

CAPÍTULO  
**XIII**

# Peces de las lagunas

MARC POUILLY, FAVIANY LINO & TAKAYUKI YUNOKI

## INTRODUCCIÓN<sup>1</sup>

Nelson (1994) estima que el número de especies de peces que viven actualmente en el mundo abarca alrededor de 28 500. Por su lado, May (1988) al considerar la biodiversidad mundial, es más conservador y estima la diversidad de peces en 19 000 especies. Ciertamente, los peces representan el grupo de vertebrados más diverso, probablemente más que los demás grupos de vertebrados juntos: anfibios, 2 800; reptiles, 6 000; aves, 4 500 y mamíferos, 4 500 (May, 1988). Esa diversidad de especies de peces se distribuye en casi todos los hábitats acuáticos, hasta los más extremos como fondos marinos profundos, pequeños ríos del desierto con largos períodos de sequía y también ríos subterráneos, como es el caso de *Trichomycterus chaberti* Durand, especie endémica de la gruta de Umajalanta en el Parque Nacional de Toro-Toro (Potosí, Bolivia) (Durand, 1968; Pouilly & Miranda, 2003).

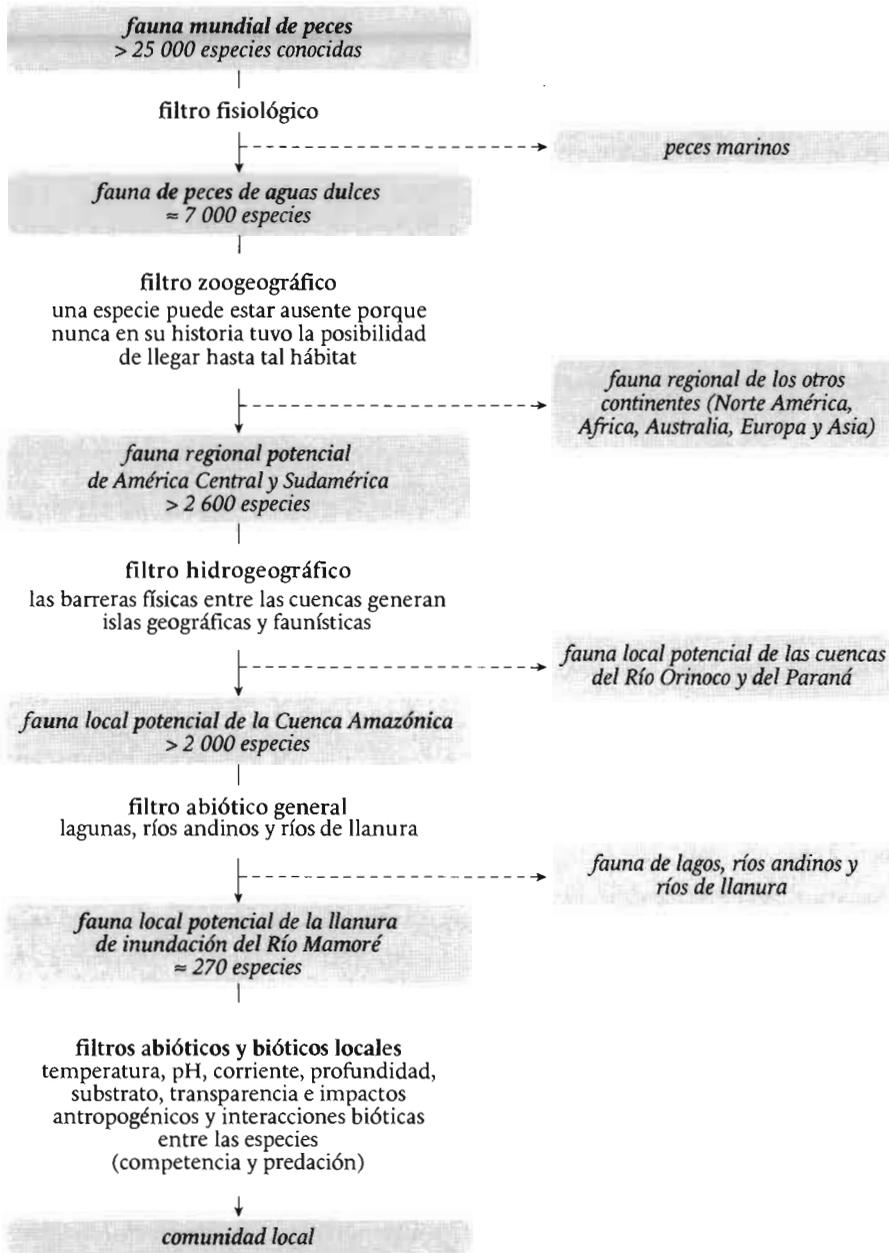
Sin embargo, la diversidad de peces no está completamente descrita y los representantes de aguas dulces tropicales se encuentran entre las faunas más desconocidas. A nivel mundial, los peces dulceacuícolas representan alrededor de 7 000 especies actualmente clasificadas, repartidas en seis grandes regiones zoogeográficas (Nelson, 1994): Neotropical (Centroamérica y Sudamérica, con 2 600 especies), Etiópica (Africa, con 2 000 especies), Neártica (Norte América, con 950 especies), Oriental (sureste de Asia, con 700 especies), Paleártica (Europa, África del Norte y Asia del Norte, con 420 especies) y Australiana (Australia y otras

islas oceánicas, con 225 especies). La Cuenca Amazónica es considerada como el templo de la diversidad de peces, pues alberga más de 2 000 especies y, desde 1960, cada año se describen más de 35 nuevas especies (Lundberg, 2001).

Además de elaborar censos o inventarios, los ictiólogos y ecólogos buscan explicar la riqueza de especies en cada lugar y, más recientemente, como conservar y mantener esa riqueza. Una serie de estudios científicos tan numerosa como el número de especies de peces busca interpretar su distribución. Así, los patrones de estructura de las comunidades de peces son monitoreados en todas las escalas espaciales, desde el nivel continental hasta lo local como pozas de agua de los ríos; y en todas las escalas temporales, desde los cambios milenarios de distribución de las especies hasta los cambios horarios de posición de los individuos.

Al nivel general, una serie de filtros sucesivos es el mecanismo que puede explicar la composición de las comunidades locales de peces (Tonn *et al.*, 1990; Fig. XII.1). Los primeros actúan en una escala histórica, controlando la distribución de las especies en relación a los grandes eventos geológicos (p.e., tectónica de las placas) y climáticos que generan las posibilidades de dispersión de las especies e implican los fenómenos de extinción y especiación. Después de estos procesos biogeográficos, las características generales de los hábitats representan un segundo nivel de

<sup>1</sup> Las ilustraciones de peces presentadas en este capítulo han sido extraídas de Lauzanne & Loubens (1985), con la gentil autorización de los autores.



**Figura XII.1** Filtros jerárquicos de presencia de los peces desde la fauna mundial hasta la comunidad local. Los filtros tienen una influencia que se imprime a una escala espacial y temporal decreciente desde tiempos geológicos al nivel de los continentes por el filtro zoogeográfico, hasta la estación y la laguna, por los filtros locales (Modificado de Tonn *et al.*, 1990 y Matthews, 1998).

filtros conformado por condiciones abióticas, disponibilidad de los recursos y grado de estabilidad de esos elementos. Finalmente, un tercer nivel de filtros locales está constituido por las condiciones abióticas finas y por las interacciones bióticas que definen la composición y estructura de la comunidad en un hábitat. En cada uno de estos filtros, las especies son seleccionadas principalmente en relación a sus estrategias de vida. La presencia de un conjunto de especies en una localidad está directamente relacionada con su capacidad de mantenerse y de realizar sus principales funciones vitales, como la reproducción y alimentación.

Para cada una de estas funciones, las especies se pueden caracterizar por un nivel de exigencia, desde las especies especializadas, que utilizan estrictamente un tipo de recurso o condición, hasta las especies generalistas, que se acomodan a varios tipos de recursos y condiciones. Mientras más especializada es una especie, más eficiente será para utilizar el recurso o para aprovechar las condiciones que le conviene; pero, por otro lado, más sensible y vulnerable será a la reducción, ausencia o degradación del recurso. Horwitz (1978) indica que en áreas templadas, las especies generalistas son dominantes en los ríos con un flujo imprevisible, por lo que la variabilidad genera incertidumbres en la disponibilidad de los recursos. Al contrario, las especies más especializadas deben estar más aventajadas en los ríos con regímenes hidrológicos previsible.

La determinación de las estrategias de vida y del grado de dependencia de una especie en relación a un recurso es una etapa primordial para entender la ecología de un sistema, así como para la evaluación de la diversidad ecológica.

En Bolivia, han sido catalogadas cerca de 550 especies y se considera que el número de especies podría alcanzar a 600 (Sarmiento & Barrera, 1997). Algunas especies ocupan medios extremos en la altitud, como los *Orestias* en el lago Titicaca, los *Trichomycterus* en el Altiplano o los *Trichomycterus* ciegos de la región de Toro-Toro, pero la mayoría de las especies ocupa ríos de la llanura amazónica. La fauna andina está menos diversificada (Lauzanne *et al.*, 1991; Sarmiento & Barrera, 1997). Sin embargo, debido al aislamiento de las cuencas, posiblemente existe un alto nivel de endemismo que todavía queda por descubrir y muy poco se conoce sobre la ecología de esos peces (Pouilly *et al.*, en prep.). La fauna de la llanura es más conocida que la andina a nivel taxonómico, pero poco se conoce sobre su ecología.

Los grandes ríos de la llanura de inundación son los más complejos y por su organización lateral (Cap. V) pueden sufrir mayormente por los cambios climáticos o ser sometidos a la presión antrópica (p.e., pesca, modificación del paisaje, uso del suelo y de caudales, contaminación, entre otros). Contar con un adecuado conocimiento sobre la ecología del sistema de llanura de inundación permitirá evaluar las consecuencias y el impacto de cualquier tipo de cambio y, entonces, permitirá proteger más adecuadamente a estos sistemas.

A continuación, presentamos información referida con la ecología, diversidad taxonómica y funcional de los peces del Río Mamoré y su distribución en los diversos hábitats de la llanura de inundación.

La taxonomía de la fauna piscícola del Río Mamoré central fue investigada detalladamente por el convenio CORDEBENI - ORSTOM - UTB, durante los años 1981 - 1987 (Lauzanne &

Loubens, 1985; Lauzanne *et al.*, 1991). Los resultados de este convenio representan una base imprescindible para la descripción de la biodiversidad. Adicionalmente, durante el proyecto BIOGAB (1998-2000) se realizó un muestreo de los peces en las ocho lagunas previamente presentadas (Cap. V). El objetivo de este muestreo fue el de aportar con los primeros elementos de ecología de las comunidades de peces en relación a sus estrategias tróficas y reproductivas, así como en la distribución de las especies y sus relaciones con los cambios de las condiciones ambientales características del gradiente de posición de las lagunas, desde el Río Mamoré hasta la sabana. Este capítulo compila sintéticamente estos trabajos.

## MÉTODOS

### Taxonomía

Para estudiar la diversidad taxonómica de los peces del Río Mamoré, se realizó un esfuerzo de aproximadamente 200 días de pesca, con varios tipos de aparatos de captura [(redes agalleras, redes de cerco, líneas, tarrafa (ataraya o red pollera) y rotenona], en diferentes medios acuáticos, desde Todos Santos sobre el Río Chapare (200 m de altitud) hasta unos 40 km al norte de Trinidad en el Río Mamoré e incluyendo los ríos Tijamuchi, Sécore e Ibare (Lauzanne *et al.*, 1991).

Uno de los importantes retos de los estudios ecológicos es el de reconocer los individuos de cada especie. En las áreas donde el conocimiento taxonómico está bien desarrollado, existen claves de identificación que permiten la determinación hasta el nivel de especie. En

Bolivia, este trabajo no se ha completado y existen problemas de identificación para varias especies (Anexo XII.1). Sin embargo, el libro de Lauzanne & Loubens (1985) contiene la información necesaria para determinar hasta el nivel de la familia. Para identificar a los organismos a nivel de especie, se utilizan claves de identificación desarrolladas en otras zonas y a veces no corresponden exactamente con las especies de Bolivia.

La identificación, seguimiento de las sinonimias y descripciones de las nuevas especies son tareas complicadas que justifican la participación de expertos en sistemática en proyectos de ecología, que además deben describir las nuevas especies que se descubren o que son mal clasificadas por falta de conocimiento. Varias instituciones bolivianas, en particular la Colección Boliviana de Fauna del Convenio entre el Instituto de Ecología y el Museo Nacional de Historia Natural de La Paz, cuentan con expertos competentes para asumir esta tarea y para formar a otras personas.

### Distribución de las especies en la llanura de inundación

La distribución de las especies y la estructura de las comunidades fueron investigadas mediante un diseño de pesca estandarizado. Las capturas fueron realizadas por una batería de 13 redes puestas en la superficie (mallas de 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 50, 60, 70, 80, 90 y 110 mm). En cada laguna y durante una noche de pesca para cada campaña de muestreo, las redes de mallas pequeñas (<60 mm) fueron aplicadas dos horas durante la puesta del sol (17:30 - 19:30) y dos horas en la salida del sol (5:30 - 7:30). Las redes de mallas grandes (>60 mm) permanecieron en el lugar desde las

17:30 hasta 7:30 del día siguiente. Nueve campañas fueron realizadas en diferentes épocas hidrológicas (Cap. V), en cada una de las cuales se aplicó el mismo esfuerzo de pesca, permitiendo así una comparación directa de los resultados de CPUE (Captura Por Unidad de Esfuerzo), que corresponde al número de peces capturados por cada especie en cada muestreo (número que es contabilizado de todas las redes de una laguna en una fecha). Para respetar los requisitos de los análisis estadísticos, la CPUE es transformada en  $\ln(\text{CPUE} + 1)$  o se expone en proporción al total de las capturas y es transformada en  $\arcsin(p(\text{CPUE})^{0.5})$ .

