

**Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. ICAE
Postgrado en Ecología Tropical**

**ESTUDIO COMPARATIVO DE LA ESTRUCTURA DE
LAS COMUNIDADES DE PECES EN TRES RÍOS DE
MORICHAL Y UN RÍO LLANERO, EN LOS LLANOS
ORIENTALES DE VENEZUELA**

Presentado por:

Lic. Mirlay Herrera

Tutor: Samuel Segnini (ULA)

Co Tutor: Antonio Machado-Allison (UCV)

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIA
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLÓGICAS
POSTGRADO EN ECOLOGÍA TROPICAL



Tesis presentada ante la
Universidad de Los Andes como
requisito parcial para optar al
Titulo de Magister Scientiae
en Ecología Tropical

Presentado por:

LIC. MIRLAY HERRERA

Tutores:

Dr. Samuel Segnini

Dr. Antonio Machado-Allison

Mérida, Julio 2001

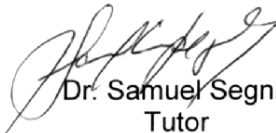
VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes, para conocer y emitir veredicto sobre el Trabajo de Grado presentado por **MIRLAY CRISTINA HERRERA COLMENARES** para optar al título de **Magister Scientiae en Ecología Tropical** y que se titula:

“Estudio Comparativo de la Estructura de las Comunidades de Peces en tres Ríos de Morichal y un Río Llanero, en Los Llanos Orientales de Venezuela”.

hacen constar lo siguiente:

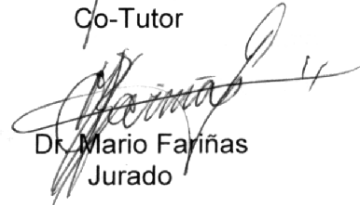
PRIMERO: Que hoy 01-06-01, a las 2:00 pm., nos constituimos como Jurado en el Salón de Reuniones del Postgrado en Ecología Tropical siendo presidente del Jurado el Dr. Samuel Segnini. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se llevaba a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada miembro del Jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 2:30 pm. de ese mismo día, el Jurado se reunió en el Salón de Postgrado en Ecología Tropical y se dió curso al acto público de sustentación del Trabajo de Grado presentado a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó a la aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA EL TRABAJO DE GRADO DE MAESTRÍA PRESENTADO A NUESTRA CONSIDERACIÓN Y SE RECOMIENDA PARA SU PUBLICACIÓN.**


Dr. Samuel Segnini
Tutor


Dr. Carlos Lasso
Jurado




Dr. Antonio Machado-Allison
Co-Tutor


Dr. Mario Farías
Jurado

RESUMEN

En este trabajo se realizó un estudio comparativo entre las comunidades de peces de tres ambientes de morichal y en un río llanero, ubicadas en el oriente del país, al sur de los Estados Anzoátegui y Monagas. Estas comunidades fueron muestreadas durante 2 años, a razón de cinco muestreos por año (octubre, noviembre, diciembre, enero y febrero). El material fue debidamente preservado y catalogado en la colección de peces del Museo de Biología de la U.C.V

Estas cuatro comunidades se caracterizan por presentar una alta riqueza de especies del orden Characiformes (52,4%), familia Characidae, seguido por los Siluriformes (27,4%) y Perciformes (15,48%). Las comunidades de peces en los ambientes de morichal presentan un mayor porcentaje de especies constantes y poco abundantes, debido probablemente a la estabilidad ambiental que brindan estos ecosistemas durante todo el año en cuanto a la disponibilidad de alimento, permanencia del curso de agua, poca variabilidad en los parámetros físico-químicos y una gran riqueza de microhábitats potencialmente explotables. El ecosistema del río llanero, por su parte, se caracteriza por presentar una asociación de especies raras y poco abundantes, debido probablemente a las grandes variaciones tanto temporales como espaciales del caudal del agua del río a las que están sometidas a lo largo del año.

Los valores de la diversidad fluctúan entre 1,65 y 1,91 bits, los cuales son considerados altas para ambos ambientes, siendo la diversidad comparativamente un poco mayor en los ambientes de morichal que en el río llanero. Entre los morichales el Morichal Largo, es el más diverso.

Entre las cuatro comunidades el patrón de similaridad disminuye en el siguiente orden: río Moquete – río Caris – río Morichal Largo – río Pao, como era de esperar se observa una mayor similitud en la composición de las especies de los morichales, que entre estos y el río llanero, pudiendo ser consideradas como faunas diferentes, debido probablemente a diferentes factores como la ubicación geográfica, la influencia de diferentes biotas y la comunicación que se pueda presentar con otros ríos, así como, el conjunto de características físico-químicas

específicas de cada ambiente, las cuales influyen en los patrones de distribución de las especies.

Una parte importante dentro de la caracterización de las comunidades ícticas es la evaluación de las dietas (grupos funcionales) de las especies relacionada con su morfología (grupos morfométricos). Esta relación nos permite hacer inferencias y predecir acerca de la utilización de recursos y hábitats entre especies de peces en un ambiente, relación que tiene una alta significancia ecológica. Las comunidades de morichal presentaron mayor diversidad morfométrica que funcional, siendo ambas mayores al compararlas con el río llanero. Estas diferencias nos sugieren que un mismo recurso puede estar siendo explotado por varias especies de manera diferencial en el tiempo y el espacio, evitando así la exclusión competitiva, lo que permite la coexistencia de una gran diversidad de especies.

Finalmente con la información de la composición de las comunidades y la ecomorfología de las especies, construimos diagramas que reflejan la posición de las especies dentro de la columna de agua, así como la organización de la estructura de las comunidades ícticas para los diferentes ecosistemas, de manera de entender la dinámica y funcionamiento de dichas comunidades en dos ecosistemas acuáticos con características particulares.



INDICE

CAPITULO I	1
I. DESCRIPCIÓN GENERAL DE LOS ECOSISTEMAS FLUVIALES	1
1. Marco general: los Llanos y los morichales de Venezuela.....	1
2. Descripción del área de estudio.....	2
2.1 Situación geográfica	2
2.2 Geología y geomorfología.....	4
2.3 Suelos.....	6
2.4 Vegetación.....	6
2.5 Limnología.....	10
2.6 Climatología.....	11
2.7 Dinámica Fluvial	11
II. Estructura y composición de comunidades de peces e influencia de factores ambientales	14
1. Introducción	14
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	17
2.1 Obtención de las Muestras	17
2.2 Trabajo de Laboratorio.....	19
2.3 Análisis de las Comunidades.....	20
2.4 Diversidad.....	21
2.5 Similitud	22
2.6 Distribución espacial de las especies en los cuatro ambientes	23
2.7 Relación entre la composición de las comunidades ícticas y algunas variables ambientales de los ecosistemas.....	24
2.8. Caracterización Abiótica y Biótica de los Ecosistemas	25
3- RESULTADO	31
3.1 Composición y estructura de las comunidades ícticas en las localidades estudiadas.	31
3.2 Asociación de las comunidades.....	35
3.3 Diversidad de las comunidades.....	37



3.4	Composición taxonómica de la comunidad de peces de un río Llanero:	40
3.5	Composición taxonómica de la comunidad de peces de un río de morichal	41
3.6	Similitud entre las Comunidades	45
3.7	Especies Compartidas y No Compartidas	46
3.8	Variabilidad espacio-temporal de las comunidades	47
4.-	DISCUSIÓN	55
4.1	Estructura y composición de las comunidades	55
4.2	Diversidad	57
4.3	Similaridad entre comunidades ícticas de ríos de morichal y llanero.	61
4.4	Patrones de distribución espacial de las especies y su relación con las variables ambientales	62
5.	CONCLUSIONES	66
CAPITULO 2		69
ECOMORFOLOGÍA, GRUPOS MORFOMÉTRICOS Y FUNCIONALES		69
1.	INTRODUCCIÓN	69
2.	MATERIALES Y MÉTODOS	72
2.1	Selección de las especies	72
2.2	Selección de los individuos	73
2.3	Medidas Morfológicas	73
2.4	Análisis estadísticos	76
2.5	Clasificación de hábitos alimenticios y grupos tróficos	76
3.	RESULTADOS	78
3.1.	Análisis de agrupamiento morfométrico y funcional para individuos adultos y juveniles	78
3.2.	Diversidad funcional y morfométrica	89
4.-	DISCUSIÓN	97
4.1.	Diversidad morfométrica y diversidad funcional	97
4.2.	Estructura trófica de los ecosistemas	98
5.	CONCLUSIONES	102



6. BIBLIOGRAFÍA GENERAL	105
-------------------------------	-----



CAPITULO I

I. DESCRIPCIÓN GENERAL DE LOS ECOSISTEMAS FLUVIALES

1. Marco general: los Llanos y los morichales de Venezuela

Los llanos venezolanos se extienden en forma de abanico ocupando un área de 280.000 Km² limitados por las vertientes de los ríos Meta, Arauca y Apure en el suroeste y los ríos Uribante, Masparro, Guanare, Portuguesa, Guárico, Manapire y Pao en el Norte y Noreste (Machado-Allison, 1990).

En particular los llanos orientales de Venezuela ocupan una extensión de 35.000 Km², Se caracterizan por la presencia de mesas extensas, planas y cubiertas por una vegetación de sabana bastante uniforme (COPLANARH, 1974). En esta región se combinan una serie de características geoedáficas y mesoclimáticas, las cuales son determinantes en condicionar la vegetación predominante que recubre estas extensas altiplanicies como son las sabanas tropicales (González, 1987).

Las áreas inundables de los llanos de Venezuela presentan una gran interdigitación de tierra y aguas que son bañadas por grandes ríos como el Apure y Orinoco. Las condiciones específicas generalmente ofrecen oportunidades únicas para la convergencia de una gran diversidad de especies tanto animales como vegetales.

Dentro de esta gran región de los llanos venezolanos, en las planicies y altiplanicies antiguas tanto de los Llanos Centrales, Meridionales y Orientales encontramos un ecosistema denominado "morichal" el cual debe su nombre a la presencia de *Mauritia flexuosa* (Moriche). Los morichales también se encuentran en las grandes plenillanuras del Escudo Guayanés y en las planicies cenagosas del Delta Medio e Inferior del Orinoco. En Perú los morichales se conocen como "aguajales", mientras que en Brasil se les conoce con el nombre de "buritales". El término morichal según Aristiguieta, (1968) expresa, básicamente, un conjunto de individuos de la palma moriche como su elemento florístico más llamativo y determinante. El concepto actual es más amplio, incluyendo aspectos relativos a



su localización geográfica, sus condiciones ambientales y su composición florística y vegetación (González, 1987).

Los morichales pueden considerarse como humedales según Scott (1989) y Lyon (1993). También de acuerdo al sistema de clasificación de vegetación del norte de América del Sur, propuesto por Beard en 1946, éstos se consideran como palmares de lodazal (palm marsh), o como palmares de pantano (palm swamp). Los primeros son periódicamente inundados, mientras que los segundos están inundados permanentemente.

2. Descripción del área de estudio

2.1 Situación geográfica

Para efectuar este estudio se escogieron cuatro ríos al Noroeste de Venezuela entre los estados Anzoátegui y Monagas ubicados dentro de los Llanos Orientales. Los sistemas objeto de este estudio fueron tres ríos de morichal: Moquete, Caris y Morichal Largo, y un río llanero: el Pao (Fig. 1)

La naciente del río Moquete se encuentra ubicada en la Mesa de Guanipa a $8^{\circ} 48' N$ y $64^{\circ} 22' 01'' O$ y su desembocadura en el río Caris esta a $8^{\circ} 37' 13'' N$ y $64^{\circ} 07' O$. Las estaciones de muestreo se ubicaron geográficamente a los $64^{\circ} 13' 15'' O$ y los $8^{\circ} 36' 00'' N$.

La cabecera del río Caris se encuentra a una altura de 250 msnm. también en la Mesa de Guanipa y ubicada a $8^{\circ} 05' 46'' N$ y $64^{\circ} 21' 37'' O$, mientras que su desembocadura está a $8^{\circ} 09' 23'' N$ y $63^{\circ} 46' 13'' O$ a una altura aproximada de 45 msnm y el río recorre aproximadamente 120 km. Ambos ríos pertenecen a la cuenca del río Orinoco. Las estaciones de muestreo se ubicaron geográficamente a los $64^{\circ} 9' 00''$ de longitud oeste y los $8^{\circ} 4' 30''$ de latitud norte, ubicada en la margen sur del río Caris.

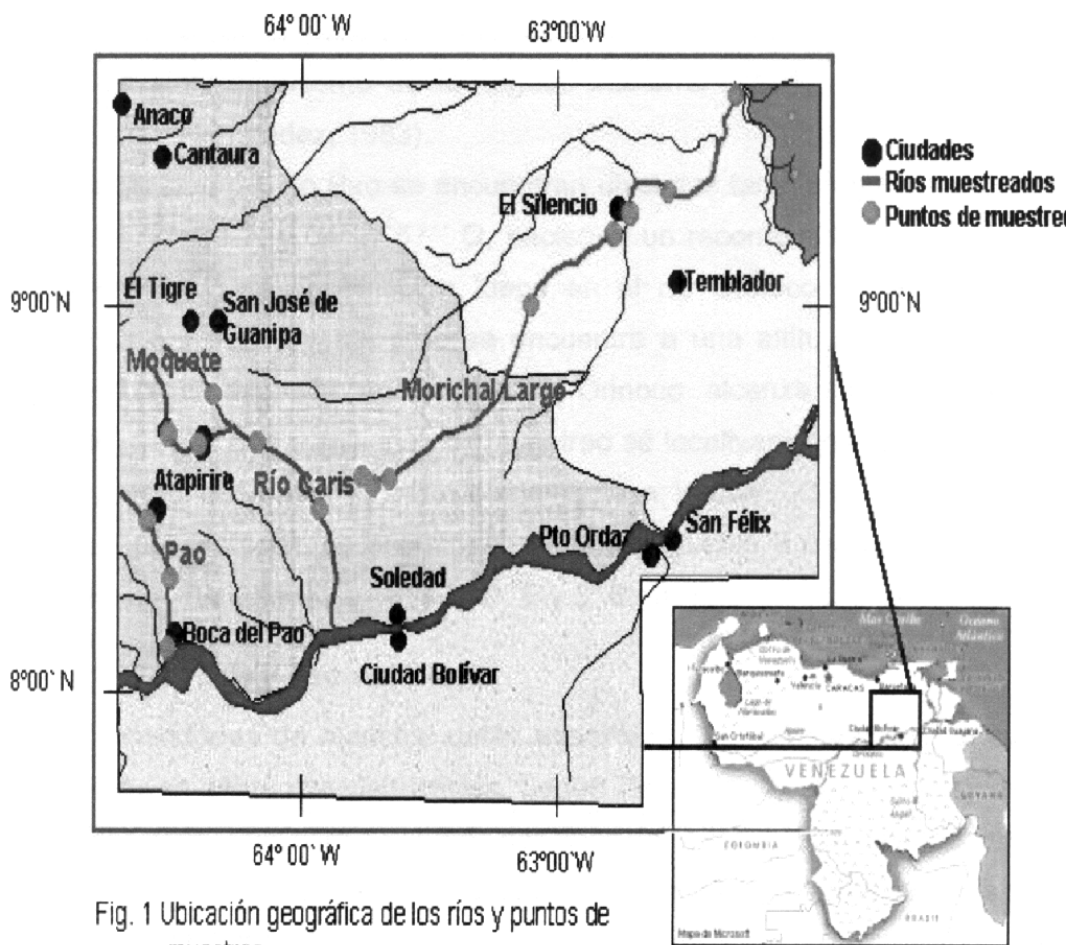


Fig. 1 Ubicación geográfica de los ríos y puntos de muestreo.



El río Morichal Largo se encuentra ubicado a $9^{\circ}30'$ y $8^{\circ}25'N$ y $63^{\circ}45'$ y $62^{\circ}20'O$. Pertenece a la cuenca del río Orinoco y tiene una longitud de 200 Km lineales aproximadamente y un ancho máximo de 20,5 m. Este río nace en la mesa de Morichal Largo y sus cabeceras se encuentran a una altura de 160 msnm y a 5 Km al este del paraje Morón en la carretera del Tigre - Ciudad Bolívar. Desemboca en el caño Manamo estableciendo los límites estatales entre los Estados Monagas y Delta Amacuro (Antonio, 1987).

Este río junto con el Yabo y el Tigre constituyen los principales efluentes de las zonas de almacenamiento de las aguas subterráneas del sur del estado Monagas (Pérez-Hernandez, 1983).

Las cabeceras del río Pao se encuentran ubicadas también en la mesa de Guanipa a $8^{\circ}37'13'' N$ y $64^{\circ}27'57'' O$, haciendo un recorrido de unos 255 km aproximadamente, para desembocar luego en el río Orinoco en la localidad llamada Boca del Pao. Su nacimiento se encuentra a una altitud de 255 msnm mientras que en su desembocadura en el río Orinoco alcanza una altura de 47 msnm (MOP, 1970). Las estaciones de muestreo se localizaron geográficamente cerca del pueblo de Atapirire, aproximadamente a los $64^{\circ} 23'20'' E$ y los $8^{\circ} 24'30'' N$, la otra estación se encuentra cercana al pueblo Boca del Pao, en la margen norte del río Orinoco a $64^{\circ} 17'50'' E$ y $8^{\circ} 6'40'' N$.

2.2 Geología y geomorfología

Las comunidades de morichal están asociadas al paisaje de valle el cual está dominado en altura por altiplanicies. Según Zinck (1980), estas altiplanicies se encuentran entalladas caracterizando dos tipos de valles: los valles endógenos y los valles exógenos. Los valles endógenos por donde discurren los ríos de morichal nacen directamente en las mesas donde la presencia de algunas colinas permite la concentración del escurrimiento superficial ya que son cajones más estrechos y menos profundamente enclavados en las mesas, donde los trazados presentan casi siempre un diseño muy rectilíneo, guiado por la presencia de geofracturas. Durante todo el Cuaternario, estos ríos han disectado el paisaje de



altiplanicie y han formado sus valles a través de un largo proceso de evolución geomorfológica, que aún hoy continúa.

El paisaje geomorfológico predominante en la extensa región de los Llanos Orientales es el de altiplanicie. Estas se conocen localmente con el nombre de "Mesas" y se caracterizan por la presencia de sedimentos aluviales antiguos texturalmente finos de origen terrestre (Plio-Pleistoceno), que se encuentran en el tope de una secuencia estratigráfica de facies sedimentarias, las cuales se han depositado en el Miogeosinclinal de los Llanos Orientales, a partir del Cretáceo (González, 1987). Estas mesas se encuentran separadas entre si por farallones con desniveles de hasta 300m. El relieve se puede presentar fuertemente disectado, suavemente ondulado o prácticamente plano (González, 1987).

Los morichales se desarrollan en sitios topográficamente bajos como orillas bajas, vegas, complejos orillares de meandros abandonados, depresiones laterales paralelas al cauce del río separada de éste por un banco. Otra condición importante, es la escasa pendiente por la que transcurren estos ríos la cual impide la erosión fuerte de las orillas que de ocurrir, ocasionaría bordes abruptos que podrían separar la superficie y el acuífero.

Por otro lado, tenemos las comunidades de bosque riparino siempreverde como la del río Pao, que discurren a lo largo del paisaje geomorfológico del primer nivel de terrazas y que tienen el mismo origen que las altiplanicies antes mencionadas. Aquí los ríos discurren por valles de modelado fluvial el cual se basa en una red hidrográfica compuesta de un río principal, forjando el eje del valle, y de cursos de agua secundarios confluyendo lateralmente con el colector mayor. La fisiografía general de los valles exógenos es la de un cajón alargado, que puede alcanzar hasta 2 a 4 Km. de ancho y que se encuentra profundamente enclavado en el relieve de las mesas circundantes. La profundidad del cajón varía entre 100 y 150 m aguas arriba, en el área de contacto entre altiplanicie y montaña; entre 10 y 30 m aguas abajo, donde el relieve de mesas desaparece y los valles se abren en planicies aluviales de desborde (Zinck, 1980).



2.3 Suelos

Los suelos de los morichales de esta región se encuentran asociados a dos grandes ordenes. Los entisoles y los histosoles, predominando generalmente los últimos. La presencia y permanencia en el tiempo de la comunidad mencionada está asociada a sustratos edáficos ácidos mal drenados, los cuales presentan una lámina de agua permanente de profundidad variable. Son suelos arenosos profundos, con baja retención de humedad y pobreza de nutrientes. En el perfil del suelo se describe un primer sustrato edáfico con un horizonte superior orgánico, el cual puede alcanzar en algunos casos hasta más de un metro de profundidad (turba). El horizonte orgánico descansa sobre un horizonte de transición que varía de franco-arenoso a franco-arcilloso. Este a su vez precede a horizontes arenosos relativamente profundos suprayacentes a otros menos permeables. De esta forma, se reduce la posibilidad que por infiltración profunda se pierda o drene el agua que satura los horizontes superiores del suelo. La disposición de estos últimos garantiza un continuo movimiento subsuperficial del agua de escorrentía (González, 1987).

Los suelos de estas comunidades, aparte de la alta acumulación de materia orgánica (Vegas-Vilarrubia et al., 1988), se caracterizan por poseer bajos niveles de fertilidad natural y concentraciones relativamente altas de aluminio cambiante (González, 1987).

Los suelos del bosque ripariano o de la selva de galería, se caracteriza por presentar un primer estrato arcilloso, cubierto con una capa abundante de hojarasca proveniente del bosque que discurre a lo largo del río; sus fondos son mayormente fangosos-arenosos y pueden encontrarse conglomerados que representan biotopos potenciales para la fauna béntica (Machado-Allison, 1987a).

2.4 Vegetación

La vegetación de los morichales se caracteriza por la dominancia de la palma *Mauritia flexuosa*, cuyas densidades determinan los tipos de morichal. Estos diferentes tipos de morichales no son más que expresiones de un complejo proceso sucesional en el cual paulatinamente las comunidades vegetales van



modificando las condiciones edáficas e hidrológicas en particular y las condiciones microclimáticas del área en general. Estos cambios espacio - temporales, permiten la invasión de nuevas especies vegetales y la conformación de nuevas estructuras comunitarias. Según González (1987) los diferentes tipos de morichales y comunidades vegetales descritas para la zona de estudio son:

Morichales abiertos: en este tipo de morichal aun se mantiene parte de la cubierta herbácea, pero se observan pocos individuos adultos de *M. flexuosa*.

Morichales cerrados: estos son los morichales en el sentido estricto de la palabra. En ellos la densidad de individuos adultos de la palma es tan alta que vistas desde el aire constituyen un dosel continuo. En el piso de esta comunidad se encuentran abundantes plántulas de especies arbóreas del bosque Siempre Verde.

Morichales de transición: Estos se caracterizan porque el proceso sucesional está muy avanzado y muchos individuos adultos de las especies típicas del bosque siempre verde comparten (y compiten) por el espacio con los individuos de *M. Flexuosa*.

Bosque siempre verde de pantano estacional: de los tipos de morichal, éstos son los más estables en el tiempo. En ellos los pocos individuos de *M flexuosa* que existen están muy aislados entre sí y son de gran tamaño. Esta característica, confirma que son individuos viejos remanentes de los primeros estadios sucesionales (Fig.2).

La vegetación que acompaña a estos ríos de bosques riparinos o siempreverdes o también conocidos como selvas de galerías, se establece a lo largo de las riberas de los ríos en forma de bandas boscosas continuas. Son de densidad moderada, donde las leguminosas forman parte del grupo dominante. Entre estas se identifican especies de *Prosopis*, *Inga*, *Mimosa* y *Andora*. Se reconocen tres estratos y alcanzan una altura de 15 metros o más, creciendo en las terrazas de los ríos, en suelos de buen drenaje pero anegadizos durante la estación lluviosa y alcanzando un mayor desarrollo en la cuenca del río Pao, en el área estudiada. Entre las especies arbóreas principales encontramos *Copaifera officinalis* (aceite), *Inga spuria* (guamo), *Hirtella sp* (guepe), *Anacardium*



occidentale (merey), *Protium heptaphyllum* (currucay) y *Toulica guianensis* (cogote´e burro) (Ojasti, 1987).

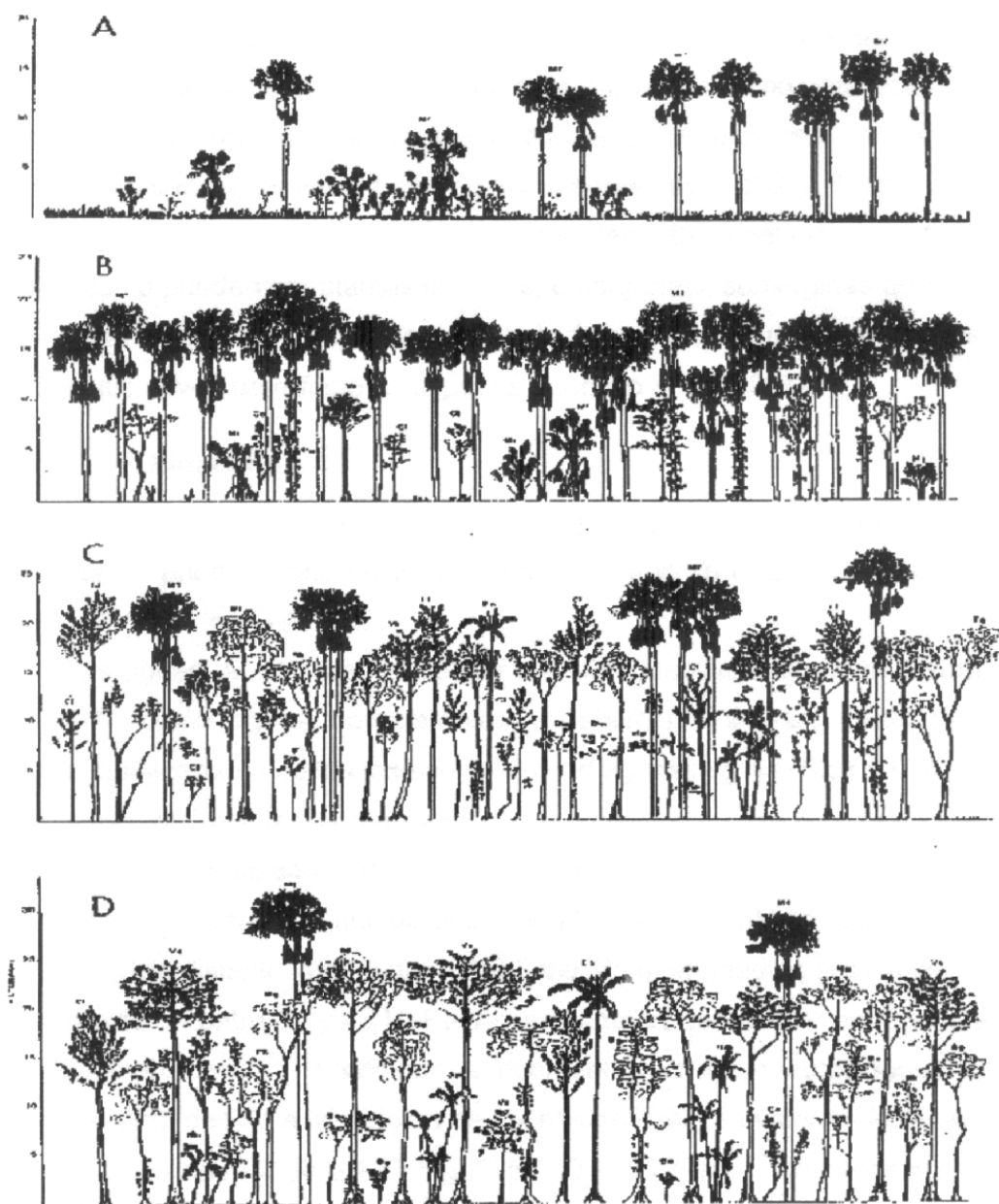


Fig. 2.- Perfil diagrama de un Morichal: **A:** Abierto; **B:** Cerrado; **C:** Transicional **D:** Bosque siempre verde de Pantano estacional. (Modificado de Gonzáles, 1987).



La vegetación acuática presente en estos ecosistemas llamados ríos llaneros, es escasa, casi ausente, a excepción de *Eichhornia* spp (planta flotante) y gramíneas asociadas a las riberas, debido posiblemente a la gran cantidad de sedimentos que son arrastrados por estos ríos lo que provoca que las aguas sean muy turbias. Además, son lo suficientemente profundos como para que la luz no penetre, por lo que no existe crecimiento vegetal arraigado al mismo, en profundidades mayores de dos metros (Machado-Allison, 1990). Contrariamente, los morichales mantienen una gran diversidad, tanto de especies como de formas de vida como pueden ser plantas flotantes, emergentes, sumergidas arraigadas y sumergidas libres, contribuyendo esto a la formación de una intrincada red de canales que sirven de refugio a los peces (Marrero *et al.*, 1997).

2.5 Limnología

La mayoría de los ríos que recorren el paisaje de altiplanicie de los llanos orientales se pueden considerar autóctonos, ya que se originan y drenan en la misma región de las "mesas".

Las aguas de estos ecosistemas han sido clasificadas según Marrero *et al.* (1997), como aguas transparentes y débilmente ácidas. Estos ríos son también considerados *sensu lato* como ríos de aguas negras (Sioli 1975), debido a sus características físico-químicas.

El estudio realizado por Sánchez *et al.* (1983), en el río Morichal Largo indica que la temperatura fluctuó entre los 25 y 30°C, el pH se ubicó entre 5.6 y 6.7, el oxígeno disuelto varió entre 4.4-8.8 mg.l⁻¹, el promedio para los valores de color estuvieron entre 14 y 40 U. Pt-Co, la conductividad estuvo entre valores de 9 y 22 umohs cm⁻¹, tendiendo a decrecer durante la estación de lluvias probablemente debido a la dilución de los electrolitos. Los valores de dureza y el calcio variaron entre 2,50 – 4,32 mg.l⁻¹ y 0,17 – 0,77 mg.l⁻¹, la concentración de nutrientes (PO₄, Nitrógeno total y NO₃) varió entre 0.32-0.79 mg.l⁻¹, 0.91-1.24 mg.l⁻¹ y 1.88-3.89 mg.l⁻¹ respectivamente, lo que lleva a la conclusión que sus aguas son relativamente ácidas con una alta transparencia, baja conductividad, baja concentración de nutrientes y un color marrón-rojizo.



A diferencia, los ríos típicos llaneros catalogados también por Marrero *et al.* (1997), se caracterizan por ser de aguas con temperaturas elevadas (25 y 33 °C), con abundante material en suspensión, es decir, aguas turbias (medición con disco de Secchi no mayor de 15 cm), poco oxigenadas principalmente durante el verano o sequía, abundantes nutrientes y generalmente neutras o de pH ligeramente alcalinos, alta variabilidad estacional con extensas inundaciones ribereñas periódicas durante la época de lluvias que pueden afectar la fauna en diversas maneras. El período seco se caracteriza por una disminución o extrema reducción de los cauces principales de los ríos, pudiéndose alcanzar temperaturas entre los 38 y 40 °C para esta época del año.

2.6 Climatología

Los llanos venezolanos y en particular los llanos orientales presentan un clima de tipo tropical seco. Se caracterizan por un régimen climático estacional, con un período lluvioso o invierno de siete a ocho meses de duración. En los llanos orientales va desde el mes de mayo al mes de octubre, donde los meses de junio, julio y agosto corresponden a los meses de máximas lluvias (más de 50% de las precipitaciones anuales), y un período seco generalmente de cinco meses entre diciembre y marzo o abril, siendo los meses de mayor sequía marzo y abril. La pluviosidad anual oscila entre 850 mm y 1320 mm. La estación de lluvias generalmente se traduce en amplias inundaciones en las regiones bajas. Estas inundaciones en Venezuela se encuentran ligeramente desfasadas con respecto al inicio de las lluvias (Mago-Leccia 1970; Machado-Allison 1990).

La temperatura media anual tomada de datos climatológicos de la estación más cercana (Temblador), para un período de 14 años, es de 27.1°C y la amplitud térmica entre el mes más cálido y el más frío es de 2.2°C, mientras que la amplitud térmica diaria fluctúa entre 8° y 11°C.

2.7 Dinámica Fluvial

Los ríos que discurren por las planicies aluviales de los llanos venezolanos experimentan cambios estacionales marcados que repercuten tanto en la comunidad animal como en la vegetal. Estos cambios comienzan con el



período de lluvias, donde el nivel de las aguas se va elevando paulatinamente a medida que transcurre la estación de lluvias, hasta llegar a un punto máximo que supera la capacidad de carga del cauce principal del río y es cuando las aguas se desbordan invadiendo 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 puede tener entre 1 y 8 m de profundidad y que se extienden por miles de kilómetros cuadrados cubriendo más de un 70% de los llanos bajos y medios. Esta inundación produce cambios drásticos tanto en los ecosistemas acuáticos como en los terrestres de la región, cuya consecuencia es un extraordinario incremento de la flora y fauna acuáticas (Machado-Allison 1987a, 1990).

Los componentes bióticos y abióticos se ven afectados entonces de diferentes maneras produciéndose un incremento de la complejidad del hábitat aumentando la diversidad de lugares que pueden ser explotados temporalmente, los cuales son aprovechados principalmente por los peces, pudiendo entrar estos activamente como adultos o pasivamente como huevos o larvas a ocupar estos nuevos espacios (Machado-Allison 1987a, 1994; Lasso 1996).

Estas nuevas condiciones favorecen una rápida reproducción y crecimiento del fito y el zooplancton, así como de insectos acuáticos, crustáceos y plantas acuáticas. Estas últimas, pueden cubrir eventualmente gran parte de la superficie del cuerpo de agua, con un incremento de la producción primaria y secundaria. Una vez que el agua ha cubierto las sabanas y el bosque, comienza un proceso de descomposición del material vegetal sumergido, lo que junto con el incremento de la temperatura disminuye la cantidad de oxígeno disuelto (Lowe-McConnell 1975).

Esta serie de condiciones favorecen la vida acuática en general y la de los peces en particular, porque es durante este período y en estas áreas cubiertas de agua, donde la gran mayoría de las especies cumplen con parte de su etapa reproductiva o de crecimiento (Machado-Allison 1987a, 1993; Provenzano 1984).

Durante el período seco disminuyen los niveles de las aguas pudiendo incluso desaparecer cuerpos de agua como préstamos y esteros. En los ríos de



mayor envergadura, el cauce principal disminuye, el agua queda limitada a pequeñas áreas separadas por grandes extensiones de terreno árido y seco. Las condiciones físico-químicas cambian drásticamente, disminuye la concentración de oxígeno, aumenta la temperatura, el pH se vuelve más básico (7 - 8), la transparencia disminuye, y en el peor de los casos desaparece la fauna y flora acuática. Durante este período, millones de juveniles y adultos emigran al canal principal del río donde hay mas garantía de sobrevivencia. La producción primaria y secundaria se reduce al mínimo afectando los procesos de reproducción y crecimiento, así como disminuyendo la cantidad de biotopos potenciales. En cuanto al componente íctico, este queda reducido a pocas especies adaptadas a las condiciones extremas, las cuales han desarrollado estrategias que le permiten sobrevivir en estos periodos de sequía (Machado-Allison, 1994).

La naturaleza arenosa de los sedimentos antiguos de la formación Mesa ya mencionados y el espesor de su deposición determina para los ecosistemas de Morichal que gran parte de la lluvia anual que no es interceptada por la vegetación o evaporada desde los horizontes superiores del suelo y/o transpirada por la vegetación de sabana se infiltre profundamente hasta alcanzar los sedimentos más arcillosos de origen marino del Terciario, donde conforman acuíferos profundos. El movimiento subsuperficial e hipodérmico de flujo hídrico durante todo el año a partir de estos reservorios subterráneos, es el factor más importante en la recarga de los ríos que drenan la región. Los estudios realizados indican que la presencia de las comunidades de morichal depende además, de la condición geomorfológica ya mencionada, de la acción de la dinámica fluvial en particular la asociada con la formación de planicies meándricas y de inundación y las formas de terreno asociadas (González, 1987).

