

## CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LA ECOLOGÍA TRÓFICA DE *Pterodoras rivasi* (DORADIDAE, SILURIFORMES) EN EL RÍO ARAUCA, VENEZUELA

Gabriela Echevarría<sup>1\*</sup>, Jon Paul Rodríguez<sup>1,4</sup>  
y Antonio Machado-Allison<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Biología de Organismos, Centro de Ecología. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. <sup>2</sup>Laboratorio de Ictiología, Instituto de Zoología y Ecología Tropical. Universidad Central de Venezuela. <sup>3</sup>Academia de Ciencias Físicas Matemáticas y Naturales. <sup>4</sup>Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. \*hydropsichidae@gmail.com.

### RESUMEN

Se estudió la dieta de *Pterodoras rivasi* durante un ciclo hidrológico en un segmento de la planicie de inundación del río Arauca drenado por el caño La Piedra. Los muestreos se realizaron en el cauce del caño, en dos lagunas y en dos esteros. Se analizaron los contenidos estomacales de 32 especímenes y se calcularon los porcentajes de las distintas categorías tróficas. Con base en estas categorías, se compararon las dietas entre cuatro clases de tallas establecidas previamente a intervalos de 10 cm. Se observó que *P. rivasi* mostró diferencias en dieta relacionadas con la talla, con una tendencia a la invertivoría en individuos de tallas pequeñas, y una tendencia a herbivoría en individuos de tallas grandes, además estos últimos mostraron una menor amplitud de nicho trófico. Se encontraron semillas enteras de poáceas y de *Coccoloba obtusifolia* a lo largo del tracto intestinal de ejemplares de *P. rivasi*, lo cual sugiere que esta especie podría actuar como dispersora de semillas de plantas de los bosques ribereños del río Arauca.

**Palabras clave:** frugivoría, cambios ontogénicos, planicie de inundación.

### Contribution to knowledge of trophic ecology of *Pterodoras rivasi* (Doradidae, Siluriformes) in Arauca River, Venezuela

#### Abstract

The diet of *Pterodoras rivasi* was studied during one hydrological cycle in a segment of the floodplain of the Arauca River, drained by the stream La Piedra. The samplings were conducted in the channel of this stream, in two floodplain lakes and in two ephemeral ponds. The stomach contents of 32 specimens of *P. rivasi* were analyzed and the percentages of the different trophic categories were calculated. Based on these trophic categories, the diets of four size classes previously established at intervals of 10 cm were compared. *P. rivasi* exhibited differences in diet related to size, with a tendency towards invertivory in small sized individuals, and a tendency towards herbivory in large individuals, besides, the latter showed lower trophic niche width. Intact seeds of species of Poaceae and of *Coccoloba obtusifolia* were found along the intestinal tract of individuals of *P. rivasi*, suggesting that this species might act as a seed disperser for plants of the riparian forests of the Arauca River.

**Keywords:** Frugivory, ontogenetic changes, floodplain.

## INTRODUCCIÓN

*Pterodoras rivasi* (Fernandez-Yepez, 1950) es un bagre sierra comúnmente conocido como sierra amarilla o sierra apureña, y está distribuido en la cuenca del Orinoco en Colombia y Venezuela (Reis *y col.*, 2003). Esta especie puede superar los 60 cm de longitud, y habita en cauces de canales primarios y secundarios, así como en lagunas (Novoa, 2002; Samudio *y col.*, 2011). A pesar de ser una especie bastante común en los llanos venezolanos, se le considera de baja importancia comercial (Hoyos y Fontiveros, 2012), y se cuenta con poca información sobre su ecología trófica. En lagunas del bajo Orinoco, se ha reportado que consume principalmente material vegetal y en menor proporción macroinvertebrados, por lo cual ha sido clasificada como una especie fundamentalmente herbívora (González *y col.*, 2012).

La otra especie del género, *Pterodoras granulosus*, que está distribuida en las cuencas de los ríos Amazonas y Paraná, ha sido más ampliamente estudiada. Al igual que *P. rivasi*, también es una especie herbívora, que puede consumir hojas de macrófitas así como frutos de plantas terrestres y acuáticas (Agostinho *y col.*, 2009; González-Bergonzoni *y col.*, 2010). Además, se ha documentado que *P. granulosus* exhibe cambios ontogénicos en la dieta, la cual en las clases de tallas más pequeñas consiste de invertebrados y en las clases más grandes de material vegetal (Agostinho *y col.*, 2009), y que es capaz de dispersar semillas de distintas especies de plantas (de Souza-Stevaux *y col.*, 1994), por lo cual cumple un rol importante en los ecosistemas de las planicies de inundación.

En los llanos venezolanos, se han descrito cambios ontogénicos similares a los de *P. granulosus* para algunas especies de la familia Serrasalmididae del orden Characiformes, tales como *Colossoma macropomum*, *Mylossoma duriventre* y *Piaractus brachypomus* (Machado-Allison, 2005), pero no para *P. rivasi*. Igualmente, se ha reportado el rol como dispersor de semillas de *P. brachypomus* en el bajo Caura (Knab-Vispo *y col.*, 2003), así como de otras especies de Characiformes como *Hemibrycon dentatus* y *Astyanax metae* en ríos de la Cordillera de la Costa (Ortaz, 1992). Por otra parte, otros Siluriformes como *Phractocephalus hemiliopterus* (Kubitzki, 1985), *Pimelodella* spp. (Gottsberger, 1978), *Paulicea lutkeni*, *Rhamdia schomburgkii* y las sierras *Megalodoras irwinii* y *Oxydoras niger* (Piedade *y col.*, 2006) también han sido señalados como dispersores de semillas en planicies de inundación sudamericanas, pero no hay reportes de este rol para *P. rivasi*.

