

ECOLOGÍA TRÓFICA DE *Cichla orinocensis* Humboldt 1833 (PISCES, TELEOSTEI, CICHLIDAE) EN UN HUMEDAL DE LOS LLANOS CENTRALES DE VENEZUELA

Douglas Rodríguez-Olarte¹ y Donald C. Taphorn²

¹ INPARQUES Dirección General de Investigaciones Av. Fco. de Miranda frente al Parque del Este. Caracas Venezuela. Tel. (02)2854106 Fax. (02)2853070

² UNELLEZ Museo de Zoología Guanare Portuguesa Venezuela 3310
(Tel: (057)68006-008. FAX: (057)68130. E-mail ASOMUSEO@dino.conicit.ve).

RESUMEN

Se estudiaron algunos aspectos de la ecología trófica del Pavón Tres Estrellas, *Cichla orinocensis*. El trabajo se realizó en el río Aguaro, en Parque Nacional Aguaro-Guariquito, en los llanos centrales de Venezuela. No se encontraron diferencias significativas ($\chi^2 \geq 6,64$; $P < 0,05$) en cuanto a la frecuencia de estómagos vacíos y con contenido. La especie es básicamente ictiófaga, incluyendo en su dieta ejemplares pequeños de las familias Characidae, Cichlidae, Curimatidae y Loricariidae. En este caso la talla de las presas alcanza hasta un 42% del tamaño del depredador, con una relación moderadamente directa entre las tallas depredador-presa ($R^2: 0,51$; $F: 76,66$; $P < 0,001$). *C. orinocensis* también ingiere crustáceos del género *Macrobrachium*. En este caso se presenta una baja relación ($\gamma: 0,36$; $P < 0,001$) entre el tamaño de estas presas, y el tamaño del depredador. El color y la morfología de los peces presa presentaron poca importancia como factores de selección del alimento por parte de los pavones.

Palabras clave: *Cichla*, Pavón, ecología, llanos, humedales, Venezuela.

ABSTRACT

Aspects of the trophic ecology of Peacock Bass, *Cichla orinocensis*, were determined in the Aguaro river, Aguaro-Guariquito National Park, in the central

ABSTRACT

Aspects of the trophic ecology of Peacock Bass, *Cichla orinocensis*, were determined in the Aguaro river, Aguaro-Guariquito National Park, in the central llanos of Venezuela. Stomach content analysis revealed no significant difference ($\chi^2 \geq 6,64$; $P < 0,05$) among the months sampled, for the occurrence of empty stomach. The species is piscivorous, including in its diet many species of fishes (mainly the small fishes of the families Characidae, Cichlidae, Curimatidae and Loricariidae). Prey range in length up to 42% of the predator length and a moderate positive correlation was observed between predator and prey length ($R^2: 0,51$; $F: 76,66$; $P < 0,001$). The species also eats shrimp (*Macrobrachium* sp., Decápoda), but there is little correlation in predator-prey length ($\gamma: 0,36$; $P < 0,001$). The occurrence of shrimp demonstrated a very small ($\gamma: 0,24$; $P < 0,001$) positive correlation with the transparency of the water. The color and the morphology of the fish-prey were not apparently important factors in the selection of prey by peacock bass.

Key Words: *Cichla*, ecology, trophic, llanos, wetlands, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Los pavones (*Cichla* spp.) son los peces más grandes de los Cichlidae, familia que habita en las regiones tropicales de Africa, Asia, y América tropical (Goldstein 1973); contando en Venezuela con unas 97 especies (Kullander com. pers. 1996). En los llanos venezolanos es posible encontrar tres de las cinco especies de pavones existentes en el país: *C. orinocensis*, *C. temensis* y *C. intermedia*.

De manera natural estos peces se encuentran en ríos y lagunas de aguas "negras" (aguas ácidas, con pocos nutrientes y moderada transparencia) y "claras" (aguas con pH variable, moderada concentración de nutrientes y elevada transparencia). Estos ambientes existen en la región del escudo de Guayana, estado Amazonas y en algunos ríos llaneros como el Cinaruco y el Aguaro, además de los morichales en el centro y oriente del país (Taphorn 1992). Según Rivas (1993), actualmente los pavones ocupan muchas regiones del país, gracias a su introducción en variados hábitat, entre los cuales los embalses han sido de prioridad: Las Majaguas y Coromoto (Portuguesa), El Guri (Bolívar), El Ysiro (Falcón), Burro Negro

(Zulia), Lagartijo (Miranda), Guataparo (Carabobo) y Aragua de Barcelona (Anzoátegui) entre muchos otros.

Los pavones, peces litorales, son carnívoros, con una dieta basada en peces. Ogilvie (1966) encontró que en los pavones del río Cinaruco, estado Apure, las únicas presas consumidas fueron peces, pero en el embalse de Las Majaguas, estado Portuguesa, como en muchos ambientes lénticos en donde son introducidos, consumen también crustáceos decápodos con gran frecuencia. En el lago del Guri, estado Bolívar, se alimentan casi exclusivamente de peces (Novoa 1993), destacándose pequeños carácidos como *Hemigrammus* spp. y ciclidos del género *Geophagus* sp., entre otros.

Aún cuando existen investigaciones sobre la dieta de los pavones, en su mayoría se han concentrado en poblaciones introducidas en los embalses o a nivel de laboratorio; quedando poco estudiados los ambientes en donde viven en forma natural. Más aún, la introducción indiscriminada de los pavones en diversos sectores ha sido generalmente a costo de la ictiofauna local y con pocos estudios sobre los cambios en la estructura comunitaria producidos o potenciales a ocurrir (Shaffland 1993). La pesca del pavón en Venezuela es una actividad ya famosa a nivel mundial. Desde hace muchos años esta pesca es común en muchos ríos llaneros y embalses; sin embargo, tal actividad, en sus variadas concepciones y con pocas acciones legales y prácticas para regularla, ha afectado en forma negativa a las poblaciones de pavones en varios lugares, colocándolas a tal nivel de peligro que ha ameritado la formulación de leyes que regulen la explotación del recurso.

ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Aguaro-Guariquito (PNAG) ocupa alrededor de 600.000 ha al sur del estado Guárico (figura 1). El macorelieve es el de una llanura ondulada con pendiente hacia el sur (Gabaldón 1992), destacándose hacia el norte pequeñas mesas y cerros de cimas planas asociados a innumerables valles. La región se incluye como zona de vida de bosque seco tropical (Ewel *et al.* 1976), la misma presenta dos períodos climáticos diferenciados: lluvias y sequía; siendo el régimen de precipitación unimodal con un promedio anual de 110,74 mm y el de temperatura en 27,02 °C (estación Bancos de San Pedro: 67°30' LON; 8°52' LAT; 73 msnm). El período húmedo se inicia a principios de abril y presenta

abundantes precipitaciones concentradas entre los meses de mayo y septiembre. En esta época las áreas bajas del PNAG se tornan en un ambiente muy productivo, con un rápido incremento de la biomasa vegetal; como factor primordial para la reproducción de la gran mayoría de especies animales, terrestres y acuáticas (Machado-Allison 1987). El período seco va desde mediados del mes de noviembre hasta finales del mes de marzo; en el mismo, las condiciones ecológicas se presentan muy severas para el normal desarrollo de la fauna y flora, donde los ríos pierden considerable caudal y la escasez de agua superficial es notable.

