

NOTAS SOBRE LA HISTORIA NATURAL Y LA DISTRIBUCION DE LOS PECES GYMNOTIFORMES EN LA CUENCA DEL RIO APURE Y OTROS RIOS DE LA ORINOQUIA

Críspulo Marrero y Donald C. Taphorn

**Museo de Ciencias Naturales de Guanare
Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales
"Ezequiel Zamora". Programa de Recursos Naturales Renovables
Guanare, Edo. Portuguesa, Venezuela, 3310**

RESUMEN

Los Gymnotiformes constituyen un grupo de peces restringidos al Neotrópico, cuya importancia en la ictiofauna regional nunca ha sido debidamente reconocida. Aparentemente la causa principal de este marginamiento, han sido los mismos hábitos de los peces en cuestión (actividad nocturna, colores poco llamativos y comportamiento críptico). Muestreos con redes no convencionales han revelado que en el fondo de los grandes ríos, al menos en la Orinoquia, existen grandes cantidades de estos peces. La alimentación de la mayoría de los integrantes del grupo está constituida por material "autóctono" (especialmente formas inmaduras de insectos acuáticos) de los ríos, este hecho contrasta con lo que hasta el momento se ha encontrado para otros grupos de peces, cuya principal fuente de alimentación es el material alóctono. La reproducción en la mayoría de los integrantes del grupo, está íntimamente ligada a factores fisicoquímicos propios del régimen pluvial que impera en estas regiones. No se conocen en el grupo grandes migraciones como las que se han estudiado en otros grupos de Ostariophysi, y las que presentan los Gymnotiformes son más bien de carácter local. Las numerosas capturas de ejemplares del grupo y observaciones de campo que se han realizado en el llano de Venezuela, permiten asegurar que los distintos géneros y especies se localizan en sitios muy precisos de la amplia gama de hábitats que conforman los ecosistemas acuáticos de la región.

ABSTRACT

The importance of the Gymnotiformes, a group of neotropical electric fishes, is often underestimated. Apparently this is because of their nocturnal habits, drab colors and a tendency to hide deep within available cover. Samples collected with small bottom trawls have revealed that large numbers of these fishes are present on the bottom of large rivers in the Orinoco basin. The principal food of most knifefishes consists of autochthonous material (immature forms of aquatic insects). This contrasts with the food of other fishes studied in the Neotropics. The reproductive cycle of knifefishes is intimately linked to the hydrological regime. Long migrations (as in other ostariophysi), are unknown for these fishes, but local movements do occur. As our knowledge of the group increases it appears that most knifefish species occupy a fairly limited range within the many niches available in aquatic llaneran ecosystem.

INTRODUCCION

Los Gymnotiformes son peces de agua dulce restringidos al Neotrópico. De ellos se conocen hasta el momento, alrededor de unas 60 especies. La mayor diferenciación del

orden (21 géneros) se encuentra en la cuenca del Amazonas; pero también en las Guayanas y en la cuenca del Orinoco existe una gran diversidad. Fuera de estas áreas, el número de especies declina sensiblemente (Mago-Leccia, 1978). Estos peces, por la manera de nadar, por la forma peculiar de su cuerpo, y sobre todo, por su capacidad electrogénica y de electrorecepción, llamaron la atención de los grandes naturalistas de siglos pasados, y aún hoy día conforman una interesante línea de investigación para electrofisiólogos y etólogos (Bastian, 1976; Heiligenberg, 1977, 1980; Westby, 1988).

Contrastando con la forma casi constante que presentan todos los integrantes del grupo en la parte posterior del cuerpo (subcilíndrica o ligeramente comprimida), la parte anterior (hocico y cabeza) presentan una gran plasticidad morfológica. Esta extensa radiación morfológica ha sido poco estudiada, y se ha especulado que los hocicos en forma de pico de algunos géneros pueden tener alguna función en la manera como estos peces capturan su alimento (Fernández-Yepez, 1967; Roberts, 1972; Schwassmann, 1976; Marrero, 1983, 1987, 1990; Bottini, 1987).

Se ha comprobado que la electrogénesis y la electrolocalización les permite a estos peces establecer una comunicación inter e intraespecífica en poblaciones simpátricas; incluso, se ha determinado que los machos de *S. macrurus* (Sternopygidae), producen variaciones en sus descargas eléctricas durante el cortejo nupcial (Hopkins, 1974b). Este sofisticado mecanismo de orientación les permite, a los integrantes del grupo, desplegar su actividad durante la noche o en horas crepusculares (Schwassmann, 1976; Mago-Leccia y Zaret, 1978; Mago-Leccia 1978). En este ciclo de actividad particular, los patrones de coloración crípticos y el hecho que algunas especies excaven en los sedimentos del fondo para ocultarse, ha dificultado enormemente la realización de estudios ecológicos extensivos. Este vacío de información ha contribuido a crear la falsa imagen de que los Gymnotiformes tienen una importancia marginal dentro de la ictiofauna de agua dulce del Neotrópico; de hecho, las publicaciones, tanto divulgativas como especializadas, sólo le dedican al orden unas pocas líneas.

El objetivo de este trabajo es presentar tanto datos originales así como información recopilada en la literatura, sobre estudios hechos en la cuenca del Río Apure, y en otras áreas, en aspectos biológicos y ecológicos generales de este interesante grupo de peces neotropicales, con ello se espera llamar la atención acerca del papel que desempeñan en la ictiofauna de la Orinoquia.

La cuenca del Río Apure.

El Río Apure es el afluente de aguas blancas más importante del margen norte del Río Orinoco (Fig. 1). El mismo drena una cuenca de 167000 km² y vierte a dicho río un promedio anual de 2000 m³/seg. Geográficamente esta cuenca es muy amplia e incluye parte del territorio de los estados Portuguesa, Cojedes, Barinas, Apure, Guárico, Táchira, Mérida, Trujillo, Lara, Yaracuy, Carabobo y Aragua. Por lo extenso del área que drena, dicha cuenca, tal como se describirá en breve, exhibe una de las más variadas gamas de hábitats acuáticos en el país.

Una buena parte de los tributarios del Río Apure nacen en los Andes donde las zonas altas (entre 3500 y 5007 metros), se denominan Páramos, en ellos pueden existir nieves perpetuas. Los pequeños ríos de las zonas más altas presentan una corriente muy rápida y la temperatura promedio anual es muy baja, estas condiciones determinan que la ictiofauna existente allí sea escasa o inexistente. La zona denominada piedemonte (aproximadamente

entre 100 y 500 metros S.N.M.) es el área de transición entre las montañas y las zonas planas. Esta región está constituida por colinas y terrazas muy erosionadas y los ríos son relativamente más lentos, profundos y de condiciones físicas menos drásticas que los de zonas altas. Por debajo de los 100 msnm se ubica el área denominada Llano, la cual por su extensión, domina la cuenca. Se ha dividido en alto y bajo llano pero esta distinción es más bien subjetiva. El alto llano comprende la zona adyacente al piedemonte y está ubicada entre 70 y 100 msnm. Por su relativo buen drenaje y por el hecho de no estar sujetas al largo período de inundación, estas tierras son aptas para actividades agropecuarias. Caso contrario es el que ocurre en el bajo llano (entre 45 y 70 msnm), donde los suelos por ser pesados e impermeables permanecen inundados durante poco más de un tercio del año. En los llanos es donde la diversidad y biomasa íctica, alcanzan un máximo (Mago-Leccia 1978; Taphorn y Lilyestrom 1984; Machado-Allison 1987).

