

Ictiofauna en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Mamoré (Cochabamba, Bolivia)

Ichthyofauna along an altitudinal gradient in the Mamoré river basin (Cochabamba, Bolivia)

ARTÍCULO / ARTICLE

Henry DELGADILLO^{1,*}, Fernando M. CARVAJAL-VALLEJOS^{1,2}, Mabel MALDONADO¹

¹ Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos (ULRA), Universidad Mayor de San Simón (UMSS), calle Sucre frente al Parque La Torre s/n, Cochabamba, Estado Plurinacional de Bolivia.

² Museo de Historia Natural Alcide d'Orbigny, calle Potosí #1458, Cochabamba, Estado Plurinacional de Bolivia.

*Autor para correspondencia: hdv_bo@hotmail.com

Citación/ Citation: Delgadillo H., Carvajal-Vallejo F.M., Maldonado M. (2020). Ictiofauna en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Mamoré (Cochabamba, Bolivia). *Hidrobiología Neotropical y Conservación Acuática*, 1 (2): 161-183

Recibido/Received: 26 de Marzo 2020/26 March 2020

Aceptado/Accepted: 1 de Agosto 2020/1 August 2020

Publicado/Published: 15 de Diciembre 2020/15 December 2020

Copyright: © Editorial INIA

Acceso abierto/Open access article



RESUMEN

El estudio de patrones de variación altitudinal de la ictiofauna continental es un tema relevante. Por esta razón, el presente trabajo describe la variación en composición y riqueza de especies de los peces en un amplio gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Mamoré, Departamento de Cochabamba. Para ello se revisaron 2 200 lotes de peces depositados en la Colección Ictiológica UMSS-Museo d'Orbigny (Cochabamba) correspondientes a sitios entre 150 y 3 900 m, y a las subcuencas de los ríos Chapare, Isiboro e Ichilo. Se registraron 254 especies pertenecientes a 10 órdenes, 42 familias y 171 géneros. Characiformes y Siluriformes fueron los órdenes con mayor número de especies, y Characidae la familia más importante. La riqueza específica fluctuó entre dos especies en el nivel más alto y 225 en el más bajo. La composición de las comunidades mostró conjuntos característicos de niveles altitudinales, por encima de 700 m dominaron los Siluriformes tricomictéridos, astroblépidos y loricáridos, con la presencia de pocas especies de Characiformes. En los niveles inferiores (200-700 m) hubo un importante aumento de riqueza, encontrándose comunidades propias de ellos. Las tierras bajas (< 200 m) mostraron la mayor riqueza con una composición propia de los ríos con llanuras de inundación.

Palabras clave: Cuenca Amazónica, ríos andinos, diversidad de peces, peces andinos

ABSTRACT

Studying altitudinal variations in continental ichthyofauna richness and composition is an important topic in freshwater ecology. In order to contribute to the knowledge of the Bolivian ichthyofauna, we describe the variation in composition and species richness of fish communities over a wide altitudinal gradient in the upper portion of the Mamoré River, Department of Cochabamba. We reviewed 2 200 samples of fish deposited in the UMSS-Museo d'Orbigny Ichthyological Collection (Cochabamba) corresponding to sites between 150 and 3,900 m of elevation, in the Chapare, Isiboro and Ichilo sub-basins. 254 species belonging to 10 orders, 42 families and 171 genera were identified. Characiformes and Siluriformes were the orders with the highest richness, and the family Characidae the most species-rich. The species richness fluctuated between two, at the highest altitudinal level, and 225 species, at the lowest. The composition of communities also changed in relation to altitudinal levels. The upper levels (Montano and Subandino, above 600 m) were dominated by Trichomycterids, Astroblepids and Loriicarids (Siluriformes), with the presence of few species of Characiformes. At the Piedmont and Preandino levels, there was a significant increase in richness and specific fish communities. The highest richness was found in the lowlands (alluvial plain), with a fish composition typical of floodplain rivers

Keywords: Amazon basin, Andean rivers, diversity of fish, Andean fish.

INTRODUCCIÓN

Los peces son el grupo de vertebrados que más interés ha recibido en los ambientes acuáticos por su importancia socioeconómica. En Bolivia, la mayoría de estudios realizados consisten de inventarios de especies (p.e. Lauzanne *et al.* 1991, Sarmiento & Barrera 1997, Pouilly *et al.* 2010, Carvajal-Vallejos & Zeballos 2011, Carvajal-Vallejos *et al.* 2014a), siendo menos numerosos los estudios ecológicos, sistemáticos, biogeográficos u otros.

En relación a los gradientes espaciales, existen estudios sobre peces tanto en zonas tropicales como en templadas, en los cuales el patrón de variación de la riqueza más común es la disminución en el número de especies a medida que se incrementa la elevación, al mismo tiempo que cambia la composición de las comunidades (p.e. Rahbek 1995, Fu *et al.* 2004, Jaramillo-Villa *et al.* 2010, Bath *et al.* 2012, Brosse *et al.* 2013, Luján *et al.* 2013).

En Bolivia, el conocimiento de la ictiofauna está concentrado principalmente en las zonas de tierras bajas (p.e. Pouilly *et al.* 2010, Carvajal-Vallejos & Zeballos 2011), por ello la mayoría de los inventarios publicados de los peces de Bolivia contienen una representación todavía incompleta de la ictiofauna andina. El primer inventario que incluye la ictiofauna tanto de tierras bajas como andinas en la cuenca amazónica boliviana es el de Carvajal-Vallejos *et al.* (2014b), quienes reconocen 556 especies en la subcuenca Mamoré, excluyendo la subcuenca del río Grande, que es considerada otra unidad debido a su extensión y características geomorfológicas.

