

Estructura trófica de las comunidades de peces durante un ciclo hidrológico en dos lagunas inundables de la cuenca del bajo Río Orinoco

Nirson González, Carlos Lasso y Judith Rosales

Resumen. Se estudió, durante un ciclo hidrológico, la estructura trófica de las comunidades de peces en dos lagunas situadas en la margen derecha del río Orinoco: Los Cardonales, frente a una laguna de lodos rojos en una zona urbano-industrial y la otra, Laguna Las Arhuacas, ubicada en el sector Las Galderas (zona rural). Se analizaron 725 ejemplares correspondientes a 34 especies (de las 149 especies presentes en ambas lagunas). Los hábitos alimenticios fueron determinados a través del Índice de Importancia Alimentaria (IIA). Se encontraron siete gremios tróficos para ambas lagunas. De los recursos más explotados, la herbivoría y la entomofagia fueron los patrones tróficos más comunes encontrados para Las Arhuacas y la piscivoría y herbivoría para Los Cardonales. En general, la mayoría de las especies presentes en las lagunas presentaron tendencias hacia la especialización en el uso de los recursos. Sin embargo, hubo más especies con tendencia generalista y con mayor amplitud de nicho en Los Cardonales, lo cual podría interpretarse como respuesta a una menor disponibilidad aparente del recurso inferido por la baja diversidad y número de ítems consumidos en esta laguna. Igualmente, la sobreposición alimenticia relativamente mayor en Los Cardonales (0.26 vs 0.23 en Arhuacas) pudiera corroborar también menor disponibilidad en los recursos.

Palabras clave. Estructura trófica. Ictiofauna Neotropical. Lagunas inundables. Bajo río Orinoco. Venezuela.

Trophic structure of fish communities over a hydrologic cycle in two lagoons in the lower Orinoco Basin

Abstract. During an hydrologic cycle the trophic structure of the fish communities in two lagoons located in the right margin of the Orinoco river were studied: Los Cardonales, in front of a red mud lagoon in an urban-industrial zone and the other lagoon, Lagoon Las Arhuacas, located in the sector Las Galderas (countryside). 725 stomachs corresponding to 34 species were analyzed (of the 149 species presents in both lagoons). The nutritional habits were determined through Alimentary Importance Index (IIA). For both lagoons seven trophic guilds were obtained. Of the most exploited resources, the herbivory and the entomophagy was the trophic pattern more common found for Las Arhuacas and the piscivory and the herbivory for Los Cardonales. In general, the majority of the present species in the lagoons displayed tendencies towards the specialization in the use of the resources. Nevertheless, there were more species with generalist tendency and with greater niche breadth in Los Cardonales, which could be interpreted as a response to a minor apparent availability of the resource inferred by the low diversity and number of items consumed in this lagoon. Also, the relatively greater food overlap in Los Cardonales (0,26 versus 0,23 in Arhuacas) could also corroborate minor apparent availability in the resources.

Key words. Trophic structure. Neotropical ichthyofauna. Floodplain lagoon. Lower Orinoco Basin. Venezuela.

Introducción

Los conocimientos sobre la estructura y relaciones tróficas de las comunidades de peces de agua dulce Neotropical, que incluye el uso del recurso y la influencia espacio-temporal de los componentes alimenticios, han venido desarrollándose en los últimos 20 años (Prejs y Prejs 1987, Goulding *et al.* 1988, Araújo-Lima *et al.* 1995, Winemiller y Jepsen 1998, Lowe-McConnell 1999, Gaspar da Luz *et al.* 2001, Casattii 2002, Hahn *et al.* 2004, Mérona *et al.* 2003, Mérona y Mérona 2004, Pouilly *et al.* 2004, Loureiro-Crippa y Hahn 2006, Novakowski *et al.* 2008). Sin embargo, dichos conocimientos todavía siguen fragmentados, concentrándose ciertas contribuciones importantes en el Amazonas central, Paraná y, más recientemente, del Orinoco (Pouilly *et al.* 2004).

Particularmente la cuenca del Orinoco, con su gran diversidad y complejidad ecológica, alberga todavía especies sin información bioecológica y las generalizaciones en las características ecológicas de muchas especies siguen siendo prematuras, por lo que es necesario fortalecer aún más tales conocimientos para comprender mejor la dinámica ecológica de las comunidades de peces. Los estudios realizados hasta el momento sobre estructura trófica en comunidades de peces en la cuenca del Orinoco no son suficientes para comprender tal dinámica (Novoa y Ramos 1982, Perez 1984, Machado-Allison 1987, Nico y Taphorn 1988, Winemiller 1989, Machado-Allison 1994, Lasso 1996, Marrero *et al.* 1997, Willians *et al.* 1998, Lasso *et al.* 1999, Ramírez-Gil *et al.* 2001, Barbarino y Winemiller 2003, González y Vispo 2003, 2004; Layman y Winemiller 2005, Montaña y Winemiller 2009, Roach *et al.* 2009), particularmente en planicies inundables como las lagunas de inundación, a excepción de algunos de los trabajos mencionados que se desarrollaron en estos últimos ambientes.

La necesidad de los conocimientos bioecológicos en las comunidades de peces de estos ecosistemas inundables del Orinoco, radica también en el importante aporte de estos ambientes a la pesca comercial continental. Estos ecosistemas, a pesar de estar sometidos a severas fluctuaciones hidrológicas, forman gran cantidad de hábitats heterogéneos que sirven como criaderos, refugios contra depredadores y alimentación de muchos peces de importancia comercial (Goulding 1980, Lowe-McConnell 1987, Machado-Allison 1987, Machado-Allison 1994, Marrero *et al.* 1997). Así mismo estos ecosistemas, en la cuenca del Orinoco, todavía siguen siendo “prístinos”, a pesar de enfrentar amenazas de contaminación y/o intervención antrópicas que conllevan a la degradación del ambiente físico, incremento de la sedimentación y pérdida de la calidad física, química y biológica del agua (Vásquez 1989, Colonnello 1990, Machado-Allison 1994, Marrero *et al.* 1997, Miranda *et al.* 1998), tal como ha venido sucediendo en una de las lagunas estudiadas (Los Cardonales).

Estas amenazas son cada vez mas progresivas, haciendo más urgente la realización de estudios que ayuden a precisar mejor la dinámica de las comunidades de peces. Por lo que, el interés del presente trabajo es conocer los hábitos alimenticios en 34 especies y, por consiguiente, los diversos gremios tróficos presentes en estas dos lagunas inundables sometidas a diferentes niveles de intervención antrópicas. Todo esto,

abarcando las dimensiones espaciales y temporales durante un ciclo anual para entender mejor las estrategias alimentarias y la repartición del recurso.

Materiales y Métodos

Área de estudio

Las dos lagunas inundables en estudio se encuentran ubicadas a la margen derecha del Orinoco. La primera laguna se encuentra al noroeste de Puerto Ordaz (Lagunas Los Cardonales; 08°19'38"N-62°47'36") a 38 kilómetros río abajo de la otra laguna, específicamente frente a una laguna de lodos rojos de una empresa de aluminio (zona urbano-industrial), con profundidad máxima de 4,6 m y superficies de 15 y 12,7 Ha. La otra laguna (Laguna Las Arhuacas; 08°18'14"N-63°06'24") se encuentra ubicada en el sector Las Galderas entre Puerto Ordaz y Ciudad Bolívar (zona rural), específicamente frente a la isla del caño Corrientoso, con profundidad máxima de 6,0 m y superficies de 25,8 y 23,8 Ha. durante aguas altas y bajas respectivamente (Figura 1). La laguna Los Cardonales presenta mayor tiempo de conexión con el río Orinoco, aproximadamente seis meses (a partir de los primeros días de junio hasta las últimas semanas de noviembre). La otra laguna obtuvo menor tiempo de conexión, aproximadamente cuatro meses y medio (finales de junio hasta primeras dos semanas de noviembre). De acuerdo a Vásquez y Sánchez (1984), el sector del bajo Orinoco comienza en la confluencia del río Apure con el Orinoco y se extiende hasta el Delta Amacuro, específicamente en Barrancas. Sin embargo, Colonnello (1990) indica que el bajo Orinoco nace a partir de los raudales de Atures, cerca de Puerto Ayacucho. Además señala que a partir de la población de Caicara es donde se comienza a denotar el complejo sistema de lagunas con planicies de inundación. Hamilton y Lewis (1990) destacan que el bajo Orinoco forma una planicie de inundación que cubre unos 7.000 km², la cual contiene unas 2.294 lagunas permanentes dentro de dicha planicie.

La precipitación, en la cuenca del Orinoco, tiende a aumentar hacia el sur. En algunas áreas del norte y, precisamente, en el bajo Orinoco donde está ubicado el sitio de estudio, las lluvias solo alcanzan 1000 mm/año, mientras que más hacia el sur de la cuenca pueden alcanzar los 6000 mm/año (Ewel *et al.* 1976). Según Vásquez y Sánchez (1984) en la zona del bajo Orinoco que comprende las lagunas estudiadas, las diferencias del nivel hidrométrico entre aguas altas y bajas pueden ser de 10 a 12 m, donde el período de aguas altas se extiende desde junio a noviembre.

La escogencia de las lagunas se debe a los diferentes niveles de intervención antrópicas a las que están sujetas (González 2006). Por ejemplo, la primera laguna obtuvo los niveles más altos de intervención y/o contaminación debido principalmente a alteraciones físico-químicas del agua ejercidas por percolación de soda cáustica de una laguna de lodos rojos de las empresas procesadoras de aluminio (Narayán 2004). La otra laguna (Las Arhuacas) presentó bajo niveles de intervención, aun cuando existe alta intensidad de la pesca comercial, principalmente durante aguas bajas y actividades ganaderas y/o porcinas en zonas aledañas.

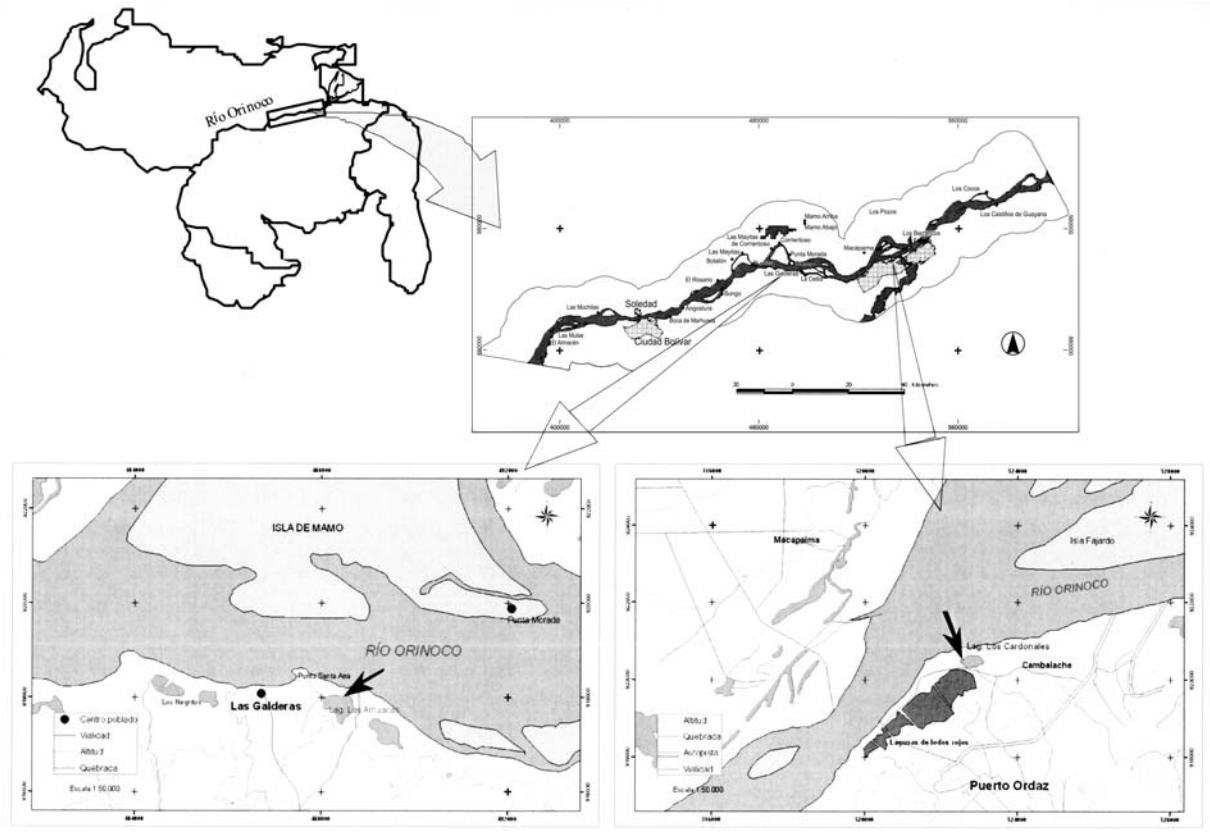


Figura 1. Localización geográfica de las dos lagunas estudiadas en la margen derecha del Bajo Orinoco, entre las ciudades de Puerto Ordaz y Ciudad Bolívar, Estado Bolívar, Venezuela. Las flechas indican las lagunas; en el recuadro izquierdo Laguna Las Arhuacas y en el derecho Los Cardonales.