La topografía en la región del bajo llano es producto del modelado de la extensa red fluvial que ha operado en el lugar desde el Pleistoceno (Schargel y González, 1972). En esta extensa área existen muchos hábitats acuáticos que sirven de refugio temporal o permanente a la ictiofauna propia de la zona. A grandes rasgos se pueden distinguir los siguientes hábitats (las letras están referidas a la figura 2).

(1) **Préstamo (P).** Este hábitat fue creado en el bajo llano en épocas relativamente recientes, los mismos son excavaciones a cielo abierto y de forma aproximadamente rectangular, que resultan de la extracción de tierra para construir carreteras o diques de contención. Estos pozos entran en contacto con los ríos en época de inundación, pero al eliminarse este contacto, durante la época de sequía, en ellos quedan atrapadas una gran cantidad de peces que en algunos casos, logran sobrevivir hasta la próxima estación lluviosa (Mago-Leccia 1978). Si bien es cierto que este es un hábitat totalmente artificial, el mismo se ha convertido en una forma paisajística muy característica del bajo llano.

(2) **Cauce principal del río (Cp).** Debido a la dinámica fluvial de los ríos, el Cp. no es una zona de características constantes en el tiempo. El régimen alternado Lluvia-Sequía hace que el cauce se profundice adicionalmente durante las crecidas y recupere su profundidad normal durante la bajada de aguas. Este fenómeno ha sido cuidadosamente estudiado en los grandes ríos del hemisferio norte (Strahler 1969). Por otra parte, la avenida de las aguas no hace que instantáneamente se alcance el nivel máximo del río y se inunde la planicie aluvial de desborde (sabana). El proceso de llenado del río es relativamente lento, y en etapas sucesivas el agua va ganando el denominado cauce aparente del río (1 y 2 en la figura 2). Sólo en la etapas medias del período de inundación, se alcanza la sabana propiamente dicha (línea punteada en la figura 2).

(3) **Estero (E).** Es una zona de inundación que mantiene un estrecho contacto con el río durante la subida de aguas. Debido a que posee un relieve muy deprimido, conserva agua por una gran parte del año. En estas zonas existe una vegetación muy variada (plantas sumergidas, plantas emergentes y plantas flotantes). Este hábitat es considerado sitio de desove de muchas especies, que con esta finalidad se mueven hasta allí para completar sus ciclos vitales.

(4) **Bajío (B).** Es una zona que mantiene una lámina de agua sólo durante dos o tres meses en el período de inundación, debido a que su pendiente es ligeramente inclinada. En estas zonas existe una vegetación emergente constituida por Gramíneas, Ciperáceas y la palma

llanera (*Copernicia tectorum*). En esta zona los peces adultos o sus larvas, en el breve lapso de su estancia allí, se alimentan de semillas o de fases inmaduras de insectos acuáticos.

(5) Además de estos hábitats mencionados, existen otros donde se acumulan grandes cantidades de peces. Entre ellos se pueden citar los meandros abandonados que son parte de los cauces extintos. También es muy común en los ríos de esta zona, especialmente durante la época de sequía, las llamadas cadenas de pozos aislados. Estas no son más que oquedades que mantienen agua una vez que el cauce de los ríos se ha secado y el agua a dejado de fluir. Los mismos serán señalados en nuestra terminología con la letra (O).

Existen en la cuenca del Apure algunas zonas geológicas y fitogeográficas que imprimen al agua características físico-químicas particulares y en consecuencia hacen que las mismas puedan clasificarse, *sensu* Sioli (1984), en aguas negras, aguas claras y aguas blancas. Los ríos de aguas blancas se originan en los Andes, generalmente son de aguas con muchos sólidos en suspensión y su pH varía entre moderadamente ácido y moderadamente alcalino. Su contenido de nutrientes es relativamente alto. Las aguas negras tienen una localización muy puntual en la cuenca, originándose en zonas con suelos muy arenosos, tal como el sistema del Guaritico al norte del Estado Apure, y en algunas zonas del Estado Barinas (Fig. 3). Dichas aguas son de color marrón-rojizo, tienen poca turbidez, pocos minerales disueltos y el pH es relativamente ácido (oscila entre 5 y 6), aunque no es tan extremo como en las aguas de los ríos de la cuenca del Amazonas. Las aguas claras permanentes no son comunes en la cuenca del Apure, pero se las puede encontrar en manantiales; también se pueden encontrar temporalmente durante la estación seca, cuando los ríos de montaña decantan la mayor parte de sus sedimentos suspendidos.

En un área donde la inundación es un fenómeno periódico, es de esperarse que en ciertas zonas esos tres tipos de agua se mezclen de manera extensiva. Por esta razón en el breve lapso de un período lluvioso algunos ríos cambian de un tipo de agua a otro, de acuerdo a como varíe la fuente. Como consecuencia de ello, es común que muchos peces llaneros estén adaptados a explotar un amplio espectro de condiciones mientras que otros están restringidos sólo a ciertos puntos de la cuenca, donde las aguas exhiben condiciones particulares.

Abundancia de los Gymnotiformes con respecto a otros grupos de Ostariophysi en la Orinoquia.

Los diferentes autores que han estudiado la ictiofauna de agua dulce Neotropical, coinciden en afirmar que en esta región los Characiformes son el grupo de peces más importante. Al respecto, Lowe-McConnel (1987, 1991) puntualiza que 43% de los peces son Characiformes, 39% son Siluriformes y tan sólo 3% son Gymnotiformes. Araujo-Lima et al (1987), hacen una acotación similar, al afirmar que los Characiformes constituyen más del 30% de los peces colectados en la cuenca del Amazonas. Así mismo, en el orden comercial, el mayor volumen de captura de peces en los grandes ríos del Neotrópico corresponde a grandes bagres o grandes carácidos (*Pseudoplatystoma spp*, *Brachyplatystoma filamentum*, *Phractocephalus hemiliopterus*, *Colossoma spp* (Goulding 1980; Castillo 1988). Esta visión sesgada que sobre la composición de la ictiofauna de los grandes ríos de la Orinoquia y la Amazonia se tiene, a nuestro entender obedece a la siguiente explicación: existe una fuerte selectividad, en cuanto a las especies, que se requieren en las pesquerías comerciales, haciendo que la actividad de captura, por parte de los pescadores, se limite a hábitats muy específicos. Por ello, se ignoran micro-refugios tales como superficies de troncos,

vegetación emergente y pequeños remansos en la orilla de los ríos. Adicionalmente, las redes comerciales empleadas, tanto redes de ahorque como chinchorros, tienen aberturas de mallas tan grandes que los peces pequeños pasan a través de ellas. Esta situación hace que los pescadores profesionales, y muchas veces los mismos biólogos pesqueros, virtualmente desconozcan la "micro-ictiofauna" de los ríos donde trabajan y en consecuencia pasan por alto su importancia.

Un muestreo exhaustivo realizado, con red arrastre de malla fina, por Lundberg et al (1978 y 1979, datos no publicados), en el cauce principal del Río Orinoco, reveló que de un total de 13002 ejemplares colectados, el 86.12% eran Gymnotiformes (Tabla 1). Estos resultados indican claramente que los Gymnotiformes, contrariamente a lo que se ha venido publicando hasta el momento, son un componente de la ictiofauna, cuantitativamente muy importante. Resultados similares se han encontrado en el Río Apure (Castillo com. per., Marrero, 1987, 1990).

Alimentación.