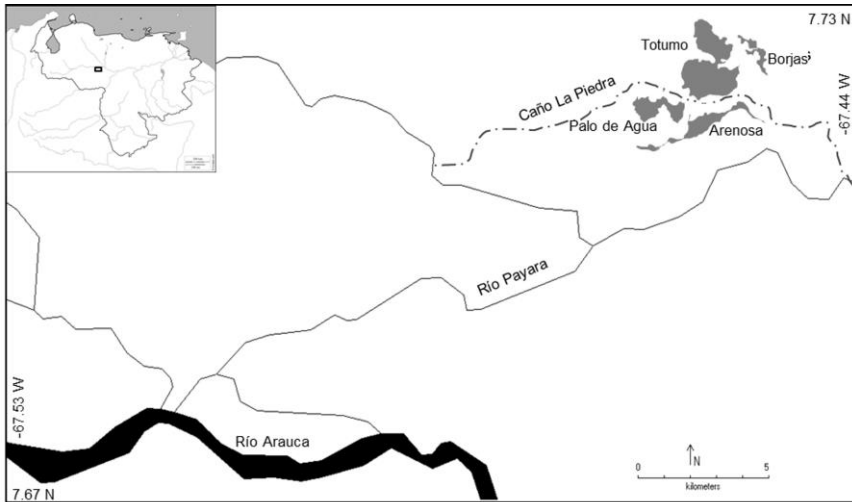
Considerando lo anterior, el propósito de esta investigación fue estudiar la dieta de *P. rivasi* en un segmento de la planicie de inundación del río Arauca drenada por el caño La Piedra durante un ciclo hidrológico, con el fin de caracterizar los patrones espacio-temporales y por clases de tallas en las dietas y en las abundancias, y determinar si esta especie

puede actuar como dispersora de semillas de plantas terrestres o acuáticas. Esta información es importante pues puede contribuir a entender el rol de *P. rivasi* en los ecosistemas de la planicie de inundación del Orinoco, y de la misma manera contribuir a la conservación de estos ecosistemas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El caño La Piedra es un afluente del río Arauca de aguas claras, aparentemente debido al lavado de las sabanas (Rosales *y col.*, 2010). Aguas abajo se une al río Payara, el cual es otro afluente del Arauca (Figura 1). A lo largo de su planicie de inundación, tienen lugar distintas lagunas permanentes así como esteros y bajos. El estudio fue conducido en un segmento del caño La Piedra, dentro del Hato Santa Luisa, a aproximadamente 19 km al sur de San Fernando de Apure. En este segmento, además del caño se incluyeron dos lagunas: El Totumo (2,8 km<sup>2</sup>) y La Arenosa (1,28 km<sup>2</sup>), y dos esteros: Borjas (0,35 km<sup>2</sup>) y Palo de Agua (0,88 km<sup>2</sup>). Todos estos cuerpos de agua se conectan durante aguas altas y quedan aislados en aguas bajas. De acuerdo con los registros de precipitación del Hato Santa Luisa de los últimos 21 años, la precipitación promedio anual en el área caen es de 1475 mm. El mes más lluvioso del año es julio, con un promedio de precipitación de 321 mm y el más seco es enero con 0,73 mm. El caño presenta una banda delgada de bosque ribereño, compuesto por especies arbóreas como *Cordia collococa*, *Coccoloba obtusifolia*, *Ouratea guildingii*, la palma *Bactris guineensis*, así como especies arbustivas como *Vinga luteola*, *Polygonum hydropiperoides*, entre otras (Rial, 2009). Dentro del cauce del caño y de las lagunas, crecen masas de vegetación acuática dominadas por poáceas y pontederáceas. Entre las primeras las especies más abundantes son *Paspalum fasciculatum*, *Hymenachne amplexicaulis* y *Luziola subintegra*, y entre las segundas lo son *Eichornia crassipes*, *E. azurea* y en menor grado *Pontederia subovata* (Rial, 2009).

Se realizaron 6 jornadas de campo abarcando un ciclo hidrológico, durante los meses de agosto y noviembre de 2015, marzo, mayo, julio y agosto de 2016. Durante cada una de estas jornadas, las colectas de peces fueron realizadas dentro del caño La Piedra, en las lagunas Totumo y Arenosa y en los esteros Borjas y Palo de Agua utilizando 12 redes de ahorque de 30 m de longitud por 2 metros de ancho cada una, con aperturas de ½", 4" y 6", las cuales fueron colocadas en los bordes de estos cuerpos de agua, y fueron revisadas cinco veces con intervalos de 4 horas. Cada revisión de las redes constituyó en una muestra, por lo cual se obtuvieron 5 muestras por cuerpo de agua durante cada mes de muestreo. Todos los análisis de dietas se basaron en 32 individuos.



**Figura 1.** Ubicación relativa del segmento estudiado del Caño La Piedra (líneas punteadas) y su planicie de inundación.

