

LOS MORICHALES DEL ORIENTE DE VENEZUELA: SU IMPORTANCIA EN LA DISTRIBUCION Y ECOLOGIA DE LOS COMPONENTES DE LA ICTIOFAUNA DULCEACUICOLA REGIONAL

THE MORICHALES OF THE EASTERN REGION OF VENEZUELA: THEIR IMPORTANCE IN THE DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF THE FRESHWATER REGIONAL FISH FAUNA

Crispulo Marrero¹, Antonio Machado-Allison², Valois González² Justiniano Velázquez²
y Douglas Rodríguez-Olarte³

1. UNELLEZ, Museo de Zoología. Programa Recursos Naturales Renovables. Guanare Edo. Portuguesa. Venezuela 3310. 2. Universidad Central de Venezuela. Instituto de Zoología Tropical. Apdo. 47058, Caracas, 1041-A. 3. INPAR-QUES Dirección Nacional de Investigaciones Av. Francisco de Miranda Caracas, Venezuela.

RESUMEN

Se estudiaron los morichales de los llanos orientales de Venezuela resaltando la influencia que tienen los sistemas fluviales asociados a éstos en la distribución y en la composición de las comunidades de peces regionales. Los datos obtenidos se compararon con los de otros ríos de la misma zona, de características físicas y químicas diferentes. Los ríos asociados a las comunidades vegetales donde la palma moriche (*Mauritia flexuosa*) juega un papel fundamental dentro de la comunidad vegetal, presentan aguas muy transparentes (medición con disco de Secchi hasta 1.65 m), o color té, pH ligeramente ácido, fondos predominantemente arenosos y pequeñas fluctuaciones estacionales en los niveles de las aguas. Por otra parte, los ríos típicamente llaneros, presentan aguas turbias (medición con disco de Secchi sólo hasta 0.15 m), pH tendiente a la alcalinidad, fondos fangosos y grandes fluctuaciones en el nivel de las aguas. En los ríos de morichal, los cuales han sido considerados por algunos autores como ríos de aguas negras, se registró una alta diversidad de peces los cuales utilizan como sitios de refugio y de vivienda una intrincada red de canales invadidos por muchas formas de vida de plantas acuáticas. En estos ríos la alimentación de los peces está constituida básicamente por material alóctono proveniente de la vegetación circundante (semillas y pequeños artrópodos) que se precipitan al agua. El Río Pao, el cual en el área estudiada es el representante más conspicuo de los ríos catalogados en el presente estudio como ríos llaneros, funge como una frontera biogeográfica la cual al norte del Río Orinoco separa una ictiofauna con rasgos marcadamente guyaneses, presente en los ríos de morichal, de una ictiofauna con rasgos marcadamente llaneros que se encuentra hacia el occidente de la región estudiada.

ABSTRACT

The ecology and distribution of the fishes in the palm savannah rivers (morichales) in eastern Venezuela were studied. Data were compared with those for rivers of the same region but with different physical and chemical properties, confirming the existence of at least two distinct fauna assemblages. The first occurs in rivers with transparent (Secchi disk about 1.65 m), or tea-colored water with a slightly acid pH, that flow over predominantly sandy substrates, and which experience relatively minor fluctuations in water level. Those are the "Morichales" or rivers associated with vegetational formations in which the palm tree *Mauritia flexuosa* plays a key role in a complex process of ecological succession. The other assemblage occurs in rivers with muddy water (Secchi disk about 0.15 m) and alkaline pH values with muddy bottoms and great seasonal fluctuations in water level: these are the more typical llaneran rivers. In morichal rivers, which some authors classify as blackwater streams, an unusually high fish species diversity was observed in the numerous and varied refugia formed among the anastomosing channels and rich aquatic plant life. In these streams, the fishes diet consist mainly of allochthonous material that falls from the surrounding terrestrial vegetation (seeds and small arthropods). The Pao River in the area studied is representative of the typical savanna rivers, and functions as a biogeographical barrier north of the Orinoco to isolate the ichthyofauna from that found to the east which shows marked relationships with the Guyana ichthyofauna.

Palabras clave: Humedal, palmares de pantano, morichal, *Mauritia flexuosa*, diversidad peces, dietas.

Key words: Wetland, palm swamp, moriche palm, *Mauritia flexuosa*, fish diversity, diets.

INTRODUCCION

Los morichales se caracterizan por presentar, entre sus componentes vegetales individuos de la palma moriche *Mauritia flexuosa* (Palmae, Lepidocariaceae), en varios estadios de desarrollo. En nuestro país estas comunidades vegetales han recibido mucha atención en lo referido a estudios puntuales sobre los siguientes aspectos: caracterización físico-química de aguas, caracterización de vegetación, estudios sobre fauna, estudios sobre etnobotánica, estudios sobre antropología y estudios sobre impacto ambiental (Colmenares, 1984; Daniello, 1976; González 1986, 1987; Heinen y Ruddle, 1974; Machado-Allison y Col., 1986, Machado-Allison, 1987; Medina, 1984; Ojasti, 1986; Pérez-Hernández, 1983; Sánchez y Col., 1983; Tugues, 1986 y Bevilacqua y González, 1994).

Es importante destacar que uno de los principales aportes al conocimiento de los morichales del oriente de Venezuela fue hecha por González (1987). En ese trabajo el referido autor explica, con un gran cúmulo de datos, la dinámica de los morichales en una perspectiva integral. La misma añade, a la ya clásica visión descriptiva de estas comunidades vegetales las dimensiones ecológico-sucesionales en el marco del espacio y el tiempo.

Los morichales pueden considerarse como humedales *sensu* Scott (1989), y Lyon (1993). También, de acuerdo al sistema de clasificación de vegetación del norte de América del Sur, propuesto por Beard en 1946, éstos se consideran como palmares de lodazal (palm marsh), o como palmares de pantano (palm swamp). Los primeros son periódicamente inundados, mientras que los segundos están inundados permanentemente.

Los humedales en general tienen una serie de propiedades reguladoras sobre su entorno y por eso en distintos grados, controlan procesos de inundación, mantienen y regulan la cantidad del agua de acuíferos y ríos de superficie, proveen hábitat para peces y otros componentes de la fauna silvestre, sustentan eslabones importantes de las cadenas tróficas, tienen un alto valor estético-recreativo e históricamente han sido considerados como importantes reservorios naturales de agua; de hecho muchas civilizaciones han florecido en las márgenes de estos ecosistemas (Dugan, 1992).