El agua superficial y subsuperficial que circula a través del sustrato de estos ecosistemas deben presentar un movimiento más o menos continuo. Esto se origina por la suave pendiente del terreno y por la presencia de horizontes arenosos subsuperficiales en el perfil (González, 1987).



II. ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE COMUNIDADES DE PECES E INFLUENCIA DE FACTORES AMBIENTALES

1. Introducción

Las comunidades como sistemas de poblaciones de especies que interactúan entre sí, se encuentran organizadas de alguna manera en el tiempo y en el espacio. Muchos autores han tratado de definir la influencia de variables bióticas y abióticas, las cuales parecen conferir algún grado de organización a las comunidades tanto vegetales como animales (Guiller, 1982), llegando a la conclusión de que el término “estructura de comunidades” abarca por un lado, todas las formas posibles en que un miembro individual de la comunidad se relaciona e interactúa con los otros (i.e. patrones de repartición del recurso, la abundancia, la distribución temporal y la distribución espacial de las especies de la comunidad); y por otro lado, las relaciones que se establecen a nivel de las propiedades de cada comunidad, como los niveles tróficos, la sucesión, las tasas y eficiencia en la fijación y el flujo de ciclaje de nutrientes, etc. Sin embargo, se puede estudiar la estructura de una comunidad mediante dos importantes índices de organización de las mismas, como son: el número de especies y su abundancia relativa (Guiller, 1982).

En la búsqueda de la influencia que ejercen los diferentes parámetros tanto bióticos como abióticos en la estructuración de una comunidad acuática, se han hecho varias propuestas que tratan de explicar cuáles son las variables que ejercen un mayor peso dentro de las estructuras comunitarias, entre ellas tenemos: 1) Owen y Karr (1978), proponen entre los factores determinantes de la estructura en comunidades de peces a la heterogeneidad horizontal, el fenómeno periódico de aguas bajas y las características de la calidad del agua. 2) Galacatos et al., (1996) demuestran que la variación en la presión de depredación y la disponibilidad de alimento tienen la mayor influencia en los patrones de abundancia de las comunidades ícticas. 3) Los resultados de Rodríguez y Lewis (1997), revelan una “relación inesperadamente alta”, entre la composición de la comunidad de peces y cuatro factores abióticos de los ecosistemas como son la transparencia, la conductividad, la profundidad y la superficie. 4) Son también



importantes las relaciones intra e inter específicas entre las especies que coexisten, así como la tolerancia a condiciones físico químicas y la selectividad de hábitas, la cual varía con la edad, el sexo y el estado reproductivo (Angermeier y Karr 1983).

Se pueden reconocer principalmente dos tendencias de pensamientos que tratan de identificar los factores que han influenciado la evolución de las relaciones interespecíficas en la organización y estructura de una comunidad. La primera con un concepto determinístico (Grossman *et al.*, 1982), donde se mantiene que la estructura de la comunidad está generalmente en equilibrio (o en sucesión) y que las especies evaden la exclusión competitiva a través de procesos biológicamente adaptativos tales como: la repartición de los recursos (Schoener, 1974), y la depredación sobre las especies competitivamente dominantes, lo cual reduce su habilidad de excluir a los competidores inferiores (Paine, 1974, 1976; Connell 1970). En segundo lugar, el pensamiento estocástico mantiene que el ambiente físico químico es raramente estable para permitir el equilibrio (Grossman, *et al.*, 1982). La abundancia de las especies en una comunidad es determinada mayormente a través de las respuestas diferenciales a cambios ambientales impredecibles, en vez de ser a través de interacciones biológicas, aunque tales interacciones deben existir (Sale, 1977;1980).

La estructura y composición de las comunidades ícticas tropicales en general y de los ecosistemas de los llanos venezolanos en particular se ven afectados por fluctuaciones climáticas, muchas veces impredecibles en magnitud y tiempo de duración, siendo muy probable que la abundancia de las especies esté determinada principalmente por la capacidad de respuesta y/o adaptaciones de las especies a nuevas condiciones. Estos cambios climáticos implican cambios en el ambiente acuático, en el cual los factores bióticos y abióticos se ven afectados en forma diferencial en cada uno de estos ecosistemas.

Con la finalidad de aportar información que contribuya a esclarecer cuáles son los factores tanto abióticos como bióticos que prevalecen en la estructuración y composición de las comunidades de peces en ríos de los llanos venezolanos, nos proponemos analizar en este estudio comparativamente la composición



taxonómica y funcional de las comunidades de peces en dos ambientes con características particulares como son los ríos de morichal (3) y un río llanero de la región oriental de Venezuela. A fin de conseguir este objetivo general se plantearon los objetivos específicos siguientes:

- *Elaborar un listado de las especies para cada una de las localidades escogidas: Ríos de Morichal: Moquete, Caris, Morichal Largo y Río Llanero: río Pao.

- *Evaluar en cada localidad la abundancia relativa, diversidad y riqueza de las comunidades.

- *Comparar las comunidades en términos de la composición y abundancia relativa de las especies.

- *Analizar cuales son los factores bióticos que prevalecen en cada uno de los ecosistemas escogidos tales como: tipo de vegetación acuática presente, estado sucesional del morichal, substratos presentes en el cauce del río y tipo de refugios para los peces.

- *Determinar los factores abióticos como: pH, oxígeno disuelto (mg/l), conductividad (mmho), transparencia (disco de Secchi) (cm), para cada uno de los ecosistemas.

- *Evaluar si existen patrones de distribución espacial de las especies entre ambientes de morichal y río llanero.

- *Evaluar la estructura de las comunidades en función de las variables ambientales.



2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Obtención de las Muestras

Este estudio se realizó en base a las colecciones de peces depositadas y catalogadas en el Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela sección V (Ictiología). Estas colecciones se llevaron a cabo en los meses de octubre, noviembre, diciembre, enero y febrero de los años 1982, 1983 y 1984,. Los dos primeros meses (octubre y noviembre) se corresponden con el final de la época de lluvia y los dos últimos (enero y febrero) con los primeros meses de la estación de sequía. Se señala la ubicación relativa de las estaciones de muestreo en la figura 1.

Las muestras presentes en esta colección son representativas de la composición, abundancia y diversidad de las especies presentes en la ictiofauna de cada una de estos ecosistemas seleccionados así como de toda la región que abarca el sur de los estados Anzoátegui y Monagas, ya que los colectores no descartaron ningún material capturado por los diferentes artes de pesca utilizados (ver punto 2.1.2).

2.1.1 Artes de Pesca

La captura de los ejemplares se realizó utilizando dos artes de pesca. El empleo de estos métodos obedeció a que no todas las estaciones objeto de muestreos presentaron condiciones similares de profundidad, velocidad de corriente y topografía en las orillas.

El método más empleado fue el chinchorro (red de playa o "beach seine"). Las dimensiones de estas redes fueron: 1) 15 m de largo por 1.80 m de alto y con una abertura de malla de 15 mm y 2) 3.60 m de largo por 1.50 m de alto y con una abertura de malla de 2 mm. Estas redes requieren entre 3 y 4 personas para su manejo. El extremo fijo permanece en la orilla mientras que el extremo móvil describe un semicírculo encerrando a los peces que se encuentran en el área. Este método está limitado a zonas con fondos arenosos y márgenes playeros.



En algunas estaciones de muestreo la ausencia de playa en la orilla, la presencia de mucha vegetación flotante y/o sumergida, o las profundidades mayores de 1.60 m, limitaron el uso del chinchorro. En lugares donde la velocidad de la corriente permitió el uso de ictiocidas se utilizó Rotenona (nombre comercial Chem-fish y Pro-non-fish). Esta sustancia actúa ocasionando vaso-constricción a nivel de las branquias de los peces, produciéndoles “asfixia”. De manera que los peces afectados por el ictiocida son fácilmente capturados mediante el uso de redes de mano al emerger a la superficie.

El uso de la rotenona en estos cuerpos de agua, permite obtener muestras más completas acerca de la ictiofauna existente, que las obtenidas por cualquier otro método, ya que esta sustancia actúa indistintamente sobre todas las especies. Un aspecto importante que vale la pena destacar, es que este ictiocida se diluye fácilmente en estos cuerpos de agua haciendo que pierda su efectividad en tiempos relativamente cortos y que no llegue a actuar como un agente nocivo para la ictiofauna restante. Sin embargo, su uso requiere mucho cuidado y la cantidad a usarse debe ser calculada previamente.

El hecho de haber empleado diferentes artes de pesca para la captura de los individuos tanto en los ambientes de morichal como llanero, implica diferencias en los esfuerzos de pesca por lo cual no se pueden caracterizar o estandarizar las capturas por unidad de esfuerzo.

2.1.2 Conservación de las muestras

Los peces, después de la captura fueron colocados inmediatamente en bolsas plásticas y preservados en una solución de formol al 10%, para su posterior análisis en el laboratorio. Al mismo tiempo, cada bolsa fue debidamente etiquetada especificando los datos siguientes: hora del muestreo, fecha, localidad, tipo de fondo, arte de pesca, estado y colector.

2.1.3 Parámetros medidos para la caracterización del medio acuático

La caracterización biótica y abiótica de los diferentes ambientes se obtuvo de los datos reportados por Marrero *et al.* (1997) y González (1987). Para las



localidades de los ríos Moquete, Caris y Pao. Para la localidad de Morichal Largo estos datos se encuentran publicados en el trabajo de Antonio (1987) cuyos datos se corresponden con los muestreos realizados en esta localidad.

Los parámetros físico-químicos medidos fueron los siguientes: a) el oxígeno disuelto, se determinó "in situ" utilizando un oxímetro de membrana Broadley-James (m-10510) previamente calibrado en el laboratorio. b) la conductividad, se midió con un conductímetro-salinómetro Yellow Spring yns (m-33) también previamente calibrado. c) la temperatura, fue medida con un teletermómetro Lamotte de 0.5° de apreciación. d) la transparencia, fue medida utilizando un disco de Secchi. e) el pH, fue medido con un pH-metro de campo. Estos parámetros fueron medidos para cada una de las estaciones y en cada fecha de muestreo.

Los parámetros bióticos considerados para la caracterización en cada una de las estaciones de las distintas localidades fueron los siguientes: la cobertura vegetal, el tipo de morichal, la formas de vida acuáticas vegetales y los abióticos: el tipo de substrato, los tipos y números de refugios donde se colectaron los peces, es decir, el microhabitat donde fueron colectadas las especies, ejemplo: en troncos, en las orillas, en el canal principal, el sitios de corrientes, en la vegetación de orilla, etc.

2.2 Trabajo de Laboratorio

Una vez en el laboratorio los peces, capturados por estación, fueron separados por especies a la vez que se contó el número de ejemplares de cada una, la identificación de las especies presentes se realizó mediante claves y trabajos sistemáticos clásicos (Machado-Allison, 1986; Gery, 1977; Eigenmann, 1922; Schultz, 1944, 1949 y Mago-Leccia, 1980, 1994)

La información necesaria fue tomada de las etiquetas de todos los frascos de las especies preservadas y catalogadas para las colecciones antes mencionadas. Los datos para cada ejemplar fueron registrados en planillas especialmente diseñadas las cuales contienen la información siguiente: número



de catálogo, familia, género, especie, localidad, fecha de colección, arte de pesca, número de ejemplares, Estado y colector.

2.2.1 Inventario de especies

Se procedió a realizar un inventario de especies para cada una de las localidades, con la finalidad de obtener un listado de especies de cada comunidad, para luego proceder a la descripción de la organización y estructura comunitaria, caracterizando al nivel de familias, géneros y especies, los componentes más importantes tanto para los ríos de morichal como para el río llanero.

2.3 Análisis de las Comunidades

2.3.1 Composición y estructura de las comunidades icticas.

La composición de cada comunidad se describe a través del inventario de especies con sus abundancias relativas en función del número total de individuos, así como, el número de familias, géneros y especies presentes en las colecciones de cada localidad,

2.3.2 Asociaciones de las comunidades de peces

2.3.2.1 Abundancias relativas

Con la finalidad de clasificar las abundancias de las especies, se calculó la abundancia relativa de cada una de las mismas dividiendo el número total de individuos de todas las especies en cada localidad. Se establecieron tres clases (Soares, et al., 1986):

- 1.- poco abundantes (A1): $A < 1\%$
- 2.- abundantes (A2): $1 \leq A \leq 5\%$
- 3.- muy abundantes (A3): $A > 5\%$

2.3.2.2 Constancia de las especies.

Se determino la constancia de las especies según la formula:

$$C = (x/n) \times 100$$



Donde x_i es el número de veces que aparece una especie en un hábitat determinado.

n : es el número total de muestras.

Según Belaud et al., (1990), se reconocen tres categorías:

- 1.- especies accidentales o raras (C1): $C < 25\%$
- 2.- especies accesorias (C2): $25\% \leq C \leq 50\%$
- 3.- especies constantes (C3): $C > 50\%$

Es importante señalar que las asociaciones de peces pueden caracterizarse tanto desde un punto de vista cualitativo (presencia y ausencia de especies), como cuantitativo (abundancia). Si bien la segunda aproximación nos da una información más completa de la estructura y estacionalidad de la comunidad, el primer análisis es de gran utilidad cuando se comparan hábitats cuyos datos resultan de diferentes unidades de esfuerzo de pesca (Lasso 1996) como el estudio que estamos tratando en este trabajo donde la heterogeneidad de los ambientes dulceacuícolas tropicales condiciona este tipo de enfoque.

2.4 Diversidad

La diversidad es un atributo de la comunidad que puede cuantificarse de diferentes maneras. Un modo es a través de el calculo de un índice de diversidad. Para el estudio de la diversidad en los diferentes ecosistemas se calculo el índice de Shannon-Weaver (Magurran, 1989).

El cálculo de la diversidad a través del índice de Shannon-Weaver, aun sabiendo que presenta problemas de interpretación y produce una subestimación de las especies poco abundantes, es de gran utilidad ya que ha sido uno de los índices más usados durante muchos años en trabajos ecológicos y en comunidades de peces. Ecológicamente este índice es una medida del grado de incertidumbre que existe para predecir la especie a la cual pertenece un individuo extraído aleatoriamente de la comunidad (Segnini, 1992). En este caso y para los subsiguientes cálculos de índices se realizaran con bases de datos de presencia (1) y ausencia (0). Este índice varía usualmente entre 1.5 y 3.5 y solo raramente sobrepasa 4.5 (Magurran, 1987), y .tiene una marcada sensibilidad a los cambios en la abundancia de las especies raras (Segnini, 1992).



El índice de Shannon-Wiener H' se calcula con la siguiente fórmula:

$$H' = -\sum p_j \log p_j$$

Donde: p_j = proporción del número de individuos de la especie j encontrados en cada localidad.

La equidad se calcula con la fórmula $N2/N1$

2.5 Similitud

Para el análisis de las similitudes entre las comunidades ictícolas de los diferentes ríos, se utilizó el índice de Sorensen ya que este índice no toma en cuenta las abundancias de las especies, en esta ecuación todas las especies tiene el mismo peso, ya sean muy abundantes o raras (Magurran, 1987)

El índice Sorensen se calcula de la siguiente manera:

$$\text{Sorensen} = \frac{2a}{2a+b+c}$$

Donde a = suma de las presencia compartidas

b = N° de especies del río 1 y no del otro río (2).

c = N° de especies del río 2 y no del otro río (1).

Este es uno de los índices más utilizados en estudios de ecología de comunidades y que comparado con otras medidas de distancia presenta una alta sensibilidad con datos heterogéneos. Este índice varía entre cero y uno, donde el uno significa que hay una similaridad completa, es decir, que los dos grupos de especies o comunidades son idénticos, mientras que el cero significa que las dos localidades comparadas son disimiles y no tienen especies en común (Magurran, 1987).

Se calculó el índice de Simpson (RN_2) (1943), el cual considera la proporción de las especies compartidas en relación a una sola fauna, en este caso la mas pequeña. Este índice es considerado como el más robusto y preciso en las estimaciones de similaridad de faunas o floras, además proporciona un valor crítico estándar del 66,6% para separar, individualizar ó mantener faunas de unidades biogeográficas. Valores por debajo de 66,6% significa que son faunas diferentes y por encima que pertenecen a una misma fauna (Sánchez y López, 1988).



$RN_2 = 100 (s) / N_2$ s = número de especies compartidas

N_2 = número de especies de la fauna más pequeña

2.6 Distribución espacial de las especies en los cuatro ambientes

El conjunto de datos fue procesado en una primera aproximación con la técnica de análisis indirecto de gradientes, basada en un método lineal de ordenamiento: *Análisis de Componentes Principales (ACP)* y un método jerárquico de clasificación *TWINSPAN*. En el análisis de ACP cada componente principal es una “macrovariable resumen” que proviene del reemplazo de un grupo de variables biológicas que poseen cierta correlación entre sí (Ter Braak 1998). Así, si dos o más variables están fuertemente correlacionadas entre sí, pueden reemplazarse por una variable resumen que condense más efectivamente la información. Los distintos Componentes Principales (que resumen distintos grupos de variables originales) se denominarán primer componente principal (CP1), segundo componente principal (CP2) y así sucesivamente. Cada componente principal será una combinación lineal de las variables originales, cada una con un peso dado. La finalidad de extraer los CP de un conjunto de datos es disminuir y aprovechar la redundancia de información entre variables.

Los ejes son seleccionados de manera tal de producir una mínima deformación de las relaciones entre las muestras y, finalmente los CP mantendrán en lo posible las posiciones relativas y distancias que existían en el hiper-espacio original.

El *Twinspan* es una técnica de clasificación que describe la estructura y la relación de grupos similares, incluyendo la clasificación simultánea de sitios-grupos de especies así como la ordenación de las especies indicadoras en cada grupo clasificado.



2.7 Relación entre la composición de las comunidades ícticas y algunas variables ambientales de los ecosistemas

El segundo análisis utilizado es el Análisis de Correspondencia Canónica (ACC), como técnica estadística multivariada de análisis directo de gradientes, para relacionar la composición de las comunidades con las variables ambientales conocidas (pH, temperatura, oxígeno disuelto y conductividad).

La base del análisis es transformar tanto a las variables de un grupo denominado Y (variables causa), y un grupo de variables Z (variables ambientales), en nuevas "variables resumen". De esta forma la variación de la comunidad puede ser directamente relacionada con la variación ambiental, debiendo ser tales variables, cuantitativas o nominales (Ter Braak, 1986).

Esta técnica es una extensión del análisis de correspondencia pero con una restricción extra donde los ejes deben ser una combinación lineal de las variables ambientales, basándose en coeficientes de correlación y en la representación gráfica los ejes ya no son más ortogonales entre si, por lo que su interpretación se basará ahora en la dirección de los vectores, ya que las variables ambientales son representadas por regresión.

En conclusión, el Análisis de Correspondencia Canónico escoge una solución intermedia entre el Análisis Canónico y Análisis de Correlación Canónica, donde selecciona los registros de las especies de tal manera de maximizar la correlación entre ellos y las variables ambientales.

Los análisis se realizaron utilizando una matriz de datos de presencia y ausencia de especies.

Los datos físico-químicos para los ríos Moquete, Caris y Pao utilizados para el ACC fueron los reportados por los autores, los cuales se tomaron en las salidas de campo de las misma fecha de las colecciones de peces. Para el río Morichal Largo, se tomaron los datos reportados por Antonio (1985), los cuales fueron tomados en las respectivas salidas donde se realizaron las colectas de peces. Todos los cálculos y análisis estadísticos multivariados se realizaron con el programa MVSP versión 3.01 y el programa CANOCO versión 4 ambos manejados bajo ambiente Windows 98.



2.8. Caracterización Abiótica y Biótica de los Ecosistemas

2.8.1 Caracterización abiótica.

En la tabla 1, se presenta un resumen de los datos físico químicos señalados en los trabajos de Marrero *et al.*, (1997), Machado-Allison *et al.* (1986) para las localidades de Moquete, Caris y Pao, y los datos reportados por Antonio (1987), Vegas-Vilarrubia y Herrera (1988), para la localidad de Morichal Largo.

Estos datos fueron tomados en las mismas localidades de muestreo y durante las mismas épocas, con excepción del último autor.

Se observan diferencias importantes, de los datos reportados, principalmente entre los ecosistemas de ríos de morichal y el río llanero en cuanto: al pH, conductividad, transparencia y en las fluctuaciones en el nivel del agua. El pH en los ambientes lóticos de morichal, es más bajo, mientras que para

Tabla 1.-Valores de algunas características físico-químicas de los ríos Moquete, Caris, M. Largo y Pao.

Estaciones	aguas altas vs aguas bajas (cm)	Transparencia (cm)	O ₂ (mg/l)	pH	Conductividad (mmh)	Temperatura (°C)
Moquete	180 – 165	30 – 165	5.6 - 5.7	6.4	40	27
Caris	190 - 110	65 – 55	5.9 - 5.3	5.8-5.5	80-30	27
M. Largo	---	53	5	4.02	30	28
Pao	150 - 20	10 - 15	5 - 4.8	6.9 - 7	29-29	28

Fuentes: Marrero *et al.*, (1997); Antonio (1987); Machado-Allison (1986); Vegas-Vilarrubia *et al.*, (1988).

el río llanero tiende a ser superiores. En cuanto a la transparencia el río Moquete presenta el mayor valor, mientras que el río llanero presenta la menor transparencia, lo que se traduce, en aguas con mayor turbidez. También las fluctuaciones del nivel del agua se hacen más marcadas en el río llanero llegando a alcanzar una diferencia medida de un metro treinta, con una gran posibilidad de hacerse mayor, mientras que en los morichales la mayor fluctuación fue de 80 cm, en el río Caris.



Basados en estas diferencias los dos primeros autores antes mencionados, basándose en la clasificación de Sioli, (1975), definen dos tipos de ríos: **1)** Los ríos de aguas transparentes de color té, como son el río Caris, el Moquete y el Morichal Largo cuyas mediciones con el disco de Secchi son menores a 165 cm y con un pH relativamente ácido (5.5-6.0) (Fig. 3); **2)** Ríos de aguas turbias donde las mediciones con el disco de Secchi alcanzan un máximo de 15 cm de profundidad, pH ligeramente alcalino y grandes fluctuaciones en los niveles de agua con el régimen hídrico. Estas corresponden a características típicas de un río llanero (Fig. 4).



Figura 3.- Morichal Cerrado del Río Moquete. (tomado de Ojasti 1987)



Figura 4.- Bosque Riparino siempreverde en la cuenca del Río Pao (tomado de Ojasti 1987).



2.8.2 Caracterización Biótica

En la tabla 2 se presenta un resumen de los datos publicados por los siguientes autores: Velázquez (1994); Marrero et al ., (1998); Gonzáles (1987); Antonio (1987), para cada uno de los cuerpos de agua estudiados. Se observan diferencias bióticas importantes en cuanto a la vegetación acuática. En los ambientes de Morichal, se reporta una alta diversidad de especies y de formas de vida como son plantas flotantes, emergentes, sumergidas arraigadas y sumergidas libres, mientras que para el río Pao, o río llanero, no se reportan plantas acuáticas. También, diferencias en la comunidad vegetal terrestre encontrándose el río Caris asociado a un estado sucesional de transición, el río Moquete y Morichal Largo son catalogados como Morichales cerrados, mientras que el río Pao como un bosque siempreverde, (González, 1987).

Otro de los aspectos abióticos importantes para los peces son los tipos de refugios, microhábitat o biotopos potencialmente explotables entre los cuales podemos mencionar canales en la vegetación, troncos caídos, hojarasca en el fondo, cuevas socavadas bajo la orilla, raíces de árboles descubiertas, playas de arena, piedras, islas de vegetación flotante y vegetación arraigada, en donde estos individuos llevan a cabo importantes actividades dentro de su ciclo de vida como son la alimentación y la reproducción. Además, son utilizados como su nombre lo indica como zonas de refugio para evadir depredadores.

En la tabla 2, se observa que la mayor riqueza de refugios se presenta en los ambientes de morichal, así como la mayor diversidad en tipos de vegetación acuática, principalmente representados en los ríos Moquete y el río Morichal Largo, seguidos por el río Caris y por último el río Pao.



Tabla 2.-Algunas características bióticas de los ríos Moquete, Caris, M. Largo y Pao.

■ (M. E. Antonio, 1987)

Características bióticas	Moquete	Caris	■ M. Largo	Pao
Tipo de vegetación acuática (Velásquez, 1994)	-Flotantes libres -Emergentes arraigadas -Sumergidas	-Flotantes libres -Emergentes arraigadas	-Flotantes libres -Emergentes arraigadas	Sin vegetación acuática.
Tipo de sustrato	Arena, hojarasca	Arena	Arena	Fango y arena
Número de refugios para peces (Marrero <i>et al.</i> , 1997).	4	3	4	2
Tipo de Morichal o bosque asociado (González, 1987)	Cerrado	Transicional	Cerrado	Bosque siempreverde



3- RESULTADO

3.1 Composición y estructura de las comunidades ícticas en las localidades estudiadas.

Se presenta en la tabla 3 el listado de las especies presentes en cada comunidad.

Tabla 3.- Lista de especies presentes en los tres morichales y el río llanero.

(x = presencia: - = ausencia)

Familia	Género	Especie	Moquete	Caris	M.Largo	Pao
Anastomidae	<i>Leporinus</i>	<i>friderici</i>	X	-	-	-
	<i>Abramites</i>	<i>hypselonotus</i>	-	-	-	X
	<i>Leporinus</i>	<i>arcus</i>	-	-	-	X
	<i>Schizodon</i>	<i>isognatum</i>	-	-	-	X
Apterodontidae	<i>Adontosternachus</i>	<i>devenanzi</i>	X	X	X	-
	<i>Apterodontus</i>	<i>albigrons</i>	X	-	X	-
	<i>Sternarchorhynchus</i>	<i>curvirostris</i>	X	-	-	X
	<i>Sternarchorhynchus</i>	<i>macrostomus</i>	-	-	-	X
Aspredinidae	<i>Bunocephalus</i>	<i>amaurus</i>	-	-	-	X
Auchenipteridae	<i>Parauchenipterus</i>	<i>galeatus</i>	-	-	X	-
	<i>Tatia</i>	<i>galaxias</i>	-	-	X	-
	<i>Tatia</i>	<i>romani</i>	-	X	X	-
	<i>Tatia</i>	<i>sp</i>	-	-	X	-
Belontiidae	<i>Potamorhaphis</i>	<i>guianensis</i>	-	-	X	-
Callichthyidae	<i>Corydoras</i>	<i>wotroi</i>	-	-	X	-
Cichlidae	<i>Acaronia</i>	<i>vultuosa</i>	-	-	X	-
	<i>Aequidens</i>	<i>sp</i>	-	X	X	X
	<i>Apistogramma</i>	<i>guttata</i>	-	-	X	-
	<i>Apistogramma</i>	<i>hongsloi</i>	X	-	X	X
	<i>Apistogramma</i>	<i>hoignei</i>	X	-	-	-
	<i>Astronotus</i>	<i>ocellatus</i>	-	-	X	-
	<i>Caquetaia</i>	<i>kraussii</i>	X	-	-	X
	<i>Cichla</i>	<i>ocelaris</i>	-	-	X	-
	<i>Cichlasoma</i>	<i>orinocense</i>	X	X	X	-
	<i>Crenicichla</i>	<i>saxatilis</i>	X	X	X	X
	<i>Geophagus</i>	<i>sp</i>	-	-	X	-
	<i>Heros</i>	<i>severus</i>	-	-	X	-
	<i>Mesonauta</i>	<i>Insignis</i>	X	X	X	-
	<i>Nannacara</i>	<i>sp</i>	-	-	X	-
	<i>Satanoperca</i>	<i>mapiritensis</i>	X	X	X	-
	Curimatidae	<i>Curimatella</i>	<i>dorsalis</i>	-	-	X
<i>Curimatella</i>		<i>inmaculata</i>	X	X	X	-
<i>Curimatopsis</i>		<i>macrolepis</i>	-	-	X	-
<i>Cyphocharax</i>		<i>spilura</i>	X	X	X	-
<i>Steindachnerina</i>		<i>argentea</i>	X	X	X	X
Rivulidae	<i>Rivulus</i>	<i>deltaphilus</i>	X	X	X	-



Characidiidae	<i>Characidium</i>	<i>zebra</i>	X	X	X	X
Characidae	<i>Acestrocephalus</i>	<i>sp</i>	-	-	-	X
	<i>Acestrorhynchus</i>	<i>falcatus</i>	X	-	X	-
	<i>Acestrorhynchus</i>	<i>microlepis</i>	-	-	X	-
	<i>Aphyocharax</i>	<i>alburnus</i>	-	-	-	X
	<i>Aphyocharax</i>	<i>erythrurus</i>	-	X	X	X
	<i>Astyanax</i>	<i>bimaculatus</i>	X	X		X
	<i>Astyanax</i>	<i>microlepis</i>	-	X	X	X
	<i>Brachichalcinus</i>	<i>guianensis</i>	X	X	-	-
	<i>Bryconops</i>	<i>cf melamurus</i>	-	-	X	-
	<i>Bryconops</i>	<i>caudomaculatus</i>	X	-	X	-
	<i>Copella</i>	<i>nattereri</i>	X	X	-	-
	<i>Creagrutus</i>	<i>bolivari</i>	-	X	-	X
	<i>Ctenobrycon</i>	<i>spilurus</i>	X	X	X	X
	<i>Gephyrocharax</i>	<i>valencia</i>	-	X	-	X
	<i>Gnatocharax</i>	<i>steindachnerina</i>	-	-	X	-
	<i>Gymnocorymbus</i>	<i>thayeri</i>	X	X	X	-
	<i>Hemigramus</i>	<i>micropterus</i>	-	X	X	-
	<i>Hemigramus</i>	<i>rodwayi</i>	X	X	X	-
	<i>Heterocharax</i>	<i>macrolepis</i>	-	-	X	-
	<i>Hyphessobrycon</i>	<i>minimus</i>	X	X	X	-
	<i>Hyphessobrycon</i>	<i>sp1</i>	-	-	X	-
	<i>Iguanodecte</i>	<i>spilurus</i>	-	-	X	-
	<i>Knodus</i>	<i>cf breviceps</i>	-	-	-	X
	<i>Knodus</i>	<i>cf meridae</i>	-	-	-	X
	<i>Metynnis</i>	<i>argenteus</i>	-	-	X	-
	<i>Milopus</i>	<i>sp</i>	X	-	-	-
	<i>Moenkhausia</i>	<i>copei</i>	X	X	X	X
	<i>Moenkhausia</i>	<i>dichroua</i>	-	X	-	-
	<i>Moenkhausia</i>	<i>lepidura</i>	X	-	X	-
	<i>Moenkhausia</i>	<i>oligolepis</i>	-	X	-	-
	<i>Myleus</i>	<i>rubripinnis</i>	-	-	X	-
	<i>Myleus</i>	<i>torquatus</i>	X	X	X	-
	<i>Cheirodon</i>	<i>pulcher</i>	X	X	X	X
	<i>Paragoniates</i>	<i>alburnus</i>	-	-	-	X
	<i>Brachychalcinus</i>	<i>orbicularis</i>	-	-	X	X
	<i>Pristella</i>	<i>maxillaris</i>	X	X	X	-
	<i>Pristobrycon</i>	<i>striolatus</i>	-	-	X	-
	<i>Roeboides</i>	<i>dientonitu</i>	-	X	X	X
	<i>Schizodon</i>	<i>isognatum</i>	-	-	-	X
	<i>Serrasalmus</i>	<i>rhombeus</i>	X	-	X	-
	<i>Tetragonopterus</i>	<i>calceus</i>	-	X	-	-
	<i>Xenagoniates</i>	<i>sp</i>	-	-	-	X
Electrophoridae	<i>Electrophorus</i>	<i>electricus</i>	-	-	X	-
Engraulidae	<i>Engraulisoma</i>	<i>taeniatum</i>	-	-	-	X
Gasteropelcidae	<i>Gasteropelecus</i>	<i>orbicularis</i>	-	-	X	-
Gymnotidae	<i>Gymnotus</i>	<i>carapo</i>	X	X	X	-
Cetopsidae	<i>Helogenes</i>	<i>sp</i>	-	-	X	-
Erythrinidae	<i>Hoplerythirus</i>	<i>unitaniatus</i>	X	X	X	-
	<i>Hoplias</i>	<i>malabaricus</i>	X	X	X	-



Hypopomidae	<i>Microsternarchus</i>	<i>bilineatus</i>	X	-	X	-	
Lebiasinidae	<i>Nannostomus</i>	<i>eques</i>	-	-	X	-	
	<i>Pyrrhulina</i>	<i>brevis</i>	X	X	X	X	
Loricariidae	<i>Ancistrus</i>	<i>sp</i>	-	-	X	-	
	<i>Aphanotorulus</i>	<i>amnophilus</i>	-	-	X	-	
	<i>Farlowella</i>	<i>acus</i>	X	X	X	X	
	<i>Farlowella</i>	<i>vittata</i>	-	X	X	X	
	<i>Hypoptopoma</i>	<i>thoracatum</i>	-	-	-	X	
	<i>Hypostomus</i>	<i>plecostomus</i>	X	-	X	X	
	<i>Hypostomus</i>	<i>surinamensis</i>	-	-	-	-	
	<i>Lasiancistrus</i>	<i>sp</i>	-	-	-	-	
	<i>Loricaria</i>	<i>cataphracta</i>	-	-	X	-	
	<i>Loricariichthys</i>	<i>brunnes</i>	-	-	X	-	
	<i>Panaque</i>	<i>nigrolineatus</i>	-	-	-	X	
	<i>Rineloricaria</i>	<i>sp</i>	-	X	X	X	
	Nandidae	<i>Polycentrus</i>	<i>schomburgki</i>	-	-	X	-
	Parodontidae	<i>Parodon</i>	<i>apolinari</i>	X	-	-	X
Pimelodiidae	<i>Pimelodus</i>	<i>blochii</i>	-	-	-	X	
	<i>Imparfinis</i>	<i>sp</i>	-	-	-	X	
	<i>Microglanis</i>	<i>poecilus</i>	-	X	-	X	
	<i>Pimelodella</i>	<i>gracilis</i>	X	X	X	X	
	<i>Rhamdia</i>	<i>sebae</i>	-	-	X	-	
	<i>Rhamdia</i>	<i>quelen</i>	-	X	X	X	
	Poeciliidae	<i>Poecilia</i>	<i>reticulata</i>	X	X	X	X
Scianidae	<i>Plagioscion</i>	<i>scuamosissimus</i>	-	-	X	-	
Sternopygidae	<i>Eigenmania</i>	<i>macrops</i>	-	-	X	-	
	<i>Eigenmania</i>	<i>virescens</i>	X	-	X	-	
	<i>Sternopygus</i>	<i>macrurus</i>	X	X	X	-	
	<i>Symbranchus</i>	<i>marmoratus</i>	-	X	X	-	
Trychomictoridae	<i>Acantopoma</i>	<i>bondi</i>	-	-	-	X	
	<i>Ochmacantus</i>	<i>orinoco</i>	-	-	X	-	
	<i>Paravandellia</i>	<i>sp1</i>	-	-	X	-	

Se obtuvo un total de 18.041 individuos pertenecientes a 28 familias, 100 géneros y 121 especies (tabla 4).



En general, para estas cuatro comunidades la familia más importante por el alto número de especies como de géneros (33-43), es la familia Characidae que junto con las familias Cichlidae (15) y Loricariidae (12) representan el 58.37% de todos los géneros (tabla 4).

El 42,84% restante está repartido entre los 42 géneros de las 25 familias que completan estas estructuras comunitarias.

La comunidad de Morichal Largo es la que presenta un mayor número de especies (tabla 5). Las otras dos comunidades de morichal no presentan diferencias en el número de especies identificadas para cada una, pero si en cuanto al número de individuos colectados y por ende en sus abundancia relativas.

El río llanero es el que presenta menor número de individuos colectados representando el 10.80% del total de las capturas y un 39.32% del total de las especies.

En la tabla 5 se presentan los valores del número de especies totales para cada ecosistema, el total de individuos colectados por localidad con sus respectivos porcentajes.