Al tratarse de análisis en gradientes altitudinales, los primeros trabajos que incluyeron un gradiente desde la zona andina hasta las tierras bajas fueron los de Pearson (1924) y Lauzanne *et al.* (1991). Estos autores consideraron niveles desde las llanuras de los ríos Beni y Mamoré hasta aproximadamente 1500 m en los Andes.

Sobre la ictiofauna andina, Sarmiento & Barrera (1997) elaboraron la primera lista de peces de la vertiente oriental andina de Bolivia abarcando entre 200 y 1 500 m, reconociendo tres niveles altitudinales denominados: Cordillera Andina (600-1500 m) con 61 especies, Piedemonte (300-600 m) con 231 y Tierras Bajas (200-300 m) con 174.

Posteriormente, al describir las Hidroecoregiones de Bolivia, Navarro & Maldonado (2002) recopilaron la información sobre los peces de Bolivia reconociendo en los Andes bolivianos los niveles: Altoandino (> 3 900 m, de baja riqueza con la presencia de dos géneros – *Orestias* y *Trichomycterus*), Montano (1 750 aprox.-3 900 m), baja riqueza, poco estudiado, tres géneros – *Trichomycterus*, *Ancistrus* y *Acrobrycon*), Subandino (600-1 800 aprox. m, riqueza > 20 especies) y Piedemonte (300-600 m, riqueza aumenta a más de 100 especies).

Otro acercamiento a la riqueza de especies andinas fue realizado por Maldonado *et al.* (2011), quienes consideran ríos y lagunas por encima de 500 m registrándose un total de 112 especies para la cuenca Madera y dentro de ella 16 para el sistema Ichilo-Chapare (cuenca Mamoré), objeto del presente estudio.

Se han realizado además algunos estudios ecológicos sobre gradientes altitudinales en la zona montañosa de las cuencas de los ríos Beni y Chapare, como los de Miranda-Chumacero (2006), Pouilly *et al.* (2006), Barrera (2012) y De La Barra *et al.* (2016), quienes destacan el patrón de disminución de especies y composición taxonómica y funcional en relación a condiciones físicas y químicas de los ríos como la velocidad de la corriente, temperatura y geomorfología entre otros.

Bajo este contexto, el presente trabajo tiene el propósito de aportar conocimiento sobre la composición y diversidad en los ensamblajes de peces en gradientes altitudinales amplios en nuestro país, que incluyan tanto la zona andina como la de tierras bajas. Se presenta una descripción de la variación a lo largo de un gradiente dentro la cuenca alta del río Mamoré. Esta información podrá ser utilizada para complementar estudios de la biodiversidad acuática e información de base para estudios de impacto ambiental, planes de manejo y/o conservación de la ictiofauna boliviana.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio fue realizado en un gradiente altitudinal a lo largo de la cuenca alta del río Mamoré, Departamento de Cochabamba (Bolivia), entre 150 y 3 900 m de altitud. El gradiente abarca las Hidroecoregiones (HER) de la Cordillera Oriental (Sector de la Cuenca Andina de los ríos Chapare-Ichilo), y de la Llanura Aluvial de Tierras Bajas (Sector de las Llanuras Aluviales del Beni). La HER de la Cordillera Oriental se extiende sobre las vertientes orientales de la cordillera del mismo nombre, el área de estudio se encuentra dentro el sector de la Cuenca Andina de los Ríos Chapare – Ichilo, posee una red de drenaje que recorre valles angostos y profundos con pendientes muy escarpadas. Tiene un bioclima pluvial y se reconocen tres unidades geofísicas–bioclimáticas: Nivel Montano (1 800 aprox.-3 900 m, Fig. 1A), Nivel Subandino (600-1 800 aprox. m) y Piedemonte (300-600 m, Fig. 1B). El paisaje acuático está dominado por una red fluvial muy densa, los ríos muestran fuertes pendientes, bajas concentraciones de sólidos, pH ácido a ligeramente alcalino (Navarro & Maldonado 2002).

Por otra parte, en la HER de la Llanura Aluvial de Tierras Bajas se diferencia el nivel Preandino (200-300 m) y la Llanura Aluvial por debajo los 200 m (Navarro & Maldonado 2002). El área de estudio se encuentra dentro del sector de las Llanuras Aluviales del Beni, comprende llanuras con depósitos de sedimentos finos, con terrazas aluviales y meandros abandonados formando lagunas (Fig. 1C). El bioclima es pluviestacional. El paisaje acuático comprende ambientes característicos de sistemas “río-planicie de inundación” formados por ríos, lagunas y pantanos; los ríos son meandriformes, con poca pendiente, de aguas blancas, bajas concentraciones de sólidos totales, pH ácido a neutro (Navarro & Maldonado 2002).





FIGURA 1. Ríos en la cuenca alta del río Mamoré, Departamento de Cochabamba, Bolivia: A - río en el nivel Montano, B - río en el nivel de Piedemonte, C - río en la Llanura Aluvial de Tierras Bajas

Fuente de datos

Se utilizaron 2 200 lotes de peces depositados en la Colección Ictiológica UMSS-Museo d'Orbigny (Cochabamba), colectados en las cuencas de los ríos Chapare, Ichilo e Isiboro entre los años 1998-2016. La ubicación de los sitios de los lotes se observa en la figura 2. Se debe destacar que los sitios en altitudes mayores a 400 m, comprenden principalmente afluentes andinos del río Chapare, ya que es la única zona de las tres subcuencas estudiadas que posee accesibilidad. Las partes altas de los ríos Ichilo e Isiboro se encuentran dentro de parques nacionales, por lo que no existen vías de acceso.