Los individuos fueron preservados en formol al 10% e identificados como *P. rivasi* con base en Fernández-Yépez (1950). Los contenidos estomacales fueron analizados con la ayuda de un micro-estereoscopio Leica de 100x. El contenido estomacal de cada espécimen fue vaciado en una cápsula de Petri que fue puesta bajo el micro-estereoscopio para identificar y contar los distintos ítems por categorías tróficas observadas en cada estómago analizado. Posteriormente se calcularon los porcentajes de cada categoría trófica (Marrero, 1994) por cada clase de tallas, dentro de cada hábitat (caño, estero, laguna) y durante cada mes muestreado. Igualmente, para identificar la capacidad potencial de *P. rivasi* como dispersora de semillas, se inspeccionaron los tractos intestinales de los individuos colectados en búsqueda de semillas enteras, ya que se considera que la presencia de semillas enteras en el tracto intestinal es una señal efectiva de la capacidad de dispersión de una especie de pez (Galetti *y col.*, 2008). Las clases de tallas se definieron arbitrariamente con intervalos de 10 cm con base en longitudes estándar (LE).

La exploración de las diferencias de dietas entre clases de tallas se llevó a cabo a través de un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) (Legendre y Legendre, 1998) a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis, construida con los porcentajes de categorías tróficas de cada individuo analizado. Las comparaciones de las dietas entre las clases de tallas se realizaron mediante análisis de la varianza basado en distancias y permutaciones: PERMANOVA (Anderson, 2001; Anderson y Walsh,

2013) basado en la matriz de distancias de Bray-Curtis. Estos análisis se basaron en 999 permutaciones para establecer valores de significancia de la prueba ( $p < 0,05$ ) y se practicaron para comparar las cuatro clases de tallas. Posteriormente, para realizar comparaciones entre pares de clases de tallas y detectar diferencias se realizaron pruebas de comparaciones pareadas por medio de un Pair-wise test. Estos dos análisis se realizaron a través del software Primer 6, versión 6.1.13 (Clarke y Gorley, 2006) y PERMANOVA + for Primer versión 1.0.3 (Anderson *y col.*, 2008). La exploración de los patrones espacio-temporales de dietas se realizó mediante un análisis SIMPER de similitud porcentual (Clarke y Warwick, 2001) con el fin de identificar las categorías tróficas que tuvieron mayor importancia en la dieta de *P. rivasi* por clase de talla, por hábitat y mes de muestreo. Este análisis también se practicó a través del software Primer 6, versión 6.1.13 (Clarke y Gorley, 2006).

Con las proporciones de ítems consumidos por especie se calcularon sus amplitudes de nicho trófico a través del índice de Levins (Levins, 1968), mediante el paquete spaa (Zhang, 2013) en el lenguaje de programación R (R Development Core Team, 2012).

## RESULTADOS

Durante todo el período de muestreo se colectaron 55 individuos de *P. rivasi*. En la Tabla 1 se presenta el número de individuos con y sin contenido estomacal por cada mes muestreado. En total, se encontraron 32 ejemplares con contenido estomacal.

**Tabla 1.** Número de estómagos de *P. rivasi* analizados (con contenido) y número de estómagos vacíos por mes de muestreo.

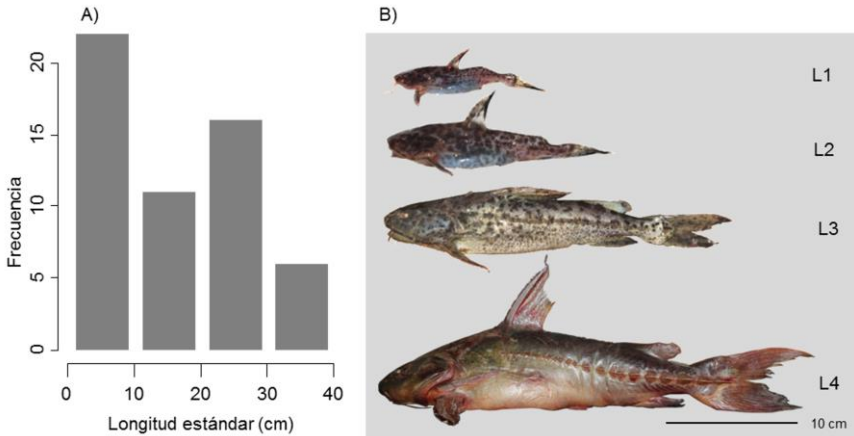
| Mes         | Con contenido | Vacios |
|-------------|---------------|--------|
| Agosto14    | 4             | 0      |
| Noviembre14 | 1             | 1      |
| Marzo15     | 2             | 1      |
| Mayo15      | 16            | 14     |
| Julio15     | 8             | 7      |
| Agosto15    | 1             | 0      |

Durante todo el periodo de muestreo, *P. rivasi* consumió insectos acuáticos pertenecientes a 5 familias (Tabla 2), macrocrustáceos representados por cangrejos de la familia Pseudothelphusidae y camarones del género *Macrobrachium*. También consumió en menor medida microcrustáceos como cladóceros y copépodos. El material vegetal estuvo representado principalmente por hojas de poáceas, semillas de la Polygonaceae *Coccoloba obtusifolia* y hojas de *Eichornia* spp.

**Tabla 2.** Abundancias relativas (en porcentajes) de las categorías tróficas consumidas por *P. rivasi* durante todo el periodo de muestreo.

