

**DIETA DE *ROEBOIDES DAYI* (PISCES: CHARACIDAE) EN UN EMBALSE  
NEOTROPICAL DE VENEZUELA**

**DIET OF *ROEBOIDES DAYI* (PISCES: CHARACIDAE) IN A NEOTROPICAL  
RESERVOIR IN VENEZUELA**

*Mario Ortaz<sup>1</sup>, Sandra Cano<sup>1</sup>, Ernesto González<sup>2</sup> y Carlos Peñaherrera<sup>2</sup>*

1. Laboratorio de Ecología de Peces, Instituto de Biología Experimental, Universidad Central de Venezuela, Apartado postal 48170 Caracas 1041. e-mail: maortaz@hotmail.com; 2. Laboratorio de Limnología, Instituto de Biología Experimental, Universidad Central de Venezuela, Apartado postal 47106 Caracas 1041

RESUMEN

Se ha clasificado a *Roeboides dayi* como un consumidor facultativo de escamas por consumir también otros ítems, como invertebrados acuáticos. La dieta de esta especie en ríos venezolanos puede variar según el hábitat, estadio de desarrollo y la estacionalidad climática, pero hay pocos datos de ambientes lénticos. En este trabajo se analizó el contenido estomacal de ejemplares de *R. dayi* colectados en un embalse hipereutrófico ubicado en la región centro-norte de Venezuela (embalse La Mariposa). Se realizaron 11 muestreos mensuales entre septiembre de 1998 y agosto de 1999. La dieta se expresó como porcentaje de frecuencias numérica y de aparición. Los resultados mostraron que la dieta de *R. dayi* en el embalse La Mariposa estuvo constituida por zooplancton (Cladocera y Copepoda), insectos acuáticos (Diptera y Ephemeroptera), Ostracoda y escamas de peces (escamas cicloideas). El zooplancton dominó la dieta en todas las clases de talla a lo largo del año con una leve disminución en su importancia en las mayores clases de talla. En las tallas comprendidas entre 55 y 75 mm de longitud estándar, la frecuencia de aparición de las escamas e insectos incrementó y disminuyó en los ejemplares mayores de 75 mm. Aunque los cladóceros constituyeron el grupo del zooplancton dominante en la dieta, fueron los menos abundantes en el ambiente. Por el contrario, los copépodos dominaron en el ambiente pero fueron poco consumidos. Los rotíferos también fueron relativamente abundantes en el ambiente pero no se encontraron en los contenidos estomacales de *R. dayi*.

SUMMARY

*Roeboides dayi* has been classified as a facultative scale feeder that also feeds on other items, as aquatic invertebrates. The diet of this species in Venezuelan lotic environments suggests a high variability among habitats, ontogenetic stages, and season of the year, but there are few reports from lentic environments. In this paper, we analyzed the stomach contents of a population of *R. dayi* that inhabits La Mariposa, a hypertrophic reservoir located in northern Venezuela. Fishes were sampled monthly from September 1998 through August 1999 (11 samples) and sorted in 6 standard length classes. The diet is reported as percentage of numeric and occurrence frequencies, respectively. The diet of *R. dayi* consisted of zooplankton (Cladocera and Copepoda), aquatic insects (Diptera and Ephemeroptera), Ostracoda, and fish scales (cycloid scales). Zooplankton dominated the diet of *R. dayi* along the year in all of the size classes, but less markedly in the larger ones. The occurrence frequency of scales and insects increased gradually for size classes between 55 and 75 mm, but dropped somewhat for fishes > 75 mm. Despite their scarcity in the environment, Cladocerans were heavily predated along the year. By contrast, copepods were abundant in the environment but scarce in the fish diet. Rotifers were another important group in the environment but were not detected in fish stomachs.