La profusa red hidrográfica de la región pertenece a la cuenca del Orinoco. Las aguas de los ríos en el PNAG drenan dendriticamente hacia el río Caujarito (brazo del río Apure) siendo los sistemas principales los ríos Guariquito, Aguaró, San José, San Bartolo y Mocapra. La mayoría de estos ambientes son de aguas con elevada transparencia ya que nacen en morichales, siendo las mismas de carácter relativamente ácido y arrastrando pocos sedimentos (Tabla 1). El río Aguaró viene a ser una pequeña cuenca que en su parte sur y zonas adyacentes, se forma cada año, por la grandes inundaciones, una especie de delta interno. Se crea un gran humedal por el represamiento y mezcla de las aguas de los ríos del área, las aguas del río Apure, con sus muchos brazos, y las del río Orinoco, propiciando una mezcla de nutrientes que convierten a estos ambientes probablemente en uno de los más ricos y diversos en especies de peces para Venezuela.

METODOLOGÍA

El muestreo

Se utilizaron redes de diferentes longitudes y aberturas de malla para capturar a los pavones en ambientes lóticos y lénticos de la cuenca media y baja del río Aguaró, así como también cordeles de mano y cañas con riel. Los ejemplares capturados fueron pesados en el campo con dinamómetros de 0.1 gramos de precisión. La longitud total (LT) y longitud estándar (LE) fueron medidas empleando un ictiómetro, de un milímetro de precisión. El material colectado (peces y estómagos) se preservó en formol al 10% de concentración y se examinó en el laboratorio del Museo de Ciencias Naturales de Guanare (MCNG).

Clases de tamaño

Los peces capturados se agruparon en tallas de acuerdo a su longitud estándar, modificando los intervalos propuestos por Señaris y Lasso (1993). Así, se obtuvieron las siguientes clases de tamaño: Clase I: menores a 99 mm LE, clase II: de 100 a 199 mm LE, clase III: de 200 a 299 mm LE, clase IV: de 300 a 399 mm LE y clase V: mayores de 400 mm LE.

Factor de condición

Se aplicó el Factor de Condición (K) mensual, medida del bienestar del pez, para todos los peces (Bagenal 1978). Como las muestras fueron de tamaño grande se empleo también la relación peso/largo en este factor, pendiente b (Factor de Condición K'').

Análisis de dietas

Se diseñó un código para cuantificar el grado de llenura de los estómagos. A los estómagos vacíos se les adjudicó un valor de 0, para los que contenían algo de alimento el valor de 1, y así sucesivamente hasta el valor de 4 para aquellos completamente llenos (paredes estomacales muy distendidas). Los análisis de las presas se efectuaron mensualmente, considerando la frecuencia de aparición, peso, volumen (desplazamiento de líquidos), forma, color y longitud, identificándose las mismas hasta el menor nivel taxonómico posible. Los métodos empleados fueron los de Frecuencia de Aparición y Composición Porcentual Numérica, (Marrero 1994).

Se relacionó la longitud presa-depredador, igualmente el color y la morfología de las presas en función de su aparición en los contenidos estomacales. Se consideraron en la morfología de las presas los siguientes tipos de cuerpos: A) fusiformes, B) ovoides alargados, C) ovoides altos y D) cónicos o deprimidos dorsoventralmente y comprimidos posteriormente. Para el color se consideró: 1) claros (colores claros como la mayoría de los Characidae), 2) mixtos sin ocelos y/o franjas (colores variados pero nunca muy oscuros), 3) mixtos con ocelos y/o franjas (colores variados como en los Cichlidae) y 4) oscuros (colores crípticos como en la mayoría de los Loricariidae y Doradidae).

De acuerdo a la categoría y distribución de los datos se aplicaron procedimientos de evaluación paramétrica y no paramétrica (Siegel 1986, Zar 1984). Los datos

fueron procesados mediante programas estadísticos computarizados: SAS (1988), Statistix (SX 4) y Excel 5.0.

RESULTADOS

En la Figura 2 se muestra la frecuencia de tamaños de pavones capturados. La pesca de pavones empleando cordel y anzuelo fue satisfactoria estacionalmente, pero mostró, al igual que con el empleo de redes, que las poblaciones estuvieron conformadas básicamente por individuos pequeños pero maduros sexualmente. Se capturaron 552 individuos de *Cichla orinocensis* en ambientes lénticos y lóticos de la cuenca media y baja del río Aguaro. El intervalo de tamaño para los pavones varió entre los 137 y 381 milímetros LE y entre los 50 y 1.450 gramos de peso húmedo. El 87,86% de peces se ubicaron en la clase de tamaño III, aún cuando se midieron pavones pertenecientes a las clases II y IV su número en las capturas resultó bajo.

El grado de bienestar en los pavones (factores de condición K y K'') tuvo un constante descenso desde el inicio de la sequía hasta la finalización del período. En la Figura 3 se observa un ligero ascenso de los valores entre los meses de abril y mayo (aspecto relacionado con la gran cantidad de individuos jóvenes de Characiformes potencialmente presas que se reproducen en las primeras lluvias). En el mes de junio los valores de K y K'' descienden notablemente, esto se relaciona claramente con comienzo del periodo reproductivo.

I.-Tipos de alimento

De 311 estómagos analizados, el 55,63% presentó algún tipo de contenido, estando el resto (44,37%) vacíos. No se presentaron evidencias significativas ($\chi^2 \geq 6,64$; $P < 0,05$) en cuanto a la ocurrencia de estómagos vacíos y con contenido para los meses de muestreo. La mayoría de los estómagos vacíos se ubicaron en los peces de la clase de tamaño III, pero esto probablemente por el gran número de individuos presentes en la misma.

Supercomponentes órdenes y familias de peces: Los pavones tres estrellas consumen varias especies de peces, ya sean juveniles o adultos. En los análisis, el 74,37% de las presas fueron peces. Un total de 10 familias (Characidae, Cichlidae, Curimatidae, Anostomidae, Prochilodontidae, Erythrinidae,

Lebiasinidae, Engraulidae, Doradidae y Loricariidae) fueron reconocidas como supercomponentes presa de los pavones, siendo los carácidos los de mayor importancia en la composición porcentual numérica y los cíclidos en cuanto al volumen (figura 4); considerando su frecuencia de aparición y las observaciones de los cardúmenes en las márgenes de los cuerpos de agua, estas presas son las más abundantes. El consumo de peces de la misma familia (Cichlidae) fue el más elevado en volumen (24.85%), incluyendo cuatro géneros. En función de los tipos de alimento evaluados se tienen las siguientes categorías de elementos particulares:

Restos de peces: En este renglón se ubicaron restos de peces, tales como carne, huesos, aletas y escamas, en conjuntos discretos (pedazos) pero que a partir de los mismos fue imposible reconocer la forma y medida particular del pez. Este vino a ser un componente resaltante para todas las tallas.

