

**VARIACIÓN TEMPORAL DE LA DIETA DE «SARDINA»
Triportheus angulatus (Characiformes, Characidae) EN UNA LAGUNA
DE INUNDACIÓN DE LA SELVA AMAZÓNICA PERUANA**

**TEMPORAL VARIATION IN THE DIET FOR «SARDINE» *Triportheus angulatus* (Characiformes,
Characidae) IN A FLOODPLAIN LAGOON OF THE PERUVIAN AMAZON FOREST**

Giulio Marín Erausquín¹ y Alejandro Aron Neumann²

RESUMEN

Este estudio muestra la variación temporal del régimen alimentario de la «Sardina» *Triportheus angulatus*, con respecto a los ciclos de inundación y vaciado del sistema fluvial que afectan estacionalmente una laguna donde habita.

Se analizaron los contenidos estomacales de ejemplares adultos de esta especie a lo largo de un ciclo anual, usando métodos tradicionales de análisis estomacal, cuyos resultados se globalizaron en un Índice de Importancia Relativa (IIR), y los datos de los contenidos estomacales interpretados desde un punto de vista tanto ecológico como taxonómico.

Material terrestre y arbóreo originado en el bosque constituyó la fuente principal de alimentación, independiente del ciclo del río, mas su calidad varió significativamente entre origen animal y vegetal, de acuerdo al progreso del régimen de inundación.

El Índice de Importancia Relativa caracterizó a *T. angulatus* como predominantemente herbívoro durante todo el año, mostrando una tendencia a carnivoría durante la época de inundación.

Palabras clave: *Triportheus angulatus*, variación temporal, dieta, sardina.

ABSTRACT

This study indicates the temporal variation of the diet regime for sardine *Triportheus angulatus*, according to the flood pulse of the river system that seasonally floods the lagoon they inhabit.

Stomach contents analysis were conducted on adult specimens of this species throughout an annual river cycle, using traditional methods of this type of analysis, their results were globalized in an Index of Relative Importance (IRI) and stomach content data interpreted from both, ecological and taxonomical approach.

Terrestrial and arboreal material originated in the forest constituted their main feeding source, aside from the river cycle, although, its quality varied significantly between animal and plant origin, according to the progress of the flood regime.

The Index of Relative Importance characterized *T. angulatus* as predominantly herbivore all year long, showing a tendency towards carnivorism during the flood season.

Keywords: diet, *Triportheus angulatus*, temporal variation, diet, sardine

1 Universidad Católica del Norte, Facultad de Ciencias del Mar, Larrondo 1281, Casilla 117, Coquimbo, IV Región, Chile. Correo electrónico: giuliomarin@hotmail.com Dirección de Correspondencia: Av. Las Flores 255 Dpto. 1301, San Isidro, Lima 27, Perú.

2 Universidad Católica del Norte, Facultad de Ciencias del Mar, Larrondo 1281, Casilla 117, Coquimbo, IV Región, Chile.

1. INTRODUCCIÓN

El ascenso y descenso anual del caudal de los ríos amazónicos configuran pulsos ecosistémicos, que de acuerdo al ritmo de las precipitaciones, abarcan vastas áreas de drenaje de casi 6.000.000 de km² (Goulding, 1980). Las diferencias en el tiempo y en la cantidad de agua acarreada y almacenada por los ríos y lagunas de la hoya hidrográfica amazónica, determinan fases tanto ecológicas como hidrológicas para los cuerpos de agua que discurren en ésta (Villarejo, 1988). En el ciclo hidrológico de los ríos amazónicos se pueden definir dos fases principales: la vaciante (época de estiaje) y la creciente (época de precipitación alta) (Villarejo, 1988). Adicionalmente es posible diferenciar dos fases intermedias, la media vaciante (descenso gradual del caudal de los ríos) y la media creciente (el ascenso gradual de los mismos) (UNAP & Pluspetrol, 1997). En la vaciante y media vaciante, los caudales disminuyen sensiblemente, y en las fases alternativas, los cauces son insuficientes para contener el aumento del caudal, siendo frecuentes los desbordamientos que ocasionan la inundación de las áreas planas aledañas, es decir el bosque (Galvis *et al.* 1989).

Estas expansiones y contracciones periódicas del ambiente acuático ocurren cada año con sorprendente regularidad, y constituyen el factor principal que rige la existencia de los peces tropicales continentales (Goulding, 1980). En general, estos organismos han tenido que adaptarse a las fluctuaciones hídricas (Goulding, 1981) (Galvis *et al.* 1989), de manera que sus poblaciones, marginadas en la época seca a vivir en el canal principal, quebradas adyacentes y lagunas, en la época de creciente se adentran en los hábitats boscosos nuevos, buscando protección y alimento (Goulding, 1981).