## Régimen alimenticio de las especies

El estudio de la alimentación es una fase necesaria para entender la estructura de las comunidades. Sin embargo, tales estudios deben tomar en cuenta las dificultades siguientes, que complican la interpretación de los resultados:

El primer problema concierne al cambio de alimentación de una especie entre sus diferentes estadios de desarrollo. Los estadios larval (que empieza cuando el pez puede obtener sus alimentos del exterior, posterior al estadio embrionario) y juvenil (que se inicia cuando todos los órganos se han desarrollado, por lo que el individuo tiene la apariencia de un adulto en miniatura) consumen generalmente plancton (micro invertebrados o fitoplancton), pero el tamaño de las presas aumenta correlativamente con el tamaño de los individuos. En cuanto a los juveniles, al mismo tiempo que aumentan de tamaño las presas, el régimen alimenticio se diversifica mayormen-

te de forma gradual hasta llegar al régimen del adulto (estadio que empieza con la primera maduración de las gónadas).

El tamaño del individuo es siempre un parámetro predominante para la alimentación de los peces. Por ejemplo, en algunas especies, los individuos de tamaño mediano consumen mayormente invertebrados o zooplancton, aunque los individuos de tamaño mayor pueden consumir peces. En el Río Mamoré se tiene el ejemplo de *Hypophthalmus marginatus*, una especie planctófaga, por lo cual los individuos  $>180$  mm consumen a veces peces (Pouilly, no publicado). Para resolver este problema, se necesita evaluar el régimen de cada estadio de desarrollo en vez de un solo régimen por especie, lo que implica un trabajo más detallado y la capacidad de reconocer los estadios juveniles de cada especie.

El segundo problema concierne a las modificaciones estacionales de la alimentación, por lo que ciertas especies están ligadas a un cambio estacional en la disponibilidad de los recursos. Este problema se soluciona considerando un régimen general, mezclando la alimentación en varias épocas o considerando regímenes establecidos por cada estación.

Un régimen de los adultos establecido en base a un análisis de la dieta en varias épocas es una primera aproximación que es válida en el caso de un análisis de la estructura trófica de las comunidades.

El régimen alimenticio de las principales especies de la llanura de inundación del Río Mamoré fue determinado mediante la evaluación de los contenidos estomacales. Los peces fueron abiertos y sus estómagos extraídos; los estómagos que fueron encontrados vacíos o con contenido muy digerido fueron excluidos

del análisis. En los estómagos analizados, las presas ingeridas fueron contabilizadas y clasificadas en ocho tipos de recursos: sedimentos, algas o perifiton, restos vegetales, semillas o frutas, zooplancton, invertebrados acuáticos, invertebrados terrestres y peces. La importancia de cada tipo de recurso en el régimen alimenticio de una especie fue evaluada por el cálculo de la ocurrencia ( $Oc_i = n_i \cdot N^{-1}$ , donde  $n_i$  es el número de estómagos con el tipo de recurso  $i$  y  $N$  es el número total de estómagos no vacíos evaluados). Esta evaluación permitió caracterizar de manera general y cualitativa las preferencias alimenticias de una especie.

## Estrategia de reproducción de las especies

Existen cuatro principales parámetros que caracterizan la reproducción de los peces:

- La fecundidad, determinada por el número de huevos producidos por una hembra.
- El tamaño de los huevos.

Generalmente una fecundidad elevada corresponde a un reducido tamaño de huevos. Ambos parámetros están correlacionados con la tasa de sobrevivencia de los individuos juveniles. En un hábitat con condiciones inestables, la sobrevivencia de los juveniles es más aleatoria y los peces se adaptan para producir más huevos, pero de tamaño reducido y sin proveer ningún cuidado. Al contrario, en un medio estable, la tasa de sobrevivencia es mayor y los peces producen menos huevos pero de tamaño grande y desarrollan diversos comportamientos para cuidarlos.

- La época de reproducción puede tener diferentes modalidades para asegurar un nivel óptimo de sobrevivencia de los individuos juveniles. Coincide generalmente con condiciones favorables, pudiendo ser continua cuando las condiciones son estables o estacional cuando las condiciones son cíclicas. La reproducción es muy dependiente de los cambios hidrometeorológicos. Varios factores como la riqueza alimenticia, temperatura, calidad físico-química de las aguas y cantidad de lluvia, influyen en el proceso reproductivo.
- La primera reproducción corresponde al cambio entre el estadio juvenil y el adulto. La edad y el tamaño del pez al momento de la primera reproducción son muy variables entre las especies y también dentro de una especie, dependiendo de factores genéticos, medioambientales y demográficos. Generalmente, las especies con un tiempo de vida corto maduran rápidamente y viceversa. Esta característica describe también la relación con el medio ambiente y las especies con madurez precoz colonizan más frecuentemente los medios inestables.

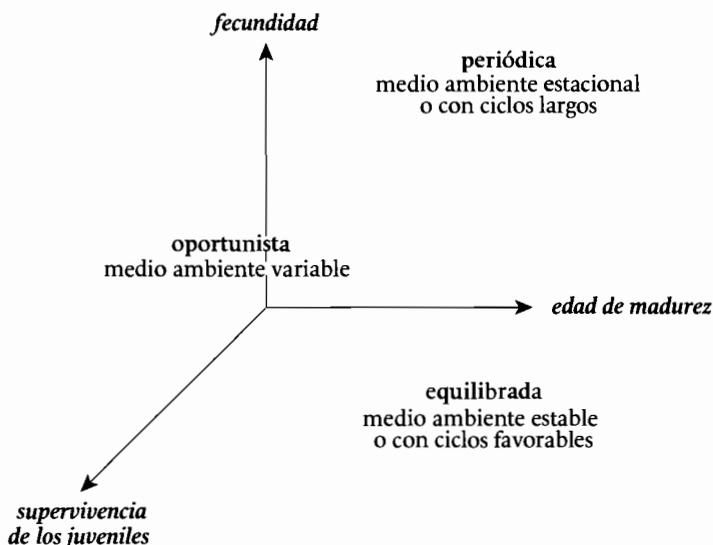
Clásicamente, estos parámetros están integrados en la descripción de las estrategias de vida. Una clasificación corresponde a un gradiente de estrategia demográfica entre dos extremos "r" y "K" (Pianka, 1970). Los organismos de tipo "r", encontrados más frecuentemente en los medios ambientales variables, presentan una madurez sexual precoz, fuerte fecundidad y baja tasa de sobrevivencia. En el otro extremo, los organismos de tipo "K" están más adaptados a medios estables y previsibles, presentando una baja fecundidad, alta tasa de sobrevivencia y madurez sexual tardía. Otros tipos de estrategias de reproducción fueron determinados en relación a un gradiente

tridimensional (Winemiller, 1989; Winemiller & Rose, 1992; Fig. XII.2):

- La estrategia oportunista se acerca a la definición de la estrategia “r” y corresponde a una adaptación a los medios imprevisibles y variables.
- La estrategia equilibrada se incluye en la definición de la estrategia “K” y es una adaptación a medios estables.
- La estrategia periódica corresponde a una adaptación a los medios cíclicos con alternancia de épocas favorables y críticas. En este último caso, la fecundidad es elevada para compensar la alta mortalidad de los juveniles, debido a la época crítica. Además, la

reproducción se desarrolla al inicio o durante la época favorable.

La estrategia de reproducción de 15 especies de las lagunas del Río Mamoré fue determinada a partir de seis parámetros (Leciak, 1999): época de reproducción, fecundidad absoluta (número de huevos total por hembra), fecundidad relativa (número de huevos por unidad de peso de gónadas), tamaño de los ovocitos, tamaño de los individuos en la primera reproducción y tamaño máximo de las especies. Los cinco primeros parámetros fueron evaluados en hembras del último estadio de maduración de las gónadas (listas para la oviposición), lo que implica un importante esfuerzo de pesca para obtener un número de individuos suficiente.



**Figura XII.2** Definición de las estrategias de reproducción de los peces en base a un gradiente tridimensional (modificado de Winemiller, 1989; Winemiller & Rose 1992 y Leciak, 1999).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Diversidad taxonómica de los peces del Río Mamoré

La clasificación general de los peces es complicada y cubre un amplio rango de niveles jerárquicos (Fig. XII.3), que es el indicador de la larga historia de este grupo (los primeros peces vertebrados hicieron su aparición hace unos 500 millones de años y los mamíferos hace unos 200 millones de años) y de su amplia diversificación. La mayoría de los peces que viven actualmente pertenece a la División de los Teleostei y más específicamente a los peces dulceacuícolas, en el Super orden de los Otophysi (anteriormente Ostariophysi). El grupo de los Otophysi se compone de tres órdenes: Characiformes, Gymnotiformes y Siluriformes, que conforman entre el 80 - 90% de las especies de las aguas dulces de Sudamérica.

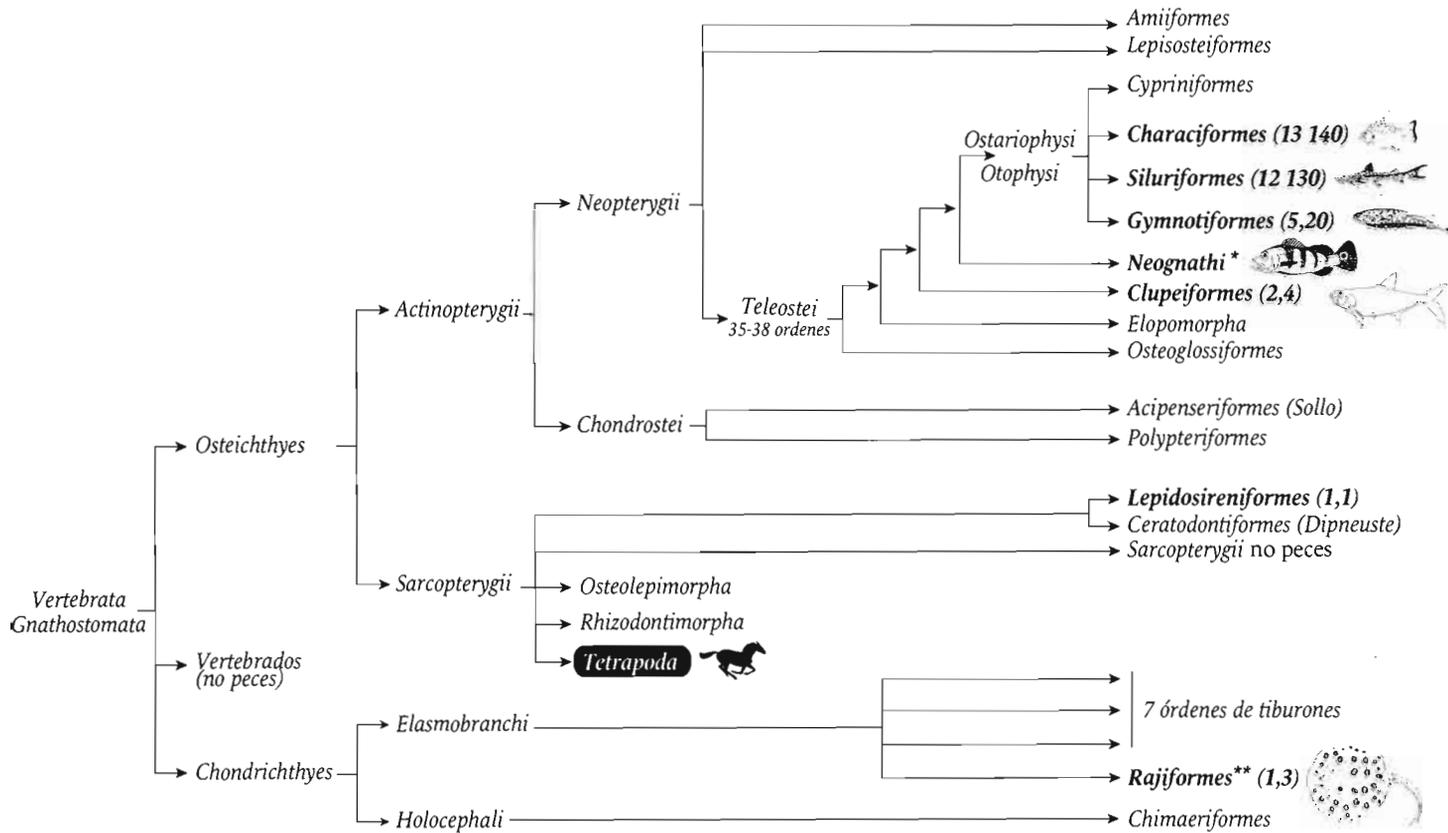
En Bolivia, la fauna de peces más estudiada es probablemente la del Río Mamoré. Después de seis años de pesca en varios ambientes de este sistema fluvial, Lauzanne *et al.* (1991) estimaron que cerca de 271 especies colonizan la zona del Río Mamoré central y 327 en toda la cuenca del Río Mamoré. En base a este estudio y a otras referencias de sistemática, que incluyen especies de la zona, se puede establecer una lista de peces de la cuenca (Anexo XII.1). Esta lista indica que existen numerosos problemas de identificación, así como la posibilidad de describir varias nuevas especies.

