

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL



ECOLOGIA DE PTEROLEBIAS ZONATUS MYERS, 1942
Y PTEROLEBIAS HOIGNEI THOMERSON, 1974 (PISCES,
RIVULIDAE), EN UNA ASOCIACION SIMPATRICA NO USUAL

Judith Piñero Bonilla

Tesis presentada como requisito
parcial para la obtención del grado
de Magister Scientiae

Mérida: Julio de 1989

El trabajo de análisis de los peces fue realizado en el Laboratorio de Ecología de Insectos del grupo de Parasitología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. El análisis físico-químico del agua se realizó en el Laboratorio de Análisis y Procesamiento de Agronomía de la Universidad Nacional Experimental de los Llanos Ezequiel Zamora.

Este trabajo fue realizado bajo la tutoría de los profesores Samuel Segnini de la Universidad de los Andes y Donald Taphorn de la Universidad Nacional Experimental de los Llanos Ezequiel Zamora.

AGRADECIMENTOS

A mis padres quienes me ayudaron moral y materialmente

A los profesores Donald Taphorn y Samuel Segnini quienes como asesores me ayudaron con sugerencias en el trabajo de campo y de laboratorio, así como en la redacción del trabajo.

Al Dr. Jamie Thomerson por la gran ayuda prestada en el muestreo de campo tanto en el diseño del mismo como en la colecta del material de estudio.

A Erick Thomerson, Gibran Montilla Alvarez y Oscar León Mata quienes me ayudaron en la colecta del material en el campo.

Al topógrafo Angel Acevedo Chapeta de la UNELLEZ por su ayuda en el levantamiento de los pozos.

Al Dr. José Gómez Alvarez quien permitió la realización de parte de este trabajo en préstamos de su propiedad.

A las personas del Laboratorio de Análisis y Procesamiento de Agronomía en la UNELLEZ quienes hicieron el análisis físico-químico del agua.

A la Ing. de Recursos Naturales Renovables Nidia Cuello y Gerardo Aymard de la UNELLEZ por su ayuda en la identificación del material vegetal.

INDICE

INTRODUCCION.....	1
Descripción taxonómica de las dos especies de <u>Pterolebias</u>	5
AREA DE ESTUDIO.....	7
METODOLOGIA.....	13
I.- Parámetros físico-químicos del agua.....	14
II.- Estimación del tamaño de la población.....	15
III.- Análisis de dieta.....	17
IV.- Fecundidad.....	23
V.- Parasitismo.....	24
RESULTADOS	
I.- Parámetros físico-químicos del agua.....	25
II.- Aspectos reproductivos.....	28
III.- Dieta	
IIIa.- Dieta de <u>P. zonatus</u> y <u>P. hoignei</u> . Pozo del Km 74.....	37
IIIb.- Dieta de <u>P. hoignei</u> . Pozo 1	
1) Importancia numérica de las presas.....	39
2) Importancia volumétrica de las presas.....	39
3) Importancia en la frecuencia de aparición de las presas.....	41

4)	Diversidad y similaridad en la dieta entre machos y hembras de <u>P. hoignei</u>	41
5)	Indice de llenura del estómago.....	43
IIIc.- Dieta de <u>P. zonatus</u> . Pozo 2		
1)	Importancia numérica de las presas.....	43
2)	Importancia volumétrica de las presas.....	43
3)	Importancia en la frecuencia de aparición de las presas.....	46
4)	Diversidad y similaridad en la dieta entre machos y hembras de <u>P. zonatus</u>	46
5)	Indice de llenura del estómago.....	47
IIIId.- Dieta de <u>P. zonatus</u> . Pozo 3		
1)	Importancia numérica de las presas.....	47
2)	Importancia volumétrica de las presas.....	48
3)	Importancia en la frecuencia de aparición de las presas.....	48
4)	Diversidad y similaridad en la dieta entre machos y hembras de <u>P. zonatus</u>	49
5)	Indice de llenura del estómago.....	49
IIIe.- Dieta de <u>P. hoignei</u> . Pozo 3		
1)	Importancia numérica de las presas.....	51
2)	Importancia volumétrica de las presas.....	51
3)	Importancia en la frecuencia de aparición de las presas.....	52

4) Diversidad y similaridad en la dieta entre machos y hembras de <u>P. hoignei</u>	52
5) Índice de llenura del estómago.....	53
IIIIf.- Comparación de la dieta de <u>P. zonatus</u> y <u>P. hognei</u>	53
IV.- Cambios de abundancia y estructura de tamaños.....	54
<u>P. hoignei</u> . Pozo 1	
1) Cambios de abundancia.....	55
2) Proporción de sexos.....	57
3) Estructura de tamaños.....	57
<u>P. zonatus</u> . Pozo 2	
1) Cambios de abundancia.....	57
2) Proporción de sexos.....	61
3) Estructura de tamaños.....	61
<u>P. zonatus</u> . Pozo 3	
1) Cambios de abundancia.....	63
2) Proporción de sexos.....	63
3) Estructura de tamaños.....	66
<u>P. hoignei</u> . Pozo 3	
1) Cambios de abundancia.....	66
2) Proporción de sexos.....	68
3) Estructura de tamaños.....	68
V.- Parasitismo.....	70

DISCUSION

I.- Aspectos reproductivos.....	74
II.- Dieta	
IIa.- Comparación de la dieta entre <u>P. hoignei</u> y <u>P. zonatus</u>	79
IIb.- Comparación intraespecifica de la dieta <u>P. hoignei</u>	85
<u>P. zonatus</u>	88
III.- Cambios de abundancia.....	89
1) Factores fisico-químicos del agua.....	90
2) Senescencia y parasitismo.....	92
3) Depredación.....	93
CONCLUSIONES.....	99
ANEXO.....	102
BIBLIOGRAFIA.....	103

INTRODUCCION

El patrón de precipitación en los llanos venezolanos produce cambios en los ambientes acuáticos a lo largo del año. En la época de lluvia se favorece la formación de nuevos habitats temporales en los cuales se desarrollan diferentes comunidades animales, especialmente la de los peces anuales, con una estructura y dinámica característica. Los peces anuales son aquellos que tienen un ciclo de vida corto, limitado a la época de lluvia. La formación de pozos y lagunas determina el desarrollo de nuevos peces a partir de huevos que han permanecido en latencia durante el período de sequía (Wourms, 1972a, b y c). Es característico que al comienzo de la estación, las larvas y juveniles se desarrollen rápidamente y alcancen pronto la madurez sexual; esta estrategia les permite aprovechar al máximo los seis o siete meses de existencia de los pozos (Mayo a Noviembre o Diciembre).

Las comunidades de peces no son las únicas afectadas por los cambios de precipitación a lo largo del año, sino también otros organismos, especialmente los invertebrados y plantas acuáticas. Las condiciones físico-químicas del agua y los sustratos en general que les brindan a los peces distintos microhabitats para alimentarse, reproducirse o refugiarse son igualmente variables en los ecosistemas acuáticos temporales (Mago, 1970).

Las especies de peces anuales que se han encontrado en los llanos pertenecen a la familia Rivulidae (antes llamada Cyprinodontidae (Parenti, 1981)), de esta familia se conocen, en la Cuenca del Orinoco, seis especies, encontrándose asociaciones de ellas de dos, tres, cuatro y cinco especies que viven en los pozos formados durante la época de lluvia (Taphorn y Thomerson, 1975). Estas seis especies son: Austrfundulus transilis Myers, 1932, Rachovia maculipinnis Weibezahn, Rivulus stellifer Thomerson y Turner, 1974, Terranatos dolichopterus Taphorn y Thomerson, 1978, Pterolebias hoignei Thomerson, 1974 y Pterolebias zonatus Myers, 1942.

Todas estas especies excepto las dos últimas presentan diferentes combinaciones de asociación (Nico, 1982). Por esta razón Thomerson (1974) especuló que la ausencia de asociación entre estas dos especies es el resultado de una exclusión competitiva. Sin embargo el descubrimiento de un sitio donde estas dos especies estaban viviendo juntas (un pozo cerca del Km 74 en la carretera Guanare-Guanarito, Edo. Portuguesa (Taphorn, com. pers.)), contradujo tal presunción y presentó una oportunidad para estudiar las características de esta asociación.

Se tienen antecedentes acerca de algunos aspectos ecológicos de P. zonatus y P. hoignei cuando se encuentran separadas. Una de las informaciones que se tiene es referente al tipo de habitat

donde viven. P. hoignei prefiere los lugares sombreados de los pozos mientras P. zonatus prefiere los sitios abiertos, con más luz (Thomerson, 1974). Esto sugiere que las poblaciones simpátricas pueden mostrar segregación en cuanto a preferencias del microhabitat dentro de los pozos. Estas preferencias del microhabitat pueden influenciar aspectos de la ecología de estas especies tales como sus hábitos alimentarios. La información que se tiene acerca de la alimentación de P. zonatus y P. hoignei cuando se encuentran separadas indica que existen diferencias. En la dieta de ambas especies aparecen grupos de presas comunes, aunque cuantitativamente diferentes, siendo las más frecuentes los crustáceos y los insectos (terrestres y acuáticos). Además, juegan un papel muy importante en la alimentación de estos peces, los invertebrados alóctonos que llegan a la superficie del agua (Nico, 1982).

En relación a los aspectos reproductivos de estas dos especies de Pterolebias la mayor parte de la información se ha obtenido de observaciones en acuarios en el laboratorio. P. hoignei y P. zonatus desovan en las partes más profundas de los pozos y en sustratos blandos, sin embargo, en las áreas sombreadas o boscosas es donde se ha encontrado a P. hoignei esto posiblemente tenga que ver con su reproducción ya que se ha observado que esta especie no desova bajo una luz intensa mientras que P. zonatus no se ve afectada por la misma (Taphorn y

Los machos de Pterolebias son territorialistas, y una vez que atraen a una hembra a través de un cortejo que implica el despliegue de sus aletas son ellos los que eligen el sitio de desove. La pareja se entierra en el sustrato donde la hembra deposita los huevos y el macho los fertiliza uno por uno hasta que finaliza el proceso. De esta manera un macho puede fertilizar los huevos de muchas hembras al día (Taphorn, com. pers.). Se ha determinado además, que P. zonatus produce más huevos por hembra y por día que P. hoignei (Taphorn y Thomerson, 1975).

Los resultados obtenidos en los experimentos de hibridización entre P. hoignei y P. zonatus han sido negativos (Thomerson, manuscrito).

Cómo una primera aproximación al conocimiento del conjunto de interacciones que pueden existir entre las dos especies de Pterolebias, nos planteamos el estudio de los aspectos siguientes:

1) Estimar los cambios de abundancia de las dos especies de Pterolebias con el tiempo.

2) Determinar la dieta y la fecundidad de las dos especies de Pterolebias bajo condiciones de simpatria y alopatria.

Descripción de las dos especies de Pterolebias

P. hoignei y P. zonatus se diferencian del resto de las demás especies de peces anuales por características en la estructura y tamaño de las aletas dorsal y anal y por el patrón de coloración corporal (Taphorn y Thomerson, 1975). Estas dos especies son distintas a T. dolichopterus y a A. transilis porque la longitud de la base de la aleta dorsal es 1/4 de la longitud de la base de la aleta anal. Por otro lado, ambas especies de Pterolebias se diferencian de R. stellifer y de R. maculipinnis porque la longitud de la base de la aleta anal es 2.9 veces mayor que la distancia entre ésta y el ano, además tiene entre 14 y 17 radios anales.

P. hoignei y P. zonatus se diferencian entre sí entre otras cosas por su patrón de coloración. P. zonatus tiene entre 12 y 16 barras oscuras verticales a ambos lados del cuerpo, con 21 a 24 radios anales, 33 a 35 escamas laterales (generalmente 33 ó 34), existiendo un marcado dimorfismo sexual en cuanto a tamaño corporal y forma de las aletas. Los machos de P. zonatus tienen 2 ó 3 filamentos que salen desde la parte dorsal de la aleta caudal y son de mayor tamaño que las hembras. Los machos de P. zonatus también difieren entre sí ya que algunos de ellos presentan una franja negra que bordea la aleta anal mientras otros tienen esta misma franja en color anaranjado.

La mayoría de los individuos de P. hoignei no tiene las barras negras como en P. zonatus, pero de existir son muy tenues. P. hoignei tiene entre 24 y 26 radios anales, con 33 a 36 escamas laterales (generalmente 35 ó 36). En P. hoignei el dimorfismo sexual también es acentuado siendo los machos más grandes que las hembras y con filamentos alargados desde todo el margen exterior de la aleta caudal.

AREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en cuatro pozos localizados en la vía Guanare-Guanarito, Edo. Portuguesa (Fig. 1a).

Uno de los pozos se encuentra en el Km 74 al lado izquierdo de la vía antes mencionada y se ubica en la Finca Costa del Río Guanare perteneciente al Dr. José Gómez Alvarez. En este pozo se encontraron las dos especies de Pterolebias juntas.

El resto de los pozos están ubicados a lo largo de la carretera que conduce a la localidad de La Capilla al Oeste de la vía Guanare-Guanarito.

El trabajo se realizó en tres pozos, uno a 3.2 Km de la entrada a La Capilla, donde sólo se encontró P. hoignei y que llamaremos pozo 1, el otro pozo está ubicado a 4.2 Km de esta misma entrada y en el que se encontró solamente P. zonatus (pozo 2) y por último el pozo 3 a 4.6 Km donde se encontraron viviendo juntas las dos especies.

Estos pozos forman parte de un sistema de pozos artificiales (llamados préstamos) que se ubican a lo largo de la carretera y los cuales se hicieron cuando se realizaron los trabajos de construcción de la misma (Fig. 1b). A lo largo de la estación lluviosa estos pozos sufrieron cambios en la distribución de sus microhabitats.

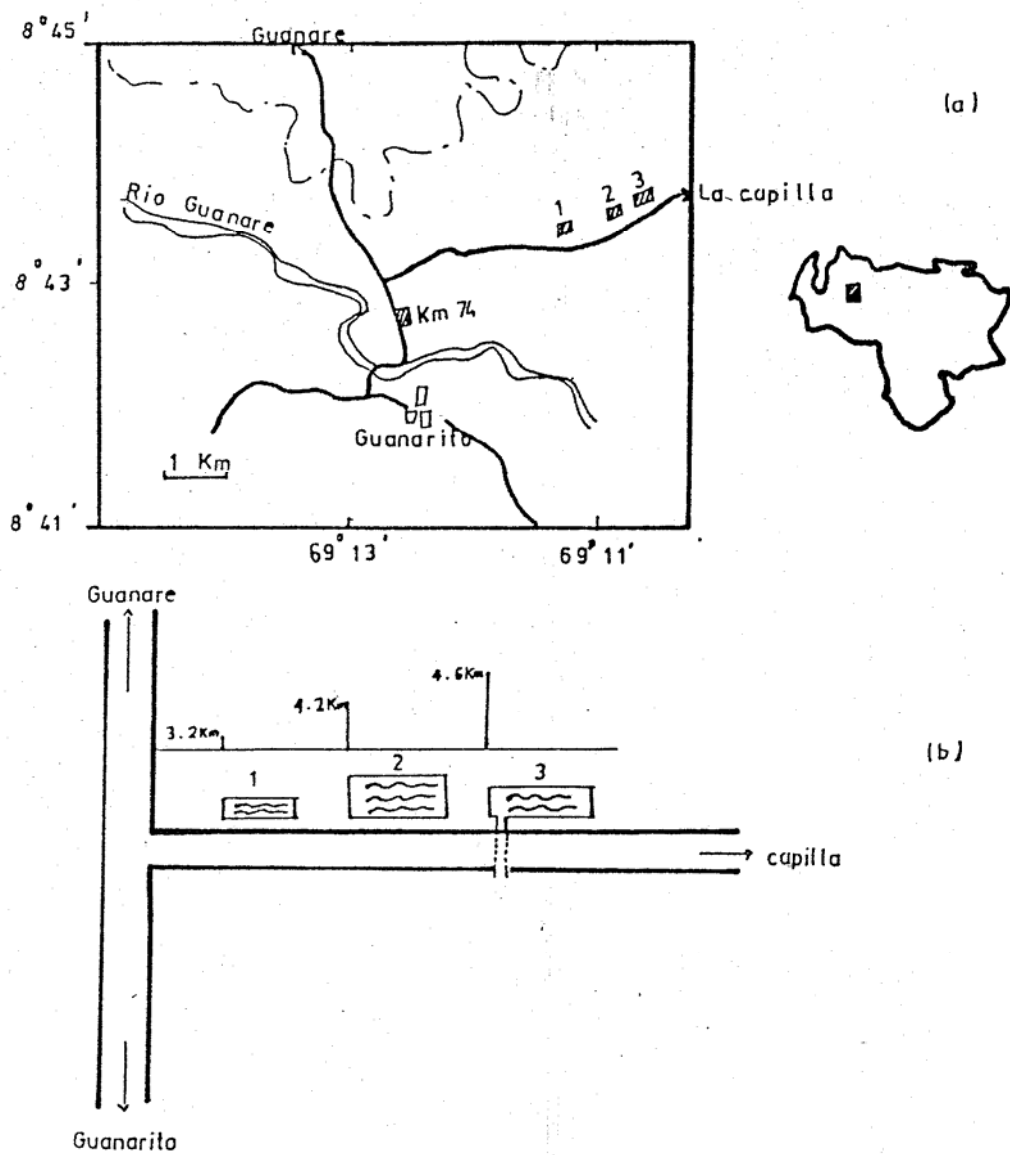


Fig.1 Ubicación de los pozos en Guanare Edo. Portuguesa (a) y esquema de la localización de los pozos en el área de estudio (b).

El clima bajo el cual se encuentran los pozos es el característico de la región de los llanos. El mismo presenta marcadas diferencias: una época de lluvias que se localiza entre Abril y Noviembre con un máximo de precipitación entre Junio y Julio. La estación seca comprende los meses de Diciembre a Abril. Las temperaturas medias mensuales muestran poca variación, siendo la media anual de 25.7 °C y la precipitación media anual de 137.8 mm (Fig. 2). Estos datos corresponden a la estación meteorológica del Aeropuerto de Guanare que está ubicada a 163 m.s.n.m., la misma se encuentra a mayor altura que el área de estudio (82 m.s.n.m.).

La vegetación en los cuatro pozos fue diferente. La margen izquierda en el pozo 1, donde sólo se encontró P. hoignei, estaba bastante sombreada por una espesa vegetación arbórea la cual tocaba la superficie del agua. Debajo de estos árboles existían algunas especies de plantas acuáticas siendo la más común una perteneciente al género Thalia. En áreas abiertas del pozo y en la margen derecha del mismo, limitando con la carretera, se encontraron principalmente especies de la familia Gramineae (Fig. 3).

En el pozo 2, donde se encontró únicamente P. zonatus, la extensión cubierta por el agua fue mayor pero el pozo era menos profundo y más descubierto. No había vegetación arbórea cercana,

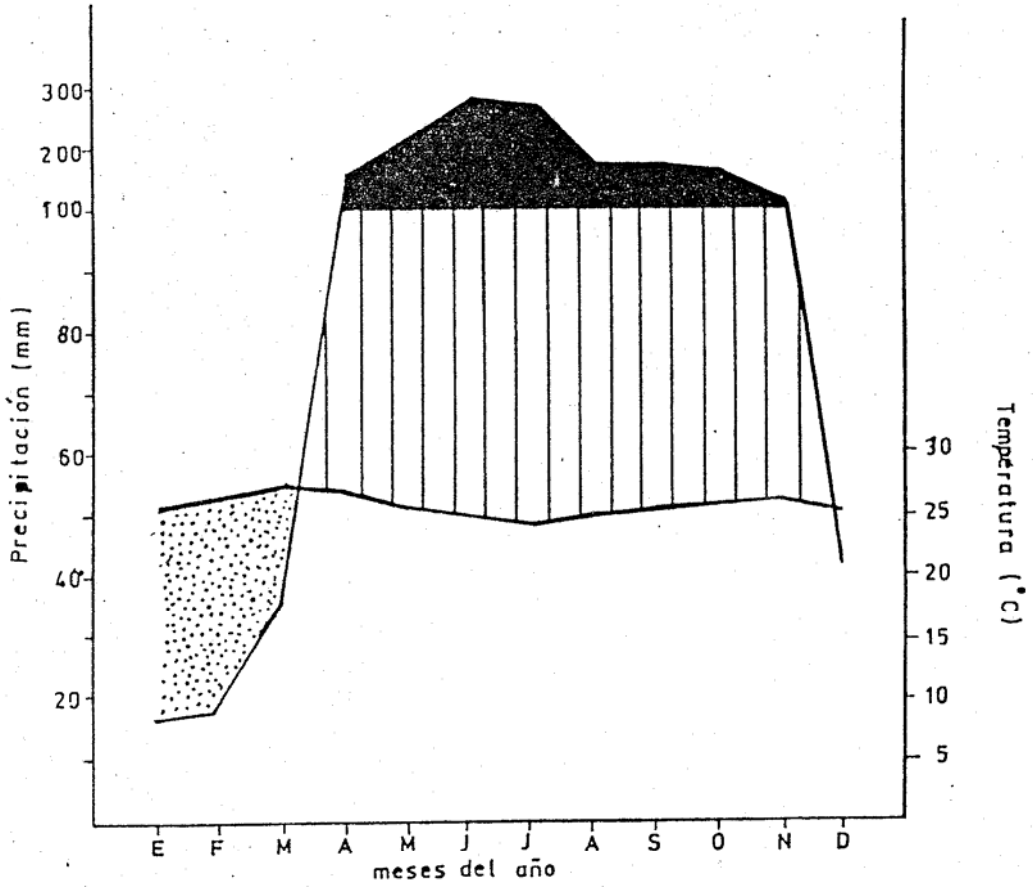


Fig. 2. Climadiagrama de la estación meteorológica del Aeropuerto de Guanare Edo. Portuguesa. Los datos corresponden a un promedio de 15 años desde 1970 hasta 1984. Altitud 163 m.s.n.m.