La alimentación básica de los Gymnotiformes está constituida por fases inmaduras de insectos acuáticos. Las desviaciones de este patrón general de alimentación son presentadas por algunas especies dentro de las distintas familias que conforman el orden. Por ejemplo, se tiene que *Rhabdolichops troscheli* y *R. zaretti* (Sternopygidae), son primariamente zooplantófagos, mientras que *Adontosternarchus sachsii* y *Adontosternarchus devenanzii*, (Apterontidae), son zooplantófagos secundariamente. La ictiofagia es el modo de alimentación exclusivo de los adultos de *Electrophorus electricus* (Electrophoridae), y aparece secundariamente en *Sternopygus macrurus* (Sternopygidae), y *Gymnotus carapo* (Gymnotidae). Por último, se tiene que la lepidofagia aparece en *Oedemognathus sp* (Apterontidae), aunque este dato no ha sido totalmente confirmado (Roberts, 1970; Sazima, 1984). En la tabla 2 se presenta en forma resumida el espectro alimentario de la mayor cantidad de especies que conforman el grupo. En base a estos datos se ponen de manifiesto dos aspectos muy importantes. En primer lugar tenemos que el grupo, en el contexto de los Ostariophysi y, desde el punto de vista trófico, puede considerarse especializado. Dentro de cada uno de los otros órdenes (Siluriformes, Characiformes y Cypriniformes), existe toda una gama de formas de alimentación: herbívoros, consumidores de semillas, raspadores de algas, planctófagos, entomófagos e ictiófagos. Probablemente, los Gymnotiformes evolucionaron hacia el consumo de presas con capacidad de movimiento. El sistema de electrogénesis y de electrorecepción jugó y juega un papel en la especialización del grupo para la captura de presas vivas, y así se ha demostrado para algunas de las especies. En efecto, Westby (1988), en un estudio de la pauta de comportamiento alimentario de *Electrophorus electricus* (Electrophoridae), determinó que la actividad eléctrica (EOD) que precede la detección y captura posterior de una presa potencial, sólo se hace máxima cuando el animal está frente a un pez vivo.

El otro aspecto importante que resalta, cuando se estudian los datos provenientes de esta tabla, es que los distintos géneros y especies del grupo, básicamente se alimentan de invertebrados que provienen estrictamente del medio acuático. En este sentido, los Gymnotiformes contrastan con otros grupos de peces neotropicales, cuya fuente principal de alimento es material alóctono (Lundberg et al, 1987; Lowe-McConnel, 1987).

Reproducción.

a) El desove

Kirschbaum (1976), demostró en condiciones de laboratorio que los estímulos desencadenadores del proceso de maduración de las gónadas en *Eigenmannia virescens* (STERNOPYGIDAE), son una combinación de factores físico-químicos, asociados a la estacionalidad de las lluvias. Entre estos factores se tienen: un aumento en los niveles del agua durante la inundación, y una disminución súbita concomitante de los valores de la conductividad. En dicho trabajo el autor citado arguye que en condiciones naturales, las lluvias, al producir la inundación, promueven una serie de procesos análogos a los que él reprodujo en el laboratorio.

En otras especies del grupo *Adontosternarchus spp* (Apteronotidae) y *Rhamphichthys marmoratus* (Rhamphichthyidae), también se constató que la maduración de las gónadas está sincronizada con el comienzo de la estación lluviosa, y el desove comienza en junio y finaliza en septiembre (Brull, 1983; Provenzano, 1984). Sin embargo, hay datos que sugieren que el cambio en las condiciones físico-químicas del agua no es el único responsable de desencadenar los procesos que finalmente conducen las hembras a la maduración de las gónadas y al desove posterior. Al respecto Westby (1988) reportó que las condiciones físico-químicas de ciertos ríos ubicados en la costa de La Guayana Francesa, los cuales fluctúan de forma muy rápida, no varían como en el caso de los sistemas acuáticos del llano inundable; y a pesar de ello, los eventos reproductivos se presentaron de manera normal. En base a esta evidencia el autor citado sugiere que en ese tipo de ambientes el mecanismo desencadenador de los procesos reproductivos es de origen acústico.

b) La estrategia reproductiva y la supervivencia de los juveniles.

El número de óvulos que ha sido reportado para las distintas especies del grupo, es relativamente bajo (Tabla 3). A pesar de estas fecundidades tan bajas, en el grupo no se ha reportado ningún tipo de cuidado parental hacia las crías. Sin embargo, dado que la electrogénesis es una característica que aparece muy temprano en el desarrollo ontogenético del grupo (Kirschbaum y Westby, 1975; Westby, 1988), es predecible que en las primeras etapas de su desarrollo, los juveniles sean un "blanco" muy conspicuo para los depredadores, especialmente para aquéllos que tienen capacidad electroreceptora. Por esta razón, algunos géneros tienen "estrategias" tendientes a garantizar la supervivencia de sus juveniles. Una de estas estrategias es el desove en los meses que preceden el período lluvioso; con ello se garantiza que una vez entradas las lluvias (con el concomitante aumento en la densidad de depredadores), ya se ha pasado la crítica etapa larval, y los juveniles han alcanzado un tamaño considerable que les permite defenderse, o por lo menos huir. Este es el caso de *Sternopygus macrurus* (Hopkins, 1972a; 1974b, c; Provenzano, 1984) y *Gymnotus carapo* (Westby, 1988).

Otra estrategia, que podría considerarse como un tipo de "defensa post-natal", es el comportamiento gregario de las larvas. En investigaciones realizadas por Westby, 1988, este autor encontró dos grupos de larvas de *Hypopomus beebei* (Hypopomidae), cuyos miembros (aproximadamente 15 individuos cada uno), se mantenían agrupados en el fondo del cauce, bajo hojas o al abrigo de raíces sumergidas. Estos grupos de larvas, ante un depredador con capacidad de electrorecepción, estarían aparentando ser un único animal de gran tamaño, lo cual disuadiría al mencionado depredador.

Dimorfismo sexual.

Hasta hace muy poco tiempo, solo se conocía que la diferencia entre machos y hembras radica en las características físicas del tipo de descarga eléctrica que emitían los individuos de ciertas especies del grupo. A este respecto Hopkins 1974b ya había comprobado que los distintos sexos de *Sternopygus macrurus* durante el período de apareamiento, emiten patrones de descarga eléctricos distintos: el patrón de descargas de las hembras es de 120.1 Hz, mientras que el de los machos es de 66.8 Hz. En *Eigenmannia virescens* el mismo autor sugiere que las señales eléctricas de las hembras son un estímulo que hace aumentar la frecuencia de las interrupciones de las descargas eléctricas de los machos. En estudios recientes realizados en el bajo llano de Venezuela, (Hopkins, Mago-Leccia y Provenzano, (datos no publicados), se ha encontrado que los machos de *Sternarchorhynchus roseni* (Apteronotidae), durante la época del cortejo nupcial sufren una extensa modificación morfológica en la punta del hocico, y sus dientes se proyectan hacia el exterior. Esta modificación, según los citados investigadores, es un arma defensiva que utilizan estos individuos durante unos combates nupciales que realizan en dicha época. Este descubrimiento trasciende al campo de la sistemática del grupo, porque ahora se ha comenzado a especular que *Oedemognathus sp*, cuyo carácter taxonómico es precisamente la proyección perilabial de sus dientes, quizás no sea más que el macho dimórfico de algún Apteronotidae (Mago-Leccia com. pers).

Movimientos migratorios de los Gymnotiformes.