En el neotrópico los diferentes tipos de humedales, aunque también tienen como elementos comunes agua, vegetación y sustrato, ofrecen escenarios ecológicos muy diversos a la fauna acuática que sustentan. Al respecto, y a manera de ejemplo, se describirán dos situaciones que en Venezuela permiten sustentar esta afirmación. Los esteros llaneros fungen como un "puente" acuático los cuales en virtud de la gran fluctuación del régimen de flujo inducida por los cambios pluviales, permite, durante un breve lapso del año que los peces de los ríos tengan acceso a un ambiente acuático especial con diversos tipos de hábitats, altas concentraciones de fito y zooplancton, y diferentes tipos de nutrientes. Esta situación determina que en forma radical, y a gran escala, la calidad del agua de estas áreas sea distinta a la del cauce principal del río que le sirve de fuente (Machado-Allison, 1990; 1992). Por el contrario los ríos de morichal tienen menos fluctuaciones en su régimen de flujo y en consecuencia no llegan a inundar extensos planos tal como los ríos llaneros. Por este motivo los ambientes asociados a los morichales suelen ser de carácter más austero desde el punto de vista de los nutrientes y en general desde el punto de vista de las sustancias químicas disueltas en el agua (Vegas-Vilarrubia y Col., 1988).

El objetivo del presente estudio es analizar la posible influencia de las comunidades de morichales en los sistemas fluviales, y a su vez, la influencia de éstos en la distribución, ecología trófica y composición de las comunidades ícticas regionales.

MATERIAL Y METODOS

Area de estudio: Los diferentes ríos donde se realizó el presente estudio están ubicados en los llanos orientales del país en los estados Monagas y Anzoátegui (Fig. 1). Los llanos orientales ocupan una extensión aproximada de 35000 kilómetros cuadrados, siendo el paisaje geomorfológico predominante unas altiplanicies conocidas localmente con el nombre genérico de "mesas"; estas mesas están separadas entre si por farallones con desniveles de hasta 300 metros (González, 1987). El relieve se puede presentar fuertemente disectado, suavemente ondulado o plano, y concomitantemente se reconocen tres tipos de mesas. En esta región se combinan una serie de características geoedáficas y mesoclimáticas, las cuales son determinantes para

que la vegetación que recubre las altiplanicies, sea del tipo sabana. Las mismas están asociadas a suelos arenosos, profundos, con baja retención de humedad y pobres en nutrientes, además existe una biestacionalidad marcada en el régimen de lluvias y la acción periódica de las quemadas producidas por el hombre (Walter y Medina 1971, González, 1987). Estas condiciones, a su vez, determinan que las comunidades boscosas locales estén restringidas a los paisajes de valle y a aquellas áreas de la sabana donde la erosión regresiva ha producido un sistema de cárcavas que al concentrar la humedad, actúan como colectores hídricos.

La región como un todo ha adquirido desde hace décadas una gran relevancia económica porque es asiento de una fuerte industria petrolera, y de numerosos centros poblados en franca expansión demográfica. Áreas cercanas a la ciudad de Maturín, ostentan entre 100 y 499 habitantes por kilómetro cuadrado, en una región donde el promedio oscila entre 5 y 29 habitantes por kilómetro cuadrado. Existen en la región otras pujantes ciudades como Anaco y El Tigre.

Ríos estudiados.

Los ríos estudiados fueron los siguientes:

- 1 Río Uruspía
- 2 Río Caris (A. Paso Los Cocos)
- 3 Río Caris (B. La Cohera, La Esperanza)
- 4 Río Moquete (Paso Bajito)
- 5 Río Atapirire (vía Manasma)
- 6 Río Pao (confluencia con el Río Atapirire)
- 7 Río Pao (confluencia con el Río Orinoco)

Vegetación. Se estudiaron parcelas de vegetación de 40 x 40 m. En dichas parcelas se identificaron las diferentes especies presentes, se hicieron observaciones fenológicas y mediciones de los árboles (grosor del tallo y altura). Con estos datos se determinaron las clases de talla de la comunidad arbórea. También se estudiaron las frecuencias y densidades de aparición de las distintas especies vegetales presentes. Parte de esta información se utilizó para dibujar esquemáticamente el perfil característico de cada una de las comunidades vegetales.

Caracterización del hábitat acuático. Se estudiaron características ambientales bióticas y abióticas tales como: profundidad, tipo de substrato,

transparencia del agua, temperatura, pH, oxígeno disuelto, conductividad, tipo de vegetación acuática predominante, presencia de remansos, presencia de zonas susceptibles de inundación y tipo de morichal (*sensu* González, 1987).

Muestreo de bentos. En cada punto de muestreo escogido en los ríos previamente mencionados, se colocaron 3 cuadratas de 25 x 25 cm y en el área cubierta por éstas se colectaron todos los insectos presentes. Estos valores se promediaron y extrapolaron a un área de 1 m².

Muestreo y dieta de los peces. Las colecciones de peces se efectuaron mediante diferentes tipos de chinchorro. El método utilizado para pescar fue el convencional de cercar un sector del cuerpo de agua y colectar la mayor cantidad de peces allí presentes. Los ejemplares se depositaron en el Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV). El análisis de los contenidos estomacales de los peces se efectuó mediante el método de Frecuencia de Aparición (*Occurrence*) (Hyslop, 1980, Marrero 1994).

A fin de determinar la composición de las comunidades de peces, se midió la diversidad de éstos en los diferentes sitios de muestreo; para ello se empleó la fórmula de H' de Shannon-Weaver.

RESULTADOS Y DISCUSION

Estructura y dinámica de los morichales del oriente de Venezuela. Aún cuando los morichales del oriente del país se desarrollan en una misma microárea geográfica presentan, una amalgama de características que los hace ecológicamente heterogéneos y muy complejos. Por ello albergan en su seno una cuantiosa diversidad de especies. González (1987) demostró, que en esa zona del país existen al menos cinco tipos de morichales y en cada uno de ellos la palma moriche tiene un menor o mayor rol protagónico en la conformación de la comunidad vegetal. Sin embargo, esos diferentes tipos de morichal no son más que expresiones de un complejo proceso sucesional en el cual paulatinamente las comunidades vegetales van modificando las condiciones edáficas e hidrológicas en particular, y las condiciones microclimáticas del área en general; estos cambios, espacio-temporales, a la larga permiten la invasión de nuevas especies