**Palabras clave:** Dieta, *Roeboides dayi*, Characidae, embalse neotropical, Venezuela.

**Keywords:** Diet, *Roeboides dayi*, Characidae, neotropical reservoir, Venezuela.

## INTRODUCCIÓN

Los Characiformes constituyen el grupo más diverso de peces de Suramérica. Este grupo ha desarrollado una serie de radiaciones adaptativas y muestra una enorme diversidad de dietas y morfologías (Géry 1977; Sazima 1983; Lowe-McConnell 1987). Una de estas adaptaciones es la lepidofagia (consumo de escamas), presente en especies con distintos patrones morfológicos, de modo que, aparte del patrón de dentición, no existe un carácter externo simple que defina a los Characiformes lepidófagos (Sazima 1977; 1983).

Entre los géneros de Characiformes lepidófagos especializados están los géneros *Catoprion*, *Serrasalmus*, *Exodon*, *Roebioxodon*, *Probolodus*, *Bryconexodon*, *Serrabrycon* y *Roeboides* (Sazima 1983; Peterson y Winemiller 1997; Peterson y McIntyre 1998). El género *Roeboides* se encuentra ampliamente distribuido en casi todas las cuencas fluviales del Neotropico. Se considera que algunas especies como *R. prognathus* y *R. affinis* son exclusivamente lepidófagas y presentan estructuras dentaria y mandibular especializadas. Otras especies como *R. bonariensis* y *R. dayi*, consideradas como lepidófagas facultativas, tienen mandíbulas menos especializadas, su dieta es más variable e incluye escamas y otros tipos de alimentos (Roberts 1970; Goulding 1980; Sazima 1983; Peterson y Winemiller 1997).

Los reportes de dieta de *R. dayi* para Venezuela, incluyen evaluaciones realizadas en ambientes lótico y léntico. Taphorn (1992) reportó que en la cuenca del río Apure, un tributario de aguas turbias del río Orinoco, la especie se alimenta de escamas e insectos acuáticos, especialmente Ephemeroptera. Peterson y Winemiller (1997) reportaron que en tributarios de tierras bajas y de piedemonte de la misma cuenca, existe una diferenciación ontogenética en la dieta de la especie, en la cual los juveniles (< 28 mm de longitud estándar) consumen insectos acuáticos y zooplancton, mientras que los adultos se alimentan de invertebrados y escamas de peces. Peterson y McIntyre (1998) evaluaron los cambios ontogenéticos en la morfología y en la dieta de *R. affinis* y *R. dayi* en sabanas inundables sujetas a regulación artificial ubicadas en la cuenca del río Apure y encontraron que, durante

la estación de lluvias, los juveniles de ambas especies se alimentan de zooplancton e insectos y que el consumo de escamas incrementa a medida que el ambiente acuático se reducía durante la estación seca. Entre las estimaciones de dieta de la especie en ambientes lénticos venezolanos están las de Infante y col., (1995), Zoppi y col., (1998) y Cano (2001), realizadas en embalses de la cuenca del río Unare al noreste de Venezuela (embalses El Andino y El Cují), en pozos artificiales en sabanas inundables del occidente del país y en el embalse La Mariposa (región centro-norte del país), respectivamente. En el primer caso, los autores clasificaron a la especie como oportunista y reportaron que en el embalse El Andino, la especie se alimentaba principalmente de insectos acuáticos (*Chaoborus* sp., Ephemeroptera y Odonata) con un bajo consumo de zooplancton y escamas, mientras que en el embalse El Cují, las escamas dominaban en la dieta de la especie sólo en la estación de lluvias ya que en la época de sequía los insectos acuáticos (Coleoptera y Odonata) fueron las presas más consumidas. Por el contrario, en los otros dos reportes (Zoppi y col., 1998 y Cano 2001), los autores encontraron que más del 80 % de la dieta de la especie, en términos de frecuencia numérica, estuvo constituida por zooplancton, principalmente cladóceros.