La fauna de peces de las lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré incluye a 140

especies de las 271 citadas por Lauzanne *et al.* (1991) en el Río Mamoré central. Esas especies pertenecen mayormente a los órdenes Characiformes (p.e., sardina, sábalo, cachorro, machete, bentón, pacú, tambaqui, piraña y palometa, entre otras) y Siluriformes (p.e., zapato, bagre, blanquillo, surubí, chuncuina, paleta y giro, entre otras) y de manera secundaria, a los órdenes Gymnotiformes (anguila), Perciformes (corvina y tucunaré) y Clupeiformes (sardinón). Esta asignación taxonómica es general en las aguas continentales de Sudamérica (Lowe Mc Connell, 1987; Rodríguez & Lewis, 1990; Pouilly *et al.*, 1999).

De acuerdo con la teoría de los filtros sucesivos, el número de especies disminuye pasando de más de 2 000 especies en toda la Cuenca Amazónica (Lundberg, 2001) hasta aproximadamente 330 en la Cuenca del Río Mamoré y aproximadamente 140 en las lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré central.

Sin embargo, la distribución de las especies en los principales órdenes parece bastante similar (Fig. XII.4), indicando que las especies de cada grupo han podido desarrollar estrategias de vida para sobrevivir en esos medios acuáticos y/o han tenido la oportunidad de colonizar la región del Río Mamoré y sus lagunas. En otras palabras, los principales grupos taxonómicos de la fauna piscícola amazónica han tenido un nivel de selección similar en la colonización de la zona del Río Mamoré. Sin embargo, se debe notar que esta tendencia es verificada al nivel de los grandes grupos taxonómicos, pero que existen especies con una distribución amplia (al nivel de la Amazonía) como también especies localizadas en sólo una subcuenca amazónica.



**Figura XII.3** Clasificación filogenética de los mayores grupos taxonómicos de peces vivos. El grupo de peces es polifilético, pero la gran mayoría pertenece al grupo de los teleósteos (modificado de Lecointre, 1994; Moyle & Cech, 1996).

Los órdenes presentes en la cuenca del Río Mamoré figuran en negrilla y el número de familias y de especies son presentados entre paréntesis. Dos órdenes de peces que no pertenecen a los vertebrados no están representados.

\* Neognathi: grupo taxonómico muy complejo y diversificado, incluye entre otros a los Salmoniformes (trucha) y a los cuatro órdenes presentes en el Río Mamoré: Cyprinodontiformes (1,4), Beloniformes (1,2), Synbranchiformes (1,1), Pleuronectiformes (1,1) y Perciformes (3,22).

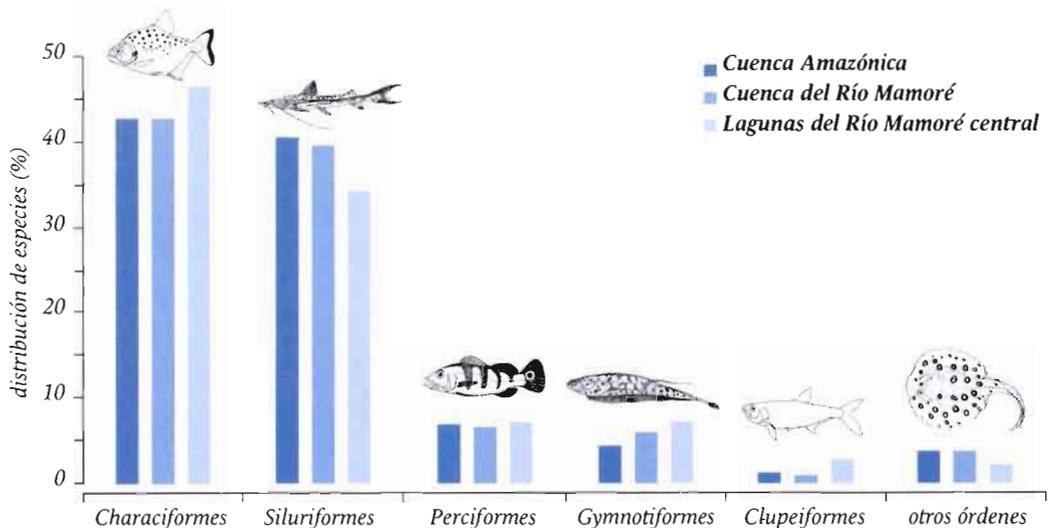
\*\* Las rayas pertenecen a cuatro órdenes diferentes.

## Composición taxonómica de las comunidades de peces

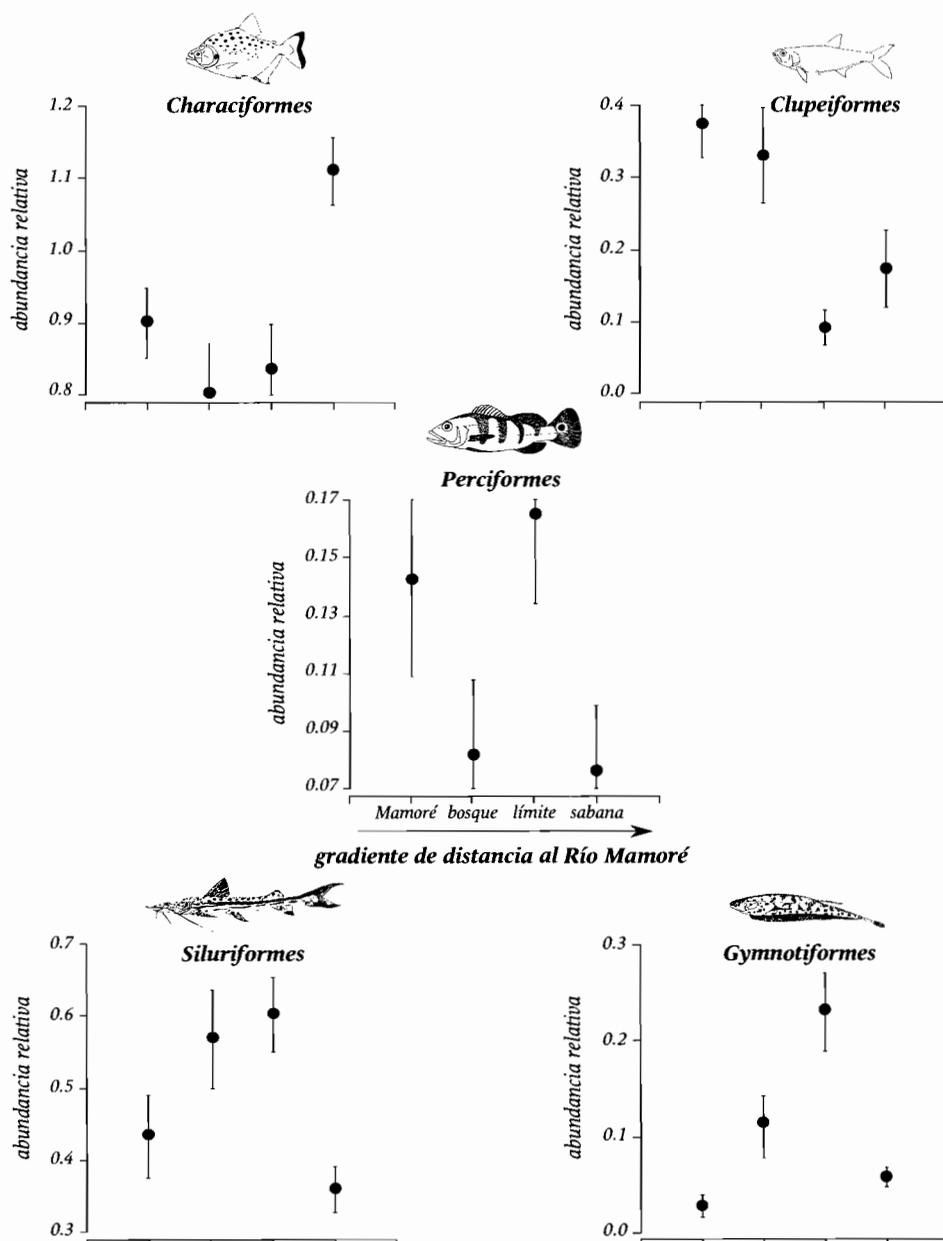
El conocimiento de la composición taxonómica de las comunidades en cada ámbito permite destacar el rango de distribución de las especies y de los grandes grupos taxonómicos. Las escalas macro espaciales (cuencas del Río Amazonas, del Río Mamoré y de su llanura de inundación) incluyen en su estado natural a un amplio rango de tipos de hábitats. En estas escalas, la distribución de los principales grupos taxonómicos es bastante homogénea (Fig. XII.4). Por otro lado, aparece heterogénea cuando se la analiza a escala de las lagunas con diferentes condiciones medio-ambientales (Fig. XII.5 y XII.6).

Al nivel de órdenes, la abundancia relativa de individuos varía entre los tipos de laguna (Fig. XII.5). Los Characiformes son más abundantes en las comunidades de las lagunas de sabana (88.6%), que en las comunidades de las lagunas del bosque. Al contrario, los Siluriformes están sobre-representados en las comunidades de las lagunas del bosque (44.8%) y sub-representados en las comunidades de las lagunas de sabana (7.3%). Finalmente, los Clupeiformes predominan en las comunidades del bosque y los Gymnotiformes son mayormente capturados en las lagunas del límite entre sabana y bosque.

Estas diferencias también se notan al nivel de especies. Cada tipo de laguna tiene una composición en especies que es diferente de las



**Figura XII.4** Distribución de las especies en los principales grupos taxonómicos de la Cuenca Amazónica ( $\approx 1\ 200$  especies, Géry, 1984), la cuenca del Río Mamoré ( $\approx 327$  especies, Anexo XII.1) y las lagunas del Río Mamoré Central ( $\approx 140$  especies, Pouilly *et al.*, 2003). Las proporciones de la distribución son similares en las tres escalas espaciales.

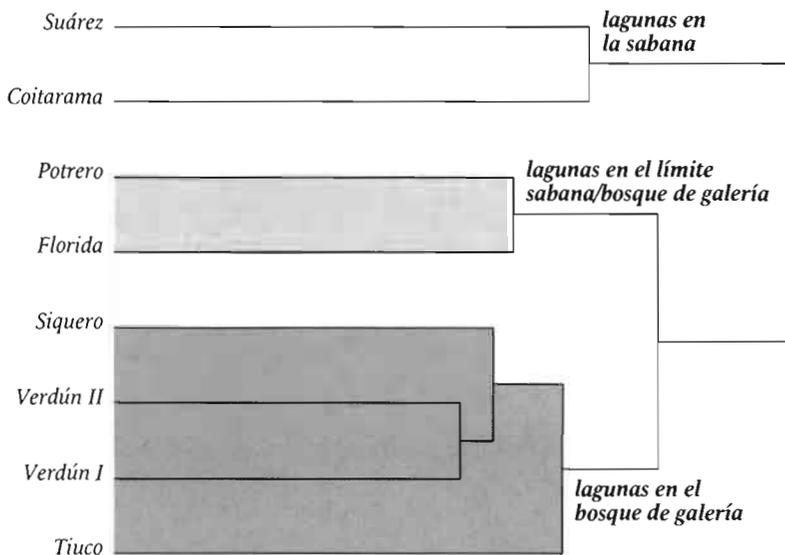


**Figura XII.5** Abundancia relativa (número de individuos del orden/número de individuos totales/CPUE) de los principales órdenes de peces (Characiformes, Clupeiformes, Perciformes, Siluriformes y Gymnotiformes) en cuatro tipos de lagunas distribuidas en la llanura de inundación del Río Mamoré central.

Mamoré: 2 lagunas, n= 15 muestras; Bosque: 2 lagunas, n= 14 muestras; Límite: 2 lagunas, n= 13 muestras; Sabana: 2 lagunas, n= 15 muestras. Una muestra corresponde a una fecha de captura en una laguna.

demás lagunas (Fig. XII.6). Esta diferencia es especialmente importante en las lagunas de sabana y en las del límite entre bosque y sabana. De las 140 especies, 24 están presentes en todas las lagunas estudiadas (Pouilly *et al.*, en prensa). Cinco especies se encuentran solamente en ambas lagunas de sabana [*Metynnis maculatus* (Kner), *Apteronotus albifrons* (Linnaeus), *Crenicichla cf. semicineta* Steindachner, *Satanoperca jurupari* (Heckel) y *Platy-*

*doras costatus* (Linnaeus)], mientras que están ausentes cinco especies [*Parecbasis cyclolepis* (Eigenmann), *Rhaphiodon vulpinus* Spix & Agassiz, *Engraulidae sp.*, *Auchenipterus nuchalis* (Spix & Agassiz) y *Epapterus dispilurus* Cope]. Una sola especie se encuentra solamente en las dos lagunas del límite entre sabana y el bosque (*Chaetobranchus flavescens* Heckel) y sólo dos especies están ausentes en esas lagunas [*Mylossoma aureum* (Agassiz) y *Pellona castel-*



