

OSCAR LASSO
PERSONAL

**ECOLOGIA ALIMENTARIA Y REPRODUCTIVA
DE LA MOJARRA DE RIO *Caquetaia kraussii*
(STEINDACHNER 1878) (PISCES; CICHLIDAE)
EN LOS LLANOS INUNDABLES DE VENEZUELA**

Josefa Celsa Señaris

y

Carlos Lasso Alcalá

Dirección Postal:

Museo de Historia Natural La Salle. Apartado 1930, Caracas 1010-A. Venezuela
Asociación Amigos de Doñana, 2182, 41080 Sevilla, España

© JOSEFA CELSA SEÑARIS
CARLOS LASSO ALCALÁ
© De esta edición:
ASOCIACIÓN AMIGOS DE DOÑANA
Caracas, 1993
Impreso en Venezuela por Italgráfica, S. A.
ISSN 1132-8398

INDICE

| | |
|--|----|
| Introducción | 5 |
| Area de estudio | 8 |
| Situación geográfica y características generales | 8 |
| Descripción de las estaciones de muestreo | 10 |
| Materiales y métodos | 13 |
| Trabajo de campo | 13 |
| Trabajo de laboratorio | 13 |
| Alimentación | 13 |
| Reproducción | 14 |
| Crecimiento | 15 |
| Abundancia relativa | 15 |
| Resultados | 16 |
| Estructura de tallas | 16 |
| Alimentación | 17 |
| Proporción estómagos vacíos y con contenido | 17 |
| Tipos de alimento | 18 |
| Hábitos alimenticios | 20 |
| Variación de la dieta con la talla | 23 |
| Variación estacional de la dieta | 26 |
| Diversidad de la dieta | 30 |
| Reproducción | 30 |
| Proporción de machos y hembras | 30 |
| Epoca de madurez sexual y desove | 31 |
| Índice gonadosomático | 33 |
| Fecundidad | 34 |
| Crecimiento | 34 |
| Abundancia relativa | 36 |
| Parasitosis | 37 |
| Depredación | 38 |
| Discusión | 39 |
| Conclusiones | 47 |
| Resumen | 48 |
| Summary | 49 |
| Bibliografía | 51 |
| Agradecimientos | 58 |

INTRODUCCION

Caquetaia kraussii es un ciclido originario de la cuenca del río Magdalena en Colombia incluyendo los ríos Cauca, Atrato y los tributarios del río Magdalena hasta Puerto Berrio (Pellegrin, 1903; Eigenmann, 1922; Miles, 1947; Schultz, 1949; Dahl, 1971) y de las cuencas del río Unare y Lago de Maracaibo hasta el río Neverí en Venezuela (Mago, 1978; Royero y Lasso, 1992). Fue introducido en el Lago de Valencia y en la Represa las Majaguas en los años 60 (Infante y LaBar, 1977), así como en lagunas particulares del estado Portuguesa. Actualmente se distribuye a lo largo de los ríos Apure y Portuguesa, incluyendo todo el bajo llano de Barinas y Guárico (Mago 1978; Machado-Allison, 1987) además del río Pao y el sur del estado Monagas (Machado-Allison, 1987; Lasso, 1989). En una colección reciente realizada por Francisco Provenzano y Scoth Schaefer, se ha encontrado a *Caquetaia kraussii* en la cuenca del río Cuyuní.

Como el resto de los miembros de la familia, *C. kraussii* habita preferencialmente en ambientes lénticos y aguas dulces, aunque se ha encontrado en aguas salobres de hasta un 14% de salinidad (Schultz, 1949; Mago, 1965; Rodríguez, 1973; Hurtado, 1975; Infante y LaBar, 1977). Comúnmente se le conoce como "mojarra de río", "pavón dorado", "pez bocón", "San Pedro" o "petenia", este último recordando el género bajo el cual estaba ubicado anteriormente. Este ciclido se caracteriza por su coloración llamativa amarilla con bandas transversales de color negro. Su boca es relativamente pequeña pero muy protráctil, lo que lo diferencia rápidamente del resto de los cíclidos presentes en nuestras aguas (Figura 1). Alcanza un tamaño máximo aproximado de 30 cm de longitud total (Infante y LaBar, 1977).

Caquetaia kraussii ha sido objeto de numerosos ensayos de piscicultura, entre los que se puede mencionar a Corredor (1973), Popma (1973a, 1973b), Ramos (1973) y Parco (1978), quienes han estudiado algunos aspectos de la alimentación, reproducción, crecimiento, densidad poblacional y relaciones interespecíficas de la mojarra de río en condiciones experimentales. Así mismo, Hurtado (1975) describe el desarrollo embrionario y los primeros estadios larvales de *Caquetaia kraussii* en el laboratorio y Pérez (1975) realizó un estudio macro y microscópico de las gónadas de esta especie

En condiciones naturales Hurtado (1971) estudió la biología de la mojarra de río al norte del Departamento Bolívar y sur del Departamento del Atlántico en Colombia. En Venezuela, *C. kraussii* ha sido estudiada en condiciones naturales de ambientes lénticos como el Lago de Valencia (Infante, 1979, 1981; Infante y LaBar, 1977; Pereira et al, 1983) y en la Laguna de Campoma, Edo Sucre (Carvajal, 1982). Datos adicionales sobre la alimentación natural de *Caquetaia kraussii* son dados por Machado-Allison y Royero (1986).

Winemiller (1989b) y Marrero y Machado-Allison (1990).

El objetivo principal de este estudio fue ampliar el conocimiento sobre la ecología alimentaria y reproductiva de *Caquetaia kraussii*, particularmente en los Llanos inundables del Estado Apure, hábitat nuevo para esta especie en el cual se ha extendido rápidamente. De igual forma se intenta dilucidar el posible impacto de la presencia de *Caquetaia kraussii* sobre el resto de la ictiofauna llanera.



Figura 1. Mojarra de río *Caquetaia kraussii*, longitud estándar 116 mm

AREA DE ESTUDIO

Situación geográfica y características generales

Este estudio se realizó en el Hato "El Frío", Estado Apure, Venezuela el cual está situado entre las localidades del Samán y Mantecal ($7^{\circ} 35' - 7^{\circ} 55'$ N y $68^{\circ} 50' - 69^{\circ} 00'$ W), limitando al norte con el Caño Guarítico y el río Apure y al sur con el Caño Caucagua (Figura 2). Administrativamente pertenece a los Distritos Muñoz y Achaguas. Por la altitud media, unos 70-80 msnm., está dentro del denominado "Bajo Apure" (Ramia, 1959).

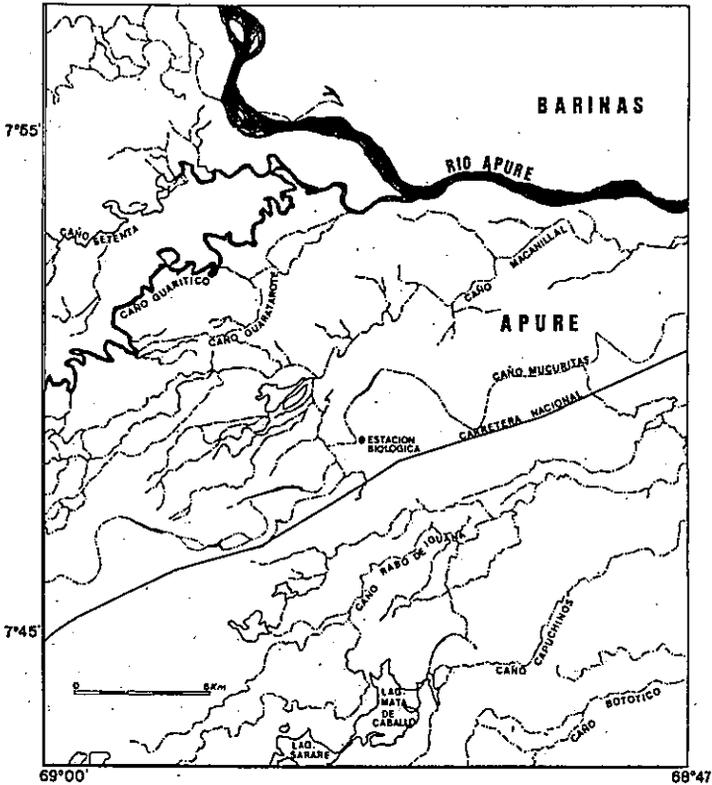


Figura 2. Situación geográfica del área de estudio: Hato "El Frío", Estado Apure Venezuela.

Como en toda la zona del Estado Apure, el macrorelieve del hato es una inmensa llanura, con una suave pendiente de Oeste a Este del orden del 0,02 % (Ramia, 1967) pero con un microrelieve determinado por pequeñas diferencias de nivel de hasta dos metros, destacándose tres formaciones: banco, bajío y estero (Ramia, 1967; Castroviejo y López, 1985).

Los bancos constituyen los sitios más altos de la sabana los cuales permanecen secos durante los meses de lluvia y pueden tener un origen aluvial o lacustre siendo los primeros los más frecuentes (Ramia, 1959). En general el suelo de los bancos es de textura franco arenosa o cercana a esta y con una estructura medianamente suelta. Los bajíos son aquellos lugares que durante los meses de lluvia se encharcan, alcanzando una profundidad de unos 20 cm y constituyen una transición entre los bancos y los esteros. Los suelos de estas zonas son ricos en arcillas y limo con una textura fina. Por último los esteros son los sitios más bajos de la sabana los cuales se inundan profundamente en los meses de lluvia y sus suelos son de textura arcillosa lo que los hace impermeables y muy plásticos (Ramia, op. cit.).

El Hato "El Frío" está atravesado por cuatro caños importantes: Macanillal, Mucuritas, Rabo de Iguana y Capuchinos. Estos caños están prácticamente colmatados y por ellos no fluye el agua en forma continua, aparecen cortados por "tapas" o terraplenes, que actúan a modo de diques con la finalidad de retener agua y mantener pasto verde durante la estación de sequía (Ramo, 1980) y ser vías de comunicación.

En general, el clima de la región llanera se caracteriza por una elevada temperatura poco variable y por una marcada estacionalidad en las precipitaciones, obteniéndose dos épocas bien marcadas: la época seca, que comprende los meses de octubre a marzo y la época de lluvias que se extiende desde abril a septiembre (Machado-Allison, 1987), en los cuales cae el 90% de la precipitación total anual, aproximadamente 1500 mm. Durante el período de estudio (abril 1989 - marzo 1990) la temperatura media fue de 26,5° C. En cuanto a la precipitación se obtuvo un total de 1128,7 mm, de los cuales un 90% correspondieron al período de marzo 1989 y octubre 1989 (Figura 3).

Según la clasificación bioclimática de Holdrige (1967) y Ewel y Madriz (1976) la región está situada en la zona de vida "Bosque Seco Tropical". En el Hato "El Frío" un 20% de la superficie está cubierto por vegetación leñosa y el resto está formado por masas de agua y sabanas (Ramo, 1980), estas últimas del tipo de sabanas con bancos, bajíos y esteros (Ramia, 1967).

Castroviejo y López (1985) presentan un estudio más detallado de la vegetación del Hato "El Frío" y distinguen las siguientes comunidades vegetales:

- Vegetación leñosa: 1) Mata y orla arbustiva que la rodea situada en la sabana
- 2) Bosque de galería y comunidad de mangle a la orilla de caños

- Sabana:
 - 1) Comunidades de estero y caño.
 - 2) Comunidades de bajo.
 - 3) Comunidades de banco.

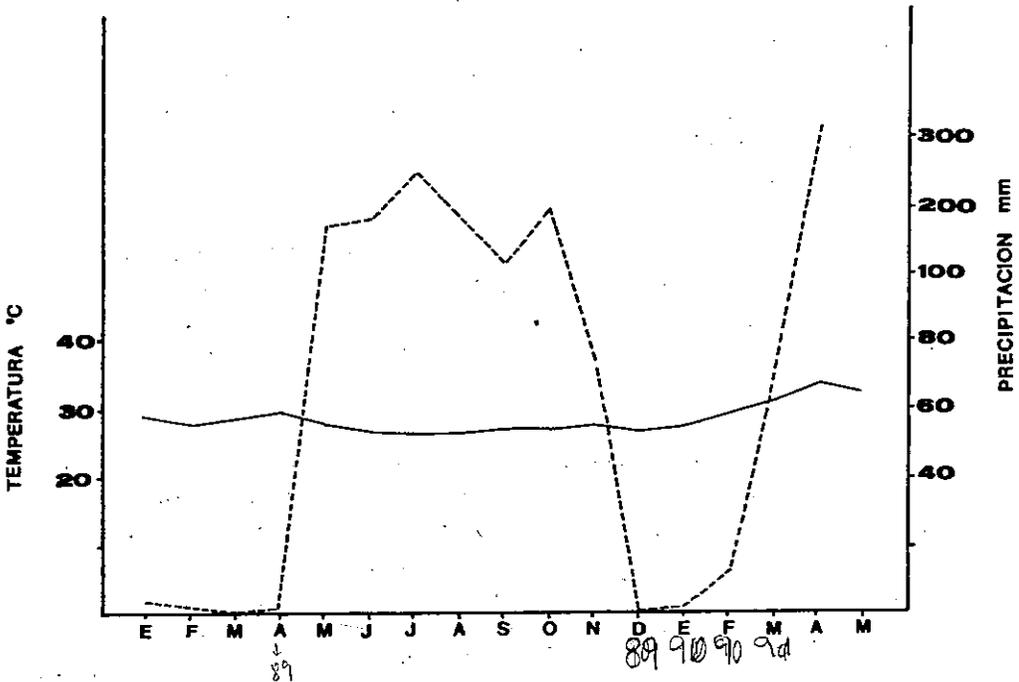


Figura 3. Valores mensuales de precipitación y temperatura durante el período de estudio. Datos: Estación Meteorológica de San Fernando de Apure.

Descripción de las estaciones de muestreo

Debido a la gran diversidad de hábitats acuáticos muestreados en el área de estudio, fue necesario hacer una clasificación general de acuerdo a las características de cada uno. De esta forma Lasso *et al* (en prep.) reconoce dos grandes sistemas con los siguientes hábitats:

- 1) Sección media e inferior de un río. Esta corresponde a un río de aguas claras (localmente conocido como Caño Guaritico) según la clasificación de

Sioli (1975), caracterizado por bajas concentraciones de sólidos disueltos y una mayor transparencia que las aguas blancas periféricas. Presenta los siguientes hábitats:

A) Canal Principal

- a) Zona bentónica: corresponde al fondo del canal del río.
- b) Playas: estas son de fondo arenoso y pueden estar cubiertas o desprovistas de vegetación flotante y/o sumergida.
- c) Madreviejas: son tramos abandonados del río que se conectan con el canal principal en aguas altas y se separan de este en aguas bajas.
- d) Remansos marginales: conocidos localmente como "lagunas de resaca", son segmentos o remansos del canal principal de aguas tranquilas con un menor flujo y turbulencia.

B) Plano de inundación

- a) Manglar y bosque de galería inundable: ambas comunidades se desarrollan en el borde del río y son inundadas periódicamente por este.
- b) Lagunas de inundación: pueden ser de origen natural o artificial ("prestamos") y temporales y/o permanentes de acuerdo al tiempo de retención de agua.

