

COMPARACIÓN ENTRE LAS COMUNIDADES DE PECES EN DOS TIPOS DE RÍOS EN LA REGIÓN ORIENTAL DE VENEZUELA

COMPARISON BETWEEN THE FISH COMMUNITIES IN TWO RIVER TYPES IN THE EASTERN REGION OF VENEZUELA

Mirlay Herrera^{1,2}, Samuel Segnini¹ y Antonio Machado Allison³

RESUMEN

Con el propósito de comparar las estructuras comunitarias de peces en ríos tropicales se estudió la composición taxonómica, abundancia relativa y frecuencia de aparición de las especies en ríos de morichal y un río llanero de aguas blancas. Estos ecosistemas presentan características particulares que los diferencian en cuanto a factores bióticos, abióticos, y dinámica hídrica entre otros. Los ríos de morichal presentan una mayor riqueza en peces en comparación con el río llanero en áreas geográficas cercanas; los primeros se caracterizan por presentar especies constantes y poco abundantes, mientras que para el río llanero las especies raras alcanzan un 66% del total. La familia Characidae resultó la más diversa y abundante para ambos ambientes. La importancia de la conservación de estos ríos es discutida

ABSTRACT

Aspects of the fish community such as: composition, relative abundance frequency, structure and taxonomic composition were studied from samples taken in two different river types from the eastern region of Venezuela: the morichal and llanos rivers were done to compared due their own particular biotic, abiotic and hydrological characteristics. The "morichal" rivers were characterized by a greater richness and constancy in comparison with llanos river from similar geographical location, while llanos rivers are characterized by species rarity (66%). The family Characidae is well represented in both systems. A discussion of the importance of conservation of these rivers is presented

Palabras clave: Morichales y ríos llaneros, ictiología, comunidades

Keywords: Morichals, llanos rivers, ichthyology, communities.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la composición y estructura de las comunidades en un área determinada es de considerable importancia en el aporte de los datos necesarios para el establecimiento de programas dirigidos a la protección de la biodiversidad o al manejo sostenible de los orga-

nismos. Esto es particularmente fundamental en áreas acuáticas que potencialmente pueden ser afectadas por actividades domésticas, agrícolas o industriales (Machado-Allison, 1994; Machado-Allison *et al.*, 2011). Los morichales representan comunidades especiales y frágiles dada su estructura tanto de organismos terrestres como de fuente permanente de suministro de agua de gran calidad tanto para el mantenimiento de la vida silvestre (refugio) como de soporte de las comunidades humanas (González, 1986; González y Rial, 2011; Marrero *et al.*, 1999; Ojasti, 1986).

Las comunidades como sistemas de poblaciones de especies que interactúan entre sí, se en-

1.Laboratorio de Ecología de Insectos. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes, segninis@ula.ve; 2. PDVSA.....;

3. Postgrado de Ecología, Facultad de Ciencias, UCV. Individuo de Número. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.

cuentran organizadas en el tiempo y en el espacio (Guiller, 1992). La estructura de una comunidad biológica puede ser descrita por la posición de las especies que la conforman a lo largo de los ejes en un espacio ecológico (Goulding *et al.*, 1988). Muchos autores han realizado estudios en comunidades ícticas en cuerpos de agua del Neotrópico en general y de nuestro país en particular (Chernoff *et al.*, 2004a, b; Goulding, 1980; Lasso, 1988a,b, 1992; Lasso *et al.*, 1999, 2003a, b, 2004; Machado-Allison, 1990, 1994, 2005; Machado-Allison *et al.*, 1993, 2005; Marcano *et al.*, 2008; Mago-Leccia, 1967; 1970a,b, 1978, Nakamura, 2000; Nico y Thomerson, 1990; Novoa, 1982; Ortaz *et al.*, 2007; Pérez, 1993; Ponte *et al.*, 1999; Taphorn, 1992; Vispo *et al.*, 2003; Welcomme, 1979; Winemiller, 1995) durante las últimas tres décadas principalmente, pero todo este esfuerzo no ha sido suficiente para conocer integralmente su ecología, diversidad, composición y estructura. Además, esta información es necesaria dado al grado de amenazas a los ecosistemas por el desarrollo industrial y agrícola que se está desarrollando en el Continente (González y Rial, 2011; Machado *et al.*, 2011).

Por tanto, con el propósito de incrementar el conocimiento ecológico en estas comunidades de peces, se efectuó un estudio en los Llanos Orientales de Venezuela, en el cual se compara la organización y estructura de dos comunidades ícticas presentes en ambientes particularmente diferentes. Bajo estas premisas en este estudio nos planteamos lo siguiente: 1) elaborar un listado de las especies en cada unidad estudiada; 2) comparar la composición en las diferentes localidades mediante la aplicación de parámetros como las abundancias relativas, número, tipos de asociación y la constancia de las especies; 3) evaluar comparativamente los ríos en función de los factores bióticos (vegetación acuática, estado sucesional del morichal, substratos presentes en el cauce del río y tipos de refugio para los peces) y de los factores fisicoquímicos como pH, oxígeno disuelto, conductividad y transparencia y; 4) relacionar la estructura de las comunidades con las variables ambientales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

Se escogieron cuatro ríos: tres ríos de morichal: Moquete, Caris y Morichal Largo, y un río llanero: el Pao; ubicados al Noroeste de Venezuela en los estados Anzoátegui y Monagas en los Llanos Orientales (Figura, 1).

Los ríos de morichal (Caris, Moquete y Morichal Largo) presentan características particulares como son la presencia de substratos edáficos ácidos mal drenados, los cuales soportan una lámina de agua permanente de profundidad poco variable durante todo el año por lo cual no se ven afectados por la estacionalidad climática; sus suelos son ricos en materia orgánica pero sus aguas son pobres en cuanto a nutrientes y sustancias químicas en solución (Mora *et al.*, 2008; Pérez-Hernández, 1983; Vegas-Vilarrubia y Herrera, 1988). Por otro lado, son de aguas frescas (23 a 25 °C), muy claras o transparentes, oxigenadas, de baja conductividad y ácidas; los fondos generalmente arenosos y en ocasiones cubiertos con abundante hojarasca en áreas someras. La vegetación de los morichales se caracteriza por la dominancia de un bosque denso o semidenso donde destaca fisionómicamente la “palma moriche” (*Mauritia flexuosa*) acompañada de otros elementos arbóreos como: “peramán” (*Symphonia globulifera*), “chaguaramos” (*Roystonea oleracea*), y “ceiba” (*Ceiba petandra*), entre otros; además de herbazales con abundantes cyperaceas (juncos) asociadas a las orillas o ecotono con el ambiente acuático. El Morichal puede clasificarse a partir de la densidad o dominancia de la palma moriche dado a la presencia de una expresión de complejos procesos sucesionales (González, 1987; González y Rial, 2011; Marrero *et al.*, 1997).

Los ríos típicos llaneros como es el río Pao, se caracterizan por ser de aguas con temperaturas relativamente tibias (25 a 33°C), con abundante material en suspensión (turbias), pobremente oxigenadas, principalmente, durante la estación seca; abundantes nutrientes y generalmen-

te neutras (pH 7,0). Los fondos mayormente fangosos/arenosos y con abundante hojarasca y alta variabilidad estacional; durante la época de lluvias se suceden extensas inundaciones ribereñas periódicas que pueden afectar la fauna en diversas maneras (Machado-Allison 1992; 2005). La vegetación que acompaña a estos ríos es de bosques riparinos o siempreverde o también conocidos como selvas de galerías, presentan suelos de buen drenaje pero anegadizos durante la estación lluviosa (Colonello *et al.*, 1986).

Obtención de Muestras

Este estudio se realizó tomando como base las colecciones de peces depositadas y catalogadas en el Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela sección V (Ictiología). Las capturas se llevaron a cabo mensualmente entre octubre 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. La ubicación relativa de las estaciones de colecta se señala en la Figura 1.

