# Distribución, alimentación y reproducción de tres especies de pavones *Cichla* spp. (Perciformes, Cichlidae) en la cuenca baja del río Ventuari, Estado Amazonas, Venezuela

Carmen Montaña, Donald Taphorn, Craig Layman y Carlos A. Lasso

**Resumen.** Se estudiaron aspectos relacionados con la distribución, dieta y reproducción de tres especies de pavones (*Cichla* spp.) en el bajo río Ventuari, cuenca del Orinoco, Estado Amazonas (Venezuela). Se estimó la estructura poblacional de las especies de acuerdo a la frecuencia de tallas y pesos. Se consideraron dos hábitat clave para la pesca: caños con lagunas y cauce principal del río. En el área coexisten tres especies, *C. temensis*, *C. orinocensis* y *C. intermedia*. Las dos primeras especies fueron abundantes y distribuidas en los dos hábitat nombrados, mientras que *C. intermedia* estuvo restringida al hábitat del cauce principal con corrientes rápidas. *Cichla temensis* presentó la mayor longitud estándar y peso ($\bar{\chi}$= 400 mm ± 96; $\bar{\chi}$=1535 g ± 1240), seguido por *C. orinocensis* $\bar{\chi}$=301 mm ± 56; y $\bar{\chi}$= 654 g ± 390) y *C. intermedia* ($\bar{\chi}$= 332 mm ± 59; $\bar{\chi}$= 833 g ± 420). Se localizaron nidos de *Cichla* en rocas y playas arenosas durante diciembre, febrero y marzo del año 2002. A finales de mayo y principios de junio se encontraron adultos con crías en las sabanas inundadas. Es probable que los pavones se reproduzcan durante todo el año, pero el pico máximo ocurre durante las primeras lluvias (finales de marzo-abril). Las tres especies de *Cichla* son principalmente piscívoras. El ítem peces representó más del 90% de aparición. Se observó la tendencia de *C. temensis* y *C. orinocensis* a consumir presas más pequeñas cuando las aguas de inundación comienzan a bajar. La longitud estándar de la presa consumida durante los meses de sequía fue relativamente baja (0,11-0,20) con relación a la longitud estándar de *Cichla* (depredador).

**Palabras clave.** *Cichla orinocensis*. *Cichla temensis*. *Cichla intermedia*. Conservación. Cuenca del Orinoco.

## Distribution, feeding and reproduction of three species of peacok bass *Cichla* spp. (Perciformes, Cichlidae) in the lower River Basin of the Ventuari River, Amazon State, Venezuela

**Abstract.** We studied aspects related to the distribution, diet and reproduction of three species of peacock bass (*Cichla* spp.) in the lower Ventuari River, Orinoco Basin, Amazonas State, Venezuela. The study included estimation of population structure according to size and weight frequencies. Two habitat were considered: main channel and creeks with connected lagoons. Three sympatric species were studied, *C. temensis*, *C. orinocensis* and *C. intermedia*. The first two were abundant and distributed in the majority of habitat examined (lagoons, main channel, and sand banks), but *C. intermedia* was restricted to habitat with high current in the main channel. *Cichla temensis* was the largest species in standard length and weight ($\bar{\chi}$= 400 mm ± 96, $\bar{\chi}$= 1535 g ± 1240 g), followed by *C. orinocensis* ($\bar{\chi}$= 301 mm ± 56 and $\bar{\chi}$= 654 g ± 390) and *C. intermedia* ($\bar{\chi}$= 332 mm ± 59; $\bar{\chi}$= 833 g ± 420). We found nests of *Cichla* in rocks and sand banks during December, February and March, and adults with fry in the inundated floodplain at the end of May and in June. Although *Cichla* from the lower Ventuari River probably reproduce throughout the year, the peak reproductive period coincides with the arrival of the rainy season (end of March or April). *Cichla* is primarily a piscivore. The main food item found in *Cichla* stomach contents was fish, which confirms that the genus has preferences

for fish. *Cichla temensis* and *C. orinocensis* consume relatively smaller prey during the descending water river phase. Prey/predator (*Cichla*) body size ratios were relatively low (0.11- 0.20) and decreased as water level dropped during the annual flood cycle.

**Key words.** *Cichla orinocensis*. *Cichla temensis*. *Cichla intermedia*. Conservation. Orinoco basin.

## Introducción

Los pavones (género *Cichla*), pertenecen a la familia Cichlidae y están ampliamente distribuidos en las cuencas del Amazonas, Orinoco y ríos de las Guayanas (Kullander y Nijssen 1989). En Venezuela hay cinco especies de *Cichla: C. orinocensis*, *C. temensis*, *C. intermedia*, *C. ocellaris* y *C. nigromaculata* (Kullander, com. pers.). Las especies coexisten en ríos de los estdados Bolívar (ríos Caura y Caroní), Amazonas (ríos del alto Orinoco como el Ventuari, Casiquiare y sus afluentes), Estado Apure (ríos Cinaruco y Capanaparo), Guárico (río Aguaro) y algunos morichales del oriente del país (Machado-Allison 1971, Taphorn y Barbarino 1993, 1995, Jepsen *et al.* 1997, Rodríguez-Olarte y Taphorn 1997, Winemiller *et al.* 1997, 1999, Lasso y Machado-Allison 2000, Winemiller 2001). Las cinco especies de *Cichla* muestran patrones marcados de asociación de acuerdo al tipo de hábitat. Por ejemplo, en el río Cinaruco Jepsen *et al.* (1997) encontraron que *C. temensis* se distribuye en un amplio intervalo de hábitat tanto en lagunas como en el cauce principal de los ríos y caños, mientras que *C. orinocensis* es más común en lagunas cerca de orillas con vegetación o cualquier estructura sumergida como rocas o madera (árboles caídos). Por otra parte, *C. intermedia* está fuertemente asociada al cauce principal donde existe algún tipo de estructura y las corrientes son de moderadas a rápidas. *Cichla ocellaris* es una especie restringida al Escudo de Guayana (Kullander y Nijssen 1989), mientras que *C. nigromaculata* (antes reportada como *C. monoculus*) está limitada aparentemente a ríos de aguas claras y negras de la región del Alto Orinoco, Estado Amazonas.

Los pavones juegan un papel muy importante como depredadores y reguladores de las comunidades en los ecosistemas acuáticos (Winemiller 2001, Layman y Winemiller 2004, Hoeinghaus *et al.* 2006). La función ecológica del pavón como depredador superior se traduce en la regulación de la distribución de otras especies de peces (Zaret 1980) y en la diversidad del ecosistema, por lo que cualquier impacto directo sobre esta especie afecta a toda la comunidad (Layman y Winemiller 2004).

En el área de influencia del bajo Ventuari, se encuentran tres especies *Cichla temensis* (pavón cinchado), *C. orinocenis* (pavón tres estrellas o pavón mariposa) y *C. intermedia* (pavón real o royal). Las mismas fueron evaluadas desde el punto de vista de su distribución, alimentación y reproducción, con el objetivo de generar información básica local. Esto permitirá establecer cualquier lineamiento de manejo enfocado a la sostenibilidad de estas especies, incluyendo los ecosistemas donde el pavón constituye el principal recurso de explotación por el turismo.

## Materiales y Métodos

### Área de estudio

El río Ventuari es un afluente del río Orinoco en el Estado Amazonas. Es el principal río de esta región por su margen derecha en dicho estado, con un cauce de 450 km de longitud. Nace en las sierras de Maigualida y Parima entre los 1200 y 1800 m s.n.m. y forma la cuenca más grande del Estado Amazonas con más de 40000 $km^2$.

Como los demás ríos del Escudo de Guayana, el Ventuari drena sustratos pobres, con capas muy delgadas de materia orgánica, por la cual adquiere tonalidades claras o transparentes y el pH del agua es ácido. Las características descritas le confieren al Ventuari la tipología de un río de aguas claras (Sánchez 1990, Huber 1995). En el área hay dos períodos climáticos bien definidos, uno seco (diciembre-marzo) y otro de lluvia (abril-noviembre); concentrándose 64% del total de lluvia en los meses de mayo hasta agosto, y el mes más seco enero con unos 48 mm de lluvia (Estación metereológica Santa Bárbara-Orinoco, MARN 2002). El presente estudio se desarrolló en el área de influencia del bajo río Ventuari incluyendo algunos caños cercanos a la confluencia con el río Orinoco, entre las coordenadas 03°59'34,4N-67° 02'28,7O (confluencia del Ventuari con el Orinoco) y 04°08'64N-66°36'40O (Las Carmelitas), y en el Orinoco desde Guachapana (03°52'36N-67°01' 37,3O) hasta el caño Yagua (03°33'49,5N-66° 39'27,7O) (Figura 1).