Los peces tienden a ser animales plásticos con relación a sus demandas alimenticias y energéticas, pudiendo adaptarse a la variabilidad ambiental (Nikolsky, 1963) (Gerking, 1994). Goulding (1980) encontró que las fluctuaciones en el nivel de las aguas de ríos y lagunas de desborde, constituyen el factor principal que influye sobre el comportamiento alimentario de los peces amazónicos, ya que provocan variabilidad en la disponibilidad del alimento y en su organización espacial. Ello implica una situación de abastecimiento de sustento inestable, pero al mismo tiempo recurrente, pues el fenómeno ocurre todos los años. La presión selectiva que esto implica, ha redundado en que una gran cantidad de peces amazónicos exhiban un nicho alimentario eurífago, explotando fuentes variadas de alimento (Nikolsky, 1963). La eurifagia de los peces amazónicos está también condicionada por una pobreza global de nutrientes en las cuencas que habitan (Russell-Hunter, 1970) (Edmondson & Winberg, 1971), la que se explica por una tasa alta de ciclaje de nutrientes, y por una estructura limitada de las tramas tróficas, basadas principalmente en el fitoplancton y las macrófitas (Goulding, 1981).

Considerando estas situaciones, la biomasa alóctona a los cuerpos de agua cobra mucha importancia; los peces se han adaptado para incorporar frutas, semillas, hojas y artrópodos en su dieta, los que caen de los árboles durante las crecientes (Goulding, 1981) (Welcomme, 1985) (Wootton, 1992) (Junk *et al.* 1997).

Aun cuando se han estudiado varios aspectos de la alimentación de los peces tropicales dulceacuícolas en asociación con la variabilidad estacional de los caudales, tales como la competencia por el alimento (Zaret & Rand, 1971), la intensidad del forrajeo (Lowe-McConnell, 1987), la dieta general (Knoppel, 1970; 1972) (Goulding, 1980) (Goulding *et al.* 1988) (Galvis *et al.* 1989) y la bioecología (Tello *et al.* 1992) (López, 1998), no abundan trabajos que, empleando metodologías tradicionales para la descripción de la dieta, presenten una base cuantitativa comparable y estándar, para relacionarla con la variabilidad del hábitat. Es en tales términos, que en este trabajo se examina la dieta de *Tripurtheus angulatus* con respecto a la variación más importante observable en su ambiente, la de los caudales.

2. MATERIAL Y MÉTODO

El hábitat estudiado se localiza en el distrito de Trompeteros, provincia y departamento de Loreto, Perú; en las cercanías del pueblo de Pavayacu (03°31'S; 75°26'W). La zona se caracteriza por ser lluviosa todo el año, con precipitaciones mayores en abril y junio (UNAP & Pluspetrol, 1997). Se trata de una laguna de inundación con un área de aproximadamente cuatro hectáreas, rodeada por vegetación densa de tipo bosque húmedo de llanura meándrica - bosque húmedo de colinas bajas (INRENA, 1999) - con aguas mixtas de coloración verde claro, que alcanzan profundidades de hasta siete metros en la época húmeda (UNAP & Pluspetrol, 1997). Esta laguna se originó en forma natural por el cierre de un meandro del río Corrientes, un río de aguas blancas, que estacionalmente la inunda, y que ha quedado prácticamente aislada de él, producto de la erosión fluvial y la sedimentación (Villarejo, 1988), aunque mantiene una conexión directa con el río durante gran parte del año.

Se colectó información durante un ciclo hidrológico completo (de vaciante a vaciante), entre principios de enero y mediados de octubre de 2001, por medio de ocho salidas mensuales a terreno, dos por estación hidrológica; donde cada muestreo duró una semana.

Se colectaron especímenes mediante tres redes agalleras de 50 m de largo por 3 m de alto, con 2 pulgadas de abertura de malla cada una. Fueron colectados y examinados un total de 223 ejemplares adultos (sexualmente maduros), entre 14 y 20 cm de longitud estándar (LS). Los calados de red fueron realizados durante el día, entre 7:00 a.m. y 5:00 p.m. En el laboratorio los peces fueron disecados, con remoción de los estómagos y preservación en solución de formol diluido al 10%, y almacenados para su posterior análisis.

En cada estación hidrológica se determinó un tamaño mínimo muestral, confeccionándose curvas de número acumulado de ítems presa, de acuerdo a la metodología descrita por Cortés (1997).