Los resultados anteriores sugieren que inclusive en ambientes lénticos, la dieta de *R. dayi* varía dependiendo de la disponibilidad de zooplancton, de insectos acuáticos y de otros peces. El objetivo del presente trabajo consistió en cuantificar la dieta de una población de *R. dayi* que habita en un ambiente léntico hipereutrófico ubicado en la región centro-norte de Venezuela (embalse La Mariposa), donde existe una comunidad permanente y relativamente abundante de zooplancton. Los resultados que se muestran en el presente trabajo incluyen parcialmente los obtenidos por Cano (2001).

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Area de Estudio.** Los muestreos se realizaron en el embalse La Mariposa, el cual está ubicado al norte de Venezuela (10° 24' 41" N; 66° 33' 53" W) a 980 m.s.n.m. Sus principales características morfométricas son: área superficial: 600.000 m<sup>2</sup>,

volumen: 4.000.000 m<sup>3</sup>, profundidad máxima y promedio: 20 y 6.7 m, respectivamente (González y Ortaz 1998). Según la clasificación de Lewis (1983) el embalse La Mariposa es cálido monomítico con un período anual de circulación comprendido entre enero y marzo de cada año. Este embalse surte de agua potable al área metropolitana de la ciudad de Caracas y posee altas concentraciones de nutrientes durante todo el año por lo que se ha clasificado como hipereutrófico (Gonzalez y Ortaz 1998).

**Métodos.** Los muestreos se realizaron en el brazo este del embalse el cual está sujeto a la influencia de la quebrada Los Indios. Mediante muestreos pilotos previos se comprobó que *R. dayi* es muy frecuente en esta zona. La profundidad máxima en esta parte del embalse es de 15.8 m.

Con el objeto de estimar la composición y abundancia del zooplancton en el ambiente, en cada muestreo y cerca de la zona de pesca se filtraron 243 litros de agua epilimnética del embalse a través de una malla de plancton de 80 micras de abertura. La cuantificación de la abundancia del zooplancton se realizó siguiendo la metodología propuesta en Wetzel y Likens (2000).

Los peces se colectaron mensualmente entre septiembre de 1998 y agosto de 1999 (excepto marzo de 1999) con una red de ahorque de 2.8 cm de abertura estirada entredados. Las capturas se realizaron entre las 9:00 y 15:00 horas. El tiempo de permanencia de la red en el agua varió entre 2 y 3.8 horas y el lapso más frecuente fue 2.5 horas en cada muestreo. Los peces capturados se colocaron inmediatamente dentro de una cava con hielo y posteriormente se transfirieron a una solución de formol técnico al 10 %. Para la identificación taxonómica de la especie se emplearon los trabajos de Géry (1977) y Taphorn (1992). Se analizó un total de 327 ejemplares con tallas comprendidas entre 55 y 80 mm de longitud estándar (L.E), las cuales se estimaron con un calibrador de 0.05 mm de precisión. En el laboratorio, se extrajo el contenido del estómago realizando disecciones bajo lupa y se identificaron y contaron las presas. Para la identificación de las presas se emplearon los trabajos de Merritt y Cummins (1984) y Ortaz y col., (1999). Debido a

que la variación en el tamaño de las presas consumidas fue relativamente pequeña, los resultados del análisis de dieta se reportaron como frecuencias numérica y de aparición (Hyslop 1980; Costello 1990; Amundsen y col., 1996). La frecuencia de aparición se estimó como la proporción porcentual entre el número de estómagos que contenían un tipo de presa y el número total de estómagos con alimento. La frecuencia numérica se estimó como la proporción porcentual entre el número de individuos de un tipo de presa y el número total de presas consumidas. La frecuencia numérica se estimó sólo en las presas discretas mientras que la frecuencia de aparición se estimó en éstas y en otros ítems como escamas de peces. Con el objeto de comparar los resultados con los reportes bibliográficos, los peces se agruparon en clases de talla con una amplitud intra-clase de 5 mm de L.E (Peterson y Winemiller 1997), para un total de 6 clases de talla.