2) Areas periféricas anegables. Estas son zonas de sabanas cuyas aguas pueden ser blancas o claras y de origen pluvial y/o fluvial. Presentan una zona intermedia donde las áreas inundadas por lluvias se encuentran con las de desborde de ríos, caños y lagunas (Welcomme, 1985).

a) Caños: son afluentes o brazos de un río, comunican dos ríos o una laguna con un río. Pueden conducir agua en el período de lluvias o aguas altas y perder esta propiedad en la sequía o aguas bajas (caños funcionales) o no conducir aguas durante la época de lluvia por la construcción de diques o tapas y por sedimentación (caños inactivos). El único caño funcional actualmente es el Guarítico. Entre los inactivos se cuentan al Caño Macanillal, Mucuritas y Rabo de Iguana, entre otros (Ayarzagüena, 1980).

b) Lagunas: son depresiones en el terreno, de suelo bastante impermeable, que cuando llueve se llenan de agua. Su origen puede ser también natural o artificial e igualmente temporales o permanentes.

c) Esteros: son los sitios más bajos de la sabana, sometidos a largos períodos de inundación y cambian considerablemente de aspecto con las variaciones climáticas externas, ya que son los puntos más secos o inundables de la sabana en sequía o lluvia respectivamente (Ramia, 1959).

d) Charcos temporales: son pequeñas depresiones del terreno de poca profundidad que se originan por la retención temporal de agua durante la época de lluvia.

e) Bosque inundable: se encuentra bordeando los caños y, ocasionalmente, las lagunas. Es inundado en la época de lluvia y puede permanecer con agua durante gran parte de la estación seca.

En la Figura 4 se hallan representados esquemáticamente los diferentes hábitats antes mencionados.

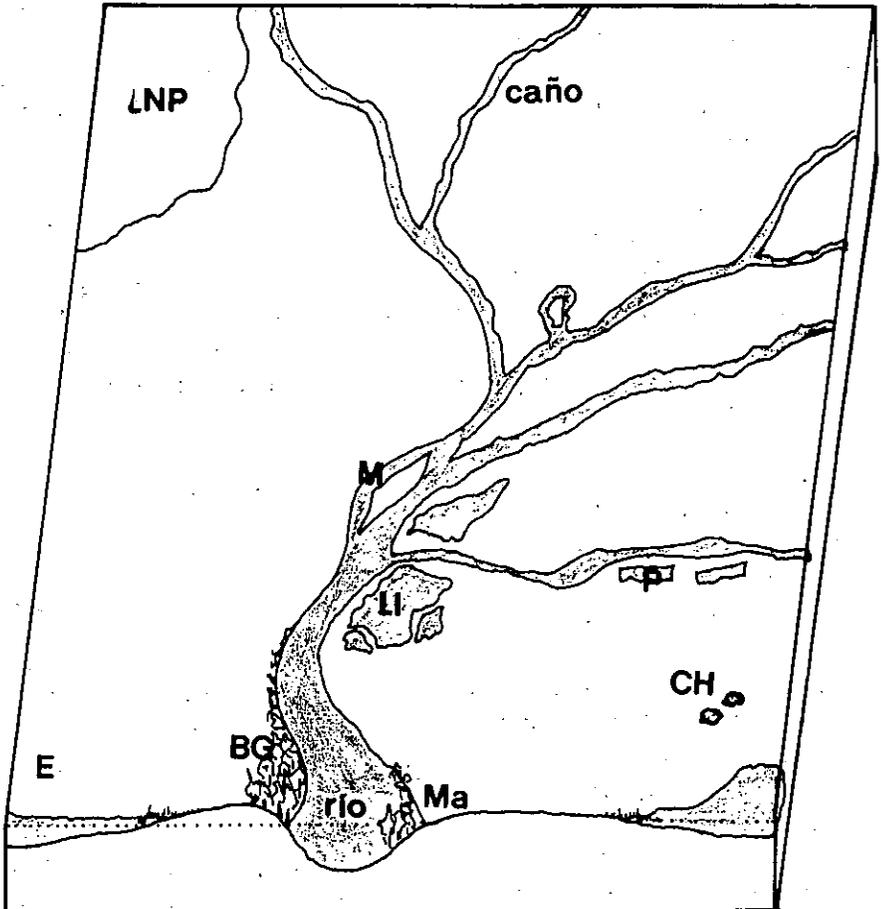


Figura 4. Esquema general de los diferentes hábitats acuáticos muestreados en el Hato "El Frío". (LNP= laguna natural permanente; E= estero; LI= laguna de inundación; CH= charcos; M= madrevieja; Ma= manglar; P= préstamo; BG= bosque de galería)

MATERIALES Y METODOS

Trabajo de campo

Los peces utilizados en este estudio fueron colectados en muestreos mensuales, diurnos y nocturnos, entre el mes de abril de 1989 y marzo de 1990. Se examinaron, adicionalmente, muestras del mes de noviembre de 1990 y enero de 1991.

Las artes de pesca utilizadas para la captura de los ejemplares fueron redes de mano o salabardos y redes de cerco, chinchorro o red de playa de las siguientes medidas: 17 x 1,5 m, 5 x 1,5 m y 10 x 1,5 m con una abertura de malla de 5,5 y 1 mm respectivamente. Una vez colectados los ejemplares fueron preservados en formol 10%.

Trabajo de laboratorio

Cada ejemplar fue pesado con una balanza de 0,1 g de precisión y medida su longitud estándar con un vernier de 0,05 mm de precisión. Los peces se clasificaron en tallas de acuerdo a su longitud estándar siguiendo la clasificación artificial propuesta por Infante (1979). Así, se obtienen cinco tallas, las cuales se designaron con números romanos:

Talla I : peces de 0,00 - 4,99 cm de longitud estándar (L.E.).

Talla II : peces de 5,00 - 9,99 cm de L.E.

Talla III: peces de 10,00 - 14,99 cm de L.E.

Talla IV: peces de 15,00 - 19,99 cm de L.E.

Talla V : peces de mayores de 20,00 cm de L.E.

Cada pez fue revisado externamente a fin de observar la presencia o no de ectoparásitos. Posteriormente se le extrajo el tracto digestivo y las gónadas.

Alimentación

Para el análisis de contenido estomacal se separó el estómago del resto de las vísceras y, considerando su distensión debido al alimento presente, se determinó el grado de llenura estomacal mediante una escala porcentual del 0 al 100 %, correspondiendo el valor 100 % a estómagos totalmente llenos y 0% a estómagos totalmente vacíos.

El contenido estomacal fue extraído y examinado bajo una lupa estereoscópica agrupando, según el caso, los diferentes recursos ingeridos y estimando su volumen porcentualmente con respecto al volumen total. Cada

ítem o recurso alimentario fue identificado, por lo menos, hasta el nivel de orden y contado en el caso de ítems discretos. De igual forma, se pesó cada recurso, por separado, con una balanza de 0,1 miligramo de precisión.

Los hábitos alimenticios de *Caquetaia kraussii* se estudiaron por los métodos numérico, gravimétrico, frecuencia de aparición y puntos (Hynes, 1950; Hyslop, 1980; Prejs y Colomine, 1981). Para determinar la similitud entre los resultados obtenidos por estos métodos se utilizó el coeficiente de correlación de rangos de Spearman (Fritz, 1974). Adicionalmente se calculó la diversidad de la dieta en cada una de las tallas propuestas utilizando el índice de Simpson (1949).

Reproducción

Las gónadas fueron pesadas en una balanza de 0,1 miligramo de precisión. El sexo y los estados de madurez sexual se determinaron siguiendo los criterios de Nikolsky (1963) y Pérez (1975), considerando seis estados de maduración que se indican a continuación:

- Estado I: Inmaduros: individuos jóvenes que no han entrado en proceso reproductivo; gónadas muy pequeñas.
- Estado II: Estado de reposo: productos sexuales no han comenzado a desarrollarse; gónadas pequeñas con huevos no distinguibles a simple vista.
- Estado III: Maduración: huevos distinguibles a simple vista, se está produciendo un incremento acelerado de las gónadas; testículos cambian de transparentes a rosado.
- Estado IV: Madurez: productos sexuales ya maduros pero no salen al aplicar presión; peso máximo de las gónadas.
- Estado V: Reproducción: productos sexuales salen al aplicar una pequeña presión; peso de la gónada decrece rápidamente desde el comienzo del desove hasta su finalización.
- Estado VI: Vacío: los productos sexuales han sido descargados; abertura genital inflamada; gónadas con apariencia de sacos vacíos con huevos o esperma remanente.

Se determinó la fecundidad absoluta (número de huevos presentes por hembra) y la fecundidad relativa (número de huevos por gramo de pez) para hembras en estados reproductivos III y IV. Por último se determinó el índice gonadosomático, tanto para machos como hembras, empleándose la siguiente relación:

$$IG = \frac{\text{peso de gónadas}}{\text{peso de pez}} \times 100$$

Crecimiento

Se determinó la relación talla - peso para la muestra estudiada de *Caquetaia kraussii*, así como las relaciones particulares para cada sexo. Para ello se utilizó una función lineal la cual se define como

$$\log Y = a + n \log X$$

donde

Y = peso (gramos)

a = corte de la ordenada con el origen

X = longitud estándar (milímetros)

n = pendiente de la curva.

DI MUESTRAS ESTR

MR

VEN ROUSEFELL
1960

Abundancia relativa de *Caquetaia kraussii*

Se estimaron dos abundancias relativas de *C. kraussii*: 1) abundancia relativa con respecto al número total de ejemplares de las diferentes especies capturados en cada uno de los lugares de muestreo y 2) abundancia relativa con respecto al número total de ejemplares de la Familia Cichlidae en cada lugar de muestreo.

Así mismo, se calculó la abundancia relativa mensual de *C. kraussii* en relación al total de especies de la comunidad como a las especies de la familia Cichlidae.

RESULTADOS

Se examinaron 629 individuos de *Caquetaia kraussii*, de los cuales 505 corresponden al período de abril de 1989 a marzo de 1990 y 124 ejemplares a los meses de noviembre de 1990 y enero de 1991. El intervalo de tamaños de los peces examinados estuvo entre 1,1 y 17,9 cm de longitud estándar y entre 0,13 y 256,5 grs de peso húmedo.

Estructura de tallas

De los 505 ejemplares de *Caquetaia kraussii* correspondientes al período de abril de 1989 a marzo de 1990, 385 ejemplares (76,2 %) fueron individuos de la Talla I (0 - 4,99 cm), 85 ejemplares (16,8 %) de la Talla II (5 - 9,99 cm), 24 ejemplares (4,8 %) de la Talla III (10 - 14,99 cm) y, por último, 11 ejemplares (2,2 %) de la Talla IV (15 - 19,99 cm). No se encontraron ejemplares superiores a los 20 cm de longitud estándar (Talla V). Debido al reducido número de ejemplares examinados de las mayores tallas, se analizaron adicionalmente 124 ejemplares, correspondientes a los meses de noviembre de 1990 y enero de 1991, de los cuales 70 (56,2 %) fueron de la Talla I, 13 (10,4 %) de la Talla II, 28 (22,6 %) de la Talla III y 13 ejemplares (10,4 %) de la Talla IV (Tabla 1).

Tabla 1. Número mensual, por tallas, de los individuos colectados de *Caquetaia kraussii*.

| MES | TALLA I | TALLA II | TALLA III | TALLA IV |
|---------------|------------|-----------|-----------|-----------|
| Abril 89 | 12 | 7 | 1 | 0 |
| Mayo 89 | 12 | 1 | 0 | 0 |
| Junio 89 | 29 | 2 | 0 | 0 |
| Julio 89 | 53 | 4 | 0 | 0 |
| Agosto 89 | 48 | 11 | 0 | 0 |
| Septiembre 89 | 32 | 2 | 3 | 0 |
| Octubre 89 | 16 | 4 | 4 | 0 |
| Noviembre 89 | 4 | 5 | 1 | 0 |
| Diciembre 89 | 37 | 5 | 1 | 0 |
| Enero 90 | 54 | 20 | 3 | 1 |
| Febrero 90 | 13 | 11 | 3 | 1 |
| Marzo 90 | 75 | 13 | 8 | 9 |
| Noviembre 90 | 4 | 2 | 18 | 2 |
| Enero 91 | 66 | 11 | 10 | 11 |
| TOTAL | 455 | 98 | 52 | 24 |

En la Figura 5 se presenta el número de individuos de cada talla por mes de muestreo, observándose la presencia de ejemplares menores de 10 cm (Tallas I y II) durante todo el período de estudio. Individuos de longitud estándar entre 10 y 15 cm (Talla III) aparecen entre los meses de septiembre a abril, mientras que solo se colectaron ejemplares de la Talla IV (mayores de 15 cm L.E.) entre enero y marzo.

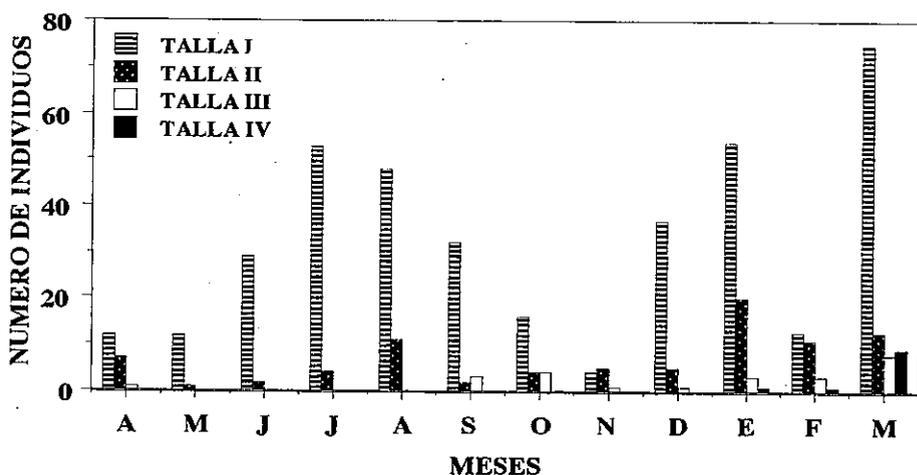


Figura 5. Distribución mensual por tallas de los individuos de *Caquetaia kraussii* colectados entre abril 1989 y marzo 1990 en el Hato "El Frío".

Alimentación

Proporción de estómagos vacíos y con contenido.

De los 629 estómagos analizados de *Caquetaia kraussii* el 56,4% se encontró vacío y el 43,6% con algún contenido. Si bien se encontró un mayor número de estómagos vacíos en la época de sequía, la proporción de estómagos vacíos por estación climática no es estadísticamente significativa. Así mismo, se observó un mayor número de estómagos vacíos en individuos de la Talla I sin embargo la diferencia entre el número de estómagos con y sin contenido en las diferentes tallas tampoco es estadísticamente significativa con una prueba no paramétrica ($p < 0,05$) (Tabla 2).

Tabla 2. Número y porcentaje de estómagos vacíos y con contenido de *Caquetaia kraussii* agrupados por estación climática y por tallas.

| | ESTOMAGOS | | | |
|-----------|-----------|------|--------|------|
| | VACIOS | | LLENOS | |
| | N | % | N | % |
| SEQUIA | 218 | 58,6 | 154 | 41,4 |
| LLUVIA | 133 | 51,8 | 124 | 48,2 |
| TALLA I | 279 | 59,7 | 118 | 40,3 |
| TALLA II | 45 | 48,4 | 48 | 51,6 |
| TALLA III | 25 | 50 | 25 | 50 |
| TALLA IV | 6 | 31,6 | 13 | 68,4 |

Tipos de alimentos.

Los recursos alimentarios o ítems encontrados en el tracto digestivo de los ejemplares de la mojarra de río fueron muy diversos. A continuación se presentan estos recursos agrupados en categorías:

1) Restos vegetales: en esta categoría se incluyeron los restos de plantas superiores que consistieron en trozos de hojas y tallos, flores completas o fracciones de las mismas, frutos y semillas, estas últimas probablemente de gramíneas. En el mes de enero de 1990 se observaron, en un porcentaje importante de los estómagos examinados, semillas germinadas no identificadas las cuales se mantenían intactas en el tracto intestinal.

2) Crustacea:

2.a) Ostracoda: los ostrácodos estuvieron presentes solo en peces menores de 5 cm. El tamaño de los individuos hallados en los estómagos fue variable, encontrándose ostrácodos de tamaño pequeño y grande, y aunque no fueron identificados debido a la escasa información taxonómica que se tiene del grupo, se supone que son ingeridas diferentes especies.

2.b) Copepoda: este recurso fue consumido por individuos de las Tallas

I y II (L.E < 10 cm), encontrándose tanto en estados larvales nauplios y copepoditos así como formas adultas, estos últimos en mayor cantidad. El número de copépodos ingeridos fue muy variable siendo 214 individuos el máximo conseguido en un ejemplar de 3,6 cm.