Al análisis de los contenidos estomacales siguieron las metodologías empleadas por Pinkas *et al.* (1971) y Berg (1979), discutidas posteriormente por Hyslop (1980), quienes definen tres métodos básicos de frecuencia: i) ocurrencia, ii) numérica y iii) gravimétrica, los que son de uso común para la determinación cualitativa y cuantitativa de la dieta en los peces.

Los tres métodos de análisis dietario fueron expresados como porcentaje respecto al total correspondiente a cada uno. Debido a que cada método presenta desventajas para reflejar un valor relativo real, se aplicó el Índice de Importancia Relativa (IIR) desarrollado por Pinkas *et al.* (1971), para minimizar los efectos adversos de la interpretación de resultados por separado.

Los contenidos estomacales fueron analizados, primero ecológica y luego taxonómicamente. Por lo tanto, la composición dietaria se determinó por su origen geográfico, sea ésta alóctona al cuerpo de agua (proveniente principalmente del bosque, como frutos, semillas e insectos), o autóctona (proveniente de la misma columna de agua), considerando al mismo tiempo su procedencia biológica (material de origen animal o vegetal), sin búsqueda de diferencias taxonómicas entre los alimentos. Se eligió este proceder, porque representa mejor los requerimientos ambientales específicos bajo los cuales viven estos peces.

Los datos fueron analizados separadamente por muestreo y estación hidrológica. Los ítems fueron sistemáticamente identificados hasta el taxón más preciso posible, y desde el punto de vista del análisis dietario, fueron agrupados en cinco categorías tróficas (Tabla 1), según una modificación de lo propuesto por Galvis *et al.* (1989).

Tabla 1: Categorías alimentarias asignadas a los ítems alimentarios encontrados en estómagos de *T. angulatus*.

Descripción	Abreviatura
Material vegetal alóctono	MVAL
Material vegetal autóctono	MVAU
Material animal alóctono	MAAL
Material animal autóctono	MAAU
Material digerido	MDIG

Se analizó la independencia de las categorías tróficas con respecto a las estaciones hidrológicas, empleando un análisis de tablas de contingencia de acuerdo a las metodologías propuestas por Crow (1979; 1982) y Cortés (1997), para determinar si existieron cambios significativos en la calidad del alimento consumido durante el periodo de muestreo. Para esto se emplearon los valores de contenido estomacal expresados como ocurrencia, agrupándose los dos muestreos correspondientes a cada estación hidrológica, con el fin de facilitar tanto la interpretación, como el cumplimiento de los supuestos del test aplicado. Los resultados son explicados usando el estadístico G, dada su mejor propiedad de aditividad sobre el chi-cuadrado (Crow, 1982) (Sokal & Rohlf, 1995). Pruebas post-hoc fueron luego elaboradas al encontrar interacciones significativas.

3. RESULTADOS

Del total de 223 estómagos de *T. angulatus* analizados; 169 (83.4%) presentaron algún tipo de contenido en su interior. El tamaño mínimo de estómagos que se deben analizar por estación hidrológica se presenta en la Figura 1.

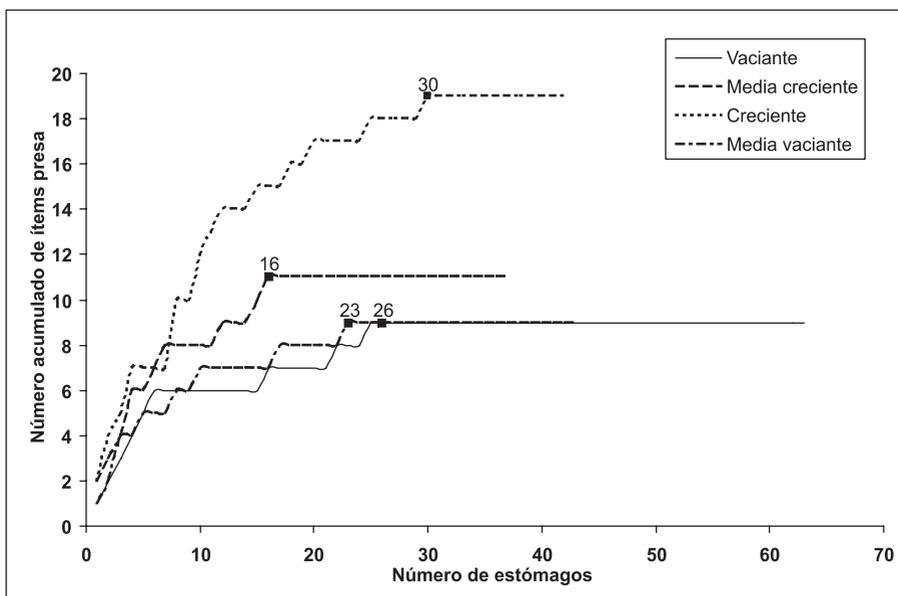


Figura 1: Tamaño mínimo de estómagos de *T. angulatus* que se debe analizar por estación hidrológica. Puntos indican tamaño de muestreo adecuado.

