

# Dieta y posición trófica del paiche (*Arapaima gigas*) en lagunas meándricas de la Amazonia boliviana

Diet and trophic position of paiche (*Arapaima gigas*) in oxbow lakes (Bolivian Amazon)

Sergio VILLAFAN<sup>1\*</sup>, Fátima AGUILAR<sup>1</sup>, Daniel BARROZO<sup>1</sup>, Adalid ARGOTE<sup>1</sup>, Dennis LIZARRO<sup>2</sup>, Mabel MALDONADO<sup>3</sup>, Joachim CAROLSFELD<sup>4</sup>, Paul A. VAN DAMME<sup>1</sup>, Fernando M. CARVAJAL-VALLEJOS<sup>1,3,5</sup>

## ARTÍCULO CIENTÍFICO/ RESEARCH ARTICLE

**Citación/ Citation:** Villafan S., Aguilar F., Barrozo D., Argote A., Lizarro D., Maldonado M., Carolsfeld J., Van Damme P. A., Carvajal-Vallejos F.M. (2020). Dieta y posición trófica del paiche (*Arapaima gigas*) en lagunas meándricas de la Amazonia boliviana. *Hidrobiología Neotropical y Conservación Acuática*, 1 (1): 42-58

**Recibido/Received:** 26 de Marzo 2018/26 March 2018  
**Aceptado/Accepted:** 1 de Agosto 2019/1 August 2019  
**Publicado/Published:** Junio/ June 2020

Copyright: © Editorial INIA

Acceso abierto/Open access article



<sup>1</sup>Asociación FAUNAGUA (Instituto de Investigaciones Aplicadas de Recursos del Agua), final Av. Max Fernández s/n, Cochabamba, Estado Plurinacional de Bolivia.

<sup>2</sup>Centro de Investigación de Recursos Acuáticos (CIRA), Universidad Autónoma del Beni "José Ballivián" (UAB-JB), Campus "Dr. Hernán Melgar Justiniano", Trinidad, Beni, Estado Plurinacional de Bolivia.

<sup>3</sup>Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos (ULRA), Universidad Mayor de San Simón (UMSS), calle Sucre y Parque La Torre s/n, Telf. (+591 4) 4235622, Cochabamba, Estado Plurinacional de Bolivia.

<sup>4</sup>World Fisheries Trust (WFT), 434 Russell Street, Victoria, BC V9A 3X3, Canada.

<sup>5</sup>Museo de Historia Natural Alcide d'Orbigny, Av. Potosí #1458, Telf. (+591 4) 4486969, zona Queru Queru, Cochabamba, Estado Plurinacional de Bolivia.

\* Autor para la correspondencia: [sergiovillafancoca@gmail.com](mailto:sergiovillafancoca@gmail.com)

## RESUMEN

El paiche (*Arapaima gigas*) es el pez con escamas más grande de la cuenca del Amazonas. Es conocido en su medio natural (Brasil, Perú) por su voracidad y hábitos piscívoros, pero se desconoce la dieta y nivel trófico de las poblaciones que ingresaron desde territorio peruano a través del río Madre de Dios y que se establecieron en Bolivia. El objetivo del presente trabajo fue determinar la dieta y el nivel trófico del paiche en lagunas de los ríos Madre de Dios y Beni, durante el periodo de aguas bajas (2011–2013). Se colectaron 253 estómagos de ejemplares con longitud estándar (LE) entre 44.4 y 236.0 cm y se identificaron las presas hasta el nivel de orden o familia. La dieta fue descrita usando los índices Frecuencia de Ocurrencia (%FO), Frecuencia Numérica (%N), Frecuencia Gravimétrica (%G), y de Importancia Relativa Presa Específico (%SPIRI). Para determinar el nivel trófico se calculó el Índice Intestinal (Ii) y el valor de TROPH (o NT). Los resultados indican que la dieta se compone principalmente de peces (%SPIRI=45.27%), material vegetal e invertebrados (%SPIRI=5.54%). Se observaron diferencias entre las clases de tamaño considerando ítems específicos (excepto 81–100 vs. 101–120 cm LE), pero no entre sexos. Los resultados de la dieta, el Ii, y el NT calculado, sugieren que el paiche, en lagunas de los

ríos Madre de Dios y Beni, corresponde a un nivel trófico omnívoro con preferencia por los peces.

**Palabras clave:** Cuenca Amazónica boliviana, pez invasor, especie introducida, omnívoro, Osteoglossiformes.

## ABSTRACT

The paiche (*Arapaima gigas*) is the largest scaled fish from the Amazon basin. Whereas in its natural environment (Brazil, Peru) it is known for its voracity and piscivorous habits, the diet and trophic level of the populations that were introduced in southern Peru (Madre de Dios river basin) and from there invaded Bolivia were unknown. The aim of this study was to determine the trophic level of paiche in oxbow lakes of the Madre de Dios and Beni river basins during the low water periods of 2011–2013. 253 stomachs were collected from specimens measuring between 44.4 and 236.0 standard length. Gut contents were examined and items were identified at family or order taxonomic level. The diet was described using the following indexes: frequency of occurrence (FO%), numerical frequency (N%), gravimetric frequency (G%), and prey-specific index of relative importance (%SPIRI). To determine the trophic level, average length of intestine (li) and TROPH (or NT) values were calculated. The diet was mainly composed of fish (%SPIRI =45.27%), plant material and invertebrates (%SPIRI=5.54%). Significant differences between size classes (except 81–100 vs. 101–120 cm SL), considering specific items, were observed, but not between sexes. Diet composition, length of the intestine, and TROPH value suggest that the paiche has omnivorous habits in oxbow lakes of the Madre de Dios and Beni river basins.

**Keywords:** Bolivian Amazon basin, invasive fish species, introduced species, omnivorous, Osteoglossiformes.

## INTRODUCCIÓN

*Arapaima gigas* (Schinz 1822) es considerado el pez con escamas más grande de la Cuenca Amazónica, llegando a medir más de tres metros de longitud total y 200 kg en peso (Ferraris 2003, Berra 2007). En Bolivia, el ejemplar de mayor longitud que se ha registrado es de 2.5 m (Moura 2013). Pertenece al orden Osteoglossiformes, grupo de peces caracterizado por tener la lengua sostenida por un hueso (Ferraris 2003, Nelson 2006). De manera natural, su distribución abarca parte de las Guyanas

y el eje principal de los sistemas Ucayalí-Amazonas y Tocantins en Brasil, Perú, Colombia, Ecuador y Venezuela (Imbiriba 2001), cubriendo un área estimada de 2 000 000 km<sup>2</sup> (Ferraris 2003). Hasta hace pocos años estaba considerado como la única especie del género y la familia Arapaimidae, pero recientemente se han reconocido y descrito otras especies (Stewart 2013a,b). En Brasil y Colombia la especie es comúnmente denominada como pirarucú, mientras que en Perú, Ecuador y Venezuela como paiche, y como arapaima en Guyanas.