Peces no identificables: Incluyó componentes ligeramente digeridos, donde los tegumentos externos estaban generalmente destruidos, usualmente sin piel ni escamas. No obstante, la identificación de estas presas fue virtualmente imposible a nivel de cualquier taxa, pero susceptibles a ser medidos. Su participación en número y volumen fue elevada para talla III.

Especies: Varios peces fueron encontrados completos y pudieron ser identificados. Individuos adultos de charácidos como *Hemigrammus* spp. y juveniles de *Serrasalmus* spp. fueron relativamente comunes en la clase de tamaño III (tablas 2, 3 y 4). Fue destacada la presencia de especies bentónicas como *Scorpionodoras* sp. (Doradidae) y *Rineloricaria* sp. (Loricariidae), entre otras, que reflejan la amplitud de los microhábitat en que los pavones se alimentan.

El microcíclido *Papiliochromis ramirezi* fue la especie con más frecuencia de aparición. No se encontraron presas del mismo género en los contenidos estomacales examinados que sugirieran depredación intraespecífica. Los mayores volúmenes unitarios por presa lo obtuvieron *Caquetaia kraussii*, *Hoplias malabaricus*, *Cyphocharax spilurus* y *Semaprochilodus kneri*, casi todos representados por uno o muy pocos, pero grandes individuos. Mientras que la gran cantidad de *Hemigrammus* spp. acumularon un bajo volumen.

Invertebrados: *Macrobrachium* sp. (Decápoda) se presentó como una presa importante en la dieta, aún cuando fue representado por un volumen pequeño pero con una frecuencia de aparición notable en todas las tallas estudiadas. Un 9,66%

de los estómagos con alimento analizados presentaron camarones en sus estómagos. Existió una muy baja correlación ($\gamma:0,240, P<0,001$) entre el consumo de camarones en función de las condiciones de visibilidad del agua, esto, probablemente por la relación potencial del costo/beneficio energético en el pez para conseguir otras presas.

Insecta: Este componente solamente fue encontrado en un solo pez, con 227 mm LE. El tamaño de la presa, mediante la reconstrucción de sus partes, fue probablemente de 15 milímetros (Coleóptera).

Material animal: Estuvo compuesta de restos de origen animal inidentificables y en avanzado grado de digerimiento. Generalmente se presentaron en forma compactada. En todas las tallas, excepto la talla I, se presentó este componente en forma considerable. Esto sugiere, considerando también a los restos de peces, una intensa actividad de alimentación.

Material vegetal: El material vegetal encontrado en los análisis estomacales se conformó por restos pequeños de macrófitas sumergidas y/o flotantes (hojas y raíces) y de trozos de vegetación ribereña (pequeñas ramas, hojas y raíces). Aún cuando su volumen total (1,65 ml) es muy bajo, su ocurrencia fue notable, sobretodo en peces de la clase de tamaño III. Los restos vegetales encontrados no son consumidos directamente por el pez. Las observaciones indican que en los violentos ataques de los pavones hacia sus presas, estas buscan refugios que el pavón puede o intenta desintegrar mediante los ataques.

Material inorgánico: Sedimentos del fondo, generalmente arena, se analizaron bajo esta categoría. Solamente en individuos de la clase de tamaño III se encontró este componente. Al igual que el material vegetal, los sedimentos del sustrato pueden ser ingeridos por los peces cuando estos atacan a sus presas.

II.- Relaciones biométricas y morfocromáticas entre la presa y el depredador

La relación del tamaño del depredador con el tamaño de la presa se determinó en los estómagos analizados que contenían peces enteros y también camarones. Así, los pavones fueron capaces de consumir peces que midieron hasta el 42% de su tamaño. Es posible, dadas las observaciones de los ataques y el tamaño de las presas observadas, que esta relación pueda llegar a un 70%. La figura 5 muestra el diagrama de dispersión de las longitudes de las presas (peces) versus las longitudes estándar de los pavones (N: 77), notándose una moderada relación

directa ($R^2:50,55;F:76,66;P<0,001$) entre estas variables. La talla promedio de los camarones consumidos fue de 19,93 mm (DE:12,17; max:56), encontrándose una baja correlación entre el tamaño de camarón y el del tamaño del pavón ($\gamma:0,36, P<0,001$).

Se encontró una muy baja correlación como para sugerir en los pavones una selección de los presas (peces) en cuanto a la forma ($\gamma:0,19; P<0,001$) y el color ($\gamma:0,22; P<0,001$) de estas (figura 6). Se observa una predominancia a consumir presa con formas principalmente entre fusiformes y ovoides alargadas y con colores claros, pero también entre mixtos sin ocelos y/o barras y mixtos con ocelos y/o barras.

DISCUSIÓN

La presencia de una considerable cantidad de estómagos vacíos y con material digerido puede implicar que estos peces posean una rápida conversión energética del alimento consumido. En los pavones de gran talla (IV) fue común la presencia de estómagos vacíos. Devick (1971) observó que, en un embalse de Hawaii, los grandes *C. ocellaris* contenían una pequeña proporción de alimento respecto a su volumen potencial estomacal y un alto porcentaje de estómagos estuvieron vacíos o contenían solo pequeñas cantidades de material digerido. El mismo autor notó que este fenómeno puede reflejar diferentes patrones de comportamiento o cambios en la tasa reproductiva, pudiendo sugerir que el incremento en la eficiencia de la captura de presas (grandes peces) no necesariamente está en concordancia con los elevados requerimientos alimenticios.

El pavón tres estrellas en el río Aguaro es un pez depredador, piscívoro y eurífago en la amplitud de las morfologías y colores de las especies de peces que representan su dieta. La piscivoría en *C. orinocensis* ha sido reportada para Venezuela en el Lago de Guri (Novoa 1993, Gil *et al.* 1993) y los Módulos de Apure (Otto Castillo com. pers. 1996). Igualmente son piscívoras las otras especies del género presentes en el país (Ogilvie 1966, Machado-Allison 1990) y en otras entidades, como Surinam (Kullander y Nijssen 1989, Lowe-McConnell 1969), Florida (Shafland 1993), Panamá (Zaret 1980), Hawaii (Devick 1970, 1971, 1972) y Brasil (Fontanele 1950) entre otros; ya sea en sus hábitat originales o en donde han sido introducidos.

Es conocido que los pavones modifican sus dietas en ambientes lénticos. En los embalses en donde son introducidos, los pavones explotan las poblaciones de crustáceos decápodos y consumen, en comparación con lo ambientes de distribución natural, menos cantidades de peces (Novoa *et al.* 1987, Balbás y Pacheco 1990), esto probablemente por la menor disponibilidad de peces presas y también las pequeñas oscilaciones en las condiciones de la transparencia del agua. Peixoto (1959) y Braga (1952) reportaron que los camarones son un importante recurso en la dieta de los pavones en ambientes lénticos del Brasil, donde han sido introducidos. Sin embargo, en ambientes naturales esta circunstancia es relativamente baja pero constante. La circunstancia que, a pesar de existir una enorme variedad de especies de peces potencialmente presas en el PNAG, los pavones consuman una considerable cantidad de camarones, sugiere un comportamiento de cacería oportunístico, en el cual el depredador atrapa casi cualquier cosa en movimiento que pueda percibir.