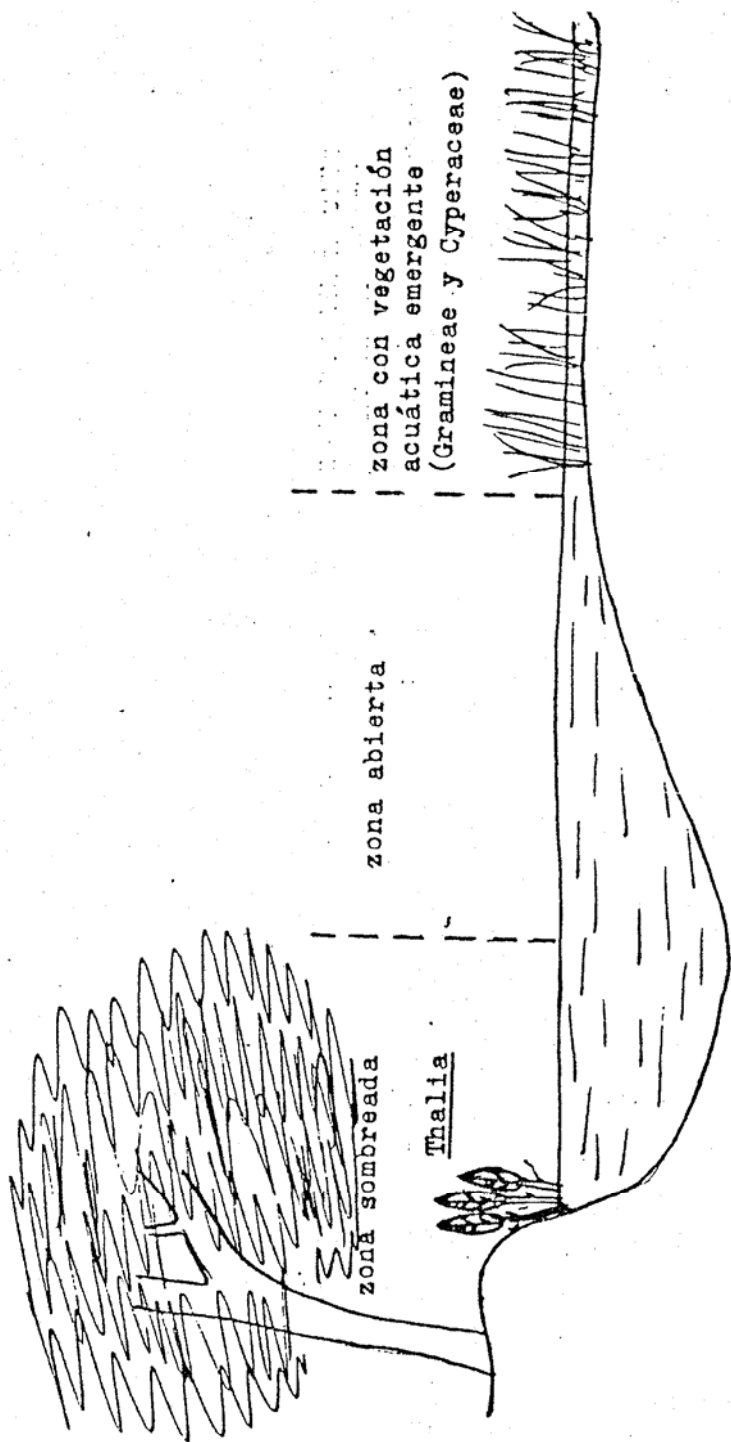


Fig. 3 Esquema de las diferentes zonas de los pozos muestreados

y predominaba en toda su extensión el junco (Cyperaceae) aunque también se encontraron Thalia y Gramineae.

En el pozo 3, donde se encontraron juntas a P. zonatus y P. hoignei, la margen izquierda estuvo bordeada por árboles altos pero menos densos que en el caso del pozo 1. Esta vegetación se encontraba en un área restringida del mismo quedando el resto del agua al descubierto. En esta misma margen predominó Thalia. La margen derecha, que limitaba con la carretera, estaba descubierta y predominaban gramíneas cuya extensión, avanzada la época de lluvia, llegó casi hasta el centro del pozo.

En el área se desarrollan actividades agrícolas y los efluentes son vertidos a través de canales a los pozos.

Los microhabitats del pozo del Km 74 consistieron de un área boscosa espesa y con árboles altos, áreas abiertas con abundante vegetación acuática emergente principalmente gramíneas y algunos árboles bajos aislados, zonas de agua abierta desprovista de vegetación en la parte más profunda del pozo y las áreas de la orilla del pozo especialmente la parte que limita con la carretera donde se encontró una abundante vegetación de Thalia con aproximadamente más de dos metros de altura y que formaba un microhabitat sombreado.

METODOLOGIA

El estudio comenzó en el pozo del Km 74 donde se encontró a las dos especies de Pterolebias juntas y donde se pensaba realizar todo el trabajo hasta la desaparición del mismo al finalizar la época de lluvias. Las lluvias comenzaron en Mayo de 1987 y aproximadamente entre la segunda y tercera semana de ese mes empezaron a nacer los peces anuales. Los muestreos sin embargo, se llevaron a cabo entre el 3 y el 5 de Junio fecha para la cual la mayor parte de los peces eran muy pequeños para ser identificados con exactitud, incluso para determinar el sexo. Cuando se regresó a las dos semanas para continuar con el muestreo no se encontraron peces de ninguna de las dos especies de Pterolebias, la cantidad de precipitación no fue la suficiente para mantener los niveles óptimos de agua en los microhabitats ocupados por estas especies haciendo que desaparecieran. Por esta razón, buscamos otros pozos donde vivieran juntas las dos especies y fue así como localizamos un préstamo ubicado a lo largo de la vía que conduce a La Capilla donde comenzamos a muestrear los peces la última semana de Junio. Posteriormente se encontraron otros dos pozos donde P. hoignei y P. zonatus viven separadas y aprovechamos la oportunidad para comparar algunos aspectos de su ecología en situaciones de simpatria y alopatria.

Esto explica el por qué en los pozos 1, 2 y 3 no se tienen

datos de los peces de las primeras 5 ó 6 semanas cuando se iniciaron las lluvias, sólo del pozo del Km 74 del que únicamente se tienen datos de un muestreo y que serán incorporados a este trabajo como información adicional de estas especies en sus primeros estadios de vida.

La metodología utilizada en la realización de este trabajo fue la misma en los cuatro pozos estudiados.

I.- Parámetros físico-químicos del agua

En el pozo del Km 74 y en el pozo 3, en cada fecha del muestreo, se midieron los parámetros físico-químicos siguientes: temperatura, conductividad, pH, turbidez, alcalinidad, dureza, nitritos, nitratos, cloruros, sulfatos, calcio, hierro, sodio, magnesio, CO₂, O₂ y minerales disueltos en el agua. En los pozos 1 y 2 sólo se midió la temperatura cuando se realizó un muestreo de los peces.

La temperatura se midió con un termómetro de mercurio (apreciación 0.5°C) en el agua a unos 10 cm de profundidad y en el aire a unos 150 cm de la superficie del suelo. Para la determinación de los otros parámetros, cada mes, se recolectó en el centro del pozo y a unos 30 cm de profundidad 2 litros de agua. Esta fue transportada en una cava con hielo durante unas dos horas hasta el laboratorio donde fue refrigerada para su

posterior análisis en el Laboratorio de Análisis y Procesamiento de Agronomía en la UNELLEZ.

II.- Estimación del tamaño de la población

Para estimar el tamaño de la población se utilizaron dos metodologías, el método de captura-marcaje-recaptura y el método de esfuerzo de captura de un determinado número de individuos por especie por unidad de tiempo. Con el primer método se estimó la población total de individuos de cada especie de Pterolebias utilizando como método de marcaje la inyección de pintura en el pedúnculo caudal de los peces (Lotrich y Meredith, 1974). El producto utilizado fue una pintura acrílica de polímeros emulsificados que trae varios colores. Los colores usados fueron el violeta y el amarillo, de fácil reconocimiento y gran durabilidad. Este método resulta fácil de usar sin lastimar a los peces cuando se trabaja con individuos grandes; razón por la cual en algunas capturas sólo se marcaron los ejemplares machos de P. zonatus que son de mayor tamaño que las hembras. Conociendo la proporción de sexos en esta especie se puede estimar el tamaño de la población de las hembras a partir de los machos marcados recapturados. En el caso de P. hoignei los ejemplares de ambos sexos fueron marcados con el mismo método debido a que sus individuos eran grandes.

En el método de esfuerzo de captura se contaron los peces de cada una de las especies de Pterolebias pescados en un lapso de tiempo de una hora.

Las artes de pesca empleadas fueron un chinchorro de abertura de malla 1/4 de pulgada y una red de mano de abertura de malla de 1/8 de pulgada. Los peces se capturaron en cada pozo, en tres microhabitats diferentes (zonas sombreadas, zonas abiertas y zonas con vegetación acuática emergente).

En el pozo 1 las fechas de colectas de los peces para estimar el tamaño de la población de P. hoignei fueron el 30 de Julio, el 17 de Agosto y el 03 y 22 de Septiembre de 1987. En este pozo la captura de los peces se hizo con un chinchorro y el tamaño de la población se estimó en base al esfuerzo de captura de un determinado número de peces por hora de trabajo.

En el pozo 2 donde sólo se encontró P. zonatus, las colectas se realizaron el 30 de Julio, 17 de Agosto, el 04 y 22 de Septiembre y el 10 de Octubre de 1987. En este pozo los peces se capturaron con una red de mano ya que fue difícil el uso del chinchorro debido a la abundante vegetación emergente y a la poca profundidad del mismo, que impidió hacer un barrido homogéneo del mismo. El tamaño de la población se estimó también en base al esfuerzo de captura de un cierto número de ejemplares pescados por persona en una hora de pesca.

En el pozo 3 las colectas para estimar el tamaño total de cada población utilizando el método de captura-marcaje-recaptura se realizaron del 23 al 26 de Junio y del 12 al 14 de Julio. En estas mismas fechas y en las siguientes: 29 de Julio, 17 de Agosto y 03 de Septiembre también se estimó la abundancia de peces empleando el método de esfuerzo de captura. En este pozo la captura de P. zonatus y P. hoignei se llevó a cabo utilizando un chinchorro.

El tamaño de la población de las dos especies de Pterolebias se estimó usando la expresión de Lincoln-Peterson para muestreos de captura-marcaje-recaptura (Southwood, 1978):

$$N = M (n + 1) / (R + 1)$$

donde N = tamaño total estimado de la población

M = número de individuos marcados y regresados al pozo

n = número total de individuos recapturados (marcados y no marcados)

R = individuos marcados que se recapturan

III.- Análisis de dieta

Las fechas de colectas y los implementos de pesca de los peces para el análisis de dieta se corresponden con aquellos para la estimación del tamaño de la población de ambas especies de

Pterolebias en los tres pozos estudiados.

En relación al número de individuos necesarios para hacer estudios de dieta, se recomienda que 30 ejemplares por especie pueden dar resultados estadísticamente satisfactorios (Infante, com. pers.) En este trabajo se trató en lo posible de obtener este número de individuos, colectando 15 hembras y 15 machos por especie, pero esto sólo fue posible en los dos primeros muestreos cuando el tamaño de la población de las dos especies era grande, en los muestreos posteriores se examinó lo que se pudo pescar aunque sólo fuese un individuo.

Los peces destinados a análisis de dieta se conservaron en el campo directamente en formalina al 10% para ser llevados luego al laboratorio para su procesamiento. Estos ejemplares también fueron utilizados para determinar el número de huevos producidos.

Antes de hacer la disección, los peces para análisis de dieta fueron pesados y medidos considerando la longitud estándar. Luego se extrajo todo el tracto digestivo, estómago e intestino y se determinó la llenura del estómago, usando el método de los puntos, un método subjetivo que no requiere un instrumento de medida sino que es una apreciación del investigador donde se da un valor numérico según la llenura del estómago. El método de los puntos tiene sus limitaciones. Entre otras cosas los resultados obtenidos por un investigador no son comparables con

los de otro, pero es el único método disponible cuando se tienen muestras muy pequeñas (Pomares, 1986; Hyslop, 1980; Hynes, 1950). Por tal razón en nuestro caso se se utilizaron siete valores para indicar el intervalo de llenura de los estómagos como se señala a continuación:

estómago completamente lleno	10 puntos
lleno	8
lleno 3/4	6
lleno la mitad	4
lleno 1/4	2
trazas	1
vacío	0

Una vez que se tiene la distribución de los puntos se calcula un índice de llenura de Ball (Hunt y Jones, 1972), expresado de la siguiente manera:

número total de puntos/número total de estómagos analizados

Una vez que se estimó el volumen estomacal, se hizo la disección del tracto digestivo para determinar la composición de la dieta. El material alimenticio fue clasificado taxonómicamente hasta orden, familia o género según el grupo y cuantificado por los métodos numéricos (frecuencia de aparición y

composición numérica porcentual) y de los puntos (Pomares, 1986; Hyslop, 1980; Hynes, 1950).

a) El método de composición numérica porcentual se expresa de la siguiente manera:

$$\frac{\text{número de individuos de un ítem particular A en todos los estómagos}}{\text{número total de individuos de todos los ítems}} \times 100$$

En algunos casos los peces contenían algunas presas en número muy alto, difícil de contar todo, principalmente algas, rotíferos y micro-crustáceos, por lo que fue necesario llevar todo el contenido estomacal de estas presas a un volumen de 5 ml con agua destilada y se tomó una submuestra de 1 ml para ser observada al microscopio en una lámina especial para el conteo de zooplancton. La cantidad de organismos encontrados en 1 ml se multiplicó por 5 para estimar el número total de cada ítem en los 5 ml.

Para la clasificación del contenido alimenticio se usó un microscopio estereoscópico principalmente para las presas más grandes, y para la identificación y conteo de presas como las algas, rotíferos y crustáceos se usó un microscopio con un aumento de 10X.

b) La frecuencia de aparición se expresa de la siguiente forma:

$$\frac{\text{número de estómagos con un ítem particular A}}{\text{total de estómagos llenos}} \times 100$$

c) En el método de los puntos como en el caso de la llenura estomacal, se da un puntaje arbitrario según el criterio del investigador a cada tipo de alimento según su volumen en relación al resto del contenido en el estómago. En este caso se dió un puntaje entre 0 y 100% pero el cual debe ser referido al porcentaje de llenura estomacal de la siguiente manera:

$$\frac{\% \text{ de volumen estimado de un ítem particular A} \times \% \text{ de llenura estomacal}}{100}$$

este valor es expresado después como

$$\frac{\text{volumen estimado que ocupa un ítem particular A}}{\text{volumen total estimado de todo el alimento encontrado en el estómago}} \times 100$$

Este método se complementa con el método de composición numérica porcentual ya que una presa puede ser muy importante en

volumen pero no en número o viceversa.

d) Diversidad y similaridad en la dieta

Para determinar el grado de asociación en la dieta de las dos especies de Pterolebias se utilizó la estadística no paramétrica, específicamente el coeficiente de correlación de rangos de Spearman (Siegel, 1985; Fritz, 1974). Se usó la fórmula correspondiente a la presencia de rangos ligados.

Para determinar la diversidad de presas consumidas por cada especie y sexo se utilizó un índice de diversidad trófica basado en datos de presencia-ausencia del alimento (Herrera, 1976) cuya expresión es la siguiente:

$$D = - \sum \log P_i$$

donde P_i son las frecuencias de aparición de varias categorías de presas, es decir, es la relación n/N , donde n es el número de estómagos en los que se encontró un determinado ítem alimenticio A , y N es el número total de muestras discretas que se estudiaron, en este caso el número total de peces en los que se analizó la dieta.

IV.- Fecundidad

Los datos de fecundidad fueron obtenidos de los mismos peces utilizados para determinar la dieta en las dos especies de Pterolebias

El conteo de los huevos se hizo en cada hembra analizada en las dos especies. Así se obtuvo un promedio de huevos por hembra. Sin embargo, no se contaron todos los huevos ya que el tamaño de parte de ellos era muy pequeño y se hizo difícil su separación y cuantificación por lo que se contaron los huevos con un tamaño mayor a las 182 micras aproximadamente, medida establecida arbitrariamente.

El peso de las gónadas se obtuvo para el total de hembras analizadas en cada muestreo y de esta forma se calculó un promedio el cual fue utilizado para determinar el índice gonadosomático el cual indicó los eventos de desove máximo para cada una de las especies. El índice gonadosomático se expresa de la siguiente manera (Cambray y Bruton, 1984):

$$IG = (\text{Peso promedio de los huevos} / \text{peso promedio de los peces}) \times 100$$

Se utilizó el peso promedio de los huevos de varias hembras y no el peso individual de la gónada de cada hembra debido a que la misma era muy pequeña para obtener un peso apreciable con la

balanza que estaba disponible.

El peso de los peces para este cálculo fue obtenido extrayéndoles los órganos internos para disminuir las variaciones debidas a las oscilaciones en el peso del estómago ya que algunos peces tenían el tracto digestivo vacío o en diferentes grados de llenura, incluso la carga parasitaria puede influir en los resultados del peso corporal de los peces y en algunos casos el número de parásitos fue importante.

V.- Parasitismo

Los ejemplares capturados para análisis de dieta y fecundidad también fueron utilizados para estudiar el grado de ataque parasitario por nemátodos y tremátodos. Todos aquellos parásitos encontrados dentro de los peces rodeando sus órganos internos fueron extraídos, identificados y cuantificados utilizando un microscopio estereoscópico.

RESULTADOS

I.- Datos fisico-químicos del agua

La temperatura del agua en el pozo 1 varió entre 26 y 29°C, con un valor promedio de $27.6 \pm 1.4^\circ\text{C}$. La temperatura media del aire fue de $26.5 \pm 1^\circ\text{C}$ oscilando entre 26 y 28°C (Tabla 1).

En el pozo 2 la temperatura promedio del agua fue de $28 \pm 1.2^\circ\text{C}$, variando entre 27 y 29 °C. La temperatura media del aire fue de $26.5 \pm 1^\circ\text{C}$, con un intervalo entre 26 y 28°C (Tabla 1).

En la Tabla 2 aparecen los datos fisico-químicos del agua de los pozos 3 y del Km 74. Algunos parámetros importantes como el pH y la concentración de oxígeno disuelto en el agua no variaron demasiado a lo largo del tiempo, sin embargo, los resultados de estos dos últimos parámetros y las concentraciones de otros gases en el agua como la de CO₂ deben ser consideradas con cuidado ya que su análisis no se hizo *in situ* sino que pasó algún tiempo mientras la muestra de agua fue transportada hasta el laboratorio.

La temperatura promedio del agua fue de $28 \pm 1.2^\circ\text{C}$ con un intervalo entre 27 y 30.5°C. La temperatura media del aire fue de $26.5 \pm 1^\circ\text{C}$, la cual varió entre 26 y 30°C (Tabla 1).

Para el pozo del Km 74 sólo se tiene un dato de temperatura

Tabla 1. Temperaturas mínimas (min), máximas (max) y promedios (prom) del agua y del aire en los pozos de muestreo de las dos especies de Pterolebias.

	AGUA			AIRE		
	Min	Max	Prom	Min	Max	Prom
POZO 1	26	29	27.6 \pm 1.4	26	28	26.5 \pm 1.0
POZO 2	27	29	28.0 \pm 1.2	26	28	26.5 \pm 1.0
POZO 3	27	30.5	28.0 \pm 1.2	26	30	26.5 \pm 1.0

Tabla 2. Datos físico-químicos del agua del pozo del Km 74 y del pozo 3 para cada mes de muestreo.

FACTORES	FECHA			
	POZO Km74	POZO 3		
	04-06-87	23-06-87	29-07-87	03-08-87
pH	6.5	6.2	6.7	6.6
Turbiedad	54.00	151.00	314.00	456.00
Cloruro	6.5	6.5	8.77	7.57
Sulfato	9.0	7.5	7.16	6.23
Nitrito	0.01	trazas	0.01	0.01
Hierro	0.7	1.00	1.70	1.95
Manganeso	trazas	trazas	trazas	trazas
Potasio	5.5	3.20	0.45	0.25
Dióxido de carbono	32.00	28.00	9.20	12.01
Calcio	7.21	4.00	6.28	7.04
Magnesio	3.88	2.16	4.70	3.31
Sodio	4.50	5.20	3.10	2.45
Alcalinidad total	40.00	22.00	23.00	24.02
Dureza total	34.00	19.00	35.30	31.40
Minerales disueltos	63.00	43.00	44.00	43.00
Conductividad específica a 25°C	100.0	70.00	70.00	68.00
Oxígeno disuelto	-	-	5.6	5.3

La turbiedad está expresada en unidades de turbiedad

La conductividad está expresada en microhoms

El resto de los parámetros se expresan en mg/l (ppm)

para el 04 de Junio de 1987 que fue de 30°C.

Los valores de temperatura corresponden a los días cuando se realizaron las colectas de los peces.

II.- Aspectos reproductivos

No se obtuvieron datos sobre la fecundidad de los ejemplares de P. hoignei y P. zonatus del pozo del Km 74 debido a que para el momento de colectarlos no habían madurado sexualmente y en la mayor parte de los individuos no se pudo determinar el sexo. Sin embargo, cuando se comenzó a muestrear en los pozos 1, 2 y 3 ya los peces de estas especies tenían gónadas maduras. En la Tabla 3 se tienen los resultados del número promedio de huevos por hembra, el intervalo de variación de la fecundidad y el índice gonadosomático, y la significancia de la correlación que existe en la fecundidad en función de la longitud y el peso de los peces cuyo análisis de regresión aparece en las Figs. 6, 8 y 10 para ambas especies de Pterolebias en los pozos 1, 2 y 3. Las variaciones a lo largo del tiempo del número promedio de huevos y del índice gonadosomático están representadas en las Figs. 4, 5, 7 y 9.