Los movimientos de los peces han sido ampliamente estudiados en los ecosistemas acuáticos Neotropicales (Goulding, 1980; Goulding y Carvalho, 1982; Ribeiro, 1983; Taphorn y Lilyestrom, 1978; Lowe-McConnell, 1987). Tales estudios han estado centrados en Characiformes (*Prochilodus mariae*, *Semaprochilodus sp*, *Ctenopoma spilurus*).

En Gymnotiformes, no se ha reportado este comportamiento, y probablemente los movimientos, de las especies de este grupo de peces, son muy locales (durante el período de crecida de los ríos, o circadianamente, circunscritos al "home-range" de cada especie). Schwassmann (1976), reporta que pequeños grupos de *Gymnorhamphichthys hypostomus* (Rhamphichthyidae) se mantienen en un área restringida durante varios días seguidos. Este autor pudo contar los ejemplares y además constató que los mismos sólo se movieron como consecuencia de una crecida que experimentó el pequeño caño donde él hacía sus estudios. Schwassmann y Carvalho (1985) reportaron que grupos de *Archolaemus blax* (Sternopygidae), durante el día se refugian bajo las rocas en lugares donde la corriente es fuerte; también estos peces se mueven localmente durante la noche para buscar alimento. En el Río Apure hemos encontrado, mediante el uso de aparatos especiales de audición, que durante el período de crecida del río, *Apteronotus bonapartii*, *Sternarchorhynchus spp*, *Adontosternarchus devenanzii* y *Adontosternarchus sachsi* (Apteronotidae), ejecutan un movimiento masivo local desde el cauce principal hacia zonas menos profundas cercanas a la orilla. Probablemente este fenómeno se presenta debido a que durante la época de inundación, existe un movimiento masivo hacia las orillas de fases inmaduras de insectos acuáticos (*Pseudomacronema sp*, *Leptonema columbianum* Ulm. y *Smicridea sp*, Hydropsichidae), en procura de nuevos hábitats: los Gymnotiformes estarían moviéndose para seguir su fuente de alimento.

La distribución de los Gymnotiformes en las diferentes zonas y hábitats de la subcuenca del Río Apure.

a) Macrodistribución

Exceptuando algunos grupos, a grandes rasgos, se puede afirmar que la macrodistribución de los Gymnotiformes en la cuenca del Río Apure, está supeditada a las diferentes zonas "microgeográficas" que se mencionaron en la descripción general de la cuenca. Algunas especies pueden considerarse "cosmopolitas" porque se las encuentra distribuidas prácticamente en toda la cuenca tanto en ambientes lóticos como lénticos; tal es el caso de *Sternopygus macrurus*, *Hypopomus beebei*, *Eigenmannia spp*, y *Gymnotus carapo*. Dichas especies habitan indiferentemente las zonas al norte de la cuenca, donde el fenómeno periódico de la inundación casi no se deja sentir, y también al sur donde este fenómeno es manifiestamente intenso. Por esta razón puede hallárseles en lagunas marginales, cauces abandonados, esteros y pequeños ríos. Por su parte *Apteronotus bonapartii*, *Sternarchorhynchus curvirostris*, *Sternarchorhynchus roseni*, y *Sternarchogiton porcinus*, (Apteronotidae), siempre han sido colectados en ambientes lóticos (especialmente en el cauce principal del Río apure) y muy escasamente en lagunas marginales y ambientes lénticos en general. Todo lo contrario ocurre con *Adontosternarchus spp* y *Apteronotus albifrons*, a quienes suele encontrárseles en este último tipo de ambientes mencionados. Por su parte *Rhamphichthys marmoratus* y *R. reinhardti* (Rhamphichthyidae), se encuentran en lagunas marginales, esteros cauces abandonados (zonas éstas, sujetas al fenómeno de la inundación periódica). *Gymnorhamphichthys hypostomus*, pareciera que está asociado a zonas donde existen aguas negras y fondos predominantemente arenosos.

Una observación que vale la pena destacar, es que algunas formas melánicas de ciertas especies (comúnmente Sternopygidae y Gymnotidae), están asociadas a aguas negras, mientras que sus homólogos "pálidos" sólo se los consigue en los otros tipos de aguas.

En la tabla 4 y la figura 3, se presenta un resumen de distintos ambientes donde mayoritariamente se han colectado las diferentes especies del orden que forman la base de este trabajo. Los ejemplares se encuentran depositados en la colección de peces del Museo de Ciencias Naturales de Guanare.

b) Microhabitat.

Otros autores han reportado sitios específicos de refugio de Gymnotiformes dentro de los macrohabitats mencionados. Schwassmann (1976) reporta que *Gymnorhamphichthys hypostomus* excava en la arena y se oculta allí durante el día. Schwassmann y Carvalho (1985), reportaron que *Archolaemus blax* se refugia durante el día bajo las rocas, en sitios donde la corriente es fuerte. Westby (1988), hizo una zonación precisa de los sitios donde los Gymnotiformes se refugian durante el día. *Gymnotus carapo* y una especie muy relacionada a él, *G. anguillaris*, presentaron una preferencia por raíces y oquedades en las orillas. *Hypopomus beebei* e *H. artedi*, prefieren ocultarse bajo la capa de hojas que reposa en el fondo, pero lejos de la orilla. Ejemplares de *Eigenmannia virescens* fueron encontrados en grandes cantidades refugiados en las plantas acuáticas, especialmente las del género *Cabomba sp*.

La importancia de los Gymnotiformes en la estructuración de las cadenas tróficas ícticas de los ríos que conforman la Orinoquia.

Los datos que se han examinado, acerca de la composición de la ictiofauna del fondo de dos grandes de la Orinoquia (El Río Apure y El Río Orinoco), muestran un aspecto que hasta ahora había sido desconocido: la gran cantidad y diversidad de peces Gymnotiformes que habitan tanto en el fondo de los sistemas lóticos, así como los cuerpos acuáticos lénticos de la Orinoquia. Este hallazgo, más que representar una mera curiosidad biológica, abre muchas interrogantes acerca del papel que pudieran estar jugando los Gymnotiformes en la dinámica ecológica de estos sistemas acuáticos neotropicales.

Se ha comprobado que los Gymnotiformes constituyen un componente muy importante como items alimentario de los grandes bagres propios de estos ríos; los datos recopilados por Castillo (1988), así lo demuestran (Tabla 5). Este hecho debe contribuir a que cambiemos nuestra visión acerca de la manera en que se realiza el flujo de energía en las comunidades ícticas de estos ecosistemas. Si tal como lo comprobaron Saunders y Lewis (1988), estos ríos son pobres en fito- y zooplancton; es de esperarse que estos organismos sean un elemento secundario en la alimentación de los peces que allí habitan. Por ello al contrario de lo que ocurre en los ecosistemas lénticos, es presumible que las cadenas tróficas que involucran a los peces se inicien sobre otro grupo de invertebrados. Los estudios que han sido citados en el presente trabajo, así lo demuestran. Entonces si los Gymnotiformes se alimentan básicamente de fases inmaduras de insectos acuáticos, han "eliminado" de esa manera un eslabón de las cadenas tróficas tal como son conocidas de forma tradicional (iniciadas en organismos zooplanctónicos). De tal forma que una de las cadenas tróficas en los ríos del Neotrópico podría estar estructurada de la siguiente manera: a) formas inmaduras de insectos acuáticos, b) Gymnotiformes y c) grandes bagres, quienes serían los consumidores terciarios. Este esquema trófico es distinto del que hasta ahora se ha estado manejando y tal como se aprecia en él los Gymnotiformes son un eslabón muy importante en la dinámica ecológica global que incluso involucra a los consumidores cuaternarios (el hombre). La comprensión de esta cadena de transferencia de energía también nos muestra la fragilidad del ecosistema, y en especial su vulnerabilidad a obras de infraestructura que como las represas cambian drásticamente los patrones de sedimentación de un río. Una gruesa capa de sedimentos decantados en el fondo de una represa que se construyera sobre el curso de uno de los ríos de la Orinoquia, alteraría la estructura comunitaria de los insectos acuáticos bentónicos. Esto, a su vez, eliminaría a una buena parte de los Gymnotiformes, y, colateralmente eliminaría a los bagres que de ellos se alimentan.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro sincero agradecimiento a la Srta. Damaris Peñaranda quien preparó el manuscrito, al Dr. Livio Muñoz-Oraa por la lectura crítica y las sugerencias que hizo sobre el manuscrito, al Dr. Kirk O. Winemiller quien suministró gentilmente algunos datos inéditos sobre la alimentación en Hypopomidae y muy especialmente deseamos agradecer a los Drs. Francisco Mago-Leccia y John Lundberg por permitir, al primer autor del presente artículo, revisar los listados de peces capturados durante las expediciones al Río Orinoco del buque oceanográfico R. S. Eastward.