Es posible, dadas las observaciones de los ataques y la magnitud de las presas observadas, que la relación tamaño del depredador y tamaño de presa pueda llegar a un 70%. Goulding (1980) determinó esta relación para *C. ocellaris* en el río Machado, Brasil, encontrando una relación del 57%, claro está, para una muestra conformada por individuos de grandes tallas. En los llanos inundables del país los pavones atacan peces de hasta un tercio de su longitud total (Machado-Allison 1990), así como también en cuerpos de agua artificiales (Gil *et al.* 1993). Esta relación de tamaños depredador-presa también ha sido demostrada para diferentes especies de grandes piscívoros (Nikolsky 1963, Reid 1983). Además de observarse una tendencia en cuanto a la preferencia del tamaño de las presas en función del tamaño del pez, se notó un mayor consumo de pequeños peces. Se puede inferir que las grandes poblaciones de pequeñas especies presa, sobretudo las pequeñas especies o juveniles de Characidae, Anostomidae y Curimatidae, son las más consumidas por su condición de abundancia. Los pavones consumen también peces armados con fuertes y grandes espinas (familia Doradidae) o con dientes caninos (*Serrasalmus* spp., *Hoplias malabaricus* y *Hoplerythrinus unitaeniatus*) sin que se muestren visiblemente afectados, igualmente los pavones consumen peces con diferentes formas corporales (fusiformes, ovoides, anguiliformes, etc.).

La presencia, en los contenidos estomacales, de peces bentónicos y con colores oscuros o crípticos (*Autanadoras* sp., *Hypoptopoma* sp. y *Rineloricaria* sp.) implica en los pavones una gran sensibilidad visual y probablemente un acondicionamiento a la búsqueda de este tipo de presas (los peces bentónicos

generalmente no son eficaces nadadores). Así, la especie *C. intermedia* en el Parque Nacional Capanaparo-Cinaruco tiene una marcada preferencia por pequeños peces bentónicos como *Hypoptpoma* sp. (Loricariidae) y los bagres auqueniptéridos (Jepsen 1995).

Los pavones, por el hecho de ser cazadores visuales, se ven afectados por la disminución de la transparencia del agua. Se ha observado que aún en presencia de buenas cantidades de presas pero en condiciones muy pobres de visibilidad, los pavones cazan muy poco. Para el momento de "bajadas de aguas" (finales del período húmedo) los pavones comienzan a trasladarse, siguiendo el movimiento recesivo de las mismas (reotaxia), hacia los ambientes acuáticos habituales (ríos y lagunas). Ya para el mes de diciembre los ríos se desplazan por su canal habitual y en las lagunas se definen los bordes, quedando algunas áreas inundadas que drenan por canales definidos. En estos lugares, el ingreso de aguas limpias y de variadas fuentes de alimento al medio son las posibles causas para que se presenten altísimas concentraciones de estos peces.

Al parecer los pavones presentan una segregación intraespecífica según el tamaño; así, respecto a la cacería, se ha observado a los peces de menor longitud formando cardúmenes (patrullas de cacería) que recorren las áreas poco profundas y en cortas distancias. Los pavones con tamaño mayor patrullan áreas más profundas y posiblemente más amplias; estos no emplean tácticas de espera de las presas sino que van recorriendo las riberas y, en donde se presenta una presa o grupo de ellas, se conforman rápidamente en una formación de ataque. Peces jóvenes y adultos generalmente recorren distancias bastante cortas, en el caso que busquen presas y estas ingresen a su territorio (ya que pueden permanecer en un sitio por considerable tiempo).

Estos movimientos los hacen con lentitud, deteniéndose en algunos puntos, usualmente en formación columnar o piramidal. Existen lugares de cacería que los pavones recorren muchas veces en un día (áreas en donde pueden cazar con altas probabilidades de éxito). Esta estrategia permite el ingreso de nuevas presas en los sitios donde se han efectuado los ataques anteriores. Estos "comederos" son típicamente temporales debido a la variabilidad en la densidad de presas, el nivel del agua y su transparencia de acuerdo al período climático.

Los pavones atacan de manera individual o grupal. Así, uno o varios miembros de un patrulla puede cazar mientras se desplaza el conjunto; esto casi siempre va acompañado de una posición de alerta en casi todos los miembros de la patrulla

que es detenerse. Es de notar que los pavones muchas veces atacan desde el fondo hacia arriba y en áreas relativamente cerradas o hacia ellas, impidiendo el escape de las presas hacia los refugios propios del sustrato (piedras o ramas). En ocasiones los pavones atacan en el medio del río, arrinconando a los cardúmenes hacia la superficie, en donde la alternativa de las presas es saltar repetidamente sobre el agua. Igualmente la caza de una presa no está supeditada a un solo pavón; en el frenesí del ataque, los pavones se disputan violentamente la captura de los peces. Con la culminación de la cacería, los pavones, casi siempre en su habitual formación, continúan el patrullaje del área. Así, el lugar en donde se efectuó el ataque es abandonado por los pavones y ocupado nuevamente por otras presas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la colaboración de Carlos Riera, Aniello Barbarino, Luís Mercado, Keila Matos, Pedro Pacheco, Dámaso y Catalino Pantoja, Carmen Cuenca y Pedro Polanco. Colaboraron también guardaparques (INPARQUES) y personal de PROFAUNA. Los profesores Crispulo Marrero, Otto Castillo, Alex Flecker y Kirk Winemiller revisaron el manuscrito y los profesores José Guerrero, Martín Correa-Viana gentilmente aclararon dudas respecto a los análisis estadísticos y ecológicos. Este trabajo es una sección de la tesis de maestría del primer autor, siendo la misma financiada por el Servicio de Peces y Vida Silvestre de los Estados Unidos y por EcoNatura. El Museo de Ciencias Naturales de la UNELLEZ colaboró con el préstamo de equipos, materiales y el procesamiento de la información. INPARQUES y SARPA otorgaron los permisos y ASOMUSEO colaboró con el alquiler de los vehículos.

LITERATURA CITADA

- Bagenal, T. B. 1978. Age and Growth *In* Methods for Assessment of Fish Production y Fresh Waters, pp 101-136 (Ed. T. Bagenal). 3th Edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 365 pp.
- Balbás, L. y J. Pacheco. 1990. Los peces del Lago Guri y del tramo del bajo Caroní. Informe Interno CVG-EDELCA. División de Cuencas e Hidrología. Bolívar, Venezuela. 33 pp.

