

**UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS
FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES
CARRERA DE BIOLOGÍA**



**TESIS DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA**

**ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE PECES EN RELACIÓN
AL HÁBITAT EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE DOCE RÍOS
DE LA CUENCA ALTA DEL RÍO BENÍ**

POSTULANTE: ANTONIETA SORAYA BARRERA MAURE

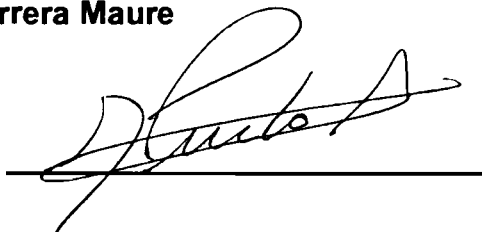
**TUTOR ADMINISTRATIVO: M.S.c. JULIO PINTO MENDIETA
TUTOR CIENTÍFICO: Ph.D. MARC POUILLY**

**LA PAZ – BOLIVIA
JUNIO 2012**

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS
FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES
CARRERA DE BIOLOGÍA
ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE PECES EN RELACIÓN
AL HÁBITAT EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE DOCE RÍOS
DE LA CUENCA ALTA DEL RÍO BENÍ

Elaborado por: Antonieta Soraya Barrera Maure

Tutor administrativo:
M.Sc. Julio Pinto Mendieta

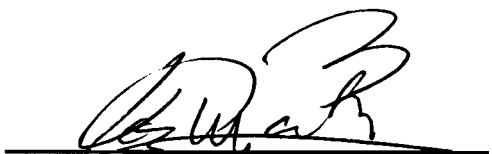


Tutor Científico:
Ph.D. Marc Pouilly

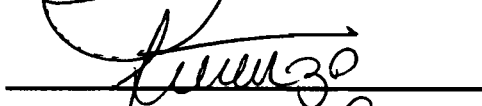


Tribunales:

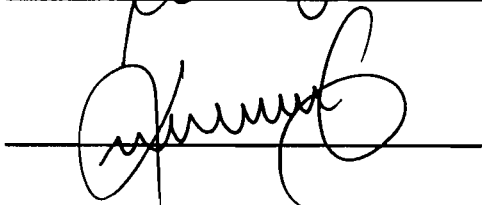
Ph.D. Kasuya Naoki



Ph.D. Carla Ibañez Luna

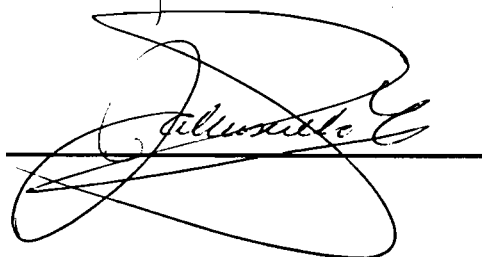


Lic. Guido Miranda Chumacero



Jefe de Carrera de Biología:

Lic. Esther Valenzuela



La Paz, Junio 2012

A mi querido hijito Andrés por enseñarme día a día
que el amor y la familia son lo más
valioso que uno puede tener.

A mis padres por haberme brindado
siempre su apoyo.

Agradecimientos

...Agradezco al equipo científico-técnico del proyecto BIOGAB por el desarrollo de la tesis y por haber compartido muchas vivencias durante el trabajo en campo. En especial Jean Gabriel Wasson, que ya no se encuentra con nosotros, Fabrice Catlain, Jean Louis Menou, Danna Lara y Ramón Katari.

...A mi asesor científico Marc Pouilly por su apoyo, enseñanzas y su gran paciencia.

...A Jaime Sarmiento por ser mi maestro en el encantador campo de la ictiología, por su apoyo y sobre todo la ayuda en el desarrollo y conclusión de mi tesis. ¡Gracias Jaime!

...A mi tutor Julio Pinto por su colaboración para poder presentar la tesis

...A mis padres por su apoyo en todo momento.

...A mis tribunales por las críticas y correcciones a la tesis

...Al Museo Nacional de Historia Natural y la Colección Boliviana de Fauna por apoyar mi participación en el proyecto en cooperación con la cooperación Francesa IRD.

...A todos los amigos que me alentaron para retomar, continuar y finalmente concluir la tesis.

Estructura de las comunidades de peces en relación al hábitat en un gradiente altitudinal de doce ríos de la cuenca alta del río Beni

Índice General

1. Introducción.....	1
2. Marco Teórico.....	6
2.1. Organización de las Comunidades de Peces.....	7
2.2. El Hábitat Físico.....	8
2.3. Concepto del Río Continuo ("River Continuum Concept").....	10
2.4. Estructura Jerárquica de los Hidrosistemas.....	10
2.5. El Hábitat Acuático.....	11
2.6. Los Peces.....	14
2.7. Definición de Gremio.....	16
2.8. Definición de Ensamble.....	17
3. Área de Estudio.....	18
3.1. Geología y Geomorfología.....	20
3.2. Clima.....	21
4. Hipótesis.....	23
5. Objetivo.....	24
5.1. Objetivo General.....	24
5.2. Objetivos Específicos.....	24
6. Métodos.....	25
6.1. Trabajo de Campo.....	25
6.2. Análisis de Datos.....	28
7. Resultados.....	31
7.1. Riqueza de Especies.....	31
7.2. Diversidad de la Comunidad Íctica en los Ríos Estudiados.....	32
7.3. Ensamblajes de Hábitat de la Especies en la Cuenca Alta del Río Beni.....	33
7.4. Estructura de Gremios de Hábitat Respecto a Variables Medioambientales.....	38
8. Discusión.....	43
8.1. Riqueza de especies.....	44
8.2. Diversidad de la comunidad de peces en los ríos estudiados.....	46
8.3. Ensamblajes de hábitat de las especies en la cuenca Alta del río Beni.....	48
8.4. Implicaciones para la conservación.....	55
9. Conclusiones.....	58
10. Referencias.....	60
ANEXOS.....	75

Índice de Figuras

Figura 1. Niveles de estudio en la ocupación espacial de los peces.....	8
Figura 2. Mapa político e hidrográfico de la región andina de la cuenca del río Beni.....	19
Figura 3. Mapa del área de estudio.....	22
Figura 4. Variaciones altitudinales del Índice de Shannon normalizado de 12 ríos de la cuenca alta del río Beni.....	33
Figura 5. Diferencias de ensambles en base a la velocidad de corriente, profundidad y sustrato.....	34
Figura 6. Ensambles de hábitat en función a la Velocidad, Profundidad y Sustrato...	36
Figura 7. Diagrama de PCA con el análisis de 10 variables medioambientales para 12 ríos de la cuenca alta del río Beni.....	38
Figura 8. Altitud en relación a los valores de F1 del ACP.....	39
Figura 9. Número de especies vs. Índice de Shannon para 12 ríos de la cuenca alta del río Beni.....	40
Figura 10. a) Número de especies vs. altitud. b) Diversidad de hábitats (índice de Shannon) vs. altitud para 12 ríos de la cuenca alta del río Beni.....	41
Figura 11. Número relativo de especies que pertenecen a cinco ensambles de hábitat.....	42

Índice de Tablas

Tabla 1. Ríos de muestreo y características del hábitat.....	25
Tabla 2. Escala granulométrica utilizada en la descripción del sustrato de los ríos de la cuenca alta del río Beni.....	27
Tabla 3. Índice de diversidad de los ríos de las regiones de estudio.....	32
Tabla 4. Análisis de Varianza de los promedios de velocidad de corriente de cinco ensambles de la cuenca alta del río Beni.....	34
Tabla 5. Análisis de Varianza de los promedios de profundidad de cinco ensambles de la cuenca alta del río Beni.....	35
Tabla 6. Análisis de Varianza de los promedios de profundidad de cinco ensambles de la cuenca alta del río Beni.....	35

Estructura de las comunidades de peces en relación al hábitat en un gradiente altitudinal de doce ríos de la cuenca alta del río Beni

Resumen

La distribución y uso de hábitat de 41 especies de peces fueron evaluadas durante la estación seca, en 12 ríos de la cuenca alta del río Beni (cuenca del Amazonas, Bolivia). Los 12 ríos estaban situados en un gradiente altitudinal en las regiones andina y subandina, entre 240 y 1300 m de altitud. Para reducir el riesgo de sesgos durante las comparaciones, todos los sistemas tenían condiciones morfométricas similares: ancho de cauce entre 12 y 35 m, y menos de 90 cm de profundidad. Las principales características varían en función de la altitud. A mayor altura las pendientes y velocidades de corriente son mayores, mientras que la temperatura, pH y porcentaje de pozas aumentan a menores altitudes. La distribución y estructura de las comunidades varía fundamentalmente en función de la velocidad del agua. Las especies pueden separarse en cinco diferentes ensambles o gremios de hábitat. La riqueza de especies es mayor y la complejidad del uso del espacio aumenta a menores altitudes. En general la proporción de ensambles o gremios relacionados a aguas de menor velocidad de corriente tiende a aumentar en los sistemas situados a menor altitud, mientras que el número de especies asociadas a altas velocidades de corriente aumenta en sistemas acuáticos situados a mayor altitud en la zona andina.

Estructura de las Comunidades de Peces en Relación al Hábitat en un Gradiente Altitudinal de Doce Ríos de la Cuenca Alta del Río Beni

1. Introducción

En los últimos años se ha incrementado notablemente el conocimiento sobre los peces de Suramérica en general y de Bolivia en particular. Sin embargo, existen aun muchos vacíos de información. Esto es particularmente importante en el caso de la ecología de las especies, principalmente en sistemas fluviales montanos y submontanos.

La mayor parte de los estudios realizados en sistemas de agua corriente, responden a la imagen determinante del movimiento "unidireccional" del flujo de agua desde las cabeceras hacia las partes bajas de la cuenca. Aunque, como se comprende actualmente, más que a un simple flujo direccional, corresponden a un gradiente de valores de una serie de variables que incluyen procesos de erosión en las partes altas, morfología del lecho, pendiente y ancho del cauce, las poblaciones de invertebrados y de peces y otras (Huet 1949, Illies y Botosaneanu 1963, Leopold *et al.* 1964, Shumm 1977, Horwitz 1978, Vannote y Sweeney 1980, Ward 1989, Pouilly 1994).

La mayor parte de estos estudios, busca caracterizar y diferenciar, en el sentido de este *continuum*, las zonas correspondientes al tipo de funcionamiento ecológico específico (Statzner y Higler 1986, Wasson 1989). Los modelos así establecidos permiten extrapolar la composición cualitativa de las poblaciones a partir de las características del medio ambiente. Por ejemplo, la regla de las pendientes establece una relación entre la composición de la población piscícola (designada por una especie característica de cada tipo de población), la pendiente y el ancho del curso de agua (Huet 1949, 1952). En la actualidad, aunque se mantiene la idea general del flujo unidireccional, en el cuadro del concepto del río como un continuo funcional (*river continuum concept*), por ejemplo, se ha puesto en evidencia que existen cambios graduales en las poblaciones de invertebrados y peces (Vannote *et al.* 1980, Pouilly 1994).

En los últimos años se establecieron modelos multifactoriales que consideran la interacción de diversos elementos en la estructuración de las comunidades. De acuerdo a esta nueva concepción, el funcionamiento de los "hidrosistemas" es el resultado de fenómenos geológicos, climatológicos, fisicoquímicos, geomorfológicos e hidrológicos que se desarrollan a diferentes escalas caracterizadas por una extensión espacial y un paso de tiempo, necesarios para su evolución (Frissell et al 1986, Amoros et al 1987, Amoros y Petts 1993). Como consecuencia, la ubicación y la estructura de las poblaciones resultan de una serie de procesos imbricados en el tiempo y el espacio (Wiens 1989, Tonn et al. 1990). Estos procesos biológicos y ecológicos son fuertemente influidos y dependientes de los fenómenos físicos (Bayley y Li 1992). De este hecho, la descripción del funcionamiento de un fenómeno biológico se traduce con frecuencia en el estudio de las relaciones entre los organismos y su medio a la escala física correspondiente.

Actualmente, aunque un tramo morfológicamente homogéneo constituye aun la escala apropiada para delimitar los ecosistemas de agua corriente, al menos en el sentido de su dimensión longitudinal; se considera que, aunque esta estructura sea preponderante, no debe enmascarar las otras dimensiones (transversal, vertical y temporal) indispensables para la comprensión del sistema (Ward 1989, Wasson et al. 1998). La dimensión transversal toma en cuenta las interconexiones entre el río y su cauce mayor. Además incluye toda la zona aluvial en la cual las oscilaciones de la napa freática influyen sobre la vegetación espontánea. La dimensión vertical por su parte, incluye la capa de sedimentos que pueden ser movidos por las corrientes de profundidad. Esta capa puede ser colonizada por organismos epigeos y se caracteriza por una intensa actividad microbiológica. Finalmente, las características y las interconexiones de los hábitats varían temporalmente en función del régimen hidrológico; por lo que el tiempo puede considerarse como la cuarta dimensión de los hábitats acuáticos (Wasson et al. 1998).

Actualmente existen pocos trabajos sobre el uso de hábitats y la estructuración de las comunidades de peces de agua dulce en sistemas neotropicales de montaña. La mayoría de los trabajos relacionados a este tema han sido realizados en sistemas acuáticos de Europa y estados Unidos (Tonn et al. 1990, Statzner y Higler 1986, Schlosser 1982, Ross et al. 1987, Ross 1991, Pouilly 1994, Pearson 1986, Moyle y Vondracek 1985, Grossman

et al. 1982, Gorman 1988).

Bolivia es un país que se caracteriza por una gran diversidad topográfica que favorece la presencia de una variedad de ecosistemas acuáticos y diversidad de peces. La fauna piscícola de Bolivia cuenta con una gran riqueza de especies que tienen importancia en la subsistencia y economía de los pobladores en muchas localidades debido a que son las mayores proveedoras de proteína animal. Actualmente, debido al constante crecimiento de las poblaciones humanas y el uso inapropiado de los sistemas hídricos se están incrementando los impactos ambientales. Uno de los factores principales que afecta a la conservación de la fauna acuática es la destrucción de los ambientes acuáticos (Sarmiento y Barrera, 2003 a).

Entre las causas que ponen en peligro la fauna de peces se encuentran la destrucción y fragmentación de los hábitats acuáticos debido a la modificación de los cursos de agua, morfología de las cuencas y alteración de los caudales. En Bolivia se están efectuando varios programas de desarrollo (Sistema de Generación Hidroeléctrica en Sud Yungas y Proyecto Múltiple San Jacinto en Tarija y otros) que incluyen el manejo de cuencas por lo que las posibilidades de degradación podrían aumentar los próximos años si las formas de manejo no son apropiadas (Sarmiento y Barrera 2003a, Van Damme *et al.* 2009). Para poder estudiar dichos cambios en la estructura de los ríos es importante evaluar las poblaciones de peces en cuanto a su biología y ecología.

Actualmente, el reconocimiento del papel de los peces en los sistemas naturales y el interés creciente por el conocimiento de estos vertebrados provoca una corriente de estudios ecológicos con resultados que pueden ser aplicados a su conservación, manejo adecuado y producción económica. La ecología de peces es el estudio científico de las interacciones entre estos organismos y su ambiente biótico y abiótico, que determina su distribución y abundancia. Por tanto el estudio ecológico de comunidades se refiere al modo en que las agrupaciones de especies están distribuidas en la naturaleza y a las formas en que estas agrupaciones pueden ser influidas u originadas por las interacciones entre las especies y por las fuerzas físicas del medio ambiente que las rodea (Begon *et al.* 1988).

La fauna piscícola boliviana presenta una gran diversidad (más de 560 especies)

(Sarmiento y Barrera 2003b, Pouilly *et al.* 2010). Muy pocos estudios sobre ecología de peces de ríos en Bolivia fueron realizados por lo que es importante continuar con los mismos ya que estos representan uno de los recursos importantes de la población humana y debido a su sensibilidad pueden ser indicadores del grado de impacto ambiental sobre las cuencas hídricas.

La mayoría de los trabajos para la cuenca del río Beni han sido principalmente de carácter taxonómico como el trabajo de Pearson (1924) o de inventarios para áreas protegidas como el Parque Nacional Territorio Indígena Pilón Lajas y el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi. Algunos estudios ecológicos, sobre la composición, los cambios y estructura trófica en un gradiente medioambiental en la cuenca alta del río Beni ha sido realizado por Pouilly *et al.* (2006) y Miranda y Barrera (2005). Sin embargo, el conocimiento de la ecología de las especies presentes en la zona es aún incipiente.

Con el desarrollo de las áreas rurales en la región amazónica de Bolivia, las posibilidades de degradación de los sistemas naturales podrían aumentar en los próximos años. Obteniendo información básica sobre ecología de las especies de peces se podrá coadyuvar la conservación y el uso apropiado de las mismas.

Un estudio de la organización de las comunidades de peces en función a los micro-hábitats en sistemas fluviales de la cuenca del río Beni puede dar a conocer evidencias de que la evolución ha producido conjuntos no aleatorios de especies que interactúan entre ellas y presentan relaciones con las condiciones de hábitat en el río.

Otro aspecto importante en el estudio es que, además de los análisis de las comunidades de peces en el río Beni a través de un gradiente medioambiental altitudinal, pueden mostrar que las estructuras de las comunidades de peces no solo son afectadas por el tamaño de los ríos, como lo indica la hipótesis del concepto del río como un continuo funcional (*river continuum concept*) (Vannote *et al.* 1980), sino que también por las variaciones geomorfológicas y climáticas (abióticas) de los mismos. Un análisis de las estructuras de comunidades de peces podrá dar la posibilidad de generar hipótesis para próximos estudios para elucidar procesos organizativos de sistemas acuáticos y sus comunidades biológicas en la Amazonia boliviana, considerando que esta zona es muy importante como área de reproducción de muchas especies.

Tomando en cuenta los diversos problemas de conservación de la fauna acuática, el conocimiento más detallado sobre la ecología (el medio físico y su complejidad) y la composición de peces servirán como base para establecer herramientas de evaluación de la integridad ecológica de los ríos y de los impactos potenciales de proyectos de infraestructura y de modificación del régimen hídrico, y favorecer la elaboración de planes de manejo y uso adecuado de las mismas. Consecuentemente, el presente trabajo tiene como finalidad el estudio ecológico de las comunidades de peces mediante la descripción y el análisis de uso de hábitat de las especies con el fin de predecir las variaciones de la estructura de la comunidad de peces en un gradiente medioambiental en base al gradiente altitudinal de 12 ríos en dos hidroecoregiones (Andina y Subandina) de la cuenca alta del río Beni.

La Tesis ha sido efectuada en el marco del Proyecto "Biodiversidad acuática y factores de control en la cuenca Amazónica de Bolivia" a cargo de la cooperación científica francesa IRD (ex-ORSTOM) y el convenio UMSA – IRD en la cuenca alta del río Beni entre los Departamentos de La Paz y Beni en Bolivia. Los datos obtenidos han sido utilizados para la generación de varios artículos científicos y tesis en hidrología, hidrogeomorfología, bentos e ictiología.

2. Marco Teórico

La ecología de peces es el estudio de los peces y sus interacciones con los componentes físico químicos y biológicos de su entorno. Como los peces son los más antiguos y con mayor riqueza de especies entre los vertebrados vivos, una particularmente diversa variedad de adaptaciones y relaciones ecológicas se observan entre diferentes especies e incluso entre diferentes poblaciones. Aunque la mayoría de los peces vivos se encuentra en el océano, la mayor densidad de especies tiende a ocurrir en sistemas de agua dulce. Los peces se encuentran en una gran diversidad de hábitats incluyendo estanques temporales en ambientes áridos, aguas subterráneas, arroyos de montaña, lagos, ríos, arrecifes de coral, ambientes marinos, estuarios, etc. En sistemas de agua dulce, estas diferencias pueden estar relacionadas a distintos factores, como la complejidad y diversidad de hábitats y microhábitats (Winemiller 1995).

La fauna Neotropical de peces es la más diversificada y rica fauna de agua dulce en el mundo, con más de 3000 especies descritas (Böhlke *et al.* 1978, Vari y Malabarba 1998, Nelson 2006). La mayoría de los estudios ecológicos se ha concentrado en las especies de mayor tamaño o las especies de importancia comercial. Uno de los factores limitantes es el conocimiento de la taxonomía de las especies, muchas de las cuales se han descrito en los últimos años y, actualmente, se mantiene un ritmo alto de descripción de nuevas especies (Lowe-McConnell 1975, Böhlke *et al.* 1978, Vari y Malabarba 1998). Esto es particularmente importante en el caso de las especies de la vertiente oriental andina, una región que, hasta hace pocos años, incluía según Gery (1969) una fauna pobre y especializada, formada principalmente de especies de torrentes.

En general se considera que existen patrones predecibles en las variaciones de la morfología de los canales de los sistemas fluviales (Schlosser 1982), con la mayoría de las variaciones expresada en sectores recurrentes de hábitats (rápidos, pozas) (Leopold *et al.* 1964). Los peces de ríos están asociados con estos hábitats en grupos discretos llamados por diferentes autores "guilds de hábitats" (Gorman y Karr 1978, Schlosser 1982) o ensambles (Hoeinghaus *et al.* 2004, Kwak y Peterson 2007, Jaramillo-Villa *et al.* 2010). Comprender los ensambles o agrupaciones de peces y cómo sus números y composición cambian en el tiempo y espacio ha sido por largo tiempo un interés fundamental de ecólogos acuáticos y es reconocida como un componente importante para las ciencias

pesqueras y su manejo apropiado (Kwak y Petersen 2007). Una de las perspectivas desde la cual pueden estudiarse estos patrones y procesos, y que más ha contribuido al entendimiento de la estructura y de la organización comunitaria, consiste en el análisis teórico y empírico de la forma en que las especies se reparten los recursos que comparten (Lopez de Casenave 2001).

2.1. Organización de las Comunidades de Peces

La diversidad de peces se puede estudiar desde diferentes niveles organizativos y basándose en distintas fuerzas estructuradoras (Figura 1) (Granado 1996, Tonn *et al.* 1990). En la base de este esquema se encuentra una diversidad potencial, consistente en todas las formas posibles pertenecientes al grupo de los peces. Un primer filtro, puramente biogeográfico (barreras geográficas, deriva continental, etc.), reduce la ictiofauna mundial a comunidades continentales. La tolerancia a los factores ambientales por parte de las especies determinaría cuántas de estas estarían presentes en la ictiofauna regional o local, dependiendo del nivel espacial que consideremos. Este conjunto de especies interactúa entre sí y, teniendo como un último filtro el hábitat, estructuraría la diversidad de un ambiente determinado. En este último filtro juegan un papel importante los factores bióticos y abióticos locales debido a que son determinantes en el número de especies y su abundancia (Figura 1).

Algunos autores han propuesto que la organización de las comunidades de peces no estaría determinada solo por procesos bióticos locales sino también por factores abióticos locales y a gran escala. Por otro lado, la naturaleza y funcionamiento de los ambientes naturales acuáticos es cambiante o al menos se halla en equilibrio dinámico; por lo tanto, las biocenosis también son cambiantes (Granado 1996).

La estructura de las comunidades de animales terrestres a menudo ha sido relacionada con la distribución temporal y espacial del alimento, agua, refugio y otros recursos. En el caso de organismos acuáticos, la estructura de las comunidades se ha explicado en base a factores bióticos como la depredación, competencia interespecífica y, especialmente, la distribución de los recursos limitantes. También intervienen factores abióticos como velocidad de corriente, profundidad, sustrato, morfología del cauce, pH, temperatura, conductividad, etc. En el caso de comunidades muy diversas, para simplificar y reducir el

número de taxones, el estudio de la organización puede realizarse mediante el análisis de ensambles o grupos de especies.

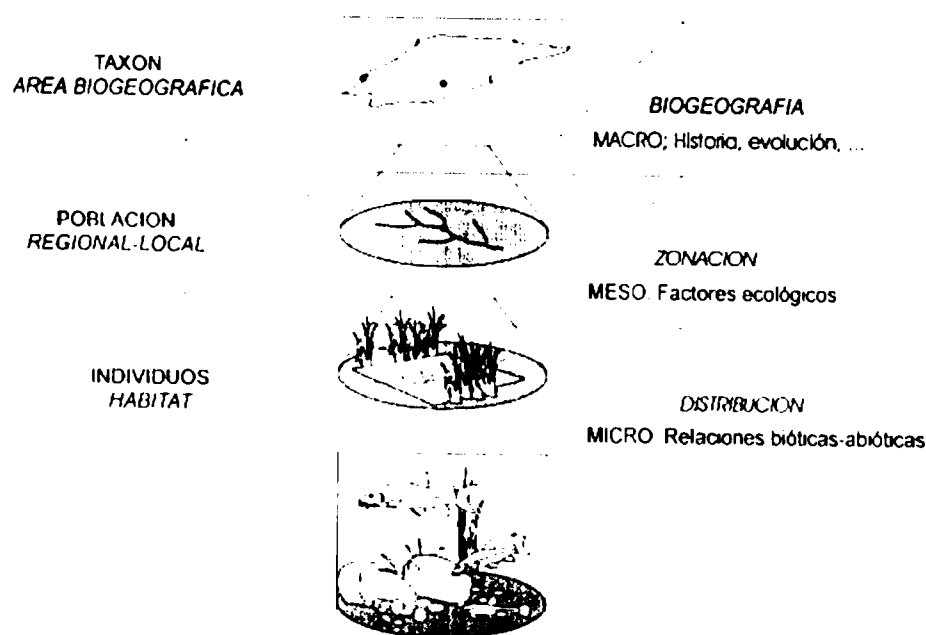


Figura 1. Niveles de estudio en la ocupación espacial de los peces (Granado, 1996).