Comparando la fecundidad promedio entre las dos especies de Pterolebias cuando se encuentran en el mismo pozo, es decir, en el pozo 3, se observan diferencias significativas en la misma, P.

Tabla 3. Resultados de número promedio de huevos por hembra (\bar{X}) y el rango de variación de los mismos, índice gonadosomático y la significancia del análisis de regresión de la fecundidad en función de la longitud y el peso de las hembras de ambas especies de Pterolebias capturadas en los tres pozos muestreados.

	Huevos/hembra	Índice gonadosomático	Relación fecundidad/longitud/peso
POZO 1 (n=49) <u>P. hoignei</u>	16-249 ($\bar{X}=114\pm 54$) ^a	2.3-5.2	no significativa.
POZO 3 (n=45)	31-281 ($\bar{X}=135\pm 52$)	5.3-7.7	correlación significativa
POZO 2 (n=79) <u>P. zonatus</u>	17-281 ($\bar{X}=101\pm 49$) ^a	1.4-5.2	correlación significativa
POZO 3 (n=96)	26-252 ($\bar{X}=103\pm 45$) ^a	3.2-6.2	correlación significativa

Los promedios marcados con una misma letra no presentaron diferencias significativas ($P < 0.05$).

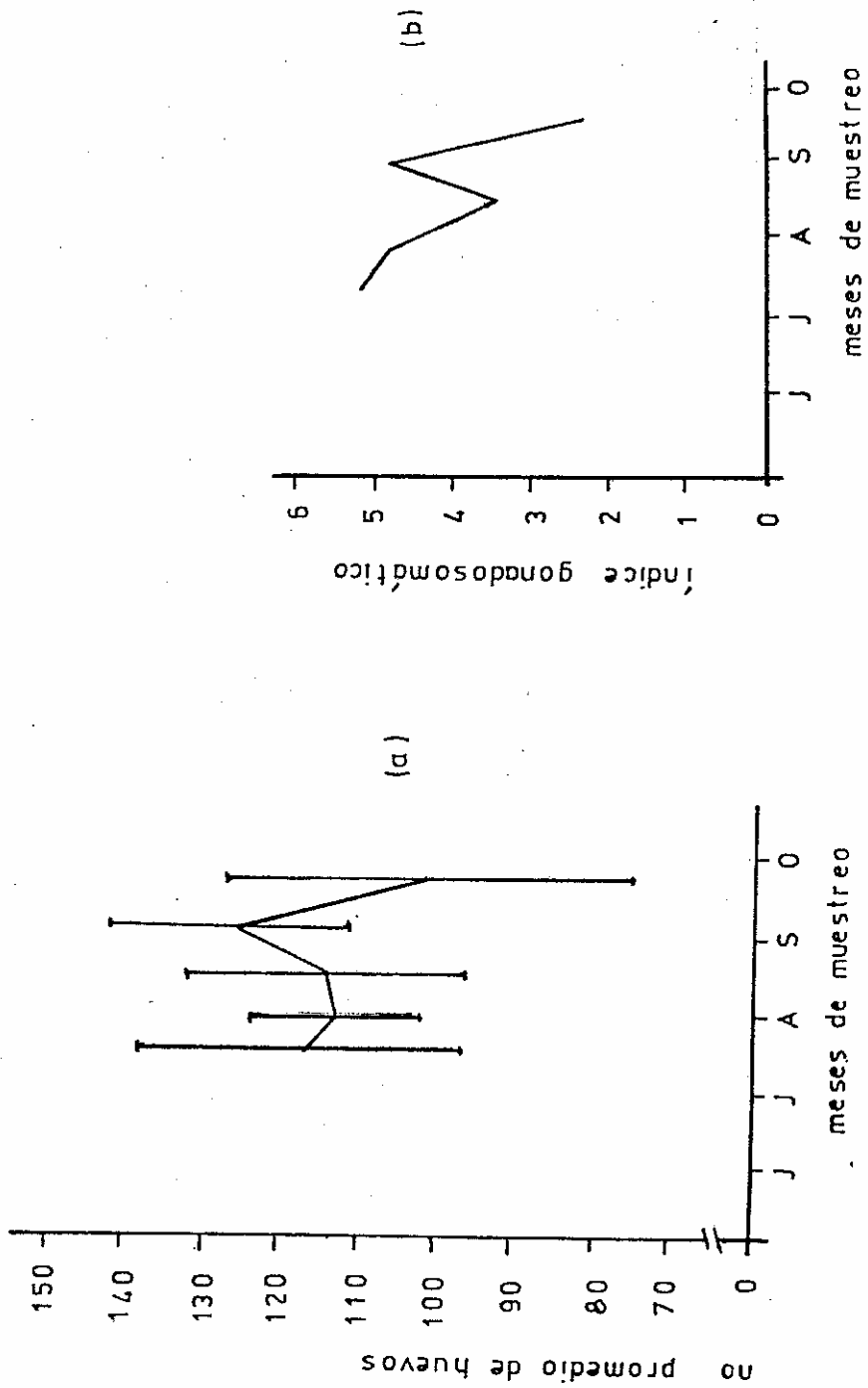


Fig. 4 Número promedio de huevos por hembra (a) e índice gonadosomático (b) de P. boignei del pozo 1 a lo largo del tiempo.

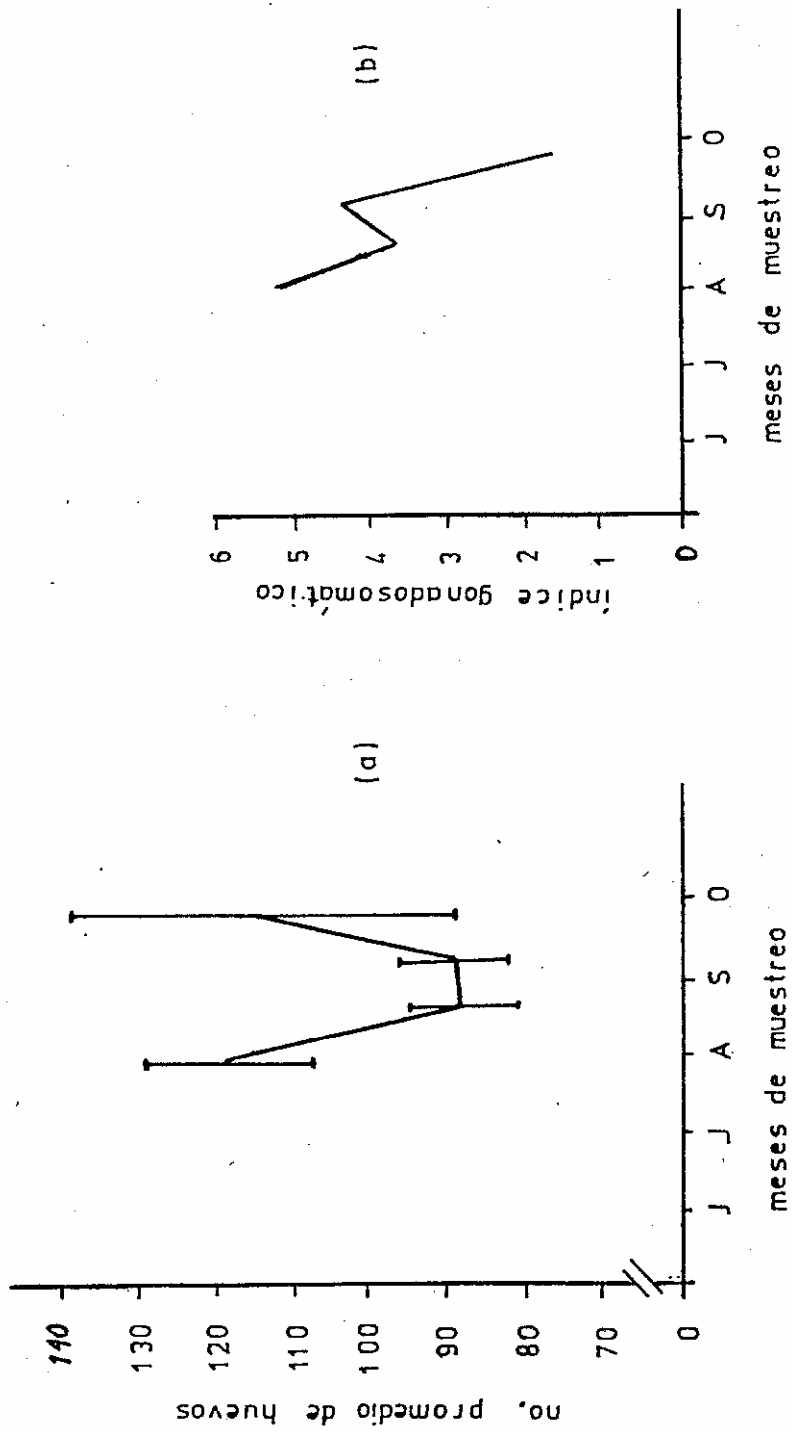


Fig 5 Número promedio de huevos por hembra (a) e índice gonadosomático (b) de P. zonatus del pozo 2 a lo largo del tiempo.

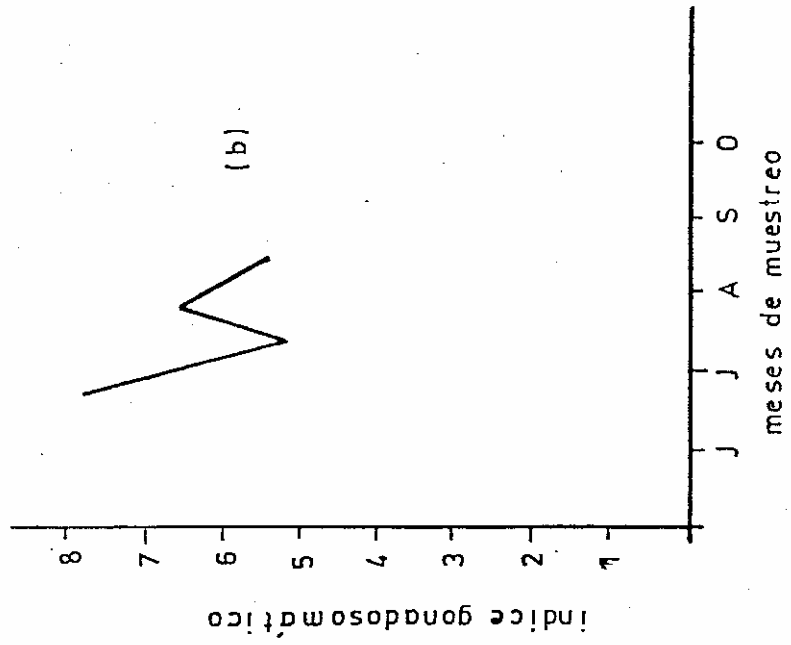
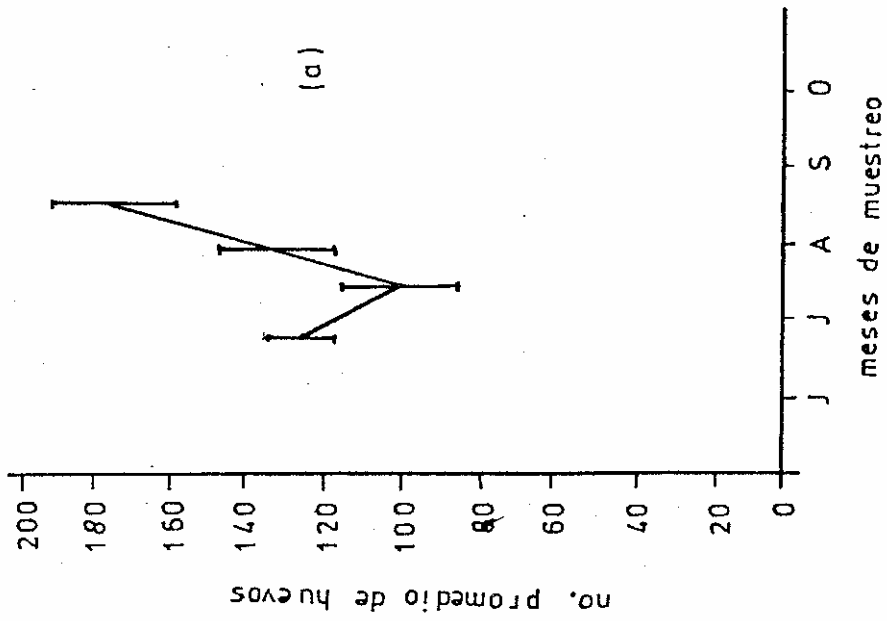


Fig. 7 Número promedio de huevos por hembra (a) e índice gonadosomático (b) de P. hoignei del pozo 3 a lo largo del tiempo.

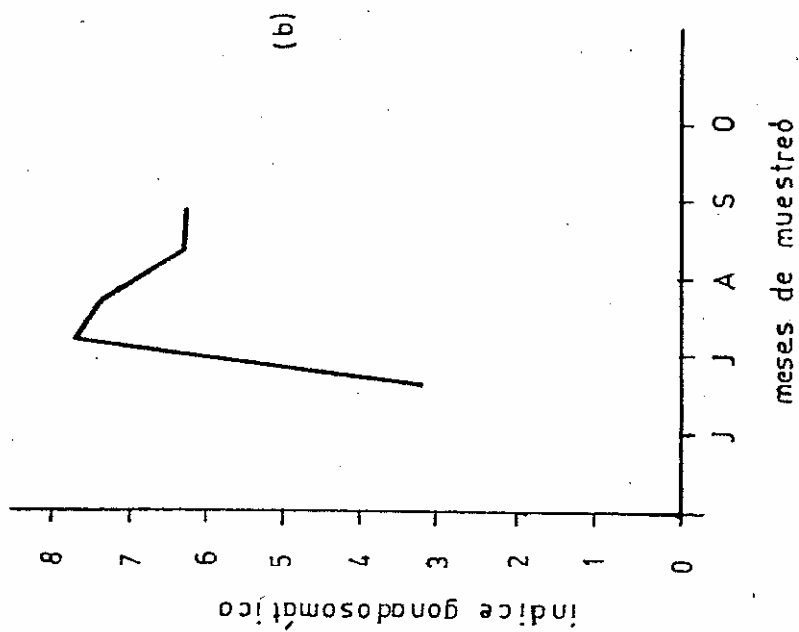
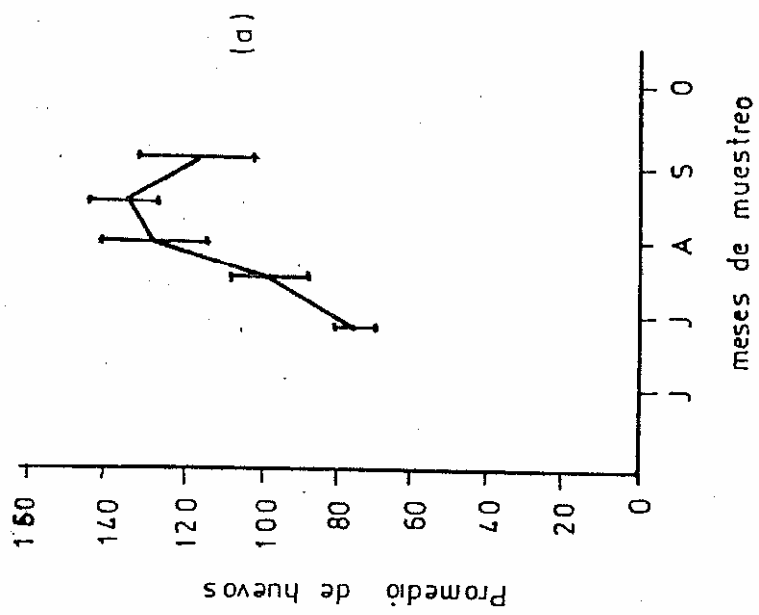
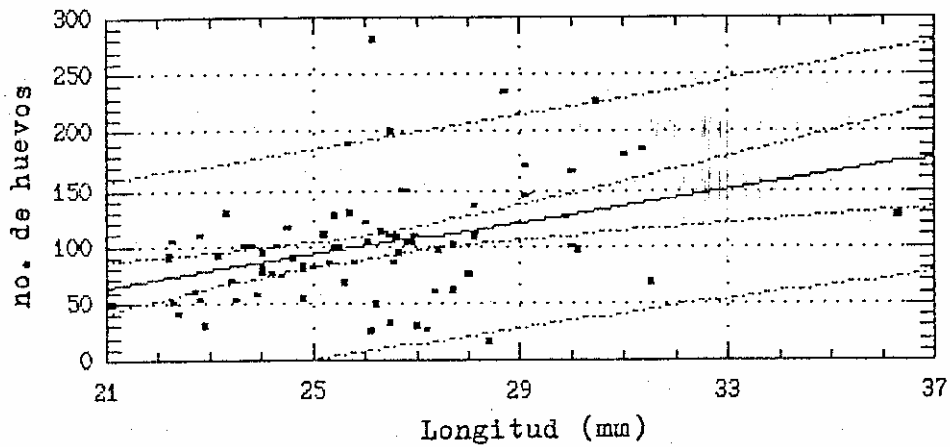
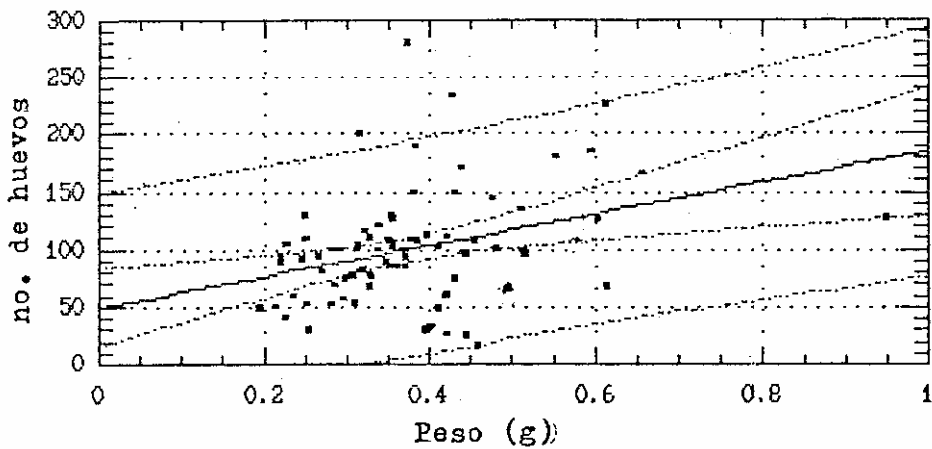


Fig. 9 Número promedio de huevos por hembras (a) e índice gonadosomático (b) de P. zonatus del pozo 3 a lo largo del tiempo.



(a)

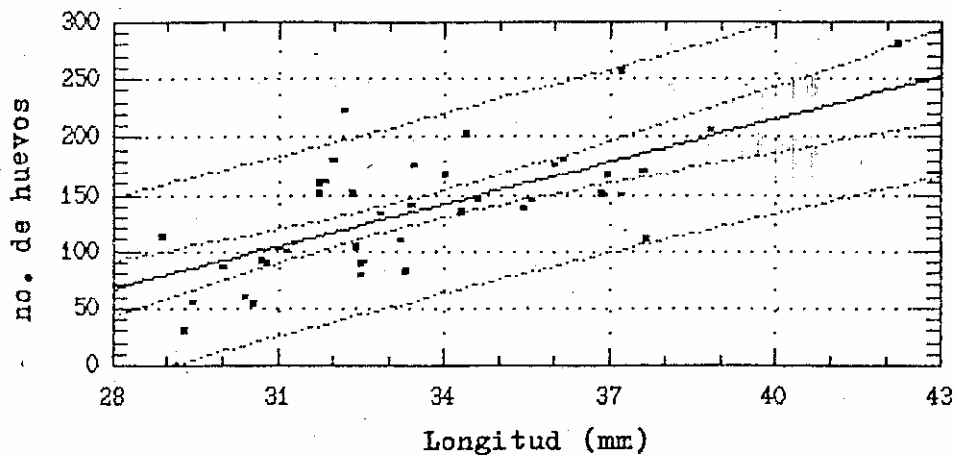
$$F = -84.74 + 7.11L \quad r = 0.38$$



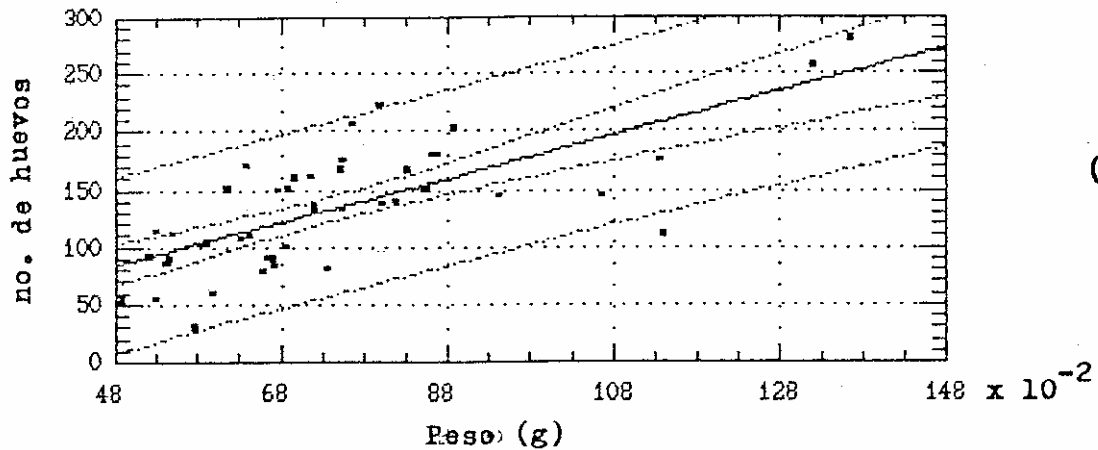
(b)

$$F = 49.66 + 135.42P \quad r = 0.33$$

Fig.6 Regresión del número de huevos en función de la longitud (a) y el peso (b) de P. zonatus del pozo 2.