Recolectas y preservación de muestras

En cada laguna se realizaron cuatro jornadas de campo, desde noviembre 2003 hasta septiembre 2004, alternadas con las cuatro fases hidrológicas (bajadas de agua, aguas bajas, subidas de agua y aguas altas), de al menos tres días de pesca continuos para cada una. Para las recolectas de peces en cada laguna, se utilizaron 10 redes de ahorque (< 50 m de largo) de varios tamaños y aberturas de mallas (5-12,5 cm entre nudos opuestos o aberturas de malla) colocadas aleatoriamente durante 70 horas continuas, con revisiones cada siete horas, en los diversos microhábitats presentes como: Herbazal Inundado (HI), Zona Litoral y Aguas Abiertas (ZLAA), Zona Litoral con Troncos Caídos (ZLTC), Bosque Inundable (BI) y Afloramientos Rocosos (AR). Se muestrearon también ejemplares con tallas generalmente inferiores a los 10 cm LE en los hábitat de Playas (P) y Vegetación Acuática (VA) utilizándose una red de malla fina tipo mosquitero (1 mm de malla) de 6,5 m x 1,5 m (ver González *et al.* 2009 para más detalle).

Tamaño de muestra y cuantificación del contenido estomacal

Una vez realizada la identificación taxonómica de las especies, éstas se seleccionaron de acuerdo al tamaño de muestra obtenida, principalmente > 5 cm de longitud estándar (LE). El tamaño de muestra o número máximo de estómagos analizados para cada especie fue establecido en función de curvas de saturación o frecuencia acumulada de ítems, es decir, graficando el número de ítems alimenticios vs. el número de estómagos analizados, obteniéndose una curva. Una vez que esta curva alcanzó el plateau (asíntota) fue entonces el número máximo adecuado de muestras de estómagos, el cual varió de una especie a otra de acuerdo a la diversidad de su dieta. Subjetivamente se escogió como número mínimo de muestras, cuatro estómagos con contenido alimenticio. Los ítems alimenticios encontrados fueron identificados hasta el menor nivel taxonómico posible.

La metodología usada para la cuantificación del contenido estomacal fue el método volumétrico de Goulding *et al.* (1988) y el método de frecuencia de aparición (Hyslop 1980, Prejs y Colomine 1981). Posteriormente, estas mediciones se combinaron para obtener un Índice de Importancia Alimentaria (IIA) propuesto por Kawakami y Vazzoler (1980), expresado como: $IIA_i = (F_i \times V_i) / \sum (F_i \times V_i)$ donde $i = 1, 2, \dots, n$ ítem alimenticio; F_i = Frecuencia de aparición (%); V_i = Volumen (%).

Análisis estadísticos

La determinación de la categoría trófica de las especies se realizó a partir del ítem predominante en los estómagos, es decir con un IIA $\geq 60\%$. Cuando los ítems de una especie determinada no lograban obtener tal valor, se escogió el ítem con el mayor valor de IIA para determinar la categoría trófica (Kawakami y Vazzoler 1980, Merona y Rankin de Merona 2004, Silva *et al.* 2008). La estrategia alimentaria se evaluó usando el método gráfico de Costello (1990) con modificaciones de Amundsen *et al.* (1996). Este método consiste en representar para cada componente de la dieta su

frecuencia de ocurrencia frente a su abundancia específica (% volumen en este caso). La importancia de cada recurso, la estrategia alimentaria y la contribución fenotípica a la amplitud del nicho trófico puede ser interpretada a lo largo de las diagonales ilustradas en la figura 2. Esta evaluación se hizo solamente para 13 especies, quienes estuvieron presentes en las dos lagunas y tuvieron, al menos, cuatro estómagos con contenido alimenticio. Igualmente, para este análisis los ítems alimenticios se clasificaron en ocho gremios tróficos.

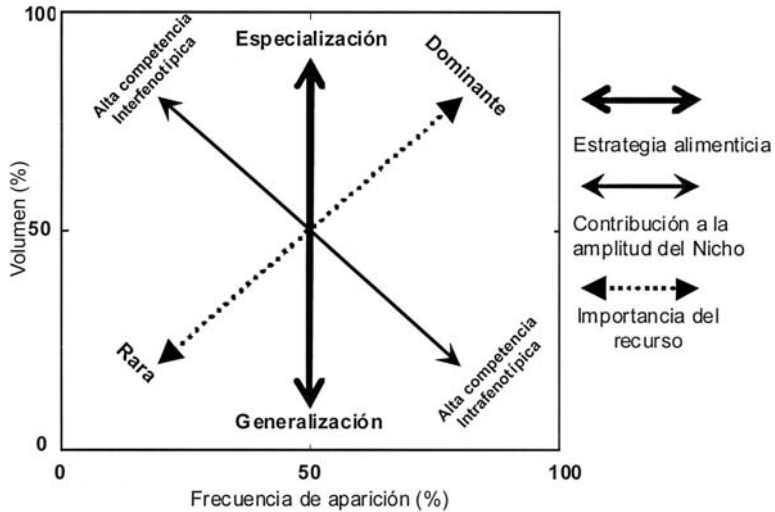


Figura 2. Representación gráfica de las estrategias alimenticias propuesta por Costello (1990) y modificada por Amundsen *et al.* (1996). Ver texto para explicación.

Fue aplicado un ANOVA para evaluar las variaciones de la abundancia y biomasa de los gremios tróficos dentro y entre lagunas. En este caso, se incluyeron también especies con tallas pequeñas no examinadas (< 5 cm) y especies cuyo número de estómagos con alimento fue < 4; en tal sentido fue necesario realizar las comparaciones entre las comunidades de peces obtenidas con los diferentes artes de pesca de manera separada. Esto nos podría dar una mejor aproximación de los gremios tróficos encontrados en las lagunas. Los hábitos alimenticios de estas últimas especies fueron obtenidos y/o complementadas con informaciones de otros trabajos. De todos estos, se seleccionaron solo seis gremios tróficos (carcinófagos, detritívoros, entomófagos, herbívoros, piscívoros y zooplanctófagos), excluyendo los gremios malacófagos y mucófagos, representados por una especie y generalmente con una sola muestra. Los datos de abundancia y biomasa de los gremios tróficos fueron transformados a $\text{Log}_{10}(x+1)$, con el fin de lograr las asunciones de normalidad y homocedasticidad en los datos.

La amplitud de nicho trófico fue calculada usando el índice de Levins (1968), $B = 1/\sqrt{\sum_{i=1}^n P_i^2}$ en donde P_i es la proporción en volumen del ítem i en la dieta y n es el número

total de ítem alimenticios en la dieta de la especie respectiva. Los valores de B oscilan de 1, cuando la especie usa solamente un ítem, a n , cuando todos los ítems son usados en igual proporción por la especie (Adite y Winemiller 1997).

El cálculo de la diversidad de ítems encontrados se realizó por el índice de Shannon-Wiener (H'), donde $p_i = \%$ volumen de ítems.

Asimismo, para evaluar la importancia relativa de los principales recursos usados por la comunidad de peces en ambas lagunas, fue calculado el porcentaje de cada recurso (IIA) con respecto a todos los recursos usados por todas las especies analizadas durante cada una de las fases hidrológicas. Esto, nos puede dar una aproximación de la disponibilidad alimentaria temporal en ambas lagunas. Tal afirmación se basa en la hipótesis de que la comunidad de peces, que comprenden gran diversidad de morfotipos y gremios tróficos, pueden acceder a todos los recursos susceptibles a la ingestión presentes en el ambiente (Winemiller 1989, Winemiller y Kelso-Winemiller 1996, Merona *et al.* 2003).

La sobreposición alimenticia se analizó a través del índice de Morisita, modificado por Horn (Zaret y Rand 1971), $C_{mH} = \frac{2\sum p_{ki}p_{ji}}{\sum p_{ki}^2 + \sum p_{ji}^2}$ donde p_{ki} y p_{ji} son el porcentaje en volumen del ítem i en la dieta de las especies k y j . Este índice genera valores de sobreposición que oscilan de 0 a 1, los valores considerados significativos fueron aquellos $\geq 0,58$ (Linton *et al.* 1981).

Para determinar las variaciones estacionales de la dieta, se analizaron entre las dos fases más marcadas: aguas altas (agrupando las fases de aguas altas y bajadas) y aguas bajas (agrupando las fases de aguas bajas y subidas). Para esto, se seleccionaron especies que tuvieran, por lo menos, dos o más estómagos con más de dos ítems alimenticios en cada una de las dos fases.

Resultados

Se analizaron las dietas de 34 especies, que representan 725 ejemplares. De estos, 171 se encontraron vacíos (7, 38, 52 y 74 para aguas altas, aguas bajas, descenso y subidas de agua, respectivamente). Estos estaban representados por 25 especies (423 ejemplares) para Las Arhuacas y 22 especies (302 ejemplares) para Los Cardonales.

Recursos alimenticios y el aprovechamiento temporal en toda la comunidad

Se encontró un amplio espectro alimenticio en los contenidos estomacales, por lo cual fue necesario categorizar los ítems alimenticios en nueve grandes grupos. Estos están organizados de acuerdo a la importancia volumétrica:

- Material vegetal: incluye restos vegetales, flores, frutas, semillas, plantas acuáticas y microalgas, siendo los restos vegetales (hojas, raíces y tallos), semillas y flores, más importante para Las Arhuacas. En Los Cardonales los ítems más importantes

fueron plantas acuáticas (principalmente *Azolla filiculoides*, *Utricularia* sp., *Paspalum repens*, *Panicum* sp., *Mimosa* sp.), restos vegetales, semillas y microalgas (principalmente del grupo Clorofíceas y Cianofíceas).

- Peces: en esta categoría se ubicaron restos de peces no identificables, tales como musculatura, huesos, aletas y escamas. Se asocian también peces parcialmente completos que pudieron identificarse, obteniéndose un total de 15 familias: Apterontidae, Auchenipteridae, Characidae, Chilodontidae, Cichlidae, Clupeidae, Ctenoluciidae, Curimatidae, Doradidae, Engraulidae, Erithrynidae, Hemiodontidae, Loricariidae, Prochilodontidae y Sternopygidae, como peces presa.
- Detritus: Engloba todo el material orgánico, principalmente de origen vegetal, finamente particulado y en estado avanzado de descomposición. Solamente fue importante en volumen para Las Arhuacas.
- Insectos: Fue más importante en Las Arhuacas con un 9,6% en volumen total consumido, con predominio en las especies *Leporinus fasciatus*, *Orinocodoras eigenmanni*, *Potamotrygon* sp.1 y *Triportheus venezuelensis*. Está representado por diversos órdenes, generalmente acuáticos, entre estos están:

Orthoptera: representados por insectos terrestres de la familia Acrididae.

Hymenoptera: fue el más consumido de los insectos terrestres, estuvo conformado principalmente por hormigas (Formicidae) y avispas (Vespidae).

Odonata: incluye dos subórdenes, Zygoptera representado por la familia Coenagrionidae y el suborden Anisoptera compuesto por las familias Libellulidae, Gomphidae (*Aphylla* sp. y *Progomphus* sp.) y Aeschnidae.

Lepidoptera: se encontró una larva y setas de un gusano acuático.

Trichoptera: fue posible identificar para esta categoría especies de la familia Limnephilidae y Hydropsychidae, los cuales en su mayoría se encontraban dentro de sus habitáculos.

Hemiptera: dentro de esta categoría los más comunes fueron miembros de las familias Notonectidae (*Buenoa* sp.), Belostomatidae, Corixidae, Gerridae, Nepidae (*Ranatra* sp.).

Ephemeroptera: fueron los insectos más frecuentemente consumidos en Las Arhuacas y en segundo lugar para Los Cardonales. Estuvo representado por larvas o ninfas de la familia Polymitarcyidae (géneros *Campsurus* y *Asthenopus*).

Diptera: fue el segundo grupo de insectos más consumidos en Las Arhuacas y el primero en Los Cardonales. Incluye principalmente larvas y adultos de la familia Chironomidae, además de las familias Chaoboridae (*Chaoborus* sp. larvas y pupas) y Ceratopogonidae.

Coleoptera: estuvo compuesto por coleópteros acuáticos y terrestres, siendo los primeros más frecuentes. Incluyen las familias Ditiscidae, Elmidae, Gyrinidae, Hydrophilidae (adulto), Hydrochidae, Amphizoidae y Curculionidae.

Restos de insectos: Se incluyen en esta categoría, restos no identificados como patas, antenas, alas, etc., de origen acuático y terrestre, que no pudieron ser asignados a ninguna de las categorías anteriores.

- Otros invertebrados: en esta categoría se ubicaron principalmente camarones de la familia Palaemonidae y, en menor proporción, cangrejos no identificados (*Brachyura*), poliquetos (Annelida) y restos de invertebrados que no pudieron identificarse.
- Moluscos: incluyen restos de moluscos bivalvos de la familia Sphaeriidae (encontrados principalmente en la especie *Loricaria* sp.2 “gr. *cataphracta*”) y gasterópodos principalmente de la familia Amnicolidae y Planorbidae.
- Restos de animales terrestres: fueron consumidos exclusivamente por *Pygocentrus cariba*. Se ubican en este renglón restos de aves (dedos y plumas) y restos de otro animal terrestre, posiblemente un ratón.
- Zooplancton: incluye cladóceros de las familias Bosminidae, Sididae, Chydoridae, Macrothricidae y Daphnidae; copépodos principalmente del grupo Calanoidea; ostrácodos de la familia Cypridae; branquiópodos de la familia Limnadiidae y *Argulus* sp. de la familia Argulidae (consumidos por *S. macrurus*).
- Arácnidos: incluyen el Orden Araneae de origen terrestre e Hydracarina de origen acuático.
- Restos de material de origen animal no identificado: en este se incluyeron todos los restos de material de origen animal que no se pudo identificarse.