### Muestreos

Se estudiaron los pavones durante cuatro meses del año 2002: febrero y marzo correspondientes a los meses de sequía o aguas bajas; junio, momento en el cual se produce un ascenso del agua en el cauce principal del río y caños con inundación de los bosques y sabanas (rebalses); y diciembre caracterizado por el descenso de las aguas.

En febrero y marzo los datos pesqueros se obtuvieron mediante muestreos propios y el seguimiento de la pesca deportiva. En junio y diciembre, los muestreos se realizaron con pescadores de la zona (pesca de subsistencia) y muestreos propios. La pesca deportiva fue hecha por pescadores profesionales provenientes del exterior del país principalmente, quienes utilizaron cañas de pescar y señuelos artificiales para la captura de los pavones. Durante la pesca deportiva el primer autor acompañó a los pescadores en sus lanchas con la intención recoger la información necesaria para completar este estudio. En los meses de junio y diciembre los muestreos propios y muestreos con pescadores locales fueron realizados usando carretes y cañas de pescar con carnadas artificiales y/o vivas (pequeñas sardinas de la familia Characidae). Para junio y debido a la dificultad de la pesca, se usaron redes de ahorque de 50 m x 2,5 m con aberturas de 2,5; 3,7 y 5 cm. Las mismas se colocaron extendidas dentro del bosque inundado por un lapso de tiempo de 12 horas, sin embargo, este arte de pesca no funcionó para ese período, y los pocos ejemplares capturados fueron mediante el uso de carrete con nylon y pequeñas sardinas (< 30 mm de longitud).

La pesca se concentró en dos hábitat: 1) el cauce principal del río, y 2) los caños tributarios del río Ventuari. Además se incluyeron cinco caños en el delta interno del río Ventuari cercanos a la confluencia con el río Orinoco, comúnmente utilizados en la pesca deportiva. El primer hábitat estaba presente en el cauce medio del río Ventuari, con velocidades de corrientes moderadas a rápidas, presencia de rocas y zona litoral con bancos de arena. Los caños eran tributarios permanentes o estacionales del cauce principal, la velocidad de la corriente se mantenía de lenta a moderada, y en la zona litoral usualmente presentaban algún tipo de vegetación arbustiva, estructuras rocosas o bancos de arena.

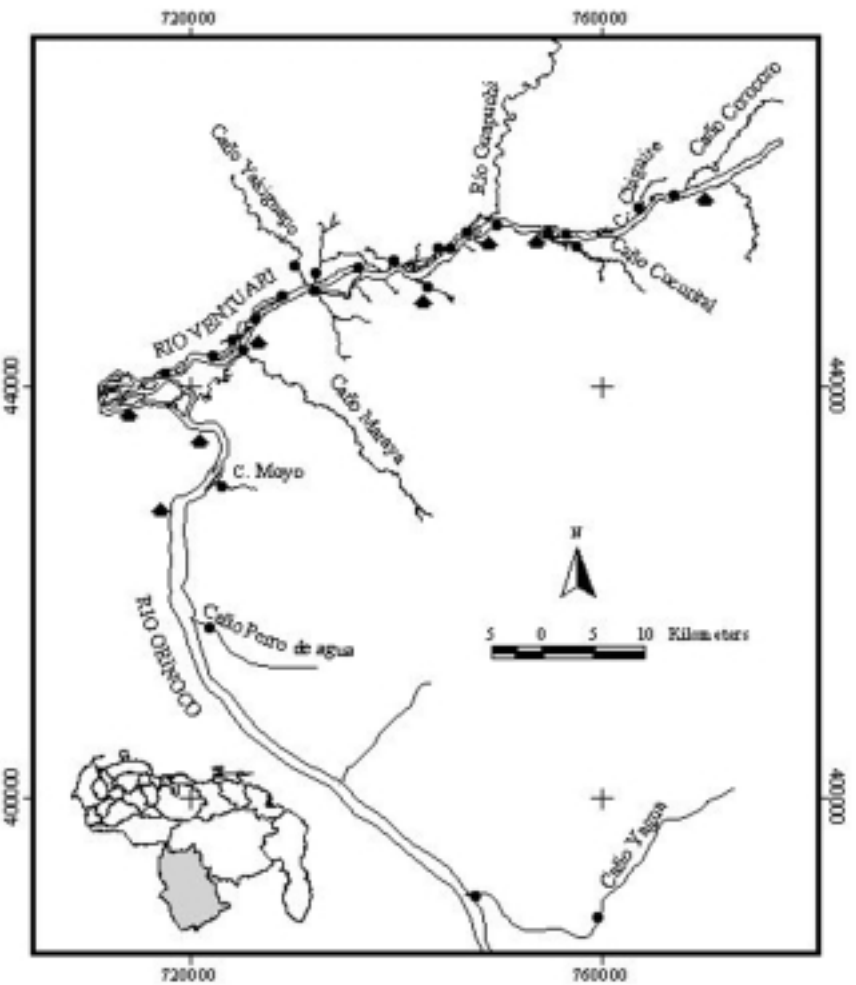


Figura 1. Ubicación relativa del bajo río Ventuari, Estado Amazonas.

## Trabajo de laboratorio

Para estimar la estructura de clases de tallas y pesos de las especies de *Cichla* presentes en el área, se midieron y pesaron todos los ejemplares. La longitud estándar (LE) se midió en milímetros y el peso en gramos. Con los datos de LE se elaboró una tabla de clases de tallas (intervalos de 50 mm) siguiendo la metodología empleada por Rodríguez-Olarte (1996) y Bermúdez (2000). Se determinó la relación LE (mm) *vs*. peso (g) mediante la ecuación lineal (Log10(Wt)= a + bLog10(Ln)) (Bagenal 1978). Para conocer el grado de bienestar de los pavones en los diferentes meses de estudio, se calculó el factor de condición (K), K= Wt/(LE)3x100 (Pinilla 1986), donde Wt= peso total (g) y LE= longitud estándar (mm).

Para estudiar la asociación de las especies del género *Cichla* con los tipos de hábitat y por período hidrológico, se utilizó la prueba de Chi-Cuadrado ($\chi^2$). Adicionalmente, se calculó el porcentaje de captura de cada especie por período hidrológico y hábitat.

Los pocos ejemplares de *Cichla* que fueron sacrificados, se examinaron para determinar los estadios de maduración de acuerdo con la escala de Nikolski (1963). Además, se consideró la escala propuesta por Vazzoler (1981) para indicar la cantidad de grasa presente en las hembras y machos (0 indica ausencia de grasa, 1 poco, 2 medio y 3 alto). La cantidad de grasa fue cualitativamente relacionada con el estadio de las gónadas y cantidad de grasa presente para los individuos examinados durante cada mes de estudio.

Las gónadas maduras (estadios III y IV) fueron preservadas y llevadas al laboratorio en el Museo de Ciencias Naturales de Guanare para determinar la fecundidad. Se calculó la fecundidad absoluta (número de ovocitos presentes en la hembra) y la fecundidad relativa (número de ovocitos por gramos de pez) (Bagenal 1978). Se analizaron las gónadas de diez hembras maduras (estadios III y IV). Se contaron todos los ovocitos presentes en cada gónada.

Se determinó la talla mínima ($L_O$) y media (L50) de maduración sexual (TmM). Los valores de TmM se obtuvieron de todos los ejemplares sexualmente diferenciados según su estadio gonadal (Nikolsky 1963), donde: estadio I (inmaduros), estadio II (reposo), estadio III (maduración), estadio IV (madurez), estadio V (en reproducción) y estadio VI (post-desove). Posterior a la determinación de clases de tallas se realizó la distribución de frecuencias acumuladas de los ejemplares maduros (Espinoza 1972, Gulland 1975). Para determinar el grado de desarrollo gonadal se analizaron 72 ejemplares de *C. orinocensis* (40 hembras, 27 machos, 5 inmaduros) y 50 ejemplares de *C. temensis* (16 hembras, 13 machos, 21 inmaduros). Los ejemplares para el análisis fueron distribuidos considerando cada mes de muestreo.