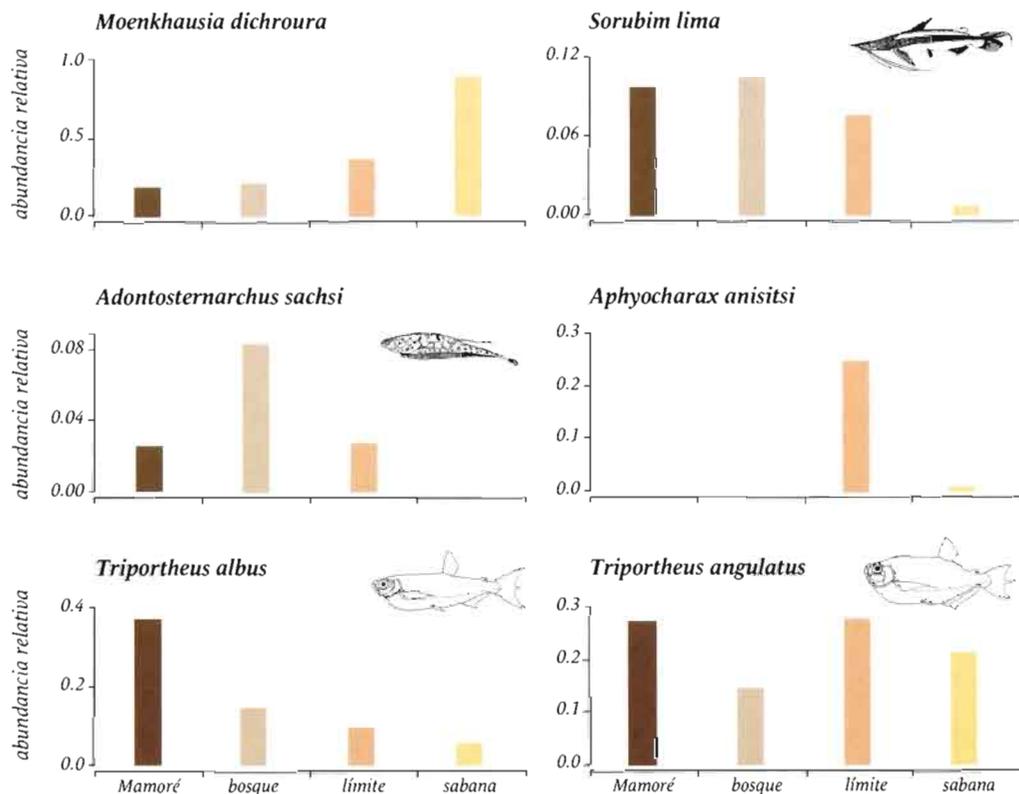
**Figura XII.6** Clasificación jerárquica (método UPGMA) de las similitudes de la composición específica de las comunidades de peces (distancia de Jaccard) en ocho lagunas del Río Mamoré central, representando a cuatro ubicaciones en un gradiente de distancia al lecho principal: lagunas conectadas al Río Mamoré (Tiuco y Verdún I); lagunas al medio del bosque de galería (Siquero y Verdún II); lagunas en el límite entre el bosque y la sabana (Florida y Potrero) y lagunas en la sabana (Suárez y Coitarama).

La mayor diferencia de composición específica existe entre las comunidades de peces de las lagunas de sabana (nunca conectadas al resto del sistema) y las de la zona de influencia directa de las inundaciones (conectadas en época de aguas altas). En las lagunas conectadas en época de aguas altas, las comunidades aparecen diferentes entre las lagunas situadas en el límite sabana/bosque y las cuatro lagunas situadas en el bosque.

*naeana* (Valenciennes)]. Siete especies de Siluriformes se encuentran solamente en las cuatro lagunas del bosque de galería [*Age-neiosus* sp., *Centromochulus* sp., *Opsodoras* sp., *Sturisoma nigrirostrum* Fowler, *Pseudohemiodon laticeps* (Regan), *Ancistrus* sp. y *Calophysus macropterus* (Lichtenstein)].

Además de estas diferencias de presencia y ausencia, muchas especies presentan también

una variación en su abundancia relativa (Fig. XII.7). Por ejemplo, la abundancia de *Moenkhausia dichroura* aumenta desde las lagunas cerca al Río Mamoré hasta las de sabana, mientras que ocurre lo inverso en la abundancia relativa de *Triportheus albus*, que disminuye en el mismo gradiente. Otras especies colonizan preferentemente un solo tipo de laguna, como *Aphyocharax anisisti*, que está presente casi exclusivamente en las lagu-



**Figura XII.7** Ejemplos de patrones de distribución específica: abundancia relativa (CPUE) de seis especies en cuatro tipos de lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré. Existen varios tipos de patrones: distribución homogénea, gradual o exclusiva en un tipo de lagunas o al contrario, que excluye un solo tipo de laguna. La distribución de especies de un mismo género (*Triportheus albus* y *T. angulatus*) puede ser diferente.

nas del límite como *Sorubim lima* y *Adontosternachus satchi*, mayormente capturadas en las lagunas del bosque o del Río Mamoré. Estos patrones de distribución pueden ser explicados en base a los requerimientos ecológicos de cada especie relacionados con las condiciones ambientales físicas (p.e. oxígeno, pH y temperatura) y biológicas (p.e. predación, competencia y densidad de individuos), junto a las estrategias biológicas de las especies. La distribución de las especies de un mismo género puede ser diferente (Fig. XII.7), correspondiendo a diferentes requerimientos ecológicos. Por esta razón, es generalmente más pertinente enfocar los estudios al nivel de especie.

A continuación, se recalcan algunos de los patrones funcionales de distribución que fueron detectados en las lagunas del Río Mamoré. Sin embargo, es imprescindible notar que estas relaciones no son exhaustivas y que falta más información para explicar de manera completa la distribución de las especies y la estructura de las comunidades en el Río Mamoré, así como en los demás sistemas de agua dulce del mundo. Sin embargo, el estudio relacionado al Río Mamoré es de mucha relevancia para los científicos, por lo que este río presenta todavía características ambientales naturales y condiciones poco degradadas por las actividades antrópicas.

### **Rol de las condiciones ambientales en la distribución de las especies**

Considerando las variaciones de abundancia de las especies en las ocho lagunas (efecto espacial) y entre las épocas de aguas altas y bajas (efecto temporal) durante dos años de

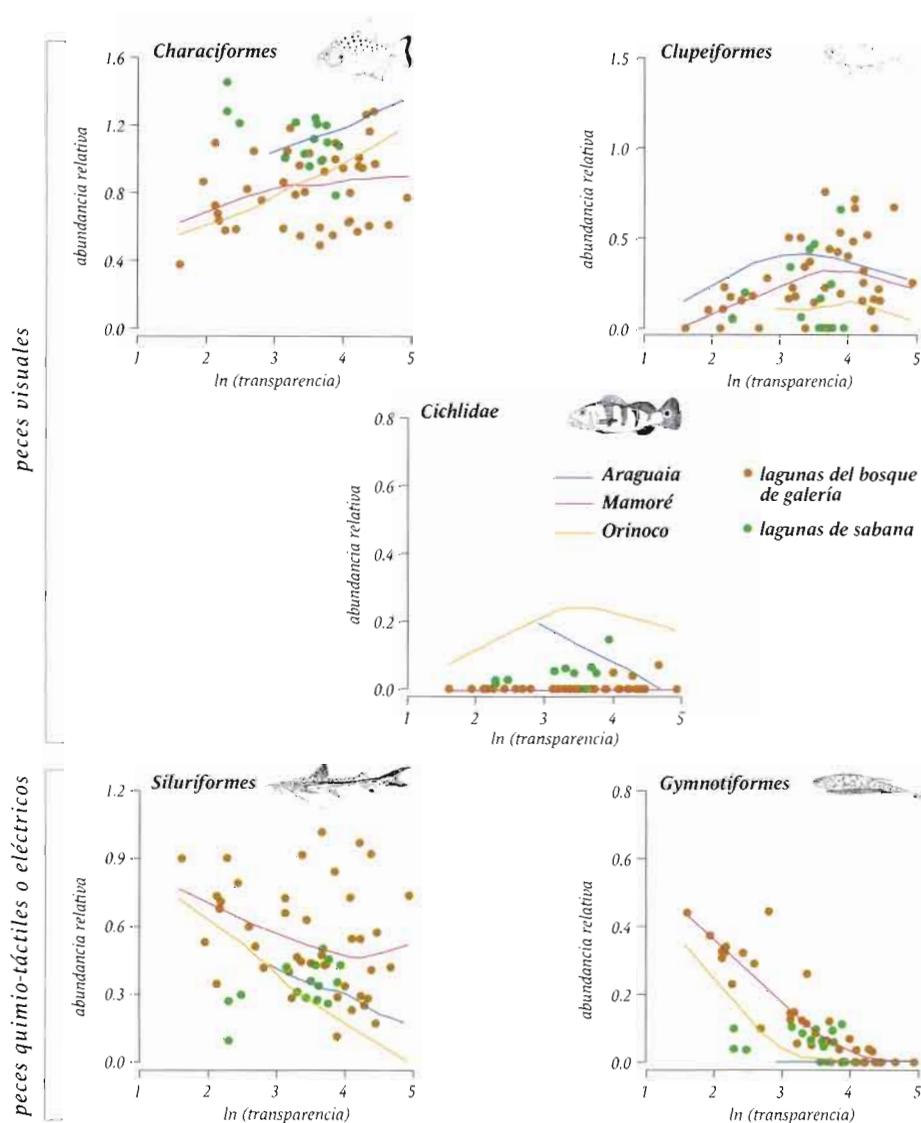
muestreo, Pouilly & Rodríguez (en prensa) estudiaron los parámetros ambientales más pertinentes para explicar la distribución de las especies, repartidos en dos clases (Cap. V):

- Internos, que caracterizan las condiciones dentro de la laguna (p.e. transparencia, pH, conductividad, profundidad, temperatura, forma y superficie de la laguna);
- Externos, que caracterizan las condiciones que pueden influir sobre los procesos biológicos y físicos internos a la laguna, pero que están ligados a la posición de la laguna en la llanura (como distancia al Río Mamoré, tipo de conexión y variabilidad temporal de las condiciones internas).

Estos autores concluyeron que las variaciones espaciales son dominantes en relación a las temporales y están principalmente ligadas al gradiente de las condiciones ambientales entre las lagunas cercanas al Mamoré y las de sabana (Cap. V). No obstante, el efecto temporal es indirectamente determinante, por lo que el nivel de fluctuación estacional de las condiciones está ligado a la posición de la laguna en la llanura (Cap. V). La distribución de las especies está controlada por dos parámetros locales principales: la transparencia y profundidad del agua, aunque el pH, conductividad y temperatura parecen ser secundarios (Pouilly & Rodríguez, en prensa).

### **Rol de la visión en la distribución de las especies**

Las diferencias de distribución de los órdenes en los tipos de laguna pueden ser parcialmente explicadas por la transparencia del agua (Fig. XII.8). Dos estudios recientes en el Río



**Figura XII.8** Relación entre la transparencia (transformados en Ln) y la abundancia relativa (CPUE) de captura en los cinco principales órdenes de peces que colonizan las lagunas de sabana y del bosque de galería de la llanura de inundación del Río Mamoré Central (los Perciformes son representados sólo por la familia de los Cichlidae). Las curvas son de tipo Loewess, que imprimen las tendencias de evolución de la abundancia en relación a la transparencia para los tres sistemas del Río Mamoré (Bolivia), del Río Orinoco (Venezuela) y del Río Araguaia (Brasil). Los peces que utilizan la visión (con ojos grandes) son más abundantes en las aguas claras; los peces quimio-táctiles o eléctricos (con ojos pequeños) que utilizan poco la visión son más abundantes en las aguas turbias (Pouilly & Rodríguez, en prensa).

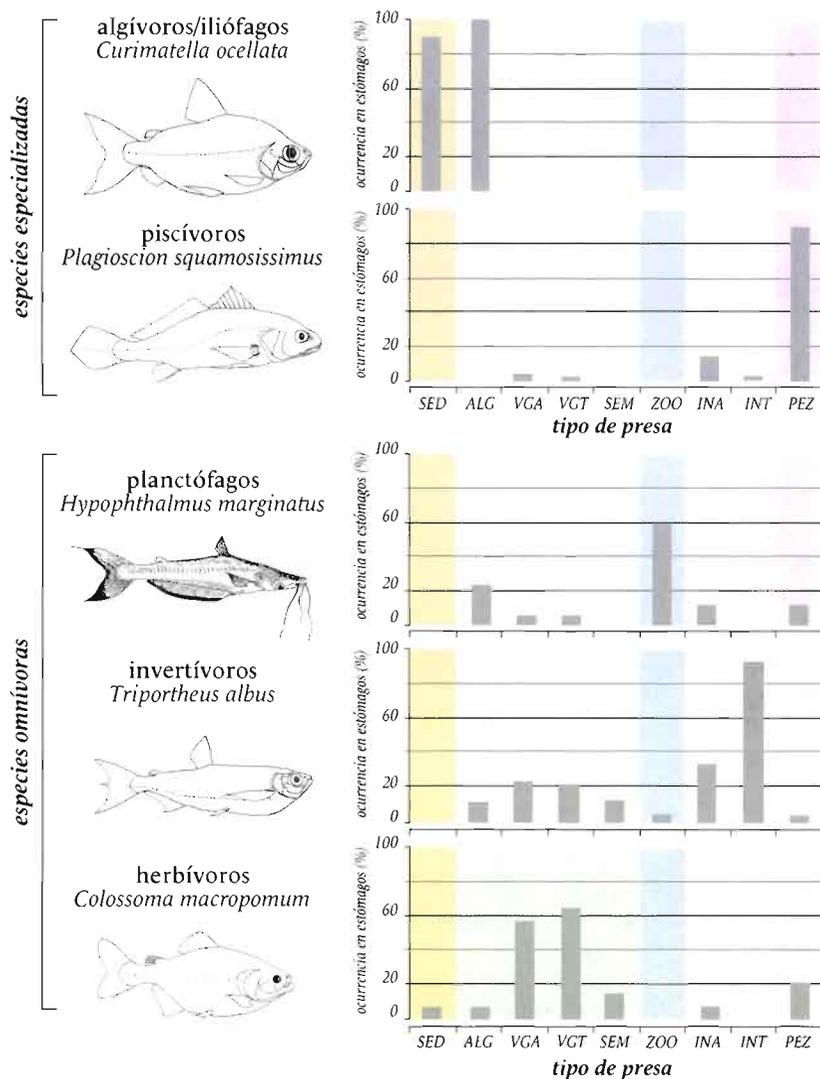
Orinoco (Venezuela; Rodríguez & Lewis, 1997) y en el Río Araguaia (Brasil, Tejerina-Garro *et al.*, 1998) han observado este mismo fenómeno y lo han explicado en base al rol que juega la visión en la ecología de cada grupo taxonómico. Los Siluriformes y Gymnotiformes incluyen especies que mayormente utilizan poca la visión, por lo que tienen ojos pequeños y han desarrollado otros sistemas de detección (táctil y químico para los Siluriformes, eléctrico para los Gymnotiformes). Estas especies se encuentran generalmente en aguas turbias. Por el contrario, las especies de Characiformes, Perciformes y Clupeiformes tienen una alta sensibilidad óptica y se encuentran preferentemente en aguas claras. En el Río Mamoré esta diferenciación es válida en las lagunas del bosque de inundación pero no en las lagunas de sabana, donde aunque la transparencia del agua aparece intermedia (Cap. V), es reducida la abundancia de Siluriformes y Gymnotiformes (Pouilly & Rodríguez, en prensa). Este resultado puede ser explicado por la ausencia de conexión entre las lagunas de sabana y el resto del sistema, en época de inundación. Es posible que la mayoría de las especies de Siluriformes y Gymnotiformes necesita un acceso temporal al resto del sistema para permitir el proceso de colonización.

