Hábitos alimenticios de la trucha arcoiris, *Oncorhynchus mykiss* (Salmoniformes: Salmonidae), en una quebrada altiandina venezolana

Hilda Bastardo de C1, Otto Infante C.2 y Samuel Segnini3

Campo Experimental Truchícola La Mucuy, FONAIAP-Mérida, Apdo 425, Mérida 5101, Venezuela.

² Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Apdo 47106, Caracas 1041, Venezuela.

³ Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida 5101, Venezuela.

(Rec. 04-VI-93 Acep. 23-VII-1994)

Abstract: Monthly stomach context samples of rainbow trout from Mucunután stream (Mérida, Venezuela), were collected from, March 1987 to Febrary 1988 (n= 306). The major dietary components were Ephemeroptera, Trichoptera and Diptera. *Baetodes* sp. was the most important food item based on numerical composition (43%) and frequency of occurrence (88%). When the gravimetric method was used *Leptonema* sp. was the major dietary component. The diet was not a function of sex. The consumed fauna was more similar to the drift invertebrate fauna than to that of benthos (p < 0.01). The fluctuations on the stomach content paralleled changes of food availability in the environment.

Key words: Rainbow Trout, feeding, drift, benthos, venezuelan Andes, stream.

La trucha arco iris, *Oncorhynchus mykiss*, es una especie íctica de zonas templadas que se introdujo a los Andes venezolanos en el año 1937 (León 1975). A partir de su introducción surge la pesquería deportiva en el Estado Mérida, área andina venezolana que carece de una fauna íctica de importancia comercial (Nebiolo 1982).

Se conoce poco sobre la biología y ecología de la trucha en Veneluzela. Gines et al. (1952) trabajaron sobre algunos aspectos de adaptación de esta especie en los parámos merideños (Venezuela).

De los diez grupos de la fauna bentónica estudiada por Hirigoyen (1976) en el río Chama (Mérida, Venezuela) solamente cuatro interesan a las truchas para su alimentación: Amphipoda, Ephemeroptera, Trichoptera y Chironomidae. Así mismo, se conoce los hábitos alimenticios de la trucha arcoiris en un embalse oligotrófico venezolano y en dos que-

bradas afluentes al mismo (Infante y Rengifo 1990).

En relación a la reproducción de esta especie se tiene información sobre desarrollo gonadal (Bastardo y Segnini 1988); ciclo reproductivo bajo condiciones de cultivo (Bastardo y Coché 1992) y estudio del semen (Bastardo 1992).

El presente trabajo tiene por objetivo estudiar los hábitos alimenticios de la trucha arcoiris, en una quebrada que nace en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela y establecer la relación existente entre el alimento consumido y el alimento disponible en el medio.

MATERIAL Y METODOS

Este estudio se realizó en una quebrada de tercer orden (Mucunután) que nace en la Sierra, Nevada de Mérida a 3800 m de altura (8° 40°).

N; 71° 5' W). El área de muestreo se ubicó a una altitud de 1900 m dentro de la zona de vida correspondiente al Bosque Húmedo Montano Bajo de la clasificación de Holdridge. La precipitación media anual es de 1569 mm, con un régimen bimodal, encontrándose los valores máximos en mayo y octubre.

El muestreo se inició en marzo de 1987 y finalizó en febrero de 1988; las muestras se tomaron a intervalos de aproximadamente 30 días. Las truchas se capturaron utilizando la técnica de pesca eléctrica (Reynolds 1983), método no selectivo, que permite obtener información de las diferentes etapas de desarrollo de esta especie. El área de captura varió entre 376 y 800 m², con un esfuerzo que osciló entre 1 1/4 y 2 1/2 horas. Las truchas se colocaron en un envase con formol al 10% para su preservación y transporte.

La fauna de deriva se recolectó en dos sitios, utilizando redes con una abertura de malla de 300 micras y una abertura de boca de 0.135 m². Estas se sostenian en la corriente de agua con soportes metálicos enterrados, evitando hacer contacto con el fondo. La captura osciló entre 1 y 3 hr.

Los invertebrados del bentos se capturaron con una red tipo "Surber" de 0.0899 m² de area con abertura de malla de 300 micras. Se tomaron diez muestras mensuales, lavando el substrato durante 1-2 min. y hasta la profundidad que permitía el mismo substrato. Las muestras de deriva y bentos se preservaron en alcohol al 70%.