Artes de Pesca

La captura de los ejemplares se realizó utilizando artes de pesca convencionales: el chinchorro y redes de mano. 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. 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.

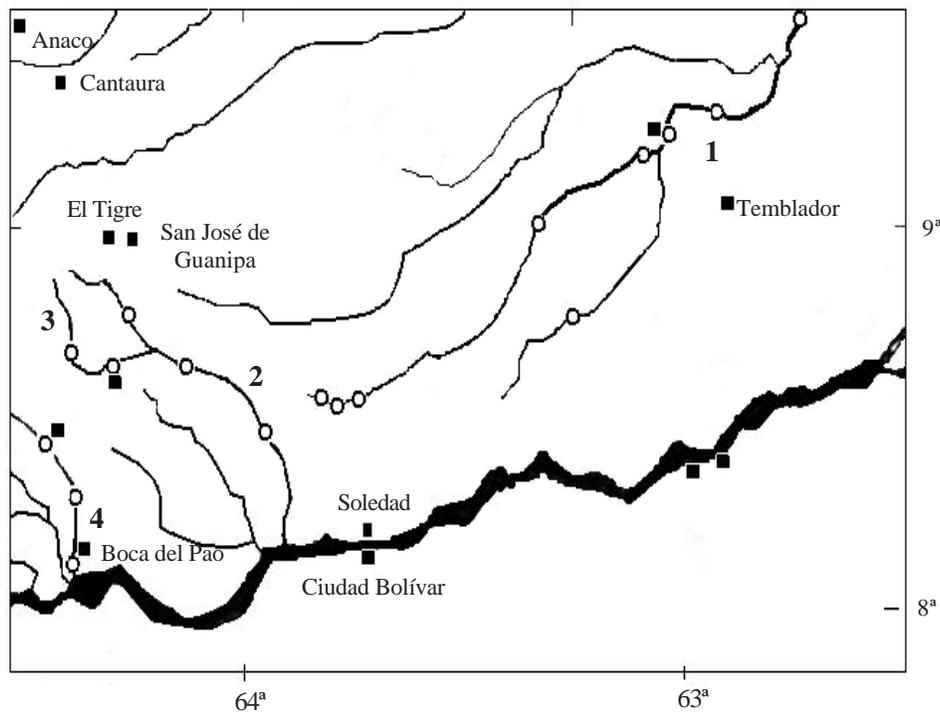


Figura 1. Esquema que ilustra los sitios de muestreo: 1. Morichal Largo; 2. Río Caris; 3. Río Moquete; 4. Río Pao.

Parámetros para la caracterización del medio acuático

La caracterización biótica y abiótica de los diferentes ambientes se obtuvo de los datos referidos por Marrero *et al.*, (1997) y González (1987) para los ríos Moquete, Caris y Pao. Para la localidad de Morichal Largo, empleamos los datos de Antonio (1987) y Antonio y Lasso (2004) los cuales se corresponden con los muestreos realizados en esta localidad. Los parámetros bióticos considerados para la caracterización en cada una de las estaciones de las distintas localidades fueron: cobertura vegetal, tipo de morichal, formas de vida acuática vegetales. Los abióticos fueron: tipo de substrato, tipos y números de refugios donde se colectaron los peces, es decir, el microhábitat donde fueron capturadas (truncos, márgenes, canal principal, el sitios de corrientes, en la vegetación de orilla, entre otros).

Análisis de las Comunidades

Composición y estructura de las comunidades ícticas

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 para cada localidad.

Asociaciones de las comunidades de peces

Abundancias relativas

En cada localidad se calculó la abundancia relativa de cada especie dividiendo el número de cada una entre el total de individuos de todas las especies. Establecimos tres clases de abundancia de acuerdo a Soares *et al.*, 1986: 1. poco abundantes (A1): $A < 1\%$; 2. abundantes (A2): $1 \leq A \leq 5\%$; 3. muy abundantes (A3): $A > 5\%$

Constancia de las especies

Determinamos la constancia de las especies según la fórmula:

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

Donde x: 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): $C > 50\%$.

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 hábitat cuyos datos resultan de diferentes unidades de esfuerzo de pesca (Lasso, 1996) tal como el estudio que estamos tratando en este trabajo, donde la heterogeneidad de los ambientes dulceacuícolas tropicales condiciona este tipo de enfoque.

Con la finalidad de estudiar la estructura de las comunidades en función de las variables ambientales el conjunto de datos fue procesado con la técnica de análisis indirecto de gradientes, basada en un método lineal de ordenamiento: Análisis de Componentes Principales (ACP), 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). Los análisis se realizaron utilizando una matriz de datos de presencia y ausencia de especies.

RESULTADOS

Caracterización Abiótica y Biótica de los Ecosistemas

Caracterización Abiótica.

Los datos fisicoquímicos se resumen en la Tabla 1, señalados en los trabajos de Marrero *et al.*, (1997), Machado-Allison *et al.*, (1987) para

Tabla 1. Valores de algunas características fisicoquímicas de los ríos Moquete, Caris, Morichal Largo y Pao. **Fuentes:** Marrero *et al.*, (1997), Machado-Allison *et al.*, (1987), Antonio (1987) y Antonio y Lasso (2001); Vegas-Vilarrubia *et al.*, 1988.

Localidades	Profundidad (cm)	Transparencia (cm)	Oxígeno (mg/l)	Acidez (pH)	Conductividad (mmh)	Temperatura °C
Moquete	165-180	30-165	5,6-5,7	6,4	40	27
Caris	110-190	55-65	5,3-5,9	5,5-5,8	30-80	27
Morichal Largo	20-150	10-15	4,8-5,0	6,9-7,0	29	28

* Metros

Tabla 2. Algunas características bióticas de los ríos Moquete, Caris, Morichal Largo y Pao. **Fuentes:** Marrero *et al.*, (1997), Machado-Allison *et al.*, (1987), Antonio (1987) y Antonio y Lasso (2001); Vegas-Vilarrubia *et al.*, 1988.

Características	Moquete	Caris	M. Largo	Pao
Vegetación Acuática	Flotantes libres Emergentes arraigadas Sumergidas	Flotantes libres Emergentes arraigadas Sumergidas	Flotantes libres Emergentes arraigadas Sumergidas	Sin vegetación superior algas
Tipo Sustrato	Arena y hojarasca	Arena	Arena y hojarasca	Fango y arena
No. Refugios peces	4	3	4	2
Tipo de Morichal o bosque asociado (González, 1987)	Cerrado	Transicional	Cerrado	Siempreverde

las localidades de Moquete, Caris y Pao, y los datos reportados por Antonio (1987) y Antonio y Lasso (2001), para la localidad de Morichal Largo.

Caracterización Biótica.

Los datos de las características bióticas para los ecosistemas se resumen en la Tabla 2. Estos

datos fueron tomados en las mismas localidades de muestreo y durante las mismas épocas.

Composición y estructura de las comunidades ícticas

El listado de las especies presentes en todas las comunidades se presenta en la Tabla 3. La

Tabla 3.- Número total de géneros y especies por familia para las cuatro localidades

Familias	Géneros	Especies
Characidae	33	43
Cichlidae	13	15
Loricariidae	10	12
Pimelodidae	5	7
Curimatidae	4	5
Anostomidae	4	4
Trichomycteridae	3	3
Sternopygidae	3	4
Lebiasinidae	3	3
Apteronotidae	3	4
Erythrinidae	2	2
Auchenipteridae	2	4
Symbranchidae	1	1
Sciaenidae	1	1
Rivulidae	1	1
Poeciliidae	1	1
Parodontidae	1	1
Hypopomidae	1	1
Gymnotidae	2	2
Gasteropelecidae	1	1
Engraulidae	1	1
Crenuchidae	1	1
Cetopsidae	1	1
Callichthyidae	1	1
Belonidae	1	1
Aspredinidae	1	1
Totales	100	121

Familia Characidae es la que está mejor representada dado a su elevado número de especies (43) mientras que las familias Cichlidae (15) y Loricariidae (12) le siguen en diversidad. Las sumatoria de especies de estas tres familias constituyen el 51% de todas las especies identificadas en el estudio; con respecto a los géneros la Familia Characidae tiene 33 quienes junto a las familias Cichlidae (13) y Loricariidae (10) representaron el 56,% de todos los géneros determinados. El 49% de las especies y el 44% de los géneros restantes están repartidos entre las otras 23 familias que completan estas estructuras comunitarias.

