

COMPOSICION Y VARIABILIDAD ESPACIO-TEMPORAL DE LAS COMUNIDADES DE PECES EN AMBIENTES INUNDABLES DE LOS LLANOS DE VENEZUELA

SPATIO-TEMPORAL FISH COMMUNITY COMPOSITION AND VARIABILITY IN FLOODED AREAS OF THE VENEZUELAN PLAINS

Carlos A. Lasso^{1,2}, *Anabel Rial B.*¹ y *Oscar M. Lasso-Alcalá*¹

(1) Museo de Historia Natural La Salle, Aptdo. 1930, Caracas 1010-A, Venezuela. Correo electrónico: lassoc@usa.net; (2) Investigador Asociado del Instituto de Zoología Tropical (UCV), Venezuela y ONG Asociación Amigos de Doñana, España.

RESUMEN

A fin de describir la variabilidad espacio-temporal de las comunidades de peces en los Llanos venezolanos, se realizó un estudio detallado durante dos años en dos sistemas: río-planicie de inundación y áreas inundables periféricas. La variación en el nivel hidrométrico del río y las precipitaciones locales son los dos factores físicos que más influyen en el establecimiento de las comunidades. La biocenosis estudiada se caracterizó por una elevada riqueza de especies (190 especies), de las cuales 181 estuvieron presentes en el río-planicie de inundación y 85 especies en las áreas inundables periféricas. Tanto los análisis de similitud como de ordenación espacial, mostraron la existencia de asociaciones de peces características de los diferentes hábitats. En las áreas inundables periféricas, se separan por un lado los hábitats más efímeros, inestables, de menor diversidad y sometidos a un mayor efecto de la estacionalidad (charcos, esteros y algunas lagunas), de aquellos ambientes más estables y diversos como los caños y bosque inundable. En el sistema río-planicie inundable, las diferencias en las asociaciones fueron más evidentes. El fondo del cauce principal fue el hábitat claramente distinto de los demás. El resto de los hábitats considerados pueden separarse en hábitats propios del cauce (remansos, madre viejas y playas) o de la planicie de inundación (lagunas y bosque inundable).

ABSTRACT

In an attempt to describe the spatio-temporal variability of fish communities in the Venezuelan Llanos, a detailed study was conducted during two years in two ecological systems: the river-floodplain and the peripheral flooded areas. The water level of the river and the local rains were respectively, the most important physical factors affecting the fish communities. The community is characterized by high species richness (190 species); 181 of them were present in the river-floodplain and 85 in the peripheral flooded areas. Both similitud and spatial ordination analysis showed characteristic fish associations for each habitat. In the peripheral flooded areas, its possible to put aside the most effimerous and unstable habitats wich are subjected to a higher seasonality effects also showing low diversity (esteros, temporary pools, some lagoons) and in another side, habitats with more stability and diversity (caños and flooded forest). In the river-floodplain system, the differences between associations were more evident. The bottom of the channel clearly was a different habitat. The rest of the habitats can be separated as typical from the main channel (standing water, oxbow-lakes and beaches) or characteristic from the floodplain (floodplain lakes and flooded forest).

Palabras clave: Peces, comunidades, Río Apure, Cuenca del Orinoco, Llanos, Venezuela.

Keywords: Fishes, communities, Apure River, Orinoco Basin, floodplain, Venezuela.

INTRODUCCION

El estudio ecológico de una comunidad puede dividirse en dos grandes aspectos: la estructura y su organización. Para los propósitos del presente trabajo se definen las comunidades de peces como asociaciones de especies presentes en cada uno de los hábitats muestreados (Goulding y Col., 1988). Son entonces ~~unidades de carácter práctico~~, que representan un segmento del ecosistema relativamente uniforme y que son sencillamente el resultado de la técnica del muestreo (Margalef, 1974). Dichos estudios pueden abordarse desde dos ángulos muy distintos. En primer lugar, podemos estudiar las especies individualmente y luego integrar los resultados. Otra aproximación consiste en considerar las poblaciones de todas las especies y su dinámica en función de la fluctuación natural del medio (Mérona y Bittencourt, 1993).

Los estudios ecológicos de las comunidades ícticas de la región Neotropical, han sido objeto de especial atención en las tres últimas décadas. En particular, hay que destacar las investigaciones realizadas en las cuencas del Paraná y Amazonas (ver Lowe-McConnell 1975, 1978; Welcomme 1979, 1985 y Goulding y Col., 1988, para un revisión más completa). En el caso del Río Orinoco los estudios son más recientes, aunque todavía incompletos (Lasso, 1996; Machado-Allison 1987, 1990; Pérez, 1985; Rodríguez, 1990; Rodríguez y Lewis 1990, 1994; Taphorn y Lilyestrom, 1984; Winemiller 1989 a,b), fundamentalmente. Aunado a esta falta de información están las dificultades logísticas implícitas en la realización de muestreos repetidos en diferentes localidades, un requisito primordial para una adecuada descripción de la variabilidad espacio-temporal de las comunidades de peces (Rodríguez y Lewis, 1990).

Por estas razones, la estructura y organización de las comunidades deben ser estudiadas a un nivel espacio-temporal representativo, a fin de hipotetizar qué factores intervienen en la evolución de las mismas. Partiendo de estas premisas se plantearon las siguientes interrogantes:

1) ¿Están las especies distribuidas entre los hábitats de una manera heterogénea?, ¿responden a algún tipo de zonación o gradiente ambiental?

2) ¿Qué factores determinan o se relacionan con los patrones de distribución observados?

3) ¿Cómo varía la estructura de estas asociaciones en términos espacio-temporales?

El objetivo fundamental de este trabajo fue estudiar, de acuerdo a la segunda aproximación señalada al principio, las comunidades de peces asociadas a los diferentes hábitats y su variación en tiempo y espacio, mediante análisis cualitativos y de ordenación espacial.

MATERIALES Y METODOS

a. Area de estudio. El estudio fue realizado en las sabanas del Hato El Frío y Caño Guaritico (7° 35' - 7° 55' N, 68° 50' - 69° 00' O), Estado Apure, Venezuela (Fig. 1a). La región está sometida a un régimen climático estacional, con una época seca (noviembre-abril) y una de lluvias (mayo-octubre), que determinan dos periodos hidrométricos: aguas bajas (diciembre-mayo) y aguas altas (junio-noviembre) (Fig. 1b).

De acuerdo a las interrelaciones del ecosistema acuático con la planicie o llanura inundable y en función del pulso de inundación, distinguimos dos ambientes fundamentales. El primero corresponde al sistema fluvial, que es el Caño Guaritico (CG), de carácter funcional y menos dependiente de las lluvias locales y, el segundo al sistema lenítico, las áreas inundables periféricas (AIP), principalmente influenciadas por las aguas de origen pluvial (Fig. 2).

El Caño Guaritico es un brazo del río Apure que nace en las mismas sabanas del Estado Apure. Debido a que conduce agua en el período de lluvias (aguas altas) y pierde esta capacidad en la estación seca (aguas bajas), al unísono con la considerable disminución de caudal del río Apure, es considerado como un caño funcional. Puede considerarse según el color de las aguas como de aguas claras *sensu* Sioli (1975), aunque no se ajusta completamente a esta tipología. El menor contenido de residuos sólidos totales lo diferencia del resto de los ambientes acuáticos, en especial del Río Apure que es de aguas blancas (Lasso, 1996).

Incluye los siguientes hábitats: 1) cauce principal : a) playas, b) fondo del cauce o zona béntica, c) madrevejas o cauces abandonados y d) remansos marginales. 2) Plano inundable del caño: a) bosque inundable y b) lagunas de inundación (Fig. 2).

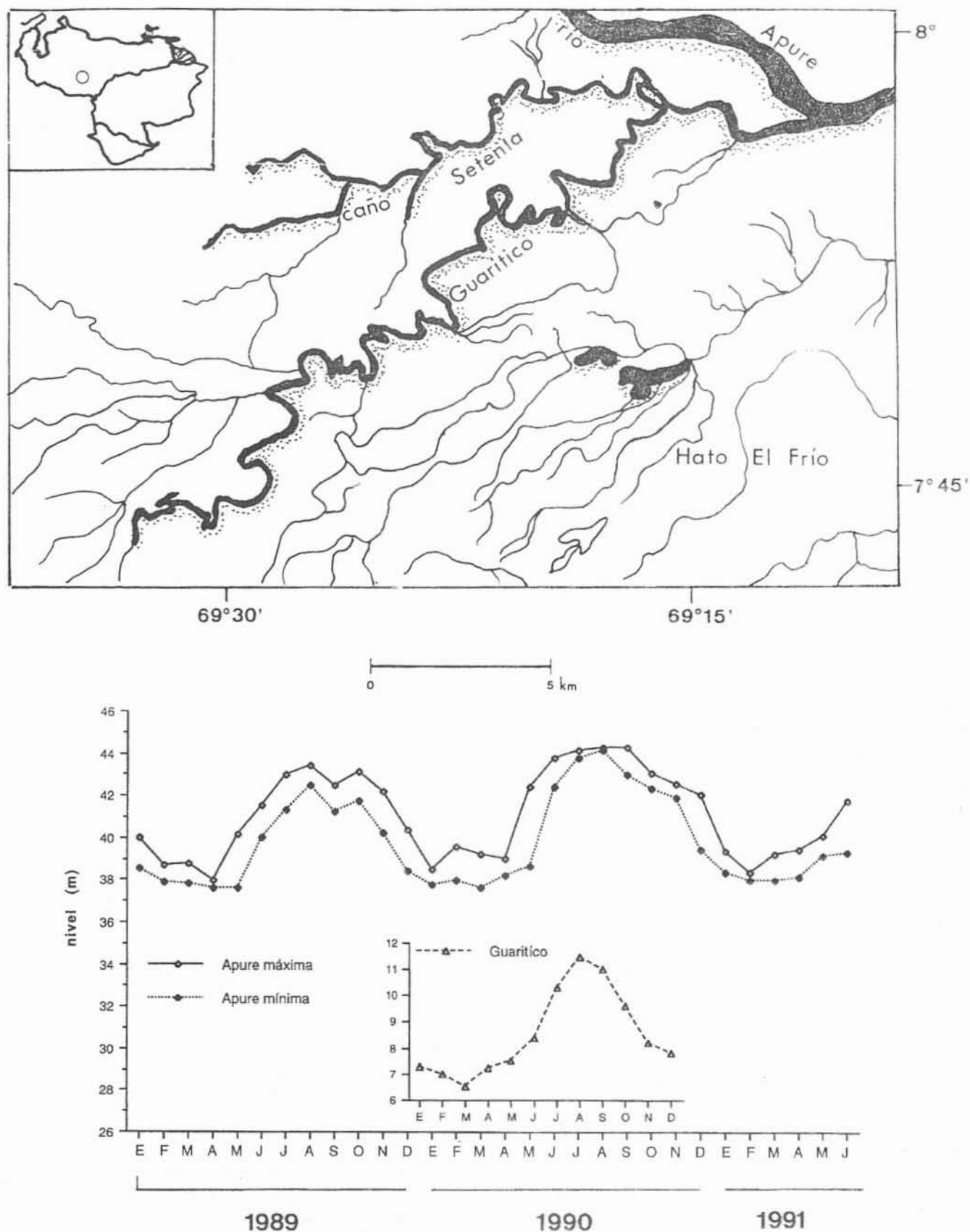


Figura 1. a) Área de estudio; b) Hidrograma del Río Apure (1989-1990-1991) y Caño Guaritico (1990). Fuente: Río Apure (Estacion de San Fernando de Apure-MARNR), Caño Guaritico (Fundo Las Ventanas-datos propios).

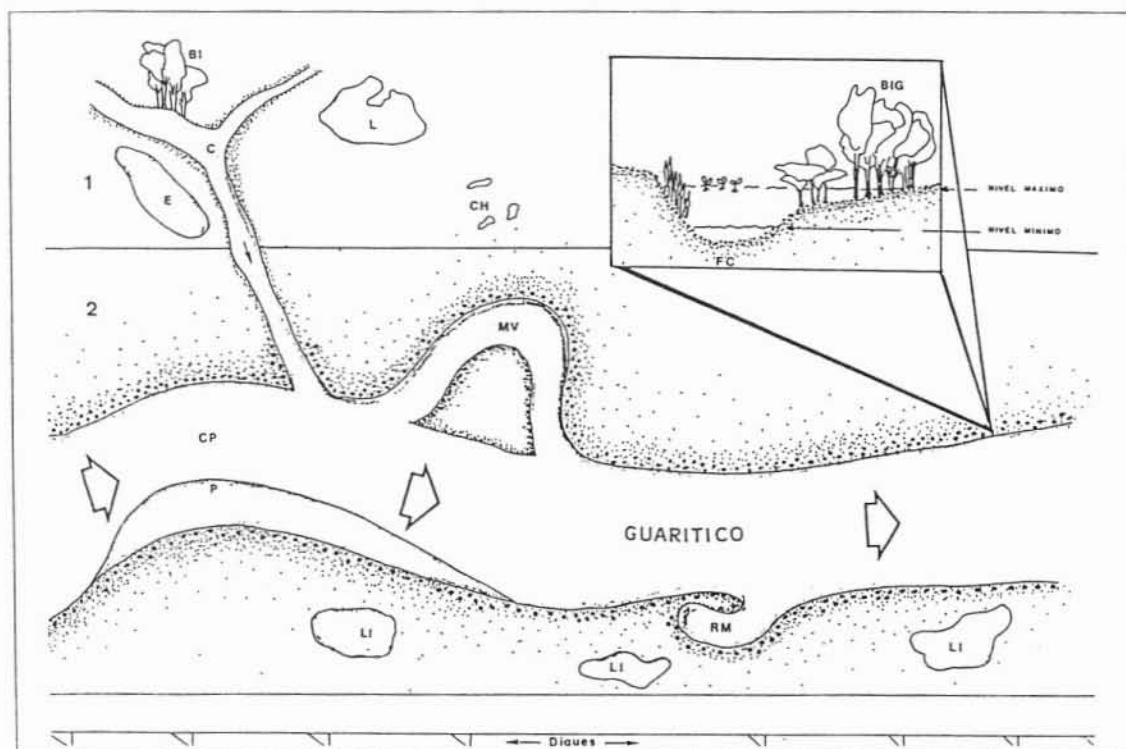


Figura 2. Esquema de los hábitats de las áreas inundables periféricas (1) y Caño Guaritico (2). 1) Caños (C), lagunas (L), bosque de inundación (BI), esteros (E) y charcos temporales (CH). 2) Cauce principal (CP), fondo del cauce (FC), madrevejas (M), remansos marginales (RM), plano inundable del Guaritico (PI), bosque inundable del Guaritico (BIG) y lagunas de inundación (LI).