Para calcular el número de individuos/m² (densidad) muestreados en la fauna béntica se utilizó la fórmula propuesta por Welch (1948):

$$n = \frac{0}{a * s}$$

n= Número de animales en 1 m² de fondo O= Número de animales contados a= Area del muestreador "Surber" en cm² s= Número de muestras tomadas

La densidad de la fauna de deriva (Nº/1000 m³ de caudal) se calculó dividiendo el número de invertebrados capturados en un intérvalo de tiempo por el volumen de agua que pasa por la red en m³, multiplicado por 1000 (Allan 1982).

Los métodos utilizados para analizar el contenido estomacal fueron los siguientes:

- a.- Métodos numéricos: Se utilizaron los métodos numéricos de frecuencia de aparición y frecuencia numérica (Hynes 1950, Hyslop 1980).
 - b.- Métodos gravimétricos (Peso fresco).
 - c.- Método de los Puntos o Subjetivo.

El grado de llenura estomacal se estimó arbitrariamente, asignando puntos a cada estómago, según la metodología empleada por Ball (1961).

d.- Indice de llenura.

La relación entre el peso del contenido estomacal y el peso del pez, denominado índice de llenura o índice de plenitud (Prejs y Colomine 1981), se calculó de la siguiente manera:

Indice de llenura = $\frac{\text{Peso de los ítemes en el estomago}}{\text{Peso del pez}}$

e.- Identificación de invertebrados.

La identificación de los invertebrados encontrados en el estómago de las truchas y en la fauna de deriva y del bentos se realizó utilizando las claves para insectos acuáticos de Needham y Needham (1962), Brigham *et al.* (eds.) 1982, Merritt y Cummins (1983), Ross (1959).

Se utilizó el coeficiente de rangos de Spearman para establecer la similaridad entre la dieta y las diferentes variables analizadas.

RESULTADOS

Indice de llenura estomacal: El índice muestra igual tendencia que la temperatura del agua, excepto en agosto. En ese mes presentó su valor más bajo. Los mayores índices de llenura se registraron de diciembre a abril, correspondiendo a la época de menor caudal de agua (Fig. 1).

Composición de la dieta: Estos resultados se basan en el estudio de 306 estómagos de trucha a lo largo de un ciclo anual y representa el consumo total durante ese año. La dieta estuvo representada principalmente por los órdenes Ephemeroptera, Trichoptera y Diptera.

Los géneros más importantes del orden Ephemeroptera fueron: Baetodes, Baetis,

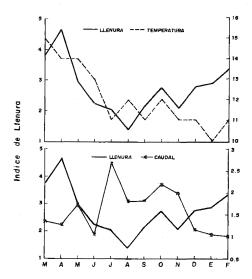


Fig. 1. Cambios mensuales en el índice de llenura estomacal y su relación con la temperatura y el caudal de agua, en la quebrada Mucunután (Venezuela), desde marzo de 1987febrero 1988.

Thraulodes y Leptohyphes. Los Trichoptera estuvieron principalmente representados por Leptonema, Arctopsyche, Mortoniella (Cuadro 1). El orden de los Diptera presentó la mayor diversidad, siendo más importantes las familias Chironomidae y Blepharoceridae. Además tuvieron cierta importancia las casas de Trichoptera, los restos vegetales, representados por algas, semillas y trocitos de madera. Los restos no identificados (NI) y la categoría denominada "otros" donde fueron incluidos Ochrotrichia, Ceratopogonidae, Psychodidae, Diptera adultos, pupas de Simuliidae, Tabanidae, Arachnida, Crustacea, Acari, Nematoda, Megaloptera, Lepidoptera, plumas de ave y alevines de trucha. Todos estos ítemes incluidos en "otros" representaron valores menores de 0.5%.

Al relacionar todos los métodos no se encontraron diferencias estadísticamente significativas. Los que mostraron mayor similitud fueron el gravimétrico y el de puntos (Coeficiente de correlación de rangos de Spearman, Cuadro 2).

