

Los Peces de los Llanos de Venezuela

Un ensayo sobre su historia natural

Antonio Machado-Allison



Caribe colorado



Caribe negro



Bagre Cunaguaro



Bagre Cajaro



Guabina



Pavona

De la fuente



Universidad Central de Venezuela
Consejo de Desarrollo Científico y
Humanístico



ACADEMIA DE CIENCIAS
FÍSICAS, MATEMÁTICAS
Y NATURALES

Ciencias

Copyright, 2020

© Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico,
Universidad Central de Venezuela (CDCH-UCV)

Autor:

Antonio Machado-Allison.

Título:

Los peces de los llanos de Venezuela.
Un ensayo sobre su historia natural.

Coedición con la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales
ACFIMAN

ISBN:

Depósito Legal:

Coordinador Editorial:

Glisell Bonilla

Coordinador de Producción:

Glisell Bonilla

Levi Galindo

Corrección de textos:

Héctor González

Diagramación:

Antonio Machado-Allison

Portada: Glisell Bonilla (2020)

4^{ta} edición, 1^{ra} Edición (Digital)

Todas las obras publicadas por el CDCH-UCV son sometidas a arbitraje.

Machado-Allison, Antonio, Roberto De La Fuente, Ivan Mikolji
Los peces de los llanos de Venezuela: un ensayo sobre su historia
natural / Antonio Machado-Allison -- Caracas: UCV, Consejo de
Desarrollo Científico y Humanístico, Academia de Ciencias Físicas,
Matemáticas y Naturales. 2020. Colección Estudios
1. Peces - Venezuela. Región Los llanos. 2. Peces de agua dulce -
Venezuela - Ecología. 3. Peces de agua dulce - Venezuela – Región.
Los Llanos - Clasificación. 1. Título
Caracas, 2020.

Colaboradores:

Iván Mikolji

Roberto De la Fuente

Imágenes de la portada: Acuarelas de Roberto De La Fuente:

Pygocentrus cariba, *Serrasalmus rhombeus*, *Brachyplatystoma juruense*,
Phractocephalus hemiliopterus, *Hoplias malabaricus* y *Astronotus* sp.



Licencia Creative Commons BY-NC-ND (Atribución, No Comercial, Sin Obras Derivadas) 4.0 Internacional.

LOS PECES DE LOS LLANOS DE VENEZUELA.

Un ensayo sobre su historia natural.

Durante los últimos 50 años, el Laboratorio de Ictiología del Instituto de Zoología Tropical de la Universidad Central de Venezuela ha estado estudiando aspectos bioecológicos y sistemáticos de los peces que habitan los cuerpos de agua permanentes y temporales (esteros, caños, ríos y sabanas inundables) del bajo llano de Venezuela, principalmente los situados en los estados Apure, Anzoátegui, Barinas, Guárico y Portuguesa.

Varias razones, tanto desde el punto de vista biológico en general como del económico en particular, han motivado el desarrollo de estudios sobre las diferentes especies que habitan permanente o temporalmente estas aguas. Estos trabajos han demostrado parcialmente la gran diversidad biológica y ecológica del área, que permiten el establecimiento de una gran gama de líneas de investigación integradas, con la finalidad de obtener un mejor conocimiento de la función e importancia de la gran cantidad de biotopos (temporales y/o permanentes) presentes en estas regiones bajo una influencia estacional (lluvia-sequía) muy drástica. Más aún, la plasticidad bioecológica de numerosos grupos de peces no puede ser enmarcada en los esquemas ecológicos tradicionalmente conocidos y generalmente aplicados a ictiofaunas de zonas templadas. La complejidad faunística, heterogeneidad espacial, disponibilidad de nichos, competencia, predación y la fluctuación de factores climáticos propios nos indican la necesidad de establecer nuestros propios marcos de referencia, que garanticen su aplicabilidad y solución de problemas, tales como el manejo adecuado de nuestros recursos hidrobiológicos..

ANTONIO MACHADO-ALLISON: Biólogo Universidad Central de Venezuela y PhD de George Washington University-Smithsonian Institution, Profesor Jubilado adscrito al Instituto de Zoología y Ecología Tropical y Museo de Biología de la UCV. Miembro, Sillón III de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Investigación en sistemática, evolución y ecología de peces continentales. Actualmente, dedicado también a la conservación de la biodiversidad y de los ambientes acuáticos neotropicales. Ha producido (individual o colectivamente) 20 libros y más de 100 trabajos científicos en revistas nacionales e internacionales. Miembro del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICIT) y Coordinador del Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la UCV. Internacionalmente, Investigador Asociado al Museo Field de Chicago, Museo Americano de Historia Natural (New York) y del Instituto Smithsonian (Washington D.C.). Miembro del Directorio del Programa AquaRAP. Actualmente, Research Associate at the College of the Environment, Wesleyan University.

Colección Estudios

Los peces de los llanos de Venezuela

Un ensayo sobre su historia natural.

Antonio Machado-Allison

Los peces de los llanos de Venezuela

Un ensayo sobre su historia natural



Universidad Central de Venezuela
Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico
Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales
ACFIMAN

Caracas, 2020

A nuestros padres, esposas, hijos y nietos

PROLOGO

Tras una larga estación seca comienzan las lluvias en los Llanos de Venezuela, sube el nivel de los ríos, se llenan las depresiones y por las cañadas secas, baja ahora un torrente de agua. Poco después ocurre una especie de milagro, aparecen miles de peces en las zonas inundadas. En pocas semanas tras las lluvias de mayo, junio y julio, ocurre una fascinante explosión de vida. Así, mientras en las orillas engorda el ganado con el pasto fresco, la captura de peces, fuente importante de alimento de las poblaciones ribereñas constituye una actividad importante.

Es un honor que mi hermano, colega y una vez destacado alumno, me haya pedido redactar el prólogo de este libro. Investigadores por muchos años en el Instituto de Zoología Tropical, pero en áreas distintas, sólo publicamos juntos dos veces. La primera en 1992 cuando redactamos un capítulo para el Atlas de Venezuela editado por PDVSA y en el año 2009 cuando fuimos coautores de un libro de texto sobre evolución.

Antonio Machado Allison nació en Caracas en 1945, obtuvo su licenciatura en Biología en la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela y su PhD en la George Washington University. Ha mantenido un vínculo por largos años con organizaciones como Smithsonian Institution, American Museum of Natural History y el Field Museum. Es Individuo de Número de la Academia Nacional de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, y sin duda, uno de los más destacados ictiólogos del continente con más de 100 publicaciones científicas y varios libros. Desde su graduación hasta la actualidad, y no son pocos los años transcurridos, ha mantenido una estrecha relación con la Facultad de Ciencias de la cual es Profesor Titular. En estos días marcados por la pandemia de coronavirus, él se encuentra aislado en Middletown sede de la Wesleyan University donde es profesor invitado y yo en mi casa en Caracas.

La ictiología de agua dulce de Venezuela tiene su historia. Las primeras referencias sobre los peces corresponde a Juan de Caste-

llos (1589) que cita a las cachamas, palometas, caribes (piranhas, quizás el término más empleado internacionalmente) y otros peces. Castellanos, religioso, comerciante, aventurero, historiador y de nuevo sacerdote en Colombia, estuvo en Venezuela en 1544. Casi dos siglos después le seguirá el padre Joseph Gumilla (1686-1750), misionero jesuita que publicó *El Orinoco Ilustrado y Defendido* en 1741 con numerosas referencias a la fauna dulceacuícola y empleando los nombres vernáculos, así como descripción de las artes de pesca de las poblaciones ribereñas para quienes los pescados eran un alimento importante. El conocimiento se acelera con las expediciones del siglo XIX con figuras como Peter Lofling y Humboldt, y las descripciones de Roulin en 1829 Humboldt y Valenciennes en 1833; George Cuvier quien falleció en 1832, pero su obra sobre peces fue continuada por Valenciennes, su colaborador hasta 1848. No menos importantes, en la segunda mitad del siglo XIX son las contribuciones de Heckel, Steindachner, Lutkens, Peters, Pellegrin, Schomburgk, Eingelmann y otros. Algunos, como Schomburgk jugaron un importante papel en el establecimiento de límites y fronteras entre la Guayana Británica, la Holandesa, Brasil y Venezuela. Otros, como Heckel, en Viena, nunca participaron en las expediciones, pero si en la descripción de esa rica y diversa fauna.

Entre los venezolanos destacados en el campo de la ictiología existe una especie de genealogía iniciada por Agustín Fernández Yépez (1916-1977) y continuada por Francisco Mago (1931-2004) y Fernando Cervigón (1930-2017). Con estos últimos la relación, tanto de mi hermano Antonio, como la mía, fue muy estrecha, Mago entre otros colegas, formó parte del grupo de fundadores del Instituto de Zoología Tropical (1965), siendo además el tutor de Antonio Machado Allison, mientras que Cervigón colocaba su mayor interés en los peces marinos.

La fauna ictiológica de los Llanos de Venezuela es fascinante porque ilustra procesos evolutivos muy particulares. Entre ellos destacan los Gymnotiformes con sus capacidades para la electrolocalización, mecanismo de comunicación, defensa y ataque que compiten con las rayas y los caribes en las historias, mitos y riesgos de los

ríos y otras colecciones de agua de esa zona. Pero menos comentados se encuentran la adaptación a la sequía, con varias especies que poseen huevos resistentes a la desecación. No faltan aquellos definidos como vivíparos como es el caso de *Poecilia*, otras especies con peculiares nidos y formas de garantizar la sobrevivencia de su progenie y la existencia de una rica vascularización en los Siluriformes que les confiere la capacidad de respirar oxígeno atmosférico cuando éste falta en el agua.

Estos son apenas ejemplos de la diversidad de los peces de los Llanos, hasta ahora 382 especies identificadas, que son una vitrina del proceso evolutivo y la respuesta a las condiciones ambientales que se caracterizan por una estación de lluvias intensas y otra de sequía extrema. Ahora, en este libro, Antonio Machado-Allison y sus colaboradores Ivan Mikolji, Roberto De La Fuente, nos invitan a un viaje fantástico, con ilustraciones y fotografías únicas, así como Blanca Bottini, coautora de uno de los capítulos de éste libro.

No está ausente la preocupación sobre las graves perturbaciones ambientales que afectan los cuerpos de agua tanto de los Llanos, como de los ríos que drenan al Orinoco, que junto al Apure, forman una de las mayores cuencas al norte del Amazonas con una amplia e interconectada red fluvial con muchas especies comunes, al norte y sur del Orinoco. Así como ayer la deforestación, los incendios y otras actividades humanas han causado severos daños ambientales, hoy es la insólita explotación minera, legal e ilegal, desordenada, plagada de enfermedades y con frecuencia inhumana, que atenta contra el equilibrio ecológico de esta maravillosa joya de nuestro paisaje.

La labor del ictiólogo no está desprovista de esfuerzo físico y riesgos. Antonio Machado-Allison puede mostrar sus cicatrices en las piernas por las mordeduras de caribes y en 1999 casi falleció ahogado durante una expedición en el río Pastaza en la amazonia peruana.

Carlos Machado Allison
Julio 2020

PRESENTACIÓN

Durante los últimos 50 años, el Laboratorio de Ictiología del Instituto de Zoología Tropical de la Universidad Central de Venezuela ha estado estudiando aspectos bioecológicos y sistemáticos de los peces que habitan los cuerpos de agua permanentes y temporales (esteros, caños, ríos y sabanas inundables) del bajo llano de Venezuela, principalmente los situados en los estados Apure, Anzoátegui, Barinas, Guárico y Portuguesa.

Varias razones, tanto desde el punto de vista biológico en general como del económico en particular, han motivado el desarrollo de estudios sobre las diferentes especies que habitan permanente o temporalmente estas aguas. Estos trabajos han demostrado parcialmente la gran diversidad biológica y ecológica del área, que permiten el establecimiento de una gran gama de líneas de investigación integradas, con la finalidad de obtener un mejor conocimiento de la función e importancia de la gran cantidad de biotopos (temporales y/o permanentes) presentes en estas regiones bajo una influencia estacional (lluvia-sequía) muy drástica. Más aún, la plasticidad bioecológica de numerosos grupos de peces no puede ser enmarcada en los esquemas ecológicos tradicionalmente conocidos y generalmente aplicados a ictiofaunas de zonas templadas. La complejidad faunística, heterogeneidad espacial, disponibilidad de nichos, competencia, predación y la fluctuación de factores climáticos propios nos indican la necesidad de establecer nuestros propios marcos de referencia, que garanticen su aplicabilidad y solución de problemas, tales como el manejo adecuado de nuestros recursos hidrobiológicos.

Este trabajo pretende recopilar y aportar nueva información acerca de las condiciones sobre la historia natural de algunas especies comunes de la región de los llanos. También se discuten varias hipótesis del efecto de factores abióticos y bióticos sobre el origen y diversidad de especies en el Llano de Venezuela. Se plantean, por otro lado, diversas problemáticas acerca del potencial pesquero y pesquerías en estas áreas, posibilidades del desarrollo piscícola y de conservación de la fauna silvestre; líneas de investigación y planes a

desarrollar que permitirán obtener información básica y aplicada para la utilización y éxito de programas de manejo adecuado de los recursos naturales y pesqueros. Por último, se presenta en los anexos: I. Una lista actualizada de las especies identificadas para los cuerpos de agua del Llano Orinocense. II. Una lista bibliográfica de los trabajos (tesis de grado y publicaciones) producidos por nuestro laboratorio referidos principalmente al llano; y III. Una galería artística de los principales biotopos, peces, pescadores y fauna asociada más importantes.

La información que pretendemos suministrar en este trabajo ha tratado de ser elaborada en una forma sencilla, dinámica y evitando en lo posible el uso de un alto grado de palabras técnicas, de forma tal que el alcance del mismo sea general, incluyendo: estudiantes, técnicos pesqueros, investigadores y público en general.

Esta nueva producción cuenta además con el concurso, autoría y colaboración de tres importantes profesionales: Roberto De La Fuente definido como Arquitecto-Artista-Naturalista, Ivan Mikolji un Expedicionario Legendario y Blanca Bottini Biólogo Pesquero. Ellos, con su arte y conocimiento enriquecen esta nueva edición.

Finalmente, el producir esta información necesitó del concurso de una gran cantidad de investigadores, estudiantes de pre y postgrado y técnicos, que han trabajado continuamente en los últimos 50 años y los cuales han compartido con el autor momentos sumamente gratos, sacrificando muchas veces un tiempo que debería haber sido destinado al hogar. Por todo esto y por los tiempos que vienen, les estaré eternamente agradecido. Un agradecimiento muy especial al Dr. Barry Chernoff quien me ha tendido la mano y me trajo de nuevo al trabajo ictiológico. Gracias a él y al Colegio del Ambiente/ Universidad de Wesleyan que me han dado el tiempo y el espacio.

Este trabajo fue originalmente financiado parcialmente por el CDCH Proyecto N° C3. 19/82.

Antonio Machado-Allison
Julio, 2020

ÍNDICE

Prólogo.....	6
Presentación.....	9
Capítulo 1	
Consideraciones generales.....	13
Capítulo 2	
Los llanos de Venezuela.....	19
Capítulo 3	
Los peces.....	25
Capítulo 4	
Los peces y su hábitat.....	47
Capítulo 5	
Historia natural de peces del llano inundable.....	61
Capítulo 6	
Origen y diversidad de peces del llano: hipótesis.....	119
Capítulo 7	
Factores que afectan la ictiofauna continental venezolana. Las sabanas inundables del Río Orinoco como ejemplo....	157

Capítulo 8

Valor económico y problemática de los recursos ícticos continentales de Venezuela: Conservación y manejo pesquero continental; acuacultura; investigaciones. Programas y Proyectos para el desarrollo y manejo sostenible..... 213

Literatura Citada..... 271

Anexo I

Lista de especies de peces reportadas en los diferentes cuerpos de agua de los bajos llanos de Venezuela..... 313

Anexo II

Lista de trabajos y contribuciones sobre el estudio de los peces de agua dulce de Venezuela producidos por el Laboratorio de Ictiología del Instituto de Zoología Tropical..... 329

Anexo III

Galería de Imágenes..... 361

CAPÍTULO 1

CONSIDERACIONES GENERALES

Las regiones de sabana tropicales generalmente están localizadas a ambos lados del Ecuador, aproximadamente a 10° latitud norte y 10° latitud sur. Estas áreas se encuentran gobernadas por un ciclo climático anual variable con un período de sequía o verano y un período lluvioso o invierno, que generalmente se traduce en amplias inundaciones en regiones planas y bajas. Las inundaciones en Venezuela se encuentran ligeramente desfasadas con respecto al inicio de las lluvias (Mago-Leccia, 1970), al igual que las sabanas de Guyana (Lowe-McConnell, 1964).

Los ríos elevan sus aguas paulatinamente hasta invadir los bosques de galería ribereños y sabanas adyacentes a través de pequeños caños y esteros interconectados, formando una anastomosis hidrológica y un espejo de aguas someras que se extienden por miles de kilómetros cuadrados. Esta gran área inundada produce una enorme cantidad de biomasa de origen primario la cual dará base de sustentación a numerosos organismos acuáticos, incluyendo larvas, juveniles y adultos de especies de peces continentales (Lowe-McConnell, 1975; Machado-Allison, 1977, 1982b; Mago-Leccia, 1967, 1970; Welcome, 1975).

La producción íctica de escas áreas ha sido parcialmente estimada en algunos países, determinándose una gran variabilidad de 10 g/m² a 600 g/m² (Cuadro 1.1). Estas estimaciones indican que un manejo apropiado de estos sistemas y de sus recursos podrían incrementar la producción de especies de importancia económica como, por ejemplo, “cachamas” (*Colossoma macropomum*), “coporos” (*Prochilodus mariae*), “curitos” (*Hoplosternum littorale*), “curbinatas” (*Plagioscion squamosissimus*), “guabinas” (*Hoplias malabaricus*), “morocotos” (*Piaractus orinoquensis*), “palometas”

Cuadro 1.1. Comparación de la ictiofauna (kg/ha) en aguas continentales tropicales. modificada de Lowe-McConnell, 1984.

Región	Kg/ha	Fuente	
América del Sur			
Río Apure (Llanos) Venezuela	354-571	Taphorn y Lilyestrom, 1984	
Río Apure (Llanos) Venezuela	982	Mago-Leccia, 1970	
Río Apure (Módulos), Venezuela	1279-9379	Ramos <i>et al.</i> , 1981	
Río Guárico, Venezuela	650	Machado-Allison y Royero, 1986	
Río Magdalena, Colombia	122	Kapetsky, 1977	
Río Paraná, Argentina			
Lagunas temporales	175-6500	Bonetto <i>et al.</i> , 1969	
Lagunas permanentes	500-1287		
Mogi Guasu, Brasil	313	Gomes y Monteiro, 1955	
África			
Skoto, Nigeria		Holden, 1963	
Fondo arenoso	691-1007		
Fondo fangoso	196-270		
Intermedios	585-1440		
Río Chari África Occidental		Loubens, 1969	
Afluente	5116		
Dos meses después	1600		
Año siguiente	369		
Río Niger, Kainji, Nigeria	60	Motwanii y Kanwai, 1970	
Río Kajue, Zambia	160+29,2	Kapetsky, 1970	
Río Kajue (Sabana inundada)	Aguas Altas	Aguas Bajas	
Laguna abierta	337	426	
Laguna con vegetación	2682	592	Lagler <i>et al.</i> , 1971
Río canal Principal	337	204	
Pantano herbáceo	64	seco	

(*Mylossoma albiscopum*), “pavonas” (*Astronotus* sp.) y numerosas especies de “bagres” de las familias Ageneiosidae, Doradidae, Loricariidae y Pimelodidae.

Desde el punto de vista ecológico y evolutivo, este ciclo climático anual ha influido sobre la vida como un todo en estas regiones temporales. La reproducción y crecimiento de numerosas especies de organismos acuáticos se realiza en un período corto y es explosiva, creando componentes temporales que influirán positivamente en el desarrollo posterior de las faunas de ríos y caños de aguas permanentes. El fito y zooplancton, así como también las numerosas especies de plantas acuáticas (flotantes y arraigadas al fondo cercano a las riberas), pasan durante este período de lluvias a la fase reproductiva y de crecimiento. Esta complejidad y diversidad de flora y microfauna acuáticas, unida a la gran heterogeneidad de ambientes inundados, garantizan la reproducción, crecimiento y protección de numerosas especies de peces, muchas de las cuales están adaptadas a soportar el rigor de los cambios ambientales drásticos durante el siguiente período seco.

Ejemplo de tales adaptaciones son, entre otras, respiración aérea (Carter, 1935; Carter y Beadle, 1931; Kramer *et al.*, 1978; Liem, 1969; Lowe-McConnell, 1964, 1975; Machado-Allison y Zaret, 1984); fisiológicas (Driedzic *et al.*, 1978; Garlick *et al.*, 1979); morfológicas (Lowe-McConnell, 1975; Kramer *et al.*, 1978); etológicas (Roberts, 1973; Mago-Leccia, 1970); reproductivas (López y Machado-Allison, 1975; Machado-Allison y López, 1975; Machado-Allison y Zaret, 1981). Algunas hipótesis biogeográficas y evolutivas en discusión (vicariancia *versus* dispersión; alopatría *versus* simpatría) han considerado la importancia de estas áreas inundables temporales. La posibilidad de especiación en zonas de disyunción (alopatría = vicariancia) es posible por el efecto del aislamiento reproductivo que pudieron haber quedado restringidas a zonas boscosas (selvas de galería) durante los últimos períodos glaciares (*Forest Refugia Hypotheses*). La posterior interconexión de estas áreas, la dispersión de las especies a nuevos hábitats formados y el contacto secundario de especies cercanamente relaciona-

das pudieron haber influido en la separación definitiva de las mismas o en la renovación del intercambio genético (Haffer, 1969; Prance, 1973; Vanzolini, 1973). Más recientemente se han sugerido, que estas áreas representan una potencial incognita para explicar su enorme diversidad de especies. Entre estas: La **hipotesis de museo** (*museum hypothesis*) mediante una diferenciación alopátrica en ríos de tierras altas estables y la acumulación posterior en los ríos de planicies; la **hipotesis paleográfica** la cual establece una diferenciación alopátrica a través de los paleoarcos promovida por la dinámica del frente terrestre de Los Andes; la **hipótesis riverina** (*river hypothesis*) en la cual sucede una fragmentación de biotas posterior al establecimiento final del canal principal de los grandes ríos suramericanos; y la **hipótesis hidrogeológica** (*hydrogeological hypothesis*) que apoya que existe un dispersión posterior a la especiación alopátrica como resultado de la múltiple captura de cabezeras de ríos o conexiones temporales entre estas cuencas (Endler, 1982; Huber y Renno, 2006; Horn *et al.*, 1995. Lundberg *et al.*, 1998; Malabarba, 1998; Prance, 1982) entre muchos otros.

Un aspecto interesante que poseen estas áreas tropicales acuáticas en general y las zonas inundables en particular, es que aparentemente hay más especies (peces, por ejemplo) que el posible número de nichos disponibles. Observamos comúnmente una sobreposición de algunas de las actividades (alimentación, por ejemplo) en organismos cercanamente relacionados y que viven simpátricamente. Este caso sucede particularmente cuando se consideran las primeras etapas del desarrollo y juveniles de numerosas especies del Bajo Llano de Venezuela (Machado-Allison, 1982; Machado-Allison y García, 1986).

Por otro lado, en cuanto a la explotación del espacio disponible, se produce, igualmente, un aparente uso común. Sin embargo, estudios detallados sobre el comportamiento de algunas especies indican que existe un intercambio diario de peces con hábitos diurnos y nocturnos (Lowe-McConnell, 1975; Roberts, 1973; Mago-Leccia, 1969; Com. pers. Observación directa), o con cambios sucesivos en el tiempo, particularmente influenciados por las variaciones en el nivel de los ríos que aumentan o disminuyen el número potencial de ni-

chos disponibles (Mathes, 1964), o durante el desarrollo ontogénico (Machado-Allison y Zaret, 1984). Finalmente, la:

“...oscilación de condiciones también es importante para la coexistencia de muchas especies en los ríos suramericanos y esto parece jugar un papel muy importante en la distribución de los grupos a través de la gran complejidad de las vías acuáticas y por lo tanto de la estructura de la comunidad en un tiempo y lugar determinados.” (Traducción de: Lowe-McConnell, 1975: 242).

Esta última consideración es particularmente importante para entender la relación biótica existente entre las plantas que forman parte de las sabanas inundables, los morichales y los bosques de galería adyacentes a los ríos y los peces que habitan estos ecosistemas acuáticos (Fig. 1.1). Existen numerosas especies de peces que se alimentan de frutos y/o semillas de estas plantas (ictiocoría), las cuales poseen semillas que no son destruidas dentro del tracto intestinal. Más aún, estas semillas necesitan de este pasaje para poder germinar exitosamente. Esta asociación planta-animal, seguramente, ha influido en el desarrollo de las comunidades vegetales y ha contribuido ejerciendo un mecanismo dispersivo efectivo de los mismos (Gottsberger, 1978; Goulding, 1979, 1980; Machado-Allison, 1982a;b).



Figura 1.1. Pavones *Cichla orinocensis* en bosque inundado.
Foto I. Mikolji.



Río Cinaruco. Llanos de Venezuela. Foto: A. Blanco D.



Sabana cerca de Camagúan, comienzo de lluvias estado Guárico.
Foto: D. López.

CAPÍTULO 2

LOS LLANOS DE VENEZUELA

En nuestro país, Los Llanos está representado por un área extensa, más o menos plana, con poca elevación sobre el nivel del mar (50 a 100 m), colocado geográficamente entre los 6 a 8° S y los 64 a 71° O en el centro del país. Los cuerpos de agua incluyen a los llamados esteros (zonas bajas anegables), los caños (canales de conexión permanentes o temporales), ríos y hábitats especiales como los morichales. Toda la región de los llanos (Fig. 2.1) se caracterizan por un régimen climático anual dividido en un período seco y caluroso (octubre-marzo) y un período de lluvias con temperaturas más bajas y una inundación variable pero extensa (abril-septiembre) (Fig. 2.2).

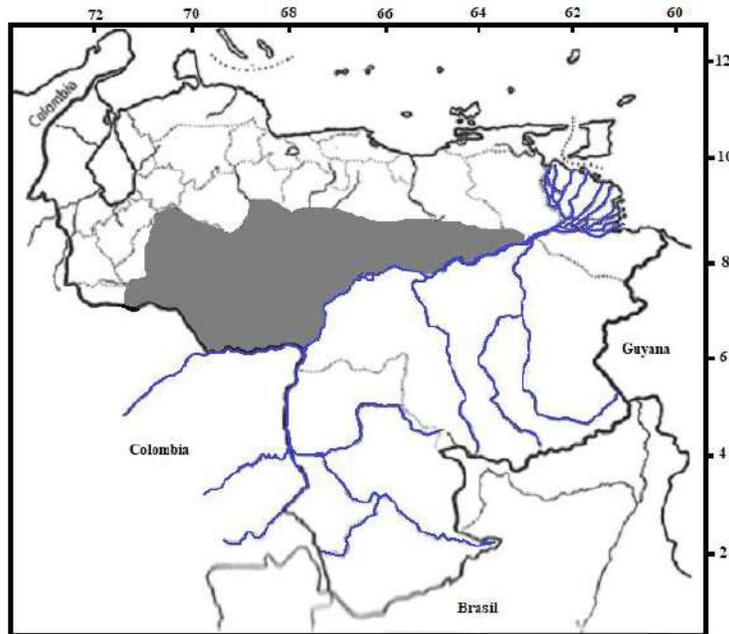


Figura 2.1. Mapa de la región de los llanos investigados en este trabajo.

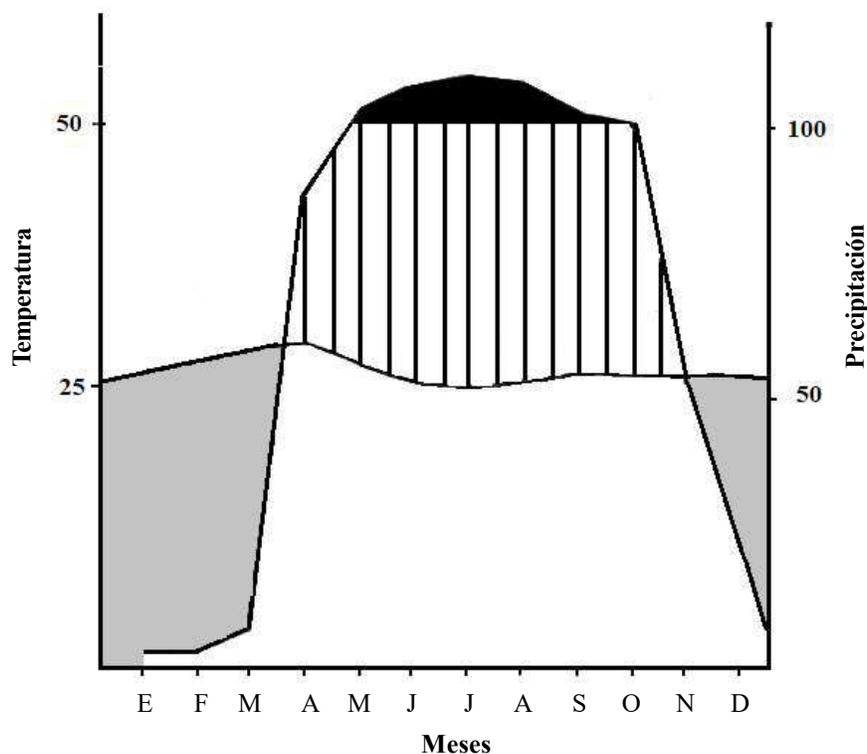


Figura 2.2. Climadiagrama de la región de Camaguán, Guárico.

El período seco se define por una disminución y/o desaparición de los cuerpos de agua (lagunas y esteros) y una extrema reducción de los cauces principales de los ríos. El agua queda limitada a pequeñas áreas separadas por grandes extensiones de terreno árido y seco. Estos cuerpos de agua se caracterizan por tener elevadas temperaturas (38-40°C), que unido a la falta de circulación de agua, causa una disminución extrema del oxígeno disuelto, llegando normalmente a condiciones anóxicas. También, se produce una alta concentración de material lúmico (coloidal), en suspensión, que influye notablemente la penetración de luz (transparencia menor de 10 cm Disco de Secchi). El pH en este período es cercano a neutro (6,8-7,2). Esta combinación de factores produce, generalmente, cambios detrimenales importantes y, en muchos casos, la eliminación completa de la fauna y flora acuáticas. En cuanto al componente íctico, este queda

reducido a pocas especies adaptadas (resilientes) a las condiciones extremas anteriormente descritas. Ejemplo de estas especies son:

“guabinas” (*Hoplias malabaricus*), “curitos” (*Hoplosternum littorale*), “corronchos” (*Hypostomus plecostomus* y *Pterigoplichthys multiradiatus*) y “anguilas de río” (*Synbranchus marmoratus*), todas ellas caracterizadas por presentar modificaciones respiratorias que les permiten obtener oxígeno atmosférico (Cuadro 2.1).

En cuerpos de agua mayores (lagunas profundas), que mantienen agua durante todo el año y que sólo son afectados por la falta del intercambio de nutrientes con el río, circulación de agua, reducción del nivel y aumento de la temperatura (no llegando a situaciones extremas), se establecen un gran número de especies de peces, las cuales se adaptan a las condiciones lénticas de estos cuerpos de agua. Dentro de este grupo se encuentran especies de la Familia Characidae (Tegragonopterinae, Characinae), conocidos comúnmente como “tetras” y “sardinitas”; Serrasalminidae que incluye a las “cachamas”, “caribes”, “palometas” y “morocotos” y Bryconidae “palambras”. Otras familias generalmente presentes son: Curimatidae (*Curimata* spp.) conocidos como “bocachicos”; Cynodontidae (*Hydrolicus tatauaia*, *Cynodon gibbus*) conocidos como “payaras” y “payarines”; Anostomidae (*Anostomus* spp., *Leporinus* spp., *Schizodon scotorhabdotus*), conocidos como “mijes” o “tuzas”; Siluriformes como los “corronchos” y “cholas” de la familia Loricariidae, las “sierras” (Doradidae) y los “bagres” (Ageneiosidae, Epapteridae y Pimelodidae); Gymnotiformes o “peces eléctricos” de las familias Gymnotidae (*Gymnotus carapo*), Sternopygidae (*Sternopygus macrurus*, *Eigenmannia virescens*); y Perciformes que incluye las familias Cichlidae (*Astronotus* sp., *Andinacara* sp., *Apistogramma* spp. y *Mikrogeophagus ramirens*) y Sciaenidae (*Plagioscion squamosissimus*), llamados comúnmente como “pavonas”, “mochorocas”, “viejitas” y “curbinatas”.

El período de lluvias e inundación produce cambios drásticos en los ecosistemas acuáticos de la región de los llanos. Durante esa época, hay un aumento extraordinario del área y volumen ocupado

Cuadro 2.1. Modificaciones respiratorias en peces del bajo llano inundable de Venezuela.

Especies	Obtención	Estrategia o mecanismo	Fuente de referencia
<i>E. electricus</i>	Atmosférico	Epitelio bucal vascularizado	Carter, 1935; Johansen <i>et al.</i> , 1968; Kramer <i>et al.</i> , 1978
<i>S. marmoratus</i>	Atmosférico	Epitelio bucofaringeo	Johansen, 1966; Kramer <i>et al.</i> , 1978
<i>H. littorale</i>	Atmosférico	Epitelio intestinal	Carter y Beadle, 1931; Dorn, 1983; Machado-Allison y Zaret, 1984
<i>H. plecostomus</i>	Atmosférico	Epitelio estomacal	Dorn, 1983
<i>P. multiradiatus</i>	Atmosférico	Epitelio estomacal	Dorn, 1983
<i>H. malabaricus</i>	Atmosférico	Adaptación fisiológica	Driedzic <i>et al.</i> , 1978
<i>H. unitaeniatus</i>	Atmosférico	Epitelio bucal	Weibezahn, 1967; Luling, 1964
<i>C. aeneus</i>	Atmosférico	Epitelio intestinal	Kramer y McClure, 1980
<i>M. albiscopum</i>	Interfase /ASR*	Modificación labio inferior	Junk <i>et al.</i> , 1983; Observación directa
<i>C. macropomum</i>	Interfase /ASR*	Modificación labio inferior	Machado-Allison, 1982; Braum, 1983
<i>Triportheus</i> spp.	Interfase /ASR*	Modificación labio inferior	Junk <i>et al.</i> , 1983; Observación directa
<i>P. reticulata</i>	Interfase	Posición de las mandíbulas	Kramer y Mehegan, 1981
<i>C. bimaculatum</i>	Atmosférico	Epitelio estomacal	Lowe-McConnell, 1964

por los diferentes cuerpos de agua, llegando a medirse diferencias de profundidad de hasta 8 metros. La mezcla de las aguas previamente estancadas con las de las lluvias y las provenientes del desborde de los ríos, unido a la invasión de gran parte de la sabana gramínea (pastizal), produce cambios físico químicos de gran magnitud. La concentración de nutrientes se eleva extraordinariamente, la temperatura disminuye considerablemente (25-27°C), el pH se sitúa a niveles levemente ácidos (6,0 a 6,5), la transparencia del agua se incrementa, penetrando la luz a capas más profundas (Aproximadamente 1 metro con Disco de Secchi). Se produce, además, la conexión de numerosos ambientes aislados durante la sequía que permite un intercambio tanto biótico como abiótico.

Estas nuevas condiciones traen como consecuencia un extraordinario incremento de la flora y fauna acuáticas. El fito y zooplancton cambia, como hemos anotado, de una fase de dormancia o cuerpos resistentes a la desecación, a la etapa reproductiva y de crecimiento individual y poblacional. Proliferan las fases larvares acuáticas de numerosos insectos (Odonata, Plecoptera, Trichoptera, Diptera, Ephemeroptera, y Coleoptera) y larvas y adultos de crustáceos como el “camarón del llano” (*Macrobrachium yelskii*). Las plantas acuáticas flotantes como por ejemplo la “bora” (*Eichhornia* spp.), el “repollo de agua” (*Salvinia* spp.) y las gramíneas arraigadas en las riberas (*Paspalum repens*) forman microhábitats o biotopos particulares que llegan a cubrir grandes extensiones. Esto conforma una serie de condiciones sumamente importantes que favorecen la vida acuática en general y la de los peces en particular, ya que durante este período y en estas áreas cubiertas de agua, la gran mayoría de las especies cumplen con parte de su etapa reproductiva o de crecimiento (Lowe-McConnell, 1964, 1975, 1987; Machado-Allison, 1977, 1983, 1990, 1992 2005; Mago-Leccia, 1970; Marrero, 2011; Provenzano, 1984; Sazima y Zamprogno, 1985).



Sabana inundada



Esteros en sequía

Fotos A. Blanco D. e I. Mikolji

CAPÍTULO 3

LOS PECES

Las regiones del bajo llano presentan una gran riqueza de especies pertenecientes a diversas categorías taxonómicas. Los estudios realizados hasta ahora (Mago-Leccia, 1967, 1970; Machado-Allison, 1977; Taphorn *et al.*, 1997; Lasso *et al.*, 2004, 2010; Marcano *et al.*, 2007; Echevarría y Machado, 2015; Machado-Allison *et al.*, 2019; Echevarría *et al.*, 2019) indican que alrededor de 30 familias que incluyen, aproximadamente, 180 géneros y 382 especies (ver lista, Anexo I), han sido reportadas para diferentes áreas del llano, incluyendo las riberas del Río Orinoco, al nivel de los estados Anzoátegui, Apure, Barinas, Guárico y Portuguesa.

La gran mayoría de las especies encontradas en estas áreas pertenecen al Superorden Ostariophysi (aprox., 85%; Fig. 3.1). Este grupo de peces, caracterizados por la posesión de una modificación estructural en las primeras vértebras precaudales (Aparato de Weber), y cuya función está relacionada principalmente con el sentido auditivo, incluye a los peces Characiformes (cachamas, caribes, tetras, sardinitas, coporos, guabinas, mijes, palometas y otros); los Siluriformes (bagres, corronchos, rayaos, sierras y valentones); y los Gymnotiformes (peces eléctricos, cuchillos y tembladores). Le siguen en importancia los Perciformes caracterizados generalmente por poseer espinas y radios blandos en las aletas y escamas ctenoideas, incluyen a las familias Cichlidae (mataguaros, pavones, mochorocas, viejas, etc.) y la familia Sciaenidae (curbinatas), que representan aproximadamente 5% de las especies conocidas. El resto (aprox. 10%) de las especies se encuentra distribuido en una diversidad de grupos incluyendo las familias Achiridae (lenguados), Clupeidae (sardinias y sardinatas), Cyprinodontidae (peces anuales), Poeciliidae (guppy), Potamotrygonidae (rayas y mantas) y Synbranchidae (anguila de río).

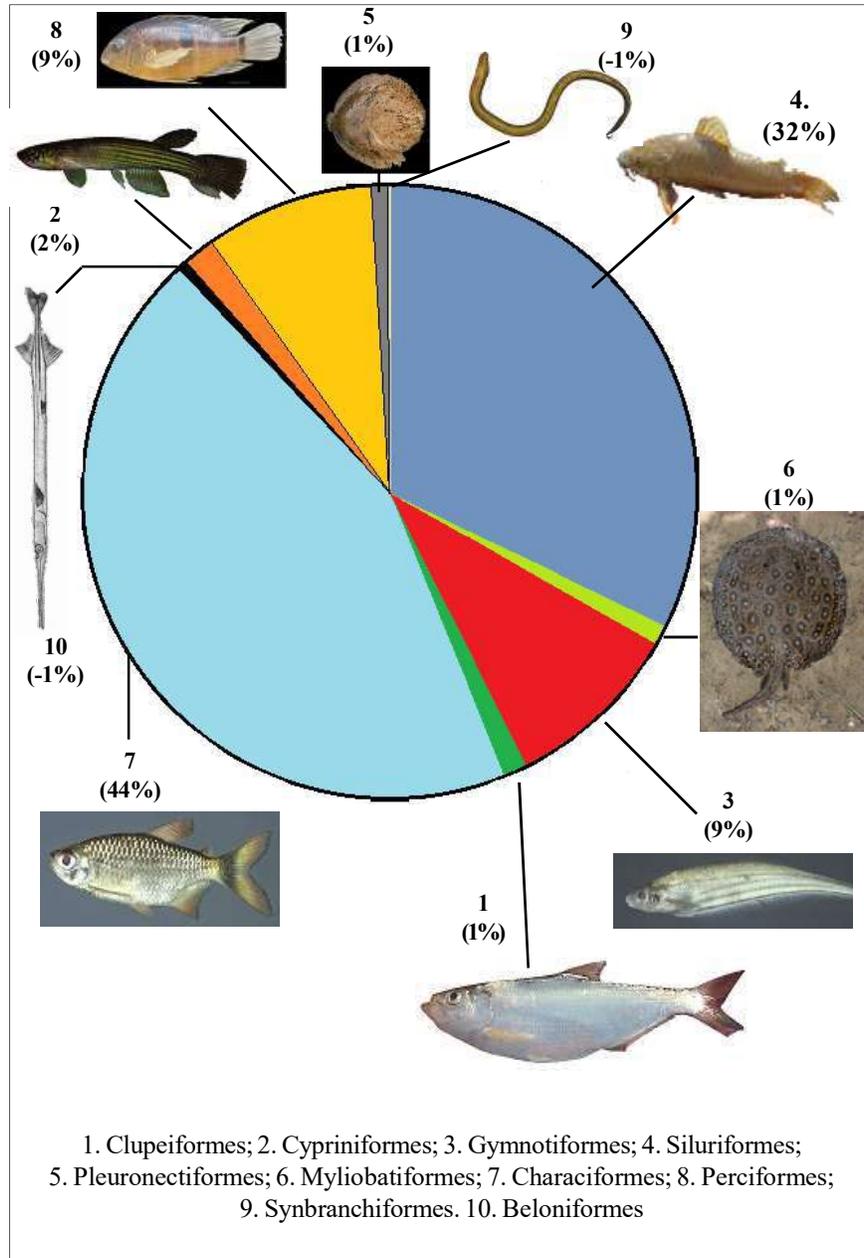


Figura 3.1. Relación gráfica porcentual de especies identificadas para la región de los llanos centrales (elaboración propia).

Los peces caracoideos (Characiformes; Fig. 3.2) representan, posiblemente, el grupo más diverso en las aguas continentales de América del Sur. Mago-Leccia (1978) y Lasso *et al.*, (2004) reportan que, aproximadamente, 35 por ciento de las especies señaladas para la ictiofauna de Venezuela pertenecen a este orden de peces, generalmente pequeños, plateados, comprimidos lateralmente, de hábitos diurnos, de alimentación variada que incluye dietas insectívoras, planctonívoras, detritívoras y carnívoras. Esta diversidad de dietas se evidencia por la gran variedad morfológica al nivel de las estructuras orales y faríngeas.

Las especies presentes en la región estudiada del bajo llano, esteros y sabanas inundables, que incluye especies que sólo cumplen parte de su crecimiento en estas áreas o que viven permanentemente en ellas, están incluidas en 16 familias y 158 especies (Anexo I). De ellas, algunas tienen importancia comercial de consumo como por ejemplo: las “cachamas” (*Colossoma macropomum*), “morocotos” (*Piaractus orinoquensis*) y “palometas” (*Mylossoma albiscopum*) de la familia Serrasalminidae; los “coporos” (*Prochilodus mariae*), “bocachicos” (*Semaprochilodus kneri*) y “sapuaras” (*Semaprochilodus laticeps*) de la familia Prochilodontidae y más recientemente, los “caribes colorado” o “capaburros” (*Pygocentrus cariba*), y “pinches” (*Serrasalmus irritans* y *S. rhombeus*). Todos ellos formando parte de las pesquerías comerciales en numerosas regiones ribereñas del bajo llano (Machado y Bottini, 2010).

Además, en este grupo se incluyen especies de gran importancia como peces ornamentales (de acuario) como los tetras de los géneros (*Astyanax*, *Hemigrammus*, *Hyphessobrycon*, *Metynnis*, *Moenkhausia* y *Tetragonopterus*) de la familia Characidae; los peces lápiz (*Pyrrhulina* spp. y *Copella eigenmanni*) de la familia Lebiasinidae; las pechonas o peces hacha (*Gasteropelecus* y *Thorachocharax*) de la familia Gasteropelecidae y los mijes o tuzas (*Anostomus*, *Leporinus* y *Schizodon*) de la familia Anostomidae. Todos ellos debido a su fácil manejo en cautiverio y belleza por la combinación de variados patrones de coloración y formas particulares en sus aletas y cuerpos.

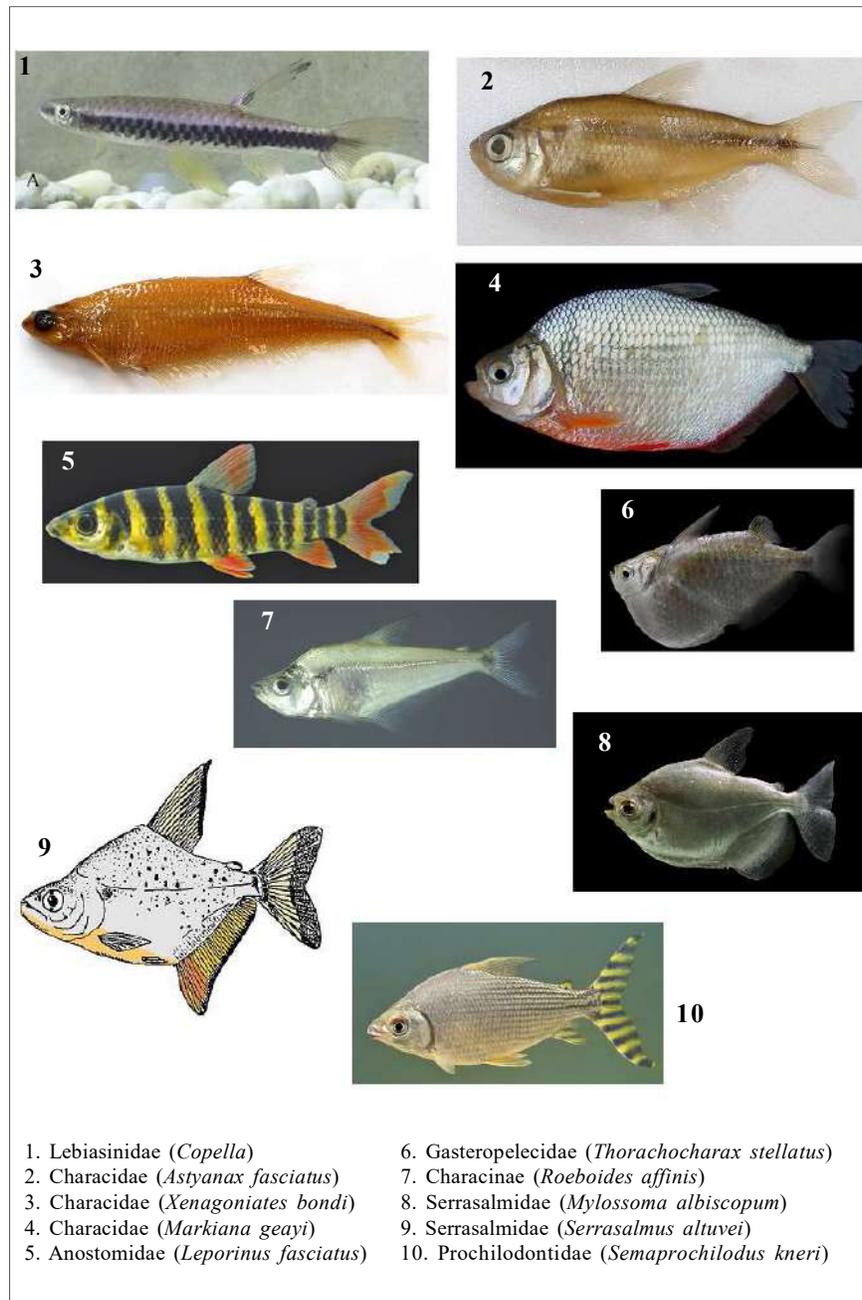


Figura 3.2. Algunas especies representantes del Orden Characiformes. Fotos: B. Sidlauskas, B. Chernoff e I. Mikolji. Dibujo: A. Machado-Allison.

Los “bagres”, “rayaos”, “valentones”, “corronchos”, “sierras” y “cholas” (Orden Siluriformes; Fig. 3.3) representan también un grupo altamente diverso, tanto en la ictiofauna continental en Venezuela como en la región de los llanos en particular. Se han reportado para nuestro país cerca de 200 especies (Mago-Leccia, 1978; Taphorn *et al.*, 1997; Lasso *et al.*, 2004; Machado-Allison *et al.*, 2010, 2019; Echevarría *et al.*, 2019), muchas de las cuales están presentes en el área estudiada.

Este grupo de peces caracterizado por sus formas deprimidas (aplanadas) y generalmente con barbillas. Existen grupos con piel desnuda (p.e. Auchenipteridae y Pimelodidae) o cubiertos por placas dérmicas (Callichthyidae y Loricariidae) o con sierras fuertes laterales (Doradidae). En su mayoría son de hábitos nocturnos, asociados al fondo y, al igual que el Orden Characiformes, poseen una gran diversidad de hábitos alimentarios. Las especies de este Orden se ubican en 10 familias y 123 especies (Anexo I). En ellas se encuentran especies muy pequeñas como los “bagres parásitos” o “candirus” (*Ochmacanthus* y *Vandellia*) de la Familia Trichomycteridae, los “guitarrillos” (*Bunocephalus*) de la Familia Aspredinidae, los gigantes “cajaros”, “valentones”, “laolaos” y “rayaos” (*Phractcephalus*, *Brachyplatystoma* y *Pseudoplatystoma*) de la Familia Pimelodidae. Encontramos especies cubiertas de placas dérmicas o armaduras óseas como los “corronchos” y “panaques” (*Hypostomus*, *Pterygoplichthys* y *Panaque*) de la Familia Loricariidae y los “curitos” (*Hoplosternum* y *Corydoras*) de la Familia Callichthyidae. También hay especies que poseen estructuras espinosas o sierras a nivel del eje medio lateral del cuerpo como las “sierras” (*Oxydoras*, *Platydoras* y *Pterodoras*), pertenecientes a la Familia Doradidae; finalmente, varias familias que tienen el cuerpo completamente desnudo como Auchenipteridae, Ageneiosidae, Hypophthalmidae y Ceptopsidae representadas por pocas especies.

De las especies ubicadas por nosotros en este trabajo para las áreas bajas del llano de Venezuela, algunas poseen gran importancia económica como peces de consumo tanto local como en el resto del país. Entre ellas se encuentran los bagres pimelódidos: *Brachy-*

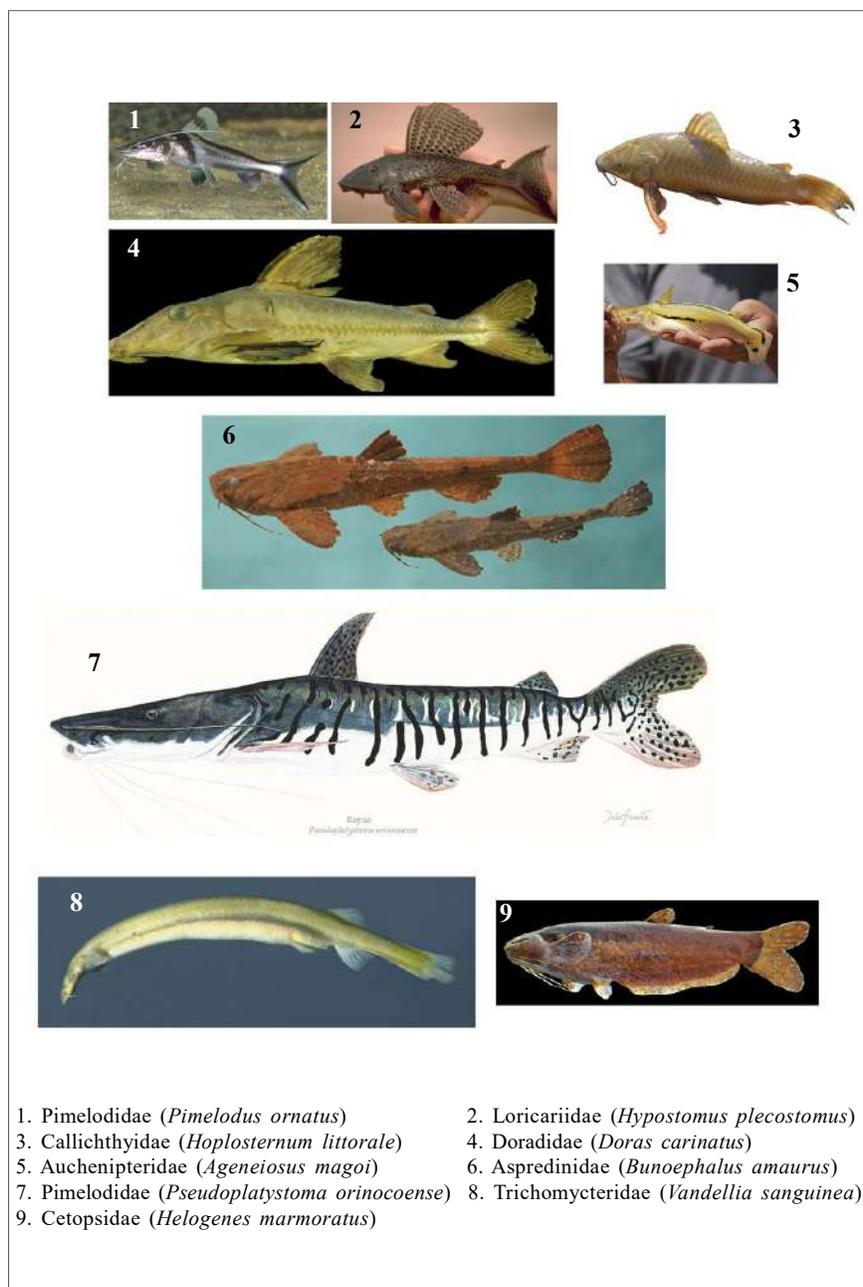


Figura 3.3. Algunas especies representantes del Orden Siluriformes.
Fotos: I. Mikolji y B. Chernoff. Ilustración: R. De La Fuente.

platystoma filamentosum, *B. vaillantii* y *B. rosseauxi* (valentón, laulao y dorados), *Pseudoplatystoma orinocoense* y *P. metaense* (rayaos), *Phractocephalus hemiliopterus* (cajaro). Otros de menor importancia y de consumo local son: *Hypostomus plecostomus* y *Pterygoplichthys multiradiatus* (corronchos), y *Hoplosternum littorale* (curito).

Además existen varios grupos de especies importantes como “mascotas” y que son comerciables en la industria de los acuarios. Generalmente están representados por formas pequeñas, bizarras y vistosas. Algunas de ellas como los “corronchos” (Loricariidae) y los “cochinitos” (Callichthyidae) son muy apreciados porque se encargan del “aseo” dentro de los acuarios. También, hay formas con colores apreciables (*Agamyxis*, *Platydoras* y *Orinocodoras*) de la familia Doradidae.

Es de hacer notar que las especies estudiadas en este trabajo y pertenecientes al Orden Siluriformes presentan una gran cantidad de adaptaciones (morfológicas, fisiológicas, etológicas, etc.) interesantes y necesarias para poder subsistir en ambientes donde se producen cambios climáticos drásticos y una frecuente actividad de depredadores.

Un gran número de estas especies presentan modificaciones en el sistema respiratorio que los capacita para obtener oxígeno atmosférico mediante la vascularización del tracto digestivo (boca, estómago e intestinos). El cuerpo, las barbillas y/o cirros bucales están completamente cubiertos de papilas gustativas que hacen posible la ubicación de alimentos durante la noche o en las oscuridades de las aguas profundas o la presencia de potenciales predadores así como la capacidad de reconocer atractantes como las feromonas. Otras especies poseen espinas pectorales y dorsal modificadas y aserradas formando un triángulo defensivo de difícil penetración (Alexander, 1965). Estas estructuras además les sirven para producir sonidos y se asume la capacidad de comunicación acústica (Tavolga, 1971, 1977). Finalmente, muchas de las especies de este grupo poseen hábitos reproductivos complejos donde se incluye un dimorfismo sexual marcado, órganos intromitentes en los machos, la fabricación

de nidos y cuidado parental extremo (López y Machado-Allison, 1975; Machado-Allison y López, 1975; Machado-Allison y Zaret, 1984; Mago-Leccia, 1983; Vari *et al.*, 1984).

El tercer grupo que conforma el Superorden Ostariophysi está integrado por los peces eléctricos del Orden Gymnotiformes (Fig. 3.4). Aunque el número de especies es mucho menor que los anteriores, estos peces son de importancia biológica y evolutiva. Este grupo está restringido a los ríos de América Central y del Sur, Se caracterizan por una alta especialización en relación con la capacidad de comunicación y defensa. La musculatura y sistema nervioso del cuerpo se modifican para la formación de órganos eléctricos que son utilizados principalmente para electrolocalización, comunicación inter e intra específica y algunos de ellos, como el “temblador” (*Electrophorus electricus*) es utilizado también como mecanismo de captura de presas y defensa contra depredadores (Lissmann, 1961; Mago-Leccia, 1976, 1994).

En nuestro país se han reportado cerca de 60 especies (Mago-Leccia, 1994), Sin embargo, este número está aumentando con los estudios recientes de las muestras obtenidas por las expediciones Orinoco I, II y III, Neblina y Río Negro, organizadas por nuestro laboratorio y otras instituciones nacionales y extranjeras.

Además de las capacidades electrogénicas, los Gymnotiformes exhiben una serie de modificaciones morfológicas y anatómicas importantes desde el punto de vista evolutivo:

1. El cuerpo es anguiliforme (muy alargado);
2. Carecen de aleta caudal (excepto en miembros de la Familia Apterontidae), dorsal y pélvicas;
3. Aleta anal extremadamente larga y responsable de la locomoción del animal; y
4. La cavidad del cuerpo se encuentra restringida a la región anterior con la apertura anal al nivel del ojo.

Todas estas modificaciones, que sin discusión son apomórficas (derivadas o especializadas), hacen que la ubicación del Orden en el contexto filogenético de los Ostariophysi, sea muy discutible y difícil (Fink y Fink, 1982; Mago-Leccia, 1983; Albert y Campos da Paz, 1998; Crampton *et al.*, 2016).

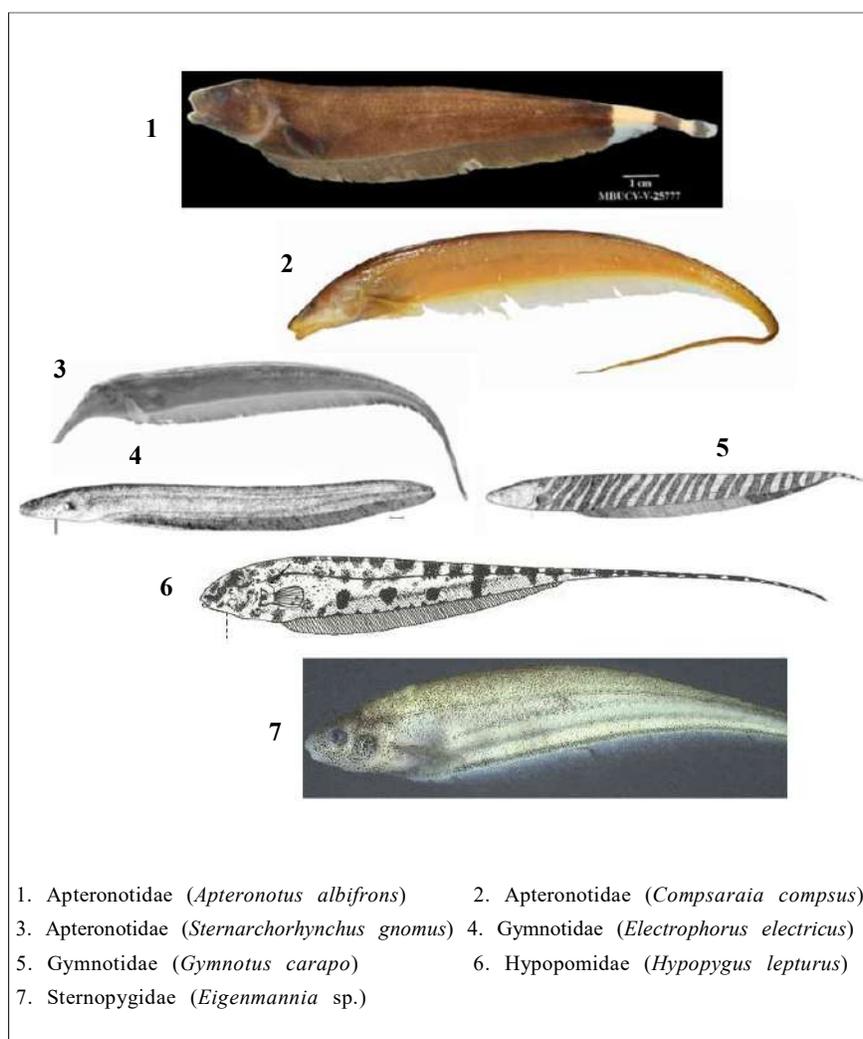


Figura 3.4. Algunas especies representantes del Orden Gymnotiformes.
Fotos V. Carpio y B. Chernoff.

Los Gymnotiformes son generalmente de hábitos nocturnos (excepto algunas especies de la Familia Sternopygidae) y de dietas variadas. Existen grupos zooplanctófagos como *Eigenmannia* y *Rhabdolichops* (Mago-Leccia y Zaret, 1978); otros son insectívoros como *Rhamphichthys rostratus* (Marrero, 1983); finalmente, otros son ictiófagos como *Gymnotus carapo* y *Electrophorus electricus*. La distribución espacial del grupo también es variable o diversa. Hay especies asociadas a la vegetación ribereña y flotante como *G. carapo* y *Adontosternarchus devenanzi*, otras asociadas a los fondos arenosos de los grandes ríos como, por ejemplo, *Sternarchorhamphus mulleri*, *Sternarehella sima*, *Sternarchogiton porcinus*, *Sternarchorhynchus mormyrus* y *S. curvirostris*. Finalmente, los “tembladores” son característicos de áreas de aguas semi estancadas con abundantes “carameras” estructuradas con troncos y ramas de árboles caídos en caños o “madreviejas” del bajo llano.

En nuestros estudios de la región de los llanos, los Gymnotiformes están representados por 6 familias y 36 especies (Anexo I). A pesar de tener gran importancia biológica y ecológica, que representa un reto a cualquier persona interesada en los aspectos adaptativos de los peces dulceacuícolas, es sólo recientemente cuando se ha comenzado con estudios exhaustivos de este grupo de peces en Venezuela (Mago-Leccia, 1976, 1978, 1994; Mago-Leccia y Zaret, 1978; Brull, 1983; Marrero, 1983; Provenzano, 1984). Sin embargo, el grupo ha captado interés sistemático y filogenético a nivel neotropical (Albert, 2001; Albert y Crampton, 2003, 2009; Crampton *et al.*, 2016a y 2016b). Finalmente, desde el punto de vista ornamental y de investigación fisiológica, este grupo de peces representa un potencial económico aún no explotado en nuestro país (Zakon, 1986; Kramer, 1996; Turner *et al.*, 2007; Kirschbaum y Schwassmann, 2008).

Los Perciformes están representados en estos cuerpos dulceacuícolas por las familias Cichlidae (pavones, mochorocas, etc.) y Sciaenidae (curbinatas) (Fig. 3.5). Los cíclidos están representados en Venezuela por cerca de 40 especies ubicadas en 13 géneros. La gran mayoría de ellos prefieren aguas someras, remansos de los ríos

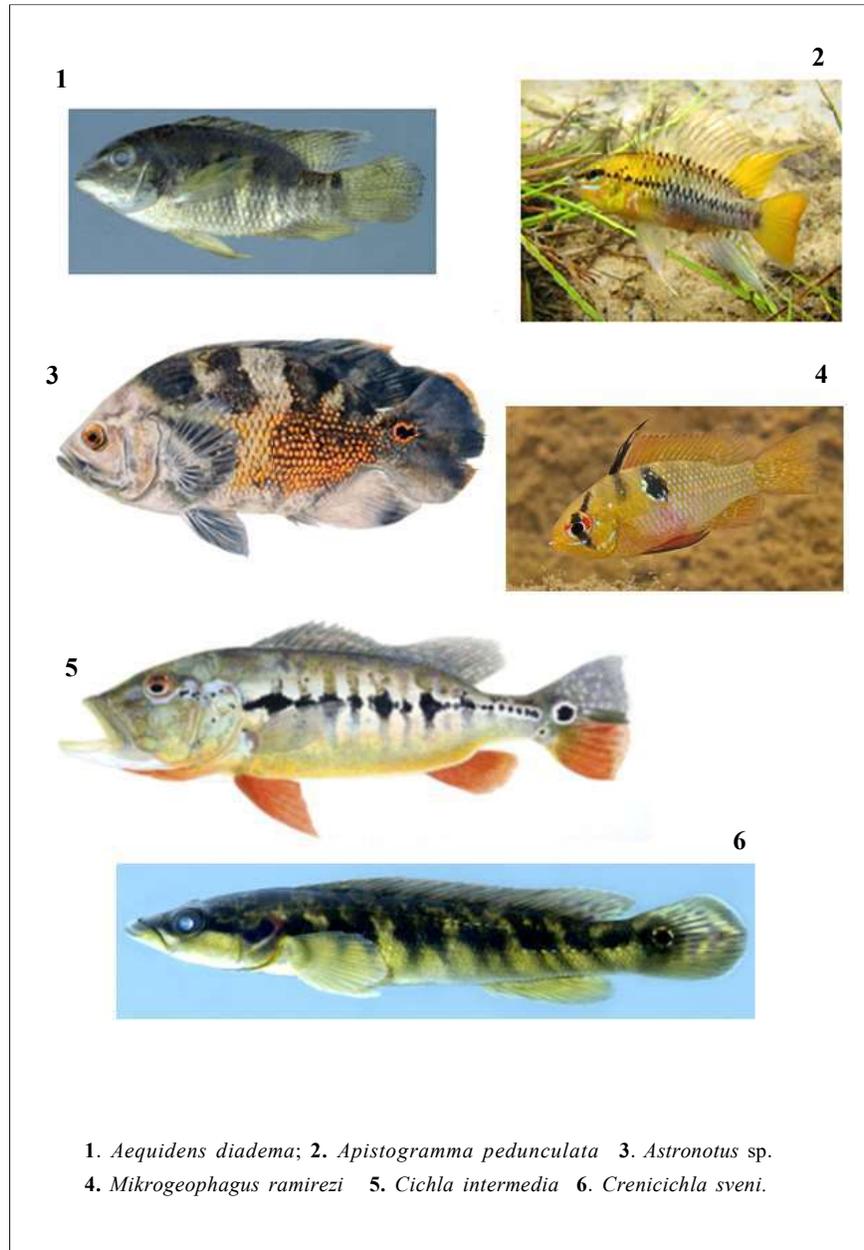


Figura 3.5. Algunas especies representantes del Orden Perciformes (Cichlidae).
Fotos: I. Mikolji, B. Chernoff. Ilustraciones: R. De La Fuente.

o áreas lagunares temporales y permanentes de los llanos y son, finalmente habitantes comunes de los “morichales”, ríos ácidos y de aguas transparentes. Estos peces se caracterizan por ser de cuerpo ovalado, excepto en especies de los géneros *Crenicichla* y *Cichla*, y cubierto con escamas ctenoideas. La línea lateral es doble (ramas superior y lateral); las aletas dorsal, pélvica y anal están conformadas por espinas punzantes y radios blandos.

En general son peces de colores variados y muy vistosos, los cuales están integrados con tonos fosforescentes en las mejillas cuerpo y aletas. Debido a esta condición, este grupo de peces representan un rubro importante en la industria de la acuariofilia, donde son muy conocidos como, por ejemplo los “ciclidos pigmeos” (*Apistogramma* spp.), el “convicto” (*Heros severus*), el “festivo” (*Mesonauta egregius*) el “ramirensis” (*Mikrogeophagus ramirezi*), los “cara é caballo” o “chupa tierra” pertenecientes a los géneros (*Geophagus* y *Satanoperca*) y el famoso “oscar” (*Astronotus* sp.). Otras especies como las del género *Cichla* conocidos como “pavones”, son apreciados por la calidad de su carne y por ser peces conocidos como “deportivos”.

Los ciclidos representan también un grupo de peces con un espectro variado de hábitos, generalmente diurnos y territoriales. Normalmente, se encuentran en parejas como en especies de los géneros: *Cichlasoma*, *Aequidens*, *Geophagus* y *Satanoperca* o formando cardúmenes familiares como en las especies de *Cichla* y *Astronotus*, mientras que otros son solitarios como los “mataguaros”, del género *Crenicichla*. Aparentemente, todos poseen hábitos reproductivos similares en los cuales se incluye la elaboración de nidos sencillos y el cuidado parental de los huevos y crías (Breder y Rosen, 1966). También encontramos en este grupo formas especializadas de cuidado y alimentación como la “incubación oral” (*Geophagus* sp.) y la “alimentación extracorporal” en las larvas de las “pavonas” (*Astronotus* sp.). La alimentación en el grupo es variada, incluyendo desde hábitos planctófagos (*Chaetobranchius*), omnívoros (*Cichlasoma*, *Aequidens*, *Apistogramma*, *Astronotus*), hasta ictiófagos (*Cichla* y *Crenicichla*) (Lasso y Machado-Allison, 2000; Machado-Allison, 2005).

En nuestros estudios de las regiones bajas de los llanos, hemos encontrado 30 especies naturales y 1 especie “exótica” (*Caquetaia kraussii*) (Fig. 3.6) (Lasso y Machado-Allison, 2000). Esta última fue introducida en la Represa “Las Majaguas” y algunas lagunas particulares en el Estado Portuguesa, invadiendo posteriormente las cuencas de los ríos Portuguesa y Apure y en la actualidad está causando un desequilibrio ecológico en toda el área del llano que estamos estudiando (Mago-Leccia, 1978; Señaris y Lasso, 1993).



Figura 3.6. *Caquetaia kraussii*. Especie introducida en los llanos.
Foto I. Mikolji

La segunda familia del Orden Perciformes presente en el llano es la Familia Sciaenidae, la cual está representada en los cuerpos dulceacuícolas por tres géneros: *Pachipops*, *Pachiurus* y *Plagioscion* comúnmente llamadas “curvinas de río” y “curbinatas”. El género *Plagioscion* está representado por una sola especie en el llano: *P. squamosissimus* (Fig. 3.7). Esta especie es de gran porte y es reconocida como importante económicamente como alimento humano. Los hábitos de estos peces son muy parecidos a los miembros de la Familia Cichlidae y generalmente se les encuentra como habitantes naturales de remansos, lagunas, esteros y préstamos en el llano venezolano.



Figura 3.7. *Plagioscion squamosissimus*. Foto: I. Mikolji

El resto de los grupos de peces presentes en nuestros cuerpos de agua del bajo llano contienen muy pocas especies. Los peces cartilaginosos (Myliobatiformes) están representados por cuatro especies, *Paratrygon aiereba* “raya manta”, *Potamotrygon motoro*, *P. orbignyi* y *P. cf. schoederi* “rayas de río” (Fig. 3.8). Se caracterizan por tener un cuerpo disciciforme muy deprimido, lo cual indica su asociación al fondo de los ríos y las lagunas en las que generalmente se les encuentra semienterradas. Carecen de aleta dorsal y caudal. Su alimentación generalmente carnívora incluyendo principalmente crustáceos y moluscos. Las rayas poseen un mecanismo de defensa efectivo constituido por una o dos espinas en forma de arpón colocadas en la cola. Estas espinas están cubiertas por un tejido glandular que secreta un veneno de tipo neurotóxico (Halstead, 1978; Machado-Allison y Rodríguez-Acosta, 2005).

El Orden Pleuronectiformes está representado por tres especies *Achirus lineatus*, *A. novoae* e *Hypoclinemus mentalis* (Fig. 3.9). Los “lenguados” o “arvevez”, son especies con el cuerpo muy comprimido lateralmente y con uno de los ojos migrando al lado expuesto de la cabeza. Viven semienterrados en los fondos principalmente fangosos. Se alimentan de pequeños invertebrados y detritus orgánico. Las aletas dorsal y anal son largas siguiendo casi todo el contorno del pez. Las pectorales y pélvicas casi ausentes.

El Orden Clupeiformes, que incluye las familias Clupeidae (sardinias y sardinatas) y Engraulidae (anchoas), están representados por

cinco especies, de las cuales *Pellona castelneana* y *P. flavipinnis* (sardinatas) (Fig. 3.10), poseen importancia económica. Son animales que generalmente hacen cardúmenes y su alimentación se compone de microorganismos que capturan en la superficie. Ocasionalmente, atacan a peces pequeños.

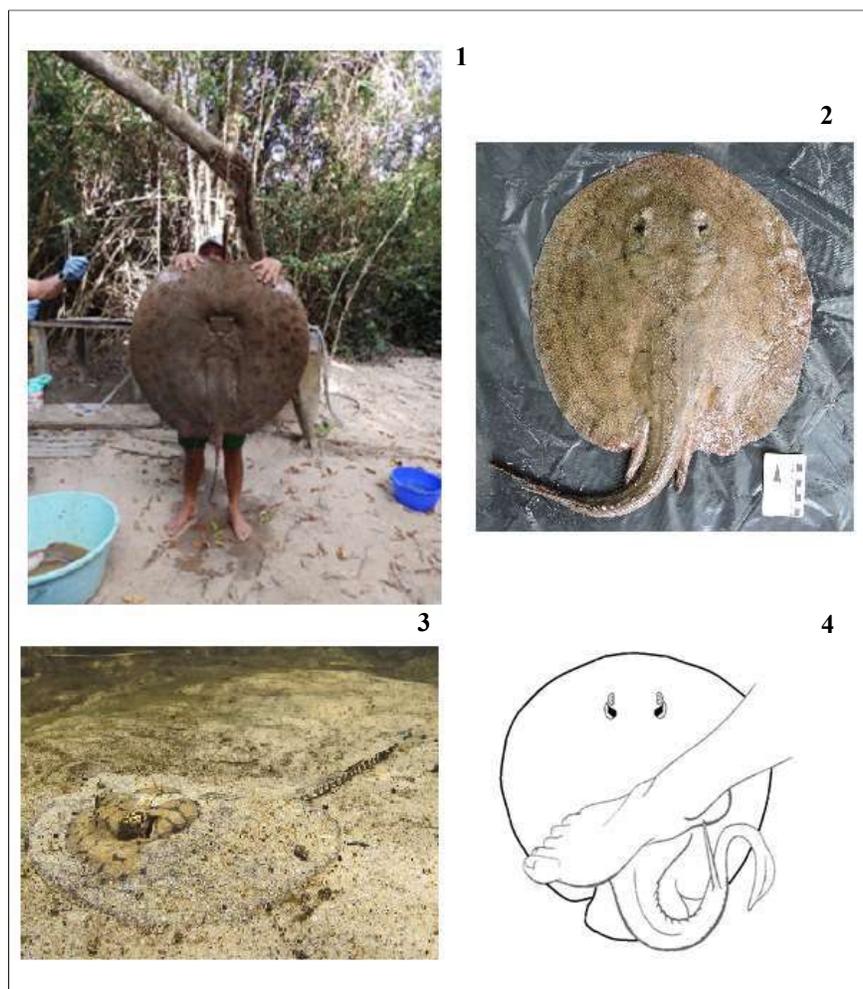


Figura 3.8. Rayas de río. **1.** Raya manta *Paratrygon aiereba*; **2.** raya *Potamotrygon orbigny*; **3.** raya en su habitat; **4.** Accidente de raya. Fotos: C. Lasso, M. Morales-Betancourt e I. Mikolji. Dibujo tomado de Machado-Allison y Rodríguez Acosta, 2005.

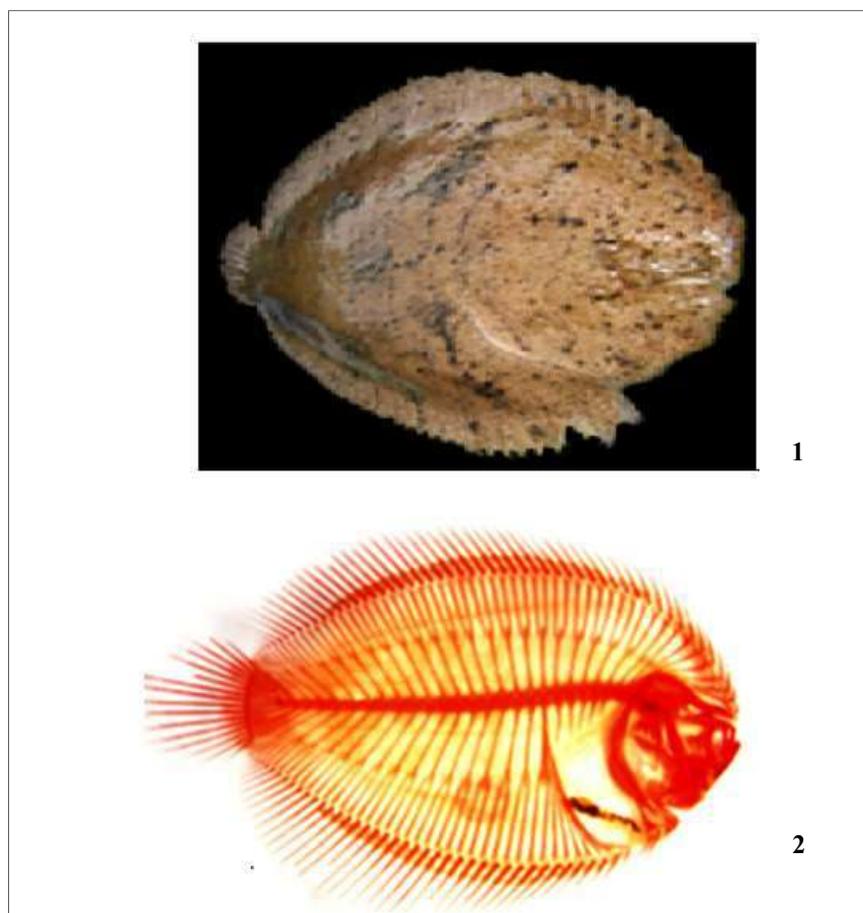


Figura 3.9. *Achirus novoae*. 1. foto mostrando el patrón de coloración; 2. Ejemplar diafanizado mostrando el patrón esquelético. Foto I. Mikolji.

El Orden Synbranchiformes (anguilas de río) está representado por una sola especie, *Synbranchus marmoratus*, (Fig. 3.11) la cual aparentemente es cosmopolita en nuestros cuerpos dulceacuícolas y posee características biológicas adaptativas interesantes que incluye la capacidad de respirar aire atmosférico a través de una extremada vascularización del epitelio bucal. Esta especie del llano se encuentra generalmente asociada a la vegetación acuática flotante formada principalmente por *Eichhornia crassipes*, o semienterrado en las áreas fangosas de las riberas.



Figura 3.10. *Pellona flavipinnis*. Foto MBUCV.

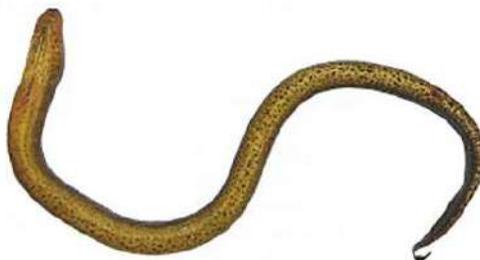


Figura 3.11. *Synbranchus marmoratus*. Foto M. Sabaj.

Para concluir este capítulo de los peces que habitan las regiones de los bajos llanos, debemos considerar los llamados “peces anuales” incluidos en la Familia Rivulidae y los “guppies” de la Familia Poeciliidae. Ambas familias están relacionadas filogenéticamente (Parenti, 1981) y se ubican en el Orden Cyprinodontiformes. La Familia Rivulidae incluye varias especies anuales como: *Gnatholebias hognei*, *Gnatholebias zonatus*, *Rachovia maculipinnis* y *Terranatos dolichopterus* (Fig. 3.12).

Estas especies se caracterizan por la vistosidad de los patrones de coloración y el gran desarrollo de las aletas dorsal y anal en los



Figura 3.12. Representantes de la Familia Rivulidae: **1.** *Gnatholebias hoegnei*; **2.** *Gnatholebias zonatus*; y **3.** *Rachovia maculipinnis*. Fotos I. Mikolji y B. Chernoff.

machos. Poseen una característica biológica y evolutiva muy interesante; como su nombre lo indica, son peces anuales y su desarrollo es logrado rápidamente durante el período de lluvias. Al comienzo de la sequía (verano), las hembras maduran sus óvulos y después de ser fecundados son enterrados en el fango. Estos huevos permanecen enterrados durante toda la estación seca hasta el comienzo de las lluvias, cuando eclosionan y nacen las larvas.

Los adultos explotan las aguas superficiales donde se alimentan principalmente de larvas de insectos dípteros y otros organismos terrestres que caen al agua del bosque de galería circundante. Por las razones expuestas, algunos países han observado a estas especies como potenciales controladores biológicos de mosquitos.

Los representantes de la Familia Poeciliidae son conocidos principalmente a través del “guppy” nombre dado por los acuaristas a la especie *Poecilia reticulata* (Fig. 3.13). Este pez posiblemente es el más conocido en la industria de acuarios debido a manejo genético mundial

a la cual esta especie ha sido sometida. Como resultado la forma silvestre es poco atractiva comparada con los productos de ingeniería genética realizada a nivel mundial. Sin embargo, estudios detallados en poblaciones naturales muestran el gran polimorfismo exhibido principalmente por los machos (Kotler *et al.*, 2013).

Los peces de esta familia generalmente explotan aguas superficiales donde capturan pequeños insectos que caen al agua o depredan vorazmente larvas de dípteros (culicidae) que se encuentran en la superficie de las aguas estancadas para poder respirar.

Otra peculiaridad de estos peces es que poseen reproducción vivípara y fecundación interna. Los machos desarrollan un gonopodio (Fig. 3.13.2) modificando los radios de la aleta anal. El macho introduce en la hembra una capsula seminal, la cual provee de espermatozoides a la hembra que ella utiliza a la vez que madura sus óvulos. Las larvas se desarrollan internamente hasta que están listas para un parto simple o múltiple.

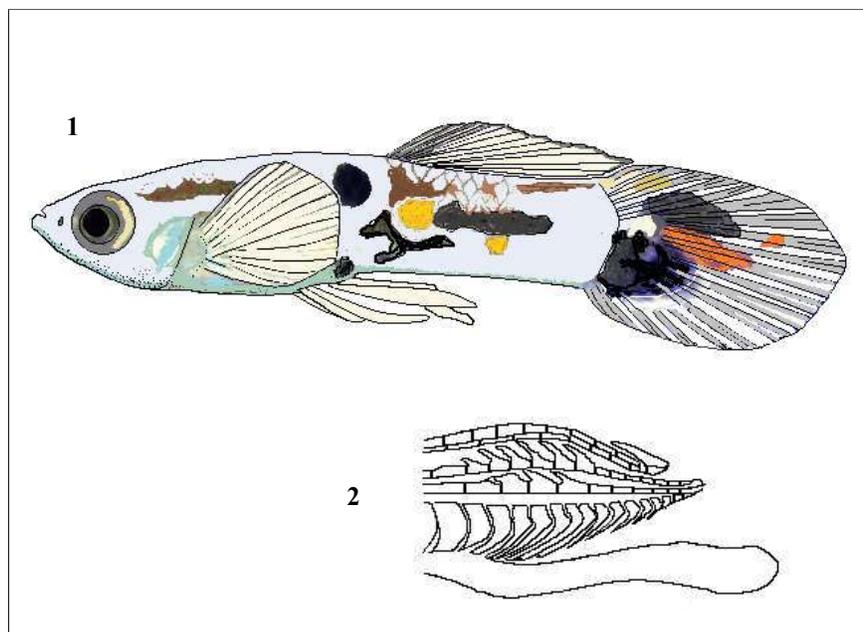
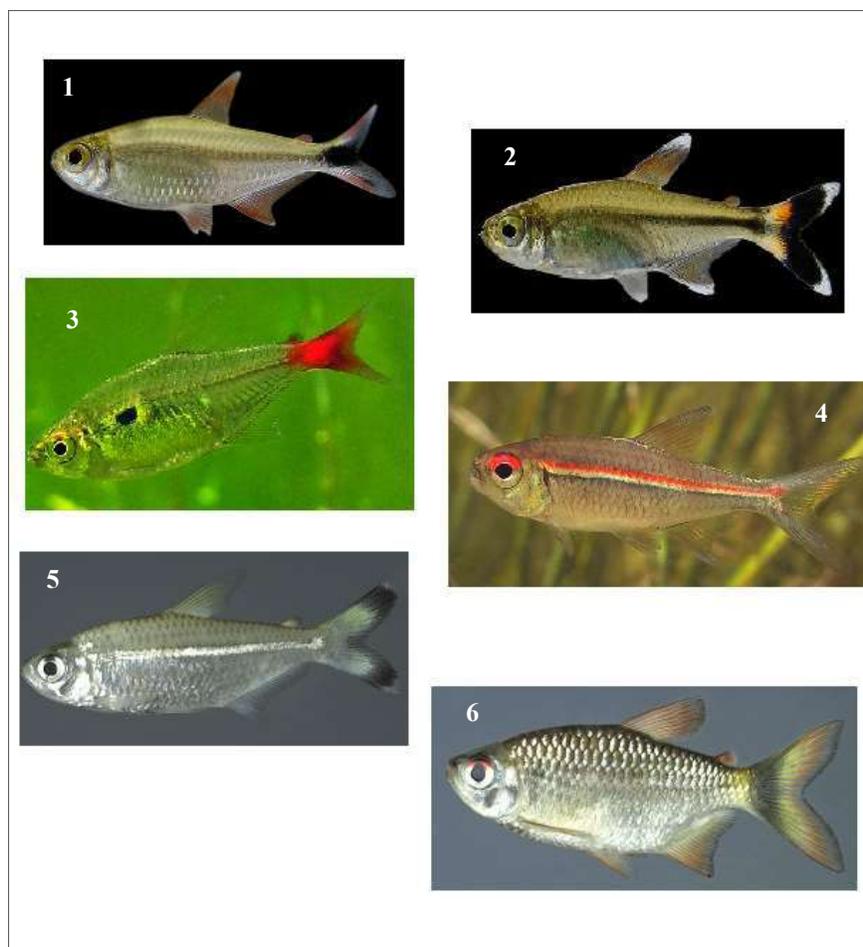
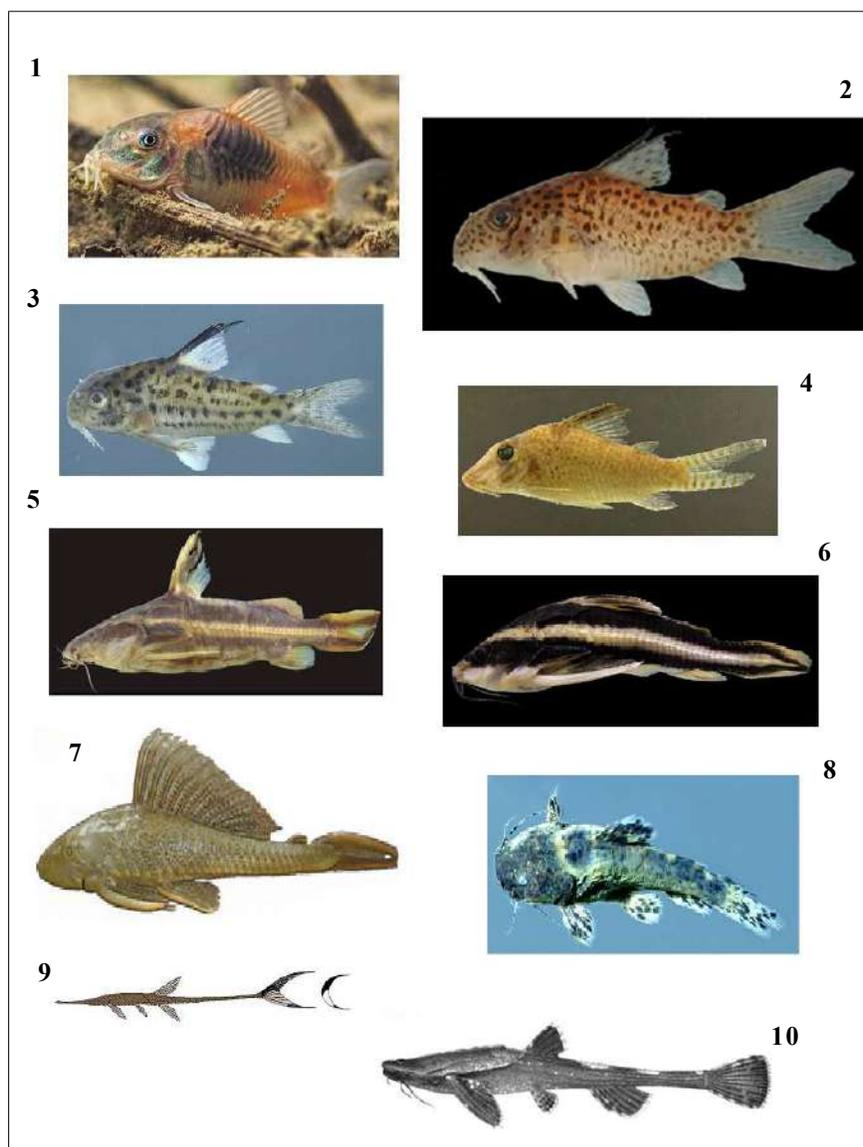


Figura 3.13. 1. *Poecilia reticulata* coloración silvestre; 2. detalle del gonopodio.

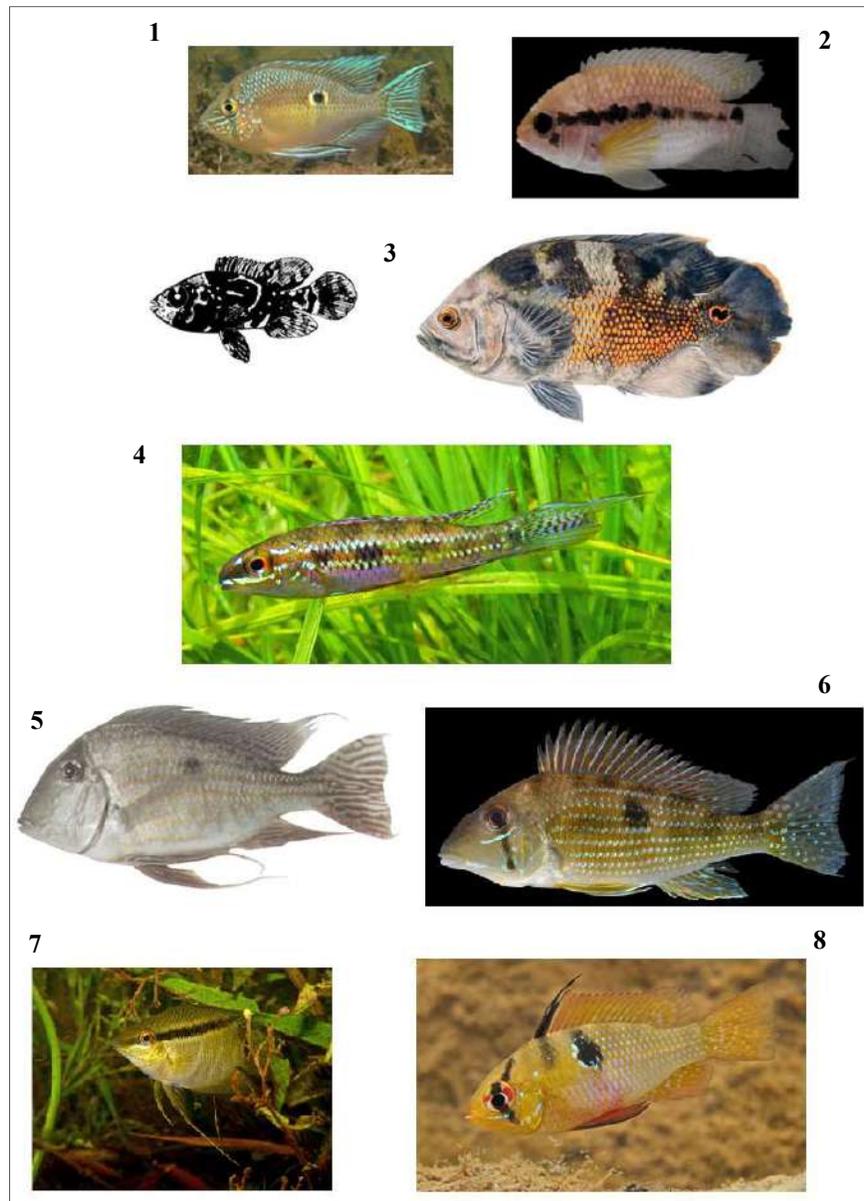


Algunas especies de la Familia Characidae de importancia ornamental comunes en el bajo llano venezolano. 1. *Hemigrammus rodwayi*; 2. *Hemigrammus marginatus*; 3. *Hyphessobrycon stictus*; 4. *Hyphessobrycon acacia*; 5. *Moenkhausia dichroua*; 6. *Moenkhausia oligolepis*.

Fotos: I. Mikolji y B. Chernoff.



Algunas especies ornamentales del Orden Siluriformes: 1. *Corydoras aeneus*; 2. *Corydoras osteocharus*; 3. *Corydoras blochii*; 4. *Corydoras boelkei*; 5. *Orinocodoras eigenmanni*; 6. *Platydoras armatulus*; 7. *Pterygoplichthys multiradiatus*; 8. *Batrochoglanis villosus*; 9. *Farlowella venezuelensis*; 10. *Bunocephalus amaurus*. Fotos I. Mikolji, B. Chernoff y MBUCV.



Algunas especies de la Familia Cichlidae de importancia ornamental:

1. *Biotodoma wavrini*; 2. *Cichlasoma orinocense*; 3. "Oscar" *Astronotus* sp.;
4. *Dicrossus gladicauda*; 5. *Geophagus abalios*; 6. *Geophagus taeniopareus*
7. *Mesonauta egregius*; 8. *Mikrogeophagus ramirezi*. Fotos I.Mikolji y D. Taphorn. Ilustración, R. De La Fuente.

CAPÍTULO 4

LOS PECES Y SU HÁBITAT

Mago-Leccia (1970) presenta una lista preliminar de especies encontradas en lagunas y canales de préstamo en un área al sur de Calabozo (Estado Guárico), ubicando algunas de ellas en sus respectivos biotopos. Siguiendo este patrón, se ha elaborado el Cuadro 4.1, en el cual se distribuyen los grupos de peces más comunes del bajo llano y sus relaciones con los diversos biotopos encontrados, dependiendo de los períodos climáticos. Debemos hacer notar que el cuadro y la discusión que haremos a continuación incluye especies que pueden cumplir parcial o totalmente su desarrollo en los citados hábitats o especies que pueden ocupar más de un hábitat como, por ejemplo, las especies de los géneros *Farlowella* y *Pseudohemiodon*.