2.c) Cladocera: al igual que los copépodos, los cladóceros solo se consiguieron en ejemplares menores de 10 cm de longitud estándar. Numéricamente esta categoría fue inferior a la anterior.

2.d) Decapoda: en esta categoría se incluye exclusivamente a los camarones *Macrobrachium* spp, los cuales se encontraron con gran frecuencia en peces de las Tallas I, II y III. Se consiguieron en los estómagos tanto huevos, larvas y adultos de esta especie.

3) Insecta: este recurso fue encontrado en ejemplares de todas las tallas, representados por diversos órdenes, principalmente acuáticos.

3.a) Orden Coleoptera: los coleópteros fueron consumidos por peces mayores de 5 cm. Si bien se encontraron con baja frecuencia de aparición y numérica en los estómagos, se evidenció gran cantidad de los mismos en los intestinos de ejemplares que se les realizó un análisis somero del contenido intestinal.

3.b) Orden Diptera: los dípteros fueron hallados en ejemplares menores de 10 cm L.E., principalmente larvas de las Familias Ceratopogonidae y Chironomidae (Subfamilias Tanipodinae y Chironominae). Ocasionalmente se encontraron larvas y pupas de la Familia Culicidae.

3.c) Orden Ephemeroptera: las efímeras fueron encontrados solamente en estómagos de individuos de la Talla I. En exámenes de contenido intestinal se evidenció restos de este recurso en tallas superiores a la mencionada anteriormente, lo que hace pensar que este ítem también es consumido por individuos mayores de 5 cm de longitud estándar.

3.d) Orden Hemiptera: dentro de la categoría de insectos, los hemípteros y dípteros fueron los ítems más importantes no solo por su frecuencia de aparición sino por el número de individuos consumidos. Hemípteros adultos de las Familias Notonectidae y Corixidae fueron encontrados en estómagos de ejemplares de todas las tallas. Ocasionalmente se encontraron hemípteros de la Familia Naucoridae.

3.e) Orden Odonata: larvas de odonatos del suborden Zigoptera, familia Coenagrionidae, fueron encontrados en 3 estómagos de individuos de la Talla I.

3.f) Orden Trichoptera: ocasionalmente se encontraron larvas de tricópteros en estómagos de individuos de Tallas I y III, en los últimos, las larvas estaban dentro de hábitáculos fabricados con pequeñas semillas y granos de arena.

3.g) Clase Arachnoidea: Orden Hydracarina: aunque solo se encontraron

ácaros acuáticos en un estómago del total analizados, se pudo observar que en contenidos intestinales de peces menores de 10 cm aparecían con relativa frecuencia.

Orden Araneae: se encontró una araña terrestre en el estómago de un ejemplar de 6,8 cm.

3.h) Formicidae: las hormigas fueron encontradas ocasionalmente en estómagos de ejemplares de todas las tallas estudiadas, hallándose un máximo de 2 hormigas por estómago.

3.i) Restos de insectos: en este renglón se incluyeron restos de insectos no identificables como antenas, patas, alas, etc. de diferentes ordenes.

4) Peces: este recurso fue encontrado en estómagos de individuos de todas las tallas. Los peces más frecuentemente consumidos fueron juveniles de *Roeboides dayi*, *Odontostilbe pulcher*, *Ctenobrycon spilurus* y *Hemigrammus* sp (Familia Characidae). Así mismo, se encontraron juveniles de curvinata *Plagioscion squamosissimus* (Familia Sciaenidae), guabina *Hoplias malabaricus* (Familia Erythrinidae), *Aequidens* sp (Familia Cichlidae) y larvas de la Familia Loricariidae. En dos estómagos de adultos se encontró juveniles de su propia especie.

5) Escamas: en esta categoría se anotó la presencia de escamas frescas o recogidas del fondo.

6) Detritus orgánico: incluye material de origen animal o vegetal finamente fragmentado y en avanzado estado de descomposición. Fue encontrado en peces de todas las tallas.

7) Restos inorgánicos: en esta categoría se anotó la presencia de granos de arena posiblemente ingeridos cuando el pez se alimenta de presas del fondo.

8) Material no identificado: en este renglón se incluyó material encontrado en los estómagos que no pudo ser identificado.

Hábitos alimenticios.

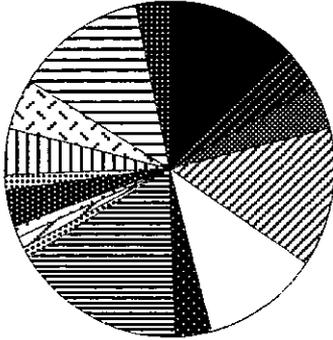
En la Tabla 3 se presentan los resultados obtenidos con cada uno de los cuatro métodos utilizados para el análisis de contenido estomacal. Allí se listan los valores porcentuales de cada tipo de alimento en orden decreciente a fin de facilitar la comparación entre los diferentes métodos. En la Figura 6 se presentan gráficamente estos resultados.

Si bien existen diferencias en el orden de importancia de los diferentes recursos al comparar los resultados obtenidos por cada método, estas no son estadísticamente significativas al compararlos mediante una prueba no paramétrica de correlación de rangos (Spearman) ($P < 0,001$).

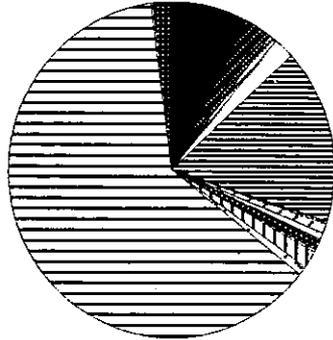
Tabla 3. Resultados del análisis de contenido estomacal de *Caquetaia kraussii* utilizando los métodos de frecuencia de aparición, gravimétrico, numérico y de puntos (en porcentaje).

| APARICION | GRAVIMETRICO | NUMERICO | PUNTOS | |
|------------------|--------------|----------|------------------|------|
| Camarón | 26,1 | 62 | Camarón | 23,5 |
| Cladocera | 20,9 | 16,7 | Copepoda | 23,3 |
| Peces | 20,1 | 7,4 | Cladocera | 12,1 |
| Res. vegetal | 19,2 | 1,9 | Chironomidae | 7,7 |
| Copepoda | 17,9 | 1,9 | Camarón | 6,4 |
| Res. insectos | 7,7 | 1,8 | Peces | 5,8 |
| Res. inorganico | 7,3 | 1,5 | Ceratopogonidae | 5,1 |
| Chironomidae | 6,8 | 1,2 | Ostracoda | 3,9 |
| Escamas | 6,8 | 1,0 | Hemiptera | 3,9 |
| Detritus | 6,4 | 0,9 | Formicidae | 2,8 |
| Ostracoda | 5,6 | 0,9 | Trichoptera | 2,0 |
| Hemiptera | 5,6 | 0,8 | Coleoptera | 1,9 |
| Formicidae | 2,1 | 0,5 | Ephemeroptera | 1,5 |
| Coleoptera | 1,7 | 0,4 | Res. inorgánico | 1,4 |
| Ephemeroptera | 1,7 | 0,4 | Escamas | 0,8 |
| Trichoptera | 1,7 | 0,2 | Odonata | 0,7 |
| Ceratopogonidae | 1,7 | 0,2 | Araña | 0,5 |
| Odonata | 1,3 | 0,1 | Formicidae | 0,3 |
| No identificado | 1,3 | 0,05 | Ostracoda | 0,2 |
| Detritus vegetal | 0,9 | 0,04 | No identificado | 0,1 |
| Araña | 0,4 | 0,01 | Trichoptera | 0,1 |
| | | | Coleoptera | 0,1 |
| | | | Detritus vegetal | 0,1 |

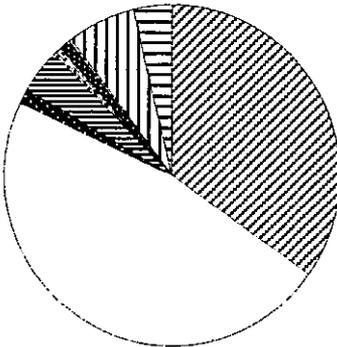
FRECUENCIA DE APARICION



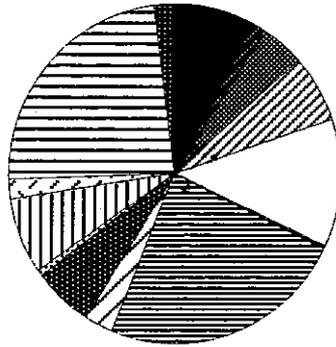
GRAVIMETRICO



NUMERICO



PUNTOS



- RES. VEG
- RES. INORG.
- DETRITUS
- ▨ CLADOCERA
- COPEPODA
- OSTRACODA
- ▨ CAMARON
- COLEOPTERA

- ▨ EPHEMENOP
- ▨ TRICHOPTERA
- HEMIPTERA
- FORMICIDAE
- ▨ DIPTERA
- ▨ RES. INSEC
- ▨ PECES
- ESCAMAS

Figura 6. Resultados del análisis de contenido estomacal de *Caquetataia kraussii* determinados por los métodos de frecuencia de aparición, numérico, gravimétrico y puntos (en porcentaje).

El método de puntos y frecuencia de aparición arrojan valores semejantes, donde los recursos camarón, peces, cladóceros, copépodos y restos vegetales representan más del 70% del total de la dieta. El método gravimétrico presenta al recurso peces como el más importante (62%) seguido por camarones (16,7%) y restos vegetales (7,4%). Ocurre una subestimación de ítems como copépodos y cladóceros (recursos de pequeño tamaño y poco peso) resultando en valores inferiores al 2% del total en peso. Por el contrario, el método de frecuencia numérica presenta a los ítems Copepoda y Cladocera como los de mayor importancia obteniéndose valores de 47,2% y 34,6% respectivamente.

En la discusión se abordaran las ventajas y desventajas de cada uno de estos métodos. Sin embargo, para agrupar la información dada por cada método se calculó el índice de importancia relativa (IRI) para cada recurso (Hyslop, 1980). No se incluyó en este cálculo los resultados del método de frecuencia numérica ya que no toma en cuenta recursos no discretos. Los resultados del índice de importancia indican que el recursos peces ocupan el primer lugar (46,8%), seguido por el recurso camarón (28,6%), restos vegetales (7,9%), Copepoda (6,9%) y Cladocera (4,2%). Dentro de los insectos, los dípteros (Chironomidae) y hemípteros presentan la mayor importancia, seguidos por recursos provenientes del fondo como detritus, restos inorgánicos y restos de insectos.

La presencia de los recursos copépodos y cladóceros como alimentos de una alta importancia en la dieta de la mojarra de río se debe a que aproximadamente el 80% de los ejemplares examinados eran individuos menores de 5 cm (ver punto alimentación por tallas).

En resumen, los resultados obtenidos presentan a *Caquetaia kraussii* como un pez omnívoro con una fuerte tendencia ictiófaga.

Variación de la dieta con la talla.

A fin de determinar si los hábitos alimenticios de *Caquetaia kraussii* varían con el tamaño, los ejemplares fueron agrupados por tallas y se analizaron separadamente sus contenidos estomacales. En la Tabla 4 se resumen los resultados obtenidos por los cuatro métodos aplicados, donde se presentan los valores porcentuales de cada recurso en forma decreciente.

Los peces con una longitud estándar menor de 5 cm (Talla I) consumen principalmente organismos planctónicos (copépodos y cladóceros), camarones y restos vegetales. Si bien los cladóceros aparecen en un porcentaje mayor de estómagos que los copépodos (31% versus 25,3%), estos últimos son superiores tanto en número de individuos consumidos como en peso. El recurso camarón aparece como el ítem más importante en peso (36,3%) y frecuencia de aparición (31%). Los insectos presentan valores relativamente bajos, sin embargo en esta

Tabla 4. Resultados del análisis de contenido estomacal de *Caquetaia kraussii*, en las diferentes tallas, utilizando los métodos de frecuencia de aparición, puntos, gravimétrico y numérico (en porcentaje).

| FRECUENCIA DE APARICION | | | |
|-------------------------|--------------------|--------------------|------------------|
| TALLA I | TALLA II | TALLA III | TALLA IV |
| Cladocera 31,1 | Peces 34,6 | Peces 48,2 | Rest. vegetal 60 |
| Camarón 31,1 | Camarón 28,3 | Rest. vegetal 33,3 | Peces 40 |
| Copepoda 25,3 | Rest. insecto 15,4 | Escamas 18,5 | Escamas 40 |
| Rest. vegetal 17,2 | Rest. vegetal 9,6 | Rest. inorga 11,1 | Rest. inorga 10 |
| Chironomidae 10,3 | Rest. inorga 7,7 | Trichoptera 11,1 | Coleoptera 10 |
| Ostracoda 9,0 | Cladocera 7,7 | Camarón 3,7 | Hemiptera 10 |
| Det. animal 8,8 | Hemiptera 7,7 | Coleoptera 3,7 | Formicidae 10 |
| Peces 8,3 | Escamas 5,8 | Hemiptera 3,7 | |
| Rest. inorga 6,2 | Copepoda 1,9 | Rest. insec 3,7 | |
| Hemiptera 4,8 | Detritus 1,4 | | |
| Ephemenop 2,8 | Coleoptera 1,4 | | |
| Ceratopogo 2,8 | Araña 1,4 | | |
| Escamas 2,8 | Formicidae 1,3 | | |
| Odonata 2,7 | Chironomidae 1,3 | | |
| Formicidae 1,4 | Ceratopogo 1,3 | | |
| Det. vegetal 1,4 | | | |
| Trichoptera 0,7 | | | |

| METODO DE PUNTOS | | | |
|-------------------|-------------------|--------------------|--------------------|
| TALLA I | TALLA II | TALLA III | TALLA IV |
| Camarón 25,3 | Peces 48,1 | Peces 77,0 | Peces 34,7 |
| Copepoda 17,3 | Camarón 29,8 | Rest. vegetal 12,6 | Escamas 31,0 |
| Peces 10,3 | Rest. insec 5,7 | Rest. inorga 2,3 | Rest. vegetal 26,5 |
| Cladocera 8,7 | Rest. inorga 3,5 | Camarón 2,1 | Rest. inorga 4,5 |
| Rest. vegetal 7,7 | Araña 3,4 | Hemiptera 2,1 | Coleoptera 2,3 |
| Hemiptera 7,6 | Rest. vegetal 2,4 | Trichoptera 1,8 | Formicidae 0,6 |
| Chironomidae 6,7 | Chironomidae 2,3 | Escamas 1,5 | Hemiptera 0,5 |
| Ephemenop 4,0 | Hemiptera 2,0 | Rest. insec 0,3 | |
| Ceratopogo 2,8 | Det. animal 1,4 | Coleoptera 0,2 | |
| Odonata 1,1 | Cladocera 1,2 | Formicidae 0,1 | |
| Rest. insec 1,1 | Escamas 0,4 | | |
| Rest. inorga 0,7 | Formicidae 0,4 | | |
| Formicidae 0,6 | Ceratopogo 0,2 | | |
| Ostracoda 0,5 | Coleoptera 0,1 | | |
| Escamas 0,3 | Copepoda 0,1 | | |
| Detritus 0,1 | | | |

Tabla 4. continuación

| METODO GRAVIMETRICO | | | |
|---------------------|-------------------|-------------------|--------------------|
| TALLA I | TALLA II | TALLA III | TALLA IV |
| Camarón 36,3 | Peces 56,6 | Peces 85,8 | Peces 49,0 |
| Peces 15,3 | Camarón 32,3 | Rest. vegetal 3,7 | Rest. vegetal 31,5 |
| Copepoda 9,4 | Rest. insec 2,4 | Rest. inorga 3,1 | Escamas 12,9 |
| Rest. vegetal 8,5 | Rest. inorga 1,7 | Trichoptera 1,2 | Rest. inorga 5,9 |
| Rest. insecto 7,5 | Araña 1,6 | Camarón 0,9 | Hemiptera 0,4 |
| Chironomidae 6,1 | Rest. vegetal 1,5 | Coleoptera 0,7 | Coleoptera 0,1 |
| Cladocera 3,9 | Hemiptera 1,0 | Escamas 0,5 | Formicidae 0,1 |
| Hemiptera 3,9 | Chironomidae 0,9 | Formicidae 0,1 | |
| Detritus 3,6 | Cladocera 0,5 | Rest. insecto 0,1 | |
| Ephemenop 3,6 | Det. animal 0,4 | Hemiptera 0,1 | |
| Odonata 0,6 | Formicidae 0,3 | | |
| Ostracoda 0,2 | Escamas 0,3 | | |
| Rest. inorga 0,1 | Coleoptera 0,3 | | |
| Escamas 0,1 | Copepoda 0,1 | | |

| FRECUENCIA NUMERICA | | | |
|---------------------|------------------|------------------|-----------------|
| TALLA I | TALLA II | TALLA III | TALLA IV |
| Copepoda 55,0 | Cladocera 68,8 | Peces 85,4 | Peces 57,1 |
| Cladocera 30,8 | Peces 10,8 | Trichoptera 10,4 | Coleoptera 14,3 |
| Chironomidae 4,9 | Camarón 8,6 | Camarón 2,1 | Hemiptera 14,3 |
| Camarón 3,6 | Chironomidae 3,4 | Coleoptera 2,1 | Formicidae 14,3 |
| Ceratopogo 2,4 | Copepoda 3,1 | | |
| Ostracoda 1,5 | Coleoptera 1,0 | | |
| Hemiptera 0,7 | Ceratopogo 1,0 | | |
| Peces 0,7 | Hemiptera 1,0 | | |
| Ephemenop 0,2 | Ephemenop 1,0 | | |
| Formicidae 0,1 | Ostracoda 1,0 | | |
| Odonata 0,1 | | | |

talla se reúne el mayor número de ordenes consumidos. Así, las efímeras, odonatos e Hydracarina solo fueron encontrados en estómagos de ejemplares de la Talla I. Dentro de los insectos las larvas de quironómidos y hemípteros son los recursos más importantes tanto en peso, volumen así como en frecuencia de aparición .