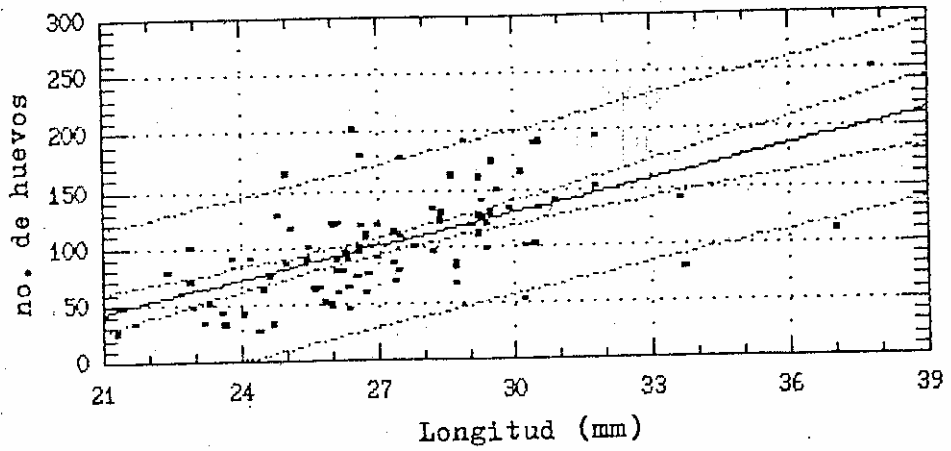


$$F = -277.52 + 12.32L \quad r = 0.69$$



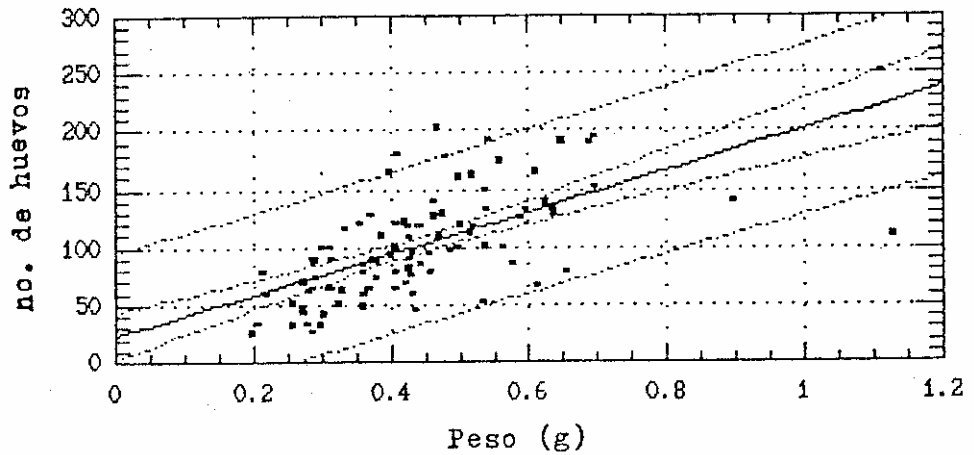
$$F = -6.14 + 188.07P \quad r = 0.72$$

Fig.8 Regresión del número de huevos en función de la longitud (a) y el peso (b) de P. hoignei del pozo 3.



(a)

$$F = -155.12 + 9.47L \quad r = 0.62$$



(b)

$$F = 23.33 + 178.29P \quad r = 0.64$$

Fig.10 Regresión del número de huevos en función de la longitud (a) y el peso (b) de P. zonatus del pozo 3.

hoignei tuvo una fecundidad más alta que P. zonatus. Cuando se encuentran en pozos separados tenemos que no existen diferencias significativas en la fecundidad entre P. hoignei del pozo 1 y P. zonatus de los pozos 2 y 3, ni entre individuos de P. zonatus en los pozos 2 y 3. Sin embargo, si existen diferencias entre los ejemplares de P. hoignei de los pozos 1 y 3 y entre P. hoignei del pozo 3 y P. zonatus del pozo 2 (Tabla 3).

III.- Dieta

IIIa.- Dieta de P. zonatus y P. hoignei. Pozo del Km 74

En la Tabla 4 se resume la información obtenida de la dieta de P. hoignei y P. zonatus correspondiente a un solo muestreo realizado entre el 3 y el 5 de Junio de 1987 en el pozo del Km 74.

En general, la dieta de P. zonatus estuvo representada por las algas en número (96,46%), volumen (55.56%) y frecuencia de aparición (36.96%), el segundo lugar en importancia lo ocuparon los insectos pero sólo en volumen (35.57%) y frecuencia de aparición (32.61%).

La dieta de P. hoignei también tuvo un alto porcentaje de algas (54.54%) pero los insectos en volumen y frecuencia de aparición fueron más importantes (54.94% y 45,45%

Tabla 4. Dieta de *P. hoignei* y *P. zonatus* medida como porcentaje del número promedio de presas por individuo (N), porcentaje de volumen (Vol) y porcentaje de la frecuencia de aparición de las presas (Frec), en los tres pozos muestreados.

GRUPOS	<i>P. hoignei</i>			<i>P. zonatus</i>			
	N	Vol	Frec	N	Vol	Frec	
POZO Km 74	Algas	54.54	4.43	4.54	96.46	55.56	36.96
	Rhizopoda	10.00	2.66	27.27	1.04	0.31	8.70
	Crustacea	12.73	1.56	13.64	1.22	4.43	17.39
	Insecta	14.54	57.94	45.45	1.10	35.57	32.61
	Acarina	0.91	2.29	4.54	0.06	0.03	2.17
	Araneae	0.91	1.83	4.54	-	-	-
	Gasteropoda	5.45	19.30	22.73	0.12	4.09	4.35
	Diplopoda	0.91	4.58	4.54	-	-	-
	Plantas	-	5.46	9.09	-	-	-
POZO 1	Algas	2.84	-	20.43	-	-	-
	Rhizopoda	8.42	-	39.76	-	-	-
	Rotifera	4.60	-	25.81	-	-	-
	Crustacea	11.95	*0.35	45.16	-	-	-
	Insecta	56.12	89.64	96.77	-	-	-
	Acarina	2.45	0.37	18.28	-	-	-
	Araneae	3.33	3.26	11.83	-	-	-
	Gasteropoda	1.27	2.98	10.75	-	-	-
	Diplopoda	0.10	1.68	1.08	-	-	-
	Nematoda	0.39	-	4.30	-	-	-
* Plantas	8.52	1.71	36.56	-	-	-	
POZO 2	Algas	-	-	43.67	-	75.22	
	Rhizopoda	-	-	7.89	-	69.14	
	Rotifera	-	-	10.63	-	56.64	
	Crustacea	-	-	20.64	*1.05	84.07	
	Insecta	-	-	14.90	95.01	95.58	
	Acarina	-	-	0.94	0.24	33.63	
	Araneae	-	-	0.18	2.35	7.98	
	Nematoda	-	-	0.08	-	3.53	
* Plantas	-	-	1.08	1.08	33.63		
POZO 3	Algas	27.95	-	31.88	28.42	56.12	
	Rhizopoda	1.97	-	8.70	4.38	26.62	
	Ciliophora	-	-	-	0.04	0.72	
	Rotifera	3.94	-	4.35	29.16	35.25	
	Crustacea	10.44	-	31.88	26.37	*1.80	
	Insecta	43.91	86.80	85.51	6.50	93.64	
	Diplopoda	-	-	-	0.04	-	
	Acarina	0.40	0.02	2.90	0.49	0.36	
	Araneae	0.19	8.97	7.25	0.16	1.23	
	Gasteropoda	1.18	3.22	5.80	0.08	-	
	Nematoda	1.38	-	4.35	0.04	-	
	* Plantas	7.68	0.98	13.04	4.30	2.96	

* Lo que se cuantificó como plantas son semillas y partes enteras de plantas que se pudieron reconocer

* El volumen de organismos planctónicos consumidos por ambas especies de *Pis* rolebias que se pudo determinar con el microscopio estereoscópico

respectivamente).

El índice de llenura estomacal dió valores muy bajos, la mayor parte de los peces tenían una llenura de aproximadamente el 10%.

IIIb.- Dieta de P. hoignei. Pozo 1

1) Importancia numérica de las presas

En la Tabla 4 se muestra la dieta de P. hoignei en el pozo 1, es decir cuando no comparte el habitat con P. zonatus. Las presas más abundantes pertenecen a los insectos (56.12%) y a los crustáceos (11.95%).

La dieta entre machos y hembras de P. hoignei fue la misma ya que los insectos continuaron siendo la dieta básica en ambos sexos (50.54 y 57.67% respectivamente) seguidos por los crustáceos cuyos valores respectivos fueron 11.56 y 12.03% (Tabla 5).

2) Importancia volumétrica de las presas

Volumétricamente los insectos siguen ocupando el primer lugar en la dieta de P. hoignei (89.64%) (Tabla 4).

Los insectos en la dieta de las hembras de P. hoignei representan el 95.46% del volumen total de las presas, mayor que

Tabla 5. Dieta de los individuos hembras y machos de *P. hoignei* en los pozos 1 y 3, medida como porcentaje del número promedio de presas por individuo (N), porcentaje de volumen (Vol) y porcentaje de la frecuencia de aparición (Frec).

GRUPOS	Hembras			Machos			
	N	Vol	Frec	N	Vol	Frec	
POZO 1	Algas	2.55		18.03	3.85	25.00	
	Rhizopoda	8.90		45.90	6.78	28.12	
	Rotifera	5.43		32.79	1.85	12.50	
	Crustacea	12.03	0.43	47.54	11.56	0.15	40.62
	Insecta	57.67	95.46	100.00	50.54	75.05	47.54
	Acarina	2.80	0.50	24.59	0.92	0.04	3.28
	Araneae	3.62	1.87	13.12	2.46	6.76	4.92
	Gasteropoda	1.07	0.94	9.84	1.85	8.13	12.50
	Diplopoda	-	-	-	0.46	5.91	1.64
	Nematoda	0.24	-	3.28	0.92	-	3.28
	Plantas	5.68	0.82	37.71	18.80	3.95	18.03
POZO 3	Algas	31.40		35.71	13.02	25.93	
	Rhizopoda	1.49		7.14	4.21	11.11	
	Rotifera	4.91		7.14	-	-	
	Crustacea	11.02		38.01	8.43	22.22	
	Insecta	39.00	85.98	80.95	63.23	88.21	92.59
	Acarina	0.60	0.03	4.76	-	-	
	Araneae	1.34	11.68	9.52	1.53	4.49	3.70
	Gasteropoda	0.30	0.85	2.38	4.21	6.97	11.11
	Nematoda	1.04	-	2.38	2.68	-	7.41
	Plantas	8.93	1.23	14.29	2.68	0.34	11.11

en los machos en los cuales tienen el 75.05% (Tabla 5).

3) Importancia en la frecuencia de aparición de las presas

Los insectos aparecieron en el 96.77% de todos los estómagos analizados de P. hoignei (Tabla 4).

Se observan diferencias en la frecuencia de aparición de las presas entre machos y hembras de P. hoignei. Los insectos aparecieron en el 100% de las hembras mientras que en los machos se encontraron en el 47.54% de los ejemplares (Tabla 5).

Los crustáceos constituyeron el segundo grupo de presas importante, fueron consumidos por el 47.54% de las hembras y el 40.62% de los machos (Tabla 5).

4) Diversidad y similaridad en la dieta de machos y hembras de P. hoignei

El valor del índice de asociación en la dieta entre machos y hembras de P. hoignei en el pozo 1 fue de 0.34 no encontrándose diferencias significativas en la misma ($t=2.358$, $P>0.05$ y 44 grados de libertad) (Tabla 7a).

El índice de diversidad trófica dió un valor mayor para las hembras de 99.11 y para los machos de 54.21 (Tabla 7a).

Tabla 7. Coeficientes de correlación (R) e índices de diversidad (D) entre machos y hembras de cada especie (a) y entre ambas especies de Pterolebias (b) en los tres pozos muestreados.

(a)

	POZO 1		POZO 2		POZO 3		POZO 4	
	<u>P. hoignei</u> machos n=32	hembras n=61	<u>P. zonatus</u> machos n=24	hembras n=89	<u>P. hoignei</u> machos n=27	hembras n=42	<u>P. zonatus</u> machos n=51	hembras n=88
R	* 0.34		* 0.35		0.06		* 0.47	
D	54.21	99.11	44.94	117.02	55.90	104.28	133.99	185.40

(b)

R	POZO 1 n= 93	POZO 2 n= 113	POZO 3 <u>P. hoignei</u> n= 69	POZO 3 <u>P. zonatus</u> n= 139
POZO 1	-	0.21	0.26	0.05
POZO 2		-	0.16	* 0.29
POZO 3 <u>P. hoignei</u>			-	0.32
D	131.86	126.98	72.44	127.73

Los valores marcados con un * no presentan diferencias significativas ($P > 0.05$).

5) Índice de llenura del estómago

Los índices promedio por individuo de la llenura estomacal muestran una tendencia general a aumentar a lo largo del tiempo, teniéndose un intervalo de valores entre 2.42 y 5.36 (Fig. 11).

IIIc.- Dieta de P. zonatus. Pozo 2

1) Importancia numérica de las presas

En la Tabla 4 se presenta la dieta de P. zonatus. Sólo tres grupos fueron importantes: las algas (43.67%), los crustáceos (20.64%) y los insectos (14.90%).

La dieta básica entre machos y hembras es parecida. Las hembras consumieron el 44.72% de las algas, el 20.62% de crustáceos y el 13.55% de insectos. La dieta de los machos de P. zonatus estuvo constituida por un mayor número de insectos (49.49%), el segundo grupo importante fueron los crustáceos (20.77%) y en tercer lugar las algas (16.91%) (Tabla 6).

2) Importancia volumétrica de las presas

El grupo de presas más importante volumétricamente fueron los insectos con el 95.01% de la dieta total (Tabla 4).

En la dieta de las hembras de P. zonatus los insectos

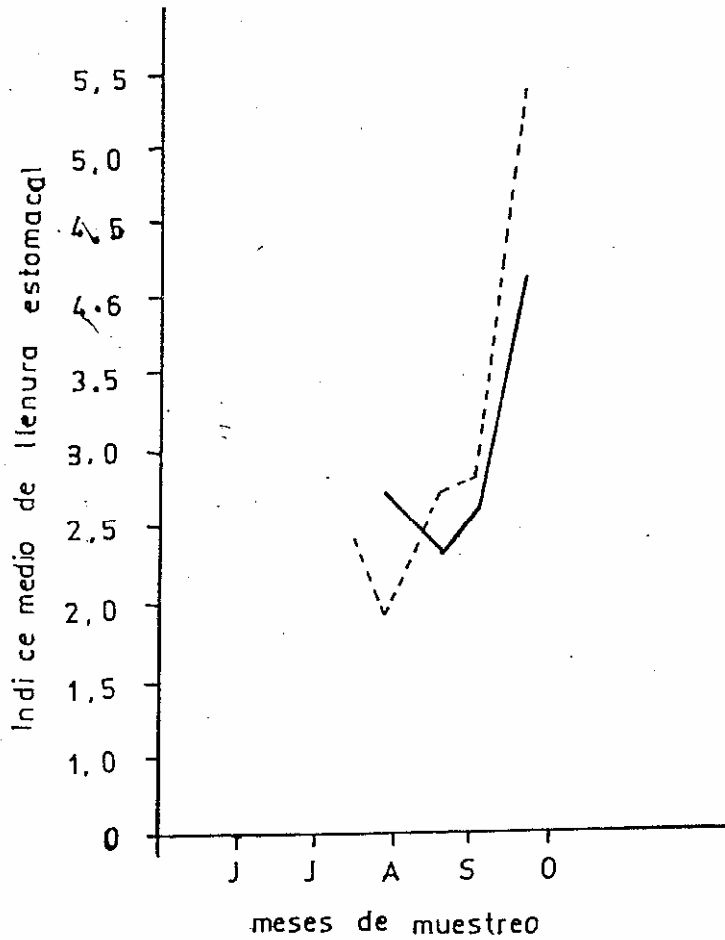


Fig.11 Índice medio de llenura estomacal de *P. hoignei* (-----) y *P. zanatus* (———) en los pozos 1 y 2 respectivamente, a lo largo del tiempo.

Tabla 6. Dieta de los individuos hembras y machos de *P. zonatus* en los pozos 2 y 3, medida como porcentaje del número promedio de presas por individuo (N), porcentaje de volumen (Vol) y porcentaje de la frecuencia de aparición (Frec).

GRUPOS	Hembras			Machos			
	N	Vol	Frec	N	Vol	Frec	
POZO 2	Algas	44.72		83.15	16.91	45.83	
	Rhizopoda	8.12		80.90	1.93	20.83	
	Rotifera	10.92		65.17	3.29	25.00	
	Crustacea	20.62	1.26	95.51	20.77	41.67	
	Insecta	13.55	94.46	94.38	49.49	97.81	100.00
	Acarina	0.93	0.28	40.45	0.91	0.01	8.33
	Araneae	0.17	2.77	8.99	0.45	0.23	4.17
	Nematoda	0.02	-	1.12	1.93	-	12.50
	Plantas	0.95	1.24	33.71	4.31	1.95	33.33
POZO 3	Algas	27.81		63.64	30.51	43.14	
	Rhizopoda	3.73		26.14	6.32	27.45	
	Ciliophora	0.03		1.14	-	-	
	Rotifera	31.52		42.04	21.36	23.53	
	Crustacea	27.37	2.43	80.68	23.01	0.65	60.78
	Insecta	5.81	91.16	64.77	8.70	98.21	86.27
	Acarina	0.54	0.52	9.09	0.40	0.07	7.84
	Araneae	0.20	1.90	4.54	0.13	-	1.96
	Diplopoda	0.03	-	1.14	-	-	-
	Gasteropoda	0.03	-	1.14	0.26	-	3.92
	Nematoda	0.07	-	2.27	-	-	-
	Plantas	2.83	4.00	23.86	9.30	1.06	15.68

constituyeron el 94.46% y en la de los machos el 97.81% (Tabla 6).

3) Importancia en la frecuencia de aparición de las presas

Los insectos aparecieron en el 95.58% de los estómagos analizados de P. zonatus, el segundo grupo importante lo constituyeron los crustáceos con el 84.07%, y el tercer grupo las algas con el 75.22%) (Tabla 4).

El mayor número de ejemplares hembras de P. zonatus consumió crustáceos (95.51%), insectos (94.38%), algas (83.15%) y rizópodos (83.15%) (Tabla 6).

La frecuencia de aparición de las presas en los machos de P. zonatus fue la siguiente: insectos (100%), algas (45.83%) y crustáceos (41.67%) (Tabla 6).

4) Diversidad y similitud en la dieta entre machos y hembras de P. zonatus

El coeficiente de correlación de rangos de Spearman dió un valor de similitud en la dieta entre machos y hembras de P. zonatus del pozo 2 de 0.35 no encontrándose diferencias significativas en la misma ($t=2.834$, $P>0.05$ y 58 grados de libertad) (Tabla 7a).

Las hembras presentaron una dieta más diversa que los machos con valores de 117.02 y 44.94 respectivamente (Tabla 7a).

5) Índice de llenura del estómago

La tendencia en general de la llenura estomacal de los ejemplares de P. zonatus en el pozo 2 fue un aumento a lo largo del tiempo, con valores que oscilan entre 2.72 y 4.07 (Fig. 11).

IIIId.- Dieta de P. zonatus. Pozo 3

1) Importancia numérica de las presas

La dieta de P. zonatus estuvo compuesta por los siguientes ítems: algas, rizópodos, cilióforos, rotíferos, crustáceos, insectos, ácaros, arácnidos, diplópodos, gasterópodos, nemátodos y restos vegetales.

Las tres clases de presas más importantes fueron: Rotifera (29.16%), Algae (28.42%) y Crustacea (26.37%) (Tabla 4).

Los grupos de presas que aparecieron en mayor número en el tracto digestivo de las hembras de P. zonatus fueron los rotíferos (31.52%), las algas (27.81%) y los crustáceos (27.37%) (Tabla 6).

En la dieta de los machos las presas más abundantes siguen

siendo las algas (30.51%), los crustáceos (23.01%) y los rotíferos (21.36%) (Tabla 6).

2) Importancia volumétrica de las presas

La importancia de las presas consumidas por P. zonatus desde el punto de vista volumétrico es diferente. Los insectos constituyeron el grupo de presas con mayor porcentaje (93.64%) (Tabla 4).

En ambos sexos los insectos ocuparon el mayor volumen, en las hembras representaron el 91.16% y en los machos el 98.21% (Tabla 6).

3) Importancia en la frecuencia de aparición de las presas

Para P. zonatus el orden decreciente del porcentaje de frecuencia de aparición de los grupos de presas más importantes fue: insectos (72.66%), crustáceos (73.38%), algas (56.12%), y rotíferos (35.25%) (Tabla 4).

El orden decreciente en importancia para el porcentaje de frecuencia de aparición de las presas en los individuos hembras de P. zonatus fue el siguiente: Crustacea (80.68%), Insecta (64.77%), Algae (63.64%) y Rotifera (42.04%) (Tabla 6).

Las presas que aparecieron en el mayor número de estómagos de los ejemplares machos de P. zonatus fueron los insectos (86.27%), los crustáceos (60.78%), las algas (43.14%), los rizópodos (27.45%) y los rotíferos (23.53%) (Tabla 6).

4.- Diversidad y similaridad en la dieta de machos y hembras de P. zonatus.

Los resultados obtenidos a través del índice de diversidad trófica indican que las hembras tienen una dieta más diversa que los machos (185.4 y 133.99 respectivamente). Por otro lado la asociación en la dieta entre machos y hembras no dió diferencias significativas ($R=0.471$, $t=3.624$, $P<0.05$ y 46 grados de libertad) (Tabla 7a).

5.- Índice de llenura del estómago

Los índices promedio por individuo de la llenura del estómago aparecen representados en la Fig. 12. En general la tendencia es un aumento de éstos a lo largo del tiempo, teniéndose un rango de valores entre 0.39 y 2.71.