Se realizó la identificación taxonómica de los peces hasta el nivel de especie, y cuando no fue posible a nivel de género, mediante el uso de claves y diagnosis propias de cada grupo (p.e. Armbruster 2004, Géry 1977, Isbrücker 1981, Jardim de Queiroz *et al.* 2013, Kullander 1986, Vari 1984, 1989, 1991, 1992a, 1992b).

Los datos de presencia/ausencia de las especies identificadas fueron agrupados en intervalos de altura según la disponibilidad de registros. a) El primer intervalo correspondió a 3 400-3 900 m; b) entre 700 y 3 400 m se establecieron intervalos cada 300 m, c) entre 100 y 700 m los intervalos fueron cada 100 m, d) el último intervalo fue de 100-150 m, debido a que en la zona de estudio no se presentan altitudes menores a los 150 m.

Con el fin de explorar patrones altitudinales en la composición de las comunidades, se realizó un análisis de agrupamiento aplicando el índice de similaridad de Bray-Curtis (Magurran 2004) y el método de agrupamiento UPGMA, en el programa PRIMER-E.

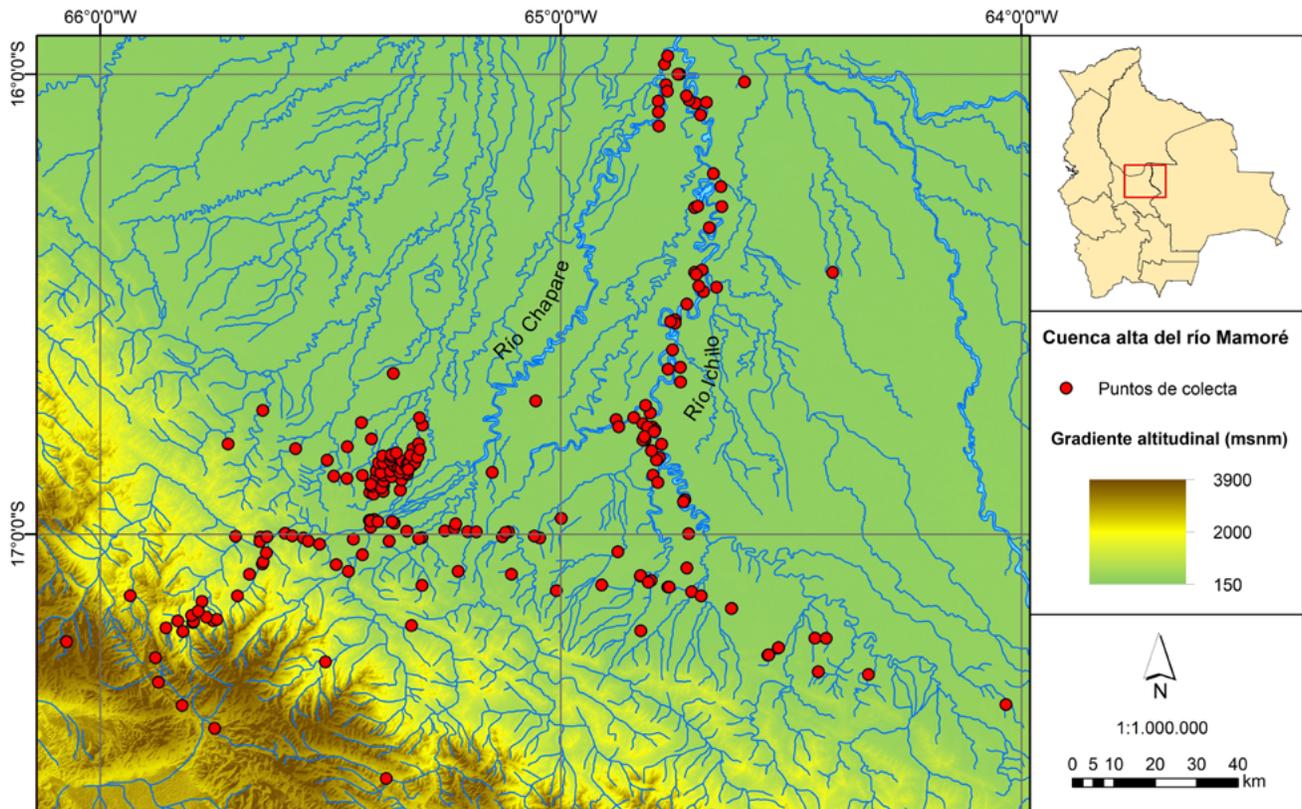


FIGURA 2. Sitios de lotes de peces depositados y examinados en la Colección Ictiológica UMSS-Museo d'Orbigny, ubicados en la cuenca alta de río Mamoré, Departamento de Cochabamba, Bolivia.

RESULTADOS

Se registraron 254 especies pertenecientes a 10 órdenes, 42 familias y 171 géneros, siendo Characiformes y Siluriformes los órdenes con mayor número de especies (119 y 90, respectivamente) (Tabla 1, Anexo 1). Characidae fue la familia de mayor riqueza con 55 especies, seguida de Loricariidae con 21, Pimelodidae y Cichlidae, ambas con 17 (Anexo 1).

La composición de las comunidades de peces por familia e intervalos altitudinales se observa en la tabla 2. Se puede notar que Trichomycteridae es la única familia presente en todo el gradiente (3 900 – 150 m), le siguen Astroblepidae que se registra a partir de 2 500 m hacia abajo, Loricariidae desde 1 900 m y Characidae

TABLA 1. Número de especies, géneros, familias por orden presente en la ictiofauna a lo largo de un gradiente altitudinal de 150- 3 900 m en la cuenca alta del río Mamoré, Departamento de Cochabamba, Bolivia (Véase lista completa en el Anexo 1).