La dieta de las especies *Cichla*, se estudió de dos maneras, por regurgitación en peces vivos y por revisión de los estómagos en pavones sacrificados. En el primer caso se presionó el estómago del pez para provocar la regurgitación del alimento, lo que es muy efectivo para extraer las presas sin causar algún daño a estas especies (Layman y

Winemiller 2004). Mediante este método se revisaron peces menores a 1500 g dado la facilidad de manipulación (n= 200). En el segundo caso (n= 116), se utilizó el método de frecuencia de aparición, volumen y composición porcentual de ambos (Marrero 1994). Las presas obtenidas de cada estómago fueron medidas (mm) a fin de correlacionar tamaño de presa consumida por *Cichla* para cada mes de estudio. Resultados provenientes de esta correlación permitieron indagar sobre variaciones del tamaño de las presas consumidas por *Cichla* durante el ciclo hidrológico.

Para el análisis de dieta se examinaron 107 estómagos de *C. temensis*, 191 de *C. orinocensis* y 20 de *C. intermedia*. Se emplearon ecuaciones de regresión lineal y estadística descriptiva, como desviación estándar, frecuencia acumulada y media entre otras, para analizar la información. El programa estadístico utilizado para este análisis fue Statistix 7.0.

## Resultados

Se analizaron 925 ejemplares del género *Cichla*, de los cuales 760 (82%), correspondieron a las capturas realizadas por los pescadores deportivos y 165 (18%), a la pesca de los indígenas y muestreos propios. *C. orinocensis* fue la especie más abundante y frecuente durante el estudio, la misma representó 50% (462) de los capturas, seguida por *C. temensis* 45% (413) y *C. intermedia* con el menor número de ejemplares 5% (50).

### Distribución de *Cichla*

La frecuencia y abundancia de *Cichla* en los diferentes hábitat estuvo asociada en parte a: 1) la influencia de los cambios estacionales en el nivel de las aguas: durante el período seco es más fácil acceder a los sitios de pesca, y la disponibilidad de hábitat potenciales para la pesca de *Cichla* son más frecuentes. Por ejemplo, rocas descubiertas y árboles caídos en el cauce principal del río y caños adyacentes, y zona litoral con algún tipo de estructura o vegetación disponible para la presencia de estas especies. Durante aguas en ascenso, tanto *Cichla* como otras especies de peces, se dispersan en los bosques inundados del río Ventuari haciendo difícil la captura. 2) el esfuerzo de capturas y técnicas de capturas empleadas en cada período. Como ya se mencionó durante el período seco, la pesca de *Cichla* fue realizada con la ayuda de pescadores deportivos lo que permitió el incremento en el número de capturas en la zona de estudio. Además se considera que el arte de pesca utilizado por estas personas (cañas) permitió una mayor eficiencia de pesca.

Considerando esos dos aspectos, se encontró que *C. orinocensis* representó el 15% de las capturas en sequía en el cauce principal pero menos del 5% de las capturas durante la bajada de aguas. *Cichla temensis* utilizó el hábitat casi en las mismas proporciones de la especie anterior y *C. intermedia* se restringió al cauce principal del río (5% de las capturas en sequía y 4% en la bajada de aguas) (Tabla 1). Durante aguas en ascenso la pesca de *Cichla* fue muy difícil, sin embargo se lograron examinar 20 ejemplares provenientes de los bosques inundados.

Tabla 1. Distribución porcentual de *Cichla* en los diferentes hábitat del bajo río Ventuari.

| | Ciclo hidrológico | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Sequía | | Lluvia | | Bajada de aguas | |
| **Especies** | **Canal del río** | **Caño** | **Canal del río** | **Caño** | **Canal del río** | **Caño** |
| *C. temensis* | 103 (14) | 252 (33) | * | 5 (24) | 11 (8) | 42 (29) |
| *C. orinocensis* | 116 (15) | 247 (33) | * | 14 (67) | 3 (2) | 82 (57) |
| *C. intermedia* | 37 (5) | 5 (1) | * | 2 (10) | 6 (4) | |
| | 256 | 504 | | 21 | 20 | 124 |

Porcentaje de presencia de *Cichla* por hábitat en paréntesis
* Ausencia de capturas de *Cichla*

Se notó una fuerte asociación entre las especies del género *Cichla* y su presencia en cada hábitat muestreado (cauce principal y caños) ($\chi^2$= 210,91; P< 0,001). Por ejemplo, *C. orinocensis* fue común en ambientes lacustres donde existía algún tipo de sustrato (rocas, palos o vegetación) con profundidades promedio de 2,1 metros. *Cichla temensis* compartió hábitat lénticos y lóticos asociados a sustratos rocosos en su mayoría y se capturó en sitios con profundidades menores a 5 metros incluyendo playas arenosas con profundidades < 2,5 metros promedio. *Cichla intermedia* fue capturada en el cauce principal del río donde estaban presentes los sustratos rocosos y el flujo corriente era muy rápido. *Cichla temensis* representó 80% y *C. orinocensis* 68% de las capturas realizadas en lugares rocosos, tanto lénticos como lóticos durante todo el estudio. En lugares lóticos donde existía algún tipo de estructuras vegetal (ramas, troncos o palos sumergidos) la presencia de *C. temensis* (30%) fue mayor que en lugares lénticos (21%), desprovistos de ellos. Por otra parte, *C. orinocensis* utilizó con mayor frecuencia lugares lénticos donde existía algún tipo de estructura vegetal (25%).

## Tallas y pesos

El mayor número de las capturas estuvo comprendido en el intervalo de tallas de 280-380 mm (Figura 2). En la figura 2 se muestra que de 372 ejemplares de *C. temensis*, 248 correspondieron a tallas comprendidas entre 230 y 430 mm (65%). De 503 ejemplares de *C. orinocensis*, 400 estuvieron entre las tallas de 230 a 380 mm (81,1%). Finalmente, 46 ejemplares de *C. intermedia* se ubicaron entre las tallas de 280 a 430 mm (84%). Las mayores tallas y pesos de los pavones correspondieron a *C. temensis* con un máximo de 783 mm y 7100 g ($\tilde{\chi}$ = 400 mm ± 96; $\tilde{\chi}$=1535 g ± 1240); seguido por *C. orinocensis* con 480 mm y 2500 g $\tilde{\chi}$ = 301 mm ± 56; $\tilde{\chi}$ = 661 g ± 390) y finalmente, *C. intermedia* con 510 mm y 1800 g $\tilde{\chi}$= 332 mm ± 59; $\tilde{\chi}$ = 833 g ± 420). El análisis de regresión lineal entre las variables longitud estándar y peso mostró una correlación significativa ($R^2$ > 0,65). Por ejemplo, en el río Ventuari, *C. temensis* alcanzó mayor peso (b= 3,11) que *C. orinocensis* y *C. intermedia* (Figura 3).

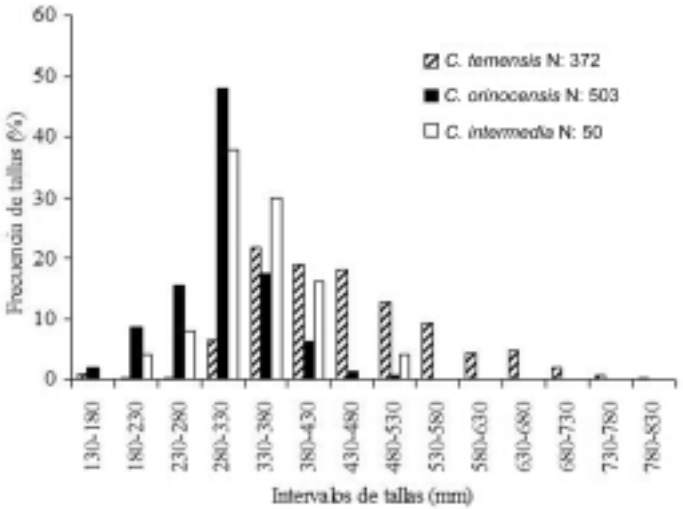


Figura 2. Análisis de regresión lineal entre las variables peso *vs.* longitud estándar de las especies de *Cichla* del bajo río Ventuari.