Tabla 4.- Número total de géneros y especies por familia para las cuatro localidades

Familia	Género	Especie
Characidae	33	43
Cichlidae	13	15
Loricariidae	10	12
Pimelodidae	5	7
Curimatidae	4	5
Anostomidae	4	4
Trichomyctereidae	3	3
Sternopigidae	3	4
Lebiasinidae	3	3
Apteronotidae	3	4
Erythrinidae	2	2
Auchenipteridae	2	4
Symbranchidae	1	1
Scianidae	1	1
Rivulidae	1	1
Poeciliidae	1	1
Parodontidae	1	1
Hypopomidae	1	1
Gymnotidae	1	1
Gasteropelecidae	1	1
Engraulidae	1	1
Electrophoridae	1	1
Characidiidae	1	1
Cetopsidae	1	1
Callichthyidae	1	1
Belonidae	1	1
Aspredinidae	1	1
Totales	100	121



Tabla 5.- Valores absolutos y en porcentaje del número de especies e individuos colectados en los ríos Moquete, Caris, M. Largo y Pao

Datos/Localidad	Moquete	Caris	M. Largo	Pao
N° de especies	46	46	81	45
Porcentaje de especies	39,31	39,31	69,23	38,5
Total de indiv. colectados	5458	3011	7924	1942
Porcentaje de individuos	29.61	16.46	43.49	10.62

3.2 Asociación de las comunidades

3.2.1 Constancia de las especies en ambientes de ríos de morichal y llanero

Se presenta en la tabla 6 los resultados para las tres categorías de constancia de especies, así como el porcentaje que representa cada categoría en los diferentes ecosistemas. En general en los ambientes de morichal la categoría de especies constantes es 6.4 veces mayor que en el ambiente llanero. Por otra parte, en el río llanero la categoría de especies raras es el doble que para los ecosistemas de morichal, en cambio se mantiene similar la proporción de las especies que conforman la categoría de especies accesorias.

Tabla 6.- Categorías según la frecuencia de aparición de las especies y sus porcentaje (raras, accesorias y constantes) en cada uno de los ecosistemas

Localidades	C ₁ (raras)	%	C ₂ (accesorias)	%	C ₃ (constantes)	%
Moquete	14	29,2	22	45,8	12	25,0
Caris	6	13,0	4	8,7	36	78,3
M. Largo	30	37,1	24	29,6	27	33,3
Total morichales	50	28,6	50	28,6	75	42,8
Pao	30	66,7	12	26,7	3	6,7

Entre las especies constantes *C. pucher* se encuentra presente en las cuatro localidades, mientras que *H. rodway* y *H. minimus* solo en los ambientes de morichal. En el río llanero las especies constantes más importantes son *A.*



erythrurus y *C. spilurus*. Entre las especies accesorias destaca *C. orinosense* para los tres morichales, *S. argentea*, *C. spilurus*, *R. detaphilu* y *C. zebra* para Moquete y M. Largo, *C. spilurus* y *S. mapiritensi* en Caris y para el río Pao las especies accesorias más importantes son *K. breviceps*, *C. bolivari*, *C. zabra* y *H. plecostomus*.

3.2.2 Abundancia relativa de las especies en ambientes de morichal y llanero

Se presentan en la tabla 7 los resultados para las tres categorías de las abundancias relativas de las especies y el porcentaje que representa cada grupo en los diferentes ambientes. La categoría de especies poco abundantes (A1) es la mejor representada en los ambientes de morichal como en el río llanero.

Tabla 7.- Categorías según las abundancias relativas de las especies (poco abundantes, abundantes y muy abundantes) y el porcentaje que representan en cada uno de los ecosistemas.

Localidades	A ₁ (poco abundantes)		A ₂ (Abundantes)		A ₃ (muy abundantes)	
		%		%		%
Moquete	36	75	7	15,5	5	10.4
Caris	34	74	7	15	5	11
M. Largo	67	83	10	12,3	4	5
Total morichales	137	78.3	24	13,7	14	8
Pao	29	64,4	11	24,4	5	11,1

Le siguen en importancia el grupo de las especies abundantes (A2), y por último con muy pocas especies el grupo de las muy abundantes (A3). Dentro de este grupo (A3), las especies *H. minimus* y *M. copei* están presentes en los tres morichales, *H. rodway* y *C. pulcher* se encuentran tanto en Moquete como en Caris. Las especies *B. cf. melanurus*, *H. micropterus* y *P. maxillaris* en Morichal Largo. Para el río llanero las especies *A. bimaculatus*, *S. argentea*, *C. pulcher*, *K. breviceps* y *G. valencia* son muy abundantes.



3.3 Diversidad de las comunidades

En la tabla 8 se reportan los valores calculados en orden descendente los valores del índice de Shannon y su respectiva equidad en cada una de las localidades, siendo el río Morichal Largo el que presenta la mayor diversidad. Se reportan los valores de equidad, los cuales no presentan ninguna tendencia en particular, la comunidad de Caris entre las cuatro evaluadas es la más equitativa. En la figura 5 se muestra el número de especies presentes en los meses muestreados para cada localidad,

Tabla 8.-Valores de índices de Diversidad para los ríos Moquete, Caris, M. Largo y Pao.

Localidad	Shannon	Equidad N_2/N_1
Morichal	1.91	0.08
Caris	1.76	0.16
Moquete	1.67	0.13
Pao	1.65	0.14

observándose que para el río Morichal Largo el mayor número de especies se ubica en el mes de diciembre el cual coincide con finales de la época de lluvias, mientras que para las otras tres localidades el mayor número de especies se encuentra en el mes de febrero y en el mes de octubre.

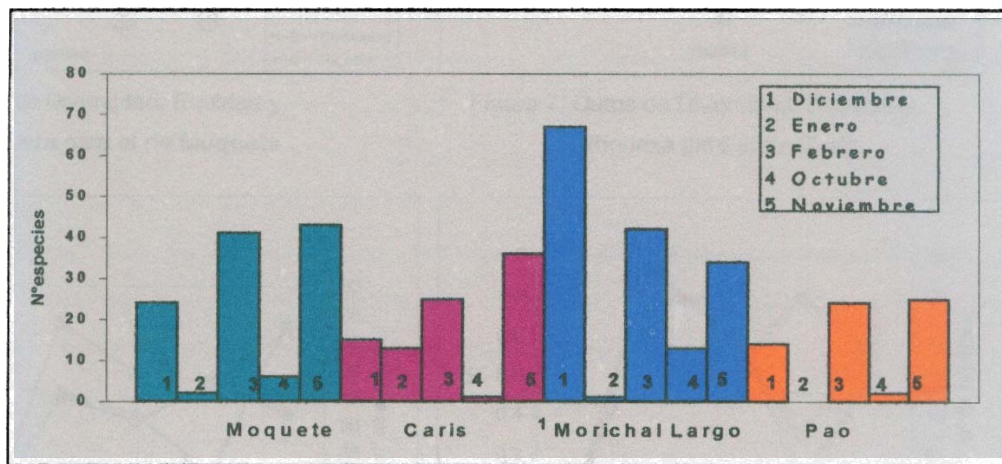
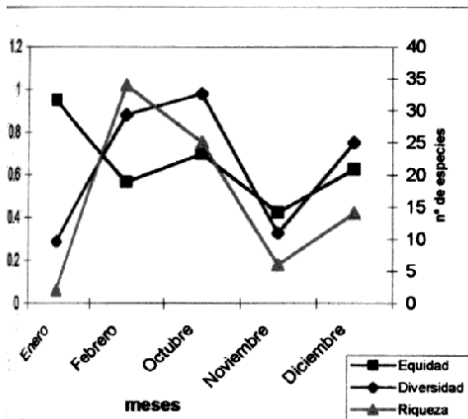


Figura 5. Número de especies en cinco meses para los ríos Moquete, Caris, M. Largo y Pao.



En las figuras 6, 7, 8 y 9 se presentan graficados los valores de diversidad, equidad y riqueza en las cuatro localidades, observándose el comportamiento de la misma en los diferentes meses muestreo. La diversidad y la riqueza siguen la misma tendencia presentando los valores más altos en los meses de octubre para Moquete y Caris y el mes de febrero para Morichal Largo y Pao. La equidad presenta curvas que mantienen una tendencia mas estable registrándose el menor valor en el mes de noviembre para Moquete y Caris y en el mes de octubre para Morichal Largo y Pao.



6. Datos de Diversidad, Equidad y Riqueza para el río Moquete

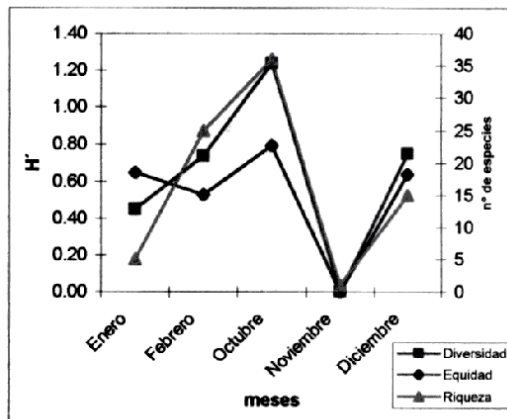
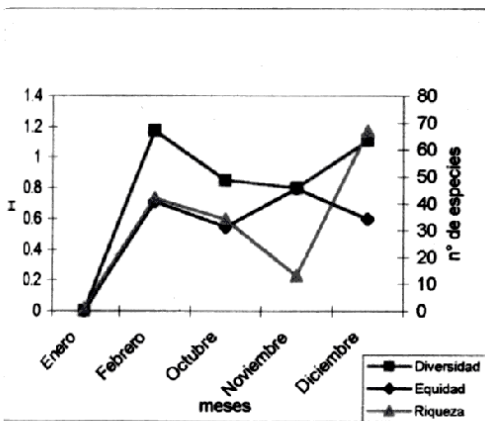


Figura 7. Datos de Diversidad, Equidad y Riqueza para el río Caris.



8. Datos de Diversidad, Equidad y Riqueza para el río Morichal Largo

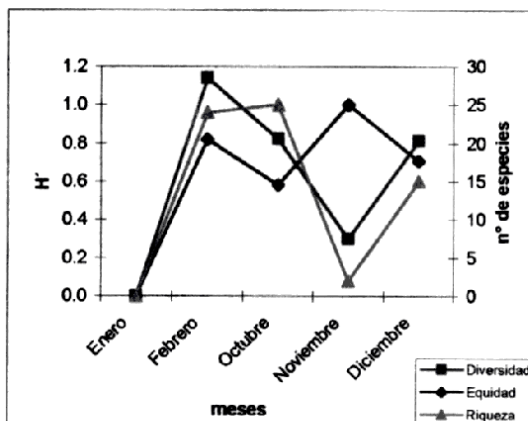


Figura 9. Datos de Diversidad, Equidad y Riqueza para el río Pao



Se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) de una sola vía para determinar si existen diferencias significativas entre las medias de diversidad mensual de las cuatro localidades estudiadas, analizando sus varianzas de dos años de muestreo. El test se pudo realizar ya que los datos cumplían con todos los supuestos requeridos: distribución normal de las medias, las varianzas de las distintas localidades son homogéneas y las muestras son aleatorias e independientes entre sí (Triola, 2000). Para dicha corrida obtuvimos un valor de $P = 0.8256$, que indica que las medias de las cuatro localidades en estudio se presentan iguales a un nivel de significancia de 0.05, es decir que se acepta la hipótesis nula, una alta probabilidad de no ser estadísticamente diferente.

Taylor (1978) citado por Magurran (1987), señala la importancia de la estadística de la diversidad como un atributo vital para una mejor diferenciación de las medidas de diversidad como indicadores de los efectos del ambiente sobre las comunidades; usando el índice de Shannon de muestras mensuales por 4 años consecutivos. Kempton (1979) citado por Magurran (1987), también realiza estadística de la diversidad con datos de 14 localidades y 7 años de muestreos mensuales consecutivos, usando los números de Hill. Los pocos estudios que realizan estadística de la diversidad ponen de evidencia la necesidad de una numerosa matriz de datos producto de muchos años de muestreo consecutivos, que no es nuestro caso, por tal razón, no podemos con la información obtenida verificar una real diferencia entre las medias.

Por otra parte, ya hemos señalado las diferencias intraanuales de la diversidad mensual de estos ambientes estacionales. Pensamos que este hecho enmascara las reales diferencias entre las localidades en estudio, y no contamos con suficiente información para poder comparar las medias mensuales en los periodos de lluvias y de sequía. A este hecho climático se le suma el factor de mayor facilidad de muestreo en los meses de sequía al reducirse el tamaño de los cuerpos de agua.



3.4 Composición taxonómica de la comunidad de peces de un río Llanero:

3.4.1 El río Pao

En este río se colectaron 1942 individuos, que representan el 10.62% del total de las capturas de los cuatro ambientes (tabla 5). A pesar del menor número de individuos colectados, se identificaron 46 especies pertenecientes a 15 familias y 43 géneros. La familia Characidae con un total de 1.387 individuos y 17 especies identificadas (tabla 9), representa el 71.42% del total de las capturas y el 37% de las especies para esta localidad. Dentro de esta familia las especies más resaltantes y constantes son *C. spilurus*, *A. erythrurus* y *C. pulcer*, mientras que las más abundantes son *A. bimaculatus*, *K. cf breviceps* y *G. valencia*

La familia Curimatidae aunque con una sola especie *Steindachnerina argentea* resalta por su abundancia relativa (apéndice 1). Le sigue en riqueza a los Carácidos la familia Loricariidae con 6 especies, 7 géneros y 100 individuos

Tabla 9.- Composición taxonómica de la comunidad de peces del río Pao.

Familia	N° especies	Géneros	N°indv colectados	Abundan. relativa de familia
Anostomidae	3	3	4	0.21
Apteronotidae	2	1	2	0.10
Aspredinidae	1	1	26	1.34
Characidae	17	14	1387	71.42
Characidiidae	1	1	54	2.78
Cichlidae	4	4	25	1.28
Curimatidae	1	1	257	13.23
Engraulidae	1	1	2	0.10
Erythrinidae	1	1	7	0.36
Lebiasinidae	1	1	6	0.31
Loricariidae	6	7	100	5.15
Parodontidae	1	1	1	0.05
Pimelodidae	5	5	55	2.83
Poeciliidae	1	1	15	0.77
Trichomycteridae	1	1	1	0.05
Totales	46	43	1942	99.98

colectados. La familia Cichlidae solo se colectaron 4 especies que representan el 1.28%.



Esta comunidad se caracteriza también porque el 64.4% de sus especies esta dentro de la categoría A1 (poco abundantes), es decir, que estas especies presentan una abundancia relativa menos del 1%. En cuanto a sus frecuencias el 67% de las especies se clasifican como C1 (accidentales ó raras), lo que implica que 30 de las 45 especies tienen una frecuencia muy baja (menor del 25%) (apéndice 1).

En cuanto a la diversidad esta localidad presenta una riqueza de 46 especies y según el índice de Shannon tiene un valor de 1.65 "bits" que comparado con las comunidades de morichal de este estudio resulta menor. El mayor valor de diversidad se registro en febrero, mes esté que coincide climáticamente con el mes de sequía.

3.5 Composición taxonómica de la comunidad de peces de un río de morichal

3.5.1 Río Moquete

En este río se colectaron un total de 5.418 individuos que representa el 29.61% del total de las capturas. Se identificaron 43 géneros y 45 especies (tabla 8 y apéndice 2). La familia de peces mejor representada fue la de los Characidae (tabla 10). Esta familia representa el 86.77% de todos los individuos colectados e identificados para esta comunidad. Le siguen en importancia numérica las familias Lebiasinidae, Poeciliidae, Curimatidae y Cichlidae.

Las especies con la mayor abundancia relativa así como con mayor constancia fueron *H. rodwayi*, *H. mininums*, *C. pulcra*, y *M. copei*. Estas cuatro especies pertenecen al la familia Characidae y representan el 74.97% de todas las especies que componen esta estructura comunitaria. De las siete especies identificadas para el orden Perciformes de la familia Cichlidae, *A. hongsloui* y *C. orinocense* presentan un número bajo de individuos pero importantes dentro del grupo de los cíclidos, *C. saxatilis* destaca por su frecuencia de aparición.



Tabla 10.-Composición taxonómica de la comunidad de peces del río Moquete

Familias	N° especies	Géneros	N° de individuos colectados	Abund. Relativa / familia
Anostomidae	1	1	1	0.02
Apteronotidae	3	3	3	0.06
Characidae	15	14	4701	86.77
Characidiidae	1	1	66	1.22
Cichlidae	7	5	108	1.99
Curimatidae	3	3	110	2.03
Rivulidae	1	1	36	0.66
Erythrinidae	2	2	15	0.28
Gymnotidae	1	1	8	0.15
Hypopomidae	1	1	7	0.13
Lebiasinidae	2	2	164	3.03
Loricariidae	3	3	4	0.07
Parodontidae	1	1	1	0.02
Pimelodidae	1	1	2	0.04
Poeciliidae	1	2	141	2.60
Sternopigidae	2	2	51	0.94
Total	45	43	5458	100

Otras dos especies que resaltan por el número de individuos presentes son *Copella nattereri* y *Lebistes reticulatus* (157 y 135 individuos cada uno respectivamente).

En general esta comunidad se caracteriza por presentar una combinación de especies poco abundantes (75%) y accesorias (46%) (A1-C2).

El mayor valor de diversidad se registro en el mes de octubre que es época de transición de lluvia a sequía, mientras que el menor valor se registro durante el mes de enero.

3.5.2 Río Caris

En esta comunidad se colectó un total de 3.011 individuos, los cuales representan el 16.46% de todas las capturas realizadas en los cuatro ambientes. Se identificó un total de 46 especies pertenecientes a 42 géneros y 13 familias (tabla 11). Para esta comunidad la familia Characidae es la que presenta mayor número de especies identificadas y la mejor representada con un 80.87% de



todas las capturas para esta localidad (tabla 9) y con un 43% con respecto a todas las especies presentes en el mismo. Le siguen en importancia las familias Cichlidae y Lebiasinidae. Las especies con un mayor abundancia relativa y mayor constancia están *H. rodwayi*, *H. minimus*, *C. pulcher* y *M. copei* las cuales representa un 68.81% de las especies que conforman la estructura de la comunidad. Estas cuatro especies pertenecen al género de los Characiformes antes mencionado .

Tabla 11.- Composición taxonómica de la comunidad de peces del río Caris

Familias	N°sp	Género	N°indv colectados	Abundancia relativa/familia
Auchenipteridae	1	1	9	0.30
Cichlidae	6	6	264	8.77
Curimatidae	3	3	58	1.93
Characidae	20	16	2435	80.87
Characidiidae	1	1	28	0.93
Erythrinidae	2	2	12	0.40
Gymnotidae	1	1	22	0.73
Lebiasinidae	2	2	91	3.02
Loricariidae	3	3	17	0.56
Pimelodidae	3	3	22	0.73
Poeciliidae	2	2	50	1.66
Sternopygidae	1	1	2	0.07
Synbranchidae	1	1	1	0.03
Totales	46	42	3011	100

Dentro de la Familia Cichlidae la especie *S. mapiritensis* es la que esta mejor representada. Dentro del grupo de los curimátidos encontramos a *C. spilurus* y *L. reticulata* con 49 ejemplares c/u y por último entre las especies con mayor número de individuos tenemos a *C. nattereri* con 71 individuos. (apéndice 4).

Esta comunidad presenta una asociación de especies que se caracteriza por un predominancia de especies constantes y poco abundantes.



La diversidad en esta localidad al igual que en el río Moquete alcanza su mayor valor en el mes de octubre que climáticamente se corresponde con el mes de transición lluvia – sequía.

3.5.3 Río Morichal Largo

La comunidad de peces del río Morichal Largo según los datos obtenidos presentó la mayor riqueza de especies y con el mayor número de individuos colectados (7.924), lo que representa un 43,39% de todas las capturas realizadas en los cuatro ambientes. Se identificaron un total de 79 especies pertenecientes a 66 géneros y 24 familias. En este ecosistema también el grupo de los carácidos resalta tanto por su riqueza como por sus abundancias relativas, representando estos el 84.65% de todas las capturas para este ambiente (tabla 12)

Dentro del grupo de los carácidos se distinguen cinco especies por su abundancia relativa y por su constancia en el ambiente y estas son: *B. cf melanurus*, *H. minimus*, *H. micropterus*, *M. copei* y *P. maxillaris* representando estas el 74,20% de todas las especies colectadas en este ecosistema. La familia Cichlidae le sigue en importancia, representando el 5.57% con 12 géneros y 441 individuos.

Además del grupo de los Carácidos, existen otras tres familias que revisten importancia por las abundancias relativas de sus especies como son la familia Lebiasinidae con *P. brevis*, Curimatidae con *C. spilura* y Sternopigydae con *E. virescens*. (Tabla 12 y apéndice 4).

El grupo de especies predominantes en este ecosistema son las especies accesorias y poco abundantes.

En esta localidad el mayor valor de diversidad se registro en el mes de febrero que se corresponde con finales de la época seca.



Tabla 12.- Composición taxonómica de la comunidad de peces del río Morichal Largo.

Familia	N° sp	Género	N°indv/ colectados	Abundancia relativa/familia
Apteronotidae	2	2	30	0.38
Auchenipteridae	5	2	20	0.25
Belonidae	1	2	5	0.06
Callichthyidae	1	1	3	0.04
Characidae	24	18	6708	84.65
Characidiidae	1	1	15	0.19
Cichlidae	12	11	441	5.57
Curimatidae	5	3	175	2.21
Rivulidae	1	1	3	0.04
Electrophoridae	1	1	3	0.04
Erythrinidae	2	2	16	0.20
Gasteropelecidae	1	1	1	0.01
Gymnotidae	1	1	7	0.09
Hypopomidae	1	1	26	0.33
Cetopsidae	1	1	1	0.01
Lebiasinidae	2	2	133	1.68
Loricariidae	9	7	70	0.88
Nandidae	1	1	24	0.30
Pimelodidae	3	2	73	0.92
Poeciliidae	1	1	14	0.18
Sciaenidae	1	1	3	0.04
Sternopygidae	3	2	147	1.86
Trychomcteridae	2	2	6	0.08
Totales	81	66	7924	100.00

3.6 Similitud entre las Comunidades

En la tabla 13 se presentan los resultados del índice de Sorensen en el que se puede observar que los ríos de morichal son más similares entre si, en cuanto a la composición taxonómica, que con el río Pao. La secuencia de similitud disminuye en el sentido río Moquete - río Caris – río Morichal Largo – río Pao.

Tabla 13.- Índice de similaridad de Sorensen

	MQ	CA	ML	Pao
MQ	1			
CA	0.65 1	1		
ML	0.54 2	0.53 3	1	
Pao	0.35 5	0.46 4	0.33 6	1



En la tabla 14 se presentan los resultados del índice de Simpson RN_2 donde se diferencian claramente la fauna de los ríos de morichal del río llanero ya que los primeros presentan valores por encima o iguales a 66,6%, mientras que aquellos valores por debajo de 66,6% pueden considerarse como faunas pertenecientes a diferentes unidades biogeográficas.

Tabla 14.- Índice de similaridad de Simpson

<i>Localidades</i>	<i>RN2</i>
Moquete – M Largo	80 %
Caris – M. Largo	75 %
Caris – Moquete	66,66 %
Caris – Pao	47,8 %
M. Largo - Pao	41,3 %
Moquete – Pao	37,7 %

3.7 Especies Compartidas y No Compartidas

En la tabla 15 se presenta el número de especies compartidas entre los ríos de morichal y entre estos y el río Pao. así como el % que ellas representan, observándose que en general los ríos de morichal tienen un mayor % de especies compartidas entre ellos que con el río llanero.

Tabla 15.- Porcentaje de especies compartidas entre localidades.

Localidades	N°sp	N° de especies compartidas	% especies compartidas
MQ-CA	61	30	49.18
CA-Pao	70	22	31.43
MQ-Pao	73	17	23.29
MQ-ML	88	36	40.91
CA-ML	91	36	39.56
ML-Pao	107	19	17.75



En la tabla 16, se reporta el número de especies únicas, es decir, aquellas que solo fueron colectadas en una localidad,

Para la localidad de Moquete las dos especies son: *Apistogramma hoignei* y *Mylopus sp1*; para la segunda localidad son: *Moenkhausia oligolepis*, *Moenkhausia dichroua*, *Tetragonopterus chalceus* y *Lasciancistrus sp1*. Para la localidad de Morichal Largo del total de especies únicas las más abundantes son *Bryconops cf melanurus*, *Heros severus*, y para el río Pao son: *Knodus cf breviceps*, *Xenagoniates bondi*, *Apteronotus albifrons*, *Aphyocharax alburnus*, *Knodus cf meridae* y *Paragoniates alburnus*.

Tabla 16.- Especies únicas por localidad

Localidad	Especies Únicas
MQ	2
CA	4
ML	32
Pao	18

3.8 Variabilidad espacio-temporal de las comunidades

3.8.1 Patrones de distribución de las especies en relación a los ecosistemas

La figura 11 presenta el primer plano del análisis de componentes principales. Se observa claramente la separación entre las comunidades ícticas de Morichal y el río Llanero, enfatizando los patrones de distribución de las especies asociadas a cada una de estas localidades. Se separan en 13 grupos. Comenzando por el cuadrante I, se observan tres grupos (1, 2 y 3) ubicados cerca del eje uno constituidos por especies que se comparten entre Moquete y Caris como por ejemplo la especie correspondiente al número 24 que es *B. guianensis*, la número 35 que es *Copella natereri*. Existe un grupo (4) formado por dos especies que se ubican cerca del eje dos, las cuales son comunes para el río Moquete y el río Pao. En el cuadrante II se distinguen dos grupos, el grupo 5, con tres especies compartidas entre el río Caris y el Pao y el grupo 6 formado por especies del río Pao. En el cuadrante III el grupo 10 formado por solo especies del río Morichal Largo; el grupo 9 formado por especies presentes en Moquete, Morichal Largo y Pao; el grupo 8 cuyas especies son compartidas entre Caris M. Largo y Pao y el grupo 7 formado por dos especies compartidas



entre M. Largo y Pao. Las especies que forman los grupos del último cuadrante (IV), están compartidas entre los tres morichales. Los vectores correspondientes al río Pao y a Morichal Largo, tienen muy pocas especies en común.

La varianza total retenida por el sistema entre los dos primeros ejes es de 82,5%, y para el tercer eje es de 99.98%, lo que nos indica que con este análisis se ha logrado una buena resolución al separa las faunas que caracterizan a cada ambiente en particular, así como aquellas que se mueven en dos ambientes o más. Los nombres correspondientes a las especies en esta figura se reportan en el apéndice 5.

Los resultados de la clasificación de los tipos de comunidades por el análisis de Twinspan (figura 12), separa de una manera bastante clara en la primera dicotomía las localidades de Morichal de las del río Pao, luego separa a los morichales entre ellos del el río Pao. Este análisis presenta las especies indicadores para cada separación, es decir, especies características las cuales son consideradas por presentar una clara preferencia por condiciones ambientales particulares, donde su presencia puede ser utilizada para identificar dichas condiciones o ambientes. Las especies *H. minimus*, *H. rodwayi* y *M. rubripinnis* se separan como indicadoras de los ambientes de Morichal. En el cuarto nivel, se separan claramente los morichales de Moquete y Caris, del Morichal Largo, la especie *C. nattereri* como indicadora de los dos primeros morichales y *B. melanurus* como indicadora de Morichal Largo.

Los resultados de este análisis concuerdan con los resultados del Análisis de Componentes Principales, en cuanto a la agrupación de las localidades en ambientes de morichal y río llanero y entre los morichales, el moquete y el caris resultan más similares entre ellos que con el morichal largo.

En el apéndice 6 se presentan las especies con los números asignados

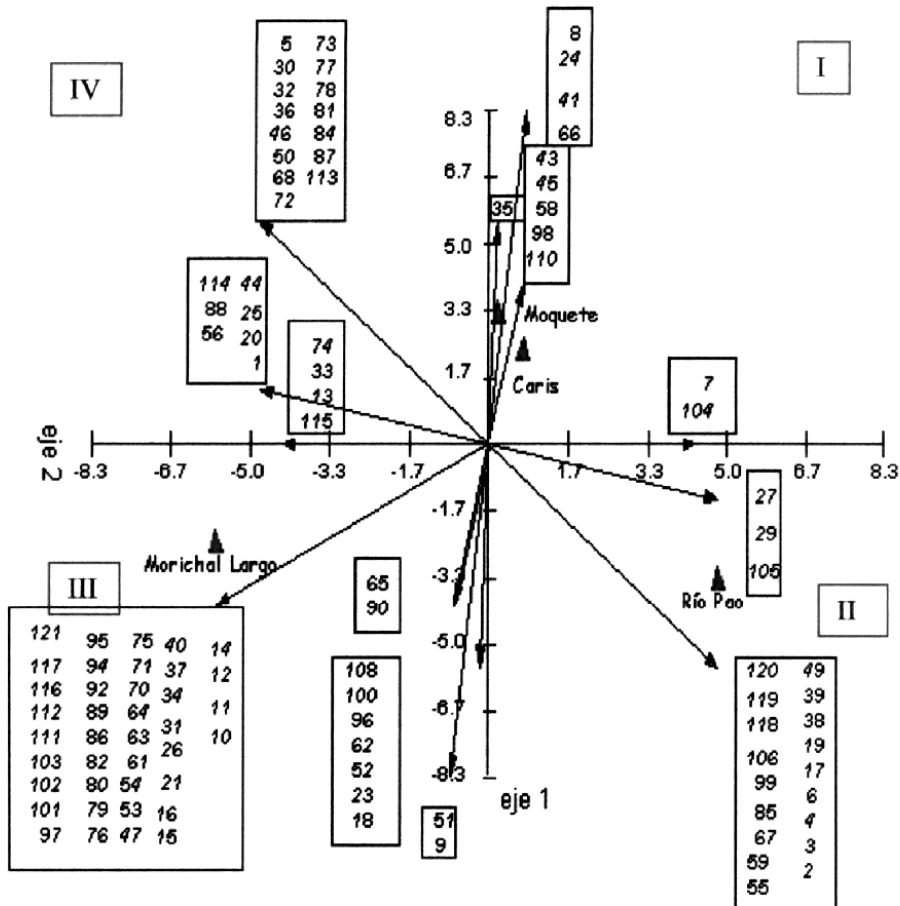


Fig. 11.- Análisis de componentes principales de las comunidades ícticas de los ríos Moquete, Caris, M. Largo y Pao. Los vectores y números corresponden a la ubicación de las especies y los triángulos con las localidades. Los diferentes grupos de especies se muestran dentro de los recuadros (1 al 10).

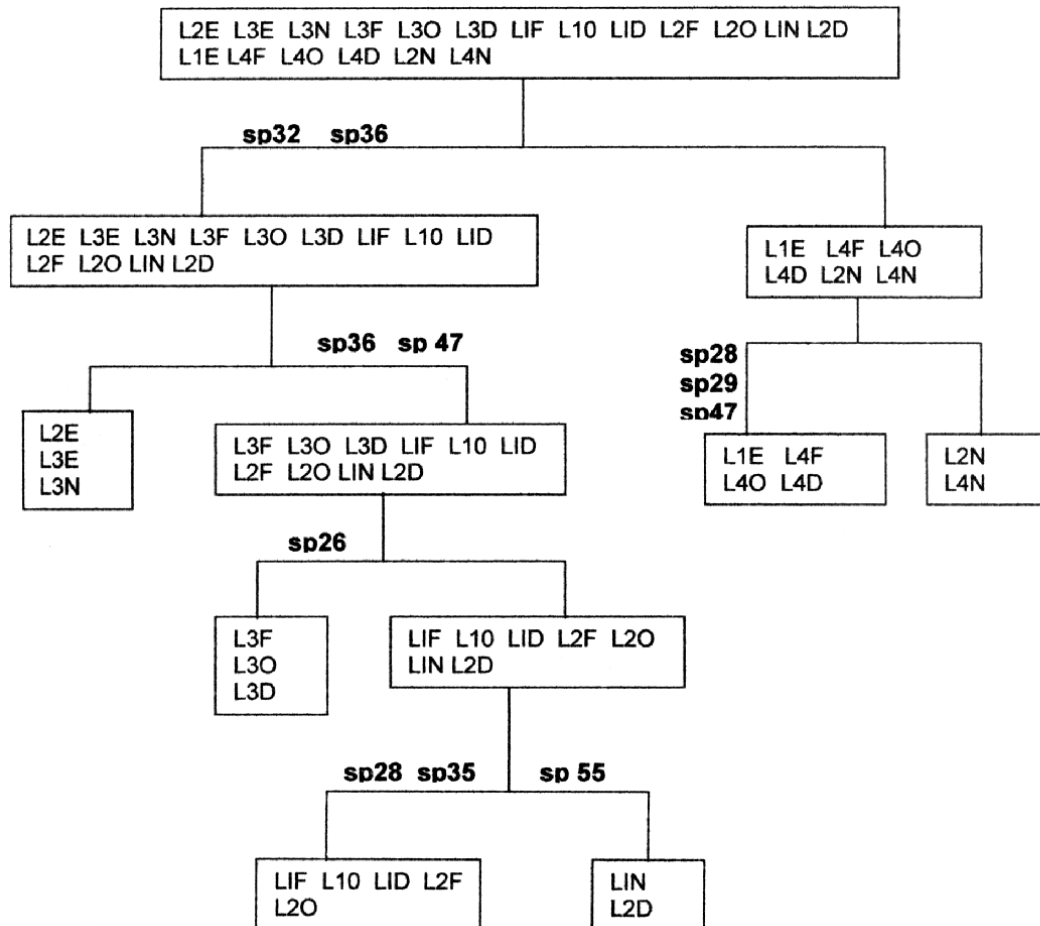


Fig. 12 Clasificación de las localidades de estudio en tipos de comunidad basado en el análisis de **TWISPAN**. L1= Río Moquete; L2 = Río Caris; L3 = Río Morichal Largo y L4 = Río Pao. Las especies indicadoras se señalan con los números dispuestos en las dicotomías. Las letras que acompañan a las localidades se corresponden con los meses de muestreo.



3.8.2 Patrones de composición específica de las comunidades en relación a las variables ambientales

Se evaluó el cambio en la composición de 121 especies de peces en los cuatro ríos en función de la variación de cinco variables ambientales (variables físico-químicas de las aguas)

Para la interpretación de la figura correspondiente al Análisis de Correspondencia Canónica (fig. 13), debemos tener en cuenta que la longitud y orientación de las flechas nos indica cuan correlacionadas están las variables con los ejes de ordenación y con cual de ellos están asociadas. Se distinguen tres grupos. Un primer grupo, donde la localidad de Morichal Largo está altamente correlacionadas con la variable conductividad. Resaltan en esta agrupación la familia Aspredinidae, con las especies *Bunocephalus amaurus*, *Tatia galaxias*, *Tatia* sp y *Parauchenipterus galeatus*.; Entre los Carácidos están: *Acestrorhynchus microlepis*, *Bryconops cf melanurus*, *Gnatocharax steindachneri*, *Hyphessobrycon minimus*, *Roeboides dientonitu*, *Pristella maxillaris*, *Igunodectes spilurus*, entre los ciclidos: *Satanoperca mapiritensis*, *Cichlasoma orinocense*, *Apistogramma hongloi*, *Heros severus*, *Nannacara* sp. Entre los loricáridos se encuentran *Aphanotorulus watwata*, *Hypostomus surinamensis*, *Ancistrus* sp, entre otros.

Un segundo grupo donde la localidad del río Pao está altamente correlacionada con la variable pH e inversamente correlacionada con la variable transparencia. En este grupo resaltan las especies de la familia Anostomidae como son: *Abramites hypselonotus*, *Leporinus arcus*, *Schizodon* sp, entre las especies de la familia Characidae están: *Knodus cf breviceps* y *Knodus cf meridae*, *Ctenobrycon spilurs*, *Aphyocharax alburnus*, *Cheirodon pulcher*, entre los loricáridos encontramos a *Farlowella acus* y *F. vittata*, *Hypostomus plecostomus* y *Rineloricaria* sp, también aparece *Hoplias malabaricus* y *Parodon apolinari*.