La Tabla 2 muestra el %IIR de los ítems alimentarios encontrados en los estómagos, tanto a nivel ecológico como taxonómico. La Figura 2 muestra gráficamente la variación por muestreo del % IIR de las categorías alimentarias, con respecto al nivel del río.

Los vegetales procedentes de las áreas inundadas (MVAL) constituyeron la fracción más importante de la dieta de *T. angulatus* (%IIR mayor a 60% en todos los muestreos), indiferente de la estación hidrológica. La importancia de este ítem solo fue ligeramente menor durante la creciente, en beneficio del MAAL (Figura 2). Los frutos y las inflorescencias de la palmácea *Bactris* sp. fueron muy importantes; los primeros antes, durante y después de la época de inundación, mientras que las flores tuvieron importancia relativa alta desde la vaciante hasta la media creciente. Se encontraron otros frutos pertenecientes a las familias Rubiaceae, Annonaceae, Anacardiaceae (con *Spondias* sp., que solo tuvo una importancia relativa considerable durante la primera vaciante), Quiinaceae y otras no determinadas, los que en general tuvieron baja importancia. El ítem «material vegetal», que considera hojas, tallos, y demás material reconocible como de dicho origen, fue importante durante los muestreos anteriores y posteriores a la máxima inundación (Tabla 2).

Tabla 2: Porcentaje del índice de importancia relativa (%IIR) de los ítems presa por salida / estación de *Triportheus angulatus*.

Estación Salida	VACIANTE		MEDIA CRECIENTE		CRECIENTE		MEDIA VACIANTE		VACIANTE
	Salida 1	Salida 2	Salida 3	Salida 4	Salida 5	Salida 6	Salida 7	Salida 8	
Ítem-presa									
Material vegetal alóctono									
Palmae: <i>Bactris</i> sp. (fruto)	-	-	10.52	69.24	64.27	50.79	34.5	-	-
Palmae: <i>Bactris</i> sp. (flor)	12.95	93.73	31.63	-	-	-	-	-	-
Rubiaceae: <i>Psychotria</i> sp. (fruto)	-	-	-	0.48	0.27	-	-	-	-
Annonaceae: <i>Pseudoxandra</i> sp. (fruto)	-	-	-	4.43	1.03	13.65	-	-	-
Anacardiaceae: <i>Spondias</i> sp. (fruto)	24.47	-	-	-	-	-	-	-	-
Quiinaceae: <i>Quiina</i> sp. (semilla)	-	-	-	0.57	2.65	-	-	-	-
Frutos indeterminados	1.29	-	4.25	-	1.35	1.1	2.03	0.91	-
Material vegetal	27.61	0.67	33.43	-	-	4.33	31.91	91.83	
Material animal alóctono									
Insecta: Coleoptera	-	-	1.4	-	0.27	1.62	0.81	-	-
Insecta: Orthoptera	-	-	0.52	0.07	-	-	-	-	-
Insecta: Lepidoptera	-	-	-	0.12	-	-	-	-	-
Insecta: Odonata	-	-	-	0.22	0.09	-	-	-	-
Insecta: Isopoda	-	-	-	0.3	0.76	-	-	-	-
Insecta: Formicoidea	-	-	5.54	23.24	20.53	0.72	1.97	-	-
Insecta: Hymenoptera	-	-	-	0.36	1.65	-	-	-	-
Insecta: Indeterminado	8.87	2.24	-	0.58	5.81	11.42	5.08	2.17	-
Arachnida: Arachnidae	-	-	-	0.07	0.08	-	-	-	-
Annelida: Annelidae	-	-	-	0.01	-	-	-	-	-
Reptilia: Sauria	-	-	-	0.17	-	-	-	-	-
Material vegetal autóctono									
Detritus	6.21	-	-	-	-	-	-	-	-
Material animal autóctono									
Insecta: Capsulas / huevos	-	-	-	-	-	-	-	-	1.11
Arachnida: Arachnidae	-	0.09	-	-	-	-	-	-	-
Osteichthyes: Escamas	1.64	1.53	1.77	0.08	0.59	8.03	15.55	2.55	-
Material Digerido	16.97	1.74	10.94	0.06	0.65	8.34	8.14	1.42	