### Dieta de las principales especies de peces

En los ríos de llanura y en la zona de inundación, los peces tienen amplios rangos de posibilidades tróficas y generalmente todos los tipos de regímenes están representados: ilíofago (barro, sedimentos), algívoro (algas y perifiton), detritívoro (material en descomposición), omnívoro, herbívoro (vegetación), zooplanctófono (zooplancton), invertívoro

(insectos o invertebrados en general) y piscívoro (peces). Entre las 140 especies capturadas durante el programa BIOGAB en las ocho lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré, la dieta de 102 especies fue determinada a través del análisis de los contenidos estomacales complementado por una recopilación bibliográfica (Pouilly *et al.*, en prensa). Estas especies pueden ser clasificadas en cinco grupos tróficos principales (Pouilly *et al.*, 2003, en prensa; Fig. XII. 9). Fueron identificadas 35 especies que consumen mayormente invertebrados acuáticos o terrestres (invertívoros); 30 especies tienen un régimen piscívoro; 25 especies consumen mayormente algas (algívoros), a veces mezclado con barro (ilíofagos); siete especies tienen una dieta compuesta principalmente por vegetación y algas (herbívoros), pero a veces complementada por invertebrados o peces; y cinco especies tienen una dieta dominada por el consumo de zooplancton (zooplanctívoros).

El nivel de especialización de las especies es una característica ecológica importante, porque indica las dificultades que podría confrontar una especie en el caso que ocurrieran cambios en la disponibilidad del recurso. En el caso de los grupos tróficos descritos del Río Mamoré, los piscívoros y detritívoros (correspondiente al grupo de los algívoros e ilíofagos) parecen estar bastante especializados, mientras que los herbívoros e invertívoros son más generalistas (Fig. XII.10). Se puede notar que ambos grupos más especializados utilizan recursos ampliamente distribuidos y abundantes en el río y en la llanura (sedimentos, algas y peces), por lo que es poco probable que estas especies sean afectadas por cambios ambientales o la reducción de la llanura. Por otro lado, otras especies como *Colossoma macropomum* (pacú), están muy sujetas a un solo recurso con condiciones particulares. Tales especies po-



**Figura XII.9** Ejemplos del perfil alimenticio de cinco especies del Río Mamoré, representando a los cinco principales grupos tróficos. El estudio de las presas contenidas en el estómago de los peces permite determinar el régimen alimenticio de cada especie, así como su nivel de especialización alimenticia. El porcentaje de presencia indica el tipo de presa que es dominante o ausente. Una fuerte dominancia de uno o dos tipos de presas indica un régimen estricto (especializado). Al contrario, la presencia de varios tipos de presas indica un régimen más omnívoro (Fig. XII.10).

SED= Sedimentos

VGT= Vegetación terrestre

INA= Invertebrados acuáticos

ALG= Algas

SEM= Semillas

INT= Invertebrados terrestres

VGA= Vegetación acuática

ZOO= Zooplancton

PEZ= Peces



*Hypophthalmus* sp.



*Serrasalmus* sp.



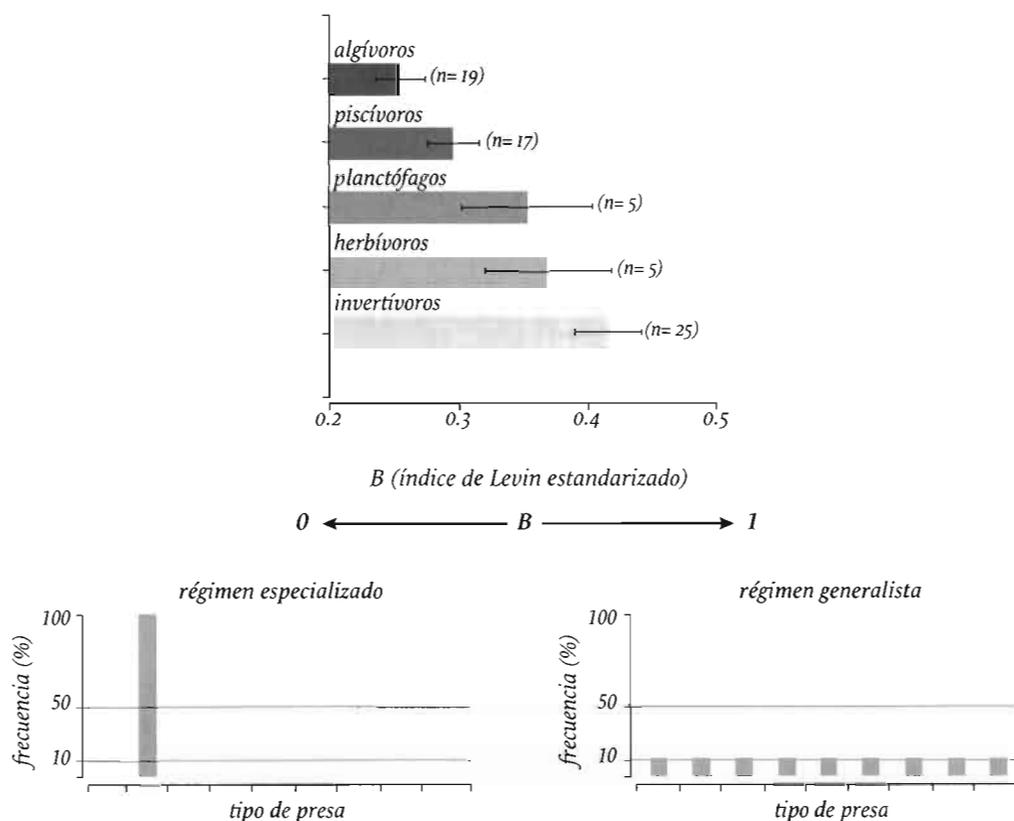
*Loricaria* sp.

Tres géneros representativos de la fauna piscícola de la llanura de inundación del Río Mamoré central. Acuarelas de France Pincon de Sel, con la gentil autorización de la artista.

drían ser afectadas por cambios en las condiciones ambientales.

Se debe precisar que los regímenes descritos son generales y pueden cubrir un amplio rango de presas como se da en el caso de los invertebrados. Además, una especie especializada puede tener una cierta flexibilidad en

caso de ser sometida a una presión ambiental o por la desaparición de un recurso. Esta flexibilidad es difícil de evaluar sin realizar estudios complementarios. Por otro lado, con el conocimiento actual, no es posible prever cuál será el comportamiento de las especies en caso de un cambio drástico del medio ambiente.



**Figura XII.10** Nivel de especialización de la dieta de 71 especies de peces del Río Mamoré, agrupadas en cinco grupos tróficos (datos de Pouilly *et al.*, en prensa). El nivel de especialización de la dieta se cuantifica por el índice de diversidad estandarizado de Levin  $B = 1 / [N \sum (P_i^2)]$ , donde N es el número de presas y  $P_i$  es la proporción de presa de tipo i en la dieta de la especie. Este índice tiene un valor entre 0 (indicando un régimen ligado a un solo tipo de presa) y 1 (indicando un régimen donde todos los tipos de presa son consumidos en la misma proporción).

La comparación de las clasificaciones tróficas es difícil, por lo que todavía no existen categorías tróficas generales y cada autor las describe adaptadas a cada sistema estudiado. Matthews (1998) ha resumido nueve estudios que incluyen la descripción de categorías tróficas y presenta una lista de 21 categorías. Pero cada uno de estos estudios compilados determina entre 3 y 9 categorías.

Al nivel de las especies, se puede comparar las dietas de ciertas especies con una amplia distribución geográfica en toda la Amazonía. Por ejemplo, los Curimatidae tienen una dieta de micrófagos, consumiendo barro y/o perifiton y fitoplancton. Las especies del género *Hypophthalmus* son reconocidas como zooplanctófagas; *Leporinus* y *Schizodon* como herbívoros; *Acestrorhynchus*, *Hoplias malabaricus* y *Plagioscion squamosissimus* como piscívoros; *Triporthus* y *Pimelodus* como omnívoros. Para estas especies, las dietas determinadas en el Río Mamoré son similares a las observadas en otros sistemas con diferentes condiciones ambientales (Pouilly *et al.*, 2003).

### Adaptación morfológica según la dieta

Para ser más eficiente en su medio ambiente la morfología de los organismos tiende a evolucionar. En general, estas modificaciones morfológicas siguen patrones similares y los organismos que utilizan un mismo recurso tienen características morfológicas similares, pero diferentes de los organismos que utilizan otros recursos. En el caso de los peces, varios estudios han observado que existe una relación entre las características morfológicas y la dieta (Pouilly *et al.*, 2003; Fig. XII.11). En el Río Mamoré, las especies que aparecen más espe-

cializadas al nivel trófico, como los detritívoros y los piscívoros, son también las que están más especializadas al nivel morfológico (Pouilly *et al.*, 2003). Las características principales son un tracto digestivo largo en los detritívoros; un mayor tamaño de cuerpo, boca y cabeza y un tracto digestivo pequeño en los piscívoros; branquioespinas alargadas y numerosas en los planctófagos. La diversificación morfológica está en relación con la riqueza específica del sistema. Además de estas relaciones, Pouilly *et al.* (2003) concluyeron que la comunidad de peces del Río Mamoré ha logrado un alto nivel de diversificación trófica y taxonómica, con la presencia de especies de regímenes y morfologías especializados.

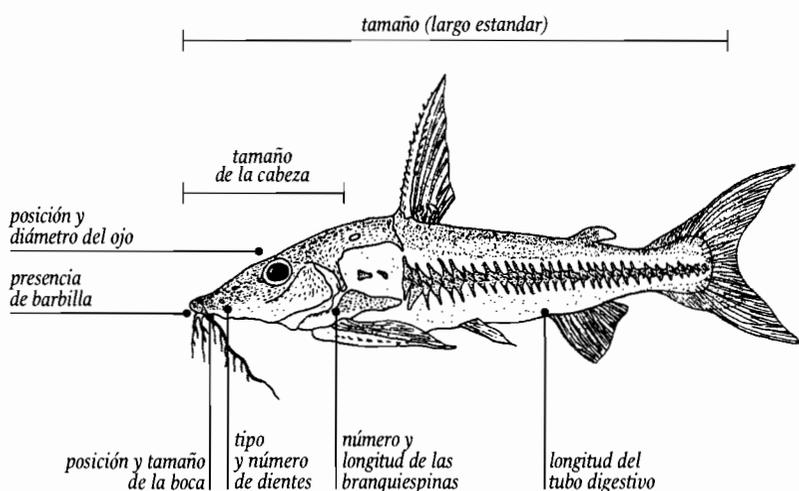
### Distribución de las especies en relación a su dieta

En todas las lagunas, las comunidades están codominadas por las especies detritívoras (algívoras - ilíofagas) e invertívoras, mientras que las especies piscívoras parecen ser menos abundantes. Las especies zooplanctívoras y herbívoras son poco abundantes. Además de este patrón general, la estructura trófica se modifica entre tipos de laguna, excepto por el grupo de los piscívoros que tiene una abundancia similar en todas las lagunas (Fig. XII.12). Las comunidades de las lagunas situadas cerca al Río Mamoré y en el bosque tienen mayor abundancia de detritívoros y menor densidad de herbívoros. Por lo contrario, las comunidades de las lagunas situadas al límite de la sabana y en la sabana presentan una mayor abundancia de invertívoros y una menor proporción de zooplanctívoros.

