

MEMORIA

Sociedad de Ciencias Naturales La Salle
Tomo LVIII, número 149, Enero/junio 1998

ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DE LA CURVINATA *PLAGIOSCION SQUAMOSISSIMUS* (HECKEL, 1840) (PISCES: SCIAENIDAE), EN LOS LLANOS INUNDABLES DEL ESTADO APURE, VENEZUELA.

Lasso-Alcalá, Oscar M.,

Museo de Historia Natural La Salle,
Apartado 1930, Caracas 1010-A, Venezuela.
e-mail: lasso-alcala@mixmail.com

Lasso A., Carlos A.

Museo de Historia Natural La Salle,
Apartado 1930, Caracas 1010-A, Venezuela.

Investigador Asociado del Instituto de Zoología Tropical,
Universidad Central de Venezuela y
ONG Asociación Amigos de Doñana,
Sevilla, España.

Señaris, J. Celsa

Museo de Historia Natural La Salle,
Apartado 1930, Caracas 1010-A, Venezuela.

Palabras claves: *Plagioscion squamosissimus*. Bioecología. Llanos Inundables. Cuenca del Río Apure. Venezuela.

RESUMEN

Se estudiaron algunos aspectos de la biología y ecología de la curvinata *Plagioscion squamosissimus*, en los llanos inundables del Estado Apure, Venezuela, durante dos años de muestreo.

Mediante el uso de los métodos de frecuencia de aparición y volumen total o volumétrico, se determinó que *P. squamosissimus* es un pez carnívoro, con predominio de peces y camarones en su dieta. Se observaron cambios ontogenéticos en la dieta, especialización alimentaria y canibalismo.

La curvinata presenta una reproducción continua con mayor intensidad a principios y mediados de la época seca y mediados de la lluviosa. Se obtuvo una fecundidad absoluta máxima de 371.025 ovocitos y una talla mínima reproductiva de 205 mm de LE. Se evidencia un tipo de desove parcial y continuo.

Las capturas fueron más importantes en términos de abundancia y biomasa relativas en las áreas inundables periféricas que en el río.

Presentó un pequeño porcentaje de individuos parasitados por un nemátodo (*Contracaecum* sp).

ASPECTS OF THE BIOLOGY AND ECOLOGY OF THE *PLAGIOSCION SQUAMOSISSIMUS* (HECKEL, 1840) (PISCES: SCIAENIDAE), IN THE FLOODED PLAINS OF APURE STATE, VENEZUELA.

Key words: *Plagioscion squamosissimus*. Biology. Ecology. Floodplains. Apure Basin. Venezuela.

ABSTRACT

Some aspects of the biology and ecology of freshwater croaker *Plagioscion squamosissimus* were studied at the Apure llanos.

Based on the frequency of occurrence and volumetric method, we determined that *P. squamosissimus* is a predator with a predominance of fish and shrimp in its diet.

We observed feeding specialization, cannibalism and ontogenic changes in the diet. Juveniles fed on small prey (14 classes of food items) such as immature aquatic insects, zooplankton, shrimp larvae and small fish, while adults ate larger fish (including juvenile conspecifics) and shrimp. Spatial-temporal variation was apparent in the diet of juveniles, pre-adults and adults. A high frequency of empty stomachs was seen during the low-water period.

Plagioscion squamosissimus shows continuous reproduction with greatest intensity during early and mid dry season and during mid rain season. The maximum observed fecundity was 371.025 eggs; minimum reproductive size was 205 mm (standard length). We concluded that are partial and continuous spawners.

Plagioscion squamosissimus is most common, in terms of relative abundance and biomass, in peripheral areas of the flooded plains that the river.

A small percentage of individuals was parasitized by a nematode (*Contraecum* sp).

INTRODUCCIÓN

En Venezuela la familia Sciaenidae está representada por 20 géneros y 45 especies, muchas de las cuales tienen gran importancia económica y constituyen un porcentaje muy elevado de las capturas de la pesca artesanal y de arrastre, principalmente de la plataforma continental nororiental y de las Guayanas (Cervigón, 1993).

En cuanto a las especies de agua dulce, los esciénidos se encuentran representados en nuestro país por tres géneros de amplia distribución geográfica. *Pachyurus* Agassiz, 1829, con una especie; *Pachypops* Gill, 1861, con dos especies y *Plagioscion* Gill, 1861, con tres especies. De éstas, la curvinata *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (fig. 1), es la especie más común e importante, distribuyéndose en toda la cuenca del río Orinoco (Mago, 1970 a, 1978; Cervigón, 1982). Presenta además una distribución muy amplia en Suramérica, incluyendo las Guayanas, cuenca del Amazonas, ha sido introducida en el Noreste de Brasil

(«Polígono das Sêcas») y en la cuenca del río Paraná (Lowe-McConnell, 1966; Travassos y Rego-Barros, 1971; Fontenelle, 1965, 1969; Gurgel, 1986; Agostinho *et al.*, 1997a).

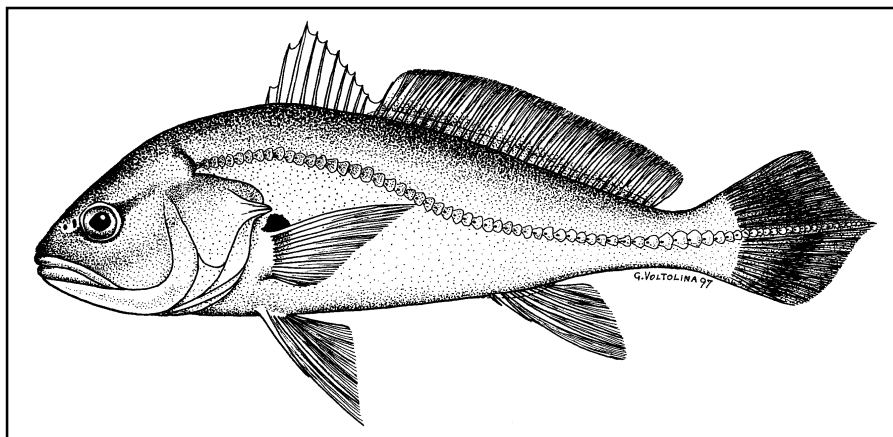


Figura 1

La curvinata *Plagioscion squamosissimus*. Ejemplar hembra de 500 mm de longitud estándar, colectado en Caño Guaritico.

En Venezuela, Durán (1982); Novoa y Ramos (1982); Novoa *et al.*, (1982, 1984); Ramos *et al.*, (1982) y Novoa (1986), aportan información sobre algunos aspectos alimentarios, reproductivos, del crecimiento y pesquerías de *P. squamosissimus* en el río Orinoco. En sistemas modulares y algunos ríos del Estado Apure, Nico y Taphorn (1984) y Castillo (1988), presentan información más puntual. Cabe mencionar también los trabajos de Bello (1979), en el Embalse de Guanapito (río Orituco), los de Lasso *et al.*, (1989) y Novoa *et al.*, (1989), en el Embalse de Guri (río Caroní) y Monente (1992), en el Embalse del Pao-La Balsa (río Pao). En este sentido el presente estudio constituye el primer aporte al conocimiento biológico y ecológico de la curvinata en condiciones completamente naturales en los llanos inundables de Venezuela.

Los objetivos generales de este trabajo fueron estudiar diferentes aspectos de la bioecología (alimentación, reproducción, abundancia y biomasa relativas, parasitosis y depredación) de *P. squamosissimus*, en los llanos inundables del Estado Apure, Venezuela.

ÁREA DE ESTUDIO

Las muestras que se utilizaron en este estudio fueron colectadas en el "Hato El Frío" y Caño Guaritico, Estado Apure, Venezuela (fig. 2). El área de estudio está situada entre las localidades de El Samán y Mantecal (7° 35' 7° 55' N y 68° 50' 69° 00' W), limita al norte con el Caño Guaritico y el río Apure y al sur con el Caño Caucagua (Señaris y Lasso, 1993).

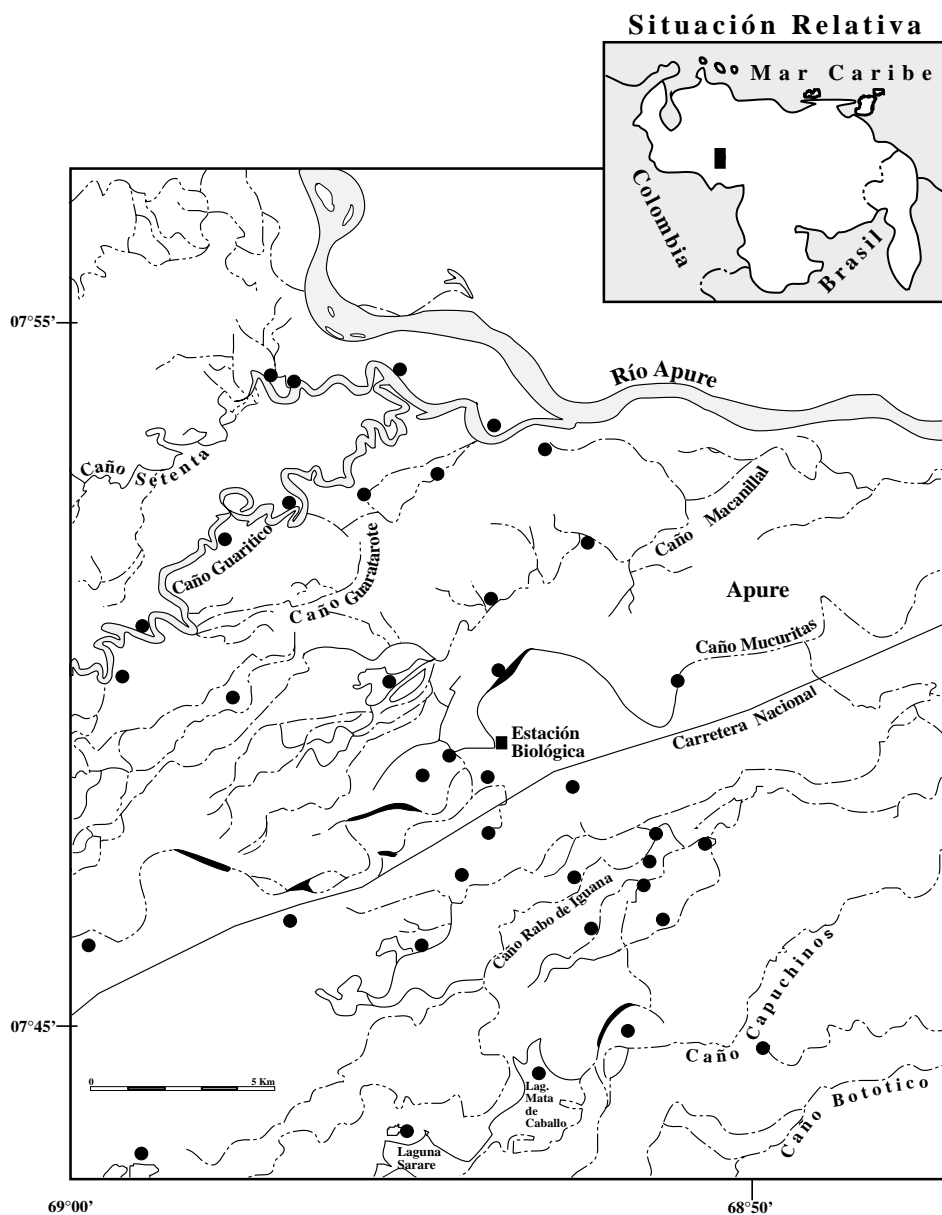


Figura 2

Mapa de las localidades de muestreo (•) en el Hato "El Frío", Estado Apure, Venezuela. Fuente: elaboración en base a la carta 6439. Esc.: 1.100.000 edición 1-DCN. 1971. (modificado de Lasso *et al.*, 1995).