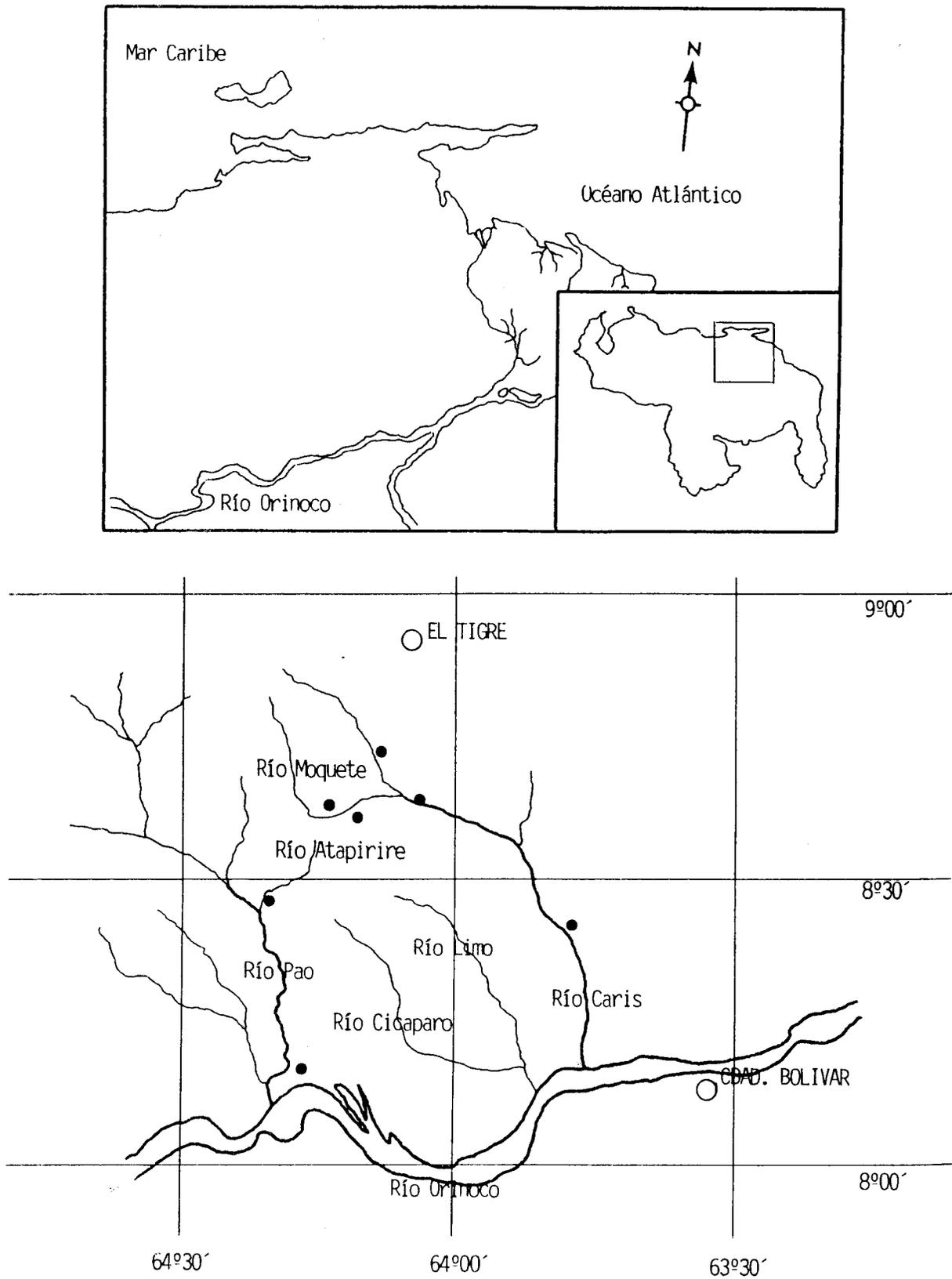


Figura 1. Área de estudio. A. Situación relativa. B. Detalles del área de muestreo. Puntos oscuros representan aproximadamente estaciones de colecta

vegetales y la conformación de nuevas estructuras comunitarias. Los diferentes tipos de morichales y comunidades vegetales descritos en la zona de estudio por González (1987) son:

a. Sabanas inundables o pantanos herbáceos.

En este tipo de comunidad existe una cubierta herbácea continua pero una lámina de agua permanente hace que la composición florística de ésta la diferencie de la sabana de *Trachypogon* sp circundante. En estas "Sabanas Inundables" existen individuos aislados de *Mauritia flexuosa* de pequeño porte.

b. Morichales abiertos. En este tipo de morichal aún se mantiene parte de la cubierta herbácea, pero se observan individuos adultos de *M. flexuosa*. (Fig. 2A)

c. Morichales Cerrados. Estas comunidades son los morichales en el sentido estricto de la palabra. En ellas la densidad de individuos adultos de la palma es tan alta que vistas desde el aire constituye un dosel continuo. En el piso de esta comunidad se encuentran abundantes plántulas de especies arbóreas del bosque Siempre Verde (Fig. 2B).

d. Morichales de Transición. Esta comunidad se caracteriza porque en ella el proceso sucesional está muy avanzado y muchos individuos adultos de las especies típicas del bosque Siempre Verde comparten (y compiten) por el espacio con los individuos de *M. flexuosa* (Fig. 2C).

e. Bosque siempre verde de pantano estacional. De las etapas que conforman las comunidades de morichal, ésta representa la más estable en el tiempo. En ellas los pocos individuos de *M. flexuosa* que existen están muy aislados entre sí y son de gran tamaño. Esta característica de los individuos de palma moriche en este tipo de bosques, confirma que son individuos viejos remanentes de los primeros estadios sucesionales (Fig. 2D).

Tal como ya se esbozó al comienzo, en las diferentes etapas de sucesión de los morichales el aporte de materia orgánica por parte de la vegetación hace que el substrato edáfico se vaya transformando y consolidando paulatinamente; como consecuencia éste va ganando terreno al agua y eventualmente se pierde terreno inundado. Este es un proceso que en condiciones naturales es lento pero inexorable.

Caracterización físico-química y biótica de los ríos donde se colectaron los peces. En la Tabla 1 se presenta un resumen de las características físico-químicas, de los diferentes ríos estudiados, mientras que en la Tabla 2 se presentan algunos datos tomados en las mismas estaciones pero sobre los siguientes parámetros: cobertura vegetal, tipo de morichal, tipo de vegetación acuática, tipo de substrato, cantidad de organismos bentónicos, tipos de refugios donde se colectaron los peces y número de refugios donde se colectaron los peces.

El análisis de estos datos, nos permitió definir dos tipos de ríos: 1) por una parte están los ríos de aguas transparentes (mediciones con disco de Secchi ≤ 165 cm), pH relativamente ácido (5.5-6.0) (ríos Caris y Moquete). Estos ríos están fuertemente influenciados por los morichales y de hecho asociados a ellos, se identificaron los estadios sucesionales Abierto, Cerrado y de Transición. Algunos de estos los ríos, son considerados *sensu lato* como ríos de aguas negras debido a sus características físico-químicas; 2. En contraste, los ríos Atapirire y Pao presentan aguas turbias (medición con disco de Secchi de un máximo de 15 cm), pH ligeramente alcalino, y grandes fluctuaciones en el régimen hídrico. Para efectos del presente estudio éstos cuerpos acuáticos se catalogarán como ríos llaneros típicos.

En cuanto a las plantas acuáticas, en los ríos de morichal existe una altísima diversidad de especies y de formas de vida (p. ej., plantas flotantes, emergentes, sumergidas arraigadas y sumergidas libres), esta abundancia de plantas contribuye a la formación de una intrincada red de canales que sirven de refugio a los peces. Por el contrario, en los ríos llaneros estudiados, éstas son pocas abundantes a excepción de *Eichornia* spp. (una planta flotante).

En relación a los organismos del zooplancton Zoppi (1986), reportó que de manera global en ambos tipos de ríos se presentan todos los taxa encontrados para el área estudiada, pero en los ríos típicamente llaneros las densidades de estos organismos son considerablemente más bajas. Algo similar ocurre con los organismos bentónicos (Machado-Allison y Col., 1986).