Así, las especies, como veremos en detalle, pueden variar de hábitat de acuerdo con el estado de desarrollo (huevos, larvas, juveniles o adultos) o período climático; por ejemplo, las “cachamas” después de una migración durante el período de inundaciones, desovan en el canal principal de los ríos aguas arriba. Los huevos arrastrados por las aguas pasan a las sabanas inundadas o lagunas marginales donde se transforman (desarrollan) en larvas y juveniles y al comienzo del período seco (bajada de aguas) pasan éstos al canal principal completando su desarrollo.

a) *Fondos arenofangosos*. Los fondos de lagunas permanentes, ríos, caños y esteros de los llanos de Venezuela están formados, generalmente, por una mezcla de abundante de material arcilloso y limos y poca cantidad de arena (excepto en morichales, ríos de piedemonte y de aguas cristalinas como el Aguaro-Guariquito, Capanaparo y Cinaruco). Esta condición hace que los mismos sean

Cuadro 4.1. Ejemplos de biotopos y peces frecuentemente encontrados

Biotopos	Especies
<p>Especies que se encuentran enterradas o asociadas a la hojarasca y/o fondos fangoso-arenosos.</p>	<p>Myliobatiformes: <i>Paratrygon aiereba</i>, <i>P. motoro</i>, <i>P. orbygni</i>, <i>P. schoederi</i> Gymnotiformes: <i>Adontosternarchus devenanzi</i>, <i>Apternonotus bonaparti</i>, <i>A. albifrons</i>, <i>Gymnorhamphichthys hypostomus</i>, <i>Rhamphichthys marmoratus</i>, <i>Sternarchella sima</i>, <i>Sternopygus macrurus</i>, <i>Sternorhamphus mulleri</i>. Siluriformes: <i>Agamixys albomaculatus</i>, <i>Ageneiosus</i> spp., <i>Brachyplatystoma</i> spp. (juv.), <i>Bunocephalus amaurus</i>, <i>Hoplosternum littorale</i>, <i>Pimelodus blochii</i>, <i>Platydoras armatulus</i>, <i>Pseudoplatystoma</i> spp. (juv.), <i>Trachelipterus galeatus</i>, <i>Pseudohemiodon</i> sp. Pleuronectiformes: <i>Achirus novae</i>.</p>
<p>Especies que viven en huecos y hendiduras en los bancos arenosos, troncos y raíces.</p>	<p>Characiformes: <i>Abramites hypselonotus</i>, <i>Ammocryptocharax</i> sp., <i>Anostomus fasciatus</i>. Siluriformes: <i>Farlowella</i> spp., <i>Hypoptopoma thoracatum</i>, <i>Hypostomus plecostomus</i>, <i>Pterygoplichthys multiradiatus</i>, <i>Panaque nigrolineatum</i>. Perciformes: <i>Mesonauta egregius</i>, <i>Cichlasoma orinocensis</i>, <i>Crenicichla</i> spp.</p>
<p>Especies que viven asociadas a la vegetación flotante, principalmente formadas por las masas de <i>Eichhornia</i>, <i>Pistia</i>, <i>Sabina</i> y <i>Paspalum</i>.</p>	<p>Anguilliformes: <i>Synbranchus marmoratus</i>. Characiformes: <i>Copeina arnoldi</i>, <i>Hemigrammus</i> spp. <i>Hyphessobrycon</i> spp. <i>Pyrrhulina</i> spp., <i>Phenagoniates alburnus</i>, <i>Xenagoniates bondi</i>. Gymnotiformes: <i>Adontosternarchus</i> spp., <i>Eigenmannia</i> spp. <i>Hypopomus</i> spp. Siluriformes: <i>Farlowella</i> spp., <i>Hoplosternum littorale</i>, <i>Pimelodella</i> spp. Perciformes: <i>Aequidens</i> sp., <i>Andinacara</i> sp., <i>Apistogramma</i> spp., <i>Astronotus</i> sp. (juv.), <i>Chaetobranchius flavescens</i>, <i>Cichlasoma orinocensis</i>.</p>

Cuadro 4.1. Ejemplos de biotopos y peces frecuentemente encontrados (cont.)

Biotopos	Especies
<p>Especies asociadas a las riberas entre las gramíneas y ciperáceas, principalmente: <i>Paspalum</i>, <i>Eleocharis</i> y <i>Dichromena</i>.</p>	<p>Characiformes: Numerosas formas juveniles y adultos de especies de Anostomidae (<i>Leporinus</i>, <i>Schizodon</i>); Bryconidae (<i>Brycon</i>, <i>Salminus</i>); Curimatidae (<i>Curimata</i>, <i>Cyphocharax</i>, <i>Curimatella</i>, <i>Curimatopsis</i>); Erythrinidae (<i>Hoplias</i>); Lebiasinidae (<i>Copeina</i>, <i>Pyrrhulina</i>); Prochilodontidae (<i>Prochilodus</i>); Serrasalimidae (<i>Colossoma</i>, <i>Metynnis</i>, <i>Mylossoma</i>, <i>Piaractus</i>, <i>Pygocentrus</i>, <i>Serrasalmus</i>); Tetragonopterinae, (<i>Astyanax</i>, <i>Cteno-brycon</i>, <i>Markiana</i>, <i>Moenkhausia</i>); Triportheidae (<i>Triportheus</i> spp.)</p> <p>Siluriformes: Formas juveniles de: <i>Agamixys</i>, <i>Ageneiosus</i>, <i>Brachyplatystoma</i>, <i>Farlowella</i>, <i>Hoplosternum</i>, <i>Hypostomus</i>, <i>Loricaria</i>, <i>Pimelodella</i>, <i>Pimelodus</i>, <i>Platydoras</i>, <i>Pseudohemiodon</i>, <i>Pseudopimelodus</i>, <i>Pterygoplichthys</i>.</p> <p>Cyprinodontiformes: <i>Poecilia reticulata</i>, <i>Rivulus</i> sp.</p> <p>Perciformes: <i>Aequidens</i> sp., <i>Apistogramma</i> spp., <i>Astronotus</i> sp. <i>C. orinocense</i>, <i>Crenicichla</i></p>
<p>Charcos pequeños y canales temporales.</p>	<p>Cyprinodontiformes: <i>Gnatolebias</i> spp., <i>Poecilia reticulata</i>, <i>Rivulus</i> sp.</p>
<p>Especies típicas de aguas ácidas, transparentes, negras y de morichales.</p>	<p>Myliobatiformes: <i>Paratrygon aiereba</i>, <i>Potamotrygon</i> spp.</p> <p>Characiformes: <i>Abramites hypselonotus</i>, <i>Ammocryptocharax</i>, <i>Astyanax</i>, <i>Bryconops</i>, <i>Carnegiella</i>, <i>Copella</i>, <i>Curimatella</i>, <i>Curimatopsis</i>, <i>Hemigrammus</i>, <i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>, <i>Hyphessobrycon</i>, <i>Moenkhausia</i>, <i>Nannostomus</i>, <i>Pyrrhulina</i>, <i>Tetragonopterus</i>, <i>Thoracocharax</i>, <i>Xenagoniates bondi</i>.</p> <p>Siluriformes: <i>Agamixys</i>, <i>Corydoras</i>, <i>Farlowella</i>, <i>Microglanis</i>, <i>Pimelodella</i>, <i>Trachelipterus</i>.</p> <p>Perciformes: <i>Apistogramma</i> spp., <i>Aequidens metae</i>, <i>Cichla</i> spp., <i>Heros severum</i>, <i>Crenicichla</i> spp. <i>Mesonauta</i> spp., <i>Geophagus</i> spp., <i>Mikrogeophagus ramirezi</i>, <i>Satanoperca</i> spp.</p>

altamente homogéneos, a excepción de la presencia de algunos conglomerados arcilloso-arenosos, generalmente perforados donde se aloja una fauna béntica diversa (Fig. 4.1). Por otro lado, muchos de estos fondos son lo suficientemente profundos como para carecer de luz, por lo que no existe crecimiento vegetal arraigado al mismo, en profundidades mayores a los 2 metros. La mayoría de las especies

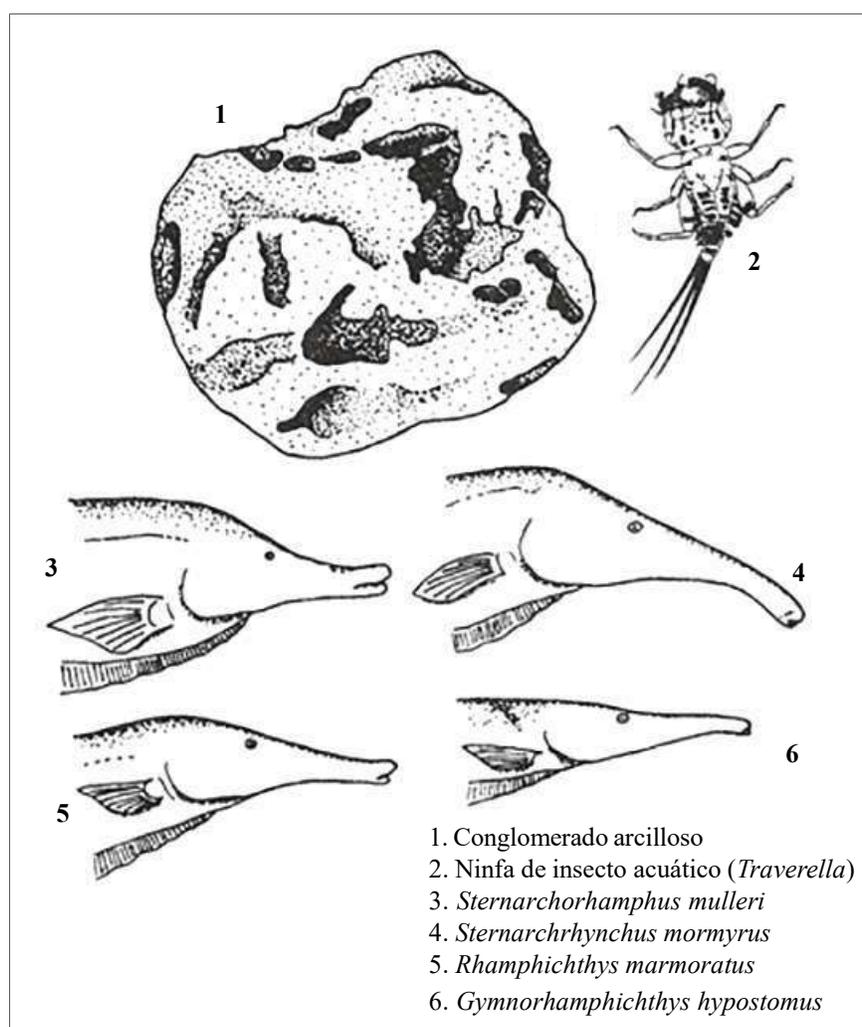


Figura 4.1. Asociación ecológica (alimentaria) de cuchillos (Gymnotiformes e insectos en el fondo de los ríos.

que habitan estas regiones poseen adaptaciones peculiares para la vida en estas condiciones.

Así por ejemplo, los peces Gymnotiformes poseen “órganos eléctricos” que les permiten la electrolocalización de obstáculos, de potenciales presas, etc. o la comunicación con miembros de la misma población o especie (Kramer, 1996; Albert y Crampton, 2006; Machado-Allison, 2020). Los “bagres”, Siluriformes poseen barbillas bucales (maxilares y mentonianas) y el cuerpo cubiertos de papilas gustativas que les permite localizar el alimento, evadir predadores y también comunicación a través de sensaciones o estímulos químicos. La producción de “feromonas” u otras sustancias como la de “alarma” son particularmente importantes en muchas de las especies de éste orden (Karlson y Luscher, 1959; Solomon, 1977; Chivers y Smith, 1998; Machado-Allison, 2020).

El Cuadro 4.1 muestra las especies más comunes en este tipo de hábitat y es de destacar la ausencia de peces del Orden Characiformes y la alta diversidad de bagres y peces eléctricos. Algunas especies como por ejemplo, *Gymnorhamphichthys hypostomus*, *Sternarchorhamphus mulleri* y *Sternarchorhynchus mmormirus* están especializados en alimentarse de la fauna benthica que esta asociada a los conglomerados arcilloso-arenosos conocidos como ripiales (Fig. 4.1) localizados en el fondo del canal principal de los grandes ríos como el Apure, Orinoco y Portuguesa (Marrero, 1983, 1989; Marrero *et al.*, 1987). Finalmente, debemos añadir que los grandes bagres comerciales (*Brachyplatystoma* spp. y *Pseudoplatystoma* spp.) explotan estos hábitats durante el día, migrando a aguas superficiales o ribereñas durante el crepúsculo o la noche.

b) *Huecos en troncos, raíces y bancos ribereños.* Las riberas de los caños y ríos del llano, generalmente están provistas de vegetación leñosa abundante formando un bosque de galería, el cual produce material alóctono (ramas y troncos) que al caer al cuerpo de agua, contribuye al incremento de la heterogeneidad espacial de los mismos. Estas ramas y troncos sumergidos crean microhábitats característicos, los cuales son explotados por una alta diversidad de organismos acuáticos como peces, crustáceos, insectos y algas.

Por otro lado, la continua erosión que ejerce el agua sobre los bancos, se traduce en descubrir las raíces de los árboles y formar cuevas, las cuales son utilizadas como refugio o nidos durante el proceso reproductivo principalmente por bagres loricáridos de los géneros *Hypostomus* y *Pterygoplichthys* (Fig. 4.2).



Figura 4.2. Banco de la ribera del Caño Falcón, Esteros de Camagüán (Guárico) mostrando los huecos (nidos) construidos por especies de loricariidos, generos *Hypostomus* y *Petrygoplichthys*, descubiertos durante la sequía.

Una gran variedad de especies de peces habitan estos microhábitats y algunas de estas son mostradas en el Cuadro 4.1. Cabe destacar la presencia de anostómidos (*Abramites* y *Anostomus*), cíclidos (*Mesonauta* y *Crenicichla*) y los bagres loricáridos (*Hypoptoma*, *Farlowella*, *Pterigoplichthys*, *Panaque* y *Pseudohemiodon*), entre otros. Estos peces, generalmente, presentan coloraciones altamente llamativas como lo es la presencia de bandas oscuras sobre fondos claros. Estos patrones son posiblemente disruptivos con este tipo de hábitat, permitiendo a estas especies un camuflaje efectivo ante los depredadores. Por otro lado, las especies de loricáridos obtienen gran cantidad de alimento provenientes del perifiton que crece sobre los troncos y áreas ribereñas de los bancos o el mismo tronco (xilofagia) consumido por especies de Panaque (Nelson *et al.*, 1999) (Fig. 4.3). Finalmente, algunas especies de cíclidos (p.e., *Crenicichla*) usa los troncos para depositar sus huevos (Fig. 4.4).



Figura 4.3. *Panaque nigrolineatus*. 1. Dibujo esquemático de dientes espatulados; y 2. Fotografía subacuática. Foto I. Mikolji

c) *Islas flotantes de "bora"*. Uno de los biotopos característicos en las áreas inundables del llano es formado por una asociación de plantas flotantes y/o semi arraigadas que incluyen principalmente gramíneas como *Paspalum* y "boras" de las especies *Pistia stratioides*, *Eichhornia crassipes* y *Salvinia prostrata*. Junk (1970) y Sazima y Zamprogno (1985) presentan información acerca de la ecología y producción de estas islas para el Amazonas y muestran la gran importancia de estos biotopos para el refugio y nutrición de numerosas especies de animales acuáticos y terrestres, incluyendo a los peces (Fig. 4.5).



Figura 4.4. Huevos de *Crenicichla* sp. adosado a un trozo de madera sumergido.

En nuestros llanos, una gran cantidad de especies de peces (cuadro 4.1) utilizan estas áreas en la bajada de aguas. Uno de los aspectos que vale la pena destacar es la gran diversidad de especies pertenecientes a diferentes grupos taxonómicos. Algunas de ellas (p.e., *Pyrrhulina laeta* y *P. brevis*) utilizan las hojas de las boras (*Eichhornia*) para colocar sus huevos fuera del agua y son mantenidos húmedos mediante un continuo salpiqueo o lluvia proveniente de la acción de las aletas de los machos (Breder y Rosen, 1966). Otras especies como *H. littorale* (curito), *Astronotus* sp. (pavona) y *Apistogramma* spp. (ciclidos enanos), cuchillos (*Adontosternarchus* y *Brachyhyppopomus*) curimátidos (*Curimatopsis*, *Curimatella* y *Xiphocharax*) y juveniles de cachamas (*Colossoma macropomum*), morocotos (*Piaractus orinoquensis*) y coporos (*Prochilodus mariae*) y algunos bagres como *Pimelodus blochii* y *Pimelodella* spp., usan este biotopo para obtener alimento o refugiarse.

d) *Riberas cubiertas por gramíneas y ciperáceas* (Fig. 4.6). Estos biotopos son muy parecidos al anterior, tanto por las especies vegetales dominantes que lo forman como la alta diversidad de especies de peces que están asociados a ellos. Sin embargo, esta comu-



Figura 4.5. Vista paisaje de los Esteros de Camaguán (lluvias) con las “islas de bora” formando parte del frente litoral. Foto A. Blanco D.

nidad posee una complejidad y productividad primaria y secundaria mucho mayor, lo cual permite el albergue y alimentación de un alto número de especies de peces, principalmente microcarácidos y formas juveniles y adultos de Characiformes y Siluriformes (Cuadro 4.1). Algunas de las especies presentes realizan en estas áreas sus actividades reproductivas en las que se puede destacar la fabricación de nidos circulares en las riberas (p.e. *Hoplias malabaricus*) sobre cuerpos sumergidos o lajas (*Aequidens* y *Astronotus*) o mucho más complejos como los nidos flotantes de los curitos (*Hoplosternum littorale*, ver adelante) (Machado-Allison y Zaret, 1984).

Muchas especies cumplen sus primeros estadios del desarrollo en estas áreas, donde obtienen abundante alimento (zooplancton, principalmente) y refugio (Fig. 4.7). Los patrones de coloración de algunas de ellas, formado, principalmente, por bandas transversales oscuras, seguramente tienen una función disruptiva en este medio (Fig. 4.8). Otros juveniles se mueven en aguas más abiertas y de corriente, formando generalmente cardúmenes mixtos como, por ejemplo, los coporós (*Prochilodus mariae*), cachamas y morocotos



Figura 4.6. Boral con gramíneas creciendo en el litoral de caños y lagunas del llano.



Figura 4.7. *Xenagoniates bondi* y la vegetación flotante (raíces de *Eichhornia crassipes*) a las cuales generalmente está asociado.

(*Colossoma* y *Piaractus*), palometas (*Mylossoma albiscopum*) y caribes (*Pygocentrus cariba*). La mayoría poseen manchas circulares u ovaladas (oceladas), cuya función puede ser múltiple: camuflaje, interacción social, mimetismo, etc. (Machado-Allison, 1982a).

Podemos concluir, sin lugar a dudas, que estas áreas poco profundas y cubiertas por abundante vegetación flotante y arraigada, representan los hábitats más importantes para la proliferación, cría y desarrollo (áreas *nursery*) de especies de peces de los llanos (Mago-Leccia, 1970, 1978; Machado-Allison, 1982b, 1990, 1992;

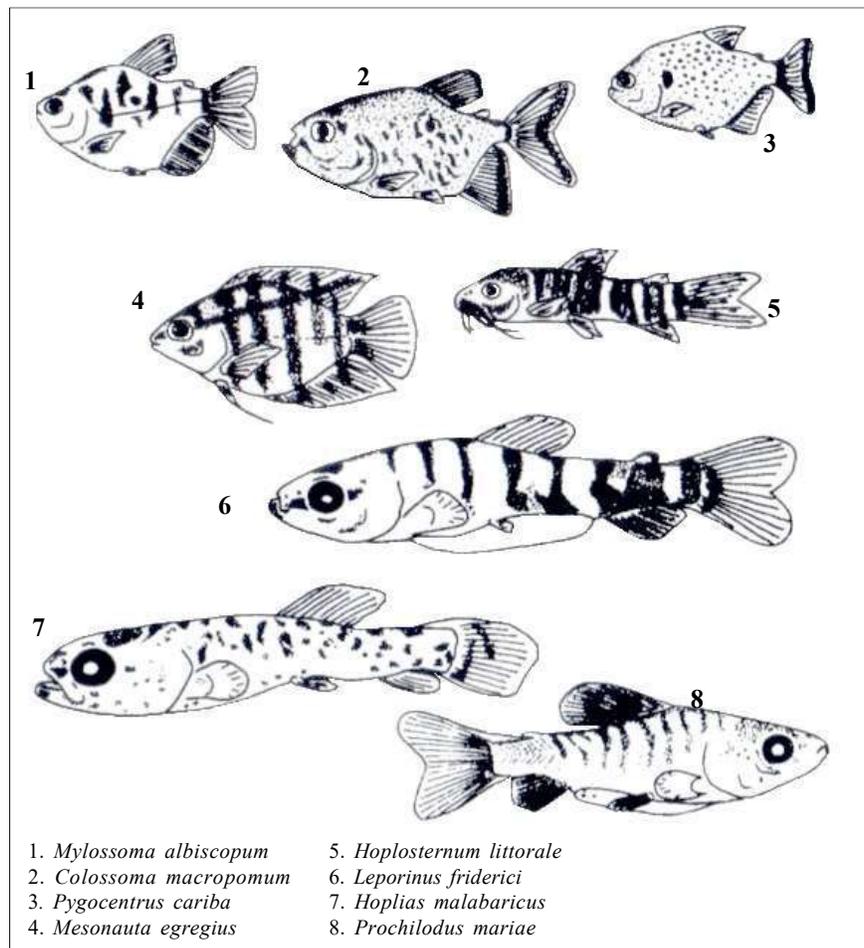


Figura 4.8. Patrón de coloración en algunos juveniles de peces de los llanos.

Machado-Allison y García, 1986; Machado-Allison y Zaret, 1984; Echevarría y Machado-Allison, 2015; González, 2016; Winemiller *et al.*, 2018).

e) *Charcos y canales temporales*. Estas áreas son generalmente formadas por aguas de lluvia o por el desborde de quebradas, caños y ríos. La construcción de carreteras en nuestro país en dirección este-oeste, modificando la dirección natural de esorrentía de quebradas y torrenteras, ha contribuido enormemente a la formación artificial de muchos de estos ambientes y a la dispersión o colonización por parte de especies de peces anuales (Fig. 4.9) que son característicos de este tipo de ambientes temporales. Desde el punto de vista biótico, las especies de peces que explotan estos ambientes han desarrollado mecanismos reproductivos altamente especializados, resultando en la producción de huevos altamente resistentes a la desecación. Los huevos son enterrados en el fango y eclosionan al comienzo de nuevo período de lluvias. El desarrollo de las larvas es rápido y su alimento principal está constituido por larvas de dípteros.



Figura 4.9. Peces anuales: *Gnatholebias zonatus*

f) *Los ecosistemas de morichal y ríos de aguas claras y ácidas.* están reconocidos en la Orinoquia y la Amazonia colombo-venezolana, como ecosistemas muy frágiles e importantes desde el punto de vista ecológico. Son sistemas que cuentan con una riqueza ictica muy bien estructurada y definida, aunque no debidamente documentada ni caracterizada hasta ahora. La ictiofauna de los ríos y lagunas de morichal, se reconocen albergan cerca de 390 especies en el país (Machado-Allison *et al.*, 2013). Esta gran diversidad incluye casi todos los órdenes registrados para otros cuerpos de agua continentales con los Characiformes (tetras, y sus aliados) y los Siluriformes (bagres) como los grupos de mayor diversidad. Le siguen los Cichliformes (matagueros, oscar, festivos, convictos y pavones) y por último los Gymnotiformes (peces eléctricos). Sin embargo, también hay una gran variedad de grupos pequeños como los Cyprinodontiformes (peces anuales y guppies), Pleuronectiformes (lenguados), Synbranchiformes (anguilas de río), Clupeiformes (sardinias y arenques), Beloniformes (picúas y agujas).

Desde el punto de vista ecológico representan un refugio para la fauna acuática y silvestre dado a que son ambientes permanentes muy destacables en el período de sequía cuando el resto de la sabana carece de agua. Pero por el otro lado, las investigaciones señalan que el 57% del material consumido por los peces (principalmente artrópodos, frutas y semillas) es de origen terrestre (alóctono). El medio acuático (autóctono) proporcionó el otro 43 %, incluyendo algas (15%), bentos (insectos y microcrustáceos, 21%), detritus (6 %) y peces (1%) (Marrero *et al.*, 1999) (Ver adelante.). Los ríos de agua ácidas y claras generalmente tienen orígenes en morichales o nacen como manantiales en sabanas sobre fondos arenosos. Sus aguas son completamente transparentes. Al igual que los morichales poseen una fauna acuática atractiva por su colores, pero además, con numerosas especies deportivas como los “pavones” (*Cichla* spp), “payaras” (*Hydrolicus*) y “saltadores” o “bocones” (*Brycon* y *Salminus*).



Figura 4.10. Cardumen de *Corydoras* sobre el fondo de un morichal. Foto I. Mikolji

CAPÍTULO 5

HISTORIA NATURAL DE PECES DEL LLANO INUNDABLE

Las áreas de inundación de los grandes ríos tropicales de África y América se les ha asignado una función muy importante relacionada con el ciclo biológico de numerosas especies de peces que incluye aspectos como reproducción, protección y alimentación (Lowe-McConnell, 1964, 1975; Nelson, 1964; Welcome, 1979). En nuestro país se ha comenzado con la obtención de este tipo de información, contándose actualmente con una lista preliminar de especies que se reproducen y/o desarrollan en este tipo de ambientes temporales (Machado-Allison, 1982b, 1990, 1992, 2005, Machado-Allison *et al.*, 2010; Mago-Leccia, 1970, 1978).

En general, los peces que forman parte de la ictiofauna continental de Venezuela y que pueblan las áreas inundables del bajo llano, tienen un solo período reproductivo sincronizado con el comienzo de las lluvias. Esto ha sido constatado en diversos grupos como: Gymnotiformes (Brull, 1983; Provenzano, 1984); Siluriformes (López y Machado-Allison, 1975; Machado-Allison y López, 1975; Machado-Allison y Zaret, 1984), Characiformes (González, 1980; Machado-Allison, 1982b, 1990, 1992). Esta condición es similar a la observada en otras áreas de sabanas y ríos tropicales de América (Lowe-McConnell 1964; Fittkau, 1970). Varias evidencias apoyan la hipótesis de esta estacionalidad reproductiva:

1) las “ribasones” (migraciones de peces) con propósitos reproductivos suceden generalmente durante el período de lluvias o de subida de aguas. Por ejemplo: “sapuara” (*Semaprochilodus laticeps*), “coporo” (*Prochilodus mariae*), “cachama”, (*Colossoma*

macropomum) “palometa” (*Mylossoma albiscopum*), “morocoto” (*Piaractus orinoquensis*), al igual que los bagres gigantes del género *Brachyplatystoma* hacen migraciones aguas arriba del canal principal del Orinoco;

2) La maduración de las gónadas sucede inmediatamente antes del período lluvioso de manera de estar listas para el desove al comenzar la subida de aguas;

3) Observaciones de comportamiento (apareamientos, cortejos, construcción de nidos y defensa de territorio) en algunas especies.

4) La aparición de larvas y juveniles inmediatamente posterior a la subida de aguas. Este único período reproductivo está determinado por influencias, tales como: abundancia de alimento (fito y zooplancton, fases larvales de insectos, abundantes semillas), incremento de albergues (abundantes plantas flotantes y gramíneas) y cambios fisicoquímicos de las aguas (transparencia, pH, temperatura y oxígeno). Sin embargo, si las condiciones son óptimas durante todo el año, vale decir, el mantenimiento de las condiciones nutricionales y de calidad de agua, numerosas especies pueden lograr múltiples desoves por año (Lowe-McConnell, 1975).

Sin agotar todas las posibilidades de interacciones reproductivas y ecológicas con el medio ambiente en el bajo llano, podríamos dividir a los peces en dos grandes grupos:

1. los que generalmente cumplen todo su ciclo biológico dentro del área de esteros y caños inundables. La mayoría de estas especies poseen adaptaciones para soportar cambios drásticos (alimentación, respiración y metabolismo) durante el período seco y poseen movimientos locales restringidos; y

2. los que cumplen parcialmente su ciclo biológico en áreas inundables. Estas especies generalmente desovan en el canal principal del río y sus huevos o larvas son arrastrados hacia las riberas, caños y esteros, en donde completan su desarrollo. Aquí incluiremos en un aparte final las especies comerciales de bagres migradores.

5.1. El primer grupo está formado por una gran diversidad de especies como: *Hoplosternum littorale*, *Loricariichthys brunneus*, *Pseudohemiodon* sp., *Hypostomus plecostomus*, *Pterygolicthys multiradiatus*, *Tracheliopterus galeatus*, *Entomocorus benjamini*, *Hepapterus blohmi*, *Copeina arnoldi*, *Pyrrhulina brevis* y *P. laeta*, *Hemigrammus unilineatus*, *Pygocentrus cariba*, *Astronotus* sp., *Mesonauta egregius*, *Apistogramma* spp. *Mikrogeophagus ramirezi*, *Hoplias malabaricus*, *Paratrygon aiereba*, *Potamotrygon* spp., *Gnatholebias hognei* y *G. zonatus*, *Rachovia maculipennis* y *Poecilia reticulata*. Todas estas especies poseen como característica común el presentar hábitos reproductivos complejos, los cuales incluyen cortejo, desarrollo de estructuras anatómicas especiales, fabricación de nidos y cuidado parental de las crías.

5.1.1. Los curitos (*H. littorale*) inician el período reproductivo durante la sequía (abril-mayo), evidenciado por el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios en los machos. Este carácter se manifiesta por la aparición de un gancho óseo en la región terminal de las “espinas” pectorales. Posteriormente, toda la estructura toma un color rojizo intenso. Este proceso espinoso tiene como función el proteger el área donde se encuentra el nido.

Al comenzar la inundación de las sabanas y proliferación de gramíneas y otras plantas acuáticas (p.e., *Paspalum*, *Pistia* y *Eichhornia*), los machos se dedican a la construcción de nidos de forma cupular, flotantes y elaborados con trozos vegetales, principalmente *Paspalum* y *Mimosa*, los cuales están cementados por una sustancia viscosa. La sección interna es hueca y es llenada de espuma elaborada por el pase de aire a presión a través de las branquias de los machos en esta especie (Figura 5.1). Aparentemente, el nido es una respuesta selectiva a presiones, tanto bióticas (depredadores) como abióticas (equilibrio térmico, oxígeno). Sin embargo, otra hipótesis más reciente e igualmente aceptable es la posibilidad de que el nido sea utilizado por el macho para la obtención de más de un desove (Machado-Allison y Zaret, 1984). Las hembras maduran un promedio de 6.000 óvulos, los cuales son fecundados por el macho dentro del nido mediante un proceso de cortejo y postura bastante complejos (cuadro 5.1).



1



2

Figura 5.1. Detalles de nidos de *Hoplosternum littorale*; 1. Nido en forma natural vista desde la superficie; y 2. Nido disectado mostrando la masa ovígera rodeada con espuma.

Cuadro 5.1. Fecundidad, sitio de desove y cuidado parental en algunas especies de peces de las áreas inundables del llano de Venezuela

Especies	Promedio de óvulos	Sitio de desove	Cuido parental
<i>P. mariae</i>	± 200.000	Canal principal (M)	-----
<i>S. laticeps</i>	1.600.000	Canal principal (M)	-----
<i>C. cerasina</i>	100.000	Canal principal	-----
<i>M. albiscopum</i>	100.000	Canal principal (M)	-----
<i>C. macropomum</i>	± 500.000	Canal principal (M)	-----
<i>P. orinoquensis</i>	± 400.000	Canal principal (M)	-----
<i>P. blochii</i>	50.000	Canal principal	-----
<i>P. fasciatum</i>	300.000	Canal principal	-----
<i>P. hemiliopterus</i>	5.400.000*	Canal principal	-----
<i>A. metae</i>	300	Riberas del río	No especial
<i>A. bimaculata</i>	300	Riberas del río	No especial
<i>M. geayi</i>	400	Riberas del río	No especial
<i>P. maxilaris</i>	100	Riberas del río	No especial
<i>H. unilineatus</i>	100	Riberas del río	No especial
<i>C. spilurus</i>	200	Riberas del río	No especial
<i>T. venezuelensis</i>	400	Riberas del río	No especial
<i>H. malabaricus</i>	± 40.000	Riberas y lagunas	Cuido especial
<i>L. typus</i>	200	Riberas y lagunas	Cuido especial
<i>Pseudohemiodon</i> sp	200	Riberas y lagunas	Cuido especial
<i>H. littorale</i>	6.000	Esteros y caños	Cuido especial
<i>P. brevis</i>	100	Esteros (hojas)	Cuido especial
<i>C. arnoldi</i>	100	Esteros (hojas)	Cuido especial
<i>P. cariba</i>	5.000	Esteros (raíces)	Poco cuidado
<i>H. plecostomus</i>	100-200	Bancos de caños	Cuido
<i>P. multiradiatus</i>	100-200	Bancos de caños	Cuido
<i>Astronotus</i> sp.	3.000	Esteros y caños	Cuido de nido
<i>P. ramirezi</i>	100	Riberas y esteros	Cuido de nido
<i>P. squamosissimus</i>	200.000	Lagunas y préstamos	No especial
<i>P. reticulata</i>	12*	Lagunas, ribera	Cuido especial
<i>P. orbigny</i>	12*	Lagunas	Cuido especial

*Castillo (1988)

Los huevos eclosionan aproximadamente en 96 horas y las larvas de saco vitelino permanecen cerca del nido semihundido, el cual crea un microhábitat rico en micro-organismos que sirven de alimento a las mismas durante sus estadios iniciales del desarrollo. Al desaparecer el saco vitelino (48 horas, aproximadamente), las larvas se mueven hacia el fondo ribereño cerca de los tallos de las gramíneas y/o raíces de plantas flotantes. Esta etapa se caracteriza por el desarrollo de una coloración bandeada (figura 5.2), que le sirve de camuflaje ante posibles depredadores.

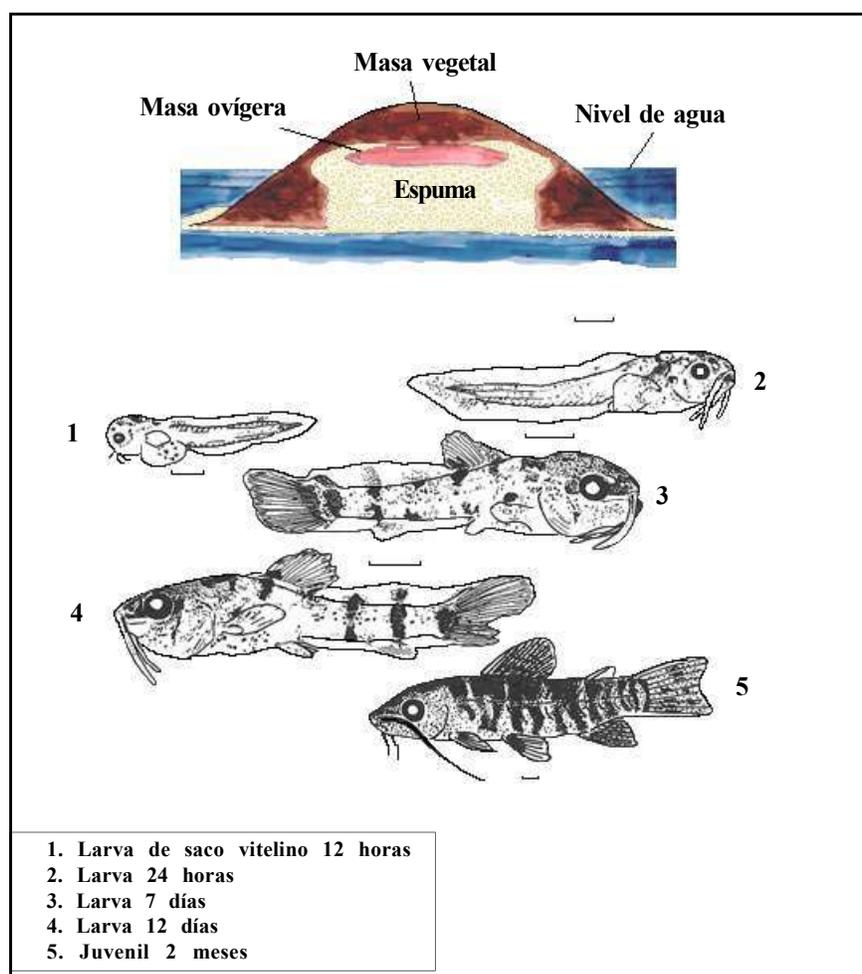


Figura 5.2. Nido y desarrollo en *Hoplosternum littorale*. Tomado y modificado de Machado-Allison (1986).

Los estadios de larva y juvenil temprano se caracterizan por el desarrollo del sistema de placas óseas y “espinas” pectorales. Durante este período, su alimentación es básicamente zooplancton y larvas de insectos (dípteros). Al término de la etapa de juvenil, los peces cambian de color hacia un oliváceo homogéneo, desarrollan el aparato respiratorio secundario a nivel intestinal y completan la osificación de las placas laterales, y finalmente migran hacia aguas más profundas donde se alimentan de organismos presentes en el fango (algas y rotíferos). Esta última situación generalmente está sincronizada con la bajada de aguas y comienzo del período de sequía, completando su desarrollo bajo estas condiciones. En esos momentos se les ve formando un “aguaje” en los caños casi secos, debido a la permanente migración de cientos de ejemplares a la superficie para respirar aire atmosférico.

5.1.2. Las agujas o cholas (*Loricariichthys brunneus* y *Pseudohermiodon* sp.) son dos especies de bagres loricáridos que también habitan y se reproducen en estos cuerpos de agua temporales del llano. Las dos especies poseen un cuidado parental complejo. En *L. brunneus*, el macho comienza a desarrollar el labio superior formando una especie de saco durante el período seco (inmediatamente anterior al comienzo de lluvias). Igualmente, las gónadas maduran durante este período. Al comienzo de las lluvias se produce la oviposición y fecundación, las cuales forman una masa compacta de aproximadamente 100 huevos. Esta masa es “cargada” por el macho dentro de la “bolsa labial” altamente vascularizada y que aparentemente tiene propósitos no sólo de protección, sino también de intercambio gaseoso (Fig. 5.3) (Machado-Allison y López, 1975).

Después de la eclosión que se sucede, aproximadamente, a las 96 horas de la postura, nace una pequeña larva con un saco vitelino muy reducido que perdura por 24 horas. Las larvas comienzan de inmediato a desarrollar un patrón de coloración bandeado, similar al descrito anteriormente para los “curitos” (Fig. 5.2). Durante los primeros estadios del desarrollo se alimentan de microorganismos adheridos a los tallos y troncos sumergidos y ocasionalmente zooplancton. Cuando son juveniles pasan a vivir asociados a los

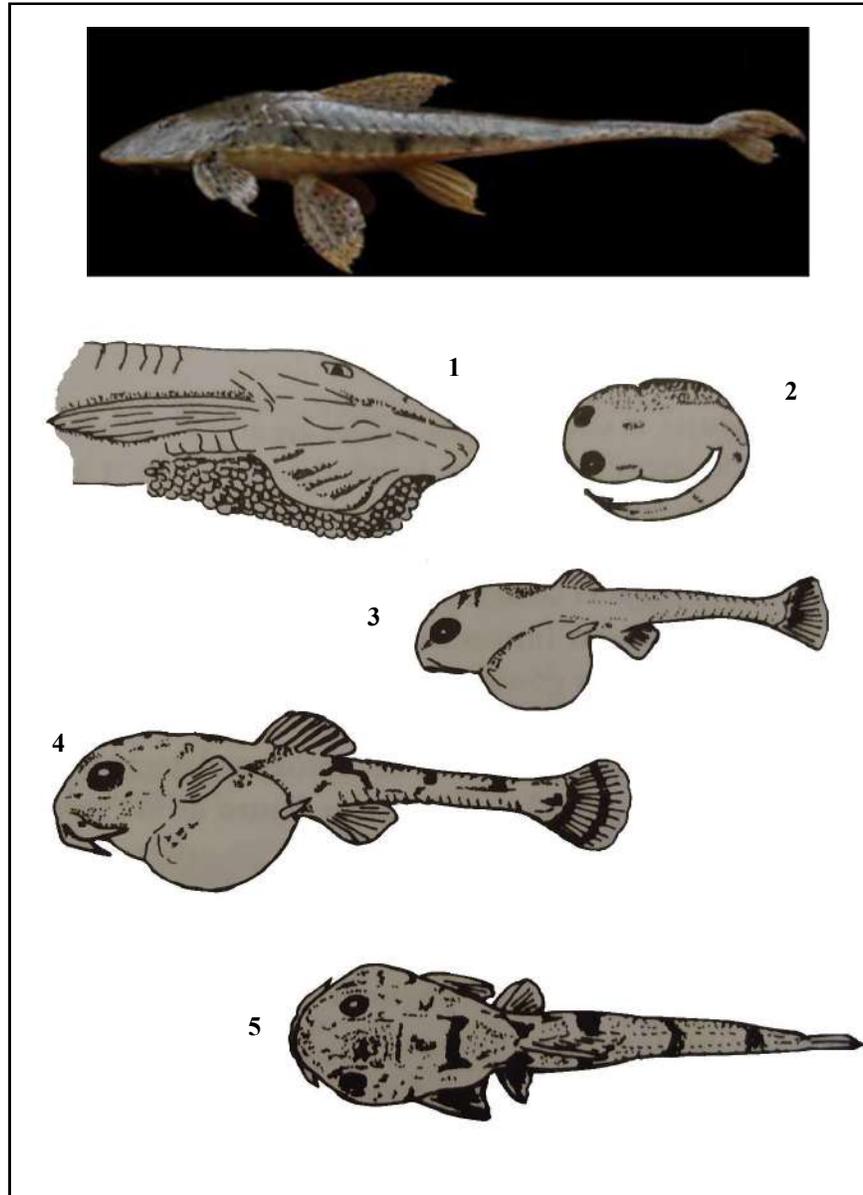


Figura 5.3. Foto adulto y serie de desarrollo de *Loricariichthys brunneus*: 1. Dibujo cabeza de macho con masa ovígera. 2. Embrión; 3. Larva de saco vitelino (3h); 4. Larva saco vitelino (12h); 5. Larva (72h).

fondos fangosos y su alimentación está compuesta básicamente de perifiton que obtienen rasgando objetos y troncos sumergidos.

Pseudohemiodon sp.¹, aunque generalmente la hemos observado habitando los fondos arenosos y pedregosos de los ríos pequeños que forman parte de la cuenca hidrográfica del río Portuguesa, también se encuentra frecuentemente en las áreas inundables del llano. La masa de huevos es plana y se encuentra adosada a la región ventral (abdominal) del macho y de esta manera es protegida.

El promedio de número de huevo es aproximadamente 60 (López y Machado-Allison, 1975). Una observación interesante en esta especie es la aparente carencia de la etapa de larva de saco vitelino (Fig. 5.4). Las larvas recién eclosionadas aparecen pigmentadas con las bandas transversales características y con un desarrollo osteológico avanzado, el cual incluye el filamento caudal típico en este grupo de peces y la presencia de odontodes sobre las aletas. Estas observaciones nos permiten concluir que el desarrollo de esta especie es más rápido que en otros loricariidos estudiados. La alimentación desde su nacimiento está compuesta de perifiton y organismos asociados a objetos sumergidos y tallos de gramíneas.

5.1.3. *Hypostomus plecostomus* y *Pterygoplichthys multiradiatus*. Estas dos especies de bagres loricariidos, conocidas comúnmente con el nombre de corronchos, se reproducen en estas regiones del bajo llano inundable. Los machos fabrican nidos en los bancos areno-fangosos de las riberas de caños y préstamos (Fig. 5.5), los cuales se evidencian al bajar las aguas. Estas especies

¹ Originalmente esta especie ha sido identificada en nuestras colecciones como *Pseudohemiodon laticeps*. Sin embargo, Insbrucker y Nijsen en 1978 duda de esta identificación e indican que los caracteres indicados por López y Machado en 1975, parecen ser más cercanos a *Pseudohemiodon aphitanos* especie descrita (Insbrucker y Nijsen, 1978). Sin embargo, indican que los caracteres dados por López y Machado (1975) sobre los juveniles son diferentes a su especie y pueden ser válidos para describir una posible nueva especie para la cuenca del Orinoco.

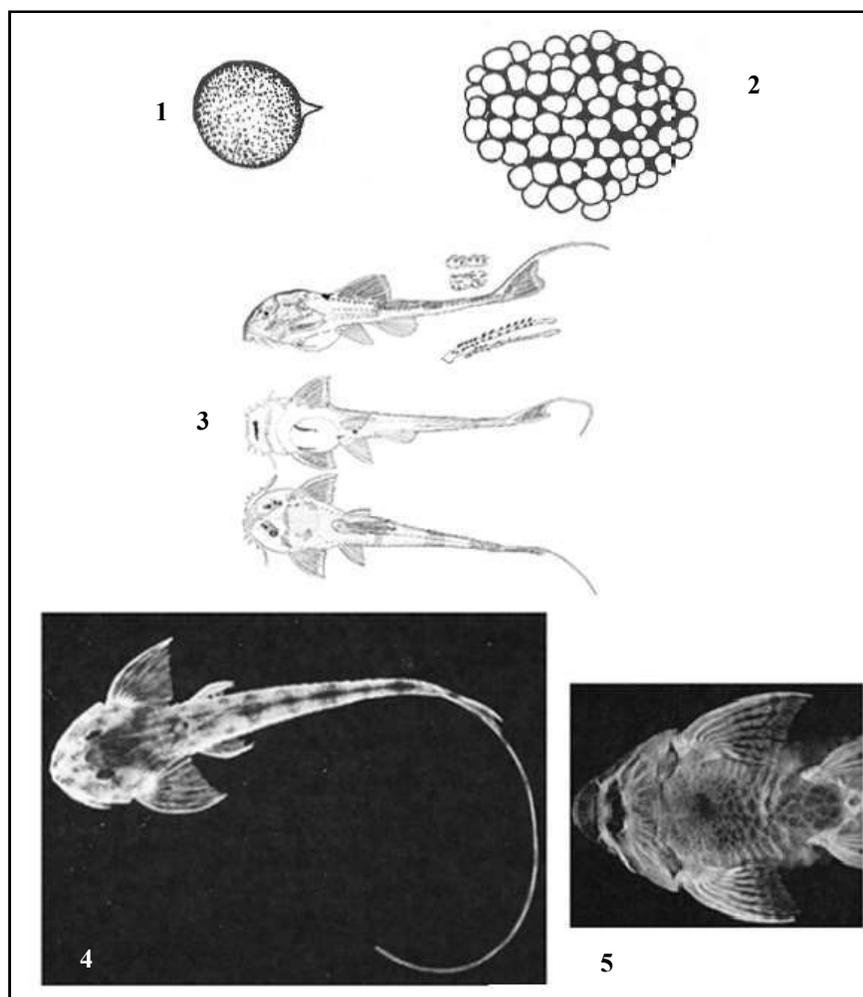


Figura 5.4. Desarrollo de *Pseudohemiodon* sp. 1. 1. Huevo; 2. Masa ovígera; 3. Vistas lateral, ventral y dorsal de una larva recién nacida; 4. Juvenil (2.6 cm L.E.); 5. Vista ventral de la cabeza de un adulto. Modificado de López y Machado-Allison (1975).

comienzan a madurar sus gónadas inmediatamente antes del comienzo de las lluvias (marzo-abril) y un carácter sexual secundario evidente es el enrojecimiento del primer radio pectoral en los machos.

Las hembras son capaces de ovoponer un promedio de 2.000 óvulos, los cuales son fecundados dentro del nido y protegidos pos-

teriormente por el macho, el cual se coloca tapando la entrada del mismo. El período de desarrollo del embrión es parecido al de otros bagres loricáridos y dura, aproximadamente, 96 horas, eclosionando una larva de saco vitelino, la cual se transforma en larva en las próximas 24 a 48 horas. Posteriormente, las larvas desarrollan el patrón característico del grupo con bandas transversales en el cuerpo y las aletas.

Su alimentación durante los primeros estadios del desarrollo se compone principalmente de perifiton que obtiene raspando los tallos de gramíneas y objetos sumergidos. Este hábito es parecido al de los adultos, los cuales explotan aguas más profundas.

5.1.4. *Ageneiosus magoi*, *Entomocorus gameroi*, *Epapterus blohmi*, *Tracheliopterus galeatus*, *Tetranematichthys wallacei* y *Trachycorystes trachycorystes* son especies de bagres auqueniptéridos de hábitos reproductivos especiales, en los cuales se encuentran involucrados cambios morfológicos y anatómicos impor-

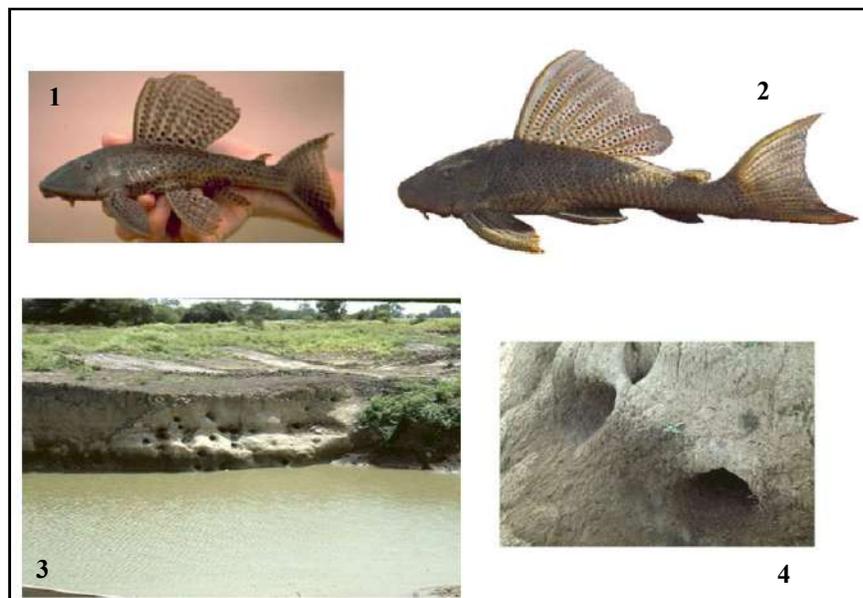


Figura 5.5. Loricaridos: 1. *Hypostomus plecostomus*; 2. *Pterygoplichthys multiradiatus*; 3. Vista panorámica de un banco de ribera del caño Falcón, Camagüán, Guárico; 4. Detalle del nido.

tantes para un cortejo complejo y fecundación interna. Los machos modifican las barbillas maxilares, la “espina” y los primeros radios de la aleta dorsal y la aleta anal forma un órgano intromitente denominado “pseudopene”.

En *Entomocorus gameroi* se produce un alargamiento inicial del cuerpo e incremento de la coloración en los machos a comienzos del periodo lluvioso. Posteriormente, se evidencian los cambios anatómicos de la aleta anal formando el pseudopene, alargamiento y engrosamiento del primer radio de las aletas pélvicas, alargamiento del primer radio (espina) de la aleta dorsal y curvatura del mismo, y, finalmente, la reducción y engrosamiento de las barbillas maxilares (Fig. 5.6) (Mago Leccia, 1983).

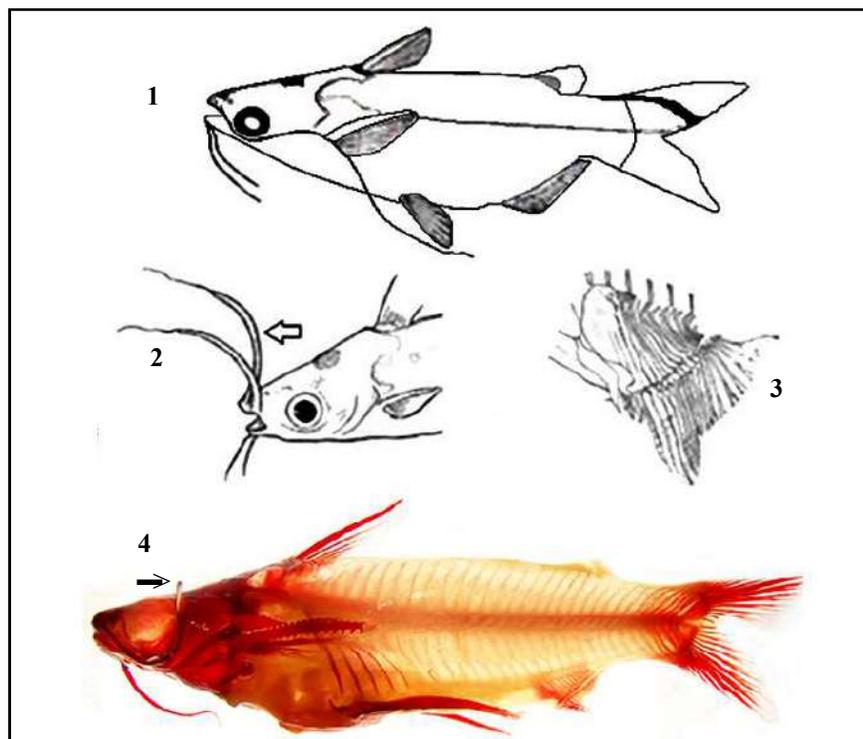


Figura 5.6. Dibujos originales de *Entomocorus gameroi* mostrando: 1. Ejemplar no modificado; 2. Barbillas modificadas (Flecha); 3. Detalle de la aleta anal modificada en pseudopene; 4. Material diafanizado de *Entomocorus gameroi* mostrando el desarrollo de la aleta dorsal, barbilla y el pseudopene de la aleta anal. Tomado de Mago-Leccia (1983). Foto I. Mikolji.

En *Epapterus blohmi* (Fig. 5.7) se produce, al igual que en *Entomocorus gameroi*, un desarrollo de estructuras dimórficas en los machos. La aleta dorsal se alarga y engrosa su primer radio. La aleta anal modifica los primeros radios y el poro genital migra exteriormente formando así el pseudopene. Finalmente, las barbillas maxilares se osifican y engrosan al igual que en otros bagres aucheniptéridos.



Figura 5.7. Dibujo Original de *Epapterus blohmi*.

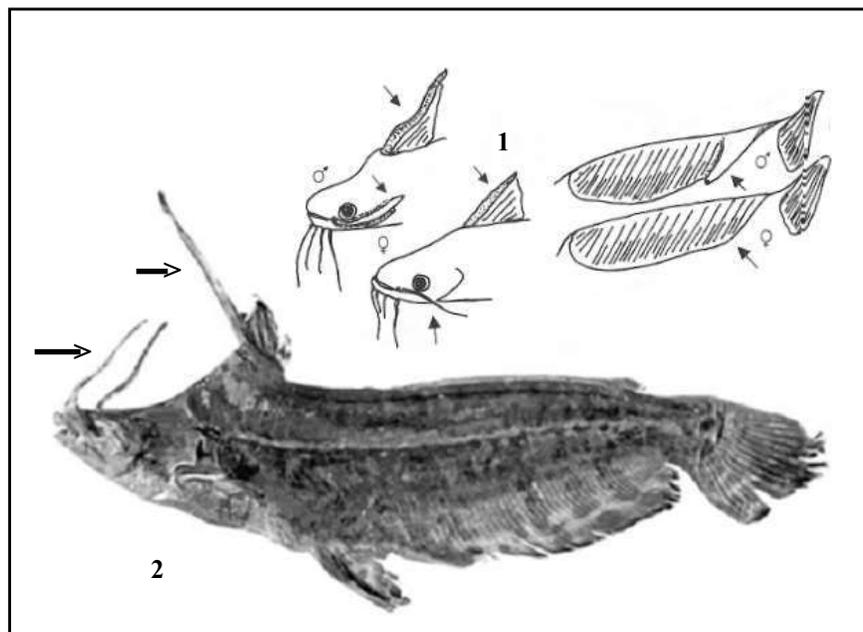


Figura 5.8. 1. *Tracheliopterus galeatus*, dibujos de la cabeza y aleta anal mostrando modificaciones sexuales; **2.** Foto de *Tetranematichthys quadrifilis* mostrando modificaciones en las barbillas y aleta dorsal.

La descripción detallada del cortejo en *T. galeatus* y otros Auchenipteridae ha sido publicada por Burgess (1982) y más recientemente (Burns *et al.*, 2000; Wanderley y Wosiack, 2010; Santos *et al.*, 2013). Las estructuras desarrolladas en las barbillas (ganchos) y la aleta dorsal y pectorales, ejercen una función del mantenimiento de la hembra en posición (Fig. 5.9) para la intromisión del pseudopene y así fecundar internamente a los óvulos (ver: <https://www.youtube.com/watch?v=SUB O2q5gOGM>).

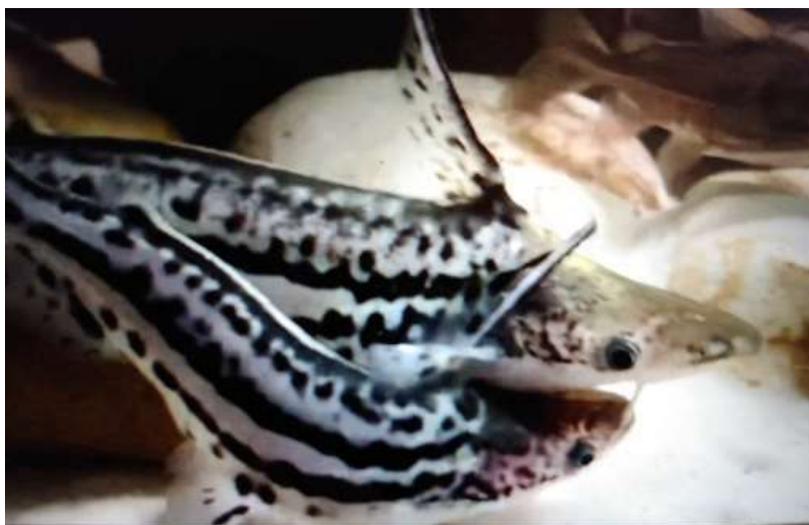


Figura 5.9. Abrazo nupcial en *Ageneiosus magoi* tomado de video en Youtube (<https://www.youtube.com/watch?v=SUBO2q5gOGM>)

Con respecto a la fecundación y desarrollo embrionario, en algunas especies estudiadas (p.e. *Auchenipterus nuchalis*), la presencia de un pseudopene y la fecundación interna esta asociada con el desarrollo de testículos complejos, un par de vesículas seminales y la liberación de espermatozoides en forma de haces discretos (espermatozeugmata) que caracterizan el aparato reproductor masculino en especies con fertilización interna (Burns *et al.*, 2002; Mazoldi *et al.*, 2006). Estos haces de espermatozoides aparentemente son usados discretamente por las hembras mientras maduran los óvulos. Los huevos liberados aparecen con estructuras para su anclaje en el medio entre la vegetación o raíces de plantas acuáticas.

En cuanto a los hábitos alimentarios poco se conoce. Análisis de los contenidos estomacales de juveniles y adultos de *Trachelyopterus galeatus*, *Tetranematichthys wallacei* y *Trachycorystes trachycorystes* en el morichal Nicolasito del sistema del Río Aguaro-Guariquito indica que estas especies son carnívoras con una combinación de varias familias de insectos y pequeños crustáceos de origen autóctono y alóctono los cuales preferiblemente capturan en horas crepusculares o nocturnas (Andrade y Machado-Allison, 2009). Vari *et al.*, (1984) informan que *Epapterus blohmi* se alimenta exclusivamente de restos vegetales (algas filamentosas y otras plantas) durante el período de sequía.

5.1.5. *Hypophthalmus edentatus* y *H. marginatus* son bagres pimelodidos que se encuentra habitando las áreas tranquilas y someras de préstamos y esteros. Estas especies se reproducen en estas áreas durante el período de lluvias, al igual que otras que habitan en el llano. Sin embargo, colectas realizadas en préstamos cercanos al Caño Falcón (Camagüán, Estado Guárico) muestran que estas especie son capaces de tener más de un desove por año cuando las condiciones son aceptables (agua y alimento permanentes). Se han publicado datos sobre sus fecundidades las cuales muestran una gran diferencia. En *H. edentatus* se han reportado fecundidades absolutas de cercana a 30.000 huevos, mientras que en *H. marginatus* sólo 10.000 (Lasso, 2004). No se conocen cambios estructurales dimórficos en estas especies.

Los juveniles tempranos son extremadamente parecidos a los adultos tanto es forma como en los hábitos alimentarios. Ambas especies incluyen principalmente zooplancton (copépodos y cladóceros), los cuales son “filtrados” a través del tamiz branquial.

5.1.6. Los lebiasínidos *Copeina arnoldi* y *Pyrrhulina filamentosa* son habitantes comunes de las áreas de ribera en donde abunda la vegetación flotante y arraigada. Los machos desarrollan un dimorfismo sexual al final del período seco caracterizado por el desarrollo de la aleta dorsal y lóbulo superior de la aleta caudal. También, la aleta dorsal posee un patrón de coloración muy llamativo

consistente en una mancha negra ocelada bordeada de un color rojizo, anaranjado o amarillento. Las otras aletas (pectorales, pélvicas y anal) presentan tonos rojizos con sus bordes externos negros. Finalmente, aparecen series de puntos rojos sobre el cuerpo combinado con una banda incompleta negra sobre las primeras escamas de la línea lateral. Esta combinación de desarrollo de las aletas y patrones de coloración los hace muy llamativos para uso ornamental en acuarios. Las hembras poseen colores opacos y muy poco desarrollo en las aletas descritas anteriormente.

El cortejo en ambas especies es parecido y esencialmente consta de toques por parte del macho, principalmente hacia la zona abdominal de la hembra. Este comportamiento ha sido observado en otros peces lebiasínidos (p.e. *Piabucina pleurotaenia*, Machado-Allison, 1974). Cuando es inminente el desove, ambos peces saltan fuera del agua y la hembra coloca sobre la cara externa de las hojas de la “bora” (*Eichhornia* sp.) una masa pequeña de huevos que son rociados con esperma. Este proceso se repite varias veces hasta que la hembra termina colocando cerca de 100 huevos. El macho, posteriormente, se encarga de “bañar” o “rociar” con agua los mismos mediante el movimiento brusco de sus aletas y así evita su desecación. Este comportamiento ha sido observado en acuarios y documentado ampliamente (Breder y Rosen, 1966; Gobel, 1932; Stoye, 1935).

Los huevos eclosionan entre las 72 y 96 horas y las larvas de saco vitelino quedan escondidas entre las raíces de estas plantas, transformándose en larvas en aproximadamente 48 horas. Durante el período de crecimiento o desarrollo larval, éstas permanecen cerca de la bora donde existe un microhábitat óptimo para su desarrollo, ya que les proporciona albergue y alimento en abundancia (zooplancton y larvas de insectos). Los juveniles y adultos cambian a una dieta principalmente insectívora (terrestre y acuática), la cual capturan cerca de las riberas.

5.1.7. Los peces de la Familia Characidae (*Hemigrammus unilineatus*, *Hyphesobrycon metae*, *Moenkhaussia dichrourea*, y *M. lepidura*) y Serrasalminidae poseen un comportamiento reproductivo aparentemente similar. Los machos de las dos primeras

especies poseen un carácter dimórfico caracterizado por el desarrollo de estructuras en forma de ganchos en los primeros radios de la aleta anal (Fig. 5.10). Estos ganchos han sido denominados “órganos de contacto” y su función se ha hipotetizado como elementos para la estimulación del desove y defensa del territorio (Wiley y Collette, 1970).

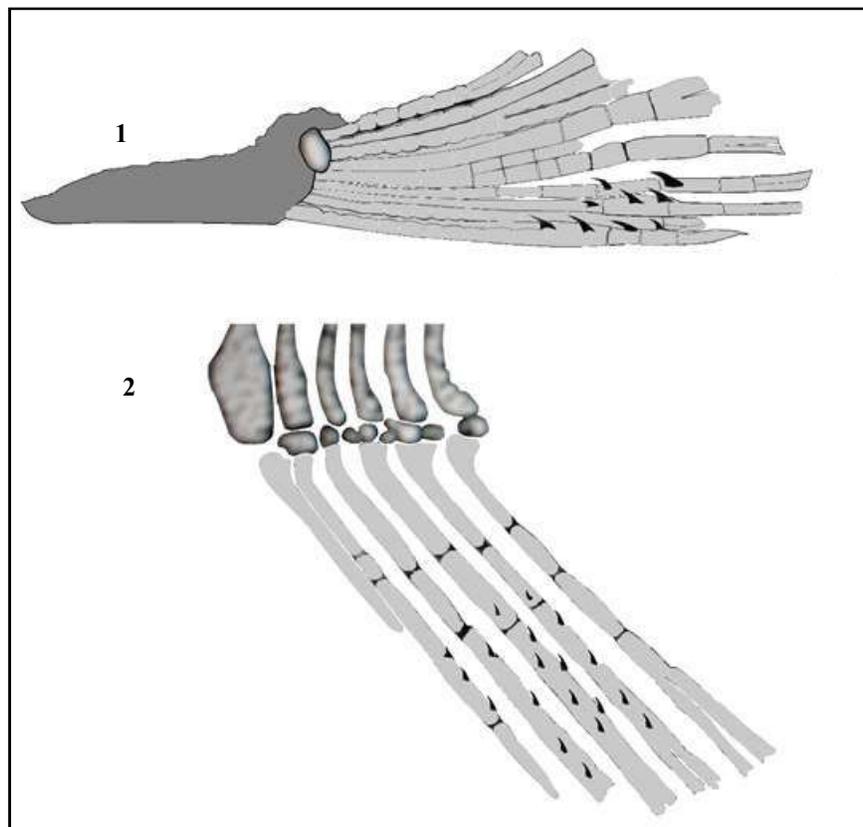


Figura 5.10. Ganchos en aletas de Characidae: 1. Aleta pélvica; 2. Aleta anal.

Las especies en este grupo, generalmente, usan las raíces y hojas de “boras” o “lirios” para colocar sus huevos durante el período de inundación. En acuarios se ha obtenido información del proceso, el cual consta simplemente de repetidos pases de las parejas por entre las raíces (y hojas) de las plantas, colocando un cierto número de óvulos, los cuales son fecundados por continuos pasajes del macho regando espermatozoides (Breder y Rosen, 1966; Gery, 1977) (Fig. 5.11).

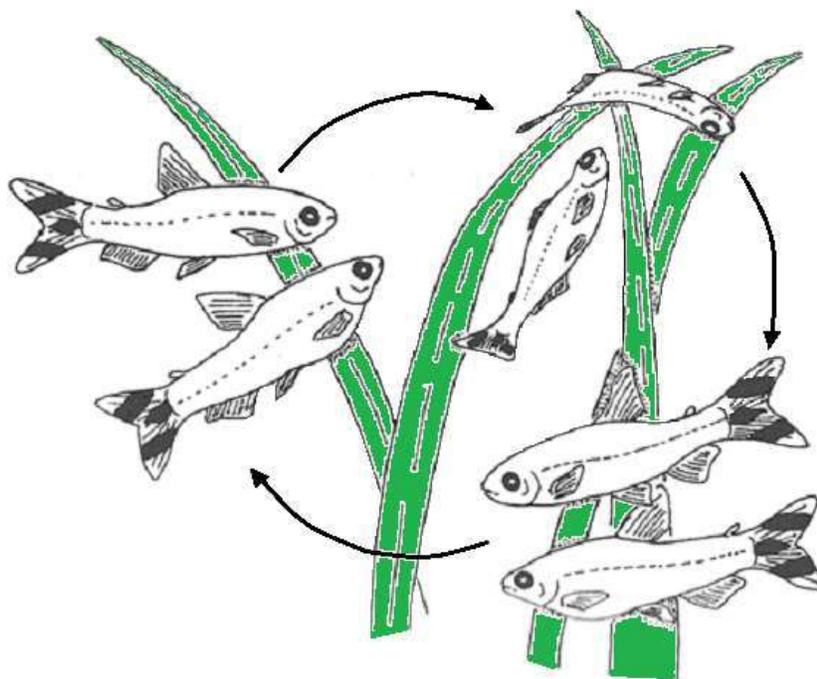


Figura 5.11. Secuencia del apareamiento y postura de huevos entre las plantas sumergidas comúnmente observado en peces characiformes (Fam. Characidae y Serrasalminidae).

Los huevos permanecen adosados a las raíces hasta que nace una larva de saco vitelino en, aproximadamente, 48 horas. La larva de saco vitelino se caracteriza por ser semitransparente, no pigmentada y con un desarrollo osteológico muy pobre. Esta etapa es variable en cada especie pero puede durar entre las 72 y 120 horas. El pase a la etapa de larva está determinado por la formación de las estructuras bucales que les permite adquirir su alimento en forma externa, por el comienzo de la osificación de los radios de las aletas y por la aparición de pigmentaciones sobre el cuerpo. Durante esta etapa los peces permanecen entre las raíces de las plantas flotantes, alimentándose principalmente de zooplancton. Las formas juveniles se independizan de este microhábitat, formando comúnmente cardúmenes que se mueven en aguas abiertas, pero cercanas al litoral. Durante este período su alimentación es variada, incluyendo plancton, larvas de insectos y, ocasionalmente, pequeñas semillas.

Las larvas y juveniles de *Pygocentrus cariba*, *Serrasalmus medinai*, *S. irritans* y *S. rhombeus* (Fam. Serrasalminidae) varían excepcionalmente del patrón anteriormente descrito. A partir de tallas pequeñas (30-40 mm), cambian a una dieta compuesta, principalmente, de escamas y radios de aletas de otros peces; ejemplares de 70 milímetros en adelante comen únicamente tejido animal (peces y otros vertebrados). Un aspecto de particular importancia es la coloración que desarrollan los juveniles y adultos de *P. cariba*, con el cuerpo plateado dorsal y lateralmente, mientras que la región ventral de la cabeza y abdomen es de color rojo fuego. Este patrón es “copiado” casi exactamente por los juveniles de otra especie de pez serrasalmino (*Piaractus orinoquensis*) o “morocoto”, el cual vive simpátricamente y conforma cardúmenes mixtos con *P. cariba*. Este patrón mimético (posiblemente mulleriano), es seguramente convergente, ya que estas dos especies no están filogenéticamente cercanamente relacionadas (Machado-Allison, 1982a;b).

Por otro lado, es de particular atención la proliferación de los caribes, cuando las condiciones del medio cambian de una estacionalidad (inundación-sequía) a una condición de mantenimiento del volumen de agua permanente (p.e. reservorios o represas). Estudios desarrollados en acuarios (p.e. *Shedd Aquarium* en Chicago) indicaron que en condiciones óptimas (27-30 °C, pH neutro y alimentación) esta especie logra más de un desove por año (*Trop. Fish. Hobb.*, 1963). Este fenómeno reproductivo generalmente se dispara al bloquear el curso natural de los ríos con la construcción de represas y diques, creando un sistema lacustrino más o menos estable que es aprovechado al máximo por esta u otras especies de caribes relacionadas. Evidencia de esto se puede encontrar en la Represa de Calabozo (Guárico) y Las Majaguas (Portuguesa) donde los “caribes” se transformaron en una “plaga”. Igualmente, esto sucede con la construcción de “prestamos” (en Venezuela) o los “acudes” en el norteste del Brasil (Fontenelle, 1960).

5.1.8. Los cíclidos *Astronotus* sp., *Mesonauta egregius* y *M. insignis* aprovechan también las raíces, tallos y hojas de las plantas flotantes o arraigadas semiacuáticas para colocar sus huevos o pro-

teger sus crías recién nacidas. Durante el período de sequía los adultos se preparan madurando sus gónadas y desarrollan los caracteres sexuales secundarios. En ambas especies los machos son muy vistosos y desarrollan el primer radio de la aleta pélvica, formando una especie de filamento.

El desove en ambas especies puede ocurrir entre las raíces de las plantas o cercano a ellas sobre un sitio previamente limpiado. *Astronotus* sp. produce entre 1.000 a 3.000 óvulos (Fontenelle, 1953; Obs.pers.), mientras que las especies de *Mesonauta* producen un número menor (100-300). Debemos hacer notar que en estas áreas sólo se produce un desove por año, sin embargo, en estudios realizados con las mismas especies en condiciones artificiales (acuario) y en poblaciones que habitan áreas con agua permanente (represas y lagunas), se puede producir más de un desove.

Un comportamiento usual de los cíclidos es la limpieza de los huevos y la eliminación de aquellos que pudieren estar afectados por hongos o no hayan sido fecundados. En el caso de *Astronotus* que desova en aguas casi completamente anóxicas los padres “ventilan” el nido creando una corriente de agua permanente mediante el movimiento de sus aletas (Val y de Almeida-Val, 1995).

Las larvas de ambas especies nacen en aproximadamente 48 a 72 horas y permanecen asociados a sus padres. En *Astronotus* sp. esta asociación es extrema, ya que los padres secretan un mucus corporal altamente nutritivo, acompañado de un estimulante metabólico (feromona) al cual se adhiere un gran número de microorganismos que son aprovechados por las crías. Las larvas de saco vitelino son transparentes y poseen tres pares de glándulas adhesivas: dos pares en el tope y un par en la región ventral de la cabeza. El saco vitelino es grande y permite la nutrición endógena por varios días (Fig. 5.12). En esto peces el desarrollo larval es lento (Faria Paes *et al.*, 2011).

Larvas de estas dos especies, aproximadamente, 20 milímetros de largo, desarrollan un patrón de coloración altamente disruptivo (Fig. 5.13), el cual le permite protegerse ante la presencia de predadores.

El color marrón combinado con bandas claras funciona como un camuflaje perfecto para la vida entre las raíces de las boras (*Eichhornia* y *Pistia*), donde frecuentemente se las encuentra alimentándose de pequeños insectos, crustáceos y moluscos.

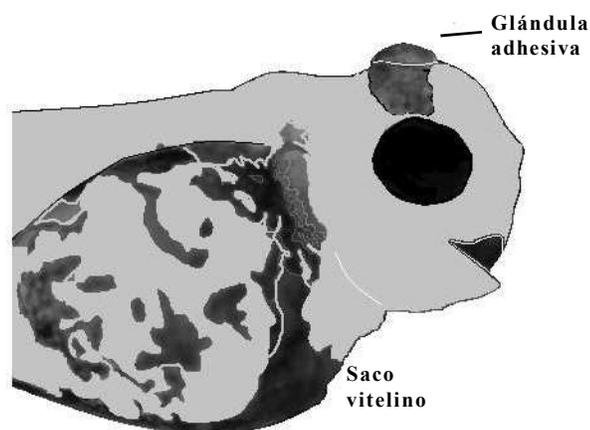


Figura 5.12. Dibujo esquemático de una larva de saco vitelino mostrando la glándula adhesiva en el tope de la cabeza.

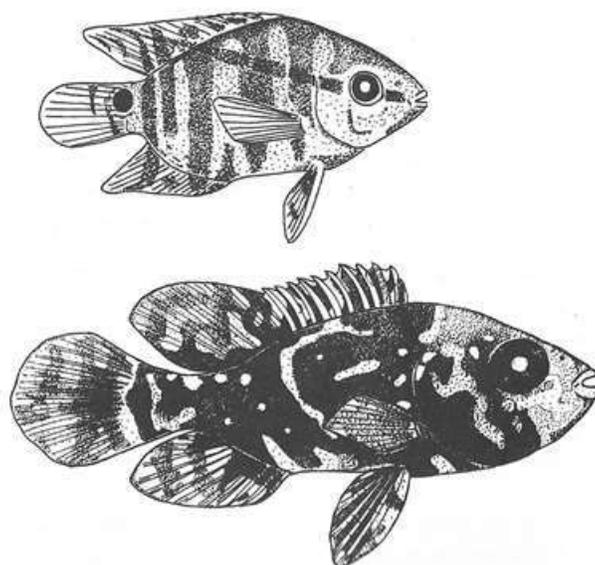


Figura 5.13. Detalle del patrón de coloración disruptiva en juveniles tempranos de: 1. *Mesonauta egregius*; 2. *Astronotus* sp.

En el caso de los hábitos reproductivos de *Mesonauta egregius* hay muy pocas observaciones naturales. Hay bastante información en reproducción artificial. La información disponible en las especies amazónicas (*M. festivum*) y las del Orinoco (*M. egregius*) son particularmente similares. Una descripción detallada del comportamiento reproductivo se presenta en Pires *et al.*, (2014). Tomando en cuenta esto podemos indicar que estas especies frecuentemente colocan sus huevos en superficies limpias como el envez de las hojas de plantas flotantes como las “boras” (*Eichhornia*) o en la planta semiacuática *Thurnia sphaerocephala*. La fecundidad se encuentra entre 800 a 2000 huevos, aunque es muy variable ya que son desovadores parciales y se reproducen todo el año con un pico máximo durante el período de lluvias.

El área es patrullada por ambos padres. Sin embargo, al sentir una amenaza, el macho huye y la hembra se queda cerca. Posteriormente el macho regresa en varias oportunidades. Se explica este comportamiento del macho como el de atracción o señuelo para engaño y evitar que los huevos o larvas sean atacados.

Durante el cuidado de los alevines, ambos padres nadan a su alrededor mientras las crías muerden trozos de perifiton unidos a estructuras como raíces y hojas muertas. Notoriamente y a menudo, los padres se colocan uno frente al otro, manteniendo los alevines entre ellos (Fig. 5.14). Este posicionamiento opuesto de los cuerpos

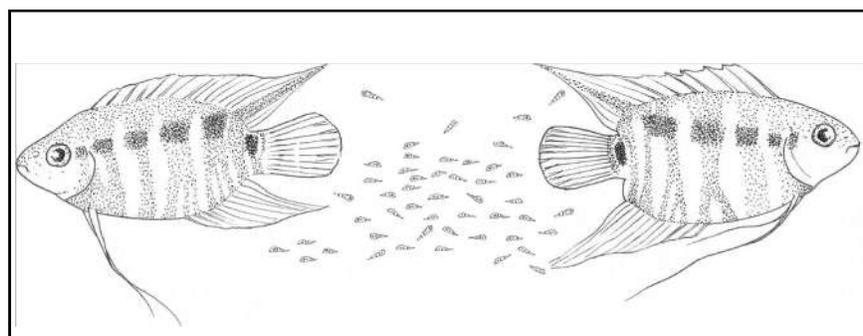


Figura 5.14. Dibujo de un posicionamiento típico y patrón de color asumido por los padres de *M. festivus* durante el cuidado de los padres hacia los alevines. Tomado de Pires *et al.*, 2014.

sugiere un patrullaje activo para los posibles depredadores de alevines y también puede ayudar con la detección de fuentes de alimento para la descendencia. Los juveniles y adultos de estas especies tienen hábitos alimentarios generalistas que incluye detritus, periphyton y microcrustáceos e insectos que viven asociados a la vegetación arraigada y flotante. Sin embargo, su dieta puede cambiar de acuerdo con la disponibilidad de alimentos (Röpke *et al.* 2013). Estas características no sólo pueden contribuir al mantenimiento de los individuos en el hábitat, sino también ampliar la gama de nuevos entornos adecuados que pueden ser colonizados.

Además del cambio de color en el *M. festivus* adulto mientras cuida a su descendencia, el patrón de color de los juveniles también puede cambiar al ser perturbados mediante la adopción de un patrón de color moteado (Fig. 5.15). Los individuos cambian su color corporal mientras descansan y los vistos durante la noche comúnmente muestran rayas oscuras verticales distintivas. Estos patrones fueron observados por el autor en *M. egregius* en el Acuario “Agustín Codazzi”. Este último patrón de color, junto con una postura de natación frontal, y el plegado de las aletas (excepto el pectoral) dan al pez un aspecto de una “hoja” flotando lentamente a la deriva por la corriente.

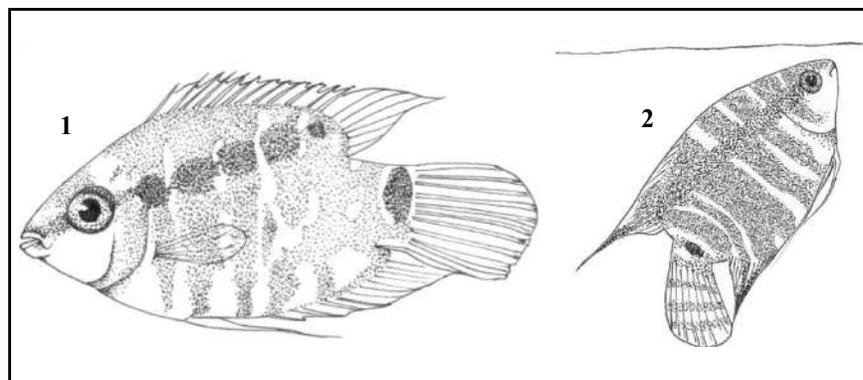


Figura 5.15. Patrones de coloración disruptivos adoptado por juveniles. 1. moteado en nado libre; 2. bandeado en reposo (nocturno). Tomado de Pires *et al.*, 2014.

Es de hacer notar que estas dos especies poseen una gran importancia en la industria de acuarios. Las “mesonauta” o “ciclido bandera” (*M. egregius*) y el “oscar” (*Astronotus* sp.), como son comúnmente conocidas, representan un potencial pesquero ornamental aún no aprovechado por nuestro país; ambas especies son fácilmente domesticables y altamente recomendables para ser cultivadas artificialmente como acuicultura rural en estas áreas inundables de los llanos. Finalmente, *Astronotus* sp. conocida comercialmente como “pavona” tiene importancia comestible dado a que posee una carne de alta calidad, por lo que su estudio y producción en cautiverio permitiría ofrecer un producto muy aceptable para consumo humano y al producir una tecnología propia evitaríamos la introducción de especies foráneas.

5.1.9. Las “guabinas”, *Hoplias malabaricus*, son consideradas cosmopolitas (o representan un complejo de especies) en América del Sur. Generalmente, habitan en zonas ribereñas de las áreas inundables y caños del bajo llano de Venezuela. Como hemos indicado es una especie adaptada a los estrés ambientales con aguas muy cálidas (> 35) y anóxicas; además de la capacidad de poder trasladarse sobre terreno seco en busca de nuevas áreas. Empiezan su maduración sexual durante el período de sequía. Al comienzo de las lluvias y posterior llenado de las sabanas, esta especie comienza con la fabricación de nidos entre la vegetación ribereña. El nido consiste de una excavación circular, la cual es permanentemente limpiada y protegida por el macho. Las hembras pueden colocar entre 5.000 hasta 20.000 óvulos en diferentes camadas durante el período reproductivo. Estos óvulos son fecundados por baños de esperma. Posteriormente, la hembra es expulsada del nido, quedando éste al cuidado del macho.

Después de un período corto (48-72 horas) nacen las larvas de saco vitelino (Fig. 5.16), las cuales permanecen dentro del nido. Un carácter importante de estas larvas es el poseer un órgano adhesivo, localizado en la región dorso-anterior del hocico y de función desconocida. El saco vitelino se reabsorbe en aproximadamente 72 horas y las larvas comienzan con una alimentación voraz que incluye fases tempranas de insectos acuáticos, cladóceros y copépodos. Las lar-

vas mayor es de 40 mm de largo presentan una dieta mixta que incluye insectos, larvas de camarones y peces pequeños, que capturan en las riberas protegidas por gramíneas y plantas flotantes. Las larvas y juveniles presentan patrones de coloración disruptivos que le proporcionan un camuflaje perfecto y mimético con el fondo de estos cuerpos de agua. Este patrón de coloración ayuda a este predador a pasar inadvertido y le permite capturar presas fácilmente.

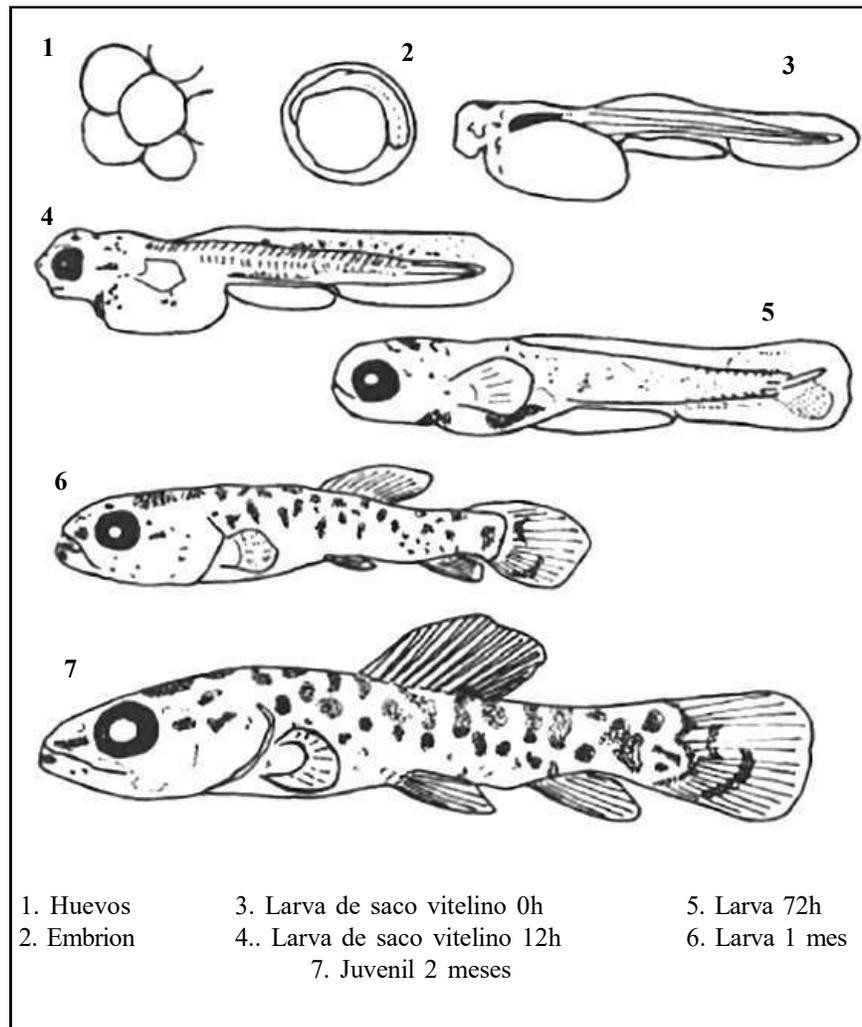


Figura 5.16. Serie de desarrollo de *Hoplias malabaricus*.

Esta especie, al igual que otras presentes que habitan las zonas bajas inundables del llano, se reproduce una sola vez al año, sin embargo, poblaciones que viven explotando cuerpos permanentes (naturales o artificiales) efectúan más de un desove por año. Esto es evidenciado en el Lago de Valencia y en el embalse de Zuata.

5.1.10. Los cíclidos (*Apistogramma hognei*, *A. hongloi* y *Mikrogeophagus ramirezi*) se reproducen en áreas similares a las anteriormente descritas para *Hoplias*, aunque menos profundas. En estas especies hay dimorfismo sexual y el macho está caracterizado por tener los primeros radios de las aletas dorsal, anal y pélvica muy desarrolladas. La coloración generalmente es vistosa e incluye tonos fosforescentes en la cabeza y cuerpo.

En *M. ramirezi*, el cual es endémico de Venezuela, este patrón de coloración es muy llamativo y el cuerpo posee colores azulados, amarillentos y rojizos metálicos, lo que le ha convertido en un pez altamente conocido internacionalmente en la industria de acuarios. Las hembras de esta especie, aunque también presentan una coloración llamativa, no llegan a tener la belleza del macho (Fig. 5.17). En un estudio reciente sobre los hábitos reproductivos de *M. ramirezi* (LaPlante y Delaney, 2020) se indica que el macho invierte mucha energía y tiempo en la búsqueda de la hembra. El macho muestra permanentemente sus colores y extensión de las aletas, y espera de la hembra mostrar el color rosado del abdomen.



Figura 5.17. *Mikrogeophagus ramirezi*. Foto I. Mikolji

Estas especies de “ciclidos pigmeos”, generalmente, hacen nidos que incluyen “lajas”, depresiones en el litoral o tallos y hojas de plantas sumergidas o flotantes. Estas áreas son protegidas por la pareja y en la cual depositan aproximadamente, 100 huevos. Los huevos un vez fecundados son principalmente cuidados por el macho a la manera descrita para *Mesonauta*. Sin embargo, el patrullaje es realizado por la pareja. Las crías nacen en aproximadamente 96 horas. Las larvas de saco vitelino reabsorben su saco aproximadamente a las 72 horas de nacida. Posteriormente, las larvas se mueven a zonas ribereñas protegidas por la abundante vegetación flotante y arraigada. Desde muy temprana edad, estas especies tienen un comportamiento social marcado y frecuentemente se las encuentra en cardúmenes junto a sus padres y moviéndose a lo largo de las áreas poco profundas de las riberas, evitando así el acoso de los depredadores.

El alimento en estas primeras etapas de su vida está compuesto, principalmente, de formas planctónicas (fito y zooplancton), sin embargo, los juveniles y adultos cambian a una dieta generalmente omnívora, incluyendo semillas, insectos y crustáceos.

5.1.11. Finalmente, dentro de esta división de peces que se reproducen en las áreas inundables del bajo llano, tenemos a los vivíparos, los cuales incluyen a grupos diversos como las “rayas de río” (*Potamotrygonidae*), los “guppy” (*Poeciliidae*) y ovíparos especializados con huevos resistentes como los “peces anuales” (*Cyprinodontidae*).

5.1.11.1. La “rayas de río”, *Paratrygon aiereba*, *Potamotrygon motoro* y *P. orbignyi*. Son peces cartilagosos, de fecundación interna. El macho posee un órgano intromitente, el cual desarrolla modificando los radios mediales de las aletas pélvicas (Fig. 5.18). Esta estructura es conocida técnicamente con el nombre de “claspers”. La hembra, por el contrario, posee las aletas normales.

Hasta el momento no se ha podido observar detalle de actividades prenupciales o de cuidado parental en estas especies. Sin embargo, en todas ellas en el momento de su captura las madres preñadas abortan sus embriones los cuales nacen con un gran saco “pla-

centario”. Los datos que se han obtenido de estas especies indican que pueden reproducirse todo el año con una fecundidad muy baja (Cuadro 5.2):

Cuadro 5.2. Datos sobre talla reproductiva en hembras y número de embriones por año. Fuente. Lasso *et al.*, 2014.

Especie	Talla Hemb.	No. embr.
<i>Paratrygon aiereba</i>	370 - 447	1 a 8
<i>Potamotrygon motoro</i>	225 - 300	4 a 11
<i>Potamotrygon orbigny</i>	185 - 230	1 a 17

Observaciones reproductivas en *P. motoro* (Fig. 5.19) en el Amazonas indican para la época de ascenso de aguas (enero) se avistó una hembra adulta con cuatro crías nadando encima de la madre (Lasso *et al.*, 2014). En cuenca del Río Negro, se han

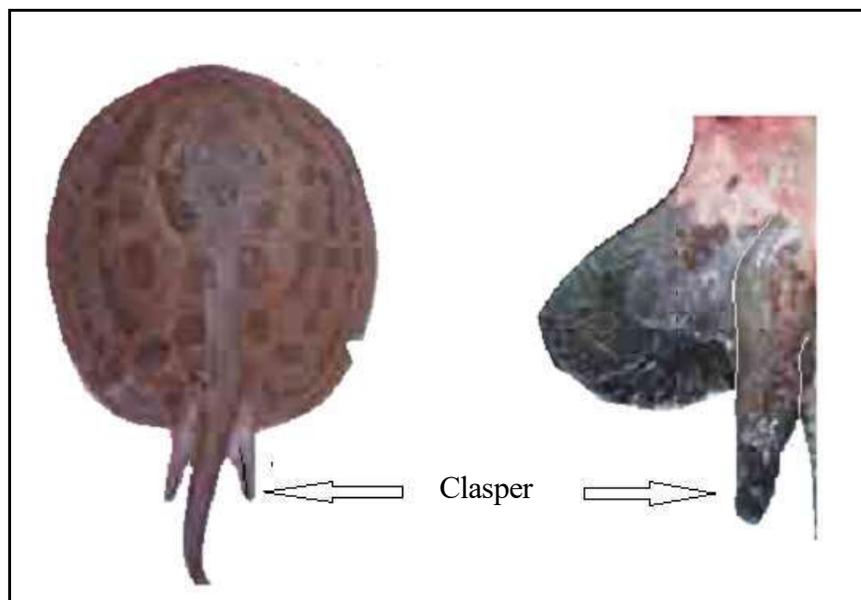


Figura 5.18. Clasper, organo intromitente en rayas. Fotos C. Gama y P. Sánchez Duarte. Modificado de Lasso *et al.*, 2014.

observado nacimientos durante cuatro meses de la época de lluvias, tras un período de gestación de seis meses (la maduración gonadal toma de tres a cuatro meses) y la cópula tiene lugar durante la estación de lluvias. La fecundidad ovárica observada fue de 6 a 11 huevos, la uterina de 4 a 11 embriones. La talla de madurez sexual de 390 mm AD (machos) y 440 mm AD (hembras) (Charvet-Almeida *et al.*, 2005).

Observaciones en *P. orbigny* en los llanos venezolanos (Lasso *et al.*, 2014) indican que las hembras a partir de los 185 mm AD empiezan a mostrar signos de madurez sexual y con 295 mm AD ya están completamente maduras (Lasso *et al.*, 1996). Durante la época seca (diciembre-abril) se registraron diez eventos reproductivos referentes a partos y/o abortos (Fig. 5.19). La fecundidad intrauterina (número de embriones o fetos) para un n=10, varió de 1 (hembra 320 mm AD) a 17 (hembra 770 mm AD). La talla de los embriones fluctuó entre 85 y 126 mm AD, con un peso de 21 a 120 g, respectivamente. La fecundidad ovárica (n=8) varió de 4 óvulos (hembra 320 mm AD) a 17 óvulos (hembra 560 mm AD).

Los juveniles observados poseen el patrón de coloración característico de los adultos y desde temprana edad la espina caudal está presente. Este patrón de coloración los hace miméticos con el fondo arenoso-fangoso de estos cuerpos de agua y, seguramente representa



Figura 5.19. Hembras de *P. motoro* y *P. orbigny* con un feto recién nacido. Fotos C. Lasso y M. Morales-Betancourt.

su principal mecanismo de defensa. La alimentación de los juveniles y adultos es similar a los adultos incorporando camarones (*Macrobrachium* sp.) e insectos que capturan en el fondo de las riberas. Animales grandes también predan sobre caracoles del género *Pomacea*.

5.1.11.2. Otra de las especies vivíparas en estos cuerpos de agua es el “guppy”, *Poecilia reticulata*, la cual es de amplia distribución en nuestros ríos. Este pez “pigmeo” presenta como una de sus características biológicas básicas el tener un polimorfismo marcado en los machos, el cual se manifiesta en la morfología de las aletas y patrones de coloración que pudiera tener relación con comportamiento sexual y escogencia de la pareja. La aleta anal modificada en un gonopodio (Fig. 5.20). Por otro lado, las hembras son mucho más grandes y de color gris (crema) homogéneo con algunas manchas irregulares oscuras, reconocidas fácilmente por lo abultado de su abdomen.

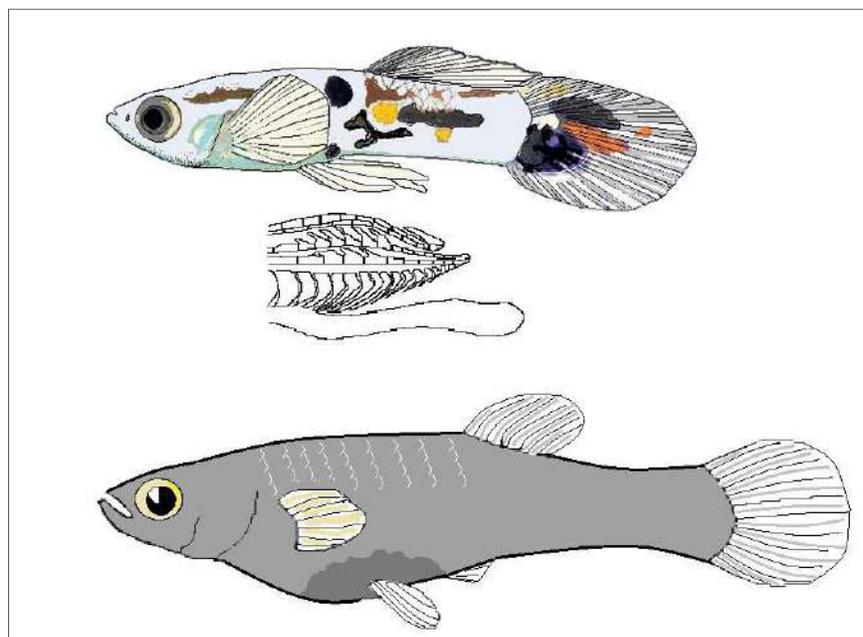


Figura 5.20. *Poecilia reticulata*. Arriba macho mostrando patrón de coloración y detalle del gonopodio. Abajo hembra.

Esta especie es muy prolífica, reproduciéndose permanentemente durante todo el año, ocurriendo partos sucesivos a medida que los embriones se desarrollan. Las hembras están en permanente persecución por más de un macho. Hembras disectadas para este estudio mostraron una amplia gama de estados de desarrollo embrionario dentro de un mismo ejemplar, desde óvulos sin fecundar, huevos, embriones tempranos y embriones tardíos. Este fenómeno se conoce como “superfetación” (Turner, 1937) y es posible, gracias a que los machos depositan dentro de las hembras un espermátforo (estructura llena de espermatozoides), el cual es utilizado a medida que los óvulos maduran. Mientras una hembra tiene un espermátforo activo, no acepta a ningún otro macho. El desarrollo del embrión se produce totalmente dentro de la hembra la cual expulsa a medida que están listos para el “parto” que puede ser un sólo ejemplar o varios consecutivos.

Los padres no tienen un cuidado parental elaborado. Los jóvenes recién nacidos, generalmente, se encuentran entre las gramíneas y plantas flotantes cerca de las riberas inundadas. Durante los primeros estadios del desarrollo se alimentan, principalmente, de zooplancton. Los juveniles y adultos cambian a una dieta mayormente insectívora e incluyen a formas larvales de insectos acuáticos como *Chaoborus*, quironómidos y culícidos. Ocasionalmente, incluyen formas adultas de coleópteros y hormigas proveniente del lavado de las orillas.

5.1.11.3. Los “peces anuales” (*Gnatolebias hognei*, *G. zonatus*, *Rachovia maculipinnis* y *Terranatos dolichopterus*) habitan generalmente en las zonas de charcas, pozos, canales, torrenteras y áreas anegadizas del bajo llano formados tanto por la inundación como por acumulación de aguas de lluvia. Estas especies cumplen estrictamente todo su ciclo de vida biológico en áreas muy restringidas y sólo por un año.