2.2. El Hábitat Físico

El funcionamiento de los "hidrosistemas" es el resultante de los fenómenos geológicos, climatológicos, geomorfológicos e hidrológicos que se desarrollan a diferentes escalas caracterizadas por una extensión espacial y un paso de tiempo necesarios para su evolución (Amoros et al 1987, Amoros y Petts 1993). El carácter y la estructura de un sistema fluvial se moldean fundamentalmente por la velocidad de la corriente. Sin embargo, no solo este flujo unidireccional (velocidad de corriente) define un sistema fluvial ya que la velocidad se ve afectada por características del sistema como la geomorfología, pendiente, ancho del cauce, profundidad o morfología del lecho. Además otros factores como las precipitaciones, el ritmo del deshielo y en general las características bióticas y

abióticas también tienen influencia en la estructura de un sistema fluvial (Smith y Smith 2001, Vannote *et al.* 1980, Wasson 1989, Pouilly 1994).

El movimiento del agua (velocidad de corriente) en relación con la pendiente y otros factores, favorece al movimiento y desplazamiento de las partículas del sustrato, contribuyendo a modificar el lecho de un río. El incremento de la velocidad de la corriente, erosiona el lecho del arroyo, y excava nuevas orillas y canales en las cabeceras. A medida que la pendiente decrece y el ancho, la profundidad y el caudal aumentan, el limo y la materia orgánica en descomposición se acumulan en el fondo. El carácter de un arroyo cambia notablemente de las aguas rápidas y de las aguas lentas con un cambio en las especies que van asociadas (Smith y Smith 2001).

En el cuadro del concepto del río como continuo funcional (*river continuum concept*) Vannote *et al.* (1980) han puesto en evidencia cambios graduales en las poblaciones de invertebrados relacionadas con la estructura trófica del sistema (Pouilly 1994). Sin embargo, actualmente se ha puesto en evidencia la necesidad de asociar otras dimensiones al gradiente aguas arriba – aguas abajo. De esta forma se considera la interacción de un sistema en el que intervienen cuatro dimensiones que son inseparables para la comprensión del funcionamiento global de los ecosistemas de agua corriente (Amoros *et al.* 1987, Ward 1989, Amoros y Petts 1993, Pouilly 1994, Wasson *et al.* 1998):

- i. Dimensión longitudinal
- ii. Dimensión transversal, que comprende la relación entre el canal activo y los hábitats del plano aluvial en los cuales las oscilaciones de la napa freática influyen significativamente en la vegetación.
- iii. Dimensión vertical, que incluye las relaciones entre el agua libre y el *flujo de profundidad* en el río que está relacionada a la capa de sedimentos movilizables colonizados por organismos epigeos y que es el sitio de una actividad biológica intensa.
- iv. Dimensión temporal que considera la dinámica estacional de los fenómenos y la evolución a largo plazo de las comunidades

Estas cuatro dimensiones se inscriben en una estructura jerárquica encajonada que modela la organización del medio físico, la estructura y la dinámica de las comunidades (Pouilly 1994).

2.3. Concepto del Río como un continuo funcional (*River Continuum Concept*)

El concepto del río como un continuo se fundamenta en la idea de las variaciones graduales longitudinales de un sistema fluvial desde las cabeceras hasta las partes bajas (Vannote *et al.* 1980). En este sentido longitudinal, las variables físicas de un sistema fluvial presentan un gradiente continuo de condiciones incluyendo ancho, profundidad, velocidad de corriente, volumen de flujo, temperatura y entropía. En este contexto, las comunidades biológicas se ajustan a los cambios en la redistribución del uso de energía por el sistema físico (Vannote *et al.* 1980).

Desde este punto de vista, basados en consideraciones como el tamaño del sistema fluvial se han propuesto algunas características amplias de los sistemas lóticos (fluviales): En general los arroyos de las cabeceras están influenciados fuertemente por la vegetación riparia que debido a la sombra, reduce la producción autotrófica, aunque contribuye con grandes cantidades de material alóctono. A medida que el tamaño del río aumenta, se produce una reducción de los aportes de material alóctono que coincide con un aumento de la producción primaria local y el transporte de material orgánico (Vannote *et al.* 1980).

2.4. Estructura Jerárquica de los Hidrosistemas

La estructura, organización y desarrollo de comunidades biológicas de ríos están determinados por la estructura y dinámica del hábitat físico del río y el conjunto de especies disponibles para la colonización (Lotspeich 1980, Frissell *et al.* 1986, Naiman *et al.* 1992).

El concepto de la Estructura Jerárquica de los Hidrosistemas se basa en el intento de clasificar los sistemas de arroyos en el contexto de la cuenca que los rodea. La clasificación de los arroyos está diseñada para integrarse con los límites biogeológicos (Warren 1979, Frissell *et al.* 1986). El concepto enfatiza en las relaciones del arroyo con la

cuenca a través de un amplio rango de escalas en espacio y tiempo, desde el canal en su integridad hasta las pozas, rápidos y microhábitats (Frissell *et al.* 1986).

2.5. El hábitat acuático

Cada organismo percibe de su medio natural algunos factores claves que, según sean favorables o limitantes, determinaran la talla y la repartición de las poblaciones de las diferentes especies potencialmente presentes en una cuenca dada, de esta manera determinan al mismo tiempo la biodiversidad y la productividad del ecosistema (Wasson *et al.* 1995). Los factores clave del medio acuático, que determinan la estructura y composición de las comunidades, pueden ser agrupados en cuatro categorías (Wasson *et al.* 1998):

- 1) Los factores de orden "climático" y fisicoquímicos del agua (temperatura, oxígeno disuelto, CO₂, iones mayores, pH y turbidez), relativamente estables en una escala espacial grande,
- 2) Los factores de "hábitat", o características físicas a diferentes escalas (cuenca, microhábitat, la misma escala de los organismos). También se emplea el término "morfofodinámico" (profundidad, velocidad, sustrato, sedimentos finos y refugios hidráulicos) que engloba la variabilidad inherente al escurrimiento y la heterogeneidad de estructuras morfológicas,
- 3) Los factores "tróficos" es decir la naturaleza y la cantidad de recursos nutricionales disponibles para cada tipo de organismo,
- 4) Los factores "bióticos" o interacciones directas entre los seres vivos como la competencia y la depredación.

Estos factores no son independientes. Los tres primeros constituyen el marco en el cual se ejerce la competencia entre las especies. Además, la heterogeneidad del medio físico es extremadamente importante para limitar los efectos de las interacciones bióticas. Sin embargo, el hábitat condiciona también en gran medida la disponibilidad de recursos tróficos y de factores físicos que pueden tornarse limitantes (Wasson *et al.* 1998).

Al concepto de ecosistema se adjuntan las nociones de funcionamiento y de equilibrio dinámico. El funcionamiento se define como el conjunto de interacciones de naturaleza

física y biológica entre factores clave y organismos (a nivel individual, de población y de comunidad). Estas interacciones regulan a su vez la estructura, la productividad y la biodiversidad del ecosistema río. El equilibrio debe ser percibido como una dinámica permanente de ajuste en función de las fluctuaciones naturales o impuestas de los factores de control del sistema (Wasson et al 1998).

El hábitat o estructura física percibida por los seres vivos que habitan el curso de agua, tiene una dimensión espacial. Además tiene una dimensión temporal que es función del tiempo de vida. Consecuentemente, se trata de un compartimiento clave de la estructuración de los ecosistemas de agua corriente. No solo condiciona las poblaciones de peces e invertebrados, sino que todos los compartimientos del medio acuático dependen de las condiciones morfodinámicas. Tanto las posibilidades de enraizamiento de macrofitas, zonas favorables para acumulación de desechos o la oxigenación del agua, dependen de las características del hábitat (Wasson et al. 1998).

Hábitat físico y factor de control

Los fenómenos ecológicos que regulan el funcionamiento de los cursos de agua son el resultado de procesos externos a ellos. De este hecho, la unidad estructural del ecosistema de agua corriente no debe reducirse al curso de agua, mas debe tener en cuenta el conjunto de procesos que rigen el funcionamiento. A la escala espacial más grande, la unidad estructural puede asimilarse a la cuenca (Horton 1945) que constituye una isla en el sentido de MacArthur y Wilson (1967) al nivel de red hidrográfica (Hugueny 1989).

Las características globales de las cuencas son productos de las condiciones geológicas y climatológicas locales. La naturaleza del sustrato y el relieve determinan la morfología del valle y del curso de agua. Además, la cantidad y la repartición de lluvias inducen, de una parte los procesos morfogénicos que hacen evolucionar el lecho del curso de agua y, por otra parte, las características hidrodinámicas instantáneas y locales. Estos dos parámetros influyen entonces en primer lugar sobre la evolución espacial y temporal del gradiente aguas arriba- aguas abajo de los parámetros físicos y fisiográficos de los cursos de agua (Frissel et al., 1986, Naiman et al., 1992, Pouilly 1994, Wasson et al., 1995).

Hábitat biológico

Las poblaciones de peces experimentan en todos los niveles de su organización las características de su medio físico. A la escala de la cuenca, la riqueza específica de una población aumenta con el tamaño de la cuenca (Horwitz 1978, Welcome 1979, Livingstone *et al.* 1982, Hugueny 1989, Osborne y Willey 1992, Pouilly 1994). A escala local, la riqueza específica y la composición de las poblaciones depende de la diversidad del hábitat y las características del mosaico de hábitat que constituyen el medio (Gorman y Karr 1978, Schlosser 1982).

Schlosser (1987); ha propuesto un modelo conceptual basado en la proporción de pozas o remansos en los cursos de agua, que representa un indicador mayor de la heterogeneidad del hábitat (Leopold *et al.* 1964, Schlosser 1982), y sobre la variabilidad temporal (Schlosser 1982). El opone los hábitats poco profundos, poco diversificados y variables en el tiempo, a los hábitats profundos, muy diversificados y estables en el tiempo. Los primeros corresponden a pequeños arroyos colonizados por peces de pequeña talla. Los segundos corresponden a grandes ríos que pueden ser colonizados a la vez por grandes individuos que se mantienen en zonas profundas y por pequeños individuos que son limitados, por la presión de depredación impuesta por grandes individuos a las zonas de baja profundidad (Pouilly 1994).

Este modelo explica en parte el aumento de la diversidad de especies a lo largo del gradiente aguas arriba – aguas abajo. Notaremos sin embargo que en zonas aguas arriba la fuente de diversidad del hábitat evoluciona de un eje longitudinal (la sucesión de facies) hacia un eje transversal (la yuxtaposición de un canal activo y zonas húmedas perfluviales).

Paralelamente la densidad de poblaciones a la escala local depende también de las condiciones del medio y varía en el curso del tiempo. La productividad de las especies está asegurada, en los grandes cursos de agua, por las crecidas (Holcik y Bastl 1977, Holcik *et al.* 1981, Laë 1992) que inundan las llanuras aluviales y crean zonas favorables para el crecimiento de los peces jóvenes (Kwak 1988, Copp 1989, Scott y Nielsen 1989, Junk *et al.* 1989). Estas mismas zonas anexas al canal activo pueden servir de refugio

para las comunidades piscícolas durante las crecidas o el estío (Welcome 1985, Schiemer y Spindler 1989).

2.6. Los peces

Dentro este conjunto conceptual y global, las relaciones que nos interesan especialmente son aquellas que influyen en la repartición de los peces a escala local, influida por procesos biológicos relacionados a la estructura y funcionamiento del hábitat.

El factor temporal y la organización de las comunidades de peces

Las comunidades (y poblaciones) no son fijas en el tiempo; usualmente se presentan variaciones temporales en un ciclo anual y entre dos años sucesivos. Sin embargo, estas variaciones de la composición cualitativa y cuantitativa no se repiten de manera estricta y pueden variar en años sucesivos. Después de varios años de trabajos desarrollados para determinar la naturaleza de los factores que controlan la estructura y la dinámica de las comunidades piscícolas, se ha observado que las variaciones están determinadas por dos tipos de factores de regulación (Grossman 1982, Schlosser 1987, Gorman 1988, Pouilly 1994):

- i. Variabilidad temporal de los compartimentos físicos del hábitat (hidrología, morfología) no permite siempre la puesta en lugar de mecanismos de control biológico. En este caso son los factores físicos estocásticos que intervienen principalmente (Grossman et al 1982, Moyle y Vondracek 1985)
- ii. En el caso inverso, en el que el hábitat físico es estable o con variaciones estacionales previsibles, las interacciones bióticas (depredación, competencia y otras) pueden convertirse en preponderantes para la regulación de las poblaciones (Fraser y Cerri 1982, Schlosser 1987, Gorman 1988, Ross 1991, William et al. 1993).

La diversidad de situaciones y de tipos de comunidades tampoco facilitan la emergencia de conceptos generales sobre la naturaleza y el rol de los factores clave de regulación de estas poblaciones (Pearson 1986).

Repartición local de los peces

Los modelos de distribución de los peces se basan en el comportamiento de los peces frente a parámetros hidrodinámicos: altura de agua, velocidad de corriente y sustrato. Además, las combinaciones favorables a la posición de los peces dependen de la actividad, pero también de las limitaciones bióticas inherentes a la población, y de la disponibilidad de hábitat (Grossman et al. 1982, Ross et al. 1987, Freeman y Grossman 1992). Esta última, de manera general, depende de las variaciones hidrodinámicas estacionales e instantáneas (concepto del litoral móvil de Junk et al. 1989).

El comportamiento de los peces está fuertemente influido por su tamaño y más precisamente por su estado de desarrollo (Werner y Gillian, 1984). Estas modificaciones implican exigencias de hábitat en función del ciclo biológico que conducen a considerar los diferentes estados de desarrollo de las especies como taxones funcionales.

En función de su frecuencia de uso por los peces, es posible discriminar dos tipos de hábitats (Pouilly 1994):

- 1) Hábitats excepcionales: Durante los periodos en las que las condiciones ambientales son apremiantes (crecida o estío) y durante del periodo de reproducción, los peces pueden efectuar migraciones más o menos grandes para alcanzar hábitats favorables (refugios o zonas de desove). Estos hábitats se sitúan en una escala de espacio de la que no conocemos con precisión los límites. Ellos constituyen sin embargo factores esenciales para las dinámicas de las poblaciones. En efecto la ausencia de refugio puede entrañar fuertes mortalidades durante los periodos hidrológicos limitantes, y la ausencia o reducción de condiciones propicias para la reproducción repercute sobre la importancia del reclutamiento de peces jóvenes.
- 2) Hábitats cotidianos: Más frecuentemente, durante los periodos en que las condiciones ambientales son favorables al desarrollo normal de los peces, su espacio de vida se restringe a zonas que le permitan realizar sus funciones cotidianas (reposo y alimentación). La repartición local de individuos en el

sentido de estas zonas ha sido poco estudiado (Bayley y Li 1992). La mayor parte de estos trabajos han sido realizados en el cuadro del desarrollo de métodos de aplicación, especialmente en el cuadro del método de micro-hábitat (Bovee 1982).

2.7. Definición de Gremio

Para conocer mejor la organización de las comunidades de peces, se las puede subdividir en conjuntos de especies que se agrupan por su parecido en la explotación de los recursos disponibles. Estos conjuntos han sido denominados gremios (*guilds* en inglés). El término gremio en ecología fue definido por Root (1967) como un grupo de especies que explota la misma clase de recursos medioambientales, de una manera similar.

Este término agrupa especies que se superponen significativamente en sus requerimientos de nicho, sin importar su posición taxonómica (Lopez de Casenave 2001).

Los gremios pueden simplificar una manera de predicción de las capacidades de acogida por el conjunto de los taxones. Sin embargo es necesario asegurarse que los taxones de un mismo gremio ocupen realmente hábitats idénticos y diferentes de los colonizados por los taxones de los otros gremios (Root 1967).

El término gremio delimita un grupo de especies no definidas por sus afinidades taxonómicas sino solo por su ecología.

Con el tiempo y con la utilización del concepto en varios estudios en ecología el término fue perdiendo precisión y adquiriendo una variedad de significados términos como análogos funcionales, clique, comunidad de similares, especies ecológicas, especies tróficas, gremio comunitario, gremio de alimentación, gremio de ensamble gremio de manejo, gremio estructural, gremio funcional, grupo funcional etc. (Jaksic 1981, Sinberloff y Dayan 1991, López de Casenave 2001). Unas veces se agremiaba solo en función del uso de recursos compartidos, sin importar si la forma de utilización era o no similar. Otras veces no se agremiaba por el uso de recursos, sino por la respuesta de las especies a las condiciones ambientales (López de Casenave 2001).

Una definición más apropiada para gremio es la presentada Holmes y Recher (1986), quienes definieron a la estructura en gremios de una comunidad como la expresión de las similitudes y diferencias entre los patrones de uso de recursos de las especies que lo componen. En este contexto, determinar la estructura gremial consiste en separar a las especies en ensambles o grupos sobre la base de su utilización de los recursos y analizar dicha estructura es explorar cómo utilizan los recursos las especies de cada grupo (López de Casenave 2001).

2.8. Definición de ensamble

Se define ensamble a todos los organismos que ocurren en un determinado lugar. Estos grupos pueden clasificarse como una comunidad u ensamblaje. El significado de estos términos varía entre los ecólogos. La diferencia entre las definiciones de estos términos radica principalmente en la cantidad y previsibilidad de la interacción entre los organismos coexistentes. El término comunidad implica una interacción sustancial y previsible, y puede incluir varios grupos taxonómicos tales como la microflora, plantas y animales, mientras que un **ensamble** no es más que el grupo de especies que se encuentran juntas y no tienen ningún supuesto ecológico (Kwak 2007).

Viendo la controversia con el término gremio, en la tesis utilizaré el término **ensamble** para el análisis de la agrupación de peces respecto al uso de hábitat en el sentido de la definición de Kwak (2007).

3. Área de Estudio

El área de estudio forma parte de las cabeceras del río Beni, ubicada en la parte norte de la vertiente oriental andina en Bolivia. Los ríos que forman parte de la cuenca alta del río Beni componen las subcuencas de los ríos Alto Beni, Quiquibey y Tuichi. La confluencia de estos tres ríos forma el río Beni que sale a la llanura beniana a la altura de la localidad de Rurrenabaque.

La parte andina del Río Beni se extiende sobre las provincias Bautista Saavedra, Larecaja, Murillo, Caranavi, Sur Yungas, Nor Yungas, Inquisivi y Franz Tamayo del Departamento de La Paz y las provincias de Ayopaya y Quillacollo del Departamento de Cochabamba (Maldonado 2005) (Figura 2).

La Vertiente Oriental Andina en Bolivia, se caracteriza por la heterogeneidad de ecosistemas. La cuenca alta del río Beni se caracteriza por una fisiografía accidentada, presenta serranías de 1500 m en el sub-andino hasta zonas de 2000 m de altitud con profundos valles muy escarpados (Wasson *et al.* 1999).

La zona de estudio forma parte de dos regiones principales de acuerdo a la clasificación de Wasson y Barrere (1999): 1) el nivel andino (yungas) con altitudes entre 500 y 1500 m y 3) el nivel sub-andino entre 200 y 500 m (Figura 3).

El estudio ha sido realizado en 12 ríos de la vertiente oriental andina del Departamento de La Paz, ubicados entre los 240 y 1300 m de altitud (Figura 2). Ocho se encuentran situados en la región andina (Huarinilla, Miguillas, Suapi-Yungas, Solacama, Camata, Taipiplaya, Yuyo, Chimate) en un rango de altitud entre 560 y 1300 m. Cuatro se encuentran en la región sub-andina (Inicua, Chamaleo, Agua Clara, Suapi sub andino) en un rango de altitud entre 240 y 531 m (Figura 3).

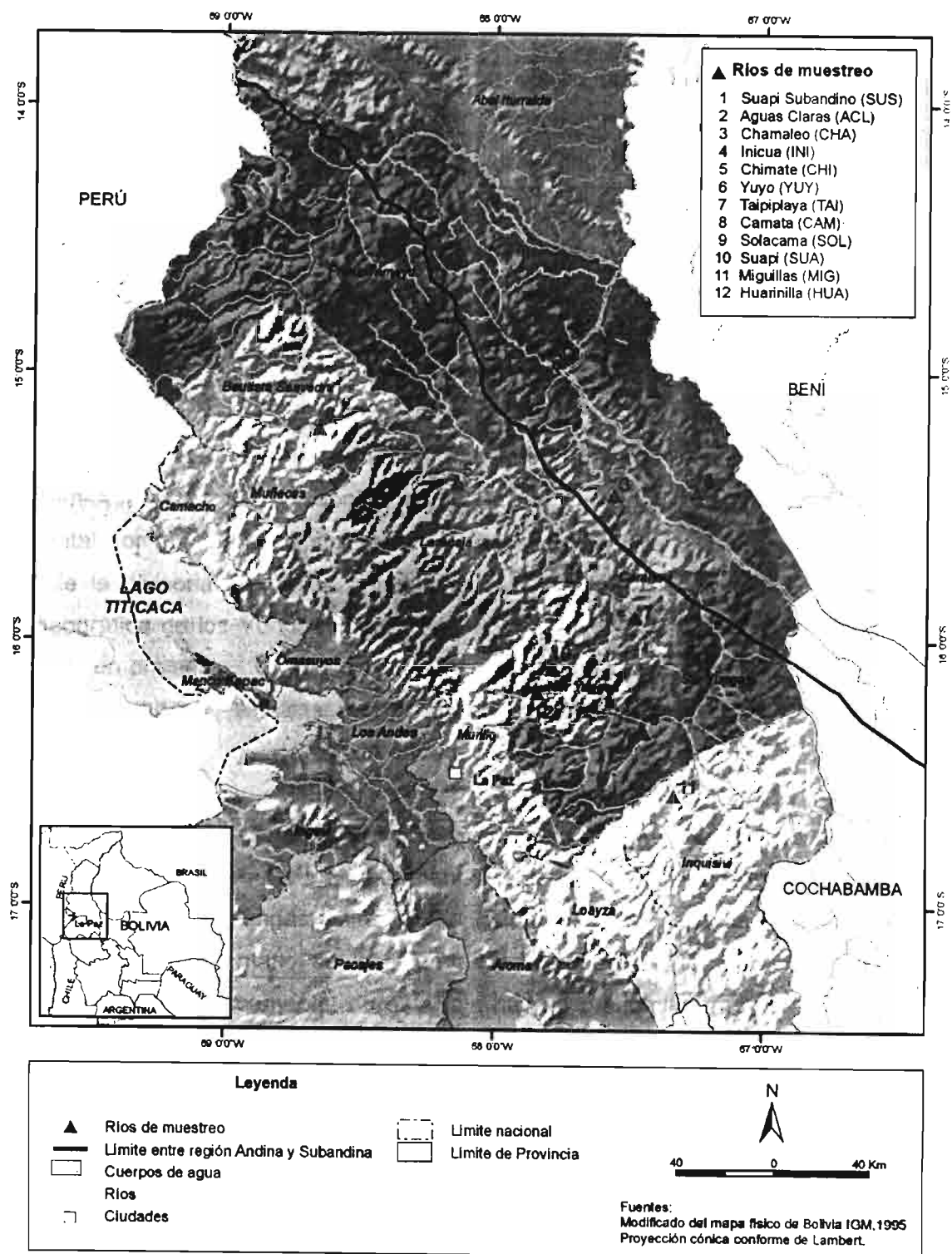


Figura 2. Mapa político e hidrográfico de la región andina de la cuenca del río Beni

3.1. Geología y Geomorfología

De acuerdo a sus características geológico-morfológicas, el área de estudio forma parte de la provincia de los Yungas que se extiende en Bolivia por los valles, laderas y serranías de la Cordillera Oriental de los Andes. Ocupa cuatro unidades tectónico-estructurales reconocidas actualmente para el norte de la misma, que constituyen fajas paralelas, separadas entre sí por sistemas de fallas o fracturas y que presentan internamente un comportamiento y evolución tectónicas más o menos homogéneas y diferenciadas (Sempere 1995, Suarez, 2000). Enumeradas de oeste a este, son las siguientes: 1. Faja plegada de Huarina. 2. Faja de la Cordillera Oriental. 3. Faja Interandina 4. Faja del Subandino Norte (Navarro 2005).