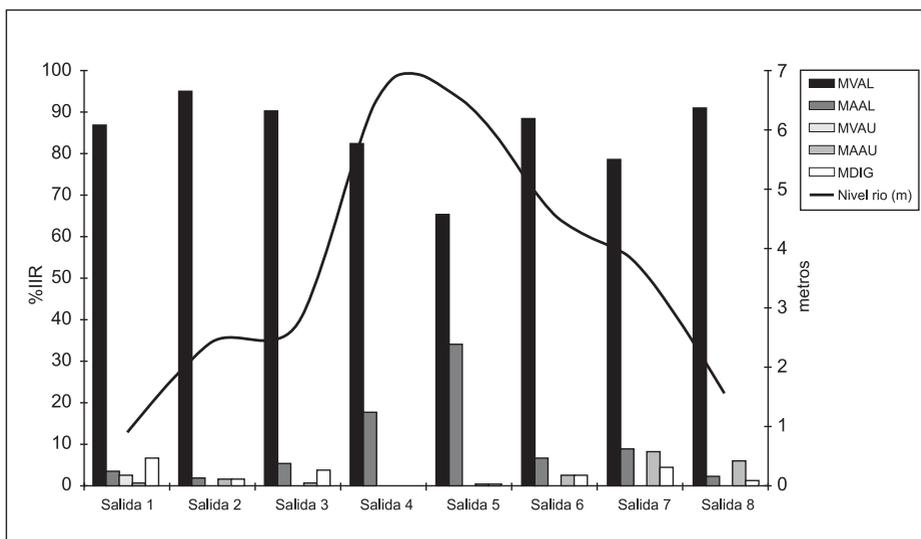


Figura 2: Porcentaje de IIR de las categorías alimentarias encontradas en estómagos de *T. angulatus* con respecto al nivel del río Corrientes.

Los vegetales procedentes de la columna de agua (MVAU) estuvieron representados únicamente por detritus orgánico, que correspondió a material foliar en descomposición del fondo de la laguna. Su consumo se limitó solo a la primera vaciante (Tabla 2).

Los insectos terrestres (MAAL) consumidos por *T. angulatus* correspondieron en su mayoría a ejemplares adultos. Se aprecia un aumento en la diversidad de organismos de este tipo en los estómagos analizados durante la creciente (Tabla 2), observándose que adquieren un % IIR considerable con respecto al MVAL a medida que aumenta el nivel del río, alcanzando su máxima expresión durante el quinto muestreo, para luego descender en importancia relativa. Específicamente, el ítem hormigas (Formicoidea) fue el que contribuyó en mayor parte a la importancia de esta categoría en la dieta. Otros tipos de insectos manifestaron bajo % IIR, entre ellos Coleoptera, Orthoptera, Lepidoptera, Odonata, Isopoda, Hymenoptera y restos de insectos no identificados. Otros ítems de menor importancia fueron: arañas (Arachnida), lombrices (Annelida) y lagartijas (Sauria) (Tabla 2).

Tanto el material animal de origen acuático (MAAU) como el material digerido (MDIG), estuvieron pobremente representados en la dieta (Figura 2).

Existe una relación de interdependencia entre las categorías alimentarias y las fases hidrológicas del río. Los estadísticos χ^2 y G revelan que las relaciones son altamente significativas, usando las ocurrencias de los ítems (Tabla 3). La mayor variación entre columnas proviene de la estación de creciente. Entre filas, se observa que la variación proviene del material animal alóctono (MAAL).

Análisis post-hoc (Tabla 4) revelan que la eliminación, sea de la estación de creciente o la de categoría MAAL, rinde un G no significativo. Reexaminando la Tabla 3, se encuentra que la disparidad en la alimentación fue producto de una frecuencia menor a la esperada de material animal alóctono en la vaciante, y una frecuencia mayor a la esperada de este mismo ítem en la creciente.

Tabla 3: Análisis de tabla de contingencia de la variación estacional de las categorías alimentarias, usando la frecuencia de ocurrencia de los ítems encontrados en estómagos de *T. Angulatus*.

Ítem	Vaciante	Media creciente	Creciente	Media vaciante	Ni	Xi2	Gi
MVAL	44 (39)	20 (21)	38 (37)	22 (22)	124	3.23	1.25
MAAL	14 (21)	10 (11)	28 (20)	13 (14)	65	18.58	6.94
MAAU	8 (6)	2 (3)	3 (6)	7 (4)	20	6.35	4.46
MDIG	11 (11)	9 (6)	4 (10)	9 (7)	33	10.15	5.74
Nj	77	41	73	51	242		
Xj2	10.73	3.94	19.83	3.82		17376**	
Gj	3.35	2.57	9.67	2.81			18394**

Nota: Valores son números observados, con valores esperados en paréntesis, los estadísticos χ^2 y G son altamente significativos (**, $p=0,038$).