Ya señalamos que las AIP experimentaban en menor grado el efecto del pulso de inundación del Caño Guaritico o del mismo río Apure, siendo entonces de gran importancia las lluvias locales. De esta manera encontramos una zona donde las áreas inundadas por agua de lluvia se encuentran con la de desborde de los caños, lagunas y ríos, cada una de estas de diferente productividad y que pueden por lo tanto limitar la distribución de los peces (Welcomme, 1985).

Incluyen cinco tipos de hábitats: a) caños, b) lagunas, c) bosque inundable, d) esteros y e) charcos temporales (Fig. 2). Para una descripción más detallada del área de estudio ver Lasso (1996), Lasso y Castroviejo (1992) y Lasso y Col., (1995, 1997).

b. Metodología de campo. Se hicieron muestreos mensuales diurnos y nocturnos durante dos años, abril 1989 a marzo 1990 en las AIP (79 estaciones) y febrero 1990 a enero 1991, en el Caño Guaritico (48 estaciones). El número de muestreos en cada tipo de hábitat y periodo del año se indican en la Tabla 1. Dependiendo del tipo de hábitat se emplearon diferentes sistemas de pesca que pueden agruparse en cuatro grupos: chin-

chorros o redes de playa, red de arrastre de fondo, redes o mallas de ahorque y artes tradicionales (atarrayas, anzuelos y arpones). Los dos primeros se consideraron tanto cualitativos como cuantitativos, mientras que los dos últimos sólo se utilizaron para análisis cualitativos (presencia/ausencia de especies). Debe señalarse que la complejidad ambiental no nos permitió emplear una unidad de esfuerzo común a todas las estaciones/hábitats, por lo cual las definimos a continuación:

a) 4 lances / 20 metros / 2 horas + 4 lances / 5 metros / 2 horas. Cada lance se refiere a una operación de pesca, es decir, desde el momento en que se arroja la red hasta que se recoge y se separan los peces, con una duración media de 30 minutos. La longitud hace referencia a la medida del chinchorro o red (20 m x 1.5 m, entrenado 5 mm) y (5 m x 1.5 m, entrenado 1mm). En total cada estación fue muestreada cuatro horas. Este esfuerzo de pesca fue aplicado en los caños, lagunas y esteros (AIP) y playas, madrevejas y lagunas de inundación (Caño Guaritico).

b) 8 lances / 5 metros / 4 horas. Nótese que ahora el número de lances se duplica, al emplearse

un sólo arte de pesca (red de 5 m x 1.5 m, entrenado 1 mm). Este esfuerzo fue implementado en el bosque de inundación y charcos temporales (AIP) y en el bosque inundable del Caño Guaritico.

c) Arrastres en el fondo del cauce a velocidad constante durante 10 minutos, cubriendo una distancia media de 147 m, a profundidades de 2 a 10 m (Lasso y Castroviejo, 1992). Este esfuerzo fue utilizado únicamente en el cauce principal del Caño Guaritico.

Tenemos entonces tres grupos de muestreo en hábitats con esfuerzo de pesca variable entre ellos, por lo tanto cualquier comparación entre estos tres grupos es aproximada y todos los análisis posteriores parten de esta premisa.

Las diferencias en el número de estaciones de muestreo entre un hábitat y otro (ver Tabla 1) están determinadas en primer lugar por las características intrínsecas del hábitat, y en segundo lugar por la accesibilidad de este. Por ejemplo, en el primer caso las madre viejas, lagunas y bosque del plano inundable del Caño Guaritico adquieren una identidad física propia cuando se separan del caño. Un razonamiento análogo se aplicaría a la formación de

los charcos temporales durante las lluvias en las AIP. En el segundo caso tenemos un mayor número de muestreos en la época de aguas altas, ya que la dispersión de los peces en un nuevo ambiente más extenso, implica que la "capturabilidad" de los individuos adultos sea más difícil (Winemiller, 1989a). Por consiguiente, resulta inevitable que algunos hábitats fueran más muestreados que otros. Sin embargo, agrupando muchas muestras individuales en el total de hábitats y haciendo la conversión de las especies contabilizadas numericamente en abundancias fraccionales, se minimiza el error en la estimación de la abundancia relativa de las especies (Winemiller, 1992).

Similitud y variabilidad espacio-temporal de las asociaciones. Fue evaluada en base a criterios cualitativos y cuantitativos. En el primer caso se elaboraron dos matrices de presencia-ausencia de especies para todos los hábitats, agrupados según el periodo climático, lluvias (aguas altas) y sequía (aguas bajas). En las áreas inundables periféricas la matriz fue de 85 especies x 10 hábitats y en el Caño Guaritico de 181 especies x 10 hábitats. A dichas matrices se les aplicó un análisis de *Cluster (Nearest Neighbouring)* basado en el Índice de

Tabla 1. Número de estaciones de muestreo en cada hábitat y periodo climático en las áreas inundables periféricas y Caño Guaritico.

AREAS INUNDABLES PERIFERICAS						
EPOCAS	CAÑOS	LAGUNAS	CHARCOS	BOSQUE INUNDABLE	ESTEROS	TOTAL
LLUVIA	18	11	5	2	2	38
SEQUIA	19	12	3	5	3	42
TOTAL	37	23	8	7	5	79

CAÑO GUARITICO							
EPOCAS	PLAYAS	FONDO CAUCE	MADREVIEJAS	REMANOS MARGINALES	LAGUNAS INUNDABLES	BOSQUE INUNDABLE	TOTAL
AGUAS ALTAS	11	6	—	—	3	5	25
AGUAS BAJAS	6	2	5	2	5	3	23
TOTAL	17	8	5	2	8	8	48

similitud de Jaccard (S_1), mediante el programa SIMCLUST (Wolfe y Chester, 1990):

$$S_1 = a / a+b+c$$

donde **a**: número de especies comunes entre ambos hábitats; **b**: número de especies presentes en un hábitat (1) y ausentes en el otro (2); **c**: número de especies presentes en un hábitat (2) y ausentes en el otro (1).

En el segundo caso se aplicó un análisis de correspondencia al conjunto de estaciones de muestreo y especies (abundancia). Se obtuvo una matriz corregida de 84 especies x 67 estaciones para las áreas inundables y otra de 180 especies x 42 estaciones para el Caño Guarítico. El programa utilizado para el análisis fue el CANOCO (V. 1.02) (ter Braak, 1988). Adicionalmente y con el objetivo de establecer si existe alguna relación entre la posición de las estaciones y las épocas de muestreo, se correlacionaron los valores de las coordenadas obtenidas en el eje I y II del análisis de correspondencia, con la precipitación (áreas inundables) y con el nivel hidrométrico (Caño Guarítico). Se empleó para tal fin el coeficiente de correlación producto/momento de Pearson (Sokal y Rohlf, 1984).

RESULTADOS

Resultados globales de los muestreos. Durante el primer año de muestreo (1989-1990) se capturaron aproximadamente 14.300 peces en las áreas inundables periféricas, correspondientes a las 85 especies. La curva del número acumulado de especies se estabiliza a partir del séptimo mes de muestreo (Fig. 3a). Para el segundo año de muestreo (1990-1991), se capturaron unos 8000 peces correspondientes a 181 especies. La curva acumulada de especies no parece estabilizarse a pesar de la intensidad del muestreo (Fig. 3b).

Distribución espacial y similitud de las asociaciones de peces

Áreas inundables periféricas. Las 85 especies identificadas y su distribución porcentual entre los diferentes órdenes de peces y hábitats de las áreas inundables periféricas, se resumen en la figura 4. La mayor riqueza de especies correspondió a los caños (71 sp.), seguido del bosque inundable (56 sp.), lagunas (52 sp.), esteros (36 sp.) y por último los charcos temporales (23 sp.). En todos los hábitats el orden Characiformes presentó la mayor

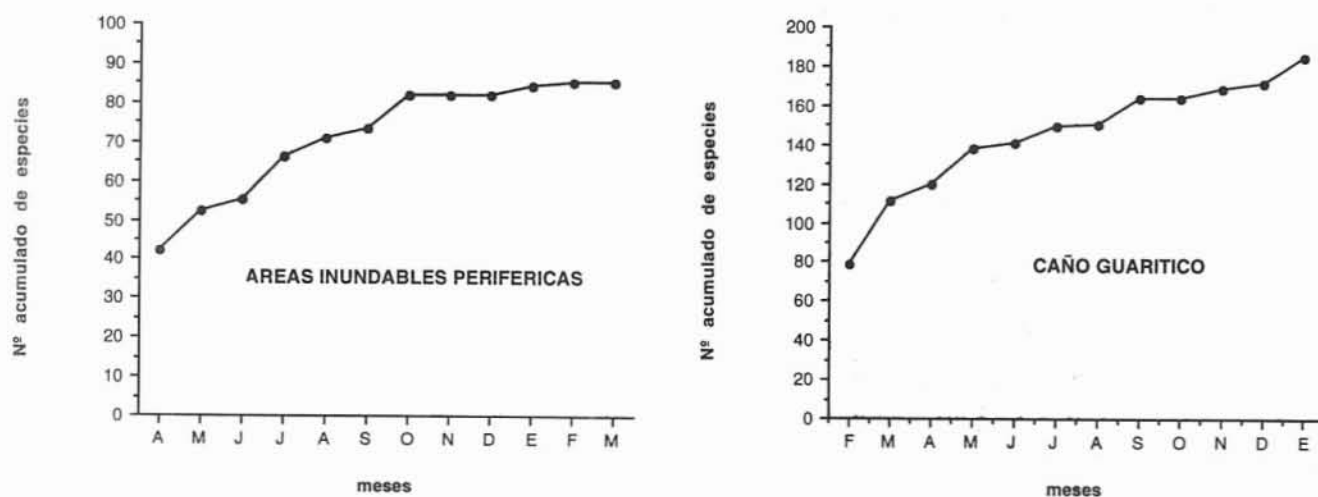


Figura 3. a) Frecuencia acumulada de especies en función de la intensidad de muestreo (meses) en las áreas inundables periféricas. b) Frecuencia acumulada de especies en función de la intensidad de muestreo (meses) en el Caño Guarítico.

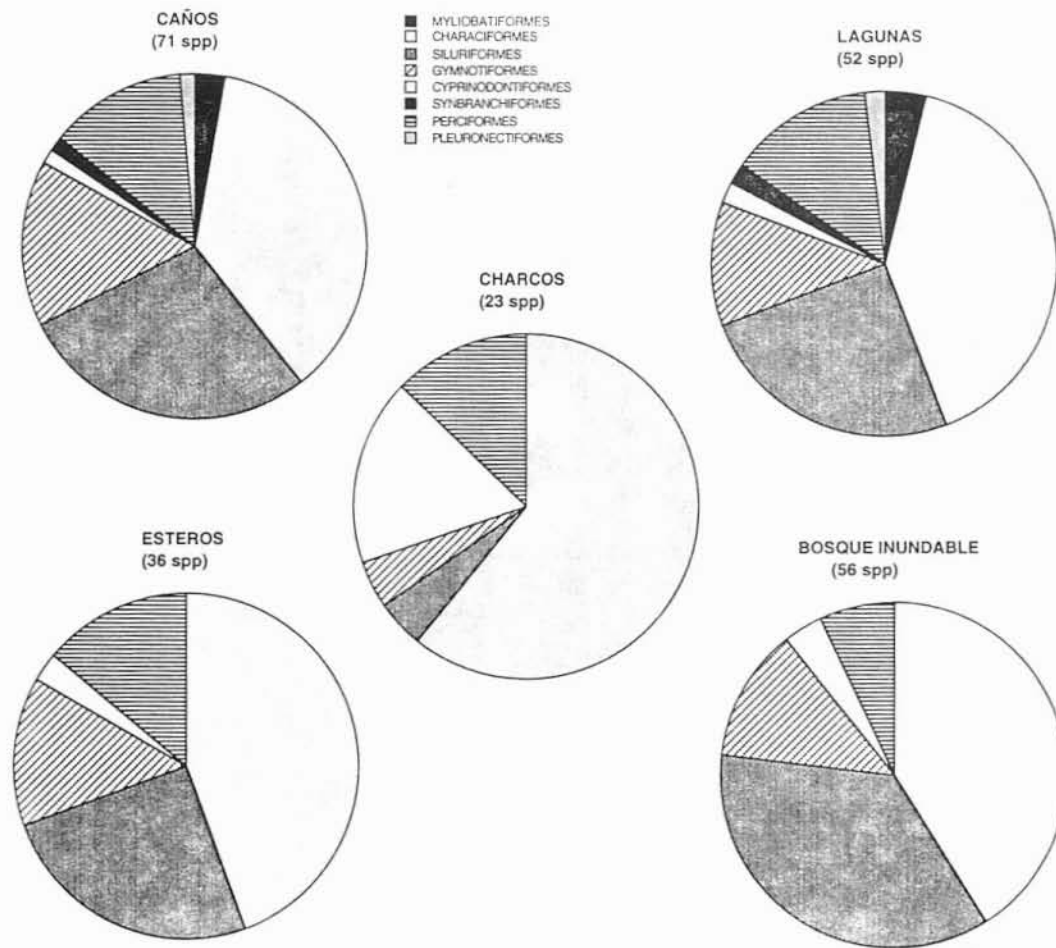


Figura 4. Número de especies y repartición porcentual entre los órdenes y hábitats de las áreas inundables periféricas.