## Factor de condición (K)

El factor K mostró valores bajos en el período seco (K - *C. temensis* = 2,33; K - *C. orinocensis*= 2,31), en junio o mes de ascenso de aguas los valores de K tuvieron un pequeño descenso (K - *C. temensis*= 2,26; K -*C. orinocensis*= 2,14) y finalmente, en diciembre estos valores mostraron un incremento importante (K - *C. temensis*= 2,94; K - *C. orinocensis*= 2,84). Así mismo, se observó que en estos meses las especies de *Cichla* no presentaban depósitos de grasa o mostraban el grado más bajo de grasa (1 y 2). En junio el valor de K siguió en descenso al igual que los valores de grasa, lo cual puede estar relacionado con la continuidad de la etapa reproductiva y cuidado de las crías. En diciembre, la condición de bienestar de las especies de *Cichla* fue relativamente buena, ya que los individuos examinados mostraban mayor contenido de grasa, desde grado medio (2) hasta alto (3), (> 80% de grasa acumulada).

## Maduración gonadal y fecundidad

Se examinaron ejemplares de *C. temensis* y *C. orinocensis* en todos los estadios sexuales (I, II, III, IV, V y VI) durante todo el estudio. En febrero y marzo fue común observar en las dos especies los estadios II, III y IV. En junio el mayor número de ejemplares analizados presentaban estadios maduros (IV), en reproducción o desove (V) y post-desove (VI). En diciembre no se observaron gónadas maduras en hembras ni machos. Es importante resaltar que en la ejecución del estudio encontramos individuos de *Cichla* de ambos sexos con colores rojo-naranja muy intensos en la región ventral, y en los machos fue común observar protuberancias de tejido adiposo en la región dorsal justo detrás de la cabeza.

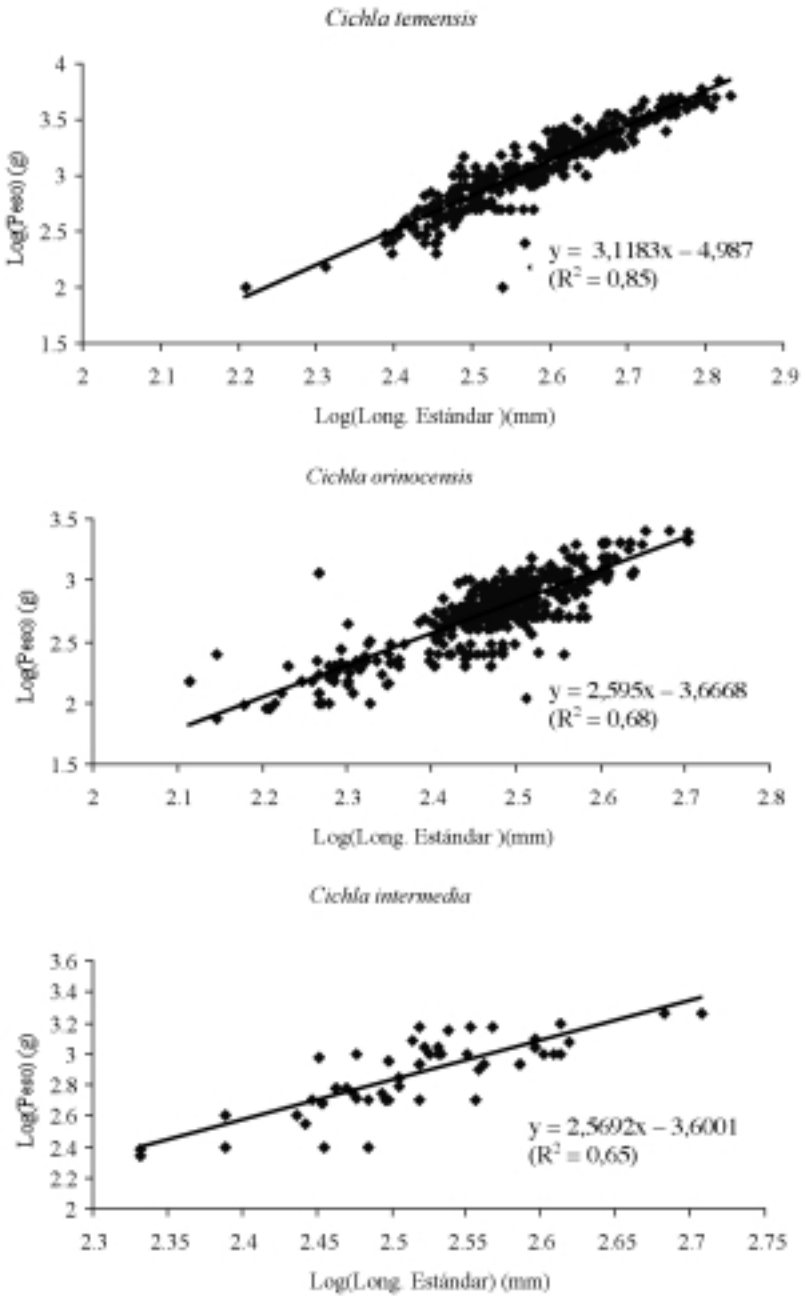


Figura 3. Relación de longitud (mm) de las presas consumidas por *C. temensis* y *C. orinocensis* durante el período de estudio (*C. temensis*: y= 0.0014x + 52.319 $R^2$= 0.5005; *C. orinocensis*: y= -0.0004x + 15.511 $R^2$= 0.0332).

La talla mínima de maduración para las hembras de *C. temensis* fue de 281 mm y en los machos de 301 mm (estadios III y IV), mientras que la talla media (L50) para las hembras maduras de esta especie fue de 321 mm ± 9,39 (n=16) y machos 331 ± 8,16 mm (n=13). En *C. orinocensis* la talla mínima de maduración se observó a los 210 mm para hembras y 220 mm para machos (estadios III y IV) y la talla media (L50) para ambos sexos fue prácticamente la misma: hembras 282,9 mm ± 4,6 (n = 40) y machos 283,5 mm ± 4,7 (n = 27).

*Cichla temensis* presentó una fecundidad absoluta promedio de 5200 ovocitos (3372 mínimo y 6946 máximo), y una fecundidad relativa promedio de 7,4 ovocitos/g de pez (2,3 mínimo y 14,7 máximo). *Cichla orinocensis* mostró una fecundidad absoluta promedio de 3647 ovocitos (245 mínimo y 4643 máximo) y una fecundidad

Tabla 2. Valores porcentuales de frecuencias de aparición (FA) y volumétricas (Vol.) de los distintos ítems que componen la dieta de las especies evaluadas.

| | *C. orinocensis* | | *C. temensis* | | *C. intermedia* | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| **Categorías alimenticias** | **FA** | **Vol** | **FA** | **Vol** | **FA** | **Vol** |
| Clupeiformes | 7,1 | 0,1 | | | | |
| Characiformes | 28,6 | 62,3 | 30 | 45,1 | 100 | 100 |
| Synbranchiformes | 7,1 | 0,2 | | 0 | | |
| Gymnotiformes | 7,1 | 3,5 | | 0 | | |
| Siluriformes | 7,1 | 0,3 | 30 | 25 | | |
| Perciformes | 7,1 | 30 | 20 | 28,9 | | 0 |
| Crustacea | 7,1 | 0,9 | | 0 | | 0 |
| Insecta | 7,1 | 0,02 | | 0 | | 0 |
| Otros | 21,4 | 2,7 | 20 | | 1 | 0 |
| **Nº estómagos llenos** | 95 | | 33 | | 3 | |

relativa promedio de 6,6 ovocitos/g de pez (4,6 mínimo y 7,3 máximo). En *C. intermedia* no se examinaron hembras sexualmente maduras debido a los pocos ejemplares capturados.

Se identificaron zonas de desove en el río Ventuari y caños del río Orinoco en su confluencia con el Ventuari. En marzo se localizaron alrededor de 15 nidos en diferentes sustratos, incluyendo troncos, piedras y excavaciones en la arena del fondo del cauce principal del río, caños y lagunas. Del total de nidos observados, 12 tenían huevos sobre rocas y troncos y tres estaban ubicados en una playa arenosa con presencia de larvas recién eclosionadas. Todos los nidos eran cuidados por la pareja o al menos uno de los progenitores estaba presente.