El método gravimétrico y el de puntos colocan al recurso peces en la segunda y tercera posición respectivamente, mientras que los dos métodos restantes colocan este ítem en posiciones menos relevantes.

Uniendo los resultados obtenidos de los métodos de frecuencia de aparición, gravimétrico y puntos en el índice de importancia, se obtiene que el recurso camarón junto con cladóceros, copépodos, ostrácodos y peces (principalmente de la familia Characidae) representan aproximadamente el 70% de la dieta de los juveniles de la mojarra de río. Siguen en importancia los restos vegetales y recursos del fondo.

En individuos entre 5 y 9,99 cm de longitud estándar (Talla II) ocurre un incremento en la importancia de los recursos peces, insectos y detritus con una concomitante disminución de alimentos planctónicos. El recurso camarón sigue teniendo una importancia similar a la de la Talla anterior. La presencia de granos de arena en una fracción importante de los estómagos hace suponer que los peces de esta talla combinan su actividad alimentaria entre hábitos bentónicos y pelágicos.

En los ejemplares de la Talla III (10 a 14,99 cm) se acentúa la importancia del recurso peces constituyendo más del 70% del peso, volumen y número de individuos consumidos. Siguen los restos vegetales y recursos del fondo como tricópteros, restos inorgánicos y escamas "viejas".

Por último, en los estómagos de los ejemplares de mayor talla (15 a 19,99 cm) los restos vegetales y los peces representan los ítems más importantes, seguidos por insectos de los ordenes Hemiptera, Coleoptera y Formicidae. De igual forma se presentan restos inorgánicos en una alta proporción de los estómagos analizados.

En la Figura 7 se haya resumida toda la información anterior, presentandose los cambios en la importancia de algunos de los recursos en relación al tamaño del pez.

Variación estacional de la dieta.

A fin de conocer si existen cambios en los tipos de alimentos consumidos entre las dos estaciones climáticas, se trataron por separado los resultados obtenidos del análisis de contenido estomacal. En la Figura 8 se resumen estos resultados.

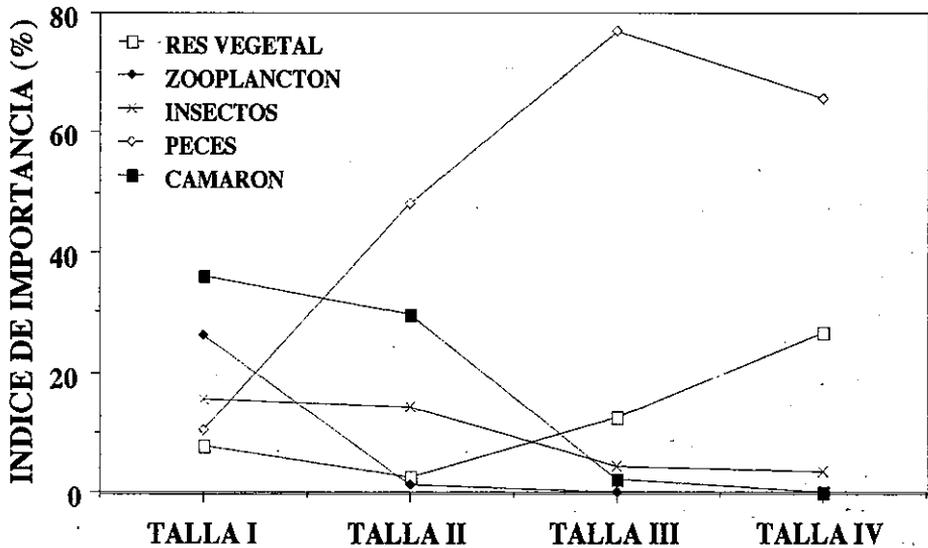


Figura 7. Cambio en la importancia de los recursos consumidos por *Caquetaia kraussii* con el tamaño.

Durante la época de lluvias los recursos más importantes en la dieta de *C. kraussii* fueron los camarones, copépodos y cladóceros, los cuales constituyeron más del 60 % del total tanto en número de individuos consumidos, frecuencia de aparición y volumen, seguidos por los restos vegetales, peces e insectos de los órdenes Hemiptera y Diptera. El resto de los recursos presentaron valores relativamente bajos con respecto a los anteriores.

En la época de sequía se observó un incremento en el consumo de los recursos peces y restos vegetales, y junto con los camarones y dípteros (Chironomidae) constituyeron los ítems de mayor importancia. De igual forma ocurre una disminución notable en el consumo de plancton (copépodos y cladóceros). Los resultados del método de frecuencia numérica muestran un aumento en el consumo de cladóceros durante la época de sequía, pasando a ocupar el primer lugar y representando un 56,98% del total de individuos consumidos. Los copépodos, que durante la época de lluvias constituían el 57,2% del total, disminuyeron su importancia pasando a representar tan solo el 4,5% del total de organismos ingeridos durante la sequía.

Los insectos de origen alóctono, como hormigas y arañas terrestres, así como el detritus, incrementan su importancia en la dieta de la mojarra de río durante la época de sequía.

Debido al gran número de individuos de las menores tallas, se analizó a cada talla por separado en las dos épocas del año. En la Figura 9 se presentan los resultados de los métodos numérico y gravimétrico.

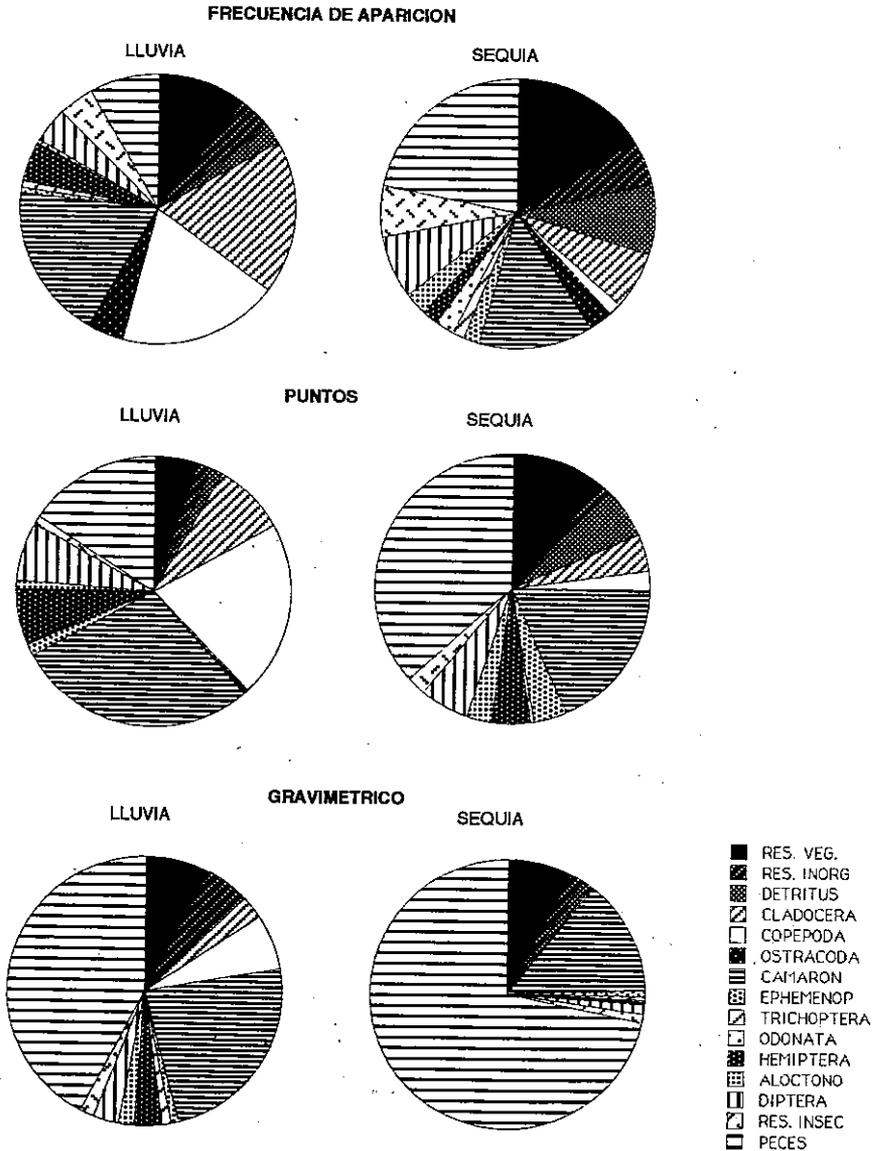


Figura 8. Variación de los hábitos alimenticios de *Caquetaia kraussii* en la época de sequía y lluvias determinada por los métodos de frecuencia de aparición, puntos y gravimétrico (en porcentaje)

Durante la sequía el recurso cladóceros representa más del 60% de la dieta de los individuos menores de 5 cm de longitud, mientras que en la época de lluvias los copépodos son los más consumidos tanto en número como en peso. En individuos mayores de 5 cm de longitud, los organismos planctónicos, camarones e insectos acuáticos son los de mayor importancia durante las lluvias, mientras que en la sequía los ítems peces, restos vegetales y material del fondo constituyen más del 80% de la dieta.

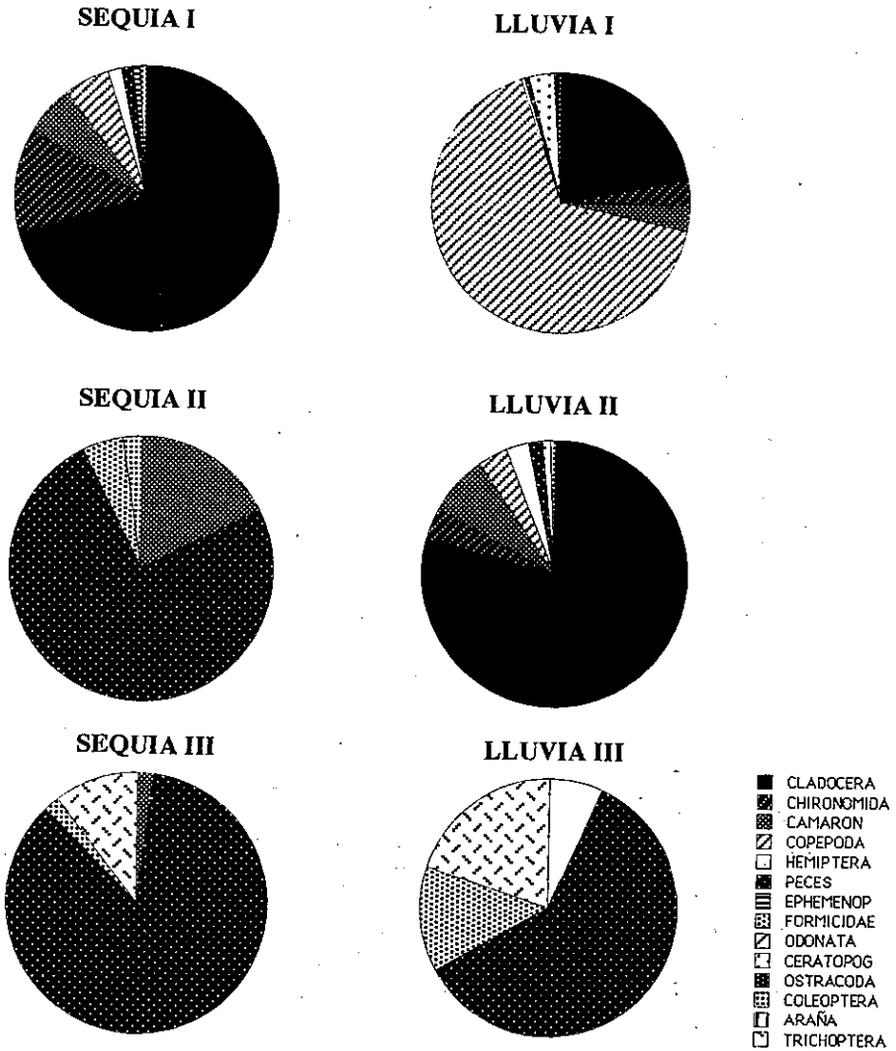


Figura 9. Variación estacional de la dieta de *Caquetaia kraussii* en las diferentes tallas determinada por el método numérico. (en porcentaje)

Diversidad de la dieta.

Los índices de diversidad de la dieta para cada talla junto con el número de recursos consumidos en cada una de ellas se muestran en la Figura 10, donde se observa una disminución en el número de tipos de alimentos consumidos a medida que el pez crece. La diversidad sigue un patrón similar a excepción de la Talla I donde si bien se consume el mayor número de recursos el valor del índice de diversidad es menor que en la Talla II. Esto se puede deber a que algunos de estos recursos (p. ej. copépodos, cladóceros y camarones) son muy consumidos, sesgando la equidad y por ende modificando sustancialmente el índice.

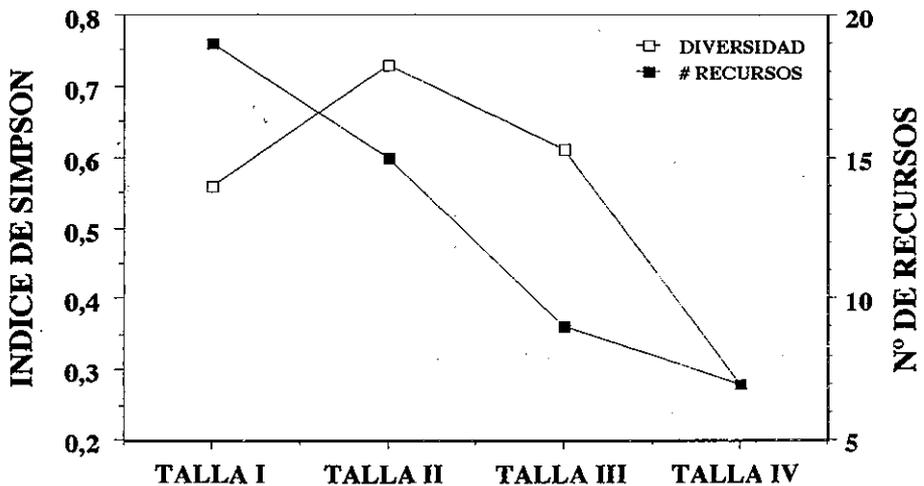


Figura 10. Diversidad de la dieta de *Caquetaia kraussii* y el número de recursos consumidos en las diferentes tallas estudiadas.