Composición taxonómica de la comunidad de peces del río Llanero: El río Pao

En cuanto a diversidad identificamos 15 familias 43 géneros y 46 especies (Tabla 4). La familia Characidae representó el 37% del total de especies identificadas para el área. Le siguen en importancia la familia Loricariidae con 7 especies (15,2%), Pimelodidae (5, 10,9), Cichlidae (4, 8,7%) y Anostomidae (3, 6,5%). El resto de las familias poseen una sólo especie excepto Apterontidae con 2. La familia Curimatidae con una sola especie *Steindachnerina argentea* resalta por su abundancia relativa. Le sigue en riqueza la familia Loricariidae con 7 especies, 6 géneros y 100 individuos colectados. La familia Cichlidae solo se colectaron 4 especies que representan el 1,28%.

Tomando en cuenta la abundancia se determinaron 1.942 individuos, que representan el 10,6% del total de las capturas de los cuatro ambientes. La Familia Characidae resultó la más abundante con 1387 individuos lo que representa el 71,4% del total colectado. Dentro de esta familia las especies más constantes son: *Cyphocharax spilurus*, *Aphyocharax erythrurus* y *Cheirodon pulcher*, mientras que las más abundantes son: *Astyanax bimaculatus*, *Knodus cf breviceps* y *Gephyrocharax valencia*. Le siguen en importancia las familias Curimatidae (257 ind., 13,2%), Loricariidae (100 ind., 6,7%) y Pimelodidae (55 ind., 2,8%), Characidiidae (54 ind., 2,7%). Las demás familias se encuentran pobremente representadas con pocos individuos.

Composición taxonómica de la comunidad de peces de ríos de morichal:

1. Río Moquete

La diversidad en este río está representada por 16 familias 43 géneros y 45 especies (Tabla 4). La familia Characidae con 15 especies representó el 33,3% del total de especies identificadas para el área. Le siguen en importancia la familia Cichlidae (7, 15,5%) y Apterontidae, Curimatidae y Loricariidae con 3 especies (6,6%), El resto de las familias poseen una o dos especies.

Tabla 4. Composición taxonómica, abundancias relativas por familia de las comunidades de peces estudiadas

Familias	Pao		Moquete		Caris		Morichal Largo	
	Gen./esp.	Abd.relat. Familia	Gen./esp.	Abd.relat. Familia	Gen./esp.	Ab.relat. Familia	Gen./esp.	Ab.relat. Familia
Characidae	14/17	1387(71,4)*	14/15	4701(86,77)*	16/20	2435(80,87)*	18/24	6708(84,65)*
Cichlidae	4/4	25(1,28)	5/7	108(1,99)	6/6	264(8,77)	11/12	441(5,57)
Loricariidae	6/7	100(5,15)	3/3	4(0,07)	3/3	17(0,56)	7/9	70(0,88)
Pimelodidae	5/5	55(2,83)	1/1	2(0,04)	3/3	22(0,73)	2/3	73(0,92)
Curimatidae	1/1	257(13,23) ¹	3/3	110(2,03)	3/3	58(1,93)	3/5	175(2,21)
Anostomidae	3/3	4(0,21)	1/1	1(0,02)				
Trichomycteridae	1/1	1(0,05)					2/2	6(0,08)
Sternopygidae			2/2	51(0,94)	1/1	2(0,07)	2/3	147(1,86)
Lebiasinidae	1/1	6(0,31)	2/2	164(3,03)	2/2	91(3,02)	2/2	133(1,68)
Apterontidae	1/2	2(0,10)	3/3	3(0,06)			2/2	30(0,38)
Erythrinidae	1/1	7(0,36)	2/2	15(0,28)	2/2	12(0,40)	2/2	16(0,20)
Auchenipteridae					1/1	9(0,30)	2/5	20(0,25)
Symbranchidae					1/1	1(0,03)		
Sciaenidae							1/1	3(0,04)
Rivulidae			1/1	36(0,66)			1/	3(0,04)
Poeciliidae	1/1	15(0,77)	1/1	141(2,60)	1/1	50(1,66)	1/1	14(0,18)
Parodontidae	1/1	1(0,05)	1/1	1(0,02)				
Hypopomidae			1/1	7(0,13)			1/1	26(0,33)
Gymnotidae			1/1	8(0,15)	1/1	22(0,73)	2/2	7(0,09)
Gasteropelecidae							1/1	1(0,01)
Engraulidae	1/1	2(0,10)						
Crenuchidae	1/1	54(2,78)	1/1	66(1,22)	1/1	28(0,93)	1/1	15(0,19)
Cetopsidae							1/1	1(0,01)
Callichthyidae							1/1	3(0,24)
Belonidae							1/1	5(0,06)
Aspredinidae	1/1	26(1,34)						
Nandidae							1/1	24(0,30)
Totales	43/46	1492(100)	43/45	5458(100)	42/46	3011(100)	66/81	7924(100)

* Individuos y Porcentaje;

¹Una sola especie (*Steindachnerina argentea*)

Tomando en cuenta la abundancia se determinaron 5.458 individuos, que representan el 29,7% del total de las capturas de los cuatro ambientes. La familia Characidae resultó la mejor representada con 4.701 individuos lo que equivale al 86,77% del total colectado. 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 a la familia Characidae y representan el 74,97% de todas las especies que componen esta

estructura comunitaria. De las siete especies identificadas para familia Cichlidae, *Apistogramma hongsloui* y *Cichlasoma orinocense* presentan un número bajo de individuos pero importantes dentro del grupo y *Crenicichla saxatilis* destaca por su frecuencia de aparición.

Las familias Curimatidae, Lebiasinidae y Poeciliidae con pocas especies resaltan por el número de individuos colectados con 110, 164 y 141 individuos respectivamente. De estas desta-

can por su abundancia *Copella nattereri* (Lebiasiniidae) y *Poecilia reticulata* (Poeciliidae) con 157 y 141 individuos respectivamente.

2. Río Caris

En el río Caris se identificó un total de 13 familias 42 géneros y 46 especies (Tabla 4). Para esta comunidad la familia Characidae es la que presenta mayor número de especies con 20 especies (43,5%), le sigue en importancia la familia Cichlidae con 6 especies (13,3%) y las familias Curimatidae, Loricariidae y Pimelodidae con 3 (6,6%) especies cada una. Las otras familias solamente están representadas por una especie excepto Erythrinidae y Lebiasinidae con 2.

En el Caris se obtuvo un total de 3.011 individuos, los cuales representan el 16,4% de todas las capturas realizadas en los cuatro ambientes. En cuanto al grupo mejor representado por su abundancia recayó en la familia Characidae con 2.435 individuos lo que representa un 80,9% de todas las capturas para esta localidad, le siguen en importancia la familia Cichlidae (264 ind., 8,8%), Lebiasinidae (91 ind., 3%), Curimatidae (58 ind., 1,9%) y Poeciliidae (50 ind., 1,6%) el resto de las familias está pobremente representada. Las especies con mayor abundancia relativa y mayor constancia son: *Hemigrammus rodwayi*, *Hyphessobrycon minimus*, *Cheirodon pulcher* y *Moenkhausia copei* las cuales representan un 68,81% de las especies que conforman la estructura de la comunidad.