Baetodes fue más importante en lo relativo a su abundancia numérica y a su frecuencia de captura, (43% y 88% respectivamente). mientras que *Leptonema* presentó el mayor porcentaje en peso (30%). Su porcentaje numérico

fue bajo (5.05%), este género está representado por individuos grandes. Numéricamente los Ephemeroptera fueron los más importantes durante todo el estudio, alcanzando altos valores de mayo a agosto cuando los Trichoptera y los Diptera se observaron en menor cantidad (Fig. 2). Utilizando el método gravimétrico se encontró que los Diptera presentaron valores bajos durante todo el año, con un máximo de marzo-mayo. Los Ephemeroptera alcanzan valores importantes durante junio a septiembre; a partir de este último mes comienzan a declinar y el grupo de los Trichoptera inician su ascenso, logrando su mayor valor en noviembre, para posteriormente alcanzar su valor mínimo en febrero, cuando los Ephemeroptera son gravimétricamente más importantes. En noviembre se observó un incremento de los Trichoptera con todos los métodos utilizados, lo cual coincide con una disminución en el orden de los Ephemeroptera.

Composición de la dieta en relación al sexo: El Cuadro 3 indica los ítemes consumidos por las truchas machos y hembras utilizando los métodos numérico y gravimétrico. Numéricamente los ítemes más importantes fueron *Baetodes*, *Baetis* y Chironomidae; en lo relativo a la importancia en peso le correspondió al género *Leptonema* ocupar el primer lugar en ambos sexos.

La similitud existente entre la dieta de machos y hembras se comparó utilizando el coeficiente de correlación de rangos de Spearman, con todos los métodos empleados. Se encontró que la dieta consumida por machos y hembras es similar en ambos sexos (r_s varió entre 0.89 y 0.98).

Composición de la fauna de deriva y del bentos: En la fauna de deriva predominó el orden Ephemeroptera (61%) representado principalmente por *Baetodes y Baetis*, seguido del orden Diptera (24%) siendo las familias Chironomidae, Blepharoceridae y Simulidae las más abundantes. Por el contrario en el bentos los dípteros fueron más importantes (51%), con predominio de los tipúlidos (39%) seguido de los quironómidos. El segundo lugar lo ocuparon los Ephemerópteros (39%) representados principalmente por *Thraulodes y Baetis*. En último lugar tanto en la fauna de deriva como en el bentos estuvo el orden Trichoptera (Cuadro 4).

CUADRO 1

Composición de la dieta de 306 truchas en la quebrada Mucunután del Estado Mérida, Venezuela, utilizando los métodos de frecuencia numérica (%N), gravimétrico (%P), de puntos (%PT) y frecuencia de aparición (%F)

	%N	%P	%PT	%F
EPHEMEROPTERA				
Baetidae				•
Baetodes	42.88	13.10	15.34	87.58
Baetis	13.38	8.74	7.57	80.39
Leptophlebidae				
Thraulodes	5.75	6.52	6.49	66.01
Tricorythidae				
Leptohyphes	2.17	0.70	1.09	45.75
TRICHOPTERA	*			
Hydropsychidae				
Leptonema	5.05	30.01	25.60	54,90
Arctopsyche	2.50	1.35	2.35	50.98
Glossosomatidae	•			
Mortoniella	1.79	0.35	0.41	33.99
Casa de Trichoptera	3.16	8.30	6.98	79.09
DIPTERA				
Chironomidae	7.40	0.28	0.36	57.84
Blepharoceridae	5.74	3.96	6.63	56.21
Tipulidae	2.11	4.99	4.35	27.45
Simuliidae	1.60	0.24	0.39	34.31
Pupa Chironomidae	0.98	0.15	0.13	18.30
Empididae	0.61	0.08	0.12	15.69
PLECOPTERA				
Perlidae	1.41	3.65	3.63	30.72
COLEOPTERA	0.41	1.22	1.24	13.73
INSECTOS TERRESTRES	0.73	0.44	1.40	18.63
OLIGOCHAETA	0.01	3.24	6.73	0.65
OTROS	2.32	12.68	9.19	83.66

CUADRO 2

Comparación entre métodos, utilizando el coeficiente de correlación de rangos de Spearman (rs)

	Gravimetrico	Puntos	Frecuencia Aparición
Frecuencia Numérica	0.589	0.598	0.917
Gravimétrico		0.922	0.550
Puntos			0.707