Orden	Nº Familias	Nº Géneros	Nº Especies
Beloniformes	1	1	1
Characiformes	17	76	119
Clupeiformes	2	2	3
Cyprinodontiformes	1	2	2
Gymnotiformes	5	14	18
Myliobatiformes	1	1	1
Pleuronectiformes	1	1	1
Perciformes	2	12	18
Siluriformes	11	61	90
Synbranchiformes	1	1	1
Total	42	171	254

desde 1 300 m. Entre 300 y 1 000 m aparecen Anostomidae, Crenuchidae, Curimatidae, Erithrynidae, Parodontidae, Prochilodontidae, Cynolebiidae, Cichlidae, Heptapteridae y Pseudopimelodidae. El resto de familias se presenta por debajo de 300 m. La mayoría de las familias mencionadas presentaron pocas especies a lo largo del gradiente, solamente Characidae y Loricariidae aumentan su riqueza rápidamente en el descenso del gradiente. En los niveles más bajos (150-300 m), las familias más diversas son Characidae, Loricariidae, Pimelodidae, Cichlidae y Serrasalminidae.

La variación de la riqueza de especies en el gradiente altitudinal desde las partes altas a las bajas se muestra en la figura 3, donde se advierte un aumento gradual desde dos especies hasta 225. Se distingue que entre 700 y 3 900 m la riqueza es muy baja (2-10 especies), se duplica entre 400 y 700 m, se duplica nuevamente entre 300 y 400 m, y el aumento más notorio ocurre entre 150 y 300 m, alcanzando 225 especies.

FIGURA 3. Riqueza de especies de peces en un gradiente altitudinal de la cuenca alta del río Mamoré, Departamento de Cochabamba, Bolivia.

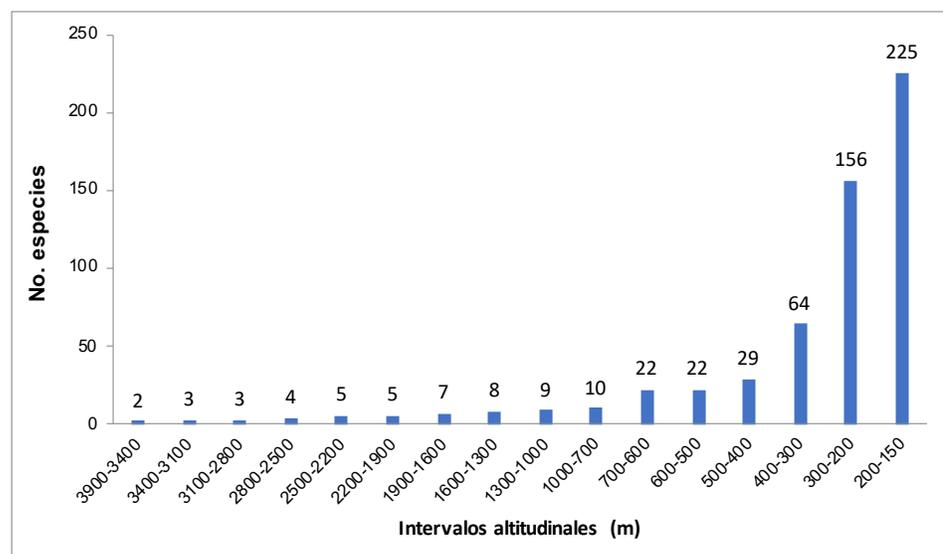
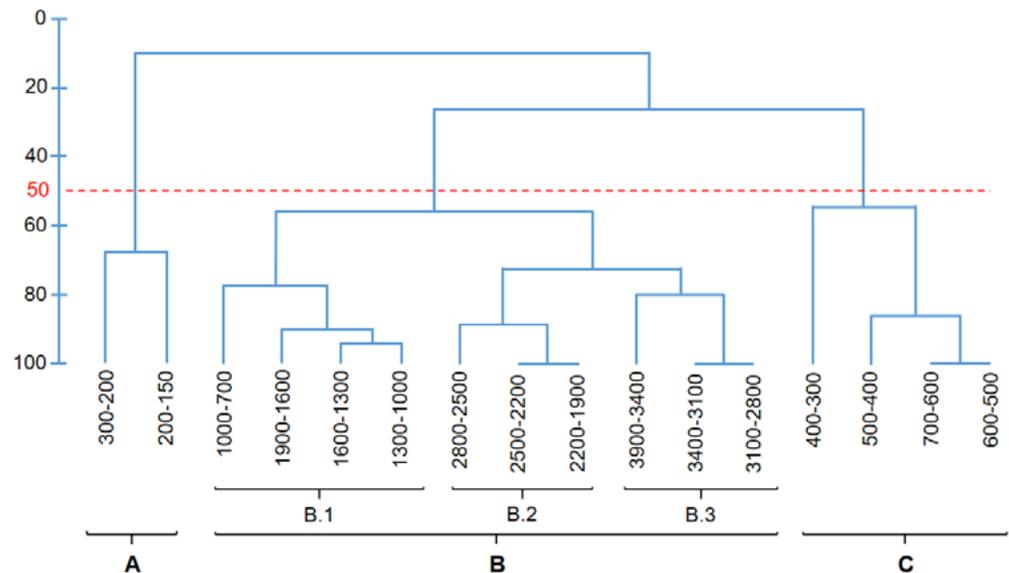


TABLA 2. Número de especies por familia y su distribución altitudinal en un gradiente de la cuenca alta del río Mamoré en el Departamento de Cochabamba, Bolivia.