Dentro de la familia Cichlidae, *Satanoperca mapiritensis* es la especie que está mejor representada. Dentro del grupo de los curimátidos *Cyphocharax spilurus*, el poecílido *Lebistes reticulata* y el lebiasinido *Copella nattereri* se encuentran bien representados, (Tabla 4).

Río Morichal Largo

Esta comunidad presentó la mayor riqueza de especies. Se identificaron un total de 23 familias 66 géneros y 81 especies (Tabla 4). En este

ecosistema también la Familia Characidae se destaca por su diversidad con 24 especies lo que representa un 29,6 % de las especies reportadas para este río. Le siguen en importancia la familia Cichlidae (12, 14,8%), Loricariidae (9, 11%), Curimatidae y Auchenipteridae (5, 6,2%) respectivamente. El resto de las 18 familias tienen pocas especies.

Se capturaron 7.924 individuos lo que representa un 43,2% de las capturas totales. Al igual que en los anteriores se destaca la familia Characidae con 6.708 individuos lo que representa un 84,6% de todas las capturas en este ambiente. Dentro de éste grupo, las especies *Bryconops giacopinii*, *Hyphessobrycon minimus*, *Hemigrammus micropterus*, *Moenkhausia copei* y *Pristella maxillaris* representan el 74,20% de todos los individuos colectados en este ecosistema. La familia Cichlidae le sigue en importancia con 441 individuos (5,6%). Las familias Curimatidae (175 ind., 2,2%) por *Cyphocharax spilura* y la Sternopigyidae (147 ind., 1,8%) por *Eigenmannia virescens* Lebiasinidae (133 ind., 1,7%) representada por *Pyrrhulina brevis*, están bien representadas. El resto de las 18 familias tienen pocos individuos colectados comparativamente.

Constancia de las especies en ambientes de morichal y llanero

Para los ambientes de morichal la categoría de especies constantes es 6,4 veces mayor que en el ambiente llanero (Tabla 5). 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.

Entre las especies constantes *Cheirodon pulcher* se encuentra presente en las cuatro localidades, mientras que *Hemigrammus rodwayi* e *Hyphessobrycon minimus* sólo en los ambientes de morichal. En el río llanero las especies constantes más importantes son *Aphyocharax erythrurus* y *Ctenobrycon spilurus*.

Tabla 5. Categorías según la frecuencia de aparición de las especies y sus porcentajes (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
Morichal 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 accesorias destaca *Cichlasoma orinocense* para los tres morichales, *Steindachnerina argentea*, *Ctenobrycon spilurus*, *Rivulus deltaphilus* y *Characidium zebra* para Moquete y Morichal Largo, *Ctenobrycon spilurus* y *Satanoperca mapiritensis* en el Caris y para el río Pao las especies accesorias más importantes son *Knodus breviceps*, *Creagrutus bolivari*, *Characidium zebra* e *Hypostomus plecostomus*.

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

La Tabla 6 presenta 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 tanto en los ambientes de morichal como en el río llanero. Le siguen en importancia el grupo de las especies abundantes (A2), y de las muy abundantes (A3). Dentro de este último grupo (A3), *Hyphessobrycon minimus* y *Moenkhausia copei* están presentes en los tres morichales, mientras que *Hemigrammus rodwayi* y *Cheirodon pulcher* se encuentran tanto en Moquete como en Caris. Por otra parte, las especies *Bryconops giacopinnii*, *Hemigrammus micropterus* y *Pristella maxillaris* sólo aparecen en Morichal Largo. Para el río llanero las especies *Astyanax bimaculatus*, *Steindachnerina*

argentea, *Cheirodon pulcher*, *Knodus breviceps* y *Gephyrocharax valencia* son muy abundantes.

Al comparar las abundancias relativas en las comunidades observamos que el río Pao se caracteriza por que el 64,4% de sus especies está dentro de la categoría A1 (poco abundantes) con abundancias relativas menor que 1%. En cuanto a sus frecuencias el 67% de las especies se clasifican como C1 (accidentales o raras), lo que implica que 30 de las 45 especies tienen una frecuencia menor del 25% (apéndice 1). El río Moquete se caracteriza por presentar una combinación de especies accesorias (46), y abundantes (75%), mientras que la comunidad del río Caris se caracteriza por una asociación de especies constantes y especies poco abundantes. Las especies del río Morichal Largo presentan una asociación que se caracteriza porque predominan las especies accesorias y poco abundantes.

Composición taxonómica

En cuanto a la composición taxonómica para los cuatro ecosistemas, la mayor proporción de especies identificadas corresponde a los siguientes órdenes: Characiformes (52,4%), Siluriformes (27,4%), Perciformes (15,48%) y Gymnotiformes (7,14%). Si bajamos en la categoría taxonómica tenemos que la familia Characidae es la dominante, con un 37% de las especies identificadas,

Tabla 6. 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
Morichal 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 sigue la familia Cichlidae con 13%, Loricariidae con 10,26% 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.

Análisis de datos por Componentes Principales

Los resultados del análisis de componentes principales (Figura 2), señalan la separación entre las comunidades ícticas de Morichal y el río Llanero, debido a diferencias en los patrones de distribución de las especies en estos ambientes. Se separan en 13 grupos: el cuadrante I, muestra tres grupos (1, 2 y 3) ubicados cerca del eje uno y constituidos por especies que comparten el Moquete y Caris (p.e. #24= *Brachichalcinus guianensis*, y # 35= *Copella natereri*). Existe un cuarto grupo formado por dos especies que se ubican cerca del eje dos, las cuales son comunes para los ríos Moquete y Pao. En el cuadrante II se distinguen dos grupos, el grupo 5, con tres especies compartidas por el Caris y el Pao y el grupo 6 formado por especies únicas del río Pao. En el cuadrante III el grupo 10 formado por sólo especies del río Morichal Largo; el grupo 9 formado por especies presentes en los ríos Moquete, Morichal Largo y Pao; el grupo 8 cuyas especies son compartidas por el Caris Morichal Largo y Pao y el grupo 7 formado por

dos especies compartidas por el Morichal Largo y Pao. Las especies que forman los grupos del último cuadrante (IV), están distribuidas en los tres morichales. Podemos observar también que los vectores correspondientes al río Pao y al 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 comparten en dos o más ambientes.

En la Figura 3 se muestran los resultados del Análisis de Correspondencia Canónica donde se relacionan las variables ambientales con la composición de las especies en cada localidad. En este resultado la longitud y orientación de las flechas nos indica cuan correlacionadas están las variables con los ejes de ordenación y con cuál de ellos están asociadas. Se distinguen tres grupos: un primer grupo, donde la composición íctica 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*,