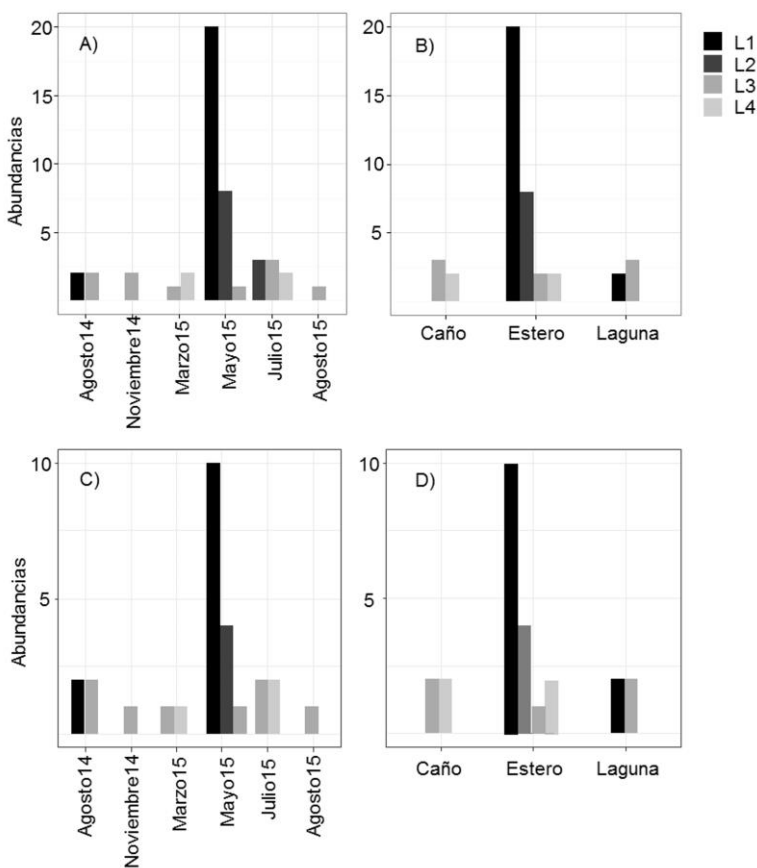
| CATEGORÍA TRÓFICA                     | %     |
|---------------------------------------|-------|
| Insectos acuáticos                    |       |
| Ninfas <i>Asthenopus</i> sp.          | 8.47  |
| Chironomidae                          | 3.39  |
| Dixidae                               | 1.69  |
| Hydroptilidae                         | 0.85  |
| Coleoptera                            | 0.85  |
| Macrocrustáceos                       |       |
| Macrobrachium                         | 0.85  |
| Pseudothelphusidae                    | 0.85  |
| Microcrustáceos                       |       |
| Cladocera                             | 0.85  |
| Copepoda                              | 0.85  |
| Macrófitas                            |       |
| Hojas <i>Eichornia</i> spp.           | 6.78  |
| Hojas Poaceas                         | 30.51 |
| Semilla poácea                        | 0.85  |
| Semillas <i>Coccoloba obtusifolia</i> | 22.03 |
| Escamas                               | 11.02 |
| Detritus                              | 10.17 |

Se establecieron cuatro clases de tallas. Las clases L1 (5 cm – 10 cm) y L3 (> 20 cm – 30 cm) fueron las clases que tuvieron mayores frecuencias de individuos (Figura 2A), con 22 y 15 individuos respectivamente.



**Figura 2.** (A) Histograma de tallas de *P. rivasi*. (B) Imágenes de referencia de individuos correspondientes a las cuatro clases de talla establecidas.

Los individuos de tallas pequeñas, pertenecientes a las clases L1 y L2, fueron observados principalmente durante mayo de 2015, durante la fase hidrológica de aguas bajas, aunque también se observaron individuos L1 en menor medida en agosto de 2014 (Figuras 3A y 3C), e individuos de L2 durante julio de 2015. La mayoría de individuos grandes, pertenecientes a las clases L3 y L4, fueron observados en marzo y julio de 2015. En cuanto a la distribución espacial, la mayoría de individuos de las clases L1 y L2 fueron colectados en los esteros (Figuras 3B y 3D). Los individuos correspondientes a la clase L3 fueron observados en los tres hábitats, pero fueron ligeramente más abundantes en el caño y en las lagunas, mientras que los individuos de la clase L4 sólo fueron observados en el caño y en los esteros.

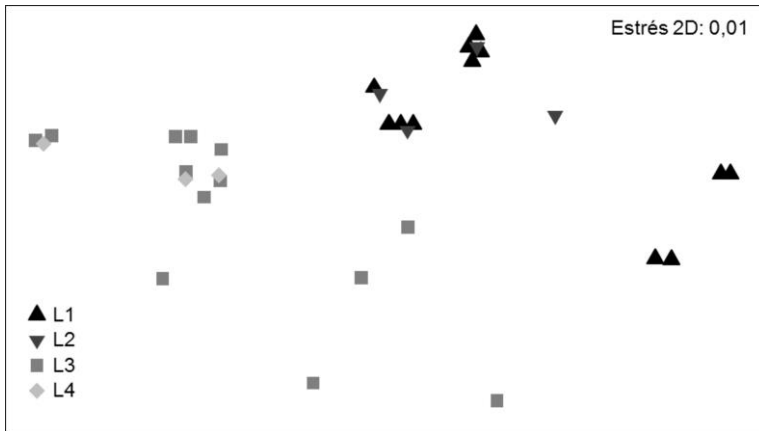


**Figura 3.** Abundancias totales de individuos de *P. rivasi* por clases de tallas (A) por mes de muestreo, (B) por hábitat y abundancias de individuos con contenido estomacal por clase de tallas, (C) por mes de muestreo y (D) por hábitat.