La región se caracteriza por presentar un ciclo climático, dividido en dos períodos: uno seco que comprende los meses de noviembre a abril y otro lluvioso entre los meses de mayo a octubre (fig. 3). Estas condiciones climáticas determinan dos períodos hidrométricos, el de aguas bajas entre los meses de diciembre a mayo y el de aguas altas entre los meses de junio a noviembre (Lasso *et al.*, 1995). La temperatura media anual de los llanos varía alrededor de los 26 °C y la precipitación total anual es superior a los 1.600 mm (Machado-Allison, 1987; Lasso, 1996). Por su altitud media (70-80 m s.n.m.) está enmarcada dentro del «bajo llano» (Ramia, 1959). En el Hato El Frío, el 20% de la superficie está cubierta por vegetación leñosa y el resto está formado por masas de agua y sabanas (Ramo, 1980). Castroviejo y López (1985) presentan un estudio más detallado de la vegetación del Hato El Frío.

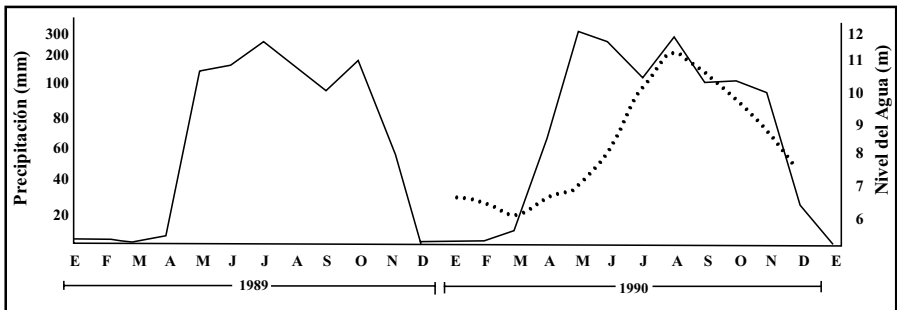


Figura 3

Valores mensuales de precipitación (línea continua) y nivel del agua del Caño Guaritico (puntos) durante el período de estudio en el Hato "El Frío".

Incluye diferentes ambientes o ecosistemas acuáticos permanentes y temporales, que se pueden dividir de acuerdo al tipo de inundación, a la heterogeneidad espacial y temporal, en dos grandes zonas o sistemas: los caños funcionales y las áreas inundables periféricas.

Dentro de los primeros tenemos al Caño Guaritico. Este presenta de acuerdo con el color de las aguas algunas características de los ríos de aguas claras según la clasificación de Sioli (1965). Conduce agua en forma continua durante la estación de aguas altas y pierde esta condición durante la estación de aguas bajas, con la concomitante disminución del río Apure, que es el colector principal. Presenta los siguientes hábitats a lo largo de su curso: a) playas, b) fondo del cauce, c) cauces abandonados (madreviejas) y d) remansos marginales. En el plano inundable incluye los bosques de inundación y las lagunas marginales.

Las áreas inundables periféricas son sabanas cuyas aguas son fundamentalmente de origen pluvial y en menor grado fluvial o de desborde. Esta condición determina dos tipos de aguas: aguas claras y aguas blancas. En este sistema se presentan básicamente cinco tipos de hábitats: a) caños (no funcionales o inactivos), b) lagunas, c) bosque inundable, d) esteros y e) charcos temporales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los peces estudiados fueron colectados en muestreos diurnos y nocturnos entre abril de 1989 y marzo de 1990 en las áreas inundables periféricas (79 estaciones) y entre febrero de 1990 y enero de 1991 en el Caño Guaritico (43 estaciones). Las artes de pesca utilizadas fueron seleccionadas dependiendo de las condiciones del cuerpo de agua que se muestreó. Estas incluyeron redes de ahorque, anzuelos, atarrayas de diámetro variable y chinchorros o redes playeras de las siguientes medidas: 20 x 1,5 y 5 x 1,5 m, (5,5 y 1 mm de entrenado respectivamente). Para el muestreo en el fondo del cauce del Guaritico se usó una red de arrastre adaptada a una canoa según López-Rojas *et al.*, (1984) y Lasso y Castroviejo (1992). El esfuerzo de pesca en todos los hábitats excepto en el fondo del cauce siempre fue el mismo: 4 lances/ 20 m / 2 horas más 4 lances / 5 m / 2 horas. Los ejemplares fueron fijados en formol al 10% y colocados en bolsas plásticas debidamente identificadas. Algunos de los ejemplares se midieron y pesaron en el campo, extrayéndoles el estómago y gónadas. El resto de los ejemplares fueron procesados en el laboratorio y posteriormente preservados en etanol al 70%, siendo depositada una colección de referencia en la Sección de Ictiología del Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS), Caracas, Museo de la Estación Biológica Rancho Grande (EBRG) (Profauna, M.A.R.N.R.), Maracay y Centro de Estudios Tropicales (CET), Sevilla, España.

En el laboratorio se midió la longitud estándar (LE) de los ejemplares con un ictiómetro graduado en milímetros (mm) y fueron pesados con una balanza de precisión 1 g, por estaciones de muestreo para el análisis de biomasa. Los peces se clasificaron por tallas de acuerdo a su LE, obteniéndose cinco grupos o clases de tallas las cuales se designaron con números romanos:

- Talla I: peces de 0 a 40 mm de LE.
- Talla II: peces de 41 a 80 mm de LE.
- Talla III: peces de 81 a 160 mm de LE.
- Talla IV: peces de 161 a 240 mm de LE.
- Talla V: peces de 241 a 320 mm de LE.

Para el estudio de la dieta se analizaron en promedio siete estómagos por mes, dependiendo del material disponible. Se determinó el grado de llenura estomacal, considerando su distensión debido a la cantidad de alimento presente mediante una escala porcentual (Goulding *et al.*, 1988): 0% (totalmente vacío), 25%, 50%, 75% y 100% (totalmente lleno).

Los contenidos estomacales fueron examinados en una lupa estereoscópica. Se identificaron los recursos alimentarios, siguiendo la clasificación hecha por Señaris y Lasso (1993), Lasso *et al.*, (1995) y Lasso (1996). Se aplicaron los métodos de frecuencia de aparición (Hyslop, 1980) y de volumen total o volumétrico (Goulding, 1980 y Goulding *et al.*, 1988). La frecuencia de aparición viene dada por: $FA = (Na + Nt) \times 100$; donde: Na corresponde al número de estómagos examinados de la especie donde aparece el ítem a y Nt al número total de estómagos examinados. El resultado del método volumétrico fue obtenido multiplicando la contribución de cada recurso encontrado en un estómago por su llenura estomacal. El resultado es el volumen

absoluto de cada recurso por ejemplar examinado. Los volúmenes absolutos de cada recurso para toda la muestra examinada se obtuvieron sumando las contribuciones parciales de cada ejemplar. Estas sumas fueron convertidas en porcentajes.

A fin de determinar los cambios en la dieta debido a la ontogenia, diferentes sistemas acuáticos y períodos climáticos, se agruparon en tres clases de tallas: juveniles (hasta 80 mm LE), preadultos (81 a 205 mm LE) y adultos (ejemplares mayores de 205 mm LE), que ya han alcanzado la madurez gonadal.

La condición reproductiva de las hembras se determinó siguiendo el criterio de Nikolsky (1963), el cual reconoce cinco estadios de desarrollo gonadal: I) inmaduro, II) en reposo, III) en maduración, IV) en desove o reproducción y V) vacío o postdesove. Se determinó la fecundidad absoluta (número de ovocitos por hembra) y la fecundidad relativa (número de ovocitos presentes en tres alícuotas previamente pesadas en una balanza analítica de 0,001 g de precisión. Las alícuotas fueron tomadas una en el centro y las otras dos en los extremos distal y proximal de la gónada. Posteriormente se calculó el número total de ovocitos con relación al peso total de las gónadas. Los ovocitos fueron medidos con un micrómetro ocular adaptado a una lupa estereoscópica. El diámetro de los ovocitos es el promedio de diez mediciones por cada gónada.

La abundancia y la biomasa relativas de la curvinata se estimaron por relación simple con respecto al número y peso total de los ejemplares de todas las especies de la comunidad, en cada sistema acuático y por época climática. Por último, se calculó su abundancia en cada uno de los hábitats de los dos sistemas acuáticos muestreados, a fin de determinar la importancia dentro de cada sistema y hábitat.

RESULTADOS

Se examinaron 888 individuos de *Plagioscion squamosissimus* de los cuales el 89% (791 ejemplares) fueron colectados en las áreas inundables durante el período abril de 1989 a marzo 1990 y el 11% restante (97 ejemplares), se colectaron en el Caño Guaritico durante el período febrero 1990 a enero 1991. El intervalo de tallas estuvo comprendido entre 6 y 500 mm LE y de peso entre 0,2 y 1721 g.

Estructura de Tallas

De los 791 ejemplares colectados en el período abril 1989-marzo 1990, el 49% fueron individuos de talla I, el 36% individuos de talla II, el 4% individuos de talla III, el 6% individuos de talla IV y el 5% individuos de la talla V.

En la figura 4 se presenta la distribución de las tallas en cada uno de los meses del período abril 1989-marzo 1990. Ejemplares juveniles aparecen en todo el período, con unos máximos en los meses de abril, julio y diciembre, mientras que los adultos fueron colectados en abril 1989 y en el lapso agosto 1989-marzo 1990.

Por otra parte, debido al bajo número de ejemplares colectados en el Caño Guaritico (período febrero 1990-enero 1991), se considera de poca relevancia presentar una distribución de tallas. No obstante las mismas oscilaron entre 6 y 500 mm LE. En la tabla 1 se presentan los intervalos de tallas para las curvinatas colectadas en este sistema.

Tabla 1

Intervalos de tallas y estadios de desarrollo gonadal de *P. squamosissimus* en el Caño Guaritico (Hato "El Frío"). Período febrero 1990 a enero de 1991. Estadios IV-V y presencia de juveniles, indican reproducción.

Caño Guaritico	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E
Estadio Gonadal		IV					VI				V	
Tallas (mm) N=97	26-46	23-249	33-65		35-59	23-121	62-125	78-194	125	16-194	370-500	16
Juveniles*	*	*	*		*	*	*	*		*		*

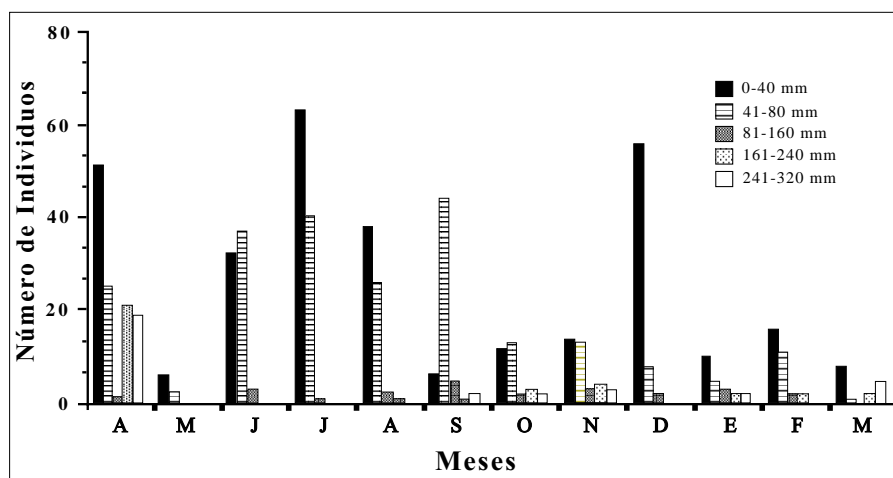


Figura 4

Distribución mensual de las tallas de *P. squamosissimus* correspondientes al período abril 1989 a marzo 1990, en el Hato "El Frío".

Alimentación

Proporción de estómagos vacíos y con contenido

De los 172 estómagos examinados el 50% (86 estómagos) se encontraron vacíos e igual porcentaje con algún contenido. Así mismo, el 75% (129 estómagos) correspondieron a las áreas inundables periféricas y el 25% (43 estómagos) al Caño Guaritico. La tabla 2 muestra la proporción de estómagos vacíos y con algún contenido para los dos sistemas estudiados y épocas climáticas.

Tabla 2

Proporción de estómagos vacíos y con contenido de la curvinata *Plagioscion squamosissimus* en el Hato "El Frío".