*A. gigas* ha sido caracterizado como un pez depredador muy activo, alimentándose en toda la columna de agua (Hurtado 1998, Castello 2001, Franco 2005). Estudios realizados en su medio natural muestran que la especie se alimenta principalmente de peces pequeños. El volumen de presas que ingiere representaría 3 - 5% de su peso vivo durante la fase de crecimiento inicial. Se ha visto que, preferentemente, se alimentan de las familias Characidae, Cichlidae, Prochilodontidae, Anostomidae y Loricariidae (Fontenele & Vasconcelos 1982, Rebaza *et al.* 1999, Bocanegra *et al.* 2006). Sin embargo, también se ha reportado la presencia de restos vegetales e invertebrados como parte de su dieta (Sánchez 1961, Hurtado 1998, Lima & Batista 2012).

El grupo de los Osteoglossiformes no forma parte de la fauna nativa de Bolivia, al igual que algunos otros grupos de vertebrados acuáticos presentes en la parte media y baja de la Cuenca Amazónica (Carvajal-Vallejos *et al.* 2011). Se ha sugerido que la serie de rápidos (cachuelas) en un tramo de 300 km sobre el eje Mamoré-Madera entre Guayaramerín (Bolivia) y Porto Velho (Brasil) actuó como barrera natural para que Arapaima y otros organismos acuáticos no estén presentes en el actual territorio boliviano (Cuenca alta del río Madera) (Carvajal-Vallejos *et al.* 2011).

La introducción de *A. gigas* se produjo a mediados de los años 60, cuando ejemplares de esta especie fueron introducidos voluntariamente a las lagunas Sandoval y Valencia (sistema del río Madre de Dios), en las proximidades de la comunidad peruana de Puerto Maldonado a 60 km de la frontera con Bolivia (Carvajal-Vallejos *et al.* 2011), como parte de una iniciativa de piscicultura incipiente. El confinamiento y control precario de los ejemplares en aquellos cuerpos de agua permitió el escape de la especie al medio natural y su posterior desplazamiento hacia aguas abajo. A partir de ese momento, el paiche comenzó un proceso de expansión exitoso hacia territorio boliviano donde los ambientes lénticos (p.e. lagunas meándricas) y otros hábitats propicios para el desarrollo del paiche (p.e. arroyos), son abundantes en comparación a la porción peruana (Carvajal-Vallejos *et al.* 2011, Miranda-Chumacero *et al.* 2012).

La introducción de nuevas especies en ambientes acuáticos puede contribuir a las economías locales o regionales pero también puede causar cambios desproporcionados en las comunidades biológicas cuando sucede de manera descontrolada (Moyle & Light 1996, Hufbauer & Torchin 2007, Valdés 2009). Por lo tanto, es importante conocer la ecología y biología de las especies introducidas para poder estimar sus impactos potenciales (depredación, competencia, hibridación, transferencia de enfermedades, modificación del hábitat, entre otros) que podrían desencadenarse si se tornan invasivas en los hábitats y que colonizan de manera voluntaria (deliberada) o accidental.

Se sabe poco sobre los impactos negativos que el paiche (especie identificada en Bolivia como *A. gigas*) podría estar causando en los ecosistemas acuáticos de la Cuenca Amazónica Boliviana, por la dificultad que implica este tipo de investigaciones. Sin embargo, estudios realizados en Brasil han mostrado que su presencia en ríos que antiguamente no formaban parte de su hábitat natural ha producido una disminución y hasta extinción de especies de peces locales (Menezes 1951). Aunque los efectos socioeconómicos como nuevo recurso pesquero son más evidentes y han sido descritos recientemente (Carvajal-Vallejos *et al.* 2011), el conocimiento sobre sus rasgos biológicos y ecológicos todavía permanece desconocido. Debido a esto y con el fin de contribuir al conocimiento sobre el rol que estaría jugando esta especie introducida en los ecosistemas acuáticos de Bolivia, el presente estudio tuvo como objetivo determinar la dieta y el nivel trófico del paiche en lagos de los ríos Madre de Dios y Beni, durante el periodo de aguas bajas (2011–2013).

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Identificación taxonómica del paiche en Bolivia

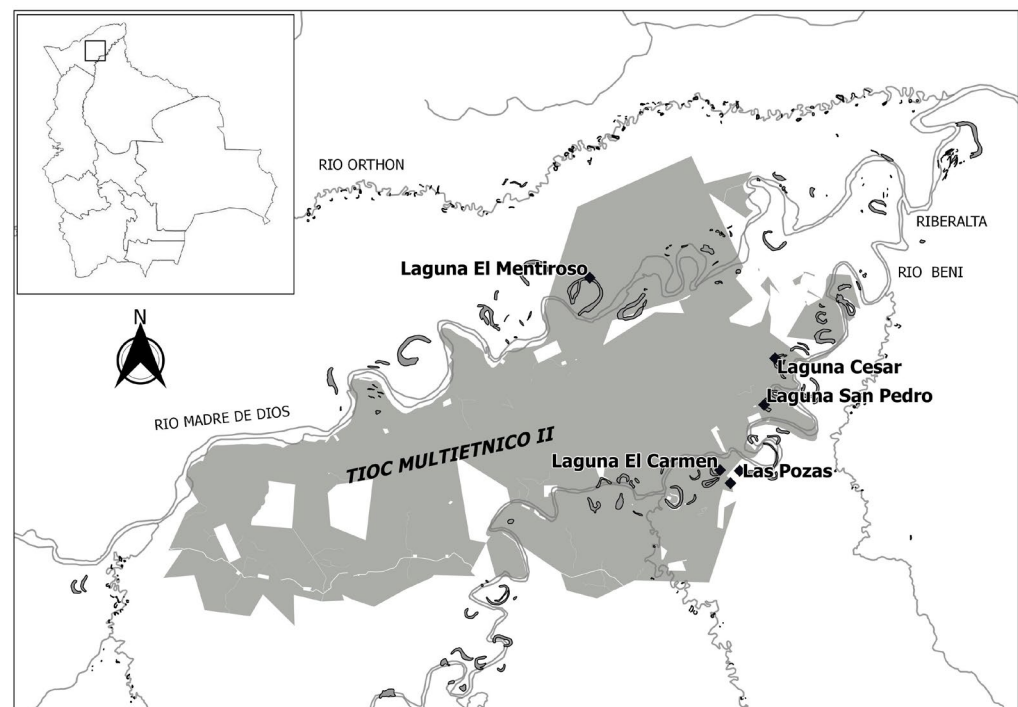
Según los trabajos de Stewart (2013a, b), existen al menos cuatro especies en el género *Arapaima* en ríos de Sudamérica. Esta información ha generado incertidumbre sobre la identidad de la especie presente en la Cuenca Amazónica Boliviana debido a que no se tienen estudios precisos para su identificación. Sin embargo, a través de la examinación de ejemplares de la Colección Ictiológica UMSS-Museo d'Orbingy (Cochabamba) por D. Stewart y uno de los autores del presente estudio (FMCV), se observó que los especímenes poseen afinidad morfológica con la especie *Arapaima gigas*, y se considera provisionalmente esta denominación para la especie en el presente estudio.