Disponibilidad de recursos y contenido estomacal: Se observa que los cambios de los ítemes en el ambiente coinciden con los cambios en el consumo de estos organismos por las truchas, excepto entre los meses de mayo y julio para *Baetodes*. Igualmente se observa que *Thraulodes* (Ephemeroptera) es consumido en

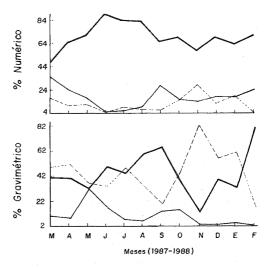


Fig. 2. Variación mensual de los principales ordenes consumidos por las truchas, utilizando los métodos numérico y gravimétrico, en la quebrada Mucunután (Venezuela), desde marzo 1987-febrero 1988.

CUADRO 3

Composición de la dieta de machos y hembras de trucha arcoiris en la quebrada Mucunután del Estado Mérida, utilizando los métodos numérico y gravimétrico

	% N	lumérico	% Gra	vimétrico
	Macho	Hembra	Macho	Hembra
ITEM				
Baetodes	43.21	42.56	13.64	12.68
Baetis	12.72	14.00	9.96	7.79
Thraulodes	5.58	5.92	7.94	5.42
Leptohyphes	1.86	2.46	0.62	0.78
Leptonema	4.98	5.12	32.96	27.72
Arctopsyche	2.30	2.69	1.59	1.16
Mortoniella	1.69	1.88	0.39	0.31
Casa Trichoptera	2.79	3.51	9.65	7.25
Chironomidae	7.87	6.95	0.35	0.23
Blepharoceridae	5.86	5.62	4.44	3.58
Tipulidae	2.51	1.73	3.40	6.21
Simuliidae	1.48	1.72	0.27	0.22
Pupa Chironomidae	1.31	0.67	0.23	0.09
Empididae	0.66	0.56	0.09	0.07
Perlidae	1.83	1.02	5.08	2.54
Hymenoptera (avispa)	0.84	0.62	0.42	0.46
Coleoptera	0.35	0.46	0.63	1.68
Oligochaeta	0.01	0.01	1.18	4.82
Restos vegetales	0.00	0.00	0.19	2.35
Restos NI ¹	0.00	0.00	4.38	3.75
Otros ²	2.14	2.48	2.58	3.64

- 1 Sin identificar
- 2 Incluye porcentajes menores a 0,5%

mayor porcentaje durante los últimos meses del período de estudio, cuando el mismo está mayormente disponible tanto en la fauna de deriva como en la del bentos. Las variaciones observadas en la abundancia de este género en el ambiente coinciden con los cambios encontrados en el contenido estomacal; pero fue más coincidente con la fauna de deriva que con la del bentos (Fig. 3).

Al comparar la abundancia numérica de la familia Chironomidae (Diptera) en el bentos y en el estómago de las truchas podemos ver que en marzo se registró su mayor consumo. En ese mismo mes se observa una mayor disponibilidad de esta familia en la fauna béntica (Fig. 3). En esta misma figura podemos apreciar que los Tipulidae están altamente representados en la fauna del bentos pero no así en el estómago de las truchas.

El coeficiente de correlación de rangos de Spearman presentó un $r_{\rm S}$ de 0.80 entre la fauna de deriva y el alimento consumido por las truchas, indicando una correlación significativa (p< 0.01), mientras que el $r_{\rm S}$ entre el bentos y el contenido estomacal fue de 0.53.

DISCUSION

La variación estacional del índice de llenura estomacal de las truchas de la quebrada Mucunután demuestra que la cantidad de alimento ingerido cambia a lo largo del ciclo anual y parece estar asociada a los cambios de temperatura y de caudal de agua. En las zonas templadas los amplios cambios estacionales de la temperatura del agua afectan significativamente la tasa de incorporación de alimento de las truchas (Hunt 1972), sin embargo en el trópico donde el intervalo de variación de la temperatura anual es mas pequeño la acción de este factor debe ser menor. En efecto, la variación de la temperatura del agua en la quebrada Mucunután en el año de estudio sólo fue de 5°C, lo cual puede explicar en parte los cambios en la ingesta de presas. Contrariamente los cambios de caudal, que en ésta región son muy intensos, parecen afectar mas las captura del alimento. En la zona montañosa de los andes los cauces de los ríos son bastantes inclinados y estrechos, por lo cual durante la época de lluvias es frecuente que en pocas horas aumenten