## Dieta

Durante febrero, marzo y junio las tres especies de *Cichla* tuvieron tendencia a presentar estómagos vacíos. Por ejemplo en *C. temensis*, de 92 estómagos examinados 69 (75%) resultaron vacíos, mientras que *C. orinocensis* de 119 estómagos examinados

78 estaban vacíos (65,5%), y finalmente en *C. intermedia*, de los 17 estómagos examinados 14 (82%) no presentaron alimento. Por el contrario, en el mes de diciembre > 50% de los estómagos examinados tanto para *C. temensis* como *C. orinocensis,* presentaron contenido.

A partir del examen de los contenidos estomacales, se hizo una clasificación porcentual de frecuencia de aparición y volumétrica de las categorías alimenticias básicas: peces, crustáceos, insectos y otros (partes de peces o alimento digerido, etc.) (Tabla 2). En el caso de la categoría de peces, estos fueron estudiados hasta su menor nivel taxonómico posible (especie) (tabla 3) . Dicha categoría fue la que presentó mayor porcentaje de aparición en contenidos estomacales de las especies analizadas. Esto permite acotar que las especies de *Cichla* fueron carnívoras estrictas (ictiófagas), aunque *C. orinocensis* también incluyó en su dieta insectos (odonatos) y camarones. Precisamente esta especie fue la que mostró la dieta más amplia (24 ítems alimenticios), en relación a *C. temensis* (8 ítems) y *C. intermedia* (3 ítems). En la tabla 3 se observa las diferentes especies de presas que fueron consumidas tanto por *C. temensis* como *C. orinocensis.* La dieta de *C. orinocensis* estuvo dominada por las familias Cichlidae y Characidae y pequeños Siluriformes, seguidas por otras familias representadas por una o dos especies. Dado el bajo número de estómagos examinados para *C. intermedia*, el número de ítems presentes estuvo restringido solo a tres especies de la familia Characidae (*Brycon* sp., *Moenkhausia* sp. y *Hemigrammus* sp.).

Finalmente, se observó variaciones en el tamaño de las presas consumidas tanto por *C. temensis* como por *C. orinocensis* del río Ventuari (Figura 4). Durante el mes de diciembre la tendencia de *Cichla* fue de consumir presas más grandes que las encontradas durante los meses de descenso de aguas.

## Discusión

Tres especies de *Cichla* coexisten en el bajo río Ventuari. Resultados de este estudio, junto a otros realizados en diferentes ríos de Venezuela, confirman que *C. orinocensis* es la especie más común en ríos de aguas claras y negras, y que siempre está asociada a algún tipo de sustrato donde el flujo de corriente es lento. *Cichla temensis* presenta un amplio intervalo de hábitat tanto lacustre como en el cauce principal de ríos y caños. *Cichla intermedia* está muy asociada a algún tipo de estructura en el cauce principal del río con flujos de corriente rápidos (Jepsen 1995, Rodríguez-Olarte 1996, Jepsen *et al.* 1997, Winemiller *et al.* 1997, Winemiller 2001, Hoeinghaus *et al.* 2003). En el caso del río Ventuari, por su característica de río pedregoso, presenta hábitat potenciales para la presencia y permanencia de las tres especies estudiadas. *Cichla orinocensis* fue la especie más abundante durante todo el estudio seguida por *C. temensis.* Esta última especie compartió hábitat con las otras dos especies, aunque ocupa lugares más profundos en el cauce principal del río que *C. orinocensis*, e incluye además áreas donde la velocidad de la corriente es de moderada a rápida.

Tabla 3. Composición general de la dieta de las especies evaluadas.

| **Categorías alimenticias** | ***C. temensis*** | ***C. orinocensis*** | ***C. intermedia*** |
|---|---|---|---|
| **Insecta** | | | |
| Odonata | | x | |
| **Crustacea** | | | |
| *Macrobrachium* sp. | | x | |
| **Peces** | | | |
| Engraulididae | | | |
| *Amazonsprattus cintilla* | | x | |
| Acestrorhynchidae | | | |
| *Acestrorhynchus falcirostris* | | x | |
| Anostomidae | | | |
| *Anostomus anostomus* | x | | |
| *Leporinus* sp. "doble raya" | | x | |
| Characidae | | | |
| *Brycon* sp. | x | x | x |
| *Brycon pesu* | | x | |
| *Bryconops* sp. | x | | |
| *Hemigrammus* sp. | x | x | x |
| *Moenkhausia lepidura* | | x | |
| *Moenkhausia* sp. | | x | x |
| Characidae -no identificado | x | | |
| Hemiodontidae | | | |
| *Hemiodus* sp. | | | |
| Lebiasinidae | | | |
| *Nannostomus unifasciatus* | x | | |
| *Pyrrulina lugubris* | | x | |
| Synbranchidae | | | |
| *Synbranchus marmoratus* | | x | |
| Rhamphichtyidae | | | |
| *Gymnorhamphichthys hypostomus* | | x | |
| Heptateridae | | | |
| *Imparfinis* sp. | | | |
| Doradidae | | | |
| Doradidae -no identificado | x | | |
| Loricariidae | | | |
| Loricariidae -no identificado | x | | |
| Trichomycteridae | | | |
| *Trichomycterus* sp. | x | | |
| Cichlidae | | | |
| *Apistogramma* sp. | | x | |
| *Biotodoma wavrini* | | x | |
| *Biotoecus dicentrarchus* | x | x | |
| *Crenicichla* sp. | | x | |
| *Dicrossus filamentosus* | | x | |
| *Geophagus* sp. | x | | |
| *Mesonauta insignis* | x | x | |
| Cichlidae -no identificado | | x | |
| Sciaenidae | | | |
| Sciaenidae -no identificado | x | | |

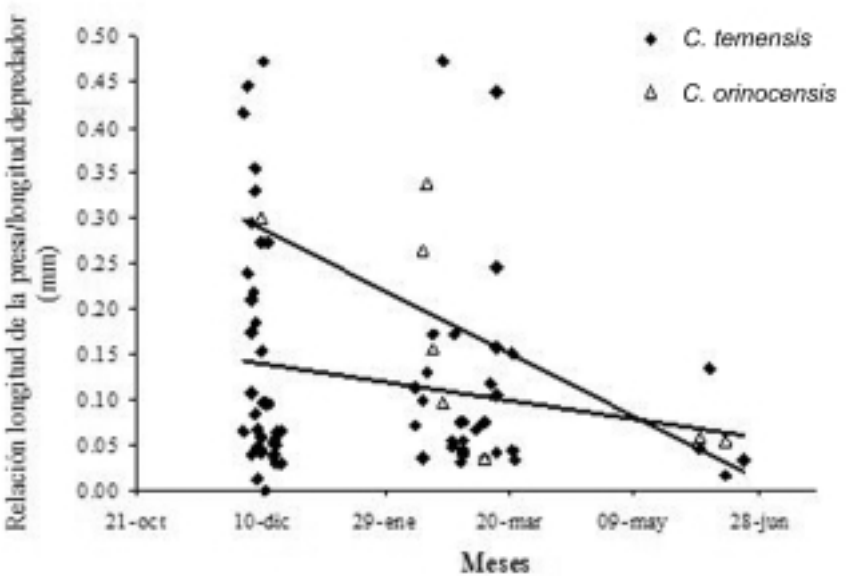


Figura 4.

Las densidades y estructuras de tallas de las especies de *Cichla* pueden variar considerablemente entre especies y regiones de estudio. Sin embargo, el patrón de talla y peso de las especies presentes en el río Ventuari parecen tener un patrón aproximado a los reportados por Jepsen *et al.* (1997) y Winemiller *et al.* (1997) en el río Cinaruco, en el cual los ejemplares de *C. temensis* presentan las tallas más grandes que sus otros dos congéneres *C. orinocensis* y *C. intermedia*.