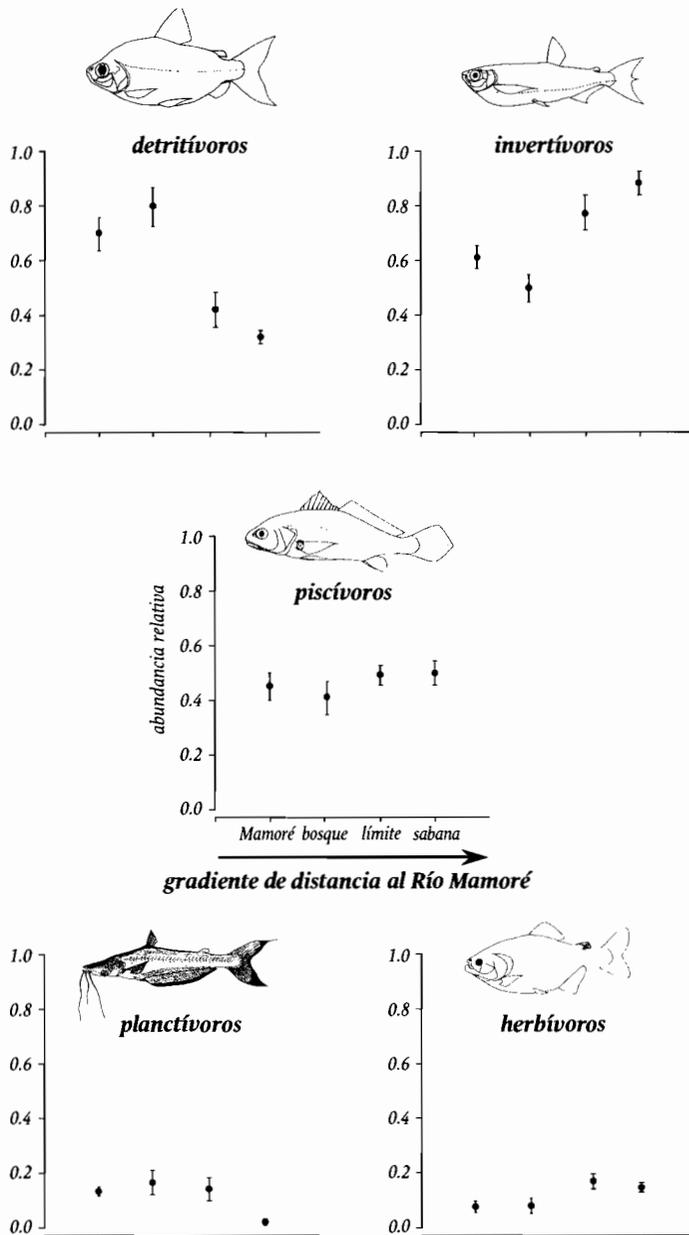
Una hipótesis relacionada al Concepto del Pulso en el Flujo (Junk *et al.*, 1989), puede ser

propuesta en relación a las características ambientales de las lagunas. Las lagunas cercanas al Río Mamoré pueden recibir aguas blancas en época de aguas altas y entonces pueden ser consideradas como ricas en nutrientes, teniendo la capacidad de soportar una gran producción primaria (fitoplancton). Además, estas lagunas cercanas al Río Mamoré son sometidas a una gran variación del nivel de aguas, que limita la influencia de los aportes terrestres, especialmente durante la época seca. En

relación a estas características, estas lagunas parecen ser más favorables a las especies micrófagas (detritívoros y zooplanctívoros), que dependen directamente de la producción primaria. En cambio las lagunas alejadas del Río Mamoré poseen una mayor abundancia de macrófagos (invertívoros, herbívoros), excepto piscívoros y características que pueden ser consideradas como favorables a estas especies (p.e. aguas pobres en nutrientes, vegetación ribereña en todo el año y



**Figura XII.11** Características morfológicas de los peces relacionadas a la dieta. La longitud del tubo digestivo permite diferenciar un régimen carnívoro (corto) o herbívoro (largo). El número y la longitud de las branquiespinas es un indicador de la actividad de filtración. El tamaño del cuerpo, cabeza y boca está correlacionado con el tamaño de las presas ingeridas. Las barbillas, posición de la boca y de los ojos son indicadores del lugar donde se alimenta el pez (los peces bénticos se caracterizan por la presencia de barbillas, una boca que se abre por abajo y ojos posicionados en la parte superior de la cabeza; los peces pelágicos tienen las características inversas). Los dientes son indicadores del tipo de comida consumido (dientes molariformes indican peces herbívoros o malacófagos, que consumen moluscos con concha o bivalvos y dientes caniformes indican los peces piscívoros, entre otros).



**Figura XII.12** Abundancia relativa (CPUE) de los principales grupos tróficos en cuatro tipos de lagunas en la llanura de inundación del Río Mamoré central (modificado de Pouilly *et al.*, en prensa).

*Mamoré*: 2 lagunas, n= 15 muestras; *Bosque*: 2 lagunas, n= 14 muestras; *Límite*: 2 lagunas, n= 13 muestras; *Sabana*: 2 lagunas, n= 15 muestras; Una muestra corresponde a una fecha de captura en una laguna.

estabilidad de las condiciones). Para comprobar esta hipótesis se necesita evaluar la disponibilidad de cada recurso en el medio, lo que es bastante difícil y frecuentemente ignorado en los estudios amazónicos. Sin embargo, por la heterogeneidad que se observa en el gradiente de las lagunas del Río Mamoré se puede suponer que la estructura trófica de las comunidades está también afectada por las características ambientales.

Estos resultados concuerdan con las observaciones de Soares *et al.* (1986), realizadas en la comunidad de peces de la llanura de inundación del Río Amazonas central. Otros estudios han destacado la dominancia de los iliófagos y de los piscívoros (Lowe Mc Connell, 1964; Bonnetto *et al.*, 1969; Goulding, 1980; Goulding *et al.*, 1988; Merona *et al.*, 2001). Sin embargo, en las aguas claras del Río Machado (Goulding, 1980) y en las aguas negras del Río Negro (Goulding *et al.*, 1988) el material vegetal proveniente del bosque es también una fuente esencial para la comunidad de peces, la cual está dominada por especies herbívoras.

El patrón que surge de estos análisis sobre la estructura trófica de la comunidad indica que de un sistema al otro, las especies y sobre todo las especies especializadas mantienen una misma dieta. Sin embargo, cambia el número de especies por cada grupo trófico. Así se advierte que existe un filtro que selecciona la presencia de las especies de acuerdo a su régimen alimenticio.

### Estrategia de reproducción

Los aspectos de reproducción de los peces del Río Mamoré son poco conocidos, por lo que los parámetros involucrados en la definición

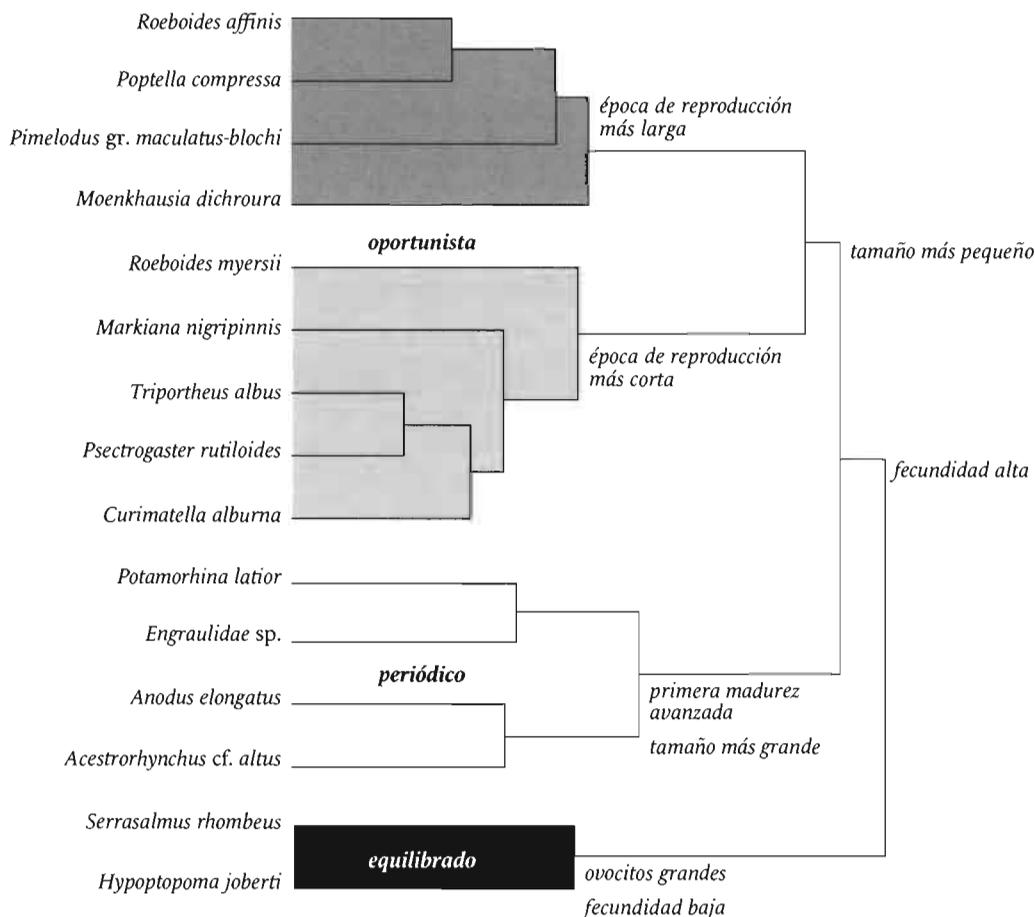
de la estrategia de reproducción son varios y difícilmente obtenibles. También la reproducción es un fenómeno determinado por las condiciones hidrometeorológicas, por lo que es esencial realizar estudios detallados durante mayores períodos de tiempo y con mayor frecuencia de muestreo para obtener una evaluación confiable. En el Río Mamoré, se ha estudiado la biología con algunas indicaciones sobre su reproducción de las especies comerciales como el sábalo (Loubens & Panfili, 1995), el pacú (Loubens & Panfili, 1997), el tambaquí (Loubens & Panfili, 2001), el surubí y la chuncuina (Loubens & Panfili, 2000). Los parámetros de reproducción: fecundidad, tamaño de los huevos, época de reproducción, tamaño de la primera madurez y tamaño máximo fueron evaluados en 15 especies abundantes del Río Mamoré (Leciak, 1999). Aunque estas evaluaciones son preliminares, permiten una primera aproximación de las estrategias de vida de los peces en las lagunas del Río Mamoré. El análisis de clasificación jerárquica indica una buena adecuación con los tipos descritos por Winemiller (1989; Fig. XII.13). Sin embargo, el número de especies del Río Mamoré que fue clasificado es demasiado reducido para interpretar la estructura de las comunidades en relación a este criterio de reproducción. Queda pendiente realizar una investigación más detallada para entender y describir la distribución de los peces en la llanura de inundación.

### CONCLUSIÓN

La diversidad de los peces en el Río Mamoré es importante en el contexto regional de la diversidad de la Cuenca Amazónica que alberga este río. Por los filtros sucesivos descritos por Tonn *et al.* (1990), la diversidad taxonó-

mica observada es un reflejo fiel de la diversidad potencial de esta cuenca. Todos los principales grupos taxonómicos amazónicos se encuentran en el Río Mamoré y más específicamente en su llanura de inundación. Sin embargo, la llanura de inundación es un complejo de hábitats en que las especies han logrado colonizar y aprovechar toda la diversi-

dad de condiciones. La fluctuación de las condiciones ambientales entre aguas bajas y altas produce importantes cambios en la abundancia y distribución de los peces (Lowe Mc Connell, 1987; Rodríguez & Lewis, 1994). Sin duda, se puede afirmar que esta característica controla la estructura de las comunidades de peces y mantiene su diversidad.



**Figura XII.13** Estrategia de reproducción de 15 especies abundantes en las lagunas del Río Mamoré. El análisis de clasificación jerárquica revela tres grandes tipos de estrategias reproductivas descritas por Winemiller (1989) (modificado de Leciak, 1999).

Los resultados obtenidos en la llanura de inundación del Río Mamoré muestran que cada tipo de hábitat alberga una fauna diferenciada, compuesta por especies con determinados requerimientos ecológicos. En base a esto, la desaparición de un tipo de hábitat puede llevar a la desaparición de las especies que encuentran condiciones imprescindibles para su desarrollo solamente en este hábitat.

El patrón de distribución de las 140 especies de las lagunas del Río Mamoré está principalmente relacionado con la ubicación de las lagunas en la llanura, que influye directamente sobre los parámetros abióticos que controlan la presencia y/o abundancia de las especies, como transparencia y profundidad de las aguas. La principal diferencia ocurre entre las comunidades de las lagunas de sabana y las lagunas influenciadas por las inundaciones del Río Mamoré. En época de inundación, las lagunas del bosque de galería se interconectan, aunque las lagunas de sabana queden aisladas. La inundación provoca una homogeneización de la calidad del agua y genera las conexiones que favorecen al desplazamiento de las especies que necesitan varios tipos de hábitats para cumplir con su ciclo vital. Por otro lado, las lagunas de sabana albergan a otras especies que necesitan mayor estabilidad temporal.

Cuantitativamente, la especificidad faunística (que corresponde al número de especies exclusivas) entre las lagunas es reducida. Entre las 140 especies de peces, solo diez son exclusivas de la fauna de las lagunas de sabana o de las del bosque de galería. Finalmente, la diferencia de fauna entre los tipos de lagunas corresponde más a las variaciones de la abundancia relativa de las especies. Resultados similares fueron reportados en otros sistemas amazónicos (Machado-Allison, 1990; Henderson & Crampton, 1997). Sin embargo, no exis-

te por el momento evidencia para afirmar si estas especies son capaces de colonizar todos los ambientes o si necesitan diferentes ambientes y la conexión entre ellos, para cumplir su ciclo de vida. En este sentido, un estudio más completo sobre la reproducción y otro sobre los desplazamientos temporales de los peces en la llanura serían un importante aporte para interpretar conjuntamente los diversos patrones ligados a la taxonomía, la visión y la alimentación, que fueron descritos hasta ahora en las lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré central.