Reproducción.

Proporción machos-hembras.

De los 505 ejemplares de *Caquetaia kraussii* examinados de los meses abril de 1989 a marzo de 1990, 225 (44,5 %) eran hembras y 222 (44 %) machos, no pudiéndose determinar el sexo de 58 ejemplares (11,5 %) debido a que en individuos juveniles menores de 2 cm las gónadas son transparentes y muy finas, dificultándose su ubicación y extracción. De los 124 ejemplares analizados de noviembre de 1990 y enero de 1991 se encontraron 67 machos (54 %) y 57 hembras (46 %).

En la Figura 11 se presenta el número total de machos y hembras por mes. El valor medio de la relación entre el número de machos y hembras fue 0,99:1, no siendo esta proporción estadísticamente significativa y encontrándose muy cercana a la proporción esperada de 1:1.

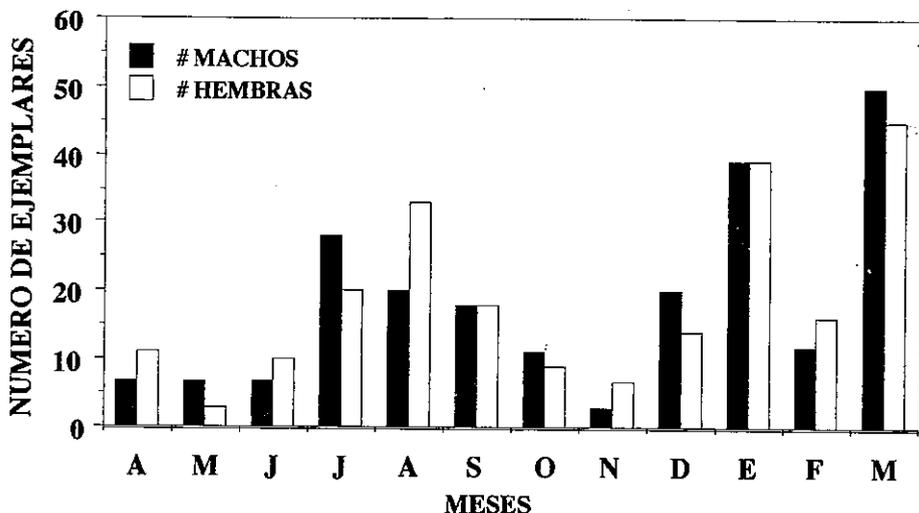


Figura 11. Número mensual de machos y hembras de *Caquetaia kraussii* entre abril 1989 y marzo de 1990.

Epoca de madurez sexual y desove

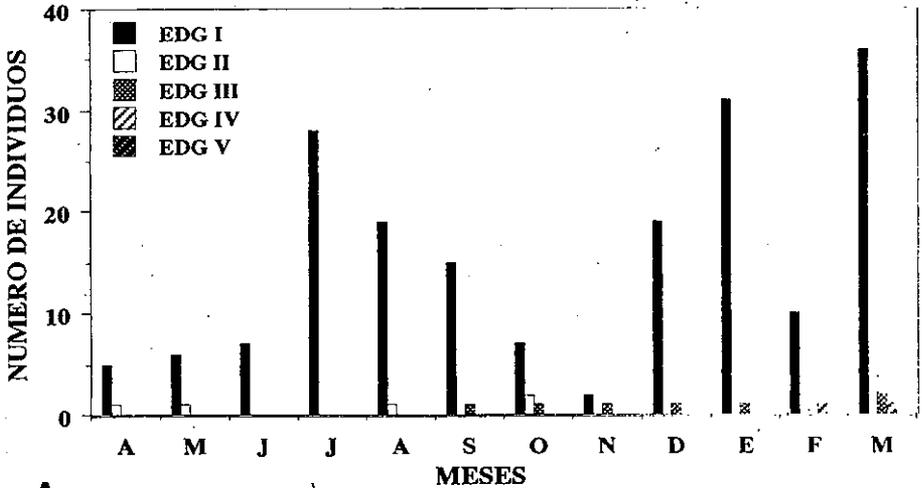
En los 12 meses de muestreo consecutivo de abril de 1989 a marzo de 1990, se encontró que un 85,7 % de los ejemplares colectados se encontraban en el estado de madurez I, lo que corresponde a individuos jóvenes que no han entrado en el proceso reproductivo. Un 8,9 % de los ejemplares se encontraban en el estadio II (estado de reposo), un 2,7 % en el estadio III (maduración), un 2,1 % en el IV (madurez), un 0,5% en el estadio V y, finalmente, un 0,2 % en el estadio VI (postdesove).

Los individuos en estadios III, IV y V se consiguieron en los meses de septiembre de 1989 a abril de 1990, los cuales corresponden a finales de la época de lluvia y durante la época de sequía, encontrando en el mes de abril un solo ejemplar (hembra) en estadio VI (postdesove) (Figura 12).

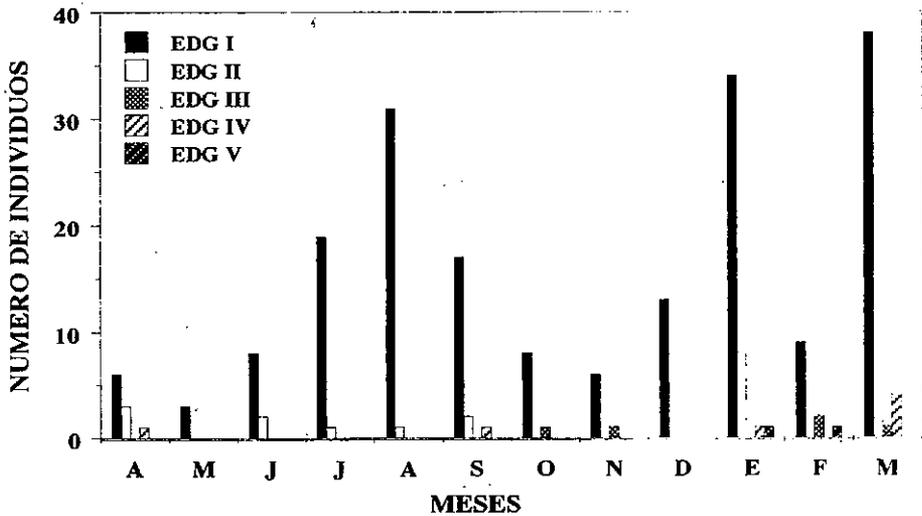
En los meses de enero, febrero y marzo de 1990 se encontró el mayor número de ejemplares (tanto machos como hembras) en estados de maduración gonadal próximos al desove (IV y V), lo que indica un pico reproductivo durante

la mitad y final de la época de sequía.

De los ejemplares analizados de noviembre de 1990 y enero de 1991 se tiene 65,1 % de individuos en estadio I, 8,1 % en estadio II, 19,5 % en estadio III, 5,7 % en estadio IV y 1,6 % en estadio V.



A



B

Figura 12. Número mensual de individuos de *Caquetaia kraussii* en los diferentes estadios de desarrollo gonadal (EDG) A) machos; B) hembras.

Indice gonadosomático (IG)

En la Tabla 5 se muestran los índices gonadosomáticos medios mensuales tanto para hembras como para machos, calculados para todos los ejemplares excluyendo aquellos en estadio I, es decir, los juveniles que no han llegado a la madurez sexual.

Tabla 5. Valores mensuales del Indice gonadosomático de hembras y machos de *Caquetaia kraussii*.

| MES | HEMBRAS | MACHOS |
|---------------|---------|--------|
| Abril-89 | 0,84 | 0,06 |
| Mayo-89 | ---- | 0,08 |
| Junio-89 | 0,19 | ---- |
| Julio-89 | 0,14 | ---- |
| Agosto-89 | 0,08 | ---- |
| Septiembre-89 | 3,24 | 0,19 |
| Octubre-89 | 1,01 | 0,46 |
| Noviembre-89 | 3,89 | 0,14 |
| Diciembre-89 | ---- | 0,15 |
| Enero-90 | 1,23 | 0,10 |
| Febrero-90 | 1,68 | 0,14 |
| Marzo-90 | 0,70 | 0,08 |

Los valores del índice gonadosomático en las hembras son mayores que en los machos, esto se debe a que las gónadas femeninas son más voluminosas, grandes y pesadas que los testículos, lo que resulta en valores relativamente mayores. Para los machos los valores medios del IG son más altos en los meses de septiembre a febrero, con un pico máximo en el mes de octubre. En cuanto a las hembras los mayores valores se encuentran en los meses de septiembre a febrero con dos picos máximos: uno en septiembre y otro en noviembre; en el mes de octubre se tiene un valor relativamente bajo, lo cual puede deberse a que es el resultado de un solo ejemplar.

En general, tanto para machos, como para las hembras, los valores más altos del índice gonadosomático se consideran como correspondientes a una mayor actividad reproductiva, mientras que los más bajos corresponden a la reabsorción o producción de ovocitos o reorganización ovárica (Carvajal, 1982). Así, se observa que *C. kraussii* presenta la mayor actividad reproductiva a finales de la época de lluvias y durante de la época de sequía.

Fecundidad.

La fecundidad de *Caquetaia kraussii* fue calculada en base a 16 hembras en estadios de madurez sexual III y IV, con longitudes estándar de 9,31 cm a 14,50 cm. En la Tabla 6 se presentan las longitudes estándar y pesos de estas hembras, así como el peso total de las gónadas y el número de huevos estimado para cada una de ellas. No se encontró ninguna relación entre la talla y el número total y relativo de ovocitos, ni entre estos últimos y el peso del ejemplar.

La fecundidad absoluta varió entre 2008 a 5570 ovocitos con una media de 3804 y una desviación estándar de 857,6. Así mismo, la fecundidad relativa varió entre 26,48 a 76,80 ovocitos/gr de pez, con una media de 41,07 ovocitos/gr pez y una desviación estándar de 13,06.

Crecimiento.

Con el análisis de la relación longitud-peso se obtuvo una función exponencial para las hembras de *Caquetaia kraussii* de $\log Y = -4,559 + 3,0999 \log X$ con un valor de $r^2 = 0,9951$, y $\log Y = -4,547 + 3,0931 \log X$ con un $r^2 = 0,9972$ para los machos.

El crecimiento de la mojarra de río, tanto para machos como hembras, es isométrico debido a que los valores de las pendientes son muy cercanos a 3. El valor de la pendiente en las hembras ($b = 3,0999$) es ligeramente superior a la obtenida para los machos ($b = 3,0931$), sin embargo, los peces examinados de mayor tamaño eran machos.

INVESTIGACIÓN ESTE MÉTODO

Tabla 6. Fecundidad absoluta y relativa de *Caquetaia kraussii*, calculada en base a 16 hembras colectadas en el Hato "El Frío".

| LARGO ESTANDAR (mm) | PESO EJEMPLAR (gr) | PESO OVARIOS (gr) | FECUNDIDAD ABSOLUTA | FECUNDIDAD RELATIVA |
|------------------------|-----------------------|----------------------|------------------------|------------------------|
| 93,1 | 38,7 | 1,507 | 2008 | 51,88 |
| 94,8 | 40,8 | 2,126 | 3133 | 76,80 |
| 110,0 | 63,3 | 1,555 | 3579 | 56,54 |
| 121,7 | 95,3 | 6,039 | 3551 | 37,27 |
| 124,6 | 97,8 | 4,139 | 3680 | 37,63 |
| 125,8 | 94,2 | 3,457 | 2753 | 29,23 |
| 127,4 | 106,2 | 4,762 | 4776 | 44,97 |
| 131,9 | 109,3 | 0,873 | 4741 | 43,18 |
| 134,7 | 111,7 | 2,030 | 3081 | 27,58 |
| 134,7 | 118,8 | 3,850 | 4043 | 34,04 |
| 135,0 | 109,1 | 1,899 | 5570 | 51,05 |
| 135,4 | 115,7 | 2,873 | 3974 | 34,35 |
| 137,3 | 128,5 | 4,746 | 4019 | 31,28 |
| 139,4 | 133,7 | 1,356 | 4512 | 33,74 |
| 148,2 | 137,6 | 2,609 | 3644 | 26,48 |
| 154,0 | 200,0 | 5,431* | 4497** | |

X= 3804
DS= 857,59

X= 41,07
DS= 13,06

* Peso de una sola gónada

** Fecundidad absoluta calculada para una sola gónada

Abundancia relativa.

En la Figura 13 se presentan los resultados de la abundancia relativa de *Caquetaia kraussii* en los diferentes tipos de hábitats definidos en el punto de descripción de las estaciones de muestreo, con respecto al número total de individuos de las diferentes especies y con respecto al número total de otros cíclidos. Se observa que los valores más altos tanto para la abundancia relativa total como la abundancia relativa de cíclidos, en orden decreciente, están en ambientes lénticos tales como lagunas naturales temporales, préstamos temporales, esteros, caños inactivos, lagunas de inundación artificiales temporales y charcos temporales. Los menores valores se registran para caños funcionales e intermedios y para el canal principal del Caño Guarítico.

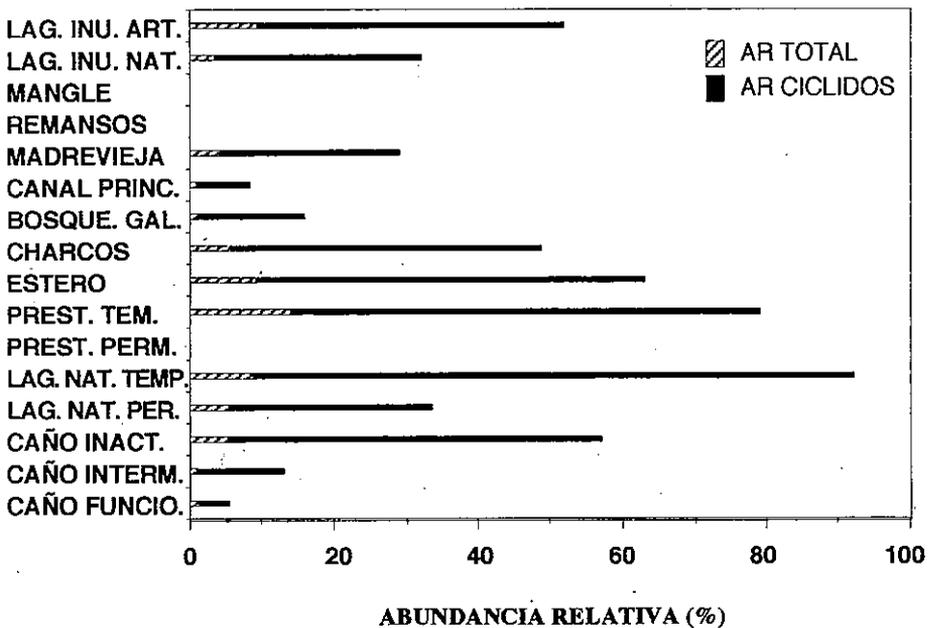


Figura 13. Abundancia relativa de *Caquetaia kraussii* en los diferentes hábitats muestreados en el Hato "El Frío".