Los nombres de algunos géneros y especies de Gymnotiformes de la familia Apteronotidae, citados en el presente trabajo, aún no han sido publicados por el Dr. Francisco

Mago-Leccia. Los mismos fueron comunicados verbalmente por él, quien para el momento de esta publicación, ya tiene concluido un extenso manuscrito en el cual presenta una revisión sistemática exhaustiva del Orden para todo el Neotrópico.

LITERATURA CITADA

- Araujo-Lima C., B. Forsberg, R. Victoria and L. Martinelli 1987. Energy source for detritivorous fishes in the Amazon basin. *Science*, Vol. 234.
- Bastian, J. 1976. Frecuence response characteristic of electroreceptors in weakly electric fish (Gymnotoidei) with a pulse discharge. *J. Com. Physiol.* 112, 165-180.
- Bottini, R.B. 1987. Hábitos alimentarios de *Sternachorhamphus mulleri* Steindachner 1888 (Teleostei, Gymnotiformes Apterodontidae) en el Río Apure, Edo. Apure Venezuela. Trabajo Especial de Grado U.C.V. Caracas-Venezuela.
- Brull, O. 1983. Biología de *Rhamphichthys marmoratus* Castelnau 1855 (Teleostei, Gymnotiformes, Rhamphichthyidae), en el bajo llano de Venezuela. I Reproducción. U.C.V. Caracas-Venezuela.
- Castillo, G.O. 1988. Aspectos biológicos y pesqueros sobre los peces comerciales del bajo llano con énfasis en los bagres (Orden Siluriformes). Tesis de Maestría U.C.V. Caracas-Venezuela.
- Ellis, M.M. 1913. The gymnotoid eels of Tropical America. *Memoirs of the Carnegie Museum*. Vol. VI (3):167-176.
- Fernández-Yepez, A. 1967. Peces cuchillos: Diferencias cefálicas en las especies del género *Sternarchorhynchus* de la familia Apterodontidae. *Natura* 34: 18-19 Caracas-Venezuela.
- Goulding M. 1980. The fish and the forest. *Exploration in the Amazonian Natural History*. Cal. Univ. Press. L.A.
- Goulding M. and M.L. Carvalho. 1982. Life history and Management of the Tambaqui *Colossoma macropomum* Cuvieridae: an important Amazonian food fish. *Rev. Brasileira de Zoologia*, S. Paulo, 1(2), 107-113.
- Heiligenberg, W. 1977. Principles of electrolocation and jamming avoidance in electric fish. A neurological approach. *Studies in brain function*. Vol. 1 Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, N.Y.
- Heiligenberg, W. & J. Bastian 1980. Species specificity of electric organ discharges sympatric gymnotoid of the Rio Negro. *Acta Biol. Venez.*, 10(2) 187-203.
- Hopkins, C.D. 1972. Sex differences in electric signaling in an electric fish. *Science*, 176, 1035-37.
- , 1974a. Electric communication: Functions in the social behavior of *Eigenmannia virescens*. *Behavior* 50, 3-4, 270-305.
- , 1974b. Electric communication in fish. *American Scientist* 62(4) 426-437.
- , 1974c. Electric communication in the reproductive behavior of *Sternopygus macrurus* (Gymnotoidei), *Z. Tierpsychol.*, 35, 518-535.

- Kirschbaum, F. 1976. Reproduction of the weakly electric fish, *Eigenmannia virescens* (Rhamphichthyidae, Telostei) in captivity. I. Control of gonadal recrudescence and regression by environmental factors. *Behavior. Ecol. Sociobiol.* 4: 331-355.
- Kirschbaum, F. & G.W.N. Westby. 1975. Development of the electric discharge in Mormyrid and Gymnotid fish (*Mormyrops* sp and *Eigenmannia virescens*. *Experientia* 31: 1290-1293.
- Knöppel, H. A. 1970. Food of central Amazonian fishes. Contribution to nutrient ecology of Amazonian rain forest stream. *Amazoniana* 2(3):257-353.
- Lissman H. and H. O. Schwassmann. 1965. Activity rhythm of an electric fish, *Gymnorhamphichthys hypostomus* Ellis. *Z. Vergl. Physiol.* 51: 153-171.
- Lowe McConnell, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge Univ. Press. London, N.Y., New Rochelle, Merbourne, Sydney.
- , 1991. Natural history of fishes in Araguaia and Xingu Amazonian tributaries, Serra do Roncador, Mato Grosso, Brazil. *Ichtiol. Explor. Freshwater*, Vol. 2(1) pp. 63-68.
- Lundberg J. G., W. M. Lewis Jr., J. F. Saunders III and F. Mago-Leccia 1987. A major food web component in Orinoco river channel: Evidence from planktivorous electric fishes. *Science*, Vol. 237.
- Machado-Allison, A. 1987. Los peces de los llanos venezolanos. Imprenta Universitaria. Universidad Central de Venezuela. Caracas-Venezuela.
- Mago-Leccia, F. 1970. Estudios preliminares sobre la ecología de los peces de los llanos de Venezuela. *Acta Biolog. Venezuelica*. 7, 71-102.
- , 1978. Los peces de la familia Sternopygidae de Venezuela, incluyendo una descripción de la osteología de *Eigenmannia virescens* y una nueva definición del orden Gymnotiformes. *Acta Científica Venezolana* 29 (Suplento 1): 1-88
- Mago-Leccia, F. & T. Zaret 1978. The taxonomic status of *Rhabdolichops troscheli* (Kaup 1856) and speculations on Gymnotiform evolution. *Env. Biol. Fish.* 2(4):379-384.
- Marrero, C. 1983. Biología de *Rhamphichthys marmoratus* Castelnau 1855 (Teleostei, Gymnotiformes, Rhamphichthyidae), en el bajo llano de Venezuela. II Alimentación. Trabajo Especial de Grado. U.C.V., Caracas, Venezuela.
- , 1987. Notas preliminares acerca de la historia natural de los peces del bajo llano. I Comparación de los hábitos alimentarios de tres especies de Gymnotiformes del Río Apure (Edo. Apure) Venezuela. *Rev. Hidrobiol. Trop.* 20 (1) 57-63.
- , 1990. La ecología trófica de los Apterodontidae (Pisces, Teleostei, Gymnotiformes), en el Río Apure, (Edo. Apure Venezuela), enfocada a través de su morfología buco-cefálica externa y sus relaciones filogenéticas. Tesis de PhD., U.C.V. Caracas-Venezuela.
- Marrero, C., O. Castillo y A. Machado-Allison. 1987 Primera cita del género *Traverella* Edmuns 1948 (Insecta, Ephemeroptera, Leptophlebiidae), para Venezuela, y comentarios acerca de la importancia del bentos en la dieta de los peces Gymnotiformes del Río Apure. *Biollania* (5) 123-128.