## BIBLIOGRAFÍA

- Bonetto, A.A., W. Dioni & C. Pignalberi. 1969.** Limnological investigations on biotic communities in the middle Paraná river valley. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 17:1035-1050.
- Castelló, V. 1987.** Composición y evolución espacio-temporal de la comunidad de peces de los Llanos de Moxos, Beni, Bolivia. Tesis de Doctorado, Universidad de Córdoba, Argentina. 181 p.
- Dos Santos, G.M. 1990.** Pesca e ecologia dos peixes do Rondonia. Tesis de doctorado, INPA - Fundacao Universidad do Amazonas, Manaus, Brasil. 228 p.
- Durand, J.P. 1968.** Etude des poissons récoltés dans la grotte de Umayalanta (Bolivie), *Trichomycterus chaberti* sp. n. *Annales de Spéléologie* 23(2): 343-353.
- Fowler, H.W. 1940.** Zoological results of the second Bolivian expedition for the Academy of natural Sciences of Philadelphia, 1936-1937.

- Part I.- The Fishes. Proceedings of the Academy of natural Sciences of Philadelphia 92: 43-103
- Fowler, H.W. 1948.** Os peixes de agua doce do Brasil, 1a entrada. Arquivos de Zoologia do Estado de Sao Paulo 6: 1-204; 1950, 2a entrada : 205- 404; 1951, 3a entrada : 405-604.
- Géry, 1984.** The fishes of Amazonia. *En*: Sioli, H. (ed.). The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Junk Publishers, Dordrecht, Germany. 353-370 pp.
- Goulding, M. 1980.** The fishes and the forest. Explorations in amazonian natural history. University of California Press, USA. 280 p.
- Goulding, M., M.L. Carvalho & E.G. Ferreira. 1988.** Rio Negro. Rich life in poor water. SPB Academic Publishing, The Hague, Holand. 200 p.
- Henderson, P.A. & G.R. Crampton. 1997.** A comparison of fish diversity and abundance between nutrient-rich and nutrient-poor lakes in the Upper Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 13: 175-198.
- Horwitz, R.J. 1978.** Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecological Monographs* 48: 307-321.
- Junk, W.J., P.B. Bayley & R.E. Sparks. 1989.** The flood pulse concept in river-floodplain systems. *En*: Dodge, P.B. (ed.). International large river symposium. Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Science: 110-127.
- Lauzanne, L. & G. Loubens. 1985.** Peces del Río Mamoré. ORSTOM Paris - UTB Trinidad, Bolivia. 65 p.
- Lauzanne, L., G. Loubens & B. Le Guennec. 1991.** Liste commentée des poissons de l'Amazonie bolivienne. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 24(1): 61-76.
- Leciak, E. 1999.** Stratégie de reproduction de 15 poissons Téléostéens du rio Mamoré (Béni, Bolivie). Informe de Maestria, Université de Tours - IRD, France. 35 p.
- Lecointre, G. 1994.** Aspects historiques et heuristiques de l'ichtyologie systématique. *Cybiurn* 18(4): 339-430.
- Loubens, G., L. Lauzanne & J. Géry, 1991.** Contribution à la systématique des Prochilodus boliviens (Pisces, Characiformes, Prochilodidae). *Revue d'Hydrobiologie tropicale*, 24(3): 217-239.
- Loubens, G. & J. Panfili. 1995.** Biologie de *Prochilodus nigricans* (Teleostei: Prochilodontidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 6(1): 17-32.
- Loubens, G. & J. Panfili. 1997.** Biologie de *Colossoma macropomum* (Teleostei: Serrasalmidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 8(1): 1-22.
- Loubens, G. & J. Panfili. 2000.** Biologie de *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum* (Teleostei: Pimelodidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 11(1): 13-34.
- Loubens, G. & J. Panfili. 2001.** Biologie de *Piaractus brachypomus* (Teleostei: Serrasalmidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 12(1): 51-64.
- Low Mc Connell, R.H. 1964.** The fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana, South America. Part 1- Ecological grouping of fish species and effects of the seasonal cycle on

- the fish. *Zoological Journal of the Linnaean Society* 45: 103-144.
- Lowe Mc Connell, R.H. 1987.** Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 382 p.
- Lundberg, J. 2001.** Freshwater riches of the Amazon. *Natural History* 9/01: 36-45.
- Machado-Allison, A. 1990.** Ecología de los peces de las áreas inundables de los llanos de Venezuela. *Interciencia* 15: 411-423.
- Matthews, W.J. 1998.** Patterns in freshwater fish ecology. Chapman & Hall, New York, USA. 756 p.
- May, R.M. 1988.** How many species are there on the earth? *Science* 241: 1441-1449.
- Mérona, B. de, G. Mendes dos Santos & R. Gonçalves de Almeida. 2001.** Short term effects of Tucuruí dam (Amazonia, Brazil) on the trophic organization of fish community. *Environmental Biology of Fishes* 60: 375-392.
- Moyle, P.B. & J.J. Cech 1996.** Fishes: an introduction to ichthyology. 3rd edition, Prentice Hall, Toronto, Canada. 590 p.
- Nelson, J.S. 1994.** Fishes of the world. John Wiley & Sons, London, UK. 600 p.
- Pianka, E.R. 1970.** On r and K selection. *American Naturalist* 104: 592-597.
- Pouilly, M., C. Ibañez, M. Gutierrez & T. Yunoki. 1999.** Funcionamiento ecológico de las lagunas de la zona de inundación del Río Mamoré (Beni - Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación* 6: 41-54.
- Pouilly, M. & G. Miranda. 2003.** Morphology and reproduction of the cavefish *Trichomycterus chaberti* and the related epigeal *Trichomycterus cf. barboursi*. *Journal of Fish Biology* 63: 490-505.
- Pouilly, M., F. Lino, J.G. Bretenoux & 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 & C. Rosales. (en prep.).** Taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an altitudinal gradient in the Upper-Beni watershed (Bolivia).
- Pouilly, M. & M.A. Rodríguez. En prensa.** Determinism of fish assemblage structure in Neotropical floodplain lakes: influence of whole-lake and supra-lake conditions. International large river symposium II conference proceeding, Phnom Phen, Cambodia, 2003.
- Pouilly, M., T. Yunoki, C. Rosales & L. Torres. En prensa.** Trophic structure of fish assemblages from Mamoré floodplain lakes (Bolivia). *Ecology of Freshwater Fishes*.
- Rodríguez, M.A. & W.M.J. Lewis. 1990.** Diversity and species composition of fish communities of Orinoco floodplain lakes. *National Geographic Research* 6: 319-328.
- Rodríguez, M.A. & W.M.J. Lewis. 1994.** Regulation and stability in fish assemblages of neotropical floodplain lakes. *Oecologia* 99: 166-180.
- Rodríguez, M.A. & W.M.J. Lewis. 1997.** Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco river. *Ecological Monographs* 67: 109-128.
- Sarmiento, J. & S. Barrera. 1997.** Caracterización de la ictiofauna de la vertiente oriental Andina de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación* 2: 77-100.

**Soares, M.G.M., R.G. Almeida & W.J. Junk. 1986.**

The trophic status of the fish fauna in Lago Camaleão, a macrophyte dominated floodplain lake in the middle Amazon. *Amazoniana* 9: 511-526.

**Tejerina-Garro, E.L., R. Fortin & M.A. Rodríguez.**

**1998.** Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia River, Amazon Basin. *Environmental Biology of Fishes* 51: 399-410.

**Tonn, W.M., J.J. Magnuson, M. Rask & J.**

**Toivonen. 1990.** Intercontinental comparison of small lake fish assemblage: the balance between local and regional process. *American Naturalist* 136: 345-375.

**Winemiller, K.O. 1989.** Patterns of variation in life

history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* 81: 225-241.

**Winemiller, K.O. & K.A. Rose. 1992.** Patterns of life

history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2196-2218.

**Anexo XII.1** Lista de las especies catalogadas en la cuenca del Río Mamoré por debajo de 200 m de altitud (Llanos de Moxos).

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones		
Beloniformes	Belonidae	<i>Potamorrhaphis guianensis</i> (Jardine, 1843)	1			
		<i>Potamorrhaphis</i> sp.	11	probablemente <i>Potamorrhaphis</i> cf. <i>eigenmanni</i> Miranda Ribeiro, 1915		
		<i>Strongylura</i> sp.	11			
Characiformes	Anostomidae	<i>Abramites hypselonotus</i> (Günther, 1868)	11			
		<i>Acanthocharax</i> sp.	1			
		<i>Anostomus</i> cf. <i>plicatus</i> Eigenmann, 1912	11			
		<i>Leporinus fasciatus</i> (Bloch, 1794)	2			
		<i>Leporinus friderici friderici</i> (Bloch, 1795)	1;2;11			
		<i>Leporinus y-ophorus</i> Eigenmann, 1922	11			
		<i>Leporinus</i> sp.	11	nueva especie a identificar?		
		<i>Leporinus striatus</i> Kner, 1859	11			
		<i>Leporinus trifasciatus</i> Steindachner, 1876	1;2;11			
		<i>Rhytiodus argenteofuscus</i> Kner, 1859	11			
		<i>Rhytiodus lauzannei</i> Géry, 1987	11	PBI, individuos intermedios con <i>R. microlepis</i>		
		<i>Rhytiodus microlepis</i> Kner, 1859	11	PBI		
		<i>Schizodon fasciatus</i> Agassiz, 1829	1;2;11			
		Characidae: Aphyocharacinae + Paragoniatinae				
				<i>Aphyocharax alburnus</i> (Günther, 1869)	11	PBI
				<i>Aphyocharax paraguayensis</i> Eigenmann, 1915	11	PBI
		<i>Aphyocharax pusillus</i> (Günther, 1868)	4;8			
		<i>Paragoniates alburnus</i> Steindachner, 1876	11			
		<i>Prionobrama filigera</i> (Cope, 1870)	2;11			
Characidae: Bryconinae						
		<i>Brycon cephalus</i> (Günther, 1869)	11	PBI		
		<i>Brycon erythropterus</i> (Cope, 1871)	11	PBI		
		<i>Brycon melanopterus</i> (Cope, 1872)	2	PBI		
		<i>Brycon amazonicus</i> (Spix & Agassiz, 1829)	2	PBI; syn. <i>Brycon pellegrini</i> Holly, 1929		
		<i>Chalceus erythrurus</i> (Cope, 1870)	11	PBI		
		<i>Chalceus macrolepidotus</i> Cuvier, 1818	2	PBI		
		<i>Salminus affinis</i> Steindachner, 1879	11			
		<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier, 1816)	11			
		<i>Triportheus albus</i> Cope, 1872	11			
		<i>Triportheus angulatus</i> (Spix in Agassiz, 1829)	1;2;11			
		<i>Triportheus culter</i> (Cope, 1871)	11			
Characidae: Characinae						
		<i>Acestrorhynchus altus</i> Menezes, 1969	1;11	PBI		
		<i>Acestrorhynchus falcatus</i> (Bloch, 1794)	1	PBI		
		<i>Acestrorhynchus microlepis</i> (Schomburgk, 1841)	1; 11	PBI, syn. <i>A. guianensis</i> Menezes, 1969		
		<i>Acestrorhynchus heterolepis</i> (Cope, 1878)	1	PBI		
		<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)	1	PBI; confusión entre <i>A. altus</i> y <i>A. lacustris</i>		
		<i>Charax gibbosus</i> (Linnaeus, 1758)	1;11			

## CAPÍTULO XII • PECES DE LAS LAGUNAS

## Anexo XII.1 Cont.

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones	
Characiformes	Characidae: Characinae	<i>Cynopotamus amazonus</i> (Günther, 1868)	1;11		
		<i>Eucynopotamus</i> sp.	11	PBI, nueva especie a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)	
		<i>Galeocharax gulo</i> (Cope, 1870)	11		
		<i>Roeboides affinis</i> (Günther, 1868)	1;2;11		
		<i>Roeboides myersi</i> Gill, 1870	1;11		
		<i>Roeboides</i> sp.	11	nueva especie a identificar?	
		<i>Roestes molossus</i> (Kner, 1860)	11		
		Characidae: Cheirodontinae	<i>Aphyocheirodon</i> sp.	11	nueva especie a identificar?
			<i>Cheirodon piaba</i> Lütken, 1874	11	
			<i>Cheirodon</i> sp.	11	nueva especie a identificar?
			<i>Megalampodus</i> sp.	11	nueva especie a identificar?
			<i>Microschemibrycon hasemani</i> (Fowler, 1914)	11	
			<i>Odontostilbe dierythrura</i> Fowler, 1940	11	
	<i>Odontostilbe</i> sp.		11	nueva especie a identificar?	
	<i>Parecbasis cyclolepis</i> Eigenmann, 1915	11			
	Characidae: Cynodontinae	<i>Cynodon gibbus</i> Spix in Agassiz, 1829	1;11		
		<i>Hydrolycus scomberoides</i> (Cuvier, 1816)	1;2;11	syn. <i>H. pectoralis</i> Günther 1866, presencia de <i>H. armatus</i> (Schomburgk, 1841)?	
		<i>Rhaphiodon vulpinus</i> Agassiz, 1829	1;11		
	Characidae: Glanduloaudinae	<i>Xenobrycon polyancistrus</i> Weitzman, 1987	11		
	Characidae: Stethaprioninae	<i>Brachychalcinus copei</i> (Steindachner, 1882)	11		
		<i>Poptella compressa</i> Valenciennes in C.V., 1849	1;11		
		<i>Stethaprion crenatum</i> Eigenmann, 1916	1;11		
	Characidae: Tetragonopterinae	<i>Astyanacinus moorii</i> (Boulenger, 1892)	11		
<i>Astyanacinus multidentis</i> Pearson, 1924		11			
<i>Astyanax abramis</i> (Jenyns, 1842)		11			
<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus, 1758)		1;11			
<i>Astyanax</i> cf. <i>mucronatus</i> Eigenmann, 1909		11			
<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier, 1819)		11			
<i>Astyanax lineatus</i> Perugia, 1891		11			
<i>Bryconops alburnoides</i> Kner, 1858		11			
<i>Ctenobrycon spilurus</i> (Valenciennes in C.V., 1849)		1;2;11	syn. <i>C. hauxwellianus</i> (Cope, 1870)?		
<i>Gymnocorymbus</i> sp.		1	nueva especie a identificar?		
<i>Gymnocorymbus ternetzi</i> (Boulenger, 1895)		1;2;11			
<i>Gymnocorymbus thayeri</i> Eigenmann, 1908		11			
<i>Hemibrycon</i> sp.		11	nueva especie a identificar?		
<i>Hemigrammus</i> cf. <i>marginatus</i> Ellis, 1911		11	PBI		
<i>Hemigrammus lunatus</i> Durbin in Eigenmann, 1918		11	PBI		
<i>Hemigrammus unilineatus</i> (Gill, 1858)		11	PBI		
<i>Hemigrammus</i> sp.		11	PBI, nueva especie a identificar?		
<i>Hyphessobrycon bentosi</i> Durbin in Eigenmann, 1908	11	PBI			