En la figura 3 se muestra la variación temporal de los recursos alimenticios aprovechados por toda la comunidad de peces durante las cuatro fases hidrológicas en ambas lagunas, evaluadas a través del IIA. En Los Cardonales, los recursos peces (34,1%), material vegetal (26,6%), insectos (14,2%), otros invertebrados (9,8%) y zooplancton (8,5%) fueron los más importantes y aprovechados durante todas las fases. De estos, los recursos peces fueron más explotados durante bajadas y aguas altas; material vegetal en aguas altas y bajas; insectos en subidas y aguas bajas; detritus en aguas bajas; otros invertebrados en subida de aguas; zooplancton en bajadas de agua y moluscos en subidas de aguas. Para Las Arhuacas, los recursos material vegetal (35,3%), insectos (41,7%), detritus (12,7%) y peces (6,4%), fueron los más importantes durante todas las fases hidrológicas. El material vegetal fue consumido principalmente durante subidas y aguas altas; los insectos durante bajadas y aguas bajas, detritus durante aguas bajas y subidas y, finalmente, peces durante aguas altas. El resto de los recursos como moluscos, zooplancton y otros invertebrados fueron consumidos en muy baja proporción ($\leq 0,9\%$) principalmente en aguas bajas, aguas altas y subida de aguas, respectivamente.

En la tabla 1 se presenta la diversidad de ítem consumidos por laguna. Las Arhuacas presentó la mayor diversidad y un mayor número de ítems aprovechados por los peces durante todas las fases hidrológicas (a excepción de aguas bajas), a pesar de encontrarse un menor volumen en los ítems consumidos comparado con Los Cardonales. Este alto volumen se debe principalmente a la alta proporción de peces consumidos en esta última laguna (Figura 3).

Tabla 1. Diversidad de ítems alimenticios encontrados en los contenidos estomacales a través del índice de Shannon (H'), incluyendo volumen (Vol.) y número de ítems durante las fases hidrológicas (AA = Aguas altas, BA = Bajadas de agua, AB = Aguas bajas y SA = Subidas de agua). Los Cardonales (Car) y Las Arhuacas (Arh).

		AA	BA	AB	SA	Total
Car	H'	1,37	1,52	2,06	2,12	1,97
	Vol. (ml)	402,7	95,8	69,6	146,5	714
	No. ítems	22	31	20	21	36
Arh	H'	1,64	2,36	2,02	2,11	2,38
	Vol. (ml)	116,1	49,2	39,3	30,9	235,4
	No. ítems	29	32	18	23	42

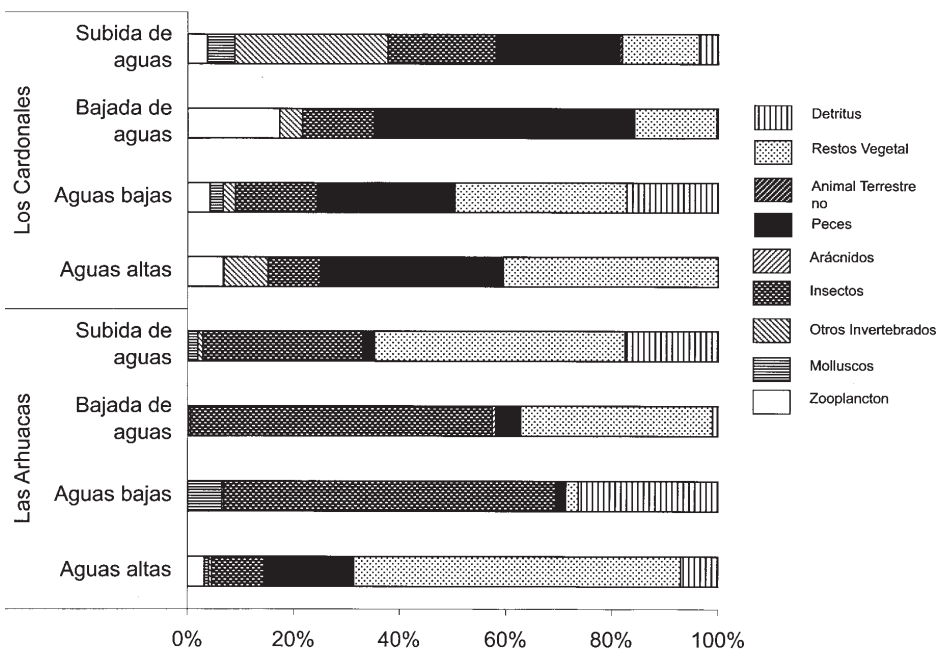


Figura 3. Variación de los componentes alimenticios consumidos por las comunidades de peces durante las cuatro fases hidrológicas en ambas lagunas, según el índice de importancia alimentaria (IIA).

Variación de la abundancia y biomasa de los gremios tróficos

En la tabla 2 y Figura 4 se muestran las variaciones (ANOVA) de la abundancia y biomasa de los gremios tróficos dentro y entre lagunas. Las comunidades de peces obtenidas en los diferentes artes de pesca mostraron variaciones significativas en los gremios tróficos dentro de cada laguna tanto en abundancia como en biomasa. Por ejemplo, en Las Arhuacas para las redes de ahorque, los detritívoros obtuvieron abundancia y biomasa significativamente mayores ($p < 0,05$) con respecto a los otros gremios. Asimismo, los entomófagos, herbívoros y piscívoros presentaron mayor abundancia y biomasa con respecto a los carcinófagos y zooplanctófagos. En Los Cardonales solamente se presentó mayor abundancia de detritívoros con respecto a los entomófagos, herbívoros y zooplanctófagos. Las variaciones de los gremios tróficos en la comunidad de peces obtenidas con la red de malla fina fueron más marcadas en Los Cardonales, encontrándose una mayor abundancia y biomasa de entomófagos y zooplanctófagos con respecto a los demás gremios. En Las Arhuacas, también sucedió el mismo patrón pero en la abundancia solamente.

Tabla 2. ANOVA de abundancia y biomasa por lagunas y categorías tróficas, señalando también los promedios que difieren significativamente entre las categorías tróficas. Los valores subrayados corresponden al test de Kruskal-Wallis, debido a que no hubo normalidad en los datos. * = $p < 0.05$ y ** = $p < 0.001$.

	Red de malla fina				Redes de ahorque			
	Lagunas		Gremios tróficos		Lagunas		Gremios tróficos	
	F	p	F	p	F	p	F	p
Abund Arh			<u>14,38</u>	<u>0,01</u>			<u>19,44</u>	<u>0,001**</u>
Biom Arh			<u>8,63</u>	<u>0,12NS</u>			<u>20,11</u>	<u>0,001**</u>
Abund Car			<u>20,07</u>	<u>0,001**</u>			<u>11,64</u>	<u>0,04*</u>
Biom Car			<u>18,98</u>	<u>0,001**</u>			<u>8,80</u>	<u>0,11NS</u>
Abund ArhXCar DET	3,00	0,08NS			5,33	0,02*		
Abund ArhXCar ENT	2,80	0,15NS			1,33	0,25NS		
Abund ArhXCar HER	<u>0,09</u>	<u>0,76NS</u>			2,26	0,18NS		
Abund ArhXCar CAR	<u>0,86</u>	<u>0,35NS</u>			<u>4,34</u>	<u>0,04*</u>		
Abund ArhXCar PIS	0,29	0,60NS			0,18	0,68NS		
Abund ArhXCar ZOO	0,15	0,70NS			2,47	0,17NS		
Biom ArhXCar DET	11,76	0,01*			<u>5,33</u>	<u>0,02*</u>		
Biom ArhXCar ENT	0,23	0,65NS			1,33	0,25NS		
Biom ArhXCar HER	0,52	0,49NS			2,21	0,19NS		
Biom ArhXCar CAR	2,86	0,09NS			4,29	0,04*		
Biom ArhXCar PIS	0,92	0,37NS			<u>0,75</u>	<u>0,38NS</u>		
Biom ArhXCar ZOO	0,01	0,92NS			1,8	0,22NS		

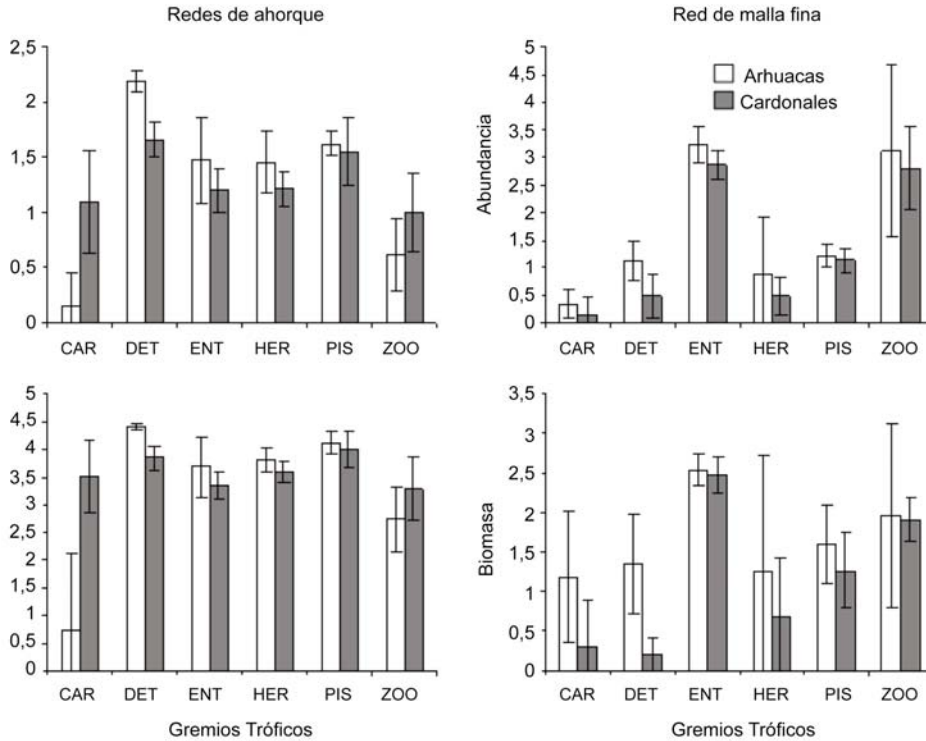


Figura 4. Valores promedio (\pm desviación estándar) de abundancia y biomasa (transformados a $\text{Log}_{10}(x+1)$) de los gremios tróficos entre lagunas, representando toda la comunidad de peces recolectados con los diferentes artes de pesca utilizados. CAR= Carcinófagos, DET= Detritívoros, ENT= Entomófagos, HER= Herbívoros, PIS= Piscívoros y ZOO= Zooplanctófagos.

Las diferencias de la abundancia y biomasa entre lagunas, para las redes de ahorque, sucedieron solamente entre los gremios detritívoros y carcinófagos, siendo el primero significativamente mayor en Las Arhuacas y el segundo para Los Cardonales. Con respecto a las comunidades recolectadas con malla fina, hubo solamente diferencias significativas en la biomasa de detritívoros, la cual fue significativamente mayor en Las Arhuacas.

Composición de las dietas, hábitos y estrategias alimentarias

Se estudió la dieta de las especies separadas por lagunas con el fin de conocer diferencias en los hábitos alimenticios entre ellas. En la tabla 3 se presenta el análisis de las dietas en 34 especies de acuerdo al IIA.

Tabla 3. Análisis de las dietas de 34 especies para ambas lagunas con cuatro o más estómagos con alimento de acuerdo al Índice de Importancia Alimentaria. ET/EA= estómagos totales/estómagos con alimento; B= Amplitud de nicho. Zooplancton (ZOO), Moluscos (MOLU), Otros invertebrados (OINV), Insectos (INSE), Arácnidos (ARAC), Peces (PEC), Restos animal terrestre (RANT), Material animal no identificado (MANI), Material vegetal (MATV) y Detritus (DET). Arh= Las Arhuacas y Car= Los Cardonales. LE= Longitud estándar. "0"= Especies con menos de cuatro estómagos con alimento; "-"= Especie ausente.