## RESULTADOS

El peso corporal (materia fresca) y la L.E de los ejemplares analizados variaron entre 3.47 y 8.83 g y 56.25 y 80.9 mm, respectivamente. Del total de 327 ejemplares analizados, en 27% de ellos (n: 88) los estómagos se encontraron vacíos, pero este porcentaje varió entre clases de talla. Al respecto, el porcentaje de estómagos vacíos fue alrededor del 50 % en las clases de talla 55, 65, 70 y 75 mm y de alrededor del 16 % en las clases de 60 mm y 80 mm. Sin embargo, el valor correspondiente a la talla de 80 mm se estimó con sólo 4 ejemplares. De manera global, las clases de talla mejor representadas en las capturas fueron las de 60 (n: 93), 65 (n: 70) y 70 mm de L.E (n: 50).

En general, la dieta de *R. dayi* consistió de zooplancton (cladóceros y copépodos), insectos acuáticos (Diptera y Ephemeroptera), ostrácodos y escamas cicloideas de peces. Los cladóceros consumidos fueron *Ceriodaphnia cornuta* y *Moina micrura* y los copépodos, *Thermocyclops* sp. El orden de insecto más frecuente fue Diptera, especialmente larvas de Chironomidae, pero en algunos estómagos se encontraron larvas de Ceratopogonidae. En los contenidos estomacales de 2 ejemplares se encontraron insectos terrestres y arácnidos (Hydracarina).

Las frecuencias numérica y de aparición estimadas con los datos agrupados de los 11 muestreos, indican que el zooplancton fue el componente más importante en la dieta de todas las clases de talla analizadas. Sin embargo, a partir de la clase de 70 mm se observó una gradual disminución en el porcentaje de frecuencia de aparición de este ítem (Tabla 1). La frecuencia de aparición de los insectos acuáticos y de las escamas en la dieta aumentó con el tamaño de los peces hasta la clase de talla de 75 mm con una disminución en la clase de talla de 80 mm. Por el contrario, la frecuencia de aparición de los ostrácodos disminuyó progresivamente con la talla (Tabla 1). La frecuencia numérica de los ostrácodos e insectos acuáticos fue muy baja en todas las clases de talla analizadas (< 10 %), mientras que el zooplancton siempre representó más del 90 %. Dentro del zooplancton y de manera global, la frecuencia numérica de los cladóceros y copépodos consumidos fue 96 % y 4 %, respectivamente.

El tamaño promedio de las presas consumidas fue el siguiente: cladóceros:  $532.14 \pm 93.18$  micras, copépodos:  $670.5 \pm 95.99$  micras, ostrácodos:  $418.48 \pm 92.69$  micras y dípteros:  $1577.14 \pm 633.26$  micras. Se encontraron correlaciones positivas y significativas sólo entre el tamaño de los cladóceros y ostrácodos consumidos y el tamaño del pez ( $r: 0.588$  y  $r: 0.986$ , respectivamente,  $p < 0.05$ ).

En el lapso evaluado, el zooplancton fue el ítem alimenticio más importante en la dieta de *R. dayi* y sólo en julio se observó una leve disminución en su consumo (Tabla 2). La frecuencia de aparición de ostrácodos disminuyó progresivamente de septiembre a abril con un posterior incremento hasta agosto. Por el contrario, la variación de su frecuencia numérica fue leve en casi todo el período con un pequeño incremento en julio. Las frecuencias numérica y de aparición de los insectos acuáticos se mantuvieron bajas y poco variables en casi todo el registro con un incremento importante sólo en la frecuencia de aparición en los meses de junio y julio. La variación en el consumo de escamas resultó más errática en el lapso evaluado, pero con altas frecuencias de aparición en enero y febrero. Esto se debe a que en estos meses, en las muestras dominaron los peces de las mayores

clases de talla, en los cuales el consumo de escamas fue mayor.

A lo largo del registro, la abundancia de cladóceros en el ambiente fue baja y poco fluctuante, pero su consumo siempre fue elevado (Tabla 3). Por el contrario, la abundancia de copépodos en el ambiente siempre fue alta y más variable pero resultó menos depredado por *R. dayi*. Los rotíferos, relativamente abundantes en el ambiente, nunca se detectaron en los contenidos estomacales analizados.