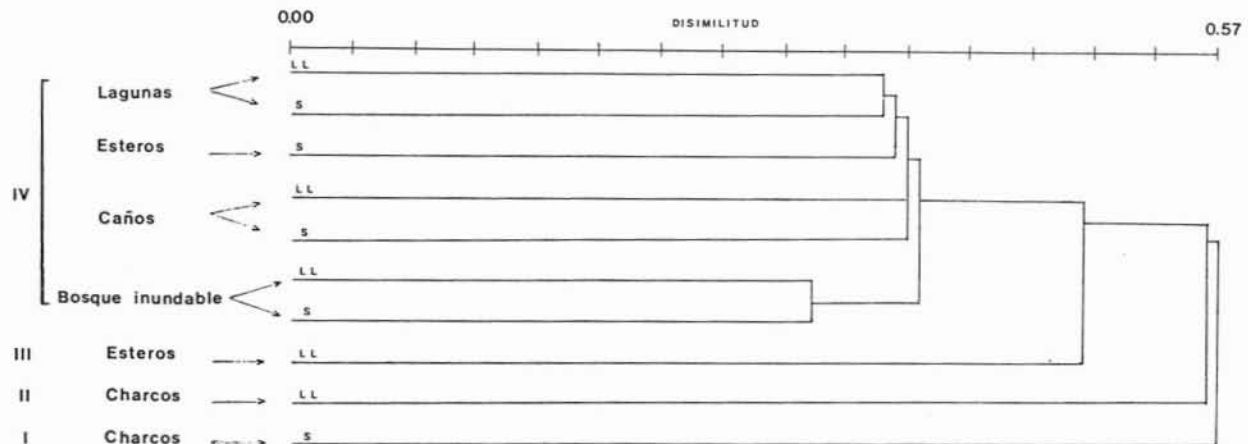


Figura 5. Dendrograma para los cinco hábitats de las áreas inundables periféricas según el Índice de Similitud de Jaccard.

diversidad taxonómica: caños (26 sp.), bosque inundable (23 sp.), lagunas (21 sp.), esteros (16 sp.) y charcos (14 sp.). El segundo grupo con mayor representación en todos los hábitats excepto en los charcos temporales donde dominaron los Cyprinodontiformes y Perciformes, fueron los Siluriformes: caños y bosque inundable (20 sp. c/u), lagunas (13 sp.), esteros (9 sp.) y charcos (1 sp.).

Con la lista de las 85 especies presentes en las áreas inundables periféricas y de acuerdo a la estación climática, se elaboró una matriz de presencia-ausencia en los cinco hábitats. Esta matriz fue sometida a un análisis de agrupamiento (dendrograma) que se muestra en la figura 5.

Se aprecian cuatro grupos: (I) charcos (sequía), (II) charcos (lluvias), (III) esteros (lluvias) y un cuarto grupo (IV) compuesto a su vez por cuatro subgrupos que incluye al bosque de inundación (sequía-lluvias), caños (sequía-lluvias), esteros (sequía) y lagunas (sequía-lluvias). Los tres primeros grupos corresponden a los hábitats con un acusado grado de temporalidad y una composición específica distinta al resto (más pobres en riqueza específica). Incluidos en el cuarto grupo, tenemos por una parte los hábitats lénticos (lagunas y esteros) y por otra los lóticos (caños). El bosque inundable, de características propias, constituye un grupo aparte aunque más similar a los caños que a los hábitats lénticos. Es importante resaltar, que a pesar de que algunos subgrupos constituyen una entidad propia, la diferencia lluvia-sequía dentro de ellos mismos, es equiparable a la diferencia con otros hábitats (variación espacial). El caso extremo son los esteros durante la sequía, los cuales se asemejan más a las lagunas en esa estación que a los propios esteros en lluvias.

El número de especies comunes y no comunes entre los hábitats, independientemente de la estacionalidad, se muestran en las Tablas 2 y 3. En la Tabla 4 se indican los valores del índice de similitud, que confirman lo expuesto en el dendrograma.

De las 85 especies reseñadas anteriormente, apenas 17 estuvieron presentes en todos los hábitats. Entre los Characiformes, las especies de distribución más amplia fueron: *Aphyocharax alburnus*, *Astyanax bimaculatus*, *Ctenobrycon spilurus*, *Hemigrammus* sp, *Moenkhausia lepidura*, Cheirodontinae (no identificado),

Roeboides dayi, *Serrasalmus irritans*, *Triporthes* sp, *Steindachnerina argentea* y *Hoplias malabaricus*. De los Siluriformes sólo *Hoplosternum littorale*, se encontró en todos los hábitats. Seis especies más estuvieron presentes en todos los hábitats excepto en los charcos temporales: *Ageneiosus magoi*, *Hypophthalmus edentatus*, *Loricariichthys brunneus*, *Pimelodella gracilis*, *Pimelodus blochi* y *Ochmacanthus alternus*. Una situación similar se observa en los Gymnotiformes, con *Gymnotus carapo*, ampliamente distribuida y cuatro especies presentes en todos los hábitats a excepción de los charcos: *Adontosternarchus devenanzi*, *Rhamphichthys marmoratus*, *Eigenmannia virescens* y *Sternopygus macrurus*. Finalmente entre los Cyprinodontiformes y Perciformes, cuatro especies estuvieron presentes en todos los hábitats: *Poecilia reticulata*, *Aequidens* sp, *Caquetaia kraussii* y *Cichlasoma orinocense*.

Así mismo, 21 especies estuvieron restringidas a un sólo hábitat, por lo que pueden ser consideradas como bioindicadoras. Destacan los caños con diez especies: *Moenkhausia dichroua*, *Piaractus brachipomum*, *Triporthes angulatus*, *Epapterus blohmi*, *Oxydoras* sp, *Pseudoplatystoma fasciatum*, *Apteronotus bonaparti*, *Rhamphichthys apurensis*, *Rhabdolichops caviceps* y *Mesonauta egregius*. Le sigue el bosque de inundación con seis especies (*Curimatella immaculata*, *Corydoras septentrionalis*, *Corydoras osteocarus*, *Hypoptopoma joberti*, *Sturisoma rostratum* y *Microglanis iheringi*), los charcos temporales con tres especies (*Hemigrammus elegans*, *Austrofundulus transilis* y *Pterolebias zonatus*) y las lagunas con dos (*Hoplerythrinus unitaeniatus* y *Megalechis thoracata*). Los esteros no presentaron ninguna especie exclusiva.

Caño Guaritico. En el caño Guaritico se identificaron 181 especies. De estas, 146 sp. se encontraron en las playas, 83 sp. en las lagunas de inundación, 80 sp. en el bosque inundable, 61 sp. en las madre viejas, 44 sp. en los remansos marginales y 42 sp. en el fondo del cauce principal (Fig. 6). Salvo el fondo del cauce del caño, que fue el único hábitat dominado por los Siluriformes y Gymnotiformes, el orden Characiformes presentó la mayor diversificación taxonómica: playas (67 sp.), madre viejas (34 sp.) remansos (25 sp.), lagunas (49 sp.) y bosque inundable (42 sp.).

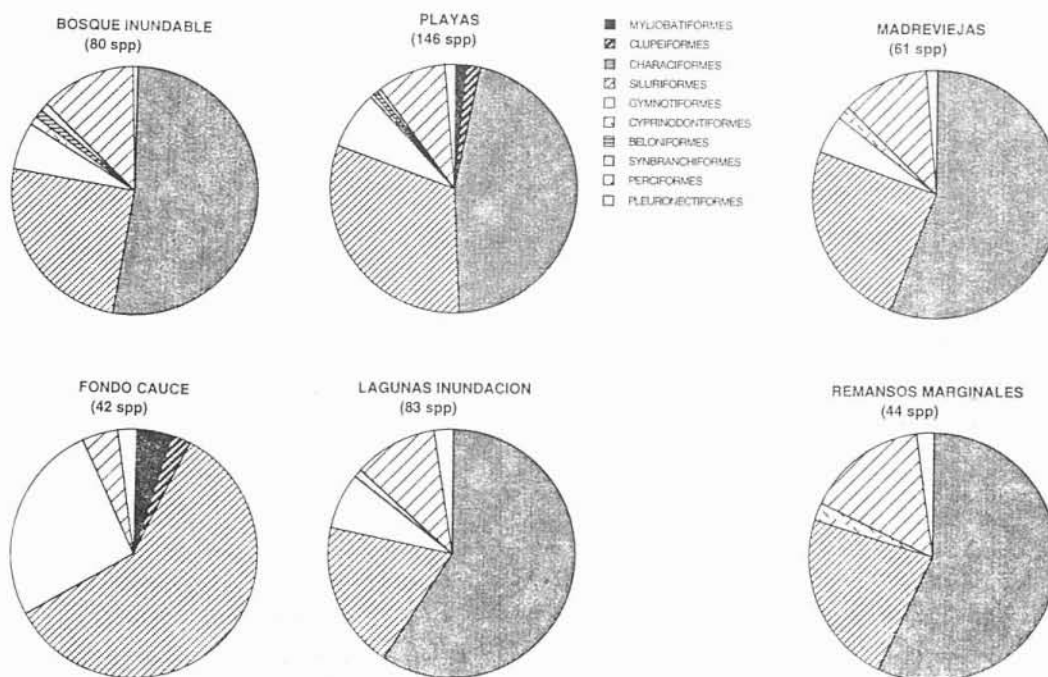


Figura 6. Número de especies y repartición porcentual entre los órdenes y hábitats del Caño Guaritico.

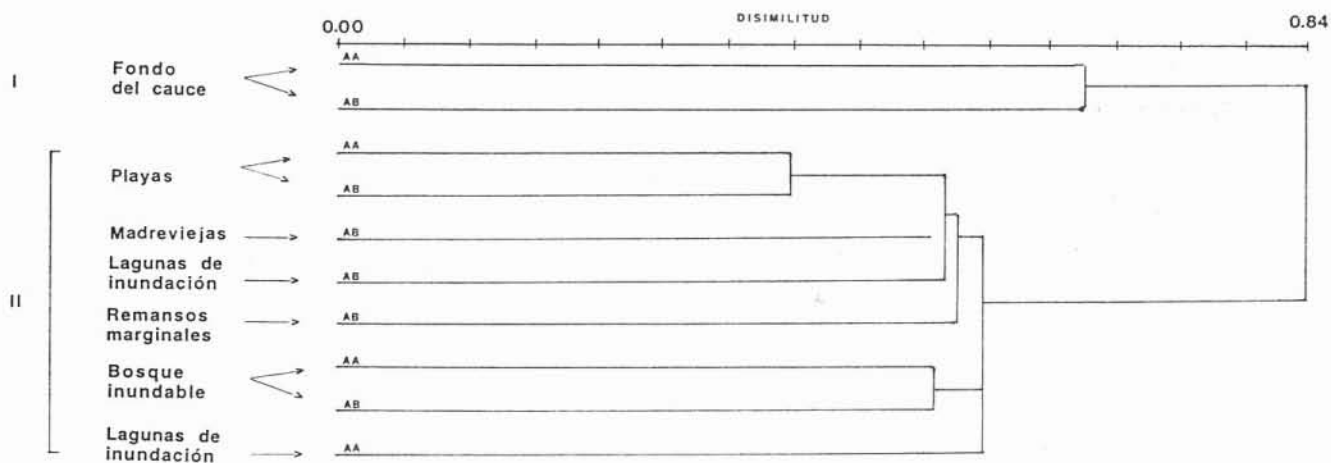


Figura 7. Dendrograma para los seis hábitats del Caño Guaritico según el Índice de Similitud de Jaccard.

Tabla 2. Número de especies comunes entre los hábitats de las áreas inundables periféricas.

HABITATS	CAÑOS	LAGUNAS	CHARCOS TEMPORALES	BOSQUE INUNDABLE	ESTEROS
CAÑOS	-	50	18	49	35
LAGUNAS	-	-	15	36	34
CHARCOS TEMPORALES	-	-	-	18	18
BOSQUE INUNDABLE	-	-	-	-	32
ESTEROS	-	-	-	-	-

Tabla 3. Número de especies presentes en un hábitat (1) y ausentes en los otros (2) y viceversa. Areas inundables periféricas.

HABITATS	CAÑOS 2	LAGUNAS 2	CHARCOS TEMPORALES 2	BOSQUE INUNDABLE 2	ESTEROS 2
CAÑOS 1	-	23	56	24	37
LAGUNAS 1	3	-	15	16	19
CHARCOS TEMPORALES 1	5	4	-	5	5
BOSQUE INUNDABLE 1	7	19	38	-	24
ESTERO1	1	2	18	4	-

Tabla 4. Similitud ictiofaunística entre los hábitats de las áreas inundables periféricas según el Índice de Jaccard.

HABITATS	CAÑOS	LAGUNAS	CHARCOS TEMPORALES	BOSQUE INUNDABLE	ESTEROS
CAÑOS	-	0,65	0,22	0,61	0,47
LAGUNAS	-	-	0,28	0,5	0,61
CHARCOS TEMPORALES	-	-	-	0,29	0,43
BOSQUE INUNDABLE	-	-	-	-	0,53
ESTEROS	-	-	-	-	-

Con la lista de especies (181 en total) se construyó una matriz de presencia-ausencia en los seis hábitats. Como resultado del análisis de agrupamiento se obtuvo un dendrograma que se muestra en la figura 7.

Se reconocen dos grupos característicos. El primero (I) corresponde al fondo del cauce (aguas altas-bajas), que a pesar de la gran diferencia estacional en la composición específica, mantiene una identidad propia que lo hace distinto del resto. El segundo grupo (II), incluye a su vez tres subgrupos. Por un lado tenemos los hábitats de la planicie de inundación del Guaritico, lagunas (aguas altas) y bosque (aguas altas-bajas) y por otro, a los hábitats propios del cauce: remansos marginales, madrevejas y playas (aguas altas-bajas). La inclusión de las lagunas en este grupo se debe a su elevada similitud con la madrevejas (44%) durante la estación de aguas bajas. Al igual que en las áreas inundables periféricas, la diferencia estacional a nivel específico en un mismo hábitat es casi comparable a las diferencias con los otros hábitats. Esta diferencia es menos acusada en las playas que en el resto de los hábitats.

En las Tablas 5, 6 y 7 se indican el número de especies comunes y no comunes entre los hábitats, así como la similitud entre estos sin considerar las variaciones estacionales.

Pimelodella gracilis, fue la única especie presente en todos los hábitats. El resto de las especies ampliamente distribuidas - excepto en el fondo del cauce - se indican a continuación. Characiformes (15 sp.): *Schizodon* sp, *A. alburnus*, *C. spilurus*, *Moenkhausia dichrourea*, *M. lepidura*, *Pygocentrus cariba*, *R. dayi*, *S. irritans*, *Tetragonopterus argenteus*, *Triportheus angulatus*, *Potamorhina altamazonica*, *S. argentea*, *H. malabaricus*, *Thoracocharax stellatus* y *Prochilodus mariae*; Siluriformes (1 sp): *Hypostomus plecostomus* y Perciformes (3 sp.): *Aequidens* sp, *C. kraussii* y *Crenicichla* sp.