### Área de estudio

El estudio se realizó en lagunas permanentes (El Mentiroso, San Pedro, El Carmen), una laguna temporal (Las Pozas), y un arroyo (San Luis), ubicados al norte de la CAB dentro el Territorio Indígena Originario Campesino (TIOC) Territorio Indígena Multiétnico II (TIM II). La laguna El Mentiroso (-11,09968 S/-66,57156 O), se encuentra en la cuenca del río Madre de Dios, cercano a la comunidad indígena de Trinidacito, departamento de Pando. Las lagunas San Pedro (-11,27870 S/-66,3036 O), Cesar (-11,21808 S/-66,29128 W), El Carmen (-11,388674 S/-66,375265 O), Las Pozas (-11,38843 S/-66,36533 O), y el arroyo San Luis (-11,405881 S/-66,369054 O), pertenecen a la cuenca del río Beni, en los departamentos de Pando (dos primeros) y Beni (tres últimos) (Fig. 1). Todos estos cuerpos de agua se encuentran a una elevación promedio de 140 m.

Tanto la cuenca baja del río Madre de Dios como del río Beni pertenecen al sistema río-llanura de inundación, sujetos a un bioclima pluviestacional (Navarro & Maldonado 2002). Las partes bajas de ambos ríos son un mosaico complejo de

formas originadas por la actividad fluvial, donde se combinan terrazas aluviales, albardones, llanuras de colmatación, cauces fluviales activos y abandonados. Gran parte de la superficie de esta zona se inunda de forma ocasional, estacional o permanente. Existen numerosas lagunas de origen tectónico o fluvial (meandros abandonados) (Crespo & Van Damme 2011). El régimen hidrológico de estos ríos es monomodal, con una estación húmeda y de aguas altas (enero-marzo) y una estación seca y de aguas bajas (julio-septiembre) bien marcadas, siguiendo el régimen de precipitaciones. El caudal máximo se produce por lo general el mes de febrero y la inundación de la planicie comienza entre diciembre-enero (Molina & Vauchel 2011).



**FIGURA 1.** Localización de los sitios de colecta de paiche (*Arapaima gigas*) en los sistemas de los ríos Beni y Madre de Dios (Cuenca Amazónica Boliviana), durante el periodo de aguas bajas de los años 2011-2013.

## Colecta de muestras

Se colectaron 253 ejemplares de paiche durante el periodo de aguas bajas, momento en que la especie suele concentrarse en lagunas y arroyos de la región. En la cuenca del río Madre de Dios se realizaron tres campañas en la laguna El Mentiroso durante octubre 2011, julio-agosto 2012 y junio-julio 2013, y se colectaron 238 muestras. En la cuenca del río Beni el muestreo se realizó durante octubre 2011 y mayo 2012 en las lagunas San Pedro, El Carmen, Cesar, las Pozas y en el arroyo San Luis, y se colectaron 15 muestras. Del total de estómagos colectados, 177 presentaron contenidos estomacales (166 Madre de Dios, 11 Beni). Se identificaron un total de 97 hembras (H) y 70 machos (M) (94 H y 62 M Madre de Dios, 8 M y

3 H Beni); los 10 ejemplares restantes no pudieron ser identificados debido a que la gónada fue dañada o eliminada durante el proceso de corte y/o eviscerado. El sexo fue determinado por observación directa de la gónada (Núñez-Rodríguez *et al.* 2011).

### Ítems en la dieta

El contenido estomacal fue separado en cuatro ítems principales: a) peces: ya sean peces semidigeridos, escamas, huesos (vértebras, opérculos, espinas, maxilares, columnas vertebrales y dientes); b) invertebrados: restos de insectos y crustáceos; c) restos vegetales: semillas, hojas, plantas semidigeridas y materia vegetal fragmentado; d) restos digeridos: grasa, arena, piedras y lodo.

Los peces e invertebrados fueron identificados al nivel taxonómico más bajo posible. Para los peces se utilizaron las claves de Géry (1977) y Lauzanne & Loubens (1985), y para los invertebrados el trabajo de Merritt & Cummins (2009). Los restos vegetales (hojas, madera y semillas) no fueron identificados por encontrarse fragmentados, no contener caracteres diagnósticos y/o tener un grado de digestión avanzado.

### Determinación de la dieta

La dieta fue determinada mediante el análisis de contenido estomacal, lo que implica la determinación cualitativa y cuantitativa de los contenidos presentes en el estómago de cada uno de los ejemplares (Tresierra & Culquichicón 1993). Para determinar el grado de llenado de los estómagos se calculó el Índice de Repleción (IR) con las siguientes categorías: estómago vacío:  $0 < IR < 1$ ; estómago semilleno:  $1 < IR < 3,3$ ; estómago lleno:  $IR > 3,3$  (Hyslop 1980).

La dieta fue descrita utilizando los índices de Frecuencia de Ocurrencia (%FO), Frecuencia Numérica (%N), Frecuencia Gravimétrica (%G) y de Importancia Relativa Presa Específico (%SPIRI). Según el FO% los ítems pueden ser categorizados siguiendo los siguientes parámetros: %FO < 10%: alimento accidental;  $10\% < \text{FO} < 50\%$ : alimento secundario; %FO > 50%: alimento preferencial (Hyslop 1980). El %N se calculó de acuerdo a Hyslop (1980) y el %G de acuerdo a Tresierra & Culquichicón (1993). El %SPIRI es una modificación al Índice de Importancia Relativa (IRI) de Pinkas *et al.* (1971) (Brown *et al.* 2012). Esta modificación disminuye el efecto de los índices %FO, %N, %G considerados individualmente y los valores se expresan en términos porcentuales.

Para conocer la variación de la dieta del paiche, se agrupó a los individuos por sistemas, clases de tamaño (LE con 20 cm de variación), y sexo (H y M). La similitud entre las clases de tamaño fue evaluada con base en un análisis de agrupamiento (distancias euclidianas y método de agrupamiento de Ward), y el análisis de correlación de Spearman (Rho -  $\rho$ ) usando los valores de %SPIRI (nivel taxonómico más bajo) para clases de tamaño con al menos 10 individuos. La significancia de  $\rho$  entre clases de tamaño, para estimar si existe una correlación (no diferenciación), fue determinada mediante una prueba t-Student.

La longitud estándar de los peces que presentaron un menor grado de digestión fue considerada para determinar la preferencia de tamaños de presas que prefiere el paiche en su dieta.

Todas las pruebas estadísticas fueron aplicadas a la muestra del sistema Madre de Dios, pero parcialmente a la muestra del sistema Beni por constituirse de un número reducido de ejemplares (11).

## Determinación del gremio trófico

Un gremio trófico se entiende como el grupo de especies que explotan una clase de recursos de manera similar (Root 1967), lo cual ofrece la posibilidad de dividir una comunidad en grupos funcionales (Garrison & Link 2000). Así, la determinación del gremio trófico fue realizada mediante la longitud del intestino (índice intestinal), que se relaciona a los hábitos alimenticios de los peces (Kramer & Bryant 1995a, b), y el Nivel Trófico (NT o TROPH), que se basa en los NT de las presas (Froese & Pauly 2013).

Se obtuvo el Índice Intestinal ( $I_i$ ) de Nikolsky (1963) que indica  $I_i < 1$ , carnívoro;  $1 < I_i < 2$ , omnívoro,  $I_i > 2$ , herbívoro.