Orden	Familia	3900- 3400	3400- 3100	3100- 2800	2800- 2500	2500- 2200	2200- 1900	1900- 1600	1600- 1300	1300- 1000	1000- 700	700- 600	600- 500	500- 400	400- 300	300- 200	200- 150	
BELONIFORMES	BELONIDAE															1	1	
CHARACIFORMES	ACESTRORHYNCHIDAE															1	3	
	ANOSTOMIDAE											1	1	1	1	3	8	
	BRYCONIDAE															2	2	
	CHALCEIDAE																1	
	CHARACIDAE								1	2	11	11	11	24	47	46		
	CRENUCHIDAE									1	1	1	2	2	3	2		
	CURIMATIDAE											1	1	1	7	14		
	CYNODONTIDAE																3	
	ERITHRYNIDAE														1	2	2	
	GASTEROPELECIDAE															2	2	
	HEMIODONTIDAE																1	
	IGUANODECTIDAE															2	2	
	LEBIASINIDAE															1	2	
	PARODONTIDAE												1	1	1	2	1	
	PROCHILODONTIDAE															1	1	1
	SERRASALMIDAE															2	14	
	TRIPORTHEIDAE															3	4	
CLUPEIFORMES	ENGRAULIDAE															1	1	
	PRISTIGASTERIDAE																2	
CYPRINODONTIFORMES	CYNOLEBIIDAE														1	2	1	
GYMNOTIFORMES	APTERONOTIDAE															3	7	
	GYMNOTIDAE															1	2	
	HYPOPOMIDAE															2	0	
	RHAMPHICHTHYDAE																1	
	STERNOPYGIDAE															3	4	
MYLIOBATIFORMES	POTAMOTRYGONIDAE																1	
PERCIFORMES	CICHLIDAE														4	13	16	
	SCIAENIDAE																1	
PLEURONECTIFORMES	ACHIRIDAE																1	
SILURIFORMES	ASPREDINIDAE															2	2	
	ASTROBLEPIDAE					1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	AUCHENIPTERIDAE															1	7	
	CALLICHTHYIDAE															4	5	
	CETOPSIDAE															1	1	
	DORADIDAE																9	
	HEPTAPTERIDAE													4	9	12	11	
	LORICARIIDAE							1	2	2	2	2	2	3	12	17	17	
	PIMELODIDAE															3	17	
	PSEUDOPIMELODIDAE													1	1	2	1	
	TRICHOMYCTERIDAE	2	3	3	4	4	4	5	5	5	4	4	4	4	5	8	6	
	SYNBRANCHIFORMES	SYNBRANCHIDAE															1	1

El dendrograma de similitud elaborado con los datos de presencia/ausencia de las especies de peces en los diferentes intervalos de altitud se muestra en la figura 4. A una similitud de 50% se observa la separación de tres grupos. El grupo A comprende a las comunidades de los niveles más bajos (150-300 m); el grupo B incluye los niveles de mayor altura (700-3 900 m) , y el grupo C a los niveles intermedios entre los anteriores grupos (300–700 m). Dentro el grupo B, con aproximadamente 80 % de similaridad, se pueden reconocer tres subgrupos. El grupo B.1 comprendiendo un nivel entre 700 y 1 900 m; el grupo B.2 el nivel entre 1 900 y 2 800 m, y el grupo B.3 el nivel entre 2 800 y 3 900 m.

FIGURA 4. Dendrograma de similitud para las comunidades de peces en niveles altitudinales de la cuenca alta del río Mamoré, Departamento de Cochabamba, Bolivia, construido con base en la presencia de las especies, el índice de similaridad de Bray-Curtis, y el método de agrupamiento UPGMA



Los conjuntos que conforman el grupo B, niveles de altitud mayor a 700 m, se caracterizan por el conjunto B.3 habitado exclusivamente por tres especies del género *Trichomycterus* (Trichomycteridae), el conjunto B.2 (1 900-2 800 m) se caracteriza por la aparición de *Astroblepus longiceps* junto a los tricomicteridos, y el conjunto B.1 (700-1 900 m) se diversifica con la aparición de Characidae (*Acrobrycon ipanquianus* y *Astyanax lineatus*), Crenuchidae (*Characidium bolivianum*) y Loricariidae (género *Ancistrus*). En el grupo C (300–700 m) hay un aumento de riqueza con la presencia de las familias Anostomidae, Curimatidae, Parodontidae, Cichlidae, Heptapteridae y Pseudopimelodidae, al mismo tiempo que los carácidos y loricáridos también incrementan su riqueza (Anexo 1). Por último, el grupo A es el que muestra el mayor incremento en riqueza (hasta 225 especies). Resalta que las familias Characidae y Loricariidae muestran un aumento gradual de riqueza desde una especie hasta 47 y 17, respectivamente. En el resto de las familias no se observa un incremento importante de riqueza específica.

DISCUSIÓN

Según la lista más reciente de peces de la Amazonía boliviana, el número de especies de la cuenca del río Mamoré asciende a 556 (Carvajal-Vallejos *et al.* 2014b), de las cuales 254 (46%) se registran en el presente trabajo, siendo nueve registros nuevos para la cuenca Amazónica de Bolivia, y 11 nuevos para la subcuenca Mamoré (Anexo 1). Se incluyen también nueve registros nuevos para la lista de peces de Bolivia (Carvajal-Vallejos *et al.* 2014a). En estas listas, los registros más completos corresponden a las tierras bajas, en tanto que los registros en las zonas andinas son más escasos y concentrados por debajo de 1 500 m.

Por otra parte, los géneros característicos de las zonas andinas (p.e. *Trichomycterus*, *Astroblepus*, entre otros) son complejos taxonómicamente y prácticamente faltos de revisiones que permitan aclarar el estado taxonómico de varias especies. En este sentido, el presente trabajo es uno de los primeros en identificar varias especies de *Trichomycterus*, género que, a pesar de su amplia distribución en los Andes, en Bolivia es registrado a nivel de morfoespecies en la mayoría de los casos.