Hay otro grupo de especies que muestran también esta condición euritópica y que están presentes en cinco de los seis hábitats incluyendo también el fondo del cauce. Estas son: *L. brunneus*, *P. blochi*, *Pseudoplatystoma fasciatum*, *Geophagus* sp, *Plagioscion squamosissimus* e *Hypoclinemus*

mentalis. Al igual que en las áreas inundables periféricas, se encontraron especies estenotópicas restringidas a un solo hábitat: playas (30 sp.), bosque inundable (13 sp.), fondo del cauce (12 sp.) y lagunas de inundación (4 sp.). Ni las madrevejas ni los remansos marginales mostraron especies únicas.

Variabilidad espacio-temporal de las asociaciones

Áreas inundables periféricas. En la figura 8 se muestra la distribución de las distintas estaciones de muestreo respecto a los ejes I y II del análisis de correspondencia. El primer eje tiene un autovalor (*eigenvalue*) de $\lambda_1 = 0.584$ y explica la variación espacial. Los ejes restantes están por debajo de $\lambda_1 = 0.5$ ($\lambda_2 = 0.453$; $\lambda_3 = 0.429$ y $\lambda_4 = 0.369$). Autovalores por encima de $\lambda = 0.5$ denotan una buena separación de las estaciones y especies a lo largo de los ejes (ter Braak, 1987).

A partir de un primer análisis, se decidió eliminar las estaciones correspondientes a los charcos temporales (ChhA6, ChB6 ChG1) y las especies *Rachovia maculipinnis* y *Oxydoras* sp, a fin de obtener una mejor separación de las muestras siguientes.

El eje I en su parte positiva (cuadrante 1 y 4), está determinado por los hábitats lénticos de marcada temporalidad (charcos, lagunas y esteros). La laguna Carmera (LA7), caracterizada por una elevada abundancia de *Ctenobrycon spilurus*, está en la parte negativa. El charco (ChF5) determinado por una gran abundancia de *Hemigrammus* sp. -especie muy abundante en los hábitats lóticos- y el charco (ChG10), con solo cuatro individuos de cuatro especies, están también en esta parte del eje. En conjunto, los hábitats lénticos muestran una mayor variabilidad en la estructura de las asociaciones en relación a los hábitats lóticos (caños) y bosque inundable (cuadrantes 2 y 3) (Fig. 8).

Las especies más representativas asociadas al eje I incluyen a *Hypoclinemus mentalis*, *Sternopygus macrurus*, *Adontosternarchus devenanzi* y *Pimelodus blochi*, en el extremo del cuadrante y a *Astyanax bimaculatus* y *Loricariichthys brunneus*, en el centro del cuadrante uno. En el cuarto cuadrante, las especies

Tabla 5. Número de especies comunes entre los hábitats del Caño Guaritico.

HABITATS	PLAYAS	FONDO CAUCE	MADREVIEJAS	REMANSOS MARGINALES	LAGUNAS INUNDACION	BOSQUE INUNDABLE
PLAYAS	-	30	59	46	74	61
FONDO CAUCE	-	-	17	6	8	5
MADREVIEJAS	-	-	-	35	44	37
REMANSOS MARGINALES	-	-	-	-	35	29
LAGUNAS INUNDACION	-	-	-	-	-	52
BOSQUE INUNDABLE	-	-	-	-	-	-

Tabla 6. Número de especies presentes en un hábitat (1) y ausentes en los otros dos (2) y viceversa. Caño Guaritico.

HABITATS	PLAYAS (2)	FONDO CAUCE (2)	MADREVIEJAS (2)	REMANSOS MARGINALES (2)	LAGUNAS INUNDACION (2)	BOSQUE INUNDABLE (2)
PLAYAS (1)	-	116	86	100	72	85
FONDO CAUCE (1)	11	-	28	36	34	37
MADREVIEJAS (1)	1	47	-	26	17	24
REMANSOS MARGINALES (1)	0	40	11	-	10	15
LAGUNAS INUNDACION (1)	9	74	38	46	-	28
BOSQUE INUNDABLE (1)	19	75	43	50	26	-

Tabla 7. Similitud ictiofaunística entre los hábitats del Caño Guaritico según el Índice de Jaccard.

HABITATS	PLAYAS	FONDO CAUCE	MADREVIEJAS	REMANSOS MARGINALES	LAGUNAS INUNDACION	BOSQUE INUNDABLE
PLAYAS	-	0,19	0,4	0,31	0,48	0,36
FONDO CAUCE	-	-	0,18	0,07	0,06	0,04
MADREVIEJAS	-	-	-	0,48	0,44	0,35
REMANSOS MARGINALES	-	-	-	-	0,38	0,3
LAGUNAS INUNDACION	-	-	-	-	-	0,49
BOSQUE INUNDABLE	-	-	-	-	-	-

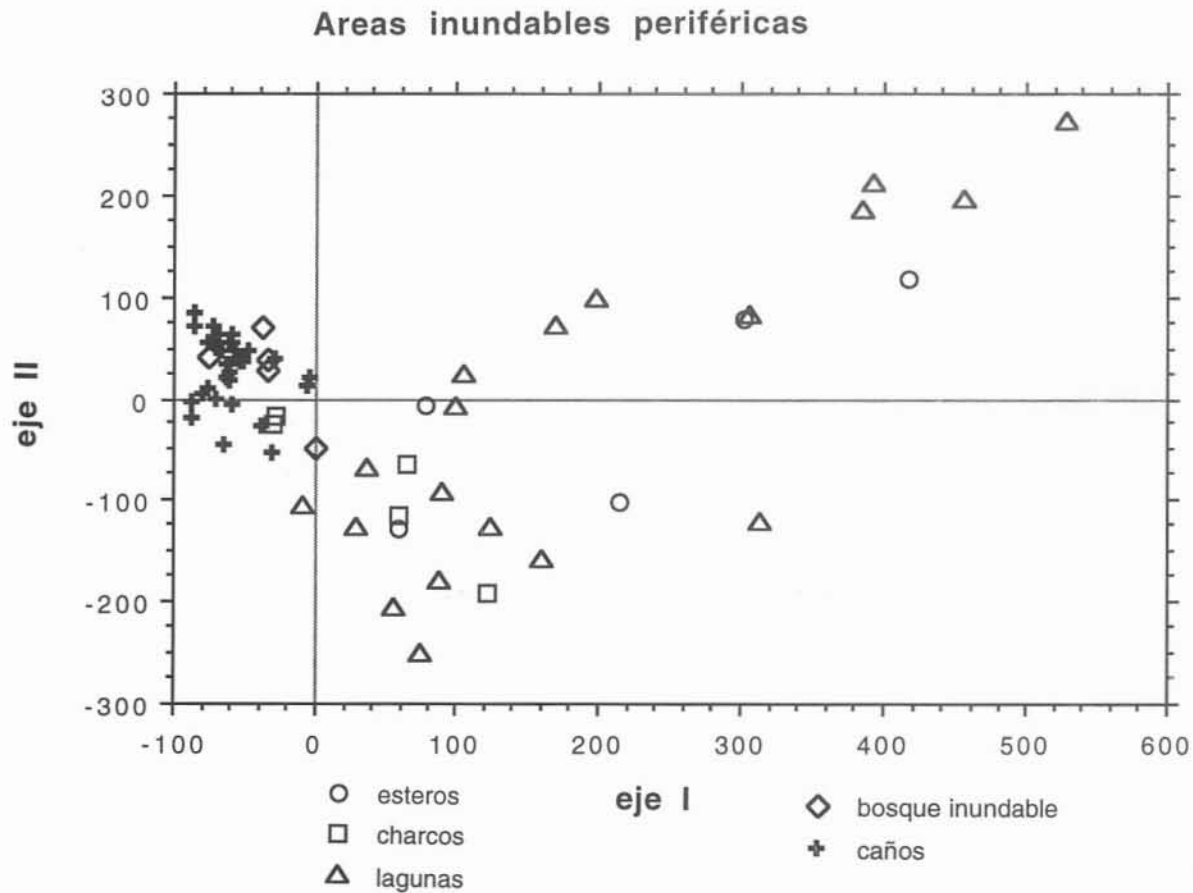


Figura 8. Proyección de las coordenadas (estaciones-hábitats) sobre el primer plano del análisis de correspondencia. $\lambda_1 = 0.584$; $\lambda_2 = 0.453$. Los valores de las coordenadas aparecen multiplicados por 100 en todas las figuras.

situadas en el extremo y responsables de la mayor dispersión son: *Roeboides affinis*, *Hemigrammus elegans*, *Gymnotus carapo* y *Cichlasoma orinocense*. En el centro se encuentran *Pyrhulina* sp y *Roeboides dayi*.

En la parte negativa del eje I (cuadrantes 2 y 3), las especies responsables de la mayor dispersión de los puntos corresponden a las restringidas a los hábitats lóticos (caños) y bosque inundable, como *Rhamphichthys apurensis*, *Moenkhausia dichroua*, *Pseudoplatystoma fasciatum* o muy abundantes y por ende buenos descriptores, como *Moenkhausia lepidura* y *Mikrogeophagus ramirezi*. En el centro tenemos especies más comunes como *Hoplias malabaricus* y *Ctenopoma spilurus*.

En las figuras 9 a, b se muestra detalladamente la ordenación espacial de las estaciones de

muestreo. En el primer caso, se pueden delimitar dos grupos de lagunas (Carmera y Principal), en las cuales se hicieron muestreos periódicamente (Fig. 9a). Estas se agrupan de manera relativamente homogénea, lo que indica que a pesar de la variación mensual desde el final de la sequía y primeros meses de lluvias (variación temporal), las diferencias entre las lagunas son más importantes (variación espacial). Sin embargo, la laguna (LI) mostró una gran variación estacional entre las lluvias (LI9,10) y el primer mes de la estación seca (LI11). Las estaciones correspondientes a los caños fueron separadas en Macanillal, Mucuritas y otros caños, a fin de introducir más información (Fig. 9b). En esta se observa que el caño Macanillal junto con otros caños forman un grupo más homogéneo y distinto al del caño Mucuritas, el cual muestra mayor dispersión. El caño Macanillal no experimenta cambios tan evidentes a lo largo del ciclo anual como el Mucuritas. En este último, si

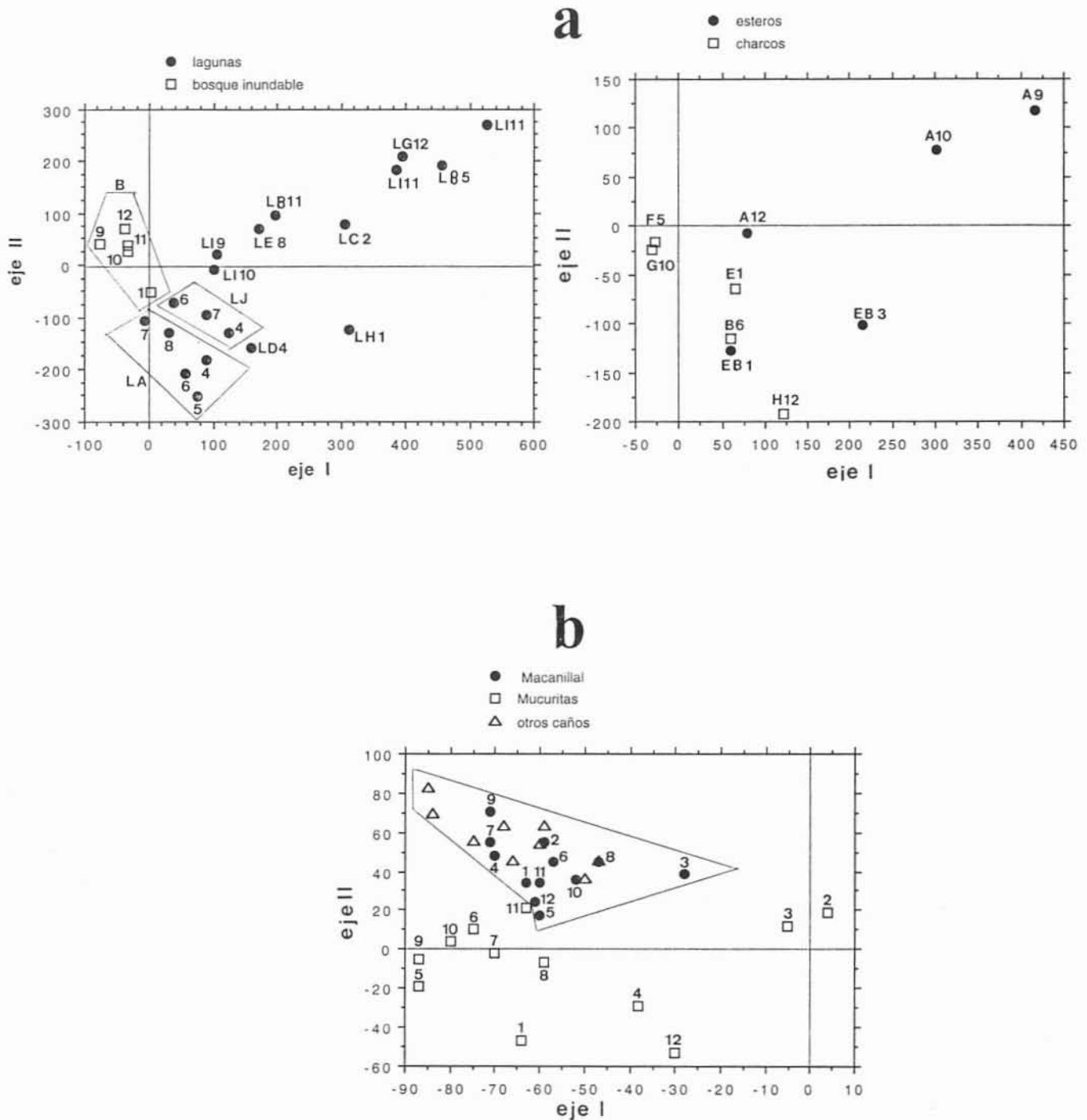


Figura 9. a) Proyección de las coordenadas de las lagunas , bosque inundable , esteros y charcos temporales, sobre el primer plano del análisis de correspondencia. Las letras corresponden a las estaciones de muestreo y los números a los meses. b) Proyección de las coordenadas de los caños Macanillal, Mucuritas y otros caños. Los números representan los meses.

bien no hay una secuencia temporal ordenada a lo largo del eje I, las muestras de sequía (12,1,2,3 y 4) se disponen en la parte derecha del gráfico. Las correspondientes a las lluvias se distribuyen a la derecha de la figura. El primer mes de sequía está más o menos en el límite de ambas estaciones.