El análisis de esta información en su conjunto, permite afirmar que las diferencias físico-químicas detectadas en ambos tipos de ríos, no solo contribu-

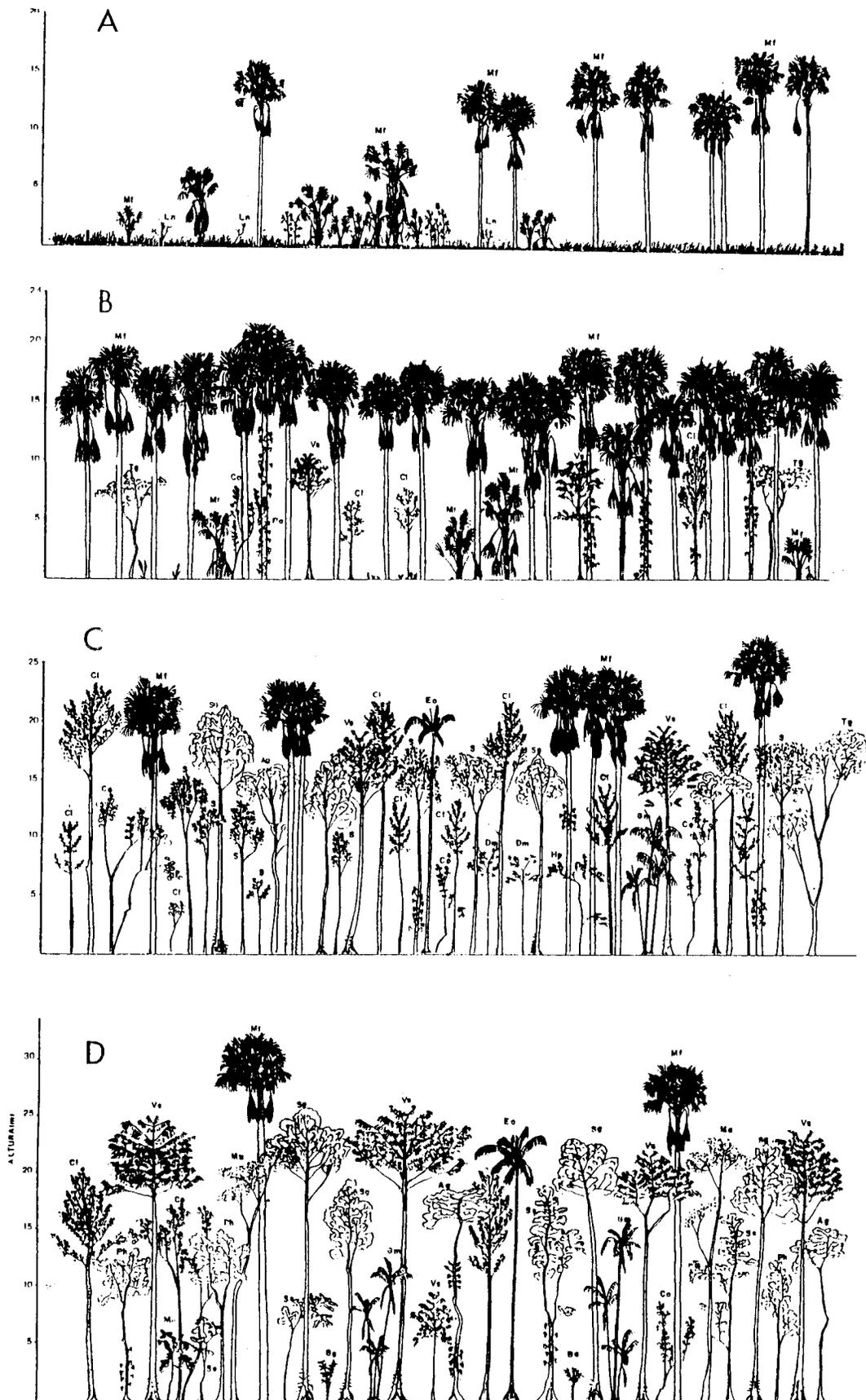


Figura 2. Perfiles de vegetación representativos de los diferentes estadios sucesionales de los morichales del oriente de Venezuela (modificado de González, 1987). Ver explicación detallada en el texto. La escala horizontal está comprimida.

Tabla 1. Características físico-químicas de los diferentes ríos estudiados

Estaciones	Fluctuaciones en el nivel del agua (cm.)	Transparencia disco de Secchi	Velocidad de corriente superficial (cm/seg.)	Oxígeno disuelto (mg/l)	pH	Conductividad (mmho)
Río Uruspia	15	85	<.5	3.4	5.8	50
Río Caris (Paso Los Cocos)	80	55	>1.5	5.6	5.8	80
Río Caris (Paso la Esperanza)	01	29	<.5	4.9	5.5	30
Río Moquete	15	165	.5 a 1.5	5.7	6.8	40
Río Atapirire	95	35	>1.5	4.7	7.2	30
Atapirire-Pao	130	15	> 1.5	5.3	7.1	29
Pao-Orinoco	33	10	.5 a 1.5	5.0	6.7	29

yen a hacer de éstos ambientes acuáticos, lugares abióticamente distintos, sino que también hacen que los mismos presenten notables diferencias bióticas.

En líneas generales, se observa que para esta área los ambientes acuáticos influenciados por los morichales tienden a tener un mayor número de hábitats que los ambientes acuáticos definidos como ríos llaneros típicos. Es importante resaltar que en el conjunto de ambientes acuáticos estudiados el de mayor número de hábitats resultó ser el Río Moquete, el cual es un río asociado a un morichal de tipo cerrado.

La ictiofauna.

a. Sistemática. Los aspectos sistemáticos básicos sobre la ictiofauna del área estudiada han sido publicados por Machado-Allison (1987). En ese trabajo dicho autor presenta una clave ilustrada y un catálogo con las principales especies encontradas.

En el presente estudio se colectaron un total de 12.165 ejemplares pertenecientes a los órdenes Characiformes, Siluriformes (Siluroidei y Gymnotoidei), Perciformes, Atheriniformes y Synbranchiformes. Los detalles acerca de las proporciones de especies colectadas, dentro los distintos órdenes para cada estación se presentan en la Tabla 3 y 5.

En una revisión sistemática exhaustiva que está haciendo el segundo autor del presente trabajo se están reportando nuevas especies dentro del orden Characiformes. Esto indica que el endemismo de especies no es descartable para esta región.

b. La ictiofauna en el contexto de la complejidad de los ambientes acuáticos. Pérez (1984), realizó un completo estudio acerca de la utilización del hábitat por parte de los peces en un morichal del río Uraoa. La descripción que dicho autor presenta del lugar estudiado, hace suponer que el mismo es un morichal cerrado *sensu* González (1987).

Al examinar en las Tablas 2 y 3, los datos correspondientes a diversidad de especies por río, y el número de hábitats donde los peces fueron colectados, se puede apreciar una ligera tendencia a asociar una mayor diversidad íctica en los ríos influenciados por los morichales; esta tendencia es notoriamente visible en el Río Moquete.

