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 50: 547–558.
- BRUTON, N. 1996. Alternative life-history strategies of catfishes. *Aquatic Living Resources* 9: 35–41.
- CARNELÓS, R. C. Y E. BENEDITO-CECILIO. 2002. Reproductive strategies of *Plagioscion squamosissimus* Heckel, 1840 (Osteichthyes Scianidae) in the Itaipu Reservoir, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 45: 317–324.
- CHELLAPPA, S., M. R. CÂMARA, N. T. CHELLAPPA, M. BEVERIDGE Y M. A. HUNTINGFORD. 2003. Reproductive ecology of a neotropical Cichlid fish, *Cichla monoculus* (Osteichthyes: Cichlidae). *Brazilian Journal of Biology* 63: 17–26.
- COGNATO, D. DE P. Y C. B. FIALHO. 2006. Reproductive biology of a population of *Gymnotus* aff. *carapo* (Teleostei: Gymnotidae) from southern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 4: 339–348.
- COSTA, A. P. R., D. R. ANDRADE, M. V. VIDAL JUNIO Y G. SOUZA. 2005. Indicadores quantitativos da biologia reprodutiva de fêmeas de piau-vermelho no Rio Paraíba do Sul. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 40: 789–795.
- DUARTE, S. 1999. Estrutura da população e biologia reprodutiva de duas espécies de cascudos (Siluriformes, Loricariidae) na represa de Riberão das Lajes, RJ. Tesis de Maestrado, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, Rio de Janeiro, Brasil. 120 pp.
- EWEL, J., A. MADRIZ Y J. TOSI. 1976. Zonas de vida de Venezuela. Editorial Sucre, Caracas, Venezuela. 265 pp.
- GALVIS, G., J. I. MOJICA Y F. RODRÍGUEZ. 1989. Estudio ecológico de una laguna de desborde del río Metica: Orinoquia Colombiana. Fondo FEN, Bogotá, Colombia. 164 pp.
- GOMIERO, M. Y D. S. M. BRAGA. 2005. The condition factor of fishes from two river basins in São Paulo state, southeast of Brazil. *Acta Scientiarum, Biological Sciences* 27: 73–78.
- GOMIERO, M. Y D. S. M. BRAGA. 2006. Relação peso-comprimento e fator de condição de *Brycon opalinus* (Pisces, Characiformes) no Parque Estadual da Serra do Mar-Núcleo Santa Virgínia, Mata Atlântica, Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Scientiarum, Biological Sciences* 28: 135–141.
- GONZÁLEZ, N. 2006. Estructura y hábitos alimenticios de las comunidades de peces en dos lagunas inundables del bajo Orinoco, con diferentes niveles de intervención antrópica, estado Bolívar, Venezuela. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Experimental de Guayana, Ciudad Guayana. 165 pp.
- GONZÁLEZ, N., C. LASSO Y J. ROSALES. 2009. Stability and spatio-temporal structure in fish assemblages of two floodplane lakes of the lower Orinoco River. *Neotropical Ichthyology* 7: 719–736.
- KIRSCHBAUM, F. Y C. SCHUGARDT. 2002. Reproductive strategies and developmental aspects in mormyrid and gymnotiform fishes. *Journal of Physiology* 96: 557–566.

- LASSO-ALCALÁ, O., C. LASSO Y J. C. SEÑARIS. 1998. Aspectos de la biología y ecología de la curvinata *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Pisces: Sciaenidae), en los Llanos inundables del estado Apure, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 149: 3–33.
- LASSO, C. 2004. Los peces de la Estación Biológica El Frío y Caño Guaritico (Estado Apure), Llanos del Orinoco, Venezuela. Publicaciones del Comité Español del Programa Hombre y Biosfera-Red IberoMaB, UNESCO, Número 5. 458 pp.
- LASSO, C., A. RIAL Y O. LASSO. 1997. Aspectos bioecológicos de las taxocenosis de peces eléctricos o cuchillos (Ostariophysi: Gymnotiformes) en los llanos de Apure, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 17: 5–30.
- LASSO, C., J. C. SEÑARIS, O. LASSO Y J. CASTROVIEJO. 1995. Aspectos ecológicos de una comunidad de bagres (Pisces: Siluroidei) en los llanos inundables de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 16: 1–31.
- LIZAMA, M. Y A. AMBRÓSIO. 2002. Condition factor in nine species of fish of the Characidae family in the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 62: 113–124.
- LOPES, C. DE A., E. BENEDITO-CECILIO Y A. AGOSTINHO. 2000. The reproductive strategy of *Leporinus friderici* (Characiformes, Anostomidae) in the Paraná River Basin: The effect of reservoirs. *Revista Brasileira de Biologia* 60: 255–266.
- MACHADO-ALLISON, A. 1994. Factors affecting fish communities in the flooded plains of Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 15: 59–75.
- MARCUCCI, K., M. ORSI Y O. SHIBATTA. 2005. Abundancia e aspectos reprodutivos de *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes, Loricariidae) em quatro trechos da represa Capivara, medio rio Paranapanema, Iheringia, Porto Alegre. *Série Zoologia* 95: 197–203.
- MONTAÑA, C., D. TAPHORN, C. LAYMAN Y C. LASSO. 2007. Distribución, alimentación y reproducción de tres especies de pavones *Cichla* spp. (Perciformes, Cichlidae) en la cuenca baja del río Ventuari, estado Amazonas, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 165: 83–102.
- NEUBERGER, A., L. MARQUES, C. AGOSTINHO Y R. DE OLIVEIRA. 2007. Reproductive biology of *Raphiodon vulpinus* (Ostariophysi: Cynodontidae) in the Tocantins River Basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 5: 479–448.
- NIKOLSKY, C. 1963. *The Ecology of Fishes*. Academic Press, Londres, Reino Unido. 352 pp.
- NOVOA, D. Y F. RAMOS. 1982. Aspectos generales sobre la biología de las principales especies de importancia comercial en el río Orinoco. Pp. 77–106. En: Corporación Venezolana de Guayana (Ed.), *Los recursos pesqueros del río Orinoco y su explotación*. Editorial Arte, Caracas, Venezuela. 386 pp.
- NOVOA, D., F. CERVIGÓN Y F. RAMOS. 1982. Catálogo de los recursos pesqueros del Delta del Orinoco. Pp. 261–360. En: Corporación Venezolana de Guayana (Ed.), *Los recursos pesqueros del río Orinoco y su explotación*. Editorial Arte, Caracas, Venezuela. 386 pp.
- NOVOA, D. 2002. Los recursos pesqueros del eje fluvial Orinoco-Apure: presente y futuro. Ministerio de Agricultura y Tierras, INAPESCA, Venezuela. 149 pp.
- PEIXER, J., L. A. M. MATEUS Y E. K. RESENDE. 2006. First gonadal maturation of *Pinirampus pinirampu* (Siluriformes: Pimelodidae) in the Pantanal, Mato Grosso do Sul state, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 66: 317–323.
- QUEROL, M., E. QUEROL Y N. GOMES. 2002. Fator de condição gonadal, índice hepatossomático e recrutamento como indicadores do período de reprodução de *Loricariichthys platimetopon* (Osteichthyes, Loricariidae), bacia do rio Uruguai médio, sul do Brasil. Iheringia, Porto Alegre. *Série Zoologia* 92: 79–84.