- Braga, R. 1952. Ninhos de tucunará "*Cichla temensis*" Humboldt e "*Cichla ocellaris*" Bloch & Schneider (Actinopterygii, Cichlidae). Rev. Brasil. Biol. 12(3):273-278.
- Devick, W.S. 1970. Life history of the tucunare (*Cichla ocellaris*). Job Completion Report. Research Project Segment. Project: (F-4-R-17). Hawaii. 32 pp.
- Devick, W.S. 1971. Life history study of the Tucunaré *Cichla ocellaris*. Fresh water gamefish management research. Job Completion report research project segment. Project: F-9-1. Hawaii. 9 pp.
- Devick, W. S. 1972. Studies on spawning habits and related behavior of the tucunare. Statewide Dingill Johnson Program. Job completion report. Research project segment. project N° F-9-2. Hawaii. 3 pp.
- Ewel, J.J., A. Madriz y J.A. Tosi Jr. 1976. Zonas de vida de Venezuela, memoria explicativa sobre el mapa ecológico. Ed. Sucre. 2a edición. Caracas. 270 pp.
- Fontanele, O. 1950. A contribution to the knowledge of the biology of the Tucunará (Actinopterygii, Cichlidae) in captivity. Reproductive system. Spawning habits and incubation. (mimeografiado). 18 pp.
- Gabaldón, M. 1992. Parques Nacionales y Conservación Ambiental N° 1. Inparques. Caracas. 116 pp.
- Gil, C., Méndez, E. y J. Salazar. 1993. Estudio preliminar sobre la alimentación en cautiverio y contenido estomacal de *Cichla temensis* del embalse del Guri, Estado Bolívar, Venezuela. S.C.N. La Salle. Rev. Natura 96. 42-47.
- Goldstein, R. 1973. Cichlids of the world. TFH Publications. New Jersey. 382 pp.
- Goulding, M. 1980. The fishes and the forest. Explorations in Amazonian Natural History. University of California Press: Berkely. Los Angeles. 280 pp.
- Jepsen, D. B. 1995. Seasonality and midscale spatial effects on *Cichla* ecology and fish species diversity in a neotropical floodplain river. Tesis de Maestría. Texas A&M University. 86 pp.
- Kullander, S. O y H. Nijssen. 1989. The cichlids of Surinam. Teleostei: Labroidei. E.J. Brill. Leiden. 256 pp.
- Lowe-McConnell, R. 1969. The cichlid fishes of Guyana, South América, with notes on their ecology and breeding behavior. Journ. Linn. Soc. (Zool). 48:255-302.
- Machado-Allison, A. 1987. Los peces de los llanos de Venezuela: Un ensayo sobre su Historia Natural. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Universidad Central de Venezuela. Caracas. 144 pp.

- Machado-Allison, A. 1990. Ecología de los peces de las áreas inundables de los llanos de Venezuela. *Interciencia*. 15(6):411-423.
- Marrero, C. 1994. Métodos para cuantificar contenidos estomacales en peces. Talleres Gráficos de LIBERIL S.R.L. Caracas-Venezuela. 37 pp.
- Nikolsky, G. V. 1963. The ecology of fishes. London Academic Press. XV. 352 pp.
- Novoa, O. F. 1993. Aspectos generales sobre la biología, pesquería, manejo y cultivo del pavón (*Cichla orinocensis* y *Cichla temensis*) en el lago del Guri y otras áreas de la región Guayana. S.C.N. La Salle. *Rev. Natura* 96. 34-39.
- Novoa, D., Ramos, F., Hernández, A. y J. Koonce. 1987. Feasibility of developing a fish community model of lake Guri, Venezuela. 33 p.
- Ogilvie, V. 1966. Report on the Peacock Bass Project, including Venezuelan trip report and description of five *Cichla* species. Informe interno de la Florida Game and Fresh Water Fish Commission (mimeo). 61 pp.
- Peixoto, J. 1959. Alimento de tucunaré "*Cichla ocellaris*" Bloch & Schneider, no acude Lima Campos, Icó, Ceará (Actinopterygii, Cichlidae) M.V.O.P.-N.O.C.S. Serv. Piscicul. Serie 1-C. 162:161-170.
- Rivas, L. 1993. Distribución de los pavones en Venezuela. S.C.N. La Salle. *Rev. Natura* 96. 30-33..
- SAS Institute Inc. 1988. SAS/STAT user's guide, release 6.03 edition. Cary, NC: SAS Institute Inc. 1028 pp.
- Señaris, J. C. y C. Lasso. 1993. Ecología alimentaria y reproductiva de la mojarra de río *Caquetaia kraussii* (Steindachner 1878) (Cichlidae) en los llanos inundables de Venezuela. Publicaciones de la Asociación Amigos de Doñana. España. 58 pp.
- Shafland, P. L. 1993. An overview of Florida's introduced butterfly peacock bass (*Cichla ocellaris*) sportfishery. S.C.N. La Salle. *Rev. Natura* 96. 26-29.
- Siegel, S. 1986. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Editorial Trillas, México. 344 pp.
- Taphorn, D. C. 1992. The characiform fishes of the Apure river drainage, Venezuela. *Rev. Biollania*. Edición Especial N°4. 537 pp.
- Zar, J. 1984. Biostatistical analysis. Segunda Edición. Prentice Hall, Inc. New Jersey. 718 pp.
- Zaret, T. 1980. Life history and growth relationships of *Cichla ocellaris*, a predatory South American cichlid. *Rev. Biotropica*. 12(2):144-157.

Recibido: 02-07-96.

Aceptado: 05-01-97.

Tabla 1.- Características de las aguas en los principales ambientes acuáticos del Parque Nacional Aguaro-Guariquito.

Ambientes acuáticos	pH		O ₂ (mg/l)		Transparencia (cm)		Temperatura (°C)	
	Sequía	Lluvia	Lluvias	Sequía	Lluvias	Sequía	Lluvias	Sequía
Río Aguaro								
Cuenca Alta. Paso Garcerito	6.5	6.5	6.0	-	350	200	26	27
Cuenca Baja. Laguna de Begonia	6.75	6.5	6.0	-	200	100	27	29
Cuenca Baja. Laguna de Caraqueño	6.5	7.0	-	5.0	200	100	28	28
Cuenca Baja. Laguna del Atarrillado	-	5.75	-	5.0	-	70	-	30
Desembocadura en el río Caujarito	6.5	6.0	6.0	6.0	200	50	28	29
Río Caujarito	6.75	6.5	-	5.0	30	20	28	29
Río Guariquito	6.0	7.5	4.0	5.0	200	40	27	26
Río Orinoco	6.25	6.5	6.0	6.0	50	20	27	27

Tabla 2.- Participación de los componentes particulares en los individuos de la talla II. 22 especímenes. Intervalo: 137-196 mm LE.

Componentes alimenticios	FA	(%)FA	Po (%)	Vol	(%)Vol
Peces					
<i>Serrasalmus</i> spp.	1	14.29	4.17	1.40	17.72
<i>Hemigrammus</i> spp.	1	14.29	20.83	1.70	21.52
<i>Pyrhulina lugubris</i>	1	14.29	4.17	0.70	8.86
Characiformes N.I.	2	28.75	8.33	1.80	22.78
<i>Papiliochromis ramirezi</i>	1	14.29	4.17	0.60	7.59
Restos De Peces	14.29	14.29	4.17	0.60	7.59
Invertebrados					
Crustacea (Decápoda)					
<i>Macrobrachium</i> spp.	2	28.57	54.17	1.10	13.92
Estómagos vacíos	15 (68.18%)				
Volumen total de componentes (ml)				7.90	
Promedio de llenura de los estómagos:	60,72%				

Leyenda

N.I.= no identificados.

Tabla 3.- Participación de los componentes particulares en individuos de la talla III. 231 especímenes. Intervalo: 200-299 mm LE.