Estos resultados permiten generalizar, a un área geográfica completa, los hallazgos realizados por Pérez (1984) para un solo río. En dicho trabajo ese autor constató que para el Río Uraoa la diversidad está positivamente correlacionada con la complejidad del hábitat. Ahora a la luz de los resultados del

presente trabajo se puede afirmar que en el complejo fluvial del área estudiada, el cual tal como se explicó está formado básicamente por dos tipos de ríos, la diversidad de las especies está correlacionada con la diversidad de los hábitats presentes en todo ese conjunto de cuerpos acuáticos.

Si en este contexto consideramos los elementos básicos de teoría de la biodiversidad acuática reseñados por Franklin (1988), podemos afirmar que la alta diversidad de especies en los ríos de morichal

está relacionada con la cantidad de espacios (nichos) que los peces pueden explotar en la gama de hábitats acuáticos exhibidos por los ríos que surcan los morichales cerrados. Estos hábitats además, están complementados con un suministro casi permanente de material alimentario de origen alóctono.

Este hallazgo corrobora los datos presentados por Goulding y Col., (1988), quienes trabajando en el Río Negro, en la amazonia, reportan que en aguas negras existe, tanto una altísima biomasa

Tabla 2. Datos bióticos y físicos de los ríos estudiados

Estaciones	Tipo de vegetación acuática presente (<i>Sensu</i> Velásquez (1994))	Tipo de Morichal o bosque asociado (<i>Sensu</i> González (1987))	Substratos presentes en el cauce del río	Cuantificación de individuos bentónicos (Individuos m ²)	Refugios donde se colectaron peces	Número de refugios para los peces
Río Uruspia	Sumergidas arraigadas	Abierto	Arena	2.0	Vegetación	1
Río Caris (Paso los Cocos)	Sumergidas arraigadas	Transicional	Arena	33.9	Vegetación	1
Río Caris (Paso la Esperanza)	Emergentes arraigadas	Transicional	Arena	3.3	Vegetación	1
Río Moquete	Flotantes libres Emergentes arraigadas Sumergidas arraigadas	Cerrado	Arena Hojarasca Fango	5.7	Canales en la vegetación Troncos sumergidos Hojarasca en el fondo Cuevas socavadas bajo la orilla	4
Río Atapirire	Sumergidas arraigada	Bosque siempre verde	Arena	34.9	Playa de arena Piedras	2
Atapirire-Pao	Emergentes arraigadas	Bosque siempre verde	Arena y fango	31.0	Playa de arena Troncos	2
Pao-Orinoco	Sin vegetación acuática	Bosque siempre verde	Fango	2.8	Playa de arena	1

Tabla 3. Cuantificación de los individuos y medición de la diversidad de las especies de peces en el área estudiada

Estación	Individuos	Porcentaje	Especies	Porcentaje de los Ordenes de peces por estación						
				Char.	Sil.	Per.	Gym.	Athe.	Synbr.	Diver.
Río Uruspia	1037	8.5	16	92.3	0.1	6.89	-	0.7	-	0.5
Río Caris (A)	1374	11.3	23	87.5	5.4	2.6	0.7	3.8	-	2.5
Río Caris (B)	1707	14.0	26	85.2	2.0	11.5	0.4	1.0	-	2.5
Río Moquete	6029	49.5	40	57.1	13.4	3.3	13	13	0.2	2.6
Río Atapirire	1214	10.0	30	76.8	4.6	2.4	8.2	8.2	-	0.7
Pao-Atapirire	386	3.2	12	86.6	6.8	5.4	-	1.2	-	0.9
Pao-Orinoco	418	3.4	21	72.3	25.5	1.0	0.3	0.9	-	2.0

Abreviaciones: Char = Characiformes; Sil = Siluroidei; Per = Perciformes; Gym = Gymnotoidei; Athe = Atheriniformes; Synbr = Synbranchiformes; Diver = Diversidad

Tabla 4. Resultados del estudio de los contenidos estomacales de los peces. Las especies estudiadas aparecen señaladas en el Apéndice I con las siglas (cont.). El número de ejemplares estudiados fue de 49 para el río Moquete y 43 para el río Atapirire.

Tipo de Alimento	Porcentaje de peces del río Moquete con cada tipo de alimento	Porcentaje de peces del río Atapirire con cada tipo de alimento
Artrópodos terrestres (Himenoptera, Formicidae, Vespidae, Lepidoptera, Aracnae)	41	5
Insectos bentónicos (Trichoptera, Ephemeroptera, Diptera-Chironomidae)	21	35
Material vegetal terrestre (restos de hojas, flores y semillas)	16	21
Algas filamentosas	15	---
Peces	1	0.5

como una altísima diversidad de peces, las cuales son comparables a las de los ríos de aguas blancas.

c. Alimentación de los peces de los ríos de morichal estudiados. Se examinaron los contenidos estomacales de un grupo de especies (ver Tabla 5) que se consideraron representativas de la ictiofauna del área estudiada. Los resultados obtenidos son mostrados en la Tabla 4 y Figura 3. Según

los resultados consignados en esa tabla, los peces examinados tienden a alimentarse principalmente de artrópodos que caen al agua y flotan en la superficie. El segundo tipo de alimento más consumido por los peces estudiados, son organismos bentónicos (principalmente Trichoptera y Ephemeroptera) y el tercer tipo de alimento es el material vegetal (algas filamentosas y hojas verdes). En los ríos llaneros típicos, la alimentación de los peces está dominada, casi exclusivamente por insectos bentónicos y material proveniente del lavado de las orillas.