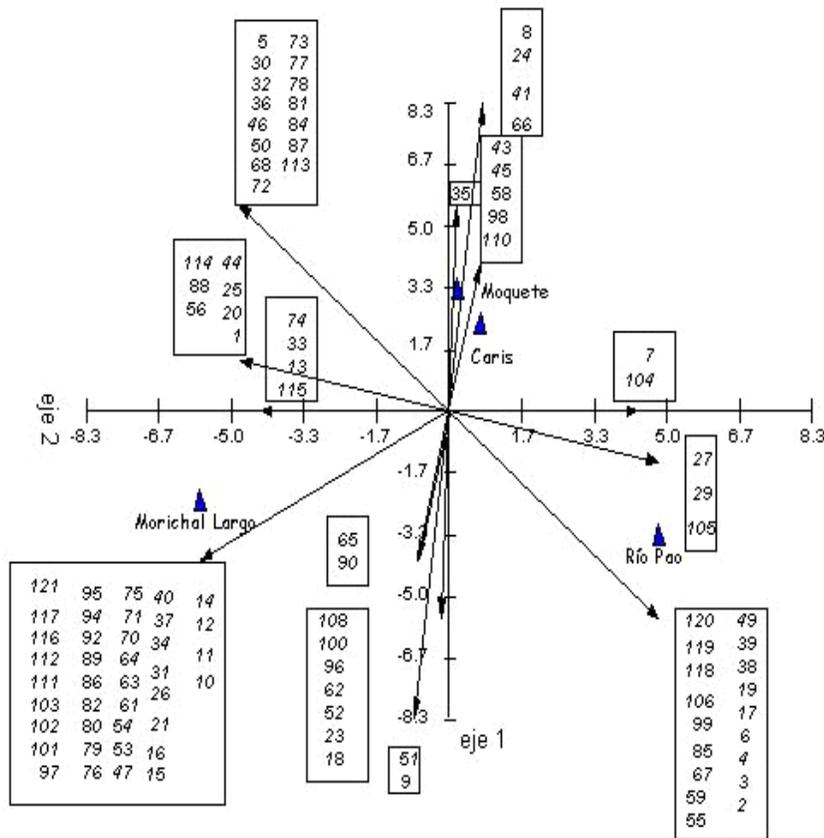


Figura 2. Análisis de Componentes Principales de las comunidades ícticas de los ríos Moquete, Caris, Morichal Largo y Pao. Los vectores y números corresponden a la ubicación de las especies y los triángulos con los ríos. Los diferentes grupos de especies se muestran dentro de los recuadros (1 al 13).

Bryconops giacopinii, *Gnatocharax steindachneri*, *Hyphessobrycon minimus*, *Roeboides dientonito*, *Pristella maxillaris*, *Iguanodectes spilurus*. Entre los cíclidos: *Satanoperca mapiricensis*, *Cichlasoma orinocense*, *Apistogramma hongloi*, *Heros severus*, *Nannacara* sp. Entre los loricáridos se encuentran *Aphanotorulus watawa*, *Hypostomus surinamensis* y *Ancistrus* sp.

Un segundo grupo donde la composición de peces 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 scotorhabdotus*. Entre las es-

pecies 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, aparecen *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae) y *Parodon apolinari* (Parodontidae).

Un último grupo, con una nube de puntos un poco más dispersa que las dos anteriores, donde las comunidades de peces de los ríos Moquete y Caris están más relacionadas con las variables oxígeno y temperatura e inversamente con la variable conductividad. Entre las especies que conforman estas comunidades se pueden mencionar

a 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 está *Rhamdia quelen* y de la familia Poeciliidae, *Poecilia reticulata*, entre otras. Se puede interpretar que los ríos están distribuidos a lo largo de un gradiente de condiciones ambientales. Así tenemos que los ríos colocados en los cuadrantes I y II tienen alta transparencia, pH más ácidos y mayor conductividad, mientras que los 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, de este gráfico, podemos considerar que son causas importantes de la distribución de las especies las variables conductividad, oxígeno, temperatura y pH. En la Tabla 7 se presentan de datos para los coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los ejes del ACC, así, como los valores de los *autovalores* para los ejes de ordenación de las especies y variables ambientales.

El grado de correlación entre las variables y los ejes de ordenación miden la contribución de dichas variables en el ordenamiento de los sitios de muestreo y la distribución de las especies. Para el caso particular que estamos tratando, los valores mayores de 2,2 indican que la variable contribuye significativamente al ordenamiento de los sitios.

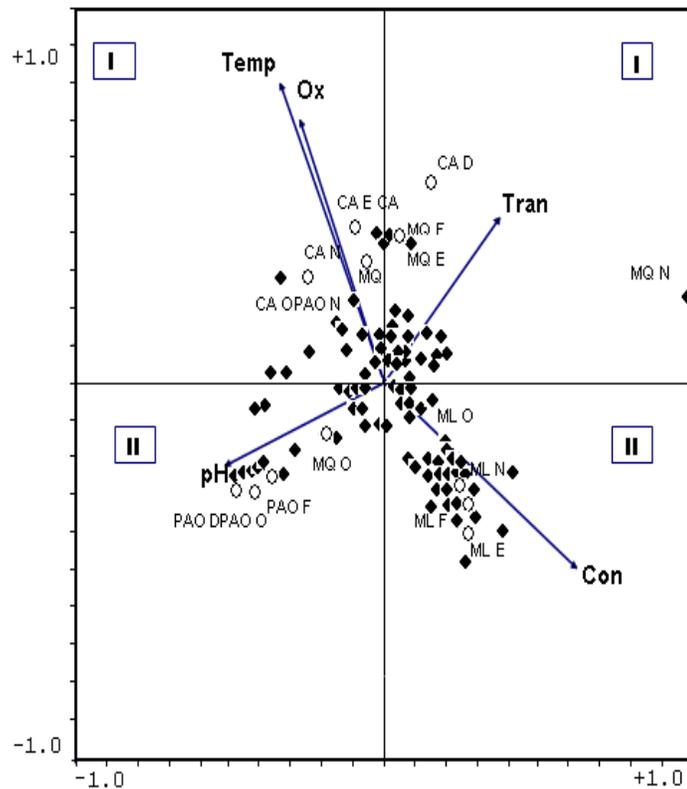


Figura 3. Ordenación de sitios de muestreo en función de las variables ambientales y la abundancia de especies, Los círculos representan las localidades estudiadas en cada río, los rombos rellenos las especies y las flechas indican los vectores de las variables ambientales: conductividad (con); ácida (pH); transparencia (Trans); temperatura (Temp) y oxígeno (Oxi).

Tabla 7. Valores del correlación entre las variables ambientales y los coeficientes canónicos

	Nombre	AX1	AX2	AX3	AX4
	FR EXPLAINED	0,3176	0,2362	0,1922	0,1404
1	Temperatura	1,9138	6,6006*	4,2964*	-2,1555*
2	PH	-5,8311*	-2,2322*	-7,7418*	-3,1226*
3	Oxígeno Disuelto	1,2978	4,5545*	-10,0495*	0,5306
4	Conductividad	4,0262*	3,4671*	-5,8259*	-1,1943
5	Transparencia	-0,6647	-1,6494	1,8486	-0,9523

* $p < 0,05$

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.

DISCUSIÓN

Uno de los aspectos más importantes en cuanto a la composición y estructura de las comunidades de peces en los ríos de morichal y llanero es el alto porcentaje de géneros y especies pertenecientes al orden Characiformes, principalmente la Familia Characidae con más de un 40% en la mayoría de los casos. Esta gran representación puede ser atribuida a la alta diversificación morfológica y plasticidad fenotípica y ontogenética así como, a la gran variedad de hábitos alimentarios que han desarrollado estas especies desde su origen (Lundberg, 1998; Lowe-McConnell, 1987; Lasso, 1996; Machado-Allison, 1990, 1992, 2005; Machado-Allison y García, 1986).

La caracterización de estas comunidades basada en los cálculos de constancia y abundancia de las especies nos revela dos tendencias importantes: la primera, que los ecosistemas de morichal se caracterizan por un mayor porcentaje

de especies constantes y poco abundantes, es decir, son comunidades conformadas por poblaciones de especies que presentan un bajo número de individuos, pero que los mismos se mantienen a lo largo de todo el año. Por consiguiente estas especies se pueden considerar como eurícoras. Tal predominancia de especies eurícoras probablemente sea debida 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 fisicoquímicos, además de la riqueza en microhábitats potencialmente explotables para las diferentes especies.

La otra tendencia, se refiere al río llanero, que se caracteriza por presentar una asociación de peces determinadas en el estudio como raras y poco abundantes (C1 – A1), es decir, que no permanecen durante todo el año en este ambiente y la mayoría de las poblaciones presentan pocos individuos. La mayoría de las especies en estos ambientes pueden ser consideradas como estenocoras, debido, probablemente, a las grandes variaciones tanto temporales como espaciales a las que están sometidas a lo largo del ciclo anual.