- RAMÍREZ, H. Y R. AJIACO. 2001. La pesca en la baja Orinoquia colombiana: una visión integral. INPA, Colombia. 255 pp.
- SÁNCHEZ, L. Y E. VÁSQUEZ. 1986. Notas sobre las macrófitas acuáticas en la sección baja del río Orinoco. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 46: 107–125.
- SCHULZ, U. H. Y H. MARTINS-JUNIOR. 2001. *Astyanax fasciatus* as bioindicator of water pollution of Rio do Sinos, RS, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 61: 615–622.
- TAPHORN, D. 1992. The Characiform fishes of the Apure River drainage, Venezuela. *Biollania*, edición especial 4: 537pp.
- TAYLOR, J. 1983. Field observations on the reproductive ecology of three species of armored catfishes (Loricariidae, Loricariinae) in Paraguay. *Copeia* 1: 257–259.
- VAZZOLER, A. 1996. Biología da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Nupelia, Maringá, Brasil. 169 pp.
- VIEIRA, E., V. ISAAC Y N. FABRÉ. 1999. Biología reproductiva do Tambaquí, *Colossoma macropomum*, Cuvier 1818 (Teleostei, Serrasalmidae), no baixo Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 29: 625–638.
- VISMARA, M., E. BENEDITO-CECILIO Y A. AMARO DE FARIA. 2004. Efeito da maturação gonadal sobre o conteúdo calórico e condição geral de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná. *Acta Scientiarum, Biological Sciences* 26: 189–199.
- WINEMILLER, K. 1989. Patterns of variation in life history among south American fishes in seasonal environments. *Oecologia* 81: 225–241.
- WINEMILLER, K. 1992. Life-history strategies and the effectiveness of sexual selection. *Oikos* 63: 318–327.
- WINEMILLER, K. Y D. TAPHORN. 1992. La evolución de las estrategias de vida en los peces de los Llanos Occidentales de Venezuela. *Biollania* 6: 77–22.
- WILSON, E. O. 1992. The Diversity of Life. W.W. Norton and Company, Nueva York, Estados Unidos. 424 pp.
- WOOTTON, R. 1991. Ecology of Teleost Fishes. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido. 404 pp.

Recibido: 19 de marzo 2009

Aceptado: 21 mayo 2013

Publicado en línea: 24 noviembre 2015

Gabriela Echevarria^{1,2}, Nirson González¹ y Carlos A. Lasso^{3, 4}

¹ Estación de Investigaciones Hidrobiológicas de Guayana, Fundación La Salle de Ciencias Naturales, San Félix, Estado Bolívar, Venezuela, Apartado postal 51. nirson.gonzalez@fundacionlasalle.org.ve

² Dirección Actual: Wildlife Conservation Society. Programa de conservación de la cuenca del río Caura. Componente Acuático, San Félix, Estado Bolívar, Venezuela, Apartado postal 51. hydropsychidae@gmail.com

³ Sección de Ictiología, Museo de Historia Natural La Salle, Fundación La Salle de Ciencias Naturales Apartado postal 1930, Caracas 1010-A, Venezuela

⁴ Dirección Actual: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Programa Biología de la Conservación y Uso de la Biodiversidad, Calle 28 A Número 15-09, Bogotá D.C. – Colombia. classo@humboldt.org.co