Sistema Acuático	Época Climática	Estómagos			
		Vacíos		Con contenido	
		n	%	n	%
Áreas Inundables	Sequía	49	59	34	41
	Lluvias	14	30	32	70
Caño Guaritico	Aguas altas	14	58	10	42
	Aguas bajas	9	47	10	53

Tipos de alimento

Se identificaron 15 recursos alimentarios agrupados en las siguientes categorías o items:

- 1- Peces: la mayor parte de los peces encontrados en los estómagos analizados se encontraban en avanzado estado de digestión, sin embargo se pudieron identificar ejemplares de güabina (*Hoplias malabaricus*), dientoncitos (*Roebooides dayi*), viejitas (*Aequidens* sp), sardinitas plateadas (*Ctenobrycon spilurus*) y juveniles de curvinata. Este recurso se encontró en ejemplares de todas las tallas.
- 2- Camarones: se encontraron tanto larvas como adultos de *Macrobrachium amazonicum* y *M. yelski*, en todas las tallas.
- 3- Insectos acuáticos: se encontraron larvas o formas inmaduras de los siguientes grupos:
 - 3.1- Chironomidae: en estómagos de juveniles y preadultos.
 - 3.2- Tanypodinae: sólo en ejemplares juveniles.
 - 3.3- Odonata: sólo en ejemplares juveniles.
 - 3.4- Culicidae: este recurso estuvo presente en el estómago de un sólo ejemplar juvenil.
 - 3.5- Ephemeroptera: sólo se encontró en el contenido estomacal de un ejemplar juvenil.
- 4- Restos de insectos: en esta categoría se agruparon todos los restos o partes no identificadas de insectos, tales como patas, alas, antenas, etc., que no se pudieron asignar a ninguna de las categorías anteriores. Se encontraron en ejemplares juveniles.
- 5- Zooplancton:
 - 5.1- Copepoda: se encontraron nauplios e individuos adultos en ejemplares juveniles de la curvinata.
 - 5.2- Cladocera: sólo en los estómagos de ejemplares juveniles.
 - 5.3- Ostracoda: en ejemplares juveniles. Se identificaron tanto individuos completos como partes (valvas) de los mismos.
 - 5.4- Eubranquiopoda: también en ejemplares juveniles.

- 6- Algas: este recurso estuvo constituido por algas verdes filamentosas (clase Chlorophyta) y sólo se encontró en ejemplares juveniles.
- 7- Material Vegetal: restos de plantas superiores (hojas, tallos, flores, frutos y semillas), los cuales se encontraron en el estómago de ejemplares juveniles y preadultos.
- 8- Arena/detritus: este recurso incluye todo el detritus orgánico de origen animal y / o vegetal en avanzado estado de descomposición y además granos de arena, posiblemente ingeridos cuando el pez consume presas del fondo. Esta última categoría sólo se encontró en un ejemplar adulto.

Hábitos alimenticios

Los resultados obtenidos con los dos métodos utilizados para todos los estómagos estudiados (con algún contenido), se presentan en la tabla 3 en orden decreciente para facilitar la comparación entre los mismos. El método de frecuencia de aparición muestra como recurso más importante a los camarones con un 57%, seguido de los peces con el 55%. En contraste, el método volumétrico muestra al recurso peces como el más importante con un 47,5%, seguido de los camarones con el 36%. También se observa según los dos métodos que los ítems Chironomidae, Copepoda y Tanypodinae, ocupan el mismo lugar de importancia. El resto de los recursos ocupan distintos lugares de importancia según ambos métodos.

En síntesis, estos resultados presentan a *Plagioscion squamosissimus* como un pez carnívoro, con predominio de peces y camarones en su dieta.

Variación de la dieta

Con el fin de determinar si los hábitos alimenticios de *P. squamosissimus* varían con la talla, hábitat y época climática, se analizaron por separado los resultados obtenidos por ambos métodos.

En la figura 5 se presentan los resultados del método de frecuencia de aparición para las áreas inundables periféricas, en función de las tallas y época climática. En ésta se observa que los individuos juveniles presentan el mayor número de recursos alimentarios, tanto en la época seca (6 ítems) como en lluvias (fig. 5a) (6 ítems). Los camarones y copépodos son los recursos de mayor importancia durante la época seca con un 42 y 33%, respectivamente. Los camarones y quironómidos, son los más importantes en la época de lluvias con 50% c/u.

En los ejemplares preadultos se observa una disminución en el número de recursos alimentarios presentes en la época de sequía (4 ítems) y en la de lluvias (3 ítems) (fig. 5b), siendo los camarones (46%) y peces (31%), los dos recursos más consumidos durante la sequía. De forma inversa los peces (78%) y camarones (28%), predominaron en la época de lluvias.

Los adultos de la curvinata consumen tres ítems alimentarios durante la época de sequía, ocupando los camarones el primer lugar con el 45%, seguido de los peces con 36%. Durante la época de lluvias consumen solamente dos recursos alimentarios, peces (43%) y camarones (14%) (fig. 5c).

En la figura 6 se muestran los resultados obtenidos con el método de volumétrico para las áreas inundables periféricas.

Tabla 3

Resultados del análisis del contenido estomacal de la curvinata *Plagioscion squamosissimus* utilizando los métodos de frecuencia de aparición y volumétrico (en %).

Frecuencia de aparición (%)		Volumétrico (%)	
Camarones	57	Peces	47,5
Peces	55	Camarones	36
Chironomidae	18	Chironomidae	5
Copepoda	10	Copepoda	4
Tanipodynae	6	Tanipodynae	3
Algas	6	Ephemeroptera	1
Ostracoda	5	Cladocera	1
Cladocera	5	Arena/detrítus	1
Restos de insectos	3	Eubranquípoda	1
Material vegetal	3	Ostracoda	0,4
Eubranquípoda	2	Restos de insectos	0,4
Odonata	2	Culicidae	0,4
Culicidae	2	Material vegetal	0,3
Ephemeroptera	2	Odonata	0,2
Arena/detrítus	2	Algas	0,1

En los ejemplares juveniles los recursos que representaron mayor volumen durante la época de sequía fueron los camarones (52%) y los copépodos (31%) (fig. 6a). Durante la época de lluvias los camarones representan el mayor volumen (39%), seguido de los quironómidos (28%).

En ejemplares preadultos, durante ambas épocas los peces y los camarones ocuparon el mayor volumen con 50 y 45% para la época de sequía y 81 y 18% para la época de lluvias (fig. 6b).

Al igual que en el grupo anterior, en los ejemplares adultos el volumen que ocuparon los recursos peces y camarón varió entre las épocas de sequía y lluvias. En la primera los camarones representaron un 72% de la dieta y los peces 21,5%. En las lluvias el 91% del volumen fue ocupado por los peces y el restante (9%) por los camarones (fig. 6c).

Siguiendo con la variación de la dieta, en la figura 7 se presentan los resultados del análisis del contenido estomacal realizado con el método de frecuencia de aparición para las dos fases hidrológicas del Caño Guaritico.

En los juveniles (fig. 7a) se observa el menor número de recursos durante el período de aguas bajas (3 ítems), donde los camarones presentan el 57%, seguidos de los peces (43%). En el período de aguas altas se observó el mayor número de recursos alimentarios (9 ítems), siendo las formas inmaduras de Tanypodinae el recurso que se presentó con mayor frecuencia (80%), junto con los cladóceros y los quironómidos (ambos con 60%).

Para los ejemplares preadultos se observa una disminución en el número de recursos (2 ítems), presentando igual frecuencia (50%) para los peces y camarones durante los dos períodos hidrológicos (fig. 7b).

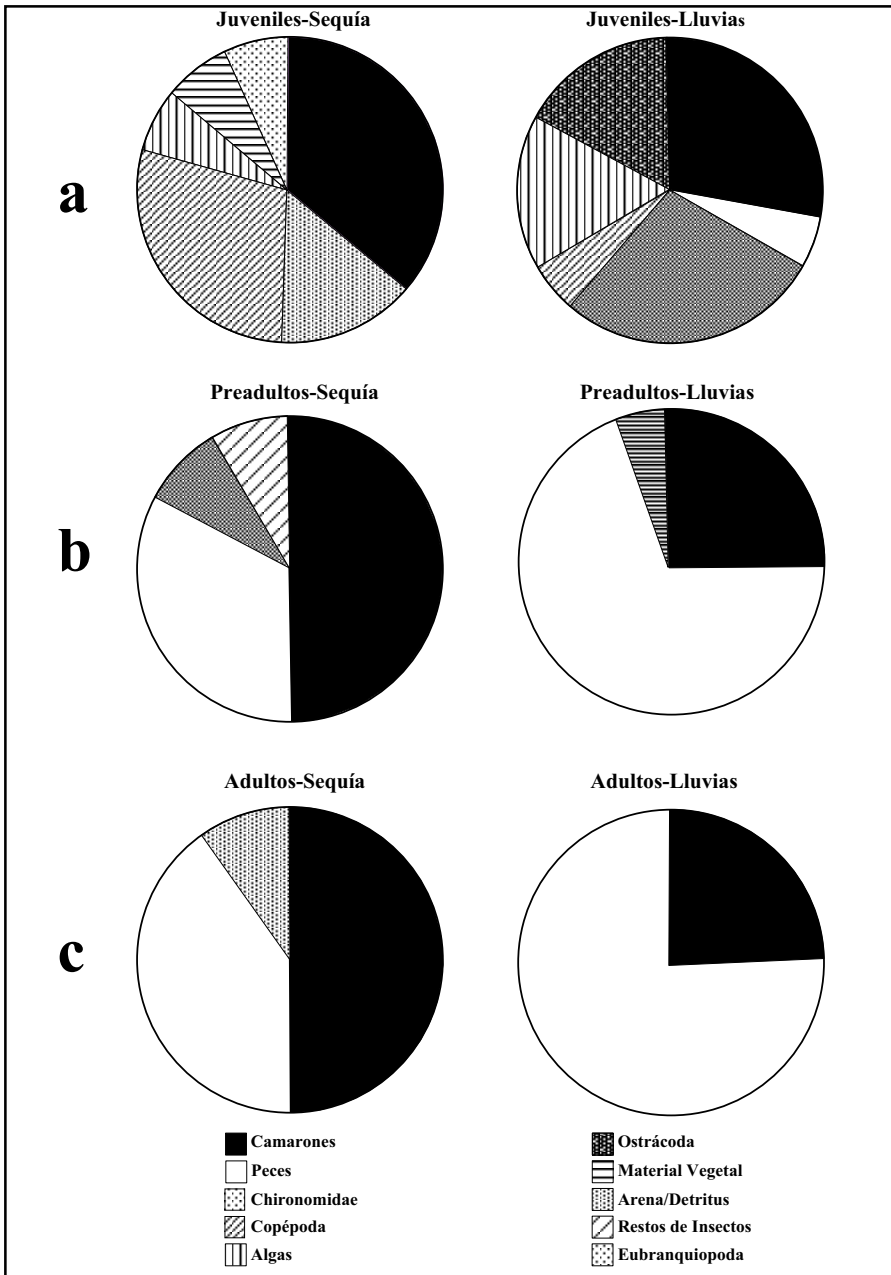


Figura 5a, b, c.

Variación de los hábitos alimenticios de *P. squamosissimus*, determinados con el método de frecuencia de aparición para cada una de los tallas y época climática, en las áreas inundables periféricas.