Los análisis de PERMANOVA indicaron que hubo diferencias altamente significativas en las dietas entre las clases de talla (Pseudo-F=5,89, P=0,001, 3 grados de libertad). Las comparaciones entre clases de tallas indicaron que hubo diferencias significativas en las dietas entre clases de tallas grandes y pequeñas (Tabla 3). Las clases L1 y L2 no mostraron diferencias significativas en sus dietas, al igual que las clases L3 y L4. Este patrón se puede apreciar mejor en la ordenación obtenida mediante el escalamiento multidimensional (Figura 4), en donde se observa la superposición entre individuos de las clases L1 y L2 hacia la derecha y de los individuos L3 con los de L4 hacia la izquierda. El estrés de la ordenación fue de 0,01, indicando una buena representación de las distancias entre cada individuo de *P. rivasi* en dos dimensiones (Legendre y Legendre, 1998).

**Tabla 3.** Resultados de comparaciones de dietas entre clases de tallas.

| Grupos | t       | P     | Permutaciones |
|--------|---------|-------|---------------|
| L1, L2 | 0.62677 | 0.689 | 70            |
| L1, L3 | 3.2301  | 0.001 | 987           |
| L1, L4 | 2.6592  | 0.005 | 78            |
| L2, L3 | 2.6137  | 0.002 | 684           |
| L2, L4 | 3.4369  | 0.034 | 35            |
| L3, L4 | 0.69137 | 0.817 | 224           |

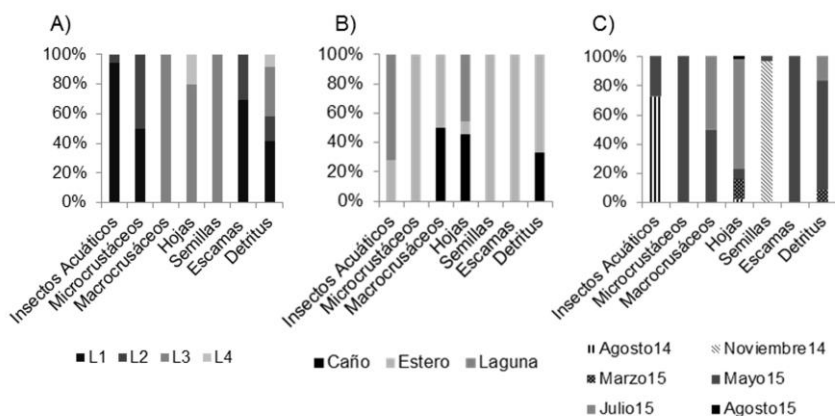


**Figura 4.** Ordenación obtenida a través de un análisis de escalamiento multidimensional de los especímenes de *P. rivasi* con base en sus contenidos estomacales.

En la Figura 5 se muestran los porcentajes de las categorías tróficas por clases de talla (Figura 5A), por hábitat (Figura 5B) y por mes de muestreo (Figura 5C). Los insectos acuáticos, microcrustáceos y escamas de pez fueron consumidos exclusivamente por individuos pertenecientes



a las tallas L1 y L2, mientras que los macrocrustáceos, hojas y semillas fueron consumidos exclusivamente por individuos de las clases L3 y L4. Todas las clases de tallas consumieron detritus en distinta medida, aunque el consumo de este recurso no fue importante para L4 (Tabla 4). Por otra parte, estos resultados sugieren que podría haber diferencias en el uso de hábitat, ya que las hojas contribuyeron en mayor medida en la dieta de *P. rivasi* en el caño y las lagunas, mientras que las escamas tuvieron una mayor contribución dentro de los esteros (Tabla 4). Las hojas de plantas acuáticas fueron consumidas por individuos de L3 y L4 en los tres hábitats, aunque en mayor proporción dentro del caño y las lagunas (Figura 5).



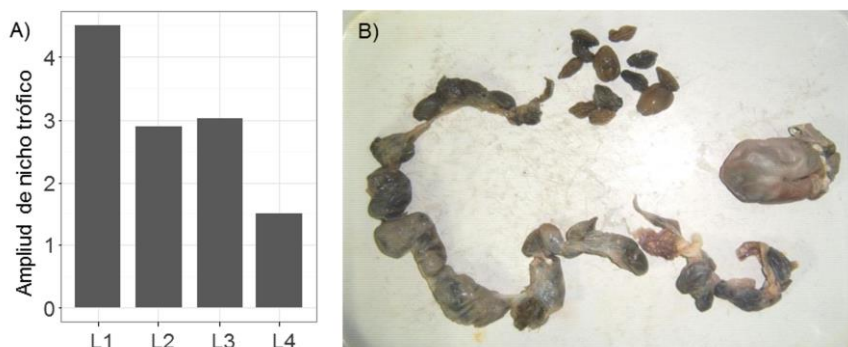
**Figura 5.** Porcentajes de categorías tróficas consumidas por *P. rivasi* (A) por clases de tallas, (B) hábitats y (C) mes de muestreo.

En cuanto a la distribución temporal de las categorías tróficas, los microcrustáceos y escamas fueron consumidos durante mayo de 2015 (Figura 5), mientras que las hojas de plantas acuáticas fueron consumidas en distintas proporciones a lo largo de todo el periodo de muestreo. Las semillas fueron consumidas por un individuo durante noviembre de 2014, en la fase de retirada de aguas. Sólo se pudo calcular la similitud porcentual de los meses de agosto 2014, mayo y julio de 2015, debido a que no hubo suficiente tamaño de muestra para los otros meses. Los macrocrustáceos contribuyeron en mayor medida en la dieta de *P. rivasi* durante agosto 2014, las escamas y el detritus durante mayo de 2015 y las hojas durante julio 2015 (Tabla 4).