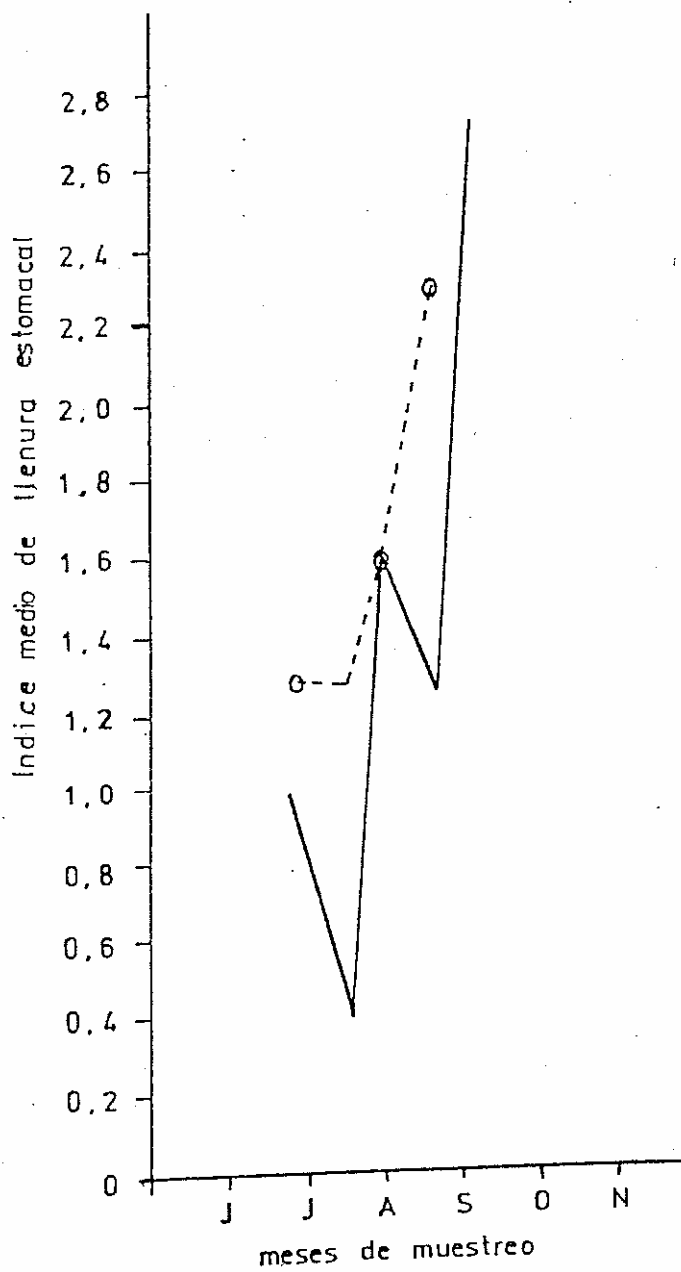


Fig.12 Índice medio de llenura estomacal de *P. zonatus* (—) y *P. hoignei* (-----) en el pozo 3 a lo largo del tiempo.

IIIe.- Dieta de P. hoignei. Pozo 3

1) Importancia numérica de las presas

La dieta de P. hoignei consistió de los siguientes grupos de presas: algas, rizópodos, rotíferos, crustáceos, insectos, gasterópodos, ácaros, arácnidos, nemátodos y restos vegetales.

Entre las clases de presas más importantes tenemos: insectos (43.91%), algas (27.95%) y crustáceos (10.44%) (Tabla 4).

Los grupos de presas más importantes consumidos por las hembras de P. hoignei fueron los insectos (39.00%), las algas (31.40%) y los crustáceos (11.02%) (Tabla 5).

Los grupos de presas más abundantes consumidos por los machos de P. hoignei fueron los insectos (63.23%), las algas (13.02%) y los crustáceos (8.4%) (Tabla 5).

2) Importancia volumétrica de las presas

Los insectos representaron el 86.80% de la dieta total de P. hoignei del pozo 3 (Tabla 4).

Los insectos ocuparon el primer lugar en la dieta de las hembras (85.98%) y los arácnidos el segundo lugar (11.68%) (Tabla 5).

En el caso de los individuos machos de P. hoignei, los insectos tienen el más alto porcentaje en volumen (88.21%) seguidos por los gasterópodos (7.0%) y los arácnidos (4.49%). (Tabla 5).

3) Importancia en frecuencia de aparición de las presas

El orden decreciente en importancia para el porcentaje de frecuencia de aparición fue el siguiente: insectos (85.51%), algas y crustáceos (31.88%) (Tabla 4).

Los grupos de presas consumidos por el mayor número de ejemplares hembras de P. hoignei fueron los insectos (80.95%), los crustáceos (38.01%) y las algas (35.71%) (Tabla 5).

El orden decreciente en importancia del porcentaje de frecuencia de aparición de las presas consumidas por los individuos machos de P. hoignei fue el siguiente: insectos (92.59%), algas (25.93%) y crustáceos (22.22%) (Tabla 5).

4.- Similaridad y diversidad en la dieta entre machos y hembras de P. hoignei

El índice de diversidad trófica dió un valor más alto para las hembras de 104.28 mientras que para los machos fue de 55.90 (Tabla 7a).

En cuanto a la similaridad en la dieta ésta resultó bastante baja con un valor de 0.062 con diferencias significativas ($t=0.322$, $P>0.05$ y 27 grados de libertad) de lo cual se concluye que las dietas de ambos sexos es diferente (Tabla 7a).

5.- Índice de llenura estomacal de P. hoignei

En la Fig. 12 aparece representado el índice promedio de llenura del estómago para P. hoignei y se observa una tendencia general al aumento de este valor a lo largo del tiempo con valores comprendidos entre 1.25 y 2.29.

IIIIf.- Comparación de la dieta de P. zonatus y P. hoignei

Los resultados indican que la dieta entre P. hoignei y P. zonatus del pozo del Km 74 fue la misma, el coeficiente de correlación de rangos de Spearman dió un valor de 0.54. La diversidad en la dieta según el índice de Herrera fue de 12.22 para P. hoignei y 17.6 para P. zonatus.

La comparación de los valores de similaridad y diversidad de la dieta entre los peces de ambas especies de Pterolebias del pozo del Km 74 y aquellos de los pozos 1, 2 y 3 no se hizo ya que la información del pozo del Km 74 correspondió a un solo muestreo

y además el número de individuos colectados fue muy pequeño en relación al de los otros pozos.

En la Tabla 7b se presentan los valores del índice de similaridad en la dieta entre ambas especies de Pterolebias de los pozos 1, 2 y 3. La dieta de P. zonatus fue distinta a la de P. hoignei, sin embargo, intraespecíficamente la dieta de P. hoignei fue diferente en los pozos 1 y 3, mientras que la de P. zonatus en los pozos 2 y 3 no mostró diferencias significativas.

La diversidad en la dieta también es diferente especialmente cuando se comparan los resultados de P. hoignei en el pozo 1 y P. zonatus en los pozos 2 y 3 cuyos valores son altos en relación a P. hoignei en el pozo 3 (Tabla 7b).

IV) Cambios de abundancia y estructura de tanaños

Un muestreo previo en el pozo del Km 74 mostró que los peces de estas dos especies estuvieron presentes a partir de la segunda o tercera semana de Mayo.

En el pozo del Km 74 no se pudo determinar con exactitud la abundancia de P. hoignei y P. zonatus debido a que la mayoría de los peces eran muy pequeños para identificar la especie correspondiente. El 05 de Mayo de 1987 se capturaron algunos ejemplares de estas dos especies que pudieron ser identificados

cuyos tamaños en el caso de P. zonatus estaban comprendidos entre 13.4 y 21.8 mm, siendo la longitud promedio de 16.66 ± 1.82 mm (n=46). En el caso de P. hoignei el intervalo de tamaño fue 13.0-22.45 mm y la longitud promedio de 18.82 ± 1.94 mm (n=22).

P. hoignei. Pozo 1

1) Cambios de abundancia

En el pozo 1, las capturas de P. hoignei se comenzaron a realizar el 30 de Julio fecha para la cual todos los ejemplares colectados se encontraban sexualmente maduros. La Fig. 13 representa la abundancia de machos y hembras de ambas especies de Pterolebias a lo largo del tiempo de estudio, y se puede observar una mayor abundancia de las hembras de P. hoignei cuyo número comienza a decaer a partir de la última semana de Septiembre y para la segunda semana de Octubre no se encontraron más individuos de esta especie en el pozo 1. La abundancia de los machos es menor disminuyendo su número más rápidamente que en el caso de las hembras, sin embargo, se dejaron de colectar al mismo tiempo que éstas. Se deduce que P. hoignei permaneció en este pozo aproximadamente 18 semanas.

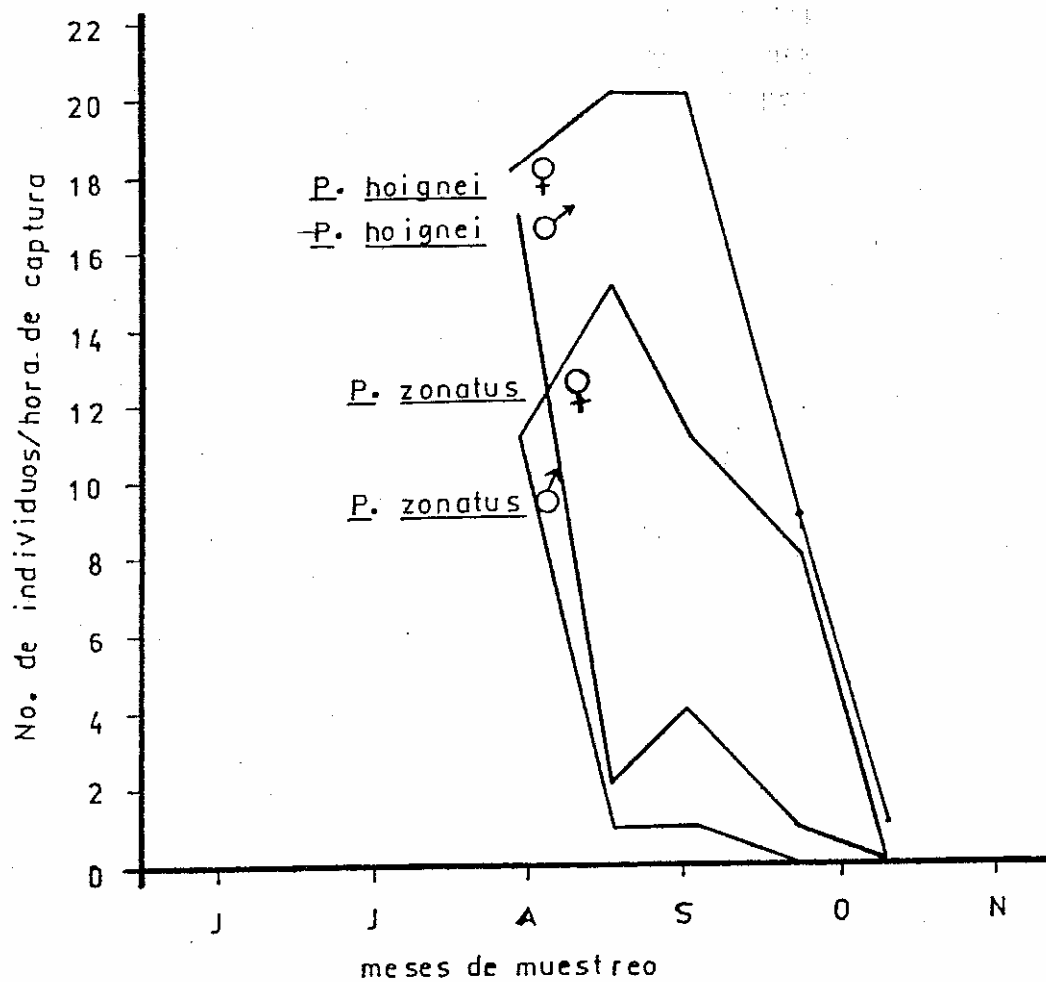


Fig. 13 Número de individuos de P. hoignei (pozo 1) en función del tiempo de muestreo (esfuerzo por hora de pesca con chinchorro) y número de individuos de P. zonatus (pozo 2) capturados en una hora de trabajo por un colector con red de mano.

2) Proporción de sexos

En la Tabla 8 se muestra la proporción de sexos de P. hoignei en el pozo 1, encontrándose grandes diferencias a lo largo del tiempo, desde una relación de 1:1 hasta de 10:1 siendo mayor el número de hembras.

3) Estructura de tamaños

En las Figs. 14 a y b y en el Anexo 1 se presentan las distribuciones de las frecuencias de tamaño de P. hoignei en el pozo 1 a lo largo del tiempo considerando la longitud estándar de los ejemplares hembras y machos.

En la Tabla 9 aparecen los valores de la longitud promedio total y por sexos de los ejemplares de P. hoignei del pozo 1. En general, los machos tienen un tamaño significativamente mayor que las hembras.

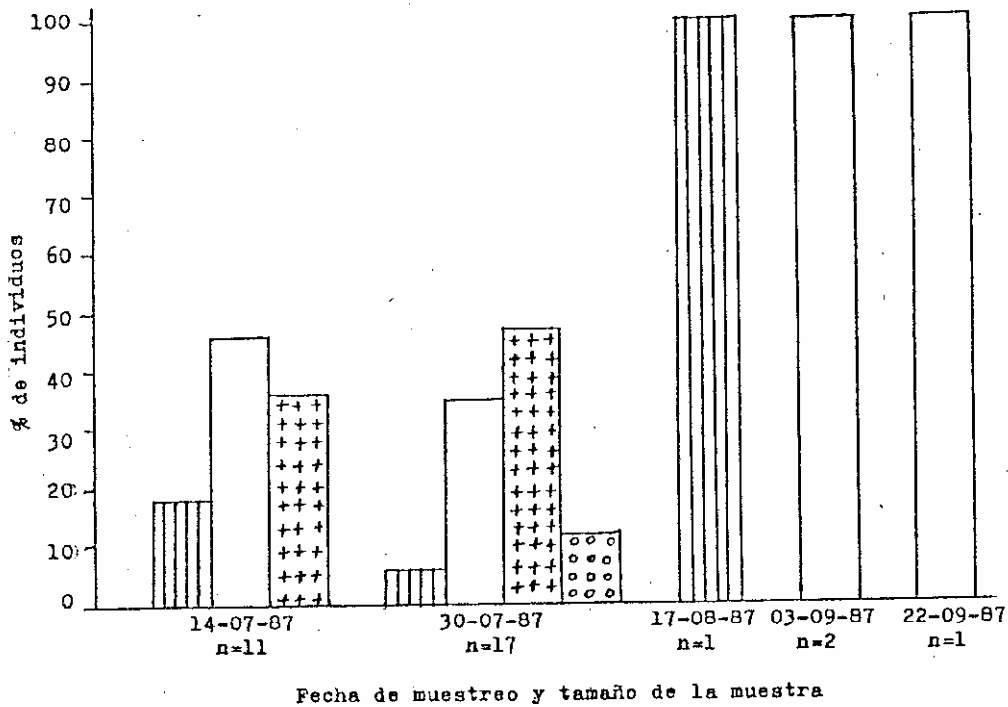
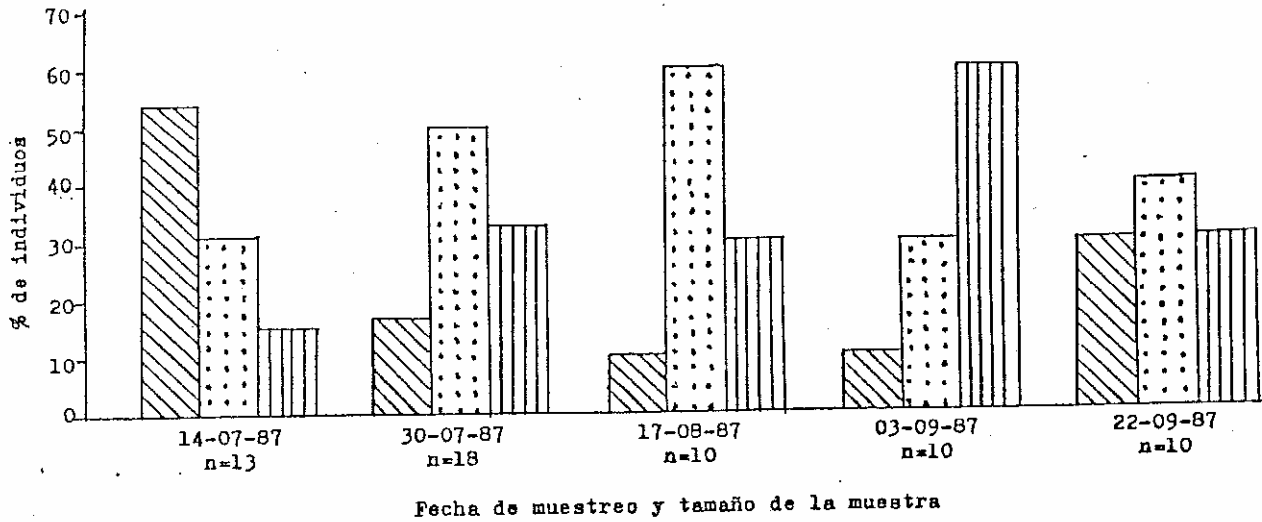
P. zonatus. Pozo 2

1) Cambios de abundancia

Se estima que el ciclo de crecimiento de P. zonatus fue de 20 semanas. Cuando se comenzaron las colectas, la última semana de Julio, sus individuos ya estaban sexualmente maduros y las

Tabla 8. Proporción de sexos a lo largo del tiempo de muestreo en ambas especies de Pterolebias en los pozos 1, 2 y 3. El primer valor corresponde a las hembras.

	FECHAS DE MUESTREO						
	(23-26)/06	(12-14)/07	29/07	17/08	03/09	22/09	10/10
POZO 1 <u>P. hoignei</u>	-	-	1:1	10:1	5:1	9:1	-
POZO 3	2:1	1:1	1:1	1:1	-	-	-
POZO 2 <u>P. zonatus</u>	-	-	1:1	14:1	22:1	15:0	1:0
POZO 3	2:1	4:1	5:1	13:1	7:0	-	-



25-30
 30-35
 35-40
 40-45
 45-50
 50-

Fig. 14 Distribución de las frecuencias de tamaño de los individuos hembras (a) y machos (b) de P. hoignei en el pozo 1 a lo largo del tiempo.

Tabla 9. Resultados de la longitud estándar promedio para el total de machos y hembras y por sexo en las dos especies de Pterolebias de los pozos 1, 2 y 3.

		TAMAÑOS (mm)		
		POZO 1	POZO 2	POZO 3
<u>P. hoignei</u>	♀ + ♂	36.9±6.5		37.9±6.4
	♂	44.5±3.7		43.2±5.3
	♀	32.9±3.3		33.5±2.9
<u>P. zonatus</u>	♀ + ♂		27.8±4.6	29.5±4.6
	♂		34.6±3.7	32.7±4.5
	♀		26.1±2.6	27.1±2.9

hembras fueron más abundantes que los machos como se puede observar en la Fig. 13 cuyo número decayó rápidamente llegando a desaparecer del pozo 2 aproximadamente la última semana de Septiembre, dos semanas antes que las hembras.

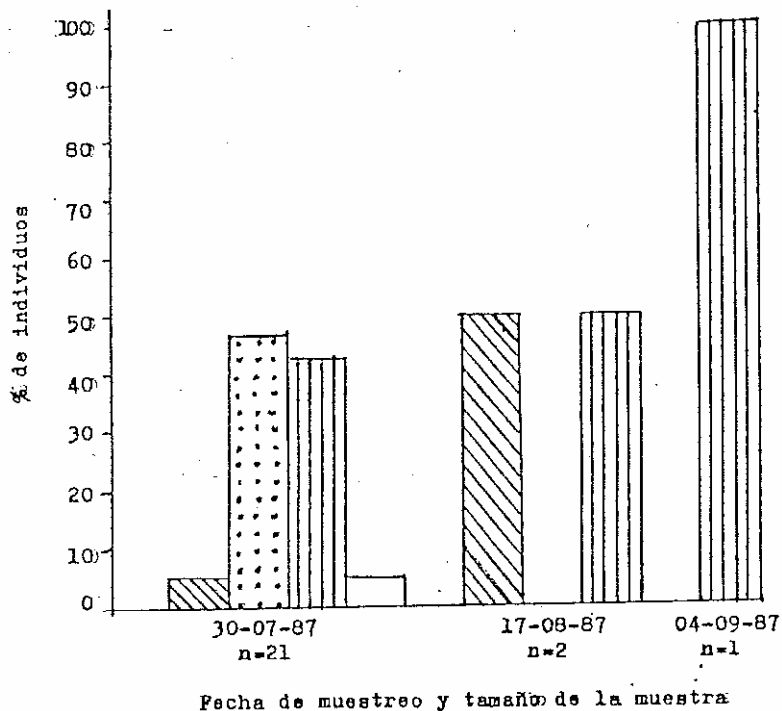
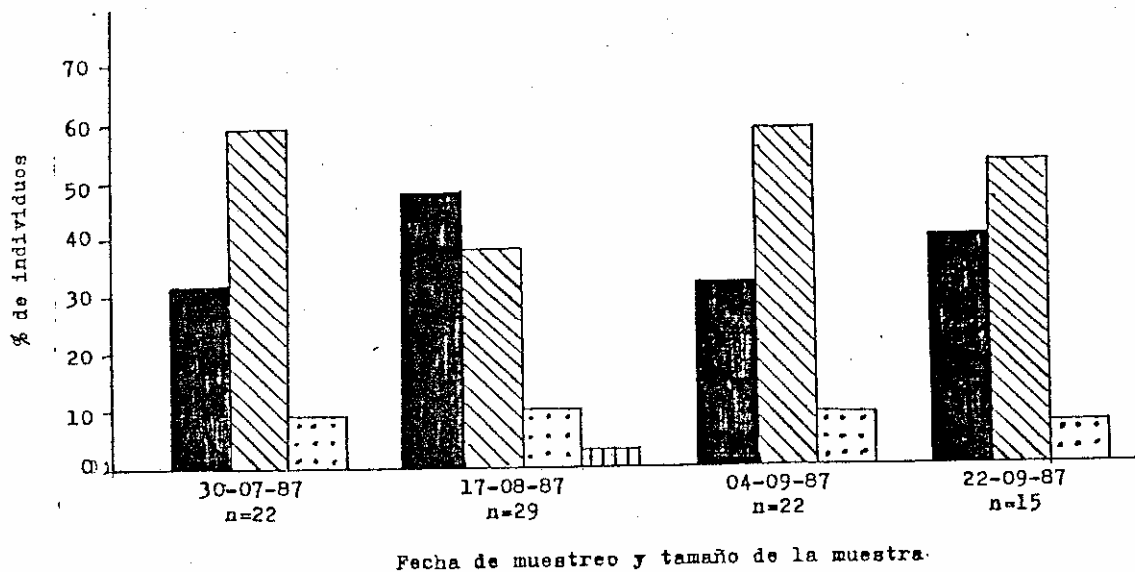
2) Proporción de sexos

La proporción de sexos en P. zonatus del pozo 2 mostró diferencias a lo largo del tiempo. Al comenzar los muestreos fue de 1:1 y al finalizarlos fue de 1:0 ya que sólo se colectó una hembra (Tabla 8).