La faja plegada de Huarina constituye la unidad estructural más occidental del sistema tectónico altiplánico. Separada del Cabalgamiento Andino Principal y de la Faja de la Cordillera Oriental por el importante sistema de fallas de la Cordillera Oriental. Ocupa solo la zona de la divisoria orográfica principal y altas cabeceras hidrográficas de la provincia biogeográfica de los Yungas (Ceja de Monte Yungueña), por encima de unos 3500 m de altitud en promedio. Geológicamente predominan rocas silúricas y devónicas, sobre todo areniscas, lutitas y limolitas, con importantes intercalaciones de afloramientos masivos de rocas plutónicas (granitoides) de edad triásica (Navarro 2005).

La faja de la Cordillera Oriental, limita tectónicamente con la Faja Interandina a través del Cabalgamiento Andino Principal. Ocupa fundamentalmente la zona altitudinal media de la provincia biogeográfica de los Yungas, entre 1500 a 3500 m de altitud. Abarca la totalidad del piso ecológico andino montano de los Yungas y la zona alta del piso ecológico subandino yungueño. Geológicamente, en esta faja hay un predominio muy grande de rocas de edad Ordovícica (formaciones litoestratigráficas Licoma, Coroico y Amutara). Litológicamente, las rocas corresponden a lutitas, limolitas, areniscas y cuarcitas. Sin embargo, en varias áreas (Mapiri, Tipuani, Guanay), se presentan sobrepuestos al Ordovícico depósitos de edad Terciaria (Neógeno: formación Cangalli), constituidos por conglomerados masivos con intercalaciones de lutitas y areniscas rojizas (Navarro 2005).

La faja interandina, limita tectónicamente con las llanuras del Beni y Madre de Dios, a través del Frente de Cabalgamiento Subandino. Ocupa la zona inferior del piso ecológico

subandino yungueño, aproximadamente por debajo de unos 1000 a 1500 m de altitud según las zonas. Esta faja tectónico-estructural es la más compleja y variada desde el punto de vista de su litología y estratigrafía, incluyendo rocas pertenecientes al Devónico, Carbonífero, Pérmico, Jurásico, Cretácico y Neógeno. En estas rocas, son ampliamente predominantes varios tipos de areniscas, con intercalaciones menores de conglomerados y lutitas (Navarro 2005).

En el conjunto de la provincia biogeográfica de los Yungas, es muy notoria la marcada diferencia en la amplitud horizontal de la faja tectónico-estructural Subandina, que es mucho más extensa en el norte (Yungas de la cuenca alta del Río Beni) que en el sur de la citada Provincia (Yungas de la cuenca alta del Río Ichilo) (Navarro 2005).

3.2. Clima

El clima esta caracterizado por variaciones altitudinales y latitudinales. De manera general, la región presenta un clima estacional con periodos secos (mayo a septiembre-octubre) y húmedos (noviembre-diciembre a marzo-abril). Las precipitaciones pluviales varían entre 400 y 8000 mm. En zonas de mayor altitud, las precipitaciones son constantes por el ascenso de humedad proveniente de los valles profundos que son, en consecuencia, más secos (Sarmiento y Barrera, 1997).

Las temperaturas varían con la altitud, presentando climas cálidos en las partes más bajas en el pie de los Andes hasta climas oligotermos a grandes altitudes sobre los 3000 m. Los promedios varían de 24 y 25 °C en las partes bajas hasta > 10° C en las partes más altas. Teóricamente, la temperatura desciende 0.77 °C cada 100 m, pero la topografía provoca cambios locales (Sarmiento y Barrera, 1997).

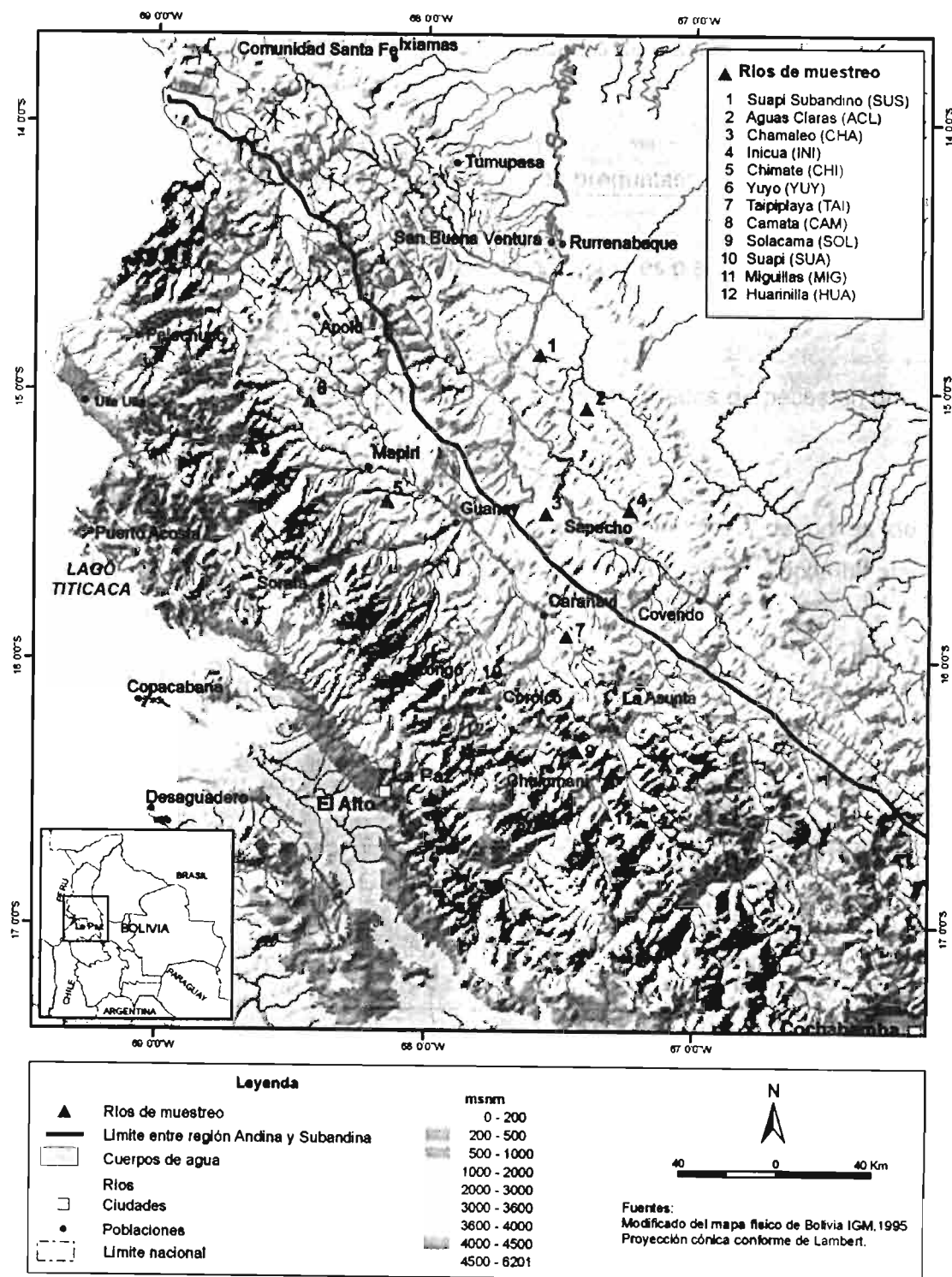


Figura 3. Mapa del área de estudio.

4. Hipótesis

Las comunidades de peces de ríos de montaña de la cuenca alta del río Beni se organizan y están controladas de acuerdo a las características de hábitat físico de los ríos y varían de acuerdo al gradiente altitudinal.

Para comprobar esta hipótesis se plantearon las siguientes preguntas:

- 1) ¿Existen preferencias en el uso de los hábitats por los peces o se realiza de forma aleatoria?
- 2) ¿Se podrán diferenciar ensamble de hábitat con las comunidades de peces en un gradiente altitudinal?
- 3) ¿Se podrán predecir cambios en la estructura de la comunidad de peces de acuerdo a las características de los hábitats en un gradiente medioambiental representado por las variaciones de altitud?

5. Objetivo

5.1. Objetivo general

Describir el uso de hábitat de las especies, la relación entre la composición de las comunidades de peces y el hábitat de los ríos con el fin de predecir las variaciones en la estructura de la comunidad en el gradiente altitudinal de 12 ríos en dos hidroecoregiones (Andina y Subandina) de la cuenca alta del río Beni.

5.2. Objetivos específicos

- 5.2.1. Conocer la riqueza de especies en los ríos de estudio.
- 5.2.2. Determinar la distribución de las especies considerando el gradiente altitudinal en los ríos de la cuenca alta del río Beni.
- 5.2.3. Identificar las preferencias de uso de hábitat de las especies y su relación con la estructuración de las comunidades
- 5.2.4. Establecer los gremios o ensambles de hábitat de las especies en los ríos de la cuenca alta del río Beni.

6. Métodos

6.1. Trabajo de campo

Las localidades y los puntos de muestreo se seleccionaron de acuerdo a la regionalización propuesta por Wasson y Barrere (1999). Se consideraron dos niveles altitudinales (andino y subandino), en la parte norte de la vertiente oriental andina. Los peces fueron coleccionados en ocho ríos de la hidroecoregión andina (Huarinilla, Miguillas, Suapi-Yungas, Solacama, Camata, Taipiplaya, Yuyo, Chimate) situados entre 560 y 1300 m, y cuatro de la hidroecoregión subandina (Inicua, Chamaleo, Agua Clara, Suapi subandino), situados entre 240 y 531 m de altitud (Tabla 1, Figura 2).

Tabla 1. Ríos de muestreo y características del hábitat (1.) Pendiente promedio [%]; (2) Porcentaje de pozas [%]; (3) Promedio de profundidad [cm]; (4) Promedio de velocidad de corriente [cm s^{-1}]; (5) Temperatura [$^{\circ}\text{C}$]; (6) pH; y (7) Conductividad [$\mu\text{s cm}^{-1}$].

Río	Cód.	Lat. (S)	Long. (W)	Altitud (m)	Ancho (m)	(1) (%)	(2) (%)	(3) (cm)	(4) (cm/s)	(5) ($^{\circ}\text{C}$)	(6) (pH)	(7) ($\mu\text{s/cm}$)
Área Andina												
Huarinilla	HUA	16°13'00"	67°49'59"	1300	12.4	1.80	11	47.7	48.3	20.1	7.14	22
Miguillas	MIG	16°35'33"	67°18'31"	1272	25.6	1.33	16	53.5	68.2	16.9	6.59	62
Suapi-Yungas	SUA	16°06'54"	67°47'11"	1271	15.0	2.86	0	40.1	81.5	18.0	5.93	21
Solacama	SOL	16°23'53"	67°28'13"	1269	15.0	2.01	0	36.3	77.8	18.6	6.61	97
Camata	CAM	15°30'04"	68°38'47"	1100	23.0	1.28	0	66.9	102.0	18.7	6.16	134
Taipiplaya	TAI	15°54'48"	67°30'08"	804	13.7	0.55	21	60.8	86.8	19.5	5.60	61
Yuyo	YUY	15°54'48"	67°30'08"	720	35.6	0.73	0	89.6	74.7	25.8	4.75	38
Chimate	CHI	15°24'20"	68°09'12"	560	19.0	0.61	34	-	-	25.3	5.76	23
Área Sub-Andina												
Inicua	INI	15°30'23"	67°10'04"	531	19.3	0.76	73	54.8	13.9	22.3	7.28	124
Chamaleo	CHA	15°24'51"	67°34'42"	450	19.0	0.27	46	45.5	35.7	27.4	7.40	156
Agua Clara	ACL	14°55'18"	67°25'45"	240	16.2	0.29	60	41.7	10.8	34.0	7.81	66
Suapi sub Andino	SUS	14°50'04"	67°37'19"	240	22.5	0.25	60	35.7	26.5	33.7	8.64	147

A escala de las facies, la heterogeneidad longitudinal y transversal de escurrimiento, y las singularidades físicas, generan diferentes ambientes y microhábitats (Wasson et al 1995). Estos microhábitats están definidos por la conjunción de tres variables abióticas importantes: profundidad del agua, velocidad media de corriente y granulometría del substrato (Malavoi 1989). Consecuentemente, en cada río muestreado se eligió un segmento de 300 m, que incluyera una buena representación de una secuencia de unidades morfodinámicas. Para poder identificar o tipificar las unidades morfodinámicas, el trabajo de campo se realizó en la época de aguas bajas (mayo a octubre) (Malavoi 1989).

Los ríos fueron seleccionados dentro un rango de tamaño de 12 a 35 m de ancho promedio en el periodo de aguas bajas o estación seca, y profundidad promedio menor a un metro. Se seleccionaron tramos de aproximadamente 12 veces el ancho del cauce lleno de cada río muestreado, lo que permite la inclusión de 2 secuencias de facies, obteniéndose la variedad del hábitat para la descripción física (Wasson et al. 1998).

El método de pesca empleado para el muestreo fue el de pesca eléctrica que se aplica en hidrosistemas en los que el agua tiene una conductividad mayor a 15 μ S. Se utilizó un equipo portátil marca Smith-Root. Como métodos complementarios se usaron redes agalleras (10, 15, 20, 25, 30, 40, 50 y 60 mm de nudo a nudo) e ictiotóxico (rotenona) en 10 a 20 m² de superficie. Las pescas se realizaron en el periodo de mayo 1997 a octubre de 1998.

Luego de la captura, los peces fueron fijados en una solución neutralizada de formol a 10%. Posteriormente, en laboratorio, fueron lavados para eliminar el exceso de formol y se conservaron de manera definitiva en alcohol a 75%. Los especímenes fueron determinados a nivel de especie en lo posible y al menos a nivel de género cuando no era posible conocer la especie. Una colección de referencia de las especies capturadas, fue depositada en la Colección Boliviana de Fauna. Una parte de las muestras se utilizó para estudios de alimentación y definición de gremios tróficos.

En cada uno de los sistemas estudiados se obtuvo información sobre la hidromorfología, se realizó una descripción de los hábitats (profundidad del agua, velocidad de corriente, tipo de sustrato, granulometría y vegetación), y se registraron las características físico-

de ríos de agua con temperatura, conductividad, sólidos etc.). Toda esta información fue sintetizada en hojas de campo para cada río (Anexo 1). Las facies de los ríos fueron identificadas de acuerdo a las definiciones de Malavoi (1989) incluyendo las categorías de Radier, Rápido, Llano Lótico, Llano Léntico, Canal Lótico, Canal Léntico y Poza o Remanso (Anexo 2).

La velocidad de corriente se midió siguiendo la metodología EVHA (Ginot *et al.* 1998), con un molinete de diversos números de hélice, que proporciona el número de vueltas por una cierta duración de tiempo. La duración de tiempo considerada fue de 30 segundos, para asegurar el adecuado registro de corrientes lentas. La velocidad fue medida en cm/s mediante la relación:

$$V(\text{cm/s}) = \text{coef A} * (\text{N}^\circ \text{ de vueltas/s}) + \text{coef B}$$

El tipo de sustrato se definió tomando en cuenta la clasificación granulométrica utilizada en la metodología EVHA (Ginot *et al.* 1998). Se utilizó la siguiente escala (Tabla 2):

Tabla 2. Escala granulométrica utilizada en la descripción del sustrato de los ríos

Sustrato	Código	Medidas (mm)
Bloque	B	256-1024
Piedra Grande	PG	128-256
Piedra Fina	PF	64-128
Cascajo Grande	CG	32-64
Cascajo Fino	CF	16-32
Grava Gruesa	GG	8-16
Grava Fina	GF	2-8
Arena Gruesa	AG	0,5-2
Arena Fina	AF	62,5-500 micrones
Limo	L	2-62,5 micrones
Arcilla	A	< 2 micrones

La profundidad o altura del agua fue medida y redondeada con precisión de un centímetro. Los relevamientos de profundidad sirvieron para producir un perfil transversal

utilizando el promedio de las mediciones obtenidas en cada localidad.

En cada tramo se realizaron 10 transectos, muestreándose 10 puntos de pesca. En cada punto se tomó información de profundidad, velocidad y sustrato. Las características fisicoquímicas del agua fueron descritas por Rocabado y Wasson (1999) obteniendo información de la altitud, ancho del río, pendiente, porcentaje de pozas (facies con aguas quietas), pH, conductividad y temperatura para cada río de estudio (Tabla 1).

6.3. Análisis de datos

Para evaluar las variaciones altitudinales de distribución de los géneros, se realizó un análisis de diversidad utilizando el índice de diversidad de Shannon. Este índice se basa en la importancia relativa de cada taxón dentro de una comunidad expresado por la relación:

$$p_i = \text{número de individuos del taxón } i / \text{número total de individuos}$$

El índice de diversidad de Shannon se calcula a partir de la ecuación:

$$H' = -\sum p_i * \ln p_i$$

Las comparaciones se realizaron utilizando el índice de Shannon normalizado en relación al número total de especies por río:

$$H \text{ normalizado} = H' / \ln (\text{No especies por río})$$

La comparación de las condiciones de hábitat de los ríos fue realizada mediante un análisis de componentes principales (PCA). El PCA es un análisis de datos multivariados con la finalidad de reducir la dimensión de los mismos: es decir, si es posible describir con precisión los valores de p variables por un subconjunto menor de ellas ($r < p$), se habrá reducido la dimensión del problema a costa de una pequeña pérdida de información. El PCA toma en cuenta variables heterogéneas (o dispersas) proporcionando una interpretación global a través de una matriz de correlación, reduciendo el número de dimensiones en dos o más ejes (Carvajal *et al.* 2005, Carrasco y Hernán 1993)

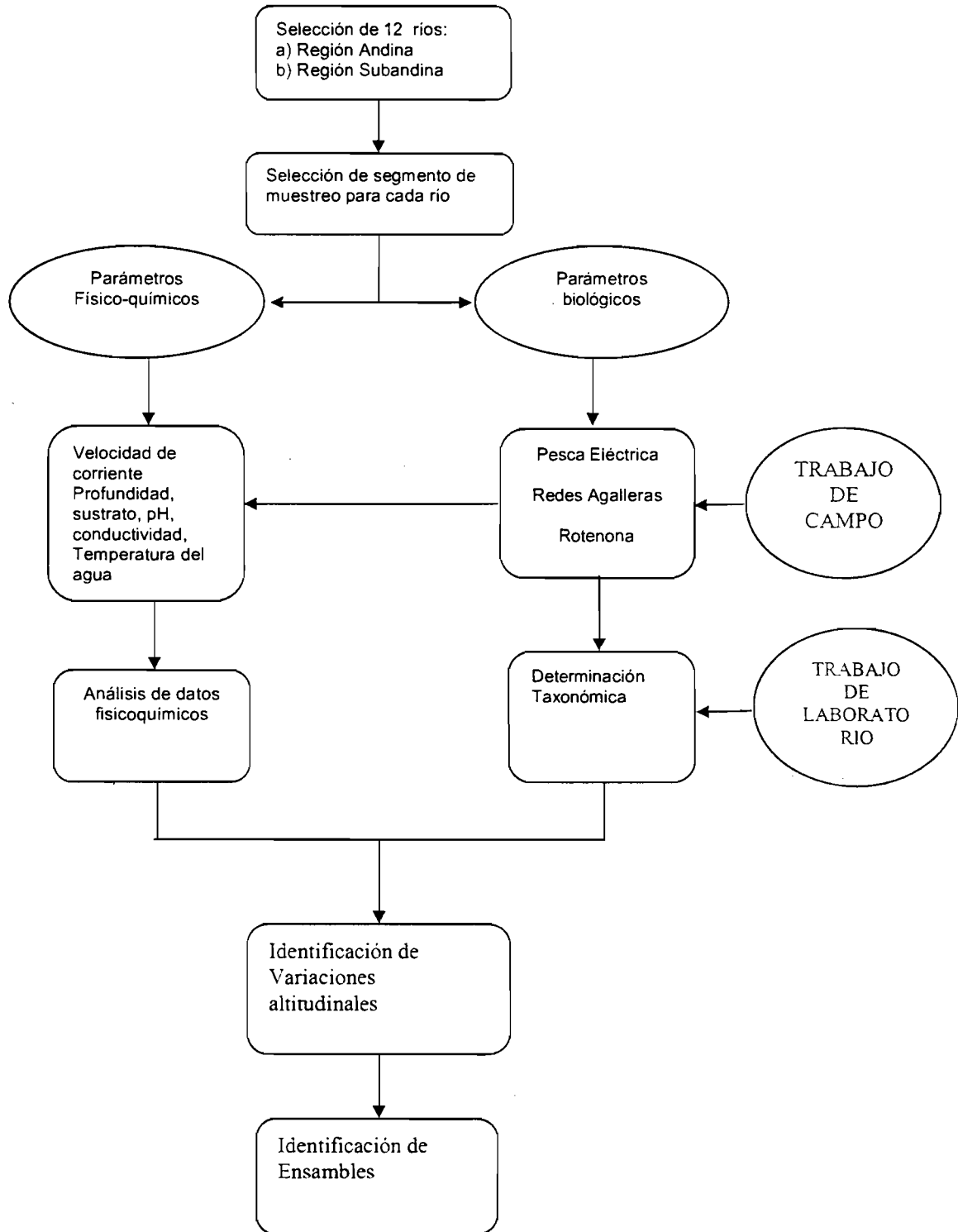
Para examinar las diferencias entre los valores promedios de las principales variables (velocidad de corriente, profundidad y sustrato dominante) que determinan la estructuración de los ensambles de hábitat se realizó un análisis de varianza (ANOVA) entre los diferentes ensambles encontrados.

Para la determinación de los ensambles de hábitats, se determinó el número total de individuos para cada especie por cada tipo de hábitat o unidad morfodinámica. La segregación de especies en ensambles de hábitat fue establecido por un análisis de clusters basado en la proporción de individuos capturados en pozas, canal léntico, canal lótico, pozas con obstáculos, rápidos y radier, llano léntico y llano rápido. El análisis de clusters es un método multivariante de clasificación automática en función de un perfil de variables. Analiza y sitúa los casos en grupos homogéneos, no definidos (y ni siquiera conocidos) de antemano pero sugeridos por la naturaleza de los datos, de manera que las especies que puedan ser consideradas similares acaben agrupadas juntas, mientras que especies diferentes se localicen en grupos o clusters diferentes (Carrasco y Hernán 1993). El análisis fue realizado utilizando las distancias euclidianas por medio del algoritmo de enlace simple UPGMA (Unweighted Pair Group Method Arithmetic Average) (Carrasco y Hernán 1993).

Todos los análisis se realizaron con el paquete estadístico de libre acceso R: (<http://www.r-project.org/>). Además la elaboración de gráficos se realizó con los programas de libre acceso PMVS y XLSTAT: ([http://www.freedownloadscenter.com/Business/Misc Applications/MVSP A MultiVariate Statistical Package.html](http://www.freedownloadscenter.com/Business/Misc_Applications/MVSP_A_MultiVariate_Statistical_Package.html)); (<http://xlstat.programas-gratis.net/descargar#estasviendo>)

6.3.1. Protocolo de Muestreo

Todas las actividades incluidas en el trabajo se encuentran resumidas en el siguiente diagrama de flujo:



7. Resultados

7.1. Riqueza de especies.

El número total de especies encontradas en los 12 ríos evaluados con los tres métodos es de 103, distribuidas en 17 familias (Anexo 3). De éstas, 41 especies distribuidas en 10 familias han sido reportadas para la Región Andina y 87 especies distribuidas en 16 familias fueron registradas en la región Subandina. Veinticinco especies fueron registradas en ambas regiones (Anexo 3).

En la Región Andina las especies frecuentes o con un número de individuos mayor a 50 fueron *Astroblepus cf. longiceps*, *Astroblepus* sp. 3, *Ancistrus* sp. 1 y *Hemibrycon beni*. Las especies raras o menos frecuentes fueron *Eigenmannia virescens*, *Crenicichla cf. semicincta*, *Acrobrycon cf. ipanquianus*, *Moenkhausia gr. lepidura*, *Parodon cf. gestri*, *Characidium cf. bolivianum*, *Monotocheirodon pearsoni*, *Knodus* sp., *Knodus cf. moenkhausii*, *Pimelodella* sp., y *Parodon cf. buckleyi* (Anexo 3).

En la Región Subandina las especies más frecuentes fueron *Ancistrus* sp. 1, *Ancistrus* sp. 2, *Hypostomus* sp., *Imparfinis* sp. *Characidium cf. bolivianum* y *Cetopsorhamdia*. Las especies capturadas en menor número fueron *Astyanax fasciatus*, *Astyanax* sp., *Bryconacidnus cf. ellisi*, *Bryconamericus cf. caucanus*, *Knodus cf. smithi*, *Moenkhausia gr. lepidura*, *Moenkhausia sanctaefilomenae*, *Sternarchorhynchus cf. mormyrus*, *Crenicichla gr. reticulata*, *Crenicichla gr. saxatilis*, *Curimata* sp. *Hoplias malabaricus*, *Microchemobrycon steindachnerina* entre otras (Anexo 3).