Un último grupo, con una nube de puntos un poco más dispersa que las dos anteriores, donde se encuentran las localidades Moquete y Caris relacionadas con las variables oxígeno y temperatura e inversamente con la variable conductividad. Asociadas a estas localidades podemos mencionar alguna de las especies que conforman esta estructura. Entre los Carácidos: *Serrasalmus rhombeus*, *Tetragonopterus chalceus*, *Moenkhausia lepidura*, *M. dichroua*, *Astyanax macrolepis*, *Brachichalcinus guianensis*; *Gephyrocharax valencia*; entre los cíclidos están: *Apistogramma ortmani*, *Geophagus sp* y *Caquetaia kraussii*; entre los curimatidos está *Curimatella immaculata*, de la familia Pimelodidae esta *Rhamdia quelen* y *Poecilia reticulata* de la familia Poeciliidae, entre otras. Podemos interpretar que hay un gradiente de distribución de las localidades con respecto a los valores de las variables ambientales, así tenemos que las localidades ubicadas en los cuadrantes I y II tienen alta transparencia, pH más ácidos y mayor conductividad, mientras que las que están en los cuadrantes III y IV, es de esperar que sus aguas sean más turbias (menos transparentes), pH con tendencia a la alcalinidad y con menor conductividad. Así, en este gráfico, podemos considerar que son causas importantes de la distribución de las especies las variables conductividad, oxígeno, temperatura y pH. En el apéndice 6 se presenta la tabla de datos para los coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los ejes del ACC, así, como los valores de los eigenvalues para los ejes de ordenación de las especies y variables ambientales.

Para detectar cual de las variables ambientales presenta mayor importancia en el análisis que pudieran explicar mejor la dispersión de las especies se aplicó como prueba a posteriori una prueba de t , para las correlaciones entre las variables y los coeficientes canónicos (Ter Braak 1988, 1990), Con esta prueba se puede explicar la significancia de la relación entre los ejes de ordenación y cada una de las variables ambientales (tabla 17). Si estos valores son mayores que 2.2 (valor de tabla), entonces la variable tiene una buena contribución en el análisis.



Los resultados obtenidos para esta prueba indican que las variables pH y conductividad tienen una mayor influencia sobre el primer eje, las variables temperatura y oxígeno en el segundo. La variable transparencia no es estadísticamente significativa en ninguno de los cuatro ejes

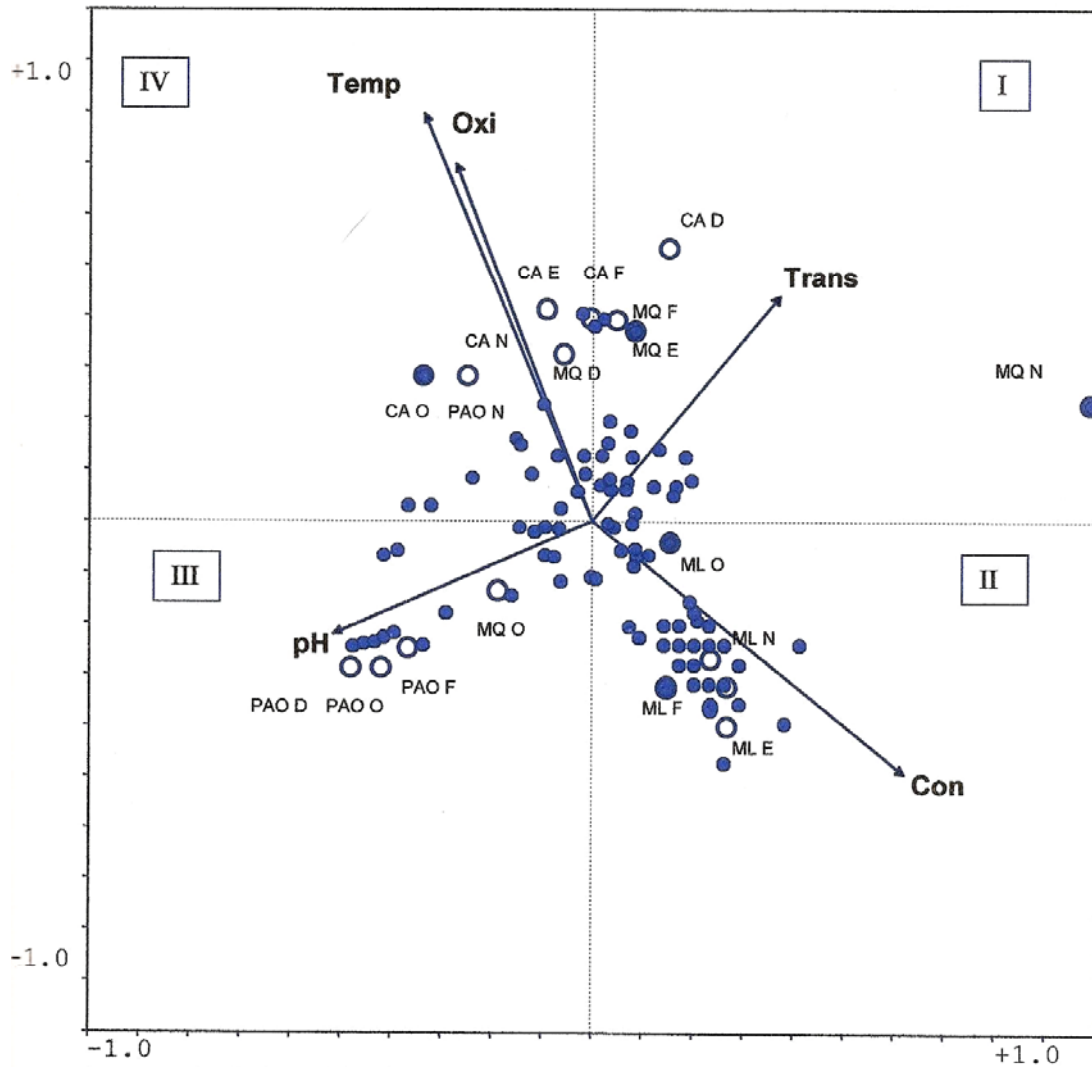


Figura 13. Ordenación de los scores de ACC para las variables ambientales, localidades seguida por la inicial del mes y especies. Los círculos \circ representan las localidades, los círculos rellenos las especies y las flechas indican los vectores de las variables ambientales: conductividad (Con); pH (pH); transparencia (Trans); temperatura (Temp); oxígeno (Oxi).



Para el ambiente del río llanero podemos inferir que la variable que ejerce mayor peso en la determinación de la composición de las especies de esta localidad es el pH, mientras que en los ambientes de morichal las variables oxígeno, temperatura y conductividad son las que están determinando la composición de la comunidad, bien sea por el efecto de una sola variable o por la acción combinada de dos ó más.

Tabla 17.- Valores del coeficiente de regresión para la prueba a posteriori (t-values)

Nombre		AX1	AX2	AX3	AX4
FR EXPLAINED		.3176	.2362	.1922	.1404
1	Temp	1.9138	6.6006	4.2964	-2.1555
2	pH	-5.8311	-2.2322	-7.7418	-3.1226
3	Oxi	1.2978	4.5545	-10.0495	.5306
4	Con	4.0262	3.4671	-5.8259	-1.1943
5	Trans	-.6647	-1.6494	1.8486	-.9523



4.- DISCUSIÓN.

4.1 Estructura y composición de las comunidades

En general para las cuatro comunidades estudiadas la mayor proporción de especies correspondió a los siguientes ordenes: Characiformes (52,4%), Siluriformes (27,4%), Perciformes (15,48%) y Gymnotiformes (7,14%). Si bajamos en la clasificación taxonómica tenemos que la familia Characidae es la dominante, con un 37% de las especies identificadas, el 13% a la familia Cichlidae, el 10,26% a la familia Loricariidae y el 40% restante está repartido entre las otras 20 familias. De los 84 géneros identificados el 66,79% pertenecen a las tres familias dominantes.

Este alto porcentaje de géneros y especies pertenecientes al orden Characiformes con una representación en la mayoría de los casos de más de un 40%, puede ser atribuida probablemente a la alta diversificación morfológica y plasticidad fenotípica así como la gran variedad de hábitos alimentarios y alimencíticos que han desarrollado las especies de esta familia.

El segundo grupo es el orden Siluriformes, con porcentajes que van entre el 30 y 40% del total de los géneros y especies identificadas. El resto del porcentaje en cada comunidad esta representado pobremente por una miscelánea de grupos que pueden variar entre las comunidades y que presentan abundancias muy bajas.

En los ambientes de morichal encontramos una asociación de especies que se caracteriza por un mayor porcentaje de especies constantes (43%) y poco abundantes (78,3%) (C3 – A1), es decir, son poblaciones que presentan un bajo número de individuos pero que los mismos se mantienen a lo largo de todo el año en estos cuerpos de agua, por lo cual estas especies se pueden considerar como eurícoras. Esta predominancia de especies constantes y poco abundantes puede ser debida probablemente a la estabilidad ambiental que brindan estos ecosistemas durante todo el año en términos de disponibilidad de alimento, mantenimiento del curso del agua y la poca variabilidad de los parámetros físico-



químicos, además de la riqueza en microhabitats potencialmente explotables para las diferentes especies.

Estos resultados concuerdan con los presentados por Nakamura (2000), en un estudio de la diversidad íctica de los morichales de la cuenca baja del río Caura, en el cual se reporta que más del 70% de las especies registradas se consideran eurícoras por estar presentes en las tres épocas del año. Este autor señala también que hay una baja diferencia estacional con respecto a la composición íctica, que sugiere que estos ríos presentan algunos factores físicos y/o químicos muy estables en su ciclo anual, como son la temperatura, la conductividad y el nivel del agua.

Por otro lado, tenemos que el río llanero se caracteriza por presentar una asociación de peces catalogadas como raras y poco abundantes (C1 – A1), es decir, que no permanecen durante todo el año en este ambiente y que además las poblaciones de muchas especies presentan pocos individuos, en vez de pocas especies con muchos individuos constantes. La mayoría de las especies en este ambiente podrían considerarse como estenócoras, debido probablemente a las grandes variaciones tanto temporales como espaciales a las que están sometidas a lo largo de un ciclo anual. Estos importantes cambios en la dinámica fluvial así como en la disponibilidad del recurso alimenticio, áreas de refugio, reproducción y en los parámetros físico-químicos de las aguas afectan de manera directa la abundancia y distribución de las especies de peces que habitan estos cuerpos de agua. Estos cambios pueden estar siendo regulados por efectos estocásticos y/o determinísticos que tienen que ver principalmente con los procesos interanuales que desencadena las variaciones de la precipitación.

Se ha demostrado también que individuos de muchas especies se mueven de un tipo de ambiente a otro estacionalmente y durante su ciclo de vida (Lowe-McConnell, 1987) en busca de condiciones óptimas que le permitan desenvolverse mejor. Lasso (1996), en su estudio de poblaciones ícticas realizado en el bajo llano a lo largo de un ciclo anual (lluvia – sequía), reporta que estos ambientes se caracterizan por un dominio de especies raras y poco abundantes, resultado que apoya los presentados en este estudio.



Nuestros datos son consistentes con los reportados para otros ecosistemas dulceacuícolas de Venezuela y del Neotrópico, en cuanto a las proporciones de las especies que conforman las diferentes estructuras de las comunidades estudiadas, las cuales se caracterizan por un predominio de peces coracoideos y siluroideos, presentando estos una amplia distribución en África, América del Sur y Centro América (Lowe-McConnell, 1987). Los Characiformes son morfológicamente el grupo más diversificado de los peces de la Amazonía (Goulding, 1980). En Sur América este grupo pasa a ocupar los nichos que en aguas templadas de otros continentes como Asia y América del Norte son ocupados por los ciprinoideos (Lowe-McConnell, 1987).

Entre los trabajos realizados en ecosistemas dulceacuícolas de Venezuela en los que se reporta un predominio de peces coracoideos se destacan los de Mago-Leccia (1967, 1970), Lowe-McConnell (1975, 1987), Goulding (1980), hasta los más recientes reportados por Winemiller (1990), trabajando en los *Llanos Occidentales*; Machado-Allison et al. (1977, 1990 y 1993) en los *Llanos Centrales*; Lasso, (1996), trabajando en la región de los *Llanos Meridionales* en tres caños y un bosque de inundación; Lasso, et al., (1990), estudia diversos aspectos relacionados con la taxonomía de los peces de la *Gran Sabana*, *Alto Caroní* y *Guayana Venezolana*; Ponte et al. (1999), en una revisión bibliográfica y de registros ictiológicos en museos (MBUCV-V, MHNLS, MCNG y USNM), de la región del *delta del Río Orinoco*.

Resalta el hecho de que aunque comparamos listados de especies provenientes de diferentes ecosistemas, los coracoideos son los que tienen abundancias más altas, la distribución geográfica más amplia y la mayor diversidad tanto morfológica como taxonómica.

4.2 Diversidad

El índice de diversidad calculado para las cuatro localidades estudiadas en este trabajo, varía entre valores de 1.65 y 1.91 bits. Estos valores podríamos considerarlos altos si consideramos que el índice de Shannon en comunidades



de peces varia usualmente entre 1.5 y 3.5 y solo raramente sobrepasa 4,5 (Margalef, 1974; Lasso, 1996). Valores por encima de los tres bits indican una alta diversidad (Goulding et al., 1988).

Ambos ambientes revelan una alta diversidad de especies de peces. Los ambientes de morichal presentan un valor de diversidad un poco mayor al compararlos con el río llanero, Esta diversidad varia en los diferentes meses muestreados la cual sigue en ambos ambientes la misma tendencia acompañada por la riqueza. Son múltiples los factores involucrados en tales diferencias o en las características comunes, pero en todas están condicionadas en diferentes grados por la estacionalidad climática, a pesar que en los ambientes de morichal las fluctuaciones del nivel del agua no son tan marcadas como en el río llanero.

Los valores más altos de diversidad tanto para el río llanero como en los ríos de morichal se presentan en los meses de octubre y febrero. El mes de octubre principalmente para los morichales de Moquete y Caris, esté se corresponde climáticamente con la transición de época de lluvia a época seca. Estos valores se podrían relacionar con el período de inundación en el cual se pueden establecer contactos con otros ríos por medio de corredores de agua a través de los cuales las diferentes especies se mueven de un lugar a otro, principalmente para los ríos llaneros. Además, en ambos ambientes es la época de reproducción y los ambientes de morichal son utilizados como refugios de muchas especies y preferidos como lugares de desove.

El mes de febrero en el cual se registraron los mayores valores de diversidad para Morichal Largo y Pao, se corresponde climáticamente con finales de la época seca, período de aguas bajas, donde los corredores de agua establecidos durante la época de lluvias ahora desaparecen, por lo que las especies se ven obligadas a desplazarse hacia el cauce principal ubicándose en zonas más factibles para ser capturadas. En el río Pao los cambios son más drásticos ya que el cuerpo de agua se reduce disminuyendo la profundidad, lo que facilita muchas veces las labores de pesca.

El río Morichal Largo particularmente presenta un índice bastante alto probablemente debido a la ubicación geográfica de este río y por consiguiente a



la influencia y conjugación en este ecosistema de especies de la biota de la Guyana y de la biota de los llanos. Estos resultados resaltan y confirman las características particulares de estos ecosistemas.

Otros autores como Marrero, et al., (1997); Pérez, (1984) y Nakamura (2000), han reportados datos de diversidad para ambientes de morichal cuyos valores varían entre 0,25 – 2,5; 0,15 – 2,48 y 1,2 y 1,7 bits respectivamente, los cuales son considerados altos. Para ambientes llaneros autores como Lasso (1996), reporta valores para un bosque inundable y caño Guaritico en los llanos que varían entre 2,43 – 3,59 y 1,65 – 3,61 bits, respectivamente, Gouldin (1988), en río Negro reporta valores de 2,46 – 4,7. Si comparamos nuestros valores de diversidad con los mencionados anteriormente, podemos considerar nuestros valores como altos.

Para explicar las causas de la alta diversidad en los trópicos han sido propuestas cinco hipótesis (Lowe-McConnell, 1975; Welcomme, 1979; Pianka, 1978; Machado-Allison, 1987, entre otros), las cuales se resumen a continuación: 1) tiempo o edad geológica, 2) heterogeneidad y disponibilidad de nichos, 3) estabilidad climática y predictibilidad, 4) competencia y depredación y 5) otras interacciones inter-específicas entre las diferentes especies que comparten un lugar y un tiempo determinado.

Particularmente en el caso de Venezuela hay dos hipótesis señaladas por Mago-Leccia, (1978b), como las causas más importantes que explican este fenómeno de la diversidad. 1) *La heterogeneidad espacial*, se refiere a la gran variedad de nichos y biotopos potencialmente explotables a lo largo y ancho del curso del río, y en la planicie de inundación (Lasso, 1996; Lasso et al. 1999), así como, en profundidad en el perfil de la columna de agua. Aunado a esto se encuentran otros factores de diversificación como son: la disponibilidad continua de alimento durante todo el año y la utilización diferencial de los mismos por parte de las especies. 2) *La depredación*, se refiere a la existencia de una amplia gama de hábitos alimentarios y alimenticios, donde las especies pueden ir desde generalistas a especialistas, pasando por una amplia gama intermedia (Lasso, 1996)



Para los ambientes de morichal varios autores han propuesto otras hipótesis que tratan de explicar la alta diversidad íctica que caracteriza a estos ecosistemas a pesar de ser considerados pobres en nutrientes y de características fisicoquímicas particulares. Pérez (1984), propone que la diversidad está relacionada con el fraccionamiento del hábitat, mientras que Machado-Allison (1987^a), propone que esta asociada con una gran riqueza del material alóctono y con la presencia de numerosos depredadores.

Trabajos como los realizados por Pérez (1984), en un estudio acerca de la utilización del hábitat por parte de los peces en un morichal del río Uraoa constata la gran cantidad de nichos o biotopos potencialmente explotables para las especies en este ecosistema, y además, que la diversidad está positivamente correlacionada con la complejidad del hábitat. Marrero *et al.*, (1997), en datos reportados para los morichales del oriente del país, observa la misma tendencia, corroborando esta relación, complementándose esto, con un suministro casi permanente de material alimentario de origen alóctono, también los resultados presentados en este trabajo concuerdan con la primera hipótesis planteada por Mago-Leccia (1978), para explicar las causas de la diversidad en Venezuela

La equidad presentó una tendencia más estable. Los meses en los que se observa un aumento de la equidad son entre octubre y diciembre, que se corresponden climáticamente con el período de lluvia o aguas altas. Esta época se caracteriza por presentar una mayor aleatoriedad de las asociaciones de peces. Este aumento está relacionado con altas abundancias de las especies *Hyphessobrycon minimus*, *Moenkhausia copei* y *Hemigramus rodwayi* en los ecosistemas de morichal y de las especies *Astyanax bimaculatus*, *Knodus cf breviceps* y *Steindachnerina argentea* en el río Llanero. Si vemos esto en un momento en particular las altas abundancias de ciertas especies puede reflejar en términos cortos y de manera puntual el éxito relativo de las especies dentro de un hábitat y en la repartición del recurso.

De las hipótesis planteadas para tratar de explicar la alta diversidad encontrada en los ecosistemas de morichal consideramos en el marco de este



trabajo que tanto el fraccionamiento del hábitat (Pérez, 1984), como el la gran riqueza de material alóctono disponible durante todo el año (Machado, 1987), son los hechos que en gran medida están contribuyendo a la alta diversidad de los mismos. Es importante también considerar el hecho de que son comunidades conformadas por poblaciones poco abundantes y constantes en el tiempo, con lo cual estaríamos sustentando otra hipótesis propuesta por Goulding et al. (1988), donde se plantea que al incrementar la diversidad taxonómica se evidencia una tendencia hacia el decrecimiento de las especies dominantes, donde además las especies dominantes en número de individuos son taxa que como adultos no sobrepasan los 40mm de LS y que aquellas especies de tamaños medio y grandes representan solo una pequeña proporción de la población. Lowe-McConnell (1987), considera que los ambientes estacionales tienen un mayor grado de dominancia e incluso menor diversidad, que aquellos no estacionales. Podríamos decir entonces que la combinación de la alta heterogeneidad espacial, el suministro de material alóctono permanente y la asociación de especies C3-A1 son factores que están influenciando la gran diversidad en estos ambientes.

4.3 Similaridad entre comunidades ícticas de ríos de morichal y llanero

La similitud en la composición íctica entre los ríos de Morichal, tal como señala Mago-Leccia (1978), no puede ser un hecho casual que ciertas especies se capturan únicamente en determinadas áreas, las cuales pueden ajustarse a un modelo biogeográfico particular. Parte de este argumento está basado en la presencia de especies indicadoras de biotas ancestrales. Si comparamos la lista de especies de los Morichales con la de la cuenca del río Pao, encontramos que unas 65 especies solo se capturaron en los ambientes de morichal.

Los ríos Caris y Moquete presentan un elevado índice de similitud, siendo la ubicación geográfica una de las posibles causas que estén determinando esta alta similitud. El río Moquete es el principal afluente del río Caris y se encuentran ubicados en la misma subcuenca, entre estos dos se obtuvo un total de 22 especies compartidas, lo que representa un 32% de las especies que se identificaron para las dos localidades.



El río Caris así como el río Pao drenan sus aguas al río Orinoco, por lo que sus faunas pueden verse influenciadas por la fauna de la Orinoquia. Existen algunas especies que solamente fueron colectadas en el río Pao, como por ejemplo *Schizodon* sp, *B. amaurus*, *A. alburnus*, *knodus cf breviceps*, *k. cf meridae*, *P. alburnus* y *P. blochii*, las cuales han sido reportadas también para áreas vecinas de los llanos occidentales y del bajo llano, (Lasso et. al. (1999); Machado-Allison (1986; 1990; 1993; 1994); Winemiller (1990) y Winemiller et. al. (1996)).

A diferencia, la comunidad del río Morichal largo tiene pocas especies compartidas con los morichales de Moquete y Caris y mucho menos con el río Pao, ya que Morichal Largo esta ubicado geográficamente en otra subcuenca más hacia el oeste de la geografía venezolana, drenando sus aguas al Caño Manamo, que estas a su vez drenan hacia el delta del Orinoco, por lo que la composición de especies en este ecosistema se ve mayormente influenciada por la biota de la Guayana.

Los resultados del índice de Simpson (RN_2) nos dan la posibilidad de poder discriminar (con mayor robustez de índice) si estamos hablando de una misma fauna o si por el contrario se podría separar con mayor exactitud en dos faunas, ya que este índice propone un valor crítico estándar de 66,66%. Valores por debajo de este se consideran faunas diferentes, mientras que por encima de este valor crítico estaríamos hablando de una misma fauna. Nuestros resultados apuntan contundentemente hacia el hecho de que tenemos dos faunas las cuales podemos separar en fauna de morichales y fauna de río llanero.

4.4 Patrones de distribución espacial de las especies y su relación con las variables ambientales

Al evaluar la distribución espacial de las especies de los diferentes ecosistemas a través del análisis de componentes principales obtenemos que efectivamente hay un agrupamiento que revela la existencia de un patrón de distribución de las especies características de morichal y de las especies de río llanero, así como un grupo de especies que se mueve entre estos dos ambientes



(ver fig 11). Este análisis es una prueba más que concuerda con lo presentado en el punto anterior como son los índices de similaridad, donde efectivamente encontramos un agrupamiento de especies que apuntan hacia dos patrones principales de distribución de las especies, aquellas de ambientes de morichal y las de río llanero, así como un grupo de especies que se mueven entre los morichales y estos y el río llanero.

Clasificando los tipos de comunidades según su composición de especies con el análisis de Twispan conseguimos también la separación entre ambientes de morichal y llanero, lo cual concuerda con los análisis antes mencionados. Este análisis además, presenta las especies características de cada localidad.

Evaluamos ahora la influencia de variables ambientales (ph, temperatura, transparencia, conductividad y oxígeno disuelto) en la composición y estructura de las comunidades. Nuestros resultados del análisis de correspondencias canónicas indican que las cinco variables seleccionadas (pH, conductividad, oxígeno, transparencia, temperatura), para evaluar los principales patrones de distribución de las especies ejercen un efecto importante el cual es una de las causas que determina la presencia y/o ausencia de ciertas especies en un determinado ambiente o en otro, así como a lo largo de los diferentes meses del año. Las variables, son consideradas importantes predictoras de la estructura y composición de las comunidades de peces.

La conductividad, el pH y la transparencia fueron las variables con mayor peso en el primer eje y que mejor explican las diferencias entre ambientes de morichal y ambientes llaneros, según las cuales se revela un gradiente en donde las comunidades de morichal están asociadas con los vectores de las variables transparencia y conductividad y el río Pao con el de pH. En los ambientes de morichal hay una combinación de alta transparencia, alta conductividad y pH bajos (ácidos), que permiten el establecimiento y permanencia de las especies que allí coexisten. Las especies del ambiente llanero se encuentra por otro lado asociadas a valores de pH más alcalinos con bajas transparencia y conductividad.



Las variables temperatura y oxígeno resultaron importantes también en la explicación de las diferencias entre los ambientes y el gradiente de distribución de las especies en los mismos.

Resultados similares congruentes con los presentados en este trabajo son los publicados por Rodríguez y Lewis (1997), los cuales estudian la predictibilidad de la estructura de las comunidades de peces en las zonas inundables del río Orinoco en los Llanos de Venezuela, llegando a la conclusión que las variables transparencia, conductancia, profundidad y área se puede predecir la estructura de una comunidad de peces, evaluado esto a través de un análisis de correspondencias canónicas.

Owen, *et al.* (1978), sugieren que hay tres componentes importantes en los ambientes fluviales que están influenciando la especialización de los peces en relación con los micro-habitats, que son: substrato, profundidad y corriente. Además sugiere que las características físico-químicas del medio como temperatura, oxígeno disuelto y pH entre otros, resultan ser de mayor importancia para los organismos.

Los datos obtenidos por Nakamura (2000), en un estudio de los morichales de la cuenca baja del río Caura confirman que las variables ambientales temperatura, conductividad y transparencia ejercen un efecto estacional importante sobre la distribución de las especies en el morichal.

Cox (1999), sugiere un modelo preliminar en el cual la composición y estructura de la comunidad de peces eléctricos en la base del río Amazonas (Brasil), difieren tanto en abundancia como taxonómicamente en ríos de aguas claras y aguas negras, sugiriendo que la distribución está directamente relacionada de una manera predecible con variables físico químicas (alcalinidad, pH, silicatos, transparencia y carbono orgánico disuelto), así como con el patrón estacional de lluvias.

Toham *et al.* (1998), en un estudio del gradiente longitudinal en el río Ntem (Camerún), empleando la técnica del ACC (análisis de correspondencias canónicas), consideran que de las 14 variables utilizadas solo son siete las que



tiene un mayor peso en el análisis para explicar la variación en los patrones de distribución de las especies a lo largo del gradiente.

Nuestros resultados coinciden con los presentados por los diferentes autores antes mencionados principalmente en que se pueden considerar como importantes predictores de la composición y estructura de una comunidad de peces a las variables pH, transparencia y conductividad, debido a la comprobada influencia que estas ejercen sobre las especies, sin descartar otras no menos importantes como son el oxígeno disuelto y la temperatura.



5. CONCLUSIONES

1.- Se identificó para las cuatro localidades un total de 26 familias, 84 géneros y 117 especies, repartidas estas de la siguiente manera: 23 familias, 80 géneros y 100 especies para los morichales y 15 familias, 41 géneros y 46 especies para el río llanero.

2.- El orden dominante en la estructura de las comunidades tanto de morichal como de río llanero es el de los Characiformes (52,4%), con la familia Characidae (37%). Le siguen en importancia en los ecosistema de morichal el orden Siluriformes (27,4%), Perciformes (15,48%) y Gymnotiformes (7,14%). Para el ecosistema del río llanero el orden Characiforme (85,84%), con la familia Characidae (71,42%)

3.- Las comunidades de peces de los ríos de morichal aquí evaluados se caracterizan por presentar un 43% de especies poco abundantes (A1) y 78,3% de especies constantes (C3), por lo que se podrían considerar como especies con un comportamiento eurícora.

4.- La comunidad del río llanero evaluada en este estudio se caracteriza por presentar un 64,4% de especies poco abundantes (A1) y 67,4% de especies raras (C1), por lo estas podrían considerarse como especies de comportamiento estenócora.

5.- En general los ambientes de morichal son mas diversos al compararlos con el río llanero. La diversidad en los morichales varían entre 1,65 y 1,91 bits, El río Pao presenta un valor de diversidad de 1,65 bits, considerándose altos estos valores de diversidad.



6.- La diversidad fluctúa a lo largo de los meses muestreados, coincidiendo el pico de diversidad climáticamente con finales de la estación de lluvias y mediados de sequía (octubre y febrero), relacionados estos con la época de reproducción e inundación y disminución del nivel de agua (desaparición de corredores de agua) que producen cambios en las condiciones físico-químicas respectivamente, afectando las abundancias y distribución de las especies.

7.- De los componentes de la diversidad para las cuatro comunidades, la equidad presenta una tendencia más estable. En los meses que presenta un valor máximo, el mismo está relacionado con altas abundancias relativas de las especies *Hyphessobrycon minimus*, *Moenkhausia copei* y *Hemigramus rodwayi*, en los ecosistemas de morichal y de las especies *Astyanax bimaculatus*, *Knodus breviceps* y *Steindachnerina argetea* en el río Llanero.

8.- Existe un patrón de distribución espacial de las especies donde el componente geográfico puede estar determinando en gran medida dichos patrones. Estos patrones son consecuencia de la mezcla de fauna de diferente origen, provenientes de la fragmentación de las biotas adyacentes como la de los Llanos , Guayana y Amazonas

9.- Estos patrones son revelados en este estudio por la alta similitud de las especies que componen principalmente a los morichales. La secuencia de similaridad disminuye en el sentido río Moquete – río Caris – río Morichal Laro – río Pao.

10.- Partiendo de los resultados del índice de Simpson (RN_2), podemos señalar la existencia de dos faunas diferenciables como son la fauna de morichales y la fauna llanera (río Pao).

11.- El análisis de componentes principales así como el de Twispan son análisis de agrupamiento y clasificación, que corroboran la existencia de dos grupos de



especies que se corresponden con el ambiente de morichal y el ambiente llanero, así como señala un grupo de especies que se comparten entre ambos ambientes

12.- Las variables abióticas oxígeno, pH, conductividad y transparencia se consideran importantes predictoras de la estructura, composición, distribución y abundancia de las especies de peces en estos ambientes.



CAPITULO 2

ECOMORFOLOGÍA, GRUPOS MORFOMÉTRICOS Y FUNCIONALES

1. INTRODUCCIÓN

La integración del conocimiento acerca de la ecología, el comportamiento, la anatomía, el funcionamiento y la historia de vida de una especie, se ven conjugadas en lo que conocemos como ecomorfología. Con el conocimiento que ella proporciona se pueden hacer inferencias sobre la utilización de las estructuras corporales por un organismo en un ambiente determinado (Wainwright y Reilly, 1994). Se pueden identificar patrones ecológicos en las especies (grupos funcionales) y su correlación con patrones morfológicos o viceversa, ya que se asume que la forma y la función varían juntas de una manera predecible (Ricklefs y Miles, 1994).

Por ejemplo, un factor que puede restringir la selección de una presa es la habilidad de su depredador para capturarla y otro la capacidad de consumirla. Por lo tanto, la habilidad alimenticia restringe el espectro de presas que un animal puede consumir y esta determinada mayormente por la morfología funcional del aparato alimentario, revelando así, que la naturaleza de esta relación es la clave para entender el papel de la morfología como factor limitante para el uso de determinados tamaños de presas (Wainwright, 1988). Así, en algunas especies de peces planctívoros existe relación entre la separación de las branqui espinas y el tamaño mínimo de la presa que puede ser retenida por dicho aparato branquial. Igualmente en el caso de los cíclidos es importante la relación entre el tamaño de los ojos y la agudeza visual, la cual limita la habilidad de algunos peces para detectar pequeñas presas (Mummert *et al.*, 1986; Hairston *et al.*, 1982).

Otros autores han asumido que la posición ecológica de las especies presentes dentro de una comunidad está determinada por sus características morfológicas. Por lo cual, la orientación relativa de la boca (superior vs terminal vs inferior) indica la profundidad relativa de la columna de agua a la cual ocurre normalmente la alimentación. De forma similar, el tipo de dentición es un indicador razonable de la dieta. Los dientes cónicos y pequeños corresponden



a especies carnívoras, dientes multicuspides están relacionados con hábitos omnívoros, etc. También se puede relacionar la longitud del aparato digestivo (estómago e intestinos), con los hábitos alimentarios. Aquellos extremadamente largos están relacionados con especies que se alimentan del perifiton, los de menor longitud son mayormente de hábitos depredadores y piscívoros (Bowen, 1983; Gatz 1979^a, 1981). La forma del cuerpo y la dimensión de las aletas son indicadores del comportamiento y habilidad natatoria así como de la preferencias del hábitat de la especie (Lagler *et al.*, 1977)

Igualmente, las características morfológicas han sido utilizadas para predecir diferencias en la utilización de recursos y hábitats entre especies de peces de agua dulce, con una alta significancia ecológica (Gatz, 1981). El análisis de la organización de una comunidad basada en caracteres morfológicos ha permitido estudios sobre la amplitud de nichos en una comunidad, la estructura de grupos, el “empaquetamiento” de las especies y procesos de convergencia (Karr y James, 1975; Rickfles y Travis, 1980; Findley y Black, 1983).

Un ejemplo, es el estudio realizado por Winemiller (1991) en cinco regiones separadas geográficamente, mediante la utilización de caracteres morfológicos para comparar la estructura comunitaria en peces de agua dulce. Dicho autor encontró una gran diversificación morfológica, lo que indica una alta diversificación de nichos y alta especialización de hábitos alimentarios, así como, la utilización de microhábitat.

Por otra parte, existen muy pocos estudios en los cuales la correlación entre la ecología y las características morfológicas de las especies no sea tan evidente y resulte muy baja o casi nula (Grossman, 1986; Kotrschal, 1989; Motta *et al.*, 1995^a). Probablemente la falta de correlación entre estas variables puede ser debida a una acción conjunta de factores que las afectan. Estos factores pueden ser entre otros el comportamiento, la ecología, la fisiología, la historia de vida y la morfología de las especies.

Una parte importante dentro de la caracterización ecomorfológica en una comunidad íctica, es conocer a través de los contenidos estomacales los



recursos que están siendo consumidos y, además, la frecuencia e intensidad con la cual son explotados por las diferentes especies que coexisten en un determinado ecosistema. Es bien sabido que los peces exhiben una gran plasticidad en su comportamiento alimenticio (Goulding, 1980), y que los requerimientos de uso de hábitat de algunas taxa de peces pueden ser explicados a partir de sus estrategias alimenticias y/o reproductivas (Merigoux *et al.*, 1998). Además de la alta plasticidad en las dietas, existen cambios en la misma relacionada con los cambios estacionales y con cambios morfológicos observados durante la ontogenia, como los reportados por Machado-García (1986), para las especies de los géneros *Pristobrycon*, *Pygocentrus* y *Serrasalmus*.

Machado (1992), reporta una lista de 34 especies en las cuales se ha evidenciado un cambio en el recurso consumido, en el estadio de larvas consumen exclusivamente fito y zooplancton, en el estadio de juveniles hay un incremento en la cantidad de los items consumidos incluyendo larvas de insectos, aletas de otros peces, peces, semillas y detritus, que se puede mantener hasta el estadio adulto.

La disponibilidad del alimento en un cuerpo de agua, dependerá de la época del año y de la fuente donde provenga. De acuerdo con Welcomme (1985), las fuentes de alimento se pueden clasificar según su origen en:

- 1) **autóctonas**, cuando el alimento se produce en el propio sistema acuático; y
- 2) **alóctonas**, cuando el alimento proviene del medio terrestre.

En los ambientes tropicales, las variaciones climáticas de la precipitación conllevan a variaciones estacionales en la dieta de las especies. En los ríos inundables, el ciclo alimenticio de los peces está claramente correlacionado con dos factores: 1) el suministro o disponibilidad del alimento y 2) la densidad poblacional. Durante la inundación, el rápido incremento en los organismos que sirven de alimento a los peces, junto con la amplia dispersión de los peces a lo largo de una gran variedad de biotopos que favorece una alimentación intensa. Durante el período de sequía, cuando el área del ambiente acuático se reduce, los peces se concentran en las pocas reservas de agua permanentes donde, en general, las fuentes de alimento están limitadas o cerca del agotamiento, por lo que se reduce la intensidad de alimentación.