**Tabla 4.** Análisis de similitud porcentual de las categorías tróficas por clases de tallas, hábitats y mes.

| <b>Categoría trófica</b> | <b>Abundancia promedio</b> | <b>Similitud promedio</b> | <b>% contribución</b> | <b>% acumulado</b> |
|--------------------------|----------------------------|---------------------------|-----------------------|--------------------|
| L1                       |                            |                           |                       |                    |
| Escamas                  | 0.75                       | 35.25                     | 77.3                  | 77.3               |
| Detritus                 | 0.42                       | 6.97                      | 15.28                 | 92.59              |
| L2                       |                            |                           |                       |                    |
| Escamas                  | 1                          | 52.22                     | 88.68                 | 88.68              |
| Detritus                 | 0.5                        | 6.67                      | 11.32                 | 100                |
| L3                       |                            |                           |                       |                    |
| Hojas                    | 2.69                       | 27.3                      | 89.1                  | 89.1               |
| Detritus                 | 0.31                       | 2.39                      | 7.81                  | 96.91              |
| L4                       |                            |                           |                       |                    |
| Hojas                    | 3                          | 54.07                     | 100                   | 100                |
| Laguna                   |                            |                           |                       |                    |
| Hojas                    | 1.57                       | 10.11                     | 59.43                 | 59.43              |
| Detritus                 | 0.43                       | 3.73                      | 21.92                 | 81.35              |
| Macrocrusáceos           | 0.29                       | 3.17                      | 18.65                 | 100                |
| Estero                   |                            |                           |                       |                    |
| Escamas                  | 0.67                       | 25.25                     | 73.83                 | 73.83              |
| Detritus                 | 0.39                       | 6.1                       | 17.84                 | 91.67              |
| Caño                     |                            |                           |                       |                    |
| Hojas                    | 2                          | 28.78                     | 94.42                 | 94.42              |
| Agosto 14                |                            |                           |                       |                    |
| Macrocrusáceos           | 0.5                        | 11.11                     | 100                   | 100                |
| Mayo 15                  |                            |                           |                       |                    |
| Escamas                  | 0.75                       | 32.19                     | 77.53                 | 77.53              |
| Detritus                 | 0.44                       | 7.78                      | 18.73                 | 96.26              |
| Julio 15                 |                            |                           |                       |                    |
| Hojas                    | 2.75                       | 44.94                     | 94.14                 | 94.14              |

La clase de talla L1 mostró la mayor amplitud de nicho trófico, con un índice de Levins de 4,5, mientras que las clases L2 y L3 mostraron valores similares, de 2,9 y 3,02 respectivamente (Figura 6A). La clase L4 tuvo la menor amplitud de nicho, con un índice de Levins igual a 1,51, indicando una mayor especialización trófica, la cual como se mostró en la Figura 5, se basó en un consumo predominante de material vegetal. Por otra parte, a través de la inspección de los tractos intestinales de los ejemplares de *P. rivasi*, se encontraron semillas en sólo dos ejemplares. El primero fue un ejemplar de 26,8 cm de longitud estándar, el cual presentó algunas semillas enteras de la familia Poaceae. El segundo ejemplar fue un individuo de 25,9 cm LE, en cuyo estómago y tracto intestinal se identificaron 26 semillas enteras de *Coccoloba obtusifolia* (Figura 6B), todas las cuales estaban enteras, incluso aquellas en la porción final del intestino. Cabe destacar además que algunas de estas semillas aún conservaban el arilo, y no se observaron señales de descomposición o desintegración en aquellas semillas encontradas en el tracto intestinal.



**Figura 6.** (A) Índice de amplitud de nicho trófico de Levins por clase de talla. (B) Imagen del estómago y tracto intestinal de un ejemplar de *P. rivasi* con semillas de *C. obtusifolia*, algunas de las cuales aún conservaban el arilo.

## DISCUSIÓN

En la planicie del caño La Piedra, *P. rivasi* mostró diferencias en su dieta entre clases de tallas, con una tendencia a la invertivoría en los individuos de tallas pequeñas, y una tendencia a la herbivoría en los individuos de tallas más grandes, siguiendo un patrón semejante al de *P. granulosus* (Agostinho *y col.*, 2009) en el río Tocantins. Similarmente, los individuos de tallas más grandes mostraron menores amplitudes de dietas en comparación a los de tallas más pequeñas, los cuales, particularmente aquellos menores a 10 cm LE, fueron más generalistas.

Las diferencias temporales en las clases de tallas indicaron una mayor presencia de juveniles (L1) durante aguas bajas, particularmente en mayo de 2015. Los resultados sugieren que podrían haber diferencias en el uso de hábitat entre clases de tallas, ya que los individuos más pequeños mostraron una preferencia por los hábitat lénticos, pues ocuparon principalmente esteros y en menor grado lagunas, mientras que los individuos grandes estuvieron presentes en todos los hábitats. Asimismo, se observaron diferencias espaciales en el consumo de recursos tróficos entre las clases de tallas, donde los individuos de tallas grandes se alimentaron de material vegetal principalmente en el caño La Piedra, y los de tallas más pequeñas consumieron insectos acuáticos, microinvertebrados y escamas de peces dentro de los esteros. Este patrón sugiere que *P. rivasi* también podría presentar cambios ontogénicos en el uso de hábitat, similares a los descritos para *P. granulosus* (Agostinho *y col.*, 2009). Sin embargo, debido al limitado tamaño de la muestra, los resultados deben ser interpretados con cautela, y son necesarios más muestreos para corroborar las tendencias observadas en los patrones espacio-temporales de alimentación de *P. rivasi*.