Los valores de NT de los peces presa fueron extraídos de FishBase (Froese & Pauly 2013), y de los ítems restantes (invertebrados y restos vegetales) fueron calculados siguiendo la fórmula:  $NT = 1 +$  la media del NT de los ítems alimenticios que ingieren según la literatura (Ribera *et al.* 2013). Los productores primarios tienen un NT de 1 (todos vegetales), por lo que si una especie se alimenta de vegetales su NT tendrá un valor de dos ( $1 + (1/1) = 2$ ). Si una especie se alimenta de vegetales y consumidores primarios (p.e. microinvertebrados) tendrá un valor de 2.5 ( $1 + ((1+2)/2) = 2.5$ ) (Froese & Pauly 2013). La clasificación del valor de NT del paiche se basó en Stergiou & Karpouzi (2002), quienes indican  $NT = 2.0 - 2.1$  (peces herbívoros);  $NT = 2.2 - 3.7$  (peces omnívoros);  $NT = 3.7 - 4.5$  (peces carnívoros).

## RESULTADOS

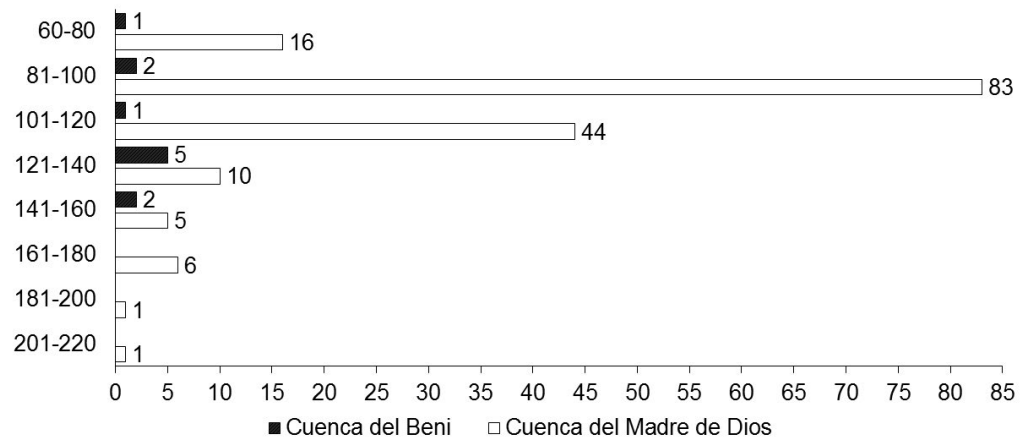
### Tallas y grado de repleción

Los ejemplares del sistema Madre de Dios con contenidos estomacales (166) tuvieron una LE promedio de  $109.85 \pm 29.94$  cm, con una máxima de 223.5 cm y una mínima de 65.5 cm, siendo la mayor parte de los ejemplares de 80- 120 cm.

Los ejemplares del río Beni (11) presentaron una LE promedio de  $126.5 \pm 21.64$  cm, con una máxima de 156.5 cm y una mínima de 21.64 cm. La mayor parte de los ejemplares examinados estuvieron entre 120 y 140 cm (Fig. 2).

Los valores de IR fueron bajos en ambas cuencas (Madre de Dios -  $IR = 0.25 \pm 0.21$ ; Beni -  $IR = 0.21 \pm 0.13$ ), estos valores indican que los estómagos se encontraban vacíos.

**FIGURA 2.** Distribución de frecuencias por clases de tamaño de los paiches (*Arapaima gigas*) colectados durante el periodo de aguas bajas de los años 2011-2013 en los sistemas de los ríos Madre de Dios (Laguna El Mentiroso) y Beni (lagunas San Pedro, Las Pozas, Cesar y arroyo San Luis). El valor a lado de las barras se refiere al número de individuos dentro la clase de tamaño respectiva



### Dieta

El análisis de los 177 contenidos estomacales indica que el paiche presenta una dieta compuesta por peces, invertebrados y vegetales. El ítem peces fue el más importante y el único categorizado como primario, tanto en lagunas del río Madre de Dios (%SPIRI = 45.2) como del río Beni (%SPIRI = 48.7). Se identificaron cinco órdenes, 14 familias y 13 especies de peces, así como cuatro órdenes y siete familias de invertebrados en ambos sistemas. En el río Madre de Dios se identificaron cinco órdenes, 12 familias, 17 géneros y 10 especies de peces; cuatro órdenes y siete familias de invertebrados. En el río Beni se encontraron tres órdenes, ocho familias, seis géneros y cuatro especies de peces; un orden y una familia de invertebrados. El orden Characiformes, con las familias Curimatidae y Characidae, fue el más representativo en ambos sistemas (Tabla 1). Los restos vegetales y los peces fueron los más frecuentes (%FO), mientras que los peces y restos digeridos, los más importantes en términos de peso (%G) (Tabla 1).

**TABLA 1.** Índices de Frecuencia de Ocurrencia (FO%), Frecuencia Gravimétrica (G%), Frecuencia Numérica (%N), e Importancia Relativa Presa Específico (SPIRI %) de los ítems (clase, orden y familia) consumidos por el paiche (*Arapaima gigas*) en las lagunas El Mentiroso (río Madre de Dios), San Pedro, Las Pozas, Cesar

Ítems alimenticios	Madre de Dios			
	%FO	%G	%N	%SPIRI
<b>INVERTEBRADOS</b>	21.69	0.97	10.11	5.54
<b>Coleoptera</b>	10.84	0.09	3.56	1.82
Dytiscidae	0.60	0.01	0.19	0.10
Hydrophilidae	1.81	0.01	0.56	0.28
Sphaeriusidae	1.81	0.01	0.56	0.28
Coleoptera	7.23	0.07	2.25	1.16
Hemiptera	6.02	0.26	2.25	1.26
Belostomatidae	4.22	0.26	1.69	0.97
Naucoridae	0.60	0.01	0.19	0.09
Hemiptera	1.20	0.01	0.37	0.19
<b>Odonata (Libellulidae)</b>	1.81	0.01	0.56	0.28
<b>Restos de insectos</b>	1.81	0.03	0.56	0.29



y el arroyo San Luis (río Beni), durante el periodo de aguas bajas de los años 2011-2013. AD: Ausencia de datos numéricos contables.

Ítems alimenticios	Madre de Dios			
	%FO	%G	%N	%SPIRI
<b>Decapoda</b>	7.83	0.58	2.62	1.60
Trichodactylidae	3.01	0.36	0.94	0.65
Decapoda no identificado	4.82	0.23	1.69	0.96
<b>Mollusca (Clase Bivalvia)</b>	1.81	0.01	0.56	0.28
<b>PECES</b>	84.34	53.07	37.27	45.17
<b>Characiformes</b>	22.29	13.84	9.93	11.88
Anostomidae	0.60	0.17	0.19	0.18
Characidae	10.24	2.62	5.24	3.93
Curimatidae	7.23	9.96	2.43	6.20
Erythrinidae	0.60	0.28	0.19	0.23
Characiformes no identificado	4.22	0.65	1.87	1.26
<b>Clupeiformes (Pristigasteridae)</b>	0.60	0.17	0.19	0.18
<b>Gymnotiformes</b>	1.81	0.55	0.19	0.65
Gymnotidae	0.60	0.42	0.75	0.30
Sternopygidae	0.60	0.09	0.37	0.23
<b>Perciformes (Cichlidae)</b>	4.82	0.42	1.50	0.96
<b>Siluriformes</b>	6.02	0.87	1.87	1.37
Callichthyidae	0.60	0.02	0.19	0.10
Heptapteridae	0.60	0.04	0.19	0.11
Loricariidae	1.20	0.46	0.37	0.42
Pimelodidae	0.60	0.12	0.19	0.15
Siluriforme no identificado	3.01	0.24	0.94	0.59
<b>Restos de peces</b>	74.10	37.39	23.03	30.21
<b>Restos vegetales</b>	89.16	7.16	AD	AD
<b>Restos digeridos</b>	80.12	38.80	24.91	31.85