En los Andes tropicales, la ictiofauna boliviana es una de las menos conocidas. En una primera recopilación sobre la diversidad de peces en los Andes tropicales (Maldonado *et al.* 2011), se reporta para la cuenca Ichilo-Chapare, que forma parte principal de la cuenca alta del río Mamoré, la presencia de 16 especies arriba de 500 m. De acuerdo a los registros del presente trabajo la cifra sube a 23.

Respecto a la variación de la riqueza de especies en el gradiente estudiado se muestra el patrón común de disminución de la riqueza a medida que aumenta la altitud (Gaston 2000), este patrón fue descrito por De La Barra *et al.* (2016) en el río Espíritu Santo que forma parte de la cuenca alta del río Chapare, concluyendo que dicho patrón puede explicarse por el rigor climático y la severidad física (desniveles) de los ambientes.

En relación al trabajo de Sarmiento & Barrera (1997) sobre los peces en la Vertiente Oriental andina, para la cuenca del río Mamoré, se listan 202 especies entre 200–1 500 m, a las cuales el presente trabajo puede añadir 67. Sin embargo, debe notarse que estos autores incluyen el drenaje del río Grande dentro la cuenca del río Mamoré, mismo que actualmente es considerado un sistema distinto (Carvajal-Vallejos *et al.* 2014b).

En cuanto a la variación de la composición de las comunidades de peces en el gradiente, nuestros resultados concuerdan con otros autores en la evidente diferenciación de los ensamblajes a diferentes niveles altitudinales. Dada la necesidad de establecer estos niveles para la ictiofauna boliviana, presentamos en la tabla 3 un resumen de criterios empleados anteriormente y los resultados del presente trabajo. Se observa que hay una concordancia elevada entre los criterios de otros autores y los datos del presente trabajo. Esta comparación puede ser útil para extender el análisis al resto de subcuencas bolivianas u otros sistemas andino-amazónicos.

En los niveles altitudinales superiores a los 2 000 m, poco conocidos en Bolivia, se sabe que poseen una riqueza de especies muy baja, dominada generalmente por el género *Trichomycterus*, y con la presencia menos frecuente de carácidos, heptaptéridos, astroblépidos y loricáridos por debajo de los 2 800 m (Maldonado *et al.* en preparación).

TABLA 3. Niveles altitudinales que presentan conjuntos ictiofaunísticos característicos de acuerdo a diferentes autores y los resultados del presente trabajo

Sarmiento & Barrera (1997)	Lauzanne <i>et al.</i> (1991)	Navarro & Maldonado (2002)	Grupo/subgrupo del dendrograma (Fig. 4)
Tierras bajas < 200	Planicie < 200	Llanura Aluvial de Tierras Bajas - Unidad Llanura aluvial pluvial < 200	A 200 - 150
Premontano 200-300	Preandino 200-300	Llanura aluvial de Tierras Bajas - Unidad Piedemonte pluvial	A 200-300
Piedemonte 300-600	Piedemonte 300-600	Cordillera Occidental - Nivel Piedemonte andino 300-600	C 300-700
Montano > 600	Montano > 600	Cordillera Occidental - Nivel Subandino 600-2 000	B.1 700-1 900
		Cordillera Occidental - Nivel Montano 2 000-3 900	B.2, B.3 1 900-3 900

En cuanto a la ictiofauna en los niveles inferiores a 2 000 m, se muestran géneros de distribución bastante amplia en los Andes bolivianos: *Acrobrycon*, *Bryconamericus*, *Knodus*, *Creagrutus*, *Hemibrycon* (Characidae), *Parodon* (Parodontidae), *Trichomycterus* (Trichomycteridae), *Astroblepus* (Astroblepidae), *Ancistrus*, *Hypostomus* (Loricariidae), y que también fueron registrados por otros autores tanto en la cuenca del Mamoré como en la cuenca del río Beni (Lauzanne *et al.* 1991, Sarmiento & Barrera 1997, Miranda-Chumacero 2006, Pouilly *et al.* 2006, De la Barra *et al.* 2016). Así mismo, coincidiendo con apreciaciones de Lauzanne *et al.* (1991), Sarmiento & Barrera (1997) y Navarro & Maldonado (2002), se evidencia que hay un conjunto de especies cuya distribución parece tener como límite inferior los 200 m. También, hay un grupo que se encuentra aparentemente restringido al nivel de Piedemonte, o que pueden subir algo más, pero posee algunas especies que no han sido registradas en la Llanura Aluvial. Son ejemplos *Acrobrycon ipanquianus*, *Gephyrocharax major*, *Hemigrammus jelskii* y *H. ocellifer*, *Knodus mizquae*, *K. shinahota* (Characidae), *Characidium purpuratum* (Crenuchidae), *Parodon buckleyi* (Parodontidae), *Crenichla proteus* (Cichlidae), *Ancistrus bufonius* y *A. dubius* (Loricariidae), y del género *Trichomycterus*: *T. alterum*, *T. fassli*, *T. heterodontum* y *T. tiraquae* (Trichomycteridae).