## DISCUSIÓN

El zooplancton representa el ítem alimenticio más importante en la dieta de la población adulta de *R. dayi* entre 55 y 80 mm de L.E. en el embalse la Mariposa. Sin embargo, a partir de los 70 mm de L.E. se reduce gradualmente el porcentaje de individuos que consumen este ítem. Dentro del zooplancton, los cladóceros son las presas depredadas con mayor intensidad por *R. dayi*, aun cuando su proporción relativa en el ambiente siempre es baja, lo que indica una selección positiva hacia estas presas. Por el contrario, los copépodos, abundantes en el ambiente, están sujetos a una menor depredación, mientras que los rotíferos presentes en el ambiente no forman parte de la dieta de esta especie de carácido. Son muchas las especies de peces que muestran preferencia por los cladóceros, lo cual es una consecuencia de su respuesta evasiva menos eficiente, su modo errático de locomoción y la presencia de un ojo compuesto bastante evidente, lo cual facilita su detección por sus depredadores (Zaret 1980; Lazzaro 1987; Fernando 1994; Gliwicz 1994; Sell y col., 1997; Romare y col., 1999; Laude y col., 2000).

Zoppi y Col., (1998) reportaron a los cladóceros como el ítem alimenticio más importante en la dieta de una población de *R. dayi* que habita en pozos de la cuenca del río Apure; sin embargo, los autores concluyeron ésto basándose en el análisis de sólo tres ejemplares. Peterson y Winemiller (1997) reportaron que, en aguas corrientes, los adultos de *R. dayi* consumen una combinación de invertebrados y escamas de peces y que el zooplancton es un componente importante de la dieta

**Tabla 1.** Valores porcentuales de las frecuencias de aparición y numérica (entre paréntesis) de los ítems consumidos por *R. dayi* según su longitud estándar en el embalse La Mariposa.

Clase de talla (mm)	Escamas	Insectos	Zooplancton	Ostrácodos
55	7.0	7.0 (0.06)	100 (98.1)	40.0 (1,84)
60	14.0	22.6 (1.6)	95.7 (95.4)	53.8 (3.0)
65	15.7	27.1 (0.5)	97.1 (96.2)	40.0 (3.3)
70	20.0	32.0 (0.7)	100 (98.1)	36.0 (1.2)
75	54.6	54.6 (4.6)	86.4 (94.7)	18.2 (0.7)
80	50.0	25.0 (1.9)	75.0 (98.1)	0 (0)

**Tabla 2.** Valores porcentuales mensuales de las frecuencias de aparición y numérica (entre paréntesis) de los ítems consumidos por *R. dayi* en el embalse La Mariposa.

Mes de muestreo	Escamas	Insectos	Zooplancton	Ostrácodos	Arácnidos
Septiembre/98	18	0	100 (98.07)	41 (1.85)	9 (0.08)
Octubre/98	29	5 (0)	100 (98.49)	19 (1.51)	0
Noviembre/98	11	7 (0.12)	100 (98.74)	30 (1.14)	0
Diciembre/98	17	4 (0)	100 (99.05)	9 (0.76)	4 (0.19)
Enero/99	60	0	93 (100)	0	0
Febrero/99	60	0	100 (100)	0	0
Abril/99	12	0	100 (100)	0	0
Mayo/99	14	0	100 (99.95)	29 (0.05)	0
Junio/99	32	50 (5.30)	91 (88.6)	27 (6.10)	0
Julio/99	30	74 (8.51)	74 (69.9)	57 (21.59)	0
Agosto/99	4	9 (0.20)	100 (91.4)	74 (8.40)	0