- Motta-Maues, M. 1988. Habito alimentar de *Rhabdolichops troschelli* (Pisces, Gymnotiformes, Sternopygidae), em relacao a variacao do nivel da agua do Rio Goaipe, Ilha do Marajo, Para. Bol. Mus. Emilio Goeldi, Ser. Zoologia, 4(1), 1988.
- Motta-Soares, M. 1979. Aspectos ecologicos (alimentacao e reproducao dos peixes do igarape do porto, Ariuapa, MT. Acta Amazonica 9(2):325-352.
- Provenzano R. F. 1984. Aspectos de la reproducción en peces Gymnotiformes del bajo llano de Venezuela. Trabajo de ascenso U.C.V. Caracas-Venezuela.
- Ribeiro M. C. L. 1983. As migracao dos dos jaraquis (pisces Prochilodontidae) No Rio Amazonas, Brasil. Master's Thesis, INPA. Manaus-Brazil.
- Roberts T. R. 1970. Scale-eating American characoid fishes, with special reference to *Probolodus heterostomus*. Proc. Cal. Acad. Sci. 38: 383-390.
- Rodriguez B. 1980. Alimentación de los cuchillos *Eigenmannia virescens* y *Gymnotus carapo* (Teleostei, Gymnotiformes) en el mdulo experimental de Mantecal. Trabajo especial de grado U.C.V. Caracas-Venezuela.
- Saul W. 1975. An ecological study of fishes at a site in upper Amazonian Ecuador. Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. 127 (12) 93-124.
- Saunders III, J. F. and W. M. Lewis Jr. 1988. Zooplankton abundance and transport in a tropical white-water river. Hydrobiologia 162: 147-155 (1988).
- Sazima, I. 1983. Scale-eating in characoids and other fish. Enviromental Biology of fishes vol. 9 # 2 pp. 87-101, 1983. Dr. W. Junk Publishers. The Hague.
- Schargel, R. and J. González 1972. Estudio agrológico preliminar sectores Bruzual y Mantecal Edo. Apure M.O.P. Caracas-Venezuela.
- Schwassmann, H. O. 1976. Ecology and taxonomic status of different geographic populations of *Gymnorhamphichthys hypostomus* Ellis (Pisces, Cypriniformes, Gymnotoidei). Biotropica 8(1):25-40 1976.
- and M.L. Carvalho 1985. *Archolaemus blax* Korringa (Pisces, Gymnotiformes, Sternopygidae); a redescription with notes on ecology. Spixiana 8-3 231-240. Munchen 30 1985.
- Sioli, H. (Ed.) (1984. The Amazon: limnology and landscape of a mighty river and its basin. Monogr. Biol. 56, Dr. W. Junk, Dordrecht.
- Strahler, A. N. 1969. Physical geography. 3rd. Ed. N.Y. John Wiley and Sons.
- Taphorn D. C. 1990. The Characiform fishes of the Apure River Drainage, Venezuela. PhD. Dissertation. University of Florida, Dept. of Zoology .
- Taphorn D. C. y C. G. Lilyestrom. 1984. Los peces del Módulo Fernando Corrales: Resultados del proyecto de investigación del CONICIT. PIMA-18. Revista UNELLEZ Ciencia y Tecnología 2: 55-85.
- Westby, G.W.M. 1988. The ecology, discharge diversity and predatory behavior of gymnotiform electric fish in the coastal streams of French Guiana. Behavioral Ecology and Sociobiology. Springer Verlag 1988.

Tabla 1.- Porcentaje de peces de los distintos órdenes, colectados en el fondo del Río Orinoco con red de arrastre. Datos suministrados por Lundberg et al, provenientes de la expedición del buque oceanográfico R.W. Eastward 1978-1979.

Orden	N de ind.	Porcentaje
Gymnotiformes	11,197	86.12
Siluriformes	1,392	10.71
Perciformes	312	2.40
Characiformes+ Clupeiformes+ Pleuronectiformes	93	0.72

Tabla 2. Los diferentes alimentos consumidos por los peces Gymnotiformes.

	Alimentación										
	Annelida	Insectos Acuáticos Inmaduros	Insectos Acuáticos Adultos	Invertebrados Terrestres	Copepoda	Cladocera	Entomostraca	Malacostraca	Camarones	Amphipoda	Hydracarina
+ = item de mayor importancia											
* = item de menor importancia											
											Escamas de Peces
Adontosternarchus devenanzii		+			*	*	*			*	
Adontosternarchus sachsi		+			*	*	*			*	
Apteronotus albifrons		+							*		*
Apteronotus bonaparti		+							*		*
Archolaemus blax		+									
Electrophorus electricus		+									+
Eigenmannia virescens		+					*	*	*		
Eigenmannia macrops		+					*	*		*	
Gymnorhamphichthys hypostomus	*	+									
Gymnotus carapo		+	*	*					*		
Gymnotus anguillaris		+		*					*		
Hypopomus beebei		+			*	*					
Parapteronotus baskini		+									
Porotergus compsus		+								*	
Oedemognatus exodontus											+
Platyurosternarchus macrostomus		+									
Rhabdolichops troscheli		*			+	+					
Rhabdolichops zareti		*			+	+					
Rhamphichthys marmoratus	*	+									
Rhamphichthys reinhardti		+									
Sternarchella orthos		+									
Sternarchella sima		+									
Sternarchella terminalis		+									
Sternarchogiton porcinum		+									
Sternarchorhamphus mulleri		+									
Sternarchorhynchus curvirostris		+									
Sternopygus macrurus		+	*	*			*	*			

Fuentes de la información de dieta: Bottini 1987; Ellis 1913; Knoppel 1970; Lundberg et al 1987; Mago-Leccia & Zaret 1978; Marrero 1987; Marrero et al 1987; Marrero (1990); Motta-Maues 1988; Motta-Soares 1979; Roberts 1978; Sazima 1983; Rodríguez 1980; Schwassmann & Carvalho 1985; Saul 1975; Schwassmann 1976; Westby 1988; Winemiller (datos no pub.).

Tabla 3.- Número promedio de óvulos de cinco especies Gymnotiformes.

Especie	Numero de Ovulos	Autor
Gymnorhamphichthys hypostomus	65	Schwassmann 1976
Rhamphichthys marmoratus	3,686	Brull 1983
Sternopygus macrurus	6,473	Provenzano 1984
Eigenmannia virescens	905	Provenzano 1984
Adontosternarchus spp	869	Provenzano 1984

Tabla 4.- Tendencias en la localización de los Gymnotiformes en los diferentes tipos de hábitats acuáticos del bajo Llano. Las letras están referidas a la figura 1.