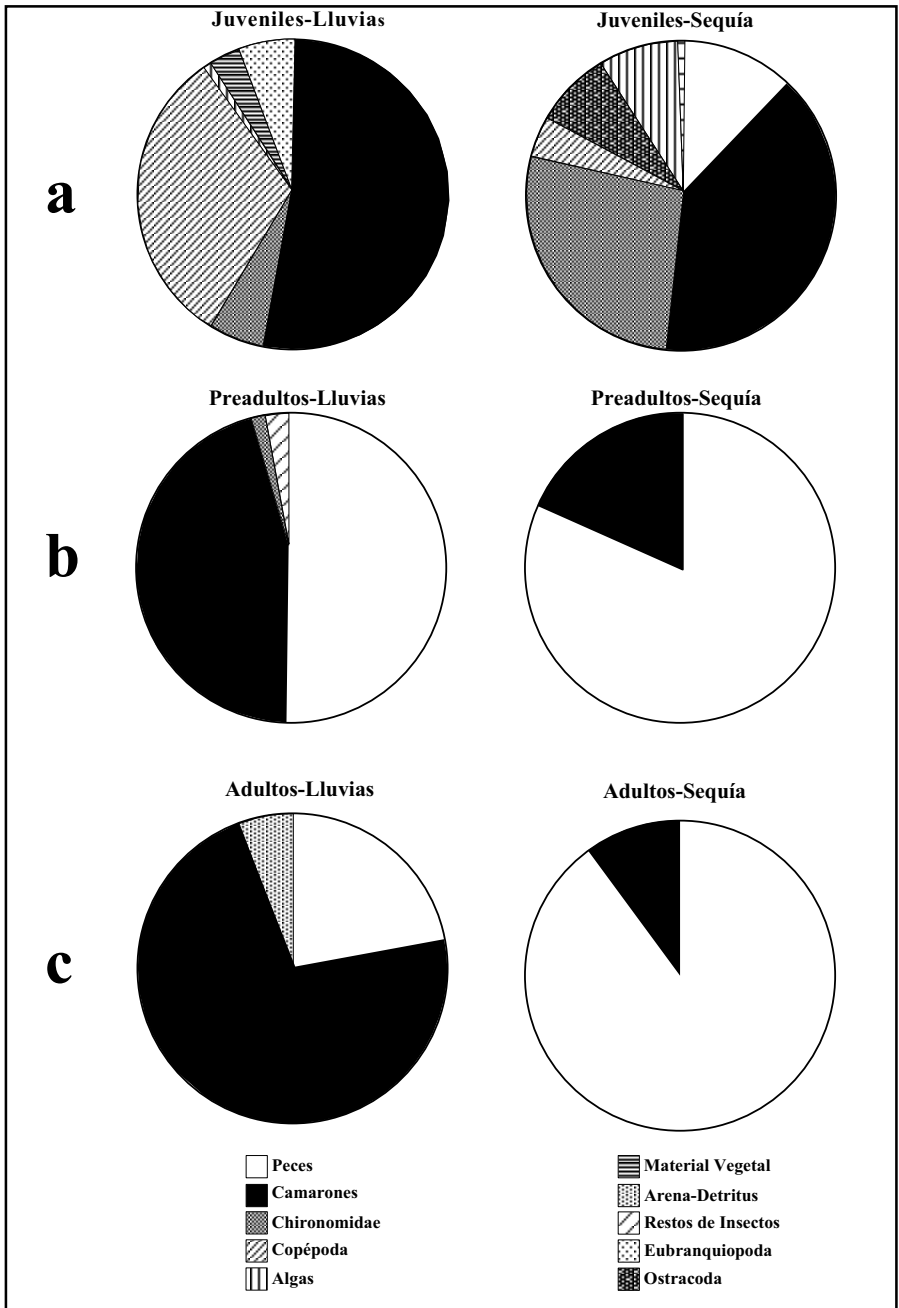


Figura 6a, b, c.

Variación de los hábitos alimenticios de *P. squamosissimus*, determinados con el método volumétrico para cada una de las tallas y época climática, en las áreas inundables periféricas.

Con respecto a los ejemplares adultos sólo se tiene información durante el período de aguas bajas en el cual los peces fueron el único recurso utilizado (fig. 7c).

La figura 8 muestra los resultados obtenidos con el método de volumen total para cada una de las tallas y fase hidrométrica en el Caño Guaritico.

En los ejemplares juveniles los recursos camarones y peces, ocuparon un volumen de 57 y 41%, durante el período de aguas bajas. En aguas altas, las larvas de Tanypodinae ocuparon el mayor volumen (30%), seguidas por los quironómidos (22%) (fig. 8a).

Los camarones fueron el recurso alimentario que ocupó mayor volumen (54,5%) en preadultos durante el período de aguas altas, representando el recurso peces el volumen restante (45,5%). Por el contrario, los peces se mostraron en el período de aguas bajas, como el recurso que ocupó el mayor volumen (57%) y los camarones el 43% (fig. 8b).

Por último, en el caso de los ejemplares adultos el recurso peces ocupó el 100% del volumen para un solo ejemplar colectado en el sistema durante el período de aguas bajas (fig. 8C).

Reproducción

Para estudiar la reproducción de *P. squamosissimus* se tomaron datos de 42 ejemplares, de los cuales el 81% (34 ejemplares) correspondieron a las áreas inundables y el 19% (8 ejemplares) al Caño Guaritico.

Talla mínima reproductiva de las hembras

La talla mínima reproductiva o primera talla de madurez sexual de las hembras de curvinata en el Hato "El Frío" es de 205 mm de LE, que correspondió a un ejemplar de estadio de desarrollo gonadal IV.

Época de reproducción

En la figura 9 se presenta la distribución de las tallas, junto con la curva de precipitación y los estadios de desarrollo gonadal de las hembras en las áreas inundables periféricas. En ésta se observa la presencia de ejemplares juveniles durante todo el año, lo que indica una reproducción continua. Así mismo, se observan unos picos reproductivos a principios y finales de la época seca y a mediados de la época de lluvias. Esta información es corroborada con la presencia de hembras en estadios de desarrollo gonadal IV y V previos o durante los meses en que aparecen los ejemplares de menores tallas, I y II.

Por otra parte, en el Caño Guaritico (tabla 1) se encontraron hembras maduras, en desove (estadio IV) y postdesove (estadio V), a mediados del período de aguas bajas (marzo) y a mediados del período de aguas altas (agosto).

Fecundidad

Para el análisis de fecundidad fueron examinadas gónadas de 19 hembras de los cuales cinco presentaron ovocitos con un diámetro promedio de 0,45 mm y un estado de preservación tal que pudieran ser estudiadas en este tipo de análisis. En la tabla 4 se presentan los resultados de la fecundidad absoluta y relativa. La

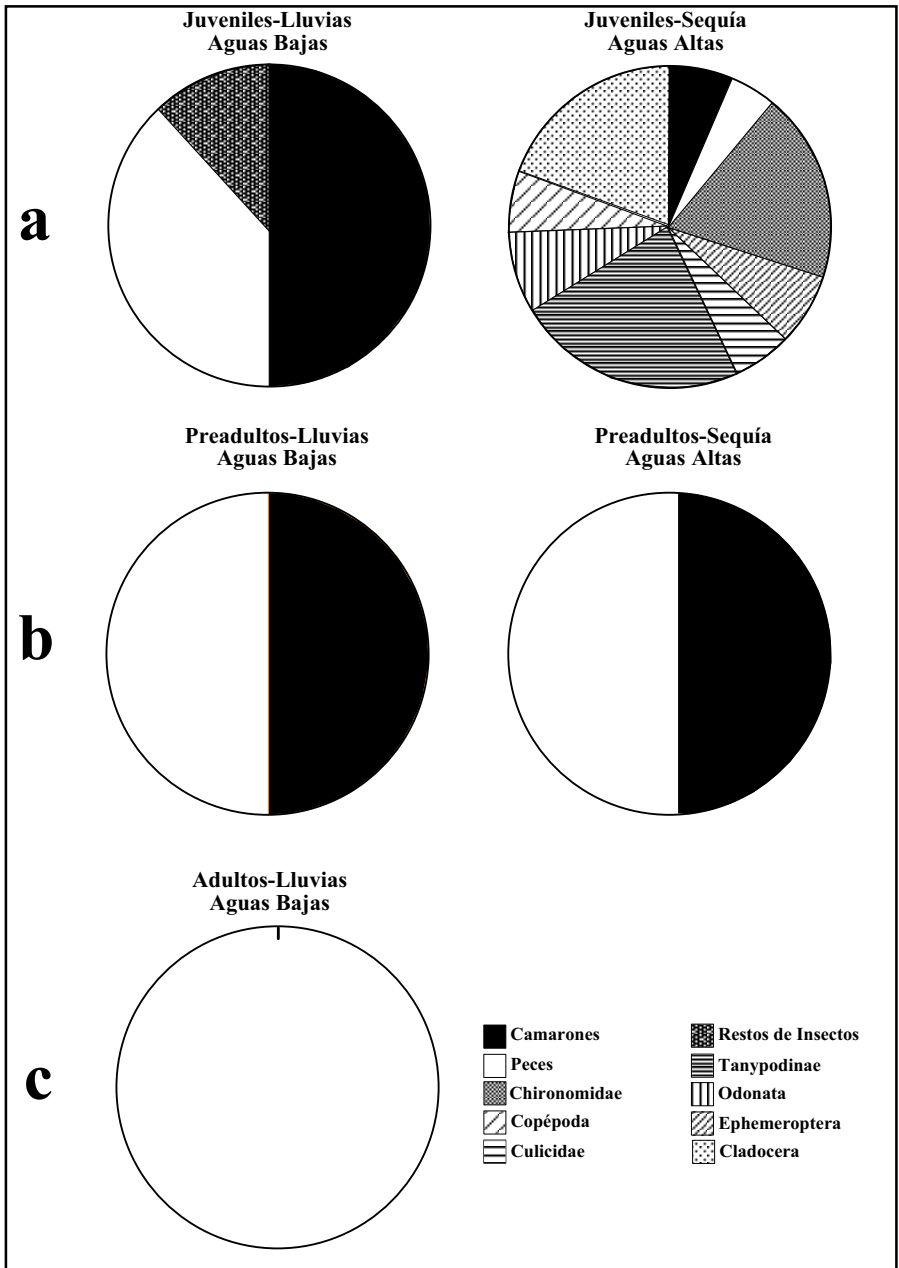


Figura 7a, b y c.

Variación de los hábitos alimenticios de *P. squamosissimus*, determinados con el método de frecuencia de aparición, para cada una de las tallas y período climático, en el sistema hidrológico Caño Guaritico.

Tabla 4

Resultados del cálculo de la fecundidad absoluta y relativa realizado para las hembras de *P. squamosissimus* en el Hato "El Frío".

Longitud Estándar (mm)	Peso (g)	Peso Ovarios (g)	Fecundidad Absoluta (n total de ovocitos)	Fecundidad Relativa (n ovocitos/g pez)
235	230	3	24.598	107
256	340	4	13.723	40,4
282	500	4	18.639	37,3
335	1000	42	200.000	200
500	1721	23	371.025	215,6

primera estuvo comprendida entre 13.723 ovocitos en una hembra de 256 mm LE (340 g de peso) y 371.025 ovocitos en una hembra de 500 mm LE (1721 g). La fecundidad relativa varió entre 37 ovocitos/g pez, para una hembra de 282 mm de LE y 500 g de peso y 216 ovocitos/g pez, para la hembra de mayor talla (500 mm) y peso (1721 g). Adicionalmente en la figura 10 se observa cómo la fecundidad absoluta aumenta con la talla.

Abundancia y Biomasa Relativas

En la figura 11, se muestra la abundancia y la biomasa relativa de la curvinata en relación al total de especies de la biocenosis, 190 especies según Lasso (1996).

En las áreas inundables (fig. 11a) la abundancia es constante durante todo el año, con un pico (16%) que coincide con la época de mayores precipitaciones. Con relación a la biomasa la mayor contribución (32%) a las capturas totales corresponde al final de la época seca.

En el caso del Caño Guaritico (fig. 11b) la mayor abundancia (5%) coincide con el período de aguas altas y la mayor contribución a la biomasa (17%) se observa a principios del período de aguas bajas.

Por otra parte, también se calculó la abundancia relativa de la curvinata con respecto al resto de las especies del área de estudio, en cada uno de los hábitats de los sistemas acuáticos muestreados y tomando en cuenta la época o período climático (fig. 12).

Para las áreas inundables la figura 12a muestra dichos resultados, observándose la presencia de *P. squamosissimus* en los caños, lagunas y esteros. La mayor abundancia se presenta en las lagunas (10%) durante la época seca y en los caños (13%) durante la época de lluvias.