**Tabla 3.** Abundancia relativa del zooplancton en el ambiente y en la dieta de *R. dayi*.

Mes de muestreo	Ambiente			Dieta	
	Copépodos	Cladóceros	Rotíferos	Copépodos	Cladóceros
Septiembre/98	64.1	4.2	31.7	8.8	91.2
Octubre/98	85.8	2.7	11.5	40.5	59.5
Noviembre/98	74.5	4.1	21.4	9.9	90.1
Diciembre/98	54.6	6.4	39.0	15.4	84.6
Enero/99	78.1	10.6	11.3	1.6	98.4
Febrero/99	84.7	6.2	9.1	2.8	97.2
Abril/99	66.1	7.5	26.4	2.5	97.5
Mayo/99	83.6	8.0	8.4	4.6	95.4
Junio/99	84.6	8.0	7.4	6.9	93.1
Julio/99	75.4	13.8	10.8	6.0	94.0
Agosto/99	56.1	5.4	38.5	5.5	94.5

sólo de los estadios juveniles. Sin embargo, en dicho reporte la talla máxima analizada fue 55 mm de L.E, mientras que en el presente trabajo se analizaron tallas comprendidas entre 55 y 80 mm de L.E.

En otros embalses venezolanos como El Andino y El Cují (Estado Anzoátegui), *R. dayi* consume muy poco zooplancton, lo cual puede deberse a la baja abundancia local de estos organismos. En el embalse El Andino, la abundancia de zooplancton reportada varía entre 50 y 600 ind/l, y lo más frecuente es que la abundancia mensual promedio sea menor de 400 ind/l, mientras que en el embalse El Cují los valores reportados son aproximadamente la mitad de los correspondientes al embalse El Andino (Infante y col., 1995). Por su parte, en el embalse La Mariposa la abundancia de zooplancton varía entre 110 y 669 ind/l, y lo frecuente es un valor mensual promedio mayor de 400 ind/l.

El bajo consumo de insectos acuáticos por *R. dayi* en el embalse La Mariposa en relación a El Andino y el Cují puede ser una consecuencia de la baja disponibilidad de estas presas en el ambiente. En La Mariposa, la comunidad litoral está pobremente desarrollada debido a las inadecuadas condiciones físicas como la gran pendiente litoral y las fluctuaciones en el nivel del agua dependientes de la demanda, lo cual no ocurre en embalses como El Andino y El Cují. Estos últimos son más someros ( $z_{\max} < 8$  m), de pendiente suave y de menores fluctuaciones mensuales del nivel del agua, lo cual favorece el desarrollo de una comunidad litoral importante de macrófitas y macroalgas (*Elodea* sp., *Chara* sp., *Utricularia* sp. y *Eichornia* sp.), que sirven de sustento a una comunidad béntica asociada, constituida principalmente por estadios preadultos de insectos acuáticos (Infante y col., 1995; Wetzel 2001). Esto explicaría el mayor consumo de este tipo de presas en El Andino y El Cují.

Según Petersen y Winemiller (1997), sólo los ejemplares de mayor talla de *R. dayi* (> 70 mm) son capaces de desprender de manera eficiente las escamas de otros peces, lo que explicaría la baja frecuencia de aparición de escamas (< 20 %), en las tallas comprendidas entre 55 y 70 mm.

Las escamas exclusivamente cicloideas halladas en los estómagos de *R. dayi* sólo pueden provenir

de individuos de la misma especie ya que en el embalse La Mariposa las otras especies de peces presentes incluyen dos especies exóticas de cíclidos (*Caquetaia kraussii* y *Oreochromis mossambicus*) y una especie de loricárido, cubiertos por escamas ctenoideas y placas dérmicas, respectivamente. Este resultado concuerda con el comportamiento observado de la especie en cautiverio que consistía en el ataque de los ejemplares grandes de *R. dayi* a sus coespecíficos de menor tamaño.