Componentes alimenticios	FA	(%)FA	Po (%)	Vol	(%)Vol
Peces					
<i>Serrasalmus</i> spp.	4	2.76	1.38	6.10	1.75
<i>Aphyocharax alburnus</i> .	1	0.69	0.69	0.70	0.20
<i>Hemigrammus</i> spp.	4	2.76	2.08	4.70	1.35
<i>Astyanax bimaculatus</i>	3	2.07	1.38	11	3.15
<i>Tetragonopterus</i> sp.	1	0.69	0.69	3	0.86
<i>Ctenobrycon spilurus</i>	1	0.69	0.35	1.5	0.43
Characidae N.I.					
<i>Cyphocharax spilurus</i>	6	4.14	2.42	37	10.61
Curimatidae N.I.					
<i>Pseudanos gracilis</i>	1	0.69	0.35	6	1.72
<i>Hoplias malabaricus</i>	1	0.69	0.35	5	1.43
<i>Pyrrhulina lugubris</i>	1	0.69	0.35	0.70	0.20
Engraulidae N.I.					
	1	0.69	0.35	0.30	0.08
Characiformes N.I.					
<i>Caquetaia kraussii</i>	1	0.69	0.35	57	16.34
<i>Papiliokhromis ramirezi</i>	14	9.66	6.57	12.30	3.52
<i>Mesonauta insignis</i>	2	1.38	1.04	10	2.86
<i>Crenicichla</i> spp.	2	1.38	0.69	9	2.58
Cichlidae N.I.					
<i>Autanadoras</i> sp.	1	0.69	0.35	7.50	2.15
<i>Rineloricaria</i> sp.	4	2.76	1.73	3.90	1.12
<i>Hypoptopoma</i> sp.	2	1.38	0.69	1.80	0.51
Peces no identificados	17	11.72	8.65	37.70	10.80
Restos de peces	53	36.55	18.69	64.40	18.46

Tabla 3. Continuación

Invertebrados					
Crustacea (Decápoda)					
<i>Macrobrachium</i> spp.	14	9.66	7.96	2.10	0.60
Insecta (Coleóptera)	1	0.69	0.35	0.10	0.03
Otros					
Material animal	21	14.48	7.27	4.80	1.37
Material vegetal	11	7.58	3.81	1.55	0.44
Material inorgánico	2	1.38	0.69	0.60	0.17
Estómagos vacíos	86 (37.23%)				
Volumen total de componentes (ml)				348.85	
Promedio de llenura de los estómagos:	62.20%				

Leyenda

N.I= no identificados

Tabla 4.- Participación de los componentes particulares en individuos de la talla IV. 58 especímenes. Intervalo: 300-381 mm LE..

Componente alimenticios	FA	(%)FA	Po (%)	Vol	(%)Vol
Peces					
<i>Semaprochilodus kneri</i>	1	5.88	4	22	19.75
<i>Hoplias malabaricus</i>	1	5.88	4	24	21.54
<i>Caquetaia kraussii</i>	1	5.88	4	20	17.95
Doradidae N.I.	1	5.88	4	0.80	0.72
Peces no identificados	3	17.65	12	29	26.03
Restos de peces	1	5.88	4	0.40	0.36
Invertebrados					
Crustacea (Decápoda)					
<i>Macrobrachium</i> spp.	4	23.53	48	12.20	10.95
Otros					
Material animal	4	23.53	16	2.30	2.06
Material vegetal	1	5.88	4	0.10	0.09
Estómagos vacíos	40 (68.96%)				
Volumen total de componentes (ml)				111.40	
Promedio de llenura de los estómagos:	47%				

Leyenda

N.I.= no identificados

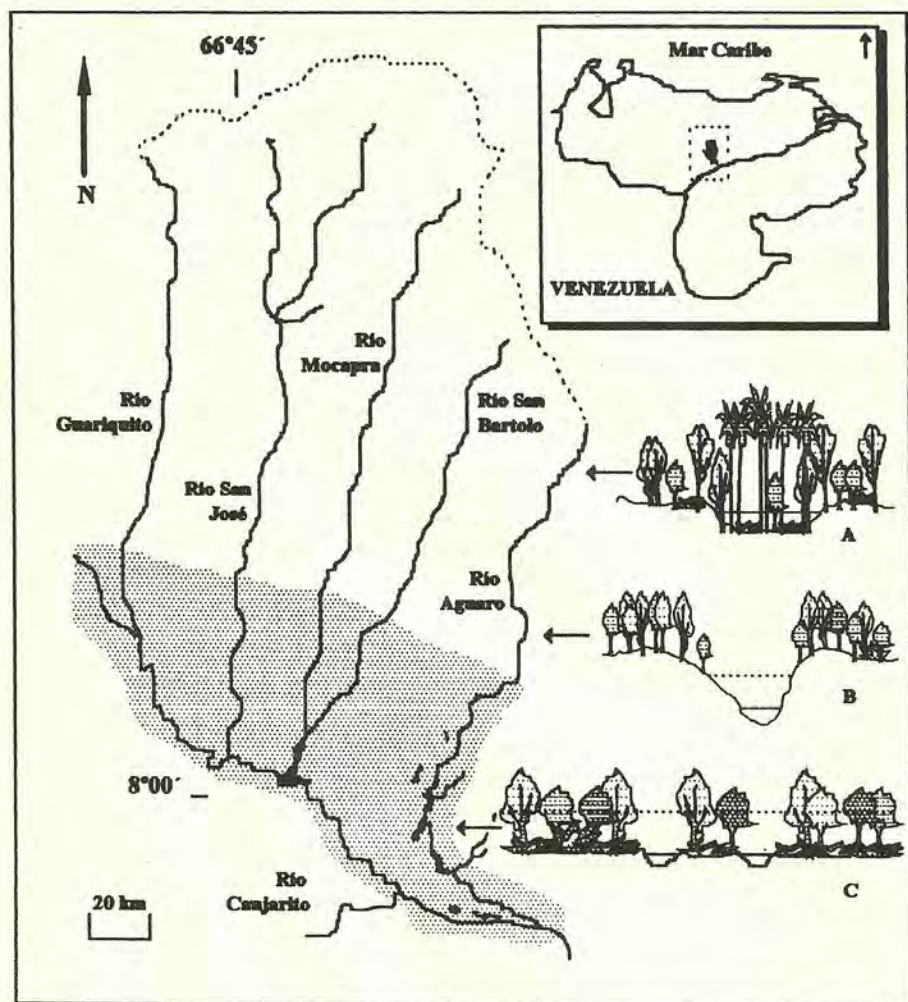


Figura 1.- Parque Nacional Aguaro-Guariquito. El área punteada indica la extensión aproximada del humedal durante el periodo de lluvias. Los ambientes típicos del Río Aguaro son: A) Morichales en la cuenca alta, B) Cuenca media y C) Cuenca Baja (las líneas de puntos representan el nivel máximo de inundación).