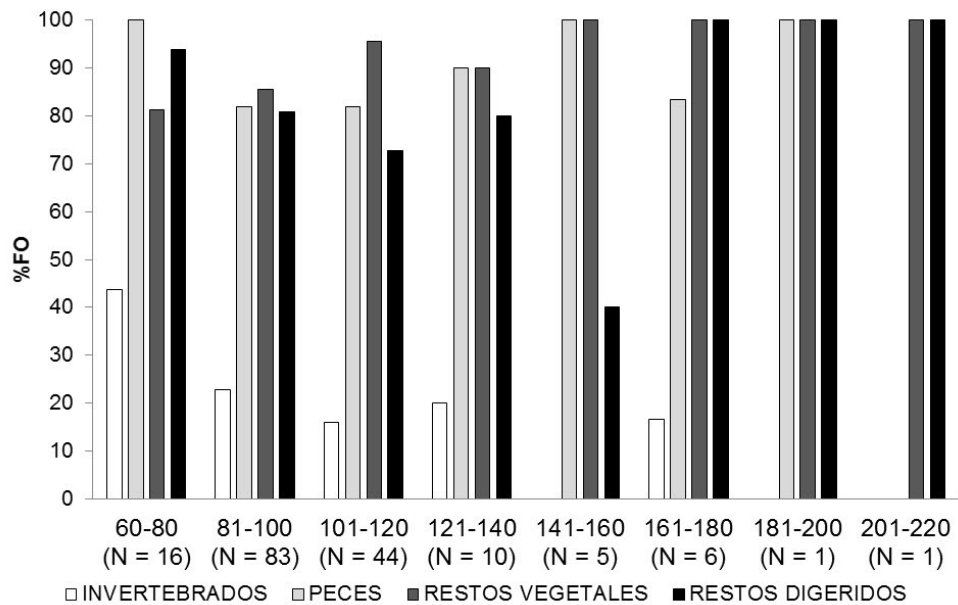
Ítems alimenticios	Beni			
	%FO	%G	%N	%SPIRI
<b>INVERTEBRADOS</b>	18.18	0.20	4.35	2.28
<b>Hemiptera (Belostomatidae)</b>	18.18	0.20	4.35	2.28
<b>PECES</b>	90.91	49.58	47.83	48.70
<b>Characiformes</b>	27.27	22.16	10.87	16.52
Characidae	9.09	2.82	2.17	2.49
Curimatidae	9.09	2.81	4.35	3.58
Erythrinidae	9.09	1.79	2.17	1.98
Serrasalvide	9.09	0.10	2.17	1.13
<b>Perciformes (Cichlidae)</b>	18.18	0.06	4.35	2.20
<b>Siluriformes</b>	36.36	1.90	13.04	7.47
Auchenipteridae	9.09	1.90	2.17	2.04
Callichthyidae	9.09	5.98	2.17	4.08
Siluriforme no identificado	36.36	0.89	8.70	4.79
<b>Restos de peces</b>	81.82	18.59	19.57	19.08
<b>Restos digeridos</b>	100.0	44.56	23.91	34.24
<b>Restos vegetales</b>	100.0	5.66	AD	AD

Se observó que el paiche tiene una preferencia por peces pequeños en relación a su tamaño. Los peces ingeridos tuvieron entre 3.7 y 19.7 cm de LE, siendo éstos menores al 15% de la LE del paiche donde fueron encontrados.

### Dieta según el tamaño

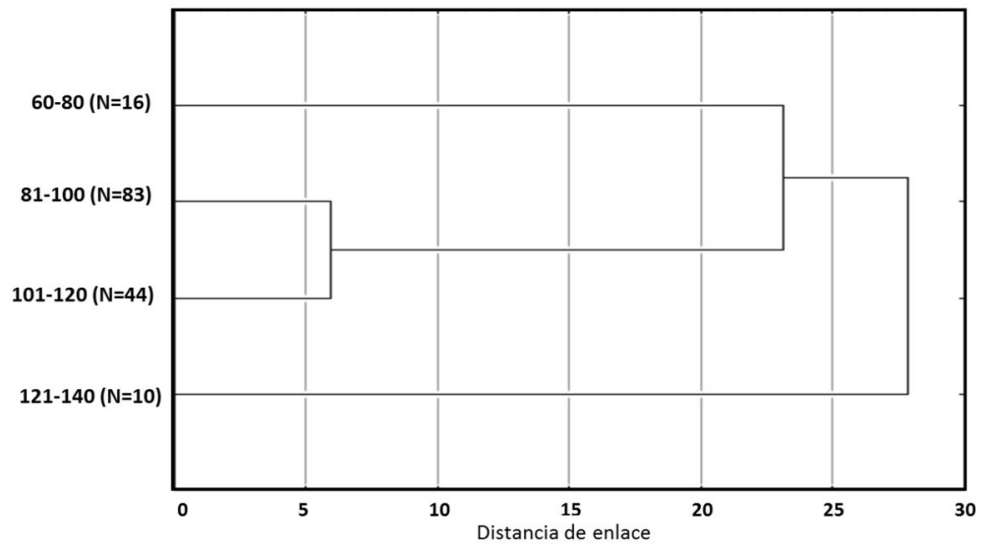
La composición de la dieta a nivel de ítems generales mostró un mismo patrón en todas las clases de tamaño, donde los restos vegetales y los peces tuvieron un valor elevado de %FO (Fig. 3). A nivel de ítems específicos la dieta fue diferente entre las distintas clases de tamaño, excepto entre las clases de tamaño 81-100 y 101-120 cm, en las cuales se concentró el mayor número de ejemplares estudiados. En las tallas mayores (181-220 cm), la composición cambió abruptamente debido a la ausencia de algunos ítems alimenticios. Se observó que los invertebrados desaparecen en las tallas de 141-220 cm, con excepción de la clase 161-180 cm (Fig. 3).

**FIGURA 3.** Frecuencia de Ocurrencia (FO%) de los ítems principales encontrados para las distintas clases de tamaño de paiche (*Arapaima gigas*) en la laguna El Mentiroso del río Madre de Dios, durante el periodo de aguas bajas de los años 2011-2013.



El análisis de agrupamiento mostró que existe la mayor similitud entre las clases de tamaño 81-100 y 101-120 cm (Fig. 4). Las clases restantes conformaron grupos diferenciados a una distancia media. El coeficiente de Spearman reflejó la misma situación, mostrando que hay una fuerte correlación entre las clases de tamaño 81-100 y 101-120 ( $\rho = 1$ ;  $p < 0.01$ ) (Tabla 2).

**FIGURA 4.** Árbol de similitud elaborado en base a la dieta específica de cada clase de tamaño de paiche (*Arapaima gigas*), considerando distancias euclidianas y el método de agrupamiento de Ward. Se agruparon las clases de tamaño con un número de observaciones de al menos 10 ejemplares.