Las inferencias concernientes con las relaciones ecológicas basadas en análisis ecomorfológicos presumen una directa y consistente relación entre ecología y morfología. La validación de estas relaciones ha tomado dos formas. En una, existe una correlación de las medidas morfológicas y ecológicas y, en otra, la concordancia de las correlaciones ecomorfológicas definen la estructura de una comunidad. Es decir, que el conjunto de características ecológicas y morfológicas son las que principalmente están determinando la estructura de la comunidad y la disposición de las especies dentro de la misma.

Con la finalidad de evaluar comparativamente algunos aspectos del nicho trófico, organización y estructura de las comunidades de peces en ríos de morichal y río llanero, utilizamos en este estudio datos ecomorfológicos, para lo cual nos planteamos los siguientes objetivos específicos:

- * Analizar comparativamente la composición morfológica de las especies más representativas entre las comunidades de morichal y río llanero.

- * Evaluar la estructura trófica de las comunidades de peces en cada ecosistema.

- * Determinar la existencia de grupo funcionales en los ambientes de morichal y río llanero.

- * Evaluar la diversidad morfológica y funcional en cada ecosistema.

Bajo este marco de ideas nos surgen varias interrogantes que pretendemos aclarar en el desarrollo de este capítulo.

1.- ¿Permite la aplicación de análisis morfológicos describir la estructura de una comunidad de peces?

2.- ¿Se puede determinar el papel bioecológico de las especies a partir de sus características morfológicas y las funciones particulares regularmente asociadas con ellas?

3.- Partiendo de estudios morfológicos, ¿se podría inferir cuáles factores bióticos y/o abióticos están actuando selectivamente sobre las especies? ¿esto determina una respuesta restringida del fenotipo en función de dichos factores?.



2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Selección de las especies

Las especies para el análisis morfométrico fueron seleccionadas basándose en criterios de frecuencia de aparición y abundancia, por lo tanto, se escogieron como especies representativas de la comunidad íctica, aquellas especies más abundantes y que aparecieron en dos o más muestreos.

2.2 Selección de los individuos

Se seleccionaron cinco ejemplares adultos y cinco ejemplares juveniles de cada una de las especies escogidas bajo los criterios anteriormente descritos. La inclusión de los juveniles se debe al hecho que la mayoría de los individuos de las especies seleccionadas se encontraban en este estadio, por lo que, como parte de la estructura de las comunidades consideramos importante incluirlos en este estudio.

En la localidad de Moquete se escogieron 24 especies, lo que representa el 53,33% del total de las especies de esta localidad. En el río Caris se escogieron 21 especies lo que representa el 45,70%, en Morichal Largo se escogieron 32 especies lo que representa el 36,36% y en el río Pao se escogieron 19 especies lo que representa el 41,30%. En total se hicieron 6.710 medidas, con los cuales se realizaron las matrices para los análisis estadísticos.

La escogencia de los individuos tanto adultos como juveniles, se realizó bajo los criterios de madurez sexual descritos por Nikolsky (1963) y Pérez (1975).

La escogencia de los individuos adultos se hizo de las muestras tomadas en octubre y noviembre, con lo cual se aumentó la probabilidad de encontrar adultos por estar estos meses asociados a la época de lluvias y período de reproducción. Se seleccionaron los ejemplares de mayor tamaño o longitud estándar, luego se procedió a realizar una disección en la zona ventral en dirección antero-posterior para observar el estado de madurez sexual de las gónadas, escogiendo aquellos que se encontraran en un estado de madurez III, IV, V ó VI. Se escogieron también cinco individuos juveniles de cada una, que se encontraban en un estado de madurez sexual I ó II.



2.3 Medidas Morfológicas

Se tomaron siete medidas cuantitativas y cinco cualitativas para un total de 12 caracteres morfológicos considerados importantes variables a partir de las cuales se pueden hacer inferencias a cerca del tipo de alimentación, comportamiento natatorio y/o hábitat y microhábitat que explotan dichas especies, basándose en las descripciones dadas en Gatz, 1979a.

Las diferentes medidas cuantitativas se tomaron en línea recta entre los puntos, de la manera como se señala en la figura 1. Las abreviaciones y categorías son las siguientes:

Variables Cuantitativas:

- 1) *Longitud estándar (LE)*: distancia comprendida entre la parte más anterior de la cabeza (boca) hasta el final de la columna vertebral.
- 2) *Profundidad del cuerpo (PF)*: es la máxima vertical del cuerpo.
- 3) *Largo de la cabeza (LC)*: distancia entre la punta de la mandíbula superior y el punto más posterior de la membrana opércular.
- 4) *Profundidad de la cabeza (PC)*: se mide desde la línea media del occipucio (nuca) verticalmente hasta el contorno ventral de la cabeza.
- 5) *Ancho de la boca (Ab)*: es la mayor distancia transversal a través de la abertura bucal.
- 6) *Alto de la boca (AB)*: es la mayor medida interna dorso-ventral (vertical), con la boca completamente abierta.
- 7) *Diámetro del ojo (DO)*: es la mayor distancia entre los bordes cartilaginosos del globo ocular.

Variables Cualitativas

- 8) *Posición de la boca (PB)*: fue codificada en base a la orientación: superior = 1, terminal = 2, inferior = 3, ventral = 4.
- 9) *Posición del ojo (PO)*: se codificó en base a la ubicación 1= superior; 2= intermedia y 3= ventral.
- 10) *Dentición (D)*: sin dientes =0, unicúspides =1, multicúspides =2, cónicos =3, villiformes =4.



- 11) *Forma del cuerpo (FC)*: fusiforme 1, comprimido 2, deprimido 3, cabeza deprimida y cuerpo comprimido 4, anguilliforme 5. Algunos ejemplos de las formas se presentan en la figura 2.
- 12) *Grupos tróficos (ALI)*: Omnívoro =1, Detritívoro =2, Insectívoro =3, Piscívoro = 4, Herbívoro =5.

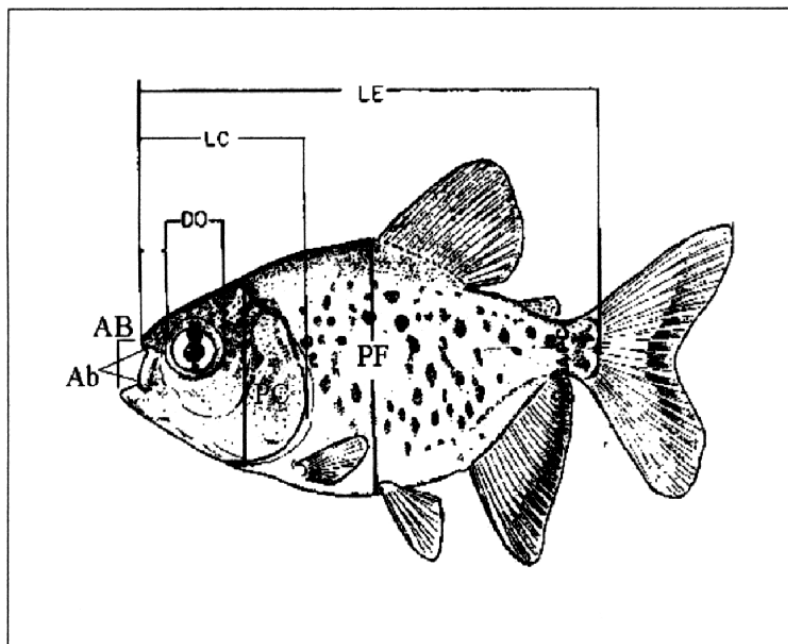


Fig. 1. Esquema de las medidas morfométricas. LE= longitud estandar, PC= profundidad de la cabeza, LC=largo de la cabeza, PF=profundidad del cuerpo, Ab= ancho de la boca, AB= alto de la boca y DO= diametro del ojo

Modificado de: Machado, (1980)..

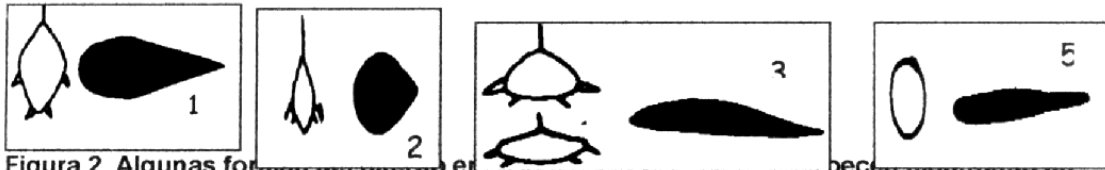


Figura 2. Algunas formas del cuerpo y el perfil hidrodinámico en un corte transversal del cuerpo (vacío) y el perfil hidrodinámico (negro). 1) Fusiforme; 2) Comprimida; 3) Deprimida y 5) Anguilliforme. Modificado de Machado-Allison (1980).

Las medidas menores de 120 mm hasta cercanas a 0.1 mm se tomaron con un vernier (0.01mm de precisión) y las que superan esta medida, se realizaron con una regla milimétrica (0.1mm de precisión).

2.4 Análisis estadísticos

Con los datos obtenidos se estructuraron dos base de datos, una para los individuos adultos y otra para los juveniles. Se calculó la media y la desviación estándar por especie y por medida. Con los datos cualitativos se realizó una matriz solo para los individuos adultos.

Con la finalidad de estimar cuán dispersos se encuentran los datos alrededor de la media y así poder eliminar las variables que presenten menor dispersión o menor variabilidad, se calculó el coeficiente de variación para las cuatro localidades.

Con la finalidad de evaluar comparativamente la composición morfométrica y funcional de las comunidades de morichal y río llanero se realizó un análisis de agrupamiento utilizando distancias euclidianas (media), para lo cual se construyó una matriz con los datos de cada variable y cada especie. Esta matriz fue de 64 columnas (especies) por seis filas (medidas morfométricas) para los individuos adultos y una matriz de 78 columnas por seis filas para los juveniles. Se excluyó la variable DO (diámetro del ojo) por ser la que contribuía en menor grado a la dispersión de los datos y presenta tanto para los adultos como para los juveniles el valor más bajo de CV.

Con la finalidad de comparar la diversidad funcional y la diversidad morfométrica entre las comunidades tanto de morichal como para el río llanero, así como, entre individuos adultos y juveniles, se utilizó como índice de



diversidad de Hill N_2 . En este caso cada grupo del cluster constituye un ítem y el número de especies representa su abundancia. Se realizó una prueba t de significancia estadística, para determinar si hay diferencia significativa o no, entre la diversidad de los grupos funcionales y morfométricos de los individuos adultos.

2.5 Clasificación de hábitos alimenticios y grupos tróficos

Los hábitos alimenticios se clasificaron en seis grandes grupos:

1) detritívoro, 2) herbívoro, 3) insectívoro, 4) omnívoro, 5) piscívoro y 6) otros (se desconoce la dieta).

Los *detritívoros* agrupan especies que consumen materia orgánica no viviente en diversos estadios de descomposición, que se acumula en el fondo de los cuerpos de agua. Es una mezcla compleja de restos de plantas y animales generados a consecuencia de la actividad química y física de una gran variedad de organismos (Gerking, 1994).

En el grupo de los *herbívoros* se incluyeron aquellas especies que utilizan como recurso las macrófitas acuáticas (raíces y tejido vascular), semillas, frutos, hojas y albas bénticas, epilíticas y epifíticas.

En el grupo de los *insectívoros* se incluye aquellas especies que presentan una clara tendencia a la depredación de insectos tanto acuáticos como terrestres que caen al agua, lo cual no excluye que en su dieta se presenten restos vegetales o algas.

Los *piscívoros* son aquellos que su dieta está constituida principalmente por peces.

Dentro del grupo de los *omnívoros* se incluyeron aquellas especies que explotan diferentes tipos de recurso, es decir, que incluyen en su dieta una gran variedad de ítems alimenticios y han sido considerados como un grupo funcional que consume tanto organismos vegetales como animales. Por esta razón, se han incluido aquellas especies de difícil clasificación o sin una tendencia trófica definida. La falta de precisión de dicho concepto sigue siendo evidente y tal como expone Gerking (1994), un ictiófago que ocasionalmente entre en el nivel II (consumidores primarios) y III (consumidores secundarios) puede considerarse como un omnívoro.



La información de la dieta de las especies consideradas en este estudio se obtuvo de los datos reportados por diferentes autores como: Taphorn (1992), Taphorn y García (1991), Machado (1990, 1992, 1993), Machado y García (1986) Marrero et al, (1997), Nico y Taphorn (1984, 1988), Nico y Thomerson (1989), Núñez y Weibezahn (1986), Winemiller (1990), Lasso (1996), Goulding (1980), Lowe.McConnell (1975).



3. RESULTADOS.

En la tabla 1 se presentan los datos del CV tanto para adultos como para juveniles de los ambientes de morichal y río llanero. La variable DO, tanto en los individuos adultos y juveniles, como en ambientes de morichal y llaneros presenta el coeficiente de menor valor y además es la que menos contribuye a la separación de las especies en el análisis de agrupamiento, por lo cual fue extraída del análisis.

Tabla 1.-Coeficiente de variación para los individuos adultos y juveniles de ríos de morichal (Moquete, Caris y M. Largo) y río llanero (Pao).

Adultos	LS	PF	LC	PC	Ab	AB	DO
CV morichal	0.832	0.936	0.901	1.059	1.035	1.174	0.764
CV Pao	0.578	0.540	0.450	0.773	0.451	0.572	0.370
Juveniles							
Cv	1.010	0.733	0.848	0.734	1.058	1.547	0.622

3.1. Análisis de agrupamiento morfométrico y funcional para individuos adultos y juveniles

En la figura 3 se muestra el análisis de agrupamiento para los individuos adultos realizado con la matriz de datos morfométricos, y en la tabla 2 se presenta la lista de las especies con sus abreviaciones y la descripción del análisis de agrupamiento. Es importante señalar que pueden existir varios individuos de una misma especie pertenecientes a diferentes localidades en un mismo grupo. En el dendrograma se pueden diferenciar 26 grupos. A manera de ejemplo de lectura de la figura 3, se describe el primer grupo: el cual está formado por 3 especies que son: *Hemigrammus rodwayi* con individuos representantes de la de las localidades 1 y 2, *Pristella maxillaris* con un individuo de la localidad 3 y *Hyphessobrycon minimus* con un individuo de las localidades 1 y 2.

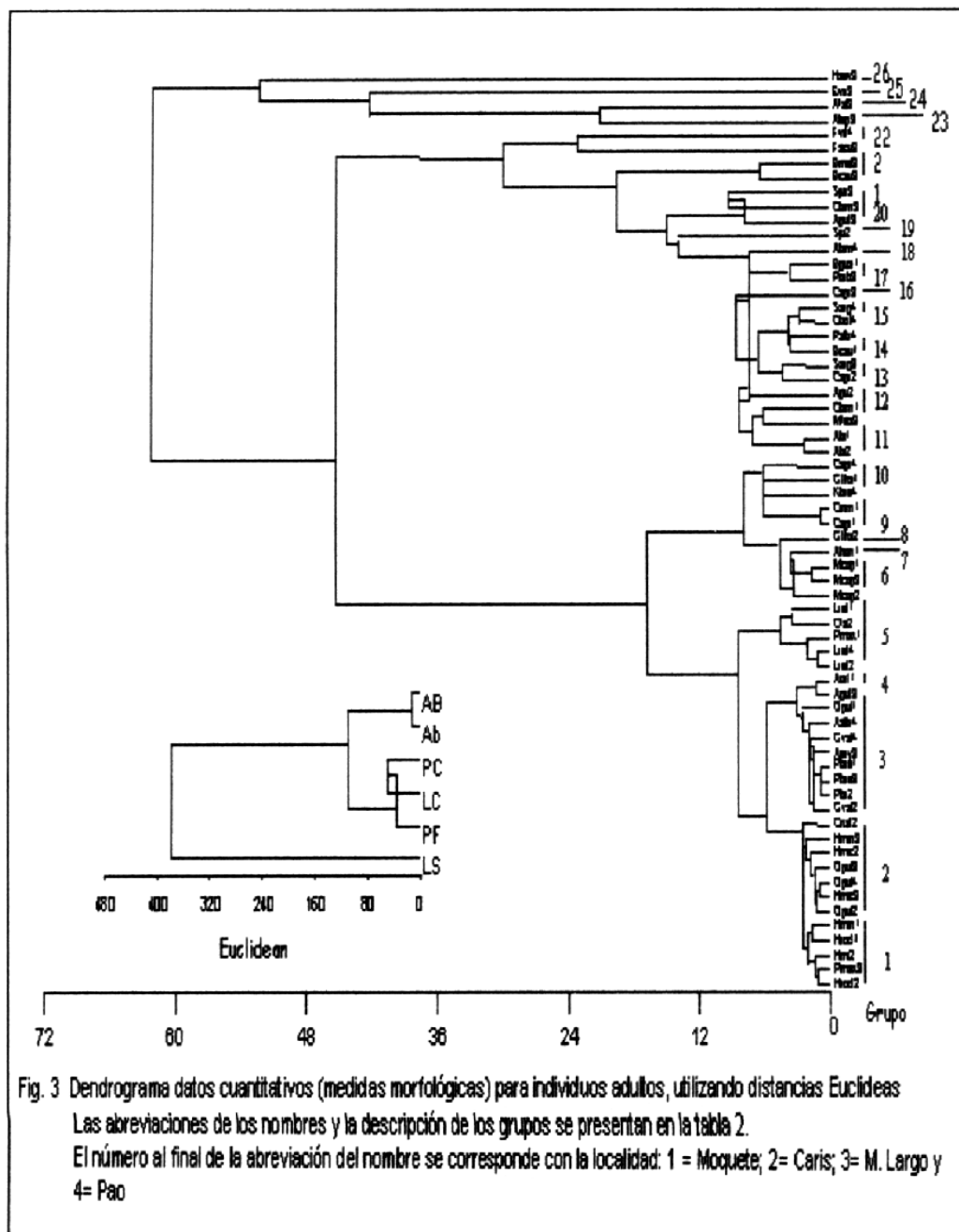




Tabla 2.-Grupos morfométricos del análisis de agrupamiento para individuos adultos de las especies en la cuatro localidades.

Grupo 1		Localidad			
<i>Hemigramus</i>	<i>rodwayi</i> (Hrod)	1,2	<i>Cichlasoma</i>	<i>orinocense</i> (bim)	1
<i>Pristella</i>	<i>maxillaris</i> (Pmax)	1,2	<i>Aequidens</i>	<i>sp</i> (Apul)	2
<i>Hyphessobrycon</i>	<i>minimus</i> (Hmin)	1,2	Grupo 13		
Grupo 2			<i>Steindachnerina</i>	<i>argentea</i> (Sarg)	3
<i>Cheirodon</i>	<i>pulcher</i> (Opul)	1,3,4	<i>Cyphocharax</i>	<i>spilurus</i> (Cspi)	2
<i>Hemigramus</i>	<i>micropterus</i> (Hmic)	2,3	Grupo 14		
<i>Hyphessobrycon</i>	<i>minimus</i> (Hmin)	3	<i>Bryconops</i>	<i>caudumaculatus</i> (Bcau)	1
<i>Copella</i>	<i>nattereri</i> (Cnat)	2	<i>Paragoniates</i>	<i>albumus</i> (Palb)	4
Grupo 3			Grupo 15		
<i>Gephyrocharax</i>	<i>valencia</i> (Gval)	2,4	<i>Creagrutus</i>	<i>bolivari</i> (Cbol)	4
<i>Pyrrhulina</i>	<i>brevis</i> (Pbre)	1,2,3	<i>Steindachnerina</i>	<i>argentea</i> (Sarg)	4
<i>Aphyocharax</i>	<i>erythrusus</i> (Aery)	3	Grupo 16		
<i>Aphyocharax</i>	<i>albumus</i> (Aalb)	4	<i>Cyphocharax</i>	<i>spilurus</i> (Cspi)	3
<i>Cheirodon</i>	<i>pulcher</i> (Opul)	1	Grupo 17		
Grupo 4			<i>Brachichalcinus</i>	<i>orbicularis</i> (Porb)	1
<i>Apistogramma</i>	<i>guttata</i> (Agut)	3	<i>Brachichalcinus</i>	<i>guianensis</i> (Bgui)	3
<i>Apistogramma</i>	<i>ortmani</i> (Aort)	1	Grupo 18		
Grupo 5			<i>Astyanax</i>	<i>bimaculatus</i> (Abim)	4
<i>Lesbistes</i>	<i>reticulatus</i> (Lret)	1,2,4	Grupo 19		
<i>Pristella</i>	<i>maxillaris</i> (Pmax)	1	<i>Satanoperca</i>	<i>mapiritensis</i> (Sju)	2
<i>Characidium</i>	<i>zebra</i> (Cfas)	2	Grupo 20		
Grupo 6			<i>Aequidens</i>	<i>pulcher</i> (Apul)	3
<i>Moenkhausia</i>	<i>copei</i> (Mcop)	1,2,3	<i>Cichlasoma</i>	<i>orinocensis</i> (Cbim)	3
Grupo 7			<i>Satanoperca</i>	<i>mapiritensis</i> (Sju)	3
<i>Apistogramma</i>	<i>hongsloi</i> (Ahog)	1	Grupo 21		
Grupo 8			<i>Bryconops</i>	<i>caudomaculatus</i> (Bcau)	3
<i>Gymnocorymbus</i>	<i>thayeri</i> (Gtha)	2	<i>Bryconops</i>	<i>melanurus</i> (Bmel)	3
Grupo 9			Grupo 22		
<i>Cyphocharax</i>	<i>spilurus</i> (Cspi)	1	<i>Farlowella</i>	<i>acus</i> (Facu)	3
<i>Curimatella</i>	<i>inmaculata</i> (Cinm)	1	<i>Farlowella</i>	<i>vitatta</i> (Fvit)	4
Grupo 10			Grupo 23		
<i>Knodus</i>	<i>cf breviceps</i> (Kbre)	4	<i>Leporinus</i>	<i>fridenci</i> (Alep)	3
<i>Gymnocorymbus</i>	<i>thayeri</i> (Gtha)	1	Grupo 24		
<i>Cyphocharax</i>	<i>spilura</i> (Cspi)	4	<i>Acestrorhynchus</i>	<i>falcatus</i> (Afal)	3
Grupo 11			Grupo 25		
<i>Astyanax</i>	<i>bimaculatus</i> (Abim)	1,2	<i>Eigenmania</i>	<i>virescens</i> (Evir)	3
Grupo 12			Grupo 26		
<i>Mesonauta</i>	<i>insignis</i> (Mfes)	3	<i>Heros</i>	<i>severus</i> (Hsev)	3



Los grupos obtenidos por este análisis se consideraran equivalentes a **grupos morfométricos** (Tabla 2).

En la figura 4, se presenta el análisis de agrupamiento para las variables cualitativas de los individuos adultos de las especies de las 4 localidades. Análisis que separa grupos que en este estudio considerados como **grupos funcionales**.

En la tabla 3 se indican los cinco grupo tróficos que son: detritívoros, herbívoros, insectívoros, omnívoros y piscívoros, con la respectiva descripción de cada uno de los grupos funcionales que los conforman indicándose las características cualitativas que presentan en común, así como la localidad y el macrohabitat en que se encuentran. Con este análisis se obtuvieron grupos que reflejan diferencias principalmente por su nicho trófico.

En la figura 5 se presentan el análisis de agrupamiento para las variables cuantitativas de los individuos juveniles donde se pueden diferenciar 17 grupos. En la tabla 4 se presenta las especies para cada grupo especificando a que localidad pertenece cada una. La jerarquía de las variables empleadas en éste análisis se presenta con el mismo orden que en el análisis para los individuos adultos, en donde, la longitud estándar (LS) es la variable que tiene el mayor peso en la separación de las especies, asociada con las variables alto de la boca (AB) y ancho de la boca (Ab). Los resultados indican que el número de grupos morfométricos para los juveniles es menor que para los adultos.

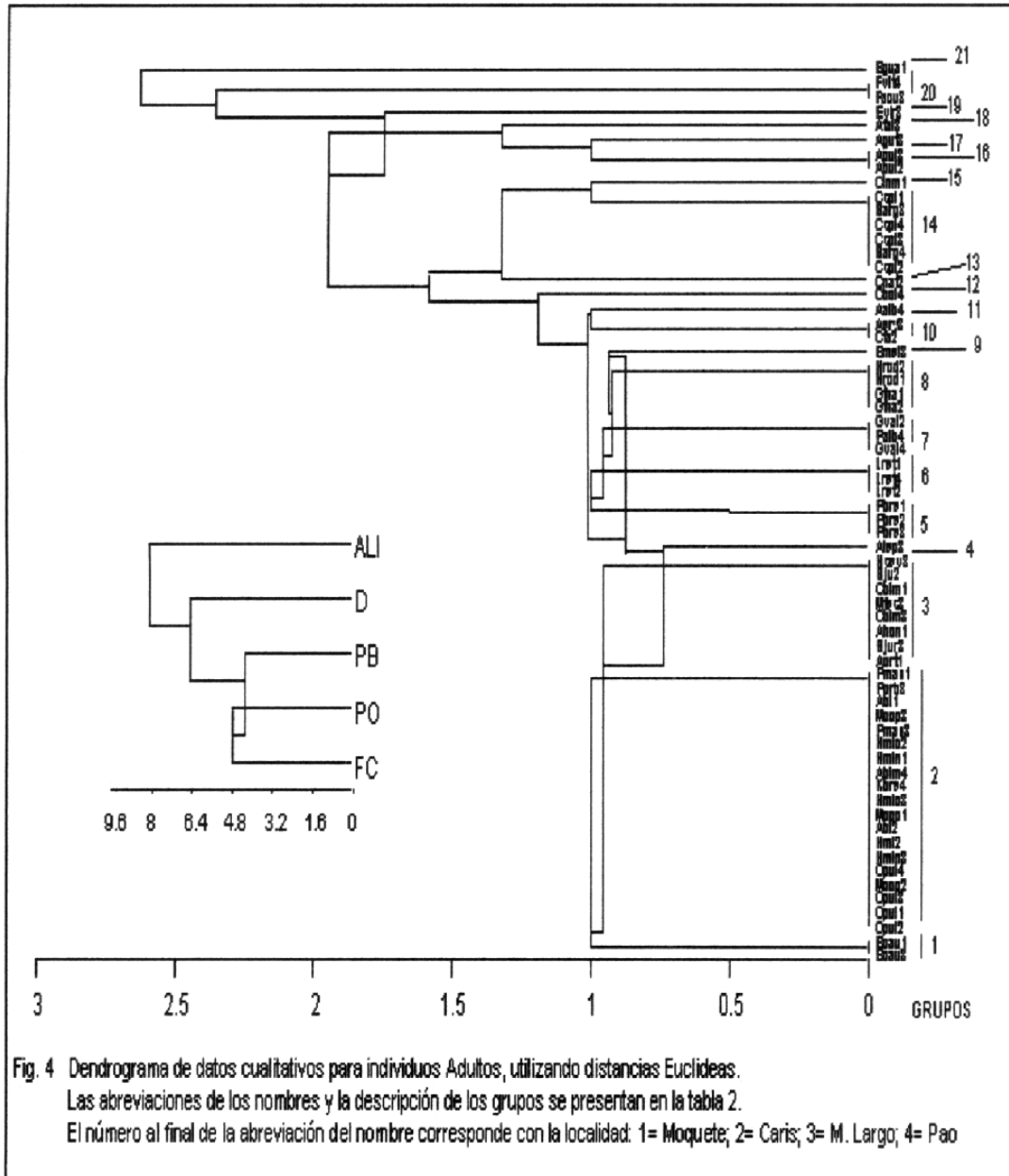


Fig. 4 Dendrograma de datos cualitativos para individuos Adultos, utilizando distancias Euclídeas.
 Las abreviaciones de los nombres y la descripción de los grupos se presentan en la tabla 2.
 El número al final de la abreviación del nombre corresponde con la localidad: 1= Moquete; 2= Caris; 3= M. Largo; 4= Pao



Tabla 3.-Descripción de los grupos funcionales para individuos adultos resultantes del análisis de agrupamiento.

GRUPO TRÓFICO	GRUPO FUNCIONAL	ESPECIE	LOCALIDAD	CARACTERÍSTICA	MACRO HABITAT
DETROIVORO	13	<i>Copella nattereri</i>	2	Boca en posición terminal Dientes unicuspides Ojos en posición media Cuerpo fusiforme	3
	14	<i>Cyphocharax spilura (Cspi)</i> <i>Steindachnerina argentea (Sarg)</i>	1,3,4 3,4	Boca en posición terminal Sin dientes Ojos en posición media Cuerpo comprimido	3
	15	<i>Curimatella immaculata (Cinm)</i>	1	Boca en posición inferior Sin dientes Ojos en posición media Cuerpo comprimido	3
	20	<i>Farlowella acus (facu)</i> <i>Farlowella vitata (fvit)</i>	3 4	Boca en posición inferior Dientes villiformes Ojos en posición media Cuerpo comprimido Cabeza deprimida	3
HERBIVORO	17	<i>Apistogramma guttata</i>	3	Boca en posición terminal Dientes cónicos Ojos en posición media Cuerpo comprimido	1,4,5
INSECTIVO	5	<i>Pyrrhulina brevis (Pbre)</i>	1,2,4	Boca en posición superior Dientes unicuspides Ojos en posición superior Cuerpo comprimido	1
	6	<i>Lesbistes reticulatus (Lret)</i>	1,2,3	Cuerpo deprimido Dientes unicuspides Ojos y boca en posición superior	2
	7	<i>Gephyrocharax valencia (Gval)</i> <i>Paragoniates alburnus (Palb)</i>	2,4 4	Cuerpo comprimido Dientes multicuspides Boca en posición superior	1
	9	<i>Bryconops melanurus (Bmel)</i>	3	Boca en posición terminal Dientes multicuspides Cuerpo comprimido	2,1
	19	<i>Eigenmania virescens</i>	3	Boca en posición terminal Dientes multicuspides Ojos en posición media Cuerpo comprimido Cabeza deprimida	3
	1	<i>Bryconops caudomaculatus(Bcau)</i>	1,3	Boca en posición terminal Dientes multicuspides Cuerpo fusiforme Ojos en posición media	1,2



O M N I V O R O S	2	<i>Cheirodon pulcher</i> (Opul)	1,2,3,4	Boca en posición terminal Dientes multicuspides Cuerpo comprimido Ojos en posición media	1,2		
		<i>Moenkhausia copei</i> (Mcop)	1,2,3				
		<i>Hyphessobrycon minimus</i> (Hmin)	1,2,3				
		<i>Astyanax bimaculatus</i> (Abim)	1,2,4				
		<i>Hemigrammus micropterus</i> (Hmic)	2,3				
		<i>Knodus cf breviceps</i> (Kbre)	4				
	<i>Pristella maxillaris</i> (Pmax)	1,3					
	<i>Brachichalcinus orbicularis</i> (Porb)	3					
	3	<i>Apistogramma ortmani</i> (Aort)	1	Boca en posición terminal Dientes cónicos Cuerpo comprimido Ojos en posición media	4, 5		
		<i>Satanoperca mapiritensis</i> (Sju)	2,3				
<i>Apistogramma hongloi</i> (Ahon)		1					
4	<i>Cichlasoma bimaculatum</i> (Cbim)	2,3	Boca en posición terminal Dientes cónicos Cuerpo fusiforme Ojos en posición media	1,2			
	<i>Mesonauta insignis</i> (Mfes)	3					
	<i>Heros severus</i> (Hsev)	3					
	<i>Leporinus fridenci</i> (Alep)	3					
	8	<i>Gymnocorymbus thayeri</i> (Gtha)			1,2	Boca en posición superior Dientes multicuspides Ojos en posición media Cuerpo comprimido	1
		<i>Hemigrammus rodwayi</i> (Hrod)			1,2		
	10	<i>Characidium zebra</i> (Cfas)			2	Boca en posición terminal Dientes unicuspides Ojos en posición media Cuerpo fusiforme	2
<i>Aphyocharax erythrurus</i> (Aery)		3					
11	<i>Aphyocharax alburnus</i> (Aalb)	4	Boca en posición superior Dientes unicuspides Ojos en posición media Cuerpo fusiforme	1			
12	<i>Creagrutus bolivari</i> (Cbol)	4	Boca en posición inferior Dientes multicuspides Ojos en posición media Cuerpo comprimido	3			
21	<i>Brachichalcinus guianensis</i>	1,2	Boca en posición terminal Dientes multicuspides Ojos en posición media Cuerpo comprimido y Cabeza deprimida	3			
PIS CI VO RO	16	<i>Aquidens pulcher</i>	2,3	Boca en posición terminal Dientes cónicos Ojos en posición media Cuerpo comprimido	1,2		
		<i>Acestrorhynchus falcatus</i>	1,3	Boca en posición terminal Dientes cónicos Ojos en posición superior Cuerpo fusiforme			

Los números en las localidades son: 1= Río Moquete; 2= Río Caris; 3= Río Morichal Largo y 4= Río Pao.

Los números en la columna de macrohábitat se refieren a la disposición en la columna de agua 1= zona pelágica; 2= zona media; 3= zona bentónica; 4= zona de vegetación de orilla y 5= islas de vegetación.

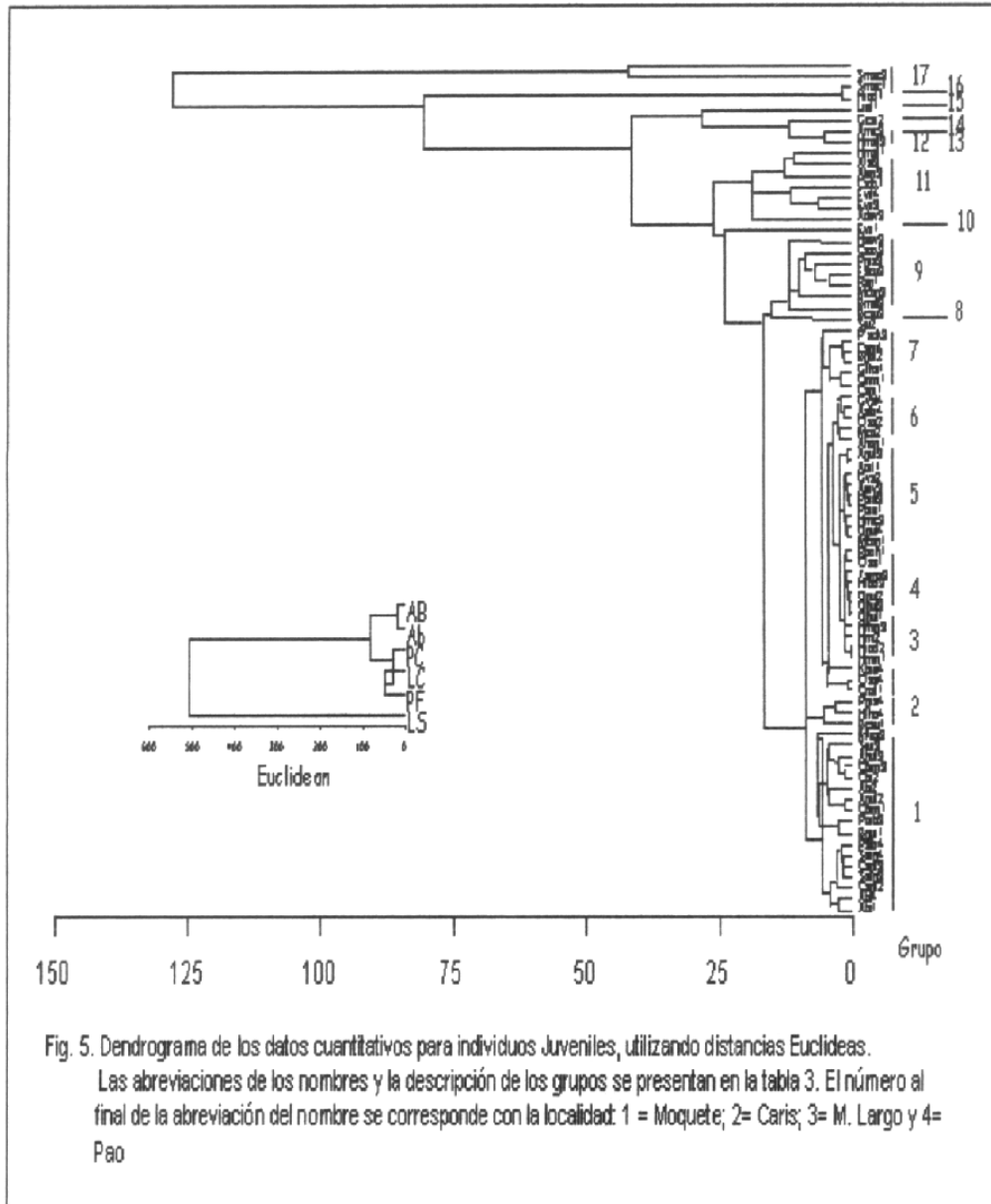


Fig. 5. Dendrograma de los datos cuantitativos para individuos Juveniles, utilizando distancias Euclideas.
 Las abreviaciones de los nombres y la descripción de los grupos se presentan en la tabla 3. El número al final de la abreviación del nombre se corresponde con la localidad: 1 = Moquete; 2= Caris; 3= M. Largo y 4= Pao



Tabla 4.- Grupos morfométricos para los individuos juveniles.