El ciclo reproductivo es sumamente interesante e incluye un período de “dormancia” o de “huevos resistentes” durante la sequía y un período activo de crecimiento acelerado y reproducción durante las lluvias.

En estas especies existe un marcado dimorfismo sexual, principalmente evidenciado por el tamaño del cuerpo, gran desarrollo de las aletas dorsal, anal y caudal y patrón de coloración. Los machos son más grandes, con colores vistosos y presentan un alto desarrollo en las aletas anteriormente mencionadas. Las hembras, generalmente, son de colores opacos, sin marcas o pigmentos especiales y las aletas son normales (Fig. 3.12).

Las hembras entierran los huevos fecundados dentro del fango inmediatamente antes de comenzar el período de sequía. Estos huevos permanecen en el sitio hasta que el área de nuevo tenga agua, eclosionan y las larvas van a la superficie en donde se alimentan de microorganismos (zooplancton). Poco se conoce acerca de la velocidad de crecimiento de estas especies, pero debe ser extremadamente rápido considerando que deben ser adultos antes que el período de lluvias concluya. Los juveniles y adultos poseen una alimentación básicamente insectívora, capturando larvas de dípteros y quironómidos, así como también cualquier insecto terrestre (hormigas, arañas y coleópteros) que cae al agua. Adultos mantenidos en acuarios por más de un año, muestran deformaciones seniles, tales como deformaciones de las aletas, escoliosis vertebral y modificación mandibular. Esto hace difícil su mantenimiento en acuarios a pesar de su belleza.

5.2. La mayoría de las especies que habitan estos cuerpos de aguas temporales y/o permanentes del bajo llano están incluidas en el segundo grupo de especies que sólo cumplen parte de su ciclo biológico (crecimiento) en estas áreas. Este grupo incluye peces con movimientos de tipo migratorio como, por ejemplo: “arenas” (*Triportheus* spp), “bocachicos” (*Curimata cerasina*), “caribes” (*Pygocentrus cariba*), “cachamas” (*Colossoma macropomum*), “coporos” (*Prochilodus mariae*), “morocotos” (*Piaractus orinoquensis*), “palometas” (*Mylossoma albiscopum*), y muchas otras especies de movimientos locales restringidos, como los peces caracoideos y bagres pimeódidos. Los grandes bagres comerciales los trataremos al final.

Durante la estación seca la mayoría de las especies que habitan los cursos o canales principales de los ríos, maduran sus gónadas a

expensas de las bandas de grasa acumulada durante el período de bonanza alimenticia. Al comienzo de las lluvias se inicia la reproducción. Los peces migratorios, algunos de ellos atrapados en las lagunas marginales durante la sequía, pasan a los cuerpos principales y comienzan a concentrarse formando grandes cardúmenes. Las “ribazones”, como es conocida esta actividad en Venezuela, suele ocurrir hacia las cabeceras de los ríos en búsqueda de aguas claras y mejor oxigenadas. Nosotros hemos tenido la oportunidad de observar una de ellas en la localidad de Puerto “Sun-Sun”, sobre el río Boconó (Julio, 1973), y estuvo principalmente constituida por “coporos” (*P. mariae*). Sin embargo, otras especies como “cachamas” (*C. macropomum*), “palometas” (*M. albiscopum*) y “caribes” (*P. cariba*)*, formaban parte del cardúmen (Machado-Allison, 1982b; Mago-Leccia, 1978). Posteriormente Rodríguez-Olarte y Kosowski (2004), publican nuevos datos para la misma área.

Estas especies migratorias aparentemente no desarrollan dimorfismo sexual y maduran una gran cantidad de óvulos (Cuadro 5.1). El desove generalmente es explosivo y se efectúa en el medio del río, donde son fecundados por la esperma secretada por los machos.

5.2.1. Las larvas de *C. macropomum*, *M. albiscopum*, *P. orinoquensis* y *P. cariba* eclosionan rápidamente (48-72 horas). En sus primeros estadios (larvas de saco vitelino) son completamente transparentes y son arrastradas por la corriente hacia las zonas ribereñas y/o anegadas de las sabanas bajas, donde encuentran suficiente protección y alimento para evitar ser depredados y continuar con su crecimiento, asociados a las raíces y tallos de las plantas acuáticas.

Estas cuatro especies de peces serrasálminos se desarrollan siguiendo un patrón muy similar que incluye un cuerpo discoideo con bandas o manchas transversales oscuras sobre un fondo claro o marmoleado. Una de las manchas del cuerpo se transforma en un “ocelo” localizado en el eje medio del cuerpo o una mancha humeral conspicua (Figuras 5.21, 5.22, 5.23 y 5.24). La función de estas

* Esta especie aparentemente tiene un comportamiento mixto (ver pag. 65)

marcas y del ocelo no es clara, pero pudiera tener que ver con la comunicación y/o reconocimiento entre estas especies que constituyen cardúmenes mixtos en estadios tempranos. Este patrón de bandas transversales lo hemos observado en otras especies que explotan este tipo de hábitat y seguramente les sirve de camuflaje (coloración disruptiva). Las manchas desaparecen en los individuos más grandes (Machado-Allison, 1982a;b).

La alimentación de las tres primeras especies durante los primeros estadios de larva es principalmente zooplanctófaga (copépodos y cladóceros), ocasionalmente ingieren larvas de insectos y semillas. En ejemplares mayores de 60 mm de largo se producen cambios de dieta hacia ser omnívora, incluyendo insectos, frutos y semillas de plantas que forman parte del ecosistema acuático y bosque de gale-

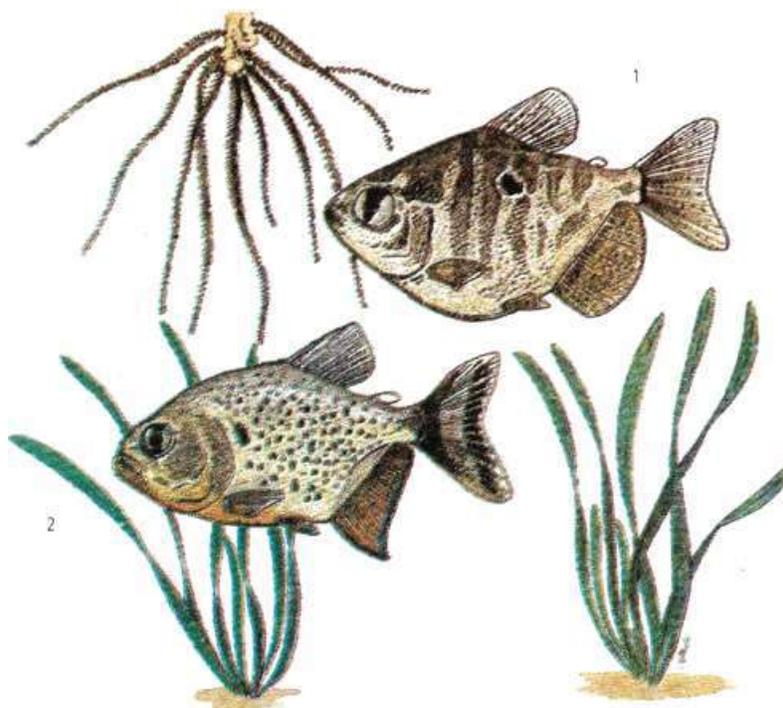


Figura 5.21. Juveniles de peces serrasalminos: *Mylossoma albiscopum* (arriba) y *Pygocentrus cariba* (abajo). Dibujo: A. Machado-Allison

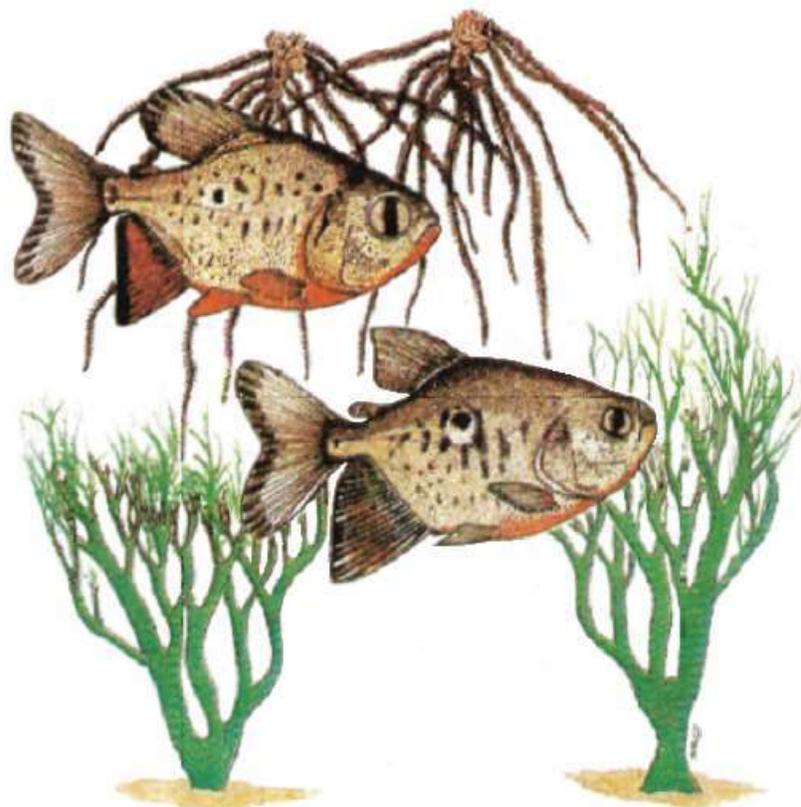


Figura 5.22. Juveniles de peces serrasalminos: *Piaractus orinoquensis* (arriba) y *Colossoma macropomum* (abajo). Dibujo: A. Machado-Allison

ría circundante (Cuadro 5.3). Las cachamas (*C. macropomum*) mantienen una dieta mixta estacional de zooplancton y frutas (Goulding, 1980; Machado-Allison, 1982b).

En el caso de *Pygocentrus cariba* las larvas tempranas son zooplanctófagas sin embargo, a tallas mayores de 30 a 40 mm de largo su dieta cambia al ataque de las aletas de otros peces. Ejemplares mayores de 70 mm son predadores.

5.2.2. Los “coporos” y “bocachicos” (*P. mariae* y *C. cerasina*) son dos especies que cohabitan estas aguas y realizan migraciones aguas arriba. No poseen dimorfismo sexual marcado y sólo se po-

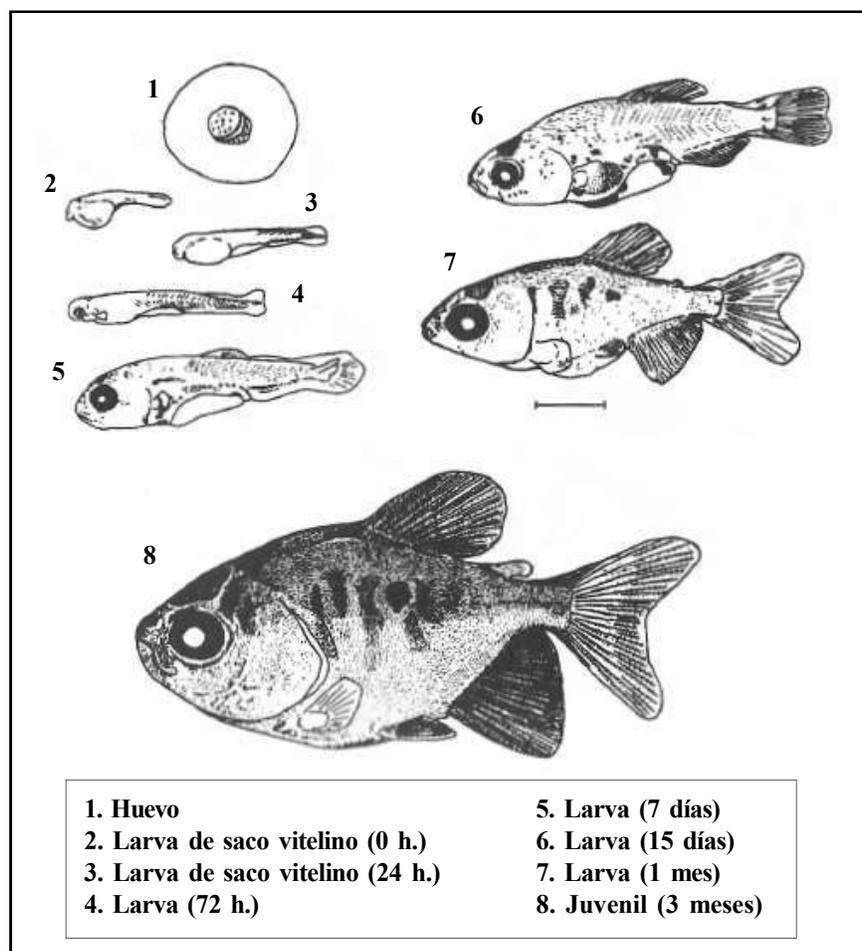


Figura 5.23. Serie de desarrollo de *Colossoma macropomum*.

dría diferenciar a los machos por ser más delgados que las hembras. Generalmente, las hembras maduran gran cantidad de óvulos (Cuadro 5.1), los cuales son descargados explosivamente en el canal principal de los ríos, siendo fecundados por la esperma de los machos acompañantes en esa travesía.

Las larvas, al igual que en las especies anteriores, son arrastradas hacia las riberas de los esteros, lagunas y caños cubiertos de gramíneas y plantas acuáticas flotantes, donde se protegen y alimentan en sus primeras etapas del desarrollo. Durante este período su

alimentación es básicamente planctófaga (copépodos y cladóceros). Es de hacer notar que en *C. cerasina* se desarrollan dientes mandibulares que desaparecerán en los juveniles y adultos.

Los juveniles, generalmente, viven muy asociados formando cardúmenes mixtos cuando jóvenes, ocupando generalmente las áreas de corriente libres de vegetación. Ambas especies tienen un patrón de coloración común con un cuerpo gris o achocolatado con series de bandas transversales tenues. Este patrón los hacen casi inconspicuos en el agua fangosa y solamente pueden ser ubicadas por el "aguaje" que hacen al moverse en grandes grupos. Por otro lado, *P. mariae* posee una mancha oscura en la base de los radios medios de la aleta dorsal (Fig. 4.8). Esta mancha podría tener funciones de reconocimiento individual en esta especie.

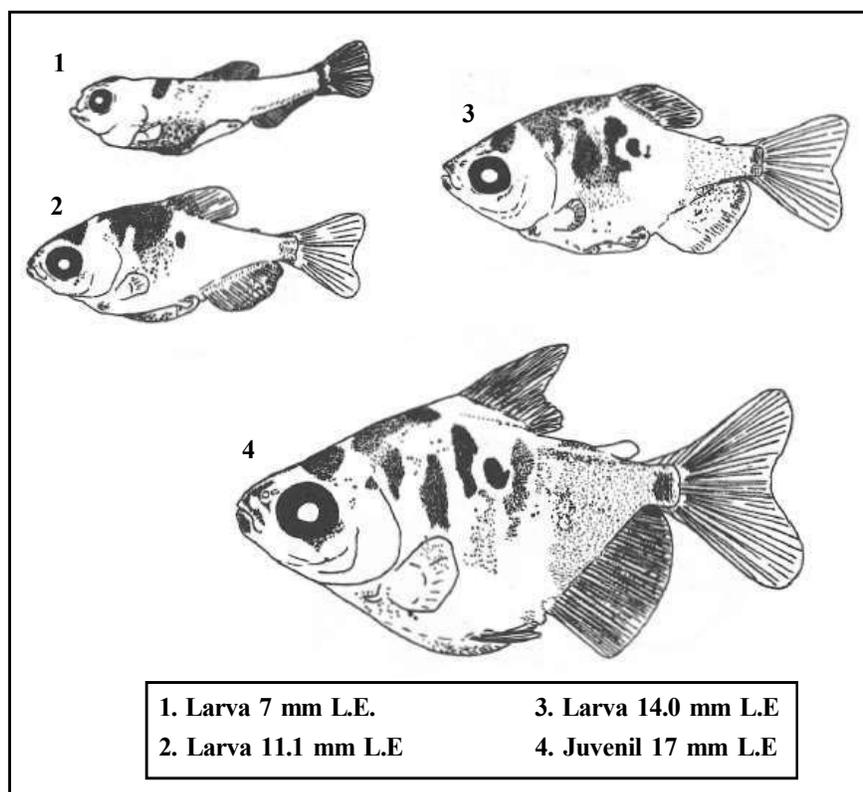


Figura 5.24. Serie de desarrollo de *Mylossoma albiscopum*.

Cuadro 5.3. Hábitos alimenticios y ontogenia en peces del bajo llano

Especies	Larvas	Juveniles	Adultos
<i>P. cariba</i>	Planctófago	Ictiófago	Ictiófago
<i>S. rhombeus</i>	Planctófago	Lepidófago	Lepido/ictiófago
<i>P. striolatus</i>	Planctófago	Ictio/lepidófago	Ictio/herbíboro
<i>M. albiscopum</i>	Planctófago	Herbi/entomófago	Herbívoro
<i>C. macropomum</i>	Planctófago	Plan/herbíboro	Plan/herbíboro
<i>P. orinoquensis</i>	Planctófago	Herbíboro	Herbíboro
<i>S. scotorhabdotus</i>	Planctófago	Herbi/entomófago	Herbíboro
<i>P. mariae</i>	Planctófago	Plancto/iliófago	Iliófago
<i>T. venezuelensis</i>	Planctófago	Entomófago	Entomófago
<i>T. stellatus</i>	Planctófago	Entomófago	Entomófago
<i>M. geayi</i>	Planctófago	Entomófago	Entomófago
<i>H. tatauaia</i>	Ictiófago	Ictiófago	Ictiófago
<i>R. vulpinus</i>	Ictiófago	Ictiófago	Ictiófago
<i>H. malabaricus</i>	Ictiófago	Ictiófago	Ictiófago
<i>H. littorale</i>	Planctófago	Iliófago	Iliófago
<i>L. brunneus</i>	Planctófago	Perifiton	Perifiton

El hábito alimentario de los juveniles y adultos es típicamente iliófaga, la cual está caracterizada por obtener o alimentarse de los organismos que viven asociados al fondo fangoso de estos cuerpos de agua. Por esta razón es que la carne de estas especies tiene un sabor a tierra cuando viven en las lagunas temporales y/o permanentes del llano.

Entre las especies con movimientos locales (horizontales) y las cuales desovan generalmente en las márgenes de los ríos, se encuentran muchas pertenecientes al Orden Characiformes (Anostomidae, Characidae, Curimatidae y Gasteropelecidae). Estas especies no son tan fecundas como las anteriores y maduran un número intermedio de óvulos (ver cuadro 5.1).

5.2.3. Los anostómidos estudiados (*Leporinus friderici* y *Schizodon scotorhabdotus*) presentan hábitos y desarrollo semejantes. Aparentemente los adultos no muestran dimorfismo sexual excepto en el momento de maduración en el cual las hembras aparecen más gruesas que los machos. El cuerpo es alargado y cilíndrico, y desde la etapa de larvas poseen un patrón de manchas y/o bandas que al llegar al estado adultos se convierten en puntos oscuros (*L. friderici*) o en una simple banda horizontal en el medio del cuerpo (*S. scotorhabdotus*).

Los ejemplares comienzan su maduración gonadal al final del período seco. El desove se produce al comienzo de las lluvias, entre la vegetación ribereña. Los huevos y larvas son arrastrados por la corriente hacia las sabanas inundadas y esteros, donde empieza el desarrollo y crecimiento.

Las larvas presentan un patrón de pigmentación semejante, caracterizado por desarrollar bandas transversales a medida que los ejemplares crecen (Fig. 5.25). Este patrón de coloración es típico de organismos que viven entre las plantas de las riberas. Los juveniles de *L. friderici* desarrollan posteriormente dos manchas ovaladas; una a nivel de la tercera y otra a nivel de la quinta banda transversal. Finalmente, los adultos de esta especie poseen solamente los puntos o manchas ovaladas oscuras desapareciendo las bandas transversales. En *S. scotorhabdotus* las bandas transversales desaparecen dando lugar a una banda longitudinal que se extiende desde el borde posterior del opérculo hasta la base de los radios de la aleta caudal.

La alimentación en los estadios iniciales de larva y juvenil es muy parecida en ambas especies. Incluye principalmente fitoplancton; cambiando a una dieta herbívora e insectos en los juveniles y en adultos completamente herbívoros (Cuadro 5.3).

5.2.4. Las especies de peces carácidos que desovan entre la vegetación ribereña son, entre otros, *Astyanax metae*, *A. bimaculatus*, *Ctenobrycon spilurus*, *Hemigrammus* spp.,

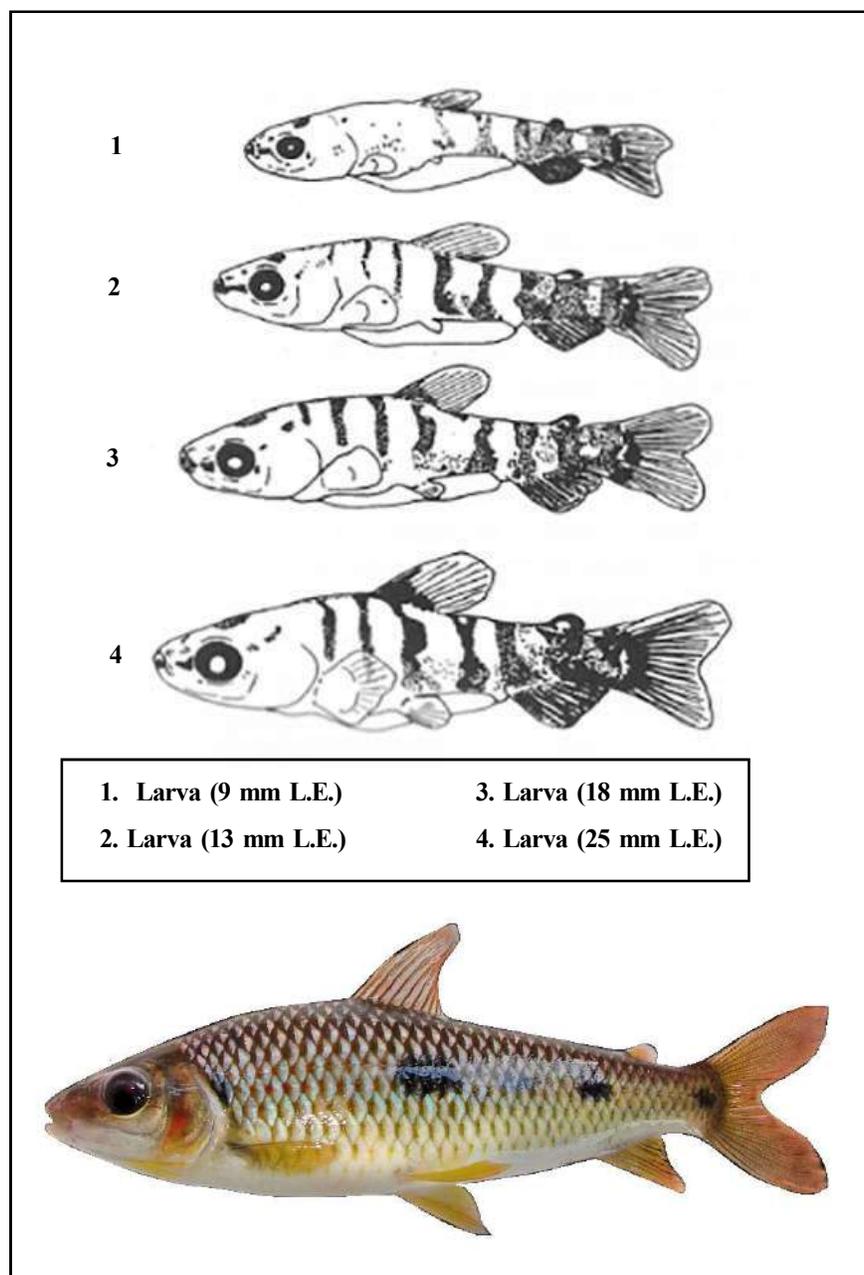


Figura. 5.25. *Leporinus friderici*. Desarrollo larval y fotografía de un adulto.
Foto I.Mikolji

Markiana geayi, Moenkhausia lepidura, Pristella maxillaris, Triportheus auritus, T. brachypomus, T. orinocensis, T. venezuelensis, Pristobrycon striolatus, S. irritans, S. medinai y Serrasalmus rhombeus.

Los tetragonopterinos y cheirodontinos (*Astyanax, Ctenobrycon, Hemigrammus, Markiana, Moenkhausia, Pristella* y *Cheirodon*) que incluyen las especies generalmente conocidas como micro-carácidos o “tetras”, son de hábitos reproductivos muy parecidos. Durante la sequía permanecen restringidas a las aguas tranquilas o remansos protegidos por la vegetación flotante y/o sumergida y entre las ramas y troncos caídos en los caños conectados con el canal principal. En este período maduran sus gónadas y algunas de estas especies desarrollan órganos de contacto (Fig. 5.10), caracterizados por la aparición de ganchos en las aletas anal y pélvica. La función aparentemente tiene que ver con el cortejo más que con un mecanismo de defensa *per se*.

No existen observaciones naturales sobre el cortejo y desove de estas especies. Sin embargo, observaciones en acuarios indican que el cortejo y desove se dispara generalmente al cambiar ciertas condiciones fisico-químicas de las aguas, tales como temperatura y pH y/o suministro de alimento vivo (*Daphnia*, por ejemplo). Los peces desovan en hojas o tallos de plantas arraigadas y/o las raíces de plantas flotantes, mediante un continuo pasaje entre las mismas. El número de huevos colocados varía de acuerdo con cada especie, pero es cercano al centenar y aparentemente no existe ningún tipo de cuidado parental.

Las larvas de saco vitelino eclosionan en aproximadamente 48 horas. Éstas son transparentes, al igual que en la mayoría de los peces caraciformes estudiados. Al desaparecer el saco vitelino (24 a 48 horas) empiezan a aparecer los primeros pigmentos en el cuerpo y el iris se torna negro. Generalmente, la primera marca conspicua que se desarrolla es el punto caudal y posteriormente el punto humeral característico de este grupo de peces. Todos ellos desarrollan la coloración plateada característica, los pigmentos en la cola y cuerpo

desde muy temprana edad o crecimiento. Esto hace que la identificación de las larvas y juveniles en las muestras de campo sea muy difícil.

Las larvas y juveniles habitan en las zonas ribereñas, poco profundas y protegidas por las plantas acuáticas. Durante estos estadios penetran en las sabanas inundadas en busca de protección y alimento. Los hábitos alimentarios son semejantes e incluyen zooplancton (cladóceros y copépodos) inicialmente, cambiando a una dieta insectívora en los juveniles y adultos. Casi todas estas especies dependen de material alóctono (insectos terrestres) provenientes del lavado de las riberas (durante las lluvias) o que caen al agua provenientes del bosque de galería.

Las especies del género *Triportheus*, generalmente, habitan en aguas más abiertas que las anteriores. La forma peculiar del cuerpo, formando una quilla ventral, el desarrollo de una potente aleta pectoral y la posición de la boca (superior), nos dan una idea acerca de sus posibles hábitos. Son especies que generalmente explotan aguas superficiales en busca de alimentos. Cuando adultos el alimento incluye insectos, semillas y restos vegetales. Al igual que las otras especies que viven en esta región, el desarrollo y madurez gonadal comienza a finales del periodo seco. Cuando las aguas comienzan a inundar las riberas y penetrar en las sabanas, estas especies migran horizontalmente penetrando en las mismas, donde desovan entre la vegetación.

Sus larvas inicialmente son muy parecidas a las de otros peces caraciformes, pero después de la reabsorción del saco vitelino, empieza el desarrollo de las estructuras especializadas de la quilla pectoral. Estos caracteres hacen que estas especies sean fácilmente diferenciables del resto dentro de una muestra de juveniles. Posteriormente, el desarrollo continúa con la aparición del patrón de coloración característico y el desarrollo en *T. venezuelensis* de la "pluma" caudal, constituida por la prolongación de los radios medios de la aleta caudal. Las especies pueden diferenciarse por esta estructura, número y tamaño de las escamas y forma del cuerpo (muy alargado en *T. auritus*) (Fig. 5.26).

Durante el desarrollo de las larvas, éstas manifiestan un hábito típicamente zooplanctófono (copépodos y cladóceros), pero los juveniles se alimentan principalmente de larvas y adultos de insectos

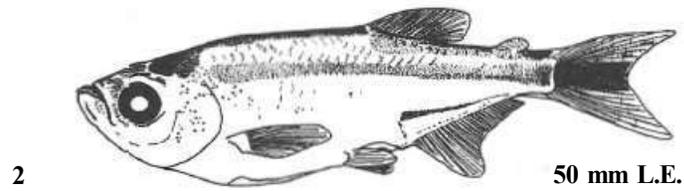
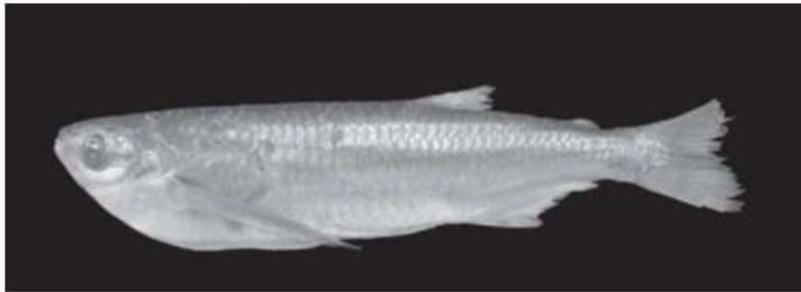
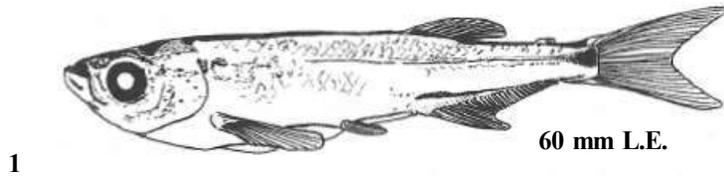


Figura 5.26. Juveniles y adultos de: 1. *Triptortheus auritus*; y
2. *T. venezuelensis*

acuáticos (dípteros y coleópteros). Sin embargo, también incluyen insectos que caen al agua provenientes del bosque de galería o por el lavado de las riberas durante las lluvias. Este último hábito es semejante al de los adultos.

Las especies de peces serrasalminos, de las cuales se ha obtenido información parcial y que pertenecen a este grupo de peces que entran a las sabanas inundadas durante el período de lluvias, son representantes de los géneros *Pristobrycon* y *Serrasalmus*. Éstos son conocidos, generalmente, como “palometa caribe” y “caribe pinche” en la región de los llanos de Venezuela. Se conoce poco acerca de los hábitos reproductivos de estos grupos de peces. Hemos encontrado hembras maduras al comienzo de las lluvias. No se ha observado dimorfismo sexual y las hembras sólo se pueden diferenciar por el abultamiento abdominal producido por el desarrollo de las gonadas. A pesar de haber intentado el mantenimiento de alguna de las especies de estos géneros en acuarios con la intención de obtener información acerca del coportamiento, hemos fracasado debido a la alta agresividad que han mostrado los mismos y lo cual termina en un canibalismo colectivo. Azuma (1975), Braker (1963), Gedaschke (1969) y Ledechy (1966) indican para especies de *Serrasalmus* y *Pygocentrus* en acuarios colocan sus huevos entre las plantas y ambos padres protegen el área. Por otro lado, Lowe-McConnell (1975: 222) indica que los padres cuidan el “nido” por tres semanas después de las cuales a los jóvenes se les ve nadando libremente.

La poca información que hemos obtenido en este estudio, se limita a las larvas tardías y juveniles (Machado-Allison *et al.*, 1989). En los primeros estadios (Fig. 5.27), previos a la osificación completa de los radios, el cuerpo es más o menos translúcido, con pequeñas bandas de pigmento en la base de los radios dorsales y caudales. El ojo es oscuro, al igual que la membrana que cubre la fontanela craneana. Es de hacer notar que los ejemplares de estos estadios ya poseen la espina predorsal osificada y una dentadura bastante desarrollada, compuesta de dientes monocúspides, fuertes en ambas mandíbulas. Estas condiciones los hace fácilmente diferenciables de otras

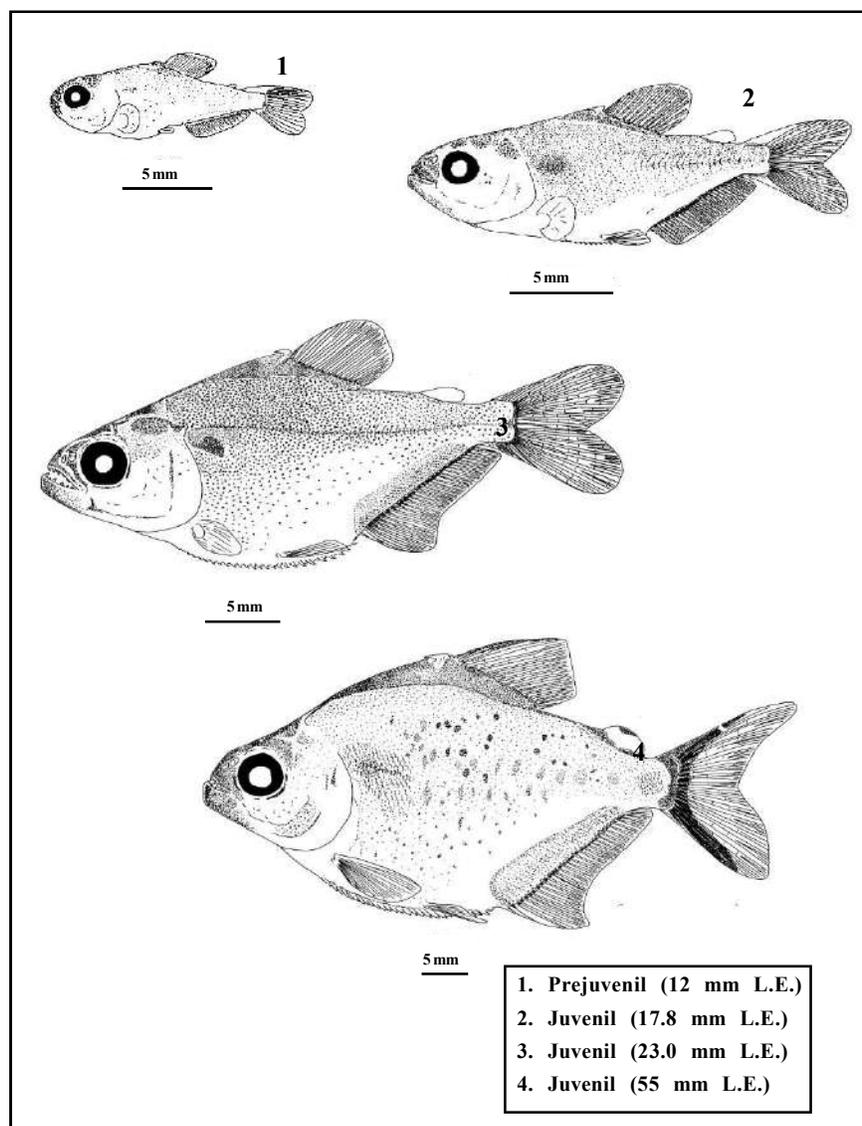


Figura 5.27. *Pristobrycon striolatus*. Serie de desarrollo.
Tomado de Machado *et al.*, 1989.

larvas de peces caracoideos. Los ejemplares durante este período viven asociados a la vegetación ribereña y su alimentación es básicamente planctívora, incluyendo cladóceros, copépodos y larvas de insectos (Machado-Allison *et al.*, 1989) (Cuadro 5.5).

Cuadro 5.5. Relación de tamaño y hábitos alimentarios en tres especies de peces serrasalmínos provenientes de las sabanas inundadas de Venezuela. Fuente: Machado-Allison y García (1986).

Especies	N	Tamaño mm	Clad %	Cop %	Dip %	Ost %	Hem %	Hyd %	Eph %	Esc %	Ae %	Sem %	Tej %
<i>Pygocentrus cariba</i> (N = 44)	10	10-25	80	90	90	20	20	20	20	40	—	—	—
	10	25-40	80	80	50	10	—	10	—	80	20	50	—
	10	40-70	—	—	20	—	—	—	20	50	80	20	—
	10	70+	—	—	—	—	—	—	—	20	85	—	92
<i>Pristobrycon striolatus</i> (N = 40)	10	10-25	80	80	90	20	10	—	—	—	20	20	—
	10	25-40	80	80	90	20	10	—	—	—	20	20	—
	9	40-70	—	—	—	—	—	—	10	—	88	60	—
	11	70+	—	—	—	—	—	—	—	—	91	54	10
<i>Serrasalmus rhombeus</i> (N = 50)	20	10-25	90	—	85	—	—	10	—	80	25	—	—
	10	25-40	—	—	—	—	20	—	—	20	80	40	—
	10	40-70	—	—	—	—	—	—	20	—	80	50	—
	10	70+	—	—	—	—	—	—	20	—	90	20	20

Clad = Cladocera Cop = Copepoda Dip = Diptera Ost = Ostracoda Hem = Hemiptera Hyd = Hydracarina
 Eph = Ephemeroptera Esc = Escamas Ale = Aletas Sem = Semillas Tej = Tejidos animales

Los juveniles desarrollan una coloración diferente, caracterizada por la aparición de numerosos puntos ovalados sobre el cuerpo. Las mandíbulas están armadas de dientes muy afilados, tricúspides y su dieta principalmente la constituyen escamas y aletas de otros peces, aunque ocasionalmente se pueden encontrar restos de peces pequeños y larvas de insectos.

Los adultos de *Serrasalmus* (*S. rhombeus* y *S. irritans*) mantienen una dieta principalmente ictiófaga, mientras que *Pristobrycon striolatus* y *Serrasalmus medinai* poseen una dieta mixta integrada por peces durante ciertos períodos, cambiando a semillas y frutas (Machado-Allison y García, 1986). Esta información coincide con lo reportado por Goulding (1980), para peces del mismo grupo en el Amazonas brasileño, explotando la floresta inundada.

5.2.5. Los pimelódidos comprenden otro grupo de peces que se reproducen en las aguas abiertas del canal principal de los ríos y posteriormente son arrastradas hacia las sabanas inundadas. A pesar de que muchos de los peces económicamente importantes como los cajaros, valentones, doncellas, rayaos, etc. forman parte de este grupo, la información acerca de la biología básica de tales especies será tratada más adelante.

El Laboratorio de Ictiología (IZET) ha continuado esa tarea. Sin embargo, la información es todavía muy fragmentaria e incompleta. Hasta ahora no hemos observado ningún dimorfismo en los animales maduros. Aparentemente, la forma de la papila urogenital en algunas especies parece ser la clave (Provenzano, 1980). La razón principal para hipotetizar que la mayoría de estas especies desovan en el canal principal, proviene de las muestras del ictioplancton en donde más del 80% de las especies de bagres capturados pertenecen a la Familia Pimelodidae. La mayoría de las larvas, incluyendo las de saco vitelino, son translúcidas, poco pigmentadas y con barbillas de diferentes tamaños y colores. Estas larvas son arrastradas por la corriente hacia los litorales protegidos, lagunas, caños y esteros, donde comienzan su crecimiento.

La información sobre los hábitos alimentarios es, igualmente, escasa debido a la imposibilidad actual de identificar cada especie en las muestras. Muchas de las especies analizadas son planctófagas en los primeros estadios larvales y juveniles de temprana edad. Posteriormente, algunas pasan a ser detritívoras, ictiófagas u omnívoras. Los juveniles de especies comerciales como valentones (*Brachyplatystoma*), rayaos (*Pseudoplatystoma*) y cajaros (*Phractocephalus*), se han colectado asociados a la vegetación ribereña de los caños, esteros y sabanas inundadas. Sin embargo, es recomendable y necesario continuar este tipo de estudios para conocer la biología de estas especies a cabalidad, de forma tal de permitir un mejor manejo de este recurso pesquero.

La mayoría de las especies que forman parte de esta segunda división y que cumplen con parte de su crecimiento en las áreas inundadas del llano, pasan al canal principal del río cuando comienza el período seco y las aguas retornan a los cauces principales de los ríos (Fig. 5.28). En este período se puede observar a millones de pequeños peces saliendo de los esteros y un gran número de depredadores incluyendo reptiles (babas) y aves (cari-cari, gavilanes, mar-tín pescador, etc.), aprovechando la oportunidad de obtener alimento en forma fácil. Muchos otros peces quedan atrapados en lagunas aisladas y mueren paulatinamente a medida que las condiciones ambientales se hacen extremas, momento en el cual también es aprovechado por un gran número de depredadores acuáticos y terrestres.

5.2.6. Los grandes bagres pimelodidos comerciales merecen un tratamiento especial particularmente los géneros *Brachyplatystoma*, *Phractocephalus* y *Pseudoplatystoma*. En su gran mayoría son especies migratorias con un rango (o distancia) muy alto (Castillo, 2001; Zapata y Usma, 2013) de hasta 3.000 km. Sin embargo, hay otras especies importantes en las pesquerías comerciales como los géneros *Ageneiosus*, *Calophysus*, *Hypophthalmus*, *Leiarius*, *Phractocephalus*, *Pinirampus*, *Platynematichthys*, *Sorubim*, *Sorubimichthys* y *Zungaro* que realizan movimientos más retringidos y que pueden tener desoves parciales o totales (Cuadro. 5.6).

Cuadro. 5.6. Especies de bagres comerciales, fecundidad, desove y migración en la Orinoquia Colombo-Venezolana. Fuentes: Novoa y Ramos, 1982; Castillo *et al.*, 1998; Castillo, 2001; Novoa, 2002; Lasso, 2004; Usma *et al.*, 2009; Lasso y Sánchez Duarte, 2011; Lasso *et al.*, 2011; Zapata y Usma, 2013.

Especies	Fecundidad	Desove	Migración
<i>Ageneiosus inermis</i>	6000	dp	nr
<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>	68.000-200.000	dt	ml
<i>Brachyplatystoma juruense</i>	-----		ml
<i>Brachyplatystoma platynemum</i>	350.000	dt	ml
<i>Brachyplatystoma rousseauxii</i>	60.000-200.000	dt	ml
<i>Brachyplatystoma vaillanti</i>	200.000-300.000	dt	ml
<i>Calophysus macropterus</i>	70.000-100.000	dt	nr
<i>Hypophthalmus edentatus</i>	30.000-50.000	dt	nr
<i>Leiarius marmoratus</i>	-----		nr
<i>Phractocephalus hemiliopterus</i>	300.000-5.400.000	dt	nr
<i>Pinirampu pinirampus</i>	200.000-300.000	dp	nr
<i>Platynemathichthys notatus</i>	100.000-150.000	dt	nr
<i>Pseudoplatystoma metaense.</i>	150.000-1.300.000	dt	ml
<i>Pseudoplatystoma orinocense</i>	160.000-1.500.00	dt	ml
<i>Sorubim lima</i>	70.000-80.000	dp	nr
<i>Sorubimichthys planiceps</i>	70.000-80.000	dt	ml
<i>Zungaro zungaro</i>	35.000	dt	ml

5.2.6.1. *Ageneiosus inermis*. Es ovíparo y de fecundación interna (Castillo 2001, Salinas y Agudelo 2000). Los machos desarrollan un órgano copulador “pseudopene” producto del alargamiento de los primeros radios de la aleta anal, y además modificaciones en las barbillas maxilares y la espina de la aleta dorsal con procesos espinosos que son utilizados para sujetar a la hembra durante la cópula como ha sido descrito en páginas anteriores para otros Auchenipteridae. Los estudios realizados por Castillo (2001) en el río Portuguesa (Llanos de Venezuela), mostraron que es una especie con

baja fecundidad, realizan desoves parciales durante la temporada de inundación en espacios abiertos sobre el lecho o sobre la vegetación. Sus huevos (aprox. 6.000) son adhesivos. Carecen de cuidado parental (Castillo, 2001).

5.2.6.2. *Brachyplatystoma filamentosum*. Es un gran bagre que se reproduce durante la temporada de aguas ascendentes, marzo a julio, ya que al inicio de la subida de aguas (junio) aparecen hembras desovadas y juveniles (Lasso, 2004). En el Orinoco venezolano alcanza la madurez sexual a 750 mm LE (Castillo *et al.*, 1988) y tiene una fecundidad de 68.000 a 203.600 ovocitos (Novoa y Ramos, 1982). **Migraciones.** Esta especie pertenece al grupo de los grandes bagres migradores con zona de cría en los caños del Delta del río Orinoco, sabanas (esteros) y lagunas marginales en la cuenca del Orinoco. Se han observado migraciones anuales, con concentración de los reproductores en las partes altas de los ríos Meta y Guaviare (Lasso *et al.*, 2011).

5.2.6.3. *Brachyplatystoma juruense*. Se tiene registro de ejemplares maduros de *B. juruense* en las partes altas de los ríos Meta y Guaviare de noviembre a enero, en el período de aguas descendentes y principio de aguas bajas (Ajiaco-Martínez *et al.*, 2002). **Migraciones** de tipo reproductivo en el período de aguas descendentes (noviembre a enero) e inicio de aguas bajas. Es probable que la especie migre de las partes bajas del río Apure hasta las cabecezas de los ríos colombianos, ya que en la literatura no hay registros de capturas en el Delta del Orinoco.

5.2.6.4. *Brachyplatystoma platynemum*. Período de reproducción bien marcado, tanto en el río Meta como en el río Guaviare, que corresponde a los meses de noviembre, diciembre y enero, período de aguas descendentes y principios de aguas bajas (Ramírez *et al.*, 1987). Fecundidad que alcanza los 353.400 ovocitos/hembra. En la Orinoquia venezolana alcanza la madurez sexual a los 450 mm LE (Castillo *et al.* 1988). **Migraciones.** En la especie se observa una única migración que inicia en la temporada de aguas

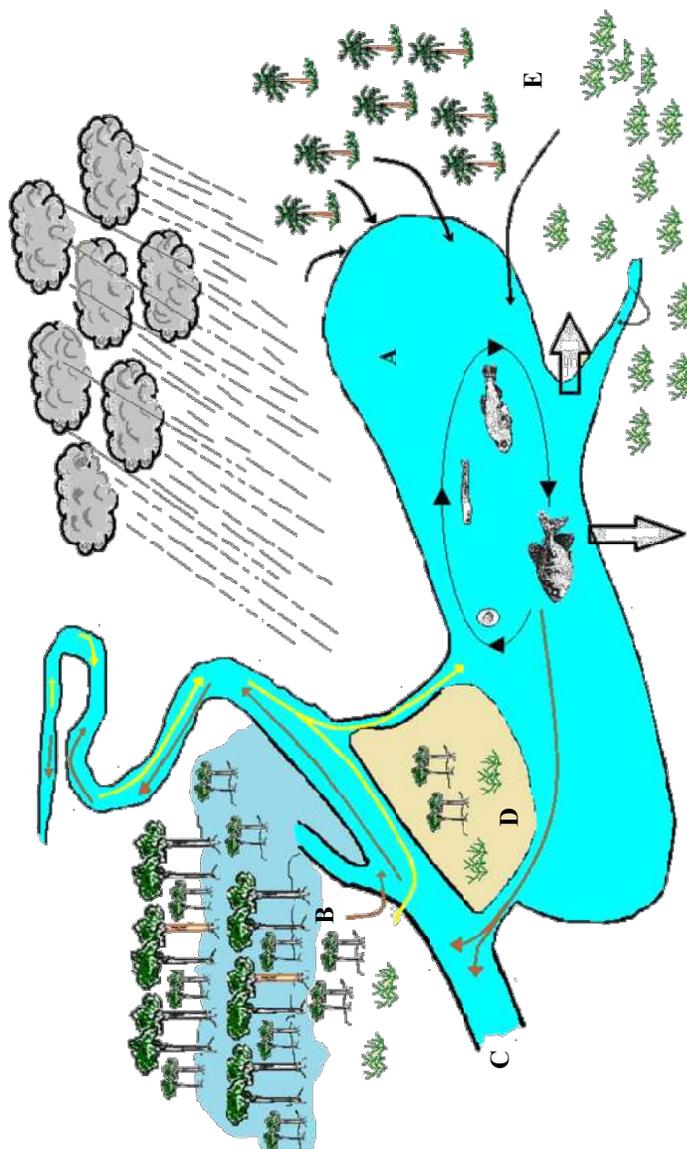


Figura 5.28. Ciclo de desarrollo de peces en las sabanas inundables y bosques de rebalse en la cuenca del Oricoco.
A. Esteros y caños; B. Bosque de rebalse inundados; C. Canal principal; D. Bosques de Galería; E. Sabanas y Palmares.
Flechas indican dirección de movimientos. Explicación en texto.

descendientes y que puede estar relacionada también de manera estrecha con su época reproductiva. Sin embargo, esta también coincide con las grandes migraciones alimenticias ya que es precisamente en este periodo donde se observa gran abundancia de carácidos. La especie aparentemente recorre largas distancias, pues se registran ejemplares juveniles en el Delta del Orinoco en zonas profundas hasta de 37 metros (Novoa, 2002).

5.2.6.5. *Brachyplatystoma rousseauxii*. Tiene reporte de maduración en el período de aguas altas (junio - octubre), con pico reproductivo en los meses de julio a septiembre. Se considera que el principal sitio de reproducción de esta especie en la cuenca del Orinoco es la parte alta del río Guaviare en Colombia. En el Delta del Orinoco la fecundidad reportada varía entre 68.000 y 203.000 ovocitos aproximadamente (Novoa y Ramos, 1982). **Migraciones.** Se registra en los ríos de la Orinoquia colombo-venezolana una migración de tipo reproductivo. Posiblemente remonta desde el Delta del Orinoco hasta las cabeceras de los ríos Meta y Guaviare para reproducirse.

5.2.6.6. *Brachyplatystoma vaillanti*. Se reproduce en el período de aguas altas, de agosto a octubre, siendo septiembre el de mayor pico reproductivo (Ramírez-Gil, 1987). En Venezuela se han reportado en la región del medio Orinoco hembras maduras en mayo (Novoa, 2002). La fecundidad estimada para esta especie está entre 200.000 y 315.000 ovocitos por hembra. **Migraciones.** Esta especie aparentemente migra desde las partes bajas del Delta del Orinoco hasta las partes altas de los ríos principales como el Arauca, Meta y Guaviare. Esta migración es de tipo reproductivo y también podría estar relacionada con la alimentación de la especie ya que para la temporada de septiembre se presenta alta disponibilidad de alimento.

5.2.6.7. *Calophysus macropterus*. Se reporta actividad reproductiva en la parte alta del río Meta, donde se encontraron ejemplares maduros con mayor frecuencia en marzo y mayo, época que

corresponde al período de aguas ascendentes (Ramírez-Gil, 1987), lo que es coincidente con lo reportado por Agudelo *et al.*, (2000) para la especie en el río Guaviare, con presencia de hembras maduras de marzo a mayo. Los desoves de la especie son totales y se dan en el cauce principal de los ríos. La fecundidad absoluta promedio de la especie, en el río Portuguesa (Venezuela), fue de 79.629 ± 56.786 ovocitos (Castillo, 2001). **Migraciones** La especie en Colombia presenta migraciones medianas (entre 100 y 500 km), longitudinales y transfronterizas (Usma *et al.*, 2009). Presenta migraciones reproductivas hacia las cabeceras de los ríos Arauca, Meta y Guaviare en los meses de mayo y junio. Dadas las distancias es muy probable que el desarrollo de los adultos se realiza en las áreas correspondientes a los bajos llanos de Venezuela.

5.2.6.8. *Hypophthalmus edentatus*. En la Orinoquia venezolana es un desovador total de alta fecundidad, se reproduce durante la temporada de sequía (febrero-abril) pero extiende sus desoves hasta el mes de junio cuando presumiblemente ocurren los máximos desoves; la fecundidad absoluta es de $34623 + 26318$ ovocitos por hembra. Para el río Portuguesa en Venezuela, desova en espacios abiertos y sus huevos son flotantes (Castillo, 2001). No se reportan migraciones longitudinales, sin embargo se han observado migraciones laterales.

5.2.6.9. *Leiarius marmoratus*. La especie se reproduce en el período de aguas ascendentes entre abril y junio. Sin embargo, se observan algunos ejemplares maduros desde febrero. En la Orinoquia venezolana, es posible encontrar larvas y juveniles de *Leiarius marmoratus* entre mayo a julio asociado a los niveles altos del río Apure (Barbarino y Taphorn, 1995). **Migraciones**. Es incluida dentro de la lista de especies migratorias definida por Usma *et al.*, (2009) como especie de migraciones locales y de distancias cortas (< 100 km).

5.2.6.10. *Phractocephalus hemiliopterus*. Su reproducción ocurre durante el período de aguas ascendentes, entre mayo y junio.

Según Novoa y Ramos (1982) para una hembra de *P. hemiliopterus*, se determinó una fecundidad absoluta de 523.681 ovocitos; mientras que Machado-Allison (1987) estima que la fecundidad promedio de la especie esta en 300.000 ovocitos/hembra. Sin embargo, Castillo (1988) encuentra una fecundidad de 5.400.000 ovocitos en una hembra de 33 kilogramos. Esto indica que la fecundidad es altamente variable con el desarrollo. Su desove es total (Lasso 2004, Novoa 2002). **Migraciones.** No se han detectado migraciones de esta especie en los ríos de la Orinoquia. Es posible que la especie sólo salga de las lagunas y esteros a desovar en el canal principal del río.

5.2.6.11. *Pinirampu pinirampus*. La mayor frecuencia de ejemplares maduros se presenta en los meses de diciembre, enero y febrero. En la Orinoquia venezolana parece tener una reproducción continua con un pico en aguas altas (llanos) (Lasso, 2004) y de noviembre a mayo (río Orinoco) (Novoa y Ramos, 1982). Se ha registrado una fecundidad absoluta que oscila entre 197.936 y 315.338 oovocitos (Castillo *et al.*, 1988; Lasso, 2004; Novoa y Ramos, 1982).

5.2.6.12. *Platynematchthys notatus*. En el río Guaviare se observa el mayor número de ejemplares maduros en mayo y julio (Rodríguez, 1997). Según Novoa (2002) en el Orinoco medio se han detectado ejemplares maduros de marzo a mayo. **Migraciones.** Aparentemente, presenta una migración reproductiva durante el período de aguas ascendentes, tanto en el río Meta como en el Guaviare, pero es en este último río donde es más notoria la presencia de esta especie, ya que en el río Meta se ha vuelto muy poco frecuente su captura.

5.2.6.13. *Pseudoplatystoma metaense*. La época de reproducción ocurre entre los meses de marzo a julio, con picos máximos en abril y mayo, coincidiendo con el inicio del período de lluvias (Ajiaco-Martínez y Ramírez-Gil, 1995). Esta especie presenta su ribazón reproductiva ligeramente posterior a la de *P. orinocoense*. En Venezuela Reid (1983), estimó una fecundidad absoluta de

1.500.000 huevos, mientras que Castillo (2001). **Migraciones:** *P. metaense* presenta dos migraciones, una de tipo alimenticio en ejemplares con tallas inferiores a la media de madurez gonadal en el inicio del período de aguas bajas y la segunda en el período de aguas descendentes, cuando aprovechan para capturar cardúmenes de peces que abandonan los rebalses, lagunas y áreas inundadas. La migración reproductiva ocurre en el período de aguas ascendentes, cuando remontan desde las partes bajas del río hasta las cabeceras para desovar y es en esta época, en que se registran los ejemplares de mayor tamaño (Ramírez Gil, 1987). Usma *et al.*, (2009), reportan las migraciones de esta especie como grandes (entre 500 y 3000 km), longitudinales y transnacionales

5.2.6.14. *Pseudoplatystoma orinocoense*. La época de reproducción se extiende de marzo a junio, con un pico máximo en mayo, temporada de aguas ascendentes (Ajiaco-Martínez y Ramírez-Gil 1995). En Venezuela Reid (1983), estimó una fecundidad absoluta de 1.500.000 huevos. **Migraciones:** *P. orinocoense* sigue las migraciones longitudinales ascendentes y descendentes de *Prochilodus mariae*, observándose dos migraciones de tipo alimenticio, la primera de ejemplares con tallas inferiores a la media de madurez gonadal en el inicio del período de aguas bajas, y la segunda en el período de aguas descendentes, cuando aprovechan para capturar los peces que abandonan los rebalses, lagunas y áreas inundadas. La migración reproductiva ocurre en el período de aguas ascendentes, cuando remontan desde las partes bajas del río hasta las cabeceras para desovar, y es en esta época, que se registran los ejemplares de mayor tamaño. Usma *et al.*, (2009), reportan las migraciones de esta especie como grandes (entre 500 y 3000 km), longitudinales y transnacionales.

5.2.6.15. *Sorubim lima*. No hay mucha información. Alcanza la madurez sexual a los 30-40 cm LE. Probablemente se trate de una especie con reproducción estacional. En los llanos venezolanos Reid (1986) capturó juveniles (20-50 mm LE) en la planicie inundable del río Apure, por lo cual la reproducción de este esta sincronizada con

las lluvias (Lasso, 2004). **Migraciones:** Son de hábitos migratorios y pueden formar grandes cardúmenes (Galvis *et al.*, 2006). Realizan migraciones de tipo mediano, esto es desplazamientos entre 100-500 km (Usma *et al.* 2009).

5.2.6.16. *Sorubimichthys planiceps*. La especie se reproduce en el período de aguas ascendentes en abril y mayo (Castillo *et al.*, 1988). **Migraciones:** Se considera un bagre migrador el cual se desplaza detrás de los cardúmenes de peces y es posible que presente largos desplazamientos desde las partes bajas de los ríos hasta las cabeceras para reproducirse. Usma *et al.*, (2009) consideran que la especie realiza migraciones medianas, de 100 a 500 km, longitudinales y transnacionales. Para Venezuela, se reporta migración como acompañante de cardúmenes de bocachico *Prochilodus mariae*, los cuales hacen parte de su dieta (Santos *et al.*, 2006).

5.2.6.17. *Zungaro zungaro*. Uno de los principales sitios de reproducción es en el alto río Meta. En esta zona han sido observados ejemplares en plena reproducción (varios machos con una hembra), durante los meses de mayo y junio (Ramírez-Gil 1987). Fecundidad observada de 35.200 huevos por kilogramo (Ramírez-Gil y Ajiaco-Martínez 1990). **Migraciones:** Esta especie migra a reproducirse durante el período de aguas ascendentes especialmente a las cabeceras de los ríos Arauca, Meta y Guaviare, a finales de mayo y principios de julio (Ramírez-Gil 1987). La especie se considera que realiza migraciones longitudinales, recorriendo distancias entre 100 y 500 km (Usma *et al.* 2009).

Unas palabras finales son necesarias para concluir este capítulo y serán referidas a la permanente discusión sobre la posible categorización, clasificación o ubicación de especies bajo una determinada estrategia de vida ecológica. Pianka (1970), es posiblemente el ecólogo moderno que ha integrado la mayoría de información para ubicar a las especies dentro del intervalo de gradiente de dos estrategias de vida conceptuales cuyos extremos estarían representados por estrategias “r” y estrategias “K”:

a. Los organismos de tipo “r”, serían encontrados más frecuentemente en los medios ambientales variables, presentan una madurez sexual precoz, fuerte fecundidad y baja tasa de sobrevivencia.

b. Los organismos de tipo “K” estarían mas adaptados a medios estables y previsibles, presentando una baja fecundidad, alta tasa de sobrevivencia y madurez sexual tardía.

Sin embargo, más recientemente otros tipos de estrategias de reproducción o historia de vida fueron determinados en relación a un gradiente tridimensional y observamos, tomando en cuenta datos de peces en áreas tropicales y esquematizada en la figura 5.29 (Winemiller, 1989; Winemiller y Rose, 1992) que:

- La **estrategia oportunista** se acerca a la definición de la estrategia “r” y corresponde a una adaptación a los medios imprevisibles y variables.

- La **estrategia equilibrada** se incluye en la definición de la estrategia “K” y es una adaptación a medios estables.

- La **estrategia periódica** corresponde a una adaptación a los medios cíclicos con alternancia de períodos -favorables y críticos-. En este ultimo caso, la fecundidad es elevada para compensar la alta mortalidad de los juveniles, debido a la época crítica. Además, la reproducción se desarrolla al inicio o durante la época favorable.

Como pueden concluir, es sumamente difícil categorizar o clasificar una determinada especie o comunidad en estos ambientes dado a que muchas de ellas poseen condiciones reproductivas diferentes y variables. Por ejemplo indicar que en las sabanas inundables encontraríamos especies con estrategias tipo “r” o *periodica* u *oportunista*, o considerar que en los lagos marginales y más o menos permanentes encontraríamos estrategias “K” o *equilibrada*, no es del todo cierto.

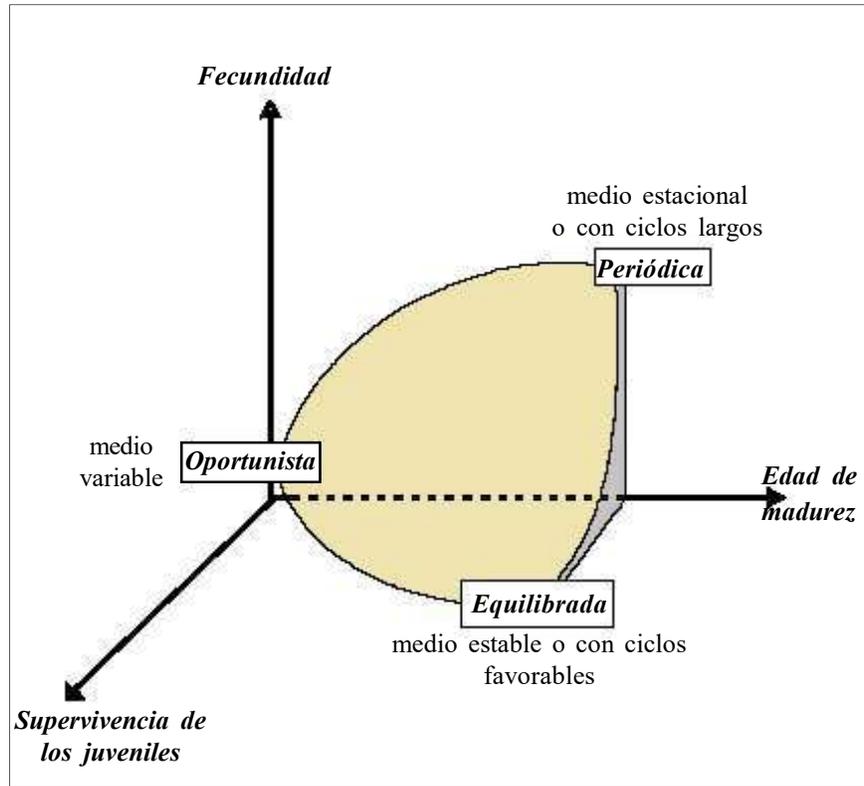


Figura 5.29. Modelo de estrategias de vida propuesta por Winemiller, 1989; Winemiller y Rose, 1992.

CAPÍTULO 6

ORIGEN Y DIVERSIDAD DE PECES

DEL LLANO: HIPÓTESIS

La complejidad de la fauna en las regiones tropicales ha sido una respuesta a la manifestación continua de una serie de factores, tales como tiempo o edad geológica, heterogeneidad espacial, estabilidad climática o predictibilidad, competencia y depredación. Aunque algunos otros factores han sido hipotetizados como actuantes en sistemas acuáticos (p.e., relaciones simbióticas), éstos sólo serán tratados superficialmente en esta discusión.

6.1. *Tiempo o edad geológica.* Esta hipótesis asume que la diversidad incrementa con la edad de una comunidad y la misma es descrita como un registro de acumulaciones de especies a través del tiempo geológico, editada por las extinciones (Lowe-McConnell, 1975; Lundberg, 1998; Lundberg *et al.*, 1998; Pianka, 1978). Muchos de los ecosistemas tropicales de África y América poseen una historia común que data desde la iniciación del Supercontinente de la Gondwana, su separación en el Cretáceo (65-70 millones de años) y las condiciones geológicas y climáticas pasadas y actuales. Sin embargo, numerosos nuevos ambientes acuáticos se han formado durante el Cuaternario que han traído como consecuencia un incremento notable en hábitats, permitiendo el desarrollo y evolución de numerosas comunidades. Así, en Venezuela, los ecosistemas asociados al Escudo de Guayana (aprox. 600 millones de años) poseen una historia antigua, mientras que la formación y levantamiento de Los Andes y posteriormente, la eliminación del mar interior y formación de los Llanos, son de edades más recientes (Figs. 6.1 y 6.2).

Esta breve descripción de eventos geológicos en nuestro país enmarcados en:

- a) estabilidad del Escudo de Guayana;
- b) levantamiento de Los Andes;
- c) desaparición del mar interior y formación de Los Llanos; y
- d) constitución de la cuenca del Lago de Maracaibo,

resultaron en el desarrollo de biotas acuáticas y terrestres particulares que obtuvieron su núcleo original a partir de la fragmentación/fusión de biotas ancestrales comunes y el desarrollo de nuevas formas endémicas. Esta hipótesis biogeográfica es apoyada por la gran cantidad de especies y grupos taxonómicos superiores “pares” de relaciones filogenéticas cercanas presentes en estas regiones (Mago-Leccia, 1978, Machado-Allison, 2005) (Cuadro 6.1).

Aparentemente, la edad geológica en nuestros ecosistemas tropicales, en la cual la estabilidad es un factor importante, es favorable para el desarrollo continuo de los procesos de especiación y disminución de las tasas de extinción, permitiendo la acumulación de especies con el tiempo (ver adelante). Sin embargo, ésta no puede ser la única explicación o hipótesis sobre la gran diversidad de especies encontradas en los cuerpos acuáticos del bajo llano, que poseen una edad muy reciente y una estabilidad discutible. No dudamos de que la ictiofauna llanera tenga un origen parcial proveniente de fragmentos de biotas adyacentes y previamente establecidas (Guayana, Andes y Amazonas), pero la apertura de un nuevo espacio heterogéneo, influenciado principalmente por la fluctuación estacional de las aguas, aparentemente, ha sido una de las principales causas de radiación de algunos grupos, creando así una gran complejidad íctica, como ha sido sugerido en el pasado por Mago-Leccia (1970; 1978). Evidencia de esto es la gran cantidad de especies que son parecidas (pero no iguales) morfológicamente a las descritas para áreas de Guayana y Amazonas (Cuadro 6.1), encontrándose muchas especies en museos con la etiqueta de “parecido a” (*circa*) especialmente grupos pertenecientes a familias de los órdenes Characiformes, Gymnotiformes y Cichliformes. Por otro lado, el origen de los llamados

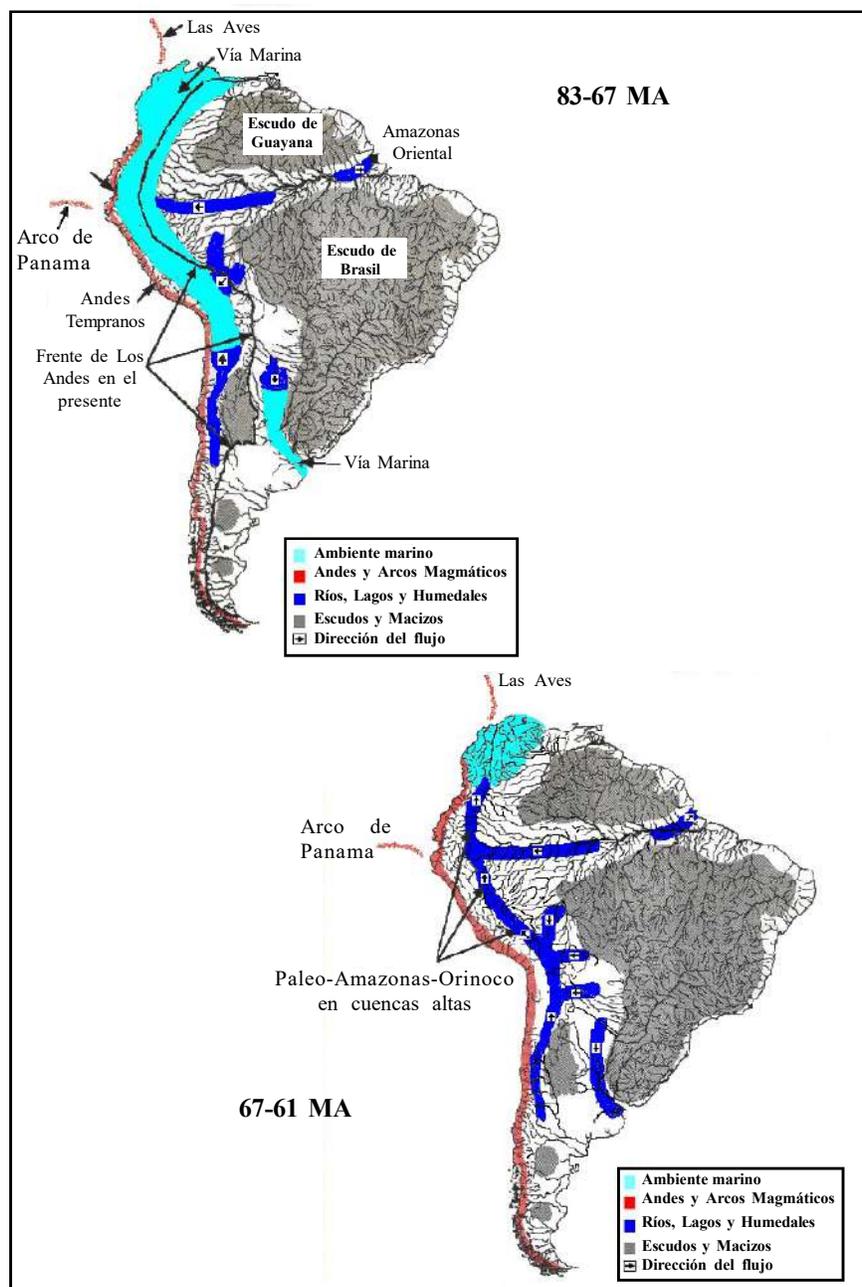


Figura 6.1. Mapas esquemáticos mostrando la dinámica geológica de América del Sur y el desarrollo (evolución) de las mayores cuencas hidrográficas. Tomado de Lundberg, 1998 y Machado-Allison 2008.

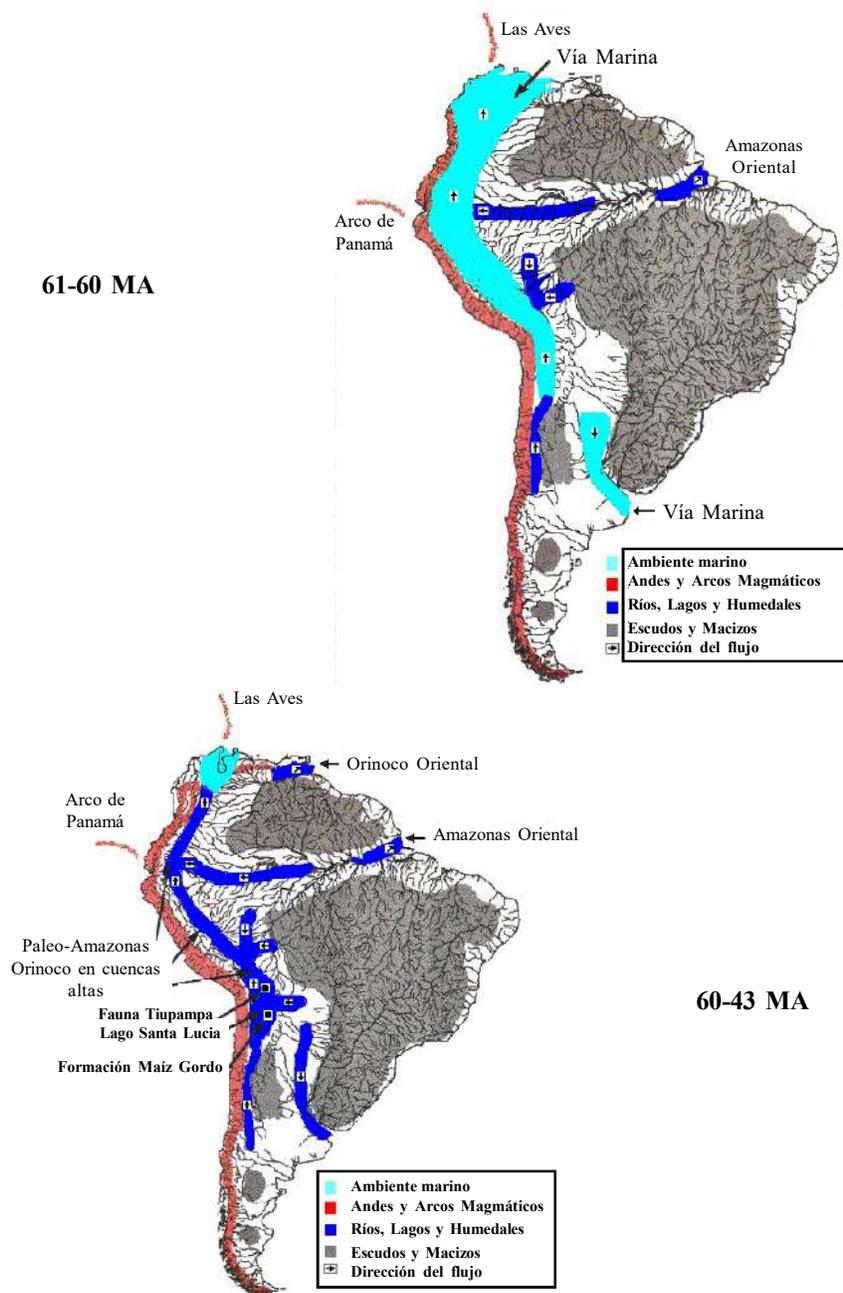


Figura 6.2. Mapas esquemáticos mostrando la dinámica geológica de América del Sur y el desarrollo (evolución) de las mayores cuencas hidrográficas. Tomado de Lundberg, 1998 y Machado-Allison 2008.

“*species-group*” o complejo de especies (p.e. *Moenkhausia* gr. *lepidura*) cuyo significado taxonómico es que son especies que habitan en diferentes cuencas y de parecido fenético muy cercano. La aplicación de nuevas herramientas como por ejemplo, los análisis genéticos moleculares, han determinado que muchas de ellas representan grupos separados los cuales deberán ser descritos a medida que se revisen las colecciones en museos y se realicen nuevas expediciones para obtener muestras que permitan un análisis comparativo.

Por otro lado, la mayoría de las especies de peces que habitan estas áreas fluctuantes son de crecimiento rápido y ciclo de vida corto, lo que pudiera traer como consecuencia que las fluctuaciones de las poblaciones debidas, por ejemplo, al éxito reproductivo, se manifiesten rápidamente (Lowe-McConnell, 1967; Machado-Allison, 1990, 1992, 2005). Las variaciones en el período de lluvias pueden influenciar el aislamiento de pozos y lagunas. Esta situación sugiere traer como consecuencia una limitación en el número de especies presentes, muchas de ellas generalmente adaptadas a condiciones extremas de temperatura, cambios en el pH, y disminución o carencia de oxígeno (Beebe, 1949; Machado-Allison y Royero, 1986). Por otro lado, también se producen fluctuaciones anuales en la dominancia de ciertas especies, como hemos podido establecer en la región estudiada de los llanos. Así, hemos observado fluctuaciones en las poblaciones dominantes de “guabinas” (*Hoplias malabaricus*), “caribes” (*Pygocentrus cariba*), “coporos” (*Prochilodus mariae*), “curitos” (*Hoplosternum littorale*), “corronchos” (*Pterygoplichthys multiradiatus*) “cuchillos” o “peces eléctricos” (*Eigenmannia* spp. y *Rhabdolichops* spp.).

La alternancia en los factores ecológicos año a año (extención de las lluvias o sequía, aislamiento, alimento disponible, reproducción exitosa y otros) pueden ser importantes, permitiendo que especies de requerimientos ecológicos muy similares puedan coexistir en un balance dinámico. De esta manera, algunas especies son dominantes en ciertas áreas un año determinado, mientras que su contraparte empieza a incrementar en número otra vez, en otras áreas o diferentes años (Lowe-McConnell, 1967; Machado-Allison, 1990, 1992, 2005).

Cuadro 6.1. Algunas especies “pares” presentes en el Llano (orinoquia) *versus* en otras cuencas vecinas (Amazonas).

Llanos (Orinoquia)	Amazonas
<i>Pygocentrus cariba</i>	<i>Pygocentrus nattereri</i>
<i>Piaractus orinoquensis</i>	<i>Piaractus brachypomus</i>
<i>Triportheus venezuelensis</i>	<i>Triportheus angulatus</i>
<i>Pseudoplatystoma orinocoense</i>	<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>
<i>Pseudoplatystoma metaense</i>	<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i>
<i>Markianna geayi</i>	<i>Markianna nigripinnis</i>
<i>Serrasalmus irritans</i>	<i>Serrasalmus marginatus</i>
<i>Serrasalmus altuvei</i>	<i>Serrasalmus compressus</i>
<i>Astronotus</i> sp	<i>Astronotus ocellatus</i>
<i>Geophagus abalios</i>	<i>Geophagus surinamensis</i>
<i>Andinoacara</i> sp “llanos”	<i>Andinoacara pulcher</i>

Hubber y Renno (2006) indican que tratar con la reconstrucción de historias paleogeográficas complejas, para explicar la riqueza de biotas en ciertas áreas es un problema de gran importancia en los estudios sistemáticos y biogeográficos. Esto principalmente porque la superposición de eventos paleogeográficos (en tiempo geológico) puede producir múltiples cambios en las distribuciones de las especies; así que como resultado, uno puede esperar patrones muy complejos de distribuciones de animales y plantas (Nelson y Platnick, 1981; Brown y Gibson, 1983; Myers y Giller, 1988).

Huber y Renno (2006) indican en su revisión que particularmente, la región Neotropical exhibe un patrón biogeográfico complejo, y debido a este patrón, se han propuesto varias hipótesis basadas en diferentes procesos para explicar el origen de la riqueza de especies (o taxa superiores) tropicales y sus patrones de distribución en América del Sur. Estas incluyen:

1. *Hipótesis del gradiente altitudinal*. Gradiente ambiental escarpado influencia la riqueza de la biota: Endler, 1977, 1982;

2. *Hipótesis paleológica*. Cambios geológicos resultantes de la dinámica de los frentes montañosos durante el Terciario: Räsänen *et al.*, 1990, 1992; Patton *et al.*, 1994; Hoorn *et al.*, 1995; Patton y Da Silva, 1998 (ver páginas anteriores);

3. *Hipótesis del río*. Fragmentación de la biota terrestre después del establecimiento final del drenaje amazónico durante el Terciario tardío: Wallace, 1852; Patton *et al.*, 1994; Bates *et al.*, 1998; Hall y Harvey, 2002;

4. *Hipótesis de perturbación-vicariante*. Refrigeración climática (Glaciación) resultó en un hábitat ecológicamente inadecuado: (extinción de grupos): Colinvaux, 1987, 1993; Colinvaux *et al.*, 1996;

5. *Hipótesis del refugio forestal*. Fluctuaciones climatológicas del Pleistoceno condujeron a fragmentaciones alternativas del ecosistema forestal: Haffer, 1969, 1997; Prance, 1982; Whitemore y Prance, 1987;

6. *Hipótesis del refugio fluvial*. Refugios mejoraron la diferenciación alopátrica entre los ríos: Ayres y Clutton-Brock, 1992; Haffer, 1997; y

7. *Hipótesis del museo*. Especies originadas por la diferenciación alopátrica en bosques de montaña estables durante introgresión marina (Glaciación), posteriormente se acumularon por dispersión en las tierras bajas; así que estas actúan como “museos” o “sumideros”: Fjeldsa, 1994; Roy *et al.*, 1997; Nores, 1999.

Entre otras consideraciones estos autores proponen algunos aspectos resultantes de discusiones biogeográficas previas todas ellas aplicables a áreas del llano histórico y actual (Cuadro 6.2 y Fig. 6.3).

En resumen, dentro de la gama de factores que pudieran eventualmente influenciar el desarrollo de las comunidades de peces del bajo llano, dos de ellos, no mutuamente excluyentes aparentemente

Cuadro 6.2. Diferentes hipótesis, eventos, procesos y predicciones **Fuente:** Huber y Renno, 2006.

Hipótesis	Eventos	Procesos alopátricos	Predicciones
Paleogeografía	Levantamiento de paleoarcos debido a la dinámica de los frentes andinos	Especiación por vicariancia debido a los paleoarcos	Áreas a cada lado del paleoarco debe tener biotas diferentes y especies endémicas
Río	Cambios hidro-morfológicos	Especiación por vicariancia debido a que el río es una barrera	Especies de amplia distribución están presentes sólo en una de las riberas
Museo	Incursión marina en el Mioceno	Especiación por vicariancia debido a incursión marina	Las tierras bajas deben tener un gran número de especies y más bajo endemismo que las tierras altas durante la incursión marina en el Mioceno. Presencia de refugios de agua dulce en tierras altas
Hidrogeología	Capturas de cabece- ras y posterior rutas de dispersión debido a cambios hidro-morfológicos	Dispersión y poste- posterior especia- ción simpátrica	Especies diferentes relacionadas o las mismas especies deben ocurrir en cabeceras contiguas unida por rutas de dispersión actuales o históricas

han sido decisivos en cuanto al desarrollo de la ictiofauna en estas áreas: a) uno que podríamos llamar de larga duración (edad y macroclima); y otro b) factor igualmente importante de influencia inmediata (en término geológicos) como lo sería el microclima en algunas regiones particulares y aisladas (ver adelante). Cuál de los dos ha tenido una mayor influencia en los procesos de especiación de las formas que actualmente explotan las sabanas inundables de los llanos, todavía está en discusión, esperando una mayor recopilación de datos que apoyen hipótesis científicas más que especulaciones evolutivas.

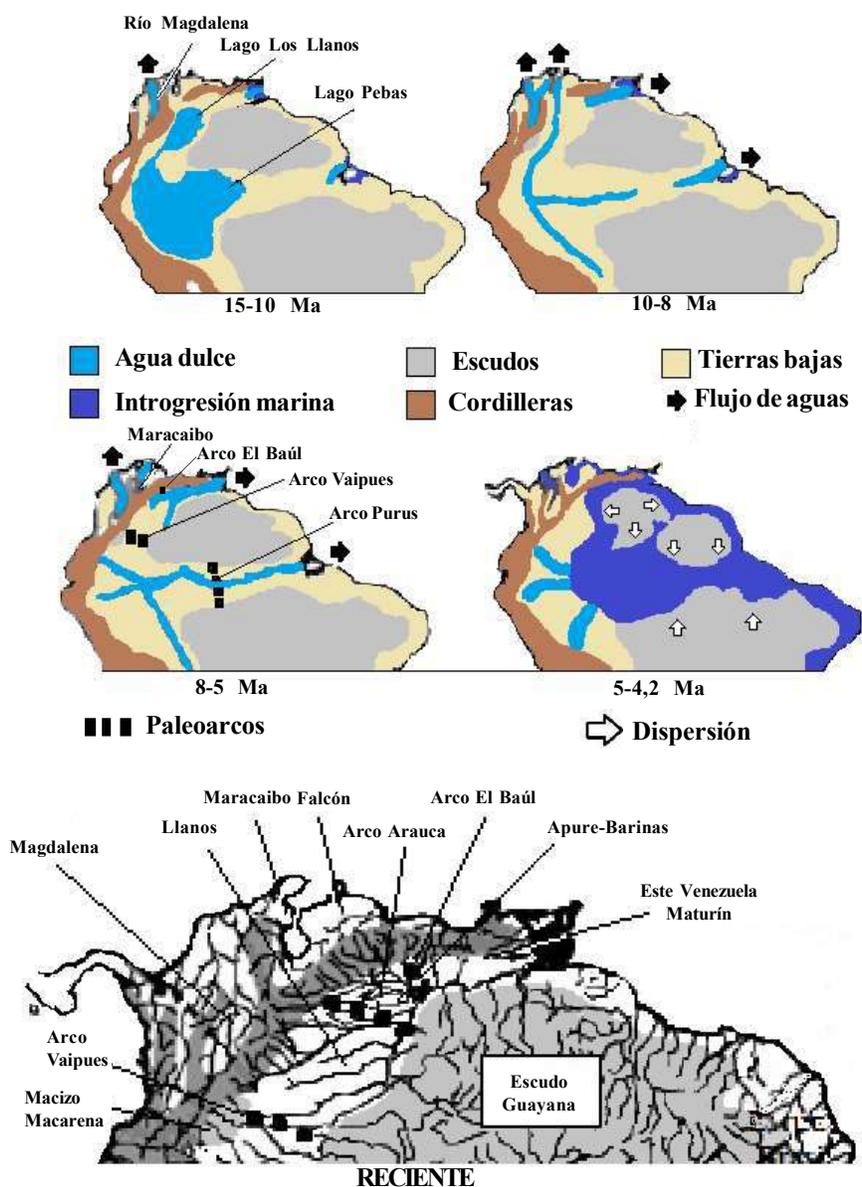


Figura 6.3. Evolución de las cuencas de los principales ríos de América del Sur en los últimos 15 Ma según Gregory-Wodziky (2000), Hack *et al.*, (1987), Hoorn (1993, 1996), Lundberg *et al.*, (1998) y Wessenling *et al.*, (2002), mostrando incursiones marinas, macizos, lagos ancestrales, tierras bajas, flujo del agua y posición de los paleoarcos. Modificado de Huber y Renno (2006).

6.2. *Heterogeneidad espacial y disponibilidad de nichos.* La disponibilidad de nuevos nichos y la gran heterogeneidad espacial observada en numerosos cuerpos acuáticos tropicales de América y África, son, sin duda, dos factores que incrementan la riqueza de los ecosistemas (Lowe-McConnell, 1975; Mago-Leccia, 1970, 1978; Roberts, 1973; Welcome, 1979). Factores como la disponibilidad de los recursos alimenticios, que en las zonas templadas podrían estar limitados estacionalmente, no parecen ser un factor limitante en los trópicos debido a:

1) la disponibilidad casi continua de alimentos en diferentes cuerpos de agua temporales y permanentes;

2) la plasticidad alimentaria que muestra la gran mayoría de las especies y la cual se manifiesta en cambios de dieta de acuerdo con la cantidad y calidad potencial del alimento disponible, cambios con el desarrollo ontogenético, o cambios en el hábitat, como en el caso de peces que sólo cumplen parte de su desarrollo en las sabanas inundables del bajo llano (p.e., *Hoplosternum littorale*, *Serrasalminus* spp., *Colossoma macropomum*, *Mylossoma albiscopum*, *Pristobrycon* spp.);

3) la utilización de los recursos en diferentes horas durante el día o en diferentes lugares dentro del mismo hábitat (Characiformes vs Siluriformes);

4) la gran cantidad de material nutritivo proveniente de otros ecosistemas adyacentes (bosques de galería, sabanas inundadas, Fig. 5.26) que forma parte importante del material alóctono suministrado a estos cuerpos de agua e incrementan, tanto la disponibilidad de nuevos recursos alimenticios como, la posibilidad del desarrollo de especializaciones en los grupos de peces que los explotan. Un ejemplo claro de este último aspecto es la gran cantidad de especies de peces que utilizan la “ictiocoría” (consumo de frutos y semillas) como medio de supervivencia durante el período de inundación de los bosques y que, generalmente, se encuentra coordinado con la floración y fructificación de las plantas ribereñas incluyendo los “morichales” (Fig. 6.4 y 6.5) (Gottsberger, 1978; Goulding, 1980; Machado-Allison, 1982, 2005; Knab-Vispo *et al.*, 2003).

Recientemente, Castro-Lima (2010) nos da información detallada sobre la dispersión y predación de semillas por peces en la Orinoquia. En sus resultados indica que se registraron 99 especies de plantas dispersadas por peces y otras 49 son consumidas y las semillas destruidas. Varias especies de las familias Euphorbiaceae, Bombacaceae, Poaceae, Bignoniaceae y Fabaceae, producen semillas nutritivas que son consumidas, y parcial o totalmente digeridas durante la ingesta por los carácidos (Cuadro 6.3) como: arenacas (*Triportheus* spp.), palometas (*Mylossoma albiscopum* y *M. aureum*), palometas (*Myleus* spp.), caribes (*Pristobrycon* y *Serrasalmus*), morocotos (*Piaractus orinoquensis*), y cachama (*Colossoma macropomum*).

Las semillas más consumidas corresponden a las especies *Amanoa oblongifolia*, *Mabea nitida*, *Mabea trianae*, *Hevea guianensis*, *Croton cuneatus*, *Piranhea trifoliata*, *Alchornea fluviatilis*, *A. latifolia* y *Pera* sp. (Familia Euphorbiaceae); *Inga nobilis*, *Inga vera*, *Macrolobium acaciifolium*, *Campsiandra implexicaulis*, *C. comosa*. (Fabaceae); *Tabebuia barbata* y *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae); *Pseudobombax munguba* y *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) y *Oryza rufipogon* y *O. alta* (Poaceae). Estas especies vegetales son consumidas por especies de varios géneros de peces como: *Brycon*, *Colossoma*, *Leporinus*, *Chalceus*, *Markiana*, *Piaractus*, *Mylossoma*, *Myleus*, *Metynnis*, *Pygopristis*, *Pristobrycon* y *Serrasalmus*.

Goulding (1980) discute el valor coevolutivo de estas relaciones planta-animal y la posibilidad de influenciar los procesos de dispersión y especiación en ambos grupos. Un ejemplo de esto es la adaptación dentaria encontrada en especies como *Colossoma macropomum*, *Piaractus orinoquensis* y especies de *Brycon*, para la trituración de semillas (Fig. 6.5). Pero también, como el mismo autor cita:

“¿cual efecto ocasionó el desarrollo de esta dentadura sobre las características morfológicas, químicas y de comportamiento de las frutas y semillas y también sobre la comunidad boscosa como un todo?” (Traducción: Goulding, 1980:230).

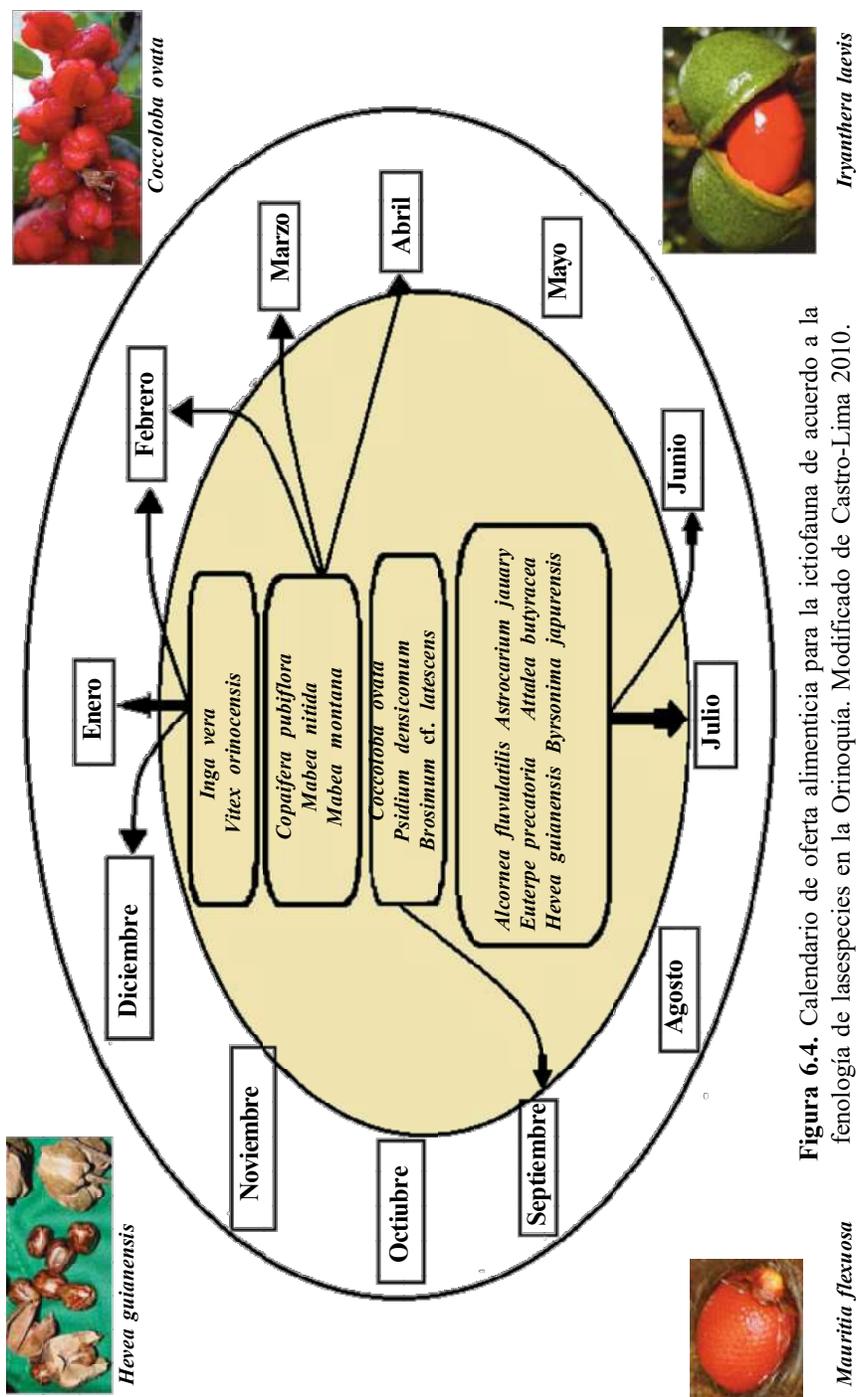


Figura 6.4. Calendario de oferta alimenticia para la ictiofauna de acuerdo a la fenología de las especies en la Orinoquia. Modificado de Castro-Lima 2010.



Figura 6.5. 1. Cardumen de *Cichla orinocensis* dentro de un bosque inundado; 2. Detalle de la boca de *Piaractus orinoquensis* mostrando dentadura.
Fotos. I. Mikolji.

Cuadro 6.3. Resumen de algunas especies de plantas más comunes ingeridas por especies de *Brycon*, *Colossoma* y *Piaractus* el Amazonas y Orinoco y potencialmente asociadas con fenómenos de dispersión (semillas intactas)*

Semillas destruidas	Semillas intactas
Fam. Annonaceae: <i>Annona hypoglauca</i> ** <i>Dugetia margraviana</i> ** <i>Uromopsis mathewsii</i> **	Fam. Lauraceae <i>Netandra amazonum</i> **
Fam. Myristicaceae: <i>Virola surinamensis</i> *	Fam. Moraceae: <i>Sorocea duckei</i> *** <i>Brosimum guianense</i> <i>Maquira coriacea</i> **
Fam. Moraceae <i>Cecropia membranacea</i> ** <i>Ficus</i> sp.***	Fam. Anacardeaceae: <i>Anacardium microsepalum</i> ** <i>Spondias mombin</i> **
Fam. Sapotaceae <i>Neolabatia cuprea</i> ** <i>Lacuma</i> cf. <i>dissepala</i> *	Fam. Meliaceae: <i>Carapa guianensis</i> ***
Fam. Burceraceae: <i>Protium</i> sp.**	Fam. Malpigiaceae: <i>Byrsonima</i> cf. <i>amazonica</i> ** <i>Byrsonima japurensis</i> **
Fam. Simaroubaceae: <i>Simaba</i> cf. <i>guianensis</i> **	Fam. Euphorbiaceae: <i>Alchornea discolor</i> ** <i>Hevea brasiliensis</i> ** <i>Hevea</i> d. <i>spruceana</i> ** <i>Mabea nitida</i> ** <i>Piranaheia trifoliata</i> **
Fam. Araceae <i>Astrocardium jauary</i> ** <i>Mauritia flexuosa</i> **	Fam. Rubiaceae: <i>Genipa americana</i> ** <i>Randia armata</i> **
Fam. Chrysobalanaceae: <i>Licania</i> cf. <i>apetala</i> *** <i>Licania</i> sp.***	Fam. Bigoniaceae: <i>Crescentia amazonica</i> ** <i>Tabebuia barbata</i> **
Fam. Elocarpaceae: sp. No identificada*	Fam. Sterculiaceae: <i>Theobroma</i> sp.**
Fam. Lecythidaceae: sp. No identificada*	Fam. Polygonaceae: <i>Symeria paniculata</i> **
	Fam. Sapotaceae: <i>Micropholis egensis</i>

* Para más detalle ver Knap-Vispo (2003).

** Plantas reportadas en contenidos estomacales en especies de *Colossoma* y *Piaractus* Honda (1974), Gottberger (1978), Goulding (1979, 1980), Knap-Vispo (2003); Machado-Allison, (1982b, 2005), Castro-Lima (2010).

*** Semillas ocasionalmente encontradas en *Colossoma* y *Piaractus*

Muchas de las especies de peces pertenecientes al área estudiada del bajo llano utilizan además, semillas de gramíneas que sólo están disponibles en abundancia durante el período de lluvias (*Mylossoma*, *Metynnis*, *Markiana*, *Piaractus* y otros peces caracoideos) y sería interesante observar si hay alguna relación entre ellos, que apoyen más aún las hipótesis desarrolladas por otros autores para el área de bosque amazónico y de la orinoquia;

5) el continuo cambio de condiciones (fluctuaciones de temperatura, nutrientes, nivel de agua) incrementan las posibilidades del desarrollo de nuevos ítems alimentarios como, por ejemplo, la aparición de variedades morfológicas o metamórficas de rotíferos, crustáceos e insectos encontrados en las áreas bajo influencia de la inundación en el bajo llano.