La relación entre las coordenadas de las lagunas, caños y bosque inundable sobre el eje I del análisis de correspondencia y la precipitación, se ilustran en la Figura 10. La laguna Carmera ($r = -0.889$; $p < 0.05$) y caño Mucuritas ($r = -0.708$; $p < 0.01$), mostraron una correlación negativa con la precipitación. En el caño Macanillal y franja del bosque inundable, si bien la tendencia es a una disminución de las coordenadas sobre el eje y reagrupamiento de las muestras en los meses de mayor precipitación, no se obtuvo una correlación estadísticamente significativa. Estos resultados sugieren que las especies se distribuyen de manera más aleatoria durante la época de lluvias. En este periodo hay una mayor mezcla e intercambio de especies a través de la sabana inundada. Por el contrario, durante la estación seca los hábitats adquieren un mayor grado de diferenciación y los cambios estacionales a lo largo de este periodo son más evidentes.

Los valores de las coordenadas de las especies y estaciones en los dos primeros ejes del análisis

de correspondencia pueden consultarse en Lasso (1996).

Caño Guarítico. En este caso los autovalores de los ejes fueron: $\lambda_1 = 0.761$; $\lambda_2 = 0.586$; $\lambda_3 = 0.508$ y $\lambda_4 = 0.457$. Los dos primeros ofrecen la información ecológica más relevante y están relacionados obviamente con la distribución espacial.

El eje I (parte positiva) separa principalmente las estaciones del fondo del cauce (cuadrantes 1 y 4) del resto. En el extremo opuesto al eje (parte negativa) se encuentran las estaciones del bosque inundable (cuadrantes 2 y 3) (Fig. 11). Esta separación responde a dos grupos de especies:

1) especies asociadas al fondo del cauce, entre las que destacan: *Adontosternarchus devenanzi*, *Rhabdolichops eastwardi*, *Distocycilus conirostris*, *Apteranotus apurensis*, *Sternarchogiton porcinum*, *Sternarchorhynchus roseni*, *Sternarchorhamphus muelleri*, *Sturisoma rostratum*, *Loricaria cataphracta*, *Exallodontus aguanaei*, *Duopalatinus* sp, *Pimelodus altissimus*, *Pseudohemiodon laticeps*, *Callophysus macropterus* y *Potamotrygon* sp.

2) especies características del bosque de inundación: *Brachyhypopomus brevirostris*, *Pristobrycon striolatus*, *Iguanodectes spilurus*, *Gymnocorimbus*

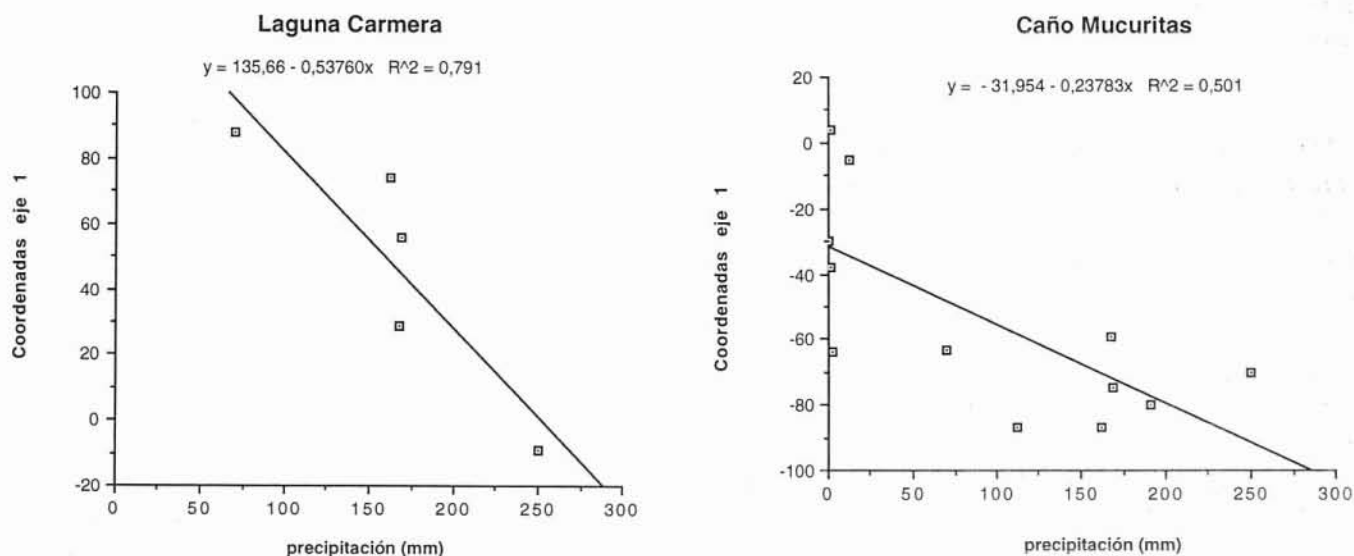


Figura 10. Relación entre la precipitación y las coordenadas sobre el primer eje del análisis de correspondencia. Laguna Carmera ($r = -0.89$; $p < 0.05$) y caño Mucuritas ($r = -0.708$; $p < 0.01$).

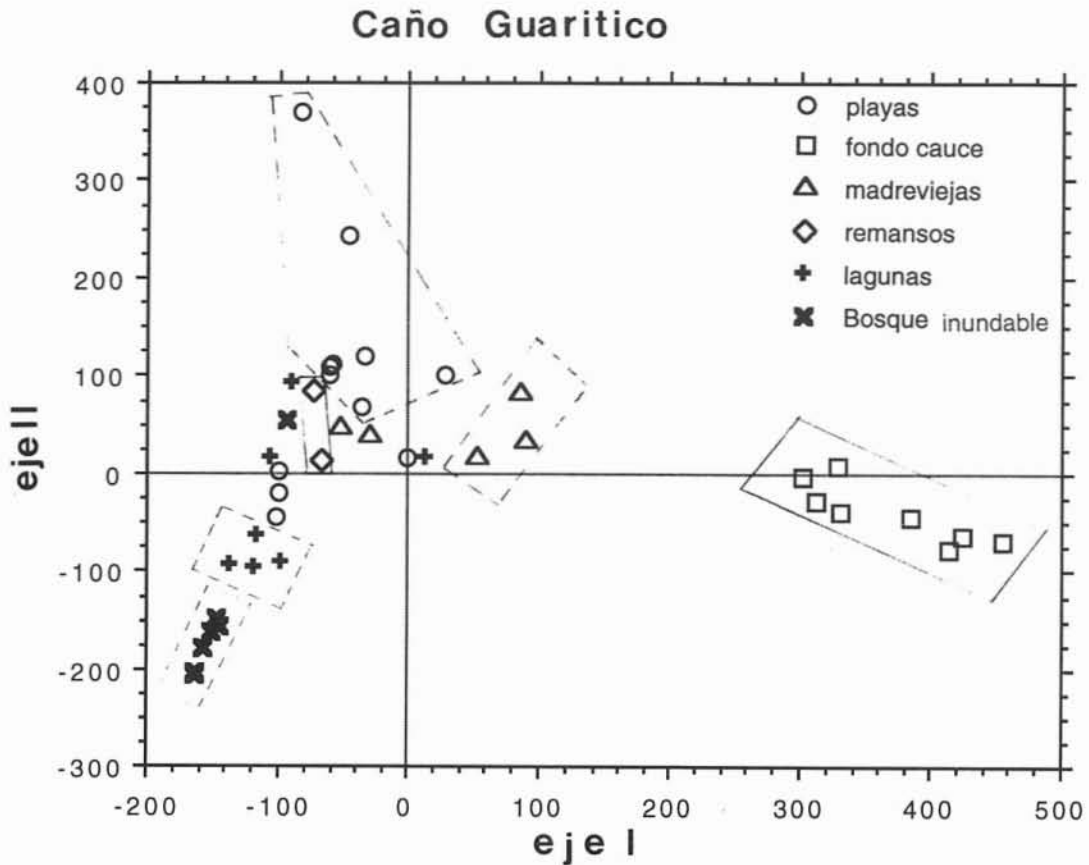


Figura 11. Proyección de las coordenadas (estaciones-hábitats) sobre el primer plano del análisis de correspondencia. $\lambda_1=0.761$; $\lambda_2=0.586$. Las líneas continuas incluyen a todas las estaciones de ese hábitat.

thayeri, *Pyrrhulina* sp, *Acestrorhynchus apurensis*, *Chilodus punctatus*, *Bunocephalus amaurus*, *Potamorrhaphis guianensis*, *Platydoras costatus*, *Agamyxis pectinifrons*, *Otocinclus vittatus*, *Entomocorus benjamini*, *Epapterus blohmi*, *Mikrogeophagus ramirezi* y *Mesonauta egregius*.

Una sola muestra del bosque inundable (BIB4) aparece separada del resto y está asociada a una gran abundancia de *Hemiodus argenteus* y *Geophagus* sp, dos especies también características de madrevejas y lagunas (Fig. 12a).

Tres estaciones correspondientes a la madreveja (MA2, MA3 y MA5) y determinadas por las especies *Eigenmannia macrops* y *Pimelodus blochi* (cuadrante 1), se separan en el eje I de las otras dos madrevejas (MA4 y MB 12, cuadrante 2), caracterizadas por *H. argenteus* y *Aphyocharax alburnus* (Fig. 12b). La parte positiva del eje I (cuadrante 1) separa la laguna (LC3), determinada por *A. alburnus* y *Achirus novoae*, del resto de

las lagunas inundables situadas en la parte negativa (cuadrantes 2 y 3) (Fig. 12a).

El eje 2 separa las estaciones de las playas (P5 y P6) determinadas por *Brachyplatystoma filamentosum*, *Pseudotyloturus microps* (especies raras) y una gran abundancia de un engraulido migrante (*Anchoviella guianensis*). Las muestras mensuales en las playas mostraron mayor variabilidad, en términos de abundancia de especies, que los otros hábitats. En el otro extremo negativo del eje, están las estaciones del bosque inundable ya mencionadas anteriormente (Figs. 11; 12a,b). La separación del resto de las estaciones correspondientes a los remansos marginales, madrevejas y lagunas, es más difusa.

La dispersión de los puntos en el tercer eje da información adicional relacionada con la variación temporal en las playas (Fig. 13). Hay dos asociaciones claramente diferenciadas, una correspondiente a la fase de crecida de las aguas (cuadrante 2)

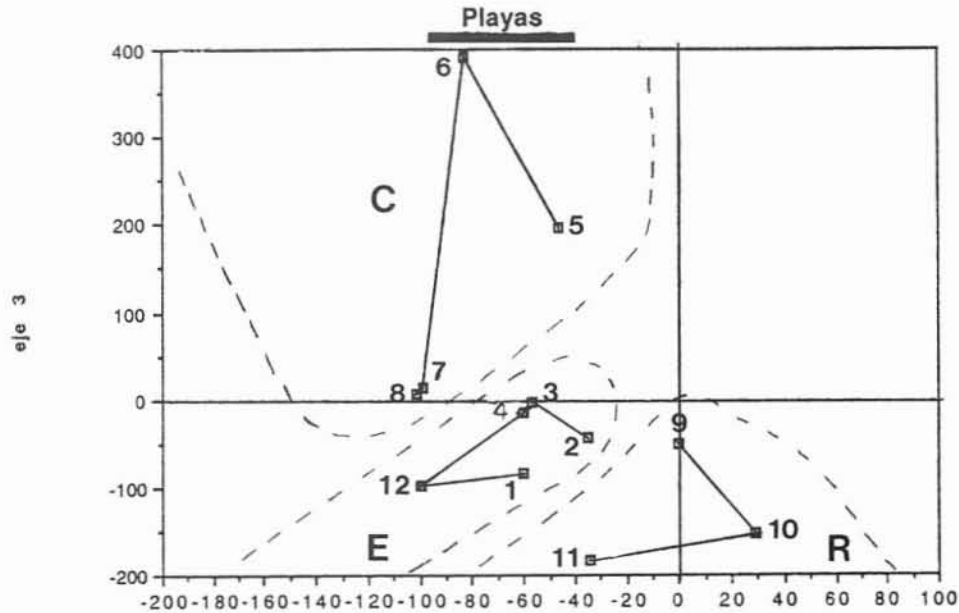


Figura 13. Proyección de las coordenadas de las playas en el segundo plano del análisis de correspondencia. $\lambda_3 = 0.508$: C: crecida, E: estiaje y R: retirada de aguas. Los números corresponden a los meses.

y otra a la de máximo estiaje (cuadrante 3). Una tercera asociación menos definida, está determinada por la fase de descenso o retirada de las aguas (cuadrante 2 y 3). Dichos resultados son consecuencia de los movimientos estacionales - reproductivos, tróficos, etc.- de las especies que utilizan el cauce principal como vía de dispersión.

Al relacionar la posición de las estaciones en el análisis de correspondencia - coordenadas en el eje I - con el nivel hidrométrico, los hábitats de la planicie inundable están algo más influenciados por los cambios en el nivel hídrico que los lóticos, aunque este cambio no parece ser muy importante ya que las correlaciones no fueron significativas (lagunas, $r = -0.471$ y bosque inundable, $r = -0.325$) (Fig. 14 a). Lo mismo sucede en el eje II con las playas ($r = -0.413$) y bosque inundable ($r = -0.375$) (Fig. 14b).