CUADRO 4

Composición de la fauna de la deriva y del bentos en la quebrada Mucunután; marzo 1987-febrero 1988

	Fauna	de deriva	Bentos	
Fauna	Número %	Densidad N ^o /1000m ³	Número %	Densidad N ^o /m ²
Baetodes	36.73	754.60	7.80	1974.42
Baetis	13.17	270.50	10.12	2615.13
Thraulodes	9.14	187.80	18.12	4885.09
Leptohyphes	2.10	43.20	3.09	784.21
Total Ephemeroptera	61.14	1256.10	39.13	10258.85
Leptonema	1.80	31.90	0.54	130.14
Arctopsyche	3.19	61.70	0.69	173.53
Mortoniella	0.59	13.30	0.64	164.30
Total Trichoptera	5.58	106.90	1.92	467.97
Chironomidae	8.25	200.40	10.74	2614.02
Blepharoceridae	4.85	87.60	0.00	11.12
Tipulidae	. 2.25	50.10	39.29	10424.90
Pupa Chironomidae	: 0.97	20.64	1.08	260.29
Simuliidae	4.23	93.31	0.19	46.72
Diptero adulto	3.88	73.12	0.06	14.46
Total Diptera	24.43	525.17	51.36	13371.51
Perlidae	2.08	47.00	3.05	759.73
Gusano?	0.00	0.00	2.61	631.81
Insectos ¹	0.66	18.13	0.00	0.00
Otros ²	6.11	84.03	1.94	320.34

Sin identificar

considerablemente el volumen, la velocidad y la turbidez de las aguas corrientes. Todo ello dificulta la captura de presas, en primer lugar por ser la trucha un depredador visual cuya alimentación depende en gran parte de las presas que derivan en la corriente y en segundo término por una disminución en la abundancia de presas que con el aumento del caudal son arrastradas por las aguas crecidas.

Los ítemes más importantes en la dieta de las truchas, tanto de hembras como de machos, son insectos inmaduros de los órdenes Ephemeroptera, Trichoptera y Diptera, lo que evidencia que la composición de la dieta de ésta población de truchas es similar a la encontrada por otros autores para diferentes especies de truchas, incluída la trucha arcoiris (Horton 1961, Elliott 1973, Hunt y Jones 1972, Arenas 1978, Tippets y Moyle 1978, Allan 1981, Montañez y Lobón-Cervía 1986, Cada *et al.*

1987, Angradi y Griffith 1989, Hubert y Rhodes 1989, Kelly-Quinn y Bracken 1990, Infante y Rengifo 1990, Ruiz-Campos y Cota-Serrano 1992). Al considerar la contribución individual y estacional de algunos taxa, los géneros Baetodes y Baetis (Ephemeroptera) fueron, durante el ciclo anual, los mas importantes en cuanto a la abundancia numérica y a su frecuencia de aparición, Este resultado esta de acuerdo con lo encontrado por varios autores, en cuyos estudios la dieta de la trucha ha estado compuesta fundamentalmente de organísmos pequeños como las ninfas de Ephemeroptera y las larvas de algunas familias de Diptera como Chironomidae (Montañés y Lobón-Cerviá 1986, Cada et al. 1987, Kelly-Quinn 1990, Infante y Rengifo 1990). Sin embargo en otras investigaciones la composición de la dieta ha estado dominada por individuos de mayor tamaño como las larvas de

² Incluye porcentajes menores a 0,5%

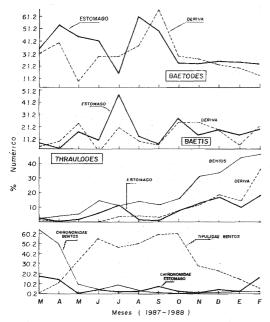


Fig. 3. Variación mensual de los principales ítemes consumidos por las truchas y su relación con la disponibilidad en el medio ambiente, en la quebrada Mucunután (Venezuela), desde marzo 1987-febrero 1988.

tricópteros y simúlidos (Arenas 1978, Tippets y Moyle 1978, Angradi y Griffith 1989, Ruiz-Campos y Cota-Serrano 1992) o insectos terrestres (Hubert y Rhodes 1989).