Grupo 1		Localida
<i>Astyanax</i>	<i>bimaculatus</i>	1,2,4
<i>Cyphocharax</i>	<i>spilurus</i>	2,3
<i>Steindachnerina</i>	<i>argenteus</i>	3,4
<i>Brachichalcinus</i>	<i>guianensis</i>	1
<i>Paragoniates</i>	<i>albumus</i>	4
<i>Brachichalcinus</i>	<i>orbicularis</i>	3
<i>Cichlasoma</i>	<i>Orinocensi</i>	1,3
<i>Aequidens</i>	<i>Sp</i>	2,3
<i>Satanoperca</i>	<i>Mapiritensis</i>	3
<i>Mesonauta</i>	<i>Insignis</i>	3
Grupo 2		
<i>Bryconops</i>	<i>caudomaculatus</i>	1
<i>Hypoptopoma</i>	<i>thoracatum</i>	4
<i>Pimelodella</i>	<i>gracilis</i>	4
<i>Copella</i>	<i>nattereri</i>	1
<i>Characidium</i>	<i>zebra</i>	4
<i>Knodus</i>	<i>cf breviceps</i>	4
Grupo 3		
<i>Hemigramus</i>	<i>rodwayi</i>	2
<i>Hyphessobrycon</i>	<i>minimus</i>	1,2,3
Grupo 4		
<i>Cheirodon</i>	<i>pulcher</i>	1,2,3
<i>Hemigramus</i>	<i>rodwayi</i>	3
<i>Bunocephalus</i>	<i>amaurus</i>	3
<i>Rivulus</i>	<i>deltaphilus</i>	1
Grupo 5		
<i>Moenkhausia</i>	<i>copei</i>	1
<i>Cheirodon</i>	<i>pulcher</i>	4
<i>Hemigramus</i>	<i>micropterus</i>	3
<i>Pyrrhulina</i>	<i>brevis</i>	1,3
<i>Aphyocharax</i>	<i>erythrurus</i>	3
<i>Gephyrocharax</i>	<i>valencia</i>	2
<i>Apistogramma</i>	<i>ortmani</i>	1
<i>Apistogramma</i>	<i>guttata</i>	3
Grupo 6		
<i>Apistogramma</i>	<i>hongsloui</i>	1
<i>Moenkhausia</i>	<i>copei</i>	2
<i>Characidium</i>	<i>zebra</i>	2
<i>Aphyocharax</i>	<i>albumus</i>	4
<i>Gephyrocharax</i>	<i>valencia</i>	4
Grupo 7		Localidad
<i>Cyphocharax</i>	<i>spilurus</i>	1,4
<i>Curimatella</i>	<i>inmaculata</i>	1
<i>Gymnocorymbus</i>	<i>thayeri</i>	1
<i>Brachichalcinus</i>	<i>guianensis</i>	2
<i>Polycentrus</i>	<i>schomburgki</i>	3
Grupo 8		
<i>Satanoperca</i>	<i>mapiritensis</i>	2
Grupo 9		
<i>Bryconops</i>	<i>caudomaculatus</i>	3
<i>Bryconops</i>	<i>melanurus</i>	3
<i>Moenkhausia</i>	<i>copei</i>	3
<i>Rineloricaria</i>	<i>sp1</i>	1
<i>Farlowella</i>	<i>acus</i>	3
<i>Pimelodella</i>	<i>gracilis</i>	3
<i>Crenicichla</i>	<i>saxatilis</i>	3
<i>Heros</i>	<i>severus</i>	3
Grupo 10		
<i>Eigenmania</i>	<i>virescens</i>	1
Grupo 11		
<i>Adontosternachus</i>	<i>devenanazi</i>	3
<i>Farlowella</i>	<i>vittata</i>	4
<i>Eigenmania</i>	<i>virescens</i>	3
<i>Crenicichla</i>	<i>saxatilis</i>	1
<i>Leporinus</i>	<i>friderici</i>	3
<i>Acestrorhynchus</i>	<i>falcatus</i>	3
Grupo 12		
<i>Hoplias</i>	<i>malabaricus</i>	1,3
Grupo 13		
<i>Acestrorhynchus</i>	<i>microlepis</i>	3
Grupo 14		
<i>Gymnotus</i>	<i>carapo</i>	2
Grupo 15		
<i>Lesbistes</i>	<i>reticulatus</i>	1
Grupo 16		
<i>Hemigrammus</i>	<i>rodwayi</i>	1
Grupo 17		
<i>Symbranchus</i>	<i>marmoratus</i>	1,3



3.2. Diversidad funcional y morfométrica.

En la tabla 5 se presentan los valores del índice de diversidad de Hill, N_2 , obtenido para los grupos funcionales y los grupos morfométricos de los individuos adultos de las 4 localidades.

Tabla 5.-Índice de diversidad de grupos funcionales y grupos morfométricos para individuos adultos

Grupos Funcionales					Grupos Morfométricos			
Índice	M. Largo	Moquete	Caris	Pao	M. Largo	Moquete	Caris	Pao
N_2	7.33	6.40	6.40	5.76	11.92	10.80	8.33	6.23

Para las 3 localidades de Morichal como en el río llanero los valores del índice indican consistentemente que existe en ambos ambientes una mayor diversidad de grupos morfométricos que de grupos funcionales. También podemos observar que dentro de cada grupo los ambientes de Morichal son más diversos que el río llanero, alcanzando la mayor diversidad morfométrica y funcional en la localidad de Morichal Largo.

Comparativamente la diversidad de los grupos morfométricos de morichal con respecto al río llanero se duplica (N_2 morichal / N_2 río llanero $N_2= 1.91$) entre la localidad más diversa (Morichal Largo) y la menos diversa (Pao), mientras que funcionalmente las diferencias se hacen menores, ($N_2= 1.3$ veces),

El índice morfométrico para los individuos juveniles se presentan en la tabla 6, en la cual la localidad de Moquete presenta el mayor valor de diversidad, este es 2,44 veces mayor que el valor del río Pao. Si comparamos estos datos con el índice morfométrico de los adultos vemos que presenta una menor diversidad en la cual no se mantiene la tendencia que habíamos observado donde el río Morichal largo siempre presentaba el mayor valor .

Tabla 6.- Índice de diversidad para los grupo morfométricos de individuos juveniles.

Grupos Morfométricos				
	Moquete	Caris	M. Largo	Pao
N_2	10,98	6,54	6,25	4,50



En la tabla 7 se presenta la composición numérica y porcentual de la estructura trófica de los cuatro ríos estudiados. En el apéndice 7 se presentan las tablas que describen el grupo trófico asignado a cada especie.

De acuerdo a estos resultados, la estructura trófica para ambos ambientes es muy similar en cuanto a los dos principales grupo tróficos omnívoros e insectívoros, a pesar que la riqueza de especies en los ecosistemas de morichal es mayor que en el río llanero (para algunos grupos puede llegar a ser el doble y con la mayor diferencia en el grupo de los piscívoros 4.5 veces mayor).

Es importante resaltar que un tercio de las especies de ambos ecosistemas que son los omnívoros, están caracterizados por presentar una alta plasticidad en sus dietas tanto de material de origen vegetal como animal. Los insectívoros conforman el segundo grupo trófico más importante son especies que pueden alimentarse tanto de insectos alóctonos (26%), como de larvas de insectos (23%), que puedan estar nadando libremente en la columna de agua o asociadas al béntos.

Los principales cambios en la estructura trófica de los ecosistemas en este estudio se presentan a nivel del 1er y 5to grupo de importancia trófica: detritívoros y piscívoros.

Hay que resaltar que de todos los grupos tróficos es el de los piscívoros el que presenta mayor diferencia entre ambos ambientes. Este grupo presenta una alta diversidad de estrategias para capturar sus presas e incluso se ha reportado canibalismo para algunas especies (por ejemplo *Acestrorhynchus falcatus*) (Herrera, 1996). En cambio los detritívoros se alimentan del perifiton y de los sedimentos que se encuentran adherido a las rocas troncos sumergidos, etc. El grupo trófico de menor importancia es el grupo de los herbívoros con 4% para ambos ecosistemas. Estos peces se alimentan de frutos, semillas, algas, raíces y hojas de las plantas acuáticas. En los morichales este grupo se encuentra representado por los géneros *Myleus*, *Cyphocharax* y *Apistogramma*, mientras que en el río llanero por los géneros *Leporinus* y *Schizodon*.



En el grupo trófico denominado otros, se encuentran las especies que no se pudo identificar su dieta

Podemos resaltar que en los morichales con una menor superficie y con un grado de intervención antrópica mayor (río Moquete y el río Caris), existe una dominancia de las especies omnívoras y una disminución de los grupo tróficos piscívoros y detritívoros. En el morichal cerrado, maduro, de mayor extensión y mucho menos intervenido como es el río Morichal Largo se reporta una mayor riqueza de especies dentro de los niveles tróficos.

Tabla 7.- Número de especies y porcentaje de cada grupo trófico en cada comunidad.

GRUPO TRÓFICO		Moquete	Caris	M. Largo	Morichales	Pao
Detritívoro	n	7	7	15	17	11
	%	16	16	17	16,8	24
Herbívoro	n	2	2	3	4	2
	%	5	4	4	4	4
Insectívoro	n	9	11	19	23	12
	%	21	24	20	22,8	26
Omnívoro	n	19	20	28	34	16
	%	44	44	33	33,7	35
Piscívoro	n	6	5	16	18	4
	%	14	11	19	117,8	9
Otros	n	0	0	5	5	1
	%	0	0	6	5	



Como resultado final se presentan cuatro diagramas (Figuras 6, 7, 8 y 9), donde se ubican en la columna de agua las especies más representativas de cada ecosistema. Esta posición asignada a cada especie, es producto del compendio de la información obtenida a través de todos los análisis morfofuncionales y la información ecológica reportada en la literatura, Lasso *com. pers* y de los censos subacuáticos realizados por Nakamura (2000), en morichales de la cuenca baja del río Caura.

En estos diagramas se dividió la columna de agua en tres grandes zonas como son: la zona pelágica, que comprende la parte mas superficial de la columna; la zona intermedia, que como su nombre lo indica es la zona media de la columna; la zona béntica, que comprende la zona del fondo; zona de vegetación (orilla), la cual es una zona importante en el desarrollo de las diferentes actividades de los peces y comprende toda el área que abarcan las plantas acuáticas arraigadas y/o terrestres en las zonas marginales del cauce, y por ultimo la islas de vegetación formadas por grupos de plantas acuáticas que flotan en el cauce del río.

Se resume en estos diagramas lo que inferimos teóricamente es la organización de la estructura de las comunidades de peces tanto en los ecosistemas de morichales como de ríos llaneros.

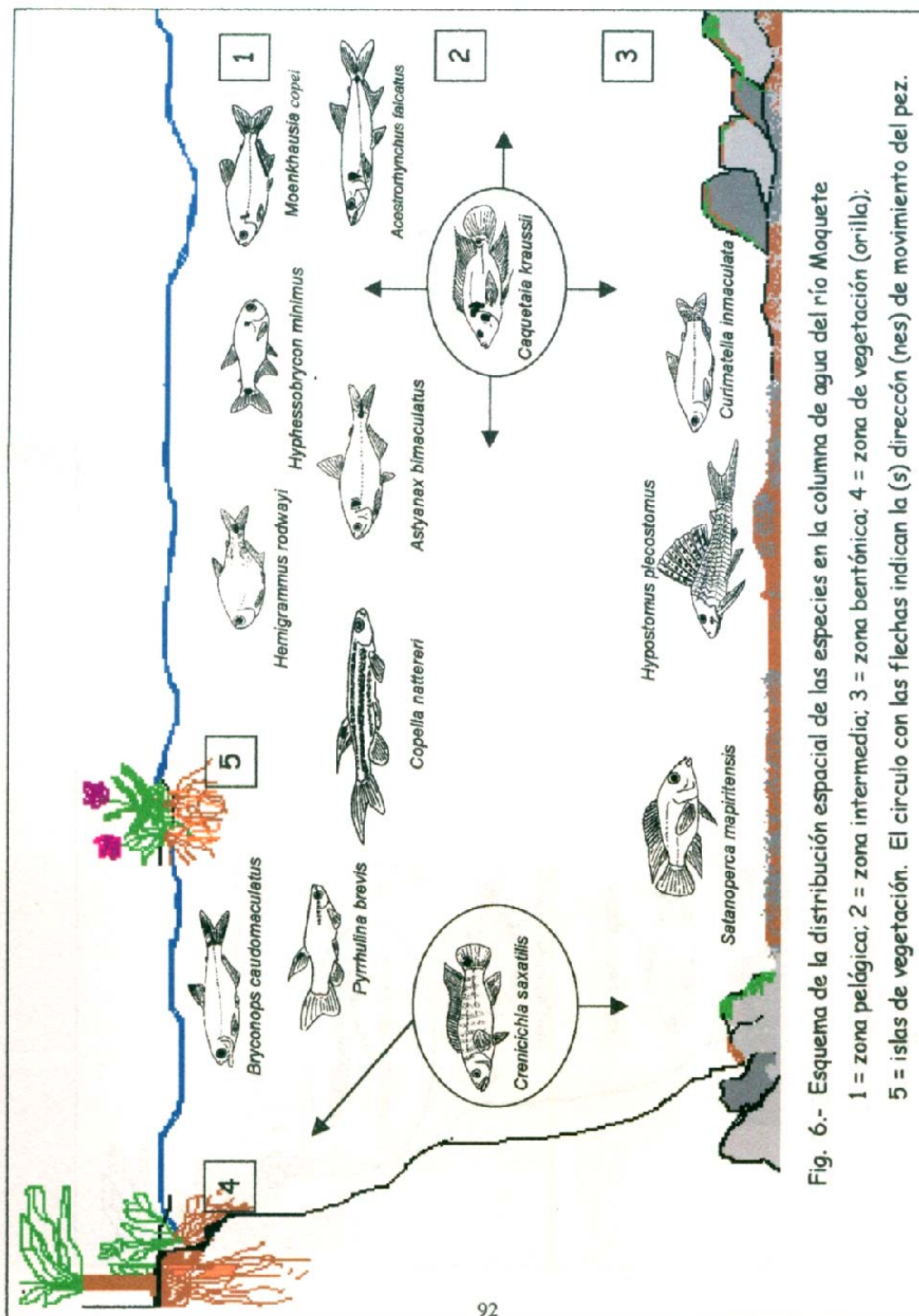


Fig. 6.- Esquema de la distribución espacial de las especies en la columna de agua del río Moquete

1 = zona pelágica; 2 = zona intermedia; 3 = zona bentónica; 4 = zona de vegetación (orilla);

5 = islas de vegetación. El círculo con las flechas indican la (s) dirección (nes) de movimiento del pez.

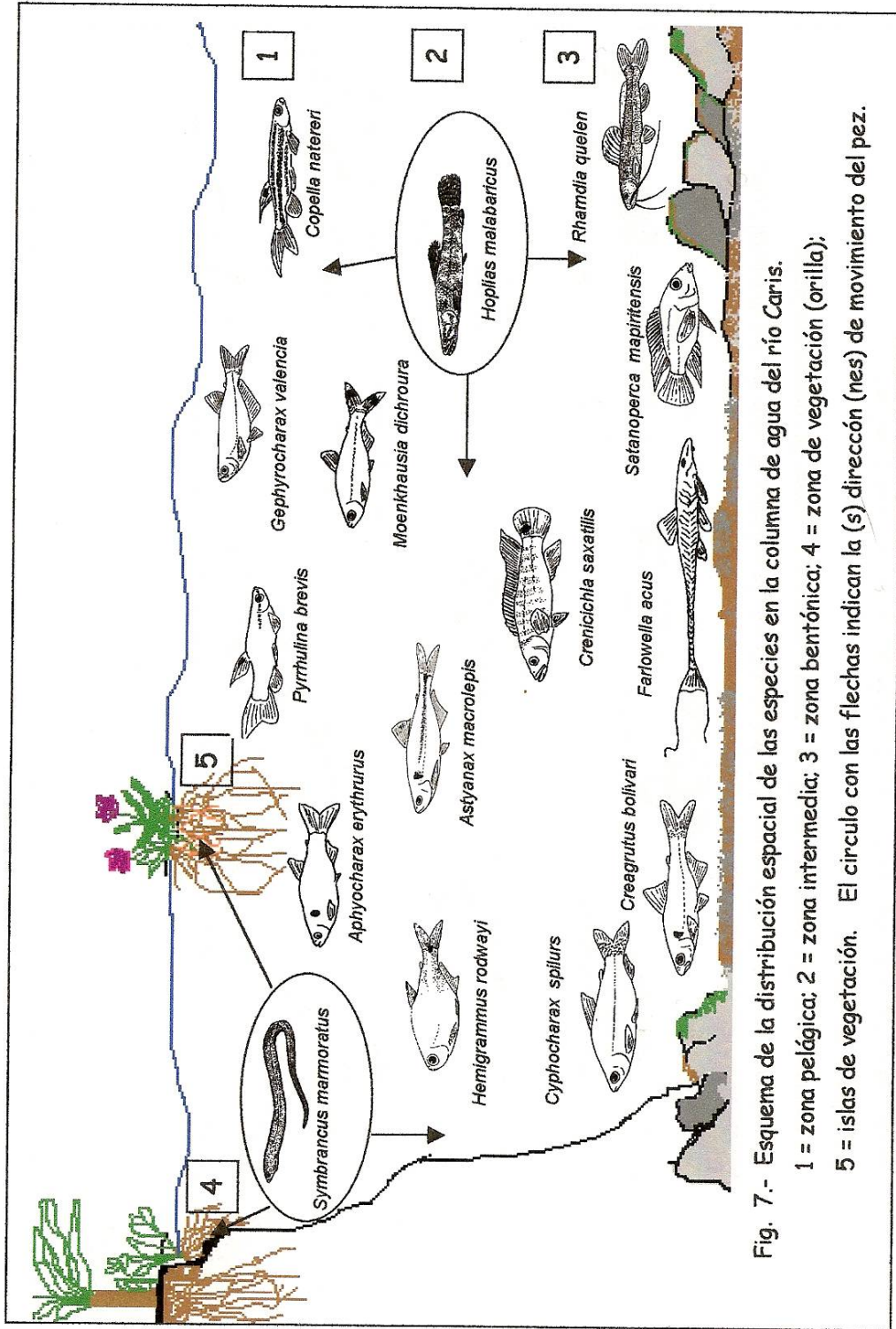


Fig. 7.- Esquema de la distribución espacial de las especies en la columna de agua del río Caris.

1 = zona pelágica; 2 = zona intermedia; 3 = zona bentónica; 4 = zona de vegetación (orilla);

5 = islas de vegetación. El círculo con las flechas indican la (s) dirección (nes) de movimiento del pez.

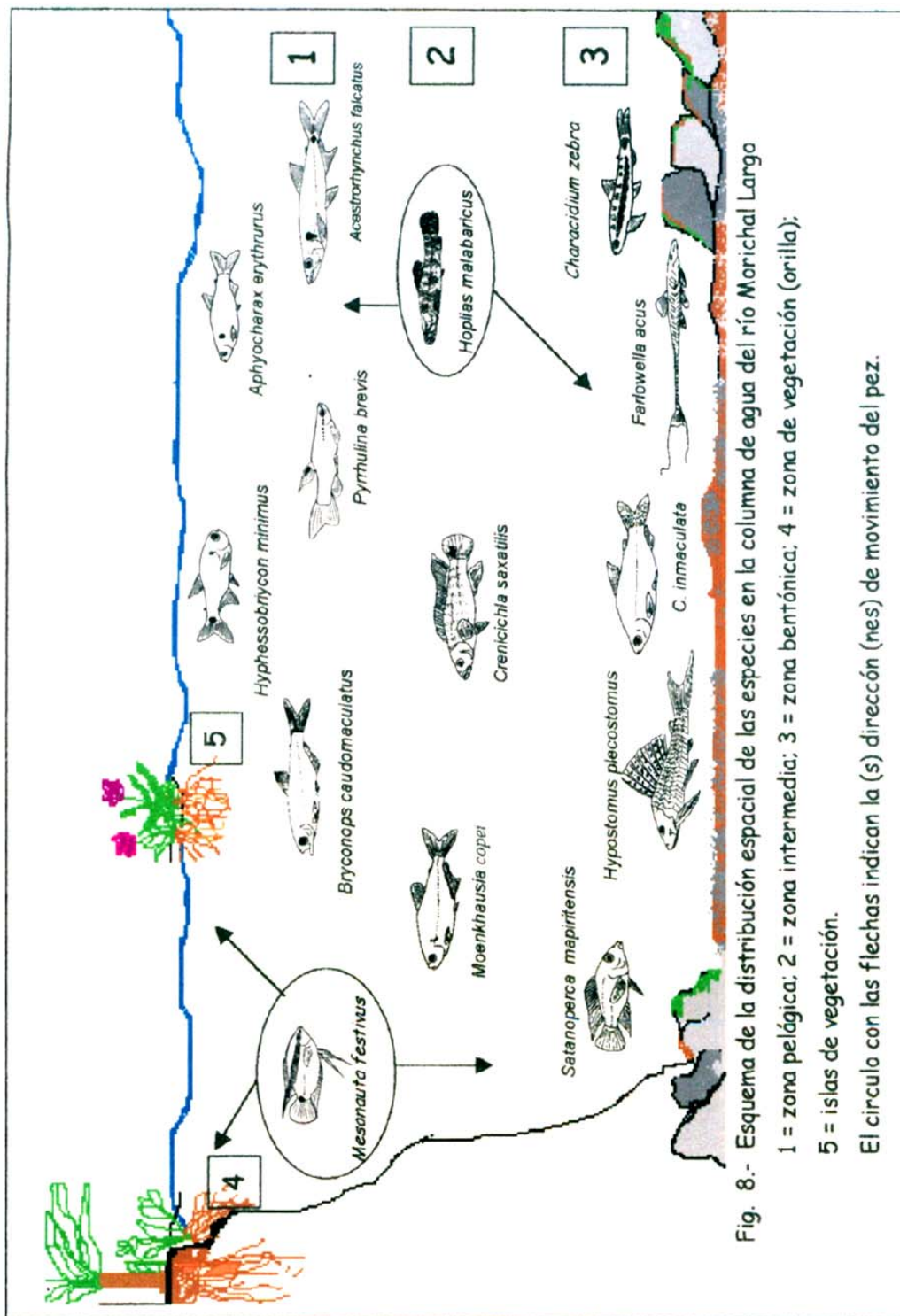


Fig. 8.- Esquema de la distribución espacial de las especies en la columna de agua del río Morichal Largo

1 = zona pelágica; 2 = zona intermedia; 3 = zona bentónica; 4 = zona de vegetación (orilla); 5 = islas de vegetación.

El círculo con las flechas indican la (s) dirección (nes) de movimiento del pez.

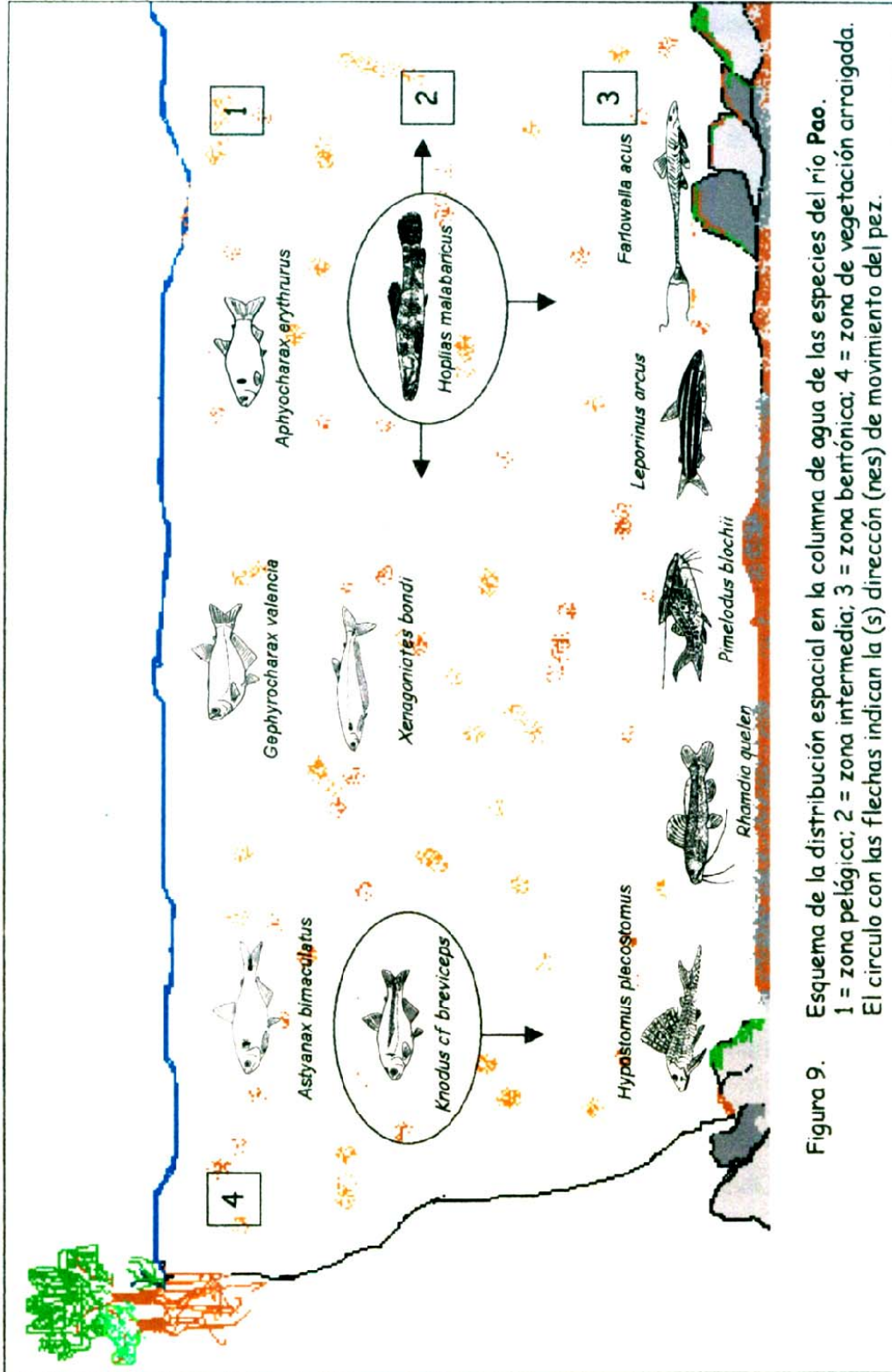


Figura 9. Esquema de la distribución espacial en la columna de agua de las especies del río Pao. 1 = zona pelágica; 2 = zona intermedia; 3 = zona bentónica; 4 = zona de vegetación arraigada. El círculo con las flechas indican la (s) dirección (nes) de movimiento del pez.



4.- DISCUSIÓN.

4.1. Diversidad morfométrica y diversidad funcional

La mayor diversidad morfológica presupone una alta variabilidad morfométrica, es decir, una gran diversidad de formas que al conjugarse dan como resultado un gran número de patrones morfológicos. Esto nos sugiere que existen adaptaciones morfológicas del pez para la explotación del recurso. Las especies pueden cambiar de hábitat de acuerdo al estado de desarrollo (huevos, larvas, juveniles o adultos) o período climático (Machado-Allison 1987, 1993,). Diferentes estrategias han desarrollado para una utilización diferencial de los recursos en espacio y tiempo, para evitar de esta manera la sobreposición de nichos y la exclusión competitiva dada la alta diversidad de especies presentes en estos ambientes.

Esta alta diversidad morfométrica alcanza su valor máximo en Morichal Largo (11.92), posiblemente debido a la mayor heterogeneidad espacial y del recurso, y por lo tanto, un mayor número de nichos para ser explotados por los peces de este río.

Los valores para la diversidad funcional son menores al compararlos con los de la diversidad morfométrica, manteniéndose esta tendencia en los cuatro ríos. Estas diferencias en la diversidad sugiere que pueden haber varias especies con características morfológicas diferentes (de diferentes grupos morfométricos), explotando un mismo recurso (en un grupo trófico), o lo que es lo mismo, que dentro de un grupo trófico (detritívoros, herbívoros, insectívoros, omnívoros y piscívoros) existen grupos morfológicos bien definidos que permite que un mismo recurso sea explotado por varias especies de manera diferencial en el tiempo y en el espacio.

Las diferencias entre los valores de diversidad morfométrica y funcional en el río Pao son menores que entre los ríos de morichal, lo que parece indicar que éste ambiente es más homogéneo espacialmente que los morichales y por ende existe una menor diversidad de nichos, lo que trae como consecuencia una menor diversidad morfofuncional y que un menor número de especies que puedan integrarse a estos sistemas.



Una de las posibles causas por la cual encontramos una menor diversidad funcional que morfométrica puede ser probablemente debido al hecho de las dificultades que se presentan en el momento de la identificación para poder llegar a niveles taxonómicos más precisos (género y especie) del material vegetal y animal que es consumido por los peces. Además, la alta plasticidad en la dieta, tanto ontogenéticamente como en las diferentes épocas del año, hechos estos que limitan el poder llegar a la identificación de grupos funcionales más específicos.

La diversidad morfológica de los juveniles es menor si se le compara con la de los individuos adultos, probablemente debido al hecho que estos individuos presentan un menor desarrollo corporal o menor complejidad de las formas y por lo tanto una menor variabilidad en las medidas. Estas medidas a medida que el individuo va aumentando su tamaño corporal existe también un cambio en el tamaño de sus presas que varía a lo largo de su ontogenia. Zaret (1980), describe para organismos acuáticos un tipo de depredador según sus características morfológicas el cual tiene como limitante el tamaño de su abertura bucal. El autor postula un modelo llamado predadores "Gape limited" basado en la selectividad del tamaño de las presas, en el cual el depredador puede capturar a su presa una a una o por filtración siendo en ambos casos el límite superior de la talla de estas el diámetro de su apertura bucal, y el inferior puede estar determinado por dos factores: por la agudeza de la visión o por la separación entre las branquias.

Los peces de estas comunidades están siendo segregados tanto en un espacio ecológico como en un espacio morfológico. Así tenemos por ejemplo, especies que se encuentran en un mismo nicho trófico pero están separadas por sus características morfológicas, o por el contrario especies que se encuentran agrupadas por sus atributos morfométricos en el mismo espacio morfológico como son: *Hemigrammus rodwayi* y *Hyphessobrycon minimus*, pero separadas dentro de su nicho trófico por la posición de la boca, lo que les permite explotar los recursos a diferentes niveles en la columna de agua.

La diversificación morfológica en peces tropicales de agua dulce ha sido ampliamente reportada en la literatura (Vari *et al.*, 1998; Machado-Allison,



1993; Goulding 1980; Winemiller 1991; Lowe-McConnell 1987). Muchas de estas características morfológicas han sido relacionadas principalmente con aspectos del nicho trófico y la ecología de las especies (Gatz 1979, Gosline 1971, Winemiller 1991, Wainwright *et al.*, 1994), Debido a que la utilización del tipo de recurso es restringido y se piensa que esta correlacionada con el fenotipo de las especies, se asume que cada sistema tiene una composición particular de especies donde los factores involucrados en las interrelaciones tróficas no afectan de la misma forma a todos los miembros de la comunidad.

4.2. Estructura trófica de los ecosistemas

En cuanto a la estructura trófica de los ecosistemas encontramos que los principales cambios se presentan a nivel del 1ro y 5to grupo de importancia trófica: detritívoros y piscívoros. En el río llanero los detritívoros representan el 24% frente al el 17% en ecosistemas de Morichal. Estas diferencias podrían deberse al efecto de varios factores entre los cuales para el río Pao esta el hecho que estos ambientes presentan un alto grado de turbidez del agua la cual está cargada con altas concentraciones de sedimentos y donde el aporte alóctono de la vegetación enriquece la calidad del detritus, el cual se sedimentara dependiendo de su tamaño y de la velocidad de la corriente. En contraste con los ambientes de morichal que se caracterizan por ser ambientes de aguas claras y tranquilas, pero donde la calidad del detritus es diferente ya que estas aguas son pobres en nutrientes.

Otro factor importante es la transparencia de las aguas la cual favorece la visibilidad de los peces que son depredadores visuales tanto carnívoros como insectívoros, principalmente las especies de la familia Cichlidae, lo que repercute en que este grupo tenga una importancia trófica (2 veces mayor), en ecosistemas de morichal (18%) que en el río llanero (9%).

Dependiendo de las características de la vegetación terrestre que circunda al río, las fuentes potenciales de alimento para los peces variarán. En el caso del río que fluye a través de un denso bosque de galería, como es el caso del río llanero (Pao), el material orgánico alóctono representa una fuente importante de alimento por la continua exportación de ese material al río, pero su aprovechamiento por parte de los peces dependerá en gran medida del



grado de turbidez o claridad de las aguas, del tipo de material alóctono y del hábitat del pez. En el caso del río Pao, el cual es de aguas turbias, la ingesta de material alóctono por los peces se hace más azarosa.

Algunas fuentes autóctonas, como por ejemplo la proveniente de los productores primarios principalmente en los ambientes de morichal son poco importantes, por el efecto de sombreo que produce el dosel del bosque sobre la superficie, lo cual reduce considerablemente la penetración de la luz, pero en aquellos casos en los que el río fluye por un área con menor densidad de vegetación arbórea o dependiendo del estado sucesional del morichal, la producción primaria autóctona principalmente microalgas y plantas acuáticas vasculares, puede representar una importante fuente de alimento para los peces. Para el río llanero son poco importantes por el efecto de la turbidez de las aguas, a través de la cual no penetra la luz, lo que se traduce en poca producción de fitoplancton, más sin embargo, se torna importante para la dieta de los peces de este río los insectos acuáticos adultos y las larvas de insectos (quironomidos, efemeróteros y ceratopogónidos), que llevan a cabo parte del ciclo de vida en el agua y se encuentran asociados principalmente al bentos.

En el caso de los morichales, la vegetación terrestre contribuye significativamente al flujo de nutrientes en el río, por el aporte y la descomposición de sus distintas fracciones (hojas, flores, frutos) dentro del cauce, lo que aumenta la cantidad de detritus que se produce dentro del ambiente, el cual, constituye una fuente de alimento, aunque poco importantes debido a la calidad del mismo, para los peces. Es también importante el aporte de insectos alóctonos que caen al agua desde la vegetación circundante. Estos constituyen un de los principales ítem en la dieta de los peces de diferentes grupos tróficos. Esta dependencia por el material alóctono es más evidente en aquellos cuerpos de agua pobres en nutrientes, como es el caso de las aguas de los ríos de morichal, en los cuales existen especies que se alimentan exclusivamente de material animal (insectos) y vegetal alóctono.

En la mayoría de los casos, las especies que ingieren material vegetal (alóctono y/o autóctono), utilizan usualmente otras fuentes alternativas de alimento, dependiendo de las variaciones en la abundancia de este material.