Esta dispersión de los datos sugiere que si bien existen asociaciones características de peces en las diferentes estaciones de muestreo y/o hábitats, los cambios mensuales durante el ciclo hidrológico no son muy marcados. Las playas son el hábitat que experimenta el mayor cambio en la estructura ictica. A medida que sube el nivel del agua y entra en contacto con la planicie, aumenta la dispersión e intercambio de especies entre hábitats. Las mayo-

res diferencias se observan entre muestreos de periodos contrastantes (aguas altas - bajas).

El valor de las coordenadas sobre los tres primeros ejes así como la ordenación de las especies y estaciones pueden consultarse en Lasso (1996).

DISCUSION

Aproximadamente, 25.000 peces correspondientes a 191 especies fueron examinados durante este estudio. El 39.5 % de las especies identificadas pertenecieron al orden Characiformes, 34.2 % a Siluriformes, 11.1 % a Gymnotiformes y 7.9 % a Perciformes. El porcentaje restante está repartido entre otros seis órdenes. Estos resultados concuerdan con los obtenidos en numerosos ecosistemas dulceacuícolas del Neotrópico, que se caracterizan por un predominio de peces caracoideos y siluroideos (Lowe-McConnell, 1987).

Los muestreos intensivos adaptados a los patrones de distribución espacio-temporal de los peces en los ambientes inundados, permiten una estimación más real de la diversidad ictica. La selectividad de los artes de pesca y la inaccesibilidad a muchas especies, son en parte responsables de la subestimación de la riqueza ictica en trabajos anteriores (ver Machado-Allison y Moreno, 1993;

Taphorn y Lyliestrom, 1984, entre otros). Las curvas de frecuencia acumulada de especies (Figs. 3a,b), muestran la necesidad de realizar muestreos que incluyan el ciclo anual completo. Son precisamente las especies raras las que determinan que la curva no llegue a estabilizarse por completo. A lo dicho, deben añadirse las dificultades implícitas en el muestreo de ciertos hábitats, en particular el bosque inundable.

Las asociaciones de peces pueden caracterizarse tanto desde un punto de vista cualitativo (pre-

sencia-ausencia de especies), como cuantitativo (abundancia). Si bien la segunda aproximación nos dá una información más completa de la estructura y estacionalidad de la comunidad, el primer análisis es de gran utilidad cuando se comparan hábitats cuyos datos resultan de diferentes unidades de esfuerzo de pesca. La heterogeneidad de los ambientes tropicales inundables condicionan este tipo de enfoque. Tanto los análisis de similitud como los de ordenación espacial (correspondencia), sugieren la existencia de asociaciones de especies características de los diferentes hábitats.

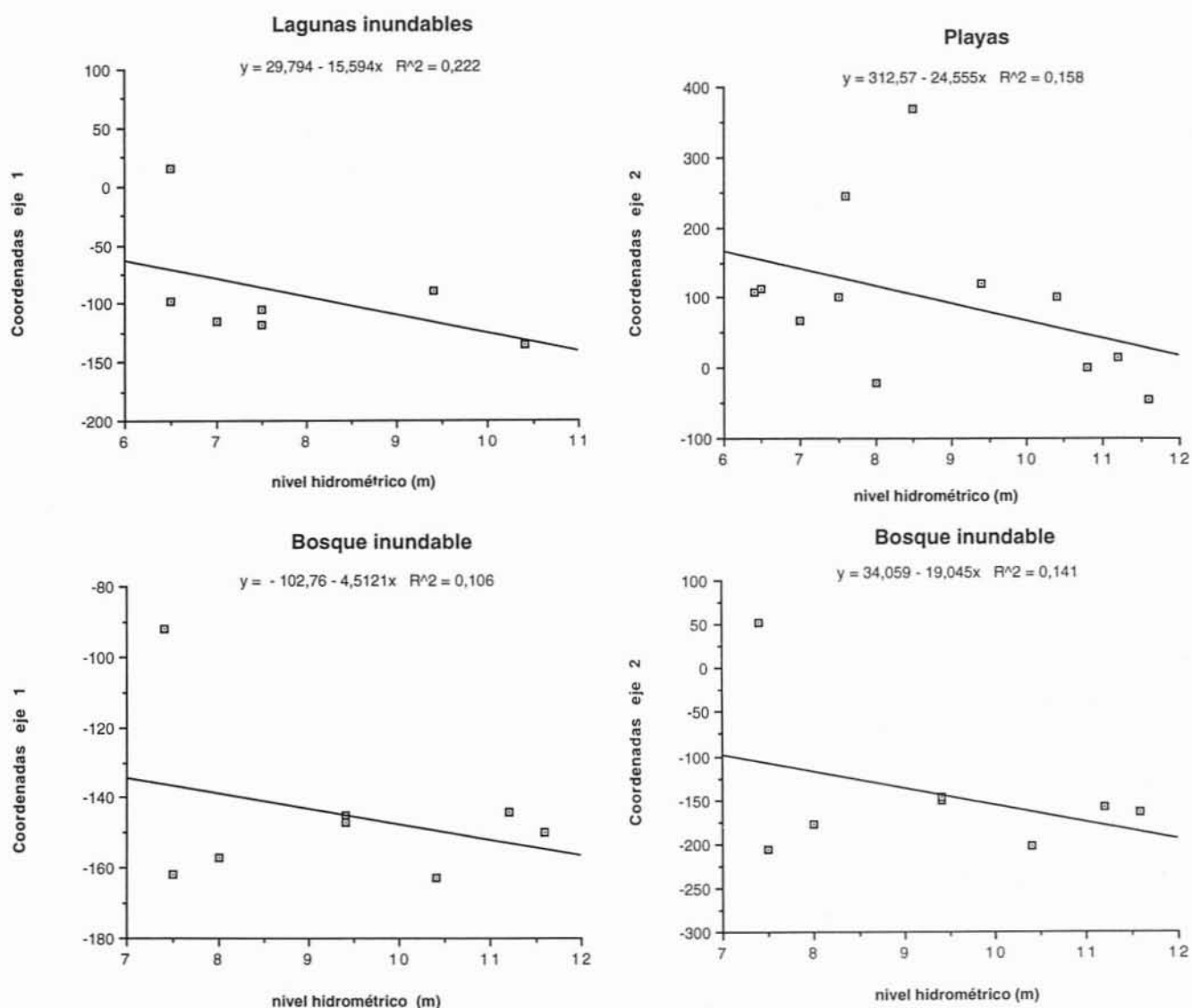


Figura 14. a) Relación entre el nivel hidrométrico del Caño Guaritico y las coordenadas sobre el primer eje del análisis de correspondencia. Lagunas ($r = -0.471$) y bosque inundable ($r = -0.325$); b) Relación entre el nivel hidrométrico del Caño Guaritico y las coordenadas sobre el segundo eje del análisis de correspondencia. Playas ($r = -0.413$) y bosque inundable ($r = -0.375$).

En las áreas inundables periféricas, las diferencias en la composición específica, separan por un lado a los hábitats lénticos más efímeros, de menor riqueza específica (charcos temporales y esteros en lluvias), de los lénticos más estables y diversos (bosque inundable, lagunas y esteros en sequía) y lóticos (caños). El análisis de correspondencia introduce más información y variabilidad. Separa claramente los ambientes lénticos de marcada estacionalidad y mayor variabilidad espacio-temporal (charcos, lagunas y esteros) del bosque inundable y hábitats lóticos (caños), que aparentan ser más estables y de menor variabilidad.

En el Caño Guaritico, los cambios cuantitativos y cualitativos entre los hábitats son más evidentes que en las áreas inundables periféricas. Las diferencias tanto a nivel específico como en el análisis de correspondencia, separan claramente las asociaciones ícticas del fondo del cauce de las demás. La ictiofauna béntica de ríos neotropicales con planicies de inundación, se diferencia de la de los hábitats marginales caracterizados por un dominio de peces Characiformes, por una mayor diversidad y abundancia de peces Gymnotiformes y Siluriformes (Lasso y Castroviejo, 1992; López-Rojas y Col., 1989 y Lundberg y Col., 1987). El resto de los ambientes considerados pueden separarse a grandes rasgos independientemente del carácter léntico o lótico, en hábitats propios del cauce (remansos, madrevejas y playas) o de la planicie inundable (bosque inundable y lagunas de inundación).

Aún considerando las particularidades y características propias de cada hábitat, tanto en espacio como en tiempo, es común a todos una diferencia estacional a nivel específico prácticamente equiparable a las diferencias espaciales con otros hábitats. Esto es más evidente en el Caño Guaritico que en las áreas inundables periféricas. Son múltiples los factores involucrados en tales diferencias o similitudes, pero todos están condicionados por la estacionalidad climática y pulsos de inundación. Los periodos de lluvias y/o aguas altas se caracterizan por una mayor aleatoriedad de las asociaciones de peces. A medida que ocurren las inundaciones, ya sea por efecto pluvial o de desborde, se incrementa el intercambio y mezcla de especies en la llanura inundada. Al retirarse las aguas cuando disminuye el nivel de los cauces principales o simplemente por evaporación, los ambientes acuáticos se aíslan y ad-

quieran características propias, más definidas a medida que avanza la estación seca. En este momento, la distribución de las especies responde a su localización exacta en el sistema río-plano de inundación. Cuando ocurre el aislamiento, la distribución refleja el comportamiento eurícola o estenócara de las especies en función de la disponibilidad de recursos alimenticios, refugio, alimento, reproducción, etc.

En las áreas inundables periféricas, 21 especies estuvieron restringidas a un sólo hábitat (25 %), frente a las 64 especies que se encontraron en dos o más hábitats (75 %). En el Caño Guaritico la proporción es más o menos similar, 59 especies (32.5 %) estuvieron confinadas a un sólo hábitat, en relación a las 122 especies restante (67.5 %). Esta proporción tan baja de especies estenóicas es similar a la observada en otros sistemas tropicales como el Río Negro (Goulding y Col., 1988). Según estos últimos autores, el uso de muchos hábitats en respuesta a la fluctuación del río durante el ciclo anual, resulta en asociaciones ícticas relativamente estocásticas. Este es el punto de vista que ha prevalecido en las investigaciones de sistemas inundables y en especial en ambientes lénticos (Bonetto y Col., 1970 a, b; Cordiviola de Yuan, 1980; Lasso, 1988a,b; Lowe-McConnell, 1987; Taphorn y Lilyestrom, 1984; Welcomme, 1985). Dichos estudios muestran que los cambios en las comunidades son debidos a efectos estocásticos, los cuales operan durante el periodo de lluvias e inundación de la llanura. Contrario a esta hipótesis, Rodríguez (1990) y Rodríguez y Lewis (1990, 1994) plantean la existencia de un ciclo predecible de cambio en la estructura de las comunidades de peces en lagunas inundables, por lo que esta regularidad estaría relacionada con factores determinísticos. En otras palabras una laguna variará muy poco su composición año tras año, siendo incluso esta variación interanual mucho menor que la variación espacial entre lagunas cercanas geográficamente en un mismo periodo hidrológico.

Es difícil establecer con la información disponible, si uno de los dos tipos de mecanismos - estocásticos o deterministas- son los responsables de la variación espacio-temporal observada o incluso si ambos fenómenos no son mutuamente excluyentes. Además, diferencias en el enfoque metodológico pueden afectar los resultados. Por ejemplo, a nivel específico (análisis de similitud), las dife-

rencias interanuales entre lagunas (Lowe-McConnell, 1964) o pozas aisladas del mismo cauce del río (Chapman y Chapman, 1993), no parecen ser tan determinantes como las diferencias espaciales.

Datos no publicados, basados en análisis de similitud faunística, muestran que las diferencias temporales (interanuales) y espaciales (entre lagunas), son mayores en ambientes lénticos del plano inundable del Caño Guaritico que en las áreas inundables periféricas. En ambos casos la tendencia es también hacia una mayor diferencia espacial que temporal. Al considerar la abundancia de especies como caracter descriptor (correlaciones), las diferencias espaciales y temporales son aún mayores. Pareciera entonces que existe a nivel específico una fuerte selección anual del hábitat (Chapman y Chapman, 1993) y que la mayor fuente de variabilidad espacio-temporal no es solamente la presencia o ausencia de ciertas especies, sino también la diferencia estacional en la abundancia (Beaumord y Petre, 1994; Lowe-McConnell, 1964).

Tanto en el sistema río-planicie de inundación como en las áreas inundables periféricas, aunque

en menor escala, hay zonas de transición que alternan entre ambientes acuáticos y terrestres denominadas *aquatic/terrestrial transition zone* (ATTZ) por Junk y Col., (1989) o área ecotonal por Gopal (1994). Es frecuente utilizar el término de ecotono como sinónimo de zona de transición, sin embargo, dada la complejidad y dinámica de las planicies inundables así como la falta de estudios al respecto, no vamos a discutir en este trabajo dichos conceptos en relación a los ecosistemas considerados. El borde o "litoral móvil" de esta zona, se desplaza en la planicie de acuerdo a la amplitud de los pulsos de inundación. Las diferencias en la duración de la inundación, estructura del suelo y vegetación, determinan la existencia de hábitats dispuestos a modo de franjas paralelas, que multiplican el efecto borde -concentración de la biota acuática cerca de la orilla-, más allá del cauce principal responsable de la mayor inundación (Junk y Col., 1989). Estos bordes topológicos resultan en un suave gradiente en términos de la distribución y riqueza de especies. Tanto la riqueza como el porcentaje de especies remanentes, disminuyen a medida que nos alejamos del cauce principal del Guaritico (Fig. 15).