Lo anteriormente discutido para un sólo componente de lo que se ha hipotetizado forma parte del nicho de las especies es, igualmente, válido para otros compartimientos como: distribución de las áreas de protección, sustrato, áreas de desove, etc. Así, muchos grupos migran longitudinalmente en los ríos con funciones reproductivas (*Prochilodus*, *Semaprochilodus*, *Curimata*, *Colossoma*, *Pygocentrus*, *Mylossoma*) o lateralmente (*Brycon*, *Piaractus*, *Triportheus*) y cuyas larvas y juveniles entran a las áreas inundadas de los llanos para cumplir con parte de su desarrollo. Estos movimientos experimentados durante las fluctuaciones climáticas (hidrológicas) producen cambios en uno o más compartimientos de sus respectivos nichos. Por ejemplo, resiliencia a cambios en la alimentación, tolerancia térmica y química, relación con depredadores, cambios de sustrato, etc., hacen muy difícil limitar la amplitud de los mismos e hipotetizar que en estos peces hay (o no) una superposición temporal bastante pronunciada.

La gran interacción y complejidad de los diversos sistemas hidrográficos separados o aislados durante los períodos de sequía y anastomosados durante el período de lluvias, producen cambios notables en la composición e interacción faunística de la comunidad en un determinado momento y lugar. Por ello, es completamente nece-

sario hacer estudios integrales de cada ecosistema, como el presentado aquí en forma preliminar, de forma tal que abarque toda la posible expansión y restricción de cada comunidad y de sus relaciones con comunidades ícticas adyacentes.

Por último, debemos hacer notar la influencia potencial del hombre en la creación y/o destrucción de nichos. Esto se manifiesta en la construcción de canales, préstamos, diques y represas que son evidentes en la región bajo estudio. Estos cuerpos de agua artificiales incrementan la distribución de algunas especies, pero también pueden crear situaciones especiales que promueven el aumento poblacional desmesurado en otras, como el caso de los “caribes” (*Pygocentrus* y *Serrasalmus*) en la Represa del Guárico, causando un desequilibrio en la comunidad del río que la alimenta y cuerpos acuáticos adyacentes. Por otro lado, la introducción de especies exóticas (p.e., *Caquetaia kraussii*), también afecta las comunidades naturales como un todo (Mago-Leccia, 1978; Señaris y Lasso, 1993; Machado-Allison, 2005; Machado-Allison *et al.*, 2011).

6.3. *Estabilidad climática y predictabilidad.* La comparación de las condiciones climáticas presentes en las zonas templadas o grandes altitudes en zonas tropicales *versus* las situaciones presentes en las zonas tropicales bajas, como factor que ha afectado la diversidad biótica, ha sido discutidas exhaustivamente (ver simposia editado por Woodwell y Smith, 1969; Regier y Cowell, 1972; Van Dobben y Lowe-McConnell, 1975), llegándose a generalizar que las regiones tropicales son más estables y, por lo tanto, han permitido una mayor oportunidad para el éxito de los diferentes procesos de especiación. Sin embargo, como se ha señalado, las regiones tropicales también han sufrido enormes cambios geológicos y climáticos, principalmente desde el Cretáceo: separación de la Gondwana, levantamiento de los Andes, origen de la cuenca del Río Orinoco, formación de los llanos, y los períodos glaciares e interglaciares que se tradujeron en épocas secas, introgresiones y regresiones marinas y periodos lluviosos prolongados.

A pesar de los anteriormente anotado, varias hipótesis se han elaborado y están en discusión actualmente, acerca del efecto que

puede causar la estabilidad climática sobre la diversidad en un determinado ecosistema. Algunas de ellas han sido recientemente descartadas como la de establecer que los sistemas complejos tropicales (alta diversidad) son más “estables” que los simples (baja diversidad) (Marlier, 1967; 1969; 1973; Sioli, 1967; Lowe-McConnell, 1975; Medina *et al.*, 1977).

Slobodkin y Sanders (1969) han incorporado en esta discusión la importancia de la “predictabilidad” del ambiente como uno de los elementos actuantes que afectan la diversidad. Estos autores establecen que los ambientes en bajas latitudes tienen una más alta probabilidad, comparada con aquellos presentes en altas latitudes, y concluyen que la riqueza relativa de especies en ambientes altamente predecibles es la manifestación continua de una serie de procesos que incrementan la probabilidad de especiación e inmigración y disminuyen la posibilidad de extinción y emigración. Estos procesos, junto con las consecuencias del mejoramiento de la interacción competitiva, son más ventajosos en los ambientes predecibles. El problema ahora se centra en si los cambios ambientales observados históricamente en las zonas tropicales (p.e., los llanos) son altamente predecibles o no.

Es muy difícil someter a prueba la hipótesis de Slobodkin y Sanders debido a que más de un factor, incluyendo aquellos que han tenido que ver con el desarrollo histórico de los grupos (tasa de especiación) y comunidades (teoría de refugios, vicariancia, centros de origen y dispersión), han podido actuar en un momento determinado y eventualmente han oscurecido el panorama (patrón) actual de la comunidad bajo estudio. Una de las soluciones sugeridas para resolver este problema es el estudio filogenético de los diferentes grupos que forman las comunidades y buscar posteriormente aquellos factores que han producido la diversificación de las diferentes subunidades monofiléticas del mismo. La unión (integración) de los resultantes procesos comunes en los diversos grupos, podrían indicar cuál de los fenómenos involucrados realmente tuvo un mayor efecto sobre la diversificación de la biota (Lundberg, 1998; Platnick y

Nelson, 1978; Wiley, 1980). Sin embargo, Lowe-McConnell (1975) se arriesga a dar ejemplos de ambientes predecibles en regiones tropicales como los grandes lagos de África (altamente predictivos). Ella concluye:

“... aparentemente para los peces es más difícil adaptarse a cambios ‘irregulares’ que adaptarse a oscilaciones regulares”.
Lowe-McConnell (1975:241).

Por otro lado, indica que las fluctuaciones estacionales influyen la presencia o ausencia de ciertos hábitats. Tales fluctuaciones son más predecibles que otras variaciones en climas templados, permitiendo la evolución de una respuesta adaptativa e incrementando efectivamente la heterogeneidad ambiental. Esto se traduce en un incremento de la diversidad de especies.

Muchos ejemplos de especies con adaptaciones fisiológicas y morfológicas, aparentemente, apoyan lo discutido anteriormente para estos tipos de ambientes fluctuantes (pero predecibles), como es el caso de las estrategias respiratorias (Carter, 1935; Carter y Beadle, 1931; Kramer, 1984; Kramer *et al.*, 1978), reproductivas (Carter y Beadle, 1931; Machado- Allison y López, 1975; Machado-Allison y Zaret, 1984) y morfológicas para el traslado sobre tierra firme como en el caso de *Hoplias malabaricus*, *Synbranchus marmoratus* y *Hoplosternum littorale* (Lowe-McConnell, 1964; Mago-Leccia, 1970; Machado-Allison, 2005). Finalmente, es de hacer notar que en estos ambiente temporales han evolucionado varias especies de peces anuales que han desarrollado la capacidad de formar huevos resistentes a la desecación.

6.4. *Competencia y depredación.* La gran diversidad y complejidad faunística en las regiones tropicales y, en muchos casos, las fluctuaciones anuales que se suceden en los ecosistemas acuáticos del llano, traen como consecuencia que se produzcan altas concentraciones de peces en áreas restringidas y durante el período seco. Datos obtenidos para una de estas áreas (laguna de préstamo de, aproximadamente, 1 hectárea) arrojó un número de 25 especies con,

aproximadamente, 25.000 ejemplares (Mago-Leccia, 1970). Esta situación estacional podría traer consigo el desarrollo de relaciones competitivas muy severas, tanto por el espacio físico como por el alimento y sustrato. Sin embargo, estas áreas que se encuentran aisladas durante la sequía, de altas densidades y riqueza de especies, aparentemente son ventajosas, ya que representan refugios y permiten que cuando llegue el período de inundación éste sea utilizado al máximo (Lowe-McConnell, 1967; Machado-Allison y Royero, 1986).

Información preliminar sobre los hábitos alimentarios en algunas de las especies aisladas durante el período seco, pareciera indicar que su alimentación proviene en mayor grado de la utilización de tejido adiposo almacenado durante el período de bonanza o lluvias. Por otro lado, la posible competencia por el recurso alimenticio también queda reducida, ya que muchas especies que explotan un mismo recurso lo hacen a diferentes horas o en diferentes zonas del cuerpo acuático (Lowe-McConnell, 1967, 1975; Mago-Leccia, 1970; Machado-Allison, 2005). Más aún, muchos peces tropicales exhiben una plasticidad muy grande en cuanto a sus dietas, produciéndose cambios durante el desarrollo ontogenético, estacionalidad o, sencillamente, cuando un ítem particular es muy abundante. Ejemplo de lo anteriormente dicho lo hemos observado en especies que tradicionalmente se han considerado como “carnívoros obligatorios”, como los “caribes” o “pirañas” de los géneros *Pygocentrus*, *Pristobrycon* y *Serrasalmus*, que durante ciertos períodos del año se alimentan de frutos, semillas y algas.

Durante el período de lluvias se produce un incremento enorme, tanto en calidad como en cantidad de recursos, que participan en la dieta de los peces (fito y zooplancton, larvas de insectos, crustáceos y peces) que mantienen una red trófica muy compleja. Es durante este período que hemos observado una mayor actividad por parte de los depredadores. El alimento en los jóvenes es utilizado para completar su crecimiento y en los adultos, el exceso se acumula en forma de dos bandas gruesas de tejido adiposo localizado a ambos lados de las gónadas. Evidencias de esto ha sido detectado en peces tetragonopterinos (*Astyanax*, *Markiana*), curimátidos (*Curimata*

cerasina), prochilodóntidos (*Prochilodus mariae*) y eritrínidos (*Hoplias malabaricus*) (Lowe-McConnell, 1964; Machado-Allison, 1982b; Machado-Allison y Royero, 1986). En grandes carácidos, como los del género *Colossoma*, que tienen hábitos reproductivos migratorios, una acumulación de material nutritivo se ha observado también al nivel óseo del neurocráneo (Machado-Allison, 1982b). En resumen, es prematuro concluir que el alimento pudiera ejercer una gran presión competitiva entre las especies que explotan esos cuerpos de agua temporales en el bajo llano.

Con respecto al espacio físico, existe una aparente departamentalización del mismo, con especies utilizando al máximo cada espacio disponible, que incluye formas diurnas y nocturnas, formas asociadas a las aguas superficiales y a los fondos, peces que utilizan objetos sumergidos (truncos, piedras, huecos, etc.) para esconderse durante el día, peces asociados a las raíces de la vegetación flotante (*Eichhornia* y *Salvinia*) y peces que viven semienterrados en los fondos arenosos o arenofangosos de estos cuerpos de agua.

Lowe-McConnell (1967), determinó para un área restringida durante la estación seca en el Río Amazonas, cerca de 17 especies y 200 ejemplares habitando en huecos de troncos sumergidos, entre ellos, especies de los géneros *Tatia*, *Trachichorystes*, *Pseudopimelodus*, *Microglanis*, *Acanthodoras*, *Hypostomus* y *Hoplosternum*, todos ellos pertenecientes al Orden Siluriformes. Estos peces poseen la característica común de erigir las espinas pectorales y dorsal para atascarse dentro de los huecos y evitar ser extraídos. Además ellos poseen un sonido de alarma agonística muy efectiva para ser soltados por los predadores una vez capturados (Amorim, 2006, Ladich y Myremberg, 2006; Kaatz y Stewart, 2012). Esta misma condición la hemos observado en regiones similares ribereñas del bajo llano, donde se incluyen además especies de los géneros *Loricaria*, *Hypoptoma*, *Farlowella*, *Ochmacanthus*, *Bunocephalus*, *Agamyxis* y *Platydoras*.

Las especies diurnas se esconden entre las plantas o ramas y troncos de árboles caídos o se posan en el fondo entre las plantas

sumergidas, permaneciendo completamente inmóviles durante la noche. Un ejemplo de este último caso son los cíclidos *Astronotus* sp., *Aequidens* sp., *Mikrogeophagus ramirezi*, *Chaetrobranchus flavescens* y *Crenicichla saxatilis*. La completa inmovilidad debe ayudarlas a evitar ser encontrados por depredadores nocturnos (grandes bagres y peces eléctricos como *Electrophorus electricus*) sensitivos a movimientos y vibraciones del agua (Lowe-McConnell, 1967; 1975; Machado-Allison, 2020).

El desarrollo de gran variedad de diferentes estrategias etológicas y de los diferentes aspectos anatómicos (morfología, patrones de coloración), indican la gran presión ejercida por los diferentes depredadores en las aguas tropicales y, en particular, en la región de las sabanas inundables. La mayoría de las especies que potencialmente pueden servir de presas, han elaborado algunas estrategias en este sentido. Los peces characiformes, al igual que en todos los ostariofisinos, han elaborado sustancias de “alarma” (*Schreckstoff*) (Chivers y Smith, 1998) que es secretada al agua cuando la piel es rota e indica a otros peces la posible presencia de un depredador.

Muchas especies de este grupo también presentan el desarrollo de mimetismos con especies depredadoras, como es el caso de *Piaractus orinoquensis*, un pez “vegetariano” que en sus estadios juveniles copia el patrón de coloración de *Pygocentrus cariba*, “caribe colorado”, (Fig. 6.6) un depredador típico. A pesar de este ejemplo claro de mimetismo y de muchos otros ejemplos de peces con patrones de coloración semejantes (¿convergentes?), existe todavía mucha discusión sobre si éstos son casos de mimetismo mulleriano o batesiano o, sencillamente, patrones de coloración que han sido transmitidos filogenéticamente a través de un ancestro común (ver Géry, 1960; Machado-Allison, 1982b; Mago-Leccia, 1970, 1978; Shepard, 1977; Zaret, 1977). Finalmente, este grupo de peces caraciformes presentan actividades sociales muy marcadas, algunas veces formando grandes cardúmenes (de una o varias especies) que podrían eventualmente servir de protección contra depredadores. Los juveniles de *Prochilodus mariae*, *Curimata cerasina*, *Triportheus* spp., y *Markiana geayi* desarrollan patrones

de coloración similares y forman grandes masas de peces que se mueven cercanos a las aguas abiertas de entrada a las sabanas y caños inundados. Esta “asociación productiva” (Géry, 1977) es, aparentemente, ventajosa y apoya la hipótesis que peces “presas” no pueden existir en aguas abiertas a menos “que vivan en cardúmenes” (Hobson, 1968, 1972; Collette y Earle, 1972). Su protección proviene de la dificultad que tienen los depredadores de seguir una determinada presa dentro del cardumen.



Figura 6.6. Arriba, fotos de *Piaractus orinoquensis* (juvenil) y *Pygocentrus cariba* (adulto). Abajo una cesta en el mercado con ambas especies mezcladas: (■) *P. orinoquensis* y (●) *P. cariba*.

La Familia Cichlidae, posiblemente, es el grupo de peces dulcea-cuícolas que explotan con mayor eficacia los patrones de coloración y comportamiento. Este grupo podría tener su símil con los pomacéntridos y chaetostómidos de los arrecifes coralinos, donde incluyen desde la posibilidad de variaciones de los patrones de coloración de acuerdo con el estado anímico, hora del día o estadios de maduración sexual (caracteres sexuales secundarios), hasta comportamientos complejos de protección o cuidado parental y territorialidad. Casos muy conocidos, como la incubación bucal, la hemos observado en especies del género *Geophagus*. Si bien los patrones de coloración de muchas de las especies de cíclidos en estas áreas inundadas del llano, son bastante llamativos, especialmente aquellas especies de tallas pequeñas como *Apistograma* y *Mikrogeophagus* y que pudieran eventualmente atraer a numerosos depredadores, estos grupos resuelven, aparentemente, el problema habitando en zonas ribereñas, de aguas muy poco profundas y generalmente con bastante vegetación flotante y arraigada en el fondo. Estas áreas poco profundas son inaccesibles a la mayoría de los depredadores acuáticos. Si embargo, algunas especies de aves han desarrollado mecanismos sofisticados (como el “sombreado”) para obtener presas con cierta facilidad.

Además, el desarrollo particular del “ocelo” en algunas especies de la Familia Cichlidae (*Astronotus*, *Cichla* spp.), ha sido sugerido como un posible engaño contra aquellas especies especializadas en el ataque a las aletas de los peces como es el caso de especies del género *Serrasalmus* (*S. elongatus*, *S. irritans* y *S. medinai* y *S. rhombeus*) y juveniles de *Pygocentrus cariba* (Machado-Allison, 1987; Machado-Allison y García, 1986; Winemiller, 1990).

Posiblemente, dos grupos de peces ostariofisinos (Siluriformes y Gymnotiformes), han desarrollado las modificaciones anatómicas y fisiológicas que más llaman la atención para los estudiosos de la sistemática y evolución de peces neotropicales. Los Siluriformes, en general, incluyen el desarrollo de espinas aserradas y filosas que forman un triángulo armado eficaz contra potenciales depredadores. Las aletas dorsal y pectoral de estos peces presentan, además, un mecanismo óseo de anclaje que permiten a estas espinas mantener

una posición erecta firme (Alexander, 1965). Para observar la diversidad de formas de espinas en este grupo de peces se puede consultar a Fernández (1979). En los Siluriformes también encontramos familias que poseen proyecciones en forma de espinas localizadas en el eje medio lateral del cuerpo (Doradidae) o placas óseas dérmicas (Loricariidae y Callichthyidae). Finalmente, otros grupos como los Bunocephalidae han desarrollado una morfología bizarra que los hace miméticos con el sustrato.

Estas adaptaciones morfológicas unidas al desarrollo especializado del “gusto” (comunicación química), de la capacidad de producir sonidos (comunicación sónica) y su potencial electroreceptivo integra aún más al grupo a las condiciones de oscuridad en la cual se desenvuelven muchas de sus especies, evitar el ataque de predadores y poder comunicarse con sus “pares” (Amorim, 2006; Chivers y Smith; 1998; Machado-Allison, 2020).

Por otro lado, los Siluriformes representan el grupo de peces con hábitos reproductivos más complejos dentro de la ictiofauna del área, que incluyen nidos flotantes (Machado-Allison, 1977), protección oral (Machado-Allison y López, 1975), protección corporal (López y Machado-Allison, 1975) y los juveniles, que explotan un patrón mimético o de camuflaje formado por bandas transversales en el cuerpo (Machado-Allison, 1986; 1992). Muchas de las formas pequeñas en este grupo de peces se esconden en troncos, huecos en la ribera o entre las plantas flotantes y sumergidas, como he descrito anteriormente.

Los Gymnotiformes han evolucionado hacia el desarrollo de mecanismos de comunicación y localización muy sofisticados que incluyen órganos de emisión y recepción de ondas eléctricas (Lissmann, 1961; 1963). Mago-Leccia (1976a,b; 1978; 1994) indica que en nuestra ictiofauna existen numerosas especies que:

“descargan en el agua pulsos débiles que oscilan entre unos pocos hasta más de mil por segundo. Estos pulsos que son captados por electroreceptores especializados, además de permitirle al pez localizar objetos en el agua (alimento, vegeta-

ción, obstáculos, etc.), son usados para comunicación....”
“...Cada especie tiene una descarga eléctrica que la identifica y que al mismo tiempo sirve para indicar su sexo.” (Mago-Leccia, 1978:27-28).

Electrophorus electricus, un miembro famoso desde las crónicas de Humboldt (1821), puede llegar a descargar hasta 500 voltios con un amperaje bajo (0,5 a 0,75) cuyo *shock* en el agua pudiera ocasionar la muerte de un pez agresor o ser utilizado para la captura de presas. Otros miembros de este grupo también utilizan patrones de coloración disruptiva que pudieran sugerir protección contra depredadores, como es el caso de especies del Género *Gymnotus*.

Esta adaptación fisiológica ha sido una materia realmente intrigante en el desarrollo (evolución) de la biología de la comunicación y de integración de los organismos al medio. En el hábitat oscuro del fondo de los ríos donde usualmente tienen vida la mayoría de los Gymnotiformes, el uso de otros medios, como la visión, es imposible. Estos vertebrados adaptaron (o modificaron) sus cuerpos, tegumento y musculatura para tener capacidades electrogénicas y electroreceptoras para cubrir esa necesidad (Fig 6.7). Los Gymnotiformes poseen la llamada **Electrorecepción Activa** la cual implica que ellos pueden detectar objetos, obstáculos, predadores o presas mediante la creación de un campo eléctrico el cual se distorsiona a chocar con el objeto (Fig. 6.7-3). También utilizan los variados tipos de señales (“ondas” o “pulsos”) para establecer comunicación con sus pares y/o detectar extraños.

Uno de los grupos mejor estudiados es la Familia Apterontidae cuyas especies son capaces de emitir ondas eléctricas particulares (Fig. 6.8). Estas señales sugieren formar parte de la comunicación y reconocimiento inter e intraespecífico, cortejo, estado emocional y condiciones ambientales (Turner *et al.*, 2007; Kirschbaum y Schwassmann, 2008; Machado-Allison, 2020).

El origen evolutivo de estas modificaciones (especializaciones) fisio-morfológicas ha sido una materia intrigante en el estudio de vertebrados dado que la electrorecepción y la electrogénesis, aunque

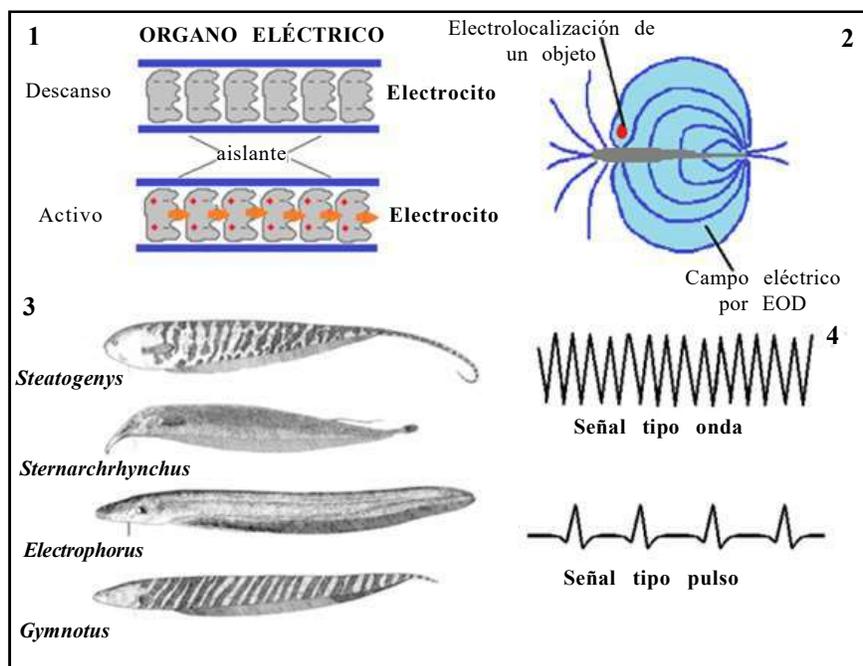


Figura 6.7. Peces eléctricos Estructuras y señales: 1. Diagrama de un Órgano Eléctrico; 2. Campo eléctrico y detección de obstáculos o presas; 3. Géneros; 4. Tipos de señales.

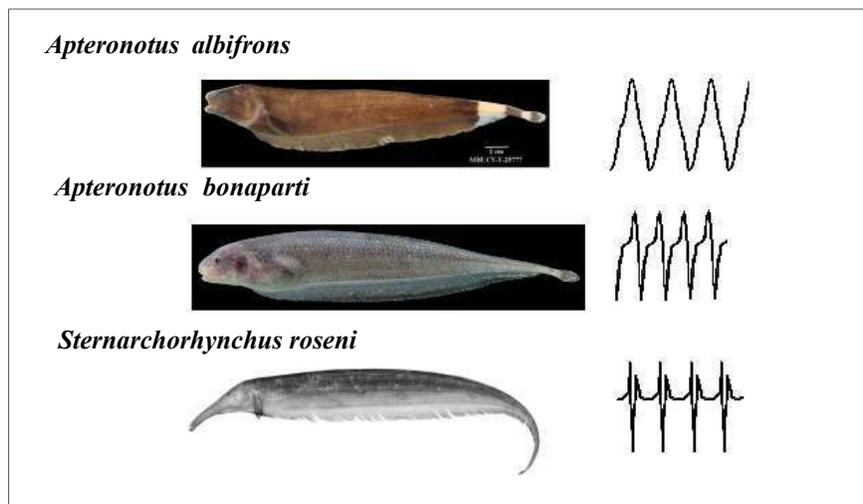


Figura 6.8. Variación de las señales eléctricas. Fuente: Turner *et al.*, 2007.

no es única del grupo, es donde se ha alcanzado una mayor diversidad y usos. 5.400 o más especies de vertebrados son capaces de recibir ondas eléctricas débiles y cerca de 2/3 de ellos pertenecen a los Siluriphysi que incluye al Orden Siluriformes (bagres) y peces eléctricos (Gymnotiformes) (Fig 6.8). En estos las células receptoras están asociadas al Sistema de la Línea Lateral (Kramer, 1996).

La comunicación entre los peces se desarrolla por uno emitiendo (originando) un campo eléctrico y un segundo individuo recibiendo e interpretando la señal a través de sus electro-receptores. Así, los peces eléctricos son el único grupo que ha sido identificado para llevar a cabo tanto la generación como la recepción de campos eléctricos.

En cuanto al origen de la capacidad electrogénica y electroreceptora entre los vertebrados vivos indica una compleja historia evolutiva con al menos diez acontecimientos importantes (Fig. 6.9): (1) **un origen** (sistema de Línea Lateral) en el ancestro común de los vertebrados existentes (lampreas + vertebrados mandibulados o gnathostomos) y (2) origen de las Ampollas de Lorenzini. **Pérdidas evolutivas** en los ancestros de: (3) vertebrados amniotas, (4) algunos urodelos (salamandras), (5) ranas anuras y (6) peces neopterigios (incluidos los teleósteos); la posterior **Adquisición Independiente** en un grupo de amniotas: (7) mamíferos monotremas, y al menos tres grupos de teleósteos de agua dulce: (8) Xenomystinae, (9) Mormyriiformes y (10) Siluriphysi (Siluriformes + Gymnotiformes). Debido a que el 42% de las especies de vertebrados vivos son amniotas y el 46% son teleósteos, una gran mayoría de vertebrados no posee un sistema electro-receptivo (Albert y Crampton, 2006; Kirschbaum y Schwassmann, 2008).

Por otro lado, los depredadores también han desarrollado mecanismos o estrategias adaptativas que le permiten subsistir en estos ecosistemas temporales. Las “guabinas” y “aguadulce” (*Hoplias malabaricus* y *Hoplerythrinus unitaeniatus*) y los “mataguaros” (*Crenicichla* spp) han desarrollado hábitos y patrones de coloración que los hace miméticos en el medio donde se posan en espera de

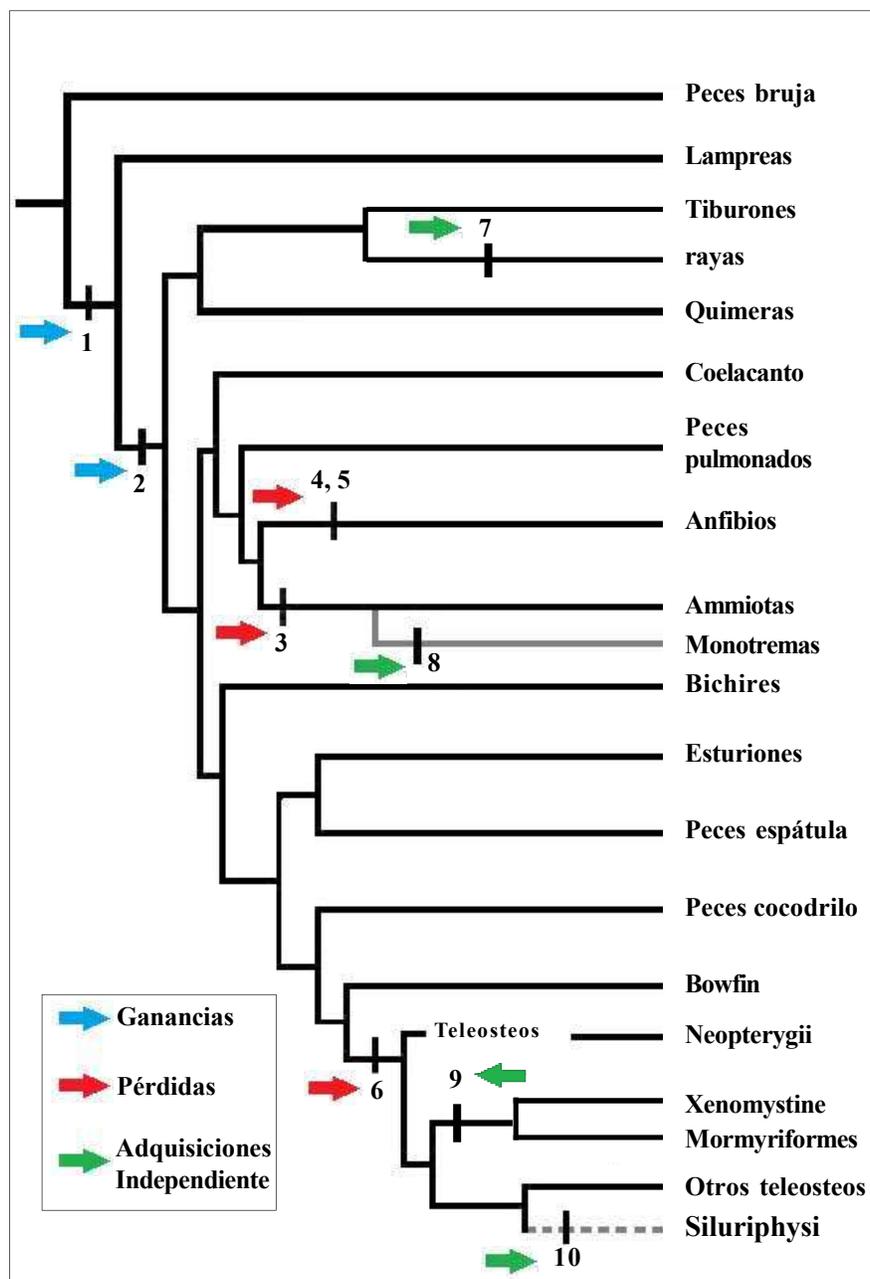


Figura 6.9. Esquema de filogenia de vertebrados mostrando 10 eventos evolutivos relacionados con electro-génesis y electro-recepción (ver texto). Modificado de Crampton (2006).

presas. Las especies del Género *Boulengerella* permanecen en la superficie del agua semejando pequeños trozos de madera. Estos peces depredadores de “acecho” contrastan con otros depredadores de “persecución” como los “caribes” (*Pygocentrus cariba*, *Serrasalmus* spp. y *Pristobrycon* spp.), los “pavones” (*Cichla* spp.), los “cara e’ perro” (*Acestrorhynchus* spp.), las “payaras” y “payarines” (*Hydrolicus tatauaia*, *Cynodon gibbus* y *Raphiodontichthys vulpinus*), con formas del cuerpo que varían desde ovoidales (*Serrasalminidae*) hasta fusiformes, como en el caso de los pavones, a los cuales se les ha catalogado como nadadores excelentes. Los caribes y, principalmente, *Pygocentrus cariba*, son notorios por su comportamiento en la formación de grandes cardúmenes y su gran agresividad al encontrar presas (incluyendo animales que caen al agua) en estado agónico. En este estado se producen ciertas vibraciones o movimientos en el agua que atraen a los cardúmenes disparando una euforia incontrolable entre ellos como ha sido frecuentemente mostrado en documentales y anotado en documentos clásicos (Myers, 1972; Zahl, 1980).

Otros depredadores dentro de la Familia *Serrasalminidae* y *Characidae* incluye especies morfológicamente adaptadas a utilizar sólo parte de sus presas (Cuadro 6.4). *Catoprion mento*, una especie monotípica, ha desarrollado una dentadura papilosa, en posición lateral, especializada en el desgarrar de la piel de otros peces y la obtención de escamas (lepidofagia) de las cuales se alimenta principalmente, mientras que especies del género *Serrasalmus* poseen una boca aguda, armada con dientes sumamente filosos y fuertes que permiten al pez tomar trozos de aletas (pterigiofagia) de sus presas (Fig. 6.10). Esto último se evidencia por la gran cantidad de peces que muestran daños en las aletas dorsal, anal y caudal en estas áreas del llano. Otras especies de Characiformes como por ejemplo las especies del género *Roeboides* (*Characiinae*), o los bagres *Ochmacantus* (*Trichomycteridae*) y *Cetopsis* (*Cetopsidae*) tienen bocas y dentaduras especializada en la captura o “arranque” de escamas de otros peces. Posiblemente, una respuesta selectiva a estos tipos de ataque a las aletas es el desarrollo de patrones de coloración de tipo disruptivo (*Astronotus* sp. y *Cichla* spp. por ejemplo), el engrosamiento de los radios en estas aletas en chara-

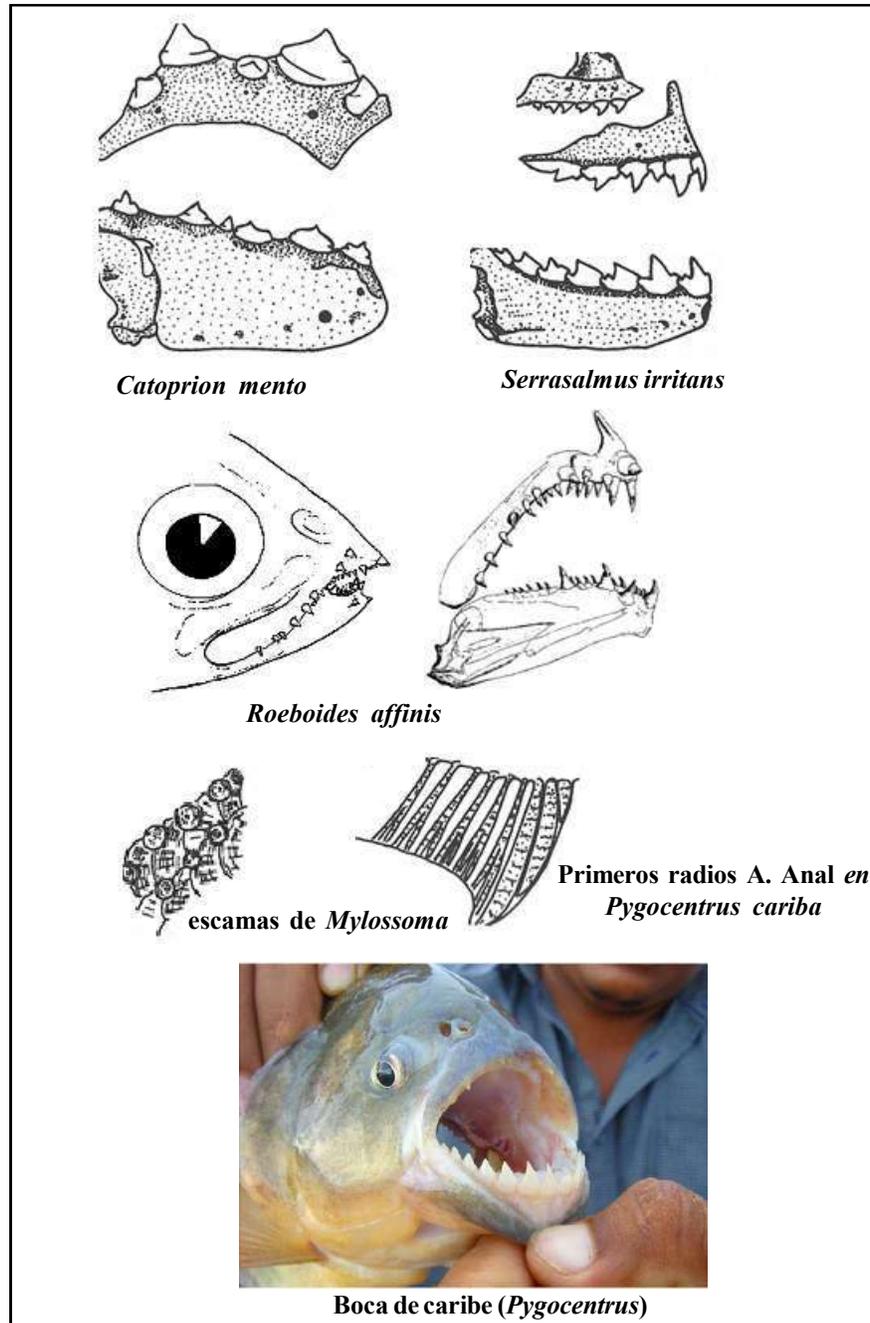


Figura 6.10. Modificaciones relacionadas con hábitos alimentarios.
Foto I. Micolji.

coides (*Pygocentrus* p.e.), bagres loricaridos (*Hypostomus* y *Pterygoplichthys*) o en el caso de las escamas, la producción de escamas suplementarias como en *Colossoma macropomum* y *Mylossoma albiscopum* (ver adelante).

6.5. *Otras interacciones entre organismos o poblaciones.* Interacciones tales como parasitismo, comensalismo, protocooperación, mutualismo han sido también propuestas como factores que pudieran haber influenciado el incremento de la diversidad en ecosistemas acuáticos y terrestres (Pianka, 1978). Algunos ejemplos claros de protocooperación entre especies de peces y la dispersión de plantas han sido sugeridos para los bosques inundables (varzeas) del Amazonas (Gottsberger, 1978; Goulding, 1980) y Orinoco (Machado-Allison, 1982b; Knab-Vispo *et al.*, 2003 Castro-Lima, 2010). Especies tales como: *Colossoma macropomum* (cachama), *Piaractus orinoquensis* (morocoto) y *Mylossoma albiscopum* (palometa) y especies de *Brycon* (*B. whitei*, *B. falcatus*) poseen hábitos herbívoros en donde la ictiocoría (ingesta de frutos y semillas) es común como hemos anotado en páginas anteriores (Cuadro 6.3). Estas especies, entonces, se convierten en potenciales dispersadores de semillas, principalmente de aquellas plantas que forman parte del bosque de galería o de rebalse que acompañan a los ríos y caños del llano. Goulding (1980) - discutido anteriormente - propone el desarrollo de una dentadura especializada y fuerte como la presente en estas especies (Fig. 6.11), pudiera haber sido la respuesta a una coevolución entre las plantas y estas especies dispersadoras de estas semillas.

Otros casos, como la evolución de una morfología especializada en un hábito lepidófago (comedor de escamas) o pterigiófago (comedor de aletas) en peces caracoideos (p.e., *Exodon paradoxus*, *Catoprion mento*, *Roeboides dayi*, *R. numerosus*, *Serrasalmus* spp.), referidas tanto como un tipo de parasitismo o depredación especial (Roberts, 1973; Sazima, 1984) y las posibles respuestas, tales como el desarrollo de escamas minúsculas y accesorias (*Colossoma* y *Mylossoma*) y aletas engrosadas o con marcas o bandas oscuras terminales y subterminales (*Pygocentrus*, *Pristobrycon*,

Serrasalmus, *Moenkhausia*, *Hypostomus*, *Pterygoplichthys*, *Hoplosternum*, etc.), pudieran ser hipotetizados como el resultado de este tipo de interacciones poblacionales (Cuadro 6.4).

Por otro lado, el desarrollo de hábitos parasíticos en especies de peces trichomictéridos (*Vandellia*, p.e.), las cuales se nutren de sangre proveniente de las branquias de los grandes bagres (*Brachyplatystoma*, *Phractocephalus* y *Pseudoplatystoma*) y/o Characiformes (*Colossoma* y *Piaractus*) es posiblemente otra respuesta selectiva a ciertas presiones y que han contribuido al incremento de la diversidad en cuerpos de agua tropicales en general y de nuestros llanos en particular.

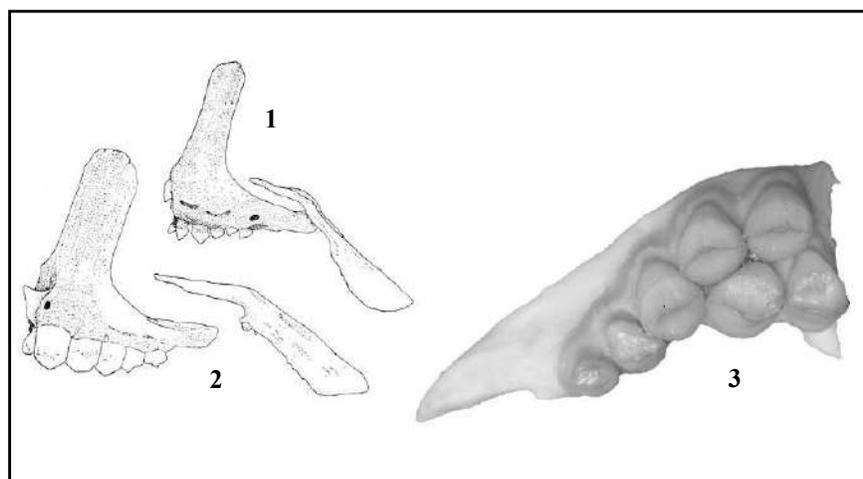


Figura 6.11. Premaxilar y maxilar de: 1. *Colossoma macropomum*; 2. *Piaractus orinoquensis*; y 3. Vista ventral del premaxilar de *Colossoma*.

6.6. *Evolución de las comunidades de peces.* Algunas palabras sobre aspectos evolutivos de la comunidad ictícola en estas áreas fluctuantes son necesarias. Las comunidades, generalmente, cambian durante el desarrollo de sus componentes. Como hemos discutido anteriormente, estos cambios pueden ser producidos por alteraciones ambientales o ecológicas directas y rápidas (en tiempo geológico). Sin embargo, y posiblemente más importante, sean aquellos cambios

Cuadro 6.4. Hábitos especializados semiparasíticos (Lepidofagia y Pterigiofagia) en algunos grupos de peces del Orinoco

Especies	Hábito Alimentario
Characidae	
<i>Roeboides affinis</i>	Lepidófago
<i>Roeboides araguaito</i>	Lepidófago
<i>Roeboides cf. dayi</i>	Lepidófago
<i>Roeboides myerssi</i>	Lepidófago
<i>Roebides numerosus</i>	Lepidófago
<i>Exodon paradoxus</i>	Lepidófago/Pterigiófago
<i>Serrabrycon magoi</i>	Lepidófago
Serrasalminidae	
<i>Capotrion mento</i>	Lepidófago
<i>Pristobrycon striolatus</i> (juvenil)	Pterigiófago
<i>Pygocentrus cariba</i> (juvenil)	Pterigiófago
<i>Serrasalmus altuvei</i>	Pterigiófago
<i>Serrasalmus elongatus</i>	Pterigiófago
<i>Serrasalmus irritans</i>	Pterigiófago
<i>Serrasalmus manueli</i> (juvenil)	Pterigiófago
<i>Serrasalmus rhombeus</i> (juvenil)	Pterigiófago
Trychomycteridae	
<i>Pseudostegophilus haemomizon</i>	Lepidófago
<i>Ochmacanthus alternus</i>	Lepidófago
<i>Ochmacanthus orinoco</i>	Lepidófago
Cetopsidae	
<i>Cetopsis orinoco</i>	Lepidófago

Fuentes: Gery (1977); Baskin *et al.*, (1980); Sazima (1984); Vari (1986); Machado-Allison, (1982a, 2005); Machado-Allison y García (1986); Winemiller y Kelso-Winemiller (1993).

producidos por la evolución y coevolución de las especies componentes durante el tiempo evolutivo. Más aún, la comunidad misma forma parte del potencial selectivo disponible para que esta evolución y coevolución de las especies suceda mediante el favorecimiento de ciertas adaptaciones y la eliminación de otras.

El llamado “ciclo taxon” (*taxon cycle*) propuesto por Wilson (1961) e implementado por Mac Arthur y Wilson (1967) para el desarrollo de sus teorías acerca de la *Biogeografía de Islas* y que postula el progreso de las especies a través de series de cambios evolutivos, se ha hipotetizado a ser dirigido por respuestas bióticas a factores como competencia, depredación y contra adaptaciones (*counter adaptations*) de otras especies en la comunidad. Así, la competencia dentro y entre especies trae como consecuencia la evolución de nichos diferentes, lo cual asegura que los recursos de una comunidad dada sean utilizados proporcionalmente de acuerdo con la disponibilidad efectiva. Por ejemplo, la sincronización de reproducción, desarrollo de larvas y las inundaciones de las sabanas con la producción de suficiente productividad primaria y secundaria para el mantenimiento de las fases tempranas de peces. La diversidad de presas presentes en la dieta de los depredadores, por un lado, como la habilidad de un depredador de cambiar de presa de acuerdo con sus disponibilidades y ontogenia por el otro, probablemente influencia la estabilidad de las poblaciones de presas y consecuentemente, a la comunidad como un todo (Pianka, 1978).

Para dar un ejemplo de las complicaciones esperadas debemos indicar que las redes alimentarias son dinámicas y las interacciones de los recursos de los consumidores varían tanto en el tiempo como en el espacio. Esta situación, común en las zonas inundables tropicales, complica la representación, las comparaciones de las estructuras de las relaciones alimenticias o redes y por supuesto las interpretaciones de posibles respuestas evolutivas de los peces.

Estimaciones de la estructura y las dietas de peces en dos sistemas de aguas cristalinas en la región venezolana de los Llanos (Charcote y Charcotico) se hipotetizó que durante cuatro períodos de pulso anual de inundación:

- 1) la relación piscívoro-no piscívoro aumentaría;
 - 2) la diversidad dietética disminuiría;
 - 3) la superposición dietética interespecífica disminuiría;
 - 4) se consumirían menos alimentos alóctonos; y
 - 5) la conexión entre alimentos y red aumentaría en complejidad.
- La proporción de abundancia de piscívoro - no piscívoro, sólo fue mayor en ambos arroyos durante el período de agua baja.

La diversidad dietética disminuyó a medida que los niveles de agua disminuyeron y la disponibilidad de hábitats y recursos acuáticos disminuyó, pero la superposición dietética interespecífica no fue baja aumentando a medida que el período seco progresaba, pero tampoco se encontró un apoyo fuerte para explicar nuestra suposición acerca de cambios de consumo en los recursos alóctonos y la conectividad en la red alimentaria (Peterson *et al.*, 2017).

Por otro lado, en las comunidades tropicales que han sido sometidas a estudio, posiblemente las correspondientes a los lagos de África (Malawi, Victoria y Tanganyka) son las que han sido tomados como ejemplos clásicos de fenómenos de radiación adaptativa en grupos de peces de aguas continentales. En el Lago Victoria, un sólo género de la Familia Cichlidae (*Haplochromis*) posee cerca de 200 especies, e indica que muchos han evolucionado alopátricamente dentro del mismo lago, mediante procesos de aislamiento microgeográfico y/o por el efecto de competencia interespecíficas en simpatria (Frier e Illes, 1972).

En ríos suramericanos, la radiación adaptativa de peces ostariofisinos (Siluriformes, Gymnotiformes y Characiformes) es tan importante o más que el ejemplo anterior. La diferenciación en estos grupos ha procedido mucho más lejos, teniendo ahora numerosas familias y subfamilias con especializaciones particulares en cuanto a hábitos alimentarios, etológicos, fisiológicos y reproductivos, como hemos discutido anteriormente.

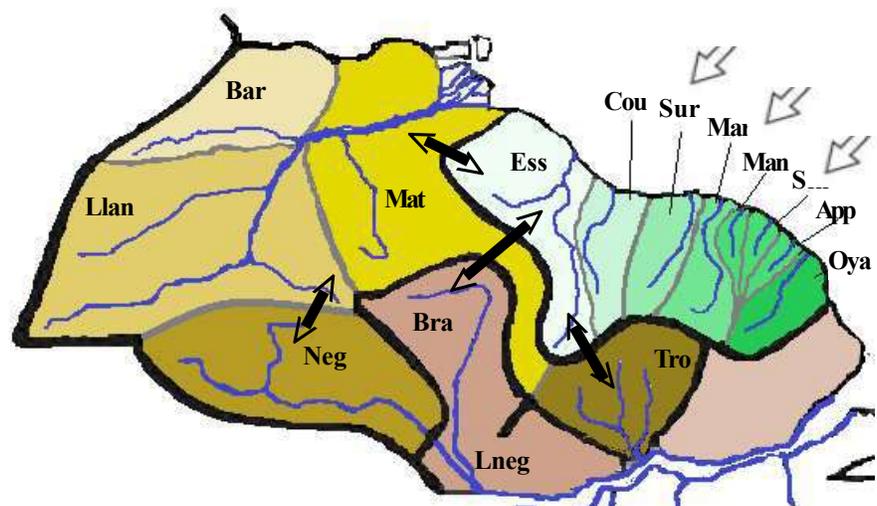
Las condiciones fluctuantes en los ríos neotropicales suramericanos y, en especial, los componentes acuáticos de los llanos (p.e.,

sabanas inundables, caños, morichales y lagunas), cuyos cambios y los nutrientes, hasta factores ambientales de larga duración y/o cambios geomorfológicos que conllevarían la captura de ríos, anastomosis temporal de cuerpos de agua y formación de nuevos ambientes, dan grandes oportunidades para la evolución de especies en áreas semi o completamente aisladas. En las áreas bajo estudio, caracterizadas por estas condiciones, presiones selectivas, tanto bióticas como abióticas, son particularmente importantes estacionalmente. La condición de que la mayoría de las especies se reproducen en el período de lluvia, que los hábitos alimentarios de las formas larvales sean generalmente zooplantófagos (variando en los adultos) y que utilicen las áreas anegadas para su crecimiento, que existan especies diurnas y nocturnas, así como el desarrollo de adaptaciones fisiológicas (respiratorias y metabólicas) para responder a condiciones extremas, son algunas de las respuestas evolutivas evidentes que han dado numerosos grupos de peces en estos cuerpos de agua de Venezuela.

La evolución de las comunidades de peces en estas regiones anegadizas de sabana está muy relacionada con la evolución de las comunidades ícticas de los ríos llaneros como un todo. Las sabanas dependen en alto grado del suministro de nutrientes provenientes de las inundaciones periódicas y los peces del balance que se establece durante el período de lluvias: reproducción, inmigración *versus* emigración y mortalidad durante el período seco (Fig 6.12). La vida útil (recurso pesquero) de una determinada comunidad en uno de nuestros ríos principales, depende en alto grado del éxito (reproductivo y de crecimiento) que puedan tener las poblaciones de peces de (o que entran a) las sabanas inundables. Por último, esta relación íntima y de ciclicidad anual debe, en lo posible, ser mantenida sin la introducción de cambios artificiales (p.e., construcción de represas). Una alteración de este ciclo podría tener consecuencias catastróficas para la vida acuática en estos ambientes (ver adelante, capítulo VII).

Finalmente, todavía se plantea la interrogante: ¿Puede la selección natural actuar entre comunidades como un todo o actúa a través de individuos en forma particular? La respuesta no es sencilla y

generalmente dependerá de la posición que el investigador adopte en la controversia existente, cuál o cuáles son los niveles de influencia. Dunbar (1960, 1972) y Lewontin (1970) dan ciertas explicaciones en las cuales la comunidad y los ecosistemas pueden estar sometidos a presiones selectivas. Sin embargo, otros autores como Pianka (1978) aseguran que es improbable que la selección ocurra a esos niveles. El problema, creemos, se centra de nuevo en el marco referencial de evaluación, el cual es “reproducción diferencial”, que por supuesto, sólo puede ser aplicado a niveles individuales. Sin embargo, si no existe selección a niveles superiores, tales como poblaciones, especies o comunidades, cuál es el factor que determina su desarrollo y dirección o, por el contrario ¿debemos asumir que éstos se desarrollan y/o evolucionan al azar?



App. (Approuague)	Bar. (Barinas = Apure + Barinas)
Bra. (Branco)	Cou. (Cournantjin)
Ess. (Essequibo = Cuyuní + Essequibo)	Llan. (Llanos = Arauca + Guaviare + Meta)
Lneg. (Negro + Branco)	Man. (Mana)
Mar. (Maroni)	Mat. (Maturín = Guayana y Llanos orientales)
Neg. (Negro = Guainia + Casiquiare)	Sin. (Sinnarmary)
Oya. (Oyapock)	Tro. (Trombetas)
Sur. (Surinam)	

Una integración de las hipótesis conflictivas propuestas por Huber y Renno (2006) de relación faunística para explicar el origen y relaciones de las ictiofaunas en el norte de América del Sur (Guayanas, Orinoco y Ríos Branco, Negro y Trombetas). Flechas gruesas indican vías de dispersión entre cuencas (Alto Orinoco-Casiquiare; Essequibo-Orinoco; Essequibo-Branco; Essequibo-Trombetas). Flechas claras indican dispersión costera. Bandas gruesas y negras delimitan potenciales áreas de endemismo; Bandas grises separa subcuencas. Nótese la importancia del área correspondiente al Llano y la cuenca del Río Orinoco, la cual incluiría el Alto Río Negro y parte de la cuenca del río Trombetas.

CAPÍTULO 7

FACTORES QUE AFECTAN LA ICTIOFAUNA CONTINENTAL VENEZOLANA: LAS SABANAS INUNDABLES DE LA CUENCA DEL ORINOCO COMO EJEMPLO

7.1. Características generales ambientales de la Orinoquia

El Río Orinoco es clasificado como el tercer mayor río en el mundo. Durante su curso de 2.060 km drena un área de aproximadamente 90.000 km² localizados en Colombia y Venezuela (Fig. 7.1). El Río Orinoco es considerado un río de aguas blancas y con abundante sedimentos en suspensión (200×10^6 t/año). Debido a su poca inclinación (4-5 m/10km) y las abundantes lluvias (media 1.500 mm), sus aguas son parcialmente represadas por el mar, permitiendo una vasta expansión lateral, y así, creando uno de los mayores humedales de América del Sur.

Dos ciclos climáticos gobiernan generalmente la cuenca (Fig. 7.2): 1) un período de lluvias (junio a noviembre) en la cual ocurre una extensiva sedimentación en la región deltaica y aparecen numerosas lagunas en los márgenes a lo largo de los principales afluentes; la inundación de áreas planas de sabana (llanos) ocurre a lo largo de miles de kilómetros cuadrados de Colombia y Venezuela; y 2) un período de sequía (diciembre-marzo) cuando en éstas áreas inundadas las aguas se retraen o se aíslan del canal principal y eventualmente se secan.

Numerosos factores climáticos, ambientales y biológicos controlan las condiciones estacionales de éstas áreas de la Orinoquia en Vene-

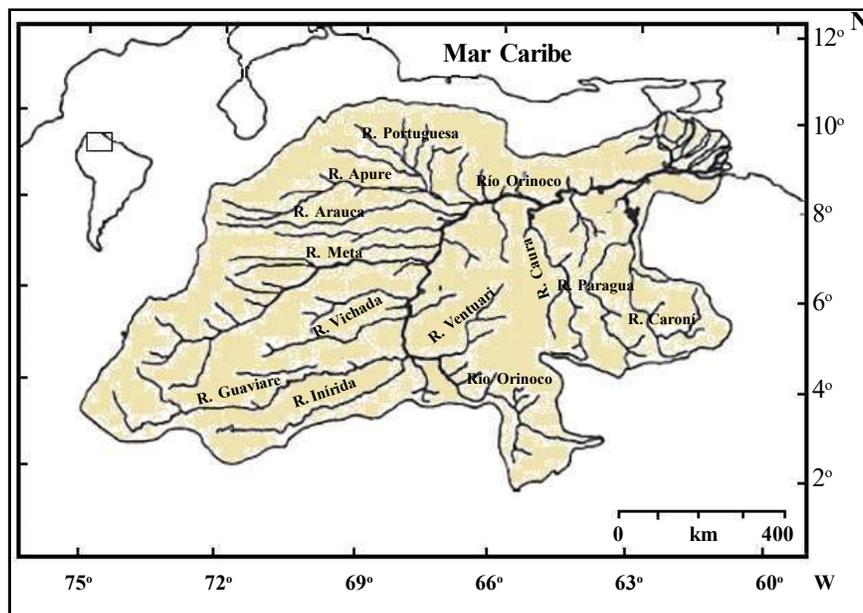


Figura 7.1. Cuenca del Río Orinoco con sus principales afluentes.

zuela. Así, durante el período de lluvias las aguas cubren extensas regiones de sabana formando lagunas poco profundas denominadas esteros y llenado las lagunas de rebalse permanentes situadas a lo largo de los grandes afluentes y del propio Orinoco. Estos esteros y lagunas están caracterizadas por tener altas temperaturas (26-29°C), pH variable pero cercano al neutro (6,0 a 7,5) y pobres en oxígeno disuelto (1 a 4 ppm). La variación en pH y el oxígeno disuelto dependen del grado de degradación de la materia orgánica (López *et al.*, 1986a y b). En éstos ambientes se produce igualmente un intercambio cíclico de materia importante para el desarrollo de una gran variedad de organismos acuáticos (Fig. 6.12). El ambiente acuático en este período se encuentra dominado y altamente protegido por la presencia de una gran variedad y densidad de plantas acuáticas flotantes y arraigadas, tales como *Eichhornia crassipes*, *Paspalum repens*, *Oxycarum cubense*, *Ludwigia helmintorriza*, *Ludwigia sediodes*, *Salvinia auriculata*, *Hymenachne amplexicaulis* y algunas especies de *Eleocharis*. Tales plantas son generalmente utilizadas por larvas y juveniles de peces como refugio, protección o fuente de alimentos, como hemos indicado en capítulos anteriores.

Durante este mismo período se produce un explosivo incremento en las poblaciones de los organismos acuáticos: fito y zooplancton, larvas de insectos acuáticos (Odonata, Trichoptera, Plecoptera, Diptera, Coleoptera y Ephemeroptera) y crustáceos, tales como el “camarón de río” (*Machrobrachium yelski*), y “caracoles” (*Pomacea* spp.) todos ellos formando parte de la dieta natural de muchas especies de peces, como ha sido discutido anteriormente.

Por todas estas razones, las lagunas marginales permanentes y/o sabanas inundables periódicas (esteros) y lagunas de rebalse a lo largo de los principales afluentes del Río Orinoco, han sido consideradas como áreas de cría (*nursery*) para numerosas especies de peces de aguas continentales (Cuadro 7.1), muchas de ellas de importancia económica y consumidas principalmente por las comunidades rurales (Castillo, 1980; Lowe-McConnell, 1987; Machado-Allison, 1985, 1987, 1990, 1994, 2005, 2017; Machado-Allison *et al.*, 2010, 2011; Mago-Leccia, 1970, 1978; Winemiller, 1989a,b, 1990).



Figura 7.2. Ciclo hidrológico-biótico en la cuenca baja del Río Orinoco.

Cuadro 7.1. Algunas especies de peces que utilizan las áreas inundadas de sabanas o esteros y lagunas para completar su desarrollo. (*) denota importancia comercial para consumo humano.

<i>Acestrocephalus gulo</i>	<i>Pterygoplichthys multiradiatus*</i>	<i>Brachyplatystoma juruense*</i>	<i>Curimata cerasina*</i>
<i>Charax notulatus</i>	<i>Pseudohemiodon af. laticeps</i>	<i>Calophysus macropterus*</i>	<i>Hydrolicus armatus*</i>
<i>Ctenobrycon spilurus</i>	<i>Apteronotus albifrons</i>	<i>Leiarius marmoratus*</i>	<i>Pyrrhulina brevis</i>
<i>Moenkhausia dichroua</i>	<i>Eigenmania macrops</i>	<i>Pseudopimelodus apurensis*</i>	<i>Entomocorus gameroi</i>
<i>Mylossoma albiscopum*</i>	<i>Sternopygus macurus</i>	<i>Pseudoplatystoma orinocoense*</i>	<i>Oxydoras sifoniesi*</i>
<i>Pristella maxillaris</i>	<i>Chaetobranchius flavescens</i>	<i>Sorubimichthys planiceps*</i>	<i>Piedoras rivasi*</i>
<i>Pygocentrus cariba*</i>	<i>Astyanax metae</i>	<i>Loricaria cataphracta</i>	<i>Agamyxis albomaculatus</i>
<i>Serrasalmus medinae</i>	<i>Cheirodon spp.</i>	<i>Adontosternarchus sachsi</i>	<i>Brachyplatystoma rousseauxi*</i>
<i>Triportheus orinocensis*</i>	<i>Hemigrammus spp.</i>	<i>Gymnotus carapo</i>	<i>Brachyplatystoma platyemum*</i>
<i>Leporinus gr. friderici</i>	<i>Moenkhausia gr. lepidura</i>	<i>Eigenmania virescens</i>	<i>Megalonema platycephalum*</i>
<i>Semaprochilodus laticeps*</i>	<i>Paragoniates alburnus</i>	<i>Astronotus sp</i>	<i>Paulicea luetkeni*</i>
<i>Steindachnerina argentea</i>	<i>Pristobrycon calmoni</i>	<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	<i>Pseudoplatystoma metaense</i>
<i>Hoplias malabaricus</i>	<i>Roeboidea affinis</i>	<i>Asyanax bimaculatus</i>	<i>Aphanotorulus frankel</i>
<i>Ageneiosus magoi*</i>	<i>Serrasalmus rhombeus</i>	<i>Colossoma macropomum*</i>	<i>Loricarichthys brunneus</i>
<i>Tracheliopterus galeatus</i>	<i>Triportheus auritus</i>	<i>Markiana geayi</i>	<i>Adontosternarchus devenanzi</i>
<i>Callichthys callichthys</i>	<i>Schizodon scotorhabdotus*</i>	<i>Mylossoma aureum*</i>	<i>Rhamplichthys marmoratus</i>
<i>Brachyplatystoma filamentosum*</i>	<i>Curimata abramoides</i>	<i>Piaractus orinoquensis*</i>	<i>Rabdolichops troscheli</i>
<i>Brachyplatystoma vaillanti*</i>	<i>Hydrolicus tatauaia*</i>	<i>Pristobrycon striolatus</i>	<i>Cichlasoma orinocensis</i>
<i>Hemisorubim platyrhinchus*</i>	<i>Hopleryhirus unitaeniatus</i>	<i>Serrasalmus irritans</i>	<i>Apistogramma hognei</i>
<i>Pimelodella cristata</i>	<i>Entomocorus benjamini</i>	<i>Tetraganopterus argenteus</i>	<i>Apistogramma hongsloti</i>
<i>Phractocephalus hemiliopterus*</i>	<i>Oxydoras niger*</i>	<i>Xenagoniates bondi</i>	<i>Ageneiosus inermis*</i>
<i>Rhamdia sebae</i>	<i>Hoplosternum littorale*</i>	<i>Prochilodus mariae*</i>	<i>Hypostomus gr. plecostomus*</i>

Durante el período de sequía, una reducción drástica en el nivel de las aguas en el canal principal dreña las sabanas inundadas, los esteros y las lagunas, lo cual resulta en la eliminación de miles de kilómetros cuadrados de hábitats acuáticos. El agua queda limitada a pequeñas áreas profundas aisladas y rodeadas por inmensas áreas secas de sabana o protegidas entre los densos bosques de rebalse que acompañan a los principales ríos sobre todo en las regiones del medio, bajo Orinoco y Delta. Los cuerpos de agua presentes como pozos o lagunas, están caracterizados por tener altas temperaturas (30 a 38°C) y pH neutro (7,0-7,2). Estos factores, en conjunción con la carencia de circulación de agua, y la descomposición de la materia orgánica acumulada en el fondo, eliminan el poco oxígeno disuelto, resultando en condiciones anóxicas generalizadas. Estas áreas también se caracterizan por la presencia de abundante material lúmico en suspensión y muy poca transparencia (menor de 10 cm, Disco de Secchi) a la penetración de luz.

Las condiciones abióticas se combinan para producir cambios en la abundancia y diversidad orgánica en el ecosistema. Así, durante estas extremas condiciones se produce una eliminación de gran cantidad de elementos de la flora y fauna. Algunas especies de algas filamentosas invaden áreas poco profundas y los elementos faunísticos pasan, en general, a una etapa de dormancia (estivación). Las pocas especies de peces que pueden soportar estas condiciones sobreviven, gracias al desarrollo de mecanismos respiratorios que les permite tomar aire atmosférico, como ha sido evidenciado en las guabinas (*Hoplias malabaricus*), curitos (*Hoplosternum littorale*), corronchos (*Hypostomus* spp., *Pterygoplichthys multiradiatus*), la pavona (*Astronotus* sp.), la anguila de río (*Synbranchus marmoratus*), el temblador (*Electrophorus electricus*) o modificaciones para obtener oxígeno de la capa superficial del agua (SAR) como se pueden observar en juveniñes de cachamas (*Colossoma macropomum*) y arencas (*Triportheus* spp.) (ver Cuadro 2.1).

En resumen, estas áreas están gobernadas por un sistema que comprende dos ciclos climáticos al año (lluvias o inundación y sequía-drenaje). Estas dos estaciones regulan los ciclos biológicos de los

componentes florísticos y faunísticos que los integran. Así, cualquier cambio en el clima o hidráulica natural podría afectar parcial o totalmente los elementos bióticos en el sistema, como veremos a continuación.

7.2. Factores ambientales que controlan las comunidades de peces en la cuenca del Río Orinoco.

Las áreas inundables de sabanas y bosques colocadas en las márgenes de los ríos que forman la Cuenca del Río Orinoco están caracterizadas por una alta y poco variable temperatura anual situada entre los 28° a 38°C y la radiación solar de aproximadamente 12 ± 1 h/d anual. Variaciones estacionales ocurren, periódicamente con el efecto de los fenómenos denominados “El Niño” y “La Niña” los cuales representan parte de un ciclo natural-global conocido como ENSO (El Niño-Oscilación Sur). El Niño representa una fase cálida y lluviosa mientras que La Niña una fase fría y seca. Estos dos procesos climáticos a pesar que ocurren en el lado del Pacífico de América del Sur, afectan también el área del Caribe al norte del continente. Estas fluctuaciones de temperatura afectan igualmente de las fluctuaciones en intensidad de las lluvias en las zonas correspondientes a la Cuenca del Río Orinoco. Así que la intensidad de las inundaciones es variable, pero al ocurrir (menor o mayor intensidad) produce como consecuencia, una amplia expansión de los ambientes acuáticos. Paulatinamente, estas áreas se retraen al finalizar las lluvias hasta llegar a desaparecer, como discutiremos en detalle más adelante.

7.2.1. El período lluvioso (invierno). Como hemos indicado anteriormente, el período de lluvias y su influencia en la inundación de las sabanas y bosques de rebalse se extiende por, aproximadamente, seis meses, desde mayo hasta noviembre. En general, en cada período la cantidad de lluvia que cae sobre la sabana excede la capacidad de carga del canal principal de los ríos en la cuenca. Debido también a su poca inclinación y el represamiento de las aguas por el mar (delta), una inundación generalizada ocurre en más del 70% de los llanos medio y bajo de Venezuela, permitiendo la estructuración de una gran diversidad de hábitats acuáticos variables en profundidad (1 a 8 m). Este simple factor climático afecta los componentes abióticos y bióticos de estas áreas de la siguiente manera:

7.2.1.1. Incremento en la complejidad de hábitat (Fig. 7.3). Durante esta estación el agua cubre sabanas y bosques de galería localizados a ambos márgenes del Río Orinoco y sus principales afluentes, transformando tierras secas en nuevos y temporales ambientes acuáticos, tales como canales secundarios, caños, esteros, lagunas, remansos, bosques inundados (varzeas o manglares) (Colonello *et al.*, 1986; Machado-Allison, 1990, Machado-Allison *et al.*, 2011) y, particularmente, anegando un sistema de estructuras fabricadas por el hombre y denominadas en Venezuela como “pres-tamos” (excavaciones realizadas al margen de las carreteras y que permiten mantener agua durante la sequía). Así, la presencia de agua incrementa la complejidad de ambientes disponibles, permitiendo qué



Figura 7.3. Vista aérea de esteros (salida de la estación lluviosa o bajada de aguas) (edo. Apure). Tomado de Google Earth (2006). Image Terrametrics.

muchas etapas tempranas de peces y otros organismos acuáticos puedan penetrar desde el canal principal del río y lograr su desarrollo en estos ambientes altamente nutritivos y protegidos. Áreas tales como los fondos fangosos de caños y sabanas cubiertos por abundante material orgánico en descomposición, huecos en los bancos y troncos sumergidos, plantas acuáticas arraigadas y flotantes y aguas pelágicas abiertas, representan algunos de los biotopos particulares novedosos. Los peces pueden penetrar activamente como juveniles y adultos, pero generalmente el mayor volumen entra pasivamente como huevos y larvas tempranas arrastradas por la corriente, cuando ésta comienza a llenar estos nuevos nichos temporales. Los peces que responden a estos factores generalmente se encuentran categorizados ecológicamente como *estrategas oportunistas*.

7.2.1.2. Incremento en la productividad primaria y secundaria. Las nuevas condiciones durante el período de lluvias favorecen la reproducción y crecimiento explosivo de los componentes del fito y zooplancton, insectos acuáticos y crustáceos. Estos grupos de organismos son utilizados como recurso alimenticio por los primeros estadios larvales de peces, incluyendo especies que cuando adultos se les ha categorizado como ictiófagos obligatorios o herbívoros. El cuadro 5.3 muestra la variación en alimento utilizado durante el desarrollo ontogenético de especies estudiadas. Este fenómeno ha sido ampliamente documentado por Machado-Allison y Zaret (1984), Machado-Allison (1986, 1987, 1992), Machado-Allison y García (1986), Nico y Taphorn (1988), Winemiller (1989 a,b; 1990), entre otros. La figura 7.4 muestra diagramáticamente los resultados de un estudio realizado con varias especies del grupo de los caribes (Serrasalminae) en Venezuela.

7.2.1.3. Cambios fisicoquímicos en la calidad del agua. Durante este período se producen cambios en las condiciones extremas que caracterizan el período anterior (sequía). La entrada de nuevas aguas incrementa la transparencia parcial de la misma, lográndose penetraciones de luz de entre 20 a 80 cm (Disco de Secchi). El pH se acidifica por el incremento de la descomposición de material orgánico (ver más adelante), la temperatura disminuye varios grados y

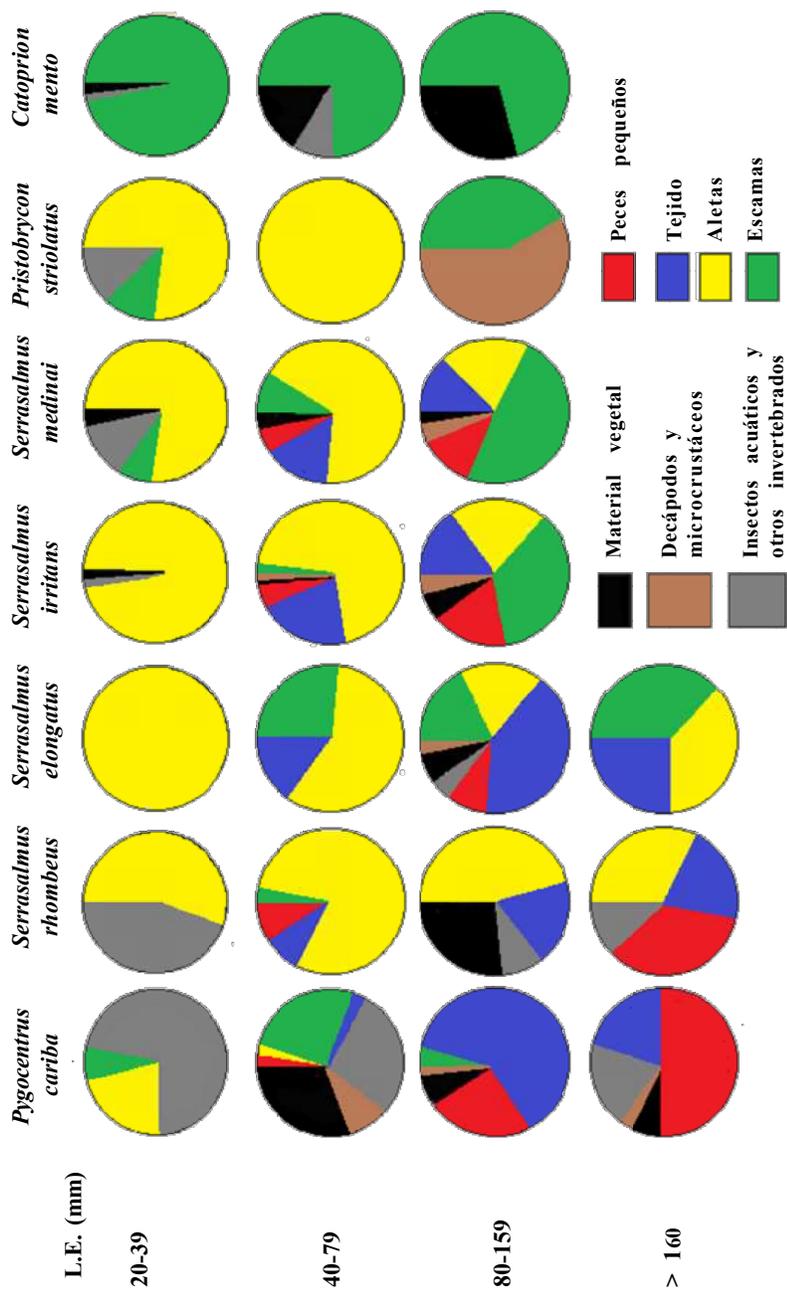


Figura 7.4. Dietas por clase de tamaño en siete especies de caribes en los llanos de Venezuela. Nótese la importancia de las aletas y escamas como alimento en las primeras etapas del desarrollo. Modificado de Nico y Taphorn (1989).

el oxígeno disuelto aumenta. Estas nuevas condiciones permiten el asentamiento y desarrollo de una gran diversidad de organismos acuáticos (plantas y animales), así como también la atracción de decenas de especies de vertebrados semiacuáticos (p.e. Aves) o terrestres.

7.2.1.4. Crecimiento rápido y sostenible. Durante el período de lluvias e inundación se produce un incremento en el número, volumen y diversidad de plantas acuáticas, las cuales cubren extensivamente las orillas y superficie de los cuerpos de agua. Esto es causado por un suplemento constante de nutrientes debido a la inundación y procesos de descomposición de plantas terrestres (gramíneas) cubiertas por el agua. Especies tales como: *Eichhornia crassipes*, *Hymenachne amplexicaulis*, *Ludwigia helminthoriza*, *Ludwigia sedioides*, *Oxycarum cubense*, *Paspalum reprens*, *Pistia striatioides*, *Salvinia auriculata* y algunas especies de *Eliocharis*, crecen todo el año en ambientes permanentes y cubren extensivamente los ambientes temporales. Muchas de ellas se les observa creando una variedad de microhábitats, tales como las islas flotantes de lirios (*Eichhornia*), las orillas cubiertas por la “paja de agua” (*Paspalum*), o las alfombras de “repollos de agua” (*Pistia* y *Salvinia*) donde las larvas y juveniles de peces logran su sustento alimentario altamente productivo y, a su vez, le permite protección contra potenciales predadores.

Otras especies utilizan restos de plantas o las raíces de las mismas para fabricar sus nidos o la postura de sus huevos como hemos indicado en secciones anteriores. Esta gran y sostenida oferta de material nutritivo durante este período se traduce en la acumulación de material nutritivo de reserva (en forma de grasa) que es utilizada por el organismo durante la sequía para mantenerse y madurar las gónadas para la siguiente fase reproductiva.

Una de las características más resaltantes de los grupos de organismos que explotan estos hábitats es el rápido proceso de crecimiento. En su gran mayoría alcanzan la madurez anualmente, por lo que el período de lluvias e inundación es crítico. Leves modificaciones en el mismo acarrearían consecuencias muy graves en el balance y equilibrio poblacional de los ecosistemas.

7.2.1.5. Procesos de descomposición. Las aguas que cubren las extensas sabanas y bosques de rebalse comienzan un proceso de descomposición del material vegetal (hojas, ramas y frutos) en el suelo cubierto o sumergido. Este factor, junto con el incremento de la temperatura a finales de la estación lluviosa, disminuye la concentración de oxígeno disuelto y al final de este período este factor influye drásticamente sobre las poblaciones de organismos acuáticos, especialmente los peces. Entonces se produce:

1) Emigración de los peces hacia el canal principal de los ríos, produciendo cambios en la estructura (abundancia y diversidad) de las poblaciones presentes, permaneciendo sólo aquellas especies adaptadas a las condiciones extremas de la siguiente estación (ver adelante);

2) Utilización de mecanismos fisiológicos y morfológicos para poder sobrevivir en aguas anóxicas. Para garantizar la sobrevivencia en estas condiciones, los peces desarrollan varias estrategias, tales como la respiración aérea a través de cambios morfológicos (vascularización) y fisiológicos (intercambio gaseoso) en la región bucal, estómago o intestino y vejiga gaseosa (o natatoria), como es evidente en peces de las familia Loricariidae (corronchos), Callichthyidae (curitos), Erythrinidae (Guabinas), Gymnotidae (temblador) y Synbranchidae (anguilas de río) o la llamada *respiración acuática superficial*. En esta última estrategia, los peces desarrollan pliegues carnosos en los labios mandibulares inferiores, permitiendo la conformación de una estructura en forma de embudo (Fig. 7.5) que recibe y canaliza principalmente la película de agua superficial, cuyo contenido de oxígeno es mayor que en el resto del cuerpo de agua.

7.2.2. *Período de sequía (verano)*. Debido al incremento de temperatura, vientos y carencia de lluvia en las áreas inundadas de sabana y bosques de galería, se produce una disminución de la capacidad de carga de los principales ríos del Orinoco. El agua ahora se mueve hacia los canales principales de los afluentes, drenando las zonas previamente anegadas y secando grandes extensiones de terreno (Fig. 7.6). Estas nuevas condiciones afectan la vida acuática de la siguiente manera:

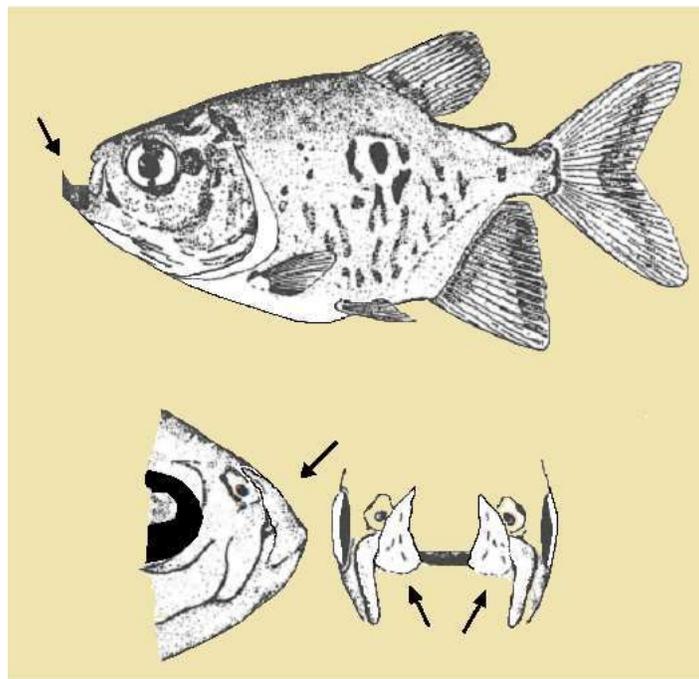


Figura 7.5. Labios expandidos en juvenil de *Colossoma macropomum*.



Figura 7.6. Panorámica de un estero en sequía. Foto G. Echevarría.

7.2.2.1. Reducción del volumen y extensión de los cuerpos de agua. Durante el período seco, el agua se retira de las sabanas y bosques. El área se seca paulatinamente quedando rezagadas zonas profundas, las cuales quedan aisladas. En estas últimas áreas se producen severos cambios fisicoquímicos como la reducción drástica del oxígeno disuelto, aumento del pH, temperatura y disminución de la transparencia.

7.2.2.2. Reducción de la productividad primaria y secundaria. La vegetación acuática, el fito y zooplancton y los insectos y crustáceos se reducen debido a las extremas condiciones presentes, desapareciendo o creando órganos de resistencia que permanecen en los terrenos áridos y secos. Huevos de dípteros, por ejemplo, permanecen adosados a paredes o bancos a la espera de las primeras lluvias para eclosionar.

Sin embargo, es durante este período que los peces y otros organismos acuáticos se preparan para la reproducción. La maduración de las gónadas y el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios (espinas o protuberancias) se producen mediante el uso de los elementos nutritivos acumulados durante el período de lluvias. Ejemplos típicos de estas condiciones lo podemos observar en loricáridos como *Pseudohemiodon*, *Loricaria*, *Plecostomus*, *Pterygoplichthys* y *Aphanotorulus*, los cuales desarrollan los labios gruesos y extendidos y espinas en las aletas pectorales. Otros como el curito (*H. littorale*), miembros de la Familia Auchenipteridae (rambaos) y varias especies dentro de Characidae, desarrollan estructuras ornamentadas en las aletas y barbillas, las cuales son utilizadas como *órganos de contacto* durante el cortejo o mecanismos de defensa del nido (figuras 5.6 a la 5.10) (Machado-Allison, 1993, 2005; Machado-Allison y Zaret, 1984; Mago-Leccia, 1983; Wiley y Collette, 1970, Winemiller *et al.*, 2018).

7.2.2.3. Reducción de nichos y desarrollo de mecanismos fisiológicos de resistencia. Durante este período los peces viven en condiciones ambientales extremadamente severas (altas temperaturas, bajo oxígeno, baja transparencia, altas densidades, etc.), las cuales tienen

la tendencia de obstaculizar o paralizar los procesos o actividades biológicas, otras que no sean la preparación para la reproducción. En muchas especies se reduce o elimina completamente la incorporación de alimento. Esto incluye especies consideradas como carnívoros obligatorios o predadores, tales como los mataguaros (*Crenicichla* spp.) y las guabinas (*Hoplias malabaricus*), las cuales fácilmente podrían capturar sus presas en sistemas cerrados y/o reducidos (Machado-Allison y Royero, 1986).

Otras estrategias incluyen la *estivación*, la cual ha sido evidenciada al menos en una especie de callíctido (*Hoplosternum littorale*). Esta especie se entierra en el fango y reduce su metabolismo a niveles muy bajos. La capacidad de respirar aire mediante el paso del mismo a través del intestino garantiza su sobrevivencia durante el período de sequía. Un caso extremo lo ejemplifican los denominados “peces anuales” (p.e., *Gnatolebias maculipinnis*), quienes “entierran” sus huevos en el fango a finales de las lluvias. Estos huevos son “incubados” durante el período seco, hasta eclosionar cuando el área es inundada nuevamente.

7.2.2.4. Altas mortalidades y/o emigración hacia el canal principal. Durante este período cientos de miles de juveniles y adultos emigran hacia el canal principal de los afluentes, donde existe una garantía de supervivencia. Esta estación favorece muchas especies de vertebrados predadores, tales como grandes peces, culebras, cocodrilos y aves, las cuales obtienen grandes cantidades de recursos alimentarios. Estas especies capturan a los peces fácilmente en las bocas de los canales de desahogo de la sabana, donde el agua es poco profunda y la boca es estrecha.

Los organismos que permanecen en los pozos aislados deben estar fisiológicamente adaptados a las condiciones extremas anteriormente descritas. Algunas estrategias de los peces incluyen la estivación, como el caso del curito, como hemos indicado. Sin embargo, numerosos pozos, caños y esteros se secan completamente produciendo una gran mortandad de peces y crustáceos que son aprovechados por otros vertebrados, principalmente aves como “caricare” (*Polyborus plancus*), “garzón soldado” (*Jaribu mycteria*), “garzas”

(*Ardea, Egretta*), “ibis escarlata” (*Eudocimus ruber*), “cotúas” (*Phalacrocorax olivaceus*) y reptiles como la “culebras de agua” (*Eunectes murinus*), la “baba” (*Caiman crocodilus*) y el “caimán del Orinoco” (*Crocodylus intermedius*).

7.2.2.5. Sequía completa de las áreas anegadas. El final de la estación seca (marzo-abril) es caracterizada por la desaparición temporal de la sabana inundada y la eliminación de las comunidades de peces. El material orgánico como materia muerta se acumula a la espera del nuevo ciclo. Sin embargo, algunas lagunas profundas permanecen durante todo el año, principalmente a lo largo del margen de los principales afluentes del Orinoco (Rodríguez y Lewis, 1990; González, *et al.*, 2011). En estas áreas se refugian numerosas especies de peces inclusive, muchas de ellas de importancia comercial como los bocachicos (*Semaprochilodus kneri*), cachamas (*Colossoma macropomum*), cajaros (*Phractocephalus hemiliopterus*) coporos (*Prochilodus mariae*), curbinatas (*Plagioscion squamosissimus*), morocotos (*Piaractus orinoquensis*), palometas (*Mylossoma albigopum*) y sapuaras (*Semaprochilodus laticeps*). Esta situación reviste particular importancia pesquera de sustento a la poblaciones humanas asentadas en esas áreas rurales en las riberas de estos ríos.

En resumen, los peces de la cuenca del Río Orinoco explotan extensivamente las áreas inundables de bosque tropical, de galería y las sabanas inundables. Estos desarrollan estrategias dirigidas, principalmente, a garantizar su sobrevivencia durante las dos estaciones climáticas aumentando su resiliencia a los cambios cíclicos esperados. Durante el período de lluvias y en presencia de una explosión y riqueza de nutrientes y alimento disponible se produce la reproducción, rápido desarrollo y crecimiento de los peces, acumulación de reservas nutritivas en forma de grasa y al final del período y comienzo de la sequía comienzan los preparativos para la reproducción. Es durante la sequía que se observan el desarrollo de los mecanismos que le permiten permanecer en aguas con poco oxígeno (respiración aérea y acuática superficial) y otros tienen la capacidad de reducir su metabolismo (estivación) durante el período de máximo estrés ambiental. Es en este período en el cual toda la energía va dirigida a la maduración de las gonadas y desarrollo de caracteres sexuales secundarios.

7.3. Factores productores de cambios en el ciclo biológico

América del Sur es una de las pocas áreas del mundo que incluye vastas zonas de hábitats naturales no perturbados. Estas áreas son el albergue de, aproximadamente la mitad de las especies de plantas y animales (Hamlett, 1992, v).

La cita anterior muestra la importancia de la preservación de áreas de hábitat naturales prístinos en América. Sin embargo, es sólo durante las últimas cuatro décadas del siglo XX, que hemos cambiado nuestro comportamiento levemente debido al conocimiento mundial de, al menos cuatro hechos y/o desgracias ambientales que nos producen cierto temor acerca del futuro:

1) La publicación del libro *Silent Spring*, Carson (1962), cuyo texto nos introduce sobre los peligros públicos de los desechos domésticos e industriales.

2) La cobertura mundial dada al llamado *Accidente de Minamata* en el cual cientos de toneladas de mercurio fueron descargados en la Bahía de Minamata en Japón (1950), contaminando la cadena trófica y afectando miles de personas. La enfermedad, llamada “*Minamata disease*”, es un envenenamiento que causa parálisis o descontrol motor y desórdenes mentales. Cientos de personas han muerto debido a esta contaminación mercurial (generalmente, en mineros de oro);

3) El conocimiento mundial del caso del *Love Canal* en Estados Unidos, caso que abrió los ojos al mundo desarrollado y produjo una extensa discusión acerca de la descarga y disponibilidad de desechos tóxicos industriales. Igual que en el caso anterior, la construcción de viviendas cerca del canal de descarga de químicos altamente tóxicos produjo malformaciones genéticas, cáncer y la muerte prematura de decenas de personas que habitaban en las inmediaciones del área;

4) La Reunión de Río (1992) y los acuerdos posteriores de Montreal y Kyoto, en los cuales la comunidad internacional ha llamado la atención acerca del aceleramiento de cambios globales, pérdida de biodiversidad y preservación de áreas para lograr una calidad ambiental que garantice el futuro de la humanidad (IUCN, 1993).

A pesar de esto, todavía estamos en presencia de actividades humanas que colocan en peligro numerosos ambientes acuáticos en América del Sur. Variadas y extensas áreas de bosque tropical son taladas cada año con la finalidad de ampliar una frontera agrícola poco eficiente y no adaptada a nuestro medio. El “saneamiento de tierras” (término ingenieril que transforma áreas anegadizas en terrenos secos) con propósitos urbanísticos, la desviación o bloqueo de aguas y la contaminación de ríos por actividades domésticas e industriales son algunas de estas actividades.

Como un ejemplo de lo anteriormente indicado, desarrollaremos a continuación algunas generalidades de acciones o actividades humanas que han impactado la ecología de las comunidades acuáticas en la cuenca del Río Orinoco. Debo indicar que existen muy pocos trabajos de investigación que puedan documentar en forma cuantitativa o cualitativa el impacto biológico causado por cambios en el ciclo hidrológico o contaminación de nuestras aguas continentales. Sin embargo, basados en las investigaciones desarrolladas por Petts (1985, 1990a;b) y nuestras observaciones, publicaciones, planes gubernamentales y reportes técnicos (Cuadro 7.2), podemos clasificar las intervenciones de esta manera: represamiento de aguas con propósitos domésticos, agrícolas o industriales; deforestación para usos agrícolas y urbanos; “saneamiento de tierras” para uso agrícola o doméstico; explotación mineral (petróleo, oro, bauxita, coltan y otros), transporte fluvial, la introducción de especies exóticas o foráneas; y los planes potenciales de aprovechamiento del eje “Apure-Orinoco”. Todas estas acciones causan algunos cambios en los ciclos naturales hidrológicos y biológicos, los cuales afectan directa o indirectamente las comunidades acuáticas en la cuenca del Río Orinoco.

7.3.1. Represamiento de aguas con fines agrícolas, domésticos o industriales (Fig.7.7). Las represas o diques para uso agrícola o doméstico industrial fueron extensivamente construidas en los últimos 70 años, cuyo resultado es la evidente captura de casi todas las cabeceras de los principales afluentes colocados en el margen norte y nor-oeste del canal principal del río Orinoco. Las cabeceras de los ríos: Apure, Boconó, Cojedes, Guanare, Guárico, Masparro, Portuguesa y Santo Domingo, entre otros han sido afectados.

Cuadro 7.2. Reseña de algunos trabajos desarrollados en el país sobre los efectos ambientales producidos por actividad humana en la cuenca del Río Orinoco. (Elaboración propia).

Acción	Fuentes
Represamiento de Aguas (Represas); el uso de sus aguas con fines agrícolas, industriales y domésticos	Andrade y Machado-Allison, 2008; Echevarría y Marrero, 2012; Lasso <i>et al.</i> , 2016; Machado-Allison, 1987, 1994a,b 2005, 2014; 2016; Machado-Allison <i>et al.</i> , 2011; Machado-Allison y Bottini, 2010; Madriz <i>et al.</i> , 1990; Mago-Leccia, 1978; Marrero, 2011a y b; Petts, 1990; Pringle <i>et al.</i> , 2000; Rangel, 1979; Rial <i>et al.</i> , 2010; Rodríguez <i>et al.</i> , 2007; Rodríguez-Olarte <i>et al.</i> , 2019; Sisgril, 1990; Taphorn, 1980; Taphorn y García, 1991; Winemiller <i>et al.</i> , 1996.
Deforestación (Tala y quema)	Centeno, 1999; Lovejoy, 1981; Machado-Allison, 1987, 1994, 2005; Machado-Allison <i>et al.</i> , 2011; Mago-Leccia, 1978; Pacheco <i>et al.</i> , 2011; 2014; Rodríguez <i>et al.</i> , 2007; Veillon, 1980.
Saneamiento de Tierras con fines agrícolas o urbanos	Comerma, 2009; Hetier y López-Falcón, 2003; Machado-Allison, 1994, 2005; Machado-Allison <i>et al.</i> , 2011.
Minería: Petróleo, Oro y otros	Cidiat, 1985; González, 1986; Machado-Allison, 1987, 1994, 2005, 2016, 2015, 2017a,b; Machado-Allison y Chernoff, 2020; Machado-Allison <i>et al.</i> , 1987; 2008; 2011; Marrero <i>et al.</i> , 1997; Pérez-Hernández, 1983; Trujillo <i>et al.</i> , 2011.
Desechos urbanos	Machado-Allison, 1987, 1994, 2005, 2016; Machado-Allison <i>et al.</i> , 2011; Rodríguez-Olarte <i>et al.</i> , 2017
Especies exóticas	Nirchio y Pérez, 2002; Pereira <i>et al.</i> , 1996; Pérez y Rylander, 1998; Perez <i>et al.</i> , 1999; 2003; Señaris y Lasso, 1993.

Las represas han producido cambios en la siguiente forma:

7.3.1.1. Alteración o regulación del régimen anual hidrológico (Fig. 7.8). Debido a estas construcciones en los últimos 70 años, numerosos ríos han perdido su régimen hidráulico natural. Cambios

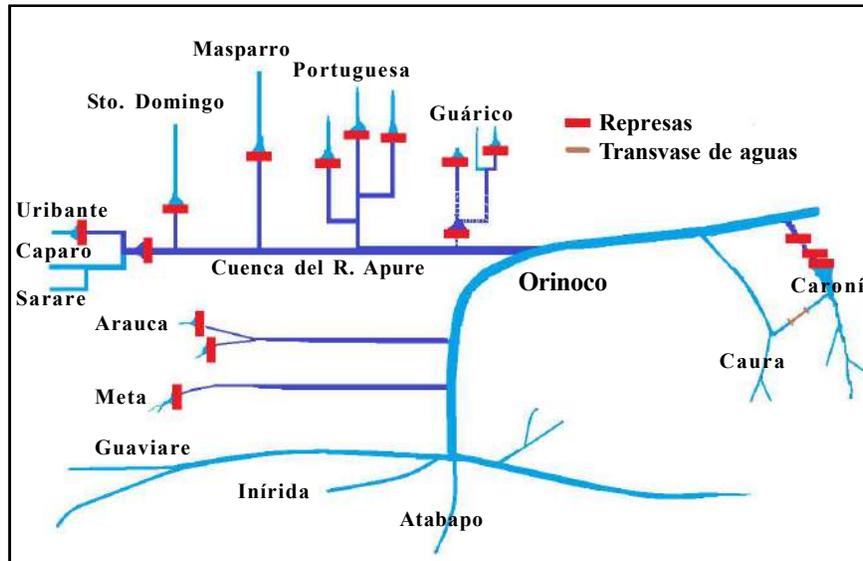


Figura 7.7. Esquema de la cuenca del Orinoco con los ríos afectados por represamientos con fines agrícolas, domésticos o industriales. Cuadros rojos pueden representar más de una represa; Azul oscuro aguas modificadas.

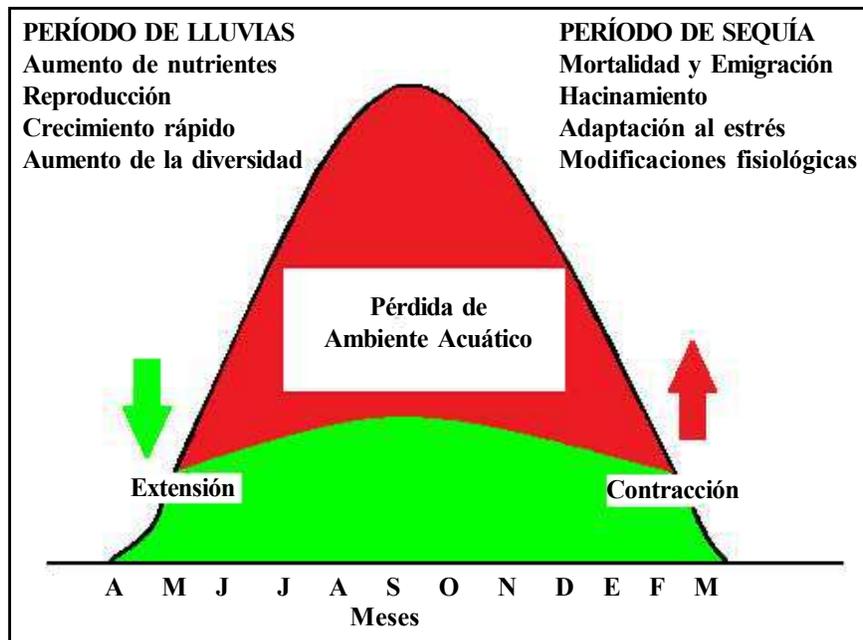


Figura 7.8. Efecto del represamiento sobre áreas naturales acuáticas.

en los regímenes anuales (sequía e inundaciones) afectan los ciclos biológicos de las especies acuáticas. La variedad y densidad de organismos en muchas de ellas se reducen debido a que el “represamiento” impide las **migraciones o ribazones naturales** con propósitos reproductivos. Esto es el resultado de la presencia de obstáculos físicos al flujo natural de las aguas, su disminución aguas abajo o cambios en el ciclo natural-histórico que poseían. Este último afecta, también, inhibiendo disparadores ambientales claves para la maduración de gónadas y el desove. Especies de peces de importancia económica que han sido afectadas en estas regiones son las cachamas, morocotos, grandes bagres, coporos y palometas.