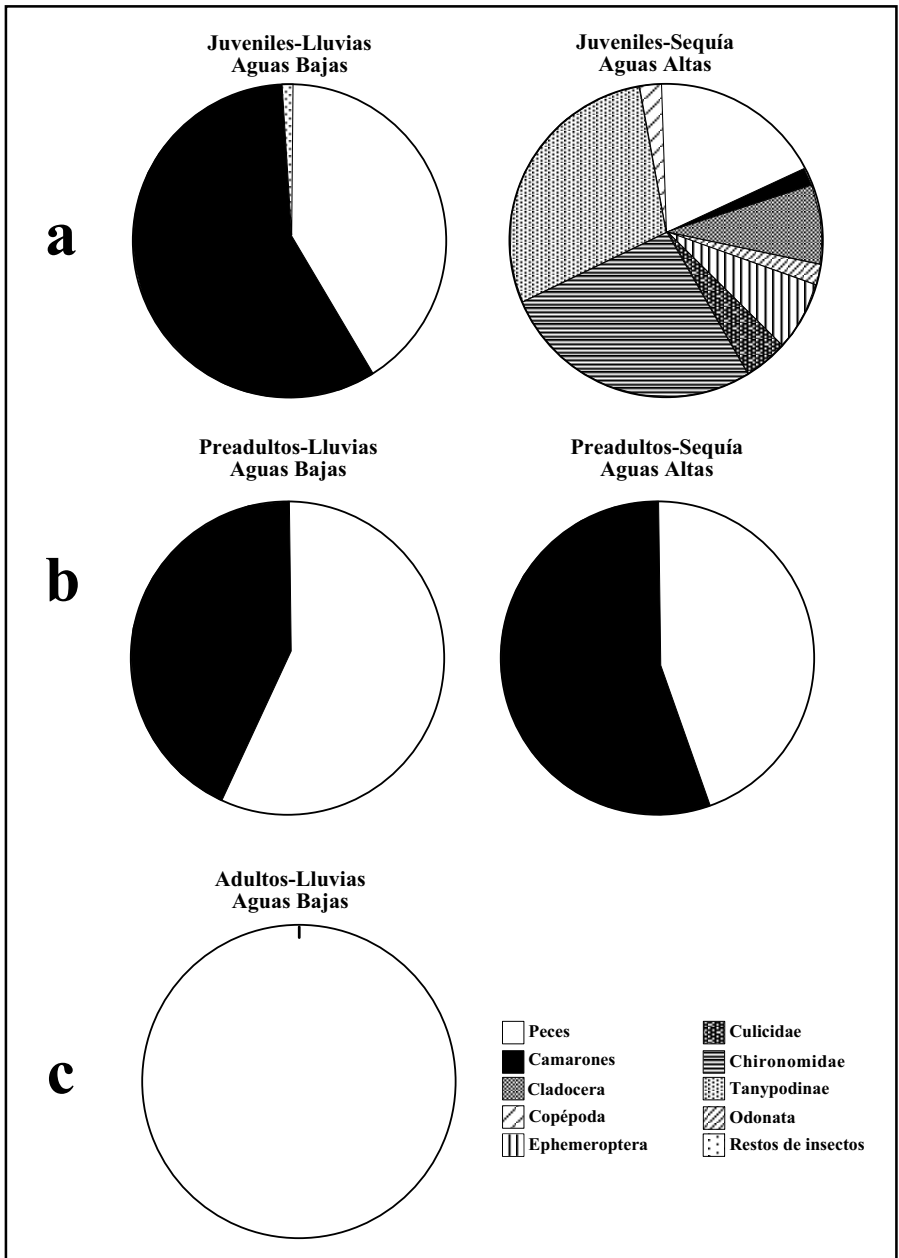


Figura 8a, b y c.

Variación de los hábitos alimenticios de *P. squamosissimus* determinados con el método volumétrico, para cada una de las tallas y período climático, en el sistema hidrológico Caño Guaritico.

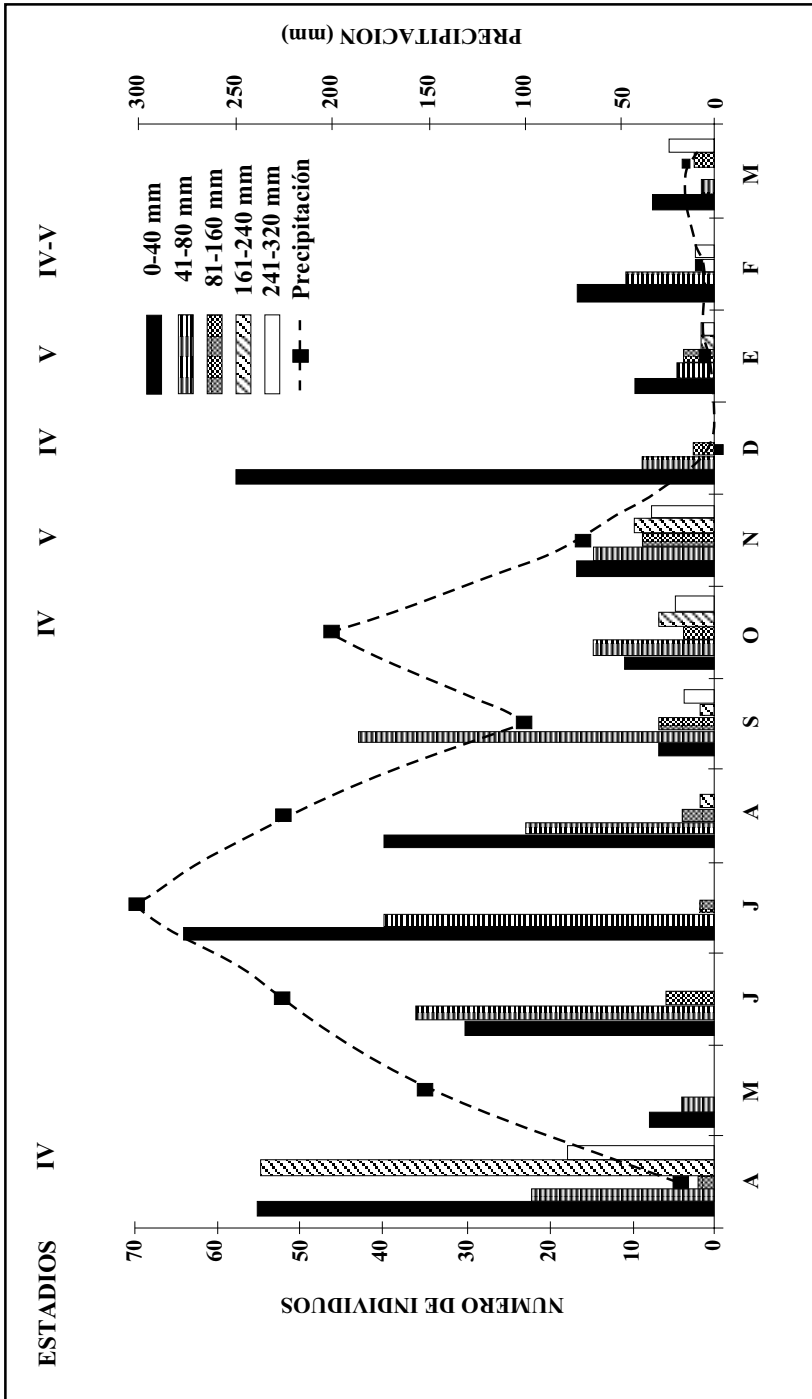


Figura 9
Epoca de reproducción de la curvinata *P. squamosissimus* en las áreas inundables periféricas.

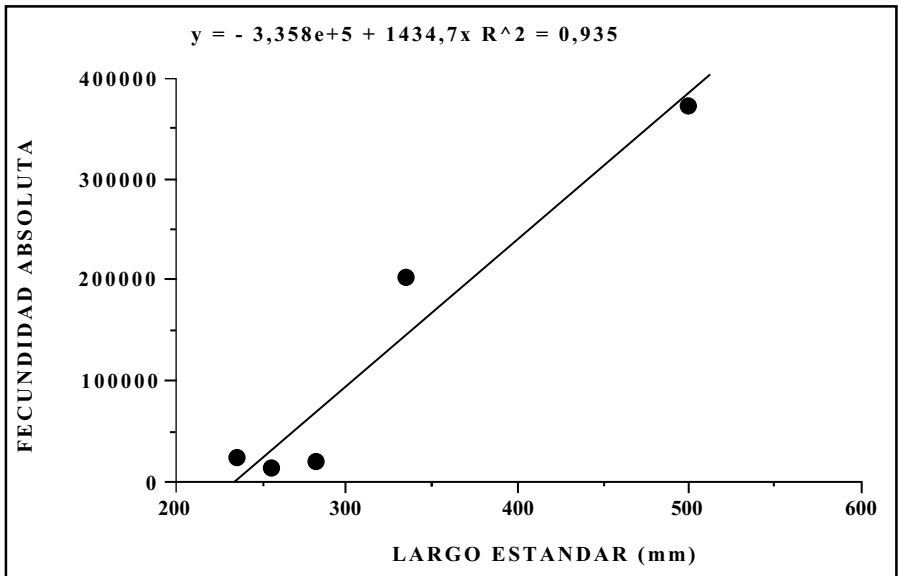


Figura 10

Relación fecundidad absoluta-longitud estándar de la curvinata *P. squamosissimus* en el Hato "El Frío".

En relación al Caño Guaritico, la figura 12b muestra los resultados de este cálculo para dicho sistema. Los hábitats en que estuvo presente la curvinata fueron las madrevejas, lagunas de inundación, fondo del cauce y playas. Las madrevejas en el período de aguas bajas y el fondo del cauce en aguas altas, fueron los hábitats donde se presentaron con mayor abundancia.

Parasitosis

De los 888 ejemplares examinados de *P. squamosissimus*, aproximadamente el 2% (14 ejemplares), se encontraron parasitados por un nemátodo del género *Contracaecum* sp. Este se encontró en el tejido conectivo entre el intestino y las gónadas y dentro del tracto digestivo (estómago e intestino).

Cabe destacar que todos los individuos que presentaron esta parasitosis fueron ejemplares de las tallas menores.

Depredación

Señaris y Lasso (1993) encontraron que individuos de todas las tallas de la Mojarra de río (*Caquetaia kraussii*), consumen ejemplares juveniles de *P. squamosissimus*.

Por otra parte en el presente trabajo se observó que la curvinata consume ejemplares juveniles de su propia especie (canibalismo), encontrándose éstos, en el 10% de los estómagos analizados que presentaron contenido.

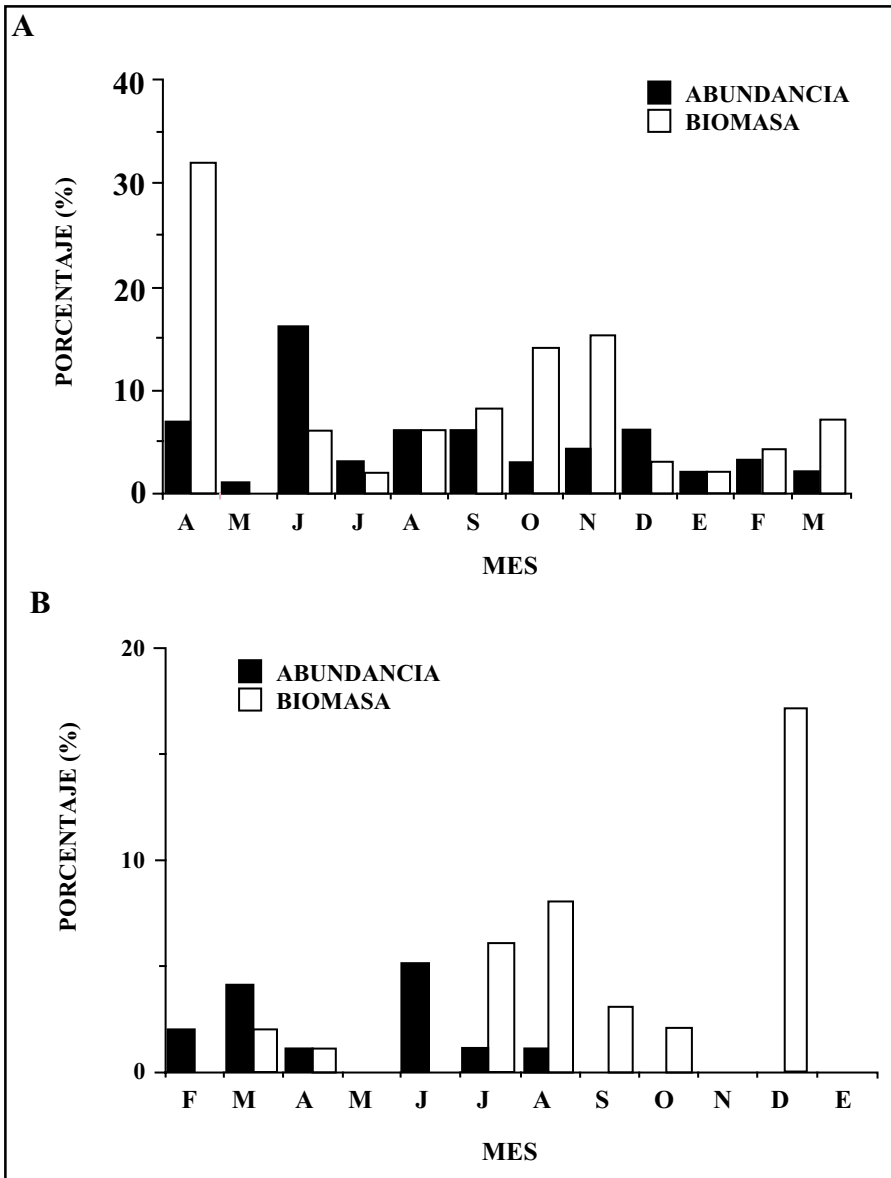


Figura 11

Abundancia y biomasa relativa total de la curvinata *P. squamosissimus* en el Hato "El Frío".
 A) Áreas inundables periféricas. B) Caño Guaritico.