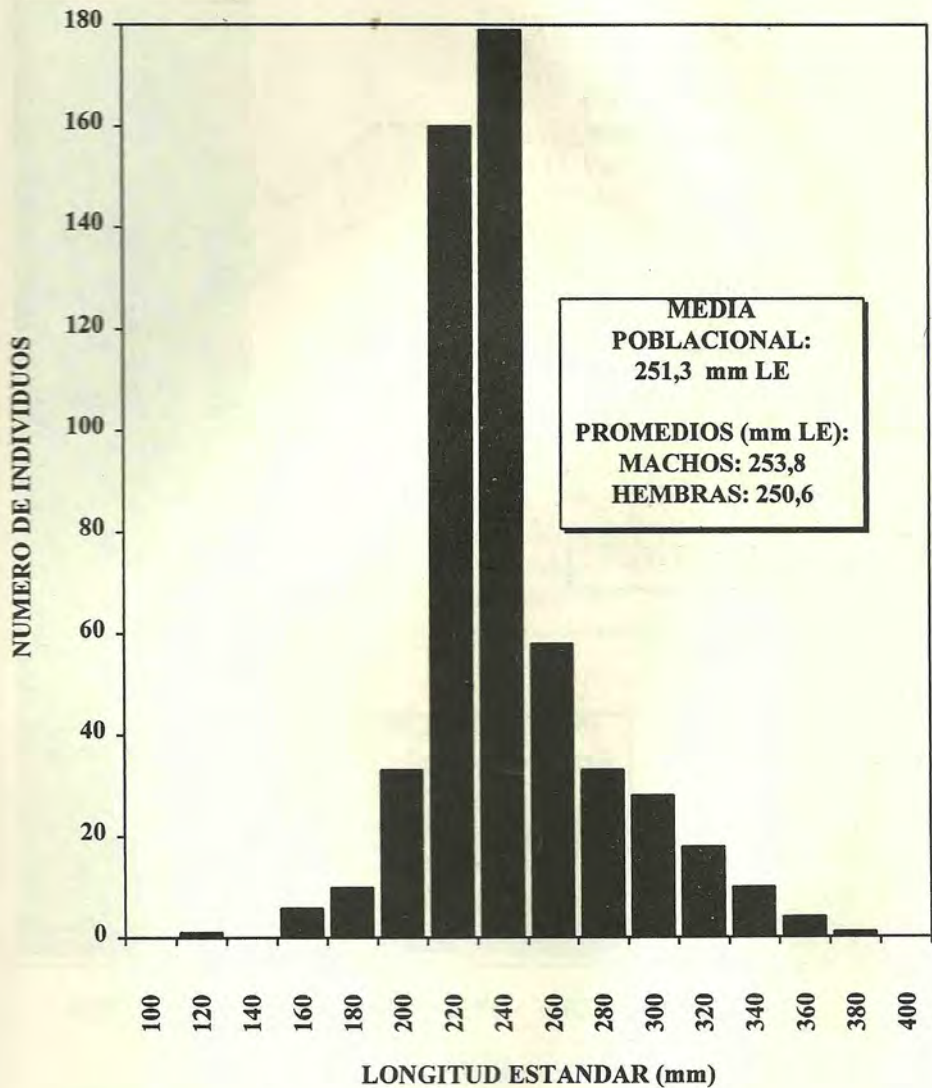


Figura 2.- Frecuencia de tamaños de los ejemplares capturados de *Cichla orinocensis* en los ambientes lóticos y lénticos de la cuenca del Río Aguaro.

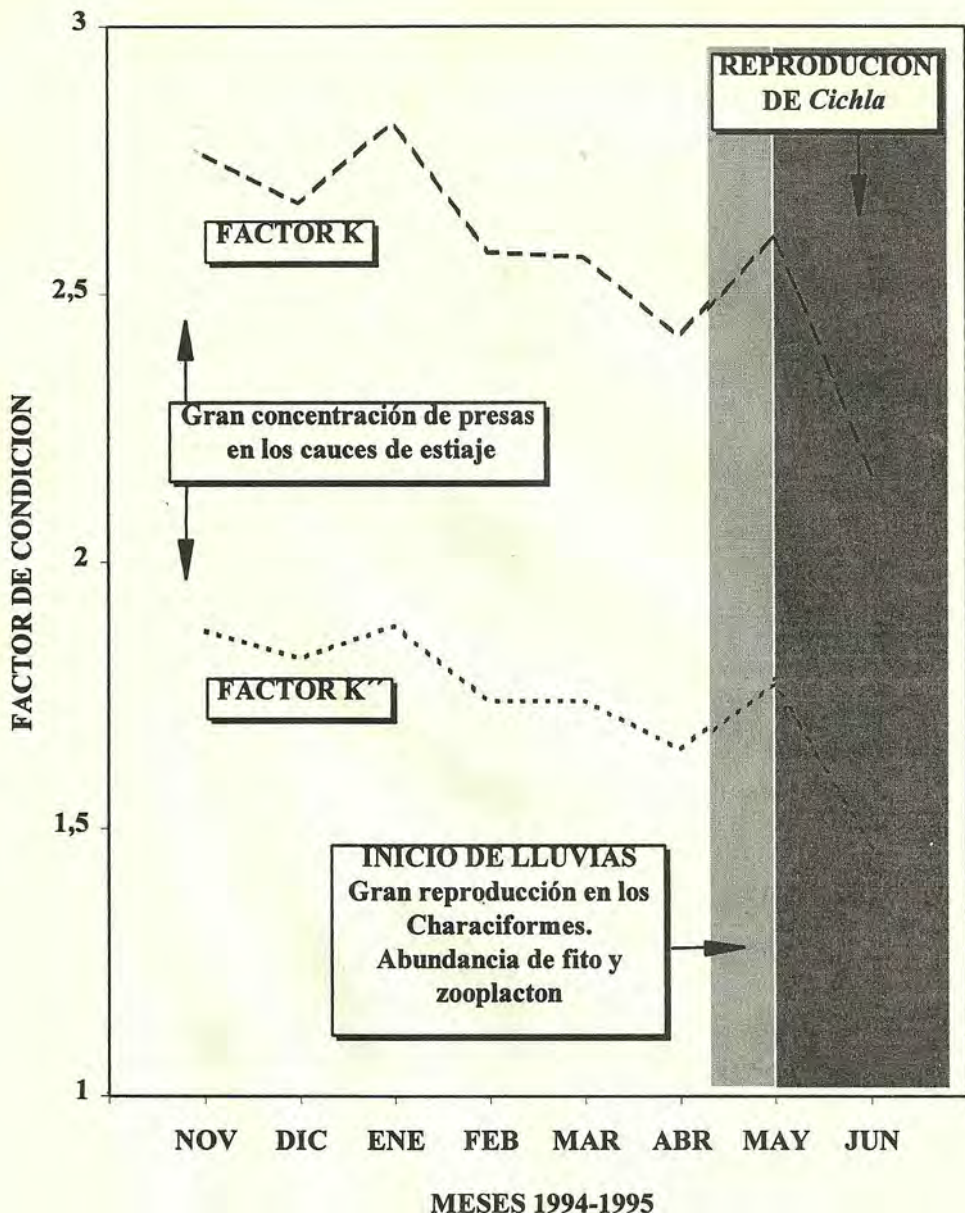


Figura 3.- Valores de los factores de condición (K y K'') para *Cichla orinocensis*. El primer recuadro (color claro) indica el inicio del período lluvioso y el segundo (color oscuro) indica el comienzo del período reproductivo para la especie.