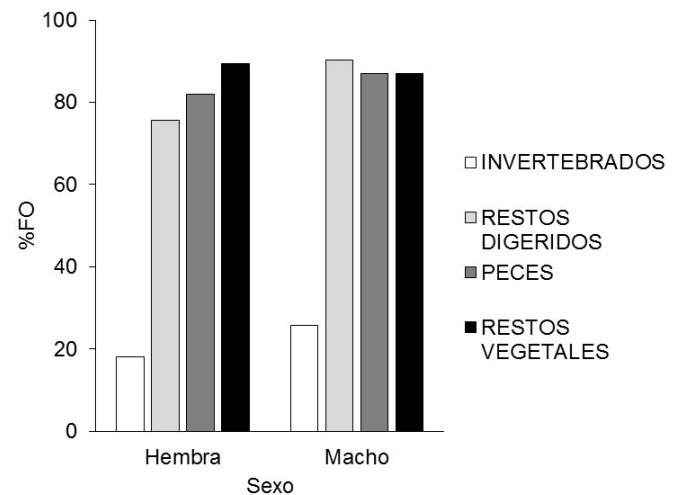


**TABLA 1.** Coeficiente de correlación de Spearman (Rho) para determinar la (di)similitud de la dieta entre clases de tamaño de paiche ( $\geq 10$  individuos) capturados en la laguna El Mentiroso del río Madre de Dios durante el periodo de aguas bajas de los años 2011-2013. t: valor de la prueba t-Student; pv: p-valor, probabilidad de aceptar la hipótesis nula de no correlación; gl: Grados de libertad; \*: significativo al 95% de confianza; \*\*: significativo al 99% de confianza.

		81-100 (N = 83)	101-120 (N = 44)	121-140 (N = 10)
<b>60-80 (N = 16)</b>	Rho	0.45	-0.24	-0.39
	t	2.43	-1.92	-3.31
	$p_v$	0.02*	0.20	0.08
	Gl	27	28	19
<b>81-100</b>	Rho		1.00	0.11
	T		59.03	-0.45
	$p_v$		0.00**	0.56
<b>101-120</b>	Gl		24	26
	Rho			0.01
	T			-0.77
	pv			0.94
	Gl			22

En términos de %FO, a nivel de ítems generales, se observó que ambos sexos se alimentan de los mismos ítems en proporciones similares (Fig. 5). A nivel de ítems específicos, el coeficiente de Spearman reflejó que existe una correlación positiva entre sexos ( $\rho = 0.58$ ;  $p < 0.01$ ).

**FIGURA 5.** Frecuencia de Ocurrencia (%FO) de los principales ítems encontrados por sexo de paiche en la laguna El Mentirioso del río Madre de Dios, durante el periodo de aguas bajas de los años 2011-2013.



### Gremio trófico

El valor del Índice intestinal (Ii) fue de  $1.48 \pm 0.13$ . Este valor indica que el paiche corresponde al gremio trófico de los omnívoros.

El NT o TROPH calculado fue de 3.8 y corresponde a los carnívoros; se encuentra próxima al umbral entre especies omnívoras y carnívoras ( $2.9 < \text{TROPH} < 3.7$  para omnívoros y  $3.7 < \text{TROPH} < 4.5$  para carnívoros).

## DISCUSIÓN

Los valores de IR observados sugieren que los estómagos de paiche deberían ser considerados como vacíos ( $\text{IR} < 0,5$ ). Estos resultados podrían responder a la rápida digestión y evacuación del alimento que caracteriza a organismos carnívoros y omnívoros (Lagler *et al.* 1984, Rotta 2003). Puesto que los ejemplares fueron capturados sin considerar sus horarios de alimentación, el contenido estomacal ya habría sido completamente digerido. Alternativamente, estos valores bajos se pueden deber al regurgitamiento de alimento que una buena parte de los ejemplares habrían sufrido por el estrés ocasionado durante la captura (Díaz & Soto 1988). Estos sucesos podrían explicar el estado de los estómagos observados, similar a lo encontrado por Hurtado (1998) en Perú, quien observó una elevada cantidad de estómagos vacíos. La avanzada digestión observada en los contenidos estomacales de paiche es un factor que debe ser considerado en futuros estudios sobre sus hábitos alimenticios en ambientes naturales, de manera que se pueda realizar capturas durante las horas de mayor actividad alimenticia y se evite el regurgitamiento durante la colecta.

Los resultados de este trabajo mostraron que peces de mediano y pequeño porte forman parte de la dieta del paiche, principalmente aquellas especies de

las familias Curimatidae y Characidae (orden Characiformes). Estas observaciones concuerdan con Bocanegra (2006), Alfaro *et al.* (1999) y Moura (2013), que afirman la importancia de estas familias en la dieta del paiche. Sin embargo, estos autores también mencionan a la familia Loricariidae como una de las más importantes. En el mismo sentido, Hurtado (1998) indica que el paiche tiene preferencia por los peces “cascudos” (loricáridos), pero difiere de nuestros resultados porque no se encontró preferencia por esta familia en las muestras analizadas. Esta diferencia podría deberse a la variación de la composición en las comunidades de peces presentes en las lagunas que depende de las fluctuaciones hidrológicas, tan predominantes en la región Amazónica. En época de aguas bajas (retroceso de las aguas) los peces suelen concentrarse en las lagunas de várzea y la oferta alimenticia para el paiche aumentaría, sobre todo en la columna de agua. Debido a esto, el paiche podría alimentarse preferentemente de los peces pelágicos y no tanto así de los bentónicos, como los loricáridos. Otro motivo de esta variación, podría deberse a la composición específica y abundancia de las especies presa en los ecosistemas donde se realizó el estudio. La composición de la dieta dependería de la oferta (abundancia) de las especies presas, más que de la preferencia alimenticia de la especie por cierto tipo de peces.

Estudios realizados en Brasil, Venezuela, Perú y Colombia reconocen al paiche como una especie estrictamente carnívora, con una preferencia piscívora (Sánchez 1961, Rebaza 1999, Queiroz 2000, Campos 2001, Saavedra *et al.* 2005, Moura 2013). Los resultados obtenidos en este trabajo indican que en la cuenca del río Madre de Dios (laguna El Mentiroso), la dieta del paiche presenta una elevada frecuencia de peces pero también de vegetales (%FO = 84.3 y 89.2, respectivamente). Los valores elevados de %FO indican que los vegetales no son ítems ocasionales (%FO < 10 para ser ocasionales) y que el paiche es una especie omnívora, contrario a los resultados de otras investigaciones que muestran al paiche como una especie estricta o preferentemente carnívora. Una reciente colecta de ejemplares de paiche realizada en los ríos Orthon y Manuripi en el departamento de Pando por un equipo del Centro de Investigación de Recursos Acuáticos de la Universidad Autónoma del Beni (CIRA-UAB), proporcionó información del contenido estomacal de 11 individuos capturados con tallas entre 65 y 149.5 cm. En los contenidos analizados, los peces fueron el ítem más frecuente en la dieta del paiche en relación a los otros (%FO = 80), en su mayoría carácidos y bagres (Dennis Lizarro *com. pers.*). El segundo ítem más importante encontrado en estos individuos fueron los vegetales con grandes cantidades de semillas de asaí (*Euterpe precatoria* Mart.) (%FO = 44), lo que confirma nuestras observaciones en lagunas de los ríos Madre de Dios y Beni.