Las especies de *C. temensis* y *C. orinocensis* del río Ventuari presentaron un patrón reproductivo el cual responde a la variabilidad climática reportada para otros ríos de Venezuela, como son los ríos Cinaruco, Aguaro, Guariquito y Pasimoni. En estos sistemas el período de maduración de las gónadas de *Cichla* sugiere que estas especies desovan a finales de sequía y comienzos de lluvias (Taphorn y Barbarino 1993, Jepsen 1995, Rodríguez-Olarte 1996, Winemiller 2001). En el bajo río Ventuari se encontró *C. temensis* y *C. orinocensis* en desove a finales de enero, pero este proceso reproductivo se intensificó con la llegada de las primeras lluvias a finales de marzo. Para el mes de junio la mayoría de los individuos de *Cichla* analizados se encontraban en reproducción y algunos cuidando sus crías. Jepsen *et al.* (1999) señalaron que *Cichla* puede desovar durante todo el año pero con picos antes de la primera estación lluviosa, igual comportamiento reproductivo encontró Zaret (1980) para *C. ocellaris* del lago de Gatun, Panamá. Lowe-McConnell (1969) observó que *C. ocellaris* de Guyana mostraba una maduración gradual de las gónadas durante el transcurso de la estación

lluviosa (diciembre-mayo) y evidencias de preparación de nidos y desove durante las últimas semanas de la estación seca.

La reproducción de las especies de *Cichla* del bajo río Ventuari sigue el modelo característico de puesta reportado para otros sistemas acuáticos, en el cual ambos sexos defienden los huevos y sus crías (Braga 1952, Devick 1969, Zaret 1980, Taphorn y Barbarino 1993, Jepsen 1995, Rodríguez-Olarte 1996, Winemiller 2001). Durante las observaciones de reproducción de *Cichla* se notó la presencia de parejas o al menos un adulto cuidando sus nidos. *Cichla orinocensis* parecía preferir sustratos sumergidos de madera o rocas en aguas pocos profundas para la disposición de sus huevos, mientras que *C. temensis* se encontró en áreas abiertas de playas arenosas. En el período reproductivo los progenitores interrumpen su alimentación y centran toda su atención al cuidado de sus huevos y crías, de numerosos depredadores (Zaret 1980). Observaciones de las especies de *Cichla* en el río Cinaruco señalan que estos peces intensifican su actividad alimenticia en octubre con el descenso de las aguas, pero no se puede asegurar lo que ocurre de julio a septiembre, período en el cual se supone que las especies se encuentran posiblemente en reposo, ya que la captura de estos peces se dificulta por el elevado nivel de las aguas (Layman obs. pers.).

El valor de fecundidad promedio estimado para las especies de *Cichla* fue parecido a los registrados para el género en otros ríos de la Orinoquía (Jepsen 1995, Cala *et al.* 1996, Rodríguez-Olarte 1996, Jepsen *et al.* 1997, Winemiller *et al.* 1997). En general, la baja fecundidad de los cíclidos está asociada al cuidado parental que tienen estas especies con sus crías (Zaret 1977, Goldstein 1988, Kullander y Nijssen 1989).

Los valores de talla media de individuos maduros (L50) son de gran interés ecológico, puesto que determinan la talla media en la cual se supone que el 50% de la población se ha reproducido, permitiendo así que un individuo tenga la oportunidad de reproducirse al menos una vez antes de ser capturado. Para los *Cichla* del río Ventuari estos valores demuestran que el mayor número de ejemplares capturados, por lo menos han alcanzado su primera madurez sexual, los cuales corresponden a las clases de tallas estimadas entre <130 mm y <430 mm. Las tallas mínimas de maduración observadas en hembras y machos de *C. temensis* y *C. orinocensis* del bajo río Ventuari fueron menores a las reportadas por Winemiller *et al.* (1997), Jepsen *et al.* (1999) y Winemiller (2001) en los ríos Pasimoni y Cinaruco, pero superiores a las señaladas por Rodríguez-Olarte (1996) para *C. orinocensis* del río Aguaro. Hasta 1996 las tallas más pequeñas de maduración habían sido reportadas por Rodríguez-Olarte (1996) en 243 mm y 251 mm LE para hembras y machos de *C. orinocensis*. Otros autores como Devick (1969) y Zaret (1980) reportan que *C. ocellaris* (= *C. orinocensis*) proveniente de medios artificiales (lagos) madura a tallas superiores a las encontradas en este estudio.

La dieta de *C. temensis* y *C. orinocensis* presentó una amplia gama de peces consumidos, lo cual confirma la piscivoría del género. Asimismo, se encontró ocasionalmente algunos camarones e insectos en los estómagos de *C. orinocensis.* En Venezuela, la mayoría de los estudios relacionados con la dieta de *Cichla*, y los cuales

han sido realizados tanto en sistemas de ríos como embalses, han demostrado la preferencia del género por la categoría de peces (Lasso *et al.* 1989, Novoa 1993, Taphorn y Barbarino 1993, Jepsen 1995, Barbarino 1996, Rodríguez-Olarte 1996, Winemiller *et al.* 1997, Williams *et al.* 1998, Bermúdez 2000, Winemiller 2001, Jepsen y Winemiller 2002, Layman y Winemiller 2004, Layman *et al.* 2004). *Cichla orinocensis* del Ventuari presentó una dieta de peces más amplia que *C. temensis* y *C. intermedia*. Por ejemplo, especies de las familias Characidae, Cichlidae y pequeños Siluriformes fueron abundantes en los estómagos examinados. Las presas encontradas en los estómagos fueron muy variables en tamaño, desde pequeños cáracidos (p. ej. *Hemigrammus* < 1,5 cm) hasta grandes ejemplares (p. ej. *Acestrorhynchus* 22 cm y *Bryconops* sp. de 3 cm). Lasso *et al.* (1989) y Novoa (1993) identificaron varias especies de microcarácidos (*Hemigrammus levis*), cíclidos (*Geophagus* spp.), guabinas (*Hoplias* spp.) y cuchillos (Gymnotiformes), en la dieta de *C. orinocensis* y *C. temensis* del lago de Gurí. Dichas observaciones alimenticias se ajustan a las resultados obtenidos para *Cichla* del río Ventuari.

Datos provenientes de algunos ríos llaneros como el Cinaruco y caño La Guardia (Jepsen 1995, Layman *et al.* 2004, Montaña y Hoeinghaus *et al.* 2006), señalan que durante los meses de noviembre y diciembre la dieta de *C. temensis* estuvo dominada por el bocachico (*Semaprochilodus kneri*). Esta especie de proquilodóntido ha sido considerada una importante fuente de alimento para *Cichla* en las bajadas de aguas (noviembre-diciembre) debido a la reducción de alimentos y decline del tamaño de las presas durante la sequía y aguas altas. *Semaprochilodus kneri* probablemente logra constituir la mayor fracción anual de energía tomada por *C. temensis* (Jepsen *et al.* 1997, Winemiller y Jepsen 2004, Hoinghaus *et al*. 2006). En el río Ventuari, no fue posible encontrar *S. kneri* en algún estómago de *Cichla*; quizás la ausencia de un patrón similar puede ser consecuencia de la escasez de muestreos y revisión de estómagos en los meses de noviembre y diciembre, o que la mayoría de los estómagos examinados correspondieron a individuos de tamaños < 50 cm.

Las tasas de alimentación de las especies de *Cichla* del río Ventuari mostraron estar influenciadas por los cambios en el nivel de agua. Por ejemplo, en el periodo seco (febrero-marzo) la mayoría de los peces capturados presentaban estómagos vacíos, fenómeno asociado presumiblemente con el hecho de que los adultos estaban preparándose para la etapa de reproducción y cuidado de sus nidos. Durante la sequía, la mayoría de los peces que habitan los cursos y cauces principales de los ríos, maduran sus gónadas a expensas de bandas de grasa acumuladas durante el período de bonanza alimenticia y al comienzo de la lluvia se inicia la reproducción (Machado-Allison 1987). En el caso de *Cichla*, la cual constituye una especie de gran cuidado parental, ésta va disminuyendo su actividad alimenticia a finales de los meses de máxima sequía (marzo) y comienzo de las primeras lluvias (abril). Es durante este período, cuando se registran las peores condiciones físicas para dichas especies en algunos ríos de Venezuela (Jepsen 1995, Jepsen *et al.* 1997, Rodríguez y Taphorn 1997). Durante el período de aguas altas la dispersión de organismos es muy amplia, pero con la

disminución de los niveles de agua las densidades de las presas aumentan y las interacciones depredador-presa se vuelven más intensas (Layman y Winemiller 2004). Los cambios en el nivel de las aguas están íntimamente asociados a las épocas de desove y migraciones de algunas especies, las cuales proporcionan subsidios nutritivos importantes a los depredadores en estos sistemas relativamente pobres en nutrientes (Jepsen *et al.* 1997, Winemiller y Jepsen 1998).