Entre las especies capturadas en ambas regiones algunas como *Ancistrus* sp. 1, *Ancistrus* sp. y *Knodus heteresthes*, son abundantes en ambas regiones. Otras especies como *Pimelodella* sp., *Parodon cf. gestri*, *Characidium cf. bolivianum*, *Knodus cf. moenkhausii* y *Knodus* sp. son abundantes en el subandino y raras en la región andina. Por el contrario algunas especies como *Trichomycterus fassli* se encuentran principalmente en la región andina y son muy raras en la región subandina.

El número de especies en los diferentes ríos de la región andina varía entre 5 y 23. El mayor número de especies (23) fue registrado en el río Taipiplaya. El río con menor

número de registros es el río Yuyo, donde se registraron solo cinco especies. La riqueza de especies es mayor en la región subandina. El número de especies varía entre 32 en el río Suapi subandino y 66 en el río Agua Clara (Anexo 3).

7.2. Diversidad de la comunidad de peces en los ríos estudiados.

El análisis de diversidad fue realizado solo para las muestras de pesca eléctrica por la mayor representatividad cualitativa y la mayor posibilidad de realizar análisis cuantitativos estandarizados representados en la Tabla 3.

Tabla 3. Índice de diversidad de los ríos de las regiones de estudio.

Región	Río	Código	Nº de spp por río	Shannon no normalizado	Shannon normalizado por el Nº de spp por río	Altitud (m)
Subandina	Agua Clara	ACL	28	2,631	0,790	240
Subandina	Suapi sub Andino	SUS	22	2,465	0,797	240
Subandina	Chamaleo	CHA	12	2,226	0,896	450
Subandina	Inicua	INI	20	2,099	0,701	531
Andino	Yuyo	YUY	3	0,944	0,860	720
Andino	Taipiplaya	TAI	8	1,000	0,481	804
Andino	Camata	CAM	4	0,590	0,426	1100
Andino	Solacama	SOL	8	1,137	0,547	1269
Andino	Suapi-Yungas	SUA	3	0,960	0,880	1271
Andino	Miguillas	MIG	5	1,464	0,909	1272
Andino	Huarinilla	HUA	5	0,845	0,525	1300
Andino	Cotacajes	COT	6	1,059	0,591	1970

El Índice de Shannon normalizado en función del número de especies por río para los 12 ríos estudiados varía inversamente con la altitud, como se puede observar en la figura en la que la recta indica la tendencia de mayor diversidad a menor altitud (Figura 4).

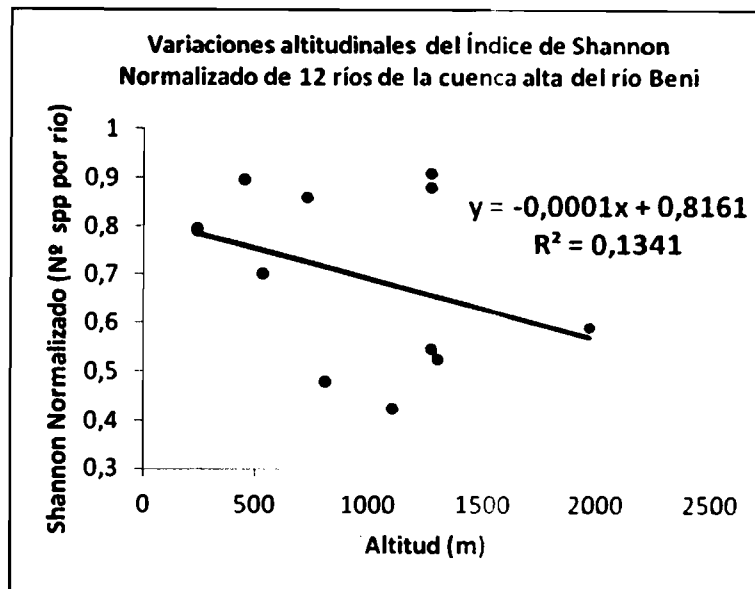


Figura 4. Variaciones altitudinales del Índice de Shannon normalizado de 12 ríos de la cuenca alta del río Beni.

7.3. Ensamblajes de hábitat de especies de la cuenca alta del río Beni.

Para la caracterización de los hábitats se tomaron en cuenta las principales características físico químicas de los 12 sistemas fluviales considerados (Tabla 1). En la región andina las pendientes varían entre 0,55 % y 2,86 %. En la región subandina, son en general menores a 0,3%. En cuanto a la velocidad de corriente, los valores más altos se registraron para la región andina (ríos Camata, Suapi andino y Taipiplaya. Contrariamente, los valores menores de velocidad de corriente fueron registrados en los ríos Suapi subandino y Agua Clara de la región subandina. Por otro lado, los ríos de la región subandina, se caracterizan por presentar un mayor porcentaje de pozas con valores superiores a 70%, Por el contrario, en la región andina el porcentaje de pozas es menor a 30% (Tabla 1)

Tres variables principales determinan la estructuración de los ensambles de uso de hábitats en la cuenca alta del río Beni: velocidad de corriente, profundidad y sustrato. El factor más determinante para la definición de los ensambles es la velocidad de corriente. Las diferencias de los promedios de velocidad para los cinco ensambles identificados son altamente significativas (ANOVA, F4, 36; $P < 0,0001$) (Tabla 4, Figura 5 a).

Tabla 4. Análisis de Varianza de los promedios de velocidad de corriente de cinco ensambles de la cuenca alta del río Beni

Fuente	GDL	Suma de los cuadrados	Media de los cuadrados	F	Pr > F
Modelo	4	33891,704	8472,926	254,561	< 0,0001
Error	36	1198,241	33,284		
Total corregido	40	35089,945			

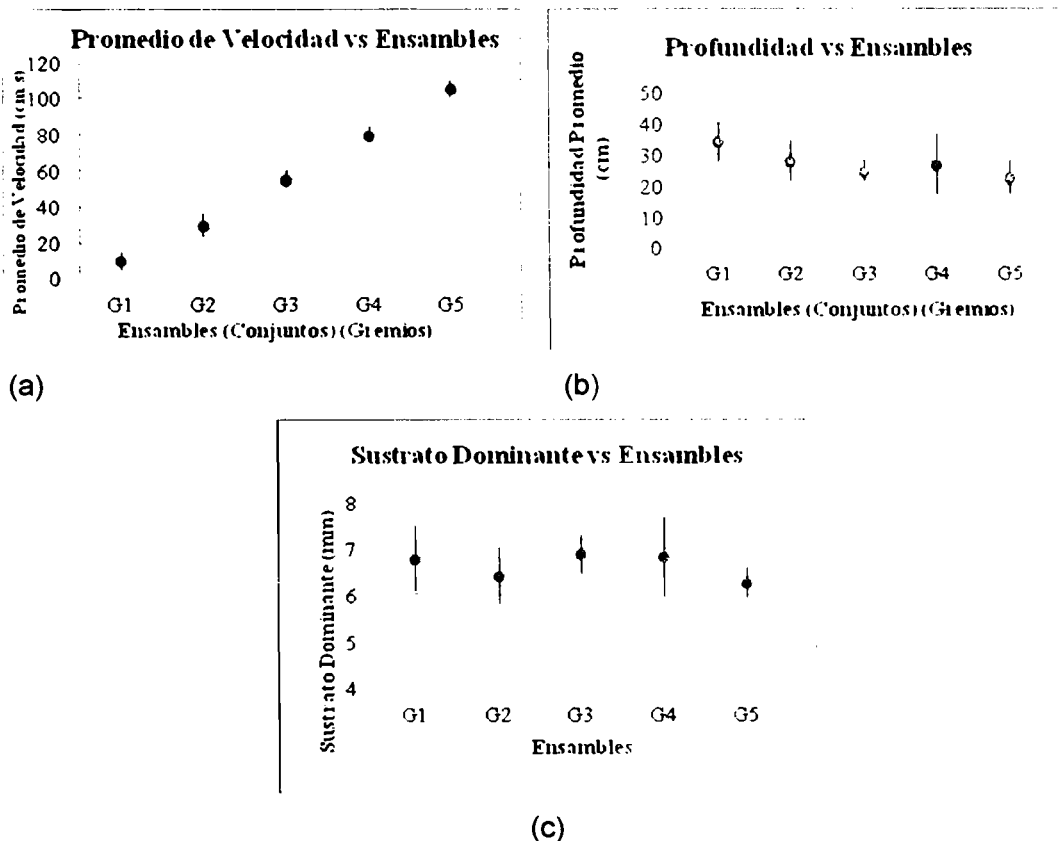


Figura 5. Diferencias de ensambles en base a la velocidad de corriente (a), profundidad (b) y sustrato (c) (Media +/- desviación estándar).

El segundo criterio de separación es la profundidad, que permite separar ensambles, dentro las dos divisiones básicas de velocidad (Figuras 5b y 6). Las diferencias en promedio entre los cinco ensambles son significativas (ANOVA, F4, 36; $P < 0,0001$) (Tabla

5, Figura 5b).

Tabla 5. Análisis de Varianza de los promedios de profundidad de cinco ensambles de la cuenca alta del río Beni

Fuente	GDL	Suma de los cuadrados	Media de los cuadrados	F	Pr > F
Modelo	4	629,822	157,455	2,877	0,036
Error	36	1970,240	54,729		
Total corregido	40	2600,062			

El factor menos determinante en la formación de ensambles es el sustrato, que es el que presenta las menores diferencias entre los grupos identificados (Tabla 6, Fig. 5 c)

Tabla 6. Análisis de Varianza de los promedios de profundidad de cinco ensambles de la cuenca alta del río Beni

Fuente	GDL	Suma de los cuadrados	Media de los cuadrados	F	Pr > F
Modelo	4	2,540	0,635	0,728	0,579
Error	36	31,392	0,872		
Total corregido	40	33,931			

El análisis de clusters muestra la presencia de cinco ensambles de hábitat (Figura 6, Anexo 4). Estos ensambles fueron interpretados por la segregación de especies en función de la velocidad de corriente, profundidad del agua y sustrato.

E1: Poza: Corresponde al ensamble de especies que ocupan el hábitat con menor velocidad de corriente (<3-20 cm/s). Se trata de zonas de profundidad menor o mayor al promedio, con pozas y pozas de concavidad o remanso y granulometría variable, predominantemente fina (Figuras 5 y 6).

Incluye 11 géneros entre las que sobresalen los Characiformes, principalmente Characidae como *Bryconacidnus* (BA), *Hemigrammus* (HG), *Odontostilbe* (OT), *Cheirodon* (CH), *Moenkhausia* (MK), *Gephyrocharax* (GC), *Hemibrycon* (HB) y *Bryconamericus* (BM). Además fueron registradas géneros como *Hoplias* (HP), *Steindachnerina* (SD). Además se encuentra un género de Cichlidae: *Crenicichla* (CC) (Figura 6).

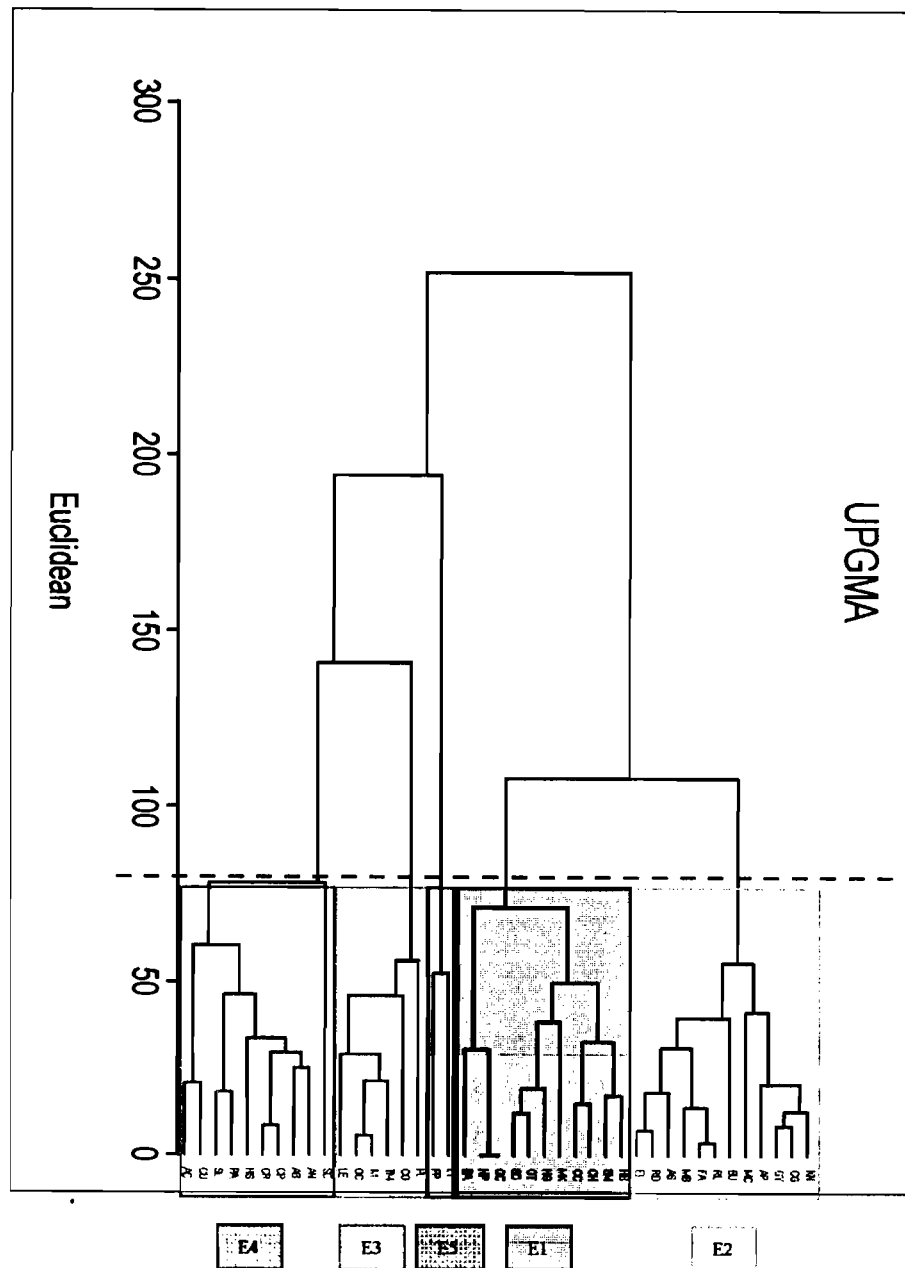


Figura 6. Ensamblajes de hábitat en función a la Velocidad, Profundidad y Sustrato (Códigos en el texto).

Los cinco ensambles identificados son:

E2: Poza - Canal Léntico: Este ensamble se caracteriza por su relación con un hábitat acuático de velocidad baja (20-40 cm/s), profundidad alta (pozas y canales lénticos), y granulometría variable (fina y grande por obstáculos) (Figuras 5 y 6).

Incluye 12 géneros, entre los cuales los más representativos pertenecen la familia Characidae del orden Characiformes como *Astyanax* (AS), *Knodus* (KN), *Creagrutus* (CG), *Monotocheirodon* (MC) y *Microschemobrycon* (MB). Géneros del orden Siluriformes como *Rhamdia* (RD), *Farlowella* (FA), *Rineloricaria* (RI) y Gymnotiformes como *Eigenmannia* (EI), *Apteronotus* (AP) y *Gymnotus* (GY). También incluye un género de Cichlidae: *Bujurquina* (BU) (Figura 6).

E3: Llano léntico: Hábitat acuático con velocidad media (46-62 cm/s), profundidad menor que el promedio con llanos lénticos y sedimento variable (Figuras 5 y 6).

Incluye 6 géneros, de los cuales cuatro pertenecen al orden Siluriformes como *Pimelodella* (PL), *Trichomycterus* (TM), *Cochliodon* (CO), *Imparfinis* (IM). También se registraron dos géneros de Characiformes: *Leporinus* (LE) y *Othonocheirodon* (OC) (Figura 6).

E4: Canal lótico - Llano rápido: Hábitat acuático con velocidad alta (72-87 cm/s), profundidad mayor al promedio, con canales lóticos y sedimento predominante grueso (Figuras 5 y 6).

Incluye 9 géneros de los cuales los más representativos pertenecen al orden Siluriformes como *Astroblepus* (AB), *Ancistrus* (AN), *Hypostomus* (HS), *Cetopsorhamdia* (CP), *Spatuloricaria* (SL). También se encuentran algunos Characiformes como *Acrobrycon* (AC), *Parodon* (PA), *Curimata* (CU) y *Characidium* (CR). De acuerdo al clúster de la figura 5, el género *Stemarchorhynchys* (SC) no está directamente incluido en ninguno de los ensambles identificados. Sin embargo, considerando la velocidad de corriente y el hábitat en el que se ha registrado con mayor frecuencia, fue incluido en el ensamble 4 (Figura 6).

E5: Radier - Rápido: Hábitat acuático que se caracteriza por la mayor velocidad de corriente (101-109 cm/s), profundidad baja, con radier rápido y sedimento fino (Figuras 5 y 6). Este ensamble está representado solo por dos géneros de Siluriformes: *Pseudopimelodus* (PP) y *Lamontichthys* (LT) (Figura 6).

7.4. Estructura de ensambles de hábitat respecto a variables medio ambientales

En la gráfica de ordenación de PCA de los arroyos, los dos primeros ejes factoriales explican el 78,6 de la variabilidad (Figura 7) (valores propios de los dos primeros ejes: 4,207, 2,081). El 52,58% de la variabilidad de variables medioambientales se explica en el eje uno (Figura 7a). Presenta fuertes relaciones con todas las variables medioambientales con excepción de ancho del cauce y la profundidad del agua (Figura 7a). Existe una correlación positiva entre la pendiente y la velocidad de corriente. Por otro lado, la relación con variables como temperatura ($T^{\circ}\text{C}$), pH, conductividad (μs) y porcentaje de pozas es inversamente proporcional (Figura 7a).

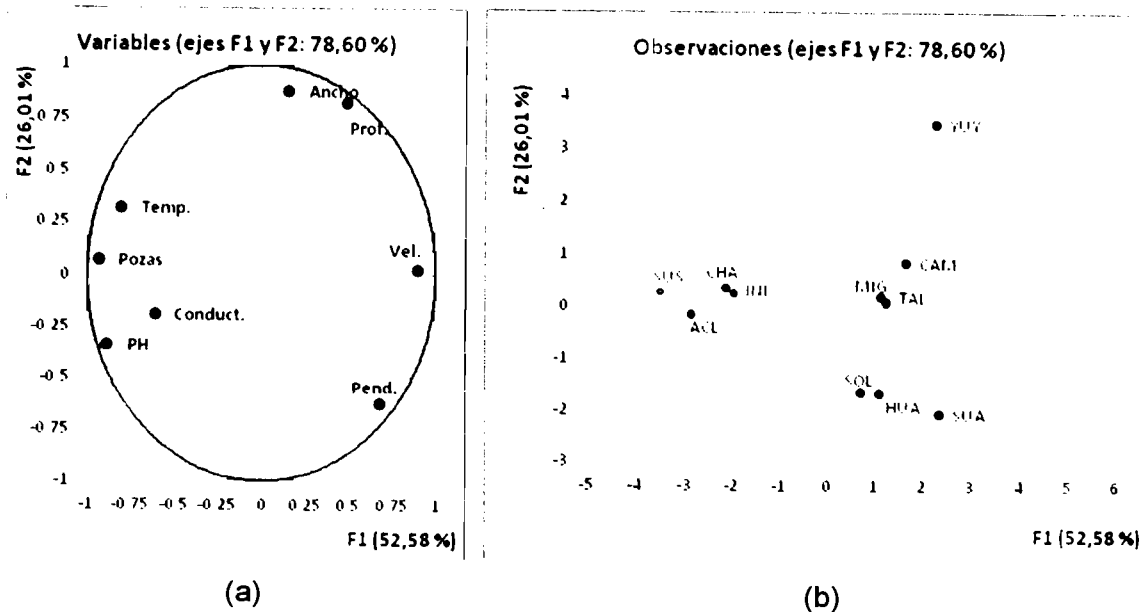


Figura 7. Diagrama de PCA con el análisis de 10 variables medioambientales para 12 ríos de la cuenca alta del río Beni (●: ríos de la región andina; ●: ríos de la región subandina; YUY: Yuyo, CAM: Camata, MIG: Miguillas, TAI: Taipiplaya, SOL: Solacama, HUA: Huarinilla, SUA: Suapi Yungas, INI: Inicua, CHA: Chamaleo, ACL: Aguas Claras, SUS: Suapi Subandino)

El segundo eje explica el 26,01 % de las variaciones (Figura 7a). Está principalmente relacionado con las dimensiones de los sistemas acuáticos (ancho y profundidad). En él se puede observar las diferencias existentes por ejemplo para los ríos Yuyo y Suapi andino en relación al ancho del cauce (15 m para el Suapi andino y 36 para el Yuyo) y la profundidad promedio (40 cm en el Suapi andino y 89,6 en el Yuyo) (Figura 7b).

La diversidad de velocidad de corriente y profundidad se puede considerar las variables que tienen mayor importancia para este análisis (Figura 6 y 7). Para eliminar el efecto del tamaño del río, solo se ha tomado en cuenta para los análisis realizados el primer eje, ya que en este eje se puede observar una clara separación entre los ríos de la región andina y de la región subandina (Figura 7b).

Como se puede observar en la figura 8, los sistemas acuáticos se ordenan en relación a la altitud ($r^2 = 0,79$). Los ríos de lugares altos están relacionados con altas velocidades de corriente asociadas a pendientes pronunciadas (Figura 8).

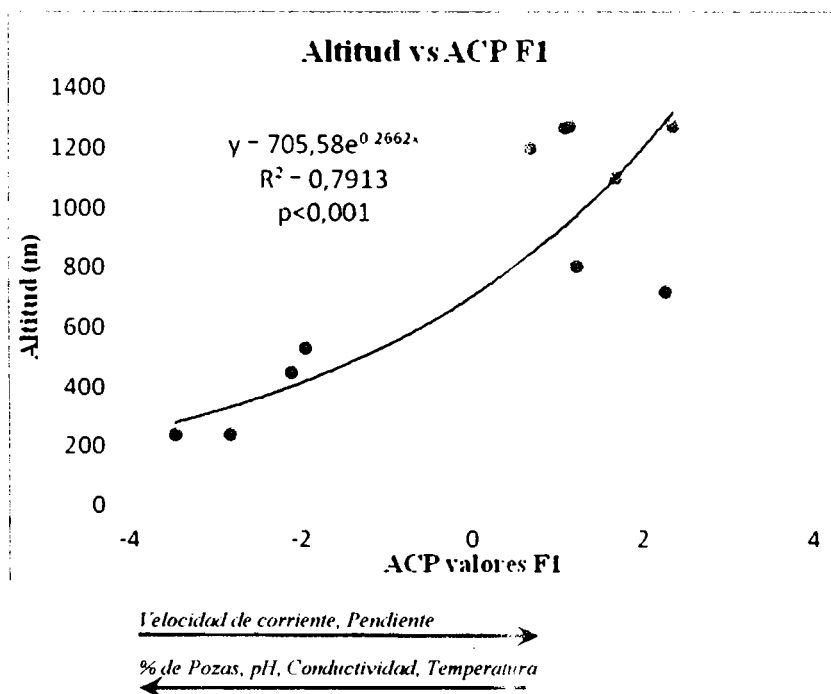


Figura 8. Altitud en relación a los valores de F1 del ACP

Por el contrario, los sistemas de bajas altitudes están relacionados con bajas velocidades de corriente asociadas a un alto porcentaje de pozas. El pH, conductividad y temperatura tienden a disminuir en las tierras altas (Figura 8).

La riqueza de los grupos, diversidad de hábitats y la proporción de los ensambles en los grupos cambian a lo largo de un gradiente medioambiental causado por las variaciones altitudinales. La riqueza de especies de los ríos y los grupos de diversidad se encuentran altamente correlacionados ($r^2 = 0,83$) (Figura 9).