Tabla 4: Resultados de analisis post-hoc de tablas de contingencia de la variación estacional de las categorías de alimentación, encontradas en estómagos de *T. angulatus* luego de eliminar selectas filas y/o columnas, usando frecuencias de ocurrencia.

Fila(s) o columna(s) eliminadas	Significancia de estadístico χ^2 o G
MAAL	n.s.
Creciente	n.s.

4. DISCUSIÓN

La llanura amazónica es uno de los pocos lugares en el mundo donde el bosque y los peces interactúan tan íntimamente. Tal interacción surge cuando ésta se inunda anualmente (Gerking, 1994).

El análisis de los datos obtenidos en el estudio demostró un espectro alimentario bastante rico y diversificado en cuanto al origen y tipo de las presas, constituido por un alto número de ítems alimentarios. *T. angulatus* se ha adaptado para incluir en su dieta material originado a partir de los bosques laterales a las masas de agua, el que se le hace disponible en gran cantidad durante las crecidas, que caracterizan a casi todos los ríos y lagunas de la llanura hidrográfica amazónica.

La dieta de varias especies de teleósteos pertenecientes a la familia Characidae incluyen plantas como partes dominantes (Gerking, 1994). Goulding (1980) clasificó a los adultos de *T. angulatus* como peces principalmente vegetarianos, que incluyen cantidades significativas de alimentos animales en su dieta. Los resultados de este estudio indican que tal clasificación, solo es aplicable a ciertas estaciones del año (i.e. la creciente), no siendo posible describir ecológicamente bajo un único término los hábitos alimentarios de esta especie, aun cuando se examinaron solo especímenes adultos, con lo que factores ontogenéticos no afectarían la interpretación de los resultados. Aun en adultos de *T. angulatus* es posible encontrar cambios de hábito profundos. La especie podría ser descrita como un generalista, dado el amplio espectro de ítems presa que explota y la heterogeneidad de los hábitats donde estas presas se encuentran, pero durante las crecidas de los ríos se comporta como un oportunista, tomando ventaja de fuentes alimentarias que ocurren de manera estacional.

La dieta de *T. angulatus* comprende casi exclusivamente alimentos de origen alóctono, pero la cantidad y calidad biológica de estos varía con las estaciones. Dentro de los ítems de origen vegetal, se observa una tendencia a consumir alimentos de tipo frutal hacia la creciente, mientras que durante las estaciones de vaciante, el material vegetal alóctono predominante es de naturaleza foliar y/o reproductiva, tales como hojas y flores. La alta ocurrencia de frutos puede estar relacionada con la inhibición del crecimiento para un número alto de especies arbóreas durante las inundaciones, lo que promueve la dehiscencia y la defoliación (Nebel *et al.* 2000). También está ligada a que los tiempos de infrutescencia de gran cantidad de árboles frutales, suelen coincidir con las épocas de creciente (Junk *et al.* 1997) (Wright *et al.* 1999). Al principio de la época de inundación, *T. angulatus* se alimentó en gran parte de las flores de *Bactris* sp. lo que, al igual que en el caso anterior, es un efecto de la coincidencia de su florecimiento con el inicio de la creciente. Durante la vaciante también la consumió, pero en cantidad menor, probablemente debido a que la mayor parte de las flores cayeron sobre tierra. Adicionalmente, con respecto a este mismo ítem presa, durante el segundo muestreo de la estación de media creciente se observó una disminución de su importancia relativa, coincidente con la presencia en la dieta de los primeros indicios de la fruta de *Bactris* sp. La alta ingesta de este tipo de alimento es dada por la biomasa, por la abundancia y por el contenido nutritivo y energético de las cosechas de estas especies vegetales (Goulding, 1980). Las palmas de *Bactris* sp. son muy abundantes en la zona de estudio y rinden cosechas relativamente grandes, pero su contenido energético es desconocido. Waldhoff *et al.* (1994), analizó el valor nutricional de frutas y semillas de varias especies vegetales, concluyendo que estas eran una fuente de alimento satisfactoria para los peces. Sería lógico pensar que durante la corta creciente, los peces deben escoger aquellas frutas y semillas de mayor calidad, dentro de los límites de competencia y partición de recursos, con otra taxa de peces que consumen el mismo alimento (Goulding, 1980).