Los cambios hidrológicos estacionales parecen ser un factor importante en la disponibilidad de presas para muchos depredadores incluyendo a *Cichla* (Juanes y Conover 1994, Layman *et al.* 2004). Por ejemplo, en el río Ventuari se observó que la relación del tamaño de la presa consumida por *Cichla* (depredador) fue significativamente variable estacionalmente; las presas consumidas mostraron un decrecimiento en tamaño a medida que las aguas se iban retirando gradualmente de los bosques inundados de diciembre a febrero. Presas de tamaños pequeños se encuentran frecuentemente en densidades altas a lo largo de las orillas de caños, lagunas y ríos donde existen hábitat complejos compuestos de estructuras vegetales (hojarasca, vegetación, ramas y troncos secos sumergidos, etc.). Estos tipos de estructura pueden brindar cobertura a pequeños peces para protegerse de depredadores. Durante aguas altas, la dispersión de organismos es muy extensa (Lowe-McConnell 1987), pero cuando los niveles de agua bajan, las densidades de presas se incrementan, las interacciones bióticas son más intensas y la depredación puede regular los procesos a nivel de comunidades o ecosistemas (Winemiller 1990, Rodríguez y Lewis 1994, Layman y Winemiller 2004). Para peces piscívoros, el período de aguas en descenso representa el mejor momento de disponibilidad del recurso alimenticio, y las interacciones depredador-presa son más intensas (Winemiller 1990, Jepsen *et al.* 1999). Estudios recientes en ríos tropicales de planicies inundables han demostrado la importancia de los procesos determinísticos y estocásticos en la regulación de comunidades de peces locales (Winemiller 1990, Arrington *et al.* 2002, Arrington y Winemiller 2003). Por ejemplo, el descenso gradual del agua en los meses de sequía, causa un aumento en las densidades de peces por unidad de área y la interacción de especies se intensifica cuando el hábitat y la disponibilidad del recurso declinan. La respuesta de un patrón en la variación del tamaño de presas consumida por *Cichla* o cualquier otro depredador de acuerdo al ciclo hidrológico, refleja el cambio temporal en las densidades de presas potenciales para estos peces, los cuales se ajustan a un patrón climatológico (Layman y Winemiller 2004, Hoeinghaus *et al.* 2006).

Como muchos otros ríos de Suramérica, el río Ventuari sostiene una pesquería deportiva importante de las especies de *Cichla*. Durante este estudio se encontró que la principal amenaza que podría afectar el recurso *Cichla* en el lugar, está relacionada con el incremento poblacional tanto de indígenas locales como mineros provenientes de otras ciudades. Esto trae consigo la sobre-explotación del recurso, ya que los peces son vendidos a los campamentos mineros cercanos al río Ventuari. Ante esta situación observada es necesario hacer una alerta sobre el futuro de los ecosistemas acuáticos y terrestres de la zona, ya que la demanda del recurso íctico será cada vez mayor, y el

empleo de algunas técnicas de pesca como chinchorros o redes de ahorque, provocarán un mayor impacto en las comunidades de peces. Las poblaciones de pavón son muy sensibles a la presión de pesca y las perturbaciones sobre la dinámica poblacional de estas especies tendrían consecuencias negativas sobre el resto de la comunidad íctica, ya que el pavón actúa como depredador superior y mantiene el equilibrio dentro de la red trófica.

**Agradecimientos.** Agradecemos la colaboración de todo el personal del Campamento Manaka, Fundación Cisneros, Fundación Tierra Parima y al U.S. Fish & Wildlife Service y Neotropical Grassland Conservancy, por el financiamiento del estudio. Al Señor Agustín del Campamento Cucurital en Ventuari por sus comentarios y hospitalidad. INAPESCA otorgó el Permiso Científico 0490. A los profesores Otto Castillo y Críspulo Marrero por los comentarios al manuscrito y finalmente, al personal que trabaja en el Museo de Ciencias de la UNELLEZ Guanare por la ayuda en el procesamiento de las muestras.

**Bibliografía.**

ARRINGTON, D. A. Y K. O.WINEMILLER. 2003. Dial changeover in sandbank fish assemblages in a neotropical floodplain river. *Journal of Fish Biology* 63: 1-18.

ARRINGTON, D. A., K. O.WINEMILLER, W. F. LOFTUS Y S. AKIN. 2002. How often do fishes "run on empty. *Ecology* 83: 2145-2151.

BAGENAL, T. B. 1978. Age and grow in methods for assessment of fish production and freswater. Blackwell Scientific Publications (Eds.), Oxford. 365 pp.

BARBARINO, A. Y D. C. TAPHORN. 1995. Especies de la pesca deportiva, una guía de identificación y reglamentación de los peces de agua dulce de Venezuela. UNELLEZ-Fundación Polar, Caracas. 155 pp.

BARBARINO, A. 1996. Estado actual del recurso pesquero recreacional y de la eutrofización cultural del embalse Las Majaguas. Tesis de Maestría, Universidad Ezequiel Zamora, Guanare. 95 pp.

BERMÚDEZ, D. 2000. Evaluación del recurso pavón en el embalse La Coromoto y propuestas para su manejo (Portuguesa-Venezuela). Tesis de Maestría, Universidad Ezequiel Zamora, Guanare. 96 pp.

BRAGA, R. 1952. Ninhos de tucunarés *Cichla temensis* Humboldt e *Cichla ocellaris* Bloch & Schneider. *Revista Brasileira Biologia* 12: 273-278.

CALA, P., E. GONZÁLEZ M. VARONA. 1996. Aspectos biológicos y taxonómicos del tucunaré, *Cichla monoculus* (Pisces: Cichlidae). *Dahlia* 1: 23-37.

DEVICK, W. S. 1969. Life history of tucunare (*Cichla ocellaris*). Job Completion Report, Research Project Segment, Project (F-4-R-17), Hawaii. 32 pp.

DEVICK, W. S. 1971. Life history of tucunare (*Cichla ocellaris*). Freshwater gamefish management research, Job Completion Report Research Project Segment, Project (F-9-1), Hawaii. 9 pp.

DUPLISEA, D. E. Y S. R. KERR. 1995. Application of a biomass size spectrum model to demersal fish data from the Scotian shelf. *Journal of Theoretical Biology* 177: 263-269.

ESPINOZA, V. 1972. La biología y pesca de la corvina *Cynoscion maracaiboensis* del lago de Maracaibo. *Servicio y Recursos de Explotación Pesquera* 2(3): 132-140.

GULLAND, J. 1975. Manual of sampling methods for fisheries biology. *FAO Fisheries Technical* Papers 26: 296-312.

GOLDSTEIN, M. 1988. Cichlids of the world. T. F. H. Publications. Inc. Ltd. The British Crown Colony of Hong Kong. 382 pp.

HOEINGHAUS, D. J., C. A. LAYMAN, D. A. ARRINGTON Y K. O. WINEMILLER. 2003. Movements of *Cichla* spp. (Cichlidae) in a Venezuelan floodplain river. *Neotropical Ichthyology* 1(2): 121-126.

HOEINGHAUS, D. J., K. O. WINEMILLER, C. A. LAYMAN, D. A. ARRINGTON Y D. B. JEPSEN. 2006. Effects of seasonality and migratory prey on body condition of *Cichla* species in a tropical floodplain river. *Ecology of Freshwater Fish* 1: 2-6.

HUBER, O. 1995. Conservation of the Venezuelan Guayana. Pp. 193-217. *En*: P. E. Berry, B. K. Holst K. Yatskievych (Eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana*. Timber Press. Oregon.

JEPSEN, D. B. 1995. Seasonality and misdcale spatial effects on *Cichla* ecology and fish species diversity in a neotropical floodplain river. Thesis Masters, Texas A&M University, Texas. 256 pp.

JEPSEN, D. B., K. O. WINEMILLER Y D. C. TAPHORN. 1997. Temporal patterns of resource partitioning among *Cichla* species in a Venezuelan blackwater river. *Journal of Fish Biology* 51: 1085-1108.