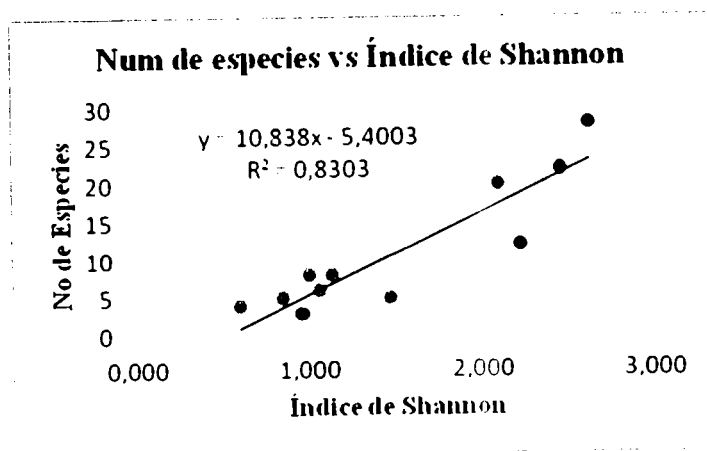
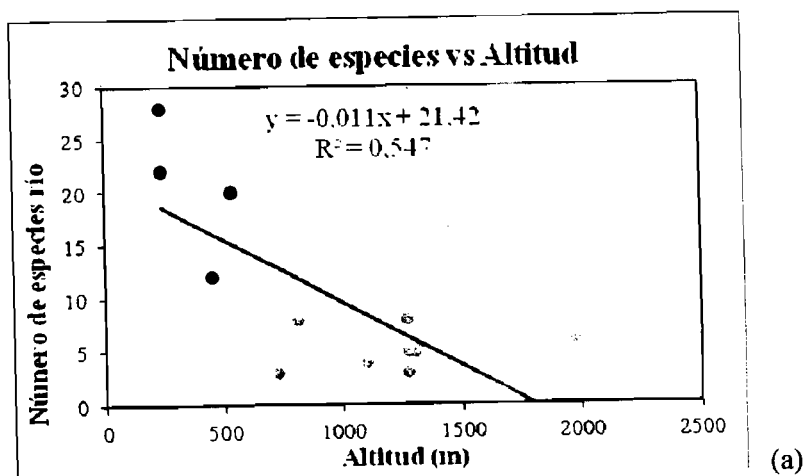
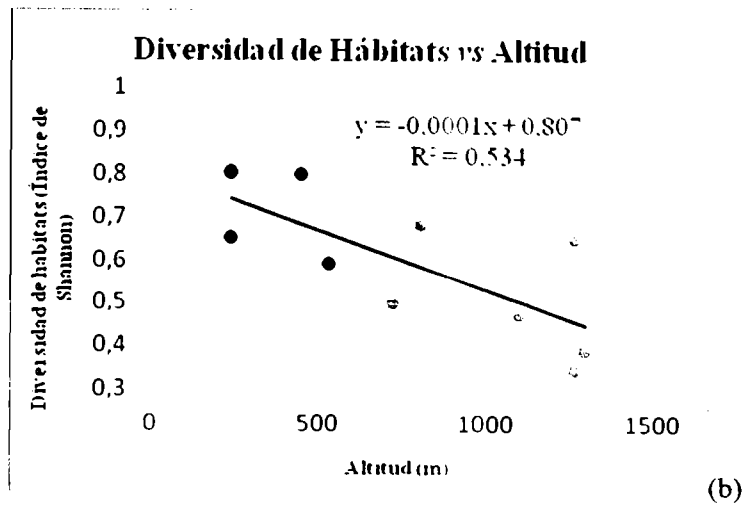


Figura 9. Número de especies vs. Índice de Shannon para 12 ríos de la cuenca alta del río Beni (•: ríos de la región andina; • ríos de la región subandina).

Sin embargo tanto la riqueza de especies como la diversidad de hábitats se encuentran inversamente relacionados con la elevación ($r^2 = 0,547$ y $r^2 = 0,534$) Figura 10 a y b).

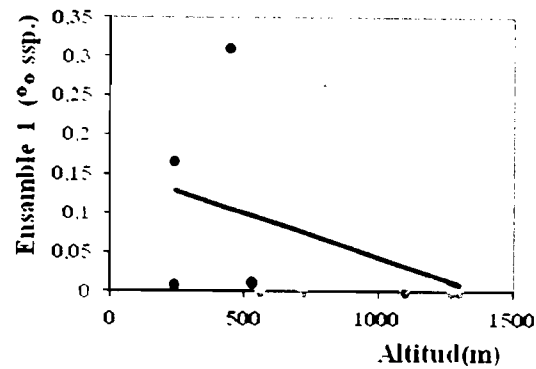
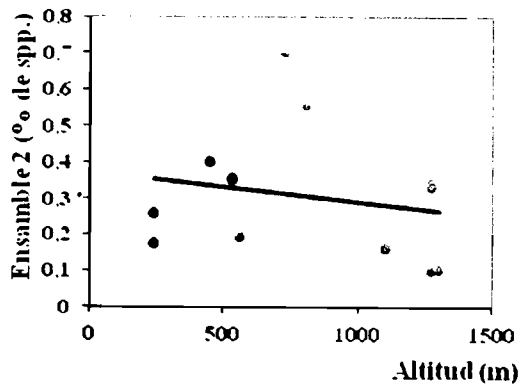




$\xrightarrow{\text{Velocidad de corriente, Pendiente}}$
 $\xleftarrow{\% \text{ de Pozas, pH, Conductividad, Temperatura}}$

Figura 10. a) Número de especies vs. altitud. b) Diversidad de hábitats (índice de Shannon) vs. altitud para 12 ríos de la cuenca alta del río Beni (•: ríos de la región andina; ○: ríos de la región subandina).

La proporción de las especies de los ensambles E1 y E2 tiende a aumentar en los arroyos de menores altitudes Figura 11 a) y b). Por el contrario el número de especies de los ensambles E4 y E5, que corresponde a los hábitats de aguas con mayor velocidad de corriente, tienden a disminuir Figura 11d) y e).



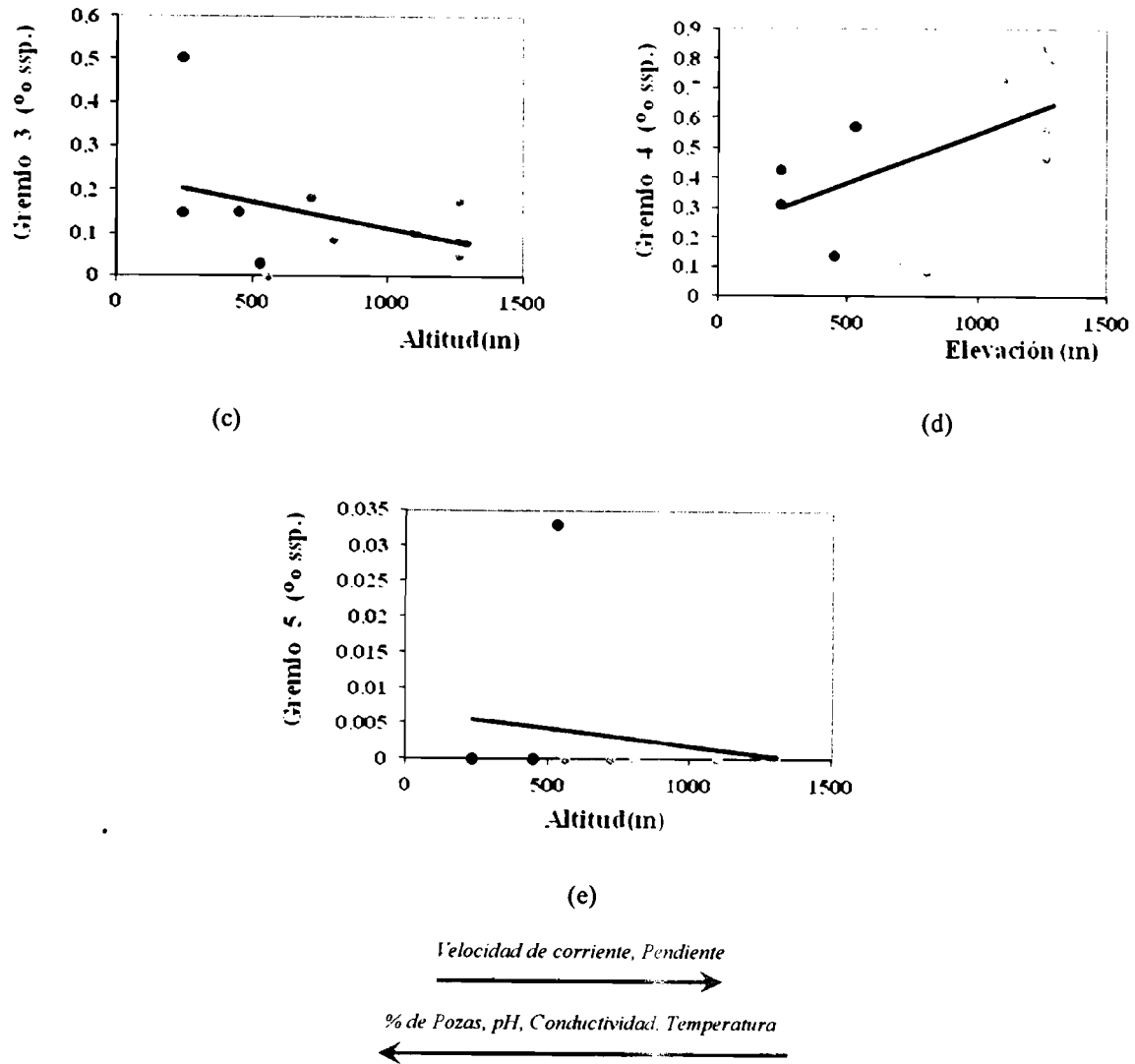


Figura 11. Número relativo de especies que pertenecen a cinco ensambles de hábitat: (a) G1; (b) G2; (c) G3; (d) G4; (e) G5 para 12 ríos de la cuenca alta del río Beni (•: ríos de la región andina; ●: ríos de la región subandina).

8. Discusión

La problemática sobre la distribución de las especies de peces y fundamentalmente sobre el uso de recursos, principalmente uso de hábitats y de recursos de alimentación, ha sido objeto de estudio desde hace varios años. Muchos de estos trabajos han sido realizados con el objetivo de poder definir modelos predictivos que permitan, en base a la información de las características físico químicas de los sistemas fluviales, proporcionar una idea sobre la posible composición y estructura de las comunidades de peces.

La mayor parte de estos trabajos, sin embargo, se han realizado en sistemas acuáticos de zonas templadas, principalmente Estados Unidos y Europa. Los primeros trabajos en este sentido fueron desarrollados en sistemas fluviales de Francia (Huet 1949, 1952). Como resultado, se propuso un sistema de clasificación de las comunidades de peces que tomaba en cuenta las variaciones de pendiente y anchura de los ríos, desde las cabeceras hasta la parte baja de los mismos. Posteriormente, trabajos similares han sido desarrollados en otros sistemas fluviales de la zona templada. Muchos de ellos concebidos en función a las variaciones longitudinales de la estructura de los ríos y sus comunidades en relación a la idea del *river continuum* (RCC) y, posteriormente, dentro del concepto de cuatro dimensiones de los sistemas fluviales (Vannote et al 1980, Grossman et al. 1982, Schlosser 1982, Moyle y Vondracek 1985, Pearson 1986, Statzner y Higler 1986, Ross et al. 1987, Gorman 1988, Ross 1991, Tonn et al. 1990, Pouilly 1994, Wasson et al. 1998 y otros).

A pesar de la importancia de este tipo de información para comprender el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos y, desde el punto de vista práctico, en relación al manejo apropiado y conservación, Se han realizado pocos trabajos en sistemas acuáticos neotropicales. La información es mucho más escasa en el caso de sistemas montanos y submontanos, fundamentalmente en la cordillera de los Andes, región que se caracteriza por una alta riqueza de especies, en muchos casos de distribución restringida, y sujetas a crecientes impactos ambientales. Algunos de los trabajos más importantes en la región neotropical han sido realizados en sistemas fluviales del sureste del Brasil (Aranha et al. 1998, Sabino y Castro 1990, Texeira 1989, Costa 1987) y de los Andes colombianos (Álvarez-León y Ortiz-Muñoz 2004, Hoeinghaus et al. 2004, Anderson et al. 2010, Jaramillo-Villa 2010).

Actualmente, existen pocos estudios de este tipo en Bolivia, especialmente cuando se trata de sistemas fluviales montanos y del subandino (Sarmiento y Barrera 1997, Miranda-Chumacero y Barrera 2005, Miranda-Chumacero 2006). Un trabajo similar y en la misma zona fue realizado en relación a la variación altitudinal del uso de recursos y estructuración de guilds tróficos (Pouilly *et al.* 2006). Trabajos similares, aunque también escasos, se refieren a las comunidades de invertebrados en sistemas fluviales de la cuenca del río Beni (Rocabado 1999, Rocabado y Wasson, 1999). Por esta razón estos trabajos tienen un gran valor como información de línea base, para comunicar los esfuerzos que se realizan en relación a la conservación de los sistemas acuáticos y la biodiversidad, y como base para la formulación de hipótesis que permitan profundizar los conocimientos sobre las comunidades de peces de sistemas montanos.

8.1. Riqueza de especies

Los muestreos cualitativos reportaron 103 especies características y representativas de la zona de estudio. Las colecciones mostraron que hubo mayor eficacia de pesca con el método de pesca eléctrica debido a las características del hábitat, apropiadas para la utilización del método (conductividad mayor a los 20 $\mu\text{S}/\text{cm}$, temperaturas menores a los 30°C, zonas poco profundas). Por esta razón los análisis cuantitativos se realizaron para las muestras de pesca eléctrica referidas a 41 géneros. Los análisis fueron realizados solo para géneros debido a la incertidumbre en la determinación de especies.

El estudio ha sido realizado a un mismo nivel del *continuum* ya que los sistemas acuáticos y localidades analizadas tienen el mismo tamaño y las mismas características geomorfológicas. Por lo tanto la diferencia de riqueza ha sido influenciada principalmente por el gradiente altitudinal en la región andina y subandina. Entonces, la riqueza de especies de la región subandina es mayor a la de la región andina debido a las variaciones de las condiciones físico químicas en función de la altitud y la presencia de mayor diversidad de hábitats.

Un aspecto fundamental, sin embargo, es la gran riqueza de especies registrada en los sistemas acuáticos estudiados. De manera general el número de especies en sistemas

acuáticos de la región templada es mucho menor (Huet, 1949, Pouilly 1994, Humpl 2006). Por ejemplo en un estudio realizado en 567 sitios de la cuenca del Elba (+/- 145.000 km² de superficie) solo 28 especies de peces fueron registradas (Humpl 2006). De forma similar, en un estudio realizado en ríos de Inglaterra se reportaron 32 especies en un área de estudio que incluye 13 cuencas de drenaje (Penezak et al. 1991).

La riqueza de especies es mayor en la región neotropical. En estudios realizados en pequeñas cuencas fluviales y ríos de segundo orden del bosque atlántico del sudeste del Brasil, el número de especies varía entre 17 y 29 (Aguiaro y Caramaschi 1998, Aranha et al. 1998, Costa 1984, Costa 1987, Texeira 1989). En la cuenca del río Magdalena en Colombia, en arroyos de primer a tercer orden se registraron hasta 62 especies (Jaramillo-Villa et al. 2010) y en ríos del pie de monte en Venezuela el número de especies podría ser mayor a 133 (Hoeinghaus et al 2004).

Una situación parecida se observa en los sistemas fluviales de la vertiente oriental andina en Bolivia donde se registraron 103 especies (diversidad beta), con reportes de hasta 20 especies en sistemas fluviales sobre los 1000 m de altitud. En el caso de los ríos situados a menores altitudes este número es, en general mayor a 30 y puede alcanzar hasta 66 especies como en el caso del río Aguas Claras.

Estos datos son particularmente interesantes, principalmente en el caso de ríos de la región andina, donde esta importante riqueza de especies está, de acuerdo a nuestros resultados, está relacionado a una diversidad de hábitats relativamente baja, principalmente si consideramos la proporción de pozas presentes (que en general, representan menos del 20% de la estructura del río). Como se ha visto en otros trabajos, este tipo de hábitats favorece la presencia de una mayor riqueza de especies (Schlosser 1982, Huguén 1990).

La mayor parte de los estudios realizados analizan las variaciones de la riqueza y diversidad de especies en función de un gradiente longitudinal. Desde este punto de vista se ha visto que se presenta un patrón continuo de cambio en la composición, y que las especies son añadidas con una tasa más rápida de las que se pierden cuando se hace un análisis desde las partes más altas a las más bajas (Hoeinghaus et al. 2004). Una situación similar se ha observado en ríos de la región central de Argentina (Bistoni y Hued

2002). En este estudio, la composición de la comunidad de peces varía a lo largo del gradiente cabeceras - aguas abajo. La riqueza de especies y estructura trófica disminuye significativamente en relación a la altitud y aumenta con el orden de río y la distancia de las cabeceras. Desde las cabeceras hacia las partes bajas las comunidades de peces varían debido a la adición de especies. El fenómeno probablemente está asociado a un aumento de la diversidad de hábitats (Bistoni y Hued 2002).

Analizando muestras de tres segmentos altitudinales en el río Portuguesa (Venezuela) se ha observado diferencias significativas en la composición de especies. Los ensambles de las partes altas incluyen especies únicas de Loricariidae, pequeños Pimelodidae y Trichomycteridae y algunas especies de Characiformes no observados a menores elevaciones. Por el contrario, los ensambles de las partes bajas de los ríos incluyen especies de Cichlidae, grandes Siluriformes y especies de Characiformes que no fueron coleccionadas en las otras dos zonas (Hoeinghaus 2004). Sin embargo, Las diferencias altitudinales en la composición de los ensambles de peces, podrían reflejar diferencias en las características ambientales. Por ejemplo las partes altas de los ríos se caracterizan por la presencia de crecidas intempestivas y de corta duración, presencia de sustrato en general grueso y un área de inundación reducida (Hoeinghaus 2004). En ríos de la Amazonia ecuatoriana, Ibarra y Stewart (1989) observaron grandes cambios en el ensamble de especies en relación con cambios mayores en la composición del sustrato.

Una situación similar es reportada para ríos de USA (Horwits 1978). Aunque este estudio se refiere a las variaciones en el número de especies entre las cabeceras y las partes bajas de un mismo río, reporta que de manera general este aumento en la riqueza de especies resulta principalmente de la adición de nuevas especies que no implica la sustitución de las especies de las partes más altas (Horwitz 1978). En el caso del río Beni, se pudo observar que aunque existe una situación similar: la adición de especies en los sistemas acuáticos de las partes más bajas, aunque no se produzca un reemplazo de las especies de las partes más altas que en general presentan principalmente una menor abundancia.

8.2. Diversidad de la comunidad de peces en los ríos estudiados

El análisis de diversidad mediante el índice de Shannon normalizado por el número de

géneros por río muestra que existe una tendencia a una mayor diversidad a menor altitud. Este incremento de diversidad expresada en la figura 3, con un $R^2 = 0,135$ se puede explicar con la presencia de mayor cantidad de hábitats a menores altitudes como pozas y canales lénticos. Lo contrario ocurre en sistemas a mayor altitud donde los hábitats presentan ríos con mayor pendiente y mayor velocidad de corriente. Estos datos también están relacionados a la oferta de alimento propia de los diferentes hábitats descritas por Pouilly et al (2006) para los mismos ríos.

Una relación similar, inversamente proporcional a la altitud, ha sido registrada en general en diferentes estudios realizados en regiones diferentes (Horwitz 1978, Schlosser 1982, Mahon et Portt 1985, Hugueny, 1990). En general estas diferencias se relacionan con el aumento de la profundidad en las partes más bajas, lo que favorece la presencia de una mayor diversidad de hábitats (Hugueny 1990, Mahon et Portt, 1984). En general se considera que la profundidad máxima es la variable que explica principalmente las variaciones en la riqueza de especies y la diversidad de peces (Hugueny, 1990, Schlosser 1982, Mahon et Portt 1985). Variaciones similares en relación a altitud han sido reportadas por Pouilly et al (1994).

En ríos del Oeste y Medio oeste de los Estados Unidos, se ha observado que la diversidad de peces aumenta rápidamente desde las partes altas hasta las partes bajas de los ríos (Horwitz 1978). Este aumento resulta casi totalmente de la adición de nuevas especies con poco reemplazo de la fauna de las partes más altas. Sin embargo en la cuenca del río Beni, cuando se trabaja con ríos del mismo orden y características similares, se observa que el aumento de la diversidad normalizada en función del número de especies por río, aunque presenta una tendencia inversamente proporcional a la altitud, la pendiente de la recta que representa este cambio es mucho menor (Figura 4). En este caso se debe considerar que el trabajo realizado en USA, comprende secciones completamente diferentes de ríos, incluyendo el orden de los ríos que, en las partes más bajas puede incluir sistemas de cuarto orden o mayor (Horwitz 1978).

Podría ser que en función del ciclo hidrológico, los ensambles y la estructura de las comunidades cambien. Se ha observado que pueden presentarse cambios significativos en función de la variable tiempo, en el ciclo anual. En ríos de la zona templada en Europa, se han registrado variaciones significativas con una disminución de la diversidad de peces

durante el invierno debido a una disminución de la profundidad, diversidad de hábitat, migración de peces etc. Por el contrario, durante el verano se produce un incremento de la diversidad debido a la recolonización, aumento de la disponibilidad de recursos y diversificación de hábitats (Schlosser 1982). En la zona de la vertiente oriental andina, una situación similar es previsible, considerando los cambios fundamentales en los caudales, profundidad, niveles de arrastre de sedimentos y otros. Por otro lado también se debe tomar en cuenta la importancia de los procesos migratorios.

8.3. Ensamblajes de hábitat de las especies en la cuenca Alta del río Beni

En el análisis de clusters se diferenciaron 5 ensambles de hábitat, establecidos principalmente en función a la velocidad de corriente, profundidad del agua y substrato dominante, identificados al 70 % de similaridad (Figura 6). Sin embargo una evaluación más fina de los resultados y del dendrograma producido en el presente estudio (Figura 6), muestra que se puede diferenciar subgrupos dentro de los ensambles identificados, lo que aumentaría la complejidad de la repartición de las comunidades en función de la estructura de hábitats. En general se ha observado que existe una diferenciación de especies de hábitats lóticos y lénticos. Los hábitats lóticos son colonizados por especies especializadas a la velocidad de corriente y la altura del agua (Pouilly 1993). Otros trabajos muestran que en sistemas fluviales (lóticos), principalmente arroyos y otros de menor orden, existe una segregación de los ensambles de peces en función de la velocidad de corriente entre hábitats lóticos (rápidos, radier) y lénticos (pozas) (Schlosser 1982).

La evaluación se realizó utilizando el método de UPGMA y las distancias euclidianas porque permiten la identificación de un quinto ensamble que, con métodos más conservadores, no se diferenciaba. Este quinto ensamble incluye un par de géneros (*Lamontichthys* y *Pseudopimelodus*) que se distinguen de los otros cuatro ensambles identificados, por la velocidad de corriente mayor 100 cm/s, claramente superior y significativamente diferente a las velocidades características de los otros cuatro ensambles.

El número de ensambles identificados (70 % de similaridad), coincide en general con trabajos realizados en sistemas acuáticos de la zona templada (Schloesser 1982, Pouilly

1994). Ambos autores en trabajos realizados en sistemas, en general de mayor magnitud, identificaron cinco ensamble de uso de hábitat a 95% de similaridad. De acuerdo a Schlosser (1982) estos ensambles fueron identificados, tomando en cuenta las variaciones en la velocidad de corriente y otros factores, como la profundidad, en cinco categorías: poza (pool), llano-poza (raceway-pool), llano (raceway), llano-rápido (raceway-riffle) y rápido (riffle).

Esta situación difiere de los resultados de trabajos realizados en sistemas fluviales del sureste del Brasil donde se encuentra una situación más simplificada de la estructura de ensambles de uso de hábitats (Aranha *et al.* 1998, Costa 1984, Costa 1987, Texeira 1989). En uno de estos trabajos Aranha *et al.* (1998) identificaron cuatro grupos de ocupación espacial que denominan: "lambaris" (grupo A), "*Pimelodella pappenheimi*-*Corydoras barbatus*" (grupo B), "*Phalloceros caudimaculatus*" (grupo C) y "*Mimagoniates microlepis*" (grupo D). Los diferentes grupos se diferencian en función de la velocidad de corriente y la profundidad (Aranha *et al.* 1998).

La mayoría de las especies se encuentran distribuidas en los ensambles 1 y 2 debido a que éstos se caracterizan por la presencia de pozas, canales lénticos y remansos con poca velocidad de corriente, con especies mucho más generalistas en el uso de hábitats. En estos grupos se encuentran especies leníticas de tallas medianas. Una situación similar se ha observado en otros estudios en los que se ha determinado una relación inversamente proporcional con la altitud y la diversidad de hábitats (Hugueny, 1990, Schlosser 1982, Mahon et Portt 1985)

Los ensambles extremos (E4 y E5) presentan especies características de hábitats con mayor velocidad de corriente y poca profundidad, que mayormente se encuentran en la región andina. Estas especies están adaptadas morfológicamente a estos tipos de ecosistemas de mayor velocidad de corriente incluyendo estructuras como espinas pectorales, bocas íferas de succión como en el caso de *Ancistrus* y *Astroblepus*, alimentación compuesta principalmente por algas o sedimento (detritívoros y algívoros) como menciona Pouilly *et al.* (2006). El ensamble 5 incluye solo 2 géneros (*Pseudopimelodus* y *Lamontichthys* capturados en el río Inicua con pocos individuos. Especies con estas características predominantes en la región andina. Estos ensambles se encuentran en zonas donde existen refugios compuestos por rocas o sedimento en

zonas de radier o con pendientes altas.