La alta turbidez del agua del embalse La Mariposa ( $0.6 \text{ m} \pm 0.1$ ), probablemente no reduzca, de manera significativa, las probabilidades de ataque de los ejemplares grandes de *R. dayi* hacia sus coespecíficos de menor tamaño ya que se han reportado Characiformes lepidófagos en ambientes con aguas desde muy turbias hasta transparentes y algunas especies del género como *R. prognathus* y *R. guatemalensis*, exhiben un comportamiento depredador crepuscular y hasta nocturno. Al respecto, se ha propuesto que la serie de poros presentes en la región de la cabeza de estas especies puede funcionar como un mecanismo alterno de detección de las presas (Géry 1977; Sazima y Machado 1982; Sazima 1983). Sin embargo, Winemiller (1989; 1990) considera que la mayor transparencia del agua que caracteriza la época de sequía en los ríos de piedemonte debe favorecer el incremento en el consumo de escamas por los peces lepidófagos.

En el embalse La Mariposa, si bien las fluctuaciones del nivel del agua fueron grandes durante el período de estudio (aproximadamente 8 m), esto no impidió el desarrollo y mantenimiento de la comunidad del zooplancton. Luego, bajo esta condición de aparente gran inestabilidad ambiental, hubo una permanente disponibilidad de zooplancton, que fue depredado por la población de *R. dayi* presente. Si se comparan los reportes bibliográficos de dieta de *R. dayi* en distintos ambientes, como ecosistemas lóticos, semilénticos y lénticos, se podría clasificar a la especie como generalista – oportunista que explota en determinado ambiente los recursos más abundantes o disponibles. Sin embargo, esto no significa que bajo condiciones particulares como las presentes en el embalse La Mariposa, en el cual hay una comunidad zooplanctónica permanente, esta especie no exhiba

un comportamiento alimentario especialista, por ejemplo, sobre una fracción de la comunidad del zooplankton como fue el caso de los cladóceros. Este resultado sugiere que al menos la perturbación que representa la gran fluctuación en el nivel del agua del embalse La Mariposa no es suficiente para producir una reducción significativa de las poblaciones de zooplankton de modo que bajo estas condiciones, una estrategia alimentaria de especialización (nicho trófico estrecho) puede resultar favorecida. Esta situación es contraria a la observada en otras áreas neotropicales como los

Llanos Occidentales de Venezuela, donde la fuerte estacionalidad climática favorecería la selección de nichos tróficos amplios debido a la gran variación estacional en la disponibilidad del alimento (Lowe-McConnell 1975; Peterson y Winemiller 1997)..

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado parcialmente por la compañía hidrológica HIDROCAPITAL, Proyecto N° HC-VOM-EST-98-0001.