Algunos estudios muestran que, además de peces, los reptiles también forman parte de la dieta del paiche (Queiroz 2000, Moura 2013). Durante la colecta, algunos pescadores locales mencionaron que el paiche se alimenta de todo lo que puede capturar. Así mismo, los pescadores indicaron que por lo general encuentran peces y frutos en los estómagos, pero también tortugas, serpientes y a veces aves. Sin embargo, estos taxones últimos no fueron encontrados en los contenidos estomacales durante el periodo de estudio (aguas bajas).

Sánchez (1961) y Hurtado (1998) describen al paiche como una especie carnívora con preferencia por los peces. Sin embargo, indican que restos vegetales fueron

encontrados dentro el contenido estomacal de una gran cantidad de estómagos. Por su parte Lima & Batista (2012), mediante encuestas a pescadores en Brasil, determinaron que hojas, semillas y algunas macrófitas son elementos de la dieta del paiche. Así mismo, Watson *et al.* (2013) y Carvalho *et al.* (2017), mediante estudios con isótopos estables y evaluando las características morfológicas del intestino (mayor al tamaño del cuerpo) y los dientes (ausencia de caniniformes típicos en depredadores), posicionan al paiche como una especie omnívora. El índice intestinal obtenido en el presente estudio ( $li = 1.48 \pm 0.13$ ) indica que el paiche es una especie omnívora, debido a que su intestino posee una longitud mayor a la de su cuerpo, confirmando la información presentada anteriormente. Sin embargo, algunos investigadores como Queiroz (2000) y Sánchez (1961) indican que no es correcto incluir los restos vegetales en la dieta debido al tipo de alimentación que tiene el paiche. Estos autores argumentan que la especie ingiere accidentalmente partes vegetales, abundantes en los cuerpos de agua amazónicos, al succionar e ingerir sus presas (p.e. peces).

El NT obtenido muestra un resultado en el mismo sentido que el li. Su valor (3.8) se encuentra dentro el gremio de los carnívoros por su preferencia por los peces, pero próximo al umbral con los omnívoros debido a la amplia variedad de ítems que consume, incluyendo vegetales..

Según Van Damme (2006), los pescadores del norte de Bolivia afirman que la introducción del paiche ha causado impactos negativos al medio ambiente, pudiendo ser la causa principal de una reducción en las poblaciones de peces nativos. Sin embargo, aún se sabe poco sobre los impactos negativos del paiche en las comunidades acuáticas de Bolivia. Por tanto, hay la necesidad de realizar investigaciones que proporcionen información suficiente para el desarrollo de políticas nacionales adecuadas a la gestión de esta especie introducida en el país.

Para ampliar el conocimiento sobre la dieta del paiche en Bolivia, se sugiere estudiar otros periodos hidrológicos (p.e. aguas altas), ampliar la extensión geográfica hacia otros sistemas (p.e. Orthon, Yata), y considerar mayor número de ejemplares en las tallas menores ( $0.5 \text{ m} <$ ) y mayores ( $> 2 \text{ m}$ ).

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue llevado a cabo con subvención del Centro Internacional de Investigación para el Desarrollo del Canadá (IDRC) con el soporte financiero del gobierno canadiense, proveído a través de los Asuntos Exteriores del Canadá (GAC). Un especial agradecimiento a la Central Indígena de la Región Amazónica de Bolivia (CIRABO) por su apoyo e interés para llevar a cabo el presente estudio, y a los pescadores de las comunidades del TIOC TIM II por su apoyo en la colecta de muestras.

## REFERENCIAS

- Alfaro M., Alcántara F., Valdivieso M. 1999. Manual de piscicultura de paiche *Arapaima gigas*. Edit. Manatí Gráfico. S.A. Caracas- Venezuela. 72pp.
- Berra T. 2007. Freshwater Fish Distribution. The University of Chicago Press. Chicago, USA. 606 p.
- Bocanegra F., Wust W. H., Martin S., Alfaro M., Torres. D. 2006. Paiche: el gigante del Amazonas. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. Iquitos Perú. 70 p.
- Brown S., Bizzarro J., Cailliet G., Ebert D. 2012. Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environmental Biology of Fishes* 95: 3–20.
- Campos L. 2001. Historia biológica del paiche o pirarucu *Arapaima gigas* (Cuvier) y bases para su cultivo en la Amazonía. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. Programa de Biodiversidad. Iquitos, Perú. 27 p.
- Carvajal-Vallejos F.M., Van Damme P.A., Córdova L., Coca C. 2011. La introducción de *Arapaima gigas* (paiche) en la Amazonía boliviana. p. 367-395. En: Van Damme P.A., Carvajal-Vallejos F.M., Molina Carpio J. (Eds.). Los peces de la Amazonía Boliviana: hábitats, potencialidades y amenazas. Editorial INIA, Cochabamba, Bolivia. 470 p.
- Carvalho F., Power M., Forsberg B., Castello L., Martins E., Freitas C. 2017. Trophic Ecology of *Arapaima* sp. in a lake—river—floodplain transition zone of the Amazon. *Ecology of Freshwater Fish*, 27. <https://doi.org/10.1111/eff.12341>
- Castello L. 2001. Stock assessment and management of the *Arapaima* in the North Rupununi, Guyana. Iwokrama International Centre for Rain Forest Conservation and Development. Georgetown, Guyana. 29 p.
- Crespo A., Van Damme P.A. 2011. Patrones espaciales de inundación en la cuenca amazónica de Bolivia. p. 15-27. En: Van Damme P.A., Carvajal-Vallejos F.M., Molina Carpio J. (Eds.). Peces y delfines de la Amazonía Boliviana: hábitats, potencialidades y amenazas. Editorial INIA, Cochabamba, Bolivia.
- Díaz G., Soto L.A. 1988. Hábitos alimenticios de peces depredadores del sistema lagunar Huizache-Caimanero. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología-Universidad Nacional Autónoma de México* 15 (1): 97-123.
- Ferraris Jr. C.F. 2003. Family Arapaimatidae. p. 31-32. In: Reis R.E., Kullander S.O., Ferraris Jr. C.F. (Eds.). Check List of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Fontenele O., Vasconcelos E.A. 1982. O pirarucu, *Arapaima gigas* (Cuvier, 1817), nos açudes do Nordeste: Resultados de sua aclimação e prováveis causas de depleção de seus estoques. Fortaleza, Brasil. *Boletim Técnico DNOCS* 40 (1): 43-66.
- Franco H. 2005. Contribución al conocimiento de la reproducción del Pirarucù *Arapaima gigas* (Cuvier, 1817) (Pisces: Arapaimidae) en cautiverio. Tesis de Licenciatura en Biología con énfasis en Biorecursos. Universidad de la Amazonía. Florencia, Caquetá, Colombia, 53 p.
- Froese R., Pauly D. (Eds.). 2013. FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), consultado 15/12/2013.
- Garrison L.D., Link. J.S. 2000. Dietary guild structure of the fish community in the northeast United States continental shelf ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 202: 231–240.