Si bien la mojarra de río está presente todo el año en la comunidad, los mayores valores de abundancia relativa con respecto a la familia Cichlidae corresponden a los meses de junio a noviembre, mientras que la abundancia relativa total es mayor de junio a agosto y de diciembre a marzo (Figura 14)

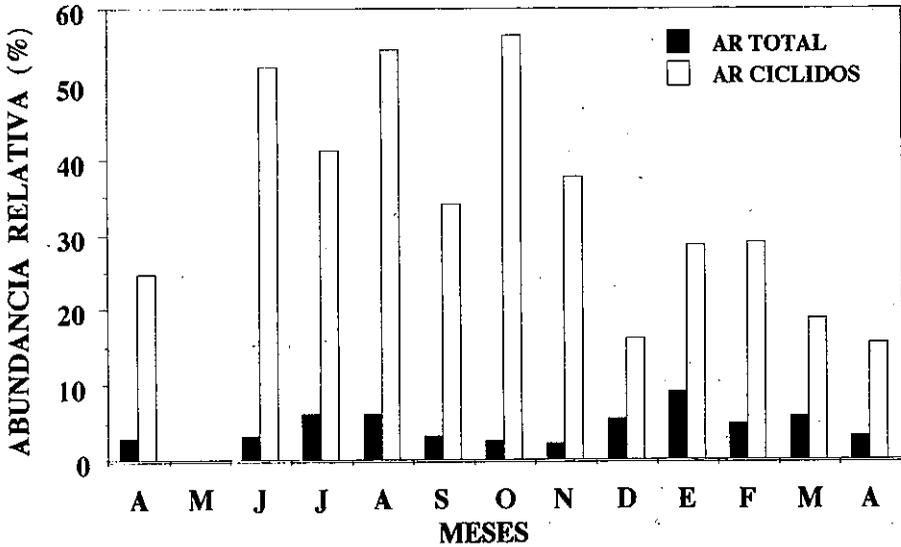


Figura 14. Abundancia relativa mensual de *Caquetaia kraussii* entre abril 1989 y marzo 1990.

Las estaciones Caño Mucuritas y Caño Macanillal fueron muestreadas sistemáticamente (12 meses). En términos generales y comparando la abundancia relativa de *Caquetaia kraussii* en los dos caños, ésta fue mayor en el Caño Mucuritas (caño inactivo), llegando incluso a ser el único cíclido colectado (100 %) en el mes de octubre. En el Caño Macanillal (caño intermedio) los valores más altos de abundancia relativa se observaron en octubre, diciembre y enero, en contraste con el Caño Mucuritas donde se observaron en abril, junio, julio, agosto, octubre, noviembre y febrero.

Parasitosis

De los 629 ejemplares examinados de *Caquetaia kraussii* se encontró que un 5,9 % (37 individuos) estaban parasitados por el nemátodo ubicado en el tejido conectivo del tracto digestivo y gónadas. El 52,6 % de los individuos parasitados correspondieron a ejemplares de la Talla III y un 23,7% de la Talla IV, el 23,7% restante a individuos de las Talla I y II.

Así mismo, de los 37 ejemplares parasitados, 28 (75,7 %) fueron machos y 9 (24,3 %) hembras. El 86,5 % corresponde a ejemplares colectados a finales de la época de lluvias y principio y finales de la época de sequía.

Por otra parte, se ha encontrado a un argúlido ectoparásito (*Dolops* sp)

en la región dorsolateral de la cabeza (Gomez, com. pers.)

Depredación

Caquetaia kraussii es utilizada como recurso importante por aves y reptiles así como por otras especies de peces. En estudios de contenidos estomacales de diferentes grupos de peces provenientes del mismo sistema hidrológico del Hato "El Frío", se ha encontrado que el caribe capaburro, *Pygocentrus caribe*, las guabinas *Hoplias malabaricus*, las payaras *Hydrolyscus scomberoides* y el bagre sapo *Parauchenipterus galeatus* consumen juveniles y/o adultos de la mojarra de río.

Así mismo, en el Hato "El Frío", el gabán huesito *Mycteria americana* consume a la mojarra de río, encontrándose en un 47 % de las regurgitaciones, lo que corresponde al quinto ítem más importante y representando una biomasa de 298 gr (2,1 % del total) en la dieta de dicha ave (Gonzalez-Novoa, común. pers.). La baba, *Caiman cocrodrilus* y numerosas aves Ciconiiformes también consumen a *C. kraussii*.

DISCUSION.

La mojarra de río, *Caquetaia kraussii*, ha sido considerada entre las especies de peces de agua dulce potencialmente adecuadas para el cultivo (Hauschild, 1981; Cervigón, 1983). En los años 60 y 70, esta especie fue sembrada en numerosos embalses y lagunas del norte de Venezuela ocurriendo una rápida y alarmante expansión en la Cuenca del Orinoco (Lasso, 1989).

Caquetaia kraussii presenta una serie de características que la hacen exitosa en diferentes condiciones ambientales como son la resistencia a aguas con baja concentración de oxígeno, amplia tolerancia a la salinidad, temperatura, alcalinidad, pH y dureza del agua, además de una alimentación omnívora y una reproducción durante todo el año con cuidado parental de huevos y juveniles (Hurtado, 1975; Infante y Labar, 1977; Infante, 1979, 1981; Carvajal, 1982; Cervigón, 1983; Winemiller, 1989a, 1989b; Winemiller y Taphorn, 1989).

En vista de todas estas condiciones, muy bien fundamentada estaba la pregunta de Mago-Leccia (1978): "¿Qué efecto a largo plazo tendrá esta especie sobre una de las ictiofaunas más extraordinarias y desconocidas de América del Sur?". Ya se están viendo los efectos de la expansión de la mojarra de río fuera de su área de distribución natural, tanto en sistemas lénticos como lóticos. Infante (1979) señala que *C. kraussii* es la especie dominante en el Lago de Valencia después de desplazar a *Hoplias malabaricus* que según Mago-Leccia (1978) era la especie más común en dicho lago. Carvajal (1982) menciona que la mojarra de río ha invadido el curso superior del río Campoma y Lagunas de Campoma y Buena Vista en el Estado Sucre, desapareciendo las principales especies de interés comercial del área como *Centropomus parallelus*, *Hoplosternun littorale* e *Hypostomus plecostomus*.

Con este trabajo se intenta incrementar la información sobre la historia de vida de *Caquetaia kraussii* y, aunque es muy pronto para predecir su impacto sobre el resto de la ictiofauna llanera, es un punto de partida para futuras investigaciones.

Dentro de los tipos de hábitats muestreados en el sistema hidrológico del Hato "El Frío" en el Estado Apure, *C. kraussii* presenta una abundancia relativa mayor en ambientes lénticos, como lagunas y préstamos, en relación a ambientes lóticos (caños y ríos).

En 1965 algunos caños del Hato "El Frío" fueron modificados por la construcción de tapas y terraplenes, pasando de un estado funcional, de aguas corrientes, a inactivos, asemejándose a sistemas lénticos (Ayarzagüena, 1980). El Caño Mucuritas es considerado como un caño inactivo mientras que el Caño Macanillal presenta características intermedias entre un ambiente léntico y uno

lótico (caño intermedio). Las abundancias relativas de la mojarra de río en estas dos localidades reafirma la observación de que esta especie prefiere aguas tranquilas ya que en el Caño Mucuritas (inactivo) el número de individuos colectados fue mucho mayor con respecto a las muestras del Caño Macanilla (intermedio).

De igual forma, *C. kraussii* se presenta en gran número de cuerpos de agua temporales como charcos y pequeñas lagunas, así como una abundancia relativa alta durante la época de sequía, lo que demuestra gran capacidad para adaptarse a hábitats temporales sujetos a importantes cambios estacionales. Todas estas observaciones están de acuerdo con lo señalado por Royero y Lasso (1992) de que la mojarra de río ha alcanzado un gran éxito en ambientes de aguas tranquilas y cuerpos de aguas cerrados de origen o colonización reciente, donde la diversidad de especies es baja.

Las áreas inundables de los llanos venezolanos están sometidas a grandes cambios debido a la bioestacionalidad climática. Durante la época de lluvias ocurre un incremento importante del área y volumen de los diferentes cuerpos de agua (Machado-Allison, 1990), así como cambios físico-químicos de gran magnitud debido a una mezcla entre las aguas estancadas, las de lluvia y las de los ríos (López-Hernández *et al.*, 1986a, 1986b). De igual forma ocurre un incremento importante en la fauna y flora acuática (Bulla *et al.*, 1980). La abundancia de alimento (fito y zooplancton, fases larvales de insectos acuáticos), el incremento del área y tipos de hábitats (plantas acuáticas, riberas cubiertas, bosques inundados) y los cambios físicoquímicos del agua (nutrientes, temperatura, oxígeno, pH), hacen del período de lluvias el más favorable para la reproducción de los peces (Lowe-McConnell, 1987; Galvis *et al.*, 1989; Machado-Allison, 1990).

Numerosas investigaciones realizadas en la zona tropical indican que la mayoría de los peces de agua dulce se reproducen al comienzo o durante la época de lluvias (Lowe McConnell, 1964, 1969; Mago-Leccia, 1970; López y Machado-Allison, 1975; González, 1980; Barrera, 1981; Brull, 1983; Machado-Allison, 1982, 1987; Provenzano, 1984; Galvis *et al.*, 1989; Winemiller, 1989a). En contraste, los peces de la familia Cichlidae, si bien pueden tener un pico de reproducción en la época de lluvias, se reproducen durante todo el año, tanto en sistemas lénticos como en lóticos (Lowe McConnell, 1969; Taphorn y Lilyestrom, 1984; Winemiller, 1989a).

La presencia de juveniles de *Caquetaia kraussii* durante todo el período de estudio (12 meses) en los llanos inundables del estado Apure, indica que esta especie presenta una reproducción continua, sin embargo se presentan dos picos reproductivos, uno a inicio del período de lluvias y otro a mitad de la estación de sequía. Infante y LaBar (1977) e Infante (1979) mencionan que la mojarra de río, en el Lago de Valencia, se reproduce durante todo el año pero lo hace con

mayor intensidad durante el período de lluvias. Carvajal (1982) dice que *Caquetaia kraussii* presenta una reproducción continua en la Laguna de Campoma, Edo. Sucre y Winemiller (1989a) hace la misma observación comparando la reproducción de esta especie en ambientes lénticos y lóticos del Estado Portuguesa.

Las diferentes estrategias en la historia de vida de los peces neotropicales son las respuestas a las presiones selectivas o condiciones impuestas por sus respectivos biotopos (Machado-Allison, 1990). Winemiller (1989a) incluye a *C. kraussii* entre las especies con una estrategia de equilibrio ("Equilibrium strategy") y de forma general, Lowe McConnell (1987) ubica a la mayoría de los cíclidos americanos como "desovadores acíclicos de pequeñas cantidades". Así mismo, dentro de la clasificación propuesta por Machado-Allison (1990), la mojarra de río estaría dentro de las especies que cumplen todo su ciclo biológico en el área de estero y caños inundables. En todos los casos, e independientemente del tipo de clasificación, los cíclidos, y por ende *Caquetaia kraussii*, presentan una serie de características como son el cuidado parental de huevos y juveniles, reproducción acíclica o no estacional, ovocitos relativamente grandes y baja fecundidad; además, la mayoría de las especies americanas, tienen una alimentación omnívora y hábitos sedentarios (Señaris, 1991).

En este estudio se obtuvo una fecundidad media absoluta para 15 hembras entre 9 y 15 cm de longitud de 3804 huevos, valor inferior al obtenido por Infante y LaBar (1977) (6266 huevos), Parco (1978) (4832 huevos) y Carvajal (1982) (5052 huevos) calculado con ejemplares mayores de 14 cm de longitud estandar. Bagenal (1971) y Lowe McConnell (1987) afirman que el número de huevos incrementa con el peso, longitud o edad del ejemplar, sin embargo, en este estudio así como en otros (Carvajal, 1982; Galvis *et al*, 1989), no se ha encontrado relación directa entre la fecundidad y la longitud estándar o el peso, por lo que esta observación no parece ser adecuada para explicar las mayores fecundidades reportadas para *C. kraussii*.

Si bien la información que se posee no es suficiente para explicar las diferencias entre los valores de fecundidad obtenidos, es posible que estas se deban a variaciones individuales o influencias de la época del año en la que se produce la maduración o al ambiente donde se desarrolle la población (lagos y embalses versus ríos y áreas inundables). Es posible que en estos últimos hábitats, recientemente invadidos, la mojarra de río se encuentre en un proceso de adaptación o que las condiciones ambientales pueden no ser tan favorables.

En términos relativos la fecundidad de *C. kraussii*, al igual que la de la mayoría de los cíclidos, es baja. En contraste, la supervivencia de los juveniles es alta debido a la protección y cuidado parental de huevos y juveniles, lo que reduce significativamente la depredación. Winemiller (1989a) afirma que el cuidado parental aumenta la supervivencia de los juveniles reduciéndose las

fluctuaciones en las densidades locales de una población. Esta observación se vería reafirmada al observar las abundancias de *C. kraussii* en ambientes como los caños Macanilla y Mucuritas donde las densidades poblacionales de la mojarra de río, con respecto a toda la comunidad, son poco variables.

Por el contrario, ocurren fuertes variaciones en la densidad de *C. kraussii* con respecto a las otras especies de cíclidos de la comunidad, lo cual puede deberse a diferencias en el tiempo de reproducción entre especies. Esto, sin duda, disminuiría la relaciones interespecíficas entre los cíclidos, ya que se disminuye la presión por sitios de desove y alimentos para peces de una misma talla. Sería conveniente el estudio de la ecología reproductiva del resto de las especies de cíclidos en las áreas inundables del Hato "El Frío" para visualizar si existe segregación temporal o espacial en la reproducción. La existencia de un pico reproductivo de *C. kraussii* durante la sequía podría apuntar en la idea de una segregación temporal en la reproducción, y aunque este período teóricamente es el menos favorable, puede ser compensado por una alimentación generalista, cuidado parental y baja competencia potencial entre juveniles de las especies en busca de albergue y recursos alimentarios.

El estudio de la explotación de recursos provee una forma rápida de visualizar una organización preliminar de la importancia relativa de las interacciones entre los miembros de una comunidad (Winemiller, 1989b). Se han propuesto diferentes metodologías para el análisis de contenidos estomacal y algunas de sus ventajas y desventajas son discutidas por Hynes (1950), Prejs y Colomine (1981) y Hyslop (1980) entre otros.

Hynes (1950) señala que los resultados obtenidos por el método gravimétrico, puntos, numérico y frecuencia de aparición arrojan aproximadamente los mismos resultados si el pez tiene una dieta amplia y el número de individuos examinados es elevado. En este estudio se encontró que no existen diferencias estadísticamente significativas entre los resultados obtenidos por el método de frecuencia de aparición, puntos y gravimétrico, sin embargo se nota diferencias en el orden de importancia de ciertos recursos, así como su contribución porcentual en la dieta de *Caquetaia kraussii*.

El método de frecuencia numérica sobrestima recursos de pequeño tamaño los cuales son consumidos en gran cantidades como es el caso de organismos planctónicos. Por consiguiente ocurre una subestimación de alimentos de volumen relativo grande, los cuales son consumidos en número reducido, como los peces y camarones. Así mismo este método no toma en cuenta recursos no discretos, como restos vegetales y detritus, los cuales, sin duda pueden tener gran importancia en la dieta del pez. La utilización de este método sería conveniente en aquellos peces cuya dieta esta fundamentada por recursos discretos y de tamaño y volumen semejante.

El método gravimétrico por el contrario, realza recursos de gran

volumen y peso, mientras que los alimentos de pequeño tamaño (peso relativo mucho menor) son casi despreciados. Hyslop (1980), además señala que las soluciones preservativas y la cantidad de líquido remanente en el momento de pesar la muestra introducen errores importantes en los resultados.

En general, los métodos de frecuencia de aparición y el de puntos son de rápida y fácil aplicación, y en este estudio se han obtenido resultados muy semejantes entre ellos. Si bien por separado estos métodos ofrecen una información parcial sobre el número de individuos que consumen cierto recurso y el volumen que este representa, la unión de ambos puede generar una información adecuada. Se ha discutido mucho la subjetividad de la estimación del volumen que representa cada recurso en el método de puntos (Hynes, 1950; Hyslop, 1980). Así mismo, y como se pudo constatar en este estudio, la forma de agrupar espacialmente un recurso (más o menos compactado) para la estimación de su volumen relativo, puede introducir importante variación.