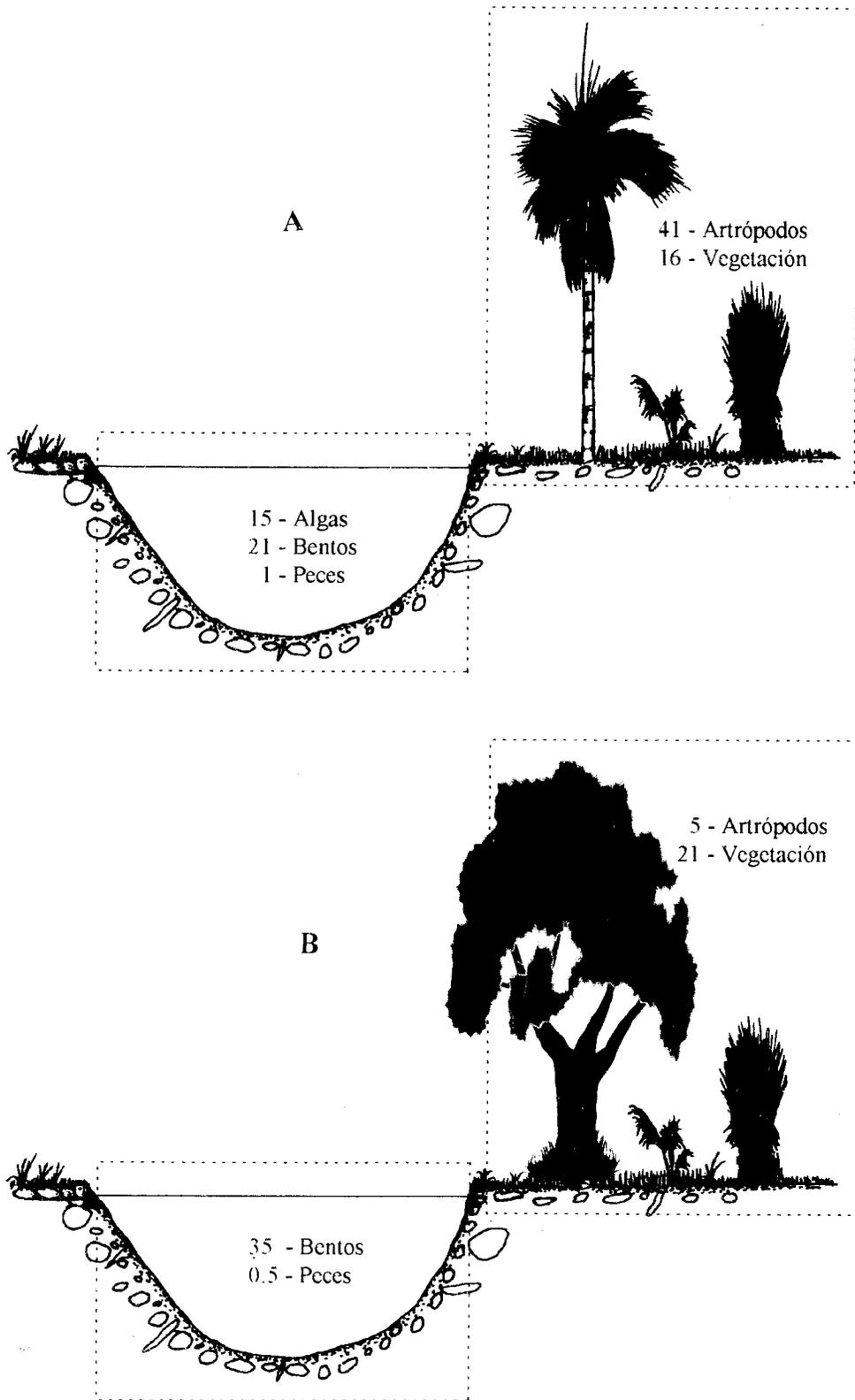


Figura 3. Perfiles esquemáticos de los ríos estudiados y frecuencia de aparición de ítems consumidos por peces. A. Moquete; B. Atapirre

d. Consideraciones ictiogeográficas de los ríos del área estudiada. En Venezuela se han reconocido al menos siete cuencas hidrográficas (Mago-Leccia 1970); éstas, según el mencionado autor son los siguientes: cuenca del Río Orinoco, cuenca del Mar Caribe, cuenca del Lago de Maracaibo, cuenca del Río Cuyuni, cuenca del Golfo de Paria, cuenca del Río Negro y cuenca del Lago de Valencia.

En el contexto de esas cuencas el mismo autor (Mago-Leccia, 1978), propuso la existencia de 5 regiones o provincias ictiogeográficas relativamente bien delimitadas. Éstas son: 1) región Magdalénica; 2) región de las Guayanas; 3) región de los Llanos (que se extiende a la vecina República de Colombia); 4) región de especiación del piedemonte andino y; 5) región incógnita ubicada al noreste del país. Estas provincias también son perceptibles desde el punto de vista fitogeográfico (ver Ortega y Rivero 1989).

De estas regiones, la de los Llanos es considerada geológicamente la más joven, pudiendo situarse su origen en el período Pleistoceno. En ese período fue cuando finalmente, debido a la paulatina inclinación orográfica en sentido oeste-este del territorio nacional, se estabilizó relativamente el ascenso de los Andes y se retiraron los mares internos que cubrían la vasta área central de lo que sería el área central de Venezuela (Vivas 1984).

En el área geográfica de los Llanos los peces han venido experimentando unos vigorosos procesos de especiación y de expansión biogeográfica, que sin duda alguna, dada la altísima diversidad de especies, la sitúan como una de las provincias ictiogeográficas continentales más importantes del país y del Neotrópico (Mago-Leccia 1970; Machado-Allison 1987, 1992; Lowe-McConnell 1987; Taphorn 1992; Machado-Allison y Moreno, 1993).

La región incógnita, a la que hace referencia Mago-Leccia (1978), está ubicada al noroeste del Delta del Orinoco. La misma es geográfica e hidrológicamente muy compleja; debido a que uno de sus sectores recibe una clara influencia del Delta del Orinoco, el cual en gran medida pertenece a la provincia ictiogeográfica de la Guayana, mientras que otro sector recibe una franca influencia de la

región ictiogeográfica llanera. Esta amalgama de influencias se hace más compleja debido a que parte de los morichales del oriente del país están ubicados en esa área y aparentemente le imprimen a la misma rasgos propios de sus características particulares.

Las colecciones de peces realizadas para completar el presente estudio confirman que, desde el punto de vista ictiogeográfico, ciertamente ésta es un área distinta al área de los llanos, e incluso algunos ríos ubicados en sus inmediaciones parecerían ser fronteras ictiogeográficas. Es así como las 103 especies colectadas, 29 lo fueron en los ríos de morichal, 32 fueron colectadas en los ríos llaneros típicos (Atapirire y Pao) y el resto son comunes a ambos tipos de ríos (Tabla 5). Según estos hallazgos, el área del Río El Pao representa, al norte del Orinoco, la zona ubicada más hacia el Oriente de la provincia ictiogeográfica llanera.

CONCLUSIONES

Las comunidades vegetales denominadas morichales representan una gradación de estadios sucesionales, donde la palma moriche acondiciona paulatinamente suelos fuertemente anegados, y eventualmente permite la colonización de especies vegetales que conforman comunidades boscosas con elementos florísticos siempre verdes. Los ríos asociados a las comunidades vegetales de morichales, presentan características químicas y bióticas diferentes de los ríos del área de estudio que no están influenciados por estas comunidades. Estos soportan una cuantiosa diversidad de especies ícticas, mayor a la de ríos no influenciados directamente por los morichales. Por otro lado, los peces de los ríos de morichal se alimentan de una amplia gama de invertebrados que en su mayoría se precipitan al agua provenientes de la vegetación circundante. Por su parte en los ríos del áreas definidos como ríos llaneros, la fuente principal de alimento de los peces son formas inmaduras de insectos estrictamente acuáticos.

Finalmente, desde el punto de vista biogeográfico, el Río Pao debe considerarse una frontera ictiogeográfica entre las provincias biogeográficas del oriente del país y la de los llanos centrales.