En términos globales, los patrones de riqueza y composición de la ictiofauna, son determinadas por factores relacionados al área, la energía y la historia del ambiente acuático (Oberdorff *et al.* 2011), en términos de los gradientes fluviales, varias hipótesis se han planteado que podrían resumirse en: reducción del área disponible y complejidad ambiental, mayor severidad en condiciones climáticas, reducción de los recursos disponibles y disminución de la productividad a mayores altitudes (Jaramillo-Villa *et al.* 2010). En la cuenca alta de los ríos Mamoré y Beni en Bolivia, se ha demostrado que el rigor climático y la severidad física de los ambientes, crean barreras a la colonización determinando la riqueza de especies en el gradiente

altitudinal (De La Barra *et al.* 2016). En este sentido, es conocido que los ríos en los niveles Montano y Subandino son típicos ambientes de montaña, con altas pendientes, elevada velocidad del agua, sustratos gruesos y bajas temperaturas (Navarro & Maldonado 2002). Debido a ello, varios géneros y especies de peces tienen adaptaciones para resistir la velocidad del agua como formas hidrodinámicas, ventosas bucales, aletas pectorales desarrolladas o espinas operculares (Lauzanne *et al.* 1991, Sarmiento & Barrera 1997). En los niveles de Piedemonte y Preandino, aunque los ríos mantienen aún estas características generales, hay un aumento de la temperatura del agua, del tamaño de los hábitats acuáticos disponibles, un descenso importante en la pendiente y un aumento progresivo de las llanuras de inundación que incluyen ambientes lénticos, por lo cual, aparecen especies comunes en hábitats de ríos meándricos (p.e. Pimelodidae, Potamotrygonidae y Achiridae) y de lagunas en llanuras de inundación (p. e. Curimatidae, Serrasalminidae, Auchenipteridae). En las tierras bajas, los ríos son típicos sistemas de río-llanura de inundación, donde la pendiente de los ríos es muy baja, las aguas discurren a baja velocidad, las temperaturas son altas y están asociados a una extensa llanura que anualmente se inunda (Navarro & Maldonado 2002, Winemiller *et al.* 2008). En estos sistemas predominan las especies de amplia distribución en la cuenca Amazónica.

En relación al estado de conservación de las especies registradas en el presente trabajo, no figuran especies endémicas de Bolivia, pero sí de los Andes tropicales (Tognelli *et al.* 2016), siendo 22 las registradas en este estudio. Según la sección de peces del Libro Rojo de la Fauna Silvestre de los Vertebrados de Bolivia (Van Damme *et al.* 2009), una de las especies registradas en este estudio está categorizada como vulnerable (VU), *Colossoma macropomum* (Characidae), y dos como casi amenazadas (NT) *Trichomycterus aguaragüe* (Trichomycteridae) y *Moema obliquus* (Rivulidae). Además, se registraron 40 especies (tres órdenes, 11 familias) con hábitos migratorios, que se mueven desde las tierras bajas de la Amazonía boliviana hacia la zona andina con fines reproductivos o alimenticios, siendo 13 de porte grande y 27 de porte pequeño. De todas ellas *Brachyplatystoma platynemum* es el migrador de mayor alcance, pues recorre distancias mayores a 1.500 km (Van Damme *et al.* 2011).

Finalmente, debemos resaltar que los estudios en gradientes longitudinales amplios deben ser uno de los enfoques prioritarios en estudios para la conservación de la biodiversidad ictiológica y la gestión de recursos hidrobiológicos, pues permiten visualizar además de la distribución real de las especies, la estructuración de ensambles particulares y a veces únicos, en espacios que posteriormente deben establecerse como zonas de protección, de manejo u otros.

REFERENCIAS

- Armbruster J.W. 2004. The species of the *Hypostomus cochliodon* group (Siluriformes: Loricariidae). *Zootaxa*, 249:1-60.
- Barrera S. 2012. Estructura de las comunidades de peces en relación al hábitat en un gradiente altitudinal de doce ríos de la cuenca alta del río Beni. Tesis de Licenciatura. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 91 p.

- Bhatt J.P., Manish K., Pandit M.K. 2012. Elevational gradients in fish diversity in the Himalaya: water discharge is the key driver of distribution patterns. *PLoS ONE*, 7 (9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046237>
- Brosse S., Montoya-Burgos J.I., Grenouillet G., Surugue N. 2013. Determinants of fish assemblage structure in Mount Itoupé mountain streams (French Guiana). *Annales de Limnologie-International. Journal of Limnology*, 49: 43-49.
- Carvajal-Vallejos F.M., Zeballos A.J. 2011. Diversidad y distribución de los peces de la Amazonia boliviana. p.101-147. En: Van Damme P.A., Carvajal - Vallejos F.M., Molina-Carpio J. (Eds.). *Los peces y delfines de la Amazonia boliviana: hábitats, potencialidades y amenazas*. Editorial INIA, Cochabamba, Bolivia.
- Carvajal-Vallejos F.M., Zeballos-Fernández A.J., Sarmiento J., Bigorne R. 2014a. Especies registradas en Bolivia. p. 183-193. En: Sarmiento J., Bigorne R., Carvajal-Vallejos F.M., Maldonado M., Leciak E., Oberdorff T. (Eds.). *Peces de Bolivia / Bolivian fishes*. IRD-BioFresh (EU). Plural Editores, La Paz, Bolivia, 211 p.
- Carvajal-Vallejos F., Bigorne R., Zeballos-Fernández A., Sarmiento J., Barrera S., Yunoki T., Pouilly M., Zubieta J., De La Barra E., Jegú M., Maldonado M., Van Damme P.A., Céspedes R., Oberdorff T. 2014b. Fish-AMAZBOL: a database on freshwater fishes of the Bolivian Amazon. *Hydrobiologia*, 732: 19-27.
- De la Barra E., Zubieta J., Aguilera G., Maldonado M., Pouilly M., Oberdorff T. 2016. ¿Qué factores determinan la distribución altitudinal de los peces de ríos tropicales andinos?. *Revista de Biología Tropical*, 64: 157-176.
- Fu C., Wu J., Wang X., Lei G., Chen J. 2004. Patterns of diversity, altitudinal range and body size among freshwater fishes in the Yangtze River basin, China. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 543-552.
- Gaston K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220-227.
- Géry J. 1977. *Characoids of the world*. TFH Publications. California, U.S.A. 672 p.
- Isbrücker I.J.H. 1981. Revision of *Loricaria* Linnaeus, 1758 (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Beaufortia*, 31: 51-96.
- Jaramillo-Villa U., Maldonado-Ocampo J.A., Escobar F. 2010. Altitudinal variation in fish assemblage diversity in streams of the central Andes of Colombia. *Journal of Fish Biology*, 76: 2401-2417.
- Jardim de Queiroz L., Torrente-Vilara G., Ohara W.M., Pires T.H.d.S., Zuanon J., Doria C.R.d.C. (Eds). 2013. *Peixes do Rio Madera. Dialeto Latin American Documentary*, Sao Paulo, Brasil. 1 166 p.
- Kullander S.O. 1986. *Cichlid fishes of the Amazon River drainage of Peru*. Dept. of Vertebrate Zoology, Research Division, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden. 431 p.
- Lauzanne L., Loubens G., Le Guennec B. 1991. Liste commentée des poissons de l'Amazonie bolivienne. *Revue Hydrobiologie. Tropicale*, 24: 61-76.
- Luján N., Roach K., Jacobsen D., Winemiller K., Meza-Vargas V., Rimarach V., Ching I., Maestre J. 2013. Aquatic community structure across an Andes-to-Amazon fluvial gradient. *Journal of Biogeography*, 40. 10.1111/jbi.12131.
- Magurran A. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd., Victoria, Australia. 256 p.