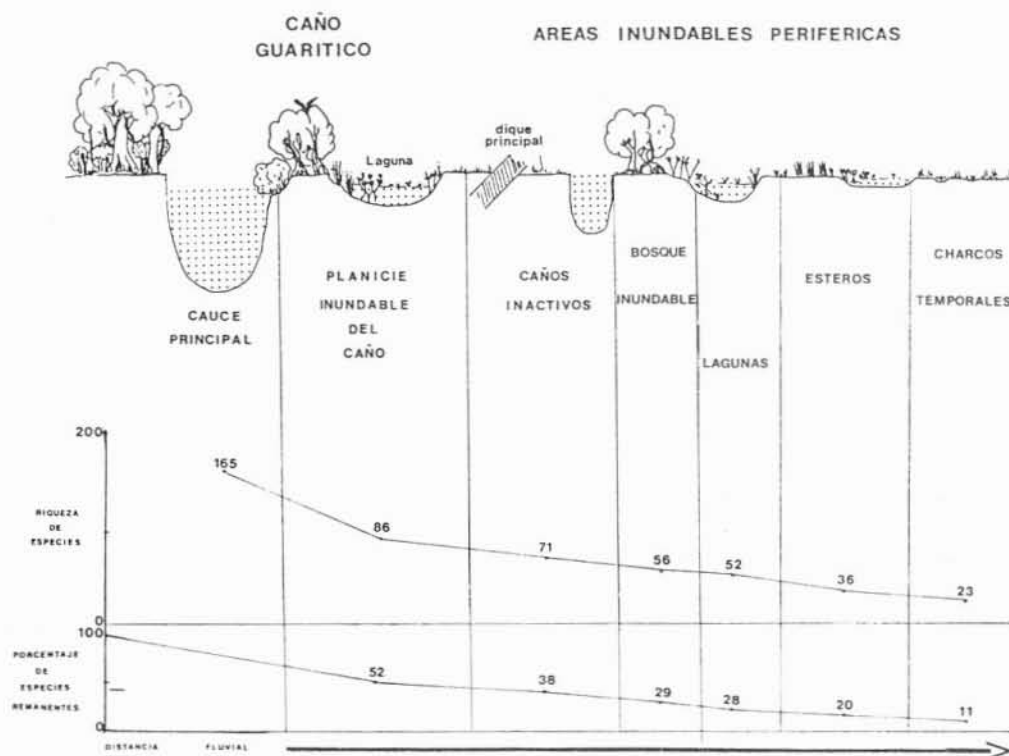


Figura 15. Relación entre la riqueza de especies y porcentaje de especies remanentes con la distancia fluvial (distancia del cauce principal) en el Caño Guaritico y áreas inundables periféricas.

La variación en la composición y número de especies como consecuencia de la inundación diferencial, ha sido considerada por otros autores. Blanc y Col., (1955) reconocieron en el área inundada por el río Niger, dos zonas diferentes según la riqueza de especies. La más diversa que es la menos alejada del río y la periférica que está más distante del río y por tanto menos colonizada. Un patrón similar ha sido sugerido por Matthes (en Welcomme, 1985) en alusión precisamente al plano inundable de los ríos Apure y Arauca, aunque no da datos al respecto.

En conclusión, podemos afirmar que independientemente de la metodología empleada, se encontraron asociaciones o comunidades de peces características de los diferentes hábitats. Hay diferencias espacio-temporales muy marcadas tanto en la composición como en la abundancia de especies. Estas fueron más evidentes en el cauce principal del Caño Guarítico y su planicie de inundación, que en las áreas inundables periféricas. Existen dos zonas diferenciadas de acuerdo a la diversidad de especies, una más rica adyacente al río y otra más alejada y dependiente de las lluvias locales. Una vez conocida la

relación hábitats-especies, las futuras investigaciones deben estar dirigidas a determinar que variables o factores físico-químicos y biológicos estarían relacionados con el establecimiento de dichas comunidades y su diversidad, aspectos que serán considerados en próximas publicaciones.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada parcialmente por la ONG Asociación Amigos de Doñana, Sevilla, España (Programa de Ecodesarrollo de los Llanos del Orinoco). La Familia Maldonado, Invega, Estación Biológica El Frío y Fundación La Salle, dieron el apoyo logístico necesario. El Ministerio de Agricultura y Cría otorgó los permisos de pesca científica. El personal de Profauna y de la Estación Biológica participaron en los muestreos, en especial X. Elguezabal, B. Mora, H. Piñango, F. Ibañez, I. Moreno, J. González y A. Aguirre. Otto Castillo (Fonaiap-Unellez), facilitó las redes de arrastre. Juan B. Gallego nos asesoró en la parte estadística y Luisa Santos colaboró en la preparación de Tablas y figuras. A. Machado-Allison y F. Provenzano revisaron gentilmente el manuscrito.

LITERATURA CITADA

- BEAUMORD, A. Y M. PETRERE**
1994. Fish communities of Manso River, Chapara Dos Guimaraes, MT, Brazil. *Acta Biol. Venez.*, 15 (2): 21-35.
- BLANC, M., J. DAGET Y F. D'AUBENTON**
1955. Recherches hydrobiologiques dans le bassin du Moyen-Niger. *Bull. Inst. Fr. Afr. Noire (A. Sci. Nat.)*, 17: 619-746.
- BONETTO, A., E. CORDIVIOLA DE YUAN, C. PIGNALBERI Y O. OLIVEROS**
1970 a. Nuevos aportes al conocimiento de las poblaciones ícticas en cuencas temporarias del valle de inundación del Paraná Medio. *Acta Zool. Liollana*, 27: 135-153.
- BONETTO, A., E. CORDIVIOLA DE YUAN Y C. PIGNALBERI**
1970 b. Nuevos datos sobre poblaciones de peces en ambientes lénticos permanente del Paraná Medio. *Physis*, 30: 141-154.
- CHAPMAN, L. Y C. CHAPMAN**
1993. Fish population in tropical floodplain pools: a re-evaluation of Holdens's data on the River Sokota. *Ecol. Fresh. Fish.*, 2: 23-30.
- CORDIVIOLA DE YUAN, E.**
1980. Campaña limnológica "Keratella I" en el río Paraná medio: taxocenosis de peces en ambientes lénticos. *Ecología*, 4: 103-113.
- GOPAL, B.**
1994. The role of ecotones (transition zones) in the conservation and management of tropical inland waters. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 17-25.
- GOULDING, M., M. LEAL CARVALHO Y E. FERREIRA**
1988. *Rio Negro. Rich Life in Poor Water: Amazonian Diversity and Foodchain Ecology as Seen Through Fish Communities*. SPB Acad. Publ., The Hague, 220 pp.
- JUNK, W., P. BAYLEY Y R. SPARKS**
1989. The flood pulse concept in river-floodplain system. En: D. P. Dodge (Ed.), *Proc. International Large River Symposium*. *Can. Spec. Publ. Aquat. Sci.*, 106: 110-127.
- LASSO, C.**
1988a. Inventario de la ictiofauna de nueve lagunas de inundación del Bajo Orinoco, Venezuela. Parte I: Batoidei-Clupeomorpha-Ostariophysi (Characiformes). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 48 (130): 121-141.
1988b. Inventario de la ictiofauna de nueve lagunas de inundación del Bajo Orinoco, Venezuela. Parte II: (Siluriformes-Gymnotiformes)-Acanthopterygii. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 48 (Supl. 2): 355-382.
1996. Composición y aspectos bioecológicos de las comunidades de peces del Hato El Frío, Llanos de Apure, Venezuela. T. Doctoral, Universidad de Sevilla, Facultad de Biología, 688 pp. + anexos.

LASSO, C. Y J. CASTROVIEJO

1992. Composition, abundance and biomass of the benthic fish fauna from the Guaritico River of a Venezuelan floodplain. *Annals limnol.*, 28 (91): 71-84.

LASSO, C., C. SEÑARIS, O. LASSO-ALCALA 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.

LASSO, C., A. RIAL Y O. LASSO-ALCALA

1997. Aspectos bioecológicos de las taxocenosis de peces eléctricos o cuchillos (Ostariophysi: Gymnotiformes), en los Llanos inundables del Estado Apure, Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 17 (3): 7-29.

LOPEZ-ROJAS, H., J. LUNDBERG Y E. MARSH

1984. Design and operation of a small trawling apparatus for use with dugout canoes. *North Amer. J. Fish. Manag.*, 4: 331-334.

LOWE-MC CONNELL, R.

1964. The fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana, South America. Part I. Ecological grouping of the fish species and effects of the seasonal cycle on the fish. *J. Limn. Soc. (Zool.)*, 54: 103-144.

1975. *Ecology of Fishes in Tropical Freshwaters: Their distribution, Ecology and Evolution*. Logman, London, 337 pp.

1987. *Ecological Studies in Tropical Fish Communities*. Cambridge Univ. Press, New York, 381 pp.

LUNDBERG, J., W. LEWIS JR., J. SAUNDERS III Y F. MAGO

1987. A major food web component in the Orinoco River channel. Evidence from planktivorous electric fishes. *Science*, 237: 81-83.

MACHADO-ALLISON, A.

1987. *Los Peces de los Llanos de Venezuela, Un Ensayo sobre su Historia Natural*. Universidad Central de Venezuela, CDCH, Caracas, 141 pp.

1990. Ecología de los peces de las áreas inundables de los Llanos de Venezuela. *Interciencia*, 15 (6): 441-423.

MACHADO-ALLISON, A. Y H. MORENO.

1993. Estudios sobre la comunidad de peces del Río Orituco. Estado Guárico, Venezuela. Parte I. Inventario, abundancia relativa y diversidad. *Acta Biol. Venez.*, Vol 14 (4): 77-94.

MARGALEF, R.

1974. *Ecología*. Ed. Omega, Barcelona, 951 pp.

MERONA, B. Y M. BITTENCOURT

1993. Les peuplements de poissons di «Lago do Rei», un lac d'inondation d'Amazonie centrale: description générale. *Amazoniana*, 12 (3/4): 415-441.

PEREZ, L.

1984. Uso del hábitat por la comunidad de peces de un río tropical asociado a un bosque. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 121: 143-162.

RODRIGUEZ, M.

1990. Persistence and predictability in fish assemblages of the Orinoco floodplain. Tesis Doctoral, University of Colorado, Boulder, 158 pp.

1994. Regulation and stability in fish assemblages of neotropical floodplain lakes. *Oecologia*, 99: 166-180.

RODRIGUEZ, M. Y W. LEWIS.

1990. Diversity and species composition of fish communities of Orinoco Floodplain lakes. *National Geographic Research*, 6 (3): 319-328.

SOKAL, R. Y F. ROHLF.

1984. *Introducción a la Bioestadística*. Ed. Reverté, Barcelona, 362 pp.

SIOLI, H.

1975. Tropical rivers as expressions of their terrestrial environments. En: *Tropical Ecological System. Trend in Terrestrial and Aquatic Research*. Chapter 19: 2275-288. Goley F. y E. Medina (Ed.). Springer-Verlag, New York Inc.

TAPHORN, D. Y C. LILYESTROM.

1984. Los Peces del Módulo "Fernando Corrales". Resultados ictiológicos del proyecto de investigación del CONICIT-PIMA-18. *Rev. Unellez Ciencia y Tecnología*, 2: 55-85.

TER BRAAK, C.

1987. Ordination. En: *Data Analysis in Communities and Landscape Ecology*: 91-173. R. Jongman, C. Ter Braak y O. van Tongeren (Eds.). Pudoc, Wageningen, 299 pp.

WELCOMME, R.

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

1985. River Fisheries. *FAO Fish Tech. Pap.*, 262: 1-330.

WINEMILLER, K.

1989a. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* 81: 225-241.

1989b. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan Llanos. *Env. Biol. Fish.*, 26:177-199.

1992. Fish assemblages across a complex, tropical freshwater/marine ecotone. *Env. Biol. Fish.*, 34: 29-50.

WOLFE, N. Y A. CHESTER

1990. *SIMCLUST User's Guide*. National Marine Fisheries Service, 7 pp.

ANEXO

Lista de especies indicando su distribución en las áreas inundables periféricas (AIP) y Caño Guaritico (CG).

		AUTOR	CG	AIP
MYLIOBATIFORMES				
POTAMOTRYGONIDAE				
1	<i>Paratrygon aiereba</i>	(Müller y Henle, 1841)	x	
2	<i>Potamotrygon orbignyi</i>	(Castelnau, 1855)	x	x
3	<i>Potamotrygon sp</i>		x	x
CLUPEIFORMES				
CLUPEIDAE				
4	<i>Pellona flavipinnis</i>	(Valenciennes, 1839)	x	
ENGRAULIDAE				
5	<i>Anchoviella guianensis</i>	(Eigenmann, 1912)	x	
6	<i>Pterengraulis atherinoides</i>	(Linnaeus, 1766)	x	
CHARACIFORMES				
ANOSTOMIDAE				
7	<i>Abramites hypselonotus</i>	(Günther, 1868)	x	
8	<i>Anostomus ternetzi</i>	Fernández-Yépez, 1949	x	
9	<i>Leporinus friderici</i>	(Bloch, 1794)	x	x
10	<i>Leporinus fasciatus</i>	(Bloch, 1794)	x	
11	<i>Leporinus striatus</i>	Kner, 1859	x	
12	<i>Schizodon sp</i>		x	x
CHARACIDAE				
13	<i>Acestorhynchus apurensis</i>	Toledo-Piza y Menezes, 1996	x	
14	<i>Acestrocephalus sp</i>		x	
15	<i>Aphyocharax alburnus</i>	(Günther, 1869)	x	x
16	<i>Astyanax bimaculatus</i>	(Linnaeus, 1758)	x	x
17	<i>Astyanax integer</i>	Myers, 1930	x	
18	<i>Brycon whitei</i>	Myers y Weitzman, 1960	x	
19	<i>Charax apurensis</i>	Lucena, 1987	x	x
20	<i>Colossoma macropomum</i>	(Cuvier, 1818)	x	
21	<i>Creagrutus bolivari</i>	Schultz, 1944	x	
22	<i>Ctenobrycon spilurus</i>	(Cuvier y Valenciennes, 1848)	x	x
23	<i>Cynopotamus bipunctatus</i>	Pellegrin, 1909	x	
24	<i>Galeocharax gulo</i>	Cope, 1870	x	
25	<i>Gephyrocharax valencia</i>	Eigenmann, 1920	x	x
26	<i>Gymnocorymbus thayeri</i>	Eigenmann, 1908	x	
27	<i>Hemigrammus micropterus</i>	Meek, 1907	x	
28	<i>Hemigrammus elegans</i>	(Steindachner, 1882)	x	x
29	<i>Hemigrammus newboldi</i>	(Fernández-Yépez, 1949)	x	
30	<i>Hemigrammus sp</i>		x	x
31	<i>Iguanodectes spilurus</i>	(Günther, 1868)	x	
32	<i>Knodus breviceps</i>	(Eigenmann, 1908)	x	
33	<i>Markiana geayi</i>	(Pellegrin, 1908)	x	x
34	<i>Metynnis argenteus</i>	Ahl, 1923	x	
35	<i>Moenkhausia collettii</i>	(Steindachner, 1882)	x	
36	<i>Moenkhausia dichroua</i>	(Kner, 1859)	x	x
37	<i>Moenkhausia lepidura</i>	(Kner, 1859)	x	x
38	<i>Myleus rubripinnis</i>	(Müller y Troschel, 1844)	x	
39	<i>Mylossoma aureum</i>	(Agassiz, 1829)	x	
40	<i>Mylossoma duriventre</i>	(Cuvier, 1818)	x	x
41	<i>Odontostilbe pulcher</i>	(Gill, 1858)	x	x
42	<i>Cheirodontinae (n.i)</i>		x	x
43	<i>Paragoniates alburnus</i>	Steindachner, 1876	x	
44	<i>Piaractus brachypomus</i>	(Cuvier, 1818)	x	

ANEXO

Lista de especies indicando su distribución en las áreas inundables periféricas (AIP) y Caño Guarítico (CG).