*P. rivasi* mostró un consumo alto de hojas de plantas acuáticas en la planicie de inundación del caño La Piedra, tal como se ha observado en lagunas del bajo Orinoco (González *y col.*, 2012). Las plantas consumidas fueron *Eichornia* spp., así como especies de la familia Poaceae. En el delta del Orinoco, se ha reportado que esta especie puede consumir también moluscos y peces pequeños (Samudio *y col.*, 2011), sin embargo, estas presas no fueron encontradas en los estómagos de los ejemplares de *P. rivasi* del caño La Piedra. También se han encontrado diferencias espaciales en las dietas de *P. granulosus*, que han sido atribuidas a la capacidad de esta especie de aprovechar los recursos que son más abundantes en distintas áreas (González-Bergonzoni *y col.*, 2010). Esta capacidad también podría explicar los cambios temporales en la dieta de *P. rivasi* observados en el área de estudio. Por ejemplo, el consumo de semillas fue mayor durante noviembre de 2014, momento en que se observó una fructificación masiva de *C. obtusifolia*.

La presencia de semillas enteras en el intestino de los peces es utilizada como una señal de ictiocoria (Reys *y col.*, 2009; Correa *y col.*, 2015; Machado-Allison, 2005). La presencia de semillas enteras a lo largo de todo el tracto intestinal en individuos de *P. rivasi* sugiere que esta especie podría actuar como dispersora de semillas. A diferencia de *P. granulosus*, para la cual se ha descrito que es capaz de dispersar semillas de unas 27 familias de plantas (de Souza-Stevaux *y col.*, 1994), sólo se encontraron dos familias de plantas: Polygonaceae y Poaceae potencialmente dispersadas por *P. rivasi* en el Caño La Piedra y su planicie de inundación, lo cual podría deberse al tamaño limitado de la muestra de este estudio. Especies de estas dos familias de plantas también son dispersadas por *P. granulosus* en la Amazonía, aunque el género más frecuente de Polygonaceae es *Polygonum*, mientras que en *P. rivasi* sólo se encontraron semillas del género *Coccoloba*. Por lo tanto, es necesario ampliar los estudios sobre la ecología de *P. rivasi* en los llanos del Orinoco, con el fin de identificar a todas las especies de plantas que puedan ser dispersadas por ésta, así como el de otros géneros de Siluriformes que han sido reportados como dispersores de semillas en otras cuencas hidrográficas, tales como *Rhamdia*, *Megalodoras* o *Phractocephalus* (Goulding, 1980, Piedade et al. 2006). La mayoría de investigaciones sobre ictiocoria en Sudamérica se han enfocado en especies de las familias Characidae y Serrasalminidae (Gotsberger, 1978; Goulding, 1980; Machado-Allison, 2005), sin embargo, los Siluriformes son importantes como dispersores de semillas de frutos carnosos ya que carecen de dientes que les faciliten la masticación (Correa *y col.*, 2015), por lo cual tienen más probabilidad de tragar semillas enteras y no actuar como depredadores de las mismas.

Los resultados de esta investigación indican que si bien *P. rivasi* es una especie con poco interés comercial (Hoyos y Fontiveros, 2012), su valor ecológico podría ser alto ya que con su potencial capacidad de dispersión de semillas, podría contribuir a mantener los bosques ribereños e

inundables de los llanos del Orinoco. En este sentido, las amenazas que existen contra las planicies de inundación, tales como la destrucción de bosques ribereños, la alteración del drenaje natural y pérdida de conectividad entre cauces y planicies (Marrero, 2011; Death *y col.*, 2015) puede tener impactos negativos no sólo en los peces frugívoros sino en todo el ecosistema (Reys *y col.*, 2009) al disminuir la probabilidad de dispersión de las plantas. Esto resalta la necesidad de conducir estudios de ecología trófica de peces herbívoros como *P. rivasi*. Por otra parte, los resultados también resaltaron la importancia de cuerpos de agua inundables como los esteros como áreas de cría de *P. rivasi*, tal como ha sido señalado para otras especies de peces de los llanos (Machado-Allison, 2005), lo cual fue evidenciado por las mayores abundancias de ejemplares pequeños (5-10 cm). Ante ello, la conservación de estos hábitats lénticos es especialmente necesaria, la cual está actualmente en riesgo ante la aprobación estatal de proyectos de pesca en lo que denominan “cuerpos de agua sometidos a desecamiento progresivo” (Presidencia de La República Bolivariana de Venezuela, 2014) que permitiría la pesca comercial de arrastre en esteros, pudiendo afectar a las poblaciones de relevo de *P. rivasi* y de otras especies.