Los resultados del análisis del contenido estomacal de la muestra estudiada de *Caquetaia kraussii* en los llanos inundables del Estado Apure, muestran a esta especie como omnívora con una tendencia fuertemente ictiófaga. Infante y Labar (1977), Infante (1979), Pereira *et al* (1981) y Machado y Royero (1986) mencionan a la mojarra de río como una especie omnívora mientras que Carvajal (1982) afirma que se trata de un pez carnívoro específicamente entomófago y Winemiller (1989b) que es un piscívoro.

Las diferencias en los recursos consumidos por las diferentes poblaciones de *C. kraussii* estudiadas pueden deberse a las características particulares de los sistemas donde habitan. Así, por ejemplo, Prejs y Prejs (1987) muestran diferencias en las dietas de *Papiliochromis ramirezi* en un estero y en un préstamo. De forma general, Lowe McConnell (1987) afirma que la mayoría de los peces muestran cierta plasticidad en sus dietas, ya bien por cambios de crecimiento y cambios de biotopos, así como la disponibilidad estacional, ciclos lunares o por la selección de ciertos recursos a gustos individuales.

Cambios en la dieta relacionados con el tamaño del pez ha sido señalados por números autores (Hynes, 1950; Nikolsky, 1963; Infante, 1979, 1984; Zaret, 1980; Machado-Allison y García, 1986; Winemiller, 1989b), entre otros. Sin duda el tamaño del cuerpo, y por ende el de la boca, constituye una característica muy importante en el intervalo de partículas comestibles potenciales (Winemiller, 1989b). Así vemos que los juveniles de *C. kraussii* consumen recursos de pequeño tamaño principalmente organismos planctónicos. Estos hábitos planctónicos son sustituidos, a medida que el pez crece, por hábitos pelágico-bentónicos ya que ocurre un incremento importante en el consumo de peces, restos vegetales y material proveniente del fondo. Resultados similares son reportados por Infante (1979) estudiando a la mojarra de río en el Lago de Valencia y Winemiller (1989b) en el Caño Maraca, Edo. Portuguesa.

A la par de un cambio en el tipo de alimentos consumidos con el tamaño del pez, se evidenció una disminución en el número de recursos utilizados, sugiriendo una especialización alimentaria a medida que el pez crece. Observaciones similares han sido señaladas en diferentes especies de peces en los Llanos de Venezuela por Machado-Allison (1986) y Winemiller (1989b).

Winemiller (1989b) propone 3 posibles factores que están involucrados en un cambio ontogenético de la dieta en piscívoros: 1) el pequeño tamaño corporal de los juveniles los limita a consumir partículas de tamaño relativo pequeño; 2) cambios en los recursos disponibles (en ambientes estacionales) los cuales coinciden con el crecimiento de los peces y 3) cambios en las proporciones corporales asociados a una mayor especialización trófica basándose en una dinámica de maximización del número de presas versus energía por recursos consumidos.

Así mismo, numerosos autores han reportado cambios en la dieta con la estacionalidad climática (Mago-Leccia, 1970; Goulding, 1980; Lowe McConnell, 1987; Goulding *et al*, 1988; Machado-Allison, 1990, entre otros). En *Caquetaia kraussii* se observaron cambios en el consumo de algunos recursos entre la época de lluvia y la de sequía. Si bien durante la época de lluvias los alimentos más importantes lo constituían los organismos planctónicos, camarones e insectos acuáticos, estos fueron sustituidos, en importancia, por peces, restos vegetales y alimentos del fondo en la época de sequía. Infante (1979, 1981) nota de igual forma, un incremento en el consumo de los ítems peces y organismos bénticos durante la sequía.

El aumento en el consumo del recurso peces durante la sequía puede explicarse fácilmente, ya que durante esta época del año ocurre una disminución importante del área que ocupan los cuerpos de agua, sucediéndose una "concentración" de la ictiofauna. En este momento las especies ictiófagas encuentran un óptimo de alimentación a causa de una gran disponibilidad de presas (Galvis *et al*, 1989).

Machado-Allison (1990) asevera que durante la sequía los peces son más especialistas e incluso, algunas especies, pueden dejar de ingerir alimento. Winemiller (1989b) observa un incremento importante en el número de estómagos vacíos durante la sequía, sin embargo presenta a algunas especies que muestran una alimentación más generalizada (mayor número de recursos) durante este período, mencionando entre ellas a *Caquetaia kraussii*. En este estudio se observó un ligero aumento en el número de estómagos vacíos en sequía y una disminución en el porcentaje promedio de la llenura estomacal y en la diversidad de la dieta, debido no por la disminución del número de recursos sino por un sesgo de la equidad debido al gran consumo de recursos como peces y restos vegetales.

En individuos de *C. kraussii* menores de 5 cm de longitud estándar, se observó un cambio muy importante en el consumo de cladóceros y copépodos.

Si bien durante las lluvias, los copépodos representaron ampliamente el recurso más importante, los cladóceros lo fueron durante la sequía y el valor de los copépodos fue significativamente menor.

Los copépodos han sido reportados como de menor importancia que los cladóceros en las dietas de los peces (Goulding *et al.*, 1988). Sería muy interesante estudiar las variaciones en la abundancia de estos organismos en las dos estaciones climáticas, a fin de correlacionar el cambio observado en la dieta de los juveniles de la mojarra de río e indagar sobre los hábitos oportunistas de esta especie y la disponibilidad de recursos.

La mayoría de los cíclidos presentan dimorfismo sexual y el macho tiende a ser más grande y corpulento que la hembra. Debido a esto se determinó la relación longitud estándar-peso para machos y hembras por separado. Las relaciones obtenidas indican que ambos sexos presentan crecimiento isométrico prácticamente igual, con un valor de la pendiente muy cercano a 3. Carvajal (1982) encontró que los machos de *C. kraussii* tienden a ser más grandes y corpulentos que las hembras. Es posible que en este estudio no se consiguieran diferencias en el crecimiento en machos y hembras debido al escaso número de ejemplares adultos de las mayores tallas. Así mismo, puede pensarse que ocurre una diferenciación en el crecimiento a partir de cierta talla, observándose relaciones longitud-peso diferentes a partir de un tamaño superior a los 15 cm, como lo demuestra las curvas de crecimiento presentadas por Carvajal (*op. cit.*).

Dentro de la comunidad, la mojarra de río no solo interacciona con los organismos que le sirven de alimento, sino que también lo hace con aquellos a los cuales le sirve como recurso alimentario. Se ha evidenciado que la mojarra de río es consumida por el caribe capaburro *Pygocentrus caribe*, las guabinas *Hoplias malabaricus*, payaras *Hydrolicus scomberoides* y por el bagre sapo *Parauchenipterus galeatus* y potencialmente podría ser consumida por otros especies que contemplan el recurso peces en su dieta.

De igual forma, la baba *Caiman crocodilus* y aves Ciconiiformes y Falconiformes, así como murciélagos pescadores y otros mamíferos que consuman peces, pueden ejercer un control importante de la población de la mojarra de río (Royero y Lasso, 1991).

Resumiendo lo hasta ahora expuesto, *Caquetaia kraussii* puede ser considerada como un componente importante dentro de la ictiofauna del Hato "El Frío", hábitat relativamente nuevo para esta especie. Su tipo de alimentación (omnívoro con fuerte tendencia ictiófaga), su tipo de reproducción continua con alta supervivencia de juveniles debido al cuidado parental, su abundancia relativamente alta, así como la gran capacidad de tolerar un amplio intervalo de condiciones físico-químicas, llaman la atención a prestar interés en el futuro de la ictiofauna llanera.

Aún bajo la óptica optimista de Fernando (1991) y Fernando y Holcik

(1991) de que la "introducción de peces debe ser vista como invasiones continuas de nuevas formas como parte integral en la evolución de las biotas", este autor llama la atención a que estas introducciones han causado daños severos o catastróficos en la ictiofauna autóctona cuando se han usado especies piscívoras. Los resultados obtenidos en este estudio sobre los hábitos piscívoros de *C. kraussii*, así como los reportados por Winemiller (1989b), aunado a los efectos comprobados que ha tenido la introducción de la mojarra de río en el Lago de Valencia (Infante, 1979) y río Campona y Lagunas de Buena Vista y Campoma (Carvajal, 1982), nos hace estar alerta sobre el impacto que está ocasionando esta especie en la magnífica ictiofauna llanera.

CONCLUSIONES

1. *Caquetaia kraussii* se encuentra en una gran variedad de hábitats acuáticos dentro del Hato "El Frío", sin embargo muestra preferencia por ambientes lénticos. Su presencia en cuerpos de agua temporales así como su elevada abundancia relativa demuestra, en parte, su capacidad para adaptarse a hábitats sujetos a variaciones estacionales importantes.
2. Debido a la presencia de juveniles durante todo el año, condición de madurez sexual en machos y hembras y valores de índice gonadosomático, se puede determinar que *Caquetaia kraussii* se reproduce durante todo el año pero muestra dos picos reproductivos, uno durante la época de lluvias y otro durante la de sequía.
3. La fecundidad media absoluta de *C. kraussii* encontrada en este estudio es de 3804 huevos, valor inferior al reportado por otros autores estudiando a esta especie en lagunas, embalses y condiciones experimentales.
4. El estudio de los hábitos alimentarios de *C. kraussii* en el Hato "El Frío", Edo. Apure, indica que se trata de una especie omnívora con una fuerte tendencia ictiófaga.
5. *Caquetaia kraussii* experimenta cambios ontogenéticos de la dieta. Así, los juveniles comienzan consumiendo, principalmente, organismos planctónicos, camarones e insectos acuáticos y pasan a un hábito pelágico-bentónico, ingiriendo peces, restos vegetales y material proveniente del fondo como recursos más importantes.
6. Se observó una disminución en la diversidad de la dieta así como en el número de recursos consumidos a medida que el pez crece, lo que demuestra una especialización alimentaria de *C. kraussii* con la edad.
7. *Caquetaia kraussii* experimenta cambios en la cantidad y tipos de alimentos consumidos según la época del año. Durante la época de lluvia los principales alimentos lo constituyen los organismos planctónicos e insectos acuáticos, mientras que en la sequía la importancia de los recursos peces y restos vegetales aumenta considerablemente. Durante la época seca se evidenció una disminución en el porcentaje medio de llenura estomacal así como un aumento en el número de estómagos vacíos, sin embargo no son estadísticamente significativos.
8. *Caquetaia kraussii* presenta un crecimiento isométrico, y aunque los ejemplares de mayor talla examinados eran machos, las relaciones de longitud estandar- peso son similares en ambos sexos.
9. Se encontró que un 5,88 % de la muestra examinada de *Caquetaia kraussii* estaba infestada por un nemátodo ubicado en el tejido conectivo, de los cuales un 75% eran ejemplares mayores de 10 cm de longitud estandar.
11. La capacidad de tolerar un amplio intervalo de condiciones fisicoquímicas

aunado a una alimentación omnívora con tendencia ictiófaga y una reproducción continua con alta supervivencia de juveniles debido al cuidado parental, llaman la atención sobre el efecto futuro que *Caquetaia kraussii* puede ocasionar en la ictiofauna llanera.

RESUMEN

Se estudió la ecología alimentaria y reproductiva de la mojarra de río *Caquetaia kraussii*, en los Llanos inundables del Estado Apure, Venezuela. Este sistema constituye un nuevo habitat para la mojarra de río, ya que se trata de una especie introducida en lagunas y embalses del norte venezolano, la cual se ha expandido rápidamente por la cuenca del río Orinoco. Igualmente se presentan datos sobre la utilización de hábitats, abundancia relativa, crecimiento, parasitosis y depredación.

Con la utilización de los métodos de frecuencia de aparición, frecuencia numérica, gravimétrico y de puntos, se determinó que *Caquetaia kraussii* se comporta como un pez omnívoro con una fuerte tendencia ictiófaga. Se observaron cambios en la dieta debido a la ontogenia y a la estacionalidad climática. Los juveniles de *C. kraussii* ingieren predominantemente organismos planctónicos, camarones e insectos acuáticos, pasando a consumir peces, restos vegetales y alimentos provenientes del fondo en estado adulto. Así mismo, durante la época de lluvias, la mojarra de río se alimenta de recursos como zooplancton, larvas y adultos de insectos acuáticos y camarones, mientras que en la estación seca los peces y restos vegetales constituyen los recursos más importantes. Se observó una disminución en el número de recursos consumidos y en la diversidad de la dieta a medida que *C. kraussii* crece, lo cual indica una especialización alimentaria con la ontogenia.

Caquetaia kraussii se reproduce durante todo el año, sin embargo presenta dos picos reproductivos, uno a principio de la época de lluvias y otro a mitad de la época de sequía. Se obtuvo una fecundidad absoluta promedio de 3804 huevos, valor inferior al reportado para esta especie por otros autores.

Se observó que la mojarra de río utiliza una gran variedad de hábitats, sin embargo es más abundante en sistemas lénticos. La elevada abundancia relativa durante la época de sequía en cuerpos temporales sometidos a variaciones importantes, indican la capacidad de esta especie de subsistir en un amplio intervalo de condiciones ambientales.

Caquetaia kraussii muestra un crecimiento isométrico y la relación longitud-peso es similar para machos y hembras.

Se obtuvo un porcentaje de parasitosis bajo (5,8%), el cual corresponde

a un nemátodo ubicado en el tejido conectivo del tracto digestivo .

La capacidad de tolerar amplios intervalos de variación en los parámetros fisicoquímicos del agua, la alimentación omnívora con tendencia ictiófaga aunado a una reproducción continua con alta supervivencia de juveniles, debido al cuidado parental, hacen de *Caquetaia kraussii* una especie potencialmente peligrosa en sistemas fuera de su área de distribución natural. Se considera necesario prestar particular interés en la evolución de esta especie en los llanos venezolanos, ya que podría ocasionar alteraciones importantes en la ictiofauna de esta región.

SUMMARY

Caquetaia kraussii is a cichlid fish originally from the Magdalena river in Colombia and Lake Maracaibo in Venezuela. During the 60s the species was introduced in Lake Valencia and in reservoirs and ponds in northern Venezuela. Afterwards the specie expanded to the Orinoco River Basin. The goal of this study was to contribute to the knowlege of the feeding and reproductive ecology of *C. kraussii* particulary from the seasonally flooded savannas located on southwestern Venezuela, which represents a new habitat for this species.

Research was conducted in the Hato "El Frío", in the state of Apure. Monthly diurnal and nocturnal samples were taken from April 1989 to March 1990 in 93 sampling sites comprising different habitats. Additionally we examine samples collected in November 1990 and January 1991.

All *Caquetaia kraussii* specimens were measured, weighted and classified in size groups. The feeding habits were analyzed according to the following methods: frecuency of appearance, numerical, points and gravimetric. Diversity of diet in each size class was calculated by means of the Simpon's index. Specimens were sexed and classified according to their sexual maturity. The absolute and relative fecundity and the gonodosomatic index were determinated. Finally we calculated the relative abundance of *C. kraussii* in the differents habitats and determined the size-weigth relationship for both sexes.

The results of the four methods of analysis of stomach contents applied show *Caquetaia kraussii* as an omnivore species with a strong ictiophagus tendency. The items fish and fresh water shrimps occupy the most important place in the diet of this species, followed by plant remains, copepods, cladocerans, insects (mainly the acuatics) and detritus.

Changes in the diet were observed associated to ontonegy. Young

Caquetaia kraussii mainly eat planktonic resours, shrimps and aquatic insects. Later they shift to pelagic-benthic habitats, feeding on fishes, plant remains and other items from the bottom of the water body. Similary we observed a decrease in the diversity of the diet as the fish grows.

This fact suggest a feeding specialization related to ontogeny. Changes in the consumed resours were also observed related to the climatic seasonality. During the rainy season the mayor food resours were planktonic organisms, shrimps and insects. These resours were substituted, principlaly, by fishes and plant remains during the dry season.