Los cambios estacionales en la composición de la dieta responden a los cambios en la abundancia de las presas en el ambiente. Aquellos organísmos que fueron más abundantes en el ambiente también lo fueron en el contenido estomacal. Esto está de acuerdo con lo señalado por Allan (1981), quien comprobó que la abundancia es uno de los factores mas determinantes en la selección de alimento por parte de la trucha.

En relación al forrajeo de la trucha sobre diferentes fuentes de alimento se observó que la composición de la dieta mostró una mayor similitud con la composición de la fauna de la deriva que con la del fondo. Este resultado coincide con el de la mayoría de estudios sobre composición de dieta en las truchas, en los cuales se ha demostrado que la trucha explota fundamentalmente la fauna de la deriva fluvial y en menor grado la fauna del fondo. Tippets y Moyle (1978) son los únicos autores cuyos resultados son diferentes. Ellos observaron que los individuos de una población de truchas, en

un río de California, se alimentaron fundamentalmente de la fauna epibéntica como una respuesta a la gran turbidez del agua que dificulta el forrajeo sobre la fauna de la deriva.

La alimentación epibéntica requiere de una búsqueda activa de las presas, la alimentación de la fauna de deriva requiere menos energía para la captura conservando más energía disponible para crecimiento. Johnson y Ringler (1980) señalan que los peces con alimentación de invertebrados de fondo cuentan con una fuente de alimento más estable que los alimentados con fauna de deriva, sujeta a fluctuaciones diarias.

La actividad alimentaria de las truchas no está bién correlacionada con la densidad de la fauna de deriva ya que no explotan el incremento que experimenta la densidad de la fauna de deriva en las horas de la noche (Angradi y Griffith 1990). Esto posiblemente se debe a que la actividad alimentaria de las truchas se realiza más activamente en horas del día por ser como ya se dijo depredadores visuales. Por otro lado existe la hipótesis de que el riesgo de depredación es la principal fuerza responsable de las diferencias observadas en la actividad diurna y nocturna de la fauna de deriva (Flecker 1992).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Alexander Flecker por su ayuda a nivel de campo (recolección de invertebrados acuáticos) e identificación de algunos insectos.

RESUMEN

Se analizó mensualmente el contenido estomacal de truchas arcoiris procedentes de quebrada Mucunután en el Estado Mérida, Venezuela, desde marzo 1987-febrero 1988 (n=306). Los principales componentes de la dieta fueron Ephemeroptera, Trichoptera y Diptera. Baetodes sp. fue más importante en lo relativo a su abundancia numérica (43%) y a su frecuencia de captura (88%). Utilizando el método gravimétrico Leptonema sp. fue el principal componente dietario. La dieta de machos y hembras fue significativamente similar (p > 0.01). El contenido estomacal presenta mayor relación con la fauna de deriva que con la del

bentos (p < 0.01). Las fluctuaciones en el contenido estomacal coinciden con los cambios en el alimento disponible en el medio ambiente.

REFERENCIAS

- Allan, J. D. 1978. Trout predation and the size composition of stream drift. Limnol. Oceanogr. 23:1231-1237.
- Allan, J. D. 1981. Determinants of diet of brook trout (Salvelinus fontinalis) in a mountain stream. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38:184-192.
- Allan, J. D. 1982. The effects of reduction in trout density on the invertebrate community of a mountain stream. Ecology 63:1444-1455.
- Anderson, N. H. 1966. Depressant effect of moonlight on activity of aquatic insects. Nature 209:319-320.
- Angradi, T. R. & J. S. Griffith. 1990. Diel feeding chronology and diet selection of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the Henry's Fork of the Snake River, Idaho. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47:199-209.
- Arenas, J. N. 1978. Análisis de la alimentación de Salmo gairdneri Richardson, en el lago Riñihue y río San Pedro, Chile. Medio Ambiente 3:50-58.
- Ball, J. N. 1961. On the food of the brown trout of Llyn Tegid. Proc. Zool. Soc. Lond. 137:599-622.
- Bastardo, H. & Z. Coché. 1992. Ciclo reproductivo de la trucha arcoiris, Oncorhynchus mykiss, en los Andes venezolanos. Ecotropicos 5:26-31.
- Bastardo, H. & S. Segnini. 1988. Distribución por tamaño e índice gonadosomático de una población de truchas en el Estado Mérida (Venezuela). 38 (Convención Anual de ASOVAC, Maracay, Venezuela). Acta Cien. Ven. 39:68.
- Bastardo, H. 1992. Semen de la trucha arcoiris (*Onco-rhynchus mykiss*): Concentración y volumen durante un período reproductivo, en Mérida, Venezuela. Veterinaria Trop. 17 (en prensa).
- Cada, G., Loar, J.M. & D.K. Cox. 1987. Food and feeding of Rainbow and Brown Trout in southern Appalachian streams. Am. Midl. Nat. 117: 375-385.
- Edmunds, G. F. 1983. Ephemeroptera, p. 94-125. *In R. Merritt & K. W. Cummins (eds.)*. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt, Iowa. 722 p.
- Elliot, J. M. 1973. The food of brown and rainbow trout (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. Oecologia (Berl.) 12:329-347.