Por otro lado, cambios en la ciclicidad natural producen alteración o impedimento en los ciclos biogeoquímicos en zonas bajas (llanos); debido a estos obstáculos no ocurren las inundaciones naturales y, por ende, los procesos de acumulación de nutrientes y/o descomposición de materia orgánica acumulada y excretas no entran en el ciclo productivo (Bastardo, 1981) y no están disponibles para el desarrollo de la producción primaria crucial para el mantenimiento de las comunidades acuáticas, principalmente en sus primeras fases del desarrollo.

El represamiento también causa una *reducción sustancial de las áreas nursery o de crianza (desarrollo)* de las especies como hemos discutido en páginas anteriores ya que el agua regulada en las cabecera no permite que se cumplan los ciclos hidrológicos anuales donde la inundación permitía el llenado de las sabanas y esteros o la formación de lagunas temporales donde cientos de especies de peces logran su desarrollo exitoso de los primeros estadios. Numerosos esteros y lagunas famosas en el pasado ya fuere por su belleza escénica o por los servicios ambientales e importancia pesquera tales como los esteros de “Camagüán” (declarado como Reserva de Fauna Silvestre, Decreto 729; 9 de marzo 2000), y el de “Chirigüare” (Machado-Allison, 1994a y b) y otros han sido afectados por estas actividades antrópicas, disminuyendo la calidad de sus aguas y eliminando importantes poblaciones de peces, muchas de ellas necesarias por su valor económico o biológico.

lo más preocupante es la ignorancia que tenemos acerca de niveles de afectación y pérdida de calidad de vida de los pobladores cercanos a estas áreas y que consumen peces altamente contaminados con estos desechos o utilizan sus aguas río abajo. Investigaciones desarrolladas en las áreas cercanas a la Represa de Calabozo (Estado Guárico), donde extensas zonas de cultivo de arroz se han desarrollado en los últimos 70 años (Madriz *et al.*, 1990), indican una peligrosa contaminación por pesticidas, que colocan a la población como una de las más proclives a tener malformaciones genéticas y pérdida de embarazos. Análisis químicos del calostro de mujeres embarazadas o que está en proceso de amamantamiento, han indicado niveles peligrosos de pesticidas, incluyendo DDT, cuyo uso se supone había sido prohibido en el país.



Figura 7.10. Reseña periodística sobre la cíclica contaminación y afectación del Río Cojedes.

7.3.2 *Deforestación con propósitos urbanos o agrícolas.* Las cabeceras de los principales afluentes del Río Orinoco en las regiones andinas de Colombia y Venezuela, han sido extensa e intensivamente deforestadas (Centeno, 1999; Pacheco *et al.*, 2011; 2014, Fig. 7.11). Las deforestaciones principalmente se han realizado con fines agrícolas y pecuarios aumentando sus fronteras. Sin embargo, una amenaza actual lo representan las actividades mineras al sur del Orinoco (extracción de oro y bauxita) que han destruido extensas zonas de bosque siempreverde de la Guayana venezolana.

Las deforestaciones han causado una merma en la intensidad de las lluvias y, por supuesto, una reducción sustancial del caudal de las aguas. Por otro lado, ha incrementado el nivel de material sólido suspendido y un aumento de los sedimentos depositados en los canales principales aguas abajo de los ríos por efecto de la erosión del piedemonte andino. Esto produce modificación de las características fisicoquímicas naturales de las aguas y cambios en los diferentes microhábitats que se han desarrollado a lo largo de los diferentes ríos desde sus cabeceras. Como consecuencia de esto, hay una reducción de áreas acuáticas y merma en la calidad del agua, cuyo resultado es la influencia directa sobre los procesos biológicos, evitando que las comunidades acuáticas se desarrollen en óptimas condiciones.

7.3.3. “*Saneamiento*” o “*recuperación*” de tierras con fines urbanos o agrícolas. Existe una percepción común en el mundo y una creencia popular, que pantanos o sabanas inundables son tierras inservibles -peligrosas para la salud- y que las inundaciones son una amenaza inaceptable para las tierras y la vida. Con esto en mente, los diferentes gobiernos han introducido el concepto de “saneamiento”, (Comerma, 2009; Hetier y López-Falcón, 2003) para definir todas aquellas actividades que conllevan drenaje, relleno y “recuperación” de tierras con fines urbanos o agrícolas. Las inundaciones en los llanos de Venezuela no han escapado a esta interpretación y periódicamente somos testigos de la transmisión de información en la prensa escrita o hablada con este concepto en mente, donde se condena este ciclo climático natural como una catástrofe, calamidad humana o *desastre natural*, y no como respuesta a las irregularida-

des urbanísticas o al desconocimiento de los riesgos que implica el construir viviendas en estas zonas de planicies de inundación. Siempre vemos como respuestas a nivel de planificación gubernamental la necesidad de construir diques o represas con la finalidad de “regular” o “controlar” el nivel de las aguas o como hemos anotado anteriormente elevar el nivel de la tierra mediante rellenos.

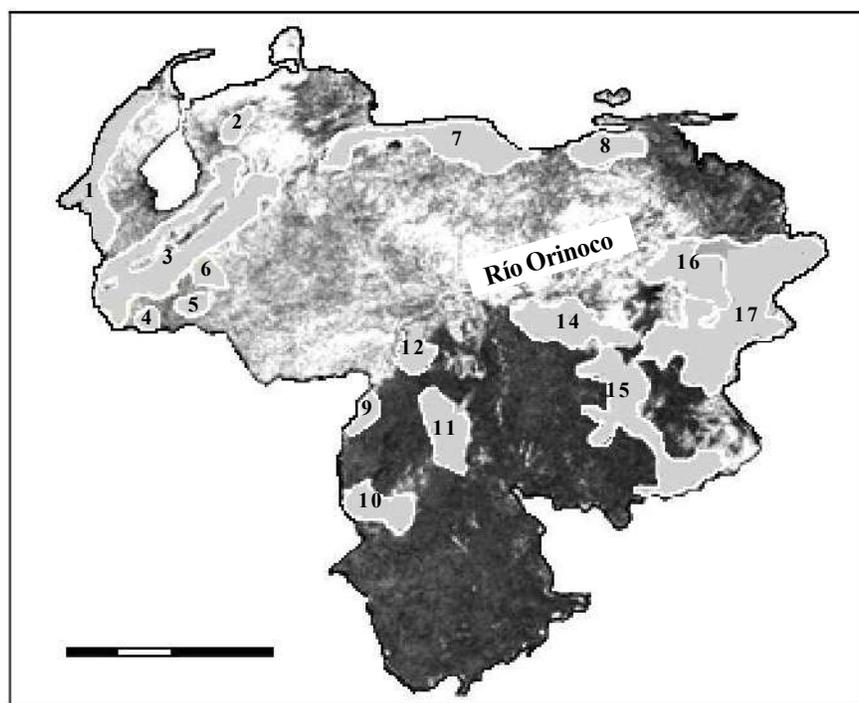


Figura 7.11. Localización de puntos calientes (*hotspots*) de deforestación basada en opinión de expertos sobre la escala de grises compuestas para el año 2005: 1. Sierra de Perijá; 2. Cuenca Alta de los ríos Maticora y Cocuiza; 3. Región de los Andes; 4. Reserva Forestal de San Camilo; 5. Reserva Forestal de Caparo; 6. Reserva Forestal de Ticoporo; 7. Región de la Serranía Central de la Costa; 8. Turimiquire; 9. Puerto Ayacucho; 10. Autana-Yapacana; Cerros Camani y Morrocoy; 12. Los Pijigüaos; 13. La Salvación, El Milagro, Chivapure y Cerro Maigualida; 14. Norte del Río Caura; 15. Icabarú-Salvador de Paúl; 16. Guayana-Upata-El Palmar; 17. Reserva Forestal de Imataca. Modificado de Pacheco *et al.*, 2014.

Los llamados Módulos de Mantecal (estado Apure) es una muestra de este tipo de acciones. Sin embargo, como ha sido indicado por Petts *et al.* (1989a;b), el aislamiento de los ríos de sus planicies aluvionales contribuye sustancialmente a cambios deletéreos en los ecosistemas acuáticos y riparinos en las zonas templadas. Ahora, millones de dólares se invierten en países europeos en restaurar las condiciones naturales que permitan inundaciones cíclicas, de forma tal de desarrollar los bosques de galería destruidos en el pasado. Consecuentemente, a menos que investigaciones profundas demuestren un comportamiento diferente en los ríos de nuestros países (Orinoco, p.e.), es insensato invertir millones de dólares en “saneamiento de tierras”, si esto trae como consecuencia la eliminación potencial de los ecosistemas acuáticos y sus integrados bosques inundables, además de, la inseguridad que estas acciones realmente tengan éxito. En varios países se está tomando muy en serio el rescate de las planicies aluvionales, permitiendo un manejo adecuado de éstas (agrícola o pecuario) y eliminando su habitabilidad en zonas de alto riesgo (Marrero, 2011; Machado-Allison, 2019).

Por tales razones, es necesario tomar en cuenta la tradición productiva de estas áreas. Marrero 2011. Indica muy acertadamente:

Siempre se ha creído que la zona llanera anegadiza es un área marginal, desde el punto de vista del aprovechamiento agrícola, y también desde el punto de vista cultural. Algunos de los argumentos que secularmente han apoyado esta aseveración han sido: 1) la relativa pobreza de los suelos, en lo que a nutrientes se refiere, así como en lo que respecta a la dificultad para su manejo agrícola; 2) inundaciones periódicas que cubren extensas áreas de terreno, y dificultan tanto la movilidad de las personas, como el cultivo y mantenimiento de rubros comestibles y 3) prolongadas sequías que impiden el mantenimiento de los cultivos. (Marrero, 2011:30).

Sin embargo, tradicionalmente la región llanera se ha dedicado con cierto éxito a la ganadería extensiva y la agricultura del conuco que utilizaban los períodos de inundación y sequía para movilizar el ganado siguiendo la frontera de pasto verde y del cultivo de plantas

que le servían de alimento y adaptadas a esta ciclicidad climática. El cultivo del maíz, yuca y otros tubérculos, y frijol es tradicional en estas zonas. en las sabanas húmedas, empleando terraplenes o calzadas (Fig 7.12). Por otro lado, también hubo éxito en grandes siembras de algodón.

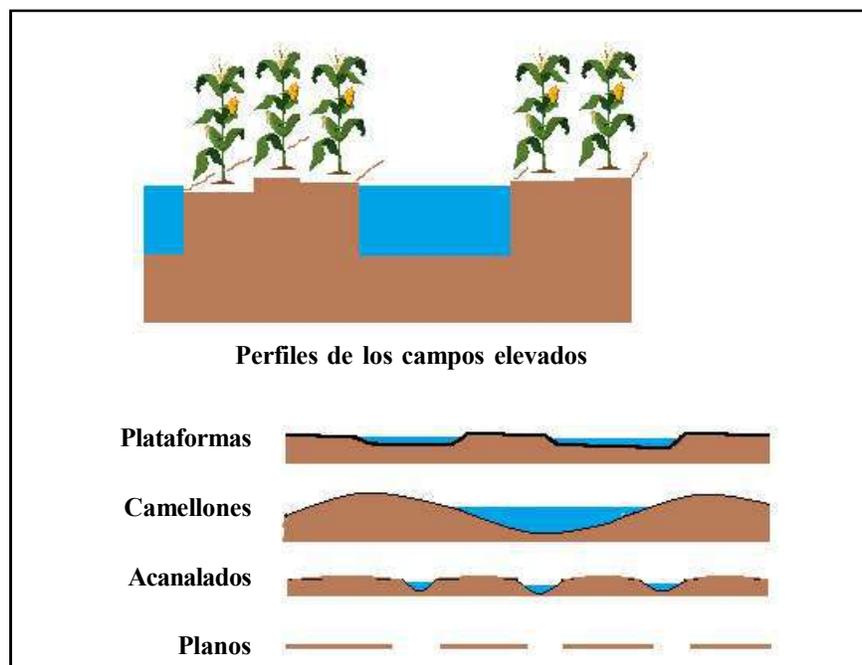


Figura 7.12. Esquema del manejo del terreno anegado para el cultivo. Fuente: Zucchi y Denovan 1979. Modificado de Marrero, 2011.

Marrero 2011 concluye su percepción de las narrativas estudiadas que:

“las etnias ancestrales transformaron una condición natural adversa, en lo que hoy llamaríamos una ventaja competitiva. Ello les permitió disponer de alimentos para mantener una población creciente, y así conformar núcleos poblacionales importantes.”

Por otro lado indica que los campos elevados eran muy utilizados por las culturas americanas prehispánicas, con fines agrícolas, o como vías de paso para comunicar aldeas entre sí. Estos campos ya

han sido localizados y descritos por antropólogos modernos, en otras partes del continente: Colombia, Bolivia, México, Perú, Surinam y Belice. Las calzadas que constituyen campos elevados, son una acumulación de tierra en la cual sus constructores además apilaban, restos de vegetación natural y restos de los mismos cultivos; esta materia orgánica fungía como un abono verde que enriquecía enormemente la tierra. La elevación misma de la estructura, sobre nivel del terreno circundante, así como la incorporación de materia orgánica, contribuía a airear el suelo, a desagregar las partículas y a retener la humedad. En consecuencia, la práctica como un todo acondicionaba el terreno haciéndolo apto para cultivos exigentes tanto en alta humedad, como en texturas suaves del suelo (Marrero, 2011:30).

Yo le agregaría a esta actividad tradicional no mencionada en la literatura, la posibilidad de utilizar los canales para el crecimiento y desarrollo de peces y de esta manera garantizar un aporte proteico de gran calidad. Esto mismo es aplicable a los prestamos construidos para levantar los terraplenes de las carreteras como es evidente en la vía desde Calabozo hasta San Fernando de Apure o entre Las Mercedes del Llano hasta Cabruta.

7.3.4. *Minería e industria petrolera.* La cuenca del Río Orinoco en Colombia y Venezuela son consideradas (y han sido probadas) como uno de los reservorios más grandes de petróleo pesado y gas natural del mundo. La figura 7.13 muestra el área en Venezuela que potencialmente pudiera ser afectada si un desarrollo pleno de actividades exploratorias y de extracción comienza a llevarse extensamente en un futuro cercano (Cuadro 7.3).

Es de hacer notar que existe una congruencia total del área y las zonas inundables del medio Orinoco y llanos. Sin embargo, ya existen severos impactos ecológicos, por los momentos restringidos a las áreas elevadas (mesas) del Estado Anzoátegui y tierras bajas y morichales de los estados Monagas y Delta Amacuro (Baynard, 2011). Los ríos en estas zonas son excepcionales; son ríos denominados “negros” por ser naturalmente ácidos, producto de la descomposición natural de materia orgánica. En su gran mayoría, tienen

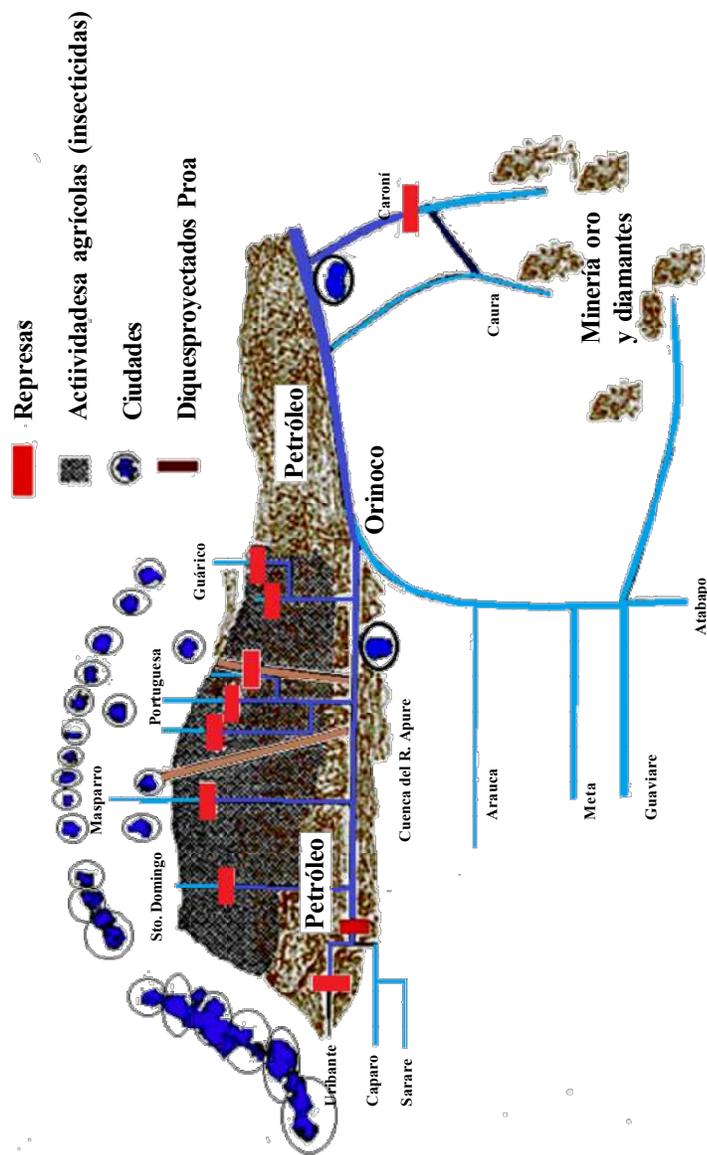


Figura 7.13. Cuenca del Orinoco (Venezuela). Resumen de áreas afectadas por efluentes domésticos (ciudades), represas, actividades agropecuarias (fertilizantes e insecticidas), diques planificados, transvase de aguas y actividades mineras.

Cuadro 7.3. Macroprocesos de la industria petrolera y actividades genéricas asociadas con la producción de hidrocarburos con el potencial de degradar el medio ambiente Fuente: Hernández-Valencia *et al.*, 2018.

Fase	Actividades
Exploración	Tala vegetal y remoción de tierra para abrir picas y carreteras; Colocación de detonadores y geófonos; Detonación de cargas para adquisición de datos; Transporte de empleados y suministros; Manejo y disposición de desechos
Perforación	Deforestación y remoción de suelo; Establecimiento de campamentos e infraestructura; Taladro y generación de resto de suelos perforados; Mantenimiento de equipos; Transporte de empleados y suministros; Manejo y disposición de desechos
Producción	Deforestación; Remoción de suelo; Construcción de la infraestructura asociada; Extracción de petróleo crudo y transporte a las estaciones para su tratamiento; Transporte de empleados y suministros; Mantenimiento de equipos e infraestructura; Manejo y disposición de desechos
Refinación	Deforestación; Remoción de suelo; Construcción de la infraestructura asociada; Separación; Conversión; Transporte de empleados y suministros; Mantenimiento de equipos e infraestructura; Manejo y disposición de desechos
Almacenaje y Transporte	Deforestación; Remoción de suelos; Construcción de la infra-estructura asociada
Distribución y Mercadeo	Distribución de productos a las redes de mercadeo; Mantenimiento de equipos e infraestructura; Manejo y disposición de desechos

asociados un bosque acompañante dominado por una palma (palma moriche), *Mauritia flexuosa*, por lo que comúnmente se les conoce como “morichales”. El río corre por un fondo predominantemente arenoso y sus aguas casi puras tienen muy poca capacidad amortiguadora, por lo que son considerados muy frágiles (Mora Polanco *et al.*, 2008).

A pesar de su singularidad y poca complejidad boscosa, estos sistemas dan refugio a una gran variedad de elementos faunísticos de las sabanas altas y medias y poseen una ictiofauna especial caracterizada por una gran abundancia de especies de bellos colores y de gran importancia en la acuariofilia. En las áreas protegidas o remansos y con poca corriente existe una gran variedad de especies de plantas acuáticas vasculares (flotantes y arraigadas) de singular belleza, como “algas”, “cabombas”, “repollos” y “lirios de agua” (Fig. 7.14). Una caracterización de estos importantes cuerpos de agua han sido realizados por: Andrade y Machado-Allison (2009); Antonio (1989); González (1986, 1987, 2006); Machado-Allison (1987, 2005); Machado-Allison *et al.* (1987, 2011); Mago-Leccia (1978); Marcano *et al.*, (2007); Marrero *et al.* (1997); Nakamura *et al.*, (2004); Ojasti (1987), Pérez, 1984; Pérez-Hernández (1983), Rodríguez-Olarte, (2004; UCV-Corpoven, 1993) y, más recientemente, Marrero (2011), Lasso *et al.*, (2013), Machado-Allison y Chernoff (2020) y Machado-Allison *et al.*, (2013, 2018). Todos esos autores demuestran no solamente la gran importancia biológica (alimentaria, refugio, recursos naturales) (Fig. 7.15) que estos sistemas poseen, sino también la importancia como recurso natural para beneficio de las poblaciones humanas, desde tener agua impoluta y de alta calidad para el consumo doméstico, una planta que le permite obtener fibra para la fabricación de techos, artesanía (cestería y hamacas), frutos comestibles, tanto para el hombre como para animales domésticos y silvestres, productos naturales farmacológicos y sitios de gran belleza escénica que le permiten medios de esparcimiento.

En resumen, el fruto de *Mauritia flexuosa* es un importante recurso alimentario para los habitantes locales de las cuencas del Amazonas y del Orinoco. Su cosecha representa una posible manera de promover el desarrollo económico en estas áreas. Esta palma es un recurso forestal vital para varios pueblos indígenas y contribuye a su seguridad alimentaria: Tikunas, Uitotos, Yaguas, Cocamas, Yukunas y Bora (Brasil), Maquiritare, Matapí y Upichía (Colombia) y Kariña, Makiritare, Piaroa, Panare, Pumé, Yekuana y Warao (Venezuela). La población indígena de Colombia y Venezuela procesa la fruta y/o la ofrece en forma fresca. También, utiliza sus fibras para la

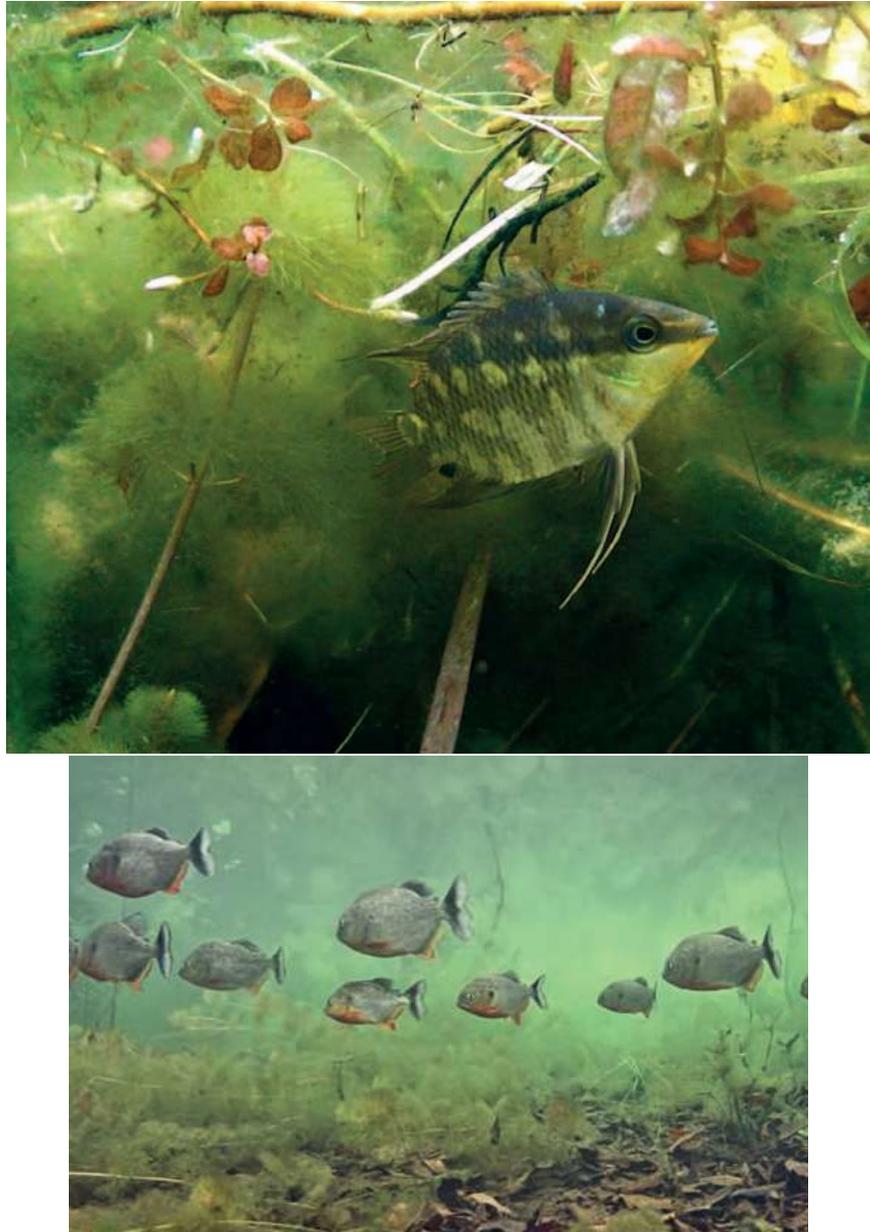


Figura 7.14. Fotografías subacuáticas de un morichal en los llanos de Venezuela. Obsérvese la densidad y variedad de formas vegetales acuáticas y un ejemplar de *Mesonauta egregius* (Arriba) y un cardumen de *Pygocentrus cariba* (abajo) Fotos I. Mikolji.

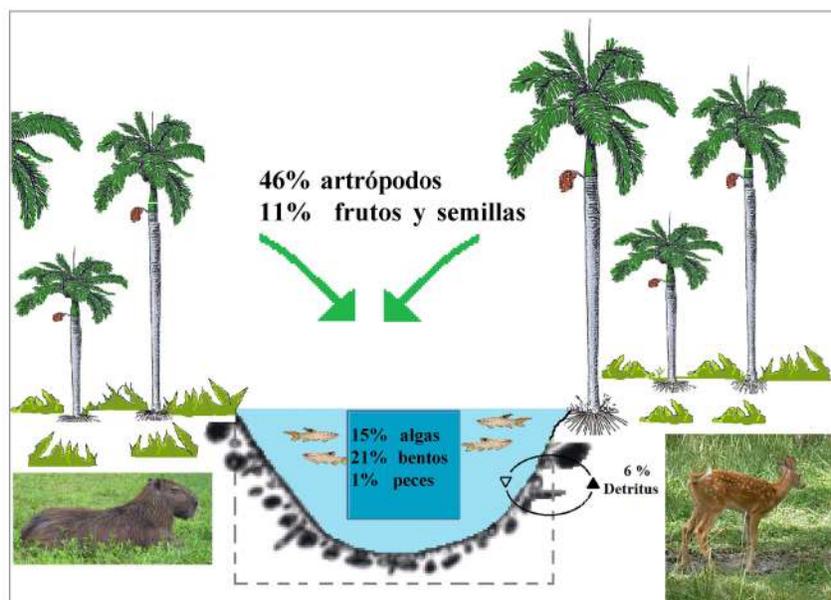


Figura 7.15. Perfil esquemático de un morichal indicando la frecuencia de aparición de los recursos alimentarios más importantes utilizados por los peces. Nótese la importancia (57%) del material proveniente del ecosistema terrestre y como refugio de fauna. Modificado de Marrero *et al.*, 1997.

manufactura de hamacas, cestería y otros tipos de artesanía. La botánica etnológica y económica ha reconocido la amplia variedad de productos que se pueden generar a partir de las hojas, tronco, meristema apical, frutas, semillas y raíces de la palma. Además de lo anteriormente anotado, los botánicos consideran a *M. flexuosa* como un recurso forestal no-maderable infrautilizado de gran potencial económico (Machado-Allison *et al.*, 2020, Fig. 7.16).

Más aún, las etnias habitantes de la cuenca del Orinoco tanto en Colombia como en Venezuela, conocen bien el mundo de las palmas, especialmente los “cananguchales” o “morichales”. La palma de moriche es una de las más representativas en su tradición “El árbol de la vida”; su representación es simbólica y forma parte de la cultura tradicional de estas poblaciones. Esta palma corresponde a dos propietarios sobrenaturales y varios propietarios naturales.

En primer lugar, depende del antepasado de la palma que algunos casos reconocen como Lairu. Lairu es un dueño espiritual del espacio. Ha sido un antepasado de la serpiente boa y que lo relaciona con el mundo acuático y con los frutos que sostienen a los peces para la temporada de cosecha. En el conocimiento ancestral de estas comunidades coinciden en reconocer que el origen de las plantas, animales e inclusive el hombre proviene de las frutas producidas por el moriche (Machado-Allison y Chernoff, 2020).



Figura 7.16. Una muestra de Imágenes de productos ofrecidos en internet provenientes de la palma de moriche.

Cuadro 7.4. Principales impactos ambientales de la industria petrolera en los ecosistemas de morichales. Fuente: Hernández-Valencia et al., 2018.

<p>Impactos sobre la vegetación</p> <ul style="list-style-type: none">> Degradación y/o pérdida del Sistema ecológico;> Alteración de la capacidad de regeneración de todos o algunos individuos de la especie que constituye el tipo de vegetación de palma pantanosa <i>M. flexuosa</i>;> Cambios en la composición y diversidad de especies;> Alteración de los procesos ecológicos inherentes a (producción primaria, descomposición, herbivoría, competencia);
<p>Impactos en la atmósfera</p> <ul style="list-style-type: none">> Cambios Microclimáticos;> Alteración de la calidad de aire (gases y material particulado) y nivel de ruidos;> Cambios en la iluminación;
<p>Impactos en las aguas</p> <ul style="list-style-type: none">> Cambios en el patrón de drenajes;> Cambios en la calidad de agua superficial (contaminación química e incremento en turbidez);> Contaminación de acuíferos y aguas subterráneas;
<p>Impactos sobre los suelos</p> <ul style="list-style-type: none">> Contaminación;> Modificación de la actividad biológica;> Erosión;> Entierro de suelos;> Compactación, sellado y endurecimiento;
<p>Impactos sobre la vida silvestre</p> <ul style="list-style-type: none">> Alteración de los hábitats para la vida silvestre acuática y terrestre;> Migración y mortalidad de biota silvestre;> Alteración de la capacidad regenerativa de la vida silvestre;> Cambios en la composición y diversidad del sistema;
<p>Impactos socioeconómicos</p> <ul style="list-style-type: none">> Degradación de la calidad de agua para consumo humano y animal (vacas, cochinos, caballos);> Reducción en el uso de <i>M. flexuosa</i> y otras especies asociadas como recurso natural;> Degradación del paisaje y belleza escénica y pérdida del valor recreativo;> Degradación de la salud humana.

Cuadro 7.5. Características toxicológicas de algunas sustancias componentes del petróleo. Fuente: Sociedad Real de Química (2018) (online).

Sustancia	Categoría de riesgo	Observación
Benceno	Carcinógeno altamente Combustible, tóxico	Muy peligroso en agua LD ₅₀ oral en rata 930 mg/kg LD ₅₀ oral en humanos 50 mg/kg LC ₅₀ inhalación rata 44 mg/l, 4h
Tolueno	Altamente combustible Peligroso	Sustancia muy peligrosa en agua LD ₅₀ oral en rata 636 mg/kg
Etilbenceno	Altamente combustible Peligroso	débilmente peligroso en agua LD ₅₀ oral en rata 3500 mg/kg
Xyleno	Combustible, peligroso Irritante	Sustancia peligrosa en agua LD ₅₀ oral en rata 4300 mg/kg LLD ₀ en humanos 50 mg/kg LLC ₀ inhalación 424 mg/m ³
Etiltolueno	Combustible	Muy peligrosa en agua
Mesitileno	Combustible, Irritante	Muy peligrosa en agua LC ₅₀ inhalación en rata 24 mg/l, 4 h
Cumeno	Combustible, Irritante	Bajo peligro en agua LD ₅₀ oral en rata 1400 mg/kg
Naftaleno	Peligroso para el Ambiente	Sustancia peligrosa en agua LD ₅₀ oral en rata >1400 mg/kg LLD ₀ oral en niños 2000 mg/kg
Acenaftaleno	Dañino, irritante, Peligroso para el ambiente	Muy peligroso en agua LD ₅₀ oral en rata >16000 mg/kg
Fenantreno	Irritante	Sustancia peligrosa en agua LD en ratón >700 mg/kg
Antraceno	Dañino, Irritante, Peligroso para el ambiente	Muy peligroso en agua LD ₅₀ oral en rata >16000 mg/kg
Pireno	Dañino, Irritante	Muy peligroso en agua LD oral en rata 2700 mg/kg
Criseno	Carcinógeno, Mutagénico, Tóxico afecta reproducción	Sustancia muy peligrosa en agua

Los impactos producidos en estos ecosistemas tienen que ver directamente con los procesos de extracción del petróleo que implican el uso de grandes cantidades de agua a alta temperatura y que es utilizada para poder calentar el petróleo y separarlo de las arenas. Las aguas utilizadas son subterráneas y tienen un alto contenido de sales. Después de ser utilizadas, estas aguas, mezcladas con productos residuales derivados del petróleo tales como aceites, fenoles y bencinas o contaminantes como azufre son depositados en pozos colocados cerca de las torres de extracción. Se ha demostrado que estas aguas son muy tóxicas para humanos y la vida silvestre (Cuadros 7.4 y 7.5)

En general, estos pozos poseen poco o ningún mantenimiento y numerosas ocasiones la percolación de estas aguas drena directamente a un cauce de morichal causando la muerte de todo el sistema por varios kilómetros río abajo como es obvio en áreas estudiadas cerca de El Tigre y Jusepín en el estado Anzoátegui. (UCV-Corpoven, 1987; 1993). Otro riesgo latente lo representan los derrames de petróleo por roturas de tuberías, válvulas o explosiones de pozos. Venezuela es testigo de varios de estos accidentes como los recientes en el cauce del río Guarapiche en el estado Monagas que causó no sólo daño al ecosistema silvestre sino también a la toma de agua para uso doméstico de la ciudad de Maturín y pueblos vecinos. (ACFIMAN, 2012; Hernández-Valencia 2018; Machado-Allison, 2012, 2017).

Las actividades petroleras realizadas en los estados Anzoátegui, Guárico y Monagas (Llanos orientales) han mostrado los siguientes impactos sobre nuestros ecosistemas acuáticos y la posibilidad que estas actividades sean un riesgo (Machado-Allison *et al.*, 2008):

7.3.4.1. *Desertificación debido a la salinización del suelo* de los morichales debido a cambios en la fisicoquímica del suelo y de las aguas. Esto ocasiona la desaparición del bosque de galería, eliminación de las plantas acuáticas y muerte de los organismos acuáticos. Las áreas afectadas pierden su capacidad de albergue para especies silvestres;

7.3.4.2. *Contaminación del agua* con sales y productos residuales del petróleo, los cuales son altamente tóxicos para la vida silvestre. Por otro lado, las aguas pierden su calidad para el consumo directo y son no aptas para recreación e higiene personal. Por otro lado, los metales pesados y los fenoles son venenosos o afectan la genética de los peces y otros organismos acuáticos, causando la muerte de la mayoría de las especies;

7.3.4.3. *Incremento de elementos suspendidos y sedimentos en el agua* de los ríos debido a la extensiva construcción de picas y carreteras, por donde es colocada una inmensa red de tuberías para el transporte de crudo y gas. Debido a que éstas están desprovistas de vegetación, son fácilmente erosionadas, produciendo cárcavas que transportan grandes cantidades de sedimentos hacia los ríos, modificando su transparencia y colmatando los fondos arenosos con arcillas y limos. Un ejemplo de ríos o morichales afectados por estas actividades en la región oriental del país son los ríos/morichales: Tigre, Tigrito, Oritupano, Caris, Pao, Morichal Largo y San Juan y los recientes bajo las nuevas concepciones de la FAPO, entre otros (Baynard, 2011, Fig. 7.17).

En resumen, todas estas actividades y sus impactos ecológicos sobre la tierra y ecosistemas acuáticos son probablemente irreversibles, o su recuperación tomará muchos cientos de años. Por ejemplo, el Río Sacramento en California, no ha podido ser recuperado de los impactos que la minería hidráulica causó hace cerca de 120 años.

Debido a que hoy día se tiene la mira en la *Faja Bituminosa del Orinoco* y ya se están desarrollando planes estratégicos para la explotación de petróleo extrapesado, así como también el desarrollo de una industria siderúrgica en las márgenes del Río Orinoco y el Plan de Desarrollo del Arco Minero, debemos poner extremado cuidado en la puesta en práctica de medidas de mitigación y control de impactos ecológicos. Los estudios preventivos deben ser, necesariamente, desarrollados para no cometer los errores que las transnacionales nos dejaron en el pasado cercano, como *pasivos ambientales* (p.e., Lago de Maracaibo y oriente de los estados

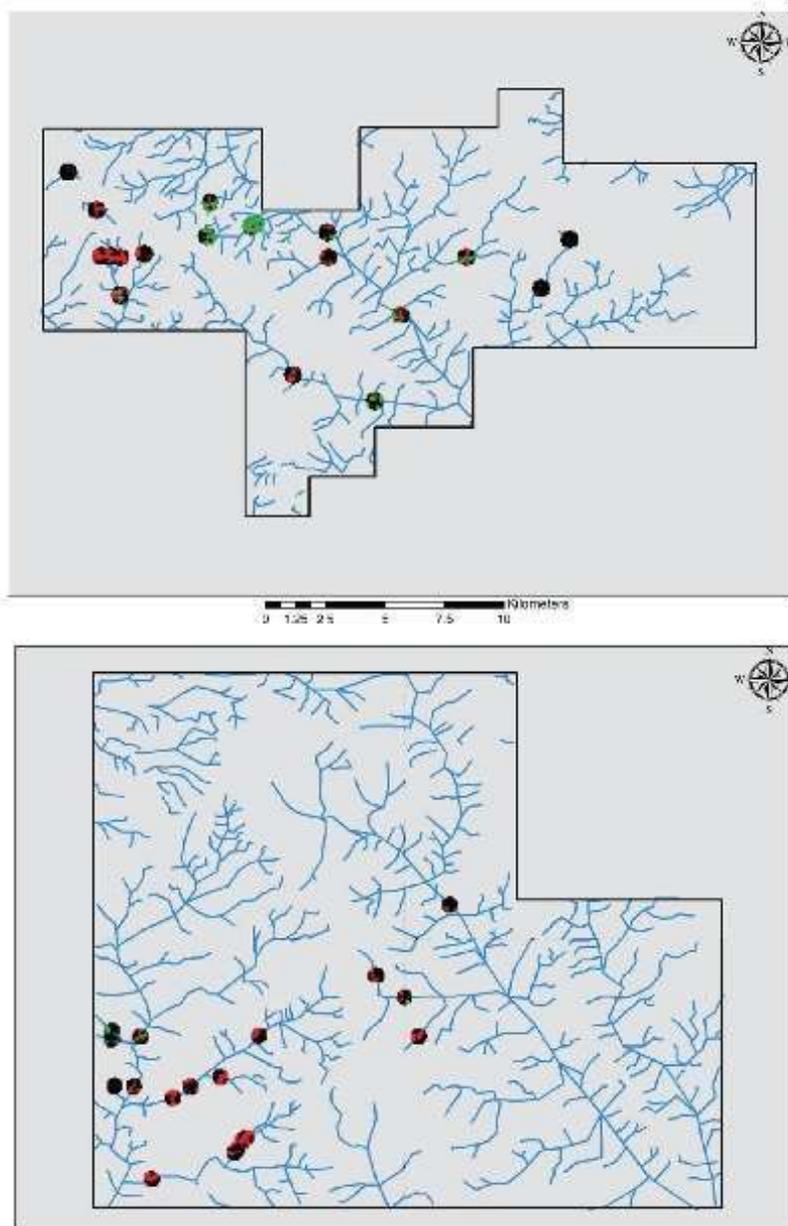


Figura 7.17. Esquema de la intervención de cuencas por cruce de tuberías. 1. Petrozuata con 21 cruces de ríos; 2. Sincor con 20 cruces de ríos. Puntos pueden representar más de un cruce. Modificado de Baynard, 2011.

Anzoátegui y Monagas). Hoy día, la responsabilidad es nuestra y la protección de las áreas naturales debe ser garantizada por un cuerpo normativo creado para este fin (*Ley Penal del Ambiente* p.e.), y además mediante *la educación de las comunidades y miembros de estas industrias a todos los niveles*. Una explotación petrolera, minera o el asentamiento de centros industriales de envergadura en márgenes de ríos, sin las debidas medidas preventivas, causará un desastre ecológico en la Cuenca del Orinoco, que implicaría la destrucción de amplios y valiosos ecosistemas naturales y pondría en riesgo las propias poblaciones humanas (como ya es evidente) que se han desarrollado como producto de la explotación irracional de los recursos que estos ecosistemas han proveído por milenios.

Más reciente es el desarrollo de la minería extractiva (formal e informal) de metales preciosos dentro de la cuenca. La prospección y explotación de minerales preciosos en las cabeceras del Orinoco y otros ríos importantes como el Caura, Caroní, Cuyuní, Ventuari y muchos otros aunque desarrollada en menor escala, hoy día se estimula desde el gobierno mediante la creación de un cuerpo doctrinario rector que promueve la explotación extensiva del mineral de oro y Coltán en un área de 111.843,70 km², al norte del estado Bolívar y colindante con la mayoría de los ríos más importantes del área.

Aunque esta actividad todavía es incipiente en la Cuenca del Orinoco, comparada con los ejemplos provenientes de cuencas vecinas (Cuyuní) en nuestro país, son suficientemente dramáticos como para poner una atención especial en esta actividad. La Red Ara (2010), SOS Orinoco (2019, 2020), Machado-Allison (2000, 2005, 2017), entre muchos otros presentan cifras preocupantes de pérdida de ambiente y sus organismos. Por ejemplo, Machado-Allison *et al.*, (2000) en un estudio desarrollado en la zona de Las Claritas y Quebrada Amarilla en el Río Cuyuní indican que las pérdidas incluyen la destrucción del bosque, la contaminación de las aguas por mercurio, la desaparición de más de 20 km de río pristino por sedimentación y la muerte de todo tipo de fauna acuática por varios kilómetros (Fig 7.18). Los peces presentan altos niveles de mercurio (bioacumulación) por lo que son no aptos para el consumo (Fig. 7.19 y 7.20).



Figura 7.18. Fotos aéreas del área de Las Claritas, Río Cuyuní, estado Bolívar mostrando tres fases de la destrucción del río y los bosques circundantes.
Fotos: Ch. Brewer C.

Esta situación coloca a Venezuela en flagrante violación de acuerdos internacionales sobre la utilización de las aguas y la afectación que puede producirse en otros países.

Este tema de la utilización del mercurio es de actual discusión tanto dentro del país como a nivel regional y mundial, principalmente en naciones con ríos compartidos (Gleick, 1998; Petts *et al.*, 1989; Machado-Allison, 2017; Machado-Allison *et al.*, 2011, Díaz-Ariaga, 2014) (Cuadro 7.5). Por otro lado, si tomamos en cuenta como punto de comparación las inversiones monetarias que gobiernos de países europeos están colocando en programas de restauración, podemos detectar cómo los daños producidos sobrepasan niveles inalcanzables y con un sacrificio social enorme. Sólo en Alemania de Este (antigua República Democrática Alemana) el programa de restauración (capacidad de agua, calidad de agua, restablecimiento de bosques y preparación de cultivos) de hábitats intervenidos por la explotación minera de carbón, ha necesitado de alrededor de \$10 x 10⁹ (10 millardos de dólares americanos) en un período de diez años (1995-2005) y el desplazamiento de 120.000 mineros y sus familias hacia otros tipos de trabajos, fuera del área o protegidos por programas sociales del gobierno para aquellas personas inactivas (doctor G. Wiebleg, Univ. De Cottbus-Alemania, comunicación personal).

Cuadro 7.5. Volumen de Mercurio (Hg) utilizado por países latinoamericanos para la extracción aurífera. Fuente: Díaz-Arriaga (2014).

País	Año	Mercurio utilizado en minería del oro (Ton/año)
Colombia	2012	75
Perú	2012	70
Ecuador	2012	50
Brasil	2013	45
Venezuela	2011	15
Bolivia	2012	7,5
México	2012	7,5
Chile	2013	4,0

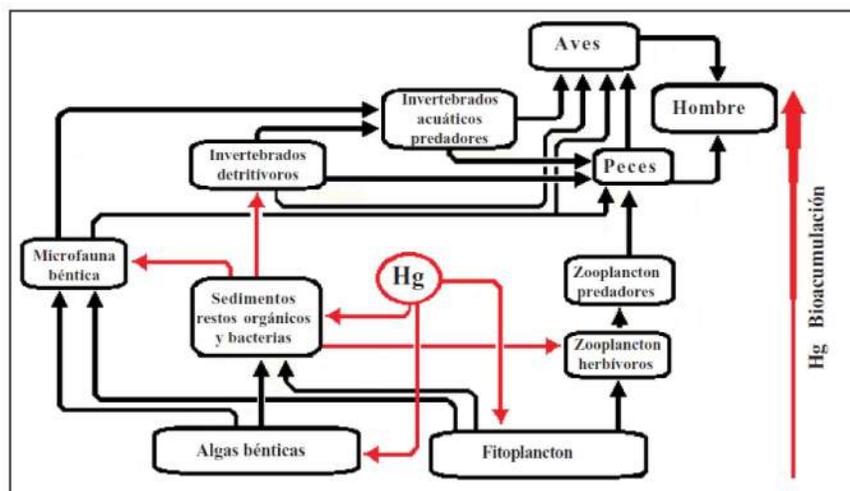


Figura. 7.19. Diagrama de flujo simplificado de la transferencia y bioacumulación de metil mercurio a través de los compartimentos y cadena trófica en los ecosistemas (Tomado de Machado-Allison 2015).

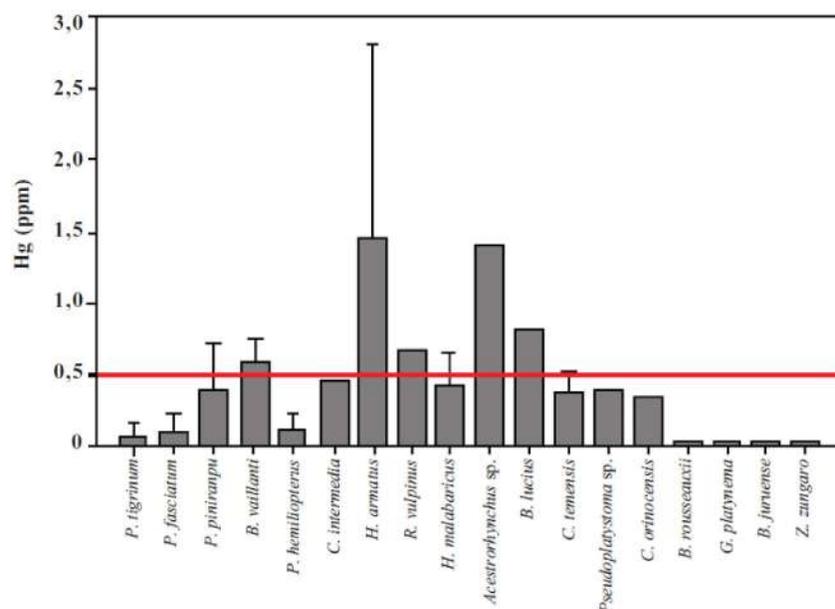


Figura 7.20. Valores obtenidos de mercurio en tejido de peces en la Cuenca del Río Orinoco. Línea roja indican valores peligrosos para consumo humano. Fuente Trujillo *et al.*, 2010.

Hoy día conocemos también el daño producido sobre la salud humana tanto en comunidades indígenas del área como en pobladores cercanos a los desarrollos mineros. En trabajos sobre la presencia de mercurio en peces (Nico y Taphorn, 1994; Farina *et al.*, 2009; Trujillo *et al.*, 2010; Milano, 2014) se presentan evidencias concretas sobre este problema nacional. Las tablas 4 y 5 presentan un resumen de los valores encontrados en el río Cuyuní. La Figura 7.20 presenta los valores de mercurio encontrado en peces y localidades del río Orinoco (Trujillo *et al.*, 2010) haciendo notar la presencia de mercurio en peces migratorios como los grandes bagres de los género *Brachyplatystoma* (valentones y laolao), *Phractocephalus hemiliopterus* (cajaro) y *Pseudoplatystoma* (rayaos).

En Venezuela, se ha reconocido a la contaminación por mercurio en la Guayana venezolana como un problema de salud pública desde hace más de 40 años. Durante este tiempo, se han realizado un número importante de investigaciones que han revelado la presencia de mercurio en concentraciones elevadas en personas que viven en zonas mineras (Álvarez y Rojas, 2006; Bermúdez, 2004; Carrasquero-Duran, 2006; Herrero *et al.*, 2004; Milano, 2014; Romero *et al.*, 1987; Silva *et al.*, 2004; Veiga *et al.*, 2004; Red-Ara, 2013). Veiga *et al.* (2004) indica que la concentración de mercurio reportada en sus resultados en muestras de mineros de El Callao y áreas cercanas a zonas de procesamiento de oro, son los más altos del mundo. Además, demuestra la existencia de daños neurológicos en mineros.

Análisis del contenido de mercurio en el cabello y la orina de habitantes de comunidades indígenas en Brasil y Venezuela (en la Guayana) muestran que las concentraciones del metal llegan a ser más altas en personas que se alimentan de peces, que en los mismos mineros (Rodrigues *et al.* 1994), alcanzándose niveles preocupantes en el agua, plantas y peces, como es el caso del río Madeira (Martinelli *et al.*, 1988), Cuyuní y Caroní (Machado-Allison, 2015, 2017 Machado-Allison *et al.*, 2000; Trujillo *et al.*, 2010). Niños y fetos son particularmente vulnerables. En el área de nuestra Guayana las investigaciones realizadas indican valores entre 0,07 a 2,7 µg/g en humanos.

7.3.5. *Transporte fluvial.* Un tema poco tratado como factor de alteración de los ecosistemas acuáticos continentales es el relativo a la planificación y ejecución de obras relacionadas con la posibilidad de crear un transporte fluvial permanente. Acá de nuevo se abre un debate interesante de cómo garantizar un flujo de agua permanente y estable en un sistema con una marcada ciclicidad climática (aguas altas durante las lluvias y bajas en la sequía). Hasta ahora, la acción más generalizada tiene que ver con el dragado de un canal angosto y profundo por donde barcos de gran calado puedan penetrar y salir del Orinoco. Esta acción permanente sobre el fondo del río no ha sido plenamente evaluada en el contexto ecológico. Pocos son los estudios realizados sobre la fauna acuática asociada al fondo del río, sin embargo, la información disponible en el Orinoco, así como también en el Amazonas, es que existe una inmensa diversidad de formas de peces que explotan estas aguas oscuras. Un número apreciable de los llamados “peces eléctricos” (Gymnotiformes) y sus emparentados “bagres” (Siluriformes) explotan estas aguas, incluyendo formas de gran valor comercial como los bagres “valentones”, “laolaos” y “dorados” (*Brachyplatystoma vaillanti*, *B. juruense* y *B. filamentosum*). Estos grandes bagres se alimentan, principalmente, de los peces eléctricos y moluscos que viven en estas aguas profundas. Otras acciones tienen que ver con la canalización del río y la construcción de diques para contener el agua en el canal principal. Una de estas acciones tiene que ver con el cierre del Caño Mánamo que causó un desastre ecológico sin precedentes en el país, y posiblemente, en América del Sur, produciendo una pérdida de miles de hectáreas debido a la salinización y acidificación de los suelos producto de la eliminación del drenaje cíclico y natural de esta área en el Bajo Delta del Orinoco.

Por otro lado, numerosos caños o brazos del Delta del Orinoco quedaron estancados, dando como resultado amplias zonas donde las aguas son anóxicas y no permiten la vida. Como resultado de esta obra se eliminaron numerosos manglares, morichales y la fauna y flora asociada a los cuerpos de agua de la región. Este desastre motivó la producción de un documental filmico que fue ampliamente observado por la comunidad nacional e internacional. Finalmen-

te, existen tres proyectos hidrológicos a los cuales debemos colocar especial atención: 1. El desarrollo del Eje Apure-Orinoco; 2. La desviación (transvase) de las aguas del Río Caura; y 3. El Plan Hidrovía (intercontinental).

El primero tiene que ver con el desarrollo de un corredor fluvial y de polo de desarrollo incluido en los estados Apure, Barinas, Portuguesa, Guárico, Anzoátegui, Monagas, Bolívar y Delta Amacuro. La idea detrás del proyecto es garantizar el transporte fluvial desde el Atlántico hasta la frontera con nuestra vecina Colombia. Para lograr esto es necesario mantener no solamente un caudal apreciable en el Orinoco, sino también en uno de sus principales afluentes como lo es el Río Apure.

Este proyecto, abandonado a finales de los años ochenta (debido a su fuerte crítica ecológica y alto costo), ha sido de nuevo rescatado y propuesto como una panacea para la solución de los ingentes problemas socioeconómicos de nuestro país, sin tomar en cuenta que el desarrollo mismo pondría en peligro el sustento alimentario de las poblaciones que se pretenden movilizar hacia esos polos de desarrollo. El plan contempla modificaciones estructurales en numerosos afluentes del Apure y Orinoco, impidiendo los períodos naturales y cíclicos de la inundación, la construcción de espigones para el desvío de aguas y la construcción de diques para preservar agua durante el período de sequía (Marrero, 2011; Fig. 7.21 y ver figura 7.9 y 7.13).

El segundo implica el transvase de aguas provenientes de las regiones superiores del Río Caura y Erebató, hacia el río Paragua. Esta opción ha sido estudiada por la CVG (Corporación Venezolana de Guayana) y se ha manejado como una solución para el aumento (recuperación) del caudal perdido por el Río Caroní debido a la deforestación de sus cabeceras por las actividades mineras.

De realizarse este proyecto, el Caura perdería inmensas zonas de planicie de inundación, desapareciendo una porción apreciable del bosque tropical y afectando sustancialmente la vida acuática en esta

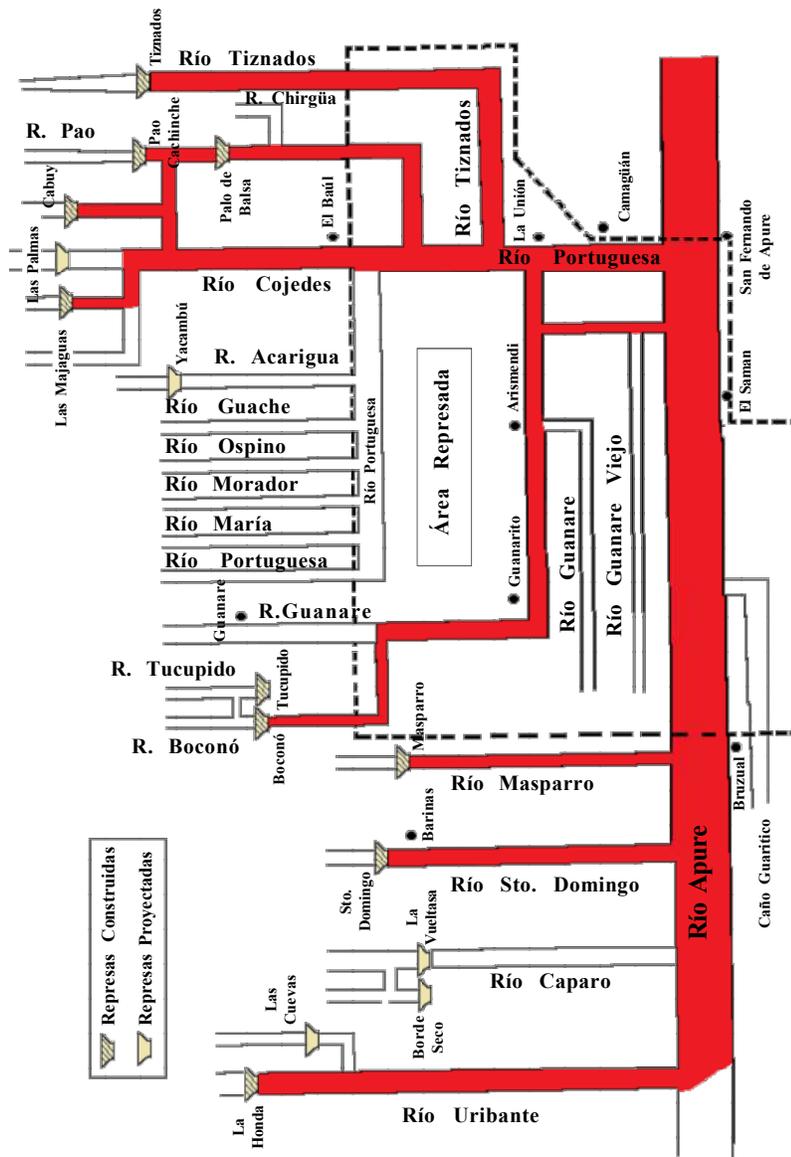


Figura 7.21. Planificación de obras que producirán la intervención de cuerpos de agua para garantizar niveles fluviales aceptables para el transporte. Modificado del Informe Proyecto Proa, 1993.

importante cuenca. Finalmente, las poblaciones indígenas de la zona (etnias Ye'kuana y Sanema), al igual que las poblaciones criollas dedicadas a la explotación de los recursos acuáticos como medio de sustento, serán afectadas directamente.

El tercer proyecto (más ambicioso) y producto de un viejo plan militar del *Corps of Engineers* de Estados Unidos (durante la Segunda Guerra Mundial), contempla la posibilidad de unir las tres grandes cuencas suramericanas: Orinoco (norte), Amazonas (medio) y Paraná-Paraguay (sur) (Bucher *et al.*, 1993). Este proyecto está en estudio y ha ganado adeptos en países como Bolivia (solución de un viejo problema de salida al mar), Perú, Argentina, Brasil y Uruguay. Al igual que el proyecto anterior, se han evaluado parcialmente los riesgos de este plan ingenieril y los daños al ambiente y la economía basada en la explotación de recursos naturales sobrepasa los beneficios que ellos pregonan (Bucher *et al.*, 1993; Hamilton, 1999; Ponce, 1995; Willink *et al.*, 2000). Estos proyectos, que proponen modificaciones sustanciales en el régimen cíclico de las aguas, traerían como consecuencia la eliminación sustancial de numerosas especies adaptadas a las fluctuaciones naturales de las aguas (por ejemplo, El Pantanal en Brasil y los Llanos en Colombia y Venezuela). Por otro lado, la interconexión de cuencas permite la dispersión (ahora artificial) de especies que afectarían las poblaciones autóctonas en cada cuenca, como fue demostrado hace medio siglo por Hubbs en la costa este de los Estados Unidos. Pretender dar una explicación simplista como, por ejemplo:

“con garantizar el flujo del agua se garantiza la vida orgánica en los cuerpos de agua...”

denota una ignorancia peligrosa y pone en riesgo no solamente la vida acuática silvestre, sino el sustento de millones de personas que dependen todavía de la explotación artesanal, sostenible de estos recursos naturales.

7.3.6. *La introducción de especies exóticas y la amenaza sobre los ecosistemas naturales.* Uno de los mayores problemas a

los cuales nos enfrentamos hoy día es la introducción de especies acuáticas foráneas (exóticas) con la finalidad de “solventar los problemas del hambre en zonas pobres”. Con este eslogan hemos sido “conquistados” por los fabricantes de programas internacionales de pesca y acuicultura como lo es la FAO y el Banco Mundial. Sin embargo, hemos demostrado fehacientemente que la introducción de especies como, por ejemplo, “tilapias” o sus híbridos (*Oreochromis* spp. y/o *Sarotherodon* spp.) o el “camarón del Pacífico” (*Macrobrachium rosebergi*) (Fig. 7.22) en nuestro país no han resuelto los problemas alimentarios o sociales. Más aún, tampoco han resultado en una actividad comercial exitosa como ha sido prometida. Mac-Sarpa (1995), Nirchio y Pérez (2002), Pérez *et al.* (1999, 2003), Pérez y Rylander (1998), Pereira *et al.*, (1996), González *et al.*, 2005 entre otros, indican en sus trabajos el peligro que conlleva la introducción de especies o híbridos de especies foráneas en ecosistemas naturales. Un ejemplo muy claro y real es comprobar la invasión de la *Petenia kraussii* (“mojarra de río” o “San Pedro”) en los Llanos de Venezuela y que ahora se encuentra en casi todos los ambientes en la Orinoquía y cuyo impacto ecológico y económico aún no se ha evaluado.

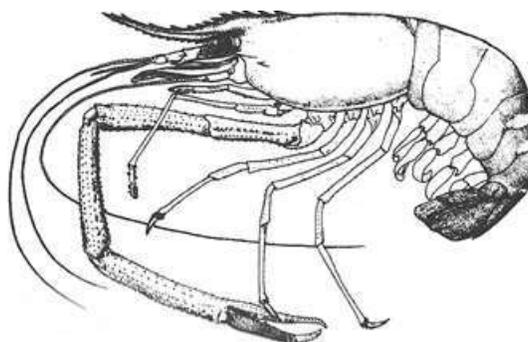


Figura 7.22. Camarón del Pacífico, *Macrobrachium rosebergi*, introducido en Venezuela (Pereira *et al.*, 1996)

Enfermedades, desplazamiento por competencia, predación y finalmente, la eliminación de especies autóctonas, son algunos de los efectos que han sido demostrados en la práctica en muchos países. A pesar de que Venezuela ha sido signataria de convenios internacionales donde se impide la introducción de especies exóticas (Turner, 1998), basados en una normativa exigente, se ha permitido (agencias del Estado y privadas) la introducción extensiva de estas especies mediante subterfugios legales. Hoy día, las diversas introducciones están causando daños ecológicos severos en algunas zonas del país. Lo más impactante es que mediante la introducción de estas especies que vienen como *paquetes con llave en mano* (utilizando el argot comercial) y con la seguridad de obtener grandes beneficios económicos, estamos descuidando los estudios de especies autóctonas con igual o mayores cualidades para este fin y aumentando una dependencia económica perjudicial para el desarrollo independiente del país, peligro que se acentúa si los mismos programas forman parte de una política de Estado errada.

7.4. Conclusiones y recomendaciones

Quando Charles Darwin llegó a América del Sur hace más de 170 años, fue testigo del resultado de uno de los más interesantes procesos biológicos en nuestro planeta. Sus observaciones lo guiaron a construir la Teoría de la Evolución (Machado-Allison y Machado-Allison, 1992).

La cita anterior demuestra el gran impacto mundial que causó nuestra riqueza de especies (biodiversidad) en el pasado y la necesidad de preservar los ecosistemas acuáticos para el futuro. Hemos tratado en los apartes anteriores de realizar una descripción sucinta de los factores naturales y antrópicos que regulan o modifican los ciclos biológicos de los organismos y que pudieran afectar el destino de los ecosistemas acuáticos en la Cuenca del Río Orinoco, haciendo particular énfasis en aquellas actividades humanas que colocan en peligro directo a las comunidades acuáticas.

Como científicos que tenemos la intención de tener cierto equilibrio entre desarrollo y conservación, nos debemos preguntas inicial-

mente como se comportan estos ecosistemas (biótica y abióticamente); segundo, debemos considerar la importancia de los ecosistemas en términos biológicos, productivos y su uso por las poblaciones humanas. Finalmente, debemos educar al ciudadano, colocado a diferentes niveles de decisión o autoridad, sobre cómo puede realizarse un manejo adecuado para garantizar un recursos sostenible.

“El manejo de los ríos en el mundo requiere un acercamiento ecosistémico holístico que debe ser centrado en las zonas riparinas, pero también debe involucrar pesquerías y factores exógenos a las grandes represas y reservorios como partes importantes del desarrollo del río.” (Traducido de Petersen *et al.*, 1987: 166).

“Los grandes desarrollos de ingeniería de aguas deben proveer las bases para un mantenimiento sostenible de los recursos, ya que los mismos contemplan integralmente un plan general de captura; los objetivos y operaciones de estos proyectos deben ser radicalmente revisados y regulaciones secundarias deben ser incorporadas en todos los niveles para el mantenimiento de los ecosistemas río abajo. Estas medidas deben colocar énfasis particular en el mantenimiento del ecotono de las planicies y el bosque riparino.” (Traducido de Petts, 1990a: 394).

Estas dos citas nos ilustran la importancia del desarrollo sostenible de los sistemas acuáticos. Numerosos simposia, reuniones o programas internacionales, tales como: EMINWA (*Environmental-Sound Management of Inland Waters*) propuesto por la UNEP (*United Nations Environmental Programme*) y la *Unesco's International Hydrological Programme* y los Reportes Bienales del Uso de Recursos de Agua Dulce (1998-2018) han presionado, estimulado y recomendado investigaciones, programas educativos, entrenamiento y convenios interinstitucionales, necesarios para el desarrollo de estrategias ecológicamente aceptables para el uso y explotación de los recursos acuáticos (incluyendo las aguas continentales) en los ambientes tropicales (Cladwell, 1989; Gleick, 1998; Lovejoy, 1981; Petts, 1990a,b; Petts *et al.*, 1989a,b; Pringle, 1997; Pringle *et al.*, 2000). Estos programas deben ser adoptados por nuestros

gobiernos y agencias privadas antes que se produzcan mayores daños en nuestras aguas continentales y sus sistemas biológicos.

Además de lo anteriormente anotado, estoy plenamente de acuerdo con lo planteado por Petts (1990a) dentro del Simposio Internacional sobre los Grandes Ríos Latinoamericanos (SISGRIL), en donde nos indica que existen tres condiciones principales para lograr una regulación sostenible en nuestros ríos:

1) Viendo hacia el futuro, es inocente pensar que un manejo científico adecuado puede prevenir la pérdida de algunas partes de los componentes de un ecosistema. Los ecosistemas naturales son sistemas dinámicos de corto, mediano y largo plazo y este dinamismo incluye componentes azarosos importantes. Este azar, los grados de libertad a través de los cuales los ecosistemas responden al estrés, junto con el conocimiento incompleto que tenemos de los ecosistemas, nos permite predecir que las respuestas de la regulación de nuestros ríos por la construcción de represas o canalizaciones son difíciles de determinar y controlar con certeza (Cuadro 7.6). Sin embargo, la ciencia debe tener un papel importante en este problema. El incremento del esfuerzo e investigaciones científicas dedicadas a la interfase de hidrología, geomorfología y ecología, para entender la vulnerabilidad de los ecosistemas y el avance de las bases científicas para regulaciones o normativas secundarias, son necesarias y urgentes;

2) Un desarrollo sostenible requiere del cambio en los comportamientos humanos acerca de cómo se percibe el mundo. Es todavía popular la creencia de que el agua representa un recurso natural capaz de desarrollar energía (p.e., electricidad) a un costo (económico y ambiental) mucho más bajo que el petróleo y energía nuclear. Esta percepción está basada en cuatro argumentos:

- a) Agua dulce natural corriendo libre hacia los océanos, es agua perdida;
- b) Los humedales y/o pantanos son tierras pobres y representan un peligro sanitario;

- c) Las inundaciones son una amenaza inaceptable para las tierras y la vida humana; y
- d) La producción hidroeléctrica es una opción ecológicamente sostenible para el desarrollo de programas de energía.

Claramente como ha sido manifiesto durante el desarrollo de este capítulo, esta visión debe ser cambiada mediante procesos educativos a todos los niveles, indicando, entre otras cosas, que los humedales o pantanos permanentes o temporales poseen un valor inmenso en el mantenimiento de las poblaciones de organismos acuáticos y terrestres, incluyendo muchos de ellos que participan frecuentemente en la dieta de nuestras poblaciones urbanas y rurales. Que las inundaciones son necesarias para completar los ciclos biológicos de esos organismos y que la producción hidroeléctrica no es automáticamente una opción ecológicamente sostenible y en muchos casos ha sido el factor de perturbación y desaparición de numerosos ecosistemas en el país y el mundo.

3) Los desarrollos exitosos del uso de nuestros recursos naturales deben estar basados no solamente en avances tecnológicos, científicos y sociológicos, sino también en una buena coordinación y administración efectiva del agua y el manejo adecuado de tierras. En muchos países, especialmente en los ubicados en el llamado Tercer Mundo, los desarrollos hidráulicos han carecido de la necesaria coordinación y administración, y se han dejado en manos de la confianza de los desarrollos de ingeniería en gran escala y de largo plazo. El establecimiento de un manejo efectivo de los recursos acuáticos y la coordinación de los diversos planes de desarrollo dentro de una misma cuenca, es requerido urgentemente.

Por otro lado, con respecto al problema del desarrollo y explotación minera dentro de la Cuenca del Río Orinoco, tal como lo es la extracción de petróleo extrapesado proveniente de la Faja Bituminosa, la explotación de oro y diamantes en las cabeceras, o de planicies aluvionales en el margen norte del Escudo de Guayana, unido al uso extensivo e intensivo de plaguicidas en las planicies de los principales afluentes que bajan de la Cordillera de Los Andes, y las descargas industriales o urbanas de los asentamientos industriales

Cuadro 7.6. Esquema mostrando actividades, acciones, efectos e impactos sobre la comunidad acuática: un ejemplo.

Actividades	Acciones	Efectos	Impactos
Cierre de un caño	Bloqueo de flujo por dique	Reducción de flujo aguas abajo o lateral	Reducción de la riqueza de fauna acuática en particular de especies comerciales; reducción de la actividad pesquera
	Variación de la hidrodinámica del sistema fluvial, tanto en el canal como en la sabana inundables	Aumento de la temperatura y disminución del Oxígeno	Reducción del intercambio de fauna acuática
		Efecto sobre la migración	Disminución del transporte por cierre del caño
		Aumento del nivel del agua en rutas alternas	
		Bloqueo de paso de organismos acuáticos	
		Colonización de tierras antes inundables y cambio de uso	Cambio en la estructura de las comunidades acuáticas y terrestres
		Acidificación de los suelos abandonados y pérdida de la fertilidad	
		Deposición de sedimentos en el caño	
		Eliminación de amenaza de inundación	

y humanos cercanos a cuencas hidrográficas necesitan nuestra atención y debemos dar ciertas recomendaciones:

1. El manejo adecuado y control de estas actividades deben ser efectivos, de forma tal de impedir una mayor destrucción física de los ecosistemas o la contaminación de las aguas por desechos tóxicos.

2. Las diferentes normativas establecidas en la Ley Penal del Ambiente deben ser rigurosamente seguidas, desde el inicio del proyecto hasta la coordinación permanente de la actividad.
3. La aplicación de regulaciones internacionales (p.e. EPA) al uso de plaguicidas debe ser establecida y cumplida, ya que además de la contaminación de las aguas y la vida silvestre, muchos de nuestros productos agrícolas no pueden entrar en el mercado internacional debido al uso excesivo de estos productos.
4. Debe educarse al pueblo indicándole que los metales pesados tales como el mercurio y el plomo, así como también los plaguicidas organoclorados y organofosforados que penetran en el ambiente acuático y son transferidos en la cadena alimenticia, (Fig. 7.23) son altamente tóxicos no solamente para la vida silvestre, sino que también pueden causar malformaciones genéticas, desordenes nerviosos y la muerte en humanos.
5. Es necesario, igualmente, promover estudios científicos que permitan dar una base de apoyo técnico para regular estos desarrollos agrícolas que impactan los ambientes naturales:

La sustitución de insecticidas por parte de controladores biológicos o el desarrollo de plantaciones resistentes, son opciones aceptables en nuestra agricultura.

Finalmente, unas palabras de cierre de este capítulo son necesarias. La Cuenca del Orinoco, incluyendo sus amplias áreas inundables de los llanos y el delta, representan uno de los mayores humedales de la Región Neotropical (Hamilton y Lewis, 1990; Machado-Allison, 1990; Machado-Allison *et al.*, 2010, 2011; Marrero, 2011). Dado el grado de duda científica, debido a no poseer toda la información bioecológica disponible de todos los hábitats, debe darse una especial atención a la conservación de pocas, pero cuidadosamente seleccionadas, cuencas (Chernoff, 1996; Chernoff *et al.*, 2002; Machado-Allison *et al.*, 2002; Lasso *et al.*, 2010, 2011). Por otro lado, en los ríos que ya han sido regulados por diques y represas, se deben incorporar programas de manejo secundario y revisión de



Figura 7.23. Esquema de transferencia de contaminantes a través del ciclo natural-ambiental como medio educativo.

las operaciones, de forma tal de mitigar los impactos producidos aguas abajo. Cualquier desarrollo industrial, agrícola o humano (como, por ejemplo: el Plan de Desarrollo del Eje Apure-Orinoco, La Faja Petrolera o el Arco Minero del Orinoco) deben considerar la importancia de las zonas inundables y sus bosques acompañantes como garantía de la conservación de los recursos naturales (incluyendo pesquerías), necesarios para el mantenimiento futuro de nuestras poblaciones. Finalmente, el desarrollo de información científica y la adquisición de nuevas herramientas técnicas para la exploración y determinación de fuentes de agua y usos de tierras debe ser nuestro principal objetivo y, además, deben estar íntimamente coordinados de forma tal de garantizar la conservación de nuestros ecosistemas naturales y un desarrollo sostenible del hombre.

No podemos eludir nuestra responsabilidad como generación humana que actualmente está haciendo uso de nuestro mundo. La preservación de un ambiente adecuado y de alta calidad de vida debe ser nuestro norte para garantizar que las generaciones futuras puedan desarrollarse en un medio, donde la vida silvestre y humana puedan ser parte integral del mismo.

CAPÍTULO 8

VALOR ECONÓMICO Y PROBLEMÁTICA DE LOS RECURSOS ÍCTICOS CONTINENTALES DE VENEZUELA: CONSERVACIÓN Y MANEJO PESQUERO CONTINENTAL; ACUACULTURA; INVESTIGACIONES. PROGRAMAS Y PROYECTOS PARA EL DESARROLLO Y MANEJO SOSTENIBLE

Antonio Machado-Allison y Blanca Bottini

8.1. Valor económico y problemática pesquera continental de Venezuela

Venezuela posee una inmensa red hidrográfica continental en la cual habitan un gran número de especies de peces de importancia comercial, tanto desde el punto de vista de consumo, como especies, que por su belleza, son famosos como mascotas en la industria de la acuariofilia (Machado-Allison, 1993; Mago-Leccia, 1978; Novoa y Ramos, 1978, 1982; Royero, 1993). Desde las informaciones precolombinas transmitidas oralmente de generación en generación, su interpretación por los Crónistas de Indias (durante la Colonia), y los datos aportados por los de los primeros naturalistas como Gumilla (1741), Humboldt y Bonpland (1821) hasta las más recientes investigaciones identifican la existencia de rubros pesqueros de alta importancia por la calidad de sus carnes, como son los gigantes bagres “valentones”, “laulao” y “dorados” (*Brachyplatystoma filamentosum*, *B. juruense*, *B. rosseauxi*, *B. vaillanti*), los “rayaos” (*Pseudoplatystoma metaense* y *P. orinocoense*), el “cajaro” (*Phractocephalus hemiliopterus*), el “toruno” (*Paulicea luetkeni*), el “tongo” (*Pseudopimelodus apurensis*), el “berbanche” (*Pinirampus pinirampus*) y el “yaque” (*Leiarius marmoratus*).

Otros de menor calidad, forman parte natural de las dietas de habitantes locales, como los “coporos” y “sapuaras” (*Prochilodus mariae* y *Semaprochilodus laticeps*), las “cachamas” y “morocotos” (*Colossoma macropomum* y *Piaractus orinoquensis*), las “palometas” (*Mylossoma aureum* y *M. albiscopum*) y los “bocachico” (*Curimata cerasina* y *C. abramoides*). Mientras otros, forman parte del folklore o mitos como el potencial efecto sexual (afrodisíaco) de los sancochos de “corronchos” (*Hypostomus* spp., *Pterygoplichthys multiradiatus* y *Aphanotorulus* spp.), o los de “curito” (*Hoplosternum littorale*). Este último, es particularmente importante, ya que sale comercialmente desde el Delta del Orinoco hasta los mercados de Trinidad donde esta especie es considerada una exquisitez.

Finalmente, no podemos dejar de mencionar especies de valor deportivo como los “pavones” (*Cicha intermedia*, *C. orinocensis* y *C. temensis*), las “sardinatas” (*Pellona castelneana* y *P. flavipinnis*) y las “payaras” (*Hydrolicus tatauaia*, *H. armatus*) y el “saltador” o “sauta” (*Salminus* sp). El Cuadro 8.1 presenta una lista de las especies de peces continentales con importancia pesquera en el Orinoco. El Cuadro 8.2¹ presenta una información más o menos actualizada de la estadística pesquera, donde observamos la producción pesquera continental por rubros. La Figura 8.1 presenta un resumen promedio comparativo de los últimos años de la pesca marítima, fluvial y acuicultura (IESA, 2001; Machado-Allison 2005; Novoa y Ramos, 1982; Machado-Allison y Bottini, 2010; Machado-Allison y Bottini, 2020).

Otro aspecto importante de resaltar es la creciente demanda mundial por peces ornamentales o de acuario. El manejo de esta industria de exportación por nuestros países vecinos es sumamente importante, colocando, por ejemplo, a Puerto Inírida (en Colombia), Manaus (Brasil) y Georgetown (Guyana), como centros mundialmente importantes, donde el manejo de divisas coloca esta actividad como una de las principales fuentes comerciales y de trabajo.

¹ Información oficial suministrada hasta el año 2011.

Cuadro 8.1. Lista de especies de importancia comercial o de consumo más comunes para la cuenca del Río Orinoco (Fuentes: IESA, 2001; Machado-Allison, 2002; Machado-Allison y Bottini, 2010, 2020; Novoa, 1982).

Especie	Nombre	Especie	Nombre
<i>Paratrygon aiereba</i>	Raya manta	<i>Cichla temensis</i>	Pavón cinchado
<i>Potamotrygon motoro</i>	Raya	<i>Geophagus abalios</i>	Cara é Caballo
<i>Pellona castelneana</i>	Sardinata	<i>Satanoperca daemon</i>	Chupa Tierra
<i>Pellona flavipinnis</i>	Sardinata	<i>Ageneiosus inermis</i>	Bagre Rambao
<i>Prochilodus mariae</i>	Coporo	<i>Ageneiosus magoi</i>	Bagre Rambao
<i>Brycon bicolor</i>	Palambra	<i>Batrochoglanis villosus</i>	Tongo
<i>Colossoma macropomum</i>	Cachama	<i>Callichthys callichthys</i>	Busco, Curito
<i>Curimata cerasina</i>	Bocachico	<i>Hoplosternum littorale</i>	Busco, Curito
<i>Curimata cyprinoides</i>	Bocachico	<i>Hypostomus plecostomus</i>	Corroncho
<i>Cynodon gibbus</i>	Payarín	<i>Hypostomus plecostomoides</i>	Corroncho
<i>Hoplias aimara</i>	Aimara	<i>Pterygoplichthys multiradiatus</i>	Corroncho
<i>Hoplias malabaricus</i>	Guabina	<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>	Valentón
<i>Prochilodus rubrotaeniatus</i>	Coporo	<i>Brachyplatystoma juruense</i>	Cunaguaro
<i>Semaprochilodus kneri</i>	Bocachico	<i>Brachyplatystoma platynemum</i>	Bagre Jipi
<i>Semaprochilodus laticeps</i>	Sapuara	<i>Brachyplatystoma rousseauxi</i>	Dorado
<i>Hydrolicus tatauaia</i>	Payara	<i>Brachyplatystoma vaillanti</i>	Atero
<i>Hydrolicus armatus</i>	Payara	<i>Calophysus macropterus</i>	Zamurito
<i>Leporinus cf. friderici</i>	Mije	<i>Hemisorubim platyrhinchus</i>	Paletto
<i>Myleus rubripinnis</i>	Pámpano de río	<i>Leiarius marmoratus</i>	Bagre Yaque
<i>Myleus schomburgki</i>	Pámpano de río	<i>Megalonema platycephalum</i>	Bagre
<i>Mylesinus schomburgki</i>	Suapire	<i>Oxydoras niger</i>	Sierra Negra
<i>Mylossoma albiscopum</i>	Palometa	<i>Oxydoras sifontesi</i>	Sierra
<i>Mylossoma aureum</i>	Palometa	<i>Paulicea luetkeni</i>	Toruno
<i>Piaractus orinoquensis</i>	Morocoto	<i>Phractocephalus hemiliopterus</i>	Cajaro
<i>Pygocentrus cariba</i>	Caribe colorado	<i>Pimelodus blochii</i>	Cogotuo
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	Caribe Pinche	<i>Pinirampus pinirampu</i>	Berbanche
<i>Schizodon scotorhabdotus</i>	Mije	<i>Platynematichthys notatus</i>	Bagre Tigre
<i>Triporthus venezuelensis</i>	Arenca	<i>Pseudoplatystoma metaense</i>	Rayao
<i>Astronotus sp.</i>	Pavona, Oscar	<i>Pseudoplatystoma orinocoense</i>	Rayao
<i>Cichla intermedia</i>	Pavón real	<i>Sorubim lima</i>	Paletto
<i>Cichla nigromaculata</i>	Pavón	<i>Sorubimichthys planiceps</i>	Doncella
<i>Cichla orinocensis</i>	Pavón estrella	<i>Zungaro zungaro</i>	Toruno

Cuadro 8.2. Estadística pesquera (2004-2011) Fuentes: Inapesca; IESA.

Especies	2004	2005	2006	2007	2008	2009*	2010	2011
Aimara	43187	26144	255496	74136	22749		116087	1088091
Arenca	374	7479	3415	266	7		0	0
B. Amarillo	56270	26236	70490	236974	87200		581466	463520
B. Banderillo	0	0	232	0	0		0	0
B. Blancopobre	2188431	1739947	1940105	1527459	1296988		1232901	1244412
B. Cajaro	991030	898097	1757605	770616	505470		494147	466592
B. Cunaguaro	89393	16901	1560481	37132	13748		80335	47037
B. Doncella	55540	107110	618529	72223	46343		67973	132803
B. Dorado	1375066	803258	957370	713994	61114		815756	718155
B. Itoto	47469	35864	99407	122046	79332		0	0
B. Jipi	661319	208158	325388	544726	186008		290422	201123
B. Laulao	38129	36327	191937	61923	65885		84332	47037
B. Manto	661319	65044	55098	46423	83556		80334	85159
B. Mapurite	139671	46318	186333	190179	239198		359835	318506
B. Matafraile	31687	9639	878922,8	214343	12247		1482925	8271801
B. Rayao/Cab.	5192227	4028419	4570794	4344466	2781761		1408529	1536622
B. Sapo	247235	175574	128982	169226	91483		163283	140849
B. Tigre	32806	54806	56939	41446	0		47481	25263
B. Tongo	147544	199727	82978	36382	29646		0	0
B. Toruno	192835	220353	245030,8	184792	152116		0	0
B. Tumame	0	14322	707	0	0		0	0
B. Valentón	33992	35095	40543	59420	30211		1055547	401324
B. Yaque	52390	95172	71455	66893	48468		61047	42756
Bocachico	3650070	199662	318844	176908	392879		1055547	401324
Bocon	43421	142188	301176	33568	15270		288420	278974
Boquimi	75550	0	0	13955	26104		114491	12680
Cachama	779253	566003	1183617	636829	460307		421960	340138
Cara e caballo	0	1610	27377	3591	1134		3	6452
Cara e perro	0	1484	18156	0	0		0	0
Caribe	1124587	1022284	2194084	1407589	1011255		680065	760762
Carpa	0	0	59112	25876	11165		0	0
Chereco	17783	16211	24832	0	0		0	0
Coporo	19893328	10545606	17710391	12970751	8473237		5575850	10444010
Curbinata	1576498	1511338	2104767	2090108	1844388		1359294	1301133
Curito	779742	440702	1581825	832549	721974		727913	649295
Guabina	419251	0	0	349833	201467		160652	323148
Guitarrilla	90016	0	0	114395	109963		0	0
Lisa de río	424	7602	23453	7827	707		0	0
Manamana**	5887654	18350	54647,6	46102	38776		714446	630865
Mije	354331	171277	180923	121829	143301		176140	101268
Morocoto	849594	720418	1305884	975436	951454		693351	517716
Palambra	290845	131921	226800	298705	121932		0	0
Palometa	1567120	1896724	2782160	1775932	1729679		1314394	1190063
Pámpano de río	0	7434	3441	70	206		0	0
Panaque ¹	420653	177758	318368	1890482	410386		308478	612160
Payara	311436	343160	622313	346298	227599		277024	268094
Picuas ¹	1929	32451	26296	2744	532		0	0
Rayas ¹	44488	32451	101800	83855	62871		175582	124698
Sapuara	27198	13271	386217	82076	13130		258951	97783
Sardinata ¹	576243	575786	510374	156085	122487		174719	149747
Sierra	597340	444835	587023	624740	312155		507681	110197
Tabla	57068	39271	101335	56468	47460		175675	140664
Tilapia ²	0	0	372,4	0	0		0	0
Trucha ²	0	0	0	0	700		0	0
Vieja ¹	76729,1	35364	97642	701268	83296		0	0
Varios	2080606	1022143	1578196	1007241	735862		3851933	0
TOTAL	51790465	28969295	48531669	36350185	24107113	33736000	27459601	29282597

* Año sólo reportado el total; ** Especie Maracaibo; 1. Varias especies; 2. Acuicultura;

Venezuela tiene una incipiente actividad pesquera ornamental. Algunas compañías tienen su asiento en el Estado Amazonas y exportan algunos rubros como, por ejemplo, “neones” y “cardenales” (*Paracheiroidon simulans* y *Paracheiroidon axelrodi*), “peces ángel” (*Pterophyllum altum*), “bobitas” (*Moenkhausia oligolepis*), “rayas” (*Potamotrygon* spp.) “nariz de borracho” (*Hemigrammus rhodostomus*), “ramirenses” (*Mikrogeophagus ramirezi*), “convictos” (*Heros severum*), “banderas” (*Mesonauta egregius* y *M. insignis*), “oscar” (*Astronotus* sp.) “temblador” (*Electrophorus electricus*) “caribe colorado” (*Pygocentrus cariba*), “anostomo” (*Anostomus anostomus*). Royero (1993), cita un total de 175 especies identificadas con este potencial comercial, presentes en la región del estado Amazonas, principalmente en las cuencas del Casiquiare, Río Negro y Atabapo. Sin embargo, esta lista podría ser aumentada hasta 240 especies, si tomamos en cuenta las presentes en toda la cuenca del Río Orinoco. El Cuadro 8.3 presenta una lista parcial de las especies con este potencial para nuestro país.

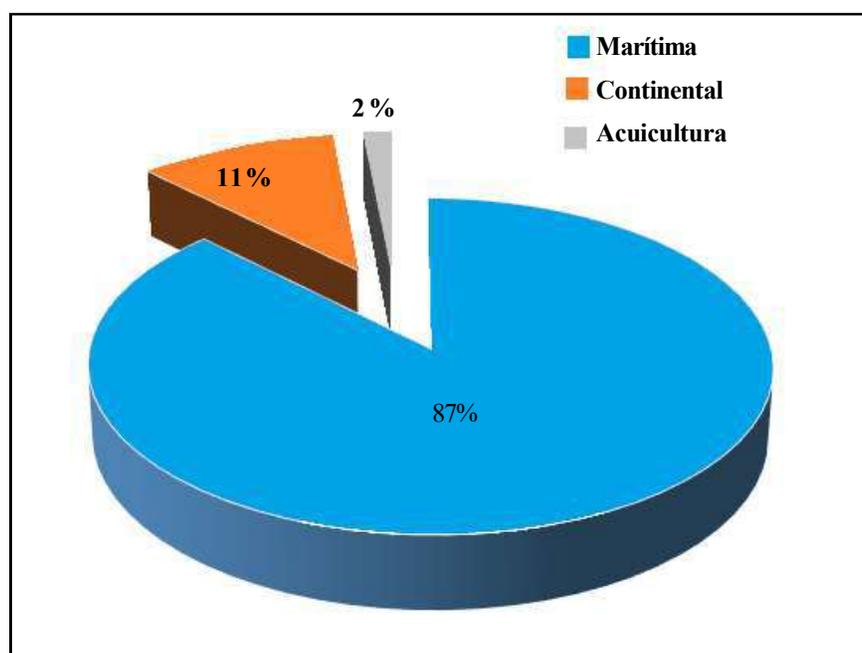


Figura 8.1. Resumen comparativo histórico del promedio de producción pesquera en Venezuela.

Tabla 8.3. Lista resumida de especies de importancia ornamental en Venezuela

MYLIOBATIFORMES (Rayas)	<i>Moenkhausia lepidura</i>	Prochilodontidae
<i>Paratrygon aiereba</i>	<i>Moenkhausia oligolepis</i>	<i>Semaprochilodus theraponura</i>
<i>Potamotrygon motoro</i>	<i>Myleus asterias</i>	<i>Semaprochilodus kneri</i>
<i>Potamotrygon orbignyi</i>	<i>Myleus rubripinnis</i>	SILURIFORMES
<i>Potamotrygon yepezi</i>	<i>Myleus schomburgki</i>	Ageneiosidae
CHARACIFORMES	<i>Myleus torquatus</i>	<i>Ageneiosus inermis</i>
Anostomidae (headstanders)	<i>Mylossoma aureum</i>	<i>Ageneiosus magoi</i>
<i>Anostomus anostomus</i>	<i>Mylossoma albiscopum</i>	Aspredinidae
<i>Anostomus ternetzi</i>	<i>Paracheirodon axelrodi</i>	<i>Bunocephalus amaurus</i>
<i>Anostomus trimaculatus</i>	<i>Paracheirodon simulans</i>	Auchenipteridae
<i>Abramites hypselonotus</i>	<i>Paragoniates alburnus</i>	<i>Auchenipterus nuchalis</i>
<i>Laemolyta taeniata</i>	<i>Phenacogaster Megalostictus</i>	<i>Entomocorus gameroi</i>
<i>Leporellus viatus</i>	<i>Piaractus orinoquense</i>	<i>Liosomadoras uncinus</i>
<i>Leporinus tepui (=arcus)</i>	<i>Poptella orbicularis</i>	<i>Tatia aulopigia</i>
<i>Leporinus brunneus</i>	<i>Pristella maxillaris</i>	Callichthyidae
<i>Leporinus fasciatus</i>	<i>Pristobrycon striolatus</i>	<i>Callichthys callichthys</i>
<i>Leporinus maculatus</i>	<i>Pygocentrus cariba</i>	<i>Corydoras aeneus</i>
<i>Pseudanos gracilis</i>	<i>Pygopristis denticulatus</i>	<i>Corydoras adolfoi</i>
Characidae (tetras)	<i>Rhinobrycon negrensis</i>	<i>Corydoras bondi</i>
<i>Acestrorhynchus falcatus</i>	<i>Serrasalmus irritans</i>	<i>Corydoras blochii</i>
<i>Aphyocharax colifax</i>	<i>Serrasalmus rhombeus</i>	<i>Corydoras concolor</i>
<i>Aphyocharax erythrurus</i>	<i>Serrasalmus medinaei</i>	<i>Hoplosternum littorale</i>
<i>Aphyocharax yekwanae</i>	<i>Thayeria obliqua</i>	<i>Megalechis thoracata</i>
<i>Astyanax bimaculatus</i>	<i>Tetragonopterus argenteus</i>	Doradidae
<i>Astyanax fasciatus</i>	<i>Tetragonopterus chalcus</i>	<i>Acanthodoras spinosissimus</i>
<i>Astyanax mucronatus</i>	<i>Xenagoniates bondi</i>	<i>Agamixis albomaculatus</i>
<i>Brycon bicolor</i>	Characidiidae (minnows)	<i>Anduzedoras arleoi</i>
<i>Brycon falcatus</i>	<i>Characidium blenoides</i>	<i>Autanodoras milesi</i>
<i>Bryconamericus beta</i>	<i>Characidium catenatum</i>	<i>Doras carinatus</i>
<i>Bryconops giacopinii</i>	<i>Melanocharacidium dispiloma</i>	<i>Hassar iheringi</i>
<i>Bryconops humeralis</i>	Ctenoluciidae	<i>Orinocodoras eigenmani</i>
<i>Bryconops vibex</i>	<i>Boulengerella lateristriga</i>	<i>Platydoras armatulus</i>
<i>Bryconops coloraja</i>	<i>Boulengerella lucia</i>	<i>Pterodoras angeli</i>
<i>Bryconops magoi</i>	<i>Boulengerella maculata</i>	Loricariidae
<i>Bryconops colletei</i>	Curimatidae	<i>Acanthicus histrix</i>
<i>Bryconops imitatus</i>	<i>Curimata abramoides</i>	<i>Ancistrus lithurgicus</i>
<i>Colossoma macropomum</i>	<i>Curimata cerasina</i>	<i>Cochliodon cochliodon</i>
<i>Chalceus macrolepidotus</i>	<i>Curimatopsis criipticus</i>	<i>Cochliodon taphorni</i>
<i>Cheirodon pulcher</i>	<i>Curimatopsis evelinae</i>	<i>Chaetostoma milesi</i>
<i>Creagrutus bolivari</i>	<i>Cyphocharax spp</i>	<i>Cteniloricaria platystoma</i>
<i>Creagrutus phasma</i>	<i>Steindachnerina spilura</i>	<i>Farlowella accus</i>
<i>Creagrutus melanozonus</i>	Gasteropelecidae (Hatchfish)	<i>Hemiancistrus megacephalus</i>
<i>Catopryon mento</i>	<i>Gasteropelecus sternichla</i>	<i>Hypoptopoma carinatum</i>
<i>Exodon paradoxus</i>	<i>Carnegiella marthae</i>	<i>Hypostomus hemiurus</i>
<i>Gymnocorymbus thayeri</i>	<i>Thoracocharax stellatus</i>	<i>Hypostomus plecostomus</i>
<i>Hemigrammus marginatus</i>	Hemiodontidae	<i>Loricaria cataphracta</i>
<i>Hemigrammus rhodostomus</i>	<i>Anodus orinocensis</i>	<i>Loricarichthys brunneus</i>
<i>Hemigrammus unilineatus</i>	<i>Argonectes scapularis</i>	<i>Panaque nigrolineatum</i>
<i>Hyphessobrycon serpae</i>	<i>Bivibranchia protractila</i>	<i>Peckoltia niveata</i>
<i>Hyphessobrycon sovichthys</i>	<i>Hemiodus gracilis</i>	<i>Rineloricaria formosa</i>
<i>Iguanodectes spilurus</i>	<i>Hemiodus inmaculatus</i>	<i>Rineloricaria platyura</i>
<i>Markiana geayi</i>	<i>Hemiodus unimaculatus</i>	<i>Sturisoma apurense</i>
<i>Metynnis argenteus</i>	Lebiasinidae	"Pimelodidae"
<i>Metynnis hypsauchen</i>	<i>Copella nattereri</i>	<i>Brachyrhamdia imitator</i>
<i>Metynnis luna</i>	<i>Nannostomus eques</i>	<i>Chasmocranus longior</i>
<i>Moenkhausia colleti</i>	<i>Nanostomus marylinae</i>	<i>Goeldiella eques</i>
<i>Moenkhausia copei</i>	<i>Nanostomus unifasciatus</i>	<i>Microglanis poecilius</i>
<i>Moenkhausia cotinho</i>	<i>Pyrrhulina brevis</i>	<i>Imparfinis nemacheir</i>
<i>Moenkhausia intermedia</i>	<i>Pyrrhulina lugubris</i>	<i>Pimelodella cristata</i>

Tabla 8.3. Lista resumida de especies de importancia ornamental en Venezuela

<i>Pimelodus ornatus</i>	ATHERINIFORMES	<i>Cichlasoma orinocensis</i>
<i>Pimelodus pictus</i>	Cyprinodontidae (anuales)	<i>Crenicichla alta</i>
<i>Rhamdella foina</i>	<i>Gnatolebias hoignei</i>	<i>Crenicichla johanna</i>
<i>Sorubim lima</i>	<i>Gnatolebias zonatus</i>	<i>Crenicichla lugubris</i>
GYMNOTIFORMES	<i>Rachovia maculipinnis</i>	<i>Crenicichla strigata</i>
Apterodontidae (cuchillos)	Poeciliidae	<i>Geophagus abalios</i>
<i>Apterodontus albifrons</i>	<i>Poecilia reticulata</i>	<i>Geophagus grammepareius</i>
<i>Adontosternarchus devenanzi</i>	PERCIFORMES	<i>Geophagus taeniopareius</i>
Gymnotidae (electric eel)	Cichlidae	<i>Guianacara geayi</i>
<i>Electrophorus electricus</i>	<i>Acarichthys geayi</i>	<i>Heros severus</i>
<i>Gymnotus carapo</i>	<i>Acaronia vultuosa</i>	<i>Hoplarchus psittacum</i>
<i>Gymnotus cataniapo</i>	<i>Aequidens diadema</i>	<i>Mesonauta egregius</i>
Hypopomidae	<i>Aequidens metae</i>	<i>Mesonauta insignis</i>
<i>Hypopomus lepturus</i>	<i>Aequidens tetramerus</i>	<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>
<i>Microsternarchus bilineatus</i>	<i>Apistogramma brevis</i>	<i>Pterophyllum altum</i>
<i>Steatogenys duidae</i>	<i>Apistogramma guttata</i>	<i>Satanoperca daemon</i>
Sternopygidae (Glass fish)	<i>Apistogramma iniridae</i>	<i>Uaru fernandezyepezi</i>
<i>Eigenmannia limbatus</i>	<i>Apistogramma macmasteri</i>	Nandidae
<i>Eigenmannia macrops</i>	<i>Apistogramma ortmani</i>	<i>Monocirrhus polyacanthus</i>
<i>Eigenmannia virescens</i>	<i>Apistogramma viejita</i>	<i>Polycentrus schomburgki</i>
<i>Rabdolichos troscheli</i>	<i>Astronotus sp.</i>	
<i>Sternopygus macrurus</i>	<i>Biotodoma wavrini</i>	

Fuentes: Royero 1993; Machado y Bottini, 2020

Uno de los aspectos generalmente tratados en reuniones técnicas y/o técnico-científicas evaluadoras del manejo de los recursos biológicos renovables, es el referido a la problemática pesquera de aguas continentales. Estas reuniones, comúnmente, resultan en la elaboración de nuevos planes de acción, tomando en cuenta ciertas prioridades socioeconómicas, políticas regionales, validación de estadísticas, o formación del capital humano adecuado, pero no cuentan con el basamento científico y/o seguimiento y control necesario para que las mismas cumplan sus objetivos finales o rectifiquen situaciones debido a cambios temporales. Ejemplo de estas situaciones las tenemos en los diversos planes de manejo de: embalses con propósitos pesqueros, estaciones de piscicultura (Apure, Guanapito, Papelón), los puertos pesqueros regionales (Ciudad Bolívar, Caicara, Apure, Barrancas), la construcción de plantas de transformación de material pesquero (Apure, Guárico), los planes de comercialización y distribución de productos pesqueros, los macroplanes de poblamiento de fronteras (Apure, Amazonas) y de riberas de los grandes ríos, el Proyecto del Eje Apure-Orinoco, el Proyecto de Desarrollo de los Módulos de Mantecal (Apure), los cuales constituyen ejemplos de fracasos parciales o totales. El caso de la Estación de Piscicultura de

Apure es emblemático. Fue inaugurada por tres presidentes (15 años), todavía no se encuentra en funcionamiento y no cumple con los objetivos para la cual fue creada.