Como se ha observado en un trabajo sobre la ecomorfología de las especies en la zona, existiría una relación entre la morfología de las especies y el uso de hábitats (Pouilly y Barrera (2008)). De acuerdo a las observaciones preliminares realizadas en el marco de este trabajo, habría una relación entre factores como la velocidad de corriente y la forma. De esta manera, los ensambles de aguas con mayor velocidad de corriente incluirían especies que se caracterizan por la presencia de bocas ínferas, tendencia a un aplanamiento dorsoventral, formas más aerodinámicas, desarrollo de las aletas pélvicas y pectorales, estructuras de sujeción (bocas suctoras, espinas operculares y otras). En el caso de peces de zona de pozas (con menor velocidad de corriente), se esperarían cuerpos más disciformes, forma hidrodinámica, aplanamientos laterales y otros.

Esta estructuración en función de hábitats se observa también en otros ambientes como los sistemas acuáticos de sabana (Lowe-McConnell 1964, Mago Leccia 1970). De acuerdo al trabajo de Mago Leccia (1970), aunque es posible suponer el movimiento entre ambientes de las especies, identifica los siguientes ambientes: cauce principal de los ríos, caños, lagunas, pozos temporales de inundación, pozas permanentes y riberas inundadas. Similares estructuraciones en el uso de hábitat fueron descritas en una zona del Bajo Tocantins en el Brasil, donde se encontraron tres comunidades diferentes en relación a microhábitats situados en una zona de rápidos, y en las zonas aguas arriba y aguas abajo de los rápidos (de Mérona 1987).

La morfología del canal, sustrato de las riberas y del fondo, la vegetación y periodicidad de la inundación definen hábitats específicos para la fauna acuática de arroyos y pequeños ríos de la Amazonia (Walker 1995). Considerando estas divisiones mayores se registran diferencias entre sistemas acuáticos o distintas zonas de un arroyo. Por ejemplo predominan especies de peces en las partes bajas de los arroyos, mientras que en las cabeceras se encuentran preferentemente invertebrados y muy pocas especies de peces. Consecuentemente se puede considerar que ciertas especies están restringidas a ciertos tramos de río. En esta zona, los hábitats pueden definirse por el sustrato o la estructura. Solo considerando el sustrato, Godim (1984) reconoce ocho diferentes hábitats en un arroyo de las cabeceras: troncos sumergidos (palizadas), plantas, hojarasca, raíces flotantes, arena, detrito fino, rocas y agua libre.

En un estudio sobre la heterogeneidad de hábitats en arroyos de tierra firme de la Amazonia Central en Brasil, se establece que esta heterogeneidad se representa fundamentalmente por dos tipos hidrográficos: rápidos y pozas (Motta 2002). De manera coincidente con los resultados del presente trabajo, de acuerdo a Motta (2002) en la Amazonia central estos dos tipos están caracterizados por tres variables principales: corriente, profundidad y sustrato. Los rápidos incluían 15 especies, mientras que se registraron 17 especies en los hábitats de pozas. La segregación de ensambles entre rápidos y pozas se explica por una tendencia a una mayor riqueza de especies y abundancia en las pozas. Este patrón parece estar relacionado a varios factores como una mayor disponibilidad de recursos y la inactividad de predadores nocturnos en pozas (Motta 2002). Aunque en sistemas acuáticos en la cuenca alta del río Beni se ha registrado la presencia de predadores nocturnos como lagarto (*Caiman yacare*).

Haciendo una evaluación de si los grupos son estables espacio-temporalmente para que constituyan una agremiación con una estructura de la comunidad más o menos repetible, vemos que estos ensambles no serán permanentes ya que otros procesos como la época del año y etapa de vida de las especies están involucrados en el proceso de su organización.

En este sentido en el análisis de los resultados se debe tener en cuenta la época de los muestreos, habiendo sido realizados en época seca (abril a septiembre), por lo que los análisis corresponden solo a este período del año. Aunque la mayoría de la gente considera a los trópicos como áreas de alta estabilidad, los cambios estacionales pueden ser severos en arroyos tropicales. De manera general los arroyos de la vertiente oriental andina tienen corrientes rápidas durante la época de lluvias debido a los aportes de las precipitaciones. En estos casos la velocidad de corriente y el mayor volumen de agua pueden generar una menor diferenciación de las facies (pozas, canales etc.). Por el contrario durante la época seca el volumen de agua disminuye gradualmente y finalmente se reduce hasta dejar series de pozas semiaisladas separadas por tramos de menor profundidad y mayor velocidad de corriente (Zaret y Rand 1971). El impacto de estos cambios podría estar relacionado con variaciones estacionales en la composición de los ensambles. Se considera que las interacciones competitivas entre especies de peces de arroyos ocurren con mayor probabilidad desde el final del verano hasta el principio del

otoño debido a que durante este período se presenta una disponibilidad limitada de recursos y altos números de peces (Schlosser 1982, Moyle y Vondracek 1985). Algunas explicaciones se refieren a la diversificación de nichos en hábitats de pozas, o simplemente porque las pozas tienen una mayor constancia y menores variaciones estacionales en el régimen hídrico.

Por otro lado, algunos investigadores enfatizan la importancia de diferencias ontogénicas o de desarrollo de los peces. En un estudio sobre la estructura de las comunidades en el lago Opinicon en los Estados Unidos, se ha observado que varias especies de peces tienen diferentes preferencias de ocupación espacial y hábitos alimenticios a diferentes tallas (edades) (Helfman 1978). Esto es particularmente notable en el caso de especies lacustres entre las cuales los juveniles ocupan diferentes profundidades que los adultos (Werner *et al.* 1977, Werner y Gilliam 1984).

Los peces de sistemas fluviales también muestran patrones de distribución que se relacionan con el tamaño individual o la edad. Los ejemplos más notables son los de especies migratorias diadromas de lampreas, salmones y anguilas. Sin embargo, también ocurren migraciones dentro los sistemas de agua dulce y pueden ocurrir diferencias de distribución (Helfman 1978). Estudios en sistemas fluviales de la zona templada mostraron que los estados juveniles son aparentemente más abundantes en las partes superiores de los arroyos y que se mueven hacia las partes bajas cuando crecen (Hall 1972). Estas diferencias se presentan también en relación al uso de microhábitats: existen evidencias de variaciones intraespecíficas de uso de hábitats. Por ejemplo especies que utilizan pozas con aguas casi estancadas como juveniles, completan sus ciclos de vida en ensenadas, rápidos y otros hábitats del canal principal (Bart 1989).

Diferencias de distribución similares ocurren en especies tropicales (Lowe-McConnell 1975). Muchas especies migran río arriba para reproducirse y los juveniles pueden permanecer en estas zonas para evitar predadores o migrar pasivamente hacia las zonas bajas donde se encuentran las zonas de alimentación y crecimiento como en el caso del sábalo (*Prochilodus nigricans*).

Sin embargo, algunas especies por ejemplo de Loricariidae o Cichlidae, que presentan cuidado parental, permanecen en los primeros estados de desarrollo en la cercanía de los

padres y, al menos en esta fase ocupan el mismo hábitat y probablemente utilizan la misma alimentación (Lowe-McConnell 1975, Balon 1977). Consecuentemente, para comprender mejor la ecología de las especies, futuros estudios deberán incluir una evaluación de la importancia de las variaciones ontogénicas y temporales (estacionales) en la estructura de los ensambles.

En la ordenación de PCA se observa que la distribución de las especies en los diferentes hábitats no está dada al azar, sino que más bien el ordenamiento está afectado por los parámetros fisicoquímicos existiendo una preferencia en el uso de hábitat que corresponde a los ensambles identificados (Figura 7 a y b). De esta manera podemos diferenciar los grupos de ríos para la región andina y subandina.

La figura 7, nos indica también el efecto de mayor velocidad de corriente del agua para los ríos de la región andina a altitudes mayores a los 600 m. Por el contrario, las características físico-químicas como la temperatura, conductividad, pH y el mayor porcentaje de pozas caracterizan a los ríos subandinos a menores altitudes.

Sin embargo, algunos autores han considerado que esta noción de separación de ensambles en función de las características físicas de diferentes sectores de sistemas fluviales, debe ser evaluada de manera crítica, ya que existen cuestionamientos sobre si esta es una forma apropiada de agrupar a las especies (Bart 1989). En general se considera que los resultados de varios estudios sugieren que los peces pueden ser peces muy generalistas de los hábitats de arroyos (Anderson 1985, Whittier y Miller 1986) en contraste con la opinión de la especialización en función de los hábitats (Gorman y Karr 1978). Existen niveles comparables de parecido faunístico dentro y entre hábitats, sugiriendo que las especies no se segregan en grupos específicos de hábitat (Bart 1989). Si los peces normalmente ocurren a través de varios hábitats diferentes, como algunas evidencias alternativas sugieren, entonces las interacciones que ocurren dentro los hábitats y cualquier asociación como resultado de estas interacciones, serían solo de significación limitada para la estructura de las comunidades de peces de arroyo (Bart, 1989).

Desde este punto de vista, se han postulado varios fenómenos que pueden afectar el uso de hábitats por peces de arroyos incluyendo la depredación (Anderson 1985, Gilliam y

Fraser 1987, Schlosser 1987, Brown y Moyle 1991), limitaciones fisiológicas (Grossman 1990), preferencias de factores abióticos como la temperatura (Baltz 1982, Baltz *et al.* 1987), posiciones óptimas de forrajeo y densidad de alimento (Fausch y White 1981, Rosenfeld *et al.* 2005) y otros (van Snik y Stauffer 1999). Aunque algunas de estas diferencias podrían estar relacionadas con aspectos metodológicos y de medición, se puede ver que es necesario estandarizar este tipo de evaluaciones para que puedan ser consideradas prácticas en relación con la conservación y manejo de sistemas fluviales de montaña. Esto es fundamentalmente importante en el caso de los sistemas fluviales tropicales andinos que pueden estar asociados a una importante riqueza de especies y diversidad.

La figura 9a) muestra como incrementa el número de especies a menor altitud. En el caso de la figura 9b) también se puede ver que los puntos en la gráfica, que representan un mayor índice de diversidad, corresponden a los ríos de la región subandina. Un comportamiento similar se puede observar en las gráficas de la figura 9, donde el porcentaje de géneros en cada uno de los ensamble es mayor a altitudes menores.

Uno de los resultados concluyentes de este estudio puede considerarse, que los ensambles de peces de ríos subandinos y andinos de la vertiente oriental andina en Bolivia no presentan un patrón aleatorio de uso de hábitat. Este resultado es opuesto a la organización aleatoria que sugieren algunos autores como Matthews (1982).

La mayoría de los trabajos realizados se refieren a las variaciones en un gradiente altitudinal de sistemas fluviales. Basados principalmente en trabajos de Europa y Norte América, la presencia de estos gradientes longitudinales ha sido reconocida desde hace mucho tiempo por ecólogos acuáticos (Burton y Odum 1945, Sheldom 1968, Horwitz 1978, Matthews 1986, Rahel y Hubert 1991, Hoeinghaus *et al.* 2004). En general, estos cambios composicionales han sido caracterizados como distintas rupturas faunísticas o zonas de adición de especies a medida que río abajo aumenta la complejidad (Rahel y Hubert 1991, Abes y Agostinho 2001, Bistoni y Hued 2002).

Los patrones generados en sistemas templados no siempre se cumplen en regiones tropicales que se caracterizan por una mayor riqueza de especies y diversidad. Sin embargo, varios estudios realizados en ríos Neotropicales han mostrado patrones

significativos de diferenciación a lo largo de gradientes longitudinales (Ibarra y Stewart 1989, Winemiller y Leslie 1992, Rodiles-Hernández et al. 1999, Silvano et al. 2000, Abes y Agostinho 2001, Bistoni y Hued 2002).

8.4. Implicaciones para la conservación

La información generada en el marco del proyecto proporciona una referencia de línea base de las especies de peces de la vertiente oriental andina en el norte de Bolivia (cuenca alta del río Beni), y sus patrones de distribución. Este tipo de información provee un punto de partida a partir del cual se pueden establecer objetivos de conservación que reflejan atributos ecológicos de importancia central para sistemas fluviales saludables (Esselman et al. 2006).

La cuenca alta del río Beni forma parte de las cabeceras del río Madeira, uno de los principales afluentes del Amazonas. Se encuentra en la vertiente oriental andina del norte de Bolivia en el Corredor Vilcabamba - Amboró, una de las áreas de mayor diversidad y de alta prioridad para la conservación de la biodiversidad. Esta zona, tradicionalmente considerada como un área de baja riqueza de especies (Gery 1969), actualmente se considera como una zona de alta diversidad. Tomando en cuenta que en los últimos años se han descrito muchas especies, actualmente el número de especies conocido sobre los 1000 m ha aumentado de manera fundamental y se espera que este número pueda incrementarse más aún en los próximos años. Por otro lado, tiene un papel fundamental desde el punto de vista hidrológico. La conservación de estas zonas tiene una importancia fundamental para el mantenimiento de las relaciones funcionales entre los sistemas andinos y los de tierras bajas (Esselman et al. 2006).

Varias de las especies que forman parte de los ensambles de peces en la zona dependen de la relación entre los sistemas de tierras bajas y la base de los Andes en el subandino (migraciones). Estas especies frecuentemente dependen de la conectividad longitudinal y los regímenes de flujos naturales para la viabilidad de sus poblaciones y por consecuencia pueden ser buenos indicadores de estos factores en una cuenca (Esselman 2006). Varias especies de peces dependen en sus procesos migratorios (usualmente relacionados a la reproducción) de las variaciones estacionales del volumen de agua (Cruz 1987). La alteración de estos factores puede tener efectos negativos sobre las

poblaciones de varias especies.

La conectividad longitudinal que permite el paso de las especies de peces es otro factor fundamental para las especies migratorias (Ward y Stanford 1989). La alteración física de la conectividad puede afectar de manera significativa los movimientos hacia arriba y hacia abajo de las especies migratorias (McDowall 1995, Pringle 1977, Daillant 1999).

El resultado de estas alteraciones es la reducción de la diversidad de peces, variaciones (desplazamientos) en la estructura trófica y un aumento en la variabilidad temporal de la abundancia de peces en ecosistemas de arroyos (Schlosser 1991).

Un aspecto que se debe considerar es la importancia de la contaminación derivada de las actividades agrícolas, industriales, mineras, incluso domésticas. Sin embargo en un estudio realizado en arroyos asociados a descargas de fábricas de papel, mostró que éstas tienen un efecto reducido sobre la estructura de las comunidades de peces (Flinders *et al.* 2009). La alta variabilidad espacial y temporal reitera la importancia de estudios de largo plazo para elucidar los patrones en las aguas receptoras de productos contaminantes.

Uno de los problemas fundamentales, principalmente en la vertiente oriental andina es el establecimiento de represas principalmente para la producción de energía hidroeléctrica. De manera general en Bolivia la mayoría de los proyectos generadores de energía se encuentran en la vertiente oriental andina. La experiencia en muchas zonas sobre la construcción de represas muestra que estas estructuras han tenido una gran influencia sobre las características limnológicas, lo que afecta la estructura y funcionamiento de las comunidades biológicas (Agostinho *et al.* 1995).

Recientemente, una combinación de deforestación, sobrepesca, contaminación y embalses de los ríos han tenido un dramático efecto sobre la magnitud de las migraciones de peces, río arriba. Actualmente se considera que el Oeste de Venezuela este fenómeno proceso se ha reducido entre el 80 y 100 % en los ríos del pie de monte de manera que solo 4 de 24 ríos estudiados presentaban migraciones sustanciales (Hoeinghaus 2004).

Desde el punto de vista de la conservación, es fundamental continuar los estudios que proporcionen información sobre la ecología de las especies relacionadas con sistemas fluviales de montaña. Se debe continuar generando información para comprender como los factores abióticos influyen sobre la estructura de los ensambles de peces. Se debe continuar los trabajos de caracterización de los ensambles de peces en ríos de montaña, principalmente en zonas donde se tiene previsto el establecimiento de programas que impliquen la construcción de represas con fines hidroeléctricos o que impliquen la disminución de caudales en relación a programas de riego.

9. Conclusiones

En base a los resultados presentados, se puede concluir que las características biogeográficas y climáticas a escala regional influyen en las características físicas y químicas de los sistemas acuáticos de la cuenca alta del río Beni. Estas características diferencian dos regiones: 1) Región Andina y 2) Región Subandina. Ambas regiones, que además se diferencian por el gradiente altitudinal presentan especies de peces características.

Existe diferencias en cuanto a diversidad de especies y de ensambles en el gradiente altitudinal (Región Andina y Subandina). La diversidad y abundancia de peces es diferente en ambas regiones. En la región andina la riqueza es menor pero la abundancia en muchas especies fue mayor a las de la Región Subandina, por el contrario en la región Subandina la diversidad es mayor con una menor abundancia por especie.

La distribución de las especies en los 12 ríos de las dos regiones (Andina y Subandina) con gradiente altitudinal no está dada al azar. Esta distribución tiene un ordenamiento influenciado por parámetros físicos y químicos (velocidad de corriente, profundidad, sustrato) del los ecosistemas acuáticos que va cambiando en el gradiente altitudinal que varía entre los 240 a 1300 m.

A elevaciones mayores la diversidad es menor y a elevaciones menores la diversidad es mayor.

Las variaciones físicas y químicas de las dos regiones (Andina y Subandina) diferencian las poblaciones de peces en 5 ensambles de hábitat definidos en función a la velocidad de corriente, profundidad y sustrato. Estos ensambles han sido conformados principalmente por la velocidad de corriente, en un menor grado han sido influenciados por el sustrato, la profundidad y el porcentaje de pozas existentes en cada río.

La riqueza de las comunidades de peces en los diferentes ambientes es diferente en los 5 ensambles. Las especies/géneros se distribuyeron principalmente en ensambles cuyo hábitat presentó mayor velocidad de corriente (reófilos) como *Pseudopimelodus*, *Lamontichthys*, *Astroblepus*, *Ancistrus*, *Hypostomus*, *Acrobrycon*, *Parodon* entre otros.

Estas especies en general presentan adaptaciones morfológicas que les permite habitar estos hábitats. Contrariamente entre las especies/géneros que ocupan hábitats con menor velocidad de corriente (lenitófilas) no presentan estructuras morfológicas especializadas.

Con el conocimiento de las características de los hábitats en un gradiente medioambiental con variaciones de altitud y los ensambles de poblaciones de peces se puede predecir cambios en la estructura de las comunidades de peces.

Ese estudio contribuye al conocimiento de la distribución de las especies de peces en las dos regiones (Andina y Subandina) y podría ser utilizada como base en la investigación para futuros trabajos en otras hidroecoregiones de las diferentes cuencas de Bolivia.

El hecho de poder predecir la estructura de las comunidades de peces respecto a su hábitat puede ser de mucha utilidad en programas que impliquen el manejo de cuencas como ser la construcción de represas, caminos, acueductos y otros, ya que conociendo la repartición de las especies se podrá sugerir un manejo sostenible de las mismas y su conservación a futuro.

10. Referencias

- Abes, S. S. & A. A. Agostinho. 2001. Spatial patterns in fish distributions and structure of the ichthyocenosis in the Água Nanci stream, Upper Paraná River Basin, Brazil. *Hydrobiologia*, 445: 217-227.
- Agostinho, A.A., Vazzoler, A.E.A. de M. and S.M. Thomaz. 1995. The high River Paraná basin: Limnological and ichthyological aspects. Pp. 59-103 in: Tundisi, J.G., C.E.M. Bicudo and T. Matsumura-Tundisi (eds.). *Limnology in Brazil*. Rio de Janeiro- Brasil.
- Aguiaro, T. and Caramaschi. 1998. Trophic guilds in fish assemblages in three coastal lagoons of the Rio de Janeiro State (Brazil). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 2166-2169.
- Álvarez-León, R. and V. Ortiz-Muñoz. 2004. Distribución altitudinal de las familias de peces en tributarios de los ríos Magdalena y Upía. *Dahlia* 7:87-94.
- Anderson, E.P. and J.A. Maldonado-Ocampo. 2010. A regional perspective on the diversity and conservation of tropical Andean fishes. *Conservation Biology* 25(1): 30-39.
- Amoros, C., A.L. Roux, J.L. Reygrobellet, J.P. Bravard and G. Pautou. 1987. A method for applied ecological studies of fluvial hydrosystems. *Regulated Rivers: Research and Management*, 1: 17-36.
- Amoros, C. and G.E. Petts. 1993. *Hydrosystèmes fluviaux*. Masson, Paris - Francia.
- Anderson, C.S. 1985. The structure of sculpin populations along a stream gradient. *Env. Biol. Fish.* 13: 93102.
- Aranha, J.M.R., D.F. Takeuti and T.M. Yoshimura. 1998. Habitat use and food partitioning of the fishes in a coastal stream of Atlantic forest, Brazil. *Revista de Biología Tropical*, 46(4): 1-6. [Disponible en <http://rbt.Otsac.cr/revistas/46-4/aranha.htm>].
- Balon, E.K. 1977. Early ontogeny of *Labeotropheus* Ahl, 1927 (mbuna, Cichlidae, Lake Malawi), with discussion on advanced protective styles in fish reproduction and

development. *Env. Biol. Fish.* 2: 147-176.

Baltz, D.M., P.B. Moyle & N.J. Knight. 1982. Competitive interactions between benthic stream fishes riffle sculpin, *Cottus gulosus*, and speckled dace, *Rhinichthys osculus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 1502-1511.

Baltz, D.M., B. Vondracek, L.R. Brown & P.B. Moyle. 1987. Influence of temperature on microhabitat choice by fishes in a California stream. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 116: 12-20.

Bart Jr., H.L. 1989. Fish habitat association in an Ozark stream. *Environmental Biology of Fishes* 24(3): 173-186.

Bayley, P.B. and H.W. Li. 1992. Riverine fishes. Pp 251-281 in Calow, P. and G.E. Petts (eds.). *The rivers handbook. Hydrological and ecological principles.* Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Begon, M., J. Harper and C. Townsend. 1988. *Ecología. Individuos, Poblaciones y comunidades.* OMEGA. Barcelona. 711-796 p.

Bistoni, M. A. & A. C. Hued. 2002. Patterns of fish species richness in rivers of the central region of Argentina. *Brazilian Journal of Biology*, 62: 753-764.

Böhlke, J.E., S.H. Weitzman and N.A. Menezes. 1978. Estado atual da sistemática dos peixes de água doce de América do Sul. *Acta Amazon.* 8(4): 657-677).

Bovee K.D. 1982. A guide to instream habitat analysis using the instream flow incremental methodology. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Service, Ft Collins. *Instream Flow Information Paper*, 12 (FWS/OBS 82/26). 248 pp.

Brown, L.R. and P.B. Moyle. 1991. Changes in habitat and microhabitat partitioning within an assemblage of stream fish in response to predation by Sacramento squawfish (*Ptychocheilus grandis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 849-856.

Burton, G. W. and E. P. Odum. 1945. The distribution of stream fish in the vicinity of Mountain Lake, Virginia. *Ecology*, 26: 182-194.

Carrasco, J. y M.A. Hernán. 1993. Estadística Multivariante en las Ciencias de la Vida). Ed. Ciencia 3, S.L., Madrid. Pp. 363.

Carvajal, P., A. Trejos y J. Soto. 2005. Búsqueda de la relación entre áreas ICFES en matemáticas, física, lenguaje y rendimiento en Matemáticas I y Matemáticas II a través del Análisis de Componentes Principales.

Copp, G.H. 1989. The habitat diversity and fish reproductive function of floodplain ecosystems. *Environmental Biology of Fishes*, 26: 1-27.

Costa, W.J.E.M. 1984. Peixes fluviais do sistema lagunar de Maricá, Río de Janeiro, Brasil. *Atlântica*, Río Grande 7: 65-72.

Costa, W.J.E.M. 1987. Feeding habits of a fish community in a tropical coastal stream, Río Mato Grosso, Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 22: 145-153.

Cruz, G.A. 1987. Reproductive biology and feeding habits of cuyamel, *Joturus pichardi* and tepemechín, *Agnostomus monticola* (Pisces, Mugilidae) from Río Plátano, Mosquitia, Honduras. *Bulletin of Marine Science* 40: 63-72.

Daillant, I. 1999. Bajar y arribar. Etnoictiología de las migraciones de peces. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 6, 87-94.