---

## LITERATURA CITADA

---

- 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. *J. Fish. Biol.*, 48: 607-614.
- CANO, S.  
2001. Depredación de *Roeboides dayi* (Pisces: Characidae) sobre la comunidad del zooplankton del embalse La Mariposa (Dtto. Capital, Venezuela), durante el período: marzo 1999 – agosto 1999. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 68 pp.
- COSTELLO, M. J.  
1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *J. Fish. Biol.*, 36: 261-263.
- FERNANDO, C. H.  
1994. Zooplankton, fish and fisheries in tropical freshwaters. *Hydrobiologia*, 272: 105-123.
- GLIWICZ, Z. M.  
1994. Relative significance of direct and indirect effects of predation by planktivorous fish on zooplankton. *Hydrobiologia*, 272: 201-210.
- GONZALEZ, E. Y M. ORTAZ  
1998. Efectos del enriquecimiento con N y P sobre la comunidad del fitoplancton en microcosmos de un embalse tropical (La Mariposa, Venezuela). *Rev. Biol. Trop.*, 46(1): 27-34.
- GOULDING, M.  
1980. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history*. University of California Press, Berkeley. 280 pp.
- GERY, J.  
1977. *Characoids of the world*. T.F.H Pub, Neptune City. 672 pp.
- HYSLOP, E. J.  
1980. Stomach contents analysis, a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.*, 17: 411-429.
- INFANTE, A., O. INFANTE. Y E. GONZALEZ  
1995. Proyecto Multinacional de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Proyecto OEA/CIECC, Caracas. 152 pp.
- LAUDE, U., K. ANWAND., P. KASPRZAK., T. MEHNER. Y R. KOSCHE  
2000. Does competition between roach (*Rutilus rutilus* (L.)) and perch (*Perca fluviatilis* (L.)) at juvenile zooplanktivorous stages limit adult perch biomass in the biomanipulated Feldberger Haussee (Mecklenburg-Vorpommern, Germany)? *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 27: 544-547.
- LAZZARO, X.  
1987. A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding behaviours selectivities, and impacts. *Hydrobiologia*, 146: 97-167.
- LEWIS, JR. W. M.  
1983. A revised classification of lakes based on mixing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 1779-1787.
- LOWE-MCCONNELL, R. H.  
1975. *Fish communities in tropical freshwaters*. Logman, London. 337 pp.
- LOWE-MCCONNELL, R. H.  
1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge Univ. Press, London. 381 pp.
- MERRITT, R. W., Y K. W. CUMMINS  
1984. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Second Edition. Kendall / Hunt. Dudaque. 720 pp.
- ORTAZ, M., E. J. GONZALEZ., J. MANDUCA., C. PEÑAHERRERA., YE. MONTES.  
1999. Características limnológicas de los embalses La Pereza, Lagartijo, La Mariposa y Quebrada Seca y preservación del zooplankton como controlador de microalgas, mediante técnicas de biomanipulación. Informe técnico presentado ante Hidroimpacto c.a., Hidrocatpital y Universidad Central de Venezuela, Caracas. 247 pp.

- PETERSON, C., Y K. O. WINEMILLER.  
1997. Ontogenetic diet shifts and scale-eating in *Roebooides dayi*, a Neotropical characid. *Env. Biol. Fish.*, 49: 111-118.
- PETERSON, C., Y P. MCINTYRE.  
1998. Ontogenetic diet shifts in *Roebooides affinis* with morphological comparisons. *Env. Biol. Fish.*, 53: 105-110.
- ROBERTS, T. R.  
1970. Scale-eating American characoid fishes, with special reference to *Probolodus heterostomus*. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 38: 383-390.
- ROMARE, P., E. BERGMAN. Y L. A. HANSSON.  
1999. The impact of larval and juvenile fish on zooplankton and algal dynamics. *Limnol. Oceanogr.*, 44(7): 1655-1666.
- SAZIMA, I.  
1977. Possible case of aggressive mimicry in a neotropical scale-eating fish. *Nature*, 270: 510-512.
- SAZIMA, I., Y F. A. MACHADO  
1982. Habits and behavior of *Roebooides prognathus*, a scale-eating fish (Osteichthyies, Characoidei). *Bolm. Zool. Univ. S. Paulo.*, 7: 35-36.
- SAZIMA, I.  
1983. Scale-eating in characoids and other fishes. *Env. Biol. Fish.* 9: 87-101.
- SELL, A., U. HORNING. Y J. BENNDORF  
1997. Long-term effects of planktivore removal: results from a manipulated and a reference lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 782-785.
- TAPHORN, D. C.  
1992. The Characiform fishes of the Apure river drainage, Venezuela. *Biollania*, Edición Especial. N° 4. 536 pp.
- WETZEL, R.  
2001. *Limnology: Lake and river ecosystems*. Academic Press. Third Edition.
- WETZEL, R. Y G.E. LIKENS  
2000. *Limnological Analyses*. Third Edition. Springer, New York. 429 pp.
- WINEMILLER, K. O.  
1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan Llanos. *Env. Biol. Fish.*, 26: 177-199.
- WINEMILLER, K. O.  
1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Monogr.*, 60: 331-367.
- ZARET, T. M.  
1980. *Predation and freshwater communities*. Yale Univ. Press, New Haven. 187 pp.
- ZOPPI DE ROA, E., M. PALACIOS. Y M. J. PRADO.  
1998. Zooplankton as dietary components of small species in a flooded savanna of Venezuela. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 1359-1363.