Tabla 5. Lista de especies colectadas en morichales, ríos llaneros y ambos. Abreviatura (cont.) significa especies a las cuales se les hizo análisis de contenido estomacal

Especie	Colectadas en ríos		
	morichal	llaneros	ambos
ORDEN CHARACIFORMES			
<i>Abramites cf hypselonotus</i>		x	
<i>Acestrocephalus</i> sp.		x	
<i>Acestrorhynchus falcatus</i>	x		
<i>Aphyocharax erythrurus</i>			x
<i>Astyanacinus</i> sp.	x		
<i>Astyanax bimaculatus</i>			x
<i>Astyanax macrolepis</i> (cont.)			x
<i>Astyanax</i> sp.			x
<i>Brachyhalcinus guianensis</i>	x		
<i>Bryconops caudomaculatus</i>	x		
<i>Bryconops</i> sp.	x		
<i>Copella nattereri</i> (cont.)	x		
<i>Creagrutus beni</i> (cont.)	x		
<i>Creagrutus bolivari</i>		x	
<i>Ctenobrycon spilurus</i>			x
<i>Curimata argentea</i>			x
<i>Curimata metae</i>			x
<i>Curimata spilura</i>			x
<i>Curimatella immaculata</i>	x		
<i>Characidium fasciatum</i> (cont.)			x
<i>Cheirodon pulcher</i>			x
<i>Cheirodon</i> sp.	x		
<i>Engraulissoma taeniatum</i>		x	
<i>Gephyrocharax valencia</i>			x
<i>Gymnocorymbus thayeri</i>	x		
<i>Hemigrammus micropterus</i>			x
<i>Hemigrammus rodwayi</i>			x
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	x		
<i>Hoplias malabaricus</i> (cont.)			x
<i>Hyphesobrycon minimus</i>			x
<i>Hyphesobrycon</i> sp "A"	x		
<i>Hyphesobrycon</i> sp "B"	x		
<i>Knodus breviceps</i>		x	
<i>Knodus</i> sp		x	
<i>Leporinus arcus</i> (cont.)		x	
<i>Leporinus friderici</i>			x
<i>Leporinus stevenmarki</i>	x		
<i>Moenkhausia copei</i> (cont.)	x		
<i>Moenkhausia dichroura</i>	x		
<i>Moenkhausia oligolepis</i>	x		
<i>Moenkhausia</i> sp. (cont.)		x	
<i>Myleus torquatus</i> (cont.)			x
<i>Paragoniates alburnus</i>			x
<i>Parodon</i> sp.		x	
<i>Phenachocharax</i> sp.	x		
<i>Pristella maxillaris</i> (cont.)	x		
<i>Prochilodus mariae</i>		x	
<i>Pyrrmulina brevis</i>			x
<i>Roeboides dayi</i>			x
<i>Serrasalmus rhombeus</i>			x
<i>Serrasalmus</i> sp.	x		
<i>Schizodon cf isognathum</i>		x	
<i>Tetragonopterus chalceus</i>			x
<i>Thoracocharax stellatus</i> (cont.)		x	
<i>Xenagoniates bondi</i>		x	

Tabla 5. Lista de especies colectadas en morichales, ríos llaneros y ambos. Abreviatura (cont.) significa especies a las cuales se les hizo análisis de contenido estomacal (continuación).

Especie	Colectadas en ríos		
	morichal	llaneros	ambos
SUBORDEN SILUROIDEI			
<i>Acantopoma bondi</i>		X	
<i>Ancistrus</i> sp.		X	
<i>Bunocephalus</i> sp.			X
<i>Cochliodon cochliodon</i>			X
<i>Farlowella acus</i>			X
<i>Hypoptopoma thoracatum</i>		X	
<i>Hypostomus plecostomus</i>		X	
<i>Hypostomus</i> sp.	X		
<i>Hoplosternum littorale</i>		X	
<i>Imparfinis</i> sp.		X	
<i>Laciancistrus</i> sp.	X		
<i>Loricariichthys typus</i>		X	
<i>Loricaria</i> sp.		X	
<i>Microglanis</i> sp.	X		
<i>Nannorhamdia</i> sp.		X	
<i>Ochmacanthus orinoco</i>			X
<i>Panaque nigrolineatum</i>	X		
<i>Paulicea</i> sp.			X
<i>Pimelodella gracilis</i>			X
<i>Pimelodus blochii</i> (cont.)	X		
<i>Pseudocetopsis plumbeus</i>			X
<i>Pseudopimelodus</i> sp.			X
<i>Rhamdia quelen</i>	X		
<i>Rineloricaria</i> sp.	X		
<i>Tatia</i> sp.	X		
SUBORDEN GYMNOTOIDEI			
<i>Adontosternarchus devenanzi</i>			X
<i>Apteronotus albifrons</i>			X
<i>Apteronotus</i> sp.	X		
<i>Eigenmannia virescens</i> (cont.)			X
<i>Gymnotus carapo</i>			X
<i>Microsternarchus bilineatus</i>	X		
<i>Sternarchorhamphus macrostomus</i>	X		
<i>Sternarchorhynchus curvirostris</i>			X
<i>Sternopygus macrurus</i>			X
<i>Electrophorus electricus</i>			X
ORDEN PERCIFORMES			
<i>Aequidens pulcher</i>			X
<i>Apistogramma</i> sp.	X		
<i>Caquetaia kraussii</i> (cont.)		X	
<i>Cichlasoma bimaculatum</i>			X
<i>Crenicichla saxatilis</i>	X		
<i>Crenicichla</i> sp. "A"	X		
<i>Crenicichla</i> sp. "B"	X		
<i>Mesonauta festivum</i> (cont.)			X
<i>Mikrogeophagus ramirezi</i> (cont.)		X	
<i>Satanoperca jurupari</i>	X		
ORDEN ATHERINIFORMES			
<i>Lebistes reticulatus</i>			X
<i>Rivulus</i> sp.			X
ORDEN SYNBRANCHIFORMES			
<i>Synbranchus marmoratus</i>			X

AGRADECIMIENTOS.

Parte de los recursos empleados en este proyecto provienen de los fondos del proyecto de investigación 23193104 adscrito a la secretaría de investigación de la UNELLEZ. Agradecemos también a las compañías MENEVEN y CORPOVEN quienes financiaron gran parte del trabajo de campo y de laboratorio. Al personal del Museo de Biología de la UCV (sección de peces), por la ayuda prestada en la separación y preservación de las mues-

tras, especialmente al Dr. Héctor López-Rojas, al Lic. Oscar Brull, al técnico Leonidas Aguana y al Sr. Florencio Gil, quienes participaron en el trabajo de campo. Al Dr. Donald C. Taphorn por la ejecución del resumen en inglés. A las Srtas. Raquel Noriega y Nancy Méndez quienes mecanografiaron el manuscrito. Finalmente, a los Profesores, Hector López-Rojas y Francisco Provenzano y la Lic. Mirlay Herrera, quienes revisaron el manuscrito sugiriendo cambios que mejoraron la redacción final del mismo.