Esselman, P.C., M.C. Freeman and C.M. Pringle. 2006. Fish assemblage variation between geologically defined regions and across a longitudinal gradient in the Monkey River Basin, Belize. *J.N. Am. Benthol. Soc.*, 25(1): 142-156.

Facey, D.E. and G.D. Grossman. 1990. The metabolic cost of maintaining position for four North American stream fishes: effects of season and velocity. *Physiological Zoology* 63: 757-776.

Fausch, K.D. & R.J. White. 1981. Competition between brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) for positions in a Michigan stream. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1220–1227.

Flinders, C.A., R.L. Ragsdale, and T.J. Hall. 2009. Patterns of Fish Community Structure in a Long-Term Watershed-Scale Study to Address the Aquatic Ecosystem Effects of Pulp and Paper Mill Discharges in Four US Receiving Streams. Integrated Environmental Assessment and Management, 5(2): 219–233.

Fraser, D.F. and R.D. Cerri. 1982. Experimental evaluation of predator-prey relationships in a patchy environment: consequences for habitat use pattern in minnows. Ecology, 63: 307-313.

Freeman, M.C. and G.D. Grossman. 1992. A field test for competitive interaction among foraging stream fishes- Copeia, 3: 898-902.

Frissel, C.A., W.J. Liss, C.E. Warren and M.D. Hurley. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. Environmental Management, 10: 199-214.

Gery, J. 1969. The freshwater fishes of South America. Pp. 828-848 in Fittkau et al. (eds.). Biogeography and Ecology in South-America, Volumen 2. Monographie Biol., The Hague - Holanda.

Gilliam, J.F. and D.F. Fraser. 1987. Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows. Ecology 68:1856-1862.

Ginot, V., Y. Souchon, H. Capra, P. Breil et S. Valentin, 1998. Logiciel EVHA 2.0. Evaluation de l'habitat physique des poissons en rivière. Cemagref, Lyon, BEA/LHQ et Ministère de l'aménagement du Territoire et de l'Environnement, Directio de l'Eau, Paris.

Godim, L. 1984. O efeito do desmatamento sobre populações de invertebrados aquáticos de um riacho na Amazonia central. M.Sc. Thesis, INPA/FUA, Manaus - Brasil.

Gorman, O.T. 1988. The dynamics of habitat use in a guild of Ozark minnows. *Ecological Monographs*, 58: 1-18.

Gorman, O.T. and J.R. Karr. 1978. Habitat structure and stream fish communities. *Ecology*, 59: 507-515.

Granado, C. 1996. *Ecología de Peces*. Secretariado de Publicaciones de la Universidad de Sevilla. Serie: Ciencias. Num.45. 353 p.

Grossman, G.D., P.B. Moyle and J.O. Whitaker. 1982. Stochasticity in structural and functional characteristic of an Indiana stream fish assemblage: a test of a community theory. *The American Naturalist*, 120: 423-454.

Hall, C.A.S. 1972. Migration and metabolism in temperate stream ecosystem. *Ecology* 53: 585-604.

Helfman, G. S. 1978. Patterns of community structure in fishes: summary and overview. *Env. Biol. Fish.*, 3(1): 129-148.

Hoeinghaus, D.J., K.O. Winemiller and D.C. and Taphorn. 2004. Compositional change in fish assemblages along the Andean piedmont- Llanos floodplain gradient of the Río Portuguesa, Venezuela. *Neotropical Ichthyology* 2(2): 85-92.

Holcik, J. and I. Bastl. 1977. Predicting fish yield in the Czechoslovakian section of the Danube river based on the hydrological regime. *Int. Revue ges. Hydrobiol*, 62: 523-532.

Holcik, J., I. Bastl, M. Ertl and M. Branovsky. 1981. Hydrobiology and ichthyology of the Czechoslovak Danube in relation to predicted changes after the construction of the Gabčíkovo-Nagymaros river barrage system. *Prace Lab. Rybar Hydrobiol*, 3: 19-158.

Horton, R.E. 1945. Erosional development of streams and their drainage basins: hydrophysical approach to quantitative geomorphology. *Geological Society of America Bulletin*, 36: 275-370.

- Holmes R.T. and H.F. Recher. 1986. Determinants of guild structure in forest bird communities: an intercontinental comparison. *Condor* 88:427-439
- Horwitz, R.J. 1978. Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecological Monographs*, 48: 307-321.
- Hugueny, B. 1990. Richesse des peuplements de poissons dans le Niandan (haut Niger, Afrique) en fonction de la taille de la rivière et de la diversité du milieu. *Rev. Hydrobiol. trop.* 23 (4): 51-364.
- Hugueny, B. 1989. West African rivers as biogeographic islands: species richness of fish communities. *Oecologia*, 236-243.
- Humpl, M. 2006. Relating fish assemblage variability to environmental gradients in small and mid-sized streams of the Elbe Basin (Czech Republic). *Electronic Journal of Ichthyology* 1: 15-25.
- Huet, M. 1949. Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11(3-4): 332-351.
- Huet, M. 1952. La pollution des eaux courantes. *Bul. Centre Belge Etude et Documentation des Eaux*, 15: 68-76.
- Ibarra, M. & D. J. Stewart. 1989. Longitudinal zonation of sandy beach fishes in the Napo River Basin, Eastern Ecuador. *Copeia*, 1989: 364-381
- IGM. 1995. Mapa físico de Bolivia 1/1 000 000. Sistema de Proyección cónica de Lambert. Segunda Edición.
- Illies, J. and L. Botosaneanu. 1963. Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 12: 2-57.
- Jaramillo-Villa, U., J.A. Maldonado-Ocampo and F. Escobar. 2010. Altitudinal variation in

fish assemblage diversity in streams of the Central Andes of Colombia. *Journal of Fish Biology* 76: 2401-2417.

Jaksic F.M. 1981. Abuse and misuse of the term guild in ecological studies. *Oikos* 7: 397-400

Junk, W.J., P.B. Bayley and R.E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river flood-plain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 106: 110-127.

Kwak, T.J. 1988. Lateral movement and use of floodplain habitat by fishes of the Kanakakee river, Illinois. *American Midland Naturalist*, 120: 241-249.

Kwak, T.J. and J.T. Peterson. 2007. Community indices, parameters, and comparisons. Pages 677-763 in C.S. Guy and M.L. Brown (eds.). *Analysis and interpretation of freshwater fisheries data*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.

Laë, R. 1992. Influence de l'hydrologie sur l'évolution des pêcheries du delta central du Niger, de 1966 à 1989. *Aquatic Living Ressources*, 5: 115-126.

Leopold, L.B., M.G. Wolman and J.P. Miller. 1964. *Fluvial processes in geomorphology*. W.H. Freeman & Co., San Francisco - USA.

Livingstone, D.A., M. Rowland and P.E. Bayley. 1982. On the size of African riverine fish faunas. *American Zoologist*, 22: 361-369.

López de Casenave, J. 2001. Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del monte. Tesis presentada en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al título de doctor en ciencias biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires - Argentina.

Lotspeich, F.B. 1980. Watersheds as the basic ecosystem: This conceptual framework provides a basis for a natural classification system. *Water resources Bulletin*, American Water resources Association, 16(4): 581-586.

- Lowe-McConnell, R.H. 1964. The fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana, South America. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 45(304): 103-144.
- Lowe-McConnell, R.H. 1975. Fish communities in tropical waters: Their distribution, ecology and evolution. Longman, London y Nueva York.
- Mac Arthur, R.H. and E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Mahon, R. et C.B. Portt. 1985. Local size related segregation of fishes in streams. *Arch. Hydrobiol.*, 103: 267-271.
- Malavoi, J.R. 1989. Typologie des facies d'ecoulement ou unites morphodynamiques des cours d'eau a haute energie. *Bull Fr. Peche Piscic.* 315: 189-210.
- Malavoi, J.R. and Y. Souchon. 2002. Description standardisee des principaux faciés d'écoulement observables en rivière: Clé de détermination qualitative et mesures physiques. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 365/366: 357-372.
- Maldonado, M. 2005. Hidroecoregión de la cordillera. Pp. 570-615 En: Navarro, G y M. Maldonado. 2005. Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y ambientes acuáticos. Editorial Centro de Ecología Simón I. Patiño – Departamento de Difusión. Cochabamba, Bolivia.
- Matthews, W.J. 1982. Small fish community structure in Ozark streams: Structured assembly patterns or random abundance of species?. *Amer. Midl. Nat.* 107: 42-54.
- Matthews, W. J. 1986. Fish faunal breaks and stream order in the eastern and central United States. *Environmental Biology of Fishes*, 17: 81-92.
- McDowall, R.M. 1995. Seasonal pulses in migrations of New Zealand diadromous fish and the potential impacts of river mouth closure. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 29 : 517-526.

Mérona de, B. 1987. Aspectos ecológicos da ictiofauna no Baixo Tocantins. *Acta Amazónica*, 16/17: 109-124.

Miranda-Chumacero, G. y S. Barrera M. 2005. Riqueza y abundancia de peces en dos lagunas de los Andes tropicales. *Ecología en Bolivia* 40(2): 41-52.

Miranda-Chumacero, G. 2006. Distribución altitudinal, abundancia relativa y densidad de peces en el río Huarinilla y sus tributarios (Cotapata, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 41(1): 79-93.

Motta Bührnheim, C. 2002. Heterogeneidade de habitats: rasos x fundos em assembléias de peixes de igarapés de terra firme na Amazônia Central, Brasil. *Revta. bras. Zool.* 19 (3): 889 - 905.

Moyle, P.B. and Vondracek. 1985. Persistence and structure of the fish assemblage in a small California stream. *Ecology*, 66: 1-13.

Naiman, R.J., T.J. Beechie, L.E. Benda, D.R. Berg, P.A. Bisson, L.G. MacDonald, M.D. O'Connor, P.L. Olson and E.A. Steel. 1992. Fundamental elements of ecologically healthy watersheds in the Pacific Northwest coastal ecoregion. Pp. 127-188 in Naiman, R...J. (ed.) *Watershed Management: Balancing sustainability and environmental change*. Springer-Verlag, New York, NY - USA.

Navarro, G. 2005. Vegetación y Unidades Biogeográficas de Bolivia. En Navarro, G y M. Maldonado. 2005. *Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y ambientes acuáticos*. Editorial Centro de Ecología Simón I. Patiño – Departamento de Difusión. Cochabamba, Bolivia.

Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the World*, Fourth Edition. John Wiley and Sons, Inc. Edmonton, Alberta - Canada.

Osborne, L.L. and M.J. Wiley. 1992. Influence of tributary spatial position of the structure of warmwater fish communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(4): 671-681.

Pearson, D.L. 1986. Community structure and species co-occurrence: a basis for developing broader generalizations. *Oikos*, 46: 419-423.

Pearson, N.E. 1924. The Fishes of the eastern slope of the Andes. I. The fishes of the rio Beni basin, Bolivia, collected by the Mulford expedition. *Indiana University Studies* 11(64): 3-83.

Penezak, T. I. Forbes, T.F. Coles, T. Atkin and T. Hill. 1991. Fish community structure in the rivers of Lincolnshire and South Humberside, England. *Hydrobiology* 211: 1-9.

Pouilly, M. 1993. Habitat, écomorphologie et structure des peuplements de poissons dans trois petits cours d'eau tropicaux de Guinée. *Rev. Hydrobiol. trop.* 26 (4): 313-325.

Pouilly, M. 1994. Relations entre l'habitat physique et les poissons des zones a cyprinidés rhéophiles dans trois cours d'eau du bassin Rhodanien: Vers une simulation de la capacité d'accueil pour les peuplements. Thèse présentée devant l'Université Claude Bernard - Lyon pour la obtention du Diplôme de Doctorat.

Pouilly, M., F. Lino, J. G. Bretenoux, and C. Rosales. 2003. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology* 62:1137-1158.

Pouilly, M., S. Barrera, and C. Rosales. 2006. Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the Upper Beni watershed (Bolivia). *Journal of Fish Biology* 68:137-156.

Pouilly, M, M. Jégu, J. Camacho Terrazas, M. Quintanilla Palacios, G. Miranda Chumacero, J.P. Zubieta y T. Yunoki. 2010. Lista actualizada y distribución de los peces en las tierras bajas de la Amazonía boliviana. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental (ReBECA)* 28: 73-97.

Pouilly, M. and S. Barrera. (2008). Estructura de las comunidades de peces en relación al uso de hábitat y morfología en ríos de la cuenca alta del río Beni. Congreso de Ecología en Bolivia. Cochabamba, abril 2008.

Rahel, F. J. & W. A. Hubert. 1991. Fish assemblages and habitat gradients in a Rocky Mountain-Great Plains stream: biotic zonation and additive patterns of community change. Transactions of the American Fisheries Society, 120: 319-332.

Rocabado, G. 1999. Distribución de la fauna bentónica en 13 ríos de la cuenca andina del río Beni (Bolivia). Factores de control regionales y locales. Tesis de Grado para optar el título de Licenciatura en Biología. UMSA. La Paz - Bolivia.

Rocabado, G. y J.G. Wasson. 1999. Regionalización de la fauna bentónica en la cuenca andina del río Beni (Bolivia). Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental 6 : 121-132.

Rodiles-Hernández, R., E. Díaz-Pardo & J. Lyons. 1999. Patterns in the species diversity and composition of the fish community of the Lacanja River, Chiapas, Mexico. Journal of Freshwater Ecology, 14: 455-467.

Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37:317-350.

Rosenfeld; J.S., T. Leiter, G. Lindner, and L. Rothman 2005. Food abundance and fish density alters habitat selection, growth, and habitat suitability curves for juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 62: 1691-1701.

Ross, S.T. 1991. Mechanism structuring stream fish assemblage: are there lessons from introduced species?. Environmental Biology of Fishes 30(4): 359-368.

Ross, S.T., J.A. Baker, and K.E. Clark. 1987. Microhabitat partitioning of southeastern stream fishes: temporal and spatial predictability. Pp. 42-51 in Mathews W.J. and D.C. Heins (eds). Community and Evolutionary Ecology of North American Stream Fishes. University of Oklahoma Press, Norman.

R-Project for statistical computing. Free Software Foundation. <http://www.r-project.org/>

Sabino, J. and R.M.C. Castro. 1990. Alimentacao, período de atividade e distribucao espacial dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (sudeste do Brasil). Rev. brasil. Biol. 50: 23-36.

Sarmiento, J. 1992. Ecosistemas acuáticos y recursos Hidrológicos. Pp. 293-320 en: Marconi, M. (Ed.). Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia. CDC / PL 480, La Paz - Bolivia.

Sarmiento, J. y S. Barrera. 1997. Observaciones preliminares sobre la ictiofauna de la vertiente oriental andina de Bolivia. Rev. Bol. de Ecol. 2: 77-99.

Sarmiento, J. y S. Barrera. 2003 a. Peces en: Flores, E. y C. Miranda (Eds.). Fauna Amenazada de Bolivia ¿Animales sin futuro? Ministerio de Desarrollo Sostenible. Proyecto de Fortalecimiento Institucional al MDS (BID 929). La Paz Bolivia. 77-102 p.

Sarmiento, J. y S. Barrera. 2003 b. Peces en: Ibish, P y G. Mérida (Eds.). Biodiversidad la Riqueza de Bolivia. FAN – Bolivia, Santa Cruz de la Sierra. 126 – 133 p.

Schiemer, F. and. T. Spindler. 1989. Endangered fish species of the Danube river in Austria. Regulated Rivers: Research and Management, 4.

Schlosser, I.J. 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. Ecological Monographs, 52: 395-414.

Schlosser, I.J. 1987. The role of predation in age and size related use by stream fishes. Ecology, 68: 651-659.

Schlosser, I.J. 1991. Stream fish ecology: A landscape perspective. BioScience 41(10): 704-712.

Scott, M.T. and L.A. Nielsen. 1989. Young fish distribution in backwaters and main channel borders of the Kanawha River, West Virginia. Journal of Fish Biology 35: 21-27.

Sheldon, A. L. 1968. Species diversity and longitudinal succession in stream fishes. *Ecology*, 49: 193-198.

Silvano, R. A. M., B. D. do Amaral & O. T. Oyakawa. 2000. Spatial and temporal patterns of diversity and distribution of the Upper Juruá River fish community (Brazilian Amazon). *Environmental Biology of Fishes*, 57: 25-35.

Simberloff D. y Dayan T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:115-143.

Shuum, S.A. 1977. *The fluvial system*. Wiley-Interscience; New York, NY - USA.

Smith, R.L. and T.M. Smith. 2001. *Ecología*. 4ª edición. Pearson Educación, S.A., Madrid - España.

Snik Gray, E. van and J.R. Stauffer, Jr. Comparative microhabitat use of ecologically similar benthic fishes. *Environmental Biology of Fishes* 56: 443-453.

Souza, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353-391.

Statzner, B. and B. Higler. 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology*, 16: 127-139.

Texeira, R.L. 1989. Aspectos da ecología de alguns peixes do arroio Bom Jardim, Triunfo-RS. *Rev. brasil. Biol.* 49: 183-192.

Tonn, W. M., J.J. Magnuson, M. Rask y J Toivonen. 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *Amer. Natur.* 136:345-357.

Van Damme, P.A., F. Carvajal-Vallejos, J. Sarmiento, S. Barrera, K. Osinaga, G. Miranda-Chumacero. 2009. Peces.Pp. 25-90 en: Ministerio de Medio Ambiente y Agua 2009. Libro Rojo de la Fauna Silvestre de Vertebrados de Bolivia. La Paz. Bolivia.

- Vannote R.L. and B.W. Sweeney. 1980. Geographical analysis of thermal equilibria: a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. *American Naturalist*, 115: 667-695.
- Vannote, R.L., G.W. Minshall, K.W. Cummins, J.R. Sedell and C.E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- Vari, R.P. and L.R. Malabarba, 1998. Neotropical ichthyology: An overview. Pp. 1-11 in: Malabarba, L.R. *et al.* (eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre - Brasil.
- Wainwright, P. C. 1988. Morphology and ecology: functional basis of feeding constraints in Caribbean labrid fishes. *Ecology* 69:635-645.
- Walker, I. 1995. Amazonian streams and small rivers. Pp. 167-193 in : Tundisi, J.G., C.E.M. Bicudo and T. Matsumura-Tundisi (eds.). *Limnology in Brazil*. Rio de Janeiro-Brasil.
- Ward, J.V. 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 2-8.
- Ward, J.V. and J.A. Stanford. 1983. Intermediate-Disturbance Hypothesis: An Explanation for Biotic Diversity Patterns in Lotic Ecosystems. Pp. 347-356 in Fontaine, T.D. III (ed.). *Dynamics of Lotic Systems*. Ann Arbor Science, Ann Arbor MI.
- Warren C. E. 1979. Toward classification and rationale for watershed management and stream protection. USEPA ecological research series EPA- 600/3-79-059. 143 pp.
- Wasson, J.G. 1989. Elements pour une typologie fonctionnelle des eaux courantes : 1. Revue critique de quelques approches existantes. *Bulletin d'Écologie*, 20 : 109-127.
- Wasson, J.G., J.R. Malavoi, L. Maridet, Y. Sauchon et L. Paulin. 1998. Impacts écologiques de la chenalisation des rivières. *Études - Gestion des Milieux Aquatiques* 14. Cemagref Éditions. Paris.
- Wasson, J. G. et Barrere, B. 1999. Regionalización de la cuenca amazónica boliviana :

las hidroecoregiones de la zona andina. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 6, 111-120.

Welcomme, R.L. 1979. *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman, London, UK.

Welcomme, R.L. 1985. *Rivers Fisheries*. FAO Fish. Tech. Pap., 262.

Werner, E.E., D.J. Hall, D.R. Laughlin, D.J. Wagner, L.N. Wilsmann and F.C. Funk. 1977. Habitat partitioning in a freshwater fish community. *J. Fish. Res. Board Can.* 34 : 360-370.

Werner, E.E. and J.F. Gilliam. 1984. The ontogenic niche and species interactions in size structured populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 393-425.

Whittier, T.R. and D.L. Miller. 1986. Stream fish communities revisited : a case of mistaken identity. *Amer. Nat.* 128 : 433-437.

Wiens, J.A. 1989. *The ecology of bird communities*. Cambridge University Press. Cambridge.

Winemiller, K. O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecol. Monogr.* 61:343-365.

Winemiller, K.O. 1995. Fish Ecology. Pp. 49-65 en : Nieremberg, W.A. (ed.). *Encyclopedia of Environmental Biology*, vol. 2. Academic Press, San Diego - USA.

Winemiller, K. O. & M. A. Leslie. 1992. Fish assemblages across a complex, tropical freshwater/marine ecotone. *Environmental Biology of Fishes*, 34: 29-50.

Zaret, T.M. and A.S. Rand. 1971. Competition in tropical stream fishes : Support for the Competitive Exclusion principle. *Ecology* 52(2) : 336-342.

ANEXOS

Pesca Eléctrica:		Estación:		Fecha:					
Material:									
Back pack: 1 y 2		Pesca en bote:			Caja Portable GPP:				
Pesca a pie					Voltaje:				
Molinet (No de hélice)					Frecuencia				
					Contador de equipo				
Personas:									
No. Punto:		Area:			Contador de tiempo				
Characiformes	Siluriformes	Perciformes	Gymnotiformes Otros						
Posición:		Borde	Canal	Canal principal	Brazo Secundario				
Facies:	Rápido	Radier	Llano-R	LLano-L	Canal-R	Canal-L	Bañador		
Refugio:	Piedra	Hueco	Palisada (troncos, ramas)		1-20 cm	2-50 cm	3*		
V. Acuática:	Periphyton	Algas/Mus.	Hojarasca	Macrophytas	1-20%	2-50%	3**		
	Hierba								
V. Terrestre	Sum.	Arb. Sum.	Arb. en el lecho		1-20%	2-50%	3**		
R=Rápido	L=Lentico	*dimensión más larga			**porciento de cobertura				
Profundidad									
Velocidad									
Substrato									
Dibujo:									

[illegible]

Pesca Rotenona

Río:

Estación:

Fecha:

Rotenona No,

Material:

Cantidad Rotenona:

Molinete (No. hélice):

Personas:

Produndidad	Velocidad	Substrato	Produndidad	Velocidad	Substrato

Dibujo:

ANEXO 2: DESCRIPCIÓN DE LAS UNIDADES MORFODINÁMICAS

La definición de hábitats se realizó siguiendo los principios y protocolos del método de microhábitats (Malavoi 1989, Malavoi y Souchon 2002). La descripción se basa en el trabajo de Malavoi (1989). Se consideraron las siguientes unidades morfodinámicas o facies:

a.- Facies tipo fosa

1) Fosa o bañador: Se forman de áreas de excavación o erosión activa debido a la convergencia durante la crecida de los flujos hídricos, la energía cinética así reforzada se disipa por la excavación y el arranque de los elementos del sustrato. Estas pozas o remansos generalmente se forman por excavación aguas arriba de una obstrucción y ciertos tipos de canales lénticos. Se caracterizan por:

- * Profundidad del agua mucho mayor que la media del tramo.
- * Velocidades muy bajas, prácticamente nulas en aguas bajas (pero la tendencia se invierte a partir de un cierto umbral de caudal, por lo que ocurre la excavación)(Figuras 1 y 2).

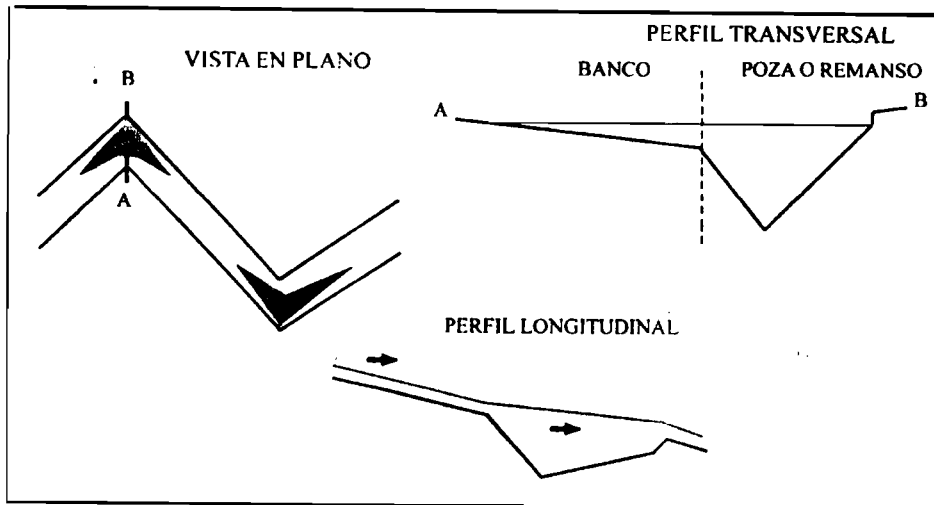


Fig. 1. Remanso (poza) de concavidad y banco de convexidad (Malavoi 1989).