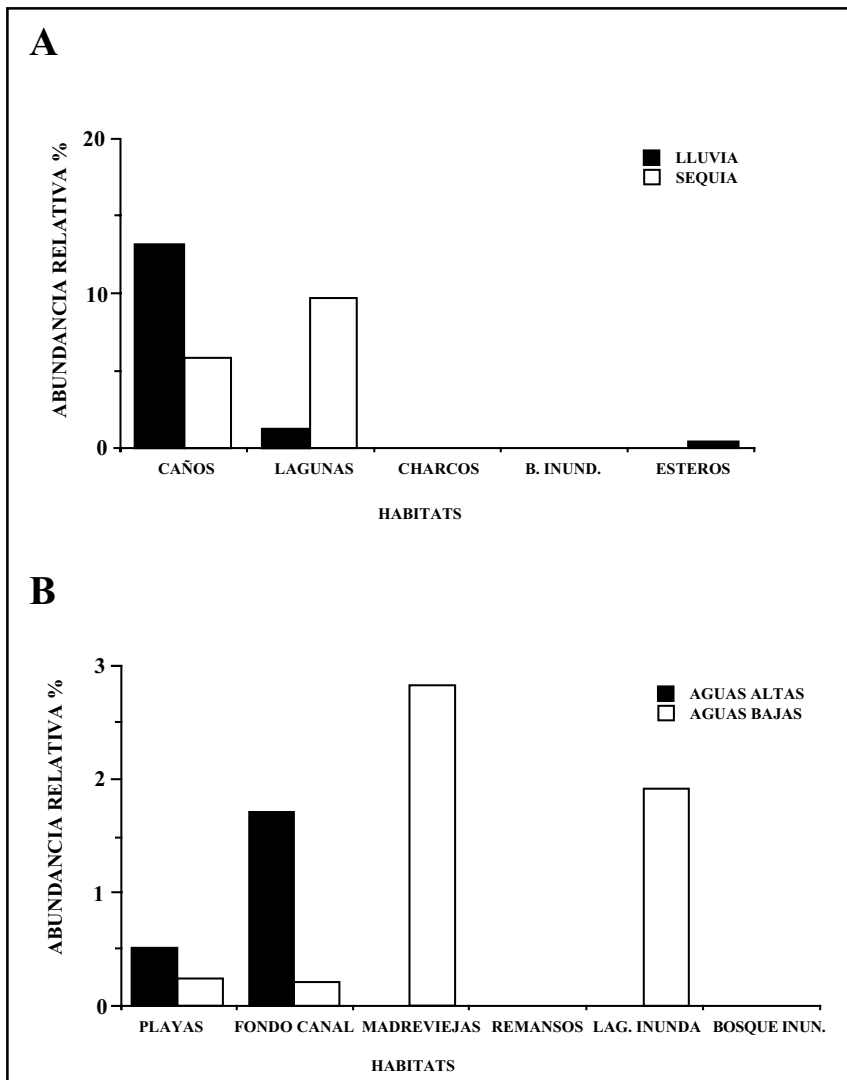


Figura 12

Abundancia relativa de la curvina *P. squamosissimus* para cada uno de los hábitats y época climática o período hidrológico en el Hato "El Frío". A) Áreas inundables periféricas. B) Caño Guaritico

DISCUSIÓN

Tal como ha sido señalado para otros sistemas inundables de Suramérica, (p.e. Goulding, 1980; Lauzanne y Loubens, 1988 y Agostinho *et al.*, 1995 y 1997a) la curvina fue más importante en términos de abundancia y biomasa relativas, en los ambientes lénticos que en los lóticos.

Goulding y Ferreira (1984) indican que la curvinata es más abundante en cuerpos de aguas claras o negras, que en los de aguas blancas. Contrario a esto, en el Hato «El Frío» se presenta con mayor abundancia en cuerpos de aguas blancas de las áreas inundables, y con menor abundancia en las aguas claras del Caño Guaritico. En el río Suapure (cuenca del río Orinoco) cuyas aguas son claras durante el período de aguas bajas, Lasso (1992) señala a la curvinata como una especie ocasional.

La presencia de individuos juveniles (tallas I y II), hembras maduras y en desove a lo largo de casi todo el año, son evidencia de una reproducción continua. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Nico y Taphorn (1984), Castillo (1988), en la cuenca del río Apure, Novoa y Ramos (1982) y Novoa *et al.*, (1982, 1984), en el río Orinoco, Lasso *et al.*, (1989), en el Embalse de Guri (río Caroní) y Worthmann (1992), en el Lago Juanauacá (río Solimões) y Lago Aruaú (río Negro). Otros autores como Lauzanne y Loubens (1988), Lauzanne *et al.*, (1990) en el río Mamoré y Braga (1990) en el río Tocantins, indican un período reproductivo continuo aunque con cortos intervalos o períodos no reproductivos. Por el contrario, en el alto río Paraná Vazzoler *et al.*, (1997) señalan un solo período reproductivo más corto (octubre-marzo).

A estas características reproductivas se le suma la elevada fecundidad registrada, 371.025 ovocitos en una hembra de 500 mm de LE. Machado-Allison (1987) cita 200.000 ovocitos para la curvinata de otras zonas de los llanos inundables y Novoa y Ramos (1982) en el Orinoco medio, 437.570 ovocitos en una hembra de 635 mm de LE. En el Embalse de Guri, Lasso *et al.* (1989) señalan una fecundidad de 134.249 ovocitos (552 mm LT) y 95.985 ovocitos (535 mm LT). La elevada fecundidad indica la ausencia de cuidado parental de huevos y crías, coincidiendo esto con el comportamiento reproductivo observado por Novoa y Ramos (1982) para la curvinata del río Orinoco, por Machado-Allison (1987) para otras zonas de los llanos de Venezuela y por Vazzoler *et al.*, (1997) para el alto Paraná.

Existe gran variación en cuanto a la talla mínima reproductiva de la curvinata. En el Lago Juanauacá (río Solimões), Worthmann (1992), indica una talla de madurez sexual igual (205 mm LE) a la observada en el Hato “El Frío”. Sin embargo, éste y otros autores citan tallas de madurez menores, como Castillo (1988) (150 mm LE), en el río Apure, Worthmann (1992) (190 mm LE) en el Lago Aruaú (río Negro) y Vazzoler *et al.*, (1997) (159 mm LE), en el alto río Paraná. Por el contrario, tallas reproductivas mayores son señaladas por Novoa y Ramos (1982) (390 mm LE) en el río Orinoco, Lauzanne y Loubens (1988) y Lauzanne *et al.*, (1990) (280 mm LE) en el río Mamoré y Agostinho *et al.*, (1995) (211 mm de LE) en el río Paraná. Esta talla de madurez sexual relativamente baja en la curvinata del Hato “El Frío”, está en relación con el hecho de no alcanzar grandes tallas como las obtenidas, por ejemplo, en el río Orinoco (500 mm de LE en el Hato “El Frío” vs. 740 mm de LE en el Orinoco). La diferencia entre estas tallas puede estar relacionada con tres factores: 1- el efecto de confinamiento; 2- la estacionalidad climática y /o hídrica y 3- la productividad de las aguas. Generalmente cuanto más pequeño es el cuerpo de agua (p.e. lagunas), menor es la talla máxima que alcanzan las especies. Lo

mismo sucede con la longitud, el ancho y profundidad del río Orinoco si se compara con los caños llaneros. Lowe McConnell (1964) encontró en las sabanas del Rupununi (Guyana) que las especies de tallas mayores preferían las lagunas más grandes. En el río Orinoco el efecto de la desecación de los cuerpos de agua no es tan marcada como en los Llanos. Bonetto *et al.*, (1969) encontraron en el Paraná que los individuos juveniles de las especies más grandes sólo vivían en lagunas permanentes y no en las temporales.

En relación al tipo de desove observamos que varias de las gónadas analizadas presentaron a la vez ovocitos maduros e inmaduros. Esto podría indicar un tipo de desove múltiple (parcial). Obviamente para asegurar este hecho se necesitaría analizar un mayor número de gónadas. Nikolsky (1963) señala que la existencia de ovocitos de varios tamaños no siempre indica desoves parciales, ya que en muchas especies los ovocitos son reabsorbidos gradualmente después del desove. Novoa y Ramos (1982), clasifican a la curvinata como un desovador total. No obstante, Junk (1985), Worthmann (1992) y Araujo-Lima *et al.*, (1995) la describen como un desovador múltiple (parcial y continuo) como la mayoría de las especies de esciénidos.

Los patrones migratorios de *P. squamosissimus* no son muy claros y como lo indica Goulding (1980) revisten una gran complejidad. En el Hato "El Frío" no hay información evidente de migraciones de esta especie con fines reproductivos. Estas se podrían detectar en parte, por la eventual acumulación de grasa en diferentes partes del cuerpo del organismo durante los períodos de lluvias o aguas altas (Godoy, 1967; Petrere, 1985; Lasso, 1996). Sin embargo, esta situación no fue observada en este trabajo. Los movimientos pueden ser de carácter local como las llamadas migraciones laterales (Daget, 1960; Welcomme, 1985), desde los caños a las lagunas y áreas inundables y viceversa. Para la curvinata y otras especies estos movimientos han sido observados por Marlier (1967) en el río Negro, Goulding (1980) en el río Machado y Solimoês, Novoa y Ramos (1982) en el río Orinoco, Nico y Taphorn (1984) en los llanos de Apure, Junk (1985) en el Amazonas y Vazzoler *et al.*, (1997) en el Paraná.

Las características reproductivas exhibidas por *P. squamosissimus* aseguran el proceso de desove, independientemente de la época climática o período hidrológico. Welcomme (1985) afirma que los desovadores parciales y continuos parecen adaptarse mejor a cambios en los regímenes hidrológicos.

El patrón o estrategia de historia de vida de *P. squamosissimus* no se ajusta enteramente a ninguna de las tres estrategias (oportunistas, estacional y de equilibrio) descritas por Winemiller (1989a) y Winemiller y Taphorn (1989). No obstante, posee características comunes a dos estrategias: fecundidad elevada sin cuidado parental, de la estrategia estacional (r_2) y la reproducción durante todo el año, de la estrategia de equilibrio (k).

Los análisis del contenido estomacal obtenidos en este trabajo muestran a *P. squamosissimus* como un carnívoro, con preferencia por peces e invertebrados grandes (camarones), resultados que coinciden con los obtenidos por Marlier (1967), Bello (1979), Novoa y Ramos (1982) y Araujo-Lima *et al.*, (1995). Lasso *et al.*,

(1989), Ferreira *et al.*, (1988), Agostinho *et al.*, (1995, 1997 b) y Hahn *et al.*, (1997) la consideran un piscívoro y Braga (1990) como un piscívoro-bentóforo.