JEPSEN, D. B., K. O WINEMILLER, D. C TAPHORN Y D. RODRIGUEZ-OLARTE. 1999. Age structure and growth of peacock cichlids from rivers and reservoirs of Venezuela. *Journal of Fish Biology* 55: 433-450.

JEPSEN, D. B. Y K. O. WINEMILLER. 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos* 96: 46-55.

JUANES, F. Y D. O. CONOVER. 1994. Piscivory and prey size selection in young of-the-year bluefish: predator preference or size-dependent capture success?. *Marine Ecology Progresist* Series 114: 59-69.

KULLANDER, S. O. Y H. NIJSSEN. 1989. The cichlids of Surinam: Teleostei: Labroidei. E. J. Brill, Leiden. 256 pp.

LASSO, C. A. Y A. MACHADO-ALLISON. 2000. Sinopsis de las especies de peces de la familia Cichlidae presentes en la cuenca del río Orinoco. Serie Peces de Venezuela, Universidad Central de Venezuela, Instituto de Zoología Tropical, Caracas. 150 pp.

LASSO, C. A., D. NOVOA Y F. RAMOS. 1989. La ictiofauna del lago de Guri: composición, abundancia y potencial pesquero. Parte I: consideraciones generales e inventario de la ictiofauna del lago de Guri con breve descripción de las especies de interés para la pesca deportiva y comercial. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 49-50(131-134): 141-158.

LAYMAN, C. A., Y K.O. WINEMILLER. 2004. Size-based response of prey to piscivore exclusion in a species-rich Neotropical River. *Ecology* 85(5):1311-1320.

LAYMAN, C. A., K. O. WINEMILLER Y D. A. ARRINGTON. 2004. Describing the structure and function of a Neotropical river food web using stable isotope ratios, stomach contents, and functional experiments. *En*: J. C. Moore, P. De Ruiter y V. Wolters (Eds.), *Food Webs.* Elsevier/Academic Press.

LAYMAN C. A, K. O. WINEMILLER, D. A. ARRINGTON, D. B. JEPSEN Y C. G. MONTAÑA. (En prensa). Body size and prey availability drive predation patterns in a species-rich tropical river food web. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences*.

LOWE-MCCONNELL, R. H. 1969. The cichlid fishes of Guyana, South America, with notes on their ecology and breeding behavior. *Zoological Journal of the Linnaean Society* 48: 255-302.

LOWE-MCCONNELL, R. H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambrigde, University Press, Cambridge. 381 pp.

MACHADO-ALLISON, A. 1971. Contribución al conocimiento de la taxonomía del género *Cichla* (Perciformes: Cichlidae) en Venezuela. Parte I. *Acta Biologica Venezuelica* 7(4): 459-497.

MACHADO-ALLISON, A. 1987. Los peces de los llanos de Venezuela: un ensayo sobre su historia natural. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 143 pp.

MINISTERIO DEL AMBIENTE Y LOS RECURSOS NATURALES (MARNR). 2002. Sistema Nacional de información hidrológica y meteorológica. Estación Santa Bárbara-Orinoco, Estado Amazonas. 4 pp.

MARRERO, C. 1994. Métodos para cuantificar contenidos estomacales en peces. Talleres Gráficos de LIBERIL, Caracas. 34 pp.

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

NOVOA, D. 1993. Aspectos generales sobre la biología, pesquería, manejo y cultivo del pavón (*Cichla orinocensis* y *Cichla temensis*) en el lago del Gurí y otras áreas de la región de Guayana, Venezuela. *Natura* 96: 34-40.

PINILLA, G. 1986. Ecología trófica del jurel (*Caranx hippos* Linnaeus, 1766), *la cojinua* (*Caranx crysos* Mitchill, 1815) y el ojo gordo (*Selar crumenophthalmus* Bloch, 1793) (Pisces: Carangidae) en aguas costeras del Departamento del Magdalena, Caribe Colombiano. Tesis Biología, Universidad Nacional, Bogotá. 90 pp.

PAULY, D., V. CHRISTENSEN, J. DALSGAARD, R. FROESE Y F. TORRES. 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279: 860-863.

RODRÍGUEZ, M. A Y W. M. LEWIS. 1994. Regulation and stability of fish assemblages of neotropical floodplain lakes. *Oecologia* 99: 166-180.

RODRÍGUEZ-OLARTE, D. 1996. Ecología y conservación del pavón tres estrellas *Cichla orinocensis* (Pisces, Perciformes, Cichlidae) en el Parque Nacional Aguaro-Guariquito. Tesis de Maestría, UNELLEZ-Guanare. 125 pp.

RODRÍGUEZ-OLARTE, D. Y D. TAPHORN. 1997. Ecología trófica de *Cichla orinocensis* Humboldt 1833 (Pisces, Teleostei, Cichlidae) en un humedal de los llanos centrales de Venezuela. *Biollania* 13: 139-163.

SÁNCHEZ, J. 1990. La calidad de las aguas del río Orinoco. Pp. 34-52. *En*: F. Weibezahn y W. F. Lewis (Eds.), *El río Orinoco como ecosistema*. Fondo Editorial de Acta Científica Venezolana/EDELCA/USB, Caracas.

TAPHORN, D. C. Y A. BARBARINO. 1993. Evaluación de la situación actual de los pavones, *Cichla* spp. en el Parque Nacional Capanaparo-Cinaruco, Estado Apure, Venezuela. *Natura* 96: 10-25.

TESCH, F. W. 1971. Age and growth. Pp. 101-136. *En*: W. E Ricker (Ed.), *Methods for assessment of fish production in fresh water*. Blackwell Scientific Publcations, Oxford.

WALTERS, C. J., V. CHRISTENSEN Y D. PAULY. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Review Fish Biology & Fisheries* 7: 139-172.

VAZZOLER, A. E. 1981. Manual de métodos para estudios biológicos de populações de peixes – reprodução e crescimento. Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq, Brasilia. 108 pp.

WINEMILLER, K. O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs* 60(3): 331-367.

WILLIAMS, J. D., K. O. WINEMILLER, D. C. TAPHORN Y L. BALBÁS. 1997. Ecology and status of piscivores in Guri, and oligotrophic tropical reservoir. North American. *Journal of Fishing Management* 18: 274-285.

WINEMILLER, K. O., D. C. TAPHORN Y A. BARBARINO. 1997. Ecology of *Cichla*, (Cichlidae) in two blackwater rivers of southern Venezuela. *Copeia* 4: 690-696.

WINEMILLER, K. O. Y D. B. JEPSEN. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal Fish Biology* 53: 267-296.

WINEMILLER, K. O. 2001. Ecology of peacock cichlids (*Cichla* spp.) in Venezuela. *Journal of Aquariculture Aquatic Sciences*: Cichlid Research: State of the Art. IX: 93-112.

WINEMILLER, K. O. Y D. B. JEPSEN. 2004. Migratory neotropical fish subsidize food webs of oligotrophic blackwater rivers. Pp. 115-132. *En*: G. A. Polis , M. E. Power, G. Huxel (Eds.), *Food webs at the landscape level.* University of Chicago Press, Chicago.

ZARET, T. M. 1977. Inhibition of cannibalism in *Cichla ocellaris*, and hypothesis mimicry among South American Fishes. *Evolution* 31(2): 421-437.

ZARET, T. M. 1980. Life history and growth relations of *Cichla ocellaris*, a predatory South American Cichlidae. *Biotropica* 12(2): 144-157.

Recibido: 01 julio 2005
Aceptado: 05 octubre 2006

Carmen Montaña[1], Donald Taphorn[1], Craig Layman[2] y Carlos A. Lasso[3]

[1] Biocentro-Museo de Ciencias Naturales de Guanare, Universidad de los Llanos Ezequiel Zamora (UNELLEZ), Guanare, Estado Portuguesa, Apartado Postal 3310. Venezuela. car1607@yahoo.es, taphorn@cantv.net

[2] Craig Layman, Department of Biological Sciences, Florida International University. Miami, FL 33181. USA. cal1634@yahoo.com

[3] Sección Ictiología, Museo de Historia Natural La Salle, Apartado Postal 1930, Caracas 1010 A, Venezuela. carlos.lasso@fundacionlasalle.org.ve