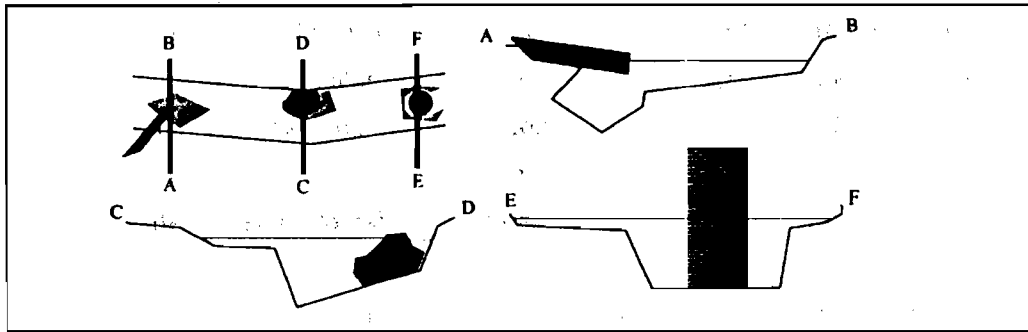


Fig. 2. Fosas de excavación de obstáculo (Malavoi 1989).

2) Canal léntico: Se forma en los cursos de agua de pendiente mediana o baja de modelo rectilíneo o ligeramente sinuoso con una pendiente aguas abajo menos marcada que con una obstrucción en el lecho pero casi igualmente eficaz (estrechamientos naturales o artificiales). El perfil transversal generalmente es como una bañera o poco disimétrico, las profundidades son altas y las velocidades bajas (Figura 3),

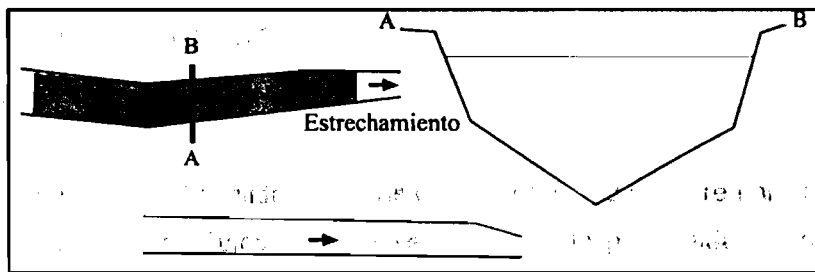


Fig. 3. Canal léntico (Malavoi 1989).

b.- Facies tipo radier

3) Radier: Se forma a la salida de zonas de convergencia como remansos y pozas de concavidad cuando los flujos hídricos se estancan, la profundidad disminuye y los valores de las fuerzas tectílicas caen considerablemente. Se depositan partículas arrancadas a las zonas de erosión y transportadas por acarreo, los elementos más gruesos se depositan en la cabeza (Figura 4). Se caracteriza por:

- * Profundidad de agua baja, los elementos más gruesos aparecen a ras del agua.
- * Velocidades más fuertes que el promedio del segmento

* Granulometría relativamente extendida según el tipo de curso de agua, se caracteriza por la presencia en la cabeza de la unidad de la fracción más gruesa disponible al transporte, el diámetro de los elementos disminuye hacia la parte baja del RADIER.

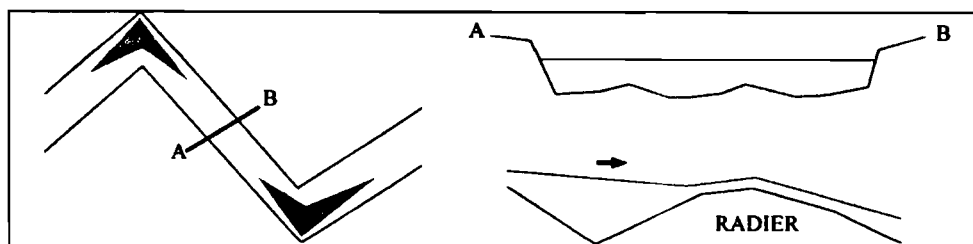


Fig. 4. Radier (Malavoi 1989).

c.- facies tipo llano

4) LLano Léntico y Llano Lótico: Estas facies se caracterizan por (Fig. 5):

- * Bajas profundidades del agua y muy uniformes sobre el conjunto de la unidad
- * Las velocidades son medias, también muy uniformes. Una facies tipo llano con velocidad baja se denomina LLano léntico y Llano lótico al contrario.
- * La granulometría no pasa la clase PG (Piedra grande) para los elementos más grandes y es también bastante uniforme.
- * El perfil longitudinal, muy regular (liso), generalmente no presenta rupturas de pendiente marcadas con las otras facies de la secuencia

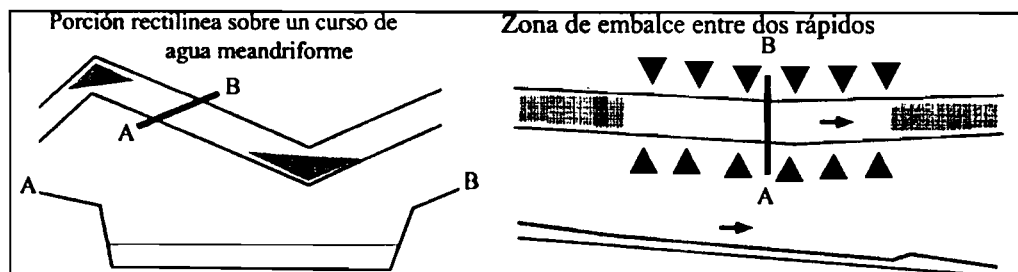


Fig. 5. Llano (Malavoi 1989).

d.- Facies tipo rápido

5) Rápido: Estas facies se caracterizan por:

- * Presentar profundidades bajas o medias
- * Velocidades fuertes salvo dentro las contra corrientes.
- * Granulometría GRUESA siempre superior a PG (Piedra Grande) para los elementos más grandes pero caracterizada con mayor frecuencia por los bloques. Detrás de estos bloques se observan regularmente zonas de granulometría más fina (gravas, arenas) debidas a las contra corrientes (Figura 6).

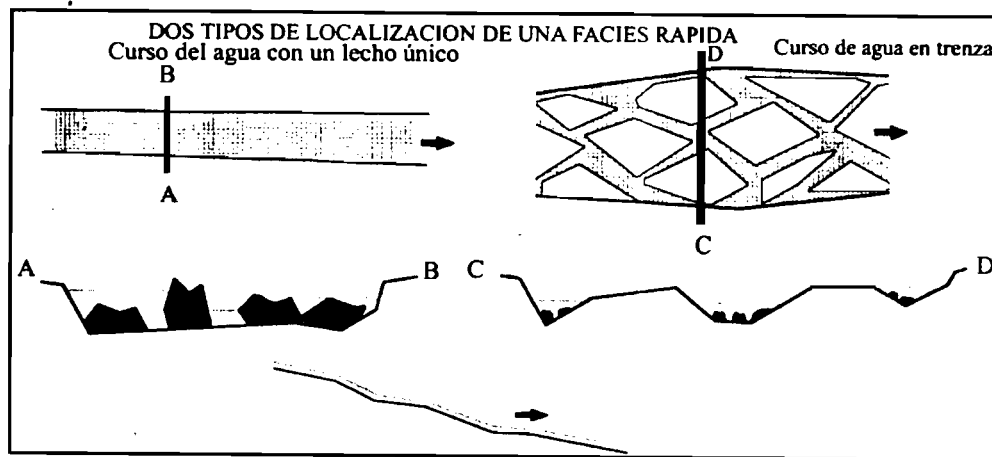


Fig. 6. Rápido (Malavoi 1989).

e) Facies tipo canal lótico

6) Canal Lótico: Son unidades con profundidades altas y velocidades relativamente fuertes que se caracterizan por (Figura 7):

- *Profundidades medias a altas
- *Velocidades medias a fuertes
- *Granulometría que va de CG (Cascajo Grande) a PG (Piedra Grande).

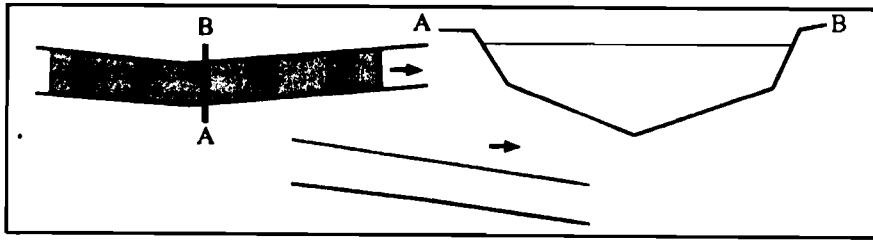


Fig. 7. Canal lótico (Malavoi 1989).

ANEXO 3: Lista de Especies

Familia	Especie Rio	Región Andina										Región Subandina				
		CAM	HUA	SOL	MIG	SUA	YUY	CHI	TAI	COT	Tot.	INI	CHA	ACL	SUS	Tot.
Parodontidae	<i>Parodon cf. buckleyi</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Parodontidae	<i>Parodon cf. gestri</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1
Curimatidae	<i>Curimata</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Steindachneriidae	<i>Steindachnerina bimaculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Steindachneriidae	<i>Steindachnerina guentheri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Prochilodontidae	<i>Prochilodus labeo</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Prochilodontidae	<i>Prochilodus nigricans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Leporellidae	<i>Leporellus cf. vittatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Leporinidae	<i>Leporinus cf. trifasciatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Leporinidae	<i>Leporinus gr. frederici</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
Leporinidae	<i>Leporinus striatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
Characidae	<i>Characidium cf. bolivianum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1
Characidae	<i>Characidium gr. purpuratum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1
Aerobranchiidae	<i>Aerobrycon cf. ipanquianus</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Aerobranchiidae	<i>Aerobrycon</i> sp.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Astyanaxidae	<i>Astyanax abramis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
Astyanaxidae	<i>Astyanax bimaculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1
Astyanaxidae	<i>Astyanax cf. multidentis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Astyanaxidae	<i>Astyanax fasciatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Astyanaxidae	<i>Astyanax lineatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1
Astyanaxidae	<i>Astyanax</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1
Bryconidae	<i>Bryconacidnus cf. bolivianus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Bryconidae	<i>Bryconacidnus cf. ellisi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
Bryconidae	<i>Bryconamericus cf. bolivianum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Bryconidae	<i>Bryconamericus cf. caucanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
Bryconidae	<i>Bryconamericus cf. cismontanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Bryconidae	<i>Bryconamericus gr. diaphanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
Bryconidae	<i>Bryconamericus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
Characidae	<i>Characidae</i> sp.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Cheirodontidae	<i>Cheirodon piaba</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
Cheirodontidae	<i>Cheirodontinae</i> sp.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1
Creagrutidae	<i>Creagrutus beni</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1
Creagrutidae	<i>Creagrutus pearsoni</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1
Ctenopomidae	<i>Ctenopoma spilargenteum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Cynodontidae	<i>Cynodontomus amazonus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1

Estructura de las Comunidades de Peces de Doce Ríos de la Cuenca Alta del Río Beni

Familia	Especie/Río	Región Andina										Región Subandina				
		CAM	HUA	SOL	MIG	SUA	YUY	CHI	TAI	COT	Tot.	INI	CHA	ACL	SUS	Tot.
	<i>Gephyrocharax</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	<i>Hemibrycon beni</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0
	<i>Hemibrycon polyodon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
	<i>Hemigrammus cf. lunatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	<i>Hemigrammus cf. melanochrous</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
	<i>Holoshestes pequirá</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	<i>Knodus cf. breviceps</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
	<i>Knodus cf. heterestes</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1
	<i>Knodus cf. moenkhausii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
	<i>Knodus cf. savannensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	<i>Knodus cf. smithi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	<i>Knodus cf. victoriae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1
	<i>Knodus</i> sp.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1
	<i>Microschemobrycon</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1
	<i>Moenkhausia gr. lepidura</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1
	<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
	<i>Monotocheiroidon pearsoni</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
	<i>Odontostilbe cf. dierythura</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	<i>Othonocheiroidus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
	<i>Pristobrycon</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
	<i>Roeboides myersi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	<i>Salminus cf. affinis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	<i>Tetragonopterinae</i> sp.	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1
	<i>Triportheus angulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	<i>Hoplias malabaricus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1
	<i>Trichomycterus cf. fassli</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1
	<i>Trichomycterus</i> sp.	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1
	<i>Trichomycterus</i> sp.2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
	<i>Astroblepus cf. frenatus</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	<i>Astroblepus cf. longiceps</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0
	<i>Astroblepus</i> sp.	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	<i>Astroblepus</i> sp.3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
	<i>Ancistrinae</i> sp.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	<i>Ancistrus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1
	<i>Ancistrus</i> sp.1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
	<i>Ancistrus</i> sp.2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1
	<i>Ancistrus</i> sp.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1
	<i>Cochliodon</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1

Estructura de las Comunidades de Peces de Doce Ríos de la Cuenca Alta del Río Beni

Familia	Especie/Río	Región Andina										Región Subandina				
		CAM	HUA	SOL	MIG	SUA	YUY	CHI	TAI	COT	Tot.	INI	CHA	ACL	SUS	Tot.
idae	Farlowella sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
idae	Hypostomus sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
idae	Lamontichthys filamentosus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
idae	Loricaria sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1
idae	Rineloricaria cf. lanceolata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
idae	Spatuloricaria sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1
eridae	Cetopsorhamdia cf. nasus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1
eridae	Cetopsorhamdia sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
eridae	Imparfinis sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
eridae	Imparfinis sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
idae	Rhamdia cf. quelen	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1
idae	Pimelodella cf. australis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
idae	Pimelodella cf. boliviana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
idae	Pimelodella sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1
idae	Pimelodus cf. maculatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
idae	Pseudopimelodus zungaro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
idae	Gymnotus carapo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
ygidae	Eigenmannia virescens	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
ygidae	Sternopygus macrurus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
otidae	Apteronotus albifrons	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
otidae	Sternarchorhynchus cf. mormyrus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
ichidae	Symbranchus marmoratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
idae	Bujurquina sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
	Cichlasoma cf. boliviense	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	Cichlidae sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	Crenicichla cf. semicincta	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1
	Crenicichla gr. reticulata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
	Crenicichla gr. saxatilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	Crenicichla gr. wallacii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
	Crenicichla sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
		8	13	15	11	6	5	6	23	9	41	40	36	66	32	87

Estructura de las Comunidades de Peces de Doce Ríos de la Cuenca Alta del Río Beni

Familia	Especie/Río	Región Andina										Región Subandina			
		CAM	HUA	SOL	MIG	SUA	YUY	CHI	TAI	COT	Tot.	INI	CHA	ACL	SUS
Farlowellidae	Farlowella sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
Hypostomidae	Hypostomus sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
Lamontichthyidae	Lamontichthys filamentosus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Loricariidae	Loricaria sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Rineloricariidae	Rineloricaria cf. lanceolata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
Spatuloricariidae	Spatuloricaria sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
Cetopsorhamdiidae	Cetopsorhamdia cf. nasus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
Cetopsorhamdiidae	Cetopsorhamdia sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
Imparfiniidae	Imparfinis sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Imparfiniidae	Imparfinis sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Rhamdiidae	Rhamdia cf. quelen	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0
Pimelodellidae	Pimelodella cf. australis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Pimelodellidae	Pimelodella cf. boliviana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Pimelodellidae	Pimelodella sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
Pimelodidae	Pimelodus cf. maculatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Pseudopimelodidae	Pseudopimelodus zungaro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Gymnotidae	Gymnotus carapo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Eigenmanniidae	Eigenmannia virescens	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
Sternopygidae	Sternopygus macrurus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Apteronotidae	Apteronotus albifrons	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Sternarchorhynchidae	Sternarchorhynchus cf. mormyrus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Symbranchidae	Symbranchus marmoratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Bujurquinae	Bujurquina sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
Cichlasominae	Cichlasoma cf. boliviense	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Cichlidae	Cichlidae sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Crenicichlae	Crenicichla cf. semicincta	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0
Crenicichlae	Crenicichla gr. reticulata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
Crenicichlae	Crenicichla gr. saxatilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Crenicichlae	Crenicichla gr. wallacii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Crenicichlae	Crenicichla sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
		8	13	15	11	6	5	6	23	9	41	40	36	66	32

ANEXO 4: Especies y caracterización fisicoquímica de los gremios

Cod.	Género	Ensamble	N	Oc.	Vel	Prof.	Substrato grueso	Substrato dominante	Facies	Características de la facies	Rango de vel. de corriente (cm/s)	Rango de prof. de agua (cm)
HP	Hoplias	I	1	1	3,0	19,6	6,0	5,0	Poza de concavidad o remanzo	Velocidad baja, profundidad menor del promedio, sedimento fino	<3	<19
GC	Gephyrocharax	I	3	1	3,0	19,6	6,0	5,0	Poza de concavidad o remanzo	Velocidad baja, profundidad menor del promedio, sedimento fino	<3	<19
SD	Steindachnerina	I	2	1	11,1	35,0	6,0	6,0	Poza	Velocidad baja, profundidad mayor del promedio, granulometría variable predominantemente fina	5-20	20-35
OT	Odontostilbe	I	6	2	9,6	37,4	6,3	5,3	Poza	Velocidad baja, profundidad mayor del promedio, granulometría variable predominantemente fina	5-20	20-35
BA	Bryconacidnus	I	1	1	5,3	27,4	8,0	8,0	Poza	Velocidad baja, profundidad mayor del promedio, granulometría variable predominantemente fina	5-20	20-35
HG	Hemigrammus	I	10	6	8,5	30,6	6,6	5,7	Poza	Velocidad baja, profundidad mayor del promedio, granulometría variable predominantemente fina	5-20	20-35
MK	Moenkhausia	I	3	3	13,7	20,9	6,0	6,3	Poza	Velocidad baja, profundidad mayor del promedio, granulometría variable predominantemente fina	5-20	20-35
CC	Crenicichla	I	5	5	18,7	31,8	6,4	5,2	Poza	Velocidad baja, profundidad mayor del promedio, granulometría variable predominantemente fina	5-20	20-35
CH	Cheirodon	I	7	4	17,1	28,1	6,3	5,0	Poza	Velocidad baja, profundidad mayor del promedio, granulometría variable predominantemente fina	5-20	20-35
BM	Bryconamericus	I	8	4	18,2	42,7	7,6	7,6	Poza con obstáculo	Velocidad baja, profundidad alta con granulometría grande por obstáculos	5-20	36-42

Cod.	Género	Ensamble	N	Oc.	Vel	Prof.	Substrato grueso	Substrato dominante	Facies	Características de la facies	Rango de vel. de corriente (cm/s)	Rango de prof. de agua (cm)
HB	Hemibrycon	1	118	32	19,8	39,2	7,4	7,2	Poza con obstáculo	Velocidad baja, profundidad alta con granulometría grande por obstáculos	5-20	36-42
AS	Astyanax	2	12	9	28,3	36,9	6,5	5,0	Poza con obstáculo	Velocidad baja, profundidad alta con granulometría grande por obstáculos	20-28	36-42
EI	Eigenmannia	2	1	1	28,4	42,7	7,0	6,0	Poza con obstáculo	Velocidad baja, profundidad alta con granulometría grande por obstáculos	20-28	36-42
RD	Rhamdia	2	17	6	27,9	40,9	6,8	6,5	Poza con obstáculo	Velocidad baja, profundidad alta con granulometría grande por obstáculos	20-28	36-42
AP	Apteronotus	2	4	3	40,0	37,0	6,5	5,0	Canal léntico	Velocidad baja, profundidad alta mayor al promedio y granulometría variable predominantemente fina	23-40	20-37
GY	Gymnotus	2	4	3	36,0	34,8	6,5	4,5	Canal léntico	Velocidad baja, profundidad alta mayor al promedio y granulometría variable predominantemente fina	23-40	20-37
CG	Creagrutus	2	23	12	36,9	32,8	5,8	5,2	Canal léntico	Velocidad baja, profundidad alta mayor al promedio y granulometría variable predominantemente fina	23-40	20-37
KN	Knodus	2	109	38	38,0	31,1	6,6	6,2	Canal léntico	Velocidad baja, profundidad alta mayor al promedio y granulometría variable predominantemente fina	23-40	20-37
MC	Monotocheirodon	2	2	2	33,1	20,3	8,0	7,0	Canal léntico	Velocidad baja, profundidad alta mayor al promedio y granulometría variable predominantemente fina	23-40	20-37
BU	Bujurquina	2	12	8	23,7	24,8	6,2	5,2	Canal léntico	Velocidad baja, profundidad alta mayor al promedio y granulometría variable predominantemente fina	23-40	20-37
MB	Microschemobrycon	2	2	2	30,3	32,5	8,0	6,5	Canal léntico	Velocidad baja, profundidad alta mayor al promedio y granulometría variable predominantemente fina	23-40	20-37

Cod.	Género	Ensamble	N	Oc.	Vel	Prof.	Substrato grueso	Substrato dominante	Facies	Características de la facies	Rango de vel. de corriente (cm/s)	Rango de prof. de agua (cm)
FA	Farlowella	2	12	7	28,0	29,6	5,8	4,8	Canal léntico	Velocidad baja, profundidad alta mayor al promedio y granulometría variable predominantemente fina	23-40	20-37
RL	Rineloricaria	2	14	11	28,6	29,9	6,2	4,8	Canal léntico	Velocidad baja, profundidad alta mayor al promedio y granulometría variable predominantemente fina	23-40	20-37
PL	Pimelodella	3	38	14	46,9	23,5	7,0	5,9	Llano léntico	Velocidad media, profundidad menor que el promedio y sedimento variable	46-62	20-29
LE	Leporinus	3	2	2	52,4	28,2	7,0	7,0	Llano léntico	Velocidad media, profundidad menor que el promedio y sedimento variable	46-62	20-29
TM	Trichomycterus	3	77	36	57,1	29,9	7,6	7,4	Llano léntico	Velocidad media, profundidad menor que el promedio y sedimento variable	46-62	20-29
CO	Cochlodon	3	33	13	62,4	22,4	6,3	5,8	Llano léntico	Velocidad media, profundidad menor que el promedio y sedimento variable	46-62	20-29
OC	Othonocheirodus	3	41	9	55,2	20,0	6,5	5,9	Llano léntico	Velocidad media, profundidad menor que el promedio y sedimento variable	46-62	20-29
IM	Imparfinis	3	44	13	55,8	21,9	6,9	6,3	Llano léntico	Velocidad media, profundidad menor que el promedio y sedimento variable	46-62	20-29
SC	Sternarchorhynchus	4	1	1	79,4	50,3	8,0	8,0	Canal lótico	Velocidad alta, profundidad mayor al promedio, sedimento predominante grueso	72-82	50 cm
AB	Astroblepus	4	309	68	82,3	31,7	7,9	7,5	Canal lótico	Velocidad alta, profundidad mayor al promedio, sedimento predominante grueso	72-82	26-34
AN	Ancistrus	4	342	57	78,3	28,6	6,9	6,4	Canal lótico	Velocidad alta, profundidad mayor al promedio, sedimento predominante grueso	72-82	26-34
AC	Aerobrycon	4	1	1	72,3	26,2	8,0	6,0	Canal lótico	Velocidad alta, profundidad mayor al promedio, sedimento predominante grueso	72-82	26-34
CU	Curimata	4	1	1	72,7	34,0	7,0	6,0	Canal lótico	Velocidad alta, profundidad mayor al promedio, sedimento predominante grueso	72-82	26-34

Cod.	Género	Eusamble	N	Oc.	Vel	Prof.	Substrato grueso	Substrato dominante	Facies	Características de la facies	Rango de vel. de corriente (cm/s)	Rango de prof. de agua (cm)
HS	Hypostomus	4	46	15	75,1	18,5	6,1	5,7	Llano rápido	Velocidad alta, prof undidad baja, sedimento fino	75-87	15-21
PA	Parodon	4	23	9	87,7	20,6	6,3	6,1	Llano rápido	Velocidad alta, prof undidad baja, sedimento fino	75-87	15-21
SL	Spatuloricaria	4	9	4	84,3	15,7	5,6	4,8	Llano rápido	Velocidad alta, prof undidad baja, sedimento fino	75-87	15-21
CR	Characidium	4	51	21	80,6	21,5	6,4	5,9	Llano rápido	Velocidad alta, prof undidad baja, sedimento fino	75-87	15-21
CP	Cetopomandia	4	61	10	81,2	19,1	6,0	5,6	Llano rápido	Velocidad alta, prof undidad baja, sedimento fino	75-87	15-21
PP	Pseudopimelodus	5	4	2	101,4	26,3	6,5	6,5	Radier-Rápido	Velocidad alta, profundidad baja y sedimento fino	101-109	18-26
LT	Lamontichthys	5	8	1	108,7	18,3	6,0	6,0	Radier-Rápido	Velocidad alta, profundidad baja y sedimento fino	101-109	18-26