CHARACIDAE	AUTOR	CG	AIP
45 <i>Poptella longipinnis</i>	(Popta, 1901)	x	
46 <i>Pristobrycon striolatus</i>	(Steindachner, 1908)	x	
47 <i>Pygocentrus cariba</i>	(Valenciennes, 1849)	x	x
48 <i>Roeboides affinis</i>	(Günther, 1868)	x	x
49 <i>Roeboides dayi</i>	(Steindachner, 1878)	x	x
50 <i>Roeboides myersii</i>	Gill, 1870	x	
51 <i>Salminus hilarii</i>	Valenciennes, 1849	x	
52 <i>Serrasalmus altuvei</i>	Ramírez, 1965	x	
53 <i>Serrasalmus elongatus</i>	Kner, 1860	x	
54 <i>Serrasalmus irritans</i>	Peters, 1877	x	x
55 <i>Serrasalmus medinae</i>	Ramírez, 1965	x	x
56 <i>Serrasalmus rhombeus</i>	(Linnaeus, 1766)	x	
57 <i>Tetragonopterus argenteus</i>	Cuvier, 1848	x	
58 <i>Triportheus albus</i>	Cope, 1872	x	
59 <i>Triportheus angulatus</i>	(Spix, 1829)	x	x
60 <i>Triportheus sp</i>		x	x
61 <i>Xenagoniates bondi</i>	Myers, 1942	x	
CHARACIDIIDAE			
62 <i>Characidium sp</i>		x	
CHILODONTIDAE			
63 <i>Chilodus punctatus</i>	Müller y Troschel, 1845	x	
CTENOLUCIIDAE			
64 <i>Boulengerella cuvieri</i>	Agassiz, 1829	x	
CURIMATIDAE			
65 <i>Curimata cerasina</i>	Vari, 1984	x	x
66 <i>Curimata incompta</i>	Vari, 1984	x	
67 <i>Curimatella immaculata</i>	(Fernández-Yépez, 1948)	x	x
68 <i>Curimatella dorsalis</i>	(Eigenmann y Eigenmann, 1889)	x	
69 <i>Potamorhina altamazonica</i>	(Cope, 1878)	x	
70 <i>Psectrogaster ciliata</i>	(Müller y Troschel, 1845)	x	
71 <i>Steindachnerina argentea</i>	(Gill, 1858)	x	x
72 <i>Steindachnerina pupula</i>	Vari, 1991	x	
CYNODONTIDAE			
73 <i>Hydrolicus scomberoides</i>	(Cuvier, 1819)	x	
74 <i>Rhapiodon vulpinus</i>	Agassiz, 1829	x	
75 <i>Rhapiodon gibbus</i>	(Spix, 1829)	x	
ERYTHRINIDAE			
76 <i>Hoplerethrinus unitaeniatus</i>	(Spix, 1829)	x	x
77 <i>Hoplias malabaricus</i>	(Bloch, 1794)	x	x
GASTEROPELECIDAE			
78 <i>Thoracocharax stellatus</i>	(Kner, 1859)	x	x
HEMIODONTIDAE			
79 <i>Hemiodus argenteus</i>	(Pellegrin, 1908)	x	
LEBIASINIDAE			
80 <i>Pyrrhulina sp</i>		x	x
PROCHILODONTIDAE			
81 <i>Prochilodus mariae</i>	Eigenmann, 1922	x	x
SILURIFORMES			
AGENEIOSIDAE			
82 <i>Ageneiosus brevifilis</i>	Cuvier y Valenciennes, 1840	x	
83 <i>Ageneiosus magoi</i>	Castillo y Brull, 1989	x	x
84 <i>Ageneiosus ucayalensis</i>	Castelnau, 1855	x	x

ANEXO

Lista de especies indicando su distribución en las áreas inundables periféricas (AIP) y Caño Guaritico (CG).

	ASPREDINIDAE	AUTOR	CG	AIP
85	<i>Bunocephalus amaurus</i>	Eigenmann, 1912	x	x
AUCHENIPTERIDAE				
86	<i>Auchenipterus nuchalis</i>	(Spix, 1829)	x	
87	<i>Centromochlus heckelii</i>	(Filippi, 1853)	x	
88	<i>Entomocorus gameroi</i>	Mago, 1983	x	x
89	<i>Entomocorus benjamini</i>	Eigenmann, 1917	x	
90	<i>Epapterus blohmi</i>	Vari et al., 1984	x	x
91	<i>Parauchenipterus galeatus</i>	(Linnaeus, 1766)	x	x
92	<i>Tatia galaxias</i>	Mees, 1974	x	
CALLICHTHYIDAE				
93	<i>Corydoras septentrionalis</i>	Goslyne, 1940	x	x
94	<i>Corydoras osteocarus</i>	Böhlke, 1951	x	x
95	<i>Megalechis thoracata</i>	(Cuvier y Valenciennes, 1840)	x	x
96	<i>Hoplosternum littorale</i>	(Hancock, 1828)	x	x
CETOPSIDAE				
97	<i>Cetopsis coecutiens</i>	Lichtenstein, 1819	x	
DORADIDAE				
98	<i>Agamyxis pectinifrons</i>	(Cope, 1870)	x	
99	<i>Hassar iheringi</i>	Fowler, 1941	x	
100	<i>Leptodoras linnelli</i>	Eigenmann, 1910	x	
101	<i>Megalodoras uranoscopus</i>	Eigenmann y Eigenmann, 1888	x	
102	<i>Orinocodoras eigenmanni</i>	Myers, 1927	x	
103	<i>Platyodoras costatus</i>	(Linnaeus, 1766)	x	
104	<i>Oxydoras niger</i>	(Valenciennes, 1821)	x	
105	<i>Oxydoras sp</i>			x
106	<i>Doraops apurensis</i>	(Fernández - Yépez, 1968)	x	
HYPOPHTHALMIDAE				
107	<i>Hypophthalmus edentatus</i>	Spix, 1829	x	x
LORICARIIDAE				
108	<i>Acanthicus hystrix</i>	Spix, 1829	x	
109	<i>Aphanotorulus amnophilus</i>	Armbruster y Page, 1996	x	
110	<i>Cochliodon plecostomoides</i>	Eigenmann, 1920	x	x
111	<i>Glyptoperichthys gibbiceps</i>	(Kner, 1854)	x	
112	<i>Hemiancistrus sp</i>		x	
113	<i>Hypoptopoma joberti</i>	(Vaillant, 1880)		x
114	<i>Hypoptopoma gulare</i>	Cope, 1878	x	
115	<i>Hypostomus plecostomus</i>	(Linnaeus, 1758)	x	x
116	<i>Limatulichthys punctatus</i>	(Regan, 1904)	x	
117	<i>Liposarcus multiradiatus</i>	(Hancock, 1828)	x	x
118	<i>Loricaria cataphracta</i>	Linnaeus, 1758	x	x
119	<i>Loricariichthys bruneus</i>	(Bloch, 1794)	x	x
120	<i>Otocinclus vittatus</i>	Schaeffer, 1997	x	
121	<i>Pariaque nigrolineatus</i>	(Peters, 1877)	x	
122	<i>Pseudohemiodon laticeps</i>	(Regan, 1904)	x	
123	<i>Rineloricaria lanceolata</i>	(Günther, 1868)	x	
124	<i>Rineloricaria formosa</i>	Isbrücker y Nijssen, 1979		x
125	<i>Sturisoma rostratum</i>	(Spix, 1829)	x	x
PIMELODIDAE				
127	<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>	(Lichtenstein, 1919)	x	
128	<i>Callophysus macropterus</i>	(Lichtenstein, 1919)	x	
129	<i>Duopalatinus sp</i>		x	

ANEXO

Lista de especies indicando su distribución en las áreas inundables periféricas (AIP) y Caño Guaritico (CG).

		AUTOR	CG	AIP
PIMELODIDAE				
130	<i>Exallodontus aguanai</i>	Lundberg, Mago y Nass, 1991	x	
131	<i>Goslinia platynema</i>	(Boulenger, 1898)	x	
132	<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	(Cuvier y Valenciennes, 1840)	x	
133	<i>Leiarius marmoratus</i>	(Gill, 1870)	x	
134	<i>Microglanis iheringi</i>	Gomes, 1946	x	x
135	<i>Phractocephalus hemiliopterus</i>	(Blöch y Schneider, 1801)	x	
136	<i>Pimelodella gracilis</i>	(Cuvier y Valenciennes, 1840)	x	x
137	<i>Pimelodella cristata</i>	(Müller y Troschel, 1848)	x	
138	<i>Pimelodus altissimus</i>	Eigenmann y Pearson, 1942	x	
139	<i>Pimelodus blochi</i>	Valenciennes, 1840	x	x
140	<i>Pimelodus ornatus</i>	Kner, 1888	x	
141	<i>Pinirampus pinirampu</i>	(Spix, 1824)	x	
142	<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>	(Linnaeus, 1766)	x	x
143	<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i>	(Valenciennes, 1840)	x	
144	<i>Rhamdia sebae</i>	(Valenciennes, 1840)	x	x
145	<i>Sorubim lima</i>	(Bloch, 1801)	x	
TRICHOMYCTERIDAE				
146	<i>Ochmacanthus alternus</i>	Myers, 1927	x	x
GYMNOTIFORMES				
APTERONOTIDAE				
147	<i>Adontosternarchus devenanzi</i>	Mago, Lundberg y Baskin, 1985	x	x
148	<i>Adontosternarchus sachsi</i>	(Peters, 1877)	x	
149	<i>Apteronotus bonaparti</i>	(Castelnau, 1855)	x	x
150	<i>Apteronotus albifrons</i>	(Linnaeus, 1766)		x
151	<i>Porotergus compsus</i>	Mago, 1994	x	
152	<i>Sternarchogiton porcinum</i>	Eigenmann y Allen, 1942	x	
153	<i>Sternarchorhamphus muelleri</i>	(Steindachner, 1881)	x	
154	<i>Sternarchorhynchus roseni</i>	Mago, 1994	x	
ELECTROPHORIDAE				
155	<i>Electrophorus electricus</i>	(Linnaeus, 1766)	x	
GYMNOTIDAE				
156	<i>Gymnotus carapo</i>	Linnaeus, 1758	x	x
HYPOPOMIDAE				
157	<i>Brachyhypopomus brevirostris</i>	(Steindachner, 1868)	x	x
RHAMPHICHTHYIDAE				
158	<i>Gymnorhamphichthys hypostomus</i>	Ellis, 1912	x	
159	<i>Rhamphichthys marmoratus</i>	Castelnau, 1855	x	x
160	<i>Rhamphichthys apurensis</i>	Fernández-Yépez, 1968	x	x
STERNOPYGIDAE				
161	<i>Distocyclus conirostris</i>	(Eigenmann y Allen, 1942)	x	x
162	<i>Eigenmannia humboldti</i>	(Steindachner, 1878)	x	x
163	<i>Eigenmannia macrops</i>	(Boulenger, 1898)	x	
164	<i>Eigenmannia virescens</i>	(Valenciennes, 1847)	x	x
165	<i>Rhabdolichops caviceps</i>	(Fernández-Yépez, 1968)		x
166	<i>Rhabdolichops eastwardi</i>	Lundberg y Mago, 1986	x	
167	<i>Sternopygus macrurus</i>	(Bloch y Schneider, 1801)	x	x
CYPRINODONTIFORMES				
RIVULIDAE				
168	<i>Austrofundulus transilis</i>	Myers, 1932		x
169	<i>Pterolebias zonatus</i>	Myers, 1935		x
170	<i>Rachovia maculipinnis</i>	(Weibe Zahn, 1964)		x
POECILIIDAE				
171	<i>Poecilia reticulata</i>	Peters, 1859	x	x

ANEXO

Lista de especies indicando su distribución en las áreas inundables periféricas (AIP) y Caño Guaritico (CG).

BELONIFORMES			
BELONIDAE		AUTOR	CG AIP
172	<i>Potamorhaphis guianensis</i>	(Schomburgk, 1843)	x
173	<i>Pseudotylorus microps</i>	(Günther, 1866)	x
SYNBRANCHIFORMES			
SYNBRANCHIDAE			
174	<i>Synbranchus marmoratus</i>	Bloch, 1795	x x
PERCIFORMES			
CICHLIDAE			
175	<i>Aequidens sp</i>		x x
176	<i>Apistogramma hoignei</i>	Meinken, 1965	x x
177	<i>Astronotus cf ocellatus</i>	(Agassiz, 1831)	x x
178	<i>Caquetaia kraussii</i>	(Steindachner, 1878)	x x
179	<i>Chaetobranchius flavescens</i>	Heckel, 1840	x
180	<i>Cichla orinocensis</i>	Humboldt, 1833	x
181	<i>Cichlasoma orinocense</i>	Kullander, 1983	x x
182	<i>Crenicichla sp</i>		x x
183	<i>Geophagus sp</i>	Heckel, 1840	x
184	<i>Mesonauta egregius</i>	Kullander y Silvergrip, 1991	x x
185	<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	(Myers y Harry, 1948)	x
186	<i>Satanoperca cf leucosticta</i>	(Müller y Troschel, 1848)	x
SCIAENIDAE			
187	<i>Pachyurus schomburgkii</i>	Günther, 1860	x
188	<i>Plagioscion squamosissimus</i>	(Heckel, 1840)	x x
PLEURONECTIFORMES			
SOLEIDAE			
189	<i>Achirus novoae</i>	Cervigón, 1982	x
190	<i>Hypoclinemus mentalis</i>	(Günther, 1862)	x x