En la presente investigación se observó que la mitad de los estómagos analizados estaban vacíos. Novoa y Ramos (1982) encontraron un porcentaje de vacuidad del 30% para la curvinata del Orinoco. La elevada proporción de los estómagos vacíos podría deberse a una expulsión violenta del contenido estomacal (regurgitación), a causa de una contracción de la musculatura esofágica originada como respuesta del animal a la violencia de la captura (González, 1981). Sin embargo, llama la atención el elevado número de estómagos vacíos encontrados en la estación seca (59%) y el período de aguas bajas (47%). Según Welcomme (1985), la mayor disponibilidad de recursos y dispersión de los peces que ocurre en la época de lluvias y aguas altas, favorece que los peces se alimenten intensamente y opuesto a esto, durante el período de sequía y aguas bajas los recursos disminuyen y los peces se concentran en un área menor, alimentándose en menor grado. El cese o la disminución de la actividad trófica de muchos peces carnívoros durante la estación seca o de aguas bajas, ha sido observado por otros autores en los llanos de Venezuela (Mago, 1970 b; Machado-Allison y Royero, 1986; Winemiller, 1989 b y Lasso, 1996). Aparentemente, esta inactividad en la alimentación es una respuesta fisiológica de los depredadores asociada al estrés respiratorio (bajas concentraciones de oxígeno), durante la estación seca o de aguas bajas.

Se observaron diferencias ontogenéticas, espaciales y temporales en el consumo de recursos por la curvinata en el área de estudio. Tanto en las áreas inundables como en el Caño Guaritico los individuos juveniles consumen recursos de pequeño tamaño como formas inmaduras de insectos acuáticos (Chironomidae, Tanyptodinae), organismos del zooplankton (Copepoda, Cladocera, Ostracoda) y larvas de camarones y peces pequeños. Bello (1979) señaló que los ejemplares menores de 30 mm de LE se alimentaban de organismos de pequeño tamaño como los efemerópteros, dípteros, peces y camarones pequeños, mientras que los de talla superior consumían en su mayoría peces y camarones grandes. Así mismo, Durán (1982) encontró diferencias en la alimentación entre ejemplares juveniles y adultos, presentando estos últimos una amplia preferencia por peces más que por invertebrados u otras presas menores. Además de presentarse cambios en los tipos de alimentos consumidos con el tamaño del pez, también se observó una disminución drástica en el número de los recursos, sugiriendo esto una especialización alimentaria en la medida en que crece, encontrándose sólo peces y camarones como únicos ítems alimentarios en los ejemplares adultos. Observaciones similares han sido señaladas en diferentes especies de peces de los Llanos de Venezuela (Machado-Allison, 1987; Winemiller, 1989 b y Señaris y Lasso, 1993).

La variación temporal en la dieta de *P. squamosissimus* fue observada en ejemplares juveniles, preadultos y adultos. En las áreas inundables, el mayor número de recursos fue encontrado durante el período de sequía. Contrario a esto, Machado-Allison (1990) asegura que durante esta época los peces son más especialistas. Sin embargo, Winemiller (1989 b) presenta a algunas especies que muestran una alimentación más generalizada (mayor número de recursos) durante este período.

En el Caño Guaritico al contrario de las áreas inundables se observa el mayor número de recursos alimentarios durante el período hidrológico de aguas altas. Braga (1990) indica que los peces eurípagos como la curvinata son en su mayoría oportunistas y aprovechan la disponibilidad de alimento conforme a las variaciones del nivel del río.

Según Goulding y Ferreira (1984) y Braga (1990) la curvinata se alimenta con mayor frecuencia de camarones en los cuerpos de aguas blancas y de peces en los cuerpos de aguas negras o claras. Esto coincide con lo observado en el Hato "El Frío", donde los camarones se presentaron con mayor frecuencia en los cuerpos de aguas blancas de las áreas inundables y los peces en los cuerpos de aguas claras del Caño Guaritico.

Por otra parte, en este trabajo no se encontró un número muy elevado de individuos parasitados, aunque, llama la atención que todos fueran ejemplares de las tallas más pequeñas. Nico y Taphorn (1984) señalan porcentajes de parasitosis elevadas (78%) en los ejemplares juveniles. Porcentajes de parasitismo similares en *P. squamosissimus* (52%) son observados por Pavanelli *et al.*, (1997) en el río Paraná. Muñoz (1992), señala a endoparásitos (*Contraeaecum* sp) en individuos de *Plagioscion surinamensis* del río Magdalena (Colombia).

La curvinata en el área de estudio es depredada por especies como la mojarra de río (*Caquetaia kraussi*), constituyendo una parte importante en la dieta de este ciclido (Señaris y Lasso, 1993). En el Orinoco y el Apure, *P. squamosissimus* constituye un recurso trófico de gran importancia para varios bagres de importancia comercial: rayaos (*Pseudoplatystoma fasciatum*, *P. tigrinum*), blanco pobre (*Pinirampus pinirampu*), lau lau (*Brachyplatystoma vaillanti*, *B. filamentosum*), dorado (*Brachyplatystoma rousseauxi*) y doncella (*Ageneiosus brevifilis*) entre otras (Novoa y Ramos, 1982; Castillo, 1988; Castillo, *et al.*, 1988).

La presencia de juveniles de su propia especie en los contenidos estomacales de preadultos y adultos indica un comportamiento caníbal aparentemente común en la curvinata tal como lo señalan Bello (1979), Lasso *et al.*, (1989), Monente (1992) y Hahn *et al.*, (1997).

En síntesis, *Plagioscion squamosissimus* es una especie que posee una serie de características o atributos que determinan su importancia ecológica y pesquera. La talla relativamente grande, elevada fecundidad, reproducción continua, su abundancia y preferencia por ambientes lénticos y la alta calidad de su carne la sitúan como una especie potencialmente importante para la piscicultura. No obstante, sería conveniente y necesario realizar mayor número de investigaciones no sólo en su medio natural, sino también en cautiverio. Estas pudieran abarcar aspectos que por limitaciones particulares no fueron tratados en este trabajo. La reproducción deja campo abierto a estudios más detallados como los realizados por Worthmann (1992, 1983) en Brasil. La edad, el crecimiento y el estado de salud o factor de condición son otros aspectos bien importantes que deberían ser estudiados, por ejemplo, mediante relaciones talla-peso y por el estudio de los anillos de los otolitos. Obviamente toda esta información es necesaria para un buen manejo del recurso pesquero y para su empleo en el campo de la piscicultura.

Investigaciones dentro de este campo podrían ofrecer buenos resultados, si se toma en cuenta el éxito que ha tenido esta especie en Brasil después de sus siembras con fines de cultivos extensivos en los embalses del Noreste de ese país («Polígono das Sêcas») y en los de la cuenca alta del río Paraná.

CONCLUSIONES

- 1-) Debido a la presencia de juveniles durante todo el año y la condición de madurez sexual de las hembras, se pudo determinar que *Plagioscion squamosissimus* presenta una reproducción continua, mostrando tres picos reproductivos. A principios y finales de la época seca y el tercero a mediados de la época de lluvias. La fecundidad absoluta determinada en este estudio (371.025 ovocitos), fue superior a la descrita para otras zonas de los Llanos de Venezuela, pero inferior a la señalada para esta especie en el río Orinoco. La gran cantidad de ovocitos inmaduros presentes en gónadas de hembras maduras, podría indicar que esta especie es un desovador parcial y continuo.
- 2-) La estrategia o estilo de vida de la curvinata no se ajusta claramente a ninguno de los tres patrones descritos para la mayoría de las especies de peces de los Llanos de Venezuela, aunque posee características de la estrategia estacional y de equilibrio.
- 3-) *P. squamosissimus* es una especie carnívora, depredadora, con predominio de peces y camarones en su dieta. El elevado número de estómagos vacíos encontrados durante la época seca y período de aguas bajas, se debe principalmente a la disminución de la actividad trófica que muchos peces carnívoros presentan durante dichas épocas. Presenta cambios ontogenéticos en la dieta, ya que los juveniles se alimentan de presas pequeñas (formas inmaduras de insectos acuáticos, zooplancton, larvas de camarones y peces pequeños), pasando a alimentarse en estado adulto de presas de mayor tamaño (peces y camarones grandes). Se observó una disminución en el número de recursos consumidos a medida que el pez crece, lo que indica una especialización alimentaria de la curvinata con la edad. Se observaron variaciones espacio-temporales en la dieta de ejemplares de todas las tallas. También se observó canibalismo.
- 4-) La parasitosis no parece ser importante, sólo se observó un número reducido de ejemplares parasitados (2%) con tallas menores a 160 mm de LE.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado parcialmente por la Asociación Amigos Doñana y Centro de Estudios Tropicales, Sevilla, España (Programa Ecodesarrollo de los Llanos del Orinoco). Varias personas e instituciones dieron el apoyo logístico necesario: C.A. Invega, Familia Maldonado, Estación Biológica "El Frío", Fundación La Salle (Museo de Historia Natural). El Ministerio de Agricultura y Cría otorgó los permisos necesarios. Los siguientes investigadores y personal técnico participaron

en el trabajo de campo: Ministerio del Ambiente y Recursos Naturales Renovables (X. Elguezabal, B. Mora y H. Piñango), Estación Biológica "El Frío" (F. Ibáñez, I. Moreno, J. González, A. Aguirre y A. Rial). Deseamos expresar nuestro agradecimiento al Lic. Luis Pérez y Dr. Conrad Vispo (Estación de Investigaciones Hidrobiológicas de Guayana) por las críticas al manuscrito y elaboración del resumen en inglés respectivamente. El Geog. Luis Yáñez realizó oportunas sugerencias en la elaboración del mapa del área de estudio. El profesor Giorgio Voltolina, elaboró la figura que ilustra a la especie en estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Agostinho, A., A. Vazzoler y S. Thomaz. 1995. The high river Paraná basin: limnological and ichthyological aspects. In: *Limnology in Brazil*. J. Tundisi, C. Bicudo y T. Matsumura (Eds.). Rio de Janeiro. ABL/SBL. 384 p.
- Agostinho, A., H. Júlio, L. Gomes, L. Bini y C. Agostinho. 1997 a. Composição, Abundância e Distribuição Espaço-Temporal da Ictiofauna. En: *A Planície de Inundação do Alto rio Paraná. Aspectos Físicos, Biológicos y Socioeconômicos*. A. Vazzoler, A. Agostinho y N. Hahn, Eds., EDUEM, Maringá, Nupelia. 179-208.
- Agostinho, A., N. Hahn, L. Gomes y L. Bini. 1997 b. Estrutura Trófica. En: *A Planície de Inundação do Alto rio Paraná. Aspectos Físicos, Biológicos y Socioeconômicos*. A. Vazzoler, A. Agostinho y N. Hahn, Eds., EDUEM, Maringá, Nupelia. 229-248.
- Araujo-Lima, C., A. Agostinho y N. Fabr . 1995. Trophic aspects of fish communities in brazilian river and reservoirs. En: *Limnology in Brazil*. J. Tundisi, C. Bicudo y T. Matsumura (Eds.). Rio de Janeiro. ABL/SBL. 384 p.
- Bello, C. 1979. *H bitos Alimentarios de la Curvina, Plagioscion squamosissimus (Heckel, 1840) (ACTINOPTERYGII, SCIAENIDAE) en el embalse de Guanapito, Estado Gu rico*. Trabajo de Grado. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Escuela de Biolog a, Caracas. 83 p.
- Bonetto, A., W. Dioni y C. Pignalberi. 1969. Limnological investigations on biotic communities in the middle Paran  river valley. *Verh. Int. Ver Theor. Angew. Limnol.*, 17: 1035-1050.
- Braga, F. 1990. Aspectos da reprodu o e alimenta o de peixes comuns em um trecho do rio Tocantins entre Imperatriz e Estreito, Estados do Maranh o e Tocantins, Brasil. *Rev. Brasil. Biol.*, 50 (3): 547-558.
- Castillo, O. 1988. *Aspectos biol gicos y pesqueros sobre los peces comerciales del bajo llano con  nfasis en los bagres (Orden Siluriformes)*. Tesis MsC. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Instituto de Zoolog a Tropical, 114 p.
- Castillo, O., E. Vald ez, N. Ortiz y M. Mosco. 1988. Aspectos sobre la historia natural de los bagres comerciales del bajo llano. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 48 (2): 387-407.