Especie	Laguna	Rango LE	ET/EA	Hábito alimenticio	B	ZOOP	MOLU	OINV	INSE	ARAC	PEC	RANT	MANI	MATV	DET
<i>Achirus novae</i>	Arh Car	5-13,5 0	11/8 0	Entomófago	2,74 0	0	0	0	83,31 0	0	12,52 0	0	0	0,83 0	3,34 0
<i>Aphanotorulus ammophilus</i>	Arh Car	172-29,2 0	18/16 0	Detritívoro	1,02 0	0	0,00002	0	0,0000009	0	0	0	0	0,14	99,85
<i>Boulengerella cuvieri</i>	Arh Car	0 8,6-21	0 8/5	Piscívoro	0 1,00	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0
<i>Caquetaia kraussii</i>	Arh Car	7,1-18,5 7,0-13	5/5 9/8	Carcinófago	1,06 4,22	99,00	0	13,22	2,05	3,24	0,28 62,82	0	2,81	0,72 15,87	0
<i>Colossoma macropomus</i>	Arh Car	13,8-33,5 9,3-28,5	4/4 18/17	Herbívoro	2,09 4,01	0	0	0,02	0,71	0	3,40	0	0	0	0
<i>Hemisorubim platyrhynchus</i>	Arh Car	0 19,5-28,5	0 9/5	0 Carcinófago-piscívoro	0 1,66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hydrolycus armatus</i>	Arh Car	0 17,8-38	0 51/31	0 Piscívoro	0 1,35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypopthalmus edentatus</i>	Arh Car	25-34,5 21-34,5	11/10 24/17	Zooplancetófago	1,53 1,38	89,10 95,23	0,488	0,08	9,62 3,09	0,32 0,29	93,43	0	0	0,04 0,47	0
<i>Hypopthalmus marginatus</i>	Arh Car	- 34-37	- 6/5	- Zooplancetófago	- 1,70	- 90,56	-	-	9,27	0,17	-	-	-	-	-
<i>Hypostomus plecostomoides</i>	Arh Car	17-20,5 -	6/5 -	Hervívoro-detritívoro	1,98 -	-	-	-	-	-	-	-	-	54,65	45,35
<i>Hypostomus gr. plecostomus</i>	Arh Car	15-23,7 14,5-19	46/27 22/13	Detritívoro	1,01 1,02	0	0,006	0	0,0006	0	0	0	0	0,01 0,03	99,97 99,97
<i>Leporinus aff. friderici</i>	Arh Car	7,4-23 0	9/5 0	Herbívoro	2,20 0	0	0	0	0,91 0	0	23,19 0	0	0	75,99 0	0
<i>Leporinus fasciatus</i>	Arh Car	5-19,9 0	7/5 0	Entomófago	1,39 0	0,05 0	0	0,38 0	98,66 0	0	0	0	0	0,92 0	0
<i>Liposarcus multiradiatus</i>	Arh Car	0 15-24,5	0 13/5	0 Detritívoro	0 1,34	0 0,04	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Loricaria sp.1 "diente cuchara"</i>	Arh Car	26,5-28 -	16/15 -	Detritívoro	2,19 -	-	1,22	-	0,21	-	-	-	-	0	98,57
<i>Loricaria cf. cataphracta</i>	Arh Car	20-29,9 -	42/29 -	Malacófago	1,67 -	-	88,77	-	3,76	-	-	-	-	0,67	8,80
<i>Lycengraulis batessii</i>	Arh Car	0 5,6-16,9	0 7/7	0 Piscívoro	0 1,00	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0
<i>Mylossoma duriventre</i>	Arh Car	8,3-21,5 0	43/33 0	Herbívoro	3,28 0	0	0	0	4,67 0	0,11 0	0	0	0	95,22 0	0

Tabla 3. (Continuación)

Especie	Laguna	Rango LE	ET/EA	Hábito alimenticio	B	ZOOP	MOLU	OINV	INSE	ARAC	PEC	RANT	MANI	MATV	DET
<i>Orinocodoras eigenmanni</i>	Arh	14,5-20	6/6	Entomófago	1,93		7,04		92,96						
	Car	5,5-17	6/5	Entomófago	1,23	0,43	0,15		99,36					0,06	
<i>Oxydoras niger</i>	Arh	16-32,5	7/7	Entomófago	1,72	0,35	1,22		86,86						11,57
	Car	41-41	23/20	Entomófago	4,11	4,83	3,89	0,86	72,41	0,006				17,46	0,53
<i>Pellona flavipinnis</i>	Arh	16,5-30,5	7/7	Piscívoro	1,81		3,12	1,19	3,54		91,86			0,30	
	Car	18-40	14/14	Piscívoro	1,58			15,85	0,14		83,82			0,19	
<i>Paractus brachypomus</i>	Arh	8,5-26,5	12/12	Herbívoro	1,69				3,61					96,39	
	Car	8,2-26	13/13	Herbívoro	1,61	0,88	0,04	0,46	0,28		0,54			97,80	
<i>Pimelodus blochii</i>	Arh	8,6-18,5	6/6	Entomófago	3,41	0,00002	3,95		87,51		0,76			7,77	
	Car	6,1-16,8	7/7	Entomófago	4,99	0,33		16,13	63,87					18,96	0,71
<i>Plagioscion casattii</i>	Arh	20,5-33	6/5	Piscívoro	1,40			1,03	9,29		89,67				
	Car	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	Arh	21,5-34	10/7	Piscívoro	1,42			10,71	0,08		88,47			0,74	
	Car	24-33,5	11/7	Carcinófago-Piscívoro	1,76			68,25			31,75				
<i>Potamotrygon sp.1</i>	Arh	17,5-31	7/7	Entomófago	2,56				95,26		4,53			0,21	
	Car	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i>	Arh	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Car	26-39	10/7	Piscívoro	1,76			24,40			75,14			0,46	
<i>Pterodoras rivasi</i>	Arh	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Car	9,0-32	14/13	Herbívoro	2,06			0,03						99,97	
<i>Pygocentrus cariba</i>	Arh	9,5-19	22/19	Piscívoro	2,15			1,15	1,09		83,84	0,10		13,83	
	Car	10,5-22	15/15	Carnívoro	3,77			9,62			48,63	40,19			1,56
<i>Schizodon scororhabdotus</i>	Arh	7,5-30,5	21/12	Herbívoro	2,30	0,00002	0,012		0,01					99,98	
	Car	6,1-29	6/6	Herbívoro	1,67									100	
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	Arh	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Car	8,5-14,2	6/6	Piscívoro-pterigiófago	2,11	0,04					99,42			0,54	
<i>Sternopygus macurus</i>	Arh	35-40,7	8/7	Entomófago	3,31			27	71,93	0,26					0,81
	Car	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachelyopterus cf. galeatus</i>	Arh	14,5-18	10/9	Herbívoro	1,39			0,00002	2,03					97,96	
	Car	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triportheus venezuelensis</i>	Arh	5,2-18,5	70/60	Entomófago	4,53				84,99	0,18				14,83	
	Car	8,5-19,5	10/10	Entomófago	6,32	6,44			80,18		0,78			12,60	

En general, casi no hubo variación en los hábitos alimenticios de las especies presentes en ambas lagunas. Las especies que mostraron variación fueron *Caquetaia kraussii* y *Plagioscion squamosissimus*. La primera especie fue carcinófaga (consumidor de camarones) en Las Arhuacas, complementando con peces y material vegetal. En contraste en Los Cardonales fue piscívora, complementado su dieta con material vegetal, camarones, insectos y arácnidos. La otra especie (*P. squamosissimus*) fue piscívora y complementó su dieta con camarones, material vegetal e insectos en Las Arhuacas mientras que en Los Cardonales fue carcinófaga, alternando con peces.

Sin embargo, algunas especies, a pesar de que el análisis global mostrara el mismo hábito alimenticio en ambas lagunas, presentaron variaciones específicas en los ítems complementarios o con segundo lugar de importancia. Por ejemplo, las especies *Colossoma macropomum* y *Schizodon scotorhabdotus* fueron exclusivamente herbívoras en Las Arhuacas y Los Cardonales, respectivamente. No obstante, en Los Cardonales *C. macropomum* obtuvo mayor diversidad de ítems consumidos conjuntamente con otra especie herbívora (*Piaractus brachypomus*), predominando el zooplancton como segundo ítem importante.

Orinocodoras eigenmanni obtuvo como segundo ítem importante el zooplancton en Los Cardonales y moluscos en Las Arhuacas.

Oxydoras niger obtuvo como segundo ítem importante el detritus en Las Arhuacas y material vegetal en Los Cardonales (principalmente hojas y raíces), incluyendo también una alta proporción de zooplancton y moluscos.

Pellona flavipinnis complementó su dieta con insectos, moluscos, camarones y material vegetal en Las Arhuacas, mientras que en Los Cardonales el consumo de camarón fue su segundo ítem importante con elevada proporción, además de insectos y material vegetal.

Pimelodus blochii acompañó su dieta con material vegetal como segundo ítem importante en ambas lagunas, seguido de moluscos y peces para Las Arhuacas, mientras que los camarones en alta proporción, zooplancton y detritus fueron los complementos en Los Cardonales.

Pygocentrus cariba en la laguna Las Arhuacas complementó su dieta también con material vegetal como segundo ítem importante, seguido de otros invertebrados (camarones), insectos y restos de animal terrestre; en Los Cardonales el segundo ítem importante y con mayor proporción fue restos de animales terrestres, seguidos por otros invertebrados (camarones), y material vegetal.

Con respecto a las estrategias alimentarias, en la figura 5 se presentan las 13 especies evaluadas en ambas lagunas. Seis de éstas (*Hypophthalmus edentatus*, *Hypostomus* gr. *plecostomus*, *Orinocodoras eigenmanni*, *Pellona flavipinnis*, *Plagioscion brachypomus* y *Plagioscion squamosissimus*) presentaron tendencias a especializarse generalmente por un tipo de recurso alimenticio en las dos lagunas, lo cual es corroborado con la baja amplitud de nicho (Tabla 3). La especie *P. squamosissimus* presentó tendencias a especializarse en el consumo de peces y camarones, los cuales variaron entre las lagunas. Estas diferencias podrían estar en

función de la disponibilidad temporal de estos recursos en el ambiente. Las siete especies restantes obtuvieron mayor amplitud de nicho. De estas, cinco presentaron estrategias generalistas (*Caquetaia kraussii*, *Colossoma macropomum*, *Oxydoras niger*, *Pimelodus blochii* y *Triporthesus venezuelensis*) en Los Cardonales y dos (*Pygocentrus cariba* y *Schzodon scotorhabdotus*) presentaron estrategias “oportunisticas” (alta competencia interfenotípica) en las dos lagunas. Las sugerencias oportunisticas para *P. cariba* se debe a que el alto volumen (> 50%) de los recursos explotados como aletas de pez y restos de animal terrestre en Las Arhuacas y Cardonales respectivamente, estuvieron presentes en menos del 20% (Frecuencia de aparición) de los ejemplares analizados. En el caso de *S. scotorhabdotus* presentan tendencias a especializarse en consumo de material vegetal, sin embargo la explotación de los diversos ítems de origen vegetal lo hacen de manera oportunística. Por ejemplo, el alto volumen (> 60%) de hojas y raíces de plantas en ambas lagunas fueron aprovechados por menos del 40% de los ejemplares, sin embargo mas del 50% de los ejemplares también consumieron en menor volumen (< 20%) plantas acuáticas y microalgas (en Los Cardonales). En las Arhuacas, aparentemente la única especie con tendencia generalista, fue también *T. venezuelensis*, mediante el consumo de una gran gama de insectos (acuáticos y terrestres) y otros invertebrados. Las especies que fueron generalistas en Los Cardonales tuvieron tendencias a especializarse por un tipo de recurso en Las Arhuacas. Por ejemplo, la especie *C. kraussii* se especializó en consumir camarones en esta laguna, tal como se mencionó anteriormente; *C. macropomus* se especializó en consumir frutas y/o semillas y restos vegetal como hojas y raíces; *O. niger* y *P. blochii* demostraron tendencias a la especialización en el consumo de insectos acuáticos.

Variación estacional de las dietas en algunas especies

En la figura 6 se presenta la composición de la dieta para algunas especies presentes en las dos lagunas. En Las Arhuacas, las especies *Oxydoras niger* y *Plagioscion squamosissimus* fueron las que presentaron diferencias estacionales muy marcadas en sus dietas; por ejemplo, *O. niger* consumió principalmente restos de insectos en aguas altas y detritus durante aguas bajas y, *P. squamosissimus* cambió su dieta de peces en aguas altas a camarones en aguas bajas. En el resto de las especies tales como: *Caquetaia kraussii*, *Schizodon scotorhabdotus*, *Leporinus cf. friderici*, *Piaractus brachypomus*, *Orinocodoras eigenmanni* y *Triporthesus venezuelensis*, mantuvieron sus dietas sin mucha variación durante todas las fases hidrológicas. *Mylossoma duriventre*, *Pimelodus blochii*, *Plagioscion casattii* y *Pygocentrus cariba* con hábitos similares en todas las fases, si mostraron pequeñas variaciones estacionales. Por ejemplo, *M. duriventre* complementó su dieta con restos de insectos en aguas altas; *P. blochii* complementó con material vegetal en aguas altas y peces en pequeñas proporciones en aguas bajas; *P. casattii* alternó con camarones en aguas altas y con insectos en altas proporciones durante aguas bajas y, *P. cariba* complementó con insectos y material vegetal durante aguas bajas y aguas altas, respectivamente.