3) Estructura de tamaños

En las Figs. 15 a y b y en el Anexo 1 aparecen las distribuciones de las frecuencias de tamaño para ambos sexos de P. zonatus en el pozo 2 a lo largo del tiempo.

En la Tabla 9 se tienen los resultados de la longitud promedio total y por sexos para los individuos de P. zonatus. Se observa un marcado dimorfismo sexual en relación al tamaño corporal, los machos son significativamente más grandes que las hembras.



20-25
 25-30
 30-35
 35-40
 40-45 mm

Fig. 15 Distribución de las frecuencias de tamaño de los individuos hembras (a) y machos (b) de P. zonatus en el pozo 2 a lo largo del tiempo.

P. zonatus. Pozo 3

1) Cambios de abundancia

La estimación del tamaño de la población de P. zonatus a través del método de captura-marcaje-recaptura para conocer la cantidad inicial de esta especie en el pozo 3 dió un valor de 990 individuos, 381 machos y 609 hembras para finales de Junio. Para mediados de Julio la población contó con 506 individuos, 94 machos y 412 hembras (Tabla 10).

Los cambios de abundancia a lo largo del tiempo estimados a partir del esfuerzo de captura por hora de muestreo se muestran en la Fig. 16. Se estima que P. zonatus apareció en el pozo 3 aproximadamente entre la segunda y tercera semana de Mayo de 1987 y desapareció del mismo más o menos la segunda semana de Septiembre. En el caso de las hembras se observa un pico a mediados de Julio con un esfuerzo de captura de 135.67 hembras/hora disminuyendo hasta llegar a desaparecer para el muestreo realizado el 22 de Septiembre. La población de los machos fue de menor tamaño desapareciendo del pozo aproximadamente tres semanas antes que las hembras.

2) Proporción de sexos

Se encontró que la proporción de sexos en P. zonatus varió

Tabla 10. Tamaño de la población estimado por el método de captura-marcaje-recaptura.
 N= número estimado, ES= error estándar,
 IC= intervalo de confianza.

Fecha	<u>P. zonatus</u>					
	hembras			machos		
	N	ES	IC	N	ES	IC
(23-26)/06/87	1457	636	+1247	381	98	+192
(12-14)/07/87	470	*	*	94	16	+31
Fecha	<u>P. hoignei</u>					
	hembras			machos		
	N	ES	IC	N	ES	IC
(23-26)/06/87	347	145	+284	78	23	+45
(12-14)/07/87	16	6	+12	11	0	+11

* La densidad de los ejemplares hembras se estimó a partir de la proporción ♀:♂ conociendo el tamaño de la población de los machos.

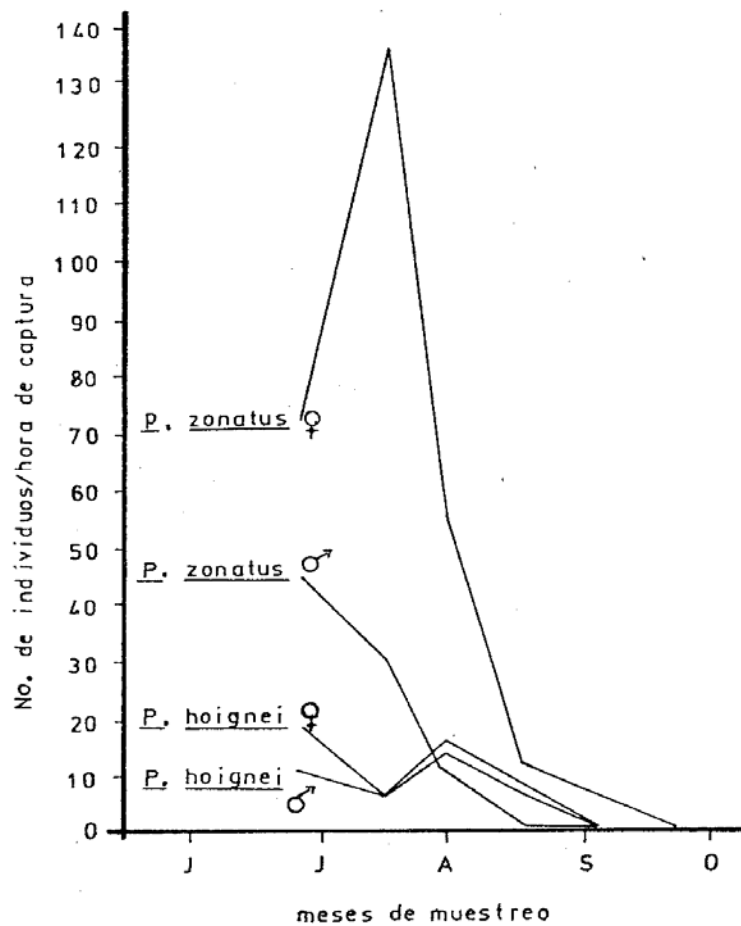


Fig. 16 Número de individuos en función del tiempo de muestreo (esfuerzo por hora de pesca).

de 2:1 al comienzo de los muestreos hasta 7:0 en la última captura siendo las hembras más numerosas que los machos (Tabla 8).

3) Estructura de tamaños

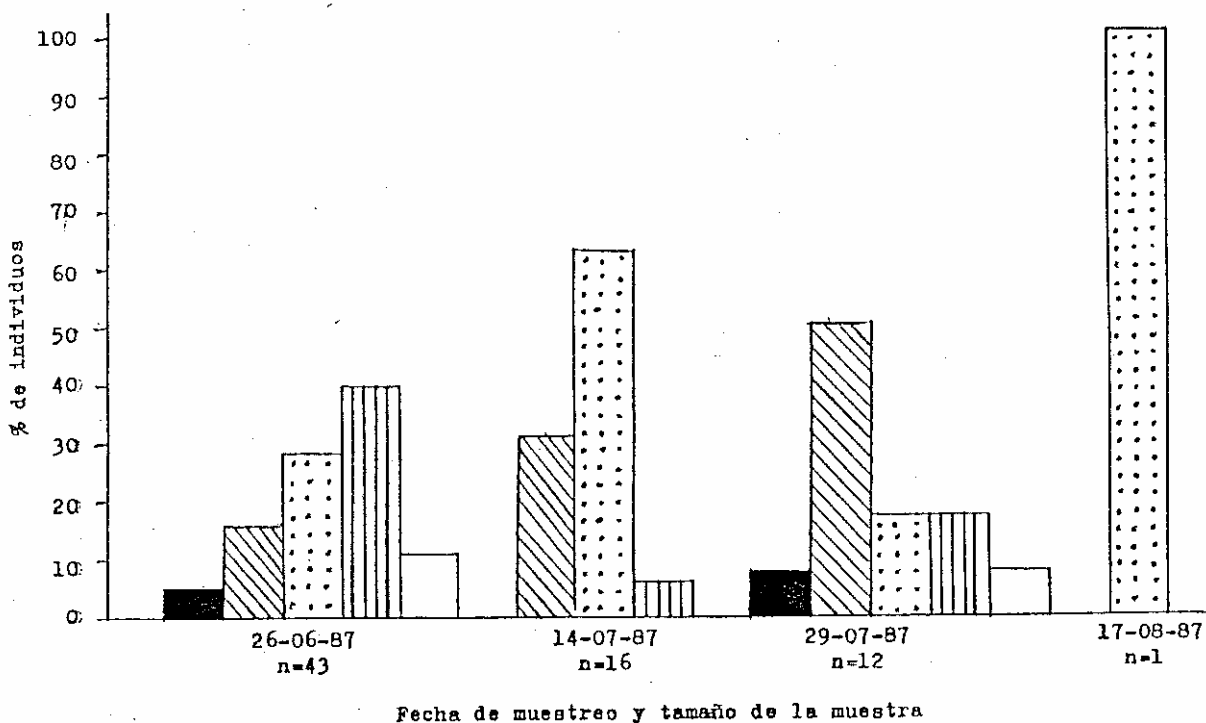
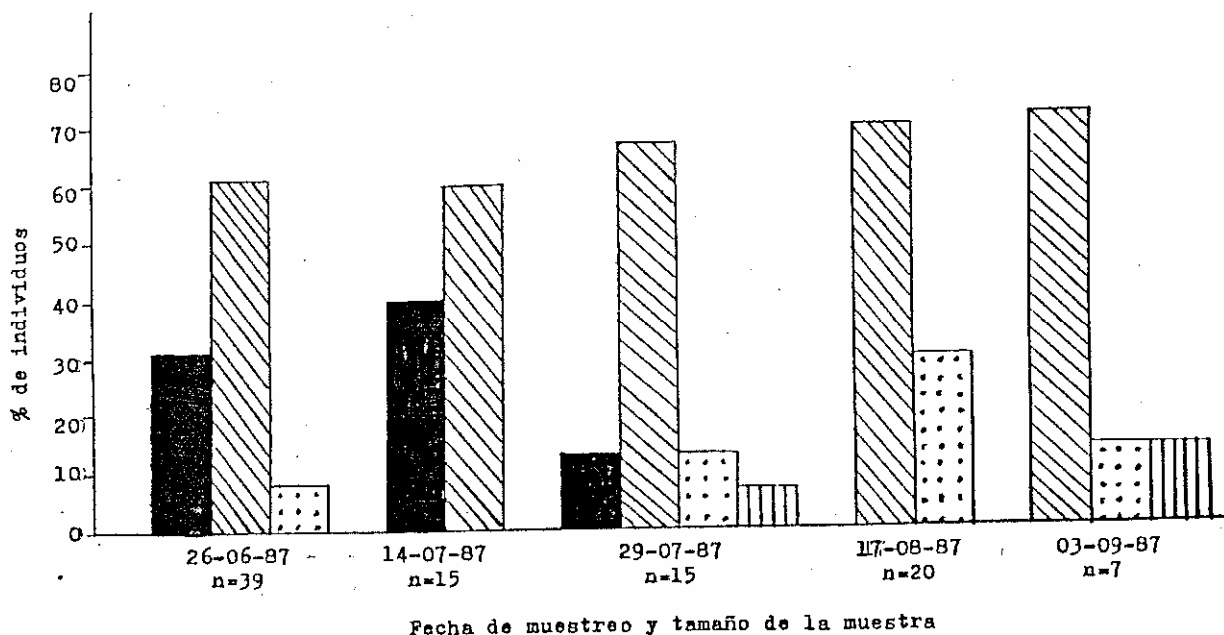
En las Figs. 17 a y b y en el Anexo 1 se muestran las distribuciones de las frecuencias de tamaño para los individuos hembras y machos de P. zonatus en el pozo 3 a lo largo del tiempo.

En esta especie en el pozo 3 también se encontró dimorfismo sexual relacionado con el tamaño corporal de los peces siendo las hembras más pequeñas que los machos (Tabla 9).

P. hoignei. Pozo 3

1) Cambios de abundancia

La población inicial de P. hoignei en el pozo 3 al comenzar los muestreos fue estimada a través del método de captura-marcaje-recaptura en 425 individuos para finales de Junio (347 hembras y 78 machos) y en 27 individuos para mediados de Julio (16 hembras y 11 machos) (Tabla 10).



20-25
 25-30
 30-35
 35-40
 40-45

Fig. 17 Distribución de las frecuencias de tamaño de los individuos hembras (a) y machos (b) de *P. zonatus* en el pozo 3 a lo largo del tiempo.

Los cambios en la abundancia a lo largo del tiempo en base al esfuerzo de captura se muestran en la Fig. 16. Esta especie fue menos abundante que P. zonatus y para la primera semana de Septiembre no se colectaron más individuos de esta especie de ninguno de los dos sexos.

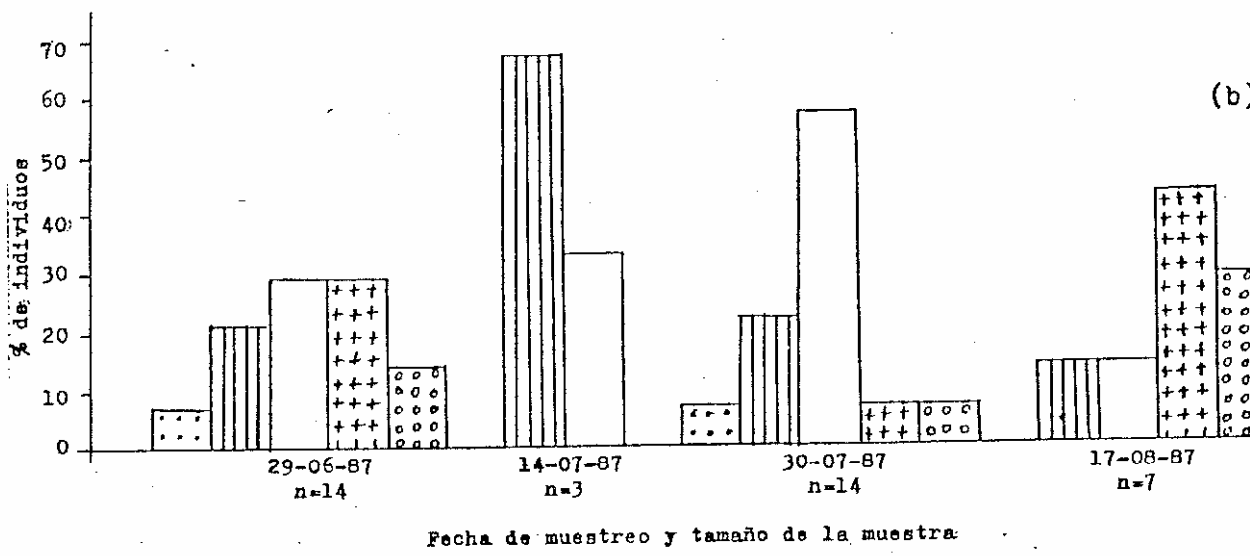
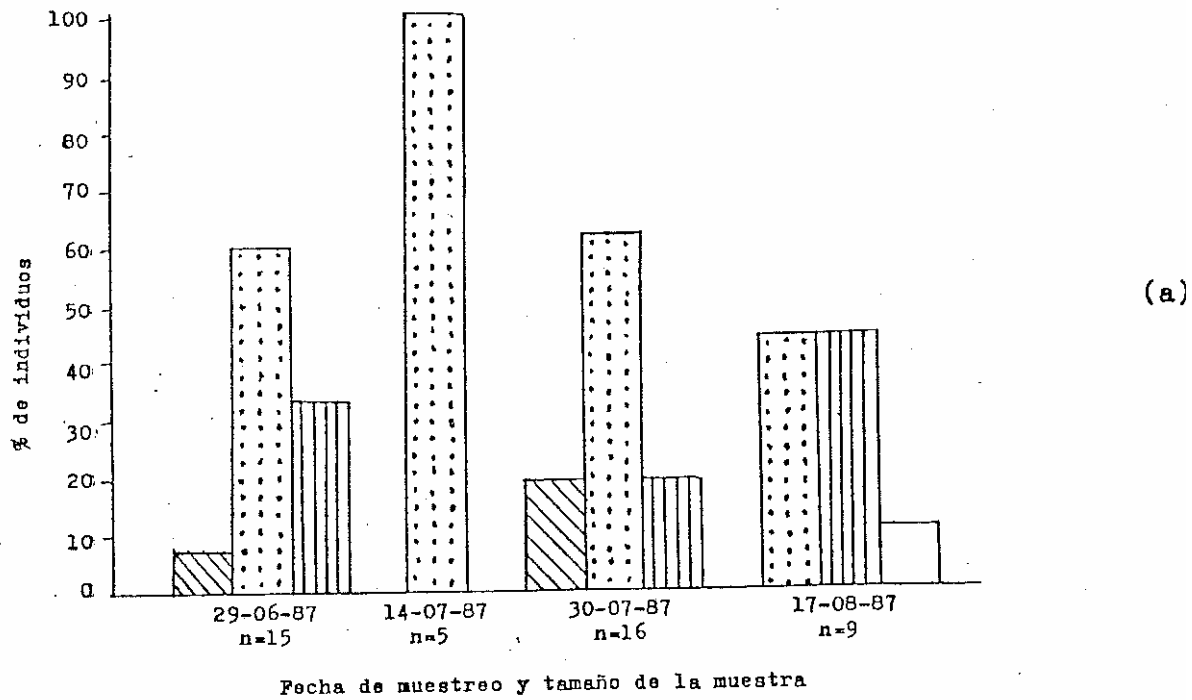
2) Proporción de sexos

La proporción de hembras y machos de P. hoignei fue de 2:1 al inicio de los muestreos siendo las hembras más numerosas que los machos, luego la relación se mantuvo 1:1 (Tabla 8).

3) Estructura de tamaños

En las Figs. 18 a y b y en el Anexo 1 se muestran las distribuciones de las frecuencias de tamaño de los peces de ambos sexos de P. hoignei en el pozo 3 a lo largo del tiempo.

Como en los casos anteriores, en los ejemplares de P. hoignei del pozo 3 los machos son más grandes que las hembras (Tabla 9).



25-30
 30-35
 35-40
 40-45
 45-50
 50-55

Fig. 18 Distribución de las frecuencias de tamaño de los individuos hembras (a) y machos (b) de P. hoignei en el pozo 3 a lo largo del tiempo.

V.- Parasitismo

El promedio de infección parasitaria en P. hoignei del pozo 1 fue de 9.73 ± 14.49 parásitos no encontrándose diferencias significativas a lo largo del tiempo ($F=1.09$, $P>0.05$, 4 y 88 grados de libertad) (Fig. 19).

El promedio de parásitos en P. zonatus del pozo 2 fue de 5.44 ± 5.65 encontrándose diferencias significativas a lo largo del tiempo ($F=3.78$, $P>0.05$, 3 y 108 grados de libertad) (Fig. 19).

El promedio de infección por parásitos en P. zonatus y P. hoignei del pozo 3 fue de 3.28 ± 5.42 y 2.55 ± 4.23 respectivamente, no observándose diferencias significativas a lo largo del tiempo ($F=1.05$, $P>0.05$, 4 y 164 grados de libertad para P. zonatus y $F=0.17$, $P>0.05$, 3 y 79 grados de libertad para P. hoignei) (Fig. 20).

Comparando el ataque parasitario entre ambas especies de Pterolebias y en cada pozo tenemos que existen diferencias significativas entre P. hoignei (pozo 1) y P. zonatus (pozo 2) ($t=2.7$, $P>0.05$ y 203 grados de libertad), entre P. hoignei pozo 1) y P. zonatus (pozo 3) ($t=4.14$, $P>0.05$ y 259 grados de libertad), entre P. hoignei (pozo 1) y P. hoignei (pozo 3) ($t=4.54$, $P>0.05$ y 174 grados de libertad), entre P. zonatus

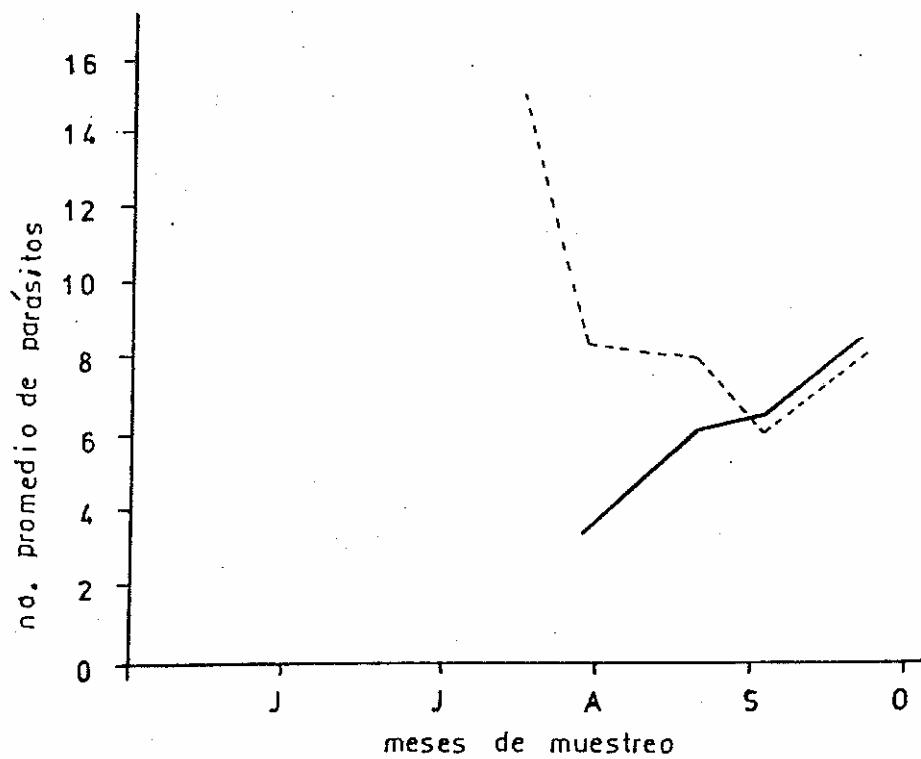


Fig.19 Número promedio de parásitos (Nematoda y rematoda) encontrados en *P. hoignei* (pozo 1) (-----) y *P. zongatus* (Pozo 2) (____) a lo largo del tiempo.