Estos importantes cambios en la dinámica fluvial, así como en la disponibilidad del recurso ali-

menticio, áreas de refugio, reproducción y en los parámetros fisicoquímicos de las aguas afectan de manera directa la abundancia y distribución de las especies de peces que habitan éstos 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 la variación de la precipitación (Arrington y Winemiller, 2006; Lasso, 1996; Machado-Allison, 1990, 1992, 1994, 2005; Mago-Leccia 1969, entre otros).

La movilidad de las especies también puede ser otro factor importante, puesto que algunos de estos grupos se mueven constantemente con la subida y bajada de aguas estacionalmente o migran a aguas más profundas de los canales principales de los grandes ríos de acuerdo con su crecimiento y ciclo de vida (Lasso, 1996; Lowe-McConnell, 1987; Machado-Allison, 2005).

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 diferentes épocas del año. Esta autora 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, Lasso (1996), reporta para el bajo llano inundable que estos ambientes se caracterizan por un dominio de especies raras y poco abundantes.

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. Los resultados del análisis directo de gradientes demostró que tanto el pH y la conductividad son variables ambientales que originan un importante gradiente diferencial de condi-

ciones entre los ríos de morichal y llanero. En los ambientes de morichal hay una combinación de alta conductividad y mayor acidez. Contrariamente, las especies de ambiente de aguas blancas de río llanero se encuentran asociadas a aguas neutras o ligeramente alcalinas y baja o moderada conductividad. Por supuesto en ambos casos hay una aparente barrera que impide a muchas especies distribuirse en ambos ecosistemas a pesar de la cercanía y/o conectividad entre estos sistemas. Esta limitación, convierte a los morichales en “islas” biogeográficas, frágiles y particularmente diferenciadas del resto de ambientes acuáticos de los llanos del país (Machado *et al.*, 1986, 2011; Marrero *et al.*, 1999).

Por otra parte, los carácidos junto con los siluroideos fueron los grupos que presentaron las abundancias más altas, la distribución geográfica más amplia y la mayor diversidad. Estos resultados son consistentes con los reportes de otros ecosistemas dulceacuícolas de Venezuela y del Neotrópico (Lowe-McConnell, 1987; Wikramanayake, 1990; Vari y Malabarba 1998; Lasso, 1996; Lasso *et al.*, 2003, 2004; Machado-Allison 2005).

Importancia de los morichales

Los morichales representan ecosistemas acuáticos particularmente importantes tanto desde el punto de vista biótico como de su potencial uso por las comunidades humanas. Caracterizaciones de estos importantes cuerpos de agua han sido realizadas por Antonio y Lasso (2006), González (1986, 1987), Machado-Allison *et al.*, (1987), Machado-Allison (1987), Mago-Leccia (1978), Marrero *et al.*, (1997), Ojasti (1987), y más recientemente; González y Rial, (2011), Machado-Allison *et al.*, (2010, 2011), Marcano *et al.*, (2008); Todos estos trabajos muestran la importancia biológica (alimentaria, refugio, reproducción, etc.) que estos sistemas poseen, sino también su importancia utilitaria para beneficio humano; desde obtener agua limpia de alta calidad para el consumo doméstico, plantas que le sirven para la obtención de fibra para fabricación de techos, muebles, cestería, chinchorros, etc., y frutos comestibles tanto para el hombre como para los animales domésticos y silvestres. Ade-

más son sitios de gran belleza escénica que le aportan medios de esparcimiento. Marrero *et al.*, (1997) muestran datos de investigaciones en morichales del oriente de Venezuela que indican que 57% del material consumido por los peces (principalmente artrópodos, frutas y semillas) proviene del ecosistema terrestre (origen alóctono). Andrade y Machado-Allison (2009) demostraron y corroboraron con el estudio de cuatro especies de bagres auqueniptéridos la importancia de los bosques de galería y los morichales para el aporte de material alimentario para las especies acuáticas.

Por otro lado este trabajo muestra comparativamente la gran diversidad de especies que se encuentran en los morichales y muchas de ellas restringidas a esos ambientes como por ejemplo muchas especies de Characidae incluidas en los géneros *Bryconops*, *Hemigrammus*, *Hyphessobrycon* y *Moenkhausia*, los lebiasínidos *Pyrhulina* y *Copella*, auqueniptéridos como *Tatia*, peces eléctricos (*Adontosternarchus* e *Hypopomus*) y finalmente un gran número de especies de cíclidos entre ellos *Apistogramma guttata* y *Satanoperca mapiritensis* (endémicas), *Heros severum*, *Mesonauta*, *Cichlasoma*, *Nannacara* y otros, de gran importancia en la acuafilia nacional e internacional.

A pesar de esta gran riqueza en especies y estabilidad biológica, los morichales son ecosistemas sumamente frágiles debido principalmente a su poca capacidad amortiguadora. Cualquier alteración de su ciclo hídrico, cambio en la fisicoquímica de sus aguas, aumento de temperatura, sedimentación o pH contaminación doméstica, agrícola o industrial coloca en grave riesgo las comunidades vegetales, de peces y otros animales silvestres. Por otro lado, su ubicación en las mesas orientales y proximidad al Delta del Orinoco sobre capas de extraordinaria riqueza y potencial de hidrocarburos pesados amenazan la estabilidad y equilibrio de estos sistemas. Todo lo anterior nos permite sugerir que estos ecosistemas deben ser protegidos dado su riqueza biológica, su fragilidad estructural y su utilización humana y silvestre.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a los laboratorios de Ecología de Insectos (ULA) e Ictiología (IZET-UCV), los Postgrados de Ecología (ULA y UCV) y al Museo de Biología de la UCV por la ayuda prestada para la realización del presente trabajo.

LITERATURA CITADA.

ANDRADE-LÓPEZ, J. YA. MACHADO-ALLISON.

2009. Aspectos morfológicos y ecológicos de las especies de Heptapteridae y Auchenipteridae presentes en el Morichal Nicolasito (Río Aguaro, Venezuela). *Bol. Acad. Ciens. Fis. Mat. y Nat.* 2009. LXIX(3): 35-59.

ANTONIO, M. E.

1985. Inventario preliminar de la ictiofauna del Río Morichal Largo, Estados Anzoátegui y Monagas, Venezuela. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, 115 p.

ANTONIO, M. E. Y C. LASSO

2003 (2001). Los peces del río Morichal Largo, estados Monagas y Anzoátegui, Cuenca del río Orinoco, Venezuela. *Memoria Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 156:5-118.

ARRINGTON, D. A. Y K. O. WINEMILLER

2006. Habitat affinity, the seasonal flood pulse, and community assembly in the littoral zone of a Neotropical floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society*, 25: 126-141.