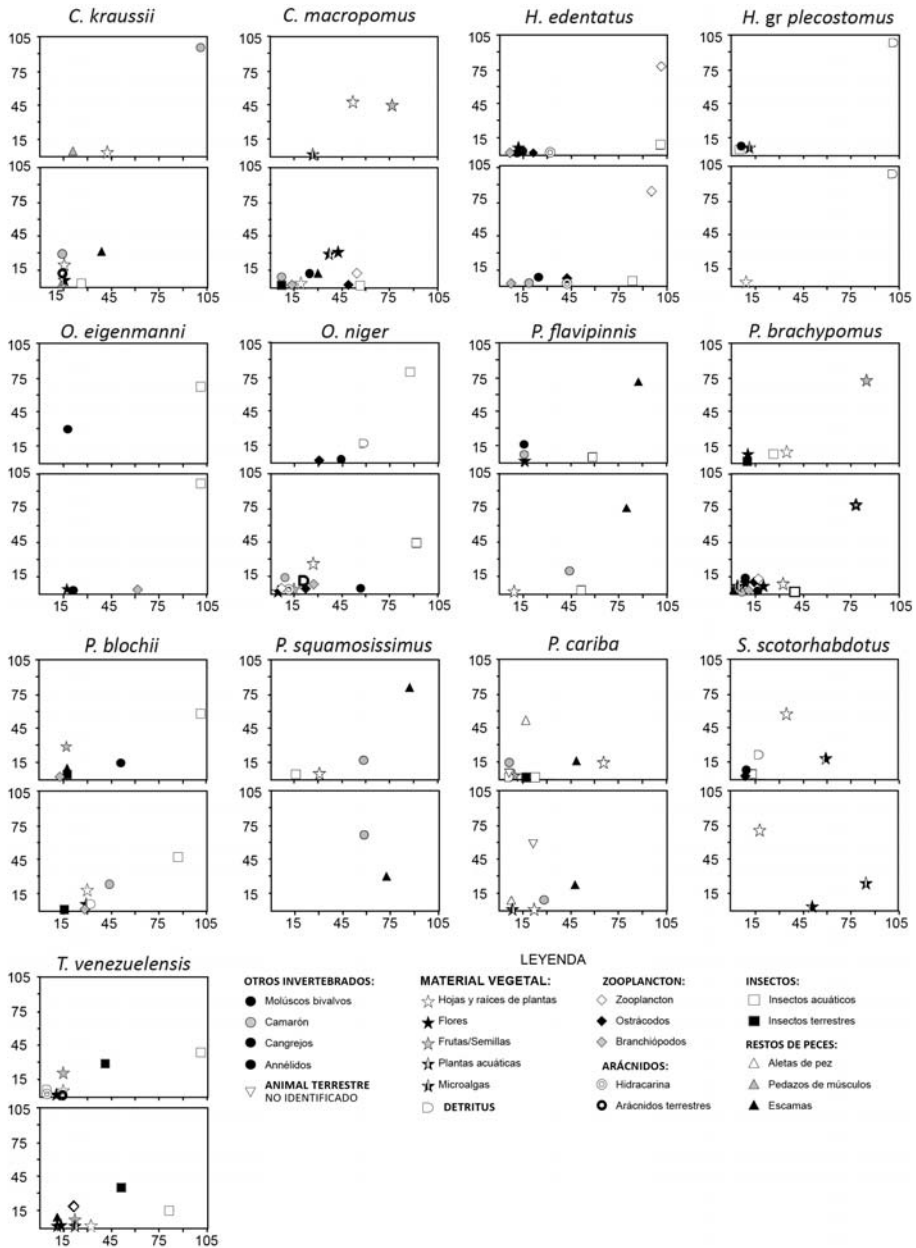


Figura 5. Diagrama del porcentaje frecuencia de ocurrencia (eje x) versus el porcentaje volumen (eje y) donde se evidencian las estrategias alimentarias, contribución a la amplitud de nicho e importancia del recurso alimenticio para 13 especies presentes en las dos lagunas y con cuatro o más estómagos con alimento. El recuadro superior pertenece a Las Arhuacas y el inferior a Los Cardonales.

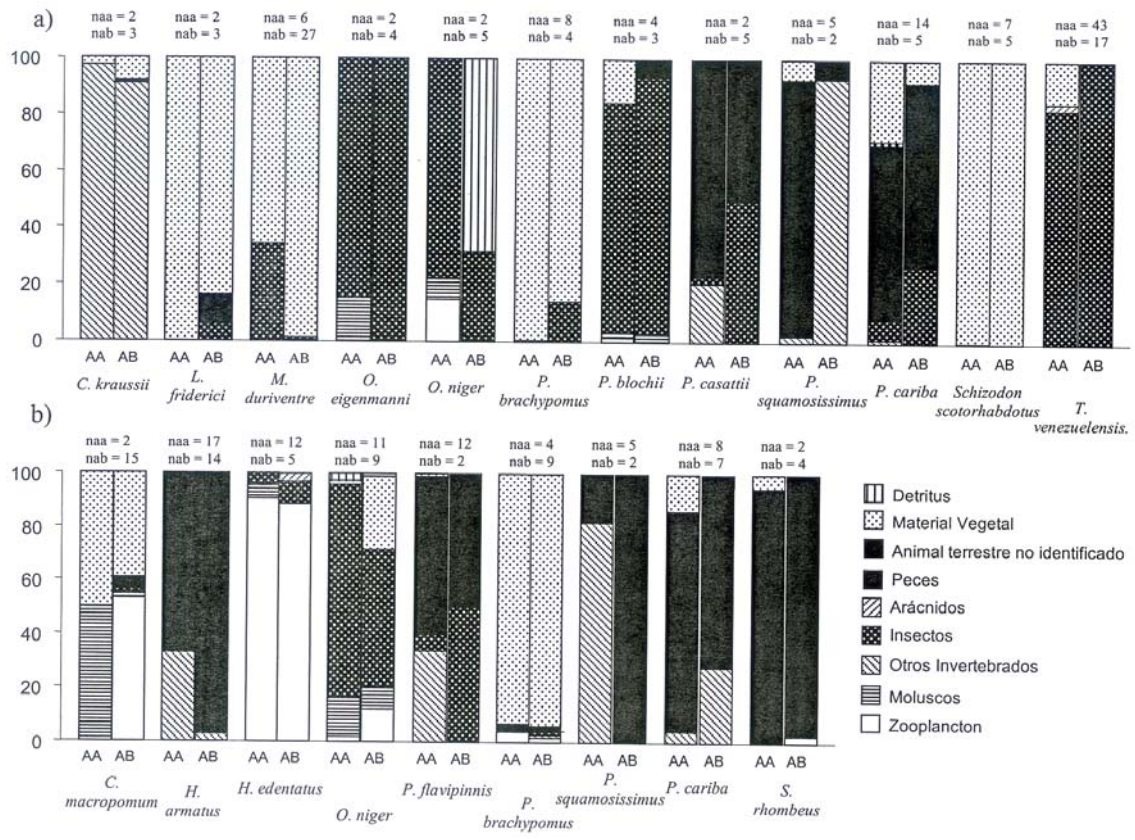


Figura 6. Variación estacional de las dietas de acuerdo al IIA en 12 especies (177 ejemplares) para Las Arhuacas (a) y nueve especies (140 ejemplares) para Los Cardonales (b). Aguas altas (AA) y Aguas bajas (AB). naa= número de estómagos aguas altas y nab= número de estómagos aguas bajas.

En Los Cardonales, igualmente *P. squamosissimus* conjuntamente con *Colossoma macropomum*, presentaron cambios estacionales en sus dietas. Por ejemplo, *P. squamosissimus* consumió principalmente camarones en aguas altas y peces en aguas bajas, mientras que *C. macropomum* consumió principalmente moluscos en aguas altas y zooplancton en aguas bajas, complementando con material vegetal durante esta última fase. Todo lo anterior es contrario a lo sucedido en Las Arhuacas. El resto de las especies no presentaron muchas variaciones en sus dietas durante las fases, sobre todo las especies *Hypophthalmus edentatus* (posiblemente también *H. marginatus* como zooplanctófago, a pesar de no presentar muestras representativas durante las fases), *Piaractus brachypomus* y *Serrasalmus rhombeus*. Sin embargo, las especies *H. armatus*, *O. niger*, *P. flavipinnis* y *P. cariba*, presentaron pequeñas variaciones en los ítems complementarios. Por ejemplo, *Hydrolycus armatus* complementó su dieta con el consumo de camarones en aguas altas; *Oxydoras niger* acompañó su dieta con moluscos en aguas altas y con material vegetal y zooplancton en aguas bajas; *Pellona flavipinnis* complementó con camarones en aguas altas y con insectos en alta proporción durante aguas bajas y, *Pygocentrus cariba* complementó con animales terrestres y material vegetal en aguas altas y camarones en alta proporción durante aguas bajas.

Sobreposición alimenticia

Las tablas 4 y 5 presentan los valores de sobreposición alimenticia entre las especies en Las Arhuacas y Los Cardonales, respectivamente. La sobreposición alimenticia promedio en toda la comunidad de peces fue baja en Las Arhuacas ($C_{mH} = 0,23$). En 22 de las 25 especies se presentaron sobreposiciones alimenticias significativas, correspondientes a 52 combinaciones pares (17% de los casos). Entre las especies entomófagas se encuentran *Achirus novoae*, *Leporinus fasciatus*, *Orinocodoras eigenmanni*, *Oxydoras niger*, *Pimelodus blochi*, *Potamotrygon* sp.1 *Sternopygus macrurus* y *Triporthus venezuelensis*, con las mismas preferencias en consumir insectos acuáticos (principalmente larvas de dípteros y efemerópteros). Los valores de sobreposición entre estas especies estuvieron en su mayoría por encima de 0,90. Del mismo modo, los herbívoros con preferencias alimenticias similares fueron *Colossoma macropomum*, *Mylossoma duriventre*, *Piaractus brachypomus*, *Trachelyopterus* cf. *galeatus*, *Leporinus friderici* y *Schizodon scotorhabdotus*, con iguales preferencias en el consumo de semillas, frutas y restos de hojas. Las dos últimas especies coincidieron solamente en el consumo de restos de hojas ($C_{mH} = 0,69$), consumiendo también plantas acuáticas en moderada proporción. Las mayores sobreposiciones sucedieron entre *C. macropomum* vs *P. brachypomus* y *T. cf. galeatus* con $C_{mH} = 0,91$ y $0,90$. Con respecto a las especies piscívoras, *Pellona flavipinnis*, *Pygocentrus cariba*, *Plagioscion casattii* y *Plagioscion squamosissimus* coincidieron en el consumo de peces y camarones como segundo ítem importante. La mayores sobreposiciones estuvieron entre *P. flavipinnis* vs *P. casattii* con $C_{mH} = 0,94$; *P. casattii* vs *P. squamosissimus* con $C_{mH} = 0,94$ y *P. squamosissimus* vs *P. cariba* con $C_{mH} = 0,90$. Para las especies detritívoras, no pudo realizarse análisis exhaustivos a los contenidos de detritus, sin embargo las

Tabla 4. Valores de sobreposición alimenticia entre las 25 especies analizadas en Las Arhuacas. Los valores en negrilla ($\geq 0,58$) son considerados significativos. Anov (*A. novae*), Ckra (*C. kraussii*), Cmac (*C. macropomum*), Hede (*H. edentatus*), Hamo (*H. ammophilus*), Hplm (*H. plecostomoides*), Hple (*H. plecostomus*), Lfri (*L. aff. friderici*), Lfas (*L. fasciatus*), Lor1 (*Loricaria* sp.1), Lor2 (*Loricaria* sp.2), Mdur (*M. duriventre*, *O. eigenmanni*), Onig (*O. niger*), Pfla (*P. flavipinnis*), Pbra (*P. brachypomus*), Pblo (*P. blochii*), Pcas (*P. casatii*), Psqu (*P. squamosissimus*), Pota (*Potamotrygon* sp.1), Pcar (*P. cariba*), Scot (*S. scotorhabdotus*), Smac (*S. macrurus*), Tgal (*T. galeatus*) y Tven (*T. venezuelensis*).