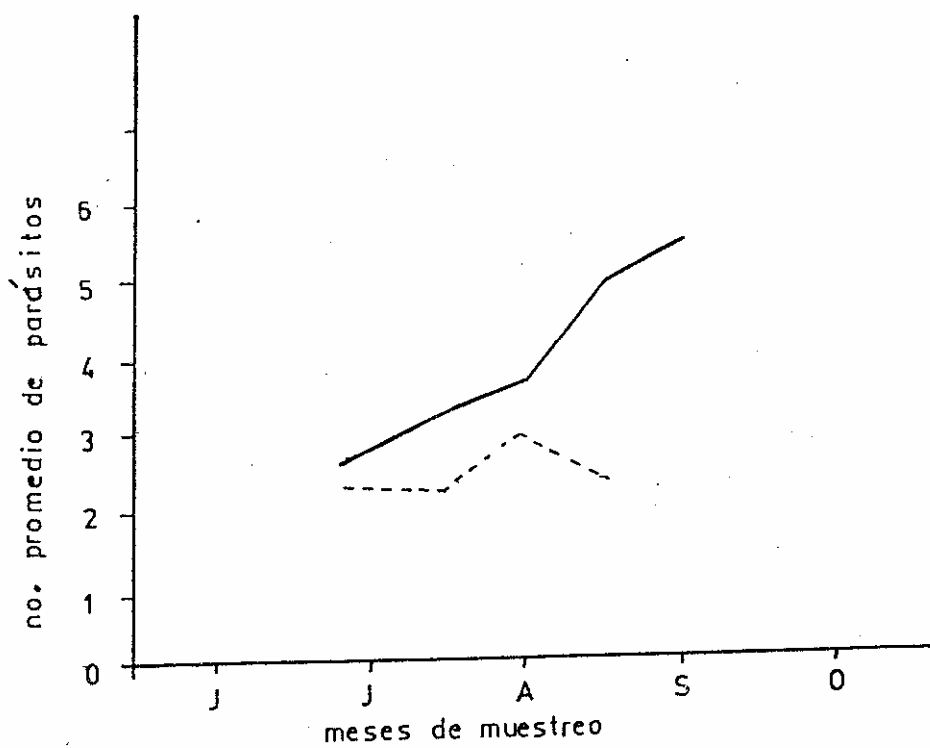


Fig. 20 Número promedio de parásitos (Nematoda y Trematoda) encontrados en *P. zonatus* (—) y *P. hoignei* (----) en el pozo 3 a lo largo del tiempo.

(pozo 2) y P. zonatus (pozo 3) ($t=3.18$, $P>0.05$ y 278 grados de libertad) y entre P. zonatus del pozo 2 y P. hoignei del pozo 3 ($t=4.07$, $P.0.05$ y 193 grados de libertad).

Entre P. zonatus y P. hoignei del pozo 3 no se encontraron diferencias significativas en el el ataque parasitario ($t=1.16$, $P>0.05$ y 249 grados de libertad).

DISCUSION

I.- Aspectos reproductivos

Una fecundidad muy alta y una producción continua de huevos una vez que los peces han madurado sexualmente son dos de las condiciones intrínsecas a las especies de peces anuales que les permiten mantener sus poblaciones en habitats donde los factores ambientales no son muy predecibles como son los pozos temporales (Lowe-McConnell, 1975).

Estas estrategias son las que presentan las dos especies de Pterolebias, sin embargo, se observan diferencias intra e interespecificas en la fecundidad de P. zonatus y P. hoignei en los diferentes pozos donde se les capturó.

El número promedio de huevos por hembra en las dos especies de Pterolebias cuando se encuentran en el mismo pozo dió diferencias significativas siendo mayor la fecundidad en P. hoignei. Sin embargo, cuando se encuentran separadas la fecundidad de P. hoignei en el pozo 1 no fue significativamente diferente a la de P. zonatus en los pozos 2 y 3 pero sí entre P. hoignei del pozo 3 con P. zonatus del pozo 2 donde nuevamente la primera tiene una fecundidad más alta que la segunda.

La fecundidad de P. zonatus en los pozos 2 y 3, es decir, cuando se encuentra sola y compartiendo el habitat con P. hoignei

respectivamente, no mostró diferencias significativas. Sin embargo, la producción promedio de huevos por hembra en P. hoignei en los pozos 1 y 3 fue distinta significativamente, en otras palabras, existen diferencias intraespecíficas en la fecundidad de esta especie.

La fecundidad en las especies ictiológicas depende de varios factores intrínsecos y extrínsecos a ellas. Entre los factores externos tenemos las condiciones físico-químicas del habitat principalmente la temperatura y la luz (Nikolsky, 1963) y biológicas como la cantidad de alimento disponible en el medio. Una mayor abundancia de alimento en el habitat puede favorecer algunas funciones tales como un aumento en la tasa de crecimiento, mayor fecundidad y peso de las gónadas (Bagenal, 1966 y 1969; Nikolsky, 1963; Scott, 1962). Por otro lado, la fecundidad entre las poblaciones puede actuar como un regulador denso-dependiente de la población en la cual la baja densidad de alimento resulta en baja fecundidad y viceversa (Fritz y Garside, 1975).

Existen otros factores que afectan la fecundidad de los peces pero de naturaleza intrínseca a ellos. La fecundidad puede variar entre otras cosas con la longitud, peso y edad de los peces (Bagenal, 1971; Nikolsky, 1963). En nuestro estudio se observaron diferencias en la producción de huevos en ejemplares

de distinto peso y longitud, esto por un lado puede explicar las altas desviaciones estandar obtenidas en los promedios de fecundidad para el total de los muestreos ya que en los mismos se incluyeron hembras de diferente peso, tamaño y edad.

Bagenal (1971) considera la relación entre la fecundidad y la longitud, peso y edad de los peces como una curva parabólica, sin embargo, los valores de fecundidad graficados en función del peso y la longitud para las dos especies de Pterolebias mostraron en la mayor parte de los casos una relación de tipo lineal, razón por la cual, el análisis de regresión hecho para estos parámetros se hizo en base a una regresión lineal simple.

Se obtuvo una correlación significativa entre la fecundidad y la longitud y el peso de los ejemplares de P. zonatus y de P. hoignei cuando comparten el mismo pozo y en P. zonatus cuando vive sola, sin embargo, no se encontró los mismo en P. hoignei del pozo 1, es decir, cuando no comparte el habitat con P. zonatus.

Hay dos posibles explicaciones a la falta de correlación entre la fecundidad y el peso y la longitud de P. hoignei del pozo 1, una de ellas es la presencia de huevos muy pequeños en las gónadas de muchos de los ejemplares observados, es decir, no se encontraron huevos maduros, y por otro lado, el fuerte ataque parasitario en esta especie que fue significativamente mayor

comparado con las otras especies en los pozos restantes.

P. hoignei y P. zonatus de los pozos 1 y 2 respectivamente mostraron gónadas poco desarrolladas con huevos muy pequeños a diferencia de estas mismas especies en el pozo 3. A pesar de este hecho, sin embargo, P. zonatus del pozo 3 mostró una disminución en el promedio de huevos por hembra al final de los muestreos en este pozo a diferencia de P. hoignei cuya fecundidad es alta cuando desaparece del mismo.

La senescencia en los peces influye negativamente en la fecundidad de éstos. La producción de huevos puede aumentar con la edad de los peces hasta cierto punto a partir del cual comienza a decaer (Nikolsky, 1963) incluso entre individuos de una misma edad la fecundidad puede ser muy variable, especialmente en especies de peces de ciclo de vida corto y especies que muestran una gran variabilidad de tamaños dentro de un mismo grupo de edad (Bagenal, 1971).

Posiblemente el factor principal que afecta la fecundidad de los peces sea el parasitismo el cual se observó en ambas especies de Pterolebias en los tres pozos a lo largo del tiempo. En muchos de los ejemplares analizados se observó la destrucción de las gónadas por la infección parasitaria y este hecho desde luego influye en el número y peso de los huevos (Paling, 1971).

En los datos de fecundidad se eliminaron aquellos que correspondían a ejemplares en los cuales se observó una avanzada descomposición de las gónadas especialmente en P. hoignei del pozo 1 y P. zonatus del pozo 2, sin embargo, a pesar de ello, las relaciones de fecundidad con la longitud y el peso no fueron significativas en la primera especie. Los parásitos pueden afectar la fecundidad directamente destruyendo las gónadas o indirectamente utilizando parte del alimento de los peces para su propio desarrollo, retardando así el crecimiento y ocasionando la pérdida de peso en los peces y en consecuencia afectando negativamente la fecundidad (Paling, 1971).

El peso considerado en el análisis de regresión de la fecundidad es el peso global del pez incluyendo las gónadas, tracto digestivo y carga parasítica y por supuesto ésta última está afectando enormemente los resultados. Una de las características más importantes de la condición de las gónadas es su peso relacionado con el peso corporal del pez, lo que se conoce con el nombre de índice gonadosomático o coeficiente de madurez usado como un indicador de los eventos de desove en los peces (Nikolsky, 1963).

En ambas especies de Pterolebias los resultados del índice gonadosomático se obtuvieron en dos condiciones, una considerando el peso total de los peces con sus órganos internos y carga

parasitaria incluidos y la otra excluyéndolos del cálculo. Las tendencias en el índice gonadosomático para ambas especies son las mismas tomando en cuenta o no sus órganos internos lo que si cambia es el valor del índice el cual es mayor cuando no se considera el contenido interno de los peces.

En P. hoignei y P. zonatus no se relaciona un aumento en la producción de huevos con el índice gonadosomático. En este caso también está influyendo el aumento en el peso del pez en relación al de las gónadas ya que si el del primero es mayor comparado con el del segundo el resultado final indica una disminución en el índice.

II.- Dieta

IIa.- Comparación de la dieta entre P. hoignei y P. zonatus

Schoener (1974) señala que las especies se reparten los recursos a lo largo de tres ejes como son el habitat, el alimento y el tiempo, existiendo distintas combinaciones de ellos. Los resultados en ambas especies de Pterolebias indican que se separan espacialmente ocupando diferentes microhabitats dentro de los pozos y consumen diferentes categorías de presas, sin embargo, coexisten temporalmente en lo que a la estación lluviosa

se refiere ya que otra forma de repartirse el tiempo sería realizando sus actividades alimenticias y reproductivas en distintas horas del día, lo cual no se estudió en este trabajo.

P. hoignei y P. zonatus se alimentan de presas distintas. P. hoignei consumió principalmente insectos siendo los más importantes también en volumen y frecuencia de aparición. P. zonatus prefirió los organismos planctónicos los cuales fueron importantes sólo en número y frecuencia de aparición mientras que los insectos aunque menos abundantes, en volumen representaron un alto porcentaje de la dieta de esta especie así como también fueron consumidos por el mayor número de peces.

Las diferencias dietarias pueden estar relacionadas con las preferencias de microhabitat dentro de los pozos. P. hoignei vive principalmente en las áreas sombreadas de estos habitats donde el aporte de organismos alóctonos provenientes de la vegetación arbórea terrestre es muy importante y gran parte de la dieta de esta especie estuvo compuesta por estos organismos principalmente himenópteros de la superfamilia Formicoidea, hemípteros y dípteros adultos y arácnidos específicamente Araneae.

P. zonatus prefiere las áreas abiertas de los pozos donde existe vegetación acuática emergente baja donde posiblemente los insectos terrestres son menos abundantes que el plancton, por otro lado, gran parte de los insectos consumidos por P. zonatus

fueron larvas y ninfas de origen acuático.

Anteriormente no se había encontrado a estas dos especies de Pterolebias viviendo juntas, además, son especies muy similares y estrechamente relacionadas por lo que Thomerson (1974) sugirió que existe una exclusión competitiva. Sin embargo, con este trabajo se demuestra que P. hoignei y P. zonatus si pueden vivir juntas en el mismo pozo y repartirse los recursos alimenticios como lo demuestran los resultados de la dieta, además los hábitos alimentarios se mantienen, independientemente de que las dos especies vivan juntas o separadas.

Sin embargo, el hecho de que aparentemente no exista competencia actualmente entre ambas especies de Pterolebias no significa que nunca se haya dado. Las diferencias en la selección de los recursos espaciales y alimentarios entre ellas para coexistir sin competir puede ser producto de sus interacciones pasadas, es decir, que fueron especies competitivas y la competencia fue una fuerza evolutiva importante que permitió la separación del nicho (Pianka, 1974).

Existe una divergencia en cuanto a cual recurso es más importante en la diferenciación ecológica de las especies ictiológicas. Schoener (1974) sugiere que la separación del espacio no es tan importante en la separación trófica, mientras que otros autores consideran la selección del habitat como un

factor esencial en las diferencias dietarias (Mendelson, 1975; Maitland, 1965).

Es posible que P. hoignei y P. zonatus ocuparan pozos distintos en el pasado en zonas boscosas y de sabana abierta respectivamente respondiendo esta selección de habitat a adaptaciones fisiológicas específicas y que al unirse sus habitats no tuvieran que competir ya que inicialmente el recurso espacio estaba repartido y se alimentaban de las presas disponibles en cada uno de sus microhabitats. Ambas especies de Pterolebias no han sido encontradas juntas en habitats temporales naturales sino en pozos artificiales, creados por el hombre, de esta forma es posible que su coexistencia haya sido forzada y no responde a causas naturales.

La otra alternativa sería que ambas especies de Pterolebias hubiesen vivido en el mismo habitat y que debido a sus interacciones competitivas, resultado de utilizar los mismos recursos que a su vez no fueran abundantes, se haya producido una presión selectiva para la utilización diferencial de dichos recursos en distintos microhabitats.

Mendelson (1975) realizando estudios en cuatro especies de ciprínidos del género Notropis concluyó que los peces están adaptados a ciertos microhabitats porque en ellos funcionan mejor y se alimentan de cualquier presa disponible allí, descartando

la idea de que los depredadores habitan un área determinada de un habitat porque los tipos de presas a los cuales están adaptados a capturar viven en ella.

En general, en la dieta de P. hoignei y P. zonatus se observaron dos aspectos en común:

1) La llenura estomacal fue aumentando a lo largo del tiempo, lo que indica que estas dos especies aún conseguían alimento en los pozos hasta que desaparecieron de los mismos.

2) P. hoignei y P. zonatus se alimentaron principalmente de insectos y plancton respectivamente a lo largo del tiempo, sin embargo, se observó la tendencia de un aumento en el consumo de insectos y una disminución en el consumo de organismos planctónicos a medida que avanzaba la estación.

Este segundo aspecto puede tener dos explicaciones:

1) Puede haber una relación de tamaño presa-depredador. A medida que avanza el tiempo los peces también están creciendo y pueden atrapar presas de mayor tamaño como los insectos (Zaret, 1980).

2) A lo largo de la estación lluviosa unas presas desaparecen y otras se hacen más abundantes y disponibles. En este caso es posible que los insectos fueran más abundantes cuando las dos

especies de Pterolebias desaparecieron de los pozos, lo que explicaría el hecho de que los índices de llenura estomacal fueran cada vez más altos porque los recursos alimenticios no se agotaron para estos peces.

Los resultados obtenidos por Nico (1982) revelan datos diferentes acerca de la dieta de P. hoignei y P. zonatus cuando se encuentran en pozos separados. Este autor encontró que P. zonatus se alimentó con mayor frecuencia y abundancia de crustáceos especialmente cladoceros, sin embargo, este hecho fue más notorio en los individuos jóvenes de esta especie. En el caso de P. hoignei encuentra resultados similares, los juveniles consumen mayor cantidad de crustáceos, principalmente cladoceros mientras que los adultos se alimentan básicamente de insectos terrestres.

Si las diferencias en la dieta a lo largo del tiempo se deben a la abundancia y disponibilidad de presas, esto podría explicar las diferencias encontradas por Nico (1982) en la alimentación de juveniles y adultos en ambas especies de Pterolebias que no se deberían a un problema de tamaño sino a que cuando los peces son más pequeños al comienzo de la estación son menos abundantes los insectos que al final de la misma cuando los peces son más grandes.

La única información que tenemos cuando los peces se

encuentran en estadio juvenil corresponde al pozo del Km 74 y se observa una tendencia al consumo de organismos planctónicos especialmente algas en ambas especies de Pterolebias, aunque en el caso de P. hoignei la mayor contribución en el consumo de algas correspondió a un solo individuo, mientras que los insectos fueron consumidos en mayor volumen y por más del 40% de los ejemplares analizados. Las algas que representaron el más alto porcentaje en la dieta de P. hoignei y P. zonatus fueron los dinoflagelados específicamente del género Peridinium y que apareció en la dieta de los peces capturados en áreas de aguas abiertas y desprovistas de vegetación acuática emergente, pero no se encontró en los individuos colectados en las áreas con gramíneas, Thalia y boscosas. Esto indica que estos peces se alimentan de los recursos disponibles en el microhabitat que ocupan.

IIb.- Comparación intraespecífica de la dieta

P. hoignei

A pesar de las semejanzas cualitativas en la dieta de P. hoignei de los pozos 1 y 3, se encontraron diferencias significativas en la misma, es decir, que los peces del pozo 1 se alimentaron de presas diferentes y en cantidades distintas a aquellos del pozo 3. En las tablas 4 y 5 se puede observar que

P. hoignei del pozo 3 tiene algunos grupos de presas más representados que P. hoignei del pozo 1 como es el caso de las algas, sin embargo, P. hoignei del pozo 1 tiene una dieta más diversa que en el pozo 3 (131.86 y 72.44 respectivamente) lo que sugiere que en el pozo 1 existe una fauna más rica de invertebrados.

Las diferencias en la dieta de P. hoignei en ambos pozos también se observan en la frecuencia de aparición de las presas siendo mayor el número de individuos de esta especie del pozo 1 que se alimenta de insectos, crustáceos y rotíferos.

A pesar de estas diferencias, en general, el grupo de presas que es más importante en abundancia, volumen y frecuencia de aparición en la dieta de P. hoignei de los pozos 1 y 3 son los insectos.

Los hábitos alimentarios también pueden ser distintos a nivel de sexos dentro de una misma especie. En los ejemplares machos y hembras de P. hoignei del pozo 3 se encontraron diferencias significativas en la dieta la cual comparada a través de los índices de diversidad y similaridad resultó ser muy diferente. La diversidad fue bastante baja para los machos ($D=32.68$) en relación a las hembras ($D=52.14$). En cuanto a la similaridad, aunque los grupos de presas consumidos por ambos sexos fueron los mismos cualitativamente, la cantidad encontrada

de cada uno de ellos fue diferente ($R=0.062$). Los insectos fueron importantes en las hembras y en los machos pero además las hembras consumieron mayor número de algas.

La dieta entre machos y hembras de P. hoignei del pozo 1 no mostró diferencias significativas, en cuanto al tipo y cantidad de presas consumidas, sin embargo, si se observa una mayor diversidad en las hembras que en los machos (99.11 y 54.21 respectivamente). Se aprecian algunas diferencias pero principalmente en el volumen y frecuencia de aparición de las presas. Especialmente en el caso de los insectos, los dípteros fueron más importantes volumétricamente en las hembras que en los machos en los cuales los homópteros tuvieron mayor volumen. En general, un mayor número de ejemplares hembras consumió insectos, crustáceos y rotíferos.

Al igual que en P. hoignei del pozo 1, se esperaría encontrar que la similaridad en la dieta entre machos y hembras de P. hoignei del pozo 3 fuera alta ya que comparten el mismo habitat en la superficie del agua pero también es posible que las diferencias se deban a capturas selectivas en diferentes microhabitats del pozo.

P. zonatus

La dieta de los individuos de P. zonatus de los pozos 2 y 3 fue la misma, es decir, que se alimentaron de los mismos tipos de presas y en cantidades parecidas, sin embargo, difirieron más en la frecuencia de aparición de las presas consumidas ya que P. zonatus del pozo 2 tuvo una frecuencia mayor en el consumo de insectos especialmente de los dípteros. Por otro lado, la diversidad de la dieta de P. zonatus en los pozos 2 y 3 fue muy similar (126.98 y 127.73 respectivamente).

Las preferencias dietarias entre machos y hembras de P. zonatus en los pozos 2 y 3 fueron iguales, siendo los organismos planctónicos las presas más abundantes en ambos casos. Sin embargo, la frecuencia de aparición de las presas fue distinta, en las hembras fue mayor el número de ejemplares que consumió plancton e insectos. Estas diferencias se observan en un mayor índice de diversidad trófica para las hembras, puesto que es un valor que depende de la frecuencia de las presas y del número total de peces que las consumen, indicando que las hembras tienen una dieta más amplia aunque parte de las presas no son consumidas en gran cantidad.

Uno de los inconvenientes en el muestreo fue no poder capturar un número suficiente de ejemplares de cada especie y sexo para una mejor comparación de los resultados, de esta manera

es posible que los mismos se vean afectados por el tamaño de la muestra en P. zonatus y en P. hoignei.

III.- Cambios de abundancia

Los cambios de abundancia en la población de P. zonatus de los pozos 2 y 3 indican que las hembras tienen mayor supervivencia y son más abundantes que los machos. Sin embargo, P. zonatus permaneció más tiempo en el pozo 2 que en el 3. Por otro lado, P. hoignei fue menos abundante en el pozo 3. Su tiempo de permanencia en este pozo fue menor comparado con P. zonatus de los pozos 2 y 3 y P. hoignei del pozo 1, aunque los individuos machos y hembras de P. hoignei en ambos pozos se capturaron en cada muestreo desapareciendo ambos al mismo tiempo a diferencia de P. zonatus.