- BELAUD, A., D. BENGEN Y P. LIM**
 1990. Approche de la structure du peuplement ichtyologique de six bras mort de la garone. *Annals Limnologie*, 26(1):81-90.
- BARRY CHERNOFF, PHILIP W. WILLINK Y ANTONIO MACHADO-ALLISON**
 2004. Spatial partitioning of fishes in the Río Paraguay, Paraguay. *Interciencia*, 29(4):183-192.
- BARRY CHERNOFF, PHILIP W. WILLINK, ANTONIO MACHADO-ALLISON, MARIA FÁTIMA MERELES, CÉLIO MAGALHÃES, FRANCISCO ANTONIO R. BARBOSA, Y MARCOS CALLISTO**
 2004. Distributional congruence among aquatic plants, invertebrates and fishes within the Rio Paraguay Basin. *Interciencia*, 29(4):199-206
- COLONELLO, G., S. CASTROVIEJO Y G. LÓPEZ**
 1986. Comunidades vegetales asociadas al Río Orinoco en el sur de Monagas y Anzoátegui (Venezuela). Memoria Fundación La Salle de Ciencias Naturales, XLVI(125-126): 127-166.
- GONZÁLEZ, V.**
 1987. Los morichales de los llanos orientales. Un enfoque ecológico. Ediciones Cropoven, Caracas, Venezuela. 56 p.
- GONZÁLEZ, V. YA RIAL**
 2011. Las comunidades de morichal en los llanos orientales de Venezuela, Colombia y el Delta del Orinoco: Impactos de la actividad humana sobre su integridad y funcionamiento (125-145). En: *Biodiversidad de la Cuenca del Orinoco II. Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible* (Lasso et al., eds). Instituto Alexander Von Humboldt, MAVDT, WWF, FLSCN, UNC. Bogotá, Colombia. 304p.
- GOULDING, M.**
 1980. *The Fishes and the Forest, explorations in Amazonian Natural History*. Univ. California Press. 280 p.
- GOULDING, M., M. L. CARVALHO, Y E. G. FERRERIRA**
 1988. *Rio Negro, rich life in poor water*. SPB Academic Publishing, The Hague. 200p.
- GUILLER, P. S.**
 1982. *Community structure and the niche*. Chapman and Hall, 150 p.
- LASSO, C.**
 1988. Inventario de la ictiofauna de nueve lagunas de inundación del bajo Orinoco, Venezuela. Parte II: Batoidei-Clupeomorpha-Ostariophysi (Characiformes). *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*, XLVIII (130): 121-141.
- LASSO, C.**
 1988. Inventario de la ictiofauna de nueve lagunas de inundación del bajo Orinoco, Venezuela. Parte II: (Siluriformes, Gymnotiformes, Acanthopteri). *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Suplemento 2*: 355-385.
- LASSO, C.**
 1990. Los peces de la Gran Sabana, Alto Caroní, Venezuela. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*, L(133-134): 209-285.
- LASSO, C.**
 1992. Composición y aspectos ecológicos de la ictiofauna del Bajo Río Suapure, Serranía de los Pijiguaos (Escudo de Guayana), Venezuela. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*, LII (138):5-56
- LASSO, C.**
 1996. Composición y aspectos bioecológicos de las comunidades de peces del Hato El Frío, Llanos de Apure, Venezuela. Tesis Doctoral Univ. De Sevilla, Facultad de Biología, Sevilla, 688 p.
- LASSO, C. A. MACHADO-ALLISON Y R. PÉREZ-HERNÁNDEZ**
 1990. Consideraciones Zoogeográficas de los peces de la Gran Sabana (Alto Caroní) Venezuela, y sus relaciones con las cuencas vecinas. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*, IL(131-132):109-129.
- LASSO, C., A. RIAL Y O. LASSO-ALCALÁ**
 1999. Composición y variabilidad espacio-temporal de las comunidades de peces en ambientes inundables de los llanos de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 19(2):1-28.
- LASSO, C., A. MACHADO-ALLISON, D. TAPHORN, D. RODRÍGUEZ-OLARTE, C. VISPO, B. CHERNOFF, F. PROVENZANO, O. LASSO-ALCALÁ, A. CERVO, K. NAKAMURA, N. GONZÁLEZ, J. MERI, C. SILVERA, A. BONILLA, H. LÓPEZ Y D. MACHADO-ARANDA**
 2003. The Fishes of the Caura River Basin, Orinoco Drainage, Venezuela: Annotated Checklist. *Scientia Guaianae*, 12:223-245.
- LASSO, C., D. LEW, D. TAPHORN, C. DO NACIMENTO, O. LASSO, F. PROVENZANO, YA. MACHADO-ALLISON**
 2004(2003). Biodiversidad Ictícola Continental de Venezuela. Lista de Especies y Distribución por cuencas. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*, 159-160: 105-195.
- LASSO, C., J. MOJICA, J. S. USMA, J. MALDONADO-OCAMPO, C. DONASCIMENTO, D. TAPHORN, F. PROVENZANO, Ó. LASSO-ALCALÁ, G. GALVIS, L. VÁSQUEZ, M. LUGO, A. MACHADO-ALLISON, R. ROYERO, C. SUÁREZ YA. ORTEGA-LARA**
 2004. Peces de la cuenca del Río Orinoco. Parte I. Lista y distribución por subcuencas. *Biota Colombiana*, 5(2):95-118.

LOWE-McCONNELL, R.

1975. *Ecology of Fishes in Tropical Freshwaters; their distribution, ecology and evolution*. Longman, London, 337p.
1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge Univ. Press, London, 382 p.

LUNDBERG, J.

1998. Temporal context of the diversification of Neotropical Fishes (50-68) En: Malabarba *et al.* (eds): *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs, Porto Alegre. Brasil.

MACHADO-ALLISON, A.

1987. *Los Peces de los ríos Caris y Pao. Edo. Anzoátegui. Clave Ilustrada para su identificación*. Ediciones Corpoven, Caracas. 66 p.
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 Orinoco Basin (45-59). En: W. Hamlett Editor. *Reproductive Biology in South American Vertebrates*. Chapter 3. Springer-Verlag.
1994. Factors affecting fish communities in the flooded plains of Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 15(2):59-75.

MACHADO-ALLISON, A. O. BRULL Y C. MARRERO

1987. Informe final Proyecto MENEVEN-CAR33. Fauna Acuática (Coordinador). Responsable de la Selección de Peces. (Mimeo) IZT-Corpoven. 50 p.

MACHADO-ALLISON, A. Y C. GARCÍA

1986. Food habits and morphological changes during ontogeny in three serrasalmin species of the venezuelan floodplains. *Copeia*, 1(1):123-126.

MACHADO-ALLISON, A., C. LASSO Y R. ROYERO

1993. Inventario preliminar y aspectos ecológicos de los peces de los ríos Aguaro y Guariquito (Parque Nacional) estado Guárico, Venezuela. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*, 53 (139): 55-80.

MACHADO-ALLISON, A. F. MAGO-LECCIA, O. CASTILLO, C. MARRERO, C. LASSO Y F. PROVENZANO

2005. Lista de especies de peces reportadas en los diferentes cuerpos de agua de los bajos llanos de Venezuela (191-200). En: *Los Peces de los llanos de Venezuela. Un ensayo sobre su historia natural*. Colección Estudios. CDCH-UCV. 222 p.

MACHADO-ALLISON, A., A. RIAL Y C. LASSO

2011. Amenazas e impactos sobre la biodiversidad y ecosistemas acuáticos de la orinoquia venezolana (63-86). En: *Biodiversidad de la Cuenca del Orinoco II. Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible* (Lasso *et al.*, eds). Instituto Alexander Von Humboldt, MAVDT, WWF, FLSCN, UNC. Bogotá Colombia. 304p.

MAGO-LECCIA, F.

1967. Notas preliminares sobre los Peces de los Llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 27(112): 237-263.
- 1970a. Estudios preliminares sobre la Ecología de los Peces de los Llanos de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 7(1):71-102.
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, 283p.
1978. *Los peces de agua dulce de Venezuela*. Cuadernos Lagoven, 35 p.

MARCANO, A., L. MESA, J. PAZ YA. MACHADO-ALLISON

2007. Adiciones al conocimiento y conservación de los peces del Sistema Aguaro-Guariquito y Río Manapire, cuenca del Río Orinoco, estado Guárico, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 27(1):36-49.

MARRERO, C., A. MACHADO-ALLISON, V. GONZÁLEZ Y J. VELÁSQUEZ

1997. Ecología y Distribución de los Peces de los Morichales de los Llanos Orientales de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 17(4): 65-79.

MORA P., A., L. SÁNCHEZ, C. MAC-QUHAE, F. VISÁEZ Y M. CALZADILLA

2008. Geoquímica de los ríos morichales de los llanos orientales venezolanos. *Interciencia*, 33(10):707-724.

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. Tesis de Licenciatura. Esc. de Biología Univ. Central de Venezuela. Caracas. 100p.