	Anov	Ckra	Cmac	Hede	Hamo	Hplm	Hple	Lfri	Lfas	Lor1	Lor2	Mdur	Oeig	Onig	Pfla	Pbra	Pblo	Pcas	Psqu	Pota	Pcar	Scot	Smac	Tgal
Ckra	0																							
Cmac	0,16	0,33																						
Hede	0,13	0,01	0,02																					
Hamo	0,17	0	0,02	0																				
Hplm	0,17	0	0	0	1,00																			
Hple	0,17	0	0	0	1,00	1,00																		
Lfri	0,15	0,15	0,20	0,02	0	0	0																	
Lfas	0,93	0,08	0,02	0,14	0	0	0	0,20																
Lor1	0,26	0,01	0,01	0,01	0,88	0,86	0,87	0,16	0,10															
Lor2	0,26	0	0	0,03	0,39	0,38	0,38	0,03	0,19	0,51														
Mdur	0,27	0,10	0,80	0,02	0	0	0	0,63	0,19	0,05	0,04													
Oeig	0,92	0	0	0,13	0	0	0	0,12	0,99	0,10	0,50	0,14												
Onig	0,78	0	0	0,15	0,68	0,67	0,68	0,09	0,65	0,76	0,48	0,10	0,64											
Pfla	0,34	0,07	0,01	0,03	0	0	0	0,24	0,22	0,04	0,20	0,04	0,23	0,16										
Pbra	0,28	0,03	0,91	0,01	0	0	0	0,16	0,12	0,02	0,02	0,82	0,11	0,07	0,04									
Pblo	0,98	0	0,10	0,14	0	0	0	0,16	0,96	0,09	0,24	0,22	0,95	0,66	0,40	0,22								
Pcas	0,45	0,31	0	0,05	0	0	0	0,24	0,35	0,03	0,07	0,05	0,33	0,23	0,94	0,04	0,49							
Psqu	0,12	0,46	0,04	0	0	0	0	0,35	0,04	0,01	0	0,11	0	0	0,87	0,03	0,16	0,92						
Pota	0,92	0	0	0,13	0	0	0	0,12	0,99	0,09	0,18	0,14	0,99	0,64	0,22	0,11	0,95	0,33	0					
Pcar	0,16	0,15	0,08	0,01	0,07	0,06	0,06	0,47	0,06	0,09	0,04	0,21	0,03	0,08	0,88	0,07	0,19	0,86	0,90	0,03				
Scot	0,04	0,07	0,10	0	0,16	0,16	0,16	0,69	0,05	0,46	0,08	0,31	0	0,13	0	0,08	0	0	0,08	0,01	0,14			
Smac	0,93	0,17	0,01	0,13	0	0	0	0,18	0,99	0,09	0,19	0,18	0,96	0,65	0,23	0,12	0,96	0,39	0,08	0,96	0,07	0,03		
Tgal	0,22	0,01	0,90	0,01	0	0		0,08	0,05	0,01	0,01	0,77	0,04	0,03	0,02	0,99	0,15	0,01	0,01	0,04	0,06	0,04	0,05	
Tven	0,92	0,01	0,23	0,12	0,03	0,03	0,03	0,19	0,87	0,12	0,19	0,37	0,84	0,64	0,21	0,33	0,91	0,32	0,02	0,84	0,10	0,05	0,89	0,30

Tabla 5. Valores de sobreposición alimenticia entre las 22 especies analizadas en Los Cardonales. Los valores en negrilla ($\geq 0,58$) son considerados significativos. Bcuv (*B. cuvieri*), Ckra (*C. kraussii*), Cmac (*C. macropomum*), Hpla (*H. platyrhynchus*), Harm (*H. armatus*), Hede (*H. edentatus*), Hmar (*H. marginatus*), Hple (*H. plecostomus*), Lmul (*L. multiradiatus*), Lbat (*L. batessii*), Oeig (*O. eigenmanni*), Onig (*O. niger*), Pfla (*P. flavipinnis*), Pbra (*P. brachypomus*), Pblo (*P. blochii*), Psqu (*P. squamosissimus*), Ptig (*P. tigrinum*), Priv (*P. rivasi*), Pcar (*P. cariba*), Scot (*S. scotorhabdotus*), Srho (*S. rhombus*) y Tven (*T. venezuelensis*).

	Bcuv	Ckra	Cmac	Hpla	Harm	Hede	Hmar	Hple	Lmul	Lbat	Oeig	Onig	Pfla	Pbra	Pblo	Psqu	Ptig	Priv	Pcar	Scot	Srho
Ckra	0,61																				
Cmac	0,13	0,16																			
Hpla	0,79	0,69	0,12																		
Harm	0,88	0,72	0,14	0,98																	
Hede	0	0,01	0,73	0,01	0,01																
Hmar	0	0,02	0,69	0	0	0,98															
Hple	0	0	0	0	0	0	0														
Lmul	0	0,01	0,14	0	0	0,01	0,01	0,91													
Lbat	1,00	0,61	0,13	0,79	0,88	0	0	0	0												
Oeig	0	0,09	0,11	0	0,01	0,17	0,28	0	0	0											
Onig	0	0,12	0,25	0	0,02	0,28	0,36	0,16	0,22	0	0,87										
Pfla	0,71	0,74	0,14	0,94	0,92	0,02	0,05	0	0,02	0,71	0,24	0,27									
Pbra	0,10	0,11	0,21	0,10	0,11	0,18	0,18	0	0,05	0,10	0,05	0,12	0,12								
Pblo	0	0,20	0,03	0,29	0,21	0,08	0,18	0,07	0,10	0	0,79	0,79	0,50	0,06							
Psqu	0,68	0,63	0,11	0,98	0,93	0,01	0	0	0	0,68	0	0	0,92	0,09	0,36						
Ptig	0,85	0,72	0,14	0,99	1,00	0,01	0	0	0	0,85	0	0,01	0,93	0,10	0,23	0,95					
Priv	0	0,15	0,18	0	0,01	0	0	0,01	0,12	0	0,01	0,19	0,08	0,19	0,09	0	0,03				
Pcar	0,76	0,73	0,14	0,90	0,91	0	0	0	0,02	0,76	0	0,04	0,89	0,12	0,20	0,85	0,91	0,09			
Scot	0	0,15	0,25	0	0	0	0	0	0,07	0	0,01	0,06	0,02	0,09	0,04	0	0,04	0,83	0,03		
Srho	0,99	0,65	0,19	0,81	0,90	0,07	0,07	0	0	0,99	0,01	0,01	0,74	0,12	0	0,69	0,87	0,02	0,80	0,04	
Tven	0,14	0,25	0,46	0	0,17	0,34	0,37	0	0,10	0,14	0,40	0,60	0,32	0,35	0,42	0	0,16	0,27	0,21	0,11	0,17

especies con preferencias alimenticias similares fueron *Aphanotorulus ammophilus*, *Hypostomus plecostomoides*, *Hypostomus plecostomus*, *Loricaria* sp.1, y *O. niger*, sobre todo *Aphanotorulus ammophilus* vs *H. plecostomoides* y *H. plecostomus* e *H. plecostomoides* vs *H. plecostomus* todos con total sobreposición ($C_{mH} = 1$). La sobreposición entre *Loricaria* sp.1 y *O. niger* con $C_{mH} = 0,76$, se refiere a la misma coincidencia en el consumo de detritus y moluscos en baja proporción, aunque para esta última especie el consumo de detritus y moluscos fueron complementarios.

La sobreposición alimenticia promedio en la comunidad de peces de Los Cardenales fue relativamente más alta ($C_{mH} = 0,26$), sin embargo se considera baja. En 21 de las 22 especies se presentaron sobreposiciones alimenticias significativas, correspondientes a 54 combinaciones pares (23% de los casos). Dentro de éstas se encuentran las especies carcinófagas *Plagioscion squamosissimus* y *Hemisorubim platyrhynchos* ($C_{mH} = 0,95$), que coincidieron en el consumo de camarones y en segundo lugar peces. Las sobreposiciones alimenticias entre *P. squamosissimus* y *H. platyrhynchos* vs *Caquetaia kraussii*, *Hydrolycus armatus*, *Pellona flavipinnis*, *Pygocentrus cariba* y *P. tigrinum* se deben también a la coincidencia en el consumo de camarones y peces, sin embargo el consumo de camarones fue el segundo ítem más importante en estas últimas cinco especies, precedido por peces. Las sobreposiciones más importantes sucedieron con *H. platyrhynchos* vs *P. tigrinum*, *H. armatus* y *P. flavipinnis* con $C_{mH} = 0,99$; $0,98$; $0,94$ y *P. squamosissimus* vs *P. flavipinnis* con $C_{mH} = 0,92$. Las especies entomófagas *Orinocodoras eigenmanni*, *Oxydoras niger*, *P. blochii*, *Triporthus venezuelensis* tuvieron igual preferencia en el consumo de efemerópteros y dípteros principalmente, con sobreposiciones entre $0,60$ y $0,87$. Las especies herbívoras *Pterodoras rivasi* y *Schizodon scotorhabdotus* presentaron sobreposición alta con un $C_{mH} = 0,83$ con preferencia en el consumo hojas y plantas acuáticas. Las especies zooplanctófagas, *Hypophthalmus edentatus* y *H. marginatus* presentaron alta sobreposición ($C_{mH} = 0,98$), compartiendo casi los mismos recursos zooplanctónicos como cladóceros y copépodos, seguidos por larvas de dípteros, aunque *H. marginatus* consumió ostrácodos en mayor proporción y en *H. edentatus* fue frecuente el consumo de moluscos gasterópodos pequeños ausentes en la otra especie. Las especies con la misma preferencia en el consumo de peces principalmente, además de las ya mencionadas, estuvieron también *Boulengerella cuvieri*, *Lycengraulis batessii* y *Serrasalmus rhombeus*. De estas, *B. cuvieri* y *L. batessii* presentaron total sobreposición ($C_{mH} = 1$). *B. cuvieri* vs *S. rhombeus* también presentaron alta sobreposición ($C_{mH} = 0,99$). Por último, las especies detritívoras *Hypostomus plecostomus* y *Liposarcus multiradiatus* obtuvieron alta sobreposición ($C_{mH} = 0,91$) por consumo de detritus.

Discusión

Composición de los gremios tróficos y explotación de los recursos

En las regiones tropicales con planicies de inundación, la mayoría de las especies exhiben gran plasticidad en sus dietas producto de las inundaciones temporales que sufren tales ambientes (Hahn *et al.* 1997, Lowe McConnell 1999). Dicha variabilidad temporal dificulta muchas veces la colocación de determinada especie en un gremio trófico, ya que pueden explotar diferentes recursos de acuerdo a su disponibilidad en la época hidrológica. Esta plasticidad, por lo tanto, constituye una interacción entre la calidad/cantidad del alimento disponible en el ambiente y/o el grado de las restricciones morfológicas de las especies, tal como lo han señalado muchos autores (Lagler *et al.* 1977, Hahn *et al.* 1997, Wootton 1999, Gaspar da Luz *et al.* 2001).

Hubo un patrón casi similar en la estructuración los gremios tróficos en ambas lagunas. Tal estructuración se verifica por la mayor contribución relativa (abundancia y biomasa) de detritívoros y piscívoros en las recolectas con las redes de ahorque y, entomófagos y zooplanctófagos en las comunidades de recolectadas con la red de malla fina. La gran contribución de detritívoros (principalmente en Las Arhuacas), concuerda con un estudio preliminar de cuatro lagunas inundables del bajo Orinoco (Pérez 1983), una laguna inundable de la cuenca del río Apure en los llanos de Venezuela (Lasso 1996) y otras áreas inundables en Argentina (Bonetto *et al.* 1970) y Brasil (Araujo-Lima *et al.* 1995). Lasso (1996) y Lasso *et al.* (1999) sugirieron que las lagunas más cercanas al cauce principal del río, con mayor influencia del pulso de inundación, presentan alta ictiomasa de detritívoros, mientras que las lagunas más alejadas y menos sometidas al efecto de la inundación tienden a presentar mayor ictiomasa de piscívoros. Esta afirmación corrobora los resultados obtenidos en este trabajo, ya que las lagunas estudiadas se encuentran relativamente cercanas al cauce principal.

De acuerdo a la disponibilidad aparente de los recursos, inferida por el uso del recurso en la comunidad de peces examinados, se ha podido evidenciar una mayor importancia de los recursos autóctonos en la laguna Las Arhuacas, principalmente el consumo de material vegetal (frutas/semillas, flores, hojas) e insectos terrestres. Estos últimos recursos estarían vinculados a la alta cobertura de bosques alrededor de toda esta laguna, ya que fue muy baja la cobertura de vegetación acuática (*P. repens* y *Nymphaea cf. novo-granatensis*), que ocasionalmente se desarrollaron en aguas altas. Asimismo, la importante contribución de detritus en esta laguna en forma de microalgas perifíticas y fango o auwflush (principalmente de material orgánico en descomposición de origen vegetal), podría relacionarse a la mayor presencia de troncos caídos, hojarasca en el margen de la laguna y afloramientos rocosos, lo cual son substratos que contribuyen al crecimiento del perifiton. En Los Cardonales, el bajo consumo de detritus, a pesar de la mayor cobertura de vegetación acuática presente en esta laguna que también contribuye a la producción de detritus orgánico, se debe al

menor número de especies detritívoras analizadas (dos de las seis especies analizadas). Esto último, quizás está relacionado a la sensibilidad de las especies *Aphanotorulus ammophilus*, *Hypostomus plecostomoides*, *Loricaria* sp.1 y *Loricaria* sp.2 (ausentes en Los Cardonales) a las alteraciones de la calidad de agua (Rodríguez-Olarte y Taphorn 1995, Agostinho *et al.* 1997, Usma-Uviedo 2000), como sucedió en Los Cardonales producto de la percolación de hidróxido de sodio proveniente de una laguna de oxidación cercana perteneciente a una de las empresas básicas procesadoras de aluminio (Narayán 2004, González 2006).

En Los Cardonales, la mayor depredación en peces se justifica por el mayor número de peces piscívoros analizados: ocho especies vs cuatro especies en Las Arhuacas. En Las Arhuacas hubo más diversidad (35 spp. vs 16 spp. en Los Cardonales) de peces piscívoros que contribuyeron relativamente en una mayor la abundancia y biomasa de piscívoros. No obstante, la dominancia estuvo representada por al menos ocho especies, de las cuales cuatro (*H. malabaricus*, *Hydrolycus armatus*, *R. vulpinus* y *Satanoperca* sp.) presentaron casi todos los estómagos sin alimento. Mago (1970) y Taphorn y Lilyestrom (1984) atribuyen la dominancia de los ictiófagos a la abundancia y diversidad de las especies presa vinculadas a la vegetación acuática. Esto último pudiera corroborar la dominancia de piscívoros en la laguna Los Cardonales que presentó mayor cobertura de vegetación acuática, aunque la abundancia y biomasa de peces pequeños o peces presa, fue relativamente más baja en esta laguna con respecto a Las Arhuacas (González *et al.* 2009). La baja depredación de peces en Las Arhuacas de acuerdo a los análisis estomacales, a pesar de existir mayor oferta de peces presa, pudiera estar relacionado a dos cosas: a la regurgitación que generalmente ocurre en la mayoría de los peces piscívoros una vez atrapados en la red, debido a la alta cantidad de estómagos sin alimento o el estrés que pudieran ocasionarles la intensidad de pesca ejercida (mayormente en aguas bajas) tanto por pobladores locales como por pescadores foráneos en esta laguna. Ya que en la pesca generalmente extraen muchos peces pertenecientes al gremio de los piscívoros (*Pseudoplatystoma* spp., *Cichla* spp. *Plagioscion* spp., *Hydrolycus* spp., etc), lo cual pudiera contribuir a que se presenten altas abundancias de peces presa. En los Cardonales no hubo presencia importante de pesca por comunidades locales, quizás esto favoreció la mayor presencia de piscívoros.