Es importante señalar que las especies insectívora o entomófagas a excepción de *Roeboides dayi*, *Pyrrhulina brevis*, *Crenicichla saxatilis*, *Gephyrocharax valencia* y *Sternarchorhynchus curvirostris*, las cuales se encuentran tanto en ambientes de morichal como en el río llanero, el resto de las especies de este grupo trófico explotan en los ecosistemas de morichal principalmente insectos de origen alóctono, que caen de la vegetación circundante sobre la superficie de la columna de agua, mientras que en el río llanero depredan las larvas de insectos e insectos bentónicos principalmente efemerópteros y quironómidos.

También dentro del grupo de las especies herbívoras se nota una clara diferencia en cuanto a las especies que caracterizan tanto los ambientes de Morichal como al río Pao. Este es el grupo más pequeño en cuanto a número de especies y está representado por: *Myleus sp1* y *Myleus torquatus* para el río Moquete, *Myleus torquatus*, *Myleus rubripinis* y *Apistogramma guttata* para el río M. Largo, *Myleus torquatus* para el río Caris, mientras que para el río Pao las especies que representan a este grupo son: *Leporinus arcus* y *Schizodon isognatum*.

En cuanto a la ecología trófica de los ecosistemas estudiados, nuestros datos coinciden con los reportados por Lasso (1996), para las planicies inundables periféricas y caño Guarítico en el Hato el frío (Edo. Apure, Venezuela), donde los dos grupos tróficos más importantes fueron los omnívoros y los insectívoros. Estos son los patrones tróficos más comunes en sistemas sometidos a inundaciones periódicas, donde los insectos y otros invertebrados acuáticos están disponibles durante todo el año. Resultados similares han sido reportados por Ponte *et al.* (1991), Prejs y Prejs (1987) y Winemiller (1990), en otras zonas de los llanos y planicies aluviales del Orinoco.

Nuestros resultados difieren de los reportados por Nakamura (2000), en cuanto al orden de importancia de los grupos tróficos. Esta autora reporta que el hábito de mayor representación en los morichales de la cuenca baja del río Caura es el de los insectívoros, en segundo lugar los ictiófagos y en tercer lugar los omnívoros. El grupo de los detritívoros y herbívoros fueron los grupos



menos diversos y con un bajo número de individuos, coincidiendo este último resultado con los encontrados en este trabajo

Los esquemas presentados como parte de los resultados de nuestros análisis son una descripción aproximada a la distribución espacial de las especies en cuanto a la posición vertical y horizontal que ocupan dentro de la columna de agua y en los diferentes ambientes estudiados, inferidas a partir del conocimiento morfológico y trófico de cada especie. Hablamos de aproximación porque no debemos olvidar que los peces no son unidades estáticas y que por el contrario tienen una gran movilidad dentro de su ambiente, pero siempre seleccionando un tipo de microhabitat el cual según las características morfoanatómicas y funcionales de la especie pueda cubrir los requerimientos de alimentación y refugio principalmente.

Estos resultados son consistentes con los presentados por Moyle y Senanayake's (1984), Schult *et al.* (1984), Wikramanayake (1988), Wikramanyake y Moyle (1989), en la descripción de la estructura y disposición espacial de las especies en diferentes cuerpos de aguas tropicales partiendo de datos morfológicos, reportando también una alta diversidad morfológica en estas comunidades.



5. CONCLUSIONES

- 1.- Se evidencia con el análisis de agrupamiento una alta diversidad de grupos morfométricos para todas las localidades, teniendo ésta su mayor expresión en el grupo de los carácidos, tanto para la comunidad del río Pao como para los morichales estudiados.
- 2.- Los valores de diversidad funcional para los individuos juveniles son menores al compararlos con los de los adultos, manteniéndose esta tendencia en los cuatro ríos.
- 3.- La diversidad funcional es menor que la diversidad morfométrica en los cuatro ambientes, sugiriendo esto que existen agrupaciones de peces que están respondiendo a la explotación diferencial del recurso en el espacio y tiempo en cada ecosistema.
- 4.- Un grupo trófico puede estar formado por varios grupos funcionales y estos a su vez por varios grupos morfométricos, lo cual indica que las especies pueden explotar un mismo recurso sin que haya un solapamiento como para que exista exclusión competitiva.
- 5.- La diversidad morfométrica para los individuos juveniles es menor que la de los adultos en todas las localidades, entendiéndose esto como una mayor homogeneidad en las medidas corporales que hace que no haya tanta diferenciación morfométrica entre algunas de las especies.
- 6.- La estructura trófica es muy similar para ambos ambientes (morichal y llanero), siendo los omnívoros el grupo más importante (34%), para ambos ecosistemas, seguidos de los insectívoros, detritívoros, piscívoros, herbívoros y otros.



7.- Dentro de la estructura trófica el grupo de los detritívoros alcanza una mayor representación en el río llanero (24%), con respecto a los morichales (17%), mientras que el grupo de los piscívoros tienen una mayor importancia relativa en los ecosistemas de morichal (18%) que en el río llanero (9%).

8.- El grupo de menor importancia trófica es el de los herbívoros (4%) para ambos ecosistemas representado por las especies *Myleus* sp y *Myleus torquatus* en el río Moquete, *Myleus torquatus*, *M. rubripinis* para el río M. Largo, *Myleus torquatus* para el río Caris, mientras que para el río Pao las especies que representan a este grupo son: *Leporinus arcus* y *Schizodon* sp.



6. BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Angermeier, P. L. y Karr, J. R. 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmetnal Biology of Fishes* 9 (2):117-135.
- Antonio, M. E. 1987. Inventario preliminar de la ictiofauna del Río Morichal Largo, Estados Anzoátegui y Monagas, Venezuela. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 115 pp.
- Araújo, F. G. 1996. Composição e estrutura da comunidade de peixes do médio e baixo Rio Paraíba do sul, RJ. *Rev. Brasil. Biol.*, 56(1):111-126.
- Aristeguieta, L. 1968. Consideraciones sobre la Flora de los Morichales Llaneros al Norte del Orinoco. *Acta Botánica Venezuelica* (3): 45.
- Belaud, A; Bengen D y Lim, P. 1990. Approche de la structure du peuplement ichtyologique de six bras morts de la garone. *Annls Limnol.*, 26 (1): 81-90
- Bergquist, T. C. 1994. Fish Community structure and organization in neotropical clear and blackwater streams in Guyana. Florida Atlantic University.
- Birch, L. C. 1979. The effect of species o animals which share common resources on one another's distribution and abundance. *Fortschr. Zool.* 25: 197-221.
- Boujard, T. 1992. Space-time organization of riverine fish communities in French Guiana. *Env. Biol. Fish* 34: 235-246.
- Bowen, S. H. 1983. Detritivory in neotropical fish communities. *Environ. Biol. Fish.* 9: 137-44.
- Chereshnev, I. A. 1998. Threatened Fishes of the world: *Salvelinus elgyticus* Viktorovskii & Glubokovskii, 1981 (Salmonidae). *Env. Biol. Fish* 51: 24.
- Clifton, K. B y Motta P. J. 1998. Feeding Morphology, Diet, and Ecomorphological Relationships among five Caribbean Labrids (Teleostei, Labridae). *Copeia*. 4: 953-966.



- Connell, J. H. 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecol. Monogr.* 40:49-78
- COPLANARH. 1974. Inventario Nacional de tierras. Estudio Geomorfológico de los Llanos Orientales. Ministerio de Agricultura y Cria. Publicación N° 38. Caracas.
- Cox, C. F. 1999. Detrended Canonical Correspondence Analysis (DCCA) of electric fish assemblages in the Amazon. *Biology of tropical Fishes* 3: 21-39 pp.
- Diamond, J. M. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *Am. Sci.* 66: 322-331.
- Eigenmann, C. 1922 The fishes of Western South America. Part I. The freshwater fishes of Northwestern South America including Colombia, Panama and the Pacific slopes of Ecuador and Peru, together with an Appendix upon the fishes of the rio Meta in Colombia. *Mem. Carnegie Mus.*, 9: 1-346
- Findley, J. S. 1976. The structure of bat communities. *American Naturalist* 110: 129-139.
- Findley, J. S. y Black, H. 1983. Morphological and dietary structuring of a Zambian insectivorous bat community. *Ecology* 64: 625-630.
- Galacatos, K., Stewart D. y Ibarra, M. 1996. Fish community Patterns of Lagoons and Associated Tributaries in the Ecuadorian Amazon. *Copeia* 4: 875-894.
- Galis, F; Terlouw, A, y Osse J. W. M. 1994. The relation between morphology and behaviour during ontogenetic and evolutionary changes. *Journal of Fish Biology* 45 (supplement A) 13-26.
- Galis, F; Terlouw, A, y Osse J.W.M. 1994. The relation between morphology and behaviour during ontogenetic and evolutionary changes. *Journal of Fish Biology* 45: (supplement A), 13-26.
- Gatz, A. J., Jr. 1979a. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology*, 60: 711-18.
- Gatz, A. J., Jr. 1979b. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies Zool. Bot.*, 21, 91-124



- Gatz, A. J., Jr. 1981. Morphology inferred niche differentiation in stream fishes. *Am. Midl. Nat.*, 106: 10-21.
- Gerking, F. 1994. Feeding Ecology of Fish. Academic Press, San Diego California, 416 pp.
- Géry, J. 1977, Characoids of the World. T.F.H. Publ., Neptune City, 672pp.
- González, B. V. 1987. Los morichales de los llanos orientales. Un enfoque ecológico. Ediciones Corpoven. Caracas-Venezuela.
- Gosline, W. A. 1971. Functional Morphology and Classification of Teleostean Fishes. University of Hawaii Press, Honolulu.
- Goulding, M. 1980. The Fishes and the Forest, Explorations in Amazonian Natural History. University California Press, 280 pp.
- Grossman, G. D. 1986. Food resource partitioning in a rocky intertidal fish assemblage. *J. Zool. Lond.* 1: 317-355.
- Grossman, G. D., Moyle, P. B y Whitaker, J. O. Jr. 1982b. Stochasticity in structural and funtional characteristics of an indiana stream fish assemblage: a test of community theory. *The American Naturalist* 120, (4): 423-454.
- Guiller, P. S. 1982. Community structure an the Niche. Chapman and Hall, 150 pp.
- Hairston, N. G., Jr., K. T. Li, y S. S. Easter, Jr. 1982. Fish vision and detection fo planktonic prey. *Science* 218: 1240-1242.
- Hill, M. O. 1972. Diversity an Evenness: A Unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: (2).
- Hill, M. O y Gauch, H. G Jr. 1980. Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58.
- Jepsen, D. B. 1997. Fish species diversity in sand bank habitats of a neotropical river. *Env. Biol. Fish* 49: 449-460.
- Karr, J. R y James, F. C. 1975. Ecomorphological configurations and converen evolution en species and communitites. En Cobby M. L. Y Diamond, J. M. (Eds). *Ecology an evolution of communities*. 258-291. Belknap, Cambridge, Massachusetts, USA.



- Karr, J. R. y James, F. C. 1975. Ecomorphological configurations and convergent evolution in species and communities. Pages 258-291 en M. L. Caddy y J. M. Diamond, (Eds). *Ecology and evolution of communities*. Belknap, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Kempton, R. A. 1979. The structure of species abundance and measurements of diversity. *Biometrics* 35: 307-21.
- Kotrschal, K 1989. Trophic ecomorphology in eastern Pacific blennioid fishes: character transformation of oral jaws and associated change of their biological roles. *Env. Biol. Fish.* 24:199-218.
- Lagler, k. f; Bardach, J. E; Miller, R. R y May Passino, D. R. 1977. *Ichthyology*. Jhon Wiley and Sons, Inc., NY. 505 pp.
- Lasso, C. 1988. Inventario de la ictiofauna de nueve lagunas de inundación del bajo Orinoco, Venezuela. Parte I: Batoidei-Clupeomorpha-Ostariophysa (Characiformes). *Mem. Soc. cienc. Nat. La Salle*, 48 (Supl. 2): 355-382.
- Lasso, C. 1992. Composición y aspectos ecológicos de la ictiofauna del Bajo Río Suapure, Serranía de los Pijiguaos (Escudo de Guayana), Venezuela. *Mem. Soc. cienc. Nat. La Salle*, 52 (138): 5-54.
- Lasso, C. 1996. Composición y aspectos bioecológicos de las comunidades de peces del Hato El Frío, Llanos de Apure, Venezuela. T. Doctoral, Universidad de Sevilla, Facultad de Biología, 688 pp.
- Lasso, C; Machado-Allison A. y Pérez Hernandez, R. 1990. Consideraciones Zoogeográficas de los peces de la Gran Sabana (Alto Caroni) Venezuela, y sus relaciones con las cuencas vecinas. *Mem. Soc. cienc. Nat. La Salle* IL (131-132).
- Lasso. C., Rial, A., y Lasso-Alcala, O. 1999. Composición y Variabilidad espacio-temporal de las comunidades de peces en ambientes inundables de los llanos de Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, Vol 19(2): 1-28.
- Lowe-McConnell, R. 1975. *Ecology of Fishes in Tropical Freshwaters: Their distribution, Ecology and Evolution*. Logman, London, 337 pp.



- Lowe-McConnell, R.H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press. London, N.Y., New Rochelle, Melbourne, Sydney. 382 pp.
- Lyon, U. G. 1993. Practical Handbook for Wetland identification and delineation. Lewis Publisher. Boca Raton; Ann Arbor; London Tokyo 157 p.
- Machado-Allison, A. 1986. Aspectos sobre la historia natural del "curito" *Hoplosternum littorale* (Hanckock, 1828)(Siluriformes, Callichthyidae) en el bajo llano, Venezuela: desarrollo, alimentación y distribución espacial. *Acta Cient. Venez.* 37(1): 72-78.
- Machado-Allison, A. 1987a. Los peces de los Llanos de Venezuela. Un Ensayo Sobre su Historia Natural. CDCH, Universidad Central de Venezuela, Caracas 141 pp.
- Machado-Allison, A. 1987b. Los peces de los ríos Caris y Pao. Edo. Anzoátegui. Clave ilustrada para su identificación. Ediciones Corpoven. Caracas-Venezuela. 66 pp.
- Machado-Allison, A. 1990. Ecología de los peces de las aguas inundables de los Llanos de Venezuela. *Interciencia* 15(6) : 411-423.
- Machado-Allison, A. 1992. Larval Ecology of Fish of the Orinoc Basin. En: William Cl Hamlett (ed). Reproductive Biology of South American vertebrates. Springer-Verlag. 45-59 pp.
- Machado-Allison, A. 1993. Los peces de los Llanos de Venezuela : Un ensayo sobre su historia natural (2da Edición) C.D.C.H. Universidad Central de Venezuela, Caracas 127 pp.
- Machado-Allison, A. 1994. Factors affecting fish communities in the flooded plains of Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 15(2) : 59-75.
- Machado-Allison, A. y Garcá, C. 1986. Foods habits and morphological changes during ontogeny in three serrasalmin species of the Venezuelan floodplains. *Copeia*, 1: 123-126.
- Machado-Allison, A., Mago, F; O. Castillo, R. Royero, C. Marrero, C. Lasso y F Provenzano. 1993b. Lista de especies de peces reportados en los diferentes cuerpos de agua de los Bajos Llanos de Venezuela. En: Los



- peces de los Llanos de Venezuela. Un Ensayo sobre su Historia Natural. 129-136. Universidad Central de Venezuela, CDCH, Caracas: 143 pp.
- Machado-Allison, A., Lasso, C. y Royero, R. 1993a. Inventario preliminar y aspectos ecológicos de los peces de los ríos Aguaro y Guaritico (Parque Nacional), Estado Guárico, Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 53 (139): 55-80.
- Machado-Allison, A., Chernoff, B., Silvera, C., Bonilla, A., López-Rojas, H., Lasso, C.A., Provenzano, F., Marcano, Carlos y Machado-Aranda, D. 1999. Inventario de los peces de la cuenca del río Caura, estado Bolívar, Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 19(4): 61-72.
- Mago-Leccia, F. 1966. Los peces de los Llanos de Venezuela. Instituto de Zoología Tropical. 33 pp.
- Mago-Leccia, F. 1970. Lista de los peces de Venezuela : incluyendo un estudio preliminar sobre la ictiogeografía del país. Ministerio de Agricultura y Cría. Oficina Nacional de Pesca Caracas-Venezuela.
- Mago-Leccia, F. 1978. Los peces de agua dulce de Venezuela. Cuadernos Lagoven. Caracas-Venezuela.
- Mago-Leccia, F. 1980. Clave para la identificación de los órdenes de peces de Venezuela. En *Biología Animal Laboratorio*: 307-310. R. Bodini y D. Rada (Comp). Ed. Ateneo. Caracas.
- Mago-Leccia, F. 1994. Electric fishes of the continental waters of america. Classification and catalogue of the electric fishes of the order gymnotiformes (Teleostei: Ostariophysii) with description of new genera and species. Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas , Matemáticas y Naturales (FUDECI), Caracas, 207 pp.
- Magurran, A. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton: Princeton University Press.
- Marrero, C., Machado-Allison, A., González, V. y Velázquez, J. 1988. Los Morichales del Oriente de Venezuela : su importancia en la distribución y ecología de los componentes de la ictiofauna dulceacuícola regional. *Acta Biol. Venez.* 17(4).



- May, R. M. 1978. The evolution of ecological systems. *Sci. Am.* 239: 160-176.
- Mérigoux, S; Ponton, D y Mérona, B. 1998. Fish richness and species-habitat relationships in two coastal streams of French Guiana, South America. *Env. Biol. Fish.* 51: 29-39.
- Miles, D. y Ricklefs, R. 1984. *The correlation between ecology and morphology* en deciduous forest passerine birds. *Ecology* 65(5), 1629-1640.
- MOP. 1970. Transporte de sedimentos en río de Venezuela. Departamento de Información Básica. División de Hidrología.
- Motta, K. B. Clifton, P. Hernández, y B. T. Eggold. 1995a. Ecomorphological correlates in ten species of subtropical seagrass fishes: diet and microhabitat utilization. *Environ. Biol. Fish.* 44:37-60.
- Motta, P. J. y K. M. Kotrschal 1992. Correlative, experimental, and comparative evolutionary approaches in ecomorphology. *Neth. J. Zoo.* 42: 400-415.
- Moyle, P y Senanayake, F. R. 1984. Resource partitioning among the fishes of teinforest streams in Siri Lanka. *J. Zool., Lond.* 202, 195-223.
- Mummert, J. R. y R. W. Drenner. 1986. Effect of fish size on the filtering efficiency and selective particle ingestion of a filter-feeding clupeid. *Transactions of the American Fisheries Society* 115:522-528.
- Nakamura, K. 2000. Comparación preliminar de la diversidad íctica en tres morichales con distintos niveles de intervención humana, cuenca baja del río Caura, Estado Bolívar, Venezuela. T. Licenciatura, Universidad Central de Venezuela. Instituto de Biología experimental. Caracas 157 pp.
- Nico, L. G y Taphorn, D. C. 1984. Biología de la curvinata *Placioscion squamosissimus*, en el modulo "Fernando Corrales" de la UNELLEZ, Edo Apure. *Revista de la UNELLEZ de ciencia y tecnología.* 2:31-39pp.
- Nico, L. G y Taphorn, D. C. 1988. Food habits of Piranhas in the Low Llanos of Venezuela. *Biotropica.* 20(4): 311-321.
- Nico, L. G y Thomerson, J. E. 1989. Ecology, Food habits and Spatial Interactions of Orinoco Basin Annual Killifish. *Acta Biol. Venez.*, 12(3-4): 106-120
- Nikolskii, G. V. 1963. *The ecology of fishes.* Academic Press, New York. (transl. From Russian by L. Birkett).



- Norberg, U. M. 1986. Morphology of the wings, legs, and tail of three coniferous forest tits, the goldcrest, and the treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 48:173-197.
- Núñez, M. J. y Weibezahn, F. 1986. Repartición de recursos alimentarios entre dos especies de peces sublitorales, *Aequidens pulcher* (Gill) y *Geophagus surinamensis* (Bloch), en el Lago de Valencia. *Acta Bio. Venez.*, 12(2): 24-33.
- Ojasti, J. 1986. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Caris y Pao. Edo. Anzoategui. Tomo V. Fauna. U.C.V. Meneven. Caracas. Venezuela.
- Ojasti, J. 1987. Fauna del Sur de Anzoategui. Publicaciones Ediciones Corpoven. 40 pp.
- Owen, T. G y Karr, J. R., 1978. Habitat structure and stream fish communities. *Ecology*, 59(3), pp 507-515.
- Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure: experimental studies between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15:93-120.
- Paine, R. T. 1976. Size-limited predation: an observational and experimental approach with the *Mytilus Pisaster* interaction. *Ecology* 57:858-873.
- Pérez, L. 1984. Uso del hábitat por la comunidad de peces de un río tropical asociado a un bosque. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, (121): 143-162.
- Pérez-Hernández D. 1983. Comportamiento hidrológico y sensibilidad ambiental de los morichales como sistemas fluviales. M.A.R.N.R. Serie de Informes técnicos: DGSIIA/127. Caracas-Venezuela.
- Pezold, F. 1998. Fish Diversity in an Isolated Artificial Wetland. *Journal of Freshwater Ecology*, (13): 2.
- Pezold, F; Crump B; Wheeler F. 1997. Seasonal Patterns of Fish Abundance in Two Mountain Creeks of The Little Missouri River Drainage, Arkansas. *Journal of Freshwater Ecology*, Vol. 12 (1): 51-60.
- Pianka, E. 1978. *Evolutionary Ecology* (2da ed.). Harper y Row Publ. 397pp.



- Ponte, V; Machado-Allison, A y Lasso C. 1999. La ictiofauna del Delta del Río Orinoco, Venezuela: una aproximación a su Diversidad. *Acta Biol. Venez.*, 19(3): 25-46 pp.
- Prejs, A 1979. Métodos para el estudio de los hábitos alimentarios y relaciones tróficas de peces. U.C.V. Caracas. 129 pp.
- Prejs, A y Prejs, K. 1987. Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in resource availability and resource use. *Oecologia* 71: 397-404.
- Provenzano, F. 1984. Aspectos de la reproducción en peces Gymnotiformes del bajo Llano de Venezuela. Trabajo de Ascenso, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 44 pp.
- Ricklefs, R. E. y Travis J. 1980. A morphological approach to the study of avian community organization. *Auk* 97:321-338.
- Ricklefs, R. E. y Miles D. B. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective, p. 13-41. In: *Ecological morphology: integrative organismal biology*. P. C. Wainwright and S. M. Reilly (Eds). Univ. Of Chicago Press, Chicago.
- Rodríguez, M. y Lewis, W. 1997. Structure of Fish Assemblages along environmental gradients in Floodplain Lakes of the Orinoco Rivers. *Ecol. Mon.* 67(1), 109-128.
- Sale, P. F. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *Am. Nat.* 111:337-359.
- Sale, P. F. 1980. Assemblages of fish on patch reefs-predictable or unpredictable? *Environ. Biol. Fish.* 5: 243-249.
- Sánchez, J. C., Rodríguez y Brandwisk, K. 1983. Caracterización fisicoquímica de los ríos Uracoa, Yabo y Morichal Largo. Informe INT-00683.83. Intevep. Caracas-Venezuela,.
- Sanchez, O y López, G. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomológica Mexicana.* 75: 119-145.
- Sánchez-V, R. M., Castro-P, W., Galvis-V, G. 1999. Similaridad de la composición íctica entre dos ambientes del río Yucao, sistema del río Meta, Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 23 (56)



- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Schultz, L. 1949. A further contribution to the Ichthyology of Venezuela. *Proc. U.S. Natl. Mus.*, 99: 1-211 pp.
- Scott, D. A. 1989. Design of wet land data sheet for database on Ramsar sites. Mimeograph. Report to Ramsar convention Bureau, Gland, Switzerland. 41 pp.
- Simpson, G. G. 1943. Mammals and the Nature of Continents. *Amer. J. Sci.*, 241: 1-31 pp.
- Sioli, H. 1975. Tropical rivers as expressions of their terrestrial environments. En: Goley F. y Medina, E. (Eds.) Tropical Ecological system. Trend in Terrestrial and Aquatic Research. Chapter 19: 275-288 Springer-Verlag, New York Inc.
- Soares, M; Almeida, R y Junk, W. 1969. The trophic status of the fish fauna in lago Camaleao, a macrophyte dominated floodplain lake in the middle Amazon. *Amazoniana*, 9 (4):511-526.
- Taphorn, D.C. 1992. The characiform fishes of the Apure river drainage, Venezuela. *Biollania* (4): edición especial. 537 pp.
- Taphorn, D. C y García, J.G 1991. El río claro y sus peces, con consideraciones de los impactos ambientales de las presas sobre la ictiofauna del bajo río Caroni. *Biollania*. 8: 23-45 pp.
- Ter Braak, C.J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- Toham, A. K y Teugels, G. G. 1998. Diversity patterns of fish assemblages in the Lower Ntem River Basin (Cameroon), with notes on potential effects of deforestation. *Arch. Hydrobiol.* 141(4) 421-446.
- Triola, F. M. 2000. Estadística Elemental. Addison Wesley Longman, México. 791 pp.
- Vari, R, P. y Malabarba L R. 1998. Neotropical Ichthyology: an Overview, En: Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes (1-10). Porto Alegre Eds. 603 pp.



- Vegas-Vilarrubia, T., J. P., y Herrera R. 1988. A physico-chemical survey of blackwater rivers from the Orinoco and the Amazon basins in Venezuela. *Arch. Hydrobio.* 111(4) :491-506.
- Velázquez, J. 1994. Plantas Acuáticas Vasculares de Venezuela. Universidad Central de Venezuela. CDCH, Caracas. 992 pp.
- Wainwright, P. 1988. Morphology y ecology: Functional basis of feeding constraints in Caribbean labrid fishes. *Ecology* 69:635-645.
- Wainwright, P. C y Reilly S. M. 1994. Introduction. En: Wainwright P. C. y S. M. Reilly (eds). *Ecological morphology: integrative organismal biology.* Univ. Of Chicago Press, Chicago.
- Welcomme, R. 1985. River fisheries. *FAO Fish Tech. Pap.* 262: 1-330.
- Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. *Am. Sci.* 65:590-597.
- Wikramanayake, E. D y Moyle, P. B 1989. Ecological structure of tropical fish assemblages in wet-zone streams of Sri Lanka. *J. Zool.* 218: 503-526.
- Wikramanayake, E. D. 1990. Ecomorphology and biogeography of a Tropical stream fish assemblage: Evolution of Assemblage structure. *Ecology*, 71(5): 1756-1764.
- Winemiller, K. 1989a. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81: 225-241.
- Winemiller, K. 1989b. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan Llanos. *Env. Biol. Fish.* 26: 177-199.
- Winemiller, K. 1990. Spatial and Temporal Variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs*, 60(3), 331-367.
- Winemiller, K. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, 61(4): 343-365.
- Winemiller, K O. 1996. Dynamic Diversity in Fish Assemblages of Tropical Rivers. (in press).
- Winemiller, K. O y Eric R. Pianka. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*, 60(1), 27-55.



-
- Zaret, T. M. 1980. Predation and Freshwater Communities. Yale University Press, New Haven. 187 pp.
- Zinck, A. 1980. Valles de Venezuela. Cuadernos Lagoven. 150 pp.
- Zoppi, E. 1986. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrogáficas de los ríos Caris y Pao. Edo. Anzoátegui. Tomo VI. Ecosistema Acuático U.C.V.- Meneven. Caracas-Venezuela.

APÉNDICES

Apéndice 1

RÍO PAO

Familia	Género	especie	individuos colectados/sp	abundancia relativa en %	Frecuencia de aparición	Constancia	
Anostomidae	<i>Abramites</i>	<i>hypselonotus</i>	1	0.051	1	20	
	<i>Leporinus</i>	<i>arcus</i>	1	0.051	1	20	
	<i>Schizodon</i>	<i>isognatum</i>	2	0.103	1	20	
Apteronotidae	<i>Sternarchoramphus</i>	<i>curvirostris</i>	1	0.051	1	20	
Apteronotidae	<i>Sternarchoramphus</i>	<i>macrostomus</i>	1	0.051	1	20	
Aspredinidae	<i>Bunocephalus</i>	<i>amaurus</i>	26	1.339	1	20	
Cichlidae	<i>Aequidens</i>	<i>pulcher</i>	13	0.669	2	40	
	<i>Apistogramma</i>	<i>hongsloi</i>	3	0.154	1	20	
	<i>Caquetia</i>	<i>kraussii</i>	1	0.051	1	20	
	<i>Crenicichla</i>	<i>saxatilis</i>	8	0.412	1	20	
Curimatidae	<i>Steindachneri</i>	<i>argenteus</i>	257	13.234	2	40	
Characidae	<i>Acestrocephalus</i>	<i>sp</i>	2	0.103	1	20	
	<i>Aphyocharax</i>	<i>alburnus</i>	26	1.339	1	20	
	<i>Aphyocharax</i>	<i>erythrurus</i>	58	2.987	3	60	
	<i>Astyanax</i>	<i>bimaculatus</i>	613	31.565	1	20	
	<i>Astyanax</i>	<i>macrolepis</i>	1	0.051	1	20	
	<i>Creagrutus</i>	<i>bolivari</i>	55	2.832	2	40	
	<i>Ctenobrycon</i>	<i>spilurus</i>	41	2.111	3	60	
	<i>Cheirodon</i>	<i>pulcher</i>	218	11.226	4	80	
	<i>Gephyrocharax</i>	<i>valencia</i>	112	5.767	1	20	
	<i>Knodus</i>	<i>breviceps</i>	169	8.702	2	40	
	<i>Kodus</i>	<i>meridae</i>	17	0.875	1	20	
	<i>Moenkhausia</i>	<i>copei</i>	3	0.154	1	20	
	<i>Paragoniates</i>	<i>alburnus</i>	29	1.493	2	40	
	<i>Poptella</i>	<i>orbicularis</i>	3	0.154	1	20	
	<i>Roebooides</i>	<i>dientonitu</i>	4	0.206	1	20	
	<i>Xenagoniates</i>	<i>bondi</i>	34	1.751	1	20	
	Characidiidae	<i>Characidium</i>	<i>fasciatum</i>	54	2.781	2	40
	Engraulidae	<i>Engraulisoma</i>	<i>taeniatum</i>	2	0.103	1	20
	Erythrinidae	<i>Hoplias</i>	<i>malabaricus</i>	7	0.360	1	20
	Lesbiasinidae	<i>Pyrrhulina</i>	<i>brevis</i>	6	0.309	2	40
Loricariidae	<i>Farlowella</i>	<i>acus</i>	11	0.566	2	40	
	<i>Farlowella</i>	<i>vittata</i>	20	1.030	1	20	
	<i>Hypoptopoma</i>	<i>thoracatum</i>	17	0.875	1	20	
	<i>Hypostomus</i>	<i>plecostomus</i>	30	1.545	2	40	
	<i>Panaque</i>	<i>negrolineatus</i>	2	0.103	1	20	
	<i>Rineloricaria</i>	<i>sp1</i>	20	1.030	2	40	
	Parodontidae	<i>Parodon</i>	<i>apolinan</i>	1	0.051	1	20
Pimelodidae	<i>Imparfinis</i>	<i>sp1</i>	11	0.566	1	20	
	<i>Microglanis</i>	<i>poecilus</i>	9	0.463	1	20	
	<i>Pimelodella</i>	<i>gracilis</i>	21	1.081	1	20	
	<i>Pimelodus</i>	<i>blochii</i>	5	0.257	2	40	
	<i>Rhamdia</i>	<i>quelen</i>	9	0.463	1	20	
Poeciliidae	<i>Lesbistes</i>	<i>reticulatus</i>	15	0.772	2	40	
Trychomcteridae	<i>Acantophoma</i>	<i>bondi</i>	1	0.051	1	20	
		total	1942	100.000			

Apéndice 2

RÍO MOQUETE

Familia	Género	especie	individuos colectados/sp	abundancia relativa en %	Frecuencia de aparición	Constancia
Anostomidae	<i>Leporinus</i>	<i>friderici</i>	1	0.018	1	20
Apteronotidae	<i>Adontosternarchus</i>	<i>devenanzi</i>	1	0.018	1	20
	<i>Apteronotus</i>	<i>albifrons</i>	1	0.018	1	20
	<i>Sternarchorhynchus</i>	<i>curvirrostris</i>	1	0.018	1	20
Cichlidae	<i>Caquetaia</i>	<i>kraussi</i>	3	0.055	2	40
	<i>Apistogramma</i>	<i>hongloi</i>	21	0.385	1	20
	<i>Apistogramma</i>	<i>ortmani</i>	16	0.293	1	20
	<i>Cichlasoma</i>	<i>orinocense</i>	26	0.476	2	40
	<i>Crenicichla</i>	<i>saxatilis</i>	20	0.366	3	60
	<i>Mesonauta</i>	<i>insignis</i>	11	0.202	1	20
	<i>Satanoperca</i>	<i>mapiritensis</i>	11	0.202	3	60
Curimatidae	<i>Curimatella</i>	<i>inmaculata</i>	66	1.209	3	60
	<i>Cyphocharax</i>	<i>spilurus</i>	34	0.623	2	40
	<i>Steindachnerina</i>	<i>argentea</i>	10	0.183	2	40
Characidae	<i>Acestrorhynchus</i>	<i>falcatus</i>	5	0.092	3	60
	<i>Astyanax</i>	<i>bimaculatus</i>	102	1.869	3	60
	<i>Brachichalcinus</i>	<i>guianensis</i>	25	0.458	2	40
	<i>Bryconops</i>	<i>caudomaculatus</i>	51	0.934	2	40
	<i>Ctenobrycon</i>	<i>spilurus</i>	29	0.531	2	40
	<i>Cheirodon</i>	<i>pulcher</i>	310	5.680	4	80
	<i>Gymnocorimbus</i>	<i>thayeri</i>	255	4.672	3	60
	<i>Hemigrammus</i>	<i>rodwayi</i>	1284	23.525	4	80
	<i>Hyphessobrycon</i>	<i>minimus</i>	1599	29.296	4	80
	<i>Moenkhausia</i>	<i>copei</i>	967	17.717	3	60
	<i>Moenkhausia</i>	<i>lepidura</i>	11	0.202	1	20
	<i>Myleus</i>	<i>sp</i>	21	0.385	1	20
	<i>Myleus</i>	<i>torquatus</i>	10	0.183	2	40
	<i>Pristella</i>	<i>maxillaris</i>	30	0.550	2	40
	<i>Serrasalmus</i>	<i>rhombus</i>	2	0.037	1	20
	Characidiidae	<i>Characidium</i>	<i>zebra</i>	62	1.136	2
Erythrinidae	<i>Hoplerethrinus</i>	<i>unitaeniatus</i>	1	0.018	2	40
	<i>Hoplias</i>	<i>malabaricus</i>	14	0.257	1	20
Gymnotidae	<i>Gymnotus</i>	<i>carapo</i>	8	0.147	2	40
Hypopomidae	<i>Microsternarchus</i>	<i>bilineatus</i>	7	0.128	2	40
Lebiasinidae	<i>Cochliodon</i>	<i>sp</i>	1	0.018	1	20
	<i>Copella</i>	<i>nattereri</i>	157	2.877	2	40
	<i>Pyrrhulina</i>	<i>brevis</i>	51	0.934	2	40
Loricariidae	<i>Farlowella</i>	<i>acus</i>	2	0.037	1	20
	<i>Hypostomus</i>	<i>plecostomus</i>	1	0.018	2	40
Parodontidae	<i>Parodon</i>	<i>apolinari</i>	1	0.018	1	20
Pimelodidae	<i>Pimelodella</i>	<i>gracilis</i>	2	0.037	2	40
Poeciliidae	<i>Lebistes</i>	<i>reticulatus</i>	135	2.473	3	60
	<i>Poecilia</i>	<i>bondi</i>	6	0.110	2	40
Rivulidae	<i>Rivulus</i>	<i>bondi</i>	36	0.660	2	40
Sternopygidae	<i>Eigenmania</i>	<i>virescens</i>	33	0.605	2	40
	<i>Sternopygus</i>	<i>macrurus</i>	18	0.330	2	40
Total			5458	100.000		