El nombre de peces anuales se presta a creer que los peces tienen un período de vida limitado a la estación de lluvias muriendo al final de la misma porque envejecen, sin embargo, experiencias con algunas especies de peces anuales de la Cuenca del Orinoco mantenidas en condiciones de acuario indican que pueden sobrevivir hasta un año reproduciéndose hasta cerca del final de su vida (Nelson, 1980). En condiciones naturales existen otros factores como la disponibilidad de alimento, depredación, competencia, parasitismo y condiciones físico-

químicas del agua que van cambiando a lo largo del tiempo y afectan también la abundancia y permanencia de los peces anuales en los ambientes temporales. A continuación se discuten algunos de estos factores.

1) Factores físico-químicos del agua

Los parámetros físico-químicos que aparecen en la Tabla 1 se determinaron para caracterizar el pozo 3 donde viven juntas las dos especies de Pterolebias y sólo algunos de ellos se sabe tienen un efecto importante sobre el desarrollo de los peces anuales.

Algunos de estos parámetros afectan directa o indirectamente a las comunidades de peces en los ecosistemas acuáticos en general (lénticos y lóticos) en sus respuestas fisiológicas y comportamentales y en consecuencia en su abundancia y distribución (Nikolsky, 1963). En el caso de la temperatura, las variaciones de ésta tienen un efecto directo sobre las tasas metabólicas de los peces y en consecuencia sobre su desarrollo. En los pozos estudiados los cambios de temperatura a lo largo del período de muestreo no variaron mucho (26-30.5 °C) siendo las temperaturas parecidas a aquellas registradas por Nico (1982) en varios pozos donde viven estas especies de Pterolebias. En el pozo 3 la temperatura al final del período de colecta no fue

mucho más alta que al comienzo, para decir que fue la causa que originó la desaparición de los peces de este pozo cuando aún contenía agua suficiente y además en los pozos 1 y 2 con temperaturas parecidas a las del pozo 3 se continuó colectando estos peces hasta aproximadamente un mes después de que desaparecieran del pozo 3. Las altas temperaturas al final de la estación de lluvias cuando los pozos temporales comienzan a secarse, son responsables de la alta mortalidad de los peces, sin embargo, se ha reportado para otras especies de peces anuales que ellos pueden sobrevivir en aguas de hasta 35 °C (Borchi, 1957).

Las altas temperaturas posiblemente no tengan un efecto directo en la supervivencia de los peces, sin embargo, favorecen la abundancia de parásitos (Welcomme, 1979) y en este estudio el ataque parasitario fue alto en ambas especies de Pterolebias como se discutirá más adelante.

La cantidad de agua en el pozo aún parecía suficiente para la permanencia de estos peces en el mismo. Para Septiembre la estación de lluvias aún se encontraba con valores altos de precipitación por arriba de los 100 mm. De esta manera la cantidad de agua no es un factor decisivo en la eliminación de estas dos especies de Pterolebias del pozo 3.

2) Senescencia y parasitismo

Ya se mencionó que existen estudios previos que indican que en condiciones de acuario estos peces pueden vivir hasta un año a lo largo del cual continúan reproduciéndose (Nelson, 1980).

El envejecimiento se puede determinar a través de la condición reproductiva de los peces. En el caso de P. zonatus y P. hoignei de los pozos 3 y 1 respectivamente existe una disminución en la producción promedio de huevos por hembra al igual que en el índice gonadosomático a medida que avanza la estación (Figs. 4 y 9). Sin embargo, este hecho no se considera solamente como una consecuencia de la senescencia, otros factores afectan el estado reproductivo de los peces como es el parasitismo el cual se ve favorecido a lo largo de la estación al aumentar la temperatura del agua y la concentración de peces anuales y no anuales en los pozos (Welcomme, 1979). En P. hoignei de los pozos 1 y 3 y en P. zonatus del pozo 3 no hubo un aumento significativo de infección parasitaria a lo largo del tiempo pero esta se observó hasta que los peces desaparecieron de los pozos (Figs. 19 y 20).

Se observó un fuerte ataque por parásitos como Nematoda (Critracaecum sp.) y Trematoda (Clinostomum sp. y Tetracotyle o Neascus sp.) en forma enquistada o larval invadiendo todas las cavidades de los peces viéndose afectadas principalmente las

gónadas que en el caso de las hembras llegó a observarse un estado de descomposición alto lo que afecta a los peces en su capacidad reproductiva ya que el porcentaje de supervivencia de los huevos se ve disminuida por esta infección influyendo en consecuencia en los resultados obtenidos de promedio de huevos producidos por hembra y en el índice gonadosomático a medida que avanza la estación.

3) Depredación

Junto con las especies de peces anuales se encuentran en los pozos especies de peces no anuales provenientes del río cuando las lluvias son fuertes y éstos se comunican con los pozos. Entre las especies de peces no anuales que se capturaron están las pertenecientes a las siguientes familias: Pimelodidae, Callichthyidae, Poeciliidae, Characidae, Synbranchidae, Cichlidae, etc. Algunas de estas especies tienen hábitos alimentarios piscívoros. Al final de la estación se capturaron ejemplares de P. zonatus y P. hoignei con las aletas caudales mordidas lo que es indicativo de un caso de depredación, igualmente se capturó un individuo de la familia Synbranchidae el cual había consumido peces anuales. La depredación puede llegar a ser fuerte cuando aumenta el número de peces no anuales en los pozos y los recursos comienzan a escasear.

En las dos especies de Pterolebias se observó también una diferencia en la abundancia de individuos de ambos sexos, las hembras fueron más abundantes que los machos. La proporción de sexos varía de una especie a otra, incluso es diferente entre poblaciones de una misma especie y dentro de una misma población puede cambiar de año a año (Nikolsky, 1963). Una de las causas que pueden determinar la mayor abundancia de hembras dentro de estas poblaciones de Pterolebias es una depredación selectiva sobre los machos ya que éstos son de mayor tamaño y su patrón de coloración es más llamativo, especialmente durante el cortejo en el cual se exhiben más nadando alrededor de la hembra repetidamente. Hass (1976) encontró que las aves depredaban selectivamente a los individuos machos del ciprinodóntido Nothobranchius guentheri que también habita en pozos y posee colores muy llamativos a diferencia de las hembras que tienen una coloración críptica.

Es posible que exista también una depredación selectiva en cuanto al tamaño de los peces. En casi todos los casos excepto en P. hoignei del pozo 3 no se pudo capturar un número grande de ejemplares machos en los últimos muestreos por lo que sólo se pueden discutir los resultados obtenidos en la estructura de tamaños a lo largo del tiempo de las hembras.

En P. hoignei del pozo 1 se observó una tendencia en la

disminución del porcentaje de ejemplares hembras comprendidos en las primeras clases de tamaño (25-30 mm) mientras que hubo un aumento en las tallas más grandes entre 30-35 y 35-40 mm hasta la primera semana de Septiembre. A finales de este mismo mes el porcentaje disminuyó en la clase entre 35 y 40 mm, sin embargo, la proporción de individuos entre las distintas clases se mantuvo casi igual entre 30 y 40%, por lo que pareciera que existe una mortalidad diferencial y que posiblemente se deba a una depredación selectiva sobre los peces de mayor tamaño.

Lo mismo se puede observar en los individuos hembras de P. hoignei en el pozo 3, especialmente con los peces comprendidos entre las clases de tamaño de 30-35 y 35-40 mm. Al comienzo de los muestreos las diferencias en la proporción de ejemplares de cada clase son mayores en comparación con el último muestreo donde son iguales.

En el caso de P. zonatus en los pozos 2 y 3 las tendencias no son muy claras. En P. zonatus del pozo 3, entre Agosto y Septiembre no se encontraron ejemplares hembras de las tallas más pequeñas (20-25 mm) esto por supuesto se debe a que no hay nacimientos continuos a lo largo de la estación, los peces nacen al comienzo de la misma y continúan su crecimiento normal hasta alcanzar tamaños mayores. Sin embargo, el porcentaje de ejemplares con tallas entre 25 y 30 mm se mantiene alto todo el

tiempo y al final del mismo comienza a aumentar el número de peces con tamaños altos.

En el caso de P. zonatus del pozo 2 el porcentaje de hembras con tallas de 20-25 y 25-30 no muestra tendencias a disminuir o a aumentar y se mantiene por arriba de 30%.

Al parecer en P. zonatus en los pozos 2 y 3 no se puede decir que hay una mortalidad diferencial sobre los peces de algún tamaño específico. Las características de esta especie en cuanto a una mayor abundancia y tiempo de permanencia en los pozos en comparación con P. hoignei parecen indicar que es más resistente a algunos factores externos como pudiera ser la depredación.

las dos especies de Pterolebias en cada pozo están sometidas a distintas influencias externas como para decir con exactitud cuál está determinando la estructura de tamaños de cada población, además, es posible que a una misma especie la afecten distintos factores en cada pozo.

Los factores antes mencionados influyen en la abundancia y supervivencia de ambas especies de Pterolebias por igual, sin embargo, existen otras razones por las cuales P. hoignei se ve más afectada que P. zonatus en el pozo 3. A pesar de tener una mayor fecundidad el tamaño inicial de la población y los cambios de abundancia a lo largo del tiempo indican que P. hoignei fue

menos numerosa en el pozo 3, desapareciendo del mismo antes que P. zonatus, esto sugiere que existen factores específicos además de los ya mencionados que determinan una menor supervivencia de P. hoignei no solamente en su vida de adultos sino desde el comienzo de su ciclo de vida.

A continuación se mencionan las posibles causas que originan una menor abundancia y permanencia de P. hoignei en el pozo 3:

1) El sustrato para el desove de los huevos puede no ser el adecuado para la supervivencia de los mismos a lo largo de la estación lluviosa y seca. Se ha encontrado que P. hoignei requiere un sustrato blando en aguas profundas para desovar (Thomerson, manuscrito), y si esta especie prefiere los sitios sombreados, en el pozo 3 dichos sitios se encuentran en la orilla del pozo donde existe poca profundidad a diferencia del pozo 1. La disponibilidad de sustratos apropiados para el desove puede ser un recurso limitante para P. hoignei en el pozo 3.

2) Una vez ocurrido el desove puede haber una depredación selectiva sobre los huevos de P. hoignei.

3) Cuando comienzan las lluvias y las condiciones de humedad son las adecuadas y empiezan a eclosionar las larvas también se inicia el desarrollo de nuevas formas de vida, base de la cadena trófica (fito y zooplancton) por lo que una mayor abundancia de

larvas de peces que depredan sobre los mismos recursos puede originar la desaparición de un gran número de larvas y juveniles menos competentes en la obtención del alimento, considerando que las larvas no se reparten el espacio desde el mismo momento que nacen sino que se mantienen cerca del sustrato donde se originaron.

4) Durante todo su ciclo de vida los peces están expuestos a la depredación, sin embargo, ésta puede llegar a ser más fuerte durante el estadio de adultos ya que avanzada la época de lluvia entran a los pozos peces no anuales entre los cuales hay especies de hábitos piscívoros. Ambas especies de Pterolebias son una presa disponible para estos peces no anuales, sin embargo, P. hoignei, puede ser una presa más fácil de atrapar si consideramos que las condiciones físicas del pozo 3 no son las óptimas para esta especie. El pozo 3 es un habitat más abierto con un sombreado más escaso que en el pozo 1, es probable que bajo estas condiciones P. hoignei no sea una especie ágil para responder a los ataques de sus depredadores a diferencia de P. zonatus que vive en áreas más expuestas y está adaptada para evadir mejor a sus enemigos naturales.

CONCLUSIONES

1) P. hoignei y P. zonatus difieren en aspectos biológicos, ecológicos y morfológicos.

2) La fecundidad de P. zonatus fue igual viviendo separada y asociada con P. hoignei pero si existen diferencias relacionadas con la longitud y el peso de los peces. La fecundidad aumentó linealmente con la longitud y el peso de las hembras en ambos casos.

3) La fecundidad de P. hoignei presentó diferencias significativas cuando se encontró sola y acompañada de P. zonatus. La producción de huevos en P. hoignei del pozo 3 aumentó linealmente con la longitud y el peso de las hembras pero no ocurrió lo mismo con P. hoignei del pozo 1 donde vive sola ya que los cambios de fecundidad no variaron en función de estos dos parámetros.

4) La fecundidad varió interespecíficamente entre P. hoignei y P. zonatus cuando se encontraron en el mismo pozo (pozo 3) y en pozos separados entre P. zonatus del pozo 2 y P. hoignei del pozo 3 pero no las hubo entre P. hoignei del pozo 1 y P. zonatus de los pozos 2 y 3. La fecundidad de P. hoignei en el pozo 3 viviendo separada y junto con P. zonatus fue mayor.

5) La dieta de P. zonatus en los pozos 2 y 3 es la misma. Su alimentación consistió básicamente de organismos planctónicos (algas, rotíferos y crustáceos) los cuales fueron más abundantes y presentaron una alta frecuencia de aparición. Los insectos acuáticos y terrestres fueron menos abundantes pero en volumen y frecuencia de aparición representaron una parte importante en la en la dieta. Tampoco existieron diferencias en la alimentación de machos y hembras de P. zonatus en ambos pozos.

6) La dieta de P. hoignei en los pozos 1 y 3 resultó ser diferente, sin embargo, los insectos fueron más importantes en número, volumen y frecuencia de aparición. En P. hoignei del pozo 3 las algas constituyeron un segundo grupo de presas importantes a diferencia de los ejemplares de esta especie en el pozo 1. Los individuos machos y hembras de P. hoignei del pozo 1 se alimentaron de los mismos tipos de presas mientras que aquellos del pozo 3 mostraron diferencias significativas en la dieta.

7) La similaridad en la dieta entre P. hoignei y P. zonatus en los tres pozos fue baja. Ambas especies viviendo en el mismo pozo o en pozos separados se alimentan de grupos de presas distintos.

8) La diversidad en la dieta es mayor en P. zonatus que en P. hoignei cuando viven juntas, mientras que cuando están

separadas, P. hoignei tiene la dieta más diversa y en ambas especies las hembras se alimentan de un rango más amplio de presas.

9) P. zonatus fue más abundante que P. hoignei en el pozo 3. La proporción de sexos en P. zonatus de los pozos 2 y 3 indica que las hembras fueron más numerosas que los machos los cuales desaparecieron primero que ellas.

10) P. hoignei desapareció de los pozos 1 y 3 antes que P. zonatus en los pozos 2 y 3, sin embargo, ambos sexos permanecieron en los pozos hasta que se dejaron de coleccionar siendo mayor la proporción de hembras principalmente en el pozo 1.

11) Existen diferencias morfológicas inter e intraespecíficas relacionadas con el tamaño en ambas especies de Pterolebias. P. hoignei es la especie de mayor tamaño y en las dos especies los machos son más grandes que las hembras.

12) El parasitismo estuvo presente en ambas especies y sexos a lo largo del tiempo. Los parásitos encontrados fueron nemátodos y tremátodos siendo estos últimos los más abundantes.

ANEXO 1

Tablas de frecuencias de tamaño (longitud estándar en mm) en base al número de individuos hembras y machos de P. hoignei y P. zonatus a lo largo del tiempo en los tres pozos muestreados.

CLASES DE TAMAÑO	HEMBRAS					MACHOS				
	14-07-87 n=13	30-07-87 n=18	17-08-87 n=10	03-09-87 n=10	22-09-87 n=10	14-07-87 n=11	30-07-87 n=17	17-08-87 n=1	03-09-87 n=2	22-09-87 n=1
25-30	7	3	1	1	3					
30-35	4	9	6	3	4					
35-40	2	6	3	6	3	2	1	1		
40-45						5	6		2	1
45-50						4	8			
50-55							2			

P. hoignei
Pozo 1

CLASES DE TAMAÑO	HEMBRAS				MACHOS			
	29-06-87 n=15	14-07-87 n=5	30-07-87 n=16	17-08-87 n=9	29-06-87 n=14	14-07-87 n=3	30-07-87 n=14	17-08-87 n=7
25-30	1		3					
30-35	9	5	10	4	1		1	
35-40	5		3	4	3	2	3	1
40-45				1	4	1	8	1
45-50					4		1	3
50-55					2		1	2

P. hoignei
Pozo 3

CLASES DE TAMAÑO	HEMBRAS				MACHOS		
	30-07-87 n=22	17-08-87 n=29	04-09-87 n=22	22-09-87 n=15	30-07-87 n=21	17-08-87 n=2	03-09-87 n=1
20-25	7	14	7	6			
25-30	13	11	13	8	1	1	
30-35	2	3	2	1	10		
35-40		1			9	1	1
40-45					1		

P. zonatus
Pozo 2

CLASES DE TAMAÑO	HEMBRAS					MACHOS			
	26-06-87 n=39	14-07-87 n=15	29-07-87 n=15	17-08-87 n=20	03-09-87 n=7	26-06-87 n=43	14-07-87 n=16	29-07-87 n=12	17-08-87 n=1
20-25	12	6	2			2		1	
25-30	24	9	10	14	5	7	5	6	
30-35	3		2	6	1	12	10	2	1
35-40			1						

P. zonatus
Pozo 3

BIBLIOGRAFIA

- Boschi, E. 1957. The Argentine pearl fish (Cynolebias bellottii Steindachner 1881). English Translation from Spanish by W. Vorderwinkler. T. F. H. Pub., Jersey City, New Jersey.
- Cambray, J. A. and M. N. Bruton. 1984. The reproductive strategy of a barb, Barbus anoplus (Pisces: Cyprinidae), colonizing a man-made lake in South Africa. J. Zool., Lond. 204:143-168.
- Edmonson, W. T. Freshwater biology. 1959. Second edition. New York. London. John Wiley & sons, Inc. pp 1248.
- Fritz, E. S. 1974. Total diet comparison in fishes by Spearman rank correlation coefficients. Copeia. (1):210-214.
- Fritz, E. S. and E. T. Garside. 1975. Comparison of age composition, growth, and fecundity between two populations each of Fundulus heteroclitus and F. diaphanus (Pisces: Cyprinodontidae). Canadian Journal of Zoology. 53(4):361-369.
- Hass, R. 1976. Behavioral biology of the annual killifish, Nothobranchius guentheri. Copeia. (1):80-91.
- Herrera, C. M. 1976. A trophic diversity index for presence-absence food data. Oecologia. 25(2):187-191.

- Hynes, H. B. N. 1950. The food freshwater sticklebacks (Gasterosteus aculeatus and Pygosteus pungitius), with a review of methods used in studies of the food of fishes. J. Anim. Ecol., 19(1):36-58.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis. A review of methods and their application. J. Fish. Biol. 17:411-429.
- Hunt, P. C. and J. W. Jones. 1972. The food of brown trout in Llyn, Anglesey, North Wales. J. Fish. Biol. 4:333-352.
- Lotrich, V. A. and W. H. Meredith. 1974. A technique and the effectiveness of various acrylic colors for subcutaneous marking of fishes. Trans. Am. Fish. Soc. 103(1):140-142.
- Mago L., F. 1970. Estudios preliminares sobre la ecología de los peces de los llanos de Venezuela. Acta Biol. Venez. 7(1):71-102.
- Maitland, P. S. 1965. The feeding relationships of salmon, trout, minnow, stone loach and three-spined stickleback in the River Endrick, Scotland. J. Anim. Ecol. 34:109-133.
- Mendelson, J. 1975. Feeding relationships among species of Notropis (Pisces: Cyprinidae) in a Wisconsin stream. Ecol. Monogr. 45:199-230.

- Nelson, B. 1980. Pterolebias zonatus, a South American gem. J. Am. Killifish Assoc. 13(6):170-173.
- Nico, L. G. 1982. Life history and ecology of Orinoco Basin annual killifish. A tesis for the Master of Science Degree. Department of Biological Sciences in the Graduate School Southern Illinois University. Edwardsville, Illinois.
- Nikolsky, G. V. 1963. The Ecology of fishes. Academic Press. London and New York. pp I-XV + 352.
- Parenti, L. R. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). Bulletin of the American Museum of Natural History. 168(4).
- Pianka, E. R. 1974. Evolutionary ecology. Harper & Row publishers. New York. Evanston. San Francisco. London. pp. 356.
- Pomares F., O. 1986. Análisis de los métodos para el estudio de los contenidos del tracto digestivo en los peces. Seminario de tesis. Universidad del Zulia. Universidad Experimental de Ciencias. Departamento de Biología.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science. 185:27-39.
- Siegel, S. 1985. Estadística no paramétrica. Ed. Trillas, México. pp 344.

Southwood, T. R. E. 1978. Ecological methods. Chapman and Hall, London.

Taphorn, D. C. and J. E. Thomerson. 1975. Annual killifishes of the Orinoco Basin of Venezuela. J. Am. Killifish Assoc. 9(3):67-73.

Thomerson, J. E. 1974. Pterolebias hoignei, a new annual cyprinodontid fish from Venezuela, With a redescription of Pterolebias zonatus. Copeia. (1):30-38.

Thomerson, J. E. and D. Taphorn. 1987. Some observations on Orinoco Basin annual killifish. Aka. MAR/ABR. 20(2):54-60.

Welcomme, R. L. 1979. Fisheries ecology of floodplain rivers. Longman, New York. .

Wourms J. P. 1972a. Developmental biology of annual fishes. I. Stages in the normal development of Austrofundulus myersi Dahl. J. Exp. Zool. 182:143-168.

Wourms, J. P. 1972b. The developmental biology of annual fishes. II. Naturally occurring dispersion and reaggregation of blastomeres during the development of annual fish eggs. J. Exp. Zool. 182:169-200.

Wourms, J. P. 1972c. The developmental biology of annual fishes. III. Pre-embryonic diapause of variable duration in the eggs of annual fishes. J. Exp. Zool. 182:389-414.

Zaret, T. M. 1980. Predation and freshwater communities. New Haven and London. Yale University Press. pp. 187.