Las abundancias e ictiomasa relativamente más altas de zooplanctófagos (*Hypophthalmus* spp.) y carcinófagos (*H. platyrhynchus* y *P. squamosissimus*) en los Cardonales también estaría vinculada a la amplia cobertura de vegetación acuática presente en esta laguna, ya que son ambientes propicios para el refugio y criaderos de tales recursos, tal como señalan Scheffer (1998) y Gaspar da Luz *et al.* (2001).

Variación espacio-temporal de las dietas y repartición del recurso

Casi todas las especies presentaron los mismos hábitos alimenticios en ambas lagunas, exceptuando las especies *C. kraussii* y *P. squamosissimus* que alternaron en el consumo de peces y camarones de acuerdo a la disponibilidad temporal de estos

recursos en cada una de las lagunas. Estas conductas alimentarias ya han sido documentadas por otros autores. Por ejemplo, *C. kraussii* ha sido señalada por otros autores como una especie omnívora oportunista que puede aprovechar tanto peces, camarones, insectos y material vegetal de acuerdo a la disponibilidad (Señaris y Lasso 1993). La alta amplitud de nicho ($B=4,2$) de esta última especie en Los Cardonales confirma también la alta diversidad de recursos explotados. La otra especie *P. squamosissimus* también es conocida por otros trabajos en ríos de aguas blancas como consumidora de peces y camarones alternando temporalmente de acuerdo a la abundancia de estos recursos (Novoa y Ramos 1982, Novoa *et al.* 1982, Lasso 1996 y Lasso-Alcalá *et al.* 1998).

Las divergencias alimenticias en los ítems complementarios de algunas especies, son atribuidas a las diferencias estacionales en la disponibilidad aparente del recurso. Así, por ejemplo, las especies *C. macropomum* y *P. brachypomus* con predominancia herbívora, son catalogadas como consumidoras de frutas y semillas (frugívoras) por otros autores (Novoa y Ramos 1982, Novoa *et al.* 1982, Lasso 1996, Knab-Vispo *et al.* 2003, González y Vispo 2003, 2004), concordando con los resultados obtenidos en Las Arhuacas. No obstante, en Los Cardonales si hubo discordancia con respecto a la dieta mencionada en los trabajos previos, al menos para *C. macropomum*. Esta especie consumió microalgas filamentosas (principalmente clorofíceas) y plantas acuáticas en aguas altas y, exclusivamente plantas acuáticas en aguas bajas. Por su parte *P. brachypomus*, además de consumir alta proporción de semillas durante todas las fases hidrológicas (siendo más importante durante aguas altas), aprovechando la pequeña cobertura de bosque inundable en esta laguna, también consumió en muy bajas proporciones restos de hojas, raíces, flores, microalgas, plantas acuáticas, otros crustáceos (cangrejo) e insectos. Todo esto demuestra la separación de nichos tróficos en la explotación del recurso de estas dos especies en Los Cardonales, principalmente durante aguas bajas donde fueron más abundantes, afirmado por la baja sobreposición alimenticia ($C_{mH} = 0,21$; Tabla 5).

Asimismo, *O. niger* es catalogada como una especie bentónica, que se alimenta principalmente de insectos asociados al bentos, incluyendo detritus, material vegetal, crustáceos y moluscos (Novoa *et al.* 1982, Junk 1985, Lasso 1996, Ramírez-Gil *et al.* 2001). Esto concuerda con la dieta de esta especie en ambas lagunas. Sin embargo, hubo diferencias en la explotación espacial de los recursos, principalmente durante aguas bajas. Por ejemplo, en Las Arhuacas hubo mayor consumo de detritus e insectos asociados al bentos (principalmente larvas de efemerópteros y dípteros), mientras que en Los Cardonales disminuyó el consumo de insectos (larvas de dípteros y efemerópteros) aumentando el consumo de restos vegetal (principalmente hojas de planta acuática y raíces). Todo esto confirma nuevamente la alta contribución del detritus vinculados a los diferentes substratos que aporta la cobertura de bosques en todo el margen de la laguna Las Arhuacas y el aprovechamiento de la alta cobertura de vegetación acuática en Los Cardonales.

Trabajos como los de Jepsen *et al.* (1997), Merona y Rankin de Merona (2004) y Merona y Vigoroux (2006) indican que las fluctuaciones estacionales en la disponibilidad del recurso generalmente modifica la repartición del recurso entre las especies en varios sistemas neotropicales, incrementándose durante los períodos de escasez, y conllevando a altas sobreposiciones alimenticias, principalmente entre especies con tendencias generalistas.

De acuerdo a la sobreposición alimenticia, Longenecker (2001) indica que el análisis de sobreposición alimenticia va a depender de la resolución taxonómica alcanzada en la identificación de los ítems alimenticios, debido a que ciertamente puede influenciar la interpretación de cómo ocurre la repartición de recursos en la estructuración de la comunidad. En este estudio, se consideraron para el análisis ítems con un mismo nivel de resolución taxonómica de identificación, con el fin de tener una mejor aproximación en la sobreposición. Matthews (1998) indica que la alta diversidad y disponibilidad de recursos contribuye a que muchos peces sean selectivos conllevando a que exista mucho más sobreposición alimenticia entre las especies, lo cual no necesariamente significa que pueda existir competencia debido a que existe suficiente recursos. Ahora bien, cuando la disponibilidad del recurso es baja, las especies pueden convergir en explotar recursos idénticos conllevando también a alta sobreposición alimenticia y que probablemente pueda llevar a la competencia (Deus y Petrere Jr. 2003). Estos últimos autores también señalan que las especies tienden a ser generalistas, no por la diversidad de ítem disponibles, sino por la escasez de alimento. Quizás lo dicho por Deus y Petrere Jr. (2003) esté relacionado con la mayor sobreposición alimenticia ocurrida en las comunidades de peces de Los Cardonales, donde hubo menor diversidad y número de ítems consumidos (ver Tabla 1).

En general, la sobreposición alimenticia, a nivel de las comunidades presentes en ambas lagunas, fue relativamente baja ($C_{mH} = 0,23$ y $0,26$), demostrando tendencias en la separación de nichos tróficos. De hecho, los valores más altos de sobreposición alimenticia interespecífica ($> 0,80$) fueron observadas entre especies del mismo gremio trófico, generalmente con tendencias especialistas en el uso del recurso. Sin embargo, la repartición de los recursos fue más definida en Los Cardonales, donde hubo más especies con tendencias generalistas y con la mayor amplitud de nicho. Esto pudiera corroborar una menor disponibilidad aparente del recurso, quizás relacionado a las más altas alteraciones ambientales presentadas en esta laguna (Narayán 2004, González 2006).

En conclusión, los resultados de este estudio revelan la plasticidad trófica en las comunidades de peces estudiadas, en su mayoría con altas tendencias hacia la especialización en el uso de los recursos. Tal estrategia es contraria a lo señalado por Araújo-Lima *et al.* (1995), Lowe-McConnell (1999) y Abelha (2001) quienes consideran que la especialización no es una característica adaptativa en comunidades de peces que exploran hábitat efímeros como las planicies inundables. Asimismo, de acuerdo a Wootton (1990), Matthews (1998) y Hahn *et al.* (2004) esto sería entonces una situación inusual en ambientes tropicales con fluctuaciones hidrológicas, donde se esperaría que la mayoría de los peces tengan estrategias generalistas y/o oportunistas. Sin embargo,

Novakowski (2008) encontró también tendencias a la especialización trófica en comunidades de peces de planicies inundables del Pantanal en Brasil. Estas tendencias hacia la especialización en las dietas y los bajos valores en general de sobreposición alimenticia, pueden reforzar la idea de que las especies evitan la competencia interespecífica mediante la explotación estacional de los recursos disponibles. No obstante, la estrategia especialista se hace vulnerable en muchas especies cuando la disponibilidad del recurso preferido se torna escaso, por lo cual las estrategias generalistas y/o oportunistas se hacen más ventajosas en tales condiciones (Abelha 2001), tal como sucedió en Los Cardonales. Esto último evidencia como los impactos o intervenciones ambientales pueden alterar las estrategias alimentarias de las comunidades de peces en estos ambientes inundables. Igualmente se demuestra el rol importante que tienen las planicies inundables y sus bosques ribereños en el aporte de una gran diversidad de recursos alimenticios para las comunidades de peces.

Agradecimientos. Los autores manifiestan su agradecimiento a los pasantes Marcela Villar, Giuseppe Palumbo, Angela Torres, Mariana Rodríguez y Cristian Duerto por la asistencia en las recolectas de peces en el campo. Especial agradecimiento a Ligia Blanco y Wilmer Díaz por la asistencia en la identificación de insectos y muestras vegetales de contenidos estomacales respectivamente. Militza Rodríguez ayudó en la elaboración del mapa del área de estudio. A las autoridades de INAPESCA por el otorgamiento de los permisos de pesca requeridos. Este trabajo forma parte de la Tesis de Postgrado del primer autor y parte del apoyo económico y logístico corresponde a la primera fase del Proyecto “Corredor ribereño del Bajo Orinoco” perteneciente al Centro de Investigaciones Ecológicas de Guayana (CIEG) de la Universidad Nacional Experimental de Guayana (UNEG). La Fundación La Salle de Ciencias Naturales (FLSCN) también apoyó en las logísticas de campo y para el procesamiento de todas las muestras en el Laboratorio de Ecología de Peces de la Estación de Investigaciones Hidrobiológicas de Guayana (EDIHG).

Bibliografía.

- ADITE, A. Y K. O. WINEMILLER. 1997. Trophic and ecomorphology of fish assemblages in coastal lakes of Benin, West Africa. *Ecoscience* 4(1): 6-23.
- ABELHA, M. C. F., A. A. AGOSTINHO Y E. GOULART. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum Maringá* 23(2): 425-434.
- AGOSTINHO, A. A., H. J. FERREIRA JR., L. C. GOMES, L. M. BINI Y C. S. AGOSTINHO. 1997. Composição, abundancia e distribuição espacio-temporal da ictiofauna. Pp. 179-208, *En: A. E. A. M., Vazzoler, A. A. Agostinho y N. S. Hahn (Eds.), A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Editora da Universidade Estadual de Maringá (EDUEM).
- AMUNDSEN, P. A., H. M. GABLER Y F. J. STALDVIK. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data - modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* 48: 607-614.

- ARAUJO-LIMA, C. A., A. A. AGOSTINHO, N. N. y FABRÉ. 1995. Trophic aspects of fish communities in Brazilian river and reservoirs. Pp. 105-136. *En*: J. G. Tundisi, C. E. M. Bicudo y T. Matsumura-Tundisi (Eds.), *Limnology in Brasil*. Rio de Janeiro, ABC/SBL.
- BARBARINO, A. D. y K. O. WINEMILLER. 2003. Dietary segregation among large catfishes of the Apure and Arauca Rivers, Venezuela. *Journal of Fish Biology* 63: 410-427.
- BONETTO, A., E. CORDIVIOLA DE YUAN, C. PIGNALBERI y O. OLIVEROS. 1970. Nuevos aportes al conocimiento de las poblaciones ícticas en cuencas temporarias del valle de inundación del Paraná Medio. *Acta Zoologica Lilloana* 27: 135-153.
- CASATTI, L. 2002. Alimentação dos peixes em um riacho do parque estadual Morro do Diabo, bacia do alto rio Paraná, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 2(2):1-14. <http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN02502022002>.
- COLONNELLO, G. 1990. Elementos fisiográficos y ecológicos de la cuenca del río Orinoco y sus rebalses. *Interciencia* 15(6): 476-485.
- COSTELLO, M. J. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology* 36: 261-263.
- DEUS, C. P. y M. PETRERE-JR. 2003. Seasonal diet shifts of seven fish species in an Atlantic rainforest stream in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63(4): 579-588.
- EWEL, J. J., A. MADRIZ y J. A. TOSI. 1976. Zonas de Vida de Venezuela. Editorial Sucre, Caracas. 265 pp.
- GASPAR DA LUZ, K. D., F. ABUJANRA, A. A. AGOSTINHO y L. C. GOMES. 2001. Caracterização trófica da ictiofauna de três lagoas da planície aluvial do alto rio Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum* (Maringá) 23(2): 401-407.
- GOULDING, M. 1980. The fishes and the forest: Explorations in Amazonian Natural History. University of California Press, Berkeley, Los Angeles. 280 pp.
- GOULDING, M., M. LEAL-CARVALHO y E. G. FERREIRA. 1988. Rio Negro: Rich life in poor water. The Hague, SPB Academic Publishing. 200 pp.
- GONZÁLEZ, N. y C. VISPO. 2003. Aspects of the diets and feeding ecologies of fish from nine floodplain lakes of the lower Caura, Bolívar State, Venezuela. Pp. 329-365. *En*: C. Vispo, y C. Knab-Vispo (Eds.), *Plants and Vertebrates of the Caura's Riparian Corridor: Their Biology, Use and Conservation*. *Scientia Guaianae* No. 12, Caracas
- GONZÁLEZ, N. y C. VISPO. 2004. Ecología trófica de algunos peces importantes en lagunas de inundación del bajo río Caura, Estado Bolívar, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* (63)159-160: 197-233.
- 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. Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales, Mención Ecología Aplicada. Universidad Nacional Experimental de Guayana, Puerto Ordaz, Estado Bolívar, Venezuela. 164 pp.
- GONZÁLEZ, N., C. LASSO y J. ROSALES. 2009. Stability and spatio-temporal structure in fish assemblages of two floodplain lagoons of the lower Orinoco River. *Neotropical Ichthyology* 7(4): 719-736.
- HAMILTON, S. y W. LEWIS JR. 1990. Basin morphology in relation to chemical and ecological characteristics of lakes on the Orinoco River Floodplain, Venezuela. *Archiv für Hydrobiologie* 119(4): 393-425.
- HAHN, N. S., I DE F. ANDRIAN, R. FUGI y V. L. L. DE ALMEIDA. 1997. Ecología Trófica. Pp 209-228, (Capítulo II.5). *En*: A. E. A. M. Vazzoler, A. A. Agostinho y N. S. Hahn (Eds.), *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Editora da Universidade Estadual de Maringá (EDUEM).