Familia	Género	especie	individuos colectados/sp	abundancia relativa en %	Frecuencia de aparición	Constancia	
Apteronotidae	<i>Adontosternarchus</i>	<i>devenanazi</i>	1	0.033	1	20	
Auchenipteridae	<i>Bunocephalus</i>	<i>romani</i>	9	0.299	1	20	
Cichlidae	<i>Aequidens</i>	<i>sp</i>	20	0.664	2	40	
	<i>Cichlasoma</i>	<i>orinocense</i>	13	0.432	2	40	
	<i>Crenicichla</i>	<i>saxatilis</i>	10	0.332	3	60	
	<i>Mesonauta</i>	<i>insignis</i>	11	0.365	3	60	
	<i>Satanoperca</i>	<i>mapiritensis</i>	39	1.295	2	40	
Curimatidae	<i>Curimatella</i>	<i>inmaculata</i>	6	0.199	1	20	
	<i>Cyphocharax</i>	<i>spilurus</i>	49	1.627	2	40	
Characidae	<i>Steindachnerina</i>	<i>argenteus</i>	3	0.100	3	60	
	<i>Aphyocharax</i>	<i>erythrurus</i>	1	0.033	3	60	
	<i>Astyanax</i>	<i>bimaculatus</i>	112	3.720	3	60	
	<i>Astyanax</i>	<i>microlepis</i>	1	0.033	3	60	
	<i>Brachichalcinus</i>	<i>guianensis</i>	14	0.465	3	60	
	<i>Creagrutus</i>	<i>bolivari</i>	4	0.133	1	20	
	<i>Ctenobrycon</i>	<i>spilurus</i>	3	0.100	3	60	
	<i>Cheirodon</i>	<i>pulcher</i>	436	14.480	3	60	
	<i>Gephyrocharax</i>	<i>valencia</i>	185	6.144	3	60	
	<i>Gymnocorymbus</i>	<i>thayeri</i>	33	1.096	4	80	
	<i>Hemigrammus</i>	<i>micropterus</i>	108	3.587	3	60	
	<i>Hemigrammus</i>	<i>rodwayi</i>	289	9.598	3	60	
	<i>Hyphessobrycon</i>	<i>minimus</i>	888	29.492	3	60	
	<i>Moenkhausia</i>	<i>copei</i>	370	12.288	3	60	
	<i>Moenkhausia</i>	<i>dichrourea</i>	1	0.033	3	60	
	<i>Moenkhausia</i>	<i>oligolepis</i>	14	0.465	3	60	
	<i>Myleus</i>	<i>torquatus</i>	3	0.100	3	60	
	<i>Pristella</i>	<i>maxillaris</i>	8	0.266	1	20	
	<i>Roeboides</i>	<i>dientonitu</i>	2	0.066	3	60	
	<i>Tetragonopterus</i>	<i>chalceus</i>	4	0.133	3	60	
	Characidiidae	<i>Characidium</i>	<i>zebra</i>	28	0.930	3	60
	Erythrinidae	<i>Hoplerythrinus</i>	<i>unitaniatus</i>	2	0.066	3	60
		<i>Hoplias</i>	<i>malabaricus</i>	10	0.332	3	60
	Gymnotidae	<i>Gymnotus</i>	<i>carapo</i>	22	0.731	3	60
	Lebiasinidae	<i>Copella</i>	<i>nattereri</i>	71	2.358	3	60
		<i>Pyrrhulina</i>	<i>brevis</i>	20	0.664	3	60
	Loricariidae	<i>Farlowella</i>	<i>acus</i>	1	0.033	3	60
<i>Lasiancistrus</i>		<i>sp1</i>	1	0.033	3	60	
<i>Rineloricaria</i>		<i>sp1</i>	13	0.432	3	60	
Pimelodidae	<i>vittata</i>		2	0.066	3	60	
	<i>Microglanis</i>	<i>poecilus</i>	12	0.399	3	60	
	<i>Pimelodella</i>	<i>gracilis</i>	8	0.266	3	60	
Poeciliidae	<i>Rhamdia</i>	<i>quelen</i>	2	0.066	3	60	
	<i>Poecilia</i>	<i>reticulata</i>	49	1.627	3	60	
Rivulidae	<i>Rivulus</i>	<i>bondi</i>	1	0.033	3	60	
Sternopygidae	<i>Sternopygus</i>	<i>macruurs</i>	2	0.066	3	60	
Synbranchidae	<i>Symbranchus</i>	<i>marmoratus</i>	1	0.033	1	20	
totales			3011	100.000			

Familia	Género	especie	individuos colectados/sp	abundancia relativa en %	Frecuencia de aparición	Constancia	
Apteronotidae	<i>Adontosternarchus</i>	<i>devenanzi</i>	22	0.278	2	40	
	<i>Apteronotus</i>	<i>albifrons</i>	8	0.101	1	20	
Auchenipteridae	<i>Parauchenipterus</i>	<i>galeatus</i>	1	0.013	1	20	
	<i>Bunocephalus</i>	<i>amaurus</i>	9	0.114	2	40	
	<i>Tatia</i>	<i>galaxia</i>	1	0.013	1	20	
		<i>romani</i>	2	0.025	1	20	
		<i>sp1</i>	7	0.088	1	20	
Belontiidae	<i>Potamorhaphis</i>	<i>guianensis</i>	5	0.063	3	60	
Callichthyidae	<i>Corydoras</i>	<i>wotroi</i>	3	0.038	2	40	
Cetopsidae	<i>Helogenes</i>	<i>sp1</i>	1	0.013	1	20	
Cichlidae	<i>Acaronia</i>	<i>vultuosa</i>	11	0.139	2	40	
	<i>Aequidens</i>	<i>sp</i>	87	1.098	3	60	
	<i>Apistogramma</i>	<i>guttata</i>	25	0.315	3	60	
	<i>Apistogramma</i>	<i>hongloi</i>	9	0.114	2	40	
	<i>Cichla</i>	<i>ocelaris</i>	3	0.038	3	60	
	<i>Cichlasoma</i>	<i>orinocense</i>	40	0.505	1	20	
	<i>Crenicichla</i>	<i>saxatilis</i>	67	0.846	3	60	
	<i>Geophagus</i>	<i>sp</i>	9	0.114	2	40	
	<i>Heros</i>	<i>severus</i>	110	1.388	4	80	
	<i>Mesonauta</i>	<i>insignis</i>	41	0.517	4	80	
	<i>Nannacara</i>	<i>sp1</i>	1	0.013	1	20	
	<i>Satanoperca</i>	<i>mapiritensis</i>	38	0.480	2	40	
	Curimatidae	<i>Curimatella</i>	<i>dorsalis</i>	1	0.013	1	20
		<i>Curimatella</i>	<i>inmaculata</i>	2	0.025	1	20
		<i>Curimatopsis</i>	<i>macrolepis</i>	1	0.013	1	20
		<i>Cyphocharax</i>	<i>spilurus</i>	171	2.158	3	60
		<i>Steindachnerina</i>	<i>argentea</i>	14	0.177	2	40
	Characidae	<i>Acestrorhynchus</i>	<i>falcatus</i>	15	0.189	4	80
		<i>Acestrorhynchus</i>	<i>microlepis</i>	16	0.202	1	20
		<i>Aphyocharax</i>	<i>erythrurus</i>	63	0.795	4	80
<i>Astyanax</i>		<i>macrolepis</i>	2	0.025	1	20	
<i>Brachichalcinus</i>		<i>orbicularis</i>	120	1.514	4	80	
<i>Bryconops</i>		<i>cf melanurus</i>	657	8.291	4	80	
<i>Bryconops</i>		<i>caudomaculatus</i>	214	2.701	2	40	
<i>Ctenobrycon</i>		<i>spilurus</i>	2	0.025	2	40	
<i>Cheirodon</i>		<i>pulcher</i>	133	1.678	4	80	
<i>Gnathocharax</i>		<i>steindachnerina</i>	2	0.025	1	20	
<i>Gymnocorymbus</i>		<i>thayeri</i>	5	0.063	2	40	
<i>Hemigrammus</i>		<i>micropterus</i>	638	8.051	4	80	
<i>Hemigrammus</i>		<i>rodwayi</i>	158	1.994	4	80	
<i>Heterocharax</i>		<i>macrolepis</i>	5	0.063	1	20	
<i>Hyphessobrycon</i>		<i>minus</i>	3176	40.081	3	60	
<i>Iguanodectus</i>		<i>spilurus</i>	1	0.013	1	20	
<i>Metynnis</i>		<i>argenteus</i>	3	0.038	2	40	

	<i>Moenkhausia</i>	<i>copei</i>	1029	12.986	5	100
	<i>Moenkhausia</i>	<i>lepidura</i>	3	0.038	2	40
	<i>Myleus</i>	<i>rubripinnis</i>	2	0.025	2	40
	<i>Myleus</i>	<i>torquatus</i>	4	0.050	1	20
	<i>Pristella</i>	<i>maxillaris</i>	381	4.808	5	100
	<i>Pristobrycon</i>	<i>striolatus</i>	32	0.404	3	60
	<i>Roeboides</i>	<i>dientonitu</i>	23	0.290	2	40
Characidiidae	<i>Characidium</i>	<i>zebra</i>	15	0.189	2	40
Electrophoridae	<i>Electrophorus</i>	<i>electricus</i>	3	0.038	2	40
Erythrinidae	<i>Hoplerythrus</i>	<i>unitaeniatus</i>	2	0.025	1	20
	<i>Hoplias</i>	<i>malabaricus</i>	14	0.177	3	60
Gasteropelecidae	<i>Gasteropelecus</i>	<i>sternida</i>	1	0.013	1	20
Gymnotidae	<i>Gymnotus</i>	<i>carapo</i>	7	0.088	2	40
Hypopomidae	<i>Microsternarchus</i>	<i>bilineatus</i>	26	0.328	4	80
Lebiasinidae	<i>Nannostomus</i>	<i>eques</i>	10	0.126	1	20
	<i>Pyrrhulina</i>	<i>brevis</i>	123	1.552	4	80
Loricariidae	<i>Ancistrus</i>	<i>sp1</i>	3	0.038	1	20
	<i>Aphanotorulus</i>	<i>amnophilus</i>	3	0.038	1	20
	<i>Farlowella</i>	<i>acus</i>	29	0.366	3	60
	<i>Farlowella</i>	<i>vittata</i>	6	0.076	2	40
	<i>Hypostomus</i>	<i>plecostomus</i>	13	0.164	1	20
	<i>Hypostomus</i>	<i>surinamensis</i>	1	0.013	1	20
	<i>Loricaria</i>	<i>cataphracta</i>	3	0.038	1	20
	<i>Loricariichthys</i>	<i>brunneus</i>	3	0.038	1	20
	<i>Rineloricaria</i>	<i>sp1</i>	9	0.114	2	40
Nandidae	<i>Polycentrus</i>	<i>schomburgki</i>	24	0.303	4	80
Pimelodidae	<i>Pimelodella</i>	<i>gracilis</i>	61	0.770	3	60
	<i>Rhamdia</i>	<i>quelen</i>	7	0.088	3	60
	<i>Rhamdia</i>	<i>sebae</i>	5	0.063	1	20
Poeciliidae	<i>Poecilia</i>	<i>reticulata</i>	14	0.177	2	40
Rivulidae	<i>Rivulus</i>	<i>deltaphilus</i>	3	0.038	2	40
Scianidae	<i>Plagioscion</i>	<i>squamosissimus</i>	3	0.038	1	20
Sternopygidae	<i>Eigenmania</i>	<i>macrops</i>	10	0.126	1	20
	<i>Eigenmania</i>	<i>virescens</i>	109	1.376	4	80
	<i>Sternopygus</i>	<i>macrurus</i>	28	0.353	2	40
Trichomycteridae	<i>Ochmacantus</i>	<i>orinoco</i>	4	0.050	1	20
	<i>Paravandellia</i>	<i>sp1</i>	2	0.025	2	40
		totales	7924	100.000		

Apéndice 5

Número correspondiente a cada especie en el Análisis de Componentes

Principales

GRUPO 1		TRES MORICHALES	
Número	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
5	Apterontidae	<i>Adontosternachus</i>	<i>devenanazi</i>
30	Characidae	<i>Gymnocorymbus</i>	<i>thayeri</i>
32	Characidae	<i>Hemigramus</i>	<i>rodwayi</i>
36	Characidae	<i>Hyphessobrycon</i>	<i>minus</i>
46	Characidae	<i>Myleus</i>	<i>torquatus</i>
50	Characidae	<i>Pristella</i>	<i>maxillaris</i>
68	Cichlidae	<i>Cichlasoma</i>	<i>bimaculatum</i>
72	Cichlidae	<i>Satanoperca</i>	<i>jurupari</i>
73	Cichlidae	<i>Mesonauta</i>	<i>festivus</i>
77	Curimatidae	<i>Curimatella</i>	<i>spilura</i>
78	Curimatidae	<i>Curimatella</i>	<i>inmaculata</i>
81	Cyprinodontidae	<i>Rivulus</i>	<i>bondi</i>
87	Gymnotidae	<i>Gymnotus</i>	<i>carapo</i>
113	Sternopygidae	<i>Sternopygus</i>	<i>macruus</i>

GRUPO 2		PAO	
Número	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
2	Anostomidae	<i>Abramites</i>	<i>hypselonotus</i>
3	Anostomidae	<i>Leporinus</i>	<i>arcus</i>
4	Anostomidae	<i>Schizodon</i>	<i>isognatum</i>
6	Apterontidae	<i>Sternarchorhynchus</i>	<i>macrostomus</i>
17	Characidae	<i>Acestrocephalus</i>	<i>sp1</i>
19	Characidae	<i>Aphyocharax</i>	<i>alburnus</i>
38	Characidae	<i>Knodus</i>	<i>breviceps</i>
39	Characidae	<i>Knodus</i>	<i>meridae</i>
49	Characidae	<i>Paragoniates</i>	<i>alburnus</i>
55	Characidae	<i>Schizodon</i>	<i>isognatum</i>
59	Characidae	<i>Xenagoniates</i>	<i>bondi</i>
67	Cichlidae	<i>Caquetia</i>	<i>kraussi</i>
85	Engraulidae	<i>Engraulisoma</i>	<i>taeniatum</i>
99	Loricariidae	<i>Panaque</i>	<i>negrolineatus</i>
106	Pimelodidae	<i>Imparfinis</i>	<i>sp1</i>
118	Trychomictoridae	<i>Acantopoma</i>	<i>bondi</i>
119	Pimelodiidae	<i>Pimelodus</i>	<i>blochii</i>
120	Loricariidae	<i>Hypoptopoma</i>	<i>thoracatum</i>

GRUPO 3		CARIS-M.LARGO Y PAO	
Número	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
18	Belontiidae	<i>Potamorhaphys</i>	<i>guianensis</i>
23	Characidae	<i>Astyanax</i>	<i>macrolepis</i>
52	Characidae	<i>Roeboides</i>	<i>clayi</i>
62	Cichlidae	<i>Aequidens</i>	<i>pulcher</i>
96	Loricariidae	<i>Farkowella</i>	<i>vittata</i>
100	Loricariidae	<i>Rineloricaria</i>	<i>sp1</i>
108	Pimelodidae	<i>Rhamdia</i>	<i>quelen</i>

Apéndice 5

GRUPO 4 TRES MORICHALES

Número	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
1	Anastomidae	<i>Leporinus</i>	<i>fridenci</i>
20	Characidae	<i>Acestrorhynchus</i>	<i>falcatus</i>
25	Characidae	<i>Bryconops</i>	<i>caudomaculatus</i>
44	Characidae	<i>Moenkhausia</i>	<i>lepidura</i>
56	Characidae	<i>Serrasalmus</i>	<i>rhombeus</i>
88	Hypopomidae	<i>Microsternarchus</i>	<i>bilineatus</i>
114	Sternopygidae	<i>Eigenmania</i>	<i>virescens</i>

GRUPO 5 TRES MORICHALES

Número	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
13	Auchenipteridae	<i>Tatia</i>	<i>romani</i>
33	Characidae	<i>Hemigramus</i>	<i>micropterus</i>
74	Cichlidae	<i>Geophagus</i>	<i>surinamensis</i>
115	Sternopygidae	<i>Symbranchus</i>	<i>marmoratus</i>

GRUPO 6 MOQUETE-CARIS

Número	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
43	Characidae	<i>Moenkhausia</i>	<i>oligolepis</i>
45	Characidae	<i>Moenkhausia</i>	<i>dichroura</i>
58	Characidae	<i>Tetragonopterus</i>	<i>calceus</i>
98	Loricariidae	<i>Lasiancistrus</i>	<i>sp1</i>
110	Rhamphichthyidae	<i>Gymnorhamphichtys</i>	<i>hypostomus</i>

GRUPO 7 MOQUETE-CARIS

Número	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
35	Characidae	<i>Copella</i>	<i>nattereri</i>

GRUPO 8 MOQUETE-CARIS

Número	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
8	Apterontidae	<i>Adontosternachus</i>	<i>devenanazi</i>
24	Characidae	<i>Brachichalcinus</i>	<i>guianensis</i>
41	Characidae	<i>Milopus</i>	<i>sp1</i>
66	Cichlidae	<i>Apistogramma</i>	<i>ortmani</i>

GRUPO 9 CARIS-PAO

Número	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
27	Characidae	<i>Creagrutus</i>	<i>bolivari</i>
29	Characidae	<i>Gephyrocharax</i>	<i>valencia</i>
105	Pimelodidae	<i>Microglanis</i>	<i>poecilus</i>

GRUPO 10 MOQUETE Y PAO

Número	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
7	Apterontidae	<i>Sternarchorhynchus</i>	<i>curvirostris</i>
104	Parodontidae	<i>Parodon</i>	<i>apolinari</i>

GRUPO 11 MORICAL LARGO-PAO

Número	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
9	Aspredinidae	<i>Bunocephalus</i>	<i>amaurus</i>
51	Characidae	<i>Poptella</i>	<i>orbicularis</i>

Apéndice 5

GRUPO 12 MOQUETE- M. LARGO- PAO

Número	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
65	Cichlidae	<i>Apistogramma</i>	<i>hongsloui</i>
90	Hypostomidae	<i>Hypostomus</i>	<i>plecostomus</i>

GRUPO 13 MORICHAL LARGO

Número	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
10	Auchenipteridae	<i>Parauchenipterus</i>	<i>galeatus</i>
11	Auchenipteridae	<i>Bunocephalus</i>	<i>amaurus</i>
12	Auchenipteridae	<i>Tatia</i>	<i>sp1</i>
14	Auchenipteridae	<i>Tatia</i>	<i>galaxia</i>
15	Belontiidae	<i>Potamorhaphys</i>	<i>guianensis</i>
16	Callichthyidae	<i>Corydoras</i>	<i>wotroi</i>
21	Characidae	<i>Acestrorhynchus</i>	<i>microlepis</i>
26	Characidae	<i>Bryconops</i>	<i>melanurus</i>
31	Characidae	<i>Gnatocharax</i>	<i>steindachnerina</i>
34	Characidae	<i>Heterocharax</i>	<i>macrolepis</i>
37	Characidae	<i>Hyphessobrycon</i>	<i>sp1</i>
40	Characidae	<i>Metynnis</i>	<i>argenteus</i>
47	Characidae	<i>Myleus</i>	<i>rubripinnis</i>
53	Characidae	<i>Pristobrycon</i>	<i>striolatus</i>
54	Characidae	<i>Pygocentrus</i>	<i>caribe</i>
61	Characidae	<i>Iguanodectes</i>	<i>spiluurs</i>
63	Cichlidae	<i>Acaronia</i>	<i>nassa</i>
64	Cichlidae	<i>Apistogramma</i>	<i>guttata</i>
70	Cichlidae	<i>Astronotus</i>	<i>ocellatus</i>
71	Cichlidae	<i>Cichla</i>	<i>ocelaris</i>
75	Cichlidae	<i>Heros</i>	<i>severus</i>
76	Cichlidae	<i>Nannacara</i>	<i>sp1</i>
79	Curimatidae	<i>Curimatella</i>	<i>dorsalis</i>
80	Curimatidae	<i>Curimatopsis</i>	<i>macrolepis</i>
82	Electrophoridae	<i>Electrophorus</i>	<i>electricus</i>
86	Gasteropelcidae	<i>Gasteropelecus</i>	<i>orbicularis</i>
89	Helogenidae	<i>Helogenes</i>	<i>sp1</i>
92	Lebiasinidae	<i>Nannostomus</i>	<i>eques</i>
94	Loricariidae	<i>Ancistrus</i>	<i>sp1</i>
95	Loricariidae	<i>Aphanotorulus</i>	<i>watwata</i>
97	Loricariidae	<i>Hypostomus</i>	<i>surinamensis</i>
101	Loricariidae	<i>Loricariichthys</i>	<i>brunnes</i>
102	Loricariidae	<i>Loricaria</i>	<i>cataphracta</i>
103	Nandidae	<i>Polycentrus</i>	<i>schomburgki</i>
111	Scianidae	<i>Plagiacion</i>	
112	Sternopygidae	<i>Eigenmania</i>	<i>macrops</i>
116	Trychomictoridae	<i>Ochmacantus</i>	<i>orinoco</i>
117	Trychomictoridae	<i>Paravandellia</i>	<i>Sp1</i>
121	Pimelodidae	<i>Rhamdia</i>	<i>cebae</i>

Apéndice 6

Valores de correlación entre variables ambientales y especies en cada uno de los ejes

Ejes	1	2	3	4
Eigenvalues	.408	.303	.247	.180
Species-environment correlations	.921	.946	.968	.902
Cumulative percentage variance				
of species data	9.7	16.8	22.7	27
of species-environment relation	31.8	55.4	74.6	88.6

Grupos Tróficos

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	ALIMENTO
Anostomidae	<i>Leporinus</i>	<i>fridenci</i>	1 omnívoro
Cichlidae	<i>Apistogramma</i>	<i>hongsloui</i>	1
Cichlidae	<i>Apistogramma</i>	<i>ortmani</i>	1
Cichlidae	<i>Cichlasoma</i>	<i>bimaculatum</i>	1
Cichlidae	<i>Mesonauta</i>	<i>festivus</i>	1
Cichlidae	<i>Satanoperca</i>	<i>jurupari</i>	1
Characidae	<i>Astyanax</i>	<i>bimaculatus</i>	1
Characidae	<i>Brachichalcinus</i>	<i>guianensis</i>	1
Characidae	<i>Bryconops</i>	<i>caudomaculatus</i>	1
Characidae	<i>Ctenobrycon</i>	<i>spilurus</i>	1
Characidae	<i>Gymnocorymbus</i>	<i>thayeri</i>	1
Characidae	<i>Hemigrammus</i>	<i>rodwayi</i>	1
Characidae	<i>Hyplessobrycon</i>	<i>minimus</i>	1
Characidae	<i>Moenkhausia</i>	<i>copei</i>	1
Characidae	<i>Moenkhausia</i>	<i>lepidura</i>	1
Characidae	<i>Odontostilbe</i>	<i>pulchra</i>	1
Characidae	<i>Pristella</i>	<i>maxillaris</i>	1
Characidiidae	<i>Characidium</i>	<i>fasciatum</i>	1
Pimelodidae	<i>Pimelodella</i>	<i>gracilis</i>	1
Apteronotidae	<i>Adontosternachus</i>	<i>devenanazi</i>	2 insectívoro
Apteronotidae	<i>Apteronotus</i>	<i>albifrons</i>	2
Apteronotidae	<i>Sternarchorhynchus</i>	<i>curvirostris</i>	2
Cichlidae	<i>Crenicichla</i>	<i>saxatilis</i>	2
Cyprinodontidae	<i>Rivulus</i>	<i>bondi</i>	2
Lebiasinidae	<i>Pyrrhulina</i>	<i>brevis</i>	2
Poeciliidae	<i>Lesbistes</i>	<i>reticulatus</i>	2
Sternopygidae	<i>Eigenmania</i>	<i>virescens</i>	2
Sternopygidae	<i>Sternopygus</i>	<i>macruus</i>	2
Curimatidae	<i>Curimatella</i>	<i>inmaculata</i>	3 detritívora
Curimatidae	<i>Cyphocharax</i>	<i>spilura</i>	3
Curimatidae	<i>Steindachnerina</i>	<i>argenteus</i>	3
Hypostomidae	<i>Hypostomus</i>	<i>plecostomus</i>	3
Lebiasinidae	<i>Copella</i>	<i>nattereri</i>	3
Loricariidae	<i>Farlowella</i>	<i>acus</i>	3
Parodontidae	<i>Parodon</i>	<i>apolinari</i>	3
Cichlidae	<i>Caquetia</i>	<i>kraussi</i>	4 piscívoro
Characidae	<i>Acestrorhynchus</i>	<i>falcatus</i>	4
Characidae	<i>Serrasalmus</i>	<i>rhombeus</i>	4
Erythrinidae	<i>Hoplerythrus</i>	<i>unitaniatus</i>	4
Erythrinidae	<i>Hoplias</i>	<i>malabaricus</i>	4
Gymnotidae	<i>Gymnotus</i>	<i>carapo</i>	4
Characidae	<i>Milopus</i>	<i>sp1</i>	5 herbívoro
Characidae	<i>Myleus</i>	<i>torquatus</i>	5

Familia	Género	Especie	Alimento
Cichlidae	<i>Cichlasoma</i>	<i>bimaculatum</i>	1omnívoro
Cichlidae	<i>Mesonauta</i>	<i>festivus</i>	1
Cichlidae	<i>Satanoperca</i>	<i>jurupari</i>	1
Characidae	<i>Aphyocharax</i>	<i>erythrus</i>	1
Characidae	<i>Astyanax</i>	<i>bimaculatus</i>	1
Characidae	<i>Astyanax</i>	<i>macrolepis</i>	1
Characidae	<i>Brachichalcinus</i>	<i>guianensis</i>	1
Characidae	<i>Crenobrycon</i>	<i>spilurus</i>	1
Characidae	<i>Creagrutus</i>	<i>bolivari</i>	1
Characidae	<i>Gymnocorymbus</i>	<i>thayeri</i>	1
Characidae	<i>Hemigrammus</i>	<i>micropterus</i>	1
Characidae	<i>Hemigrammus</i>	<i>rodwayi</i>	1
Characidae	<i>Hyphessobrycon</i>	<i>minimus</i>	1
Characidae	<i>Moenkhausia</i>	<i>copei</i>	1
Characidae	<i>Moenkhausia</i>	<i>dichroua</i>	1
Characidae	<i>Moenkhausia</i>	<i>oligolepis</i>	1
Characidae	<i>Odontostilbe</i>	<i>pulchra</i>	1
Characidae	<i>Pristella</i>	<i>maxillaris</i>	1
Pimelodidae	<i>Pimelodella</i>	<i>gracilis</i>	1
Pimelodidae	<i>Rhamdia</i>	<i>quelen</i>	1
Apteranotidae	<i>Adontosternachus</i>	<i>devenanazi</i>	2 insectívoro
Auchenipteridae	<i>Tatia</i>	<i>romani</i>	2
Cichlidae	<i>Crenicichla</i>	<i>saxatilis</i>	2
Cyprinodontidae	<i>Rivulus</i>	<i>boni</i>	2
Characidae	<i>Ephyrocharax</i>	<i>valencia</i>	2
Characidae	<i>Roeboides</i>	<i>dayi</i>	2
Characidae	<i>Tetragonopterus</i>	<i>calceus</i>	2
Lebiasinidae	<i>Pyrrhulina</i>	<i>brevis</i>	2
Pimelodidae	<i>Microglanis</i>	<i>poecilus</i>	2
Poeciliidae	<i>Lebistes</i>	<i>reticulatus</i>	2
Sternopygidae	<i>Sternopygus</i>	<i>macruus</i>	2
Curimatidae	<i>Cyphocharax</i>	<i>spilura</i>	3 detritívoro
Curimatidae	<i>Steindachnerina</i>	<i>argenteus</i>	3
Characidae	<i>Copella</i>	<i>nattereri</i>	3
Loricariidae	<i>Farlowella</i>	<i>acus</i>	3
Loricariidae	<i>Farlowella</i>	<i>vittata</i>	3
Loricariidae	<i>Lasiancistrus</i>	<i>spi</i>	3
Loricariidae	<i>Rineloricaria</i>	<i>spi</i>	3
Cichlidae	<i>Aequidens</i>	<i>pulcher</i>	4 piscívoro
Gymnotidae	<i>Gymnotus</i>	<i>carapo</i>	4
Herythrinidae	<i>Hoplerythrus</i>	<i>unitaniatus</i>	4
Herythrinidae	<i>Hoplias</i>	<i>malabaricus</i>	4
Sternopygidae	<i>Symbranchus</i>	<i>marmoratus</i>	4
Curimatidae	<i>Cyphocharax</i>	<i>immaculata</i>	5 herbívoro
Characidae	<i>Myleus</i>	<i>torquatus</i>	5

Apéndice 7

RIO MORICHAL LARGO

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	ALIMENTO
Anostomidae	<i>Leporinus</i>	<i>Fridenci</i>	1 omnívoro
Cichlidae	<i>Apistogramma</i>	<i>Hongsloi</i>	1
Cichlidae	<i>Cichlasoma</i>	<i>Bimaculatum</i>	1
Cichlidae	<i>Geophagus</i>	<i>Surinamensis</i>	1
Cichlidae	<i>Heros</i>	<i>Severus</i>	1
Cichlidae	<i>Mesonauta</i>	<i>Festivus</i>	1
Cichlidae	<i>Nannacara</i>	<i>sp1</i>	1
Cichlidae	<i>Satanoperca</i>	<i>Jurupari</i>	1
Characidae	<i>Aphyocharax</i>	<i>Erythrurus</i>	1
Characidae	<i>Astyanax</i>	<i>Macrolepis</i>	1
Characidae	<i>Bryconops</i>	<i>Caudomaculatus</i>	1
Characidae	<i>Ctenobrycon</i>	<i>Spilurus</i>	1
Characidae	<i>Characidium</i>	<i>Fasciatum</i>	1
Characidae	<i>Gymnocorymbus</i>	<i>Thayeri</i>	1
Characidae	<i>Hemigrammus</i>	<i>Rodwayi</i>	1
Characidae	<i>Hemigrammus</i>	<i>Micropterus</i>	1
Characidae	<i>Heterocharax</i>	<i>Macrolepis</i>	1
Characidae	<i>Hyphessobrycon</i>	<i>Minimus</i>	1
Characidae	<i>Iguanodectus</i>	<i>Spiluurs</i>	1
Characidae	<i>Metynnis</i>	<i>Argenteus</i>	1
Characidae	<i>Moenkhausia</i>	<i>Copei</i>	1
Characidae	<i>Moenkhausia</i>	<i>Lepidura</i>	1
Characidae	<i>Odontostilbe</i>	<i>Pulchra</i>	1
Characidae	<i>Poptella</i>	<i>Orbicularis</i>	1
Characidae	<i>Pristella</i>	<i>Maxillaris</i>	1
Characidae	<i>Pristobrycon</i>	<i>Striolatus</i>	1
Pimelodidae	<i>Pimelodella</i>	<i>Gracilis</i>	1
Pimelodidae	<i>Rhamdia</i>	<i>Quelen</i>	1
Apteronotidae	<i>Adontosternachus</i>	<i>Devenanazi</i>	2 insectívoro
Apteronotidae	<i>Apteronotus</i>	<i>Albigrons</i>	2
Auchenipteridae	<i>Parauchenipterus</i>	<i>Galeatus</i>	2
Auchenipteridae	<i>Tatia</i>	<i>Amaurus</i>	2
Auchenipteridae	<i>Tatia</i>	<i>sp1</i>	2
Auchenipteridae	<i>Tatia</i>	<i>Romani</i>	2
Auchenipteridae	<i>Tatia</i>	<i>Galaxia</i>	2
Cichlidae	<i>Crenicichla</i>	<i>Saxatilis</i>	2
Cyprinodontidae	<i>Rivulus</i>	<i>Bondi</i>	2
Characidae	<i>Aphyocharax</i>	<i>Alburns</i>	2
Characidae	<i>Bryconops</i>	<i>Melanurus</i>	2
Characidae	<i>Roeboides</i>	<i>Dayi</i>	2
Helogenidae	<i>Helogenes</i>	<i>sp1</i>	2
Lebiasinidae	<i>Pyrrhulina</i>	<i>Brevis</i>	2
Pimelodidae	<i>Rhamdia</i>	<i>Sebae</i>	2
Poeciliidae	<i>Lesbistes</i>	<i>Reticulatus</i>	2
Sternopygidae	<i>Eigenmania</i>	<i>Macrops</i>	2
Sternopygidae	<i>Eigenmania</i>	<i>Virescens</i>	2

Sternopygidae	<i>Sternopygus</i>	<i>Macruurus</i>	2
Callichthyidae	<i>Corydoras</i>	<i>Wotroi</i>	3 detritívoro
Curimatidae	<i>Curimatella</i>	<i>Inmaculata</i>	3
Curimatidae	<i>Curimatella</i>	<i>Dorsalis</i>	3
Curimatidae	<i>Curimatopsis</i>	<i>Macrolepis</i>	3
Curimatidae	<i>Cyphocharax</i>	<i>Spilura</i>	3
Curimatidae	<i>Steindachnerina</i>	<i>Argenteus</i>	3
Hypostomidae	<i>Hypostomus</i>	<i>Plecostomus</i>	3
Loricariidae	<i>Ancistrus</i>	<i>sp1</i>	3
Loricariidae	<i>Aphanotorulus</i>	<i>Watiwata</i>	3
Loricariidae	<i>Farlowella</i>	<i>Acus</i>	3
Loricariidae	<i>Farlowella</i>	<i>Vittata</i>	3
Loricariidae	<i>Hypostomus</i>	<i>Surinamensis</i>	3
Loricariidae	<i>Loricaria</i>	<i>Cataphracta</i>	3
Loricariidae	<i>Loricariichthys</i>	<i>Brunnes</i>	3
Loricariidae	<i>Rineloricaria</i>	<i>sp1</i>	3
Cichlidae	<i>Aequidens</i>	<i>Pulcher</i>	4 piscívoro
Cichlidae	<i>Astronotus</i>	<i>Ocellatus</i>	4
Cichlidae	<i>Cichla</i>	<i>Ocellaris</i>	4
Characidae	<i>Acestrorhynchus</i>	<i>Falcatus</i>	4
Characidae	<i>Acestrorhynchus</i>	<i>Microlepis</i>	4
Characidae	<i>Gnatocharax</i>	<i>Steindachnerina</i>	4
Characidae	<i>Pygocentrus</i>	<i>Caribe</i>	4
Characidae	<i>Serrasalmus</i>	<i>Rhombeus</i>	4
Electrophoridae	<i>Electrophorus</i>	<i>Electricus</i>	4
Gasteropeliciidae	<i>Gasteropelecus</i>	<i>Orbicularis</i>	4
Gymnotidae	<i>Gymnotus</i>	<i>Carapa</i>	4
Herythrinidae	<i>Hoplerythrus</i>	<i>Unitaniatus</i>	4
Herythrinidae	<i>Hoplias</i>	<i>Malabaricus</i>	4
Nandidae	<i>Polycentrus</i>	<i>Schomburgki</i>	4
Scianidae	<i>Plagiascion</i>	<i>Sp</i>	4
Sternopygidae	<i>Symbranchus</i>	<i>Marmoratus</i>	4
Cichlidae	<i>Apistogramma</i>	<i>Guttata</i>	5 herbívoro
Characidae	<i>Myleus</i>	<i>Torquatus</i>	5
Characidae	<i>Myleus</i>	<i>Rubripinnis</i>	5
Trychomictoridae	<i>Ochmacantus</i>	<i>Orinoco</i>	6
Cichlidae	<i>Acaronia</i>	<i>Nassa</i>	1-4
Trychomictoridae	<i>Paravandellia</i>	<i>Sp1</i>	6
Belonidae	<i>Potamorhaphys</i>	<i>Guianensis</i>	6
Lebiasinidae	<i>Nannostomus</i>	<i>Eques</i>	6
Rhamphichthyidae	<i>Gymnorhamphichtys</i>	<i>Hypostomus</i>	6