- Castroviejo, S. y G. López. 1985. Estudio y descripción de las comunidades vegetales del hato «El Frío» en los llanos de Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 45 (124): 79-151.
- Cervigón, F. 1982. La ictiofauna del caño Mánamo y áreas adyacentes. En: *Los Recursos Pesqueros del Río Orinoco y su Explotación*. (D. Novoa, Comp.). Corporación Venezolana de Guayana. Edit. Arte, Caracas. 386 p.
- Cervigón, F. 1993. *Los Peces Marinos de Venezuela*. 2da. edición, vol. II. Fundación Científica Los Roques. Caracas. 496 p.
- Daget, J. 1960. Les migrations des poissons dans le eaux duces tropicales africaines. *Proc. IPEC*, 8 (3): 79-82.
- Durán, F. 1982. *Análisis del Contenido Estomacal de la Curvinata, Plagioscion squamosissimus (Heckel, 1840) en el Río Orinoco, Venezuela*. Tesis de Grado. Universidad de Oriente, Escuela de Ciencias, Cumaná.
- Ferreira, E., G. Dos Santos y M. Jégu. 1988. Aspectos ecológicos da ictiofauna do río Mucajá, na área da ilha Paredão, Roraima, Brasil. *Amazoniana*, 10(3): 339-352.
- Fontenelle, O. 1965. Resultados da aclimatação da Pescada do Piauí *Plagioscion squamosissimus* (Heckel) procedente da Bacia do Parnaíba, nos açudes do Polígono das Sêcas. *Bol. DNOCS*, 23(13/14): 351-361.
- Fontenelle, O. 1969. Comentários sôbre vinte e sete anos de pesca comercial no Açude Lima Campos. *Bol. DNOCS*, 27 (2/4): 9-24.
- Godoy, M. 1967. Dez años de observações sobre periodicidade migratória de peixes do Río Mogi Guassu. *Rev. Brasil. Biol.*, 27: 1-12.
- González, L. 1981. Régimen alimentario del corocoro *Orthopristis ruber* (Cuvier, 1830) (Pisces: Pomadasyidae) en zonas adyacentes a la Isla de Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Ocean. de Venezuela*, 20 (1-2): 23-32.
- Goulding, M. 1980. *The Fishes and The Forest. Explorations in The Amazonian Natural History*. University of California Press. Los Angeles. 280 p.
- Goulding, M., y E. Ferreira. 1984. Shrimp-eating fishes and a case of prey-switching in Amazon rivers. *Rev. Bras. Zool.*, 2(3): 85-97.
- Goulding, M., M. Leal-Carvalho y E. Ferreira. 1988. *Río Negro: Rich Life in Poor Water*. The Hague: SPB Academic Publishing. 200 p.
- Gurgel, J. 1986. Sobre a produção de pescado dos açudes publicos do semi-arido nordeste brasileiro. En: Taller Internacional Sobre Ecología y Manejo de Peces en Lagos y Embalses. Santiago, Chile, Noviembre 1984. Vila, I. y E. Fagetti (Eds.). *FAO, COPESCAL, Doc. Tec.*, 4: 273 p.
- Hahn, N., I. Andrian, R. Fugui, y V. Almeida. 1997. Ecología Trófica. En: *A Planície de Inundação do Alto rio Paraná. Aspectos Físicos, Biológicos y Socioeconômicos*. A. Vazzoler, A. Agostinho y N. Hahn, Eds., EDUEM, Maringá, Nupelia. 209-228.

- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis. A review of methods and their applications. *J. Fish. Biol.*, 17: 411-429.
- Junk, W. 1985. Temporary fat storage, and adaptations of some fish species to the water level fluctuations and related environmental changes of the Amazon river. *Amazoniana*, 9 (3): 315-351.
- Lasso, C. 1992. Composición y aspectos ecológicos de la ictiofauna del bajo río Suapure, serranía de Los Pijiguaos (Escudo de Guayana), Venezuela. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle*, 52 (138): 5-56.
- Lasso, C. 1996. Composición y Aspectos Bioecológicos de las Comunidades de Peces del Hato El Frío y Caño Guaritico, Llanos de Apure, Venezuela. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla, Facultad de Biología, Departamento de Biología Vegetal y Ecología. Sevilla. 688 p + anexos.
- Lasso, C. y J. Castroviejo. 1992. Composition, abundance and biomass of the benthic fish fauna from the Guaritico river of a Venezuelan floodplain. *Annls. Limnol.*, 28 (1): 71-84.
- Lasso, C., D. Novoa y F. Ramos. 1989. La ictiofauna del lago de Guri: composición, abundancia y potencial pesquero. Parte I. Consideraciones generales e inventario de la ictiofauna, con breve descripción de las especies de interés para la pesca deportiva y comercial. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle*, 49-50 (131-134): 141-158.
- Lasso, C., C. Señaris, O. Lasso-Alcalá y J. Castroviejo. 1995. Aspectos ecológicos de una comunidad de bagres (PISCES: SILUROIDEI) en los llanos inundables de Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 16 (1): 1-31.
- Lauzanne, L. y G. Loubens. 1988. Estudios Ictiológicos del Convenio ORSTOM-CORDEBENI-UTB en la Amazonia Boliviana. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 48 (2): 387-407.
- Lauzanne, L., G. Loubens y B. Le Guennec. 1990. Pesca y Biología Pesquera en el Mamoré Medio (Región de Trinidad, Bolivia). *Interciencia*, 15 (6): 452-460.
- López-Rojas, H., J. Lunberg y E. Marsh. 1984. Designing and operation of a small trawling apparatus for use with dugout canoes. *North. Am. Jour. of Fish Manag.*, 4: 331-334.
- Lowe-McConnell, R. 1964. The fishes of the Rupununi sabana district of British Guiana. Groupings of the fishes species and effects of the seasonal cycles on the fishes. *Journ. Linn. Soc. (Zool.)*, 45: 103-144.
- Lowe-McConnell, R. 1966. The sciaenid fishes of British Guiana. *Bull. Marine Science*, 16 (1): 20-57.
- Machado-Allison, A. 1987. *Los Peces de los Llanos de Venezuela: Un Ensayo Sobre su Historia Natural*. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Universidad Central de Venezuela. Caracas. 144 p.
- Machado-Allison, A. 1990. Ecología de los peces de las áreas inundables de Venezuela. *Interciencia*, 15 (6): 411-423.

- Machado-Allison, A. y R. Royero. 1986. Biomasa total y hábitos alimenticios en peces de un ecosistema riverino restringido en Venezuela. *Acta Cient. Venez.*, 37: 94-95.
- Mago, F. 1970 a. *Lista de los Peces de Venezuela. Incluyendo un Estudio Preliminar sobre la Ictiogeografía del País*. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas. 283 pp.
- Mago, F. 1970 b. Estudios preliminares sobre la ecología de los peces de los llanos de Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 7 (1): 71-102.
- Mago, F. 1978. *Los Peces de Agua Dulce de Venezuela*. Cuadernos Lagoven. Caracas. 35 p.
- Marlier, G. 1967. Ecological studies on some lakes of the amazon valley. *Amazoniana*, 1 (2): 91-115.
- Monente, J. A. 1992. *Las Pesquerías del Estado Cojedes*. Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Monografía N° 40. 149 p.
- Muñoz, D. 1992. Estimación de edad y crecimiento de la «Pacora» (*Plagioscion surinamensis*, BLEECKER, 1873) por medio de la comparación de los métodos de análisis de distribución de frecuencias y las marcas en las escamas y otolitos. *Acta Amazónica*, 22 (3): 369-380.
- Nico, L. y D. Taphorn. 1984. Biología de la curvinata *Plagioscion squamosissimus*, en el módulo "Fernando Corrales" de la UNELLEZ, estado Apure. *Rev. UNELLEZ Cienc. y Tecnol.*, (2): 31-39.
- Nikolsky, G. 1963. *The Ecology of Fishes*. Academic press. London and New York. 335 p.
- Novoa, D. 1986. Una revisión actual de las pesquerías multiespecíficas del río Orinoco y una propuesta del ordenamiento pesquero. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 46 (125-126): 167-191.
- Novoa, D. y F. Ramos. 1982. Aspectos generales sobre la biología de las principales especies de peces de interés comercial en el río Orinoco. En: *Los Recursos Pesqueros del Río Orinoco y su Explotación*. (D. Novoa Comp.) Corporación Venezolana de Guayana. Edit. Arte. Caracas 386 p.
- Novoa, D., F. Cervigón y F. Ramos. 1982. Catálogo de los recursos pesqueros del Delta del Orinoco. En: *Los Recursos Pesqueros del Río Orinoco y su Explotación*. (D. Novoa Comp.) Corporación Venezolana de Guayana. Edit. Arte. Caracas 386 p.
- Novoa, D., F. Ramos y E. Cartaya. 1984. Las pesquerías artesanales del río Orinoco. Sector Caicara-Cabruta. Parte I. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 44(121): 163-215.
- Novoa, D., J. Koonce, A. Locci y F. Ramos. 1989. La ictiofauna del lago de Guri: Composición, abundancia y potencial pesquero. Parte II. Evaluación del potencial pesquero y estrategias de ordenamiento. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 49-50 (131-134): 159-197.

- Pavanelli, G., M. Machado y R. Takemoto. 1997. Fauna Helmíntica de peixes de rio Paraná, região de Porto Rico, Paraná. En: *A Planície de Inundação do Alto rio Paraná. Aspectos Físicos, Biológicos y Socioeconômicos*. A. Vazzoler, A. Agostinho y N. Hahn, Eds., EDUEM, Maringá, Nupelia. 307-330.
- Petrere, M. 1985. Migraciones de Peces de Agua Dulce en América Latina: Algunos Comentarios. *FAO, COPESCAL, Doc. Tec.*, 1: 17 p.
- Ramia, M. 1959. *Las Sabanas de Apure*. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas. 134 p.
- Ramo, C. 1980. *Biología del galapago (Podocnemis vogli Müller 1935) en el Hato «El Frío», llanos de Apure (Venezuela)*. Tesis Doctoral, Universidad de Pamplona. 266 pp.
- Ramos, F., D. Novoa e I. Itriago. 1982. Resultados de los programas de pesca exploratoria efectuados en el delta del Orinoco. En: *Los Recursos Pesqueros del Río Orinoco y su explotación*. (D. Novoa, Comp.) Corporación Venezolana de Guayana. Edit. Arte. Caracas. 386 p.
- Señaris, C. y C. Lasso. 1993. Ecología alimentaria y reproductiva de la mojarra de río *Caquetaia kraussii* (Steindachner, 1878) (CICHLIDAE) en los llanos inundables de Venezuela. *Pub. Asoc. Amigos de Doñana*, 2: 1-58.
- Sioli, H. 1965. Bemerkung zur typologie amzonischer flussen. *Amazoniana*, 1 (1): 74-83.
- Travassos, H. y R. Rego-Barros. 1971. Lista das especies da familia Sciaenidae Owen, 1846 (Perciformes, Percoidei). *Arq. Ciên. Mar*, 11 (2): 59-71.
- Vazzoler, A., H. Suzuki, E. Marques y M. Lizama. 1997. Primera maduración gonadal, períodos e áreas de reprodução. En: *A Planície de Inundação do Alto rio Paraná. Aspectos Físicos, Biológicos y Socioeconômicos*. A. Vazzoler, A. Agostinho y N. Hahn, Eds., EDUEM, Maringá, Nupelia. 249-266.
- Welcomme, R. 1985. *River Fisheries*. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 1-330.
- Winemiller, K. 1989 a. Patterns of variation in life history among south american fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81: 225-241.
- Winemiller, K. 1989 b. Ontogenetic diet shift and resource partitioning among piscivorous fishes in Venezuelan llanos. *Env. Biol. Fish*, 26: 177-199.
- Winemiller, K. y D. Taphorn. 1989. La evolución de las estrategias de vida en los peces de los llanos inundables de Venezuela. *Biollania*, 6: 77-122.
- Worthmann, H. 1983. A comparative study of the growth of postlarval and juvenile Pescadas *Plagioscion squamosissimus* (HECKEL) and *Plagioscion monti* (SOARES) in a white water lake of the Central Amazon. *Amazoniana*, 7(4): 465-477.
- Worthmann, H. 1992. Aspekte der Reproduktion zweier Sciaenidenarten, der Pescadas *Plagioscion squamosissimus* (HECKEL 1840) and *Plagioscion monti* (SOARES, 1979), Pisces, in verschiedenen Gewässertypen Zentral-Amazoniens. *Amazoniana*, 12(1): 17-28.

Recibido: 15.08.1998
Aceptado: 30.06.1999