- Géry J. 1977. Characoids of the World. Neptune City, N.J.: T.F.H. Publications, Inc. Ltd. USA. 672 p.
- Hufbauer R., Torchin M. 2007. Integrating ecological and evolutionary theory of biological invasions. p. 79-96. In: Nentwing W. (Ed.). Biological Invasions: Ecological Studies 193.
- Hurtado J. 1998. Aspectos biológico-pesqueros del *Arapaima gigas* (Cuvier 1817) (Pisces: Arapaimidae) en el sistema de várzea (Lagos Tarapoto, el Correo y las zonas aledañas) en el Municipio de Puerto Nariño–Amazonas. Tesis de Licenciatura en Biología (Énfasis marino). Universidad del Valle, Colombia, 75 p.
- Hyslop E. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their applications. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.
- Imbiriba E. 2001. Crescimento e reprodução de pirarucu, *Arapaima gigas*, sob diferentes densidades de estocagem em associação com búfalas leiteiras. Tese de Mestrado em Ciência Animal. Universidade Federal do Pará, Belém-Brasil, 61 p.
- Kramer D.L., Bryant M.J. 1995a. Intestine length in the fishes of a tropical stream: 1. Ontogenetic allometry. *Environmental Biology of Fishes*, 42:115-127.
- Kramer D.L., Bryant M.J. 1995b. Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2. Relationships to diet – the long and short of a convoluted issue. *Environmental Biology of Fishes*, 42:129-141.
- Lagler K.F., Bardach J.E., Miller R.R., Passino M. 1984. Ictiología. México DF. 489 p.
- Lauzanne L., Loubens G. 1985. Peces del Río Mamoré. Collection Travaux et Documents de l'ORSTOM, N° 192. Éditions de l'ORSTOM. Paris, Francia. 167 p.
- Lima L., Batista V. 2012. Estudos etnoictiológicos sobre o pirarucu *Arapaima gigas* na Amazônia Central. *Acta Amazônica*, 42 (3): 337-344.
- Menezes R. 1951. Notas Biológicas e Económicas sobre o pirarucu. Ministerio da Agricultura. Série Estudos Técnicos 3. Rio de Janeiro. Brasil. 152 p.
- Merritt R., Cummins K. 2009. An Introduction to the aquatic insects of North America. 3<sup>rd</sup> edition. Kendall & Hunt Publishing, USA. 1214 p.
- Miranda-Chumacero G., Wallace R., Calderón H., Calderón G., Willink P., Guerrero M., Siles T., Lara K., Chuqui D. 2012. Distribution of arapaima (*Arapaima gigas*) (Pisces: Arapaimatidae) in Bolivia: implications in the control and management of a non-native population. *BioInvasions Records*, 1 (2): 129–138.
- Molina J., Vauchel P. 2011. Régimen hidrológico del río Madera y de sus tributarios. p. 3-14. En: Van Damme, P.A., Carvajal-Vallejos F.M., Molina Carpio J. (Eds.). Peces y delfines de la Amazonía Boliviana: hábitats, potencialidades y amenazas. Editorial INIA, Cochabamba, Bolivia.
- Moura C. 2013. Alimentación natural del paiche (*Arapaima gigas*) y distribución de la especie en la cuenca de Madre de Dios. Tesis de grado presentada para optar título de licenciatura en biología. Universidad Amazónica de Pando, Pando-Bolivia, 70 p.
- Moyle P.B., Light T. 1996. Biological invasions of freshwater: Empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation*, 78: 149-161.
- Navarro G., Maldonado M. 2002. Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y Ambientes Acuáticos. Centro de Ecología Simón I. Patiño. Cochabamba, Bolivia. 719 p.
- Nelson J.S. 2006. Fishes of the World. John Wiley and Sons, Inc., 4<sup>th</sup> edition, Jhon Wiley & Sons: New York.



- Nikolsky C. 1963. The ecology of fishes. Academic Press. London-New York. 352 p.
- Núñez-Rodríguez J., Dugué R., Alvan-Aguilar M., Duponchelle F., Renno J.-F., Chavez C., Chu-Koo F. 2011. Avances en el sexaje del paiche o pirarucu. p. 143-149. En: Núñez-Rodríguez J., Chu-Koo F., Rebelo J., Garcia C.R. (Eds.). Biología de las poblaciones de peces amazónicos y piscicultura: comunicaciones del II workshop internacional. Manaus, Brasil.
- Pinkas L., Oliphant M.S., Iverson L.R. 1971. Food Habits of Albacore, Bluefin tuna, and bonito in California waters. Fishery Bulletin, 152: 1-105.
- Queiroz H. 2000. Natural history and conservation of the pirarucu, *Arapaima gigas*, at the Amazonian Várzea: red giants in muddy waters. Thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy. University of St. Andrews, Scotland, 226 p.
- Rebaza M., Alcántara F., Valdivieso M. 1999. Manual de piscicultura del paiche (*Arapaima gigas*). Manatí Grafico S.A. Caracas, Venezuela. 35 p.
- Ribera J., Pinilla G., Camacho D. 2013. Grupos tróficos de macroinvertebrados acuáticos en un humedal urbano andino de Colombia. Acta Biológica Colombiana, 18 (2): 279-292.
- Root R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecological Monograph, 37: 317-350.
- Rotta M.A. 2003. Aspectos gerais da fisiologia e estrutura do sistema digestivo dos peixes relacionados á piscicultura. Embrapa Pantanal Documentos 53: 1-48.
- Saavedra E., Quintero L., Lopez N., Pezzato L. 2005. Nutrición y Alimentación del Pirarucu *Arapaima gigas* (Schinz, 1822). p: 42-43. En: Sanabria A.I., Beltran I, Daza P. (Eds.). Biología y cultivo del pirarucú *Arapaima gigas* (Schinz, 1822) (Pisces: Arapaimidae): Bases para un aprovechamiento sostenible, Instituto nacional de Desarrollo Rural- Universidad Nacional de Colombia. Sanabria, Bogotá, Colombia.
- Sánchez J. 1961. El paiche: aspectos de su historia natural, ecología y aprovechamiento. Pesca y Caza n°10. Servicio de Pesquería, Ministerio de Agricultura, Lima, Perú. 48 p.
- Stergiou K., Karpouzi V. 2002. Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 11: 217-254.
- Stewart D. 2013a. A new species of *Arapaima* (Osteoglossomorpha: Osteoglossidae) from the Solimões River, Amazonas State, Brazil. Copeia (3): 470-476.
- Stewart D. 2013b. Re-description of *Arapaima agassizii* (Valenciennes), a rare fish from Brazil (Osteoglossomorpha: Osteoglossidae). Copeia (1): 38-51.
- Tresierra A., Culquichicón Z. 1993. Biología Pesquera. Libertad, Trujillo, Perú. 171 p.
- Van Damme P.A. 2006. Propuesta de programa y proyecto de desarrollo pesquero en el norte amazónico. FAO, 64 p.
- Valdés V. 2009. Impactos positivos y negativos de la introducción de animales exóticos en Panamá. Tecnología en Marcha, 22 (2): 91-97.
- Watson C., Stewart D., Teece M. 2013. Trophic ecology of *Arapaima* in Guyana: giant omnivores in Neotropical floodplains. Neotropical Ichthyology, 11 (2): 341-349.