La riqueza obtenida por la actividad petrolera, la falta de inversión y desarrollo de zonas rurales, la falta de incentivos e inversión en este sector productivo y el abandono paulatino del campo de personas atraídas por la esperanza de un mejoramiento de su calidad de vida en las grandes ciudades, traen como consecuencia que la actividad pesquera continental sea desarrollada cada vez por menos personas, mermando así la producción en ciertas áreas.

Desde el punto de vista técnico o técnico-científico, nuestro país cuenta con muy poco personal calificado y un exiguo presupuesto para llevar adelante planes de desarrollo pesquero continental de envergadura, ya sean de diagnóstico directo sobre la producción anual o el manejo del recurso. Los diagnósticos se elaboran generalmente sobre la base de estadísticas de captura y/o mediante interrogatorios o llenado de planillas por los pescadores, muchos de los cuales “temen” dar una información veraz con la idea de ser sancionados por las autoridades o que se conozcan los “placeros” donde ellos pescan. Igualmente sucede con los sitios de captura y muchas veces con los métodos utilizados.

Todavía no se ha efectuado una evaluación o diagnóstico científico pesquero asociado a ninguna de las áreas o puertos pesqueros de importancia íctica. Novoa y Ramos (1978) y Novoa (1982), más recientemente un reporte interno preparado por asesores internacionales (Petrere, 2008) y publicaciones de Rodríguez *et al* (2007), Machado-Allison (2013) y Machado-Allison y Bottini (2010, 2020) discuten una aproximación a la problemática pesquera continental y llaman la atención sobre su importancia y el urgente peligro que se cierne sobre los principales rubros pesqueros, debido principalmente a cambios ambientales. Sin embargo, como hemos señalado anteriormente, no existe una evaluación directa del recurso y mucha de la información publicada se basa igualmente en estadísticas poco confiables.

Nos atrevemos a señalar una serie de puntos que afectan la producción pesquera en aguas continentales de Venezuela. El orden de los mismos no refleja su importancia o prioridad.

8.1.1. *Escaso conocimiento científico del potencial pesquero continental.* Generalmente y debido a la heterogeneidad biótica, extensión geográfica, ciclicidad climática, alta diversidad taxonómica (número de especies) y diversidad ecológica alta es necesario la creación de programas integrales que puedan obtener suficientes datos confiables para determinar cual es la contribución real de cada especie tomando en cuenta los factores anteriormente señalados. Los recursos no se encuentran disponibles todo el año. Hemos anotado en capítulos anteriores como ejemplo, qué, los períodos de reproducción y crecimiento de las especies ocurren en momentos y sitios diferentes que deberemos considerar para lograr planes de manejo adecuados. Así, para validar la importancia de una especie, sin esta información es imposible: conocer el tamaño de la población explotable “stocks” con la finalidad de establecer cuotas, vedas, tamaño de redes, sitios de captura, zonas de protección (crecimiento y reproducción), reservas pesqueras y muchas otras actividades que tienen una relación directa para garantizar una explotación sustentable. Así, Novoa (1982), llama por primera vez la atención hacia un manejo inadecuado del recurso pesquero tomando en cuenta que:

“...el desarrollo ha sido natural, espontaneo, no planificado y motivado exclusivamente por una demanda de alimentos de la región, acorde con un rápido crecimiento poblacional. Unido a esto, se presenta una oferta cada vez menor y más costosa del pescado de origen marino.” (Novoa, 1982:21).

8.1.2. *Bajo nivel de tecnificación en las actividades de extracción y transformación pesquera,* unido al abandono de las existentes, falta de recursos y ausencia de infraestructuras básicas para la producción, conservación y transporte del producto pesquero. Esto es evidente cuando uno observa los procedimientos utilizados en cada una de estas actividades, desde la embarcación, aparejos de pesca, puertos de embarque y desembarque, manejo adecuado de la captura (sanidad y presentación), mercado, y procesos de transfor-

mación (salazón por ejemplo). Las figuras 8.2 a la 8.6 muestran las actividades, los sitios de desembarque, el manejo, transporte y presentación del producto pesquero en condiciones no saludables y más bien en forma “artesanal” y poco atractiva. Posiblemente, el único puerto pesquero en aguas continentales que tiene algunas condiciones es el de Ciudad Bolívar. Sin embargo, este igualmente tiene condiciones de insalubridad evidentes.



Figura 8.2. Puertos de desembarque del producto pesquero. Fotos: I. Mikolji, C. Lasso, C. Marrero y O. Hernández.

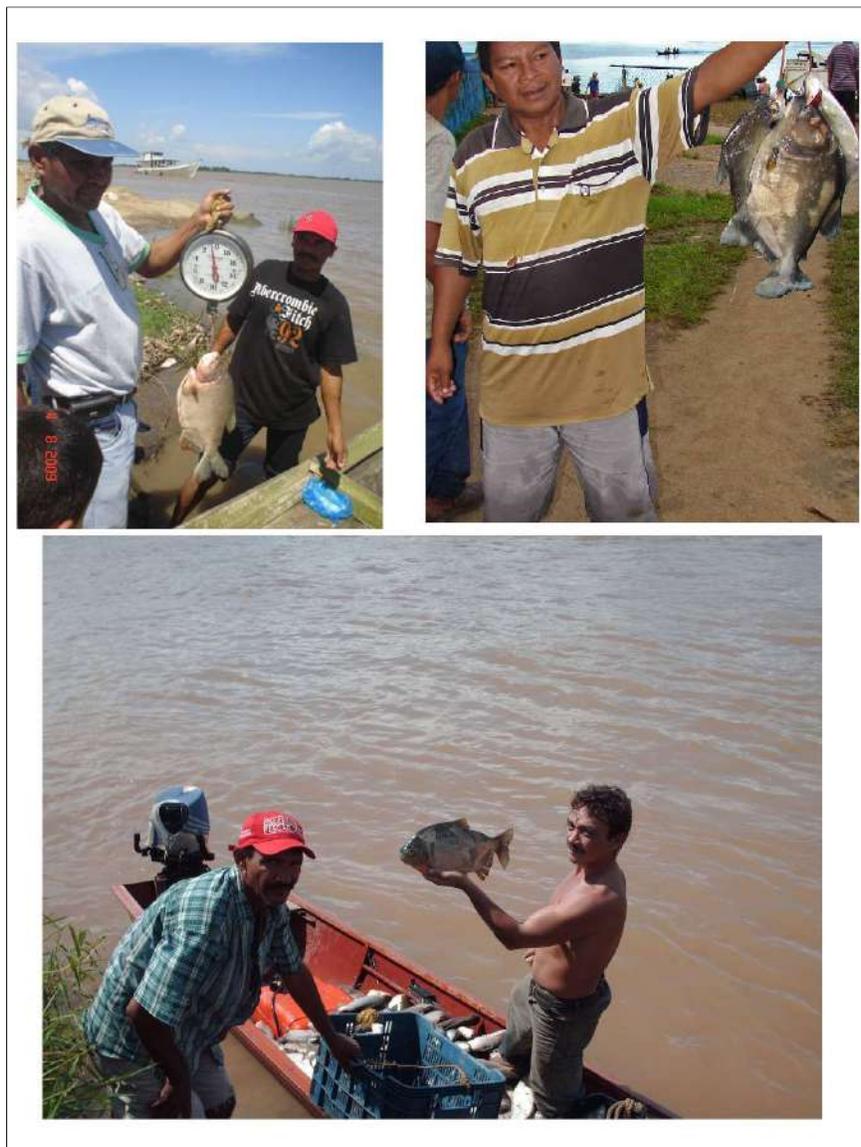


Figura 8.3. Oferta del producto a nivel del puerto pesquero. Nótese la precariedad de la actividad y el estado del producto con aspecto nada fresco.
Fotos A. Barbarino.



Figura 8.4. Almacenamiento del producto pesquero. Nótese los aspectos de insalubridad y mantenimiento inadecuado. Sistema de refrigeración ausente.
Fotos A. Barbarino.

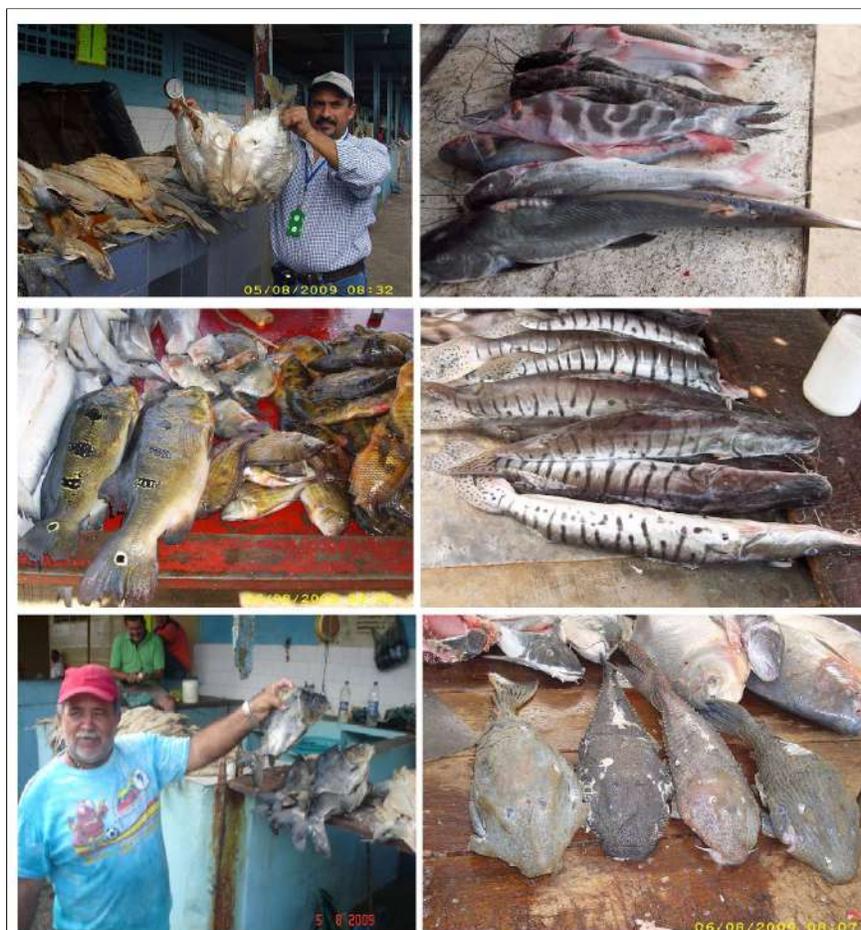


Figura 8.5. Oferta del producto pesquero. Nótese los aspectos de salubridad. Foto superior izquierda oferta de pescado salado. Mesas de madera deterioradas y de hierro oxidadas. No hay refrigeración. Esto afecta la calidad del producto. Fotos A. Barbarino.

8.1.3. *Falta de recursos humanos calificados.* Si bien es cierto que en el país existe una exigua formación de técnicos o peritos pesqueros, ésta se dirige principalmente a los procesos de pesca marina. Poco o nada se dirige hacia la formación de técnicos pesqueros o al mejoramiento de las técnicas y aparejos de pesca. La actividad y sus recursos siguen más o menos una tradición familiar por lo que los aciertos y errores son transmitidos y aceptados. Sin embargo, para el desarrollo de una pesquería racional y sostenible es necesaria no sola-

mente la capacidad y el conocimiento del recurso como hemos establecido anteriormente, sino también es dedicar o invertir recursos económicos para la formación educativa de cada uno de los miembros del equipo de pesca.

8.1.4. *Cooperación técnica nacional e internacional insuficiente.* Unido a la condición anterior, el estado debería promover y utilizar los planes de cooperación disponibles por organismos nacionales e internacionales y/o centros de investigación principalmente en las áreas de investigación pesquera básica, aplicada y acuicultura.

8.1.5. *Escasa coordinación entre las instituciones dedicadas a la investigación pesquera* [universidades, INIA (Fonaiap), Ministerio de la Producción y el Comercio, sector privado, etc.]. En el



Figura 8.6. Transporte se hace sin las consideraciones sanitarias necesarias.

pasado el gobierno promovió la permanente reunión evaluativa del desarrollo de estas actividades mediante la creación de la Comisión Nacional de Pesca y Acuicultura, en la cual estaban representadas todos los entes relacionados con la actividad pesquera. Esta Comisión Presidencial estaba adscrita directamente al Ministerio de Agricultura y Cría rector de la actividad pesquera en el país. Durante los últimos 20 años, poca o casi nula ha sido la convocatoria, o la designación de nuevos miembros a pesar de las llamadas de atención tanto nacional como internacionalmente. Se convoca espasmódicamente cuando se quiere aprobar un decreto, pero esa convocatoria no reviste discusión del mismo sino la aceptación tácita del documento elaborado por el Instituto o por el Ministerio.

8.1.6. *Incipiente desarrollo de una piscicultura (extensiva e intensiva)* debido a motivos generalmente económicos (baja rentabilidad), carencia de recursos humanos y falta de un proceso educativo dirigido hacia el incremento del consumo de especies provenientes de nuestros ríos o cultivadas en cuerpos dulceacuícolas. A finales del siglo XX, se promovió la construcción de una infraestructura con la finalidad de promover la enseñanza y la producción pesquera en condiciones artificiales (acuicultura), se desarrollaron manuales y promovieron técnicas autóctonas de reproducción, cría y alevinaje de especies propias. Se distribuyó la producción de alevinos (de cachama por ejemplo) a decenas de productores agropecuarios para su levante y engorde en lagunas privadas. Todo ello ha pasado a la historia y poco o nada se hace en la actualidad, quedando solamente algunos entes privados o centros de enseñanza dedicados a estas actividades y la infraestructura oficial está prácticamente abandonada.

8.1.7. *Información estadística limitada*, poco confiable y no refleja el estado actual de los recursos pesqueros. Esta información es imprescindible para establecer las condiciones del recurso y proceder a manejos adecuados del mismo. En la actualidad conocemos de la merma de más de 50% de la producción histórica, pero es necesario conocer las condiciones de cada especie para poder establecer actividades y regulaciones que permitan su recuperación.

8.1.8. *Carencia de una política pesquera continental integral* (local, regional y nacional) que permita en el corto, mediano y largo plazo un manejo adecuado y sustentable de los recursos. Pocas son las regulaciones establecidas en los últimos años y ellas tienen que ver con tamaño de los aparejos y las vedas. Pero más grave aún, es que a pesar las regulaciones vigentes, no existe personal adecuado que las haga cumplir.

8.1.9. *Falta de incentivos para la inversión de capital privado* en esta actividad productiva. Muy poco capital privado está interesado en promover estas actividades a pesar de que el país tiene un oferta de recursos extraordinaria. Hemos indicado en párrafos anteriores que en el pasado se promovió el cultivo de algunos rubros, hubo manejo genético y se produjeron híbridos que mejoraban el crecimiento en cautiverio y se promovió la piscicultura extensiva. Sin embargo, el resultado aparentemente no produjo el beneficio económico esperado. Hoy día más que nunca deberemos promover estas actividades dado el deterioro y la capacidad nacional de ofrecer productos alimenticios básicos sobre todo a las poblaciones de menos recursos.

8.1.10. *Falta de medidas orientadas a evitar transformaciones ecológicas* o la contaminación de nuestros cuerpos de agua con residuos provenientes de actividades antrópicas (domésticas, agrícolas e industriales) que afectan nuestras aguas continentales.

Esta situación, 15 años después de la última edición de este ensayo, poco ha cambiado a pesar de los esfuerzos realizados como por ejemplo es mostrado en los trabajos de Montaña (2006), Rodríguez *et al.* (2007), MPPAT (2007), Petre (2009); Machado-Allison y Bottini (2010); Pérez *et al.* (2011), Machado-Allison, 2013, y las declaraciones públicas manifestadas por los funcionarios responsables del ordenamiento, resguardo y conservación de estos recursos. Así, en un informe técnico publicado por el MPPAT (2007) se recuerda:

“Las responsabilidades de la sostenibilidad del desarrollo de la pesca continental deberán repartirse entre las autoridades gubernamentales, los pescadores, el comercio de productos

pesqueros continentales, las instituciones de financiación, los investigadores, los grupos de interés especial, las asociaciones de profesionales, las asociaciones no gubernamentales, entre otros. También deben asumir sus responsabilidades los organismos y personas ajenas al sector, pero cuyas actividades repercuten en la viabilidad y productividad de los recursos de estos cuerpos de agua. A este respecto, la actividad pesquera continental está ya sujeta a reglamentos de organizaciones u organismos ajenos a la pesca, pero que se interesan en los derechos de los animales, la planificación del uso de la tierra, la conservación de la fauna y flora silvestre, etc". (FAO, 1998).

Estas recomendaciones que forman parte de los lineamientos que a nivel mundial promueve las FAO dentro del marco de la responsabilidad ética de la actividad pesquera, no ha podido consolidarse, y sólo se manifiesta en documentos producidos no aplicados en políticas públicas nacionales, en las cuales todos los actores establezcan y cumplan sus compromisos.

Es por estas razones es que debemos asumir con toda responsabilidad no solamente el estar preparados para hacer las diagnósis, sino asegurar que las mismas hagan propuestas y estas puedan ser utilizadas para la formulación de políticas públicas que garanticen el desarrollo sostenible del sector. Así, lo anteriormente expuesto no refleja en su totalidad la problemática pesquera continental de nuestro país y sólo pretende llamar de nuevo la atención sobre estos aspectos, de forma tal de corregir nuestra actitud.

La tarea de integrar la investigación científica con los planes o programas políticos, económicos y sociales es una necesidad impostergable, más aún cuando los niveles de pobreza actuales han llegado a situaciones altamente peligrosas. No podemos recuperar el campo sin tener una seguridad alimentaria que garantice la producción y disponibilidad de alimentos (producidos e importados), y la capacidad de poder adquirirlos. Pretender garantizar la seguridad alimentaria sólo con rubros nacionales no solamente es demagógico, sino poco probable y nutricionalmente inaceptable.

8.2. La actividad pesquera en aguas continentales

8.2.1. *Generalidades.* La actividad pesquera en nuestros ríos es relativamente pobre (en producción) comparada con los ambientes marinos (Fig. 8.1), sin embargo, mucho más rica si la comparamos con los productos (especies dulceacuícolas) provenientes de otras regiones del mundo.

Por ejemplo, si tomamos en cuenta las especies de agua dulce de importancia comercial en América del Norte, éstas se restringen a pocas especies de “truchas” (*Salvelinus* spp.) y “salmones” (*Oncorhynchus* spp.), además de otras especies de importancia local deportiva como los “blue gills” (género *Lepomis*, Fam. Centrarchidae) la “lobina” (género *Micropterus*) y el “bagre de canal” (género *Ictalurus*), mientras que en nuestras aguas existe un número cercano a las 50 especies.

La actividad pesquera en nuestro país se desarrolla, principalmente, en el propio Orinoco o en sus grandes afluentes, tales como Apure, Barinas, Caura, Guanare, Meta y Portuguesa, entre otros. Esta actividad se encuentra limitada por los cambios periódicos estacionales. La máxima actividad pesquera se realiza durante el verano o a la entrada de lluvias cuando se producen las grandes migraciones “ribazones” con propósitos reproductivos. Debido a que la mayoría de los métodos de captura utilizados todavía son artesanales (atarrayas, principalmente), existen limitaciones espaciales para su uso. La presencia de playas arenosas, grandes remansos y canales angostos en el Orinoco y principales afluentes facilitan la conducción o concentración de peces y permiten la fácil captura de los mismos. La fiesta de la “sapuara” (*Semaprochilodus laticeps*) desarrollada en la región de Angostura, frente a Ciudad Bolívar, es una prueba de ello. En esta fecha cientos de pescadores se apostan en las rocas frente a la ciudad para la captura de esta especie, que sale de las lagunas marginales del Orinoco y empiezan su periplo anual aguas arriba con propósitos reproductivos. Igual actividad ocurre con el “coporo” (*Prochilodus mariae*), la “cachama” (*Colossoma macropomum*), el “morocoto” (*Piaractus orinoquensis*), el “caribe”

las fiestas de Carnaval y Semana Santa, cuando existen restricciones religiosas para el consumo de otro tipo de proteína animal. Este producto salado, en su gran mayoría se elabora en forma artesanal, por lo que el pescado pierde gran calidad debido a malos manejos, almacenaje sanitario deficiente y presentación desagradable.

8.2.2. *Artes de pesca.* Las artes de captura son variadas y dependen mucho del período de faena. En verano (sequía) la principal arte usada en el chinchorro (red de cerco) playero; estos se calan en los bajos del río y caños generalmente contra las playas arenosas. En áreas tranquilas (lagunas, caños o madre viejas) se usan redes de ahorque (agalleras, monofilamento) y atarrayas. Durante el invierno (lluvias) y en zonas de permanente inundación como en el Delta se usan espineles, “boyas” (con anzuelo) flechas, trampas y en algunas comunidades indígenas se sigue utilizando el “barbasco” (ictiocida) natural (Novoa y Ramos, 1978; Taphorn, 1980; Novoa, 1982; Castillo, 1988; Machado-Allison, 2005; 2013; Machado-Allison *et al.*, 2010. Castro Lima, 2010, Lasso y Sánchez-Duarte, 2011; Machado-Allison y Bottini, 2010, 2020; Hoyos y Fontiveros, 2012).

En resumen estos autores indican que con el uso de las grandes redes se capturan especies de porte moderado y que generalmente forman cardúmenes de consideración como hemos anotado anteriormente: las “cachamas” (*Colossoma macropomum*), “coporos” (*Prochilodus mariae*), “palometas” (*Mylossoma albiscopum* y *M. aureum*), “morocoto” (*Piaractus orinoquensis*) bagres “valentones” y “laulaos” (*Brachyplatystoma filamentosum*, *B. juruense*, *B. rousseaxi*, *B. vaillanti*), los “rayaos” o “matafrailes” (*Pseudoplatystoma metaense* = *P. tigrinum* y *P. orinocoense* = *P. fasciatum*), las “sierras” (*Oxydoras sifontesi*, *O. niger*), “cogotuos” *Pimelodus blochii*, el “yaque” (*Leiarius marmoratus*), “paletos” (*Sorubim lima*, *Sorubimichthys planiceps* y *Paulicea luetkeni*), “rambaos” (*Ageneiosus* spp. y *Auchenipterus* spp.), “guavinas” (*Hoplias aimara* y *H. malabaricus*), “mijes” o “tuzas” (*Leporinus* cf. *friderici*, *Schizodon scotorhabdotus*) y “palambras” (*Brycon* spp).

Con las redes agalleras y en remansos es abundante capturar “sierras” (Doradidae: *Oxydoras*, *Platydoras*, *Hassar*), “pavonas”

(*Astronotus* sp), “bagres” (*Pimelodus blochii*, *Pseudoplatystoma metaense* y *M. orinocoense*, *Calophysus macropterus*) “corronchos” (*Hypostomus plecostomus*, *Pterygoplichthys multiradiatus* y otros).

El uso de atarrayas es común en zonas anegadas, esteros, lagunas y pozos. Generalmente, es utilizada para la captura del “curito”, (*Hoplosternum littorale*) corronchos, palometas y peces de porte pequeño que quedan atrapados en estas áreas.

El uso de anzuelos (“boyas” y espineles) y flechas generalmente se usan para la captura de los grandes bagres: “cajaros” (*Phractocephalus hemiliopterus*), “valentones”, “dorados” y “laulaos” (*Brachyplatystoma filamentosum*, *B. juruense*, *B. rousseaxi* y *B. vaillanti*), “rayaos” (*Pseudoplatystoma* spp.) y “rayas” (*Paratrygon aiereba*, *Potamotrygon* spp.) ya sea en el fondo del canal principal o en faenas nocturnas (alumbrado) cuando los peces grandes se “orillan” o se encuentran entre las “islas” de material vegetal flotante (*Eichhornia* spp).

Para el caso especial de algunas especies consideradas “deportivas” y/o de “sustento”, pero que hoy día aparecen también en los mercados rurales, como es el caso de: las “sardinatas” (*Pellona castelneana* y *P. flavipinnis*) los “pavones” (*Cichla orinocensis*, *C. temensis* y *C. intermedia*), “payaras” y “payarines” (*Hydrolicus tatauiiaia*, *Cynodon gibbus* y *Raphiodon vulpinus*), “caribes” (*Pygocentrus cariba* y *Serrasalmus rhombeus*), y la “sauta” (*Salminus hilarii*) se usan anzuelos con “artificiales” u otro tipo de atractivo (*lure*) como semillas y frutos (p.e el “jimure” *Montrichardia arborescens* y la “carapa” *Carapa guianensis*), o peces pequeños.

8.3. Principales áreas de importancia pesquera continental en Venezuela

La pesquería continental en Venezuela se realiza principalmente en la Cuenca del Río Orinoco con una extensión en el lado venezolano de aproximadamente 643.000 Km² (70,5% del territorio nacional) siendo sus principales afluentes los ríos Apure, Arauca, Meta y Por-

tuguesa en el sector andino y Aro, Atabapo, Caroní, Caura, Cuchivero y Ventuari en el lado del Escudo de Guayana (Figura 8.7). Esta produce más del 90% del total del país con una producción total histórica de alrededor de las 75.000 t año⁻¹ para toda la cuenca (Colombia + Venezuela) y 50.000 t año⁻¹ para el lado venezolano² (Machado-Allison, 2016). Sin embargo, debemos llamar la atención que una pesquería de importancia regional se realiza en la Cuenca del Lago de Maracaibo y otra en el Bajo Delta del Orinoco con una mezcla de elementos continentales y estuarinos.

Los principales cuerpos de agua donde se practica la pesca comercial con fines de consumo son:

1) Cuenca del río Apure con los ríos Boconó, Masparro, Portuguesa, y el propio Apure. Esta área que corresponde al drenaje andino contribuye en más del 30-35 % de la pesquería histórica nacional, con aproximadamente entre 25-30.000 t año⁻¹. El principal centro de acopio lo representa San Fernando de Apure;

2) El Río Orinoco (Sector Superior) donde debemos incluir los ríos Atabapo, Ventuari y Alto Orinoco cuya producción pesquera es menor y sólo tiene importancia local para el mantenimiento de las poblaciones indígenas y algunos pueblos de la cuenca (San Fernando de Atabapo), incluyendo la capital del estado Amazonas, Pto. Ayacucho. Sin embargo, tiene una gran importancia desde el punto de vista del recurso pesquero ornamental y deportivo. La producción ornamental casi en su totalidad pasa al lado colombiano y es incorporada al recurso que se exporta desde Pto. Inírida;

3) el sector medio del Río Orinoco que recibe las aguas del Arauca, Meta y Apure por su ribera Norte o Noroeste y los ríos Aro, Caura y Caroní proveniente del Macizo Guayanés. Esta área podría representar la más importante y cuya producción se sitúa en

² Sin embargo, como veremos más adelante esta producción ha mermado considerablemente en los últimos 15 años debido a numerosos factores que atentan contra esta actividad (ver Machado-Allison y Bottini (2010) y Machado-Allison (2013).

un promedio histórico de 30 a 35.000 t año⁻¹; Los centros de acopio son Cabruta, Caicara del Orinoco y Ciudad Bolívar.

4) el bajo Orinoco-Delta que como hemos indicado su composición ictiológica es una mezcla de elementos continentales con especies marinas temporales. Parte de esta actividad se incorpora en Ciudad Bolívar y parte es almacenada en Tucupita. Un recurso poco evaluado es la exportación del “curito” (*H. littorale*) hacia la Isla de Trinidad donde es realmente apreciado (Novoa, 1982; Lasso y Sánchez-Duarte, 2011).

8.4. Los pescadores

La pesca existente en casi todo el Orinoco puede catalogarse en “pesca artesanal” y/o “pesca de subsistencia”. Estas, históricamente se convirtieron en una actividad socioeconómica de importancia. De hecho, las pesquerías continentales del país desarrolladas en la cuenca del Río Orinoco son las más importantes tanto en volumen como en ingreso económico.

Como indicamos anteriormente, el crecimiento de la actividad pesquera ha sido natural, espontánea, no planificada y motivada principalmente a la demanda de alimentos en las diferentes regiones influenciado por un incremento poblacional. Novoa (1982), indica entre otras causas: 1) Incremento de los costos de productos de origen marino; 2) falta de ofertas de trabajo adecuado; y 3) temporalidad u oportunidad. Además indica que no se han desarrollado estudios socio-económicos de las comunidades dedicadas a la explotación de este recurso. Recientemente (Proyecto MPPTA-INPA 033, 2007; Petreire, 2009) presentan una información sobre las comunidades pesqueras en el Eje Orinoco-Apure:

“Ante la ausencia de una base de datos consolidada y actualizada sobre las características y la estimación socio-económica de las comunidades pesqueras.” (MPPTA-INPA, 2007:2).

Las comunidades pesqueras se asientan principalmente en los grandes ríos afluentes como el Apure, Arauca, Caura, Guanare, Portuguesa y el propio Orinoco como en: Pto. Ayacucho (Amazonas),

Cabruta (Guárico), Caicara del Orinoco (Bolívar), Ciudad Bolívar (Bolívar), Barrancas del Orinoco (Monagas) y Tucupita (Delta Amacuro). El Cuadro 8.4 presenta el estado actual del número de pescadores, embarcaciones y pescadores encuestados durante el Proyecto INPA, dedicadas a esta actividad.

Como resultado en el informe se indica:

1. Las comunidades de pescadores habitan en los asentamientos ribereños, bien consolidados en cuanto a comunidades arraigadas, pero también existen algunos sitios que no son en realidad comunidades pesqueras fijas, sino que son *topónimos*.

2. Las tripulaciones pesqueras en las comunidades seleccionadas, por lo general están conformadas por miembros del núcleo familiar. La cantidad de tripulantes en estas comunidades varían entre 1 y 9 pescadores. Sin embargo, la frecuencia mayor es de 1 a 3 (80%).

3. Las comunidades de pescadores venden sus capturas directamente a orilla de carretera o ribera y a intermediarios. En este circuito se presentan numerosas formas de asociación comercial. Es muy habitual que el intermediario quien por lo general es el comercializador, transportador o acopiador (cavero), es quien se responsabiliza de la financiación de las faenas de pesca al igual que lo concerniente a la adjudicación o préstamo del motor y /o embarcación, así como a la reparación de los mismos, siempre y cuando el productor garantice la exclusividad en la venta de su captura.

4. Los pescadores proponen que se establezca precios únicos de venta por especie de acuerdo a la época del año, con lo cual pretenden mejorar sus condiciones económicas y evitar la actuación de intermediarios.

5. Consideran necesario, la creación de infraestructura de apoyo a la pesca, con la activación de centros de acopio, surtidores de combustible, plantas de hielo y tiendas de insumos o ferreterías.

Cuadro 8.4. Datos sobre el resultado del trabajo de encuesta e investigación desarrollados por el proyecto INPA (Fuente: MPPTA-INPA-033, 2007)

Estados	Pescadores permisos	Embarcaciones Registradas	Pescadores Encuestados	Declarado Sin Permiso	Embarcaciones Declaradas	Embarcaciones sin Matrícula
Amazonas	963	10	305	287	204	195
Apure	1922	511	830	259	262	151
Barinas	131	193	180	64	109	77
Bolívar	1591	127	300	195	97	72
Cojedes	310	153	150	35	150	132
Guárico	481	29	113	90	36	30
Monagas	239	2	113	66	113	85
Táchira	386	126	210	102	137	106
Portuguesa	382	188	230	35	230	202
TOTAL	6405	1339	2431	1133	1338	1050

Al igual que en otros países de América del Sur, a estos ríos acuden también a realizar estas actividades una considerable cantidad pescadores informales y/o deportivos que viven en las ciudades cercanas y asisten a practicar la pesca de costa con líneas de mano con fines de disfrute o alimentarios.

8.5. Evaluación de la pesca continental (producción) y tendencias.

La pesca comercial continental desarrollada en Venezuela se adapta a los cambios estacionales que se dan a lo largo del año, siendo máxima la actividad pesquera durante finales del verano y entrada de lluvias (diciembre-mayo); momento en el cual se producen las grandes migraciones (ribazones) con fines reproductivos. En el período de máxima sequía, los pescadores aprovechan que los peces quedan concentrados en lagunas o remansos en los canales principales de los ríos y proceder a su captura mediante el uso de grandes redes (Novoa y Ramos, 1982; Castillo, 1988; Machado-Allison, 2005; Machado-Allison y Bottini, 2018, 2020).

Se caracteriza la pesquería ser de tipo artesanal multiespecífica, ya que tiene varias especies objetivo, utilizando para ello diversos artes y métodos de pesca: Sin embargo, es reciente la aparición de cuatro pesquerías de tipo monoespecífica que son las dirigidas al “curito” (*Hoplosternum littorale*), “coporo” *Prochilodus mariae*, la “sapuara” (*Semaprochilodus laticeps*) y el “bagre mapurite” (*Calophysus macropterus*). En el caso del curito, la pesca se realiza usando el “chinchorro curitero”, elaborado con una luz de malla de 1 o 1,5 cm de distancia entre nudos y siendo arrastrado como método, en caños y sabanas inundables. De esta forma se capturan además con este método, cantidades significativas de alevines y juveniles de diferentes especies de peces que comparten durante la sequía el mismo espacio y ambiente. El bagre mapurite (*Calophysus macropterus*) es capturado manualmente, mientras se concentran en las orillas de los caños, atraídos por la carnada (principalmente cerdo o baba) generalmente en estado de descomposición (Hoyos *et al.*, 2012) En el caso de la sapuara ésta se captura con varios

métodos formales (atarrayas y chinchorros) e informales (baldes o también curiaras boyadas en el medio del río) durante la “ribazón” de miles de ejemplares aguas arriba.

Como bien se ha establecido en numerosos trabajos de investigación, informes técnicos, seminarios y reuniones de expertos tanto oficiales como en ámbitos académicos, la pesca continental no ha presentado históricamente una estadística confiable. Desde la obtención primaria de datos, en la cual el propio pescador oculta la información sobre volumen, esfuerzo, arte utilizado, tallas, sitio de captura y especies obtenidas, hasta la falta de personal técnico dedicado a obtener esta información, con la finalidad de evaluar el recurso y promover medidas de mitigación y control para garantizar su explotación sostenible, son las permanentes respuestas a la exigencia por parte de los investigadores (nacionales y extranjeros) para lograr hacer un diagnóstico creíble de la situación actual. (Castillo, 1988; Novoa y Ramos 1978, 1990; Novoa, 1982, 1986, 2002; Lasso *et al.*, 1990; Machado-Allison y Bottini, 2010; Machado-Allison, 2013; Machado-Allison y Bottini, 2018, 2020).

El informe oficial más reciente sobre la producción pesquera continental en el Eje Orinoco-Apure (INPA-033, 2007) nos proporciona sólo algunos datos globales mostrados en la Figura 8.8. Sin embargo, a manera de ejemplo sobre la rigurosidad de la información y su análisis observamos: 1) el informe se presenta la distribución anual de las capturas reportadas (1996-2006); 2) se indica un promedio histórico anual alrededor de las 34.000 ton año⁻¹; 3) no hay relación entre los valores en la figura y el texto que inducen a tener ciertas dudas sobre estos valores. Se indica que:

“Se presentan los registros de las capturas para el año 1996 de 15.340 ton anuales y desde entonces su variación ha tenido fluctuaciones en los años posteriores; manteniendo un promedio de 34.132 ton/año. En el año 1996 se mantuvo por las 56.002 ton. Sin embargo a partir de 1998 la pesca continental participó con 45.506 y desde entonces ha experimentado declinaciones con un repunte para el año 2006.”

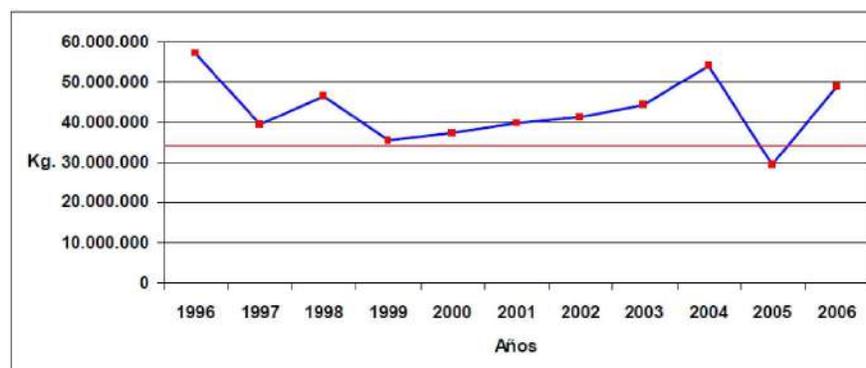


Figura 8.6. Distribución de los valores anuales de pesca continental. **Observación:** Línea roja muestra valor promedio (34000 ton) dado en el texto.

Como se podrá concluir hay discrepancias entre los valores que fueron utilizados para construir la figura y los reportados en el texto, además de otras consideraciones.

Por otro lado, se presenta el comportamiento histórico de producción global (10 años) por estado y acá se indica:

“El comportamiento histórico que ha presentado la pesca fluvial artesanal durante los últimos diez años, ha mostrado que el estado que presenta mayor participación en la pesca comercial artesanal, es el Apure con un total de 201.225 ton, equivalente al 34%, el segundo en importancia es el estado Guárico con 121.269 ton, que representa el 20%, luego se encuentra Bolívar con 103.284 ton, que equivale al 17%, Monagas con 56.284 ton, que representa el 9%, Portuguesa con 38.319 ton, equivalentes al 6.4%, Barinas con 36.091 ton, 6%, Amazonas 9.834 ton, 1.6% y la última posición es ocupada por el estado Táchira con 7.478 ton, equivalentes al 1,2% de la producción.” (INPA, 2007:34).

Asumimos que estos valores globales abarcan estos diez años (1996-2006) por lo que no es posible obtener valores anuales y tampoco determinar tendencias acerca si está incrementándose o decreciendo la pesca artesanal en cada una de las áreas estudiadas. Por el otro, el gráfico colocado de nuevo no corresponde con los valores reportados. Acá colocamos el gráfico que corresponde (Fig. 8.7).

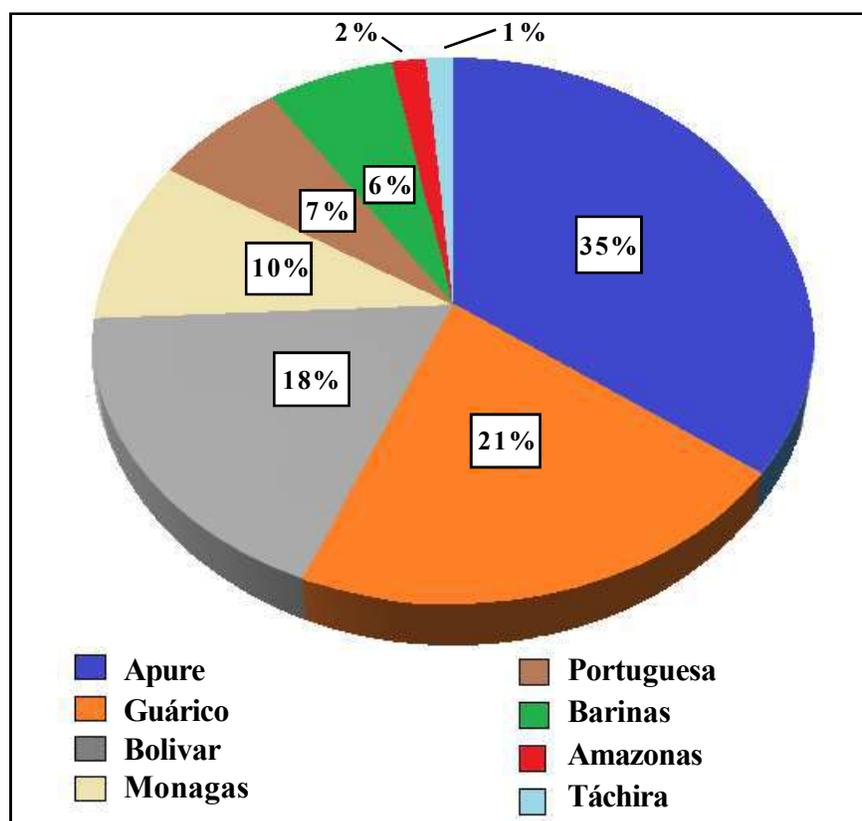


Figura 8.7 Distribución porcentual (promedio histórico) de la pesca artesanal por estados (**Fuente:** INPA, 2007).

Además, si asumimos que estos valores son ciertos para esos estados nos darían un promedio total anual de $\pm 57.400 \text{ ton año}^{-1}$ y esto no lo muestran los datos colocados en la Figura 8.6.

Ahora bien, asumiendo que las cifras fueran correctas, tenemos que en el año 2016 (10 años después del informe), la cifra oficial en la pesca continental asciende a $26.350 \text{ ton año}^{-1}$, de las cuales se destacan: la región centro occidental y andina (Apure, Barinas, Guárico, Cojedes, Portuguesa, Táchira, Mérida y Trujillo) aportan $16.188 \text{ ton año}^{-1}$, los estados de la zona oriental y sur del país incluyendo Delta Amacuro (Amazonas, Bolívar, Monagas, Delta Amacuro) reportan una producción de $1.258 \text{ ton año}^{-1}$, y la región zuliana tributan $5.130 \text{ ton año}^{-1}$ (MAT-INSOPESCA, 2016). Estas

cifras son preocupantes dado que representa una merma de cerca del 50% del supuesto promedio histórico reportado por el mismo Ministerio.

Por otro lado, Machado-Allison y Bottini (2010) y posteriormente Machado-Allison (2013) presentan información y análisis tendencial tomando como base datos oficiales de INSOPESCA de producción anualizada desde el año 1996 hasta el año 2011 (Fig. 8.8).

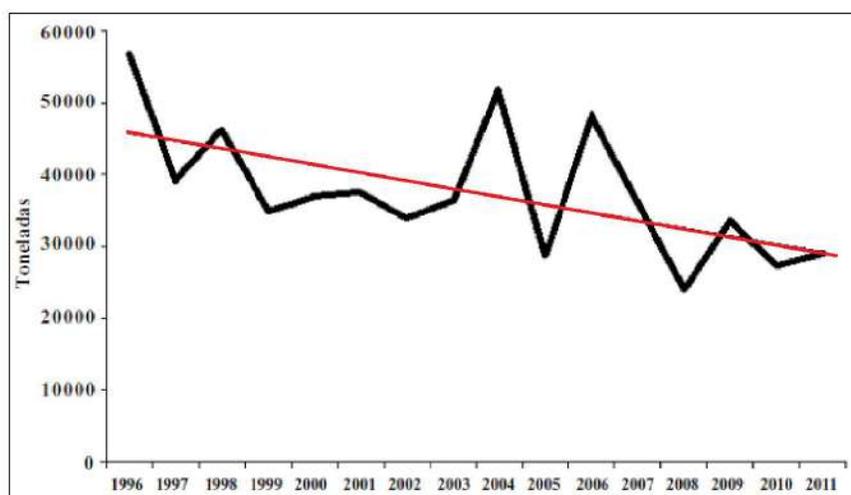


Figura 8.8. Distribución anual de los totales de captura (período 1996-2011).
(Fuente: INSOPESCA; Referencia: Machado-Allison y Bottini, 2010; Machado-Allison 2013).

En estos trabajos, se establece claramente qué a pesar de algunas incongruencias en la data suministrada, existe una tendencia negativa (40-50%) preocupante a pesar del esfuerzo colocado por parte de los reportes del estado en mejorar las condiciones de trabajo suministrado facilidades para obtención de préstamos, motores y otros insumos. Por otro lado, más preocupante aún es la tendencia negativa y la desaparición de algunas especies de bagres de mayor importancia en la pesquería nacional (Cuadro 8.5. Fig. 8.9).

Cuadro 8.5. Detalle de los valores de captura (Kg) reportado para los principales bagres de la cuenca del río Orinoco (Fuente: Insopesca; Referencia: Machado-Allison, 2013). Año 2009 no hubo reporte

Especies	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
<i>B. vaillantii</i> (atero)	2561808	1952047	2681974	2013163	1825492	2068071	819292	1904442
<i>B. rousseauxii</i> (dorado)	1383500	1208298	1311035	1162805	1253463	857149	830588	907223
<i>B. platynemum</i> (jipi)	265410	225631	268725	338248	316971	193248	224271	266846
<i>B. filamentosum</i> (laulau)	122373	206499,8	297290	298481	284611	192626	125168	167743
<i>B. juruense</i> (cunaguaro)	34818	283671	122288	37190	135060	125983	369756,2	403816
<i>P. metaense</i> (Matafraile)	29527	31640	168520,3	4868	384372	8593	49132	74677
<i>P. orinocoense</i> (Rayao)	8814574	6937852	5838006	5058296	4678829	5343746	5404350	5404350
Especies	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
<i>B. vaillantii</i> (atero)	2188431	1739947	1940107	1527459	1296988		1232901	1244412
<i>B. rousseauxii</i> (dorado)	1375066	803258	957370	713994	61114		815756	718155
<i>B. platynemum</i> (jipi)	661319	208158	325388	544726	186008		290422	201123
<i>B. filamentosum</i> (laulau)	38129	36327	191937	61923	65885		84332	47037
<i>B. juruense</i> (cunaguaro)	661319	65044	55098	46423	83556		80334	85159
<i>P. metaense</i> (Matafraile)	31687	9639	878923	214343	12247		1482925	827180
<i>P. orinocoense</i> (Rayao)	5192227	4028419	4570794	4344466	2781761		1408529	1536622

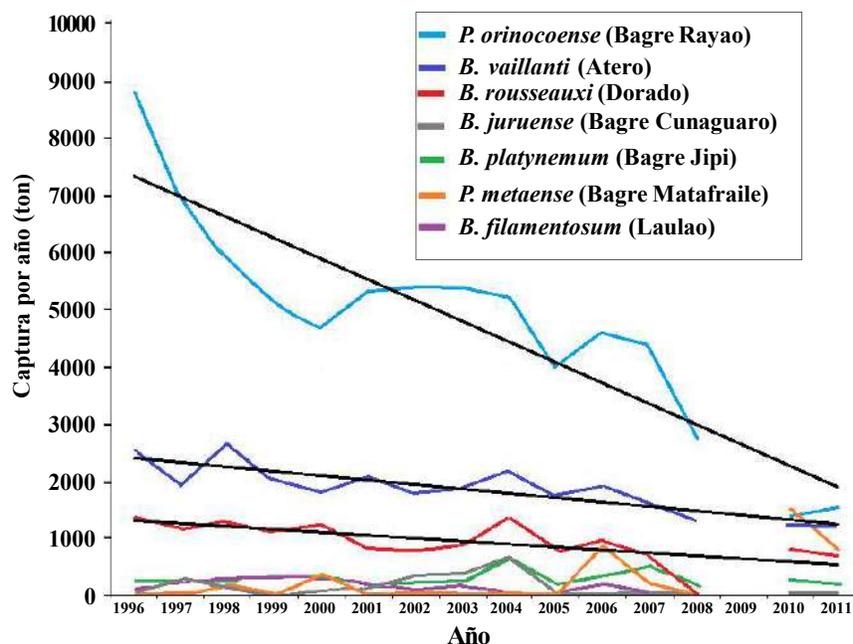


Figura 8.9. Tendencias (Línea negra) mostradas en los valores (Ton) de los principales bagres de las pesquerías continentales en la cuenca del río Orinoco (Fuente: Insopesca; Referencia: Machado-Allison, 2013).

Tanto los trabajos de Machado-Allison y Bottini (2010) como Machado-Allison (2013) llaman la atención sobre la tendencia mostrada del total de producción pesquera continental en cada una de las especies de bagres de mayor importancia durante el período estudiado. En el caso del “rayao” (*Pseudoplatystoma orinocoense*) la producción reportada en 1996 fue de 8.814,5 ton año⁻¹ reducida a 1.536,68 ton año⁻¹ en 2011 (un descenso del 80%). Esto puede estar ocurriendo debido a la captura de tallas pequeñas, presumiblemente juveniles, causando un daño al reclutamiento natural de las poblaciones de peces, lo que impide su recuperación anual. Castillo (1988), ya apuntaba esto como conclusión de su estudio al anotar:

“para 9 especies de peces comerciales se encontró que las tallas mínimas de maduración sexual están por encima de las tallas mínimas reglamentarias en vigencia, lo que demuestra

que se está permitiendo la captura de ejemplares que aún no alcanzan la talla de la primera maduración.”

Las otras dos especies importantes desde el punto de vista comercial correspondiente a los bagres son: el “atero” (*Brachyplatystoma vaillanti*) y el “dorado” (*Brachyplatystoma rousseauxi*) son igualmente preocupantes. El primero varió de 2.561,8 ton año⁻¹ en 1966, a 1.244 ton año⁻¹ en el año 2011 (reducción del 50%), mientras que la segunda especie mostró en 1996 un valor de 1.383,5 ton año⁻¹ reduciéndose a 718 ton año⁻¹ en el año 2011. Estos datos nos indican claramente que estas especies están sujetas a una sobrepesca de crecimiento (Cushing, 1988), lo que puede ocasionar su extinción comercial desde el punto de vista pesquero (Gould, 1972) o extinción biológica de la especie. Esto concuerda con unas frases colocadas en el informe (INPA.033, 2007:34 y 101) donde se indica:

“sin embargo a partir de 1988, la pesca continental participó con 45.506 ton, y desde entonces ha experimentado declinaciones.....” (pág. 34).

“En el caso específico del Valentón/Laulao, que ha presentado una disminución de gran importancia, se conoce que es una especie de gran talla y por lo tanto más vulnerable a las redes, de gran valor económico; posiblemente el valor comercial de estas especies ha estimulado la sobreexplotación. Una importante proporción de los pescadores encuestados, expresó que el valentón/laulao es una especie que era capturada con más frecuencia en temporadas pasadas (± 10 años), mientras que en la actualidad su captura es cada vez más escasa.” (pág. 101).

Con respecto a los peces de escama, los trabajos (Machado-Allison y Bottini, 2010; Machado-Allison 2013) muestran que algunas especies como la “cachama” (*Colossoma macropomum*), el “morocoto” (*Piaractus orinoquensis*) y la “palometa” (*Mylossoma albiscopum*) muestran igualmente una tendencia alarmante. La

cachama se redujo de 2.062,4 en 1996 a 340 ton año⁻¹ en el 2011 (80%); el morocoto varió de 1.254,4 a 515 ton año⁻¹ (+50%), y para la palometa de 2.490,2, a 1.190 ton año⁻¹ (+ 50%). El Cuadro 8.6 muestra los valores reportados para estos peces y la Figura 8.10 muestra las tendencias.

Como se indicaron y recomendaron en esos trabajos las tendencias mostradas tanto en la producción total con una reducción de 57.000 ton año⁻¹ (1996) a 29.000 ton año⁻¹ (2011) pueden ser debidas a una sobrepesca sobre estos recursos como ha sido indicado anteriormente por Novoa (1982), Castillo (1998) y más recientemente por Machado-Allison y Bottini (2010) unido al deterioro ambiental. El análisis de estas tendencias negativas es soportado por las evaluaciones metodológicas propuestas por Welcome (1985, 2001) y Quirós (2003), para la estructura y producción de las pesquerías neotropicales. Sin embargo, como fue anotado por Machado-Allison y Bottini (2010):

“Debemos hacer notar que la mayoría de las especies preferiblemente utilizadas para consumo, como las indicadas anteriormente, tienen un hábito complejo constituyendo grandes cardúmenes y migrando aguas arriba durante el periodo de reproducción. Esto se evidencia por las observaciones de “ribazones” detectadas y reportadas en los ríos Apure, Masparro, Portuguesa, Boconó y Guanare para el caso venezolano (Machado-Allison, 2005) y afluentes del Orinoco ubicados en Colombia (Usma et al., 2009). Cualquier estructura física o cambio en la fisicoquímica de las aguas, o en su ciclo hídrico anual causaría un efecto negativo sobre este comportamiento biológico.”

Obviamente como es anotado posteriormente por Machado-Allison (2013):

“Tenemos que tomar conciencia de la problemática del propio sector como lo apuntan los diferentes diagnósticos elabo-

Cuadro 8.6. Detalle de los valores de captura reportado para los principales “peces de escama” de la cuenca del Río Orinoco. (Fuente: Insopesca; Referencia: Machado-Allison, 2013). Para el año 2009 no hubo información oficial.

Especies	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
<i>C. macropomum</i> (cachama)	2062397	1289435	1568083	1292408	991120	957249	961786	961786
<i>P. orinoquensis</i> (morocoto)	1254426	915956	086285	15366687	9143868	9163325	8669681	9511764
<i>P. mariae</i> (coporo)	17918406	10086285	15366687	9143868	9163325	8669681	9511764	9511764
<i>M. albiscopum</i> (palometa)	2490166	2363484	3029226	2648000	2484518	2254095	2611935	2611935
Especies	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
<i>C. macropomum</i> (cachama)	779253	566003	1183617	636829	460307		421960	340138
<i>P. orinoquensis</i> (morocoto)	849594	720418	1305884	975436	951454		693351	517716
<i>P. mariae</i> (coporo)	19893328	10545606	17710391	12970751	8473237		5575850	10444010
<i>M. albiscopum</i> (palometa)	1567120	1896724	2782160	1775932	1729679		1314394	1190063

rados en informes nacionales para la FAO... (Tabla 8.6) ...si pretendemos que la actividad sea financieramente rentable y socialmente equitativa entonces es necesario enfrentar estos problemas de forma tal de convertir la actividad pesquera en sustentable.”

Además, con respecto a la responsabilidad del estado nos enfrentamos con una problemática difícil, donde por un lado las decisiones políticas obstaculizan los aspectos técnicos, financieros y económicos, y por el otro la necesidad de una ciudadanía decidida a evaluar, criticar y de ejercer una verdadera contraloría social a las políticas promovidas por el gobierno actualmente. Mientras no superemos los problemas de base:

1. Deficiencias en el manejo y conservación del producto para hacerlo más atractivo al consumidor;
2. Tengamos altos costos operativos y de mantenimiento de una pesquería artesanal;

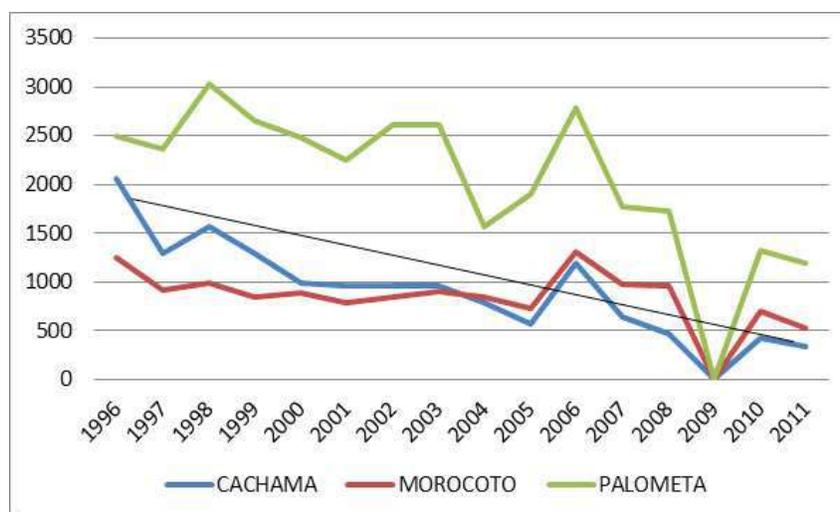


Figura 10. Tendencia mostradas en los valores de producción (ton) reportados para tres especies importantes de peces de escama periodo 1996-2011. (Fuente: Insopesca; referencia: Machado-Allison y Bottini, 2010; Machado-Allison, 2013).

3. Existan y se mantengan conflictos entre diferente tipo de pescadores y entre pescadores y técnicos evaluadores;
4. La falta de acciones para la promoción del consumo interno y así una presión para mejorar tecnológicamente el recurso (acuicultura p.e.).
5. Escaso desarrollo o carencia de estadísticas confiables;
6. Falta de evaluación real del recursos pesquero continental;
7. Falta de un inventario real de personas, embarcaciones e infraestructura dedicada a esta actividad;

será poco probable que podamos generar suficiente confianza para garantizar inversiones y toma de decisiones adecuadas que nos permitan recuperar el recurso y manejarlo posteriormente en forma sustentable.

8.6. Extracción y comercialización de peces ornamentales.

Como país megadiverso Venezuela posee un potencial extraordinario en especies catalogadas de importancia ornamental “leporinos” “anostomidos” “lápices”, “tetras”, “neones” (Characiformes) “anuales” y “guppies” (Cyprinodontiformes), cíclidos como los: “ramirenses”, “festivos”, “convictos”, “peces ángel”; varias especies de “pirañas”, “silver dollars”, “pacus” (Serrasalminidae) decenas de bagres de las familias Callichthyidae, Loricariidae, Pimelodidae, Heptapteridae, Aspredinidae, Cetopsidae, Auchenipteridae también forman parte de esta calificada oferta (Cuadro 8.3, Figuras 8.11, 8.12 y 8.13).

A pesar de la creciente demanda mundial por peces ornamentales o de acuario, pocos han sido los estudios de evaluación de esta actividad excepto listas científicas y algunas actividades detectadas en ciudades fronterizas del amazonas venezolano. El manejo de esta actividad comercial esta monopolizada por nuestros países vecinos donde la misma es importante. Por ejemplo, a Puerto Inirida (Colombia) y Georgetown (Guyana) son centros de acopio de ejemplares provenientes de Venezuela y que salen muchas veces de contrabando. Como hemos anotado anteriormente, los pocos

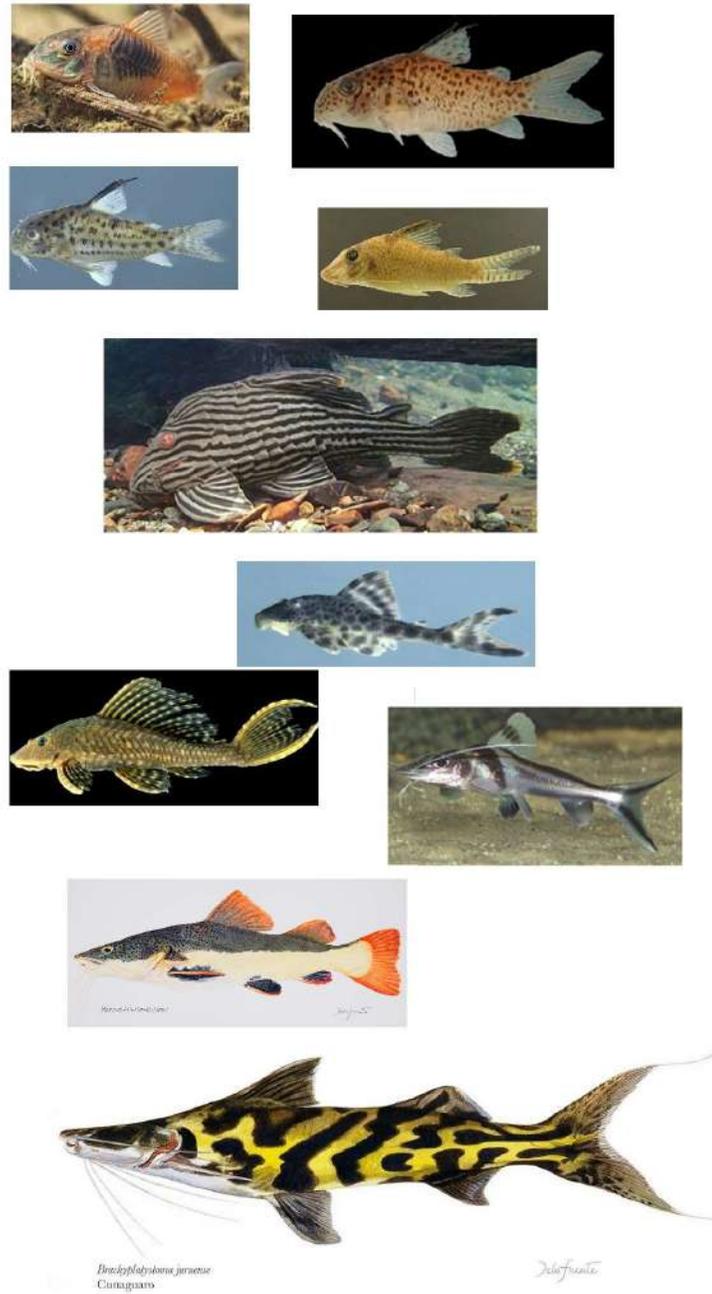


Figura 8.12. Galería de algunas especies ornamentales del Orden Siluriformes presentes en la Orinoquia venezolana. Fotos I. Mikolji y acuarelas R. De La Fuente.



Figura 8.13. Galería de algunas especies ornamentales del Orden Cichliformes presentes en la Orinoquia venezolana. Fotos I. Mikolji, acuarela R. De La Fuente.

exportadores (en el pasado) que tenían esta actividad en nuestro país estaban ubicados principalmente en el estado Amazonas y se dedicaban a comerciar especies como “neones” y “cardenales” (*Paracheirodon simulans* y *P. axelrodi*), “peces ángel” (*Pterophyllum altum*), “bobitas” (*Moenkhausia oligolepis*), “rayas” (*Potamotrygon motoro* y *P. orbignyi*), “nariz de borracho” (*Hemigrammus rhodostomus*), “ramirensis” (*Mikrogeophagus ramirezi*), “convicto” (*Heros severus*), “bandera” (*Mesonauta insignis* y *M. egregius*), “temblador” (*Electrophorus electricus*), “Caribe colorado” (*Pygocentrus cariba*), “anostomo” (*Anostomus anostomus*) (Machado-Allison, 2005). Royero (1993) proporciona una lista de 175 especies identificadas con este potencial comercial, casi todas presentes en los ríos y morichales afluentes del Orinoco, Macizo guayanés, del Brazo Casiquiare-Río Negro y Delta.

8.7. Pesca deportiva en aguas continentales

En Venezuela el desarrollo de la pesca deportiva continental es pobre. Esto se demuestra por un lado por los pocos permisos de pesca solicitados y por el otro los costos involucrados en una actividad no rentable y muy costosa. Pocos son los “placeres” detectados y desarrollados por esta actividad y son también pocas las especies que son solicitadas para tal fin.

Seguramente e influenciado por la visita de pescadores profesionales extranjeros, la pesquería del “pavón” (*Peacock Bass*) es la más frecuente y profesionalmente organizada. Esta pesca se realiza tanto en aguas naturales como los ríos Aguaro-Guariquito (edo. Guárico), Cinaruco y Capanaparo (edo. Apure) y Ventuari (edo. Amazonas), como en embalses donde las especies se han “sembrado”: Embalse de “Las Guanotas” (edo. Portuguesa), “Camatagua” (edo Guárico) y Lago represa de “Guri” (edo Bolivar) (Fig. 8.14). Tres especies forman parte de la oferta (*Cichla intermedia*, *C. orinocensis* y *C. temensis*) (Lasso y Machado-Allison, 2001; Novoa, 2001). Debemos llamar la atención que en algunos de los “placeres” cercanos a las ciudades (p.e. Represas de Camatagua y Las Majaguas) o al desarrollo de estructuras viales (p.e ríos Aguaro-

Guariquito) la presión ejercida por la pesca de subsistencia ha traído como consecuencia la cuasi desaparición de estas especies (Rodríguez-Olarte y Taphorn 2001). En la actualidad hay una “veda” declarada que protege a estas especies. Sin embargo, no hay la capacidad instalada para garantizar su protección y vemos como ejemplares son ofertados en los mercados locales y carreteras.

Además de la anterior y más reciente es la pesca de “payaras” (*Hydrolicus tatauaia*) y “sardinatas” (Fig. 8.15) principalmente desarrollada en aguas del alto Orinoco y Ventuari en el estado Amazonas, donde existe infraestructura adecuada para los visitantes.



Figura 8.15. *Pellona castelneana* un pez deportivo importante en la cuenca del Río Orinoco. Photo by <http://www.tucunarelodge.com/es/especies/sardinata-real-pellona-castelneana>

8.8 Otros vertebrados acuáticos de importancia económica. Compartiendo total o parcialmente el hábitat con los peces encontramos otros vertebrados que históricamente han participado en las actividades comerciales o de sustento alimentario a las poblaciones rurales. Reptiles como los “galápagos”, “terecayes”, “tortugas”, “babas” y “caimanes”, y mamíferos como los “chiguires” han sido comunmente en la dieta humana y también como recursos importantes para la fabricación de pieles para zapatos, carteras y correas de alto costo.

8.8.1 *Galápagos, terecay y tortugas*. La “Tortuga de Río Sabanera” o “Galápago LLanero” (*Podocnemis vogli*) (Fig. 8.16) es una especie de talla pequeña, endémica del norte de América del Sur. Habitante común de las aguas permanentes y temporales del llano de Colombia y Venezuela, principalmente se ve en grandes cantidades en zonas lagunares de los esteros. Tiene una dieta principalmente herbívora, aunque ocasionalmente consume materia orgánica en descomposición y peces. La maduración sexual de *P. vogli*, se da en los machos a los 3-4 años y en las hembras a los 9 años. Su temporada de anidación es entre noviembre y febrero, produciendo 3 nidadas por estación con 13 a 15 huevos por nidada. Las hembras fabrican un nido en la arena donde depositan sus huevos los cuales se desarrollan con el calor del sol y se garantiza su humedad. Debido a este comportamiento, las hembras son capturadas fácilmente y los nidos depredados por los pobladores de la región para consumir su carne y huevos, realizando una explotación cuya magnitud se desconoce.



Figura 8.16. El Galapago, *Podocnemis vogli* en el llano de Venezuela.
Foto. O. Hernández.

La “Terecay” (*Podocnemis unifilis*) es una tortuga más pequeña en comparación con la “Tortuga Arrau”. Esta especie todavía abundante en la cuenca del río Orinoco. Sin embargo, vive principalmente en ríos de aguas muy claras como los morichales Aguaro-Guariquito, Cinaruco y Capanaparo. Su número parece estar disminuyendo como tortugas adultas, particularmente las hembras que son cazadas en gran medida cada año durante la temporada de anidación (alrededor de la Pascua) para ser vendidas ilegalmente en los mercados locales. Ambos huevos (Fig. 8.17) y la carne de esta tortuga tienen una gran demanda (Escalona y Fa, 1998; Escalona y Loisel, 2003). Igual que la anterior las hembras hacen un nido en la arena donde colocan aproximadamente 25 huevos.



Figura 8.17. El Terecay, *Podocnemis unifilis* en el llano con un detalle del nido. Foto O. Hernández.

La “Tortuga del Orinoco” o “Tortuga Arrau” (*Podocnemis expansa*) (Fig. 18), es la tortuga continental de mayor tamaño. Por esa razón se encuentra en peligro crítico y esta incluida en el Libro Rojo de la IUCN. Habita en las principales ríos de las cuencas del Amazonas y Orinoco y ríos de las guayanas. Es predominantemente herbívora incluyendo frutos y flores, pero también incluye esponjas de agua dulce que crecen en los troncos de árboles sumergidos en el invierno. Son gregarias y durante la época reproductiva colonizan bancos de arena. En Venezuela es famosa la “playa del medio” del Orinoco como sitio de anidación de cientos de hembras que acuden periódicamente al sitio. Este comportamiento las hace vulnerables a la presión humana. La hembra coloca (dependiendo su tamaño) entre 60 a 140 huevos. Los tortugillos nacen en aproximadamente 45 días. Humbolt en 1814 ya alertaba de la sobreexplotación a que habían sido sometidos las nidadas, incluso por las poblaciones humanas pre-colombinas.



Figura 8.18. La Tortuga arrau o Tortuga del Orinoco *Podocnemis expansa*.
Foto O. Hernández.

8.8.2. *Caimán del Orinoco y Baba*. El “Caimán del Orinoco” (*Crocodylus intermedius*) (Fig. 8.19) es un reptil de gran tamaño llegando a tallas de 6 a 7 m de largo. Sin embargo es común encontrar ejemplares entre los 3 a 3.5 m. Esta especie es endémica de la Cuenca del Orinoco (Antelo *et al.*, 2008) y entre 1930 y 1960 la explotación comercial diezmo las poblaciones de cocodrilo del Orinoco en gran parte de su área de distribución por esta razón se encuentra clasificada como en Estado Crítico en el Libro Rojo (IUCN). Las poblaciones actuales más importantes se encuentran en los ríos Cojedes y Capanaparo. Se caracteriza por tener un hocico más delgado que otras especies de cocodrilos, a excepción del gavial. Su tronco, robusto y aplanado, es más ancho en la parte central que en los extremos. Es una especie depredadora pero oportunista y consume una amplia variedad de presas aunque tiene preferencias por los peces. Los adultos no tienen depredadores excepto el hombre. Su reproducción está asociada a las estaciones. Las hembras ponen un promedio de 42 huevos, normalmente en los bancos de arena que quedan expuestos a lo largo de los ríos con la llegada de la estación seca. El período de incubación dura casi tres meses y el nacimiento está sincronizado con la llegada de las precipitaciones. Los nidos son protegidos por las hembras. A partir de la década de 1970, se han estado reproduciendo en cautividad en Colombia y Venezuela con el objetivo de reintroducirlos en su hábitat natural. (ver adelante).

La “Baba” o “Caimán de anteojos” (*Caiman crocodylus*) (Fig. 8.20) es una especie más pequeña y abundante. Su distribución abarca casi toda la América Neotropical desde México hasta el centro del Brasil (Ayarzagüena y Velasco, 1995). Los machos llegan a medir entre 1,8 y 2,5 m de largo, y las hembras 1,4 m. Se alimentan de diferentes especies de animales: crustáceos, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos grandes y pequeños. El apareamiento ocurre en la estación lluviosa. La hembra hace el nido aglomerando pequeñas cantidades de vegetación seca y tierra y pone allí de 15 a 40 huevos. La incubación dura un promedio de 13 semanas. Al nacer, las crías miden unos 20 cm. Las crías de ambas especies son muy buscadas como mascotas (Fig. 8.21).



Figura 8.19. Caimán del Orinoco, *Crocodylus intermedius*. Foto. A. Blanco Davila.



Figura. 8.20. Baba (*Caiman crocodylus*) junto con galapagos. Foto A. Blanco D.



Figura 8.21. Crías de caimán. Foto O. Hernández.

8.8.3. *Sobre la conservación de estas especies.*

Hernández y Espín (2003, 2006) indican que el aprovechamiento irracional que se ha practicado sobre estas especies durante todo este tiempo ha causado drásticas disminuciones en sus poblaciones, no sólo en Venezuela también en Brasil, Perú y Bolivia. Los datos publicados sobre sus poblaciones indican una baja notoria en el número de individuos. Por ejemplo, para el año 1800 la población estimada de hembras adultas de la Tortuga del Orinoco en Pararuma y Playa del Medio (Río Orinoco) fue de 330.000 (Humboldt, 1820); en 1950 se estimó en 36.000 (Ramírez, 1956); en 1964 se calculó en 17.000 (Ojasti y Rutkis, 1965), actualmente la población de hembras se estima en cerca de 1.066 ejemplares (Profauna, 1994).

Igual o peor suerte que la Tortuga Arrau ha tenido el Caimán del Orinoco. Humboldt y Bonpland reportaron en sus viajes por el Apure que en las playas era frecuente observar de “8 a 10 caimanes tendidos sobre la arena”. Por otro lado, Codazzi (1841) indicó:

“Los lugares donde más abundan (los caimanes) son los llanos de Apure, a pesar de que no faltan en las demás llanuras. Los ríos en donde se ve mayor número de ellos, extendidos sobre sus playas, son el Orinoco, el Apure y el Portuguesa”.

Durante dos siglos esta especie fue cazada sin contemplación debido al temor que tenían los habitantes ribereños y por otra parte lo codiciado de su piel y carne (Fergusson, 1990). Ramón Paez (1868), al relatar una partida de cacería en el Caño Guaritico, en las sabanas del Hato El Frio, indicaba:

“El estampido de los fusiles atrajo hacia la superficie numerosos caimanes.... Desde el mismo sitio donde se hizo el primer disparo, logramos matar no menos de veinte caimanes, pero por ser altas las orillas y cortadas a pico, no pudimos recoger los cadáveres”

Debido a esta sobreexplotación del recurso el Gobierno Nacional ha prohibido su explotación, ha creado el “Refugio de la Tortuga Arrau” y ha promovido junto con organizaciones públicas y privadas

el fomento de la cría en cautiverio de la tortuga y del Caimán del Orinoco con el fin de repoblar los ambientes tradicionales donde viven estas especies.

En este sentido debemos indicar claramente que estas especies están protegidas por la legislación actual (ver adelante). Además, a partir de los años 80 existen programas de recuperación en los cuales participan organismos públicos (Profauna, Ministerio del Ambiente), y la Universidad de los Llanos (Unellez), en conjunción con esfuerzos de Organizaciones no Gubernamentales como Fudeci (Fundación de la Academia de Ciencias), Fudena (Fundación de Defensa de la Naturaleza) y fundos privados como el del Sr. Thomas Blohm del Fundo Masaguaral, la Agropecuaria Puerto Miranda y el Hato el Frio. El total de caimanes liberados a nivel nacional desde 1990 es de 4346, los liberados en los ríos cercanos a Cabruta representan el 37,18%. En referencia al Programa de la Tortuga Arrau, iniciado en 1993, el total liberado en ríos cercanos a Cabruta es de 23.336 de un total liberado en el Orinoco de 234.449, lo que representa un 10%. Sin embargo, debemos hacer notar que el Refugio de la Tortuga Arrau está muy cercano a Carbruta y por el otro los ríos Aguaro y Manapire son utilizados en estos programas de repoblamiento de estas especies Hernández *et al.*, 2011.

8.8.4 El “Chigüire” (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Fig 22) es el roedor mas grande del mundo y pertenece a la especie de los caviomorfos. También llamado “Capibara” (Brasil) o “Carpincho” (Argentina) tiene un peso adulto de 50 Kg pero puede llegar a pesar hasta 80 Kg. Es herbívoro, gregario y las manadas son liderados por un macho. Es frecuente verlos alrededor de los esteros en grandes manadas. La medida de los grupos y su estilo de vida depende de la estación del año y del hábitat. Durante la estación lluviosa, se extienden por una gran región, de manera que disminuye la medida del grupo. Durante esta estación, comen mucho y acumulan una reserva de grasa. La cría de los recién nacidos también se produce principalmente durante la estación lluviosa. Durante la estación seca, muchos ejemplares se reúnen alrededor de los ríos y lagos más grandes, formando grupos más numerosos. Esta especie

ha sido sometida a planes de manejo para evitar su extinción. Su carne es aprovechada principalmente durante la semana mayor ya que no es considerada carne roja. En Brasil y Argentina se cría con fines comerciales peleteros.



Figura 22. El “Chigüire” (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en las sabanas de Apure. Foto A. Blanco D.

8.9 Programas y proyectos.

No podemos terminar esta sección sin hacer nuestra contribución o recomendaciones de cómo incrementar nuestra participación con la finalidad de preparar profesionales que conozcan los recursos, su comportamiento, integración y relaciones con el ambiente, sus fortalezas y amenazas, conservación, resiliencia y otros necesarios para lograr un manejo adecuado de la oferta que nos da la naturaleza.

A continuación presentamos una lista de líneas de investigación con la finalidad de dar una contribución para lograr un mejor conocimiento de la ictiofauna continental de Venezuela y garantizar de esta manera su valor y permanencia en el tiempo. La misma está dividida en dos grandes bloques: I. Investigación básica y II. Investigación aplicada.

8.9.1. *Investigación básica*

8.9.1.1. Inventarios de recursos hidrobiológicos (plantas y animales). Una de las principales y necesarias informaciones que se necesitan en nuestro país comprende lo referente al conocimiento de numerosos cuerpos de agua, sus componentes orgánicos tanto vegetales como animales. Esto es particularmente importante en regiones que todavía no han recibido grandes influencias antrópicas y se encuentran en un estado pristino. Entre muchos aspectos a estudiar se deben considerar:

- > Listas faunísticas
- > Sistemática y taxonomía
- > Abundancia relativa de especies
- > Diversidad y riqueza y su valor local, regional y mundial
- > Distribución y biogeografía

8.9.1.2 Aspectos sobre la historia natural de las especies de las aguas continentales. Los principales datos bioecológicos necesarios para un mejor conocimiento de la vida y evolución de los organismos, son los referentes a sus historias de vida. Saber qué comen, como se reproducen, como crecen y se desarrollan, estructura,

genética, son, entre muchos otros, datos básicos; cruciales si pretendemos realizar un manejo adecuado de los recursos. En este sentido existen numerosas líneas que pueden desarrollarse. A continuación presentamos sólo algunas de ellas:

- > Hábitos alimentarios, clasificación
- > Hábitos reproductivos
- > Crecimiento y desarrollo, estructura de edades
- > Enfermedades y parasitismo
- > Adaptaciones fisiológicas a estrés ambientales
- > Distribución espacial y temporal de larvas, juveniles y adultos
- > Enemigos naturales (depredadores)
- > Genética

8.9.1.3. Aspectos sobre la ecología de comunidades acuáticas. Si bien es cierto que la información bioecológica acerca de los individuos es importante, su integración a un nivel superior, por ejemplo, de comunidades, es particularmente crucial. En ambientes tropicales, el peligro de deterioro y extinción de organismos es posiblemente más debido al efecto de cambios en las comunidades o hábitats que el efecto directo sobre las especies. Debido a esto es importante tener información de:

- > Caracterización y clasificación de comunidades
- > Estructura y relación entre sus componentes
- > Cambios espaciales y temporales
- > Factores naturales y artificiales que afectan el dinamismo y equilibrio
- > Ubicación geográfica y relaciones

8.9.1.4. La vegetación terrestre y acuática y su relación con la fauna. Hemos indicado en este trabajo la importancia e íntima relación que existe entre las comunidades vegetales terrestres y acuáticas, y los peces. Por tales razones es necesario desarrollar investigaciones en:

- > Valor nutritivo
- > Valor de protección (refugio, sustrato, etc.)

- > Mejoramiento de la calidad del agua
- > Proliferación temporal y espacial
- > Disponibilidad y dispersión de semillas por peces
- > Coevolución

8.9.1.5. Ciclicidad y disponibilidad de nutrientes. Uno de los aspectos básicos a considerar también se refiere a los componentes físicos y químicos del ambiente, en particular lo referente a los nutrientes. Aspectos importantes a señalar son:

- > Disponibilidad y transferencia de nutrientes
- > Transformación biótica y abiótica
- > Valor e importancia de los nutrientes en diferentes niveles o compartimientos ecológicos
- > Factores que afectan la disponibilidad y transferencia

8.9.2. *Investigación aplicada*

8.9.2.1. Biología pesquera. Un aspecto particular del manejo de los recursos y su conservación es la aplicación de información básica y aplicada que permita un uso racional de los recursos renovables. Estudios acerca de las características particulares de cada población de peces son necesarios. A continuación presentamos algunas de estas líneas de investigación:

- > Producción y productividad temporal y espacial
- > Crecimiento poblacional, tallas mínimas de captura y tablas de vida
- > Reproducción y migraciones
- > Normativas y regulaciones de pesca basadas en datos bioecológicos
- > Métodos de captura, conservación de productos, transformación, almacenaje y distribución
- > Evaluación de las pesquerías, estadísticas, mercado, pescadores, etc .
- > Embarcaciones o arquitectura naval
- > Puertos e infraestructura de apoyo

8.9.2.2. Piscicultura extensiva e intensiva. Una de las más grandes presiones sobre la humanidad hoy día es la disponibilidad de alimentos. Una de las principales esperanzas están cifradas en la posibilidad de incrementar la producción de proteína animal mediante el cultivo extensivo (repoblamiento o recuperación de *stocks*) e intensivo (producción en masa) en nuestras aguas continentales. Para realizar esto científicamente, es necesario desarrollar proyectos como:

- > Estudios sobre la reproducción artificial o inducida de especies
- > Estudios sobre las condiciones óptimas de desarrollo de huevos, larvas y juveniles
- > Conocimientos sobre hábitos alimentarios naturales y artificiales
- > Desarrollo de dietas artificiales
- > Estudios sobre enfermedades causadas por el cautiverio
- > Manejo adecuado en la propagación de especies y genética aplicada
- > Crecimiento natural y artificial
- > Comercialización del producto pesquero

8.9.2.3. Tecnología de alimentos dirigida a la pesca. Una gran cantidad de productos pesqueros es transformada en pescado salado que es ofrecido en los mercados. Sin embargo, la calidad y presentación son pobres. Por tales razones, es necesario promover estudios en:

- > Métodos adecuados y sanitarios de manejo del producto
- > Ahumado y otras alternativas de consumo
- > Productos derivados del uso de la brosa o especies de poca calidad
- > Derivados industriales para alimento animal o humano (harina, aceite, etc.)

8.9.2.4. Impacto ambiental. Al igual que los aspectos anteriores, hemos tratado de desarrollar en esta publicación los valores necesarios para entender mejor los factores que pueden ocasionar daños

ambientales, cómo evitarlos y controlarlos. Sólo nos queda para concluir, indicar algunos estudios que pudieran dar mayor información y evitar en lo posible causar mayores deterioros a los ambientes acuáticos continentales de Venezuela.

- > Efecto de cambios fisicoquímicos naturales y artificiales sobre las comunidades acuáticas
- > El uso de biocidas y su efecto sobre la vida silvestre
- > Contaminación doméstica, industrial o agrícola
- > Tratamiento y descarga de efluentes
- > Utilización de controles biológicos de plagas
- > Modificación de los cursos naturales de aguas debido a la construcción de carreteras, canales, diques y represas y su efecto sobre la ciclicidad hídrica natural
- > “Saneamiento” de tierras
- > Erosión y sedimentación debido a actividades de deforestación
- > Minería y sus efectos
- > Valor económico de las zonas afectadas



Canasta con dos especies diferentes: Caribe colorado (*Pygocentrus cariba*) y juveniles de morocoto (*Piaractus orinoquensis*). Potenciales especies para desarrollar acuicultura intensiva y extensiva. Foto A. Barbarino.



Evaluación de pesca experimental. Área privada protegida como refugio. Río Arauca, Estado Apure. Foto O. Hernández.

LITERATURA CITADA

Agudelo, E., Y. Salinas, C. L. Sánchez, D. L. Muñoz-Sosa, J. C. Alonso, M. E. Arteaga, O. J. Rodríguez, N. R. Anzola, L. E. Acosta, M. Nuñez y H. Valdes (2000). Bagres de la Amazonia colombiana: un recurso sin fronteras. Fabre, N. N., Donato, J. C. y J. C. Alonso (Eds.). Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Programa de Ecosistemas Acuáticos. Bogotá. 252 p.

Ajiaco-Martínez, R. E. y H. Ramírez-Gil (1995). El bagre rayado *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus) y *Pseudoplatystoma tigrinum* (Valenciennes), aspectos biológico pesqueros en el alto río Meta. *Boletín Científico INPA* 3: 157-167.

Ajiaco, R. E., H. Ramírez y R. Álvarez-León (2002a). *Brachyplatystoma filamentosum*. (105-108). En: Mojica J. I., C. Castellanos, S. Usma y R. Álvarez (Eds.). *Libro Rojo de Peces Dulceacuícolas de Colombia*. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia.

Albert, J. y W. Crampton. (2006). Electroreception and Electrogenesis (430-470). In: *The Physiology of Fishes*, 3rd. Edition, D. Evans & J. Claiborne (Eds). Taylor and Francis. Boca Raton, FL.

Aldemia, T. y T. Pérez (2008). Crecimiento del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*, Crocodylia: Crocodylidae) en dos condiciones de cautiverio. *Revista de Biología Tropical* 56: 349-354.

Alexander, R. McN. (1965). Structure and function in the cactfish. *J. Zool.*, 148:88-152.

Alvarez, L. y L. Rojas (2006.) Presencia de mercurio total en habitantes de los asentamientos indígenas El Casabe, Municipio Autónomo Raúl Leoni y El Plomo Municipios Autónomo Manuel Carlos Piar. Estado Bolívar. *Saber*, 18(2):161-167.

Amorim, M. C. P. (2006). Diversity in sound production in fish (71-105). In: *Communication in Fishes*. F.Ladich, S. P. Collin, P. Moller & B. G. Kapoor (Eds.). Enfield, NH: Science Publishers Inc.

Andrade, J. y A. Machado-Allison (2008). El control de los ríos y su impacto sobre la ictiofauna: una revisión. *Bol. Acad. Cien. Fis. Mat. y Nat.* LXIV(4):31-50. 2008.

Andrade-López, J. y A. Machado-Allison (2009). Aspectos morfológicos y ecológicos de las especies de Heptapteridae y Auchenipteridae presentes en el Morichal Nicolasito (Rio Aguaro, Venezuela). *Bol. Acad. Ciens. Fis. Mat. y Nat.* LXIX(3): 35-59.

Anónimo (1963). *Tropical Fish Hobbyist*, p. 73.

Antelo, R., J. Ayarzagüena y J. Castroviejo (2008). Biología del caimán cocodrilo o del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en la Estación Biológica El Frío, Estado Apure (Venezuela). Madrid: Asociación Amigos de Doñana.

Antonio, M. (1989). Ictiofauna del Río Morichal Largo (Edo. Anzoátegui, Monagas). T.E.G. Escuela de Biología, UCV. Caracas.

Ayarzagüena Sanz, y A. J. Velasco (1995). Situación actual de las poblaciones de Baba (*Caiman crocodilus*) sometidas a aprovechamiento comercial en los llanos venezolanos. Nº 5 de Publicaciones de la Asociación de Amigos de Doñana. Editor Asociación Amigos de Doñana, 71p.

Ayres, J. M. C. and T. H. Clutton-Brock (1992). River boundaries and species range size in Amazonian primates. *The American Naturalist*, 140:531–537.

Azuma, H. (1975). Spawning red-belly piranha *Serrasalmus nattereri*. *Tropical Fish Hobbyist*, 23(11):4-15.

Babarro G., R. (2014). Balance de las liberaciones del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en Venezuela: 25 Años de Esfuerzo. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* 74 (2):75-87.

Barbarino, A. y D. Taphorn (1995). Peces de la pesca deportiva. Una guía de identificación y reglamentación de los peces de agua dulce en Venezuela. Universidad Nacional Experimental de los Llanos Ezequiel Zamora (UNELLEZ) y Fundación. Editorial Polar, Caracas. 155 p.

Baskin, J. N. T. M. Zaret y F. Mago-Leccia (1980). Feeding of Reportedly Parasitic Catfishes (Trichomycteridae and Cetopsidae) in the Rio Portuguesa Basin, Venezuela. *Biotropica* 12(3): 182-186.

Bastardo H. (1981) Actividad microbiana durante la descomposición de gramíneas tropicales en sabanas inundables. *Acta Biol. Venez.*, 11(2):149-168.

Bates, J. M., S. J. Hackett and J. Cracraft (1998). Area-relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of passerine birds. *Journal of Biogeography*, 25: 783-793.

Baynard, C. W. (2011). The landscape infrastructure footprint of oil development: Venezuela's heavy oil belt. *Ecological Indicators*, 11:789-810.

Beebe, W (1949). Vertebrare fauna of tropical dry season mud-hole. *Zoologica New York*, 30(2):81-87.

Bermudez, R. D. (1993). Mercurio en el ecosistema del río Caroní (Bajo Caroní), estado Bolívar, Venezuela. Parte I. Sector Santa Rosa. Coordinación de Postgrado Ciencias Ambientales Universidad Nacional Experimental de Guayana. 8 p. (Mimeo).

Bermudez, R. D. (2004). Datos de campo de investigación sobre impactos en la salud por la contaminación por mercurio en las minas de oro de El Callao, estado Bolívar, Venezuela. (Citado en Milano, 2014).

Bohlke, J., S. Weitzman y N. Menezes (1978). The status of systematic studies of South American freshwater fishes. *Acta Amazónica*, 8:657-677.

Bonetco, A., W Dione y C. Pignalberi (1969). Limnological investigations on biotic communities in the middle Panama river valley. *Verth. Int. Vereim. Limnol.*, 17:1035-1050.

Braker, W. (1963). Black piranhas spawned at Shedd Aquarium. *Aquarium Philad.*, 32(10):12-14.

Braum, E. (1993). Beobachtungen über eine Lippenextension und Ralle bei der Notatmung von *Brycon* spec. (Pisces, Characidae) und *Colossoma macropomum* (Pisces, Serrasalminidae). *Amazoniana*, VII(4):355-374.

Breder, C. y D. Rosen (1966). *Modes of reproduction in fishes*. Natural History Press, N.Y., 941 p.

Brown, J. H. & A. C. Gibson (1983) *Biogeography*. Mosby, St Louis, MO.

Brull, O. (1983). Biología de *Rhamphichthys marmoratus* Castelnau, 1855 (Teleostei, Gymnotiformes, Rhamphichthyidae) en el bajo llano de Venezuela. II. Reproducción. Trab. Esp. Grado. Escuela de Biología, UCV. 88 p. + figs.

Bucher, E., A. Bonetto, T. Boyle, P. Canevari, G. Castro, P. Huszar y T. Stone (1993). Hidrovía. Un examen ambiental inicial de la vía fluvial Paraguay-Paraná. Humedales para las Américas, Publ. 10:1-10.

Burgess, W. E. (1982). The first aquarium spawning of the woodcat, *Trachycoristes insignis*. *Tropical Fish Hobbyist*, 30(12):84-89.

Burns, J. R., A. D. Meisner, S. H. Weitzman, L. Malabarba y R. E. Gatten Jr. (2002). Sperm and Spermatozeugma Ultrastructure in the Inseminating Catfish, *Trachelyopterus lucenai* (Ostariophysi: Siluriformes: Auchenipteridae). *Copeia* (1):173-179.

Burns, A. D, S. H. Weitzman y L. R. Malabarba (2000). Morphology and histology of the male reproductive system in two species of internally inseminating South American catfishes, *Trachelyopterus lucenai* and *T. galeatus* (Teleostei: Auchenipteridae). *J Morphol.*, 246:131–141.

Carrasquero-Durán, E. (2006). A Mercury contamination of workers of gold processing center at El Callao. Venezuela. As. Asoc. Quim. Argent. 94(4-6). Disponible en: <http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttex&pid=S0365-0375200600020009&Ing=es&nrm=iso>

Carson, R. (1962). *Silent spring*. Houghton Mifflin, N.Y., 128 p.

Carter, G. S. (1935). Reports of the Cambridge expedition to British Guiana. Respiratory adaptation of the fishes of the forest waters, with descriptions of the accessory respiratory organs of *Electrophorus electricus* (Linn.) and *Plecostomus plecostomus* (Linn.). *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 39(265):219-233.

Carter, G. S. y L. C. Beadle (1931). The fauna of the swamps of the Paraguayan Chaco in relation to its environment. II. Respiratory adaptations in fishes. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 37:327-368 .

Castillo, O. (1988). Aspectos biológicos y pesqueros sobre los peces comerciales del bajo llano con énfasis en los bagres (Siluriformes). Tesis de Maestría. Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 114 p.

Castillo, O. (2001). Ecología de la reproducción de los bagres comerciales del río Portuguesa. Trabajo presentado para optar al escalafón de profesor asociado en la Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales “Ezequiel Zamora”, Guanare. Venezuela. 120 p.

Castillo, O. y O. Brull (1990). *Ageneiosus magoi*, una nueva especie de bagre ageneiosido (Teleostei, Siluriformes) para Venezuela y algunas notas sobre su historia natural. *Acta Biol. Venez.*, 12 (3-4):72-87.

Castillo, O., E. Valdéz, N. Ortiz y M. Moscó (1988). Aspectos sobre historia natural de los bagres comerciales del bajo llano. Memorias del Congreso Iberoamericano y del Caribe. *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 2 (53): 253-281.

Castilhos, Z.C., S. Rodriguez-Filho, A. P. C. Rodrigues, R. C. Villa-Boas, S. Siegel, M. M. Veiga y C. Beinhoff (2006). Mercury contamination in fish from gold mining areas in Indonesia and human health risk assessment. *Science of the Total Environmental* 368: 320–325.

Castro-Lima, F. (2010). Flora de la cuenca del Orinoco útil para el sostenimiento de la diversidad íctica regional (385-407). En: Lasso *et al* ed. *Biodiversidad de la Cuencas del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, WWF Colombia, Fund. Omacha, Fund.La Salle e Inst. De Estudios de la Orinoquia (Univ. Nacional de Colombia). Bogotá, Colombia.

Centeno, J. (1999). Deforestación fuera de control en Venezuela. <http://www.ciens.ula.ve/~j.centeno/DEFOR-ES.html>.

Chernoff, B., ed. (1996). Technical Preliminary Report. Aqu RAP (Aquatic Rapid Assessment Program). (mimeo). Field Museum/Conservation International, 34 p.

Chernoff, B., Machado-Allison, A., K. Rising y J. Montaubalt. eds. (2002). A biological assessment of the aquatic ecosystems of the Caura river basin, Bolívar State, Venezuela. RAP Bulletin Biological Assessment 28. Conservation International, Washington, D.C., 284 p.

Chivers, D. P. y R. J. F. Smith (1998). Chemical alarm signaling in aquatic predator-prey systems: a review and prospectus. *Ecoscience*, 5:338-352.

Cidiat (1985). Descripción de las interacciones generadas por la actividad petrolera en su entorno, mimeo, 56 p.

Codazzi, A. (1841). *Resumen de la Geografía de Venezuela*. Impr. H. Fournier y Cia. 654 p.

Collette, B. y S.A. Earle, eds. (1972). Results of the Tektite program: ecology of coral reef fishes. *Science Bull. Nat. Hist. Mus.*, Los Angeles County, 14:1-180.

Colinvaux, P. (1987). Amazon diversity in light of the paleo-ecological record. *Quaternary Science Reviews*, 6: 93-114.

Colinvaux, P. (1993). Pleistocene biogeography and diversity in tropical forests of South America (473-499). *Biological relationships between Africa and South America* (ed. by P. Goldblatt), Yale University Press, New Haven, CT.

Colinvaux, P.A., P. E. De Oliveira, J. E. Moreno, M. C. Miller and M. B. Bush (1996). A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science*, 274: 85-88.

Colonello, G., S. Castroviejo y G. López (1986). Comunidades vegetales asociadas al Río Orinoco en el sur de Monagas y Anzoátegui (Venezuela). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, XLVI (125-126): 127-166.

Comerma G, Juan A. (2009). Suelos mal drenados en Venezuela. *Agronomía Tropical*, 59(1), 25-32. Recuperado en 28 de mayo de 2020, de http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0002-192X2009000100003&lng=es&tlng=e

Correa, S. B. and Kirk Winemiller (2018). Terrestrial-aquatic trophic linkages support fish production in a tropical oligotrophic river *Oecologia*, 186:1069–1078. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4093-7>

Crampton, W., C. D. de Santana, J. C. Waddell and N. R. Lovejoy. 2016. Phylogenetic Systematics, Biogeography, and Ecology of the Electric Fish genus *Brachyhypopomus* (Ostariophysi; Gymnotiformes). *PLoS ONE* 11(10): e0161680. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161680>.