- HAHN, N. S., R. FUGI & I. F. ANDRIAN. 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. Pp. 247-269. *En*: S. M. Thomaz, A. A. Agostinho y N. S. Hahn (Eds.), *The Upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden, Backhuys Publishers.
- HYSLOP, E. J. 1980. Stomach content analysis, a review of methods and their application. *Journal Fish Biology* 17(4): 411-430.
- JEPSEN, D. B., K. O. WINEMILLER Y D. C. TAPHORN. 1997. Temporal patterns of resource partitioning among *Cichla* species in a Venezuelan blackwater river. *Journal of Fish Biology* 51: 1085-1108.
- JUNK, W. J. 1985. Temporary fat storage, an adaptation of some fish species to the waterlevel fluctuations and related environmental changes of the Amazon river. *Amazoniana* 3: 315-351.
- KAWAKAMI, E. K. Y G. VAZZOLER. 1980. Método gráfico e estimativa do índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto Oceanográfico, Sao Paulo* 29(2): 205-207.
- KNAB-VISPO, C., F. DAZA, C. VISPO Y N. GONZÁLEZ. 2003. The diet of Morocoto *Piaractus brachyomus* in the lower river Caura in relation to its ecological role and its conservation. Pp. 367-391. *En*: C. Vispo, y C. Knab-Vispo (Eds.), *Plants and Vertebrates of the Caura's Riparian Corridor: Their Biology, Use and Conservation*. *Scientia Guaianae*, No. 12. Caracas.
- LAGLER, K. F., J. E. BARDACH, R. R. MILLER Y D. R. M. PASSINO. 1977. *Ichthyology*. 2da Edición. John Wiley y Sons, Inc. New York: 506 pp.
- 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 Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* (58)149: 3-34.
- LASSO, C. 1996. Composición y aspectos bioecológicos de las comunidades de peces del hatillo Frío y caño Guarítico, Llanos de Apure, Venezuela. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla, Facultad de Biología, Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Sevilla 688. pp.
- LASSO, C. A., A. RIAL Y O. M. LASSO-ALCALÁ. 1999. Composición y variabilidad espacio-temporal de las comunidades de peces en ambientes inundables de los llanos de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 19(2): 1-28.
- LAYMAN C. A. Y K. O. WINEMILLER. 2005. Patterns of habitat segregation among large fishes in a Venezuelan floodplain river. *Neotropical Ichthyology* 3(1):103-109.
- LEVINS, R. 1968. *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 132 pp.
- LINTON, L. R., R. W. DAVIES Y F. J. WRONA. 1981. Resource utilization indices: an assessment. *Journal of Animal Ecology* 50: 283-292.
- LONGENECKER, K. 2001. The role of food in the community structure of reef fishes. Abstracts 81st. Annual Meeting of the American Society of Ichthyologists and Herpetologists, State College, EUA, p. 89.
- LOUREIRO-CRIPPA, V. E. Y N. S. HAHN. 2006. Use of food resources by the fish fauna of a small reservoir (rio Jordão, Brazil) before and shortly after its filling. *Neotropical Ichthyology* 4(3): 357-362.
- LOWE-MCCONNELL, R. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, New York 381 pp.

- LOWE-MCCONNELL, R. H. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. Tradução de A. E. A. Vazzoler, de M.; A. A. Agostinho, y P. Cunningham, Editora da Universidade de São Paulo, (Coleção Base). Título original: Ecological studies in tropical fish communities.
- MACHADO-ALLISON, A. 1987. Los peces de los llanos de Venezuela: un ensayo sobre su historia natural. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 144 pp.
- MACHADO-ALLISON, A. 1994. Factors affecting fish communities in the flooded plains of Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 15(2): 59-75.
- MAGO, L. F. 1970. Estudio preliminar sobre la ecología de los peces de los llanos de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 7(1): 71-102.
- MARRERO, C., A. MACHADO-ALLISON, V. GONZÁLEZ Y J. VELÁSQUEZ. 1997. Los morichales del Oriente de Venezuela: su importancia en la distribución y ecología de los componentes de la ictiofauna dulceacuática regional. *Acta Biologica Venezuelica* 17(4): 65-79.
- MATTHEWS, W. J. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. Chapman & Hall, NY. Second printing, May 1998, Kluwer Academic Press. New York. 757 pp.
- MERONA, B., R. VIGOUROUX Y V. HOREAU. 2003. Changes in food resources and their utilization by fish assemblages in a large tropical reservoir in South America (Petit-Saut dam, French Guiana). *Acta Oecologica* 24: 147-156.
- MERONA, B. Y J. RANKIN DE MÉRONA. 2004. Food resource partitioning in a fish community of central Amazon floodplain. *Neotropical Ichthyology* 2(2): 75-84.
- MÉRONA, B. Y R. VIGOUROUX. 2006. Diet changes in fish species from a large reservoir in South America and their impact on the trophic structure of fish assemblages (Petit-Saut Dam, French Guiana). *Annales de Limnologie International. Journal of Limnology* 42(1): 53-61.
- MIRANDA, M., I. BLANCO-URIBE, J. HERNÁNDEZ, J. OCHOA Y E. YERENA. 1998. No todo lo que brilla es oro: hacia un equilibrio entre conservación y desarrollo en las últimas fronteras forestales de Venezuela. *Ist. Rec. Mund. (WRI)*, Wash., D.C. 52 + 7 pp.
- MONTAÑA, C. G. Y K. O. WINEMILLER 2009. Comparative feeding ecology and habitats use of *Crenicichla* species (Perciformes: Cichlidae) in a Venezuelan floodplain river. *Neotropical Ichthyology* 7: 267-274.
- NARAYAN A., E. OLIVARES, L. SÁNCHEZ Y J. ROSALES. 2004. Estudio sobre metales pesados en lagunas de la zona industrial y control aguas arriba de la zona industrial. Universidad Nacional Experimental de Guayana. CD-Informe técnico para Fundacite-Guayana.
- NICO, L. G. Y D. C. TAPHORN. 1988. Food habits of pirañas in the low llanos of Venezuela. *Biotrópica* 20: 311-321.
- NOVAKOWSKI G. C., N. S. HAHN Y R. FUGI. 2008. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotropical Ichthyology* 6(4): 567-576.
- 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: D. Novoa (Comp.), Los recursos pesqueros del río Orinoco y su explotación*. Editorial Arte, Caracas. 386 pp.
- NOVOA, D. F. CERVIGÓN Y F. RAMOS. 1982. Catalogo de los recursos pesqueros del delta del Orinoco. Pp: 261-324. *En: D. Novoa (Comp.), Los recursos pesqueros del río Orinoco y su explotación*. Editorial Arte, Caracas, 386 pp.
- PÉREZ, L. 1983. Comparación de las comunidades de peces de algunos cuerpos de agua del área de inundación del río Orinoco Medio. *Acta Científica Venezolana* 34(1): 494.
- PÉREZ, L. 1984. Uso del hábitat por la comunidad de peces de un río tropical asociado a un bosque. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* (44)121: 143-162.

- POUILLY, M., T. YUNOKI, C. ROSALES Y L. TORRES. 2004. Trophic structure of fish assemblages from Mamore River floodplain lakes (Bolivia). *Ecology of Freshwater Fish* 13(4): 245-257.
- PREJS, A. Y G. COLOMINE. 1981. Métodos para el estudio de la alimentación y las relaciones tróficas de los peces. Universidad Central de Venezuela. Caracas. 129 pp.
- PREJS, A. Y K. PREJS. 1987. Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in resource availability and resource use. *Oecologia* 71: 397-404.
- RAMÍREZ-GIL, H., A. E. R. MARTINEZ, D. P. HOSTOS, J. J. R. HERRADO Y J. M. OCAMPO. 2001. Aspectos ecológicos de algunas especies para consumo en la baja orinoquia colombiana, area de frontera con Venezuela. Pp. 79-121. *En*: H. Ramírez-Gil y R. E. Martínez (Eds.), *La pesca en la baja Orinoquia colombiana: una visión integral*. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (IMPA), 1era Edición, Bogota, DC. Colombia.
- ROACH, K. A., K. O. WINEMILLER, C. A. LAYMAN Y S. C. ZEUG. 2009. Consistent trophic patterns among fishes in lagoon and channel habitats of a tropical floodplain river: evidence from stable isotopes. *Acta Oecologia* 35: 513-522.
- RODRIGUEZ-OLARTE, D. Y D. TAPHORN. 1995. Los peces como indicadores biológicos: aplicación del índice de integridad biótica en ambientes acuáticos de los llanos occidentales de Venezuela. *Biollania* 11: 27-56.
- SCHEFFER, M. 1998. Ecology of shallow lakes. Chapman & Hall, London 357pp.
- SEÑARIS, J. C. Y C. LASSO. 1993. Ecología alimentaria y reproductiva de la mojarra de río *Caquetaia kraussii* (Steindachner, 1878) (Cichlidae) en los llanos inundables de Venezuela. Publicación Asociación Amigos de Doñana 2: 1-58.
- SILVA, C. C. E., J. G. FERREIRA Y C. P. DE DEUS. 2008. Dieta de cinco especies de Hemiodontidae (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de Balbina, rio Uatumã, Amazonas, Brasil. *Iheringia* 98(4): 464-468.
- TAPHORN, D. 1992. The characiform fishes of the Apure River drainage, Venezuela. *Biollania* (Edición Especial) No. 4.
- TAPHORN, D. Y C. LILYESTROM. 1984. Los peces del módulo "Fernando Corrales". Resultados ictiológicos del proyecto de investigación del CONICIT-PIMA No. 18. *Revista UNELLEZ de Ciencia y Tecnología* 2: 55-85.
- USMA-OVIEDO, S. J. 2000. Lineamientos para determinar la integridad biológica en la cuenca del río Uribante, Venezuela. Tesis Maestría, Mención Manejo de Fauna Silvestre y Acuática. Universidad Ezequiel Zamora (UNELLEZ). 121 pp + anexo.
- VÁSQUEZ, E. Y L. SÁNCHEZ. 1984. Variación estacional del plancton en dos sectores del río Orinoco y una laguna de inundación adyacente. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* (44)121: 11-32.
- VÁSQUEZ, E. 1989. The Orinoco River: A review of hydrobiological research. *Regulated Rivers: Research y Management* 3: 381-392.
- WILLIAMS, J. D., K. O. WINEMILLER, D. C. TAPHORN Y L. BALBAS. 1998. Ecology and status of piscivores in Guri, an Oligotrophic Tropical Reservoir. *North American Journal of Fisheries Management* 18: 274-285.
- WINEMILLER, K. O. 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. *Environmental Biology of Fishes* 26: 177-199.
- WINEMILLER, K. O. Y L. C. KELSO-WINEMILLER. 1996. Comparative ecology of catfishes of the upper Zambesi river floodplain. *Journal of Fish Biology* 49: 1043-1061.
- WINEMILLER, K. O. Y D. B. JEPSEN. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology* 53: 267-296.
- WOOTON, R. J. 1999. Ecology of teleost fishes. 2da. Edición, Dordrecht: Kluwer Academic. (Fish and fisheries series; 24).

ZARET, N. T. Y A. S. RAND. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* 52(2): 336-342.

Recibido: 15 abril 2008
Aceptado: 11 mayo 2011

Nirson González^{1,2}, Carlos Lasso³, y Judith Rosales⁴

¹ Estación de Investigaciones Hidrobiológicas de Guayana

² Post-grado Ciencias Ambientales, Ecología Aplicada, UNEG.
nirson.gonzalez@fundacionlasalle.org.ve

³ Museo de Historia Natural La Salle, Apartado Posral 1930, Caracas 1010-A, Caracas, Venezuela.
Dirección actual: Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt,
Bogotá, Colombia. classo@humboldt.org.co

⁴ Centro de Investigaciones Ecológicas, UNEG. jrosales@uneg.edu.ve