Especie	Hábitat				
	P	C.P	E	B	O
Gymnotus carapo	+		+	+	+
Apteronotus albifrons			+	+	+
Apteronotus bonapartii		+			
Adontosternarchus devenanzii	+	+	+	+	
Adontosternarchus sachsi	+	+	+	+	
Sternarchorhynchus curvirostris		+			
Sternarchorhynchus sp		+			
Sternarchorhynchus mormyrus		+			
Sternarchogiton porcinus		+			
Sternarchella sima		+			
Sternarchella terminalis		+			
Sternarchella orthos		+			
Sternopygus macrurus	+		+	+	+
Eigenmannia virescens	+		+	+	+
Rhabdolichops troschelli	+		+	+	+
Rhamphichthys marmoratus	+		+	+	+
Rhamphichthys reinhardti	+		+	+	+
Electrophorus electricus			+		+

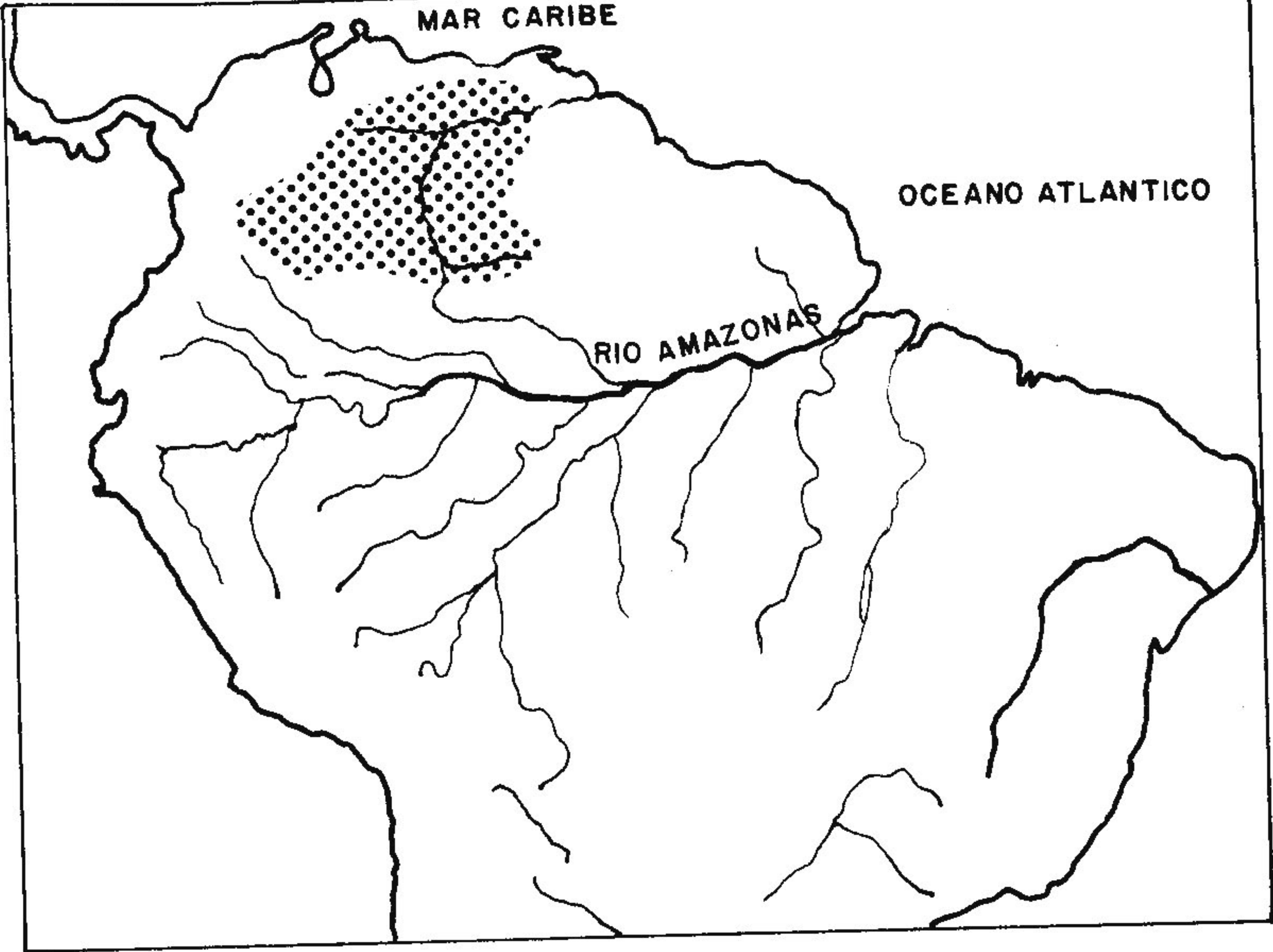
P = Préstamo E = Estero C.P.= Canal principal del río
B = Bajío O = Otros ambientes

Tabla 5. Especies de bagres de la pesca comercial del Rfo Apure que incluyen gymnotiformes en su dieta (Castillo 1988).

Bagres	Gymnotiformes						
	Sc	Ab	Ad	Es	Rm	Rr	NI
B. rousseauxii	*		*	*	*	*	
B. juruense			*				
B. filamentosum			*	*			
B. vaillanti		*					
P. tigrinum		*	*	*			*
P. fasciatum			*	*			
S. planiceps			*				
P. pirinampu			*	*			
L. marmoratus			*				
P. apurensis			*	*			
H. platyrhynchus							*
P. notatus							*
G. platynema			*	*	*		*
P. luetkeni			*				
A. brevifilis			*				

Sc = Sternarchorhynchus curvirostris
Ab = Apteronotus bonapartii
Ad = Adontosternarchus devenanzii
Es = Eigenmannia spp.
Rm = Rhamphichthys marmoratus
Rr = Rhamphichthys reinhardtii
NI = No Identificado