Díaz-Arriaga, F. (2014). Mercurio en la minería del oro: impacto en las fuentes hídricas destinadas para consumo humano. *Rev. Salud Pública*. 16 (6): 947-957.

Dorn, E. (1983). Über die Atmungsorgane einiger luftarmender Amazonasfische. *Amazoniana*, VII (4):37 5-395.

Driedzic, W., C. Phleger, J. Fields y C. French (1978). Alteration in energy metabolism associated with the transition from water to air breathing in fish. *Can. Journ. Zool.*, 56:730-735.

Dunbar, N. J. (1960). The evolution of stability in marine environments: natural selection at the level of ecosystems. *Amer. Nat.*, 94: 129-136.

Dunbar, N. J. (1972). The ecosystem as unit of natural selection (129-136). En: Deevey. ed. Growth by intussusception. *Trans Conn. Acad. Art. Sci.*, 44:1-443.

Echevarría, G. y A. Machado-Allison. 2015. La ictiofauna de los Esteros de Camaguán (Río Portuguesa), estado Guárico, Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, Vol. 35(1):75-87.

Echevarría, G. y A. Machado-Allison (2018). Algunos parámetros reproductivos de Siluriformes en el Caño La Piedra, planicie de inundación del Río Arauca, Venezuela. *Boletín Inst. Oceanográfico* 57(1): 15-27.

Echevarría, G., A. Machado-Allison y J. P. Rodríguez (2019). *Guía de Campo de los Bagres del Caño La Piedra, Río Arauca, Venezuela*. ACFIMAN-IVIC- FUDECI. 88 p.

Echevarría, G. y C. Marrero (2012). Determinación del estado ecológico del Río Guanare, estado Portuguesa, Venezuela, Utilizando macroinvertebrados bentónicos como indicadores. *Acta Biológica Venezuelica*, 32 (1), 29-55.

Echevarría, G., J. P. Rodríguez y A. Machado-Allison (2019). Seasonal organization of Siluriformes assemblages by their morphological traits in the Arauca river floodplain, Venezuela. *Limetica*. 38(2): 705-718. DOI: 10.23818/limn.38.41.

Endler, J. A. (1977). *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton University Press, Princeton.

Endler, J. A. (1982). Pleistocene forest refuges: fact or fancy? 641–657. In: *Biological diversification in the Tropics* (ed. by G.T. Prance), Columbia University Press, New York.

Escalona, T. and J. Fa (1998). Survival of nests of the Terecay turtle (*Podocnemis unifilis*) in the Nichare-Tawadu rivers, Venezuela. *Journal of the Zoological Society of London* 244:303-312.

Escalona, T. and B. Loiselle (2003). *Podocnemis unifilis*, a valuable freshwater turtle used as a local and commercial food resource in the Lower Caura basin. p: 419-440. In: *Plants and Vertebrates of the Caura's Riparian Corridor: their biology, use and conservation*. C. Vispo and C. Knap-Vispo (Eds). Scientia Guianae 12.

FAO (1993). Report of the expert consultation on utilization and conservation of aquatic genetic resources. FAO Fisheries Repon N° 491, Rome, Italy, 58 p.

Faria Paes M. C., L. C. Makino, L. Avendaño Vasquez, J. B. Kochenborger Fernandes and L. S. Okada Nakaghi (2011). Early development of *Astronotus ocellatus* under stereomicroscopy and scanning electron microscopy. *Zygote*, 20: 269–276. doi:10.1017/S0967199411000116.

Farina, O.D., M. Pisapia, M. González y C. Lasso (2009). Evaluación de la contaminación por mercurio en la biota acuática, agua y sedimentos de la cueca alta del río Cuyuní, Estado Bolívar, Venezuela. Capítulo 4. En: Lasso, C., C. Señaris, J. Rial y A. Flores (eds). *Evaluación Rápida de la Biodiversidad de los Ecosistemas Acuáticos de la Cuenca del Alto Cuyuní, Guayana Venezolana*. Conservation International, Washington, D.C. Rap. Bulletin of Biological Assessement.

Fergusson, A. (1990). El aprovechamiento de la fauna silvestre en Venezuela (Cuadernos Lagoven).

Fernández, J. (1980). Morfología y evolución de las espinas de las aletas en los bagres de la Familia Pimelodidae (Teleostei-Siluriformes). Trab. Esp. Grado. Escuela de Biología, UCV, Caracas, 85 p. + fig.

Fink, S. y W. Fink (1982). Interrelationship of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zool. Journ. Linn. Soc.*, 72(4):297-353.

Fittkau, E. (1967). On the ecology of Amazonian rain forest streams. *Atas do Simposio sobre a Biota Amazonica*, 3 (Limnología): 97-108.

Fjeldsa, J. (1994). Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. *Biodiversity and Conservation*, 3: 207-226.

Fontenelle, O. (1953). Contribuicao para o conhecimento da biología da curimata pacu, *Prochilodus argenteus* Spix in Spix & Agassiz (Pisces, Characidae, Prochilodinae). *Rev. Eras. Biol.*, 13 (1):87-102.

Fontenelle, O. (1960). A erradicao da piranha nos acudes do nor-deste. Departamento Nacional de Obras contra as Secas. *Boletim do DNOCS*, 21(8):1-6.

Frier, G. y T. Illes (1972). *The cichlid fishes of the great lakes of Africa: Their biology and evolution*. Oliver & Boyd, Publ. Edinburg, 641 p.

Galvis, G., J. I. Mojica, S. R. Duque, C. Castellanos, P. Sánchez-Duarte, M. Arce, A. Gutiérrez, L. F. Jiménez, M. Santos, S. Vejarano, F. Arbelaez, E. Prieto y M. Leiva. (2006). Peces del medio Amazonas: Región Leticia. Conservación Internacional. Serie de Guías Tropicales de Campo 5. Bogotá, Colombia. 546 p.

Garlick, R., J. Bonaventura, J. Martín y D. Powers (1979). Functional studies on the single component hemoglobin from an Amazon knife fish *Sternopygus macrurus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 62A: 201-205.

Gedaschke, H (1965). Erstmalig gelugene aufzucht von piranhas. *Aquar. Terrar. Seitzsch.*, 18(12): 357-359.

Géry, J. (1960). New Cheirodontinae from French Guiana. *Senckenbergiana Biol.*, 41(1-2):15-39.

Géry, J. (1977). *Characoids of the World*. T.F.H. Publ. Neptune City, N.J., 672 p.

Gleick, P. (1998). *The World's Water: The Biennial Report on Freshwater Resources*. Island Press, Washington, D.C., 307 p.

Gobel, C. (1932). Spawning the *Copeina arnoldi*. *The Aquarium Philadelphia*, 1(4): 99-100, 111.

Gómez, A. y F. Monteiro (1955). Population study of fishes in the reservoir of the Experimental Station of Biology and Fish Culture in Pirassungua. Sao Paulo. *Rev. Biol. Mar. Valp.*, 6:82154.

González, J. (1980). Reproducción y crecimiento del “caribe colorado” *Serrasalmus notatus* Luetken, 1874 (Teleostei, Characiformes, Characidae), en los llanos venezolanos. Trab. Esp. de Grado. ESE. Biología, UCV, 133 p.

González, J. C., L. Gil y G. Mora (eds). (2016). Planificación para la conservación de la biodiversidad en la Faja Petrolífera del Orinoco. The Natural Conservancy-PNUD.

González, J., R. Ortiz, E. Solórzano, M. Campos, C. Marcano y H. López (2005). Distribución y caracterización de especies del grupo de Tilapias (*Oreochromis* spp.) y *Petenia* (*Caquetaia kraussii*) en ecosistemas naturales en la zona occidental de Venezuela. *Zootecnia Tropical*, 23(4):447-464. Recuperado en 28 de mayo de 2020, de [http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext &pid=S0798-72692005000400008&lng=es&tlng=es](http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0798-72692005000400008&lng=es&tlng=es).

González, V. (1986). Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Caris y Pao, Edo. Anzoátegui. Tomo IV. Ecosistema de Morichal. UCV-Meneven, Caracas, 130 p.

González, V. (1987). *Los morichales de los llanos orientales. Un enfoque ecológico*. Ediciones Corpoven, Caracas, Venezuela, 60 p.

González, V. (2016). El sistema fluvial del río Orinoco, sus planicies de inundación y sus roles como sitios de refugio, alimentación, crecimiento y migración de la ictiofauna (12-24). en: González, J. C., L. Gil y G. Mora (eds). *Planificación para la conservación de la biodiversidad en la Faja Petrolífera del Orinoco*. The Natural Conservancy-PNUD.

González N., C. Lasso y J. Rosales (2011). Estructura trófica de las comunidades de peces durante un ciclo hidrológico en dos lagunas inundables de la cuenca del bajo Río Orinoco. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 2012 ("2010") 173-174: 39-70.

Gottsberger, G. (1978). Seed dispersal by fish in the inundated region of Huamita Amazonia. *Biotropica*, 10(3): 170-183.

Goulding, M. (1979). *Ecologia da pesca do rio Madeira*. Const. Nac. Des Cient. Tecn. Manaus, Amazonas, 172 p.

Goulding, M. (1980). *The fishes and the forest, explorations in Amazonian natural history*. Univ. Californi Press, 280 p.

Gregory-Wodzicky, K. M. (2000). Uplift history of the Central and Northern Andes: a review. *Geological Society of America Bulletin*, 112: 1091-1105.

Gumilla, J. (1741). *El orinoco ilustrado y defendido. Historia natural, civil y geográfica de este gran río y de sus caudalosas vertientes*. Madrid, 253 p.

Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian forest. *Birds. Science*, 16 5:131-137 .

Haffer, J. (1997). Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation*, 6, 451-476.

Hall, J. P. and D. J. Harvey (2002). The phylogeography of Amazonia revisited: new evidence from rionid butterflies. *Evolution*, 56: 1489-1497.

Halstead, B. (1978). *Poisonus and venemous marine animals*. Darwin Book , Science Press, Pennsylvania, 1043 + 283 p.

Hamilton, S. K. (1999). Potential effects of a major navigation project (the Paraguay-Paraná Hidrovia) on inundation in the Pantanal floodplains. *Regulated Rivers: Research and Management*, 15(4):289-299.

Hamilton, S. y W. Lewis (1990). Physical characteristics of the fringing floodplains of the Orinoco river, Venezuela. *Interciencia*, 15(6):491-500.

Hamlett, W. (1992). Larval ecology of fish of the Orinoco basin. Springer-Verlag, N.Y., pag. v.

Haq, B. U., J. Hardenbol, J. and P. R. Vail (1987). Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235: 1156-1167.

Hernández, O., A. E. Seijas, E. O. Boede, R. Espín, A. Machado-Allison, L. Mesa y A. Soto (2011). Fudeci y la conservación de la Tortuga del Orinoco (*Podocnemis expansa*), la Terecay (*Podocnemis unifilis*) y el Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*). Resultados y propuestas de acción binacional (209-218). En: *En: Lasso, C. A.; Rial, A.; Matallana, C.; Ramírez, W.; Señaris, J.; Díaz-Pulido, A.; Corzo, G.; Machado-Allison, A. (Eds.). 2011. Biodiversidad de la cuenca del Orinoco. II Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio del Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, D.C., Colombia. 304 pp.*

Hernández, O. y R. Espín. (2003). Consumo ilegal de Tortugas por Comunidades Locales en el Orinoco Medio, Venezuela. *Acta Biológica Venezuéllica* 23: 17-26.

Hernández, O. y R. Espín. (2006). Efectos del Reforzamiento sobre la Población de Tortuga Arrau (*Podocnemis expansa*) en el Orinoco Medio, Venezuela. *Interciencia* 31: 424-430.

Hernández-Valencia, I., V. González-Boscán, E. Zamora-Ledezma, V. Carrillo-Carrillo and A. Zamora Figueroa (2018). Environmental Impacts of the Oil Industry on the *Mauritia flexuosa* Swamp Palm Groves (Morichales) in Venezuela (33-72). In: *Oil contaminations: Impacts and offsets*. Emilio Potter and Alyssa Vega (eds.). Nova Science Publisher Inc.

Herrero, N., M. Montes, S. Penna, C. Suarez, C. Rivas, Z. Herrero e I. Farías (2004). Diagnóstico de la contaminación mercurial en la comunidad Santa María del Vapor, Municipio Sifontes, Edo. Bolívar. *Geominas*, 32(35): 59-64.

Hetier, J. M. y R. López-Falcón. *Tierras Llaneras de Venezuela*. Series Suelo y Clima. Cidiat. 549p.

Hobson, E.S. (1968). Predatory behaviour of some inshore fishes in the Gulf of California. *Res. Resp. U S. Fish Wildl. Serv.*, 73:1-92.

Hobson, E.S. (1972). Activity of Hawaiian reef fishes during the evening and morning transition between daylight and darkness. *Fish. Bull. Fish. Wildl. Serv.*, U.S., 70:715-740.

Holden, M. (1963). The population of fish in dry season pools of the Sokoto. *Fishery Publ. Colon*, OFF HMSO, London, 19: 1-58.

Honda, E. M. S. (1974). Contribuição ao conhecimento da biologia de peixes do Amazonas. II - Alimentação do tambaqui, *Colossoma bidens* (Spix). *Acta Amazonica*, 4: 47-53.

Hoorn, C. (1993). Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, 105: 267-309.

Hoorn, C. (1994). An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon River system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, 112: 187-238.

Hoorn, C. (1996). Miocene deposits in the Amazonian foreland basin. *Science*, 273: 122-123.

Hoorn, C., J. Guerrero, G. A. Sarmiento and M. A. Lorente (1995). Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology*, 23, 237-240.

Hubert, N. and J. F. Renno. (2006). Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography* (J. Biogeogr.) 33, 1414-1436.

Humboldt, A. (1821). *Recueil d'Observations Zoologiques*, 2.

Humboldt, A. y A. Bonpland (1799-1804). *Viajes a la regiones equinocciales del Nuevo Mundo*. Tomo III. (Trad. L. Alvarado) (1956). Imp. López, Buenos Aires, Argentina, 331 p.

IESA (Centro de Agronegocios) (2001). Estadística Pesquera Nacional. www.iesa.agronegocios.com. (preparado por Carlos Machado-Allison).

Ihering, R. Van (1973). Oviductal fertilization in the South American catfish *Trachycorystes*. *Copeia*, 4:202-205.

IUCN (1993). The Convention on Biological Diversity: an explanatory guide (Draft). IUCN Environmental Law Centre, Bonn, Germany, 143 p. (mimeo).

Johansen, K. (1966). Airbreaching in the teleost *Symbranchus marmoratus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 18:383-395.

Johansen, K. (1970). Airbreathing in fishes (361-411): En: W.S. Hoar and D. J. Randall, eds., *Fish Physiology*, vol. 4, Academic Press, New York.

Johansen, K., C. Lenfant, K. Schmidt-Nielsen y J.A. Pécersen (1968). Gas exchange and control of breathing in the electric eel, *Electrophorus electricus*. *Z. Vgl. Physiol.*, 61: 137-163.

Junk, W. (1970). Investigations on the ecology and production biology of the "Floating Meadows" (*Paspalo-Eichinochloetum*) on the Middle Amazon. I. *Amazoniana*, 2(4):449-495.

Junk, W. (1973). Investigations on the ecology and production-biology of the “Floating Meadows” (*Paspalo-Eichnochloetum*) on the Middle Amazon. II *Amazoniana*, 4(1):9-102.

Junk, W. J., G. M. Soares y F. M. Carvalho (1983). Distribution of fish species in a lake on the Amazon river floodplain near Manaus (Lago Camaleao), with spetial reference to extreme oxygen conditions. *Amazoniana*, 7: 397-431.

Kaatz, I. and D. J. Stewart. (2012). Bioacoustic variation of swimbladder disturbance sounds in Neotropical doradoid catfishes (Siluriformes: Doradidae, Auchenipteridae): Potential morphological correlates. *Current Zoology* 58 (1): 171-188.

Kapestsky, J. (1974). The Kafue River floodplain: an example of preimpoundment potential for fish production (497-523). En: E. Balony A. Coche (ed.) *Lake Kariba: a man-made tropical ecosystem in Central Africa*. Manage. Biol. 24, Dr. J. Junk Publ. The Hague.

Kapestsky, J. (1977). Some ecological aspects of the shallow lakes of the Magdalena floodplain, Colombia. IV Inter. Symp. Trop. Ecol. Panamá.

Kats, L. B. and L. M Dill (1998). The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience*, 5: 361-394.

Kirschbaum, F. and H. O. Schwassmann (2008). Ontogeny and evolution of electric organs in gymnotiform fish. *Journal of Physiology*. Paris.102(4-6):347-356.doi:10.1016/j.jphysparis.10.008. Epub.

Karlson, P. and M. Luscher, (1959). “Pheromones”: a new term for a class of biologically active substances. *Nature* 183:55-56.

Knap-Vispo, C.; F. Daza; C. Vispo y N. González (2003). The diet of morocoto (*Piaractus brachypomus*) in the lower Rio Caura in relation to its ecological role and its conservation. *Scientia Guaianae*, 12:367-391.

Knight, L. and F. Ladich. (2014). Distress sounds of thorny catfishes emitted underwater and in air: characteristics and potential significance. *The Journal of Experimental Biology* (2014) 217, 4068-4078 doi:10.1242/jeb.110957

Kramer, D. (1984). The evolutionary ecology of respiratory mode in fishes: an analysis based on the cost of breathing (67-80). En: *Evolutionary ecology of neotropical freshwaterfishes*. Dr. W. Junk Publ. The Hague.

Kramer, D., C. Lindsey, G. Moodie and E. Stevens (1978). The fishes and the aquatic environment of the Central Amazon basin, with particular reference to respiratory patterns. *Can. Journ. Zool.*, 56:717-729.

Kramer, D. y M. McClure (1980). Aerial respiration in the catfish, *Corydoras aeneus* (Callichthyidae). *Can. Journ. Zool.* 58: 1984-1991.

Kramer, D. y M. McClure (1982). Aquatic surface respiration, a wide spread adaptation in tropical fresh water fishes. *Env. Biol. Fish.*, 7(1):47-55.

Kramer, D. and J. P. Mehegan (1981). Aquatic surface respiration, an adaptative response to hypoxia in the guppy, *Poecilia reticulata* (Pisces, Poeciliidae). *Env. Biol. Fish.*, 6(3/4): 299-313.

Kramer, B. (1996). Electroreception and Communication in Fishes. *Progress in Zoology*, 42:1-119.

Lagler, K., J. Kapetsky and D. Stewart (1971). The fisheries of the Kafue flats, Zambia, in relation to the Kafue Gorge dam. Univ. Michigan Tech. Rep. F AO ROME, N° Fl: ZFZAM. 11 Tech. Rep. 1:1-161.

Ladich, F., and A. A. Myrberg. (2006). Agonistic behaviour and acoustic communication (122-148). In: *Communication in Fishes*. F. Ladich, S. P. Collin, P. Moller, & B. G. Kapoor (Eds.), Enfield, NH: Science Publishers.

Lasso, C. 2004. Los peces de la Estación Biológica El Frío y Caño Guaritico (estado Apure), Llanos del Orinoco, Venezuela. 5, Publicaciones del Comité Español del Programa MaB y de la Red IberoMaB de la UNESCO. Sevilla. 458 p.

Lasso, C. y A. Machado-Allison (2000). *Sinopsis de las especies de peces de la Familia Cichlidae presentes en la cuenca del Río Orinoco*. Univ. Central de Venezuela, IZT-MBUCV. Serie Peces de Venezuela, 150 p. + láms.

Lasso, C. A. Machado-Allison y D. Taphorn (2016). Fish and aquatic habitats of the Orinoco River Basin: diversity and conservation. *Journal of Fish Biology* doi:10.1111/jfb.13010, available online at wileyonlinelibrary.com

Lasso, C. A., E. Agudelo Córdoba, L. F. Jiménez-Segura, H. Ramírez-Gil, M. Morales-Betancourt, R. E. Ajiaco-Martínez, F. de Paula Gutiérrez, J. S. Usma Oviedo, S. E. Muñoz Torres y A. I. Sanabria Ochoa (Editores). 2011. I. *Catálogo de los recursos pesqueros continentales de Colombia*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia, 715 p.

Lasso, C. A., R. S. Rosa, P. Sánchez-Duarte, M. A. Morales-Betancourt y E. Agudelo-Córdoba (Editores). 2013. *IX. Rayas de agua dulce (Potamotrygonidae) de Suramérica. Parte I. Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Brasil, Guyana, Surinam y Guayana Francesa: diversidad, bioecología, uso y conservación*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. 368 p.

Ledecky, E. (1966). Spawning piranhas. *Tropical Fish Hobb.*, 14 (1):5-14.

Lewis, W., F. Wibezañ, J. Saunders and S. Hamilton (1990). The Orinoco River as a ecological system. *Interciencia*, 15(6): 346-357.

Lewontin, R. (1970). The units of selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1: 1-18.

Liem, K. (1969). Adaptative morphological feamres correlated with the invation of terrestrial habitats by the amphibious fish order Synbranchiformes. *Amer. Zool. (Abstr.)*, 9:1147.

Lissmann, H. (1961). Ecological studies on Gymnotids (215-226). En: C. Chagas y A. Paes, ed., *Bioelectrogenesis*, Amsterdam, Elsevier.

Lissmann, H. (1963). Electric location by fishes. *Sciet. Amer.*, 208: 50-59.

Lopez, H. y A. Machado-Allison (1975). Algunos aspectos del desarrollo y crecimiento de *Loricaria laticeps* (Osteichthyes, Siluriformes, Loricariidae). *Acta Biol. Venez.*, 9(1): 51-76.

López-Hernández, I., M. Niño, L. García, M. Sosa y F. Tovar (1986a). Balance de elementos en una sabana inundable (Módulo Experimental de Manteca!, Edo. Apure, Venezuela). I. Entradas y salidas de materiales. *Acta Cient. Venez.*, 37:174-181.

López-Hernández, I., M. Niño, L. García, M. Sosa y F. Tovar (1986b) . Balance de elementos en una sabana inundable (Módulo Experimental de Manteca!, Edo. Apure, Venezuela). II. Balances de entradas y salidas. *Acta Cient. Venez.*, 37:182-184.

López-Fernández, H. and, K. O. Winemiller (2000). A review of Venezuelan species of *Hypophthalmus* (Siluriformes: Pimelodidae) *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, Vol. 11(1): 35-46.

Loubens, G. (1969). Étude de certains peuplements ichthyologiques par des peches au poison (1° nota). *Cab. Orstom Hydrobiol.*, 3: 45-73.

Lovejoy, T. E. (1981). Prepared statement. En: *Tropical deforestation, an overview, the role of international organizations, the role of multirnational organizations*. Hearing before the Subcommitee of International Organizations of the Commitee of Foreing affairs. House of Representatives, 96th Congress. Washington, D.C.

Lowe-McConnell, R. (1964). The fishes of the Rupununi Savanna District of British Guiana. Pt. I. Grouping of fish species and effects of the seasonal cycles on the fish. *Journ. Linn. Soc. (Zool.)*, 45:103-144.

Lowe-McConnell, R. (1967). Some factors affecting fish populations in Amazonian waters. *Atas do Simposio sobre a Biota Amazonica*, 7: 177-186.

Lowe-McConnell, R. (1969). Speciation in tropical freshwater fishes. *Biol. Journ. Linn. Soc.*, 1: 51 -75.

Lowe-McConnell, R. (1975). *Fish Communities in Tropical freshwaters*. Longman, N.Y., 337 p.

Lowe-McConnell, R. (1984). The status of studies on South American freshwater food fishes (139-156). En: *Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes*. T Zaret, ed., W Junk Publ. (Nedeterlands).

Lowe-McConnell, R. (1987). *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge Univ. Press, NY., 382 p.

Lundberg, J.G. (1998). The temporal context for the diversification of Neotropical fishes.(49-68). En: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (Malabarba, Reis, Vari, Lucena & Lucena eds). Edipucrs, Porto Alegre. 603 p.

Lundberg, J. G., L. G. Marshall, J. Guerrero, B. Horton, M. C. S. L. Malabarba and F. Wesselingh (1998). The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers (13-48). En: *Phylogeny and classification of Neotropical fishes* (ed. by L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena and C.A.S. Lucena). Edipucrs, Porto Alegre.

MAC-SARPA (1995). *La acuicultura en Venezuela*. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas, 230 p

McArthur, R. y E. O. Wilson (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press., N.J., 203 p.

Machado-Allison, A. (1974). Etapas del desarrollo de *Piabucina pleurotaenia* Regan, 1903. (Characiformes-Lebiasinidae). *Acta Biol. Venez.*, 8(3):579-622.

Machado-Allison, A. (1977). Aspectos de la biología de *Hoplosternum littorale* En: Memoria, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, 103 p. Mimeo.

Machado-Allison, A. (1982a). Studies on the systematics of the Subfamily Serrasalminae (Pisces, Characidae). Ph.D. Thesis. The George Washington University. Washington, D. C. 267 p.

Machado-Allison, A. (1982b). Estudios sobre la Subfamilia Serrasalminae (Teleostei, Characidae). Parte I. Estudio comparado de los juveniles de las "cachamas" de Venezuela (Géneros *Colossoma* y *Piaractus*). *Acta Biol. Venez.* 11 (3): 1-102.

Machado-Allison, A. (1983). Estudios sobre la sistemática de la Subfamilia Serrasalminae (Teleostei, Characidae). Parte II. Discusión sobre la condición monofilética de la subfamilia. *Acta Biol. Venez.*, 11 (4): 145-195.

Machado-Allison, A. (1984). El llano y sus peces. *Boletín de Biología* (5), Cenamec, Caracas, 15 p.

Machado-Allison, A. (1985). Estudios sobre la sistemática de la Subfamilia Serrasalminae (Teleostei-Characidae). Parte III. Sobre el estatus genérico y relaciones filogenéticas de los géneros *Pygopristis*, *Pygocentrus*, *Pristobrycon* y *Serrasalmus*. *Acta Biol. Venez.*, 12(1): 19-42.

Machado-Allison, A. (1986). Aspectos sobre la historia natural del "curito" *Hoplosternum littorale* (Hanckock, 1928) (Siluriformes-Callichthyidae) en el bajo llano de Venezuela: desarrollo, alimentación y distribución espacial. *Acta Cient. Venez.* ,37(1): 72-78.

Machado-Allison, A. (1987a). Los morichales. *Revista Hola Soy Venezuela*, 1:47-48.

Machado-Allison, A. (1987b). *Los peces de los llanos de Venezuela: un ensayo de su historia natural*. CDCH-Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. 1a Edición 141 p.

Machado-Allison, A. (1987c). *Los peces de los ríos Caris y Pao, Estado Anzoátegui: clave ilustrada para su identificación*. Ediciones Corpoven, Caracas, 67p.

Machado-Allison, A. (1990). Ecología de los peces de las áreas inundables de los llanos de Venezuela. *Interciencia*,15(6): 411-423.

Machado-Allison, A. (1992). Larval ecology of fish of the Orinoco basin (Chapter 3: 45-59). En: *Reproductive biology in South American vertebrates*, W. Hamlett Editor, Springer Verlag, N.Y.

Machado- Allison, A. (1993). *Los peces de los llanos de Venezuela: un ensayo sobre su historia natural* (2ª edición), CDCH-UCV, Caracas, 143 p.

Machado-Allison, A. (1994a). Los esteros de las zonas inundables de Venezuela. Ictiofauna y conservación. *Tribuna del Investigador*, 1(2): 76-89.

Machado-Allison, A. (1994b). Factors affecting fish communities in the flooded plains of Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 15(2):59-75.

Machado-Allison, A. (2001). *Contribuciones al conocimiento de la ictiología continental venezolana*. Trabajo de ingreso a la Academia de Ciencias Físicas Matemáticas y Naturales, Caracas, 150 p.

Machado-Allison, A. (2005). *Los peces de los llanos de Venezuela: un ensayo de su historia natural*. CDCH-Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. 3ra Edición 222 p.

Machado-Allison, A. (2008). Sobre el origen del Río Orinoco, su relación con cuencas vecinas, las evidencias biológico-paleontológicas y la conservación de hábitats acuáticos: una revisión basada en la información íctica. *Bol. Acad. C. Fís., Mat. y Nat.* Vol. LXVII (3-4): 25-64.

Machado-Allison, A. (2012). Notas sobre el problema del derrame de petróleo en el Río Guarapiche, Estado Monagas, Venezuela. *Revista Natura Digital*. <http://www.natura-digital.com/index>.

Machado-Allison, A. (2014). Sobre las Amenazas de Transformación de los Ecosistemas Acuáticos en Venezuela. *Tribuna del Investigador*, Vol. 15(1-2): 60-64.

Machado-Allison, A. (2015). La minería en Guayana, sus efectos ambientales y sobre la salud humana. *Bol. Acad. C. Fís., Mat. y Nat.* Vol. LXXV(1): 9-30.

Machado-Allison, A. (2016). The conservation of aquatic ecosystems of the Orinoco river basin. *Journal of Fish Biology*, 2016. doi:10.1111/jfb.12867, available online at wileyonline library. com.

Machado-Allison, A. (2017a). La Conservación de ambientes acuáticos: Petróleo y otras actividades mineras en Venezuela. (Capítulo 9: 189-201). En: Douglas Rodríguez Olarte (ed). *Ríos en Riesgo en Venezuela. Volumen I. Valor de Patrimonio y eventos transversales. Colección Recursos Hidrobiológicos de Venezuela.* . Universidad Centro-Occidental Lisandro Alvarado.

Machado-Allison, A. (2017b). Mining in Venezuela: its effects on the environment and human health (347-362). En: C. Araujo y C. Shin (eds). *Ecotoxicology in Latin America*. Nova Publishers.

Machado-Allison, A. (2020). Mundos Significativos: Escuchar y aprender más allá del humano: Comunicación en un mundo oscuro: Un desafío científico. *Bol. Acad. Cien. Fis. Mat. y Nat.* (en prensa)

Machado-Allison, A. y Blanca Bottini (2010). Especies de la pesquería continental venezolana: un recurso natural en peligro. *Nota Académica. Bol. Acad. C. Fís., Mat. y Nat.* Vol. 2010. LXX No. 1: 59-75.

Machado-Allison, A., B. Chernoff, R. Royero-León, F. Mago-Leccia, J. Velásquez, C. Lasso, H. López-Rojas, A. Bonilla-Rivera y F. Provenzano (2000). Ictiofauna de la cuenca del Río Cuyuní en Venezuela. *Interciencia*, 25(1):13-21.

Machado-Allison, A. y B. Chernoff (2020). El Río Caura: desde la pristinidad a su destrucción. (Capítulo 1: 39-56). En: Rodríguez-Olarte, D. (Editor). *Ríos en riesgo de Venezuela*. Volumen 3. Colección Recursos Hidrobiológicos de Venezuela. Universidad Centroccidental Lisandro Alvarado (UCLA). Barquisimeto, Lara.

Machado-Allison, A. O. Brull y C. Marrero (1987). Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Caris y Pao, Edo Anzoátegui. Sección de Fauna Acuática. UCV-Meneven, Caracas, Informe Final Proyecto Meneven Car-33, 1984-1987, 80 p.

Machado-Allison, A., B. Chernoff, f. Provenzano, P. Willink, A. Marcano, P. Petry y B. Sidklauskas (2002) . Identificación de áreas prioritarias para conservación en la cuenca del Río Caura, Estado Bolívar, Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 22(3-4):37-65.

Machado-Allison, A., R. de la Fuente e I. Mikolji (2018). “*Catálogo Ilustrado de los Peces del Parque Nacional Aguaro-Guariquito*”. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (ACFIMAN), Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET) y Fundación para el desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (FUDECI). Caracas. 528 p.

Machado-Allison, A. y W. Fink (1996). *Los peces caribes de Venezuela*. Colección Monografías. CDCH-UCV, Caracas, 149 p.

Machado-Allison, A., W. Fink y M.E. Antonio (1989). Revisión del Género *Serrasalmus* y géneros relacionados de Venezuela. Notas sobre la morfología y sistemática de *Pristobrycon striolatus* (Sceindachner, 1908). *Acta Biol. Venez.*, 12(3-4):140-171.

Machado-Allison, A. y C. García (1986). Food habits and morphological changes during ontogeny in three serrasalmin fish species of the Venezuelan floodplains. *Copeia*, 1: 123-126.

Machado-Allison, A. y H. López (1975). Etapas del desarrollo de *Loricariichthys typus* (Bleeker, 1864) (Osteichthyes, Siluriformes, Loricariidae). *Acta Biol. Venez.*, 9(1):93-119.

Machado Allison, A. y C. Machado Allison (1992). *La fauna venezolana: Atlas imagen de Venezuela*. Pdvsa-Instituto de Ingeniería, Caracas.

Machado-Allison, A., F. Mago-Leccia, O. Castillo, R. Royero, C. Marrero, C. Lasso y F. Provenzano (2005). Lista de especies de peces reportadas en los diferentes cuerpos de agua de los Bajos Llanos de Venezuela (191-200). En: A. Machado-Allison. *Los Peces de los Llanos de Venezuela: Un ensayo sobre su historia natural*. (Colección Estudios). 3ra Edición. CDCH-UCV. Caracas.

Machado-Allison, A. F. Provenzano, L. Mesa y A. Marcano (2007). Informe Final **Fauna Acuática**. En: Proyecto *Estudio Socio Ambiental Específico para la Ubicación de la Refinería de Cabruta*. 2007. PDVSA-Fundación UCV.122p.

Machado-Allison, A. F. Provenzano, L. Mesa y A. Marcano (2008). *Estudio ambiental específico para la microlocalización de la Refinería de Cabruta Estado Guárico: Fauna Acuática*. PDVSA-Fundación UCV. 60p.

Machado-Allison, A. y A. Rodríguez Acosta (2005). *Animales venenosos y ponsoñosos de Venezuela*. CDCH. Colección Estudios, Caracas, 108 p.

Machado-Allison, A. y R. Royero (1986). Biomasa total y hábitos alimentarios en peces de un ecosistema riverino restringido en Venezuela. *Acta Cient. Venez.*, 37(1): 94-95.

Machado-Allison, A. y T. Zaret (1984). Datos sobre la biología reproductiva de *Hoplosternum littorale* (Siluriformes, Callichthyidae) de Venezuela. *Acta Cient. Venez.*, 35(2):142-146.

Madriz, E., L. Arias, R. Bello y G. Lara (1990). El sistema de riego del Río Guárico. Diagnóstico socio-económico ambiental. Informe Final CDC/UCV, Caracas (mimeo).

Mago-Leccia, F. (1970). *Lista de los Peces de Venezuela*. Ofic. Nac. de Pesca, MAC, 283 p.

Mago-Leccia, F. (1970). Estudios preliminares sobre la ecología de los peces de los llanos de Venezuela. *Acta Biol. vénez.*, 7 (1): 71-102.

Mago-Leccia, F. (1976a). Los peces de la Familia Sternopygidae de Venezuela. *Acta Cient. vénez.*, 29(Supl. 1):1-89.

Mago-Leccia, F. (1976b). Los peces Gymnotiformes de Venezuela, un estudio preliminar para la revisión del grupo en la América del Sur. Tesis Doctoral. Univ. Central de Venezuela. Caracas, 376 p., 108 figs., 26 tablas.

Mago-Leccia, F. (1978). *Los peces de agua dulce de vénezuela*. Cuadernos Lagoven, 35 p.

Mago-Leccia, F. (1983). *Entomocorus gameroi*, una nueva especie de bagre auqueniptérico (Teleostei, Siluriformes) de Venezuela, incluyendo la descripción de su dimorfismo sexual secundario. *Acta Biol Venez.*, 11(4):215-236.

Mago-Leccia, F. (1994). *Electric fishes of the continental waters of America*. Biblioteca Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas, vol. XXIX, 206 p.+ tablas.

Mago-Leccia, F. y T. Zaret (1978). The taxonomic status of *Rhabdolichops troscheli* (Kaup, 1856), and speculations on gymnotiforms evolution. *Env. Biol Fish.*, 3(4): 379-384.

Mago-Leccia, F. Malabarba, M.C.S.L. (1998) Phylogeny of fossil Characiformes and palaeobiogeography of the Tremembe' formation, Saõ Paulo, Brazil (69–84.). En: *Phylogeny and classification of Neotropical fishes* (ed. by L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. Lucena and C. A. S. Lucena), Edipucrs, Porto Alegre.

Malabarba, M.C.S.L. (1998) Phylogeny of fossil Characiformes and palaeobiogeography of the Tremembe' formation, Sao Paulo, Brazil (69–84). In: *Phylogeny and classification of Neotropical fishes* (ed. by L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena and C.A.S. Lucena), Edipucrs, Porto Alegre.

Marlier, G. (1967a). Ecological studies on some lakes of the Amazon Valley. *Amazoniana*, 1:91-115.

Marlier, G. (1967b). Hydrology in the Amazon region. *Atas do Simposio sobre a Biota Amazonica*, 3 (Limnologia): 1-7.

Marlier, G. (1969). Le eauz de l'Amazonie. *Nat. Belges*, 50: 541-563

Marlier, G. (1973). Limnology of the Congo and Amazon rivers (223-238). En: B.J. Meggers, E. Eyensu y W. Duckworth, eds., *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*, Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.

Marcano, A., L. Mesa, J. Paz y A. Machado-Allison (2007). Adiciones al conocimiento y conservación de los peces del Sistema Aguaro-Guariquito y Río Manapire, cuenca del Río Orinoco, estado Guárico, Venezuela. *Acta Biol. Venez.*:36-49.

Marrero, C. (1983). Biología de *Rhamphichtys marmoratus* (Teleostei, Rhamphichthyidae), en el bajo llano de Venezuela (Alimentación). Trab. Esp. Grado, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 110 p.

Marrero, C. (1986). Hábitos alimentarios y morfología funcional en peces Gymnotiformes. Tesis Doctoral, Postgrado Ecología UCV, Caracas, 160 p.

Marrero, C. (2011). *Humedales de los llanos venezolanos*. Trabajo de Ascenso. Unellez, Guanare, 158 p.

Marrero, C., O. Castillo y A. Machado-Allison (1987). Primera cita del Género *Traverella* (Edmunds, 1948) (Insecta, Ephemeroptera) para Venezuela y comentarios preliminares acerca de la importancia del bentos en la dieta de los peces Gymnotiformes del Río Apure. *Biollania* (5): 123-138.

Marrero, C., A. Machado-Allison, V González y J. Velásquez. (1997). Ecología y distribución de los peces de los morichales de los llanos orientales de Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 17(4): 65-79.

Mathes, H. (1964). Les poissons du lac Tumba et de la région d'Ikela. Etude systematique et ecologique. *Ann. Mus. R. Afr. Cent. Sci. Zool*, 126: 1-204.

Mazzoldi, C., V. Lorenzi, M. B. Rasotto (2006). Variation of male reproductive apparatus in relation to fertilization modalities in the catfish families Auchenipteridae and Callichthyidae (Teleostei: Siluriformes). *Journal of Fish Biology*, 70(1):243-256. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2006.01300.x

Medina, E., R. Herrera, C.F. Jordan y H. Klinge (1977). The Amazon Project of the Venezuelan Institut for Sciencific Research. *Nat. Resources*, 13(3): 4-6.

Mees, G. (1974). The Auchenipteridae and Pimelodidae of Suriname (Pices, Nematognathi). *Zool. Verhand. Leiden.*, 132: 1-246.

Meyer, J. L., M. J. Paul, y Taulbee, W. K. 2005. Stream ecosystem function in urbanizing landscapes. *Journal of the North American Benthological Society*. 24: 602-612.

Moller, P. (1995). Electric fishes: History and Behavior. Chapman & Hall.

Milano, S. (2014). Venezuela. (219-247). En: (SPDA. 2014). *La realidad de la minería ilegal en países amazónicos*. Sociedad Peruana de Derechos Ambientales. Perú.

Miranda Ribeiro, P. (1968). Sobre o dimorfismo sexual no gênero *Auchenipterus* Valenciennes, 1840 (Pisces, Auchenipteridae). *Bol. Mus. Nac. Rio Janeiro Zool.*, 261:1-11.

Mora Polanco, A., Sánchez Calderón, L., Mac-Quahe Romero, C. Visáez Salazar, F. and Calzadilla, M. (2008). Geoquímica de los ríos morichales de los llanos orientales venezolanos. *Interciencia*, 33: 717-724.

Motwani, M. e Y. Kanwai (1970). Fish and fisheries in the conformed right channel of the R. Niger at Kainji (Vol 1: 27-48) En; S. Visser (ed.). *Kainji Lake Studies*. Vol. 1 Ecology. Nigerian Est. Soc. Econ. Research. Ibadan Univ. Press. Ibadan.

Myers, A. A. and P. S. Giller (eds) (1988). *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animals and plant distributions*. Chapman and Hall, London.

Myers, G. (1972). *The piranha book*. TFH Publ. Neptune City, N.J., 128 p.

Nakamura, K., C. A. Lasso, C. Vispo y M. Ortaz. (2004). Observaciones subacuáticas: una herramienta efectiva para la obtención de datos ecológicos y etológicos en comunidades ícticas continentales. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* ("2002"), 157: 83-110.

Nelson, G., 1964. Behaviour and morphology in Glandulocaudine fish es. *Univ. Calif. Publ. Zool*, 75:59-152.

Nelson, G. and N. Platnick (1981). *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.

Nelson, J. A., M. E. Whitmer, E. A. Johnson, D. Wubah, and D. J. Stewart. (1999). Wood-eating catfishes of the genus *Panaque* (Eigenmann and Eigenmann): gut microflora and enzyme activities. *Journal of Fish Biology*, 54: 1069-1082.

Nico, L. y D. Taphorn (1989). Food habits of piranhas in the low llanos of Venezuela. *Biotropica*, 20(4):311-321.

Nico, L.G. y D. C. Taphorn (1994). Mercury in fish from goldmining regions in the upper Cuyuni river system, Venezuela. *Fresenius Environmental Bulletin*, 3: 287-292.

Novoa, D. (2002). Los recursos pesqueros del eje fluvial Orinoco-Apure: presente y futuro. Instituto Nacional de la Pesca y Acuicultura-INAPESCA-. Ministerio de Agricultura y Tierra. República bolivariana de Venezuela. Caracas. 141 p.

Nirchio, M. y J. E. Pérez (2002). Riesgos del cultivo de tilapias en Venezuela. *Interciencia*, 27:39-44.

Nores, M. (1999). An alternative hypothesis to the origin of Amazonian bird diversity. *Journal of Biogeography*, 26: 475-485.

Novoa, D. y F. Ramos (1978). *Las pesquerías comerciales del Río Orinoco*. Corporación Venez. Guayana. Proyecto Pesquero, 161 p.

Novoa, D y F. Ramos (1982). Aspectos generales sobre la biología y pesquería de la zapoara (*Semaprochilodus laticeps*). (107-128). En: Novoa, D. (Ed.). Los recursos pesqueros del río Orinoco y su explotación. Corporación Venezolana de Guayana.

Novoa, D.y F. Ramos (1982). Aspectos generales sobre la biología de las principales especies de importancia comercial en el Río Orinoco. En: D. Novoa, comp., *Los recursos pesqueros del río Orinoco y su explotación*. Corporación Venezolana de Guayana (CVG), 386 p.

Ojasti, J. (1987). *Fauna del sur de Anzoátegui*. Corpoven, 38 p.

Ojasti, J. y Rutkis, E. 1965. Un planteamiento para la conservación de la tortuga del Orinoco. *Agricultor Venezolano*, 228:32-37

Official Gazette of the Republic of Venezuela (1996a). Gazette No. 36,059 of 7-10-1996. Morichales

Official Gazette of the Republic of Venezuela (1996b). Gazette No. 36,062 of 10-10- 1996. Morichales.

Ortiz-Moreno, M. L. y J. A. Rodríguez-Pulido (2017). Estado del conocimiento y amenazas de la tortuga sabanera (*Podocnemis vogli*, Podocnemididae) en Colombia. ORINOQUIA - Universidad de los Llanos-Villavicencio, Meta. Colombia Vol. 21(1) <http://dx.doi.org/10.22579/20112629.391>

Pacheco C. E., M. I. Aguado and D. Mollicone (2014). Identification and characterization of deforestation hot spots in Venezuela using MODIS satellite images. *Acta Amazonica*, 44:185-196.

Paez, R. (1868). Escenas rústicas en Sur América o vida en los llanos de Venezuela. Ediciones Centauro, Caracas.

Parenti, L. (1981). A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, N.Y., 168(4):341-357.

Patton, J.L. & M. N. F. Da Silva (1998). Rivers, refuges and ridges: the geography of speciation of Amazonian mammals (202–216). *Endless forms: species and speciation* (ed. by S. Berlocher and D. Howard), Oxford University Press, New York.

Patton, J. L., M. N. F. Da Silva and J. R. Malcolm (1994). Gene genealogy and differentiation among arboreal spiny rats (Rodentia: Echimyidae) of the Amazon basin: a test of the riverine barrier hypothesis. *Evolution*, 48:1314-1323.

Pereira, G., H. Egáñez y J. Monente (1996). Primer reporte de una población silvestre, reproductiva, de *Macrobrachium rosenbergzi* (De Man) (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) en Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 16(3):93-95.

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*, (121): 143-162.

Pérez-Hernández, D. (1983). Comportamiento hidrológico y sensibilidad ambiental de los morichales como sistemas fluviales. Mammr Informe Técnico DGSIIA IT 127, Caracas.

Pérez J. E. y K. Rylander (1998). Hybridization and its effects on species richness in natural habitats. *Interciencia*, 23: 137-139.

Pérez, J. E., A. Gómez y M. Nirchio (1999). FAO and tilapia. *Interciencia*, 24:321-323.

Pérez J. E., C. Alfonsí, M. Nirchio, C. Muñoz y J. Gómez (2003). The introduction of exotic species in aquaculture: a solution or part of the problem. *Interciencia*, 28(4):234-238.

Peterson, C. C., F. W. Keppeler, D. E. Saenz, L. M. Bower and K. O. Winemiller (2017). Seasonal variation in fish trophic networks in two clear-water streams in the Central Llanos region, Venezuela. *Neotropical Ichthyology*, 15(2): e160125, DOI: 10.1590/1982-0224-20160125.

Pettersen, R., B. Madsen, M. Wilzbach, C. Magadza, A. Paarlberg, A. Kullberg y K. Cummins (1987). Stream management: emerging global similarities. *Ambio*, 16(4):166-179.

Petts, G. E. (1985). *Impounded rivers*. J.S. Wiley and Sons, New York, 344 p.

Petts, G. E. (1990a). Regulation of large rivers: Problems and possibilities for environmentally sound river development in South America. *Interciencia*, 15(6):388-395.

Petts, G. E. (1990b). The role of ecotones in aquatic landscape management (227-261). En: *The role of ecotones in aquatic landscapes*. Parthenon Press, London.

Petts, G. E., H. Moller y L. Roux (1989a). *Historical change of large alluvial rivers: Western Europe*. Wiley, Chichester, UK, 335 p.

Petts, G. E., J. G. Imhof, B. Manny, J. Maher y S. Weisenberg (1989b). Management of fish population in large rivers. *Canadian Special Publ. Fisheries and Aquatic Sciences*, 106: 429-443.

Pianka, E. (1978). *Evolutionary ecology* (2ª edición). Harper y Row Publ., 397 p.

Platnick, N. y G. Nelson (1978). A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.*, 27: 1-16.

Ponce, V. (1995). Hydrologic and environmental impact of the Parana-Paraguay waterway on the Pantanal of Mato Grosso. Brazil, Special Report of the Environmental Defense Fund, Berkeley, CA., 40 p.

Prance, G. (1973). Phytogeographic support in the theory of Pleistocene Forest Refuge in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythydaceae. *Acta Amazonica*, 3:5-28.

Prance, G. T. (ed.) (1982). *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York.

Pringle, C. M. (1997). Expanding scientific research programs to address conservation challenges in freshwater ecosystems (305-319). En: Pickett STA, Ostfield RS, Schachak M, Likens GE, eds. *The ecological basis of conservation: heterogeneity, ecosystems, and biodiversity*. Chapman and Hall, New York.

Pringle, C. M., M. C. Freeman y B.J. Freeman (2000). Regional effects of hydrological alterations on riverine macrobiota in the New World: tropical-temperate comparison. *BioScience*, 50:807-823.

PROA 1993. Informe general sobre el estudio de factibilidad de ejecución para ampliación de navegabilidad del río Apure. Caracas-Venezuela 129 pp.

Profauna. (1994). Plan estratégico: Supervivencia del caimán del Orinoco en Venezuela. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, Servicio Autónomo de Fauna Profauna. 15p.

Provenzano, F. (1980). Biología de *Pimelodus blocii* (Valenciennes, 1840) (Teleostei, Siluriformes, Pimelodidae) en los llanos de Venezuela. I. Reproducción. Trab. Esp. de Grado, Esc. Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 54 p.

Provenzano, F. (1984). Aspectos de la reproducción en peces Gymnotiformes del bajo llano de Venezuela. Trab. Ascenso (Asistente), Fac. de Ciencias, Univ. Central de Venezuela, Caracas, 44 p.

Provenzano, F., A. Machado-Allison, J. Andrade y A. Marcano (2010). Informe Final Fauna Acuática. Proyecto Microlocalización de Muelles y Patios de Almacenamiento sector Orinokia, Estado Anzoátegui. FundaUCV-PDVSA. S.A. 84 pp.

Provenzano, F., A. López, A. T. Herrera, J. M. Andrade, L. M. Mesa, M. González y A. Marcano. 2008. Ictiofauna. Cap. 5: 245-338. *En: Evaluación sistémica de las condiciones socio-ambientales en el área Junín de la faja petrolífera del Orinoco, a escala 1:100.000. Informe Final, PDVSA, Ministerio de Energía y Minas, Caracas, Venezuela.*

Ramírez-Gil, H. (1987). Determinación preliminar de las épocas de reproducción de las principales especies ícticas comercializadas en la parte alta del río Meta. Informe Técnico Inedito INDERENA. Villavicencio, Meta, Colombia. 23 p.

Ramírez-Gil, H. y R. E. Ajiaco-Martínez. (1997). Aspectos preliminares de la biología pesquera del yaque, *Leiarius marmoratus* (Gill, 1870) (Pisces:Siluriformes:Pimelodidae) en la parte alta del río Meta (Orinoquia colombiana). *Boletín Científico INPA* 5: 75-87.

Ramos, S., S. Danielewski y G. Colomine (1981). Contribución a la ecología de los vertebrados acuáticos en esteros y bajíos de sabanas moduladas. *Bol. Soc. Cienc. Nat.*, 198: 79-103.

Rangel, M. (1979). La construcción de embalses y su impacto ambiental sobre las pesquerías. D.G.I. / M.E./ T 04. Marnr.

Räsänen, M. E., J. S. Salo, H. Jungnert, and L.R. Pittman (1990). Evolution of the western Amazon lowland relief: impact of Andean foreland dynamics. *Terra Nova*, 2, 320–332.

Räsänen, M. E., R. Neller, J. S. Salo and H. Jungner (1992). Recent and ancient fluvial deposition systems in the Amazonian foreland basin, Peru. *Geological Magazine*, 129, 293–306.

RED ARA (2013). *La contaminación por mercurio en la Guayana Venezolana: Una propuesta de Diálogo para la acción.* Red Ara y Avina, 38p.

Regier, H. y E. Cowell (1972). Applications of ecosystem theory succession, diversity, stability, stress and conservation. *Biological Conservation*, 4(2):83-8.

Reid, B. S. (1983). La biología de los bagres rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. tigrinum* en la cuenca del río Apure, Venezuela. *Revista UNELLEZ de Ciencia y Tecnología* 1 (1):13-41.

República de Venezuela. (1991). Decreto No 846. Norma para la Protección de los Morichales. Gaceta Oficial de la República de Venezuela N° 34.642 del 27-11-1991

República de Venezuela. (1996a.) Decreto 1,485. Gaceta Oficial de la República de Venezuela N° 36,059 del 7-10-1996.

República de Venezuela. (1996b.) Decreto 1,486. Gaceta Oficial de la República de Venezuela N° 36,062 del 10-10-1996.

Ramírez M. (1956). Estudio biológico de la tortuga arrau, Venezuela. *El Agricultor Venezolano* (190): 44-63.

Roberts, E. (1973). Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins (239-254). En B. Meggers, E. Ayensu y D. Duckworth, eds. *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review*. Smithsonian Institution Press.

Rodríguez, A. y W Lewis (1990). Diversity and species composition of fish communities on Orinoco floodplain lakes. *Nat. Geogr. Res.*, 6(3):319-328.

Rodríguez, M. K. O. Winemiller, W, M. Lewis, Jr. and D. C. Taphorn B. (2007) The freshwater habitats, fishes, and fisheries of the Orinoco River basin. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 10(2): 140-152. DOI: 10.1080/146349807013 506 86

Rodríguez, O. 1997. Historia contemporánea de las pesquerías en el río Guaviare. Proyecto: Evaluación y caracterización de la pesca comercial en el eje Guayabero-Guaviare. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas- SINCHI, Regional Norte. 64 p.

Rodríguez-Olarte, D. (1995). Notas sobre los peces del río Merecure, cuenca del río Tuy: nuevos reportes, aspectos sobre su ecología y situación actual. *Biollania*, 12:49-62.

Rodríguez-Olarte, D. 2004. Los peces y las pesquerías en el parque nacional Aguaro-Guariquito, estado Guárico, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*. 161:19-40.

Rodríguez-Olarte, D., M. B. Gómez, C. J. Marrero y L. M. Marco (2017). Río Turbio: un síndrome urbano en la vertiente andina del Orinoco (59-74). En: Rodríguez-Olarte, D. (Editor). *Ríos en riesgo de Venezuela. Volumen 1*. Colección Recursos hidrobiológicos de Venezuela. Universidad Centrocidental Lisandro Alvarado (UCLA). Barquisimeto, Lara. Venezuela.

Rodríguez Olarte, D. y C. Kossowski (2004). Nota técnica reproducción de peces y consideraciones ambientales en eventos de crecidas en el Río Portuguesa, Venezuela. *Bioagro* 16(2): 143-147.

Rodríguez-Olarte, D. A. Araujo Q., G.o Bianchi P., S. Boher, O. Castillo, Y. Cordero P., J. Escudero, Á. Fernández, J. E. García, O. Lasso-Alcalá, M. Martínez, C. J. Marrero, J. M. Mendoza, V. Morón Z., P. Rodríguez B., S. Segnini, A. E. Seijas, J. Velásquez (2019). Los ríos en riesgo de Venezuela y la ruta para su conservación. *Ecotrópicos*, 31:1-8.

Romero, A., N. Fuentes y K. Schrestha (1987). Concentraciones de mercurio y sintomatología gastrointestinal en pacientes mineros del Estado Bolívar. *Gen*, 41(2):41-47.

Röpke, C. P., E. F. Ferreira y J. Zuanon J (2013). Seasonal changes in the use of feeding resources by fish in stands of aquatic macrophytes in an Amazonian floodplain. *Braz Environ Biol Fish*. doi:10.1007/s10641-013-0160-4.

Roy, M. S., J. M. C. Silva, P. Arctander, J. García-Moreno and J. Fjeldsa (1997). The speciation of South American and African birds in montane regions (325–343). *Avian molecular evolution and systematics* (ed. by D.P. Mindell) Academic Press, New York.

Royero, R. (1993). *Peces ornamentales de Venezuela*. Cuadernos Lagoven, Caracas, 105 p.

Royero, R. (1994). Etnoictiología en Venezuela: estudio preliminar (147-176). En: *500 años de la América Tropical*. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas.

Santos, G., E. Ferreira y J. Zuanon. 2006. Peixes comerciais de Manaus. IBAMA/AM; ProVarzea. 135 p.

Santos, H. B., F. P. Arantes, E. V. Sampaio y Y. Sato (2013). Artificial reproduction and reproductive parameters of the internally inseminated driftwood catfish *Trachelyopterus galeatus* (Siluriformes: Auchenipteridae). *Ichthyol Res* (2013) 60:142–148. DOI 10.1007/s10228-012-0324-9.

Sazima, I. (1984). Scale-eating in characoids and other fishes (9-23). En: T. Zaret, ed. *Evoiuitionary ecology on neotropical freshwater fishes*. Dr. W Junk Publ. The Hague.

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. *Publicaciones de la Asociación Amigos de Doñana*, 2: 1-58. España.

Shepard (1977). The existence of Mullerian Mimicry. *Evoiuition*, 31:452-453.

Sioli, H. (1967). Studies in Amazonian waters. En *Atas do Simposio sobre a Biota Amazonica*, 3 (Limnología): 8-50.

Sisgril (1990). Simposio Internacional sobre Grandes Ríos Latinoamericanos. *Interciencia*, 15(6): 1-190.

Silva, M. I Arredondo, S. Arrijoja, N. Chadi, A.Loreto y E. Molina (2004). Determinación de factores epidemiológicos y clínicos en personas expuestas al mercurio endos poblaciones del Bajo Caroní. Estado Bolívar, Venezuela. (2000-2001). *Geominas*, 32(34):19-22.

Slobodkin, L. y H. Sanders (1969). On the contribution of environmental predictability to species diversity. *Contr. Wood Role Oceanog. Inst.*, 2378:82-95.

Solomon, D. J. (1977). A review of chemical communication in freshwater fish. *Journal of Fish Biology*, 11: 363-376.

Stoye, F. (1935). *Tropical fishes far the home their care and propagation* (2ª ed.). Carl Mertens, N.Y., 284 p.

Taphorn, D. (1980). Report on the fisheries of the Guanare-Masparro Project. Unellez, Guanare, 60 p.

Taphorn, D. y J. García (1991). El Río Claro y sus peces con consideraciones de los impactos ambientales de las presas sobre la ictiofauna del bajo Río Caroní. *Bioliania*, 8:23-45.

Taphorn, D. y G. Lilyestrom (1984). Los peces del módulo “Fernando Corrales”. Resultados Ictiológicos del Proyecto de Investigación del Conicit PIMA-18. *Rev. Unellez de Cienc y Tec.*, 2(2): 55-85.

Taphorn, D., R. Royero, A. Machado-Allison y F. Mago-Leccia (1997). Lista actualizada de los peces de agua dulce de Venezuela (55-100). En: E. La Marca ed. *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*, Vol. 1. Serie Catálogo Zoológico de Venezuela. Museo de Ciencia y Tecnología de Mérida, Venezuela.

Trujillo, F. C. Lasso, M. C. Diaz-Granados, O. Farina, L. Pérez, A. Barbarino, M. González, y S. Usma (2010). Evaluación de la contaminación por mercurio en peces de interés comercial y de la concentración de organoclorados y organofosforados en el agua y sedimentos de la Orinoquía (339-355). En: Lasso, C. J. Usma, F. Trujillo y A. Rial (eds). *Biodiversidad de la Cuenca del Orinoco. Bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad*. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Instituto de Estudios de la Orinoquía (Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.

Turner C. (1937). Reproductive cycles and superfetation in poeciliid fishes. *Biol. Bull, Woods Hole*, 72 (2): 145-164.

Turner, G. E. (1998). Codes of practice and manual procedure for considerations of introduction and transfers of marine and freshwater organisms. EIFAC/CECPI. Paper N° 23 (mimeo), 44 p.

Turner, C. R., C. M. Derylo, J. A. de Santana, J. Alves-Gomes and G. Troy Smith. (2007). Phylogenetic comparative analysis of electric communication signals in ghost knifefishes (Gymnotiformes: Apterontidae). *The Journal of Experimental Biology* 210, 4104-4122 Published by The Company of Biologists 2007 doi:10.1242/jeb.007930.

UCV-Corpoen (1993). Diagnóstico ambiental y monitoreo físico-químico en el área del pozo MUC-21. Mimeografiado. Informe Final. Caracas.

Usma, J. S., M. Valderrama, M. Escobar, R. E. Ajiaco, F. Villa, F. Castro, H. Ramírez, A. I. Sanabria, A. Ortega, J. Maldonado, J. C. Alonso y C. Cipamocha (2009). Peces dulceacuícolas migratorios en Colombia. (103-131). *En: Plan Nacional de las Especies Migratorias*. WWF. Direccion de ecosistemas. Bogotá, D.C.

USEPA (1984). Ambient water quality criteria for Mercury-1984. EPA/440/5-84-026. En línea: <http://www.epa.gov/ost/pc/ambientwqc/mercury1984.pdf>

USEPA (1989). Risk Assessment Guidance for Superfund, vol. 1, Human Health Evaluation Manual, EPA/540/1-89/002. US Environmental Protection Agency, Washington, DC.

Val, A. L. V. M. F. de Almeida-Val (1995). Fishes of the Amazon and their environment: Physiological and Biochemical aspects. *Zoophysiology*. Springer.

Van Dobben, V. y R. Lowe-McConnell (1975). *Unifying concepts in Ecology*. Junk, La Haya.

Vanzolini, P. (1973). Paleoclimates, relief, and species multiplication in equatorial forests (255-258). En B. Meggers, E. Ayensu y W Duckworth, eds. *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press.

Vari, R., S. Jewett, D. Taphorn y C. Gilbert (1984). A new catfish of the Genus *Epapterus* (Siluriformes: Auchenipteridae) from the Orinoco River basin. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 97(2):462-472.

Veiga, M., D. Bermudez, H. Pacheco-Ferreiro, L. Martins Pedroso, A. Gunson y G. Berrios (2004). Mercury pollution from artisanal gold mining in block B, El Callao, Bolivar State, Venezuela; health and technological assesment (Project xp/ven/03/c04). United Nations Industrial Development Organization (Unido, 2004). Vienna International Centre, Austria. Disponible en: http://www.globalmercuryproject.org/Venezuela/docs/venezuela_ElCallao%20report%202004.pdf.

Veillon, J. (1981). Las deforestaciones en la región de los llanos occidentales de Venezuela (1950-1975). *Revista Forestal Venezolana*, 199-206.

Villasmil-Rodríguez, J. y J. A. Rodríguez-Pulido (2019) Descripción preliminar sobre el desarrollo oocitario del mapará *Hypophthalmus marginatus* (Siluriformes: Pimelodidae) en el río Ariari, municipio de Puerto Rico, Meta. *Orinoquia* - Universidad de los Llanos - Villavicencio, Meta. Colombia Vol. 23(1):25-30.

Wallace, A. R. (1852). On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 20: 107-110.

Wanderley Peixoto, L.A. and W. B. Wosiack (2010). Description of a new species of *Tetranematichthys* (Siluriformes: Auchenipteridae) from the lower Amazon basin, Brazil . *Neotrop. Ichthyol.* vol.8 no.1 Porto Alegre Jan./Mar.

Weibezahn, F.H. (1967). Estudios sobre la respiración aérea en *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Spix) (Cypriniformes, Characidae). *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, 27:178-188.

Welcome, R. (1975). The fisheries ecology of African floodplains. CIF A Tech. Papo 3, 51 p.

Welcome, R. (1979). *Fisheries ecology of floodpl ain river s*. Logman , London & N.Y., 317 p.

Wesselingh, F. P., M. E. Räsänen, G. Irion, H.B. Vonhof, R. Kaandorp, W. Renema, L. Romero Pittman and M. Gingras (2002). Lake Pebas: a palaeoecological reconstruction of a Miocene, long-lived lake complex in western Amazonia. *Cainozoic Research*, 1: 35-81.

Whitemore, T. C. & G. T. Prance, (1987). *Biogeography and Quaternary history in tropical America*. Oxford University Press, Oxford.

Wiley, E. O. (1980). *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. L. Wiley and Sons Publ., N. Y. 439p.

Wiley, M. L. y B. Collette (1970). Breeding tubercles and contact organs in fishes: their occurrence, structure and significance. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* N.Y., 143(3):147-216.

Willink, P.W., B. Chernoff, L. E. Alonso, J. R. Montambault, R. Lourival, eds. (2000). A biological assessment of the aquatic ecosystems of the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Bull. of Biological Assessment*, 18, Conservation International, Washington, D.C., 306 p.

Wilson, E. (1961). The nature of the taxon cycle in Melanesian ant fauna. *Amer. Nat.*, 95:169-193.

Winemiller, K. O. (1989a). Patterns in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81:225-241.

Winemiller, R. (1989b). Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. *Environ. Biol. Fish.*, 26:177-199.

Winemiller, R. (1990a). Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Mongr.*, 60(3):33 1-367.

Winemiller, K. (1990b). Caudal eyespots as deterrents against fin predation in the neotropical cichlid *Astronotus ocellatus*. *Copeia* (3):665-673.

Winemiller, K. y L. Kelso-Winemiller (1993). Fin-nipping piranhas. Predatory response of piranhas to alternative prey. *National Geographic Research Exploration*, 9(3):344-357.

Winemiller, K. O., C. Marrero y D. Taphorn (1996). Perturbaciones causadas por el hombre a las poblaciones de peces de los llanos y del piedemonte Andino de Venezuela. *Biollania*, 12, 13-48.

Winemiller, K.O. y K.A. Rose (1992) Patterns of life history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49:2196-2218.

Winemiller, K. O., D. C. Taphorn, L. C. Kelso-Winemiller, E. O. López-Delgado, F. W. Keppeler and C. G. Montaña (2018). Fish metacommunity structure in Caño Maraca, an important nursery habitat in the Western Llanos of Venezuela. *Neotropical Ichthyology*, 16(4): e180074, DOI: 10.1590/1982-0224-20180074

Woodwell, G. y H. Smith (1969). Diversity and stability in ecological systems. *Brookhaven Symposia Biology*, 22: 1-263. Assoc. Univ. Inc. Ans U.S. Atomic Energy Comm. (BNL 50175 C-36).

Zapata, L. A. y J. S. Usma (Editores) (2013). *Guía de las especies Migratorias de la Biodiversidad en Colombia. Peces. Vol. 2.* Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible / WWF-Colombia. Bogotá, D.C. Colombia.P. 486.

Zahl, P. (1980). Seeking the truth about the feared piranha. *National Geographic Nov.*:715-732.

Zaret, T. (1977). Inhibition of cannibalism in *Cichla ocellaris* and hypothesis of predator mimicry among Southamerican fishes. *Evolution*, 1 :421-437.

ANEXO I

LISTA DE ESPECIES DE PECES REPORTADAS EN LOS DIFERENTES CUERPOS DE AGUA DE LOS LLANOS DE VENEZUELA¹

Machado-Allison, A., F. Mago-Leccia (†), O. Castillo, R. Royero, C. Marrero, C. Lasso, F. Provenzano, G. Echevarría, I. Mikolji, R. DeLa Fuente, L. Mesa, A. Marcano

La presente lista ha sido preparada a partir de identificaciones de material depositado en el Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV) del Instituto de Zoología Tropical, en la Estación Experimental del Fonaiap en San Fernando de Apure y, más recientemente, en el Museo de Historia Natural de La Salle (MHNLS). A pesar de las limitaciones presupuestarias, las cuales restringen en alto grado el número de muestras y problemas taxonómicos derivados de algunos grupos pertenecientes a las familias Characidae, Loricariidae y Pimelodidae, creímos conveniente ensamblar la información que se tiene hasta los momentos. La lista incluye solamente aquellas especies plenamente identificadas, dejando el resto para sucesivas publicaciones en un futuro cercano.

Las especies han sido discriminadas siguiendo un orden jerárquico (clase, orden, familia, género y especie). Por otro lado, los órdenes serán colocados siguiendo un esquema de orden gramatical desde peces cartilaginosos (Myliobatiformes) hasta peces óseos avanzados (Perciformes). El total de especies reportadas es de 382. Esta lista incrementa en 179 especies la presentada en la tercera edición del libro (2005). Las nuevas especies reportadas con (*). Además, se actualizan algunos nombres (+) previamente aceptados según Taphorn *et al.*, (1997) y Lasso *et al.*, (2003, 2004) y se incluyen las nuevas especies descritas posterior al 2005. Se identifica una especie introducida (o).

¹Incluye especies reportadas para ríos de morichal (p.e. Parque Nacional Aguaro-Guariquito)

LISTA

Clase Chondrichthyes (Peces cartilagosos)

Orden Myliobatiformes (4)

Familia Potamotrygonidae

<i>Paratrygon aereba</i>	Raya manta
<i>Potamotrygon</i> cf. <i>motoro</i>	Raya de río
<i>Potamotrygon orbignyi</i>	Raya de río
<i>Potamotrygon</i> cf. <i>schoederi</i>	Raya de río

Clase Osteichthyes (Peces óseos)

Orden Clupeiformes (5)

Familia Engraulidae

<i>Anchoiella guianensis</i>	Anchoa
<i>Pterengraulis atherinoides</i>	Anchoa

Familia Pristigasteridae

<i>Pellona catelnaeana</i>	Sardinata
<i>Pellona flavipinnis</i>	Sardinata
<i>Rhinosardina amazonica</i> (*)	Sardina

Superorden Ostariophysi

Orden Characiformes

Familia Anostomidae

<i>Abramites hypselonotus</i>	Cabeza pa bajo
<i>Anostomus anostomus</i>	Anostomo
<i>Anostomus ternetzi</i>	
<i>Laemolyta fernandesi</i> (*)	
<i>Laemolyta orinocensis</i> (*)	
<i>Leporellus vittatus</i>	Mije, Tusa
<i>Leporinus fasciatus</i>	Mije, Tusa
<i>Leporinus friderici</i>	Mije, Tusa
<i>Leporinus</i> cf. <i>maculatus</i> (*)	Mije, Tusa
<i>Leporinus tepui</i> (*)	Mije, Tusa
<i>Leporinus yophorus</i> (*)	Mije, Tusa
<i>Pseudanos trimaculatus</i>	

Familia Anostomidae (cont.)

<i>Pseudanos varii</i> (*)	
<i>Pseudanus winterbottomi</i> (*)	
<i>Schizodon scotorhabdotus</i> (*)	Mije, Tusa

Familia Bryconidae

<i>Bycon falcatus</i> (*)	Palambra
<i>Brycon bicolor</i> (*)	Palambra
<i>Brycon whitei</i>	Palambra
<i>Salminus hilarii</i>	Sauta

Familia Characidae

<i>Acestrocephalus sardina</i> (+)	Cara é perro
<i>Acestrorhynchus falcatus</i>	
<i>Acestrorhynchus falcirostris</i> (*)	Cara é perro
<i>Acestrorhynchus heterolepis</i> (*)	Cara é perro
<i>Acestrorhynchus microlepis</i>	Cara é perro
<i>Acestrohynchus minimus</i> (*)	Cara é perro
<i>Aphyocharax alburnus</i>	Rabo e candela
<i>Astyanax</i> gr. <i>bimaculatus</i>	Sardinita
<i>Astyanax</i> gr. <i>fasciatus</i>	Sardinita
<i>Astyanax integer</i>	Sardinita
<i>Astyanax metae</i>	Sardinita
<i>Astyanax siapae</i> (*)	Sardinita
<i>Bryconamericus cinarucuense</i> (*)	Sardinita
<i>Bryconamericus alpha</i> (*)	Sardinita
<i>Bryconamericus cismontanus</i> (*)	Sardinita
<i>Bryconamericus deuterodonoides</i> (*)	Sardinita
<i>Chalceus microlepidodus</i> (*)	
<i>Charax apurensis</i> (*)	Jibao
<i>Charax condei</i> (*)	Jibao
<i>Charax metae</i>	Jibao
<i>Charax notulatus</i>	Jibao
<i>Cheirodontops geayi</i> (*)	
<i>Creagrutus bolivari</i>	

Familia Characidae (cont.)

<i>Creagrutus phasma</i> (*)	
<i>Ctenobrycon spilurus</i>	
<i>Cynopotamus bipunctatus</i>	
<i>Galeocharax gulo</i> (*)	Cara é perro
<i>Gephyrocharax valencia</i>	
<i>Gnathocharax steindachneri</i> (*)	
<i>Gymnocorymbus thayeri</i>	
<i>Hemigrammus analis</i> (*)	
<i>Hemigrammus barrigonae</i> (*)	
<i>Hemigrammus belottii</i> (*)	
<i>Hemigrammus elegans</i> (*)	
<i>Hemigrammus levis</i> (*)	
<i>Hemigrammus marginatus</i> (*)	
<i>Hemigrammus micropterus</i>	
<i>Hemigrammus microstomus</i> (*)	
<i>Hemigrammus cf. mimus</i> (*)	
<i>Hemigrammus newboldi</i> (+)	Tetra
<i>Hemigrammus rhodostomus</i> (*)	Nariz de borracho
<i>Hemigrammus rodwayi</i> (*)	Tetra
<i>Hemigrammus schmardae</i> (*)	Tetra
<i>Hemigrammus stictus</i> (*)	Tetra
<i>Hemigrammus unilineatus</i>	Tetra
<i>Hemigrammus vorderwinkleri</i> (*)	Tetra
<i>Heterocharax macrolepis</i> (*)	
<i>Hyphessobrycon (gr) bentosi</i> (*)	Tetra
<i>Hyphessobrycon metae</i> (*)	Tetra
<i>Hyphessobrycon minimus</i>	Tetra
<i>Jupiaba polylepis</i> (*)	Sardinita
<i>Knodus breviceps</i>	
<i>Knodus cinarucuensis</i> (*)	
<i>Markianna geayi</i>	
<i>Microschemobrycon casiquiare</i> (*)	

Familia Characidae (cont.)

<i>Moenkhausia colletti</i>	Bobita
<i>Moenkhausia copei</i> (*)	Bobita
<i>Moenkhausia cotinho</i> (*)	Bobita
<i>Moenkhausia chrysargyrea</i> (*)	Bobita
<i>Moenkhausia dichrourea</i>	Colita negra
<i>Moenkhausia grandisquamis</i> (*)	Bobita
<i>Moenkhausia intermedia</i> (*)	Bobita
<i>Moenkhausia</i> gr. <i>lepidura</i>	Colita negra
<i>Moenkhauia oligolepis</i> (*)	Bobita
<i>Odontostilbe pulchra</i>	
<i>Odontostilbe splendida</i> (*)	
<i>Paragoniates alburnus</i>	
<i>Parapristella georgiae</i> (*)	
<i>Phenacogaster megalostictus</i> (*)	Tetra
<i>Poptella compressa</i> (*)	
<i>Poptella longipinnis</i>	
<i>Pristella maxillaris</i> (*)	Tetra
<i>Roeboides affinis</i>	Jibao
<i>Roeboides</i> cf. <i>dientonito</i> (*)	Jibao
<i>Roeboides numerosus</i> (*)	Jibao
<i>Serrabrycon magoi</i> (*)	
<i>Tetragonopterus argenteus</i>	Palometica
<i>Tetragonopterus chalceus</i>	Palometica
<i>Xenagoniates bondi</i>	Pez cristal

Familia Chilodontidae

Chilodus punctatus

Familia Crenuchidae

<i>Amnocyptocharax elegans</i> (*)	Voladorita
<i>Characidium crandelli</i> (*)	Voladorita
<i>Characidium</i> cf. <i>longum</i> (*)	Voladorita
<i>Characidium pellucidum</i> (*)	Voladorita
<i>Characidium zebra</i> (*)	Voladorita
<i>Elacocharax geryi</i> (*)	

Familia Crenuchidae (cont.)

<i>Elacocharax mitopterus</i> (*)	
<i>Elacocharax pulcher</i> (*)	
<i>Melanocharacidium blennioides</i> (*)	Voladorita
<i>Melanocharacidium pectorale</i> (*)	Voladorita

Familia Ctenoluciidae

<i>Boulengerella cuvieri</i> (*)	Aguja
<i>Boulengerella lucius</i> (*)	Aguja
<i>Boulengerella maculata</i> (*)	Aguja

Familia Curimatidae

<i>Curimata cerasina</i>	Boca chico
<i>Curimatella dorsalis</i> (*)	Boca chico
<i>Curimatella immaculata</i>	Boca chico
<i>Curimatopsis evelynae</i> (*)	Boca chico
<i>Curimatopsis macrolepis</i> (*)	Boca chico
<i>Cyphocharax festivus</i> (*)	Boca chico
<i>Cyphocharax spilurus</i>	Boca chico
<i>Potamorhina altamazonica</i>	Coporito
<i>Psectrogaster ciliata</i>	Coporito
<i>Steindachnerina argentea</i>	Boca chico
<i>Steindachnerina pupula</i>	Boca chico

Familia Cynodontidae

<i>Cynodon gibbus</i>	Payarín
<i>Hydrolycus tatauaia</i>	Payara
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	Payarín

Familia Erythrinidae

<i>Hoplerithrinus unitaeniatus</i>	Agua dulce
<i>Hoplias aimara</i> (*)	Aimara
<i>Hoplias malabaricus</i>	Guabina

Familia Gasteropelecidae

<i>Gasteropelecus sternichla</i>	Pechona
<i>Thoracocharax stellatus</i>	Pechona
<i>Carnegiella strigatta</i>	Pechona marmol

Familia Hemiodontidae

Anodus orinocensis
Argonectes longiceps (*)
Hemiodus gracilis (*)
Hemiodus immaculatus (*)
Hemiodus unimaculatus

Familia Iguanodectidae

Bryconops alburnoides (*) Saltador
Bryconops magoi (*) Saltador
Bryconops giacopinii (*) Saltador
Iguanodectes spilurus (*)

Familia Lebiasinidae

Copella eigenmanni (+)
Nannostomus eques (*)
Pyrrhulina brevis
Pyrrhulina lugubris

Familia Parodontidae

Parodon apolinari

Familia Prochilodontidae

Prochilodus mariae Coporo
Semaprochilodus kneri Boca chico
Semaprochilodus laticeps Zapuara

Familia Serrasalmidae

Catoprion mento Caribe jetuo
Colossoma macropomum Cachama
Metynnis argenteus Palometa
Metynnis hypsauchen Palometa
Metynnis luna Palometa
Myleus rubripinnis Pámpano de río
Mylossoma aureum Palometa
Mylossoma albiscopum (+) Palometa
Piaractus orinoquensis (*) Morocoto
Pristobrycon calmoni Caribito
Pristobrycon striolatus Palometa caribe

Familia Serrasalmidae (cont.)

<i>Pygocentrus cariba</i>	Caribe colorado
<i>Pygopristis denticulatus</i>	Palometa caribe
<i>Serrasalmus altuvei</i>	Caribe pinche
<i>Serrasalmus elongatus</i>	Caribe pinche
<i>Serrasalmus irritans</i>	Caribe pinche
<i>Serrasalmus medinai</i>	Caribe pinche
<i>Serrasalmus manueli</i> (*)	Caribe pinche
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	Caribe negro

Familia Triportheidae

<i>Triportheus auritus</i> (*)	Arenca
<i>Triportheus brachipomus</i> (*)	Arenca
<i>Triportheus orinocensis</i> (+)	Arenca
<i>Triportheus venezuelensis</i> (+)	Arenca plumita

Orden Gymnotiformes (38)

Familia Apterodontidae

<i>Adontosternarchus devenanzi</i>	Cuchillo
<i>Apterodontus albifrons</i>	C. Fantasma
<i>Apterodontus cf. bonapartii</i>	Cuchillo
<i>Compsaraia compsus</i> (+)	Cuchillo
<i>Platyrosternarchus macrostoma</i> (*)	Cuchillo
<i>Sternarchella orinoco</i>	Cuchillo
<i>Sternarchella orthos</i>	Cuchillo
<i>Sternarchogyton porcinus</i>	Cuchillo
<i>Sternarchorhamphus mulleri</i>	Cuchillo
<i>Sternarchorhynchus marrerai</i> (*)	
<i>Sternarchorhynchus mormyrus</i>	Cuchillo
<i>Sternarchorhynchus oxyrhynchus</i> (*)	
<i>Sternarchorhynchus roseni</i>	Cuchillo
<i>Sternarchorhynchus yepezi</i> (*)	

Familia Gymnotidae

<i>Electrophorus electricus</i>	Temblador
---------------------------------	-----------

Familia Gymnotidae (cont.)

<i>Gymnotus anguillaris</i> (*)	Cuchillo
<i>Gymnotus carapo</i>	Cuchillo

Familia Hypopomidae

<i>Brachyhypopomus beebei</i> (*)	Cuchillo
<i>Brachyhypopomus brevirostris</i> (+)	Cuchillo
<i>Hypopygus lepturus</i> (*)	Cuchillo
<i>Microsternarchus bilineatus</i> (*)	Cuchillo

Familia Rhamphichthyidae

<i>Gymnorhamphichthys bogardusae</i> (*)	Cuchillo
<i>Gymnorhamphichthys hypostomus</i> (*)	Cuchillo
<i>Gymnorhamphichthys rondoni</i> (*)	Cuchillo
<i>Rhamphichthys apurensis</i> (*)	Cuchillo
<i>Rhamphichthys pantherinus</i> (+)	Cuchillo

Familia Sternopygidae

<i>Distocycclus conirostris</i>	Cuchillo
<i>Eigenmannia limbata</i>	Cuchillo
<i>Eigenmannia macrops</i>	Cuchillo
<i>Eigenmannia sayona</i> (*)	Cuchillo
<i>Rhabdolichops caviceps</i>	Cuchillo
<i>Rhabdolichops eastwardi</i>	Cuchillo
<i>Rhabdolichops electrogrammus</i>	Cuchillo
<i>Rhabdolichops troscheli</i>	Cuchillo
<i>Rhadolichops zareti</i> (*)	Cuchillo
<i>Sternopygus macrurus</i> (+)	Cuchillo

Orden Siluriformes (123)

Familia Ageneiosidae /Auchenipteridae(+)

<i>Ageneiosus ambyiacus</i> (*)	Rambao
<i>Ageneiosus inermis</i> (*)	Rambao
<i>Ageneiosus magoi</i>	Rambao
<i>Ageneiosus ucayalensis</i>	Rambao
<i>Auchenipterichthys longimanus</i> (*)	
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	

Familia Ageneiosidae/Auchenipteridae(+) (cont.)

<i>Centromochlus concolor</i> (*)	
<i>Centromochlus heckeli</i> (=megalops)	
<i>Centromochlus punctatus</i> (*)	
<i>Entomocorus gameroi</i>	
<i>Epapterus blohmi</i>	
<i>Trachelyopterus galeatus</i> (+)	Bagre Sapo
<i>Tatia galaxias</i>	Bagre Sapito
<i>Tetranematichthys wallacei</i> (*)	Bagre Sapo
<i>Trachycorystes trachycorystes</i> (*)	Bagre Sapo

Familia Aspredinidae

<i>Bunocephalus amaurus</i>	Guitarrillo
<i>Erstichthys anduzei</i>	Guitarrillo
<i>Xiliphius lepturus</i>	Guitarrillo
<i>Xiliphius melanopterus</i>	Guitarrillo

Familia Callichthyidae

<i>Corydoras aeneus</i>	Cochinito
<i>Corydoras blochii</i> (*)	Cochinito
<i>Corydoras osteocarus</i> (*)	Cochinito
<i>Corydoras septemtrionalis</i> (*)	Cochinito
<i>Hoplosternum littorale</i>	Curito
<i>Megalechis thoracata</i> (+)	Curito

Familia Cetopsidae

<i>Cetopsis coecutiens</i> (+)	Bagre ciego
<i>Cetopsis orinoco</i> (+)	Bagre ciego
<i>Cetopsidium morenoi</i> (+)	Bagre ciego

Familia Doradidae

<i>Agamixys albomaulatus</i>	Sierra pintada
<i>Amblydoras gonzalezi</i> (*)	Sierra
<i>Hassar affinis</i> (*)	Sierra
<i>Hassar orestis</i> (*)	Sierra
<i>Leptodoras linneli</i>	Sierra
<i>Megalodoras guayoensis</i> (*)	Sierra Palmera

Familia Doradidae (cont.)

<i>Opsodoras leporhinus</i>	Sierra
<i>Orinocodoras eigenmanni</i>	Sierra
<i>Oxydoras niger</i> (*)	Sierra Negra
<i>Oxydoras sifontesi</i> (*)	Sierra Negra
<i>Platydoras costatus</i> (*)	Sierra
<i>Pterodoras rivasi</i> (*)	Sierra Cagona
<i>Scorpiodoras heckeli</i> (*)	Sierra
<i>Tenellus</i> cf. <i>Trimaculatus</i> (*)	Sierra

Familia Loricariidae

<i>Acanthicus histrix</i>	Corroncho
<i>Aphanotorulus ammophylus</i> (*)	Corroncho
<i>Ancistrus brevifilis</i> (*)	Corroncho
<i>Chaetostoma</i> cf. <i>venezuelae</i> (*)	Corroncho
<i>Crossoloricaria</i> cf. <i>venezuelae</i> (*)	Tabla
<i>Farlowella accus</i>	Aguja
<i>Farlowella venezuelensis</i> (*)	Aguja
<i>Farlowella vittata</i> (*)	Aguja
<i>Hypoptopoma gulare</i>	
<i>Hypoptopoma thoracatum</i>	
<i>Hypoptopoma machadoi</i> (*)	
<i>Hypostomus argus</i> (*)	
<i>Hypostomus hemicochliodon</i> (*)	Corroncho
<i>Hypostomus plecostomoides</i> (*)	Corroncho
<i>Hypostomus</i> (gr) <i>plecostomus</i>	Corroncho
<i>Lamontichthys llanero</i> (*)	Aguja
<i>Lasiancistrus tentaculatus</i> (*)	
<i>Limatulichthys punctatus</i>	
<i>Loricaria cataphracta</i>	Aguja
<i>Loricariichthys brunneus</i> (+)	Aguja
<i>Loricariichthys maculatus</i> (*)	Aguja
<i>Panaque nigrolineatus</i>	Panaque
<i>Peckoltia</i> cf. <i>vittata</i> (*)	

Familia Loricariidae (cont.)

<i>Pseudohemiodon unillano</i> (*)	Aguja
<i>Pseudohemiodon</i> sp (*)	
<i>Pterygoplichthys gibbiceps</i>	Corroncho
<i>Pterygoplichthys multiradiatus</i> (+)	Corroncho
<i>Rineloricaria caracasencis</i> (*)	Aguja o Chola
<i>Rineloricaria formosa</i>	Aguja o Chola
<i>Rineloricaria</i> cf. <i>platyura</i> (*)	Aguja
<i>Spatuloricaria terracanticum</i> (*)	Aguja
<i>Sturisoma festivum</i>	Aguja
<i>Sturisoma rostratum</i>	Aguja
<i>Sturisoma tenuirostris</i> (*)	Aguja

Familia Heptapteridae

<i>Chasmocranus brevior</i> (*)	
<i>Cetopsorhamdia molinae</i>	
<i>Goeldiella eques</i> (*)	
<i>Imparfinis</i> cf. <i>nemacheir</i> (*)	
<i>Imparfinis pseudonemacheir</i> (*)	
<i>Phenacorhamdia anisura</i> (*)	
<i>Phenacorhamdia tennuis</i> (*)	
<i>Pimelodella cristata</i>	Puyón
<i>Pimelodella gracilis</i>	Puyón
<i>Pimelodella metae</i> (*)	Puyón
<i>Pimelodella odynea</i> (*)	Puyón
<i>Rhamdia lautkidi</i> (*)	Bagre
<i>Rhamdia quelen</i> (*)	Bagre Negro

Familia Pimelodidae

<i>Brachyglanis magoi</i>	
<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>	Laulao, Valentón
<i>Brachyplatystoma juruense</i>	Cunaguaro
<i>Brachyplatystoma platynemum</i> (+)	Bagre Jipi
<i>Brachyplatystoma rousseauxii</i>	Dorado
<i>Brachyplatystoma vaillanti</i>	Valentón

Familia Pimelodidae (cont.)

<i>Calophysus macropterus</i>	Zamurito
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	Paleta, Cupido
<i>Hexallodontus aguanai</i>	
<i>Hypophthalmus edentatus</i> (*)	Paisano
<i>Hypophthalmus marginatus</i> (*)	Paisano
<i>Leiarius marmoratus</i>	Bagre Yaque
<i>Megalonema platycephalum</i>	
<i>Paulicea luetkeni</i>	Toruno
<i>Phractocephalus hemiliopterus</i>	Cajaro
<i>Pimelodus albofasciatus</i>	
<i>Pimelodus</i> (gr) <i>blochii</i>	Cogotuo
<i>Pimelodus ornatus</i>	B. Guacamayo
<i>Pimelodus pictus</i>	
<i>Pinirampus pirinampu</i>	Berbanche
<i>Platynemichthys notatus</i>	Bagre Tigre
<i>Pseudoplatystoma orinocoense</i> (+)	Rayao
<i>Pseudoplatystoma metaense</i> (+)	Rayao
<i>Sorubim lima</i>	Paleta
<i>Sorubimichthys planiceps</i>	Doncella o Paleta

Familia Pseudopimelodidae

<i>Batrochoglanis villosus</i> (*)	Bagre sapo
<i>Cephalosilurus apurensis</i> (*)	Toruno
<i>Microglanis iheringi</i>	
<i>Microglanis poecilius</i> (*)	
<i>Pseudopimelodus bufonius</i> (*)	
<i>Zungaro zungaro</i> (*)	Toruno

Familia Trichomycteridae

<i>Ochmacanthus alternus</i>	
<i>Ochmacanthus orinoco</i> (*)	
<i>Vandellia sanguinea</i>	Candirú

Superorden Percomorpha

Orden Beloniformes

Familia Belonidae

<i>Potamorrhaphis guianensis</i>	Aguja
<i>Pseudotylorus microps</i>	Aguja

Orden Cichliformes (+)

Familia Cichlidae

<i>Aequidens diadema</i> (*)	Mochoroca
<i>Aequidens metae</i>	Mochoroca
<i>Andinoacara</i> (gr) <i>pulcher</i>	Mochoroca
<i>Apistogramma hognei</i> (*)	Cíclido pigmeo
<i>Apistogramma hosgsloi</i> (*)	Cíclido pigmeo
<i>Astronotus</i> sp.	Pavona
<i>Bujurquina mariae</i> (*)	Mochoroca
<i>Caquetaia kraussi</i> (o)	Petenia
<i>Chaetobranchius flavescens</i>	Vieja
<i>Cichla intermedia</i> (*)	Pavón Mariposa
<i>Cichla orinocensis</i>	Pavón Estrella
<i>Cichla temensis</i>	Pavón Cinchado
<i>Cichlasoma orinocensis</i>	Mochoroca
<i>Crenicichla</i> cf. <i>geayi</i>	Mataguaro
<i>Crenicichla lenticulata</i> (*)	Mataguaro
<i>Crenicichla wallacei</i> (*)	Mataguaro
<i>Crenicichla</i> cf. <i>lugubris</i> (*)	Mataguaro
<i>Crenicichla saxatilis</i> (*)	Mataguaro
<i>Dicrossus filamentosus</i> (*)	
<i>Dicrossus gladicauda</i> (*)	
<i>Geophagus abalios</i> (*)	Chupa tierra
<i>Heros severus</i>	Convicto
<i>Hoplarchus psittacus</i> (*)	Loro
<i>Hypselaacara coryphaenoides</i> (*)	Vieja
<i>Mesonauta egregius</i>	Bandera
<i>Mesonauta insignis</i> (*)	Bandera

Familia Cichlidae (cont.)

<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	Ramirensis
<i>Nannacara anomala</i> (*)	
<i>Satanoperca daemon</i> (*)	Cara é Caballo
<i>Satanoperca</i> cf. <i>leucosticta</i> (*)	Cara é Caballo
<i>Satanoperca mapiritensis</i> (*)	Cara é Caballo

Orden Cyprinodontiformes

Familia Poeciliidae (Guppy)

<i>Poecilia reticulata</i>	Guppi
----------------------------	-------

Familia Rivulidae (Peces anuales)

<i>Gnatholebias zonatus</i>	Pez anual
<i>Gnatholebias hoegnei</i>	Pez anual
<i>Rachovia maculipinnis</i>	Pez anual
<i>Rivulus</i> sp.	
<i>Terranatus dolichopterus</i>	Pez anual

Orden Perciformes

Familia Eleotridae

<i>Microphilypnus ternetzi</i>	Dormilona
--------------------------------	-----------

Familia Sciaenidae

<i>Plagioscion squamosissimus</i>	Curbinata
<i>Pachiurus schomburgki</i>	Curvina de río

Orden Pleuronectiformes

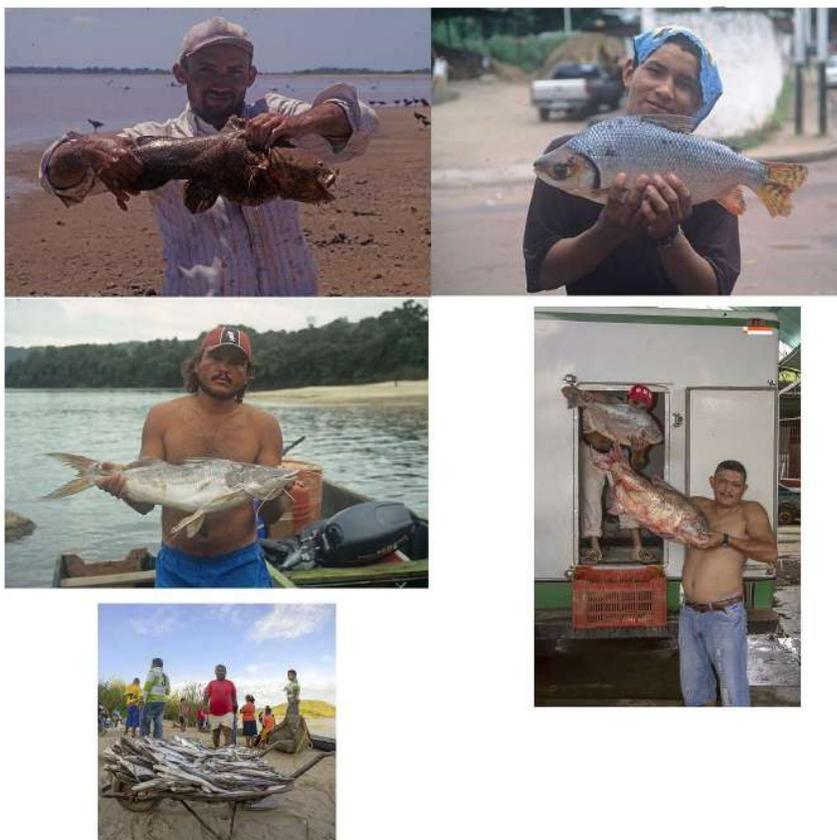
Familia Soleidae

<i>Achirus lineatus</i>	Lenguado
<i>Achirus novoae</i>	Lenguado
<i>Hypoclinemus mentalis</i>	Lenguado

Orden Synbranchiformes

Familia Synbranchidae

<i>Synbranchus marmoratus</i>	Anguila de río
-------------------------------	----------------



Pescadores y pesca en los llanos de Venezuela. Fotos I. Mikolji, O. Hernández

ANEXO II

LISTA DE TRABAJOS Y CONTRIBUCIONES PRODUCIDOS PROFESORES Y ESTUDIANTES DEL LABORATORIO DE ICTIOLOGÍA DEL INSTITUTO DE ZOOLOGÍA TROPICAL Y MUSEO DE BIOLOGÍA DE LA UCV.

Aguilera, O. y A. Machado-Allison (1993). La musculatura en los peces Gymnotiformes (Teleostei-Ostariophysi): arcos branquiales. *Acta Biol. Venezuelica*, 14(4): 21-32.

Aguilera, O. y A. Machado-Allison (2013). Un pez cáracido más del Mioceno (Serrasalminidae, *Piaractus*) de la Formación Urumaco, Venezuela. *Bol. Acad. Cienc. Fis. Mat. y Nat.* LXXIII(2): 51-57.

Álvarez B., J. M. Posada y F. Provenzano. 2006. Fecundidad Potencial Anual de *Epinephelus guttatus* en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela. *En: 57 Proceedings of the Fifty Seventh Annual Gulf and Caribbean Fisheries Institute.* pp. 357-372. St. Petersburg, Florida USA, November, 2004.

Ambruster, J. W. y F. Provenzano (2000). Four new species of the suckermouth armored catfish genus *Lasiancistrus* (Loricariidae, Ancistrinae). *Ichth. Explor. Freshwaters*, 11: 241-254.

Andrade J. y A. Machado-Allison (2008). El control de los ríos y su impacto sobre la ictiofauna: una revisión. *Bol. Acad. Cien. Fis. Mat. y Nat.* LXVIV(4): 31-50.

Andrade-López, J. y A. Machado-Allison (2009). Aspectos morfológicos y ecológicos de las especies de Heptapteridae y Auchenipteridae presentes en el Morichal Nicolasito (Rio Aguaro, Venezuela). *Bol. Acad. Cienc. Fis. Mat. y Nat.* LXIX(3): 35-59.

Andrade-López, J. N. Milani y A. Machado-Allison (2010). Diferenciación morfológica entre poblaciones de *Jupiaba polylepis* (Characiformes: Characidae) del Río Cuyuní y subcuencas del sur del Río Orinoco (Venezuela). *Acta Biol. Venez.*, 30(1-2): 1-10.

Antonio, M. (1989). Ictiofauna del Río Morichal Largo (Edo. Anzoátegui, Monagas). T.E.G. Escuela de Biología, UCV. Caracas.