Out of the 629 specimens examined, 75% were smaller than 5 cm. 15% ranged between 5 and 10 cm and 10% bigger than 10 cm. We observed the presence of juveniles during the whole period of study. This together with the presence of specimens in the stage III, IV and V of sexual maturity (maduration and maturity) at the end of the rainy season and during the dry season, means that this species reproduces continuously, but has two peaks of reproduction: one at the beginning of the rains and other during the dry season. Mean absolute fecundity was 3804 eggs, a relatively low fecundity. This fact is compensated by the high juvenile survival due to parental care and protection of eggs and juveniles.

Relative abundance of *Caquetaia kraussii* in the different sampled sites show this species as an important component of the fish fauna of the venezuelan llanos. Despite the fact that this species utilizes a variety of habitats, it prefers lentic enviroments such as natural lagoons, artificial reservoirs, "esteros" and temporary ponds. The presence and the high abundance of *C. kraussii* in these enviroments shows its high capacity to inhabit habitats subject to strong seasonal variations.

Caquetaia kraussii showed a isometric growth and a similar length-weight relationship for males and females. 5.8% of the specimens were infested by mematodes.

In spite of the view that fish introductions should be seen as continuous invasions of new forms as an integral in the evolution of biotas, authors call attention to the fact that fish introductions have caused severe or even catastrophic harm to the authohtonous fauna when piscivore species have been introduced. The results of this study on the omnivore feedind of *C. kraussii* with a strong ictiophagus tendency, actogether with the continuous reproduction with high juvenile survival, high tolerance to changing enviromental conditions and the well proved effects of the species in Lake Valencia and the others lakes and rivers in norestern Venezuela, alert us to the possible impact of this species on the so far little studied fish fauna of the Llanos.

BIBLIOGRAFIA.

Ayarzagüena, J. 1980. Ecología del caiman de anteojos o baba (*Caiman crocodilus*) en los llanos de Apure, Venezuela. Trabajo Doctoral. Universidad Complutense. Madrid. 216 pp.

Bagenal, T.B. 1971. Eggs and early life history. Part I. Fecundity. En: R. Lowe McConnell. *Fish communities in tropical freshwater: their distribution, ecology and evolution*. London and New York. Longman. 337 pp.

Barrera, S. 1981. Algunos aspectos de la biología de la sardina *Astyanax bimaculatum* (Linnaeus, 1758) (Osteichthyes, Characidae) en el Lago de Valencia. Trabajo Especial de Grado, Universidad Central de Venezuela. 122 pp.

Brull, O. 1983. Biología de *Rhamphichthys marmoratus* Castelnaudi 1853 (Teleostei, Gymnotiformes, Rhamphichthyidae) en el bajo llano de Venezuela. II Reproducción. Trabajo Especial de Grado, Universidad Central de Venezuela. 88 pp.

Bulla, L., J. Pacheco y R. Miranda. 1980. Ciclo estacional de la biomasa verde, muerta y raíces en una sabana inundada de estero en Mantecal (Venezuela). *Acta Cient. Venez.* 31: 331-338.

Carvajal, J. 1982. Contribución al conocimiento de la biología de algunas especies de peces, especialmente *Petenia kraussii*, que pueden intervenir en cultivos extensivos. Trabajo Especial de Ascenso. Universidad de Oriente. 79 pp.

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. 1983. *La acuicultura en Venezuela: estado actual y perspectivas*. Caracas. F. Cervigón (Ed.) 121 pp.

Corredor, G. 1973. Influencia del abono orgánico sobre la alimentación de la mojarra amarilla (*Petenia kraussii* Steindachner 1878). Inf. Tec. No. 1. Centro de Experimentación Piscícola. Universidad de Caldas, Colombia: 87-88.

Dahl, G. 1971. *Los peces del norte de Colombia*. INDERENA. Ministerio de Agricultura, Bogotá, 391 pp.

Eigmenmann, C. 1922. The fishes of Western South America. Part I. The freshwater fishes of Northwestern South America including Colombia, Panama and the Pacific slopes of Ecuador and Perú, together with an appendix upon the fishes of the Río Meta in Colombia. *Mem. Carneg. Mus.* 9:1-346.

Ewel, J. y P. Madrid. 1976. *Zonas de vida de Venezuela. Memoria Explicativa sobre el Mapa Ecológico*. M.A.C. Div. Invest., Caracas. 265 pp.

Fernando, C.H. 1991. Impacts of Fish Introductions in tropical in Tropical Asia and America. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48(1): 1-9.

Fernando, C.H. y J. Holcik. 1991. Some impacts of fish introductions into tropical freshwaters. En *Ecology of Biological Invasion in the tropics*. P.S. Ramakrishnan (Ed.). 103-129 p.

→ Fritz, E.S. 1974. Total diet comparison in fishes by Spearman Rank Correlation Coefficients. *Copeia* 1:210-214.

Galvis, G., J.I. Mojica y F. Rodriguez. 1989. *Estudio Ecológico de una laguna de desborde del Río Metica*. Fondo Fen. Univ. Nac. de Colombia. 164 pp.

González, J. 1980. Reproducción y crecimiento del "caribe colorado" *Serrasalmus notatus* Luetken 1874 (Teleostei, Characiformes, Characidae) en los Llanos Venezolanos. Trabajo Especial de Grado. Universidad Central de Venezuela. 133 pp.

✓ Goulding, M. 1980. *The fishes and the forest. Explorations in Amazonian Natural History*. University of California Press. Berkely, Los Angeles. 280 pp

✓ Goulding, M., M. Leal Carvalho y E.G. Ferreira. 1988. *Rio Negro: Rich life in poor water*. The Hague: SPB Academic Publishing. 200 pp.

Hauschild, M. 1981. Ensayo de cultivo de *Petenia kruassii* (Steindachner 1878) en jaulas flotantes. Trabajo Especial de Grado. Universidad Simón Bolívar. 85 pp.

Holdrige, L.R. 1967. *Life zone ecology tropical science*. San José de Costa Rica. 206 pp.

Hurtado, S.N. 1971. "La mojarra amarilla" (*Petenia kraussii*) Contribución al conocimiento en el norte del Departamento de Bolívar y Sur del Departamento del Atlántico en Colombia. Tesis Profesional Fund. Universidad de Bogotá Tadeo Lozano. 197 pp.

Hurtado, S.N. 1975. Desarrollo embrionario del "pavón dorado" *Petenia kraussii* Steindachner 1878 (Perciformes, Cichlidae). *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle* 35(102): 309-319.

→ Hynes, H.B. 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Sateroteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim. Ecol.* 19(1):36-58.

→ Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis. A review of methods and their application. *J. Fish. Biol.* 17: 411-429.

Infante, O. 1979. Aspectos de la ecología de *Petenia kraussii* (Steindachner) en el Lago de Valencia. Trabajo de Ascenso. Universidad Central de Venezuela. 55 pp.

Infante, O. 1981. Aspects of the feeding ecology of *Petenia kraussii* (Steindachner 1878) (Pisces, Perciformes) in Lake Valencia, Venezuela. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 21: 1326-1333.

Infante, O. 1984. Aspectos biológicos de la tilapia *Sarotherodon mossambicus* (Peters) 1852 (Teleostei, Perciformes, Cichlidae) en el Lago de Valencia, Venezuela. *Acta Cient. Venez.* 36: 68-76.

Infante, O y G.W. Labar. 1977. Some aspects of the biology of *Petenia kraussii* Steindachner (Pisces, Cichlidae) in Lake Valencia, Venezuela. *Journ. Fish. Biol.*, 10: 243-249.

Lasso, C. 1989. Sistemática y distribución geográfica de los peces de la familia Cichlidae (Teleostei, Perciformes) en Venezuela. Seminario Especial de Grado. Universidad Central de Venezuela. 112 pp.

López, H. y A. Machado-Allison. 1975. Algunos aspectos del desarrollo y crecimiento de *Loricaria laticeps* (Osteichthyes, Siluriformes, Loricariidae). *Acta Biol. Venez.* 9(1): 51-76.

López-Hernández, I., M. Niño, L. García, M. Sosa y F. Tovar. 1986a. Balance de elementos en una sabana inundable (Módulo Experimental de Mantecal, Edo. Apure, Venezuela) I. Entradas y salidas de materiales. *Acta Cient. Venez.* 37: 174-181.

López-Hernández, I., M. Niño, L. García, M. Sosa y F. Tovar. 1986b. Balance de elementos en una sabana inundable (Módulo Experimental de Mantecal, Edo. Apure, Venezuela) II. Balances de entradas y salidas. *Acta. Cient. Venez.* 37: 182-184.

Lowe McConnell, R. 1964. The fishes of the Rupunumi savanna district of British Guiana. I Groupings of the fishes species and effects of the seasonal cycles on the fishes. *Journ. Linn. Soc. (Zool.)*, 45: 103-144.

Lowe McConnell, R. 1969. The cichlids fishes of Guyana, South America, with notes on their ecology and breeding behaviour. *Journ. Linn. Soc. (Zool.)*, 48: 255-302.

Lowe McConnell, R. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press. London. 382 pp.

Machado-Allison, A. 1982. Estudio sobre la familia Serralminae (Teleostei, Characidae). Parte I. Estudio comparado de los juveniles y adultos de las "cachamas" de Venezuela (Géneros *Colossoma* y *Piaractus*). *Acta Cient. Venez.* 11(4): 145-195.

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 pp.

Machado-Allison, A. 1990. Ecología de los peces de las áreas inundables de los llanos de Venezuela. *Interciencia* 15(6): 411-423.

Machado-Allison, A. y C. García. 1986. Food habits and morphological changes during ontogeny in three serrasalmine fish species of the Venezuelan floodplains. *Copeia*, 1:123-126.

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-Leccia, F. 1965. Contribución a la sistemática y ecología de los peces de la Laguna de Unare, Venezuela. *Bull. Mar. Sci.*, 15(2): 274-330.

Mago-Leccia, F. 1970. Estudios preliminares sobre la ecología de los peces de los llanos de Venezuela. *Acta. Biol. Venez.* 7(1): 71-102.

Mago-Leccia, F. 1978. *Los peces de agua dulce de Venezuela*. Cuadernos Lagoven, Caracas. 35 pp.

Marrero, C. y A. Machado-Allison. 1990. Inventario y notas ecológicas de los peces de los ríos Panaquire, Urba y Yaguapa (Cuenca del río Tuy) Edo. Miranda, Venezuela. *Biollania* 7:55-82.

Miles, C. 1947. *Los peces del río Magdalena*. Min. Econ. Nac., Sec. Pisc. y Pesca, Rep. Colombia. 214 pp.

Nikolsky, G.V. 1963. *The ecology of fishes*. Academic Press. London and New York. 352 pp.

Parco, B.C. 1978. Contribución al conocimiento de la reproducción de la bocona *Petenia kraussii* Steindachner 1878 (Perciformes, Cichlidae) en cautividad. Maracay. Universidad Central de Venezuela. 16 pp.

Pellegrin, J. 1903. Contribution a l'etude anatomique, biologique et taxonomique des Poissons de la Famille des Cichlides. *Mem. Soc. Zool. France*. 16: 41-402.

Pereira, G., M. de Pereira y F. Weibezahn. 1983. Contribución al conocimiento de la biología alimentaria de algunos peces del Lago de Valencia (Venezuela). *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle*. 40(115): 41-56.

Pérez, R. 1975. Estudio macro y microscópico de las gónadas de *Petenia kraussii* (Perciformes, Cichlidae) Steindachner 1878. Trabajo Especial de Grado. Universidad Central de Venezuela. 58 pp.

Pomares, O. 1986. Análisis de los métodos para el estudio de los contenidos del tracto digestivo en los peces. Seminario de Tesis. Universidad del Zulia. 76 pp.

Popma, T. 1973a. Relaciones interespecíficas, crecimiento y producción de la mojarra amarilla (*Petenia kraussii*) Steindachner y *Tilapia rendalis* Boulenger, en estanques. Inf. Tec. No. 1. Centro de Experimentación Piscícola, Universidad de Caldas. Colombia. 39-67.

Popma, T. 1973b. Influencia de la población y del abonamiento con estiércol de cerdo sobre el crecimiento de la mojarra amarilla (*Petenia kraussii*) Steindachner en estanques. Inf. Tec. No. 1. Centro de Experimentación Piscícola. Universidad de Caldas. Colombia. 21-40.

Prejs, A. y G. Colomine. 1981. *Métodos para el estudio de la alimentación y relaciones tróficas de los peces*. Universidad Central de Venezuela .129 pp.

Prejs, A. y K. Prejs. 1987. Feeding of tropical freshwater fishes seasonality in resource availability and recourse use. *Oecologia*. 71: 397-404.

Provenzano, F. 1984. Aspectos de la reproducción en peces Gymnotiformes del bajo Llano de Venezuela. Trabajo de Ascenso. Universidad Central de Venezuela. 44pp.

Ramía, M. 1959. *Las sabanas de Apure*. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas. 134 pp.

Ramía, M. 1967. Tipos de sabanas en los llanos de Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 28(112): 264-288.

Ramos, H.A. 1973. Crecimiento de la mojarra amarilla (*Petenia kraussii* Steindachner) en estanque, bajo condiciones de productividad natural. Inf. Tec. No. 1. Universidad de Caldas. Colombia. 8 pp.

Ramo, C. 1980. Biología del galapago (*Podocnemis vogli* Muller 1935) en el Hato "El Frío", Llanos de Apure (Venezuela). Tesis Doctoral, Universidad de Pamplona. 266 pp.

Rodríguez, G. 1973. *El sistema de Maracaibo*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas. 395 pp.

Royero, R. y C. Lasso.(1992). Distribución geográfica actual de *Caquetaia kraussii* (Perciformes, Cichlidae) en Venezuela: un ejemplo del problema de la introducción de especies. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle* 138: 163-180.

Schultz, L. 1949. A futher contribution to the ichthyology of Venezuela. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 99: 1-211.

Señaris, J. C. 1991. Ecología alimentaria y reproductiva de los peces de la Familia Cichlidae en América. Seminario de Grado. Universidad Central de Venezuela. 93 pp

Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163(4148): 688.

Sioli, H. 1965. Bemerkung zur typologie amazonischer Flussen. *Amazoniana*, 1(1): 74-83.

→ Taphorn, D.C. y C.G. Lilyestrom. 1984. Los peces del módulo "Fernando Corrales". Resultados ictiológicos del proyecto de investigación de Conicit-Pima-18. *Revista Unellez: Ciencia y Tecnología (Serie Producción Agrícola)*. 2: 55-85.

Welcomme, R.L. 1985. River Fisheries. *Fao Fish.Tech. Pap.* 262. 330 pp.

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

← 1967-70-72
Cobitis
Winemiller, K. 1989b. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in Venezuelan llanos. *Envir. Biol. of Fishes*. 26: 177-199.

→ Winemiller, K. y D. Taphorn. 1989. La evolución de las estrategias de vida en los peces de los llanos occidentales de Venezuela. *Biollania*. 6:77-122

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a la Asociación Amigos de Doñana, institución que ha financiado el macroproyecto "Sistemática y ecología de la ictiofauna del Hato "El Frío" y del Refugio de Fauna y Reserva de Pesca Caño Guarítico" en el cual se enmarca el presente trabajo. Igualmente agradecemos a la Fundación La Salle y al Instituto de Biología Experimental de la Universidad Central de Venezuela por su ayuda en el procesamiento de las muestras, al Ministerio de Agricultura y Cría por la permisología pertinente y a la Familia Maldonado e INVEGA C.A. por su apoyo en el desarrollo de este proyecto.

Agradecemos al Dr. Otto Infante por su dedicación, enseñanzas y comentarios para este trabajo y las hacemos extensivas al Dr. Antonio Machado-Allison, al Lic. Mario Ortaz y Lic. Francisco Provenzano por sus valiosas correcciones y comentarios al manuscrito.

Reconocemos la cooperación de los empleados de la Estación Biológica "El Frío" por su ayuda en las labores de campo, a Oscar Lasso en el procesamiento de las muestras y a Anabel Rial y Lic. Romer García por las fotografías e ilustraciones.

Por último, y no menos importante, agradecemos al Dr. Javier Castroviejo por su apoyo y ayuda en la realización de este trabajo.