Region norte de America del Sur



B

Venezuela

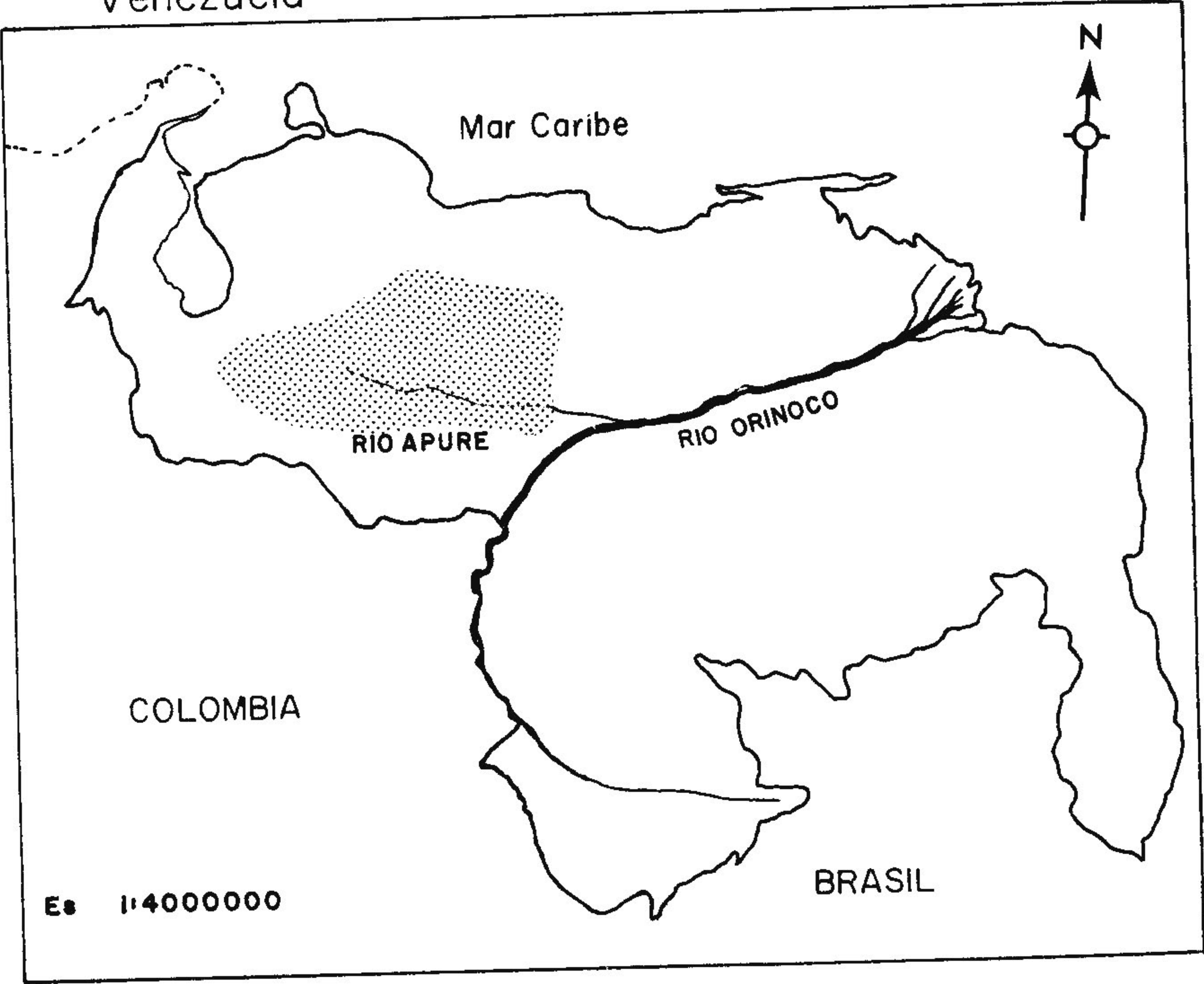


Figura 1. Ubicación relativa de la cuenca del río Apure en el contexto de la Orinoquia. A. Localización de la Orinoquia. B. Localización aproximada de la cuenca del río Apure.

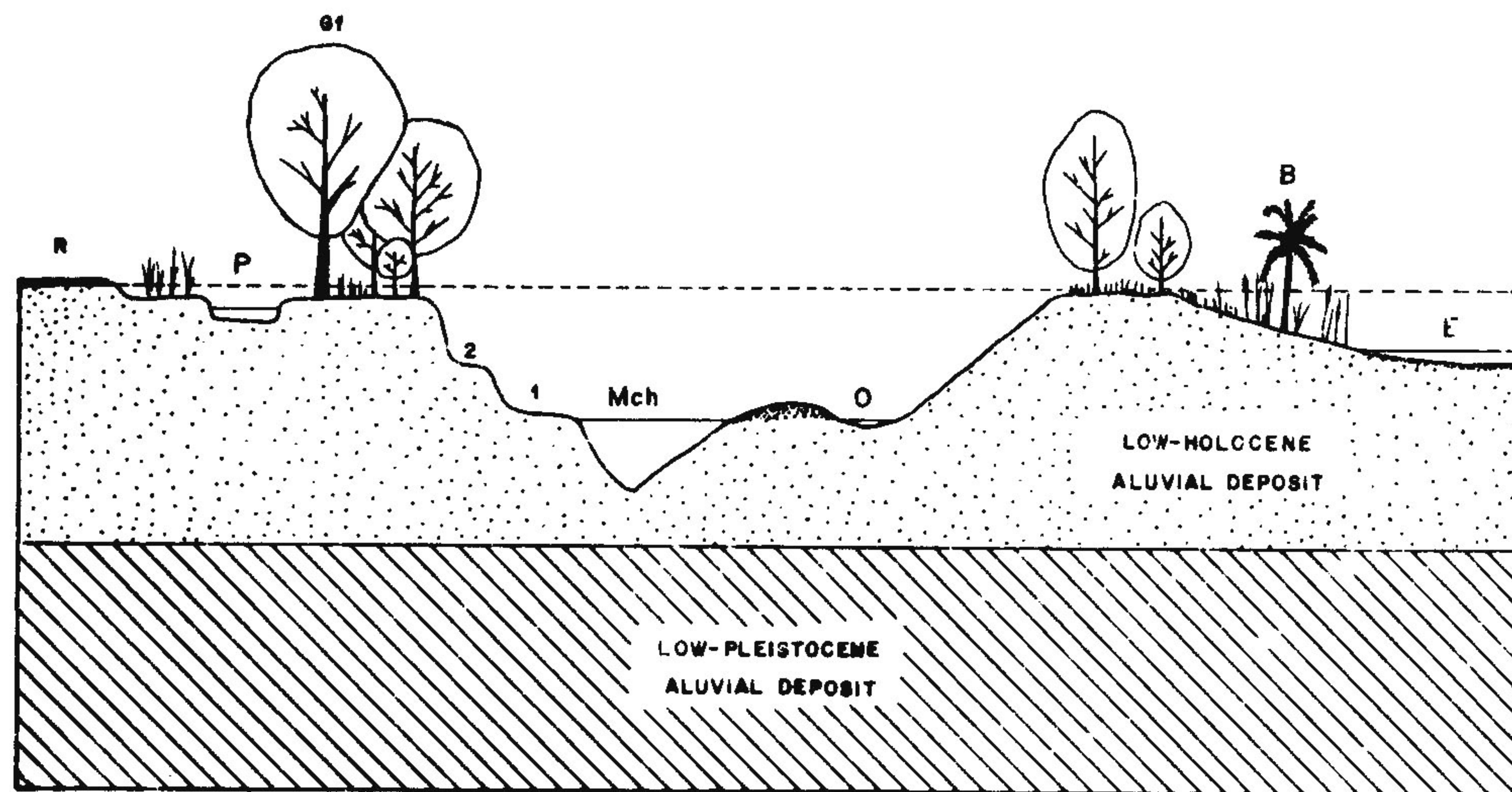


Figura 2. Diferentes ambientes acuáticos del bajo llano de Venezuela.
Ver los detalles explicativos en el texto. No está a escala.

Figura 3. Detalle de la cuenca del río Apure donde se señalan las diferentes zonas microgeográficas y los puntos aproximados donde se han colectado las distintas especies de Gymnotiformes que se hallan depositadas en el Museo de Zoología de la UNELLEZ.

- A. *Gymnorhamphichthys hypostomus*.
- B. *Rhamphichthys marmoratus*.
- C. *R. reinhardti*.
- D. *Hypopomus beebei*.
- E. *H. bilineatus*.
- F. *H. lepturus*.
- G. *Rhabdolichops caviceps*.
- H. *R. eastwardi*.
- I. *Eigenmannia* spp.
- J. *Distocyclus conirostris*.
- K. *Steropygus macrurus*.
- L. *Gymnotus carapo*.
- M. *Electrophorus electricus*.
- N. *Parapteronotus baskini*.
- O. *Apteronotus bonapartii*.
- P. *Parapteronotus macrostomus*.
- Q. *Sternarchorhynchus roseni*.
- R. *S. curvirostris*.
- S. *S. mormyrus*.
- T. *Porotergus compsus*.
- U. *Apteronotus albifrons*.
- V. *Adontosternarchus devenanzii*.
- W. *A. sachsii*.
- X. *Sternarchorhamphus mulleri*.
- Y. *Sternarchogiton porcinum*.