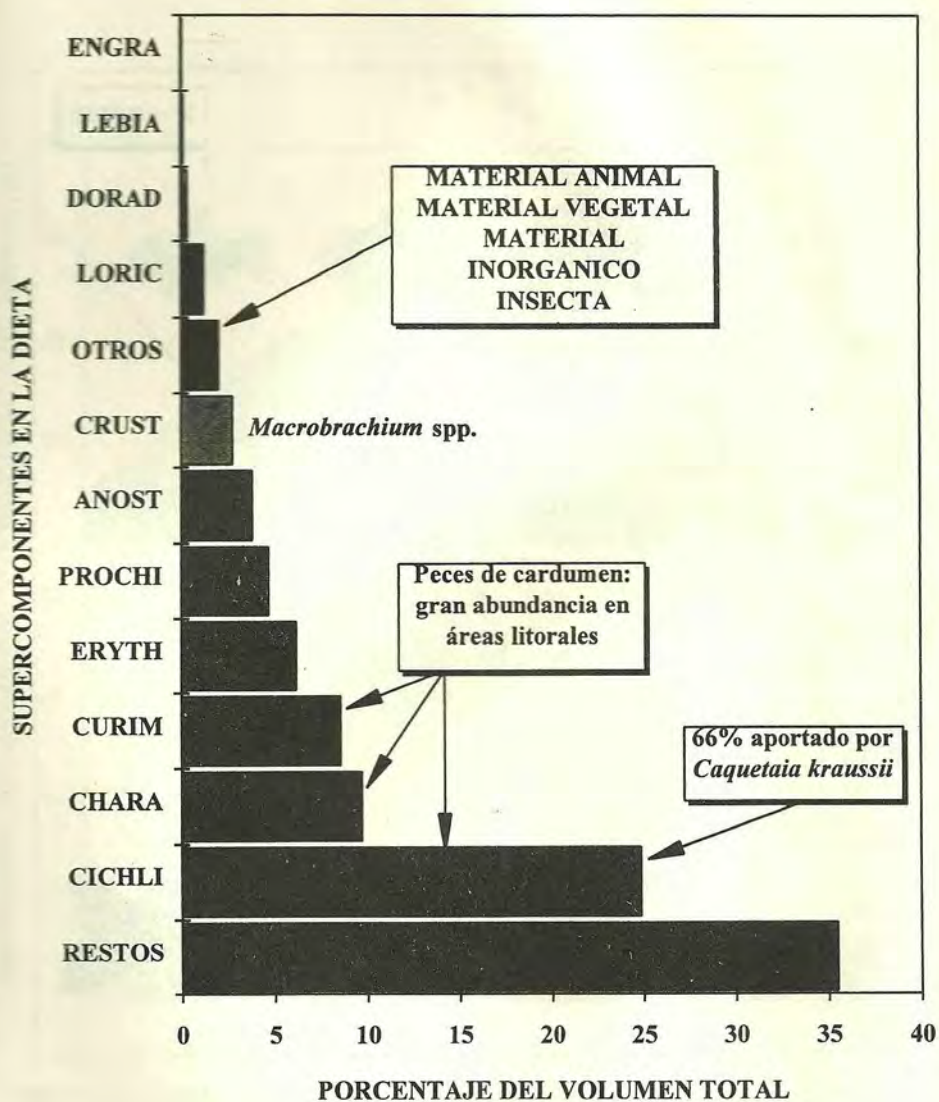


Figura 4.- Participación de los supercomponentes en el volumen total de la dieta en *Cichla orinocensis* (todas las tallas). Engra: Engraulidae, Lebia: Lebiasinidae, Dorad: Doradidae, Loric: Loricariidae, Crust: Crustacea, Anost: Anostomidae, Prochi: Prochilodontidae, Eryth: Erythrinidae, Curim: Curimatidae, Chara: Characidae, Cichli: Cichlidae, Restos: Restos de peces.

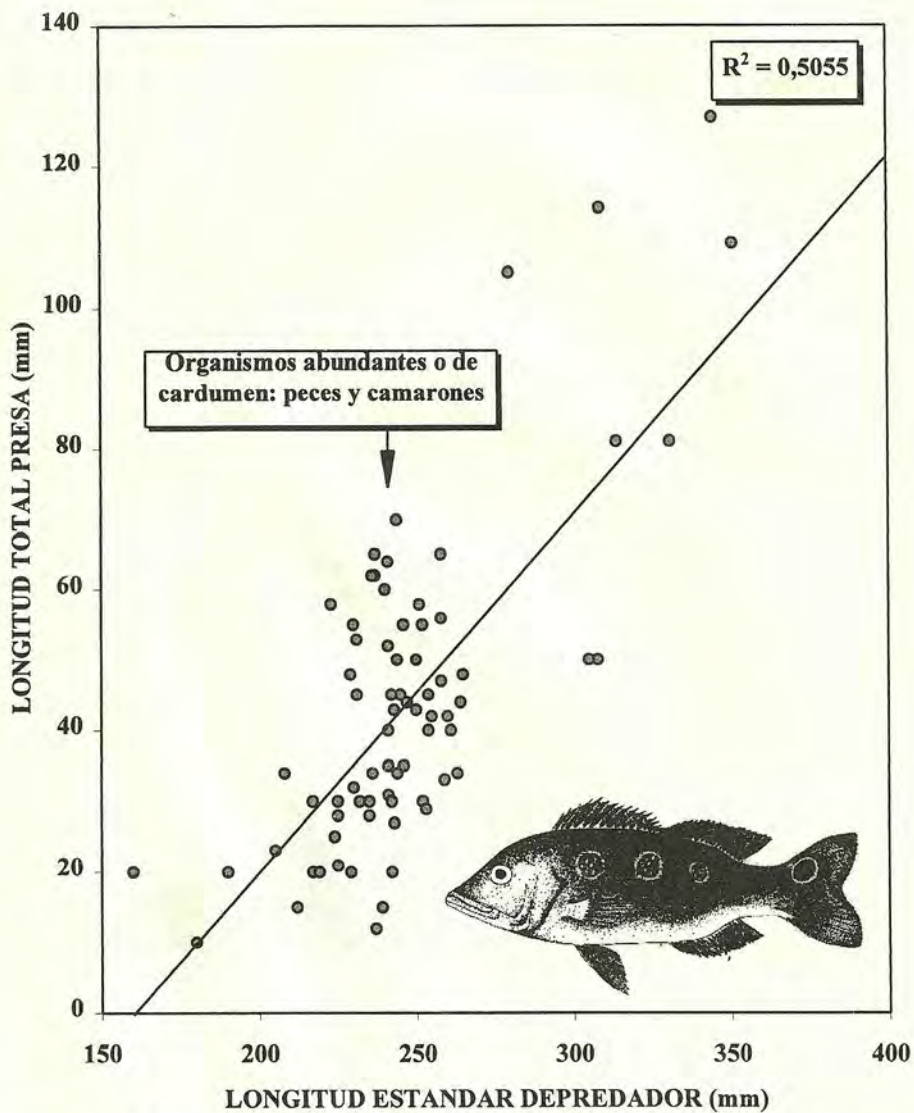


Figura 5.- Relación entre la longitud de la presa con la del depredador para los individuos de *Cichla orinocensis* capturados en la cuenca del río Aguaro.