De esto puede deducirse que *T. angulatus* desarrolla una preferencia sobre cada tipo de alimento. Por ende, de los alimentos disponibles en un tiempo dado, explotaría el alimento más «rentable» en términos de abundancia hasta que lo agota, el alimento desaparezca, o, como probablemente en este caso, aparezca(n) otro(s) que ofrezca(n) mayor ventaja (Goulding, 1980) (Gerking, 1994). Así durante la creciente *T. angulatus* se inclinó por consumir insectos, en especial hormigas que caen al agua desde el dosel verde. Opuestamente, durante la vaciante estas se tornaron ausentes, concorde a la ausencia de su hábitat preferido. Su contribución relativamente baja durante la inundación (aproximadamente la quinta parte de la dieta), puede explicarse por el peso o el tamaño de este ítem. Goulding (1980) explica que presuntamente tales invertebrados no están en cantidad suficiente para llenar los estómagos, al contrario de las frutas o las semillas. López (1998) reportó un mayor espectro trófico para *T. angulatus* muestreados solo durante la vaciante, pero tal estudio comprendió un rango de tallas más amplio,

donde la mayoría de los especímenes correspondieron a individuos juveniles (bajo los 14 cm LS). López (1998) y Almeida (1984) muestran una especie omnívora que se alimenta en gran parte de vegetales terrestres e insectos, a medida que alcanza tallas más grandes (sobre los 15 cm LS). Este último autor encontró que durante la creciente se produce un aumento considerable en el consumo tanto de material vegetal como animal del bosque inundado, en particular frutos de *Cecropia* sp. (Moraceae) e insectos de la familia Hymenoptera, principalmente hormigas, atribuyendo la aparición de estas últimas a la caída de ramas, troncos y frutos de los árboles, sobre los cuales forman «colonias flotantes». Durante la vaciante, Almeida (1984) indica alto consumo de material autóctono (ninfas de Ephemeroptera, peces, algas y gramíneas acuáticas), atribuyéndolo a la elevada producción primaria y secundaria que se daba en la laguna donde efectuó su estudio. Goulding (1980) encontró, al igual que en este estudio, que la mayor parte de la dieta, tanto en la creciente como en la vaciante, estaba constituida por material vegetal alóctono, y además encontró la misma tendencia de consumo de alimentos del tipo frutal en la creciente, acompañado de un mayor consumo en número y diversidad de insectos (principalmente coleópteros). Contrariamente, durante la vaciante, su estudio demostró mayor consumo de material vegetal del tipo foliar o floral.

Se puede deducir que la oferta de alimento, si bien fue muy variable cualitativamente hablando, estuvo siempre disponible, manifestado por el hecho de que estas especies continuaron alimentándose durante la época de sequía. Ítems alimentarios tanto de la superficie como del fondo fueron en ocasiones encontrados simultáneamente en los estómagos, por lo que aparentemente, con respecto al alimento, la especie no estaría ligada exclusivamente a un tipo de hábitat dentro de la laguna. Tal flexibilidad en la selección del alimento y alta movilidad, son necesarias en el cambiante ambiente ribereño y de llanura inundable, para así garantizar la explotación óptima de los recursos disponibles en ésta (Goulding, 1980).

En conclusión, la dieta de los adultos de *Triportheus angulatus* la componen en su mayor parte alimentos originados a partir de fuentes exógenas al sistema acuático que habitan, existiendo alta variabilidad con respecto a las especies vegetales que consumen, demostrando ser principalmente herbívoros alóctonos durante todo el año. No obstante, la crecida de los ríos amazónicos les permite aprovechar de una oferta ampliada de alimentos, en la que es posible apreciar una tendencia al consumo de presas de origen animal, convirtiéndolos en carnívoros alóctonos.

5. AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la cooperación desinteresada del Departamento de Asuntos Ambientales y Seguridad Industrial de Pluspetrol Perú Corporation, que entregó todo el apoyo logístico para la realización del presente estudio. También desean agradecer en forma especial a los pescadores del pueblo de Pavayacu, por su invaluable ayuda en las tareas de muestreo.

6. BIBLIOGRAFÍA

- ALMEIDA, R. G. 1984. Biología alimentar de tres especies de *Triportheus* (Pisces: Characoidei: Characidae) do lago do Castanho, Amazonas. *Acta Amazónica* 14 (1-2): 48-76.
- BERG, J. 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Marine Biology* 50: 263-273.
- CORTÉS, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 726-738.
- CROW, M. E. 1979. Multivariate statistical analysis of stomach contents. pp: 87-96. In: *Fish food habit studies: Proceedings of the second pacific northwest technical workshop*. S.J. LIPOVSKY & C. A. SIMENSTAD Editors. Washington Sea Grant publication, Washington Sea Grant Program. University of Washington, Seattle, Washington.