## LITERATURA CITADA

- Agostinho, C.S., E.E. Marques, R.J. De Oliveira y P.S. Braz. 2009. Feeding ecology of *Pterodoras granulosus* (Siluriformes, Doradidae) in the Lajeado Reservoir, Tocantins, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia* 99:301–306.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32–46.
- Anderson, M.J. y D.C.I. Walsh. 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs* 83:557–574.
- Clarke, K.R. y R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, 192 pp.
- Clarke, K.R. y R.M. Warwick. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 176 pp. PRIMER-E, Plymouth.
- Correa, S.B., R. Costa-Pereira, T. Fleming, M. Goulding y J.T. Anderson. 2015. Neotropical fish-fruit interactions: Eco-evolutionary dynamics and conservation. *Biological Reviews* 90:1263–1278.
- de Souza-Stevaux, M., R.R.B. Negrelle y V. Citadini-Zanette. 1994. Seed Dispersal by the Fish *Pterodoras granulosus* in the Parana River Basin, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10:621–626.
- Death, R.G., I.C. Fuller y M.G. Macklin. 2015. Resetting the river template: The potential for climate-related extreme floods to transform river geomorphology and ecology. *Freshwater Biology* 60:2477–2496.
- Fernandez-Yepe, A. 1950. Un nuevo pez de la familia Doradidae. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 10:195-198.
- Galetti, M., C. Donatti, M.A. Pizo y H. Giacomini. 2008. Big Fish are the Best: Seed Dispersal of *Bactris glaucescens* by the Pacu Fish (*Piaractus mesopotamicus*) in the Pantanal, Brazil. *Biotropica* 40:386–389.
- González-Bergonzoni, I., F. Teixeira de Mello, N. Vidal, A. D’Anatro y M. Masdeu.

2010. Reappearance and diet of juvenile armado catfish (*Pseudorasbora daniconius*) in lower Uruguay River, (Rio Negro, Uruguay). *Bol. Soc. Zool. Uruguay* 19:42-46.
- González, N., C. Lasso y J. Rosales. 2012. Estructura trófica de las comunidades de peces durante un ciclo hidrológico en dos lagunas inundables de la cuenca del bajo Río Orinoco. *Memoria de la fundación La Salle de Ciencias Naturales* 173:39-70.
- Gottsberger, G. 1978. Seed Dispersal by Fish in the Inundated Regions of Humaita, Amazonia. *Biotropica* 10:170-183.
- Goulding, M. 1980. The fishes and the forest. Explorations in Amazonian natural history. University of California Press, 153 pp.
- Hoyos, C. y D. Fontiveros. 2012. Principales especies de peces comerciales del eje Orinoco-Apure (Guía de campo). 2da edición. Instituto Socialista de la Pesca y Acuicultura (INSOPESCA), 68 pp.
- Knab-Vispo, C., F. Daza, C. Vispo y N. González. 2003. The diet of Morocoto (*Piaractus brachipomus*) in the lower Rio Caura in relation to its ecological role and its conservation. *Scientia Guianae* 12:367-391.
- Kubitzki, K. 1985. Ichthyochory in *Gnetum venosum*. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 57:513-516.
- Legendre, P. y L. Legendre. 1998. Numerical Ecology. Second Edi. Elsevier Inc., 870 pp.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Press, 132 pp.
- Machado-Allison, A. 2005. Los Peces de Los Llanos de Venezuela: Un Ensayo sobre su Historia Natural. Segunda Ed. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, 144 pp.
- Marrero, C. 1994. Métodos para cuantificar contenidos estomacales en peces. S. R. L. Talleres Gráficos de LIBERIL, Ed., 37 pp.
- Marrero, C. 2011. Humedales del Llano Venezolano. 1ra edición. Universidad Nacional Experimental de Los Llanos Ezequiel Zamora, Programa de Recursos Naturales Renovables, Núcleo Portuguesa, 165 pp.
- Presidencia de la República Bolivariana de Venezuela. 2014. Decreto con rango, valor y fuerza de ley de reforma del decreto con rango, valor y fuerza de ley de pesca y acuicultura. Gaceta Oficial de la República Bolivariana de Venezuela No. 6150 Extraordinario. Año CXLII – mes II: 81-123.
- Novoa, D. 2002. Los recursos pesqueros del eje fluvial Orinoco - Apure: presente y futuro. Ministerio de Agricultura y Tierras, INAPESCA, 131 pp.
- Ortiz, M. 1992. Hábitos Alimenticios de los Peces de un Río de Montaña Neotropical. *Biotropica* 24:550-559.
- Piedade, M.T.F., P. Parolín y W.J. Junk. 2006. Phenology, fruit production and seed dispersal of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black water floodplains. *Revista de Biología Tropical* 54:1171-1178.
- Reis, R.E., S.O. Kullander y C.J. Ferraris. 2003. Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America. Edipucrs, 742 pp.
- Reys, P., J. Sabino y M. Galetti. 2009. Frugivory by the fish *Brycon hilarii* (Characidae) in western Brazil. *Acta Oecologica* 35:136-141.
- Rosales, J., C. Suárez y C. Lasso. 2010. Descripción del medio natural de la cuenca del Orinoco. En: Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la Biodiversidad (C. A. Lasso, J. S. Usma, F. Trujillo y A. Rial, eds.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia), pp 50-73.
- Samudio, H., C. A. Lasso y P. Sánchez, Duarte. 2011. Guitarrilla, *Pterodoras rivasi*. En: Peces del Delta del Orinoco. Diversidad, bioecología, uso y conservación

- (C. A. Lasso y P. S., Duarte, eds.). Fundación La Salle de Ciencias Naturales y Chevron C. A. Venezuela, pp 95.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Zhang, J. 2013. *spaa: SPecies Association Analysis*. R package version 0.2.1, URL <https://CRAN.R-project.org/package=spaa>.