LITERATURA CITADA

- BEARD, J. S.
1946 Los climas de vegetación en la América Tropical. *Boletín Facultad Nacional de Agronomía de Medellín*. Vol VI N° 23 Colombia
- BEVILACQUA M Y V. GONZÁLEZ
1994. Consecuencias de derrames de petróleo y acción del fuego sobre la fisionomía y composición florística de una comunidad de morichal. *Ecotrópicos* Vol 7(2): 23-34 1994
- COLMENARES, R.A.
1984. Estudio del equilibrio químico en solución en las aguas de los ríos morichal Largo y Yabo, estados Anzoátegui y Monagas, Venezuela. Tesis de Maestría IVIC. Centro de Estudios Avanzados. Caracas-Venezuela. 145 pp.
- DANIELLO, A.
1976. Vegetation et soils dans le Delta de l'Orenoque. *Annales de Géographie*. 85(471): 555-577.
- DUGAN, P.J. (ED.),
1992. Conservación de humedales. Un análisis de temas de actualidad y acciones necesarias. UICN, Gland Suiza. 100 pp.
- FRANKLIN, F.J.
1988. Structural and functional diversity in temperate forest. in: *Biodiversity*. E. O. Wilson Editor National Academic Press. Washington D.C. 521 pp.
- FRASER, D.F. Y T. E. SISE.
1980. Observations on stream minnows in a patchy environment: a test of a theory of habitat distribution. *Ecology*. 61: 790-797.
- GONZALEZ, B. V.
1986. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Caris y Pao. Estado Anzoátegui. Tomo IV. Ecosistema Morichal. UCV-Meneven. Caracas-Venezuela.
1987. *Los morichales de los llanos orientales. Un enfoque ecológico*. Ediciones Corpoven. Caracas-Venezuela.
- GOULDING M., L. CARVALHO Y E.G. FERREIRA
1988. *Rio Negro: Rich life in poor water* SPB. Academic Publishing by The Netherlands
- HEINEN, H.D. Y K. RUDDLE
1974. Ecology ritual and economic organization in the distribution of the palm starch among the Warao of the Orinoco Delta. Venezuela. *Jour. Anthropol. Res.* 30 (2) :116-138.
- HYSLOP, E. P.
1980. Stomach contents analysis. A review of methods and their application. *Journ. Fish Biol.* 17 (4):411-430.
- LOWE-MCCONNELL, R.H.
1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press. London, N.Y., New Rochelle, Melbourne, Sydney. 382 pp.
- LYON J.G.
1993 Practical Handbook for Wetland identification and delineation Lewis Publishers. Boca Raton; Ann Arbor; London Tokyo 157 pp.
- MACHADO-ALLISON, A.
1987. Los peces de los ríos Caris y Pao. Edo. Anzoátegui. Clave ilustrada para su identificación. Ediciones Corpoven. Caracas-Venezuela
1990. Ecología de los peces de las aguas inundables de los Llanos de Venezuela. *Interciencia* Vol. 15(6):411-423
1992. Larval ecology of fish of the Orinoco basin: In: *reproduction biology of South American vertebrates* (W. Hamlett, Ed.) Springer-Verlag: 45-59.
1993. *Los peces de los llanos de Venezuela: Un ensayo sobre su historia natural* (2da Edición) C.D.C.H. Universidad Central de Venezuela Caracas 127 pp.
- MACHADO-ALLISON, A, C. MARRERO Y O. BRULL.
1986. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Caris y Pao. Edo. Anzoátegui. Tomo VI. Ecosistema acuático. U.C.V.-Meneven. Caracas-Venezuela.

- MACHADO-ALLISON, A Y H. MORENO.**
1990 Ictiofauna del Río Orituco. *Acta Biológica Venezuelica* Vol. 14 (4): 77-94.
- MAGO-LECCIA, F.**
1970. *Lista de los peces de Venezuela: incluyendo un estudio preliminar sobre la ictiogeografía del país.* M. A.C. Oficina Nacional de Pesca Caracas-Venezuela.
1978. *Los peces de agua dulce de Venezuela.* Cuadernos Lagoven. Caracas-Venezuela.
- MARRERO C.**
1994. *Métodos para cuantificar contenidos estomacales en peces.* Talleres Gráficos Liberil SRL Caracas-Venezuela
- MEDINA, M.**
1984. Caracterización fisicoquímica de las aguas de 13 ríos del Estado Monagas y T.F.D.A. M.A.R.N.R. Serie de informes científicos. Zona 12/IC/58. Maturín Estado Monagas-Venezuela.
- OJASTI, J.**
1986. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencashidrográficas de los ríos Caris y Pao. Edo. Anzoátegui. Tomo V. Fauna. U.C.V. - Meneven. Caracas-Venezuela.
- ORTEGA, F. Y R. RIVERO**
1989. Composition and nature of the Venezuelan Pteridophyte flora. *Pittieria*. (18): 20-27.
- PEREZ, L. E.**
1984. Uso del hábitat por la comunidad de peces de un río tropical asociado a un bosque. Estación Hidrobiológica de Guayana. *Contribución No 10. Fundación La Salle de Ciencias Naturales.* Puerto Ordáz-Venezuela.
- PEREZ, HERNANDEZ D.**
1983. Comportamiento hidrológico y sensibilidad ambiental de los morichales como sistemas fluviales. M.A.R. N.R. Serie de Informes técnicos: DGSIIA/IT/127. Caracas-Venezuela.
- SANCHEZ, J.C., R. PEÑA, Y. RODRIGUEZ Y K. BRANDWISK.**
1983. Caracterización fisicoquímica de los ríos Uracoa, Yabo y Morichal Largo. Informe No. INT - 00683.83. Intevp. Caracas-Venezuela.
- SCOTT, D. A.**
1989. Design of wet land data sheet for database on Ramsar sites. Mimeograph. report to Ramsar convention Bureau, Gland, Switzerland. 41 pp.
- TAPHORN, D. C.**
1993. The characiform fishes of the Apure river drainage, Venezuela. *Biollania*. Edición especial N° 4. Guanare.
- TUGUES, J.L.**
1986. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencashidrográficas de los ríos Caris y Pao. Edo. Anzoátegui. Tomo III. Ecosistema Bosque. U.C.V. -Meneven. Caracas-Venezuela.
- VEGAS-VILARRUBIA, T., J. PAOLINI, Y R. HERRERA**
1988. A physico-chemical survey of blackwater rivers from the Orinoco and the Amazon basins in Venezuela. *Arch. Hydrobiol.* (111) 4: 491-506.
- VELASQUEZ, J.**
1978. Un sistema fisionómico para las hidrofitas vasculares de Venezuela. *Acta Científica Venezolana* Vol. 29. Suplemento No. 2. Caracas-Venezuela.
1994. *Plantas acuáticas vasculares de Venezuela.* Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad Central de Venezuela. Caracas, 992 pp.
- VIVAS L.**
1984. *El Cuaternario.* Editorial La Imprenta Mérida Venezuela. 266 pp.
- WALTER, H. Y E. MEDINA**
1971. Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Boletín de La Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 24: 210-240.
- WINEMILLER, K.O., C. MARRERO Y D.C. TAPHORN.**
1996. Perturbaciones causadas por el hombre a las poblaciones de peces de los llanos y del piedemonte andino de Venezuela. *Biollania* N° 12 (13-48).
- ZOPPI, E.**
1986. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Caris y Pao. Edo. Anzoátegui. Tomo VI. Ecosistema Acuático U.C.V.-Meneven. Caracas-Venezuela.