- CROW, M. E. 1982. Some statistical techniques for analyzing the stomach contents of fish. pp: 8-15. *In: Fish food habit studies: Proceedings of the third pacific northwest technical workshop*. G. M. Cailliet & C. A. Simenstad Editors. Washington Sea Grant publication, Washington Sea Grant Program. University of Washington, Seattle, Washington.
- EDMONDSON, W. T. & WINBERG G. G. 1971. *A manual of methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. IBP Handbook N° 17. Blackwell Scientific Publications. Oxford and Edinburgh. 320p.
- GALVIS, G., J. I. MOJÍA, & RODRÍGUEZ F. 1989. *Estudio ecológico de una laguna de desborde del Río Metica*. Fondo FEN Colombia; Universidad Nacional de Colombia. 164p.
- GERKING, S. D. 1994. *Feeding ecology of fish*. Academic Press. 416p.
- GOULDING, M. 1980. *The fishes and the forest: Explorations in amazonian natural history*. University of California Press. 280p.
- GOULDING, M. 1981. *Man and fisheries on an amazon frontier*. Developments in hydrobiology 4. Dr. W. Junk Publishers. The Hague-Boston-London. 137p.
- GOULDING, M., CARVALHO M. L. & FERREIRA E. G. 1988. *Rio Negro: rich life in poor water*. SPB Academic publishing. 200p.
- HYSLOP, E. J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.
- INRENA, 1999. Mapa Forestal del Perú, escala 1:1000000, Instituto Nacional de Recursos Naturales, Lima – Perú.
- JUNK, W. J., SOARES G. M., & SAINT PAUL U. 1997. The Fish. p. 385-408. *En: Junk, W.J. (ed): The Central Amazonian floodplain: Ecology of a pulsing system*. Ecological Studies, Vol. 126, Springer Verlag Berlin.
- KNOPPEL, H. A. 1970. Food of central amazonian fishes: contribution to the nutrient ecology of amazonian rainforest streams. *Amazoniana* 2 (3): 257-352.
- KNOPPEL, H. A. 1972. Zur nahrung tropischer Süßwasserfische aus Südamerika. *Amazoniana* 3 (2): 231-246.
- LÓPEZ, E. N. 1998. *Biología alimentaria de Triportheus angulatus (Spix, 1829) (Pisces: Characidae) «Sardina» en Yarinacocha-Ucayali durante la época de vaciante*. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Nacional Federico Villarreal, Lima, Perú. 84p.
- LOWE-McCONNEL, J. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, London. 382p.
- NEBEL, G., GRADSTED J. & VEGAA. S. 2000. Depósito de detrito, biomasa y producción primaria neta en los bosques de la llanura aluvial inundable de la amazonía peruana. *Folia Amazónica* 11(2): 41-63.
- NIKOLSKY, G. V. 1963. *The ecology of fishes*. Academic Press London-New York. 352p.
- PINKAS, L., OLIPHANT M. S. & IVERSON L. K. 1971. Food Habits of Albacore, Bluefin Tuna, and Bonito in California waters. *California fish and game, Fish Bulletin* 152: 1-82.
- RUSSELL-HUNTER, W.D. 1970. *Productividad Acuática*. Editorial Acribia. Zaragoza, España. 330p.

- SOKAL, R. S. & ROHLF F. J. 1995. *Biometry*. Third edition, W.H. Freeman and Company. 887p.
- TELLO, J. S., MONTREUIL V. H., MACO J. T., ISMIÑO R. A., & SÁNCHEZ H. 1992 Bioecología de peces de importancia económica de la parte inferior de los ríos Ucayali y Marañón – Perú. *Folia Amazónica* 4 (2): 75-88.
- UNAP-PLUSPETROL. 1997. *Estudio hidrobiológico del Río Corrientes: Informe final*. Convenio Universidad Nacional de la Amazonía Peruana - Pluspetrol. 61p.
- VILLAREJO, A. 1988. *Así es la selva*. Centro de Estudios Teológicos de la Amazonía (CETA) 330p.
- WALDHOFF, D., SAINT-PAUL U. & FURCH B. 1994. Value of fruits and seeds from the floodplain forests of Central Amazonia as food resource for fish. *Ecotropica* 2: 143-156.
- WELCOMME, R. L. 1985. River fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper* (262): 330 pp.
- WOOTTON, R. J. 1992. *Fish ecology*. Chapman and Hall. 203p.
- WRIGHT, J. S., CARRASCO C., CALDERÓN O. & PATON Y. S. 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology*, 80 (5): 1632-1647.
- ZARET, T. & RAND A. S. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52 (2): 336-342.