- Maldonado M., Maldonado-Ocampo J.A., Ortega H., Encalada A.C., Carvajal-Vallejos F.M., Rivadeneira J.F., Acosta F., Jacobsen D., Crespo A., Rivera-Rondón C.A. 2011. Biodiversity in aquatic systems of the Tropical Andes. P. 276-294. En: Herzog S.K., Martinez R., Jorgensen P.M., Tiessen H. (Eds). Climate change and biodiversity in the Tropical Andes. Inter-American Institute for Global Change Research, Paris, France.
- 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: 79-93.
- Myers N., Mittermeier R., Mittermeier C., Da Fonseca G., Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403 (6772): 853-858.
- Navarro G., Maldonado M. 2002. Geografía ecológica de Bolivia: vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño, Cochabamba, Bolivia. 719 p.
- Oberdorff T., Tedesco P.A., Hugueny B., Leprieur F., Beauchard O., Brosse S., Dürr H. 2011. Global and regional patterns in riverine fish species richness: a Review. *International Journal of Ecology*, Article ID 967631, doi:10.1155/2011/967631.
- Pearson N.E. 1924. The fishes of the eastern slope of the Andes. Part I. The fishes of the rio Beni basi, Bolivia, Collected by the Mulford Expedition. *Indiana University Studies*, 11 (64):1-83.
- Pouilly M., Barrera S., Rosales C. 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., Jégu M., Camacho-Terrazas J., Quintanilla M., Miranda-Chumacero G., Zubieta J.P., Yunoki T. 2010. Lista actualizada y distribución de los peces en las tierras bajas de la Amazonía boliviana. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 28: 73-97.
- Rahbek C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern?. *Ecography*, 18: 200-205.
- Sarmiento J., Barrera S. 1997. Caracterización de la ictiofauna de la vertiente oriental andina de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 2: 77-99.
- Tognelli M.F., Lasso C.A., Bota-Sierra C.A., Jiménez-Segura L.F., Cox N.A. (Eds.). 2016. Estado de conservación y distribución de la biodiversidad de agua dulce en los Andes Tropicales. UICN, U.S.A. 211 p.
- Van Damme P.A., Carvajal-Vallejos F.M., Sarmiento J., Barrera S., Osinaga K., Miranda G. 2009. Peces. p. 29-90. En: Ministerio de Medio Ambiente y Agua (Ed.). Libro Rojo de la Fauna Silvestre de Vertebrados de Bolivia. La Paz, Bolivia.
- Van Damme P.A., Carvajal-Vallejos F.M., Camacho j., Muñoz H., Coronel J. 2011. Peces migratorios de la Amazonía boliviana. p. 149-200. En: Van Damme P.A., Carvajal-Vallejos F.M., Molina-Carpio J. (Eds.). Los peces y delfines de la Amazonia boliviana: hábitats, potencialidades y amenazas. Editorial INIA, Cochabamba, Bolivia.
- Vari R. 1984. Systematics of the neotropical Characiform genus *Potamorhina* (Pisces: Characiformes). Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA. 42 p.
- Vari R. 1989. Systematics of the neotropical Characiform Genus *Psectrogaster* Eigenmann and Eigenmann (Pisces: Characiformes). Smithsonian Institution Press, Washington DC, U.S.A. 46 p.
- Vari R. 1991. Systematics of the neotropical Characiform Genus *Steindachnerina* Fowler (Pisces: Ostariophysi). Smithsonian Institution Press. Washington DC, U.S.A. 127 p.

- Vari R. 1992a. Systematics of the neotropical Characiform Genus *Curimatella* Eigenmann and Eigenmann (Pisces: Ostariophysi), with summary comments on the Curimatidae. Smithsonian Institution Press. Washington DC, U.S.A. 47 p.
- Vari R. 1992b. Systematics of the neotropical Characiform Genus *Cyphocharax* Fowler (Pisces: Ostariophysi). Smithsonian Institution Press, Washington DC, U.S.A. 137 p.
- Winemiller K., Agostinho A., Pellegrini E. 2008. Fish ecology in tropical streams. p 107-146. En: Dudgeon D. (Ed.). Tropical stream Ecology. Elsevier Inc. San Diego, U.S.A.