- Flecker, A. S. 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: Evidence from neotropical streams. Ecology 73:438-448.
- Gines, H., G. Marcuzzi & F. Martin. 1952. Observaciones sobre las condiciones de vida de la trucha en los Andes. Memorias Sociedad Ciencias Naturales, La Salle, Caracas 12:159-200.
- Hirigoyen, J. P. 1976. La trucha en los Andes venezolanos. Ministerio Agricultura Cría-Oficina Nacional Pesca. Caracas. 83 p.
- Hoar, W. S. 1957. Endocrine organs, p. 245-321. In M. Brown (ed.). The physiology of fishes. Academic, Londres.
- Horton, P.A. 1961. The bionomics of Brown Trout in a Dartmoor stream. J. Anim. Ecol. 30: 311-338.
- Hynes, H. B. 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitis*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. J. Anim. Ecol. 19:36-39.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their aplication. J. Fish. Biol. 17:411-430.
- Hubert, W.A. & H.A. Rhodes. 1989. Food selection by trout in a subalpine stream. Hydrobiologia 178:225-231.
- Infante, O. & A. Rengifo. 1990. Hábitos alimenticios de la trucha arco iris, Salmo gairdneri, Richardson 1836, en el embalse de Agua Fría, Edo. Miranda, Venezuela. Acta Cien. Vene. 41: 114-121.
- Johnson, J.H. & N. H. Ringler. 1980. Diets of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) relative to prey availability. Can. J. Zool. 58:553-558.
- Kelly-Quinn, M. & J.J. Bracken. 1990. A seasonal analysis of the diet and feeding dynamics of brown trout, Salmo trutta L., in small nursery stream. Aquacult. Fish. Manag. 21:107-124.
- León, J.I. 1975. Manual de truchicultura. Dirección de Desarrollo Pesquero-Ministerio Agricultura y Cria, Caracas. 112 p.
- Nebiolo, E. 1982. Composición y estructura de la ictiofauna de las cuencas media y alta del río Chama, Mérida. Tesis Lic. en Biología. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. 151 p. Needham, J. & P.
- Needham. 1962. A guide to the study of fresh-water biology. Holden-Day, San Francisco, CA 107 p.
- Prejs, A. & G. Colomine 1981. Métodos para el estudio de los alimentos y las relaciones tróficas de los peces. Universidad Central de Venezuela, Instituto de Zoología Tropical. 121 p.
- Reynolds, J. 1983. Electrofishing, p. 147-163. In L. A. Nielsen & D. L. Jhonson (eds.). Fisheries Tecni-

- ques, The American Fisheries Society. Bethesda, Maryland.
- Ross, H. 1959. Introduction to aquatic insects, p. 902-907.
 In W.T. Edmondson (ed.). Fresh-water biology. Wiley,
 Washington 1248 p.
- Ruiz-Campos, M.C.G. & P. Cota-Serrano. 1992. Ecología alimenticia de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss* Nelsoni) del arroyo San Rafael, Sierra San Pedro
- Mártir, Baja California, México. Southwest.Nat. 37: 166-177.
- Tippets, W. E. & P.B. Moyle. 1978. Epibhentic feeding by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in the McCloud River, California. J. Anim. Ecol. 47:549-559.
- Welch, P. S. 1948. Bottom-Fauna methods, p. 299-326. *In* Limnological methods. McGraw Hill, New York.