Añanguren, Y. y A. Bonilla (2003.) Variación genética en el complejo de especies *Astyanax bimaculatus* (Pisces, Characiformes, Characidae) de la región nor-oriental de Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica*, 23(2-3): 37-45.

Ascanio, R. A. C. Silvera, L. F. Navarrete y A. Machado-Allison (2006). *La Extinción: Fauna Venezolana en Peligro*. Cenamec-Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales-Fudeci, Caracas. 64 p.

Barreto, M. B.; E. Barreto, A. Bonilla, M. Castillo, L. A. González, J. R. Grande, M. Gutiérrez, I. Hernández, N. Hernández, H. López-Rojas, A. Machado-Allison, L. Mogollón, J. Paredes, A. Quero, A. Ramos, J. Velázquez (2009). Estudio Integral del Sistema Lagunar Bajo Alcatraz-Mata Redonda-La Salineta de la Península de Paria, Estado Sucre, Venezuela: Geomorfología, Hidrología, Calidad del Agua, Vegetación y Vertebrados. *Acta Biol. Venezuelica*, 29(1-2): 1-59.

Baskin, J. N. T. M. Zaret y F. Mago-Leccia (1980). Feeding of Reportedly Parasitic Catfishes (Trichomycteridae and Cetopsidae) in the Rio Portuguesa Basin, Venezuela. *Biotropica* 12(3): 182-186.

Birindelli, J. L. O., H. A. Britski y F. Provenzano (2019). New species of *Leporinus* (Characiformes: Anostomidae) from the highlands of the Guiana Shield in Venezuela. *Neotropical Ichthyology*, 17(2): e190022. Doi: 10.1590/1982-0224-20190022.

Bogotá-Gregory J., F. Provenzano, A. Acosta Santos y J. Damaso (2016). New record of *Rineloricaria daraha* Rapp Py-Daniel & Fichberg 2008 from rio Paca, upper Rio Negro, Amazon River Basin. *Check List* 12(5): 1-4. doi:<http://dx.doi.org/10.15560/12.5.1954>.

Bocaranda, F. (1992). Morfometría evolutiva de bagres de la Familia Pimelodidae (Teleostei-Siluriformes). Trab. Esp. de Grado, Ese. de Biología, UCV.

Bonilla Rivero, A. L. (2012). Origen y distribución de las biotas: La biogeografía como disciplina integradora. *Bol. Acad. Cien. Fís., Mat. y Nat.* LXXII(3): 55-72.

Bonilla, A. y H. López-Rojas (1995). A comparative morphological and genetic study of *Gephyrocharax valencia* (Characidae) in two isolated basins of Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 16(1): 33-45.

Bonilla, A. y H. López-Rojas (1997). Sexual dimorphism in *Gephyrocharax venezuelae* (Characidae, Glandulocaudinae) in Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 17 (1): 45-49.

Bonilla, A. y H. López-Rojas (2001). Diferenciación morfológica cuantitativa de las especies del Género *Gephyrocharax* Eigenmann, 1912 (Pisces-Characidae) de Venezuela. *Acta Biol. Venez.*,21(2): 1-10.

Bonilla Rivero, A. y H. López Rojas. (2013). On the origin and diversification of Venezuelan freshwater fishes: the genus *Gephyrocharax* (Ostariophysi: Characidae) a case study. *Neotropical Ichthyology*, 11(3): 487-496.

Bonilla, A. y H. López Rojas (2013). Análisis biogeográfico de los peces Characiformes de Venezuela. *Acta Biol. Colombiana*, 18(1): 59-76.

Bonilla Rivero, A. L. y H. R. López Rojas (2017). Análisis morfométrico geométrico comparativo de las especies del género *Gephyrocharax* (Characiformes) de Venezuela, Colombia y Panamá. *Acta Biol. Venezuelica*, 37(2): 187-201.

Bonilla, A., A. Machado-Allison, B. Chernoff, C. Silvera, H. López y C. Lasso (1999). *Apareiodon orinocensis*, una nueva especie de pez de agua dulce (Pisces, Characiformes, Parodontidae) proveniente de los ríos Caura y Orinoco, Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 19(1): 1-10

Bonilla, A., H. López y A. Machado-Allison (2001). Especiación vicariante en el género *Gephyrocharax* Eigenmann 1912 (Pisces, Characidae: Glandulocaudinae) de Venezuela. *Interciencia*, 27(3): 118-127.

Bonilla, A., H. López-Rojas; L. A. González; A. Machado-Allison; E. Infante; J. Velázquez (2010). Ictiofauna y Herpetofauna de los sistemas lagunares Chacopata-Bocaripo y Campoma-Buena Vista, de la península de Araya, estado Sucre, Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 30(1-2): 35-50.

Bonilla, A. H. López, F. Provenzano y A. Machado-Allison (2010). Producción histórico-científica (1965-2010) de los laboratorios de Ictiología, Biosistemática de peces, Genética y morfología evolutiva de peces (IZT-UCV)

Brull, O. (1983). Biología de *Rhamphichthys marmoratus* Castelnau, 1855 (Teleostei, Gymnotiformes, Rhamphichthyidae), en el bajo llano de Venezuela. II. Reproducción. Trab. Esp. de Grado, Esc. de Biología, UCV, 88 p. + figs.

Campo, A. M., A. Machado-Allison y C. Lasso (2008). Ficha Técnica de *Serrasalmus neveriensis*.(231). En: *Libro Rojo de la Fauna Venezolana* (Rodríguez y Rojas Eds). Provita, Caracas.

Castillo, A., J. Pasquali Z., F. Provenzano, R. S. Sifontes G. y C. Yanes (2011). Los recursos naturales de una cuenca fluvial: Río Aro, estado Bolívar, Venezuela. *Geominas*, 39(55): 99-104.

Castillo, O. (1980). Biología de *Pimelodus blochii* (Valenciennes, 1840) (Teleostei, Siluriformes, Pimelodidae) en Venezuela. Alimentación. Trab. Esp. de Grado, Ese. de Biología, UCV, 100 p.+ figs.

Castillo, O. (1988). Aspectos biológicos y pesqueros sobre los peces comerciales del bajo llano con énfasis en los bagres (Orden Siluriformes). Tesis Maestría. Postgrado Ecología, UCV.

Castillo, O. y O. Brull (1990). *Ageneiosus magoi*, una nueva especie de bagre ageneiósido (Teleostei, Siluriformes) para Venezuela y algunas notas sobre su historia natural. *Acta Biol. Venez.*, 12(3-4): 72-87.

Chernoff, B. y A. Machado-Allison (1990). Characid fishes of the Genus *Ceratobranchia* with descriptions of new species from Venezuela and Perú. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 142: 261-290.

Chernoff, B. A. Machado-Allison y W. Saul. (1991). Redescription and biogeography of *Leporinus brunneus* Myers. *Ichth. Explor. Freshwaters*, 1(4): 295-306.

Chernoff, B. y A. Machado-Allison (2000). *Bryconops colaroja* and *B. colanegra* two new species (Teleostei-Characidae) from the Cuyuni and Caroni drainages of South America. *Ichth. Explor. Freshwaters*, 10: 355-370.

Chernoff, B. y A. Machado-Allison (2005). *Bryconops magoi* and *B. collettei* (Characiformes: Characidae), two new freshwater fish species from Venezuela, with comments on *B. caudomaculatus* (Gunther). *Zootaxa*, 2005, 1094: 1-23.

Chernoff, B. y A. Machado-Allison (2019). A brief review on fishes of the Caura River, Venezuela. *Journal of Aquaculture & Marine Biology*. Volume 8 Issue 5: 186-188.

Chernoff, B., A. Machado-Allison, P. Buckup y R. Royero (1994). Systematic status and neotype designation for *Autanichthys giacopinii* Fernández Yépez with comments on the morphology of *Bryconops melanurus* (Bloch). *Copeia*, 1: 238-242.

Chernoff, B., A. Machado-Allison, K. Riseng y J. Montaubault, eds. (2002). *A biological assessment of the aquatic ecosystems of the Caura River basin, Bolívar State, Venezuela*. *Bull Biol. Assessment*, Conservation International, 28: 1-282.

Chernoff, B., A. Machado-Allison, P. W. Willink, F. Provenzano-Rizzi, P. Petry, J. V. García, G. Pereira, J. Rosales, M. Bevilacqua y W. Díaz (2003). The Distribution of Fishes and Patterns of Biodiversity in the Caura River Basin, Bolívar State, Venezuela (86-96). In: Chernoff, B., A. Machado-Allison, K. Riseng, and J. R. Montaubault (eds.). *A Biological Assessment of the Aquatic Ecosystems of the Caura River Basin, Bolívar State, Venezuela*. RAP Bulletin of Biological Assessment 28. Conservation International, Washington, DC.

Chernoff, B., A. Machado-Allison, F. Provenzano, P. Willink y P. Petry (2002). *Bryconops imitator* a new species of freshwater fish from the Rio Caura, Venezuela. *Ichth. Explor. Freshwaters*, 13 (3): 193-202.

Concepción, M. (1992). Estudio morfométrico y merístico de las especies del Género *Metynnis* (COPE, 1878), Characiformes-Characidae presentes en Venezuela. Trab. Esp. de Grado, Esc. de Biología, UCV.

Do Nacimiento, C y F. Provenzano (2006.) The genus *Henonemus* (Siluriformes: Trichomycteridae) with a description of a new species from Venezuela. *Copeia*, (2): 198-205.

Do Nacimiento, C., O. Villarreal y F. Provenzano (2002). Descripción de una nueva especie de bagre anoftalmo del Género *Trichomycterus* (Siluriformes, Trichomycteridae), de una cueva de la Sierra de Perijá, Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Espeleología*, 35: 20-26.

Echevarría, G. y A. Machado-Allison (2014). Comunidades de peces en planicies de inundación de ríos tropicales: Factores que intervienen en su estructura. *Bol. Acad. C. Fís., Mat. y Nat.*, LXXIV (1): 33-65.

Echevarría, G. y A. Machado-Allison (2015). La Ictiofauna de los Esteros de Camaguán (Río Portuguesa), estado Guárico, Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 35(1): 75-87.

Echeverría, G., y A. Machado-Allison. (2018). Algunos parámetros reproductivos de Siluriformes en el Caño La Piedra, planicie de inundación del Río Arauca, Venezuela. *Boletín Inst. Oceanogr.* 57(1): 15-27.

Echeverría, G., J. P. Rodríguez y A. Machado-Allison (2018). Ecología trófica de *Pterodoras rivasi* (Doradidae, Siluriformes) en el caño La Piedra, río Arauca, Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 38(1): 85-99.

Echevarría, G., J. P. Rodríguez y A. Machado-Allison (2017). Seasonal fluctuations in taxonomic and functional diversity in assemblages of catfishes in the Venezuelan Arauca River Flooplain. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. <http://dx.doi.org/10.1080/01650521.2017.1387426>.

Echevarría, G., A. Machado-Allison y J. P. Rodríguez (2019). *Guía de Campo de los Bagres del Caño La Piedra, Río Arauca, Venezuela*. ACFIMAN-IVIC- FUDECI. 88p.

Echevarría, G., J. P. Rodríguez y A. Machado-Allison (2019) Seasonal organization of Siluriformes assemblages by their morphological traits in the Arauca river floodplain, Venezuela. *Limetica*. 38(2): 705-718.

Escobar, M. D., R. P. Ota, A. Machado-Allison, J. Andrade, I. P. Farias y T. Hrbek (2019). A new species of *Piaractus* Eigenmann, 1903 (Characiformes: Serrasalminidae) from the Orinoco basin with a redescription of *Piaractus brachypomus* (Cuvier, 1818). *Journal of Fish Biology* DOI: 10.1111/jfb.13990.

Fernández, J. (1980). Morfología y evolución de las espinas de las aletas en los bagres de la Familia Pimelodidae (Teleostei-Siluriformes). *Trab. Esp. de Grado, Esc. de Biología, UCV*, 85 p.

Fernández, J. M., F. Provenzano R. y C. A. Lasso (2006). *Catálogo Ilustrado de los Peces de la Cuenca del Río Cataniapo*. Maracay, Ven. Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas. (Publicación especial Nro. 19). 272 p.

Ferraris, C., A. Machado-Allison, F. Mago-Leccia, G. Nelson, R. Royero, R. Vari y S. Weitzman (1988). Final Report on the fishes collected at Cerro de la Neblina (603-622). Feb. 5-23. En: *Cerro de la Neblina* Brewer-Carias, Ed. Acad. de Cienc. Fís., Mat. y Nat. Caracas, Venezuela.

Ferraris, C. J. y F. Mago-Leccia (1989). A new genus and species of pimelodid catfish from the Rio Negro and Rio Orinoco drainages of Venezuela (Siluriformes: Pimelodidae). *Copeia*, 1: 166-171.

Fink, W. L. y A. Machado-Allison (1992). Three new species of piranhas from Brazil and Venezuela. *Ichth. Expl. Freshwaters*, 2(1): 57-75.

Fink, W y A. Machado (2001). A new species of piranha from Brazil, with comments on *Serrasalmus altuvei* and *Serrasalmus compressus* (Teleostei: Characiformes). *Ocass. Papers Museum of Zoology, Univ. Mich.*, 730: 1-18.

García, C. (1984). Aspectos sobre la “evolución” de los hábitos alimenticios en la Subfamilia Serrasalminae. Trab. Esp. de Grado, Esc. de Biología, UCV, 70 p. + figs.

Germán, G., J. Mojica, F. Provenzano, C. Lasso, D. Taphorn, R. Royero, C. Castellanos, A. Gutiérrez, M. Gutiérrez, Y. López, L. Mesa, P. Sánchez y C. Chipamocha. 2007. Peces de la Orinoquía colombiana, con énfasis en especies de interés ornamental. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Instituto Colombiano de Desarrollo Rural (INCODER) y Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, Departamento de Biología, Bogotá, Colombia. 425 p.

González, J. (1980). Reproducción y crecimiento del “caribe colorado” *Serrasalmus notatus* Luetken, 1874 (Teleostei, Characiformes, Characidae), en los llanos venezolanos. Trab. Esp. de Grado, Esc. de Biología, UCV, 133 p.

González-Carcacia, J. y H. López-Rojas (2002). Morfología comparativa en ejemplares de *Astyanax bimaculatus* (Characiformes: Characidae) de las cuencas de los ríos Orinoco y del Caribe (ríos Unare, Manzanares y La Toma), Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 22(3-4): 1-12.

González, L., H. López-Rojas, A. Bonilla, A. Prieto y J. Velásquez. (2007). Variación morfológica de la región cefálica del lagarto *Ameiva ameiva* (Linnaeus 1758) (Taurina: Teiidae) en un bosque húmedo del Parque Nacional El Ávila, Venezuela. *Saber*, 19(2): 130-136.

González S., L.A., A. Bonilla, H. López y J. Velásquez (2011). Variación genética en poblaciones del lagarto *Tropidurus hispidus* (Sauria:Tropiduridae) en el Oriente de Venezuela. *Bol. Acad. Cien. Fís., Mat. y Nat.* LXXI(4): 47-62.

González, L. A., A. Bonilla y J. Velásquez (2011). Cariotipo del lagarto *Tropidurus hispidus* (Sauria:Tropiduridae) en el oriente de Venezuela. *Acta Biol. Colomb.*, 16(2): 121-134.

González S., L. A., H. López, A. Bonilla y J. Velásquez (2011). Variación morfológica de la región cefálica del lagarto *Tropidurus hispidus* (Sauria: Tropiduridae) de la península de Araya y costa sur del golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica*, 31(1-2): 37-44.

González, J., R. Ortiz, E. Solorzano, M. Campos, C. Marcano y H. López Rojas (2005). Distribución y caracterización de especies del grupo de Tilapias (*Oreochromis* spp.) y *Petenia (Caquetaia kraussii)* en ecosistemas naturales en la zona occidental de Venezuela. *Zootecnia Tropical*, 23 (4): 447-464.

Gorrín, L. (1980). Línea lateral en los bagres de la Familia Pimelodidae (Teleostei, Siluriformes): una búsqueda sistemática a través de la osteología comparada. Trab. Esp. de Grado, Esc. de Biología, UCV, 108 p. + figs.

Harold, A., R. Vari, A. Machado-Allison y F. Provenzano (1994). *Creagrutus hysginus* (Teleostei-Characidae), A new Species of Characid from Northeastern Venezuela, Sucre State. *Copeia*, (4): 975-979.

Hernández, J., A. Machado-Allison y C. Lasso (2015). *Aequidens superomaculatum* (Teleostei: Cichlidae) una nueva especie del alto Orinoco y Río Negro, Venezuela. *Biota Colombiana*, 16(2): 96-106.

Herrera M. y H. López Rojas (1998). Esquema Simplificado de Interacciones Tróficas de los Peces de Importancia Comercial del Embalse Tamanaco, Guárico. *Acta Biol. Venez.*, 17(3): 59-70.

Herrera, M., S. Segnini y A. Machado-Allison (2012). Comparación entre un ecosistema de morichal y un río llanero a través de la composición taxonómica, constancia y abundancia de especies ictícolas. *Bol. Acad. Cienc. Fis. Mat. y Nat.*, 2012. LXXI(1): 9-29.

Herrera Márquez, M y H. López Rojas (2005). Morfometría geométrica de dos morfotipos de *Pimelodus blochii* Valenciennes, 1840 (Siluriformes: Pimelodidae) en Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* (LUZ), 39(3): 197-322.

Ibon, T., A. Falconí-López, J. Valdiviezo-Rivera, J. y F. Provenzano-Rizzi, F. (2020.) A new species of *Microglanis* (Siluriformes: Pseudopimelodidae) from the Pacific slope of Ecuador. *Neotropical Ichthyology*, 18(2):e190023.

Ingenito, L. F. S., C. S. Pavanelli y F. Provenzano (2012). *Parodon orinocensis* (Bonilla *et al.*, 1999) (Characiformes: Parodontidae): Emendations and generic reallocation. *Neotropical Ichthyology*, 10(3): 561-566.

Lasso, C., A. Machado-Allison y R. P. Hernández (1991). Consideraciones zoogeográficas de los peces de la Gran Sabana (Alto Caroní) Venezuela y sus relaciones con las cuencas vecinas. *Mem. Soc. Ciens. Nat. La Salle.*, 49-50: 109-129.

Lasso, C. y A. Machado-Allison (2000). *Sinopsis de las especies de La Familia Cichlidae presentes en la cuenca del Orinoco: claves, diagnosis e ilustraciones*. Conicit. 150 p. + 1am.

Lasso, C., A. Machado-Allison y D. Taphorn (2016). Fish and aquatic habitats of the Orinoco River Basin: diversity and conservation. *Journal of Fish Biology* doi:10.1111/jfb.13010, available online at wileyonlinelibrary.com.

Lasso, C., A. Machado-Allison, D. Taphorn, D. Rodríguez-Olarte, C. Vispo, B. Chernoff, F. Provenzano, O. Lasso, A. Cervó, K. Nakamura, N. González, J. Mery, C. Silvera, A. Bonilla, H. López y D. Machado-Aranda (2003). The fishes of the Caura River basin, Orinoco drainage, Venezuela: annotated checklist. *Scientia Guianae*, 12: 223-245.

Lasso, C. y F. Provenzano (1998). *Chaetostoma vasquezii*, nueva especie de corroncho del Escudo de Guayana, Estado Bolívar, Venezuela (Siluroidei: Loricariidae) descripción y consideraciones biogeográficas. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle*, 57(147): 53-65.

Lasso, C. y F. Provenzano (2002-2003). Dos nuevas especies de bagres del Género *Trichomycterus* Valenciennes, 1833 (Siluriformes: Trichomycteridae) de la Gran Sabana, Escudo de Guayana, Venezuela. *Rev. Biol. Tropical*, 50(3-4): 1139-1149.

Lasso, C., D. Lew, D. Taphorn, C. Do Nascimento, O. Lasso, F. Provenzano y A. Machado-Allison (2004). Biodiversidad Ictícola Continental de Venezuela. Lista de Especies y Distribución por cuencas. *Mem.Fund. La Salle Ciens. Nat.*, (159-160): 105-195.

Lasso, C., J. I. Mojica, J. S. Usma, J. A. Maldonado-Ocampo, C. Do Nascimento, D. Taphorn, F. Provenzano, Ó. M. Lasso-Alacalá, G. N Galvis, L. Vásquez, M. Lugo, A. Machado-Allison, R. Royero, C. Suarez y A. Ortega-Lara. (2005). Peces de la cuenca del Río Orinoco. Parte I. Lista y distribución por subcuencas. *Biota Colombiana* 5(2): 95-118.

Lasso, C., A. Giraldo, O. Lasso, J. Rodríguez, O. León, C. Do Nascimento, D. Taphorn, A. Machado-Allison y F. Provenzano (2008). Peces del alto río Paragua, cuenca del Caroní, Estado Bolívar, Venezuela. (110-115). En: *Evaluación Rápida de la Biodiversidad de los Ecosistemas Acuáticos de la Cuenca Alta del Río Paragua, Estado Bolívar, Venezuela*. RAP Bulletin of Biological Assessment 49. (Señaris, Lasso y Flores Eds.).

Lasso, C., A. Giraldo, O. Lasso, J. Rodríguez, O. León, C. Do Nascimento, D. Taphorn, A. Machado-Allison y F. Provenzano (2008). Listado de especies de peces capturados durante la expedición AquaRAP Alto Paragua 2005. (Apéndice 13: 270-273) En: *Evaluación Rápida de la Biodiversidad de los Ecosistemas Acuáticos de la Cuenca Alta del Río Paragua, Estado Bolívar, Venezuela*. RAP Bulletin of Biological Assessment 49.(Señaris, Lasso y Flores Eds.).

Lasso, C., L. Mesa, J. I. Mojica, O. Lasso-Alacalá, A. Marcano, A. Giraldo, D. Pisapía, O. Farina, A. Machado-Allison, F. Provenzano y K. González-Oropeza (2009). Peces de los ríos Cuyuní y Uey, cuenca del Cuyuní, Estado Bolívar (Venezuela) (106-119): En: *Evaluación Rápida de la Biodiversidad de los Ecosistemas Acuáticos de la Cuenca del Río Cuyuni, Estado Bolívar, Venezuela*. RAP Bulletin of Biological Assessment 55. (Señaris, Lasso y Flores Eds.)

Lasso, C., L. Mesa, J. I. Mojica, O. Lasso-Alacalá, A. Marcano, A. Giraldo, D. Pisapía, O. Farina, A. Machado-Allison, F. Provenzano y K. González-Oropeza (2009). Lista de localidades de muestreo por área focal para peces e invertebrados acuáticos durante el RAP Alto Cuyuní 2008. Apéndice 8 (202-206). En: *Evaluación Rápida de la Biodiversidad de los Ecosistemas Acuáticos de la Cuenca del Río Cuyuni, Estado Bolívar, Venezuela*. RAP Bulletin of Biological Assessment 55. (Señaris, Lasso y Flores Eds.)

Lasso, C., L. Mesa, J. I. Mojica, O. Lasso-Alacalá, A. Marcano, A. Giraldo, D. Pisapía, O. Farina, A. Machado-Allison, F. Provenzano y K. González-Oropeza (2009). Lista, distribución y riqueza de especies de peces por área focal (RAP Alto Cuyuní 2008). Apéndice 9 (207-210). En: *Evaluación Rápida de la Biodiversidad de los Ecosistemas Acuáticos de la Cuenca del Río Cuyuni, Estado Bolívar, Venezuela*. RAP Bulletin of Biological Assessment 55. (Señaris, Lasso y Flores Eds.)

Lasso, C., L. Mesa, J. I. Mojica, O. Lasso-Alacalá, A. Marcano, A. Giraldo, D. Pisapía, O. Farina, A. Machado-Allison, F. Provenzano y K. González-Oropeza (2009). Lista de especies de peces compartidas con otras cuencas guayanesas. Apéndice 11 (211-214) En: *Evaluación Rápida de la Biodiversidad de los Ecosistemas Acuáticos de la Cuenca del Río Cuyuni, Estado Bolívar, Venezuela*. RAP Bulletin of Biological Assessment 55. (Señaris, Lasso y Flores Eds.)

Lasso, C. A., F. Provenzano, O. M. Lasso-Alcalá y A. Marcano. 2010. Ictiofauna dulceacuícola y estuarina de la cuenca del golfo de Paria, Venezuela: Composición y relaciones biogeográficas con la cuenca del Orinoco. *Biota Colombiana*, 11(1 y 2): 53-73.

Lasso, C. A., A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison y F. Trujillo (eds) (2014). *Humedales de la Orinoquia (Colombia-Venezuela)*. Serie: Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia XI. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. 303 p.

López, H. (1977). Morfología y sistemática de tres especies de peces de los llanos venezolanos. En *Memoria*, Fac. de Ciencias, UCV, 115 p. + figs.

López-Rojas, H. R. y A. Bonilla-Rivero (2000). Anthropogenically induced fish diversity reduction in Valencia Lake Basin, Venezuela. *Biodiversity and Conservation*. 9(6): 757-765.

López, H. y A. Machado-Allison (1975). Algunos aspectos del desarrollo y crecimiento de *Loricaria laticeps* (Osteichthyes, Siluriformes, Loricariidae). *Acta Biol. Venezuelica*, 9(1): 51-76.

López, H., J. Lundberg y E. Marsh (1984). Design and operation of a small trawling apparatus for use with dugout canoes. *North Amer. Am.J. Fish. Manag.*, 4: 331-334 .

López-Rojas, H., A. Machado-Allison y F. Mago-Leccia (1988). Ecological studies in tropical fish communities (A review). *Copeia*, 2: 503-505.

López-Rojas, H. y P. Nass (1989). Etapas del desarrollo de *Mylossoma duriventris* (Characiformes-Characidae) de los llanos de Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 12(3-4): 121-126.

López-Rojas, H. y R. Rodenas (1993). Ictiofauna de la Laguna de Tacarigua. Resultados preliminares. *Acta Biol. venez.*, 14(2): 71-75.

Lundberg, J. G., W. M. Lewis Jr., J. F. Saunders III y F. Mago-Leccia (1987). A major food web component in the Orinoco River channel: evidence from planktivorous electric fishes. *Science*, 237: 81-83.

Lundberg, J., A. Machado-Allison y R. Kay, 1986. Miocene characid fishes from Colombia: evolutionary stasis and extirpation. *Science*, 234: 208-209.

Lundberg, J. G. y F. Mago-Leccia (1986). A review of *Rhabdolichops* (Gymnotiformes, Sternopygidae), a genus of South American freshwater fishes, with descriptions of four new species. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 138(1): 53-85.

Lundberg, J. G., F. Mago-Leccia y P. Nass (1991). *Exallodontus aguanai*, a new genus and species of Pimelodidae (Pisces: Siluriformes) from deep river channels of South America, and delimitation of the subfamily Pimelodinae. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 104(4): 840-869.

Lundberg, J. G., P. Nass y F. Mago-Leccia (1989). *Pteroglanis manni* Eigenmann and Pearson 1924, a juvenile of *Sorubimichthys planiceps* (Agassiz), with a review of the nominal species of *Sorubimichthys* (Pisces: Pimelodidae). *Copeia*, 2: 332-344.

Machado-Allison, A. (1971). Contribución al conocimiento de la taxonomía del Género *Cichla* (Perciformes, Cichlidae) en Venezuela. Parte I. *Acta Biol. Venezuelica*, 7(4): 459-497.

Machado-Allison, A. (1973). Contribución al conocimiento de la taxonomía del Género *Cichla* (Perciformes, Cichlidae) en Venezuela. Parte II. *Acta Biol. Venezuelica*, 8(2): 155-205.

Machado-Allison, A. (1974). Etapas del desarrollo de *Piabucina pleurotaenia* Regan, 1903 (Characiformes, Lebiasinidae). *Acta Biol. venezolica*, 8(3-4): 579-622.

Machado-Allison, A. (1977). Estudio preliminar de la ictiofauna del Río Portuguesa y aspectos sobre la biología de *Hoplosternum littorale* (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). En *Memoria*, Fac. Ciencias, UCV, 103 p. + figs.

Machado-Allison, A. (1982). Estudios sobre la Subfamilia Serrasalminae (Teleostei, Characidae). Parte I. Estudio comparado de los juveniles de las "cachamas" de Venezuela (Géneros *Colossoma* y *Piaractus*). *Acta Biol. Venezuelica*, 11(3):1-102.

Machado-Allison, A. (1983). Estudios sobre la sistemática de la Subfamilia Serrasalminae (Teleostei, Characidae). Parte II. Discusión sobre la condición monofilética de la subfamilia. *Acta Biol. Venezuelica*, 11(4): 145-195.

Machado-Allison, A. (1984). El Llano y sus peces. *Boletín de Biología* (5), Cenamec, Caracas, 15p.

Machado-Allison, A. (1985). Estudios sobre la sistemática de la Subfamilia Serrasalminae (Teleostei, Characidae). Parte III. Sobre el *status* genérico y relaciones filogenéticas de los géneros. *Pygopristis*, *Pygocentrus*, *Pristobrycon* y *Serrasalmus*. *Acta Biol. Venez.*, 12(1): 19-42.

Machado-Allison, A. (1986). Aspectos sobre la historia natural del “curito” *Hoplosternum littorale* (Hanckock 1828). (Siluriformes, Callichthyidae) en el bajo llano de Venezuela: desarrollo, alimentación y distribución espacial. *Acta Cient. Venezolana*, 37(1): 72-78.

Machado-Allison, A. (1986). Osteología comparada del Neurocráneo y Branquicráneo de los Géneros de la Subfamilia Serrasalminae. *Acta Biol. Venezuelica*, 12: 1-75 pp (supl.).

Machado-Allison, A. (1987). *Los Peces del Llano de Venezuela: un ensayo sobre su Historia Natural*. Consejo Desarrollo Científico y Humanístico (UCV), Imp. Universitaria, Caracas, 1a. Edición. 121 p.

Machado-Allison, A. (1987). Clave para la identificación de los peces de los ríos Pao, Caris y Moquete, Edo. Anzoátegui. IZT-Corpoven, Caracas, 67 p.

Machado-Allison, A. (1987). Los morichales. *Revista Hola Soy Venezuela*, 1: 47-48.

Machado-Allison, A. (1990). Ecología de los peces de las áreas inundables de los llanos de Venezuela. *Interciencia*, 15(6): 411-423.

Machado-Allison, A. (1990). Caribes de Venezuela. Trabajo Ascenso a Titular, Fac. Ciencias, UCV, 293 p.

Machado-Allison, A. (1991a). ¿Por qué debemos cuidar el ambiente? *Revista Reto*, 38: 12.

Machado-Allison, A. (1991b). Zonas inundables del llano venezolano. En: 2 Problemas Nacionales. *Revista Reto*, 38: 34-35.

Machado-Allison, A. (1992). Larval Ecology of fish of the Orinoco Basin (Capítulo 3:45-59). En: *Reproductive Biology in South American Vertebrates*, W. Hamlett Editor.

Machado-Allison, A. (1993). *Los Peces del Llano de Venezuela: un ensayo sobre su Historia Natural*. Consejo Desarrollo Científico y Humanístico (UCV), Imp. Universitaria, Caracas, 2a. Edición. 143 p.

Machado-Allison, A. (1994). Los esteros de las zonas inundables de Venezuela: I. Ictiofauna y conservación. *Tribuna del Investigador*, 1(2): 76-89.

Machado-Allison, A. (1994). Factors affecting fish communities in the flooded plains of Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 15(2): 59-75.

Machado-Allison, A. (1995). La biodiversidad acuática en peligro (153-177). En: *Desarrollo Sustentable y Recursos Naturales*. Facultad de Ingeniería, UCV, Caracas.

Machado-Allison, A. (2001). *Contribuciones al conocimiento de la ictiología continental venezolana*. Trabajo de ingreso a la Academia de Ciencias Físicas Matemáticas y Naturales, Caracas, 150 p.

Machado-Allison, A. (2001). Pavones de Venezuela: Diagnósis, distribución y clave para la identificación de las especies de la Cuenca del Orinoco (31-43). En: *Ecología y Conservación del Pavón*. *Revista Divulgación Científica*, Fundación Cisneros.

Machado-Allison, A. (2002). Los Peces Caribes de Venezuela: una aproximación a su estudio taxonómico. *Bol. Acad. Cienc. Fís. Mat. y Nat.* LXII(1): 35-87.

Machado-Allison, A. (2003). Peces de agua dulce (562-581). En: *Biodiversidad en Venezuela*. Tomo II. M. (Aguilera, A. Azocar y E. González, eds). Fundación Polar, Fonacyt.

Machado-Allison, A. (2005). *Los Peces del Llano de Venezuela: un ensayo sobre su Historia Natural*. (3ra. Edición). Consejo Desarrollo Científico y Humanístico (UCV), Imp. Universitaria, Caracas, 222 p.

Machado-Allison, A. (2006). Contribuciones al conocimiento de la Ictiología Continental Venezolana. *Acta Biol. Venez.*, 26(1): 13-52.

Machado-Allison, A. (2008). Sobre el origen del Río Orinoco, su relación con cuencas vecinas, las evidencias biológico-paleontológicas y la conservación de hábitats acuáticos: una revisión basada en la información íctica. *Bol. Acad. C. Fís., Mat. y Nat.* Vol. LXVII (3-4): 25-64.

Machado-Allison, A. (2011). Contribuciones en ictiología publicadas en la revista *Acta Biológica Venezuelica* (1951-2011). *Acta Biol. Venezuelica*, 31(1): 21-36.

Machado-Allison, A. 2012. Notas sobre el problema del derrame de petróleo en el Río Guarapiche, Estado Monagas, Venezuela. *Revista Natura Digital*. <http://www.natura-digital.com/index>.

Machado-Allison, A. (2013). Estado actual de la pesca continental en Venezuela: sus problemas y vinculación con la Seguridad Alimentaria y Desarrollo Sostenible. *Bol. Acad. C. Fís., Mat. y Nat.*, LXXIII(2): 9-33.

Machado-Allison, A. (2014). Sobre las amenazas de transformación de los ecosistemas acuáticos en Venezuela. *Tribuna del Investigador*, 15(1-2): 60-64.

Machado-Allison, A. (2015). La minería en Guayana, sus efectos ambientales y sobre la salud humana. *Bol. Acad. C. Fís., Mat. y Nat.*, LXXV(1): 9-30.

Machado-Allison, A. (2016). The conservation of aquatic ecosystems of the Orinoco river basin. *Journal of Fish Biology*, doi:10.1111/jfb.12867, available online at wileyonline library. com.

Machado-Allison, A. (2017). La Conservación de ambientes acuáticos: Petróleo y otras actividades mineras en Venezuela. (Capítulo 9: 189-201). En: *Ríos y Minerías en Venezuela. Volumen I*. Douglas Rodríguez Olarte (ed). Colección Recursos Hidrobiológicos de Venezuela. Universidad Centro-Occidental Lisandro Alvarado.

Machado-Allison, A. (2017). Mining in Venezuela: its effects on the environment and human health (347-362). En: *Ecotoxicology in Latin America. Section 2. Environmental risk in freshwater ecosystems*. C. Araujo and C. Shin (eds). Nova Publishers.

Machado-Allison, A. (2020). Mundos Significativos: Escuchar y aprender más allá del humano: Comunicación en un mundo oscuro: Un desafío científico. *Bol. Acad. Cien. Fis. Mat. y Nat.* (en prensa)

Machado-Allison, A. y B. Bottini (2010). Especies de la pesquería continental venezolana: un recurso natural en peligro. Nota Académica. *Bol. Acad. C. Fis., Mat. y Nat.*, LXX(1): 59-75.

Machado-Allison, A. O. Brull y C. Marrero (1987). Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Caris y Pao, Edo Anzoátegui. Sección de Fauna Acuática. UCV-Meneven, Caracas, Informe Final Proyecto Meneven Car-33, 1984-1987, 80 p.

Machado-Allison A. y O. Castillo (1992). Estudio sobre la sistematica de la Subfamilia Serrasalminae. IV. El Género *Mylossoma*: bases para una revisión del grupo en América del Sur. *Acta Biol. Venezuelica*, 13(3-4): 1-34.

Machado-Allison, A. y B. Chernoff (1997). *Bryconops disruptus* (Characiformes-Characidae). Una nueva especie de pez de la cuenca del Río Negro en Brasil y Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 17(2): 67-75.

Machado-Allison, A. y B. Chernoff. (2020). El Río Caura: desde la pristinidad a su destrucción. (Capítulo 1: 39-56). En: *Ríos en riesgo de Venezuela. Volumen 3*. Rodríguez-Olarte, D. (Editor). Colección Recursos Hidrobiológicos de Venezuela. Universidad Centroccidental Lisandro Alvarado (UCLA). Barquisimeto, Lara. Venezuela.

Machado-Allison, A., B. Chernoff, R. Royero y P. Buckup (1993). Las especies del Género *Bryconops* (Kner, 1859) en Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 14(3): 1-20.

Machado-Allison, A., B. Chernoff y P. Buckup (1996). *Bryconops humeralis* y *B. vibex*, dos nuevas especies del Género *Bryconops* Kner, 1858 para Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 16(2): 43-58.

Machado-Allison, A., B. Chernoff, P. Buckup y R. Royero (1993). Las especies del Género *Bryconops* Kner, 1858 en Venezuela (Teleostei, Characiformes). *Acta Biol. Venez.*, 14(3): 1-20.

Machado-Allison, A., B. Chernoff, C. Silvera, A. Bonilla, F. Mago-Leccia, J. Velázquez, C. Lasso, H. López, A. Bonilla, F. Provenzano y C. Silvera (2000). Ictiofauna del Río Cuyuní. *Interciencia*, 25(1): 13-21.

Machado-Allison, A., B. Chernoff, F. Provenzano, P. Willink, A. Marcano, P. Petry y B. Sidlauskas. (2002). Identificación de áreas prioritarias de conservación en la cuenca del Río Caura, Estado Bolívar, Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, Vol. 22(3-4): 37-65.

Machado-Allison, A., B. Chernoff, F. Provenzano, P. Willink, A. Marcano, P. Petry y B. Sidlauskas y T. Jones. (2003). Inventory, Relative Abundance and Importance of Fishes in the Caura River Basin, Bolívar State, Venezuela (64-73). In: Chernoff, B., A. Machado-Allison, K. Riseng, and J. R. Montambault (eds.). A Biological Assessment of the Aquatic Ecosystems of the Caura River Basin, Bolívar State, Venezuela. RAP Bulletin of Biological Assessment 28. Conservation International, Washington, DC.

Machado-Allison, A., B. Chernoff, J. Rosales, M. Bevilacqua, J. S. Sparks, C. Magalhaes, J.V. García, G. Pereira, W. Díaz, y P. Willink (2003). General description of georeference areas sampled during the AquaRAP expedition to the Caura River, Bolívar State, Venezuela. (198-202). In: Chernoff, B., A. Machado-Allison, K. Riseng, and J. R. Montambault (eds.). A Biological Assessment of the Aquatic Ecosystems of the Caura River Basin, Bolívar State, Venezuela. RAP Bulletin of Biological Assessment 28. Conservation International, Washington, DC.

Machado-Allison, A., B. Chernoff, C. Silvera, A. Bonilla, H. López, C. Lasso, F. Provenzano, C. Marcano y D. Machado-Aranda (1999). Inventario de los peces de la Cuenca del Río Caura estado Bolívar, Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 19(4): 61-72.

Machado-Allison, A., B. Chernoff, P. Willink, F. Provenzano, P. Petry y A. Marcano (2003). Ichthyological field stations and analysis of the fish fauna, sampled during the AquaRAP expedition to the Caura River Basin, Bolívar State, Venezuela. (240-253). In: Chernoff, B., A. Machado-Allison, K. Riseng, and J. R. Montambault (eds.). *A Biological Assessment of the Aquatic Ecosystems of the Caura River Basin, Bolívar State, Venezuela*. RAP Bulletin of Biological Assessment 28. Conservation International, Washington, DC.

Machado-Allison, A., B. Chernoff, F. Provenzano, P. Willink, A. Marcano, P. Petry, T. Jones y B. Sidlauskas (2003). Fishes collected during the AquaRAP expedition to the Caura River Basin, Bolívar State, Venezuela. (267-275). In: Chernoff, B., A. Machado-Allison, K. Riseng, and J. R. Montambault (eds.). *A Biological Assessment of the Aquatic Ecosystems of the Caura River Basin, Bolívar State, Venezuela*. RAP Bulletin of Biological Assessment 28. Conservation International, Washington, DC.

Machado-Allison, A., R. de la Fuente e I. Mikolji (2018). *Catálogo Ilustrado de los Peces del Parque Nacional "Aguaro-Guariquito"*. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (ACFIMAN), Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET) y Fundación para el desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (FUDECI). Caracas, 528 p.

Machado-Allison, A. y W. Fink (1995). *Sinopsis de las especies de la Familia Serrasalminae presentes en la Cuenca del Orinoco: claves, diagnosis e ilustraciones*. Conicit, 88 p.

Machado-Allison, A. y W. Fink (1996). *Los peces caribes de Venezuela. Diagnosis, claves, aspectos ecológicos y evolutivos*. CDCH, Universidad Central de Venezuela. 149p.

Machado-Allison, A., W Fink y M.E. Antonio (1990). Revisión del Género *Serrasalmus* Lacepede, 1804 y géneros relacionados en Venezuela: I. Notas sobre la morfología y sistemática de *Pristobrycon striolatus* (Steindachner, 1908). *Acta Biol. Venezuelica*, 12(3-4): 140-171.

Machado-Allison, A. y W L. Fink (1991). Notas sobre la sistematía del Género *Serrasalmus* y géneros relacionados. Parte II. El Género *Pygocentrus* en Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 13(1-2): 109-136.

Machado-Allison, A., William Fink, Ivan Mikolji y Alberto Marcano (2009). Designación de neotipo y redescrición de *Serrasalmus nalseni* Fernández-Yépez, 1969 (Characiformes, Serrasalminidae). *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 171: 121-131.

Machado-Allison, A. y C. García (1986). Food habits and morphological changes during ontogeny in three serrasalmin fish species of the Venezuelan floodplains. *Copeia*, 1: 123-126.

Machado-Allison, A., C. Lasso y R. Royero (1993). Inventario y aspectos ecológicos de los peces del Parque Nacional “Aguaro-Guariquito” (Guárico, Venezuela). *Memoria, Sociedad Ciencias Naturales La Salle*, LIII, 139: 55-80.

Machado-Allison, A., C. Lasso, J. Usma, P. Sánchez, O. Lasso (2010), Peces (Cap. 7: 217-257). En: *Biodiversidad de la Cuenca del Río Orinoco: Bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad* (C. Lasso et al., eds).

Machado-Allison, A. y H. López (1975). Etapas del desarrollo de *Loricariichthys typus* (Bleeker, 1864). (Osteichthyes, Siluriformes, Loricariidae). *Acta Biol. Venezuelica*, 9(1): 93-119.

Machado-Allison, A., H. López, W. Fink y R. Rodenas (1993). *Serrasalmus neveriensis* una nueva especie de caribe y redescrición de *Serrasalmus medinai* (Ramírez, 1965). *Acta Biol. Venezuelica*, 14(4): 45-60.

Machado-Allison, A. y C. Machado-Allison (1992). La fauna venezolana. En: *Imagen de Venezuela*. Pdvsa-Instituto de Ingeniería, Caracas.

Machado-Allison, A., F. Mago-Leccia, O. Castillo, R. Royero, C. Marrero, C. Lasso y F. Provenzano. (2005). Lista de especies de peces reportadas en los diferentes cuerpos de agua de los Bajos Llanos de Venezuela (191-200). En: A. Machado-Allison. *Los Peces de los Llanos de Venezuela: Un ensayo sobre su historia natural*. (Colección Estudios). 3ra Edición. CDCH-UCV. Caracas.

Machado-Allison, A., L. Mesa y C. Lasso (2013). Peces de los morichales y cananguchales de la Orinoquia y amazonia colombo-venezolana: una aproximación a su conocimiento, uso y conservación. (Quinta Parte: Ictiofauna de los morichales y cananguchales. (Cap. 15: 289-334). En: *Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia-Venezuela*. (Parte 1). Lasso, C. A., A. Rial y V. González-Boscán. (Editores). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.

Machado-Allison, A. y H. Moreno (1993). Inventario y aspectos de la comunidad de peces del Río Orituco (Edo. Guárico). *Acta Biol. Venezuelica*, 14(4): 77-94.

Machado-Allison A., F. Provenzano, L. Mesa y A. Marcano (2007). Informe Final Fauna Acuática. Proyecto Estudio Ambiental específico para la Microlocalización de la Refinería de Cabruta, Estado Guárico. FundaUCV-PDVSA. S.A. 122p.

Machado-Allison, A. F. Provenzano, L. Mesa y A. Marcano. (2008). *Estudio ambiental específico para la microlocalización de la Refinería de Cabruta Estado Guárico*: Fauna Acuática. PDVSA-Fundación UCV. 60 p.

Machado-Allison A., y F. Provenzano. 2016. La Colección de Peces del Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (505-521). En: *Colecciones Ictiológicas de Latinoamérica*. Del Moral Flores, L. F., Ramírez Villalobos, Á. J., Martínez Pérez, J. A., González Acosta, A. F. y López J. F. (Coord.). Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

Machado-Allison, A., A. Rial y C. Lasso (2011). Amenazas e impactos sobre la biodiversidad y los ecosistemas acuáticos de la Orinoquia venezolana (63-88). En: *Biodiversidad de la Cuenca del Orinoco. II. Áreas Prioritarias para la Conservación y Uso Sostenible*. (Lasso Rial, Matallana, Señaris, Díaz-Pulido Corzo y Machado-Allison eds) Instituto A. Von Humboldt, Bogotá Colombia.

Machado-Allison, A. y R. Royero (1986). Biomasa total y hábitos alimentarios en peces de un ecosistema riverino restringido en Venezuela. *Acta Cient. Venezolana*, 37(1): 94-95.

Machado-Allison, A., R. Royero y C. Silvera (2000). Humboldt y su contribución al conocimiento de los peces de agua dulce de Venezuela. *Bol. Acad. Cienc. Fis. Mat. y Nat.*, LX (3-4): 63-72.

Machado-Allison, A. y T. Zaret (1984). Datos sobre la biología reproductiva de *Hoplosternum littorale* (Siluriformes, Callichthyidae) de Venezuela. *Acta Cien. Venez.*, 35(2): 142-146.

Mago-Leccia, F. (1967). Notas preliminares sobre los peces de los llanos de Venezuela. *Bol. Soc. Cien. Nat.*, 27(112): 237-263.

Mago-Leccia, F. (1970). Estudios preliminares sobre la ecología de los peces de los llanos de Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 7(1): 71-102.

Mago-Leccia, F. (1970). *Lista de los peces de Venezuela*. Oficina Nacional de Pesca, MAC, Caracas, 283 p.

Mago-Leccia, F. (1972). Consideraciones sobre la sistemática de la Familia Prochilodontidae (Osteichthyes Cypriniformes), con una sinopsis de las especies. *Acta Biol. Venezuelica*, 8(1): 35-96.

Mago-Leccia, F. (1976). Los peces de la Familia Sternopygidae de Venezuela. *Acta Cient. Venezolana*, 29 (suplemento): 1-89

Mago-Leccia, F. (1976). Los peces Gymnotiformes de Venezuela, un estudio preliminar para la revisión del grupo en la América del Sur. Tesis Doctoral, Fac. Ciencias, UCV. 376 p. + 108 figs.

Mago-Leccia, F. (1978). *Los peces de agua dulce de Venezuela*. Cuadernos Lagoven, Caracas, 35 p. + figs.

Mago-Leccia, F. (1983). *Entomocorus gameroi*, una nueva especie de bagre auqueniptérico (Teleostei, Siluriformes) de Venezuela, incluyendo la descripción de su dimorfismo sexual. *Acta Biol. Venezuelica*, 11(4): 215-236.

Mago-Leccia, F. (1994). *Electric fishes of the continental waters of America*. Biblioteca Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas, vol. XXIX, 206 + tablas.

Mago-Leccia, F., P. Nass y O. Castillo (1986). Larvas, juveniles y adultos de bagres de la Familia Pimelodidae (Teleostei, Siluriformes) de Venezuela. Proyecto SI-1500-Conicit, Informe Final, 168 + figs.

Mago-Leccia, F. y T. Zaret (1978). The taxonomic status of *Rabdolichops troscheli* (Kaup, 1856), and speculations on gymnotiform evolution. *Environmental Biol. Fish.*, 3(4): 379-384.

Mago-Leccia, F., J. Lundberg y J. Baskin (1985). Systematics of the South American freshwater fish genus *Adontostenarchus* (Gymnotiformes Apterontidae). *Contr. in Science*, 358: 1-19.

Mago-Leccia, F., M.C.S.L. Malabarba (1998). Phylogeny of fossil Characiformes and palaeobiogeography of the Tremembe' formation, São Paulo, Brazil (69–84.). En: *Phylogeny and classification of Neotropical fishes* (ed. by L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. Lucena and C. A. S. Lucena), Edipucrs, Porto Alegre.

Maldonado-O., J. A., M. Lugo, J. D. Bogotá-G., C. A. Lasso, L. Vásquez, J. S. Usma, D. C. Taphorn y F. Provenzano-R. (2006). Peces del río Tomo, cuenca del Orinoco, Colombia / Fishes of the Tomo river, Orinoco basin, Colombia. *Biota Colombiana*, 7(1): 113-129.

Marcano, A. L. Mesa, J. Paz y A. Machado-Allison (2007). Adiciones al conocimiento y conservación de los peces del Sistema Aguaro-Guariquito y Río Manapire, cuenca del Río Orinoco, estado Guárico, Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 27(1): 36-49.

Marrero, C. (1983). Biología de *Rhamphichthys marmoratus* (Teleostei, Rhamphichthyidae), en el bajo llano de Venezuela. Alimentación. Trab. Esp. de Grado, Ese. de Biología, UCV, 110 p.+ figs.

Marrero, C. (1985). Descripción de algunos métodos para cuantificación de contenidos estomacales en peces. Publ. Lab. Ictiología, IZT-UCV, Caracas, 26 p.

Marrero, C. (1989). Hábitos alimentarios y morfología funcional en peces Gymnotiformes. Tesis Doctoral. Postgrado en Ecología. UCV. 160 p.

Marrero, C., O. Castillo y A. Machado (1987). Primera cita del Género *Traverella* (Edmunds, 1948) (Insecta, Ephemeroptera) para Venezuela y comentarios preliminares acerca de la importancia del bentos en la dieta de los peces Gymnotiformes del río Apure. *Biollania* (6): 123-128.

Marrero, C. y H. López Rojas (1995). Quantitative evaluation of the point method for fish stomach content analysis. *Journal of Fish Biology*, 47: 914-916.

Marrero, C. y A. Machado:Allison (1990). Inventario y notas ecológicas de los peces de los ríos Panaquire, Urba y Yaguapa (Cuenca del río Tuy) Edo. Miranda, Venezuela. *Biollania*, (7): 55-81.

Marrero, C., A. Machado, V. González y J. Velásquez (1997). Ecología y distribución de los peces de los morichales de los llanos orientales de Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 17(4): 65-79.

Martínez, L., H. López y A. Bonilla (2001). Comparación cuantitativa y cambios morfológicos en las ontogenias de *Roebooides dayi* (Steindachner, 1878), *Roebooides affinis* (Gunther, 1864) y *Charax notulatus* (Lucena, 1987) (Characidae: Characinae) en Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 21(3): 11-22.

Mateo, F. y H. López Rojas (2005). Comparación alométrica entre los híbridos Yaque Pintado (*Pseudoplatystoma fasciatum* x *Leiarius mamoratus*) y Chorroscó (*Pseudoplatystoma fasciatum* x *Pimelodus blochii*) (Siluriformes: Pimelodidae). *Rev. Fac. Ciens. Veterinarias UCV*, 46(2): 87-97.

Medina, J. y A. Bonilla (2006) Variabilidad genética en poblaciones silvestres y lotes cultivados de *Caquetaia kraussii* (petenia) y *Astronotus* cf. *ocellatus* (pavona) (Perciformes: Cichlidae). *Acta Biologica Venezuelica*, 26(1): 1-12.

Medina, Z., T. Martínez, A. Machado-Allison, A. Bonilla y H. López-Rojas (2009). Anatomía e histología de los ciegos pilóricos en cinco especies de peces de la Familia Characidae. *Revista Científica FCV-LUZ*, 19(6): 697-618.

Medina-Perozo, Z., T. Martínez-Leones, A. Machado-Allison, A. Bonilla-Rivero y H. López-Rojas (2009). Anatomía e histología de los ciegos pilóricos en cinco especies de peces de la familia Characidae. *Revista Científica*, XIX(6): 607-618.

Milani, N. (1991). Osteología del bagre ciego *Cetopsis coecutiens* y especies de la Familia Cetopsidae presentes en Venezuela. *Trab. Esp. de Grado, Esc. de Biología, UCV*.

Molero, T., T. Martínez, A. Bonilla, M. Vilorio y T. Maváres (2015). Cariomorfometría de poblaciones de sábila (*Aloe barbadensis* m.) en el occidente de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 35(1): 61-74.

Mora, B. (1986). Estudio morfológico del desarrollo de las estructuras involucradas en la alimentación de *Schizodon issognathus* (Kner, 1859) (Teleostei, Characiformes, Anostomidae). *Trab. Esp. de Grado, Esc. de Biología, UCV*, 31 p. + figs.

Moreno, H. (1989). Las especies del Género *Spatuloricaria* (Schultz, 1944) (Siluriformes-Loricariidae) en Venezuela. *Trab. Esp. de Grado, Esc. de Biología, UCV*.

Ortiz, M., A. Machado-Allison y V. Carrillo (2007). Evaluación ecológica rápida de la ictiofauna en cinco localidades del Delta del Río Orinoco, Venezuela. *Interciencia*, 32: 601-609.

Pardo, M. J. (1991). Hábitos alimentarios y morfología bucal de *Gymnocorymbus thayeri*. Trab. Esp. de Grado, Esc. de Biología, UCV.

Pérez, A. y F. Provenzano (1996). *Cordylancistrus perijae*, a new species of armored catfish (Siluroidei: Loricariidae) from the Maracaibo Basin, Venezuela. *Stud. Neotrop. Fauna and Environm.*, 31(1): 27-34.

Ponte, V., A. Machado-Allison y C. Lasso (1999). Ictiofauna del Delta del Río Orinoco: una aproximación a su diversidad. *Acta Biol. Venezuelica*, 19(3): 25-46.

Provenzano, F. (1980). Biología de *Pimelodus blochii* (Valenciennes, 1840) (Teleostei, Siluriformes, Pimelodidae) en los llanos de Venezuela. I. Reproducción. Trab. Esp. de Grado, Esc. Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 54 p.

Provenzano, F. (1984). Aspectos de la reproducción en peces Gymnotiformes del bajo llano de Venezuela. Trabajo de Ascenso, Fac. Ciencias, UCV, 44 p.

Provenzano, F. (1994). *Leporacanthicus galaxias* Isbrücker y Nijssen (1989) (Pisces: Siluriformes: Loricariidae) nueva cita de un bagre loricarido para Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 15 (3-4): 97-98.

Provenzano, F. 1998. *Gelanoglanis stroudi* nuevo registro de bagre (Siluroidei: Auchenipteridae) para la ictiofauna continental de Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 17(3): 79-81.

Provenzano R., F. 2018. Rediscovery of *Chaetostomus setosus* Boulenger 1887 (Siluriformes, Loricariidae), and assessment of the external characters used for determination of genera within the *Chaetostoma* group. *Zootaxa*, 4378 (3): 397-413.

Provenzano R., F. y R. Barriga S. (2017). The species of *Hemiancistrus* (Siluriformes; Loricariidae) from Ecuador. *Zootaxa*, 4272(2): 221-235. doi: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4272.2.4>

Provenzano R., F. y R. Barriga S. (2018). Species of *Ancistrus* (Siluriformes, Loricariidae) from Ecuador, with the description of a new species from the Amazon River Basin. *Zootaxa*, 4527 (2): 211-238. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4527.2.4>

Provenzano-Rizzi, F. y R. Barriga-Salazar (2020). New finding of *Rhadinoloricaria macromystax* (Siluriformes: Loricariidae): redescription of the genus and description of a new species from Ecuador. *Zootaxa*, 4779 (4): 485-500. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4779.4.2>

Provenzano, F., A. T. Herrera, M. González y A. Marcano. (2007). Ictiofauna. (Cap. 8: 336-429). En: Evaluación sistémica de las condiciones socio-ambientales en un área de producción del Distrito San Tomé, División Oriente, PDVSA. Informe Final, PDVSA, Ministerio de Energía y Minas, Caracas, Venezuela.

Provenzano, F., C. Lasso y V. Ponte (1995). *Neblinichthys roraima*, a new species of armored catfish (Siluroidei: Loricariidae) from Río Kukenan, Venezuela with considerations about the biogeography of the Guyana Shield. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 6(3): 243-254.

Provenzano, F., A. López, A. T. Herrera, J. M. Andrade, L. M. Mesa, M. González y A. Marcano (2008). Ictiofauna. (Cap. 5: 245-338.) En: *Evaluación sistémica de las condiciones socio-ambientales en el área Junín de la faja petrolífera del Orinoco, a escala 1:100.000. Informe Final*, PDVSA, Ministerio de Energía y Minas, Caracas, Venezuela.

F. Provenzano, A. Machado-Allison, B. Chernoff, P. Willink y P. Petry (2005). *Harttia merevari* a new species of catfish (Siluriformes: Loricariidae) from Venezuela. *Neotrop. Ichth.* 3(4): 519-524.

Provenzano, F., A. Machado-Allison, J. Andrade y A. Marcano (2010). Informe Final Fauna Acuática. Proyecto Microlocalización de Muelles y Patios de Almacenamiento sector Orinokia, Estado Anzoátegui. FundaUCV-PDVSA. S.A. 84p.

Provenzano, F. y N. Milani (2006). *Cordylancistrus nephelion* (Siluriformes, Loricariidae), a new and endangered species of suckermouth armored catfish from the Tuy River, north-central Venezuela. *Zootaxa*, 1116: 29-41.

Provenzano, F., N. Milani, C. DoNacimiento, A. Marcano, E. T. Rodríguez y T. M. Marcano. (2007). *Atlas Peces de Agua Dulce de Venezuela* (version impresa, digital y portal). Informe Final del Proyecto No. 2001003672, FONACIT, MCT. Caracas, Venezuela. 125 pp (<http://izt.ciens.ucv.ve/mbucv/peces/atlas.htm>).

Provenzano R., F., N. Milani y C. Ardila R. (2017). A new species of the catfish genus *Cordylancistrus* (Siluriformes, Loricariidae) from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Zootaxa*, 4329(3): 256-266. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4329.3.4>

Provenzano, F., S. Schaefer, J. Baskin y R. Royero (2003). A new possibly extinct lithogenine loricariid (Siluriformes, Loricariidae) from northern Venezuela. *Copeia* (3): 562-575.

Provenzano R., F. y F. A. Villa-Navarro (2017). A new species of the catfish genus *Cordylancistrus* (Siluriformes, Loricariidae) from the Magdalena River, Tolima, Colombia. *Zootaxa*, 4294(5): 522-530. doi: [http:// dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4294.5.2](http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4294.5.2).

Retzer, M. E., L. G. Nico y F. Provenzano (1999). Two new species of *Acestridium* (Siluriformes: Loricariidae) from southern Venezuela, with observations on camouflage and color change. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 10(4): 313-326.

Rodenas, R. y H. López Rojas (1993). Ictiofauna de la Laguna de Tacarigua: Resultados Preliminares. *Acta Biol. Venezuelica*, 14(2): 71-75.

Rojas-Molina, Y. A., F. Provenzano-Rizzi y H. Ramirez-Gil (2019). A new species of whiptail armored catfish, genus *Pseudohemiodon* (Siluriformes: Loricariidae) from Orinoco River basin, Llanos region of Colombia and Venezuela. *Neotropical Ichthyology*, 17(2): e180160. DOI: 10.1590/1982-0224-20180160.

Royero, R. (1993). Notas sobre la capacidad de alimentación del bagre sapo (*Asterophysus batrachus*), (Siluriformes Auchenipteridae) y algunos datos sobre su distribución en Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 14(3): 69-73.

Royero, R., A. Machado-Allison, B. Chernoff y D. Machado (1997). Los peces del Río Atabapo. *Acta Biol. Venez.*, 14(1): 41-56.

Royero, R., A. Machado-Allison y C. Silvera (2000). Crónicas de Humboldt sobre los peces de Venezuela en los *Viajes a las regiones equinociales del Nuevo Continente*. *Bol. Acad. Ciens. Fis. Mat. y Nat.*, LX (3-4): 41-58.

Schaefer, S. y F. Provenzano (1993). The Guayana Shield *Parotocinclus*: Systematics, biogeography, and description of a new Venezuelan species (Siluroidei, Loricariidae). *Ichtyol. Explor. Freshwaters.*, 4(1): 39-56

Schaefer, S. y F. Provenzano (1998). *Niobichthys ferrarisi*, a new genus and species of armored catfish from southern Venezuela (Siluriformes: Loricariidae). *Ichthyological Explor. Freshwaters*, 8(3): 221-230.

Schaefer, S. y F. Provenzano (2008). The Lithogeninae (Siluriformes, Loricariidae): Anatomy, Interrelationships, and Description of a New Species. *American Museum Novitates* 3637: 1-49.

Schaefer, S., F. Provenzano, M. De Pinna y J. N. Baskin (2005). New and noteworthy Venezuelan glanapterygine catfishes (Siluriformes, Trichomycteridae), with discussion of their biogeography and psammophily. *Am. Mus. Novit.*, 3496: 1-27.

Taphorn, D., R. Royero, A. Machado-Allison y F. Mago (1997). Lista actualizada de los peces de agua dulce de Venezuela (55-100). En: *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. (E. Lamarca, ed.) Serie Catálogo Zoológico de Venezuela, vol. I. Museo de Ciencia y Tecnología de Mérida.

Tejada, A., A. Bonilla Rivero, L. A. González S., J. Velásquez y H. López Rojas (2013). Aislamiento por distancia y selección en poblaciones de *Anolis onca* al noreste de la península de Araya, estado Sucre, Venezuela, *Saber*, 25(1): 29-39.

UCV-Corpovent (1993). Diagnóstico ambiental y monitoreo físico-químico en el área del pozo MUC-21. Mimeografiado. Informe Final. Caracas.

Vari, R., A. Harold, C. Lasso y A. Machado-Allison (1993). *Creagrutus lepidus*, A New Species from the Río Aroa system, Yaracuy State, Venezuela (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Ichth. Explor. Freshwaters*, 4(4): 351-355.

Velásquez, J., L. A. González S. y A. Bonilla-Rivero (2012). Análisis panbiogeográfico de los lagartos en Venezuela. *Bol. Acad. C. Fís., Mat. y Nat.* LXXII(1): 69-89.

Viloria, M. T. Martínez, Z. Medina, A. Machado-Allison, A. Bonilla, y H. Lopez (2012). Estructura Histológica de Hígado de *Mylossoma acanthogaster* (Valenciennes 1850) y *Cynopotamus venezuelae* (Schultz, 1944) (Characiformes, Characidae). *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas*, 46(3): 245-261.

Weitzman, S., S. Fink, A. Machado-Allison y R. Royero (1994). A New Genus and Species of Glandulocaudinae (Teleostei, Characidae) from Amazonas Venezuela. *Ichth. Explor. Freshwaters*, 5(1): 45-64.

Willink, P. B. Chernoff, A. Machado-Allison, F. Provenzano y P. Petry. (2003). *Aphyocharax yekwanae* a new species of bloodfin tetra (Teleostei: Characiformes: Characidae) from the Guyana Shield of Venezuela. *Ichth. Explor. Freshwaters*, 14(1): 1-8.



Dr. Francisco Mago-Leccia

**Fundador del Laboratorio de Ictiología del Instituto de Zoología
y Ecología Tropical de la Universidad Central de Venezuela**

Anexo III

Galería de fotos

Esta sección presenta una galería de fotografías dedicadas al trabajo de campo y laboratorio realizado en parte por los autores, y otras gracias al aporte de compañeros de trabajo en esta cruzada de dar a conocer lo desconocido y aprender a apreciar y querer lo conocido.

Los autores agradecen a todos aquellos que han colaborado en forma desinteresada para que esta sección se convierta en la vía para cumplir artísticamente nuestra misión

Antonio Machado-Allison
Roberto De La Fuente
Ivan Mikolji



**Boca de caribe. *Pygocentrus cariba*.
Foto. I. Mikolji**



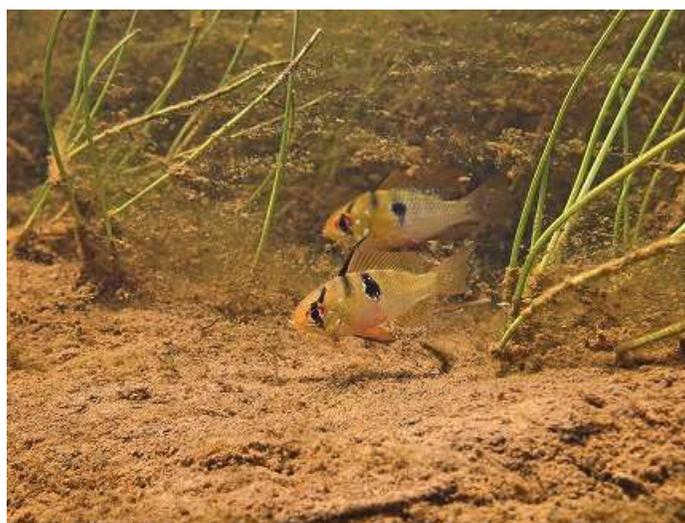
Fotos de biotopos acuáticos en el llano: 1. Esteros de camaguan (invierno); 2. Materia orgánica en raíces sumergidas; 3. Morichal; 4. Sabana inundada; 5. Río Cinaruco; 6. Bosque inundado; 7. Plantas acuáticas y terrestres una relación necesaria; 8. Vista subacuática de un morichal; 9 Peces asociado a troncos sumergidos. Fotos: I. Mikolji, R. Blanco Dávila, Revista Río Verde (Los llanos).



Dicrossus gladicauda 1. Macho entre las plantas acuáticas;
2. (hembra) con el nido. Fotos. I. Mikolji



Corydoras blochii y *C. brevirostris* fondo de un morichal. Foto. I. Mikolji



Mikrogeophagus ramirezi (pareja) en el fondo de un morichal.
Foto. I. Mikolji



Nannostomus eques en el fondo de un morichal. Foto. I. Mikolji



Entomocorus gameoi. Ejemplar diafanizado. Colección de transparencia del
Laboratorio de Ictología IZET-UCV. Foto. I. Mikolji



Cabeza de *Cephalosilurus apurensis* (Toruno), mostrando la cabeza y el cuerpo cubierto de papilas gustativas.
Foto I. Mikolji (Aquarium de Valencia).

Ilustraciones Roberto De La Fuente

Characiformes

1



2



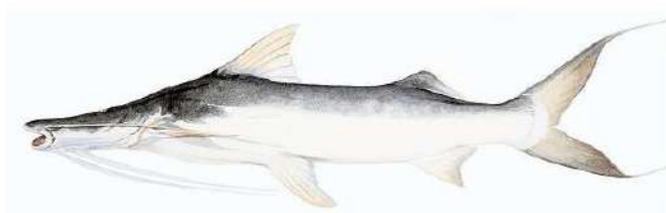
3



1. *Hoplias malabaricus* (Guabina)
2. *Pygocentrus cariba* (Caribe Colorado, Capaburro)
3. *Serrasalmus rhombeus* (Caribe Negro, Pinche)

Ilustraciones Roberto De La Fuente

Siluriformes



Brachyplatystoma platinemum (Bagre Jipi)



Phractocephalus hemilioперus (Cajaro)



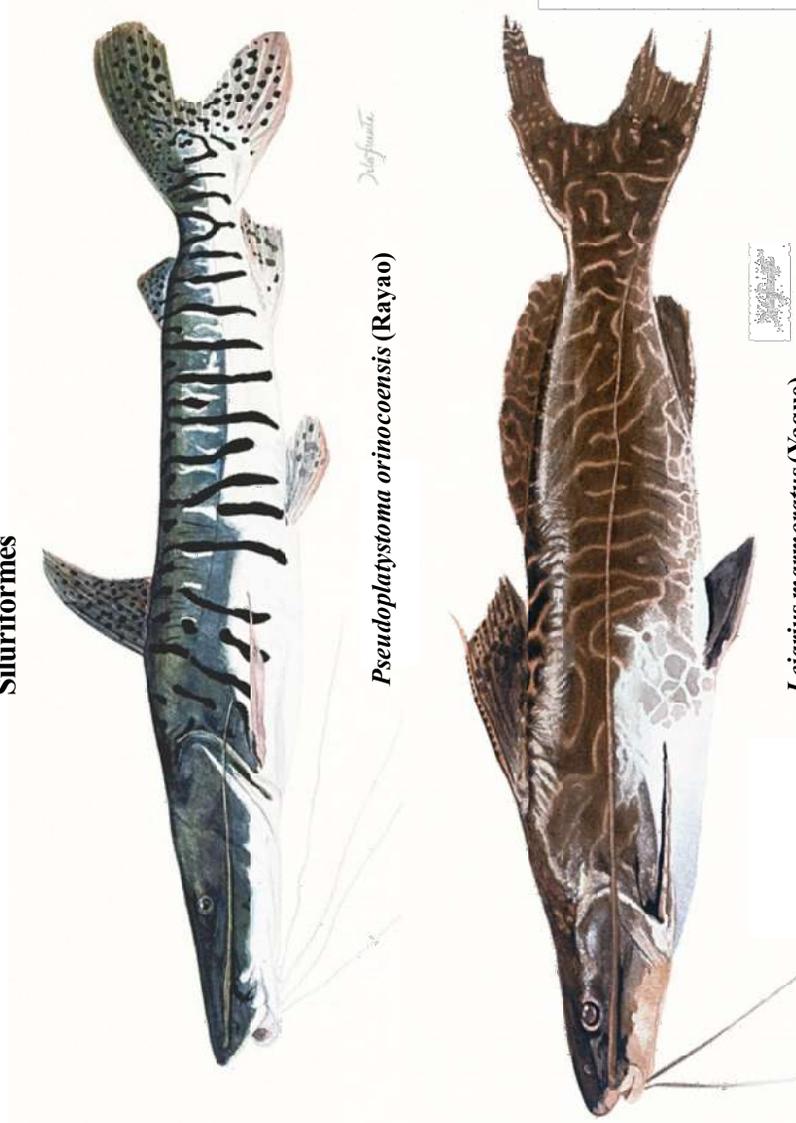
Brachyplatystoma juruense (Cunaguaro)



Pinirampus pirinampu (Blanco Pobre)

De la Fuente

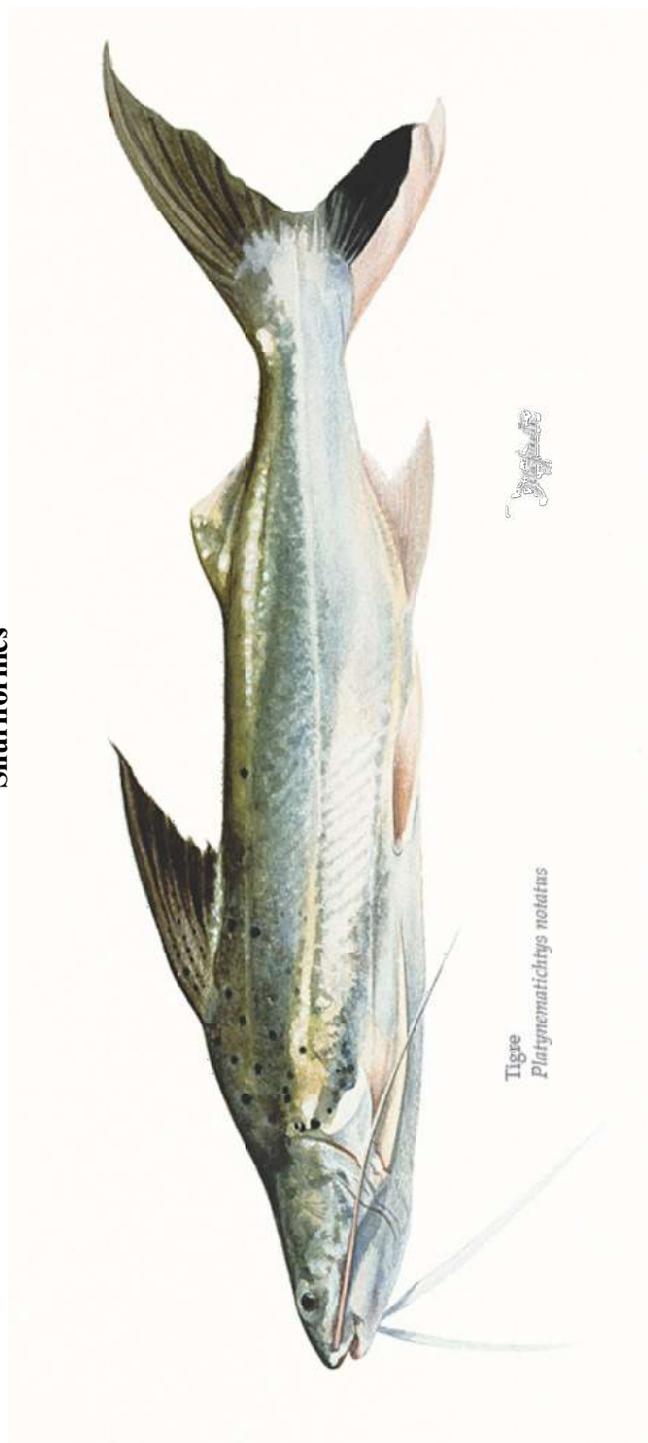
**Ilustraciones Roberto De La Fuente
Siluriformes**



Pseudoplatystoma orinocoensis (Rayao)

Leiarius marmoratus (Yaque)

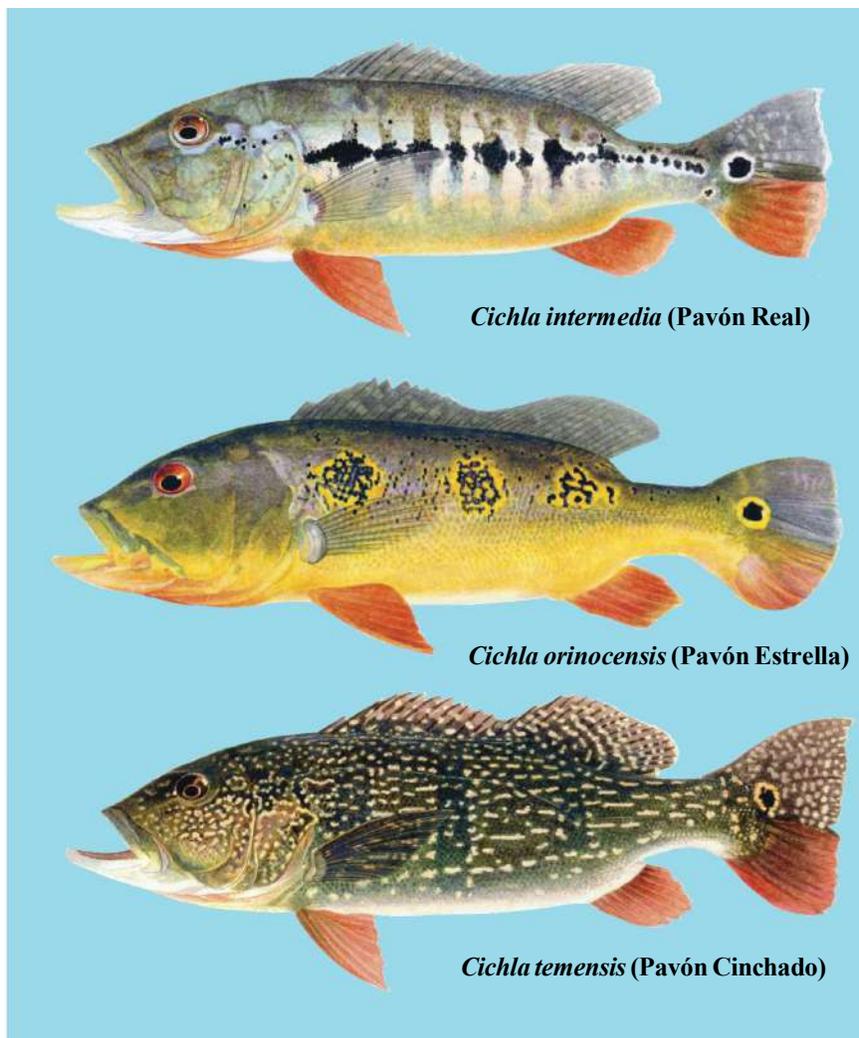
**Ilustraciones Roberto De La Fuente
Siluriformes**



Bagre tigre, *Platynematachthys notatus*

Ilustraciones Roberto De La Fuente

Cichliformes



Ilustraciones Roberto De La Fuente

Cichlidae



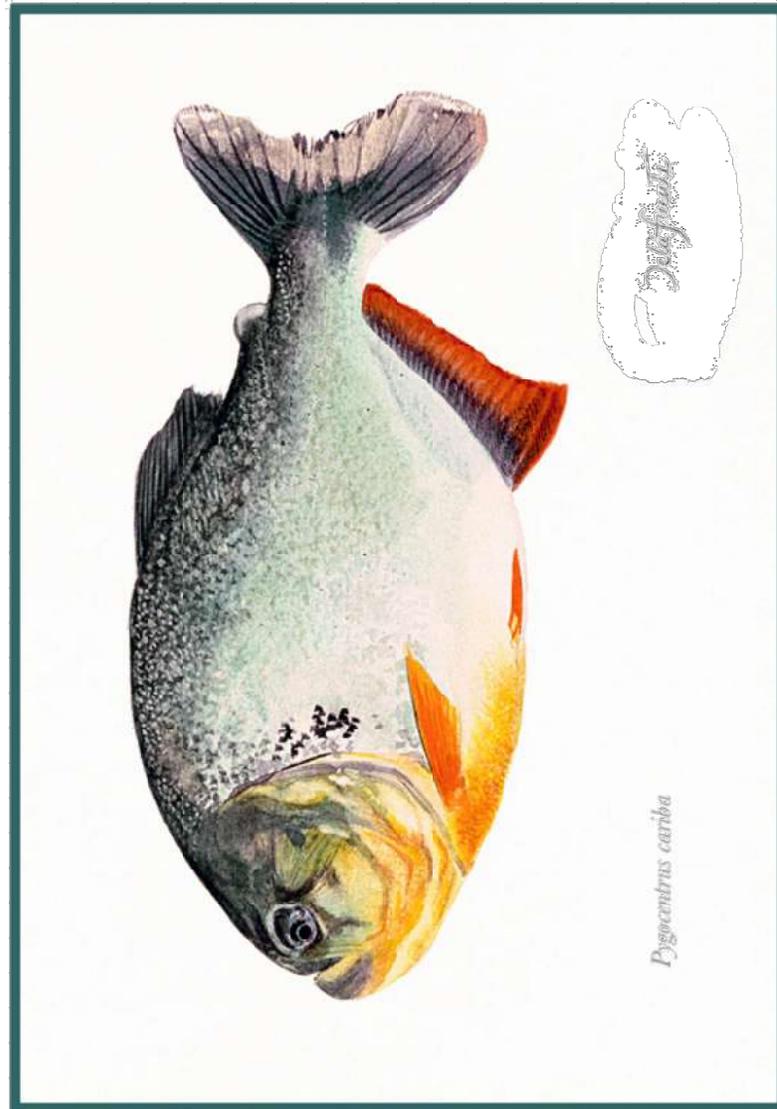
Astronotus sp. (Pavona)

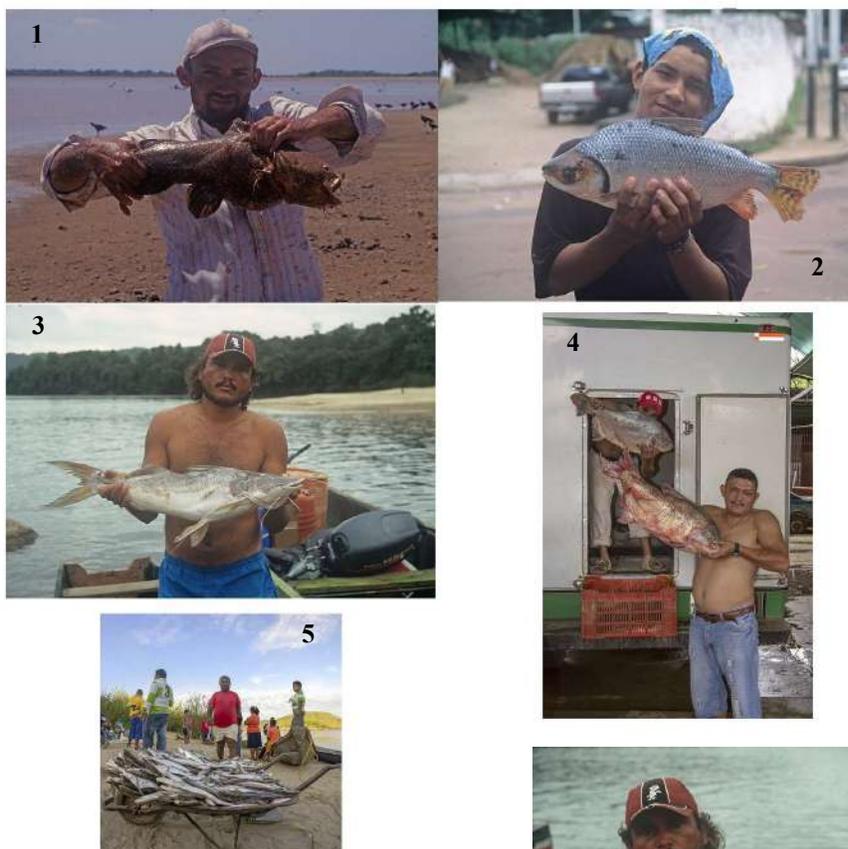
Sciaenidae



Plagioscion squamosissimus (Curbinata)

Ilustración Roberto De La Fuente





1. Toruno (*Cephalosilurus apurensis*)
2. Sapuara (*Semaprochilodus laticeps*)
3. Valentón (*Brachyplatystoma filamentosum*)
4. Cachama (*Colossoma macropomum*)
y Morocoto (*Piaractus orinoquensis*)
5. Payarín (*Raphiodon vulpinus*)
6. Curbinata (*Plagioscion squamosissimus*)



Fotos: C. Lasso, O. Hernández e I. Mikolji.



Valentón en Caicara del Orinoco con Keiko Nakamura.



**Colecta de peces en los bajos llanos. Las dos especies de rayaos
Leonidas Aguana y Antonio Machado-Allison (1977).**



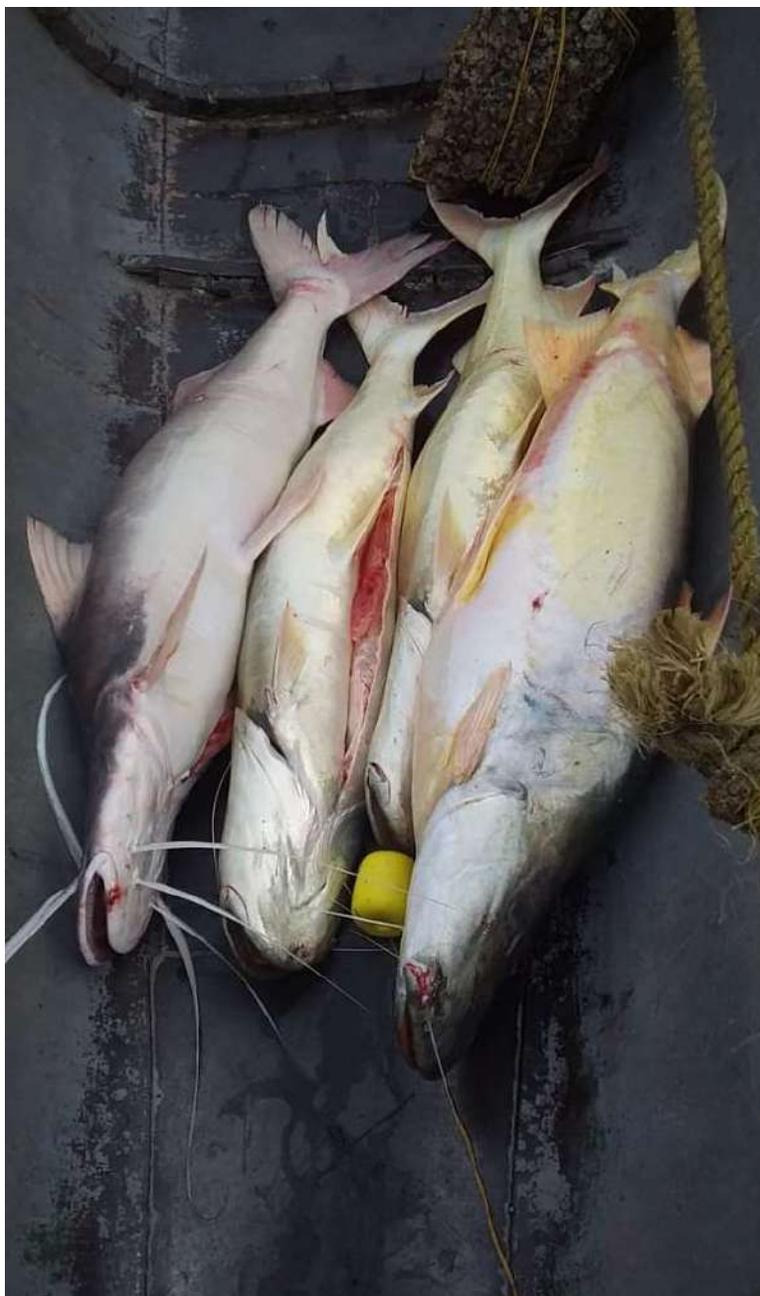
Morocotos. *Piaractus orinoquensis*. Foto C. Lasso



Pesca experimental (morocotos y cachamas) en área protegida. Hato Sta Luisa, Apure. Laboratorio de Ictiología (2016). Foto. O. Hernández.



Descargue de pescado (rayaos) en Pto. Carreño. Foto. Beiker Castañeda.



**Descargue de pescado (valentón y dorados) en Pto. Carreño.
Foto. Beiker Castañeda.**



Acestrorhynchus microlepis, cara é perro. Foto. I. Mikolji.



Boulengerella maculata, aguja. Foto. I. Mikolji.



Tres especies del género *Hemigrammus*: 1. *H. stictus*; 2. *H. marginatus*; y 3. *H. rodwayi*. Fotos. I. Mikolji.



*Arenca plumita, **Triportheus venezuelensis***
Foto. I. Micolji.



**Dos especies de la Familia Erythrinidae: 1. *Hoplias malabaricus*; y
2. *Hoplerythrinus unitaeniatus*. Fotos. I. Mikolji.**



Payarin o machete. *Rhaphiodon vulpinus*. Foto. I. Micolji.



Pyrrhulina lugubris. Foto I. Mikolji



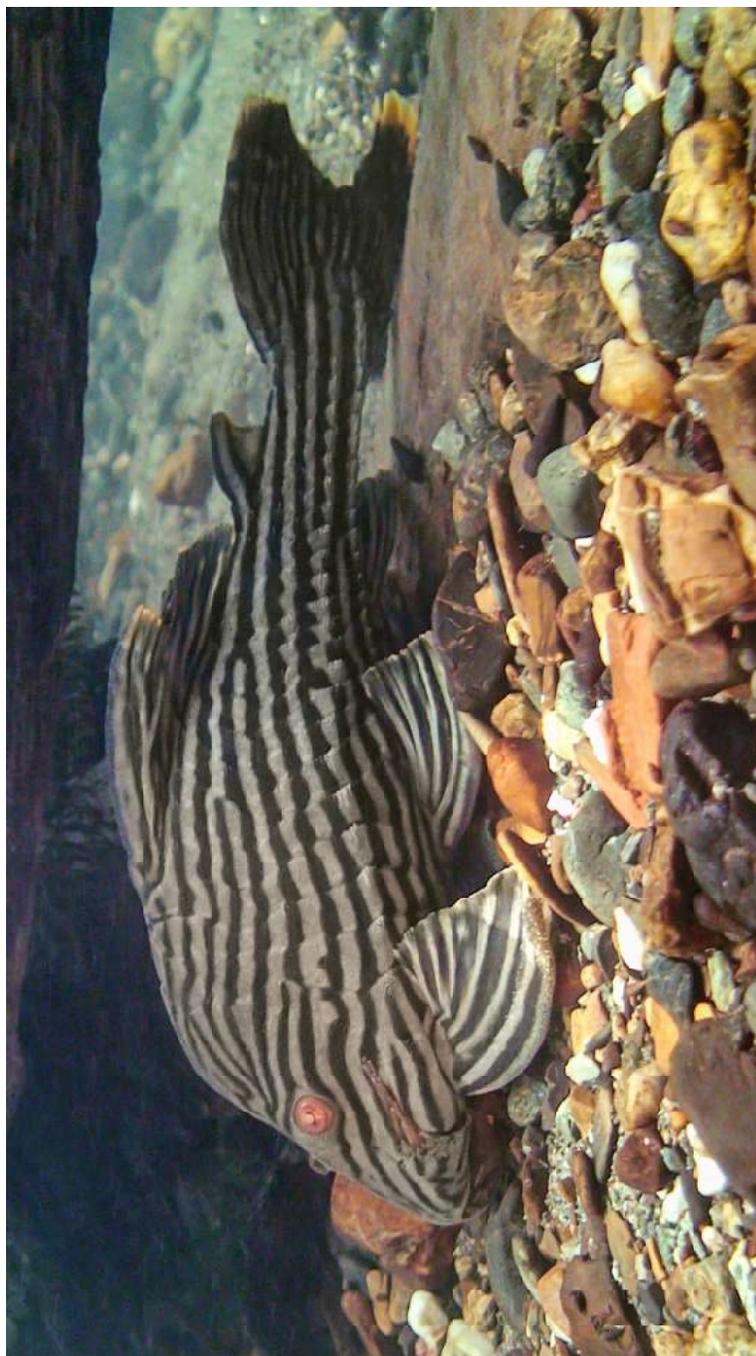
Hemiodus semitaeniatus. Foto I. Mikolji.



1

2

Dos curritos. 1. *Megalechis thoracata*; 2. *Hoplosternum littorale* Fotos. I. Mikolji.



Panaque nigrolineatus (Panaque), Rio Verde. Foto. I. Mikołji.



Cardumen de *Cichla orinocensis* en bosque inundado. Foto. I. Mikolji.



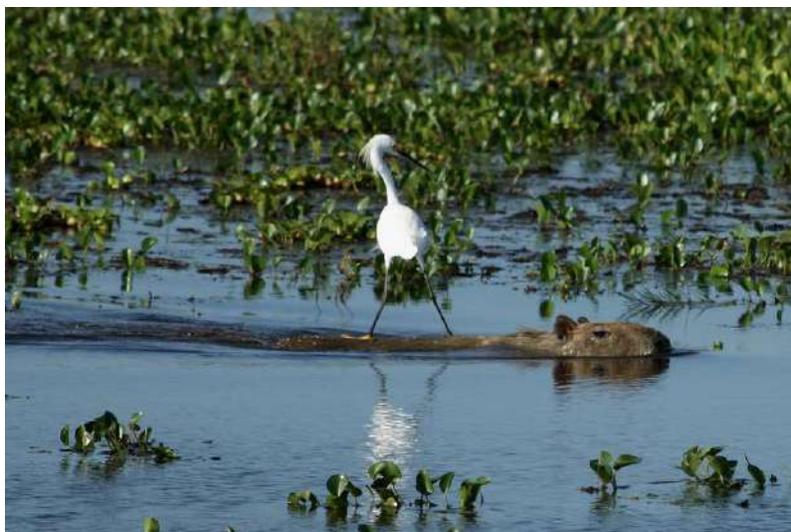
***Mesonauta*. Ritual nupcial Foto I. Mikolji.**



***Mesonauta*. Pareja cerca de sitio del nido. Foto I. Mikolji.**



pescando



transporte

Fotos. A. Blanco Dávila.



Sequía en el llano (verano). Los esteros proveen recursos abundantes para aves y otros vertebrados terrestres. Foto A. Blanco D.



Chigüires en los llanos de Apure. Foto. O. Hernández.



Caimán del Orinoco. Foto. O. Hernández.



**Crías de Caimán producidas en el Hato Masaguaral (Guárico).
Foto O. Hernández.**



14ta liberación de caimanes del Orinoco en el Parque Nacional Santos Luzardo



246 animales a ser liberados hacen un total de 2.970 en 29 años de trabajo en el Parque Río Capanaparo, sector Tierra Grata 21 de abril de 2018



Programa de Conservación del Caimán del Orinoco. Fudeci.



Programa de rescate de nidos, cría y liberación de la tortuga arrau *Podocnemis expansa*. Fudeci. Dibujo. A. Mata.

Programa de conservación de la tortuga terecay (*Podocnemis unifilis*)

•Este programa busca:

- Evaluar las poblaciones de hembras ponedoras en diferentes zonas del Llano
- Evaluar la depredación humana de sus huevos en diferentes localidades de Llano
- Aumentar el éxito productivo reduciendo la pérdida de nidos por depredación e inundación mediante la incubación artificial.

- Aumentar las probabilidades de supervivencia de crías mediante su cría en cautiverio por un año.
- Reforzar las poblaciones naturales mediante la liberación de juveniles
- Caracterizar genéticamente las poblaciones de las diferentes zonas del país.
- Determinar las estructura de tamaño de nido en diferentes zonas del Llano.



Resultados

Evaluación genética de las poblaciones del Brazo Casiquiare, río Meta y Orinoco medio

Evaluación de la incubación artificial en los ríos Cojedes y Manapire

Determinación de la estructura de tamaño de nidos en las ríos Cojedes y Manapire

Determinación de la estructura de tallas de la población en el Orinoco medio

Evaluación de las depredación de ejemplares en el Orinoco medio

Apoyo a una tesis post-doctoral (Iowa State University)



Programa de conservación del Terecay, *Podocnemis unifilis*. Fudeci.



Galapagos, *Podocnemis vogli* en el llano. Foto O. Hernández.



Podocnemis vogli. Foto. O. Hernández.



Antonio Machado-Allison. Biólogo Universidad Central de Venezuela y PhD de George Washington University-Smithsonian Institution, Profesor Jubilado adscrito al Instituto de Zoología y Ecología Tropical y Museo de Biología de la UCV. Miembro, Sillón III de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Investigación en sistemática, evolución y ecología de peces continentales. Actualmente, dedicado tam-

bién a la conservación de la biodiversidad y de los ambientes acuáticos neotropicales. Ha producido (individual o colectivamente) 20 libros y más de 100 trabajos científicos en revistas nacionales e internacionales. Miembro del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICIT) y Coordinador del Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la UCV. Internacionalmente, Investigador Asociado al Museo Field de Chicago, Museo Americano de Historia Natural (New York) y del Instituto Smithsonian (Washington D.C.). Miembro del Directorio del Programa AquaRAP. Actualmente, Research Associate at the College of the Environment, Wesleyan University.



Ivan Mikolji. Nace en el año 1972 en Caracas, Venezuela, explorador legendario de renombre internacional, que incansablemente documenta la magnífica diversidad y maravillas del universo en el que vivimos. Con más de cien expediciones e innumerables publicaciones en diversos países, ha demostrado la autenticidad y originalidad de su pasión artística fotográfica y pictórica. La filosofía que mueve su voluntad creativa, es la urgencia por preservar los ecosistemas acuáticos del planeta, y como primer paso para ello considera necesario dar a conocer la riqueza y la belleza de estos biomas. Por esto diría:

“no se puede preservar algo que no se sabe que existe.”

Y a esa labor ha dedicado gran parte de su vida. <https://mikolji.com/> Official website of Ivan Mikolji - River Explorer and Audio Visual artist; Fundación Peces de Venezuela. aquatic-experts.com



Cuando **Roberto De La Fuente** visitó por primera vez las aguas serenas y cristalinas del Caño La Pica en 1990, pudo contemplar la megadiversidad que subsiste en las extensas llanuras venezolanas, pero lo que captó su atención fue la exuberancia de colores y formas que los pescadores develaban ante la mirada inquieta del artis-

ta. Bajo la sombra de un chaparro improvisó un precario mesón de trabajo y realizó los primeros dibujos y acuarelas con el agua del río, a la manera de los ilustradores que durante la Era Victoriana exploraron el Neotrópico registrando con sus dibujos imágenes de criaturas nuevas para la ciencia. A partir de ese momento, el autor ha realizado precisas ilustraciones de peces, fauna y flora, que ha ido recopilando en sus viajes por las regiones selváticas del Orinoco y sus afluentes. De las casi 1300 especies fluviales, el trabajo se centra en un centenar de ellas, escogidas por su valor comercial, ornamental y deportivo. Arquitecto, Artista y Naturalista, De La Fuente nos convoca con su obra a la sensibilidad y el respeto por los ecosistemas frágiles de la Venezuela indómita, cuyo legado es de vital importancia para las generaciones futuras.



***Serrasalmus altuvei* Ramírez, 1965.**