NICO, L. Y J. THOMERSON

1990. Ecología, Hábitos Alimentarios e Interacciones Espaciales en Peces Anuales del Orinoco. *Acta Biologica Venezuelica*, 12(3-4): 106-120.

NOVOA, D. (ED).

1982. *Los Recursos Pesqueros del Río Orinoco y su Explotación*. CVG. 386 p.

ORTAZ, M., A. MACHADO-ALLISON Y V. CARRILLO

2007. Evaluación ecológica rápida de la ictiofauna en cinco localidades del Delta del Río Orinoco, Venezuela. *Interciencia*, 32: 601-609.

PÉREZ, L.

1984. Uso del hábitat por la comunidad de peces de un río tropical asociado a un bosque. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*, 44:143-162.

PÉREZ-HERNÁNDEZ, D.

1983. Comportamiento hidrológico y sensibilidad ambiental de los morichales como sistemas fluviales. *Marne Informe Técnico DGSIA IT 127 Caracas*, 80 p.

PONTE, V., A. MACHADO-ALLISON Y C. LASSO

1999. Los Peces del Delta de Orinoco. Una aproximación a su estructura y dinámica. *Acta Biologica Venezuelica*, 19(2): 25-46.

SOARES, M., R. ALEMIDA Y W. JUNK

1982. 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*, (Ed. Esp.) 4:1-537

VEGAS-VILARRUBIA, T. Y R. HERRERA

1988. A physico-chemical survey of blackwater rivers from the Orinoco and the Amazon basins in Venezuela. *Arch. hydrobiol.*, 111(4):491-506.

VARI, R. P. Y L. R. MALABARBA

1998. Neotropical Ichthyology Overview (1-11). En: Malabarba, Reis, Vari & Lucena (eds). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs Porto Alegre, Brasil.

VISPO, C., C. LASSO, O. LASSO-ALCALÁ Y N. GONZÁLEZ

2003. Geographical and temporal variation in fish communities of the floodplain lakes of the lower Caura drainage in the Venezuelan Guayana. *Scientia Guianae*, 12: 297-327.

WELCOMME, R. L.

1979. *Fisheries Ecology of Floodplain Rivers*. Logman, London 317 p.

WINEMILLER, K. O.

1995. Factors driving temporal and spatial variation in aquatic floodplain foodwebs (298-312). In: *Foodwebs: Integration of Patterns and Dynamics* (G. A. Polis and K. O. Winemiller eds) Chapman & Hall NY.

WIKRAMANAYAKE, E. D.

1990. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. *Ecology*, 71(5): 1756-1764.

Apéndice 1. Lista de especies presentes en las localidades muestreadas

Familia	Género	Especie	Moquete	Caris	M. Largo	Pao	
Anostomidae	<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>scotorhabdotus</i>	-	-	-	X	
Apteronotidae	<i>Adontosternachus</i>	<i>devenanzi</i>	X	X	X	-	
	<i>Apteronotus</i>	<i>albifrons</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>	sp.	-	-	X	-	
Belonidae	<i>Potamorrhaphis</i>	<i>guianensis</i>	-	-	X	-	
Callichthyidae	<i>Corydoras</i>	<i>wotroi</i>	-	-	X	-	
Cichlidae	<i>Acaronia</i>	<i>vultuosa</i>	-	-	X	-	
	<i>Aequidens</i>	sp.	-	X	X	X	
	<i>Apistogramma</i>	<i>guttata</i>	-	-	X	-	
	<i>Apistogramma</i>	<i>hongsloi</i>	X	-	X	X	
	<i>Apistogramma</i>	<i>ortmani</i>	X	-	-	-	
	<i>Astronotus</i>	<i>ocellatus</i>	-	-	X	-	
	<i>Caquetaia</i>	<i>kraussii</i>	X	-	-	X	
	<i>Cichla</i>	<i>orinocensis</i>	-	-	X	-	
	<i>Cichlasoma</i>	<i>orinocense</i>	X	X	X	-	
	<i>Crenicichla</i>	<i>saxatilis</i>	X	X	X	X	
	<i>Geophagus</i>	sp.	-	-	X	-	
	<i>Heros</i>	<i>severus</i>	-	-	X	-	
	<i>Mesonauta</i>	<i>insignis</i>	X	X	X	-	
	<i>Nannacara</i>	sp.	-	-	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		
Crenuchidae	<i>Characidium</i>	<i>zebra</i>	X	X	X	X	
Characidae	<i>Acestrocephalus</i>	sp	-	-	-	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>giacopinnii</i>	-	-	X	-	
	<i>Bryconops</i>	<i>magoi</i>	X	-	X	-	

Apéndice 1. Lista de especies presentes en las localidades muestreadas (cont.)

Familia	Género	Especie	Moquete	Caris	M. Largo	Pao	
Characidae	<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>steindachneri</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>	sp.	-	-	X	-	
	<i>Iguanodectes</i>	<i>spilurus</i>	-	-	X	-	
	<i>Knodus</i>	cf. <i>breviceps</i>	-	-	-	X	
	<i>Knodus</i>	cf. <i>meridae</i>	-	-	-	X	
	<i>Metynnis</i>	<i>argenteus</i>	-	-	X	-	
	<i>Myleus</i>	sp.	X	-	-	-	
	<i>Moenkhausia</i>	<i>copei</i>	X	X	X	X	
	<i>Moenkhausia</i>	<i>dichroura</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>dientonito</i>	-	X	X	X	
	<i>Schizodon</i>	<i>isognatum</i>	-	-	-	X	
	<i>Serrasalmus</i>	<i>rhombeus</i>	X	-	X	-	
	<i>Tetragonopterus</i>	<i>chalceus</i>	-	X	-	-	
	<i>Xenagoniates</i>	<i>bondi</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	-	
	<i>Electrophorus</i>	<i>electricus</i>	-	-	X	-	
Cetopsidae	<i>Helogenes</i>	sp.	-	-	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>Copella</i>	<i>nattereri</i>	X	X	-	-	
	<i>Nannostomus</i>	<i>eques</i>	-	-	X	-	
	<i>Pyrrhulina</i>	<i>brevis</i>	X	X	X	X	
Loricariidae	<i>Ancistrus</i>	sp.	-	-	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	

Apéndice 1. Lista de especies presentes en las localidades muestreadas (cont.)

Familia	Género	Especie	Moquete	Caris	M. Largo	Pao
Loricariidae	<i>Hypostomus</i>	<i>plecostomus</i>	X	-	X	X
	<i>Hypostomus</i>	<i>surinamensis</i>	-	-	X	-
	<i>Lasiancistrus</i>	sp.	-	-	X	-
	<i>Loricaria</i>	<i>cataphracta</i>	-	-	X	-
	<i>Loricariichthys</i>	<i>brunneus</i>	-	-	X	-
	<i>Panaque</i>	<i>nigrolineatus</i>	-	-	-	X
	<i>Rineloricaria</i>	sp.	-	X	X	X
	Nandidae	<i>Polycentrus</i>	<i>schomburgki</i>	-	-	X
Parodontidae	<i>Parodon</i>	<i>apolinari</i>	X	-	-	X
Pimelodiadae	<i>Pimelodus</i>	<i>blochii</i>	-	-	-	X
	<i>Imparfinis</i>	sp.	-	-	-	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
Rivulidae	<i>Rivulus</i>	<i>deltaphilus</i>	X	X	X	-
Scianidae	<i>Plagioscion</i>	<i>squamosissimus</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	-
Trichomycteridae	<i>Acantopoma</i>	<i>bondi</i>	-	-	-	X
	<i>Ochmacantus</i>	<i>orinoco</i>	-	-	X	-
	<i>Paravandellia</i>	sp.	-	-	X	-