## Anexo XII.1 Cont.

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones
Characiformes	Characidae: Tetragonopterinae	<i>Hyphessobrycon callistus</i> (Boulenger, 1900)	1;11	PBI
		<i>Hyphessobrycon serpae</i> Durbin in Eigenmann, 1908	11	PBI
		<i>Knodus breviceps</i> Eigenmann, 1908	7	syn. <i>Bryconamericus breviceps</i>
		<i>Knodus</i> sp.	1	nueva especie a identificar?
		<i>Markiana nigripinnis</i> (Perugia, 1891)	1;11	
		<i>Moenkhausia cf. colletti</i> (Steindachner, 1882)	11	
		<i>Moenkhausia cotinho</i> Eigenmann, 1908	2;11	
		<i>Moenkhausia dichroua</i> (Kner, 1858)	1;11	
		<i>Moenkhausia jamesi</i> Eigenmann, 1908	2	
		<i>Moenkhausia oligolepis</i> (Günther, 1864)	11	
		<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i> (Steindachner, 1907)	1;11	
		<i>Phenacogaster</i> sp.	11	PBI, nueva especie a identificar?
		<i>Piabucus melanostomus</i> Holmberg, 1891	11	
		<i>Tetragonopterus argenteus</i> Cuvier, 1818	1;11	
		Characidiidae	Characidium bolivianum Pearson, 1924	
Curimatidae	<i>Steindachnerina guentheri</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)		1	
		<i>Potamorhina laticeps</i> (Valenciennes, 1850)	1	
		<i>Steindachnerina leucisca</i> (Günther, 1868)	1	
		<i>Cyphocharax microcephalus</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	1	
		<i>Psectrogaster essequibensis</i> (Günther, 1864)	1	
		<i>Curimata</i> sp.	1	
		<i>Curimatella alburna</i> (Müller & Troschel, 1845)	1	PBI, confusión con <i>C. immaculata</i> y <i>C. meyeri</i> ?
		<i>Curimatella dorsalis</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	11	PBI
		<i>Curimatella immaculata</i> (Fernandez-Yépez, 1948)	11	PBI
		<i>Curimatella meyeri</i> (Steindachner, 1882)	1;11	PBI
		<i>Cyphocharax spilurus</i> (Günther, 1864)	1;11	
		<i>Anodus elongatus</i> Agassiz, 1829	11	syn. <i>Eigenmannina melanopogon</i> Fowler, 1906
		<i>Potamorhina altamazonica</i> (Cope, 1878)	11	
		<i>Potamorhina latior</i> (Spix in Agassiz, 1829)	11	
		<i>Prochilodus nigricans</i> Agassiz, 1829	1;2;11	syn. <i>P. beni</i> Pearson 1924, <i>P. labeo</i> Loubens, Lauzanne & Géry, 1991
		<i>Psectrogaster curviventris</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	11	
		<i>Psectrogaster rutiloides</i> (Kner, 1859)	11	
		<i>Steindachnerina bimaculata</i> (Steindachner, 1876)	11	
		<i>Steindachnerina dobula</i> (Günther, 1868)	11	
Erythrinidae	<i>Erythrinus erythrinus</i> (Schneider, 1801)		11	PBI
		<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Spix in Agassiz, 1829)	1;2;11	
		<i>Hoplias aimara</i> (Valenciennes, 1847)	1	
		<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	1;2;11	
Gasteropelecidae	<i>Carnegiella myersi</i> Fernandez-Yépez, 1950		11	

## CAPÍTULO XII • PECES DE LAS LAGUNAS

## Anexo XII.1 Cont.

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones
Characiformes	Gasteropelecidae	<i>Gasteropelecus sternicla</i> (Linnaeus, 1758)	1;11	
		<i>Thoracocharax securis</i> (Filippi, 1853)	11	
		<i>Thoracocharax stellatus</i> (Kner, 1860)	1;2;11	
Lebiasinidae	<i>Pyrrhulina</i>	<i>Pyrrhulina australe</i> (Eigenmann & Kennedy, 1903)	11	PBI
		<i>Pyrrhulina brevis</i> Steindachner, 1876	1	PBI
		<i>Pyrrhulina vittata</i> Regan, 1912	11	
Serrasalmidae	<i>Colossoma</i>	<i>Colossoma macropomum</i> (Cuvier, 1818)	11	
		<i>Metynnis argenteus</i> Ahl, 1923	1;11	PBI
		<i>Metynnis lippincottianus</i> (Cope, 1870)	11	PBI
		<i>Metynnis hypsauchen</i> (Müller & Troschel, 1844)	1;11	PBI
		<i>Myleus cf. rubripinnis</i> (Müller & Troschel, 1844)	11	PBI
		<i>Myleus tiete</i> (Eigenmann & Norris, 1900)	11	PBI
		<i>Mylossoma aureum</i> (Spix in Agassiz, 1829)	4;11	PBI
		<i>Mylossoma duriventre</i> (Cuvier, 1818)	1;2;4;11	PBI
		<i>Piaractus brachypomus</i> (Cuvier, 1818)	2;11	
		<i>Serrasalmus compressus</i> Jégu, 1991	11	
		<i>Serrasalmus eigenmanni</i> Norman, 1929	11	
		<i>Serrasalmus elongatus</i> Kner, 1860	2;11	
		<i>Serrasalmus hollandi</i> Eigenmann, 1915	11	
		<i>Serrasalmus humeralis</i> Valenciennes, 1850	1	
		<i>Pygocentrus nattereri</i> (Kner, 1860)	1;2;11	
		<i>Serrasalmus rhombeus</i> (Linnaeus, 1766)	1;2;4;11	
<i>Serrasalmus</i> sp.	2	nueva especie a identificar?		
<i>Serrasalmus spilopleura</i> Kner, 1860	1;2;11			
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Pellona castelnaeana</i> Valenciennes in C.V., 1847	11	
		<i>Pellona flavipinnis</i> (Valenciennes, 1848)	2;11	
	Engraulidae	<i>Engraulidae</i> sp.	11	probablemente <i>Anchoviella cf. carrikeri</i> Fowler, 1940 (2 especies?)
Cyprinodontiformes				
	Cyprinodontidae	<i>Pterolebias</i> sp.	11	
		<i>Rivulus</i> sp.	1;11	
		<i>Trigonectes</i> sp.		T. Yunoki, no publicado
Gymnotiformes	Apteronotidae	<i>Adontosternarchus sachi</i> (Peters, 1877)	2;11	
		<i>Apteronotus albifrons</i> (Linnaeus, 1766)	11	
		<i>Apteronotus bonapartii</i> Castelnau, 1855	2;11	
		<i>Apteronotus</i> sp.	2;11	nueva especie a identificar?
		<i>Porotergus gimbeli</i> Ellis, 1912	2;11	
		<i>Porotergus cf. gymnotus</i> Ellis, 1912	11	
		<i>Sternarchogiton nattereri</i> (Steindachner, 1868)	2	
		<i>Sternarchorhynchus</i> sp.	11	nueva especie a identificar?
Gymnotidae	<i>Gymnotus</i>	<i>Gymnotus anguillaris</i> Hoedeman, 1962	11	
		<i>Gymnotus carapo</i> Linnaeus, 1758	11	
Hypopomidae	<i>Hypopomus</i>	<i>Hypopomus artedi</i> (Kaup, 1856)	2;11	
		<i>Hypopomus brevirostris</i> (Steindachner, 1868)	11	

## Anexo XII.1 Cont.

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones
Gymnotiformes	Rhamphichthyidae	<i>Gymnorhamphichthys hypostomus</i> Ellis, 1912	11	
		<i>Rhamphichthys rostratus</i> (Linnaeus, 1766)	1;11	
		<i>Rhamphichthys</i> sp.	11	nueva especie a identificar?
	Sternopygidae	<i>Distocyclus conirostris</i> (Eigenmann & Allen, 1942)	2;11	
		<i>Eigenmannia humboldtii</i> (Steindachner, 1878)	11	
		<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes in C.V., 1847)	1;2;11	
		<i>Rabdolichops eastwardi</i> Lundberg & Mago-Leccia, 1986	2;11	
<i>Sternopygus macrurus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	1;2;11			
Lepidosireníformes	Lepidosirenidae	<i>Lepidosiren paradoxa</i> Fitzinger, 1837	11	
Perciformes	Cichlidae	<i>Bujurquina vittata</i> (Heckel, 1840)	1;11	syn. <i>Aequidens vittatus</i> ?
		<i>Laetacara dorsigera</i> (Heckel, 1840)	11	
		<i>Apistogramma linkei</i> Kullander, 1982	11	
		<i>Astronotus crassipinnis</i> (Heckel, 1840)	1;11	
		<i>Batrachops</i> sp.	11	
		<i>Chaetobranchiopsis orbicularis</i> (Steindachner, 1875)	1;11	
		<i>Chaetobranchius flavescens</i> Heckel, 1840	11	
		<i>Cichla monoculus</i> Spix, 1831	11	
		<i>Cichla ocellaris</i> Bloch & Schneider, 1801	1	
		<i>Cichlasoma boliviense</i> Kullander, 1983	1;11	
		<i>Crenicichla saxatilis</i> (Linnaeus, 1758)	1	PBI
		<i>Crenicichla johanna</i> Heckel, 1840	11	PBI
		<i>Crenicichla lepidota</i> Heckel, 1840	1	PBI
		<i>Crenicichla</i> cf. <i>semicineta</i> Steindachner, 1892	11	PBI
	<i>Heros</i> sp.	11		
	<i>Mesonauta festivus</i> (Heckel, 1840)	1;11		
	<i>Mikrogeophagus altispinosus</i> (Haseman, 1911)	1;11	syn. <i>Papiliochromis altispinosus</i>	
	<i>Satanoperca jurupari</i> (Heckel, 1840)	1;11		
	Eleotridae	<i>Eleotridae</i> sp.	11	
	Sciaenidae	<i>Pachypops trifilis</i> (Müller & Troschel, 1849)	11	
<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)		1;2;11		
Pleuronectiformes	Achiridae	<i>Achirus achirus</i> (Linnaeus, 1758)	11	
Rajiformes	Potamotrygonidae	<i>Potamotrygon hystrix</i> (Müller & Henle, 1841)	11	PBI
		<i>Potamotrygon</i> cf. <i>motoro</i> (Müller & Henle, 1841)	11	PBI
		<i>Potamotrygon</i> sp.	1;11	PBI, nueva especie a identificar?
Siluriformes	Ageneiosidae	<i>Ageneiosus breviflis</i> Valenciennes in C.V., 1840	11	
		<i>Ageneiosus dentatus</i> Kner, 1858	2;6;10;11	syn. <i>A. ucayalensis</i> Castelnau, 1855?
		<i>Ageneiosus madeirensis</i> Fischer, 1917	1;11	
		<i>Ageneiosus</i> sp.	11	nueva especie a identificar?
		<i>Ageneiosus ucayalensis</i> Castelnau, 1855	1;2;11	
	Aspredinidae	<i>Tympanopleura</i> sp.	11	
		<i>Amaralia</i> sp.	11	
	<i>Bunocephalus</i> sp.	1;11	nuevas especies a identificar? (3, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)	

## CAPÍTULO XII • PECES DE LAS LAGUNAS

## Anexo XII.1 Cont.

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones	
Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Auchenipterichthys thoracatus</i> (Kner, 1858)	1;2;11		
		<i>Auchenipterus nigripinnis</i> (Boulenger, 1895)	1;11		
		<i>Auchenipterus nuchalis</i> (Spix in Agassiz, 1829)	11		
		<i>Auchenipterus</i> sp.	1	nueva especie a identificar?	
		<i>Centromochlus</i> sp.	11	nuevas especies a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)	
		<i>Entomocorus benjamini</i> Eigenmann, 1917	1;11		
		<i>Epapterus dispilurus</i> Cope, 1878	1;11		
		<i>Epapterus</i> sp.	1	nueva especie a identificar?	
		<i>Parauchenipterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)	1;11		
		<i>Parauchenipterus</i> sp.	1	nueva especie a identificar?	
		<i>Parauchenipterus striatulus</i> (Steindachner, 1876)	11		
		<i>Tatia aulopygia</i> (Kner, 1858)	11		
		<i>Tracheliopterus coriaceus</i> Valenciennes in C.V., 1840	1;11		
		<i>Tracheliopterus maculosus</i> Eigenmann & Eigenmann, 1888	11		
		Callichthyidae	<i>Brochis britskii</i> Nijssen & Isbrücker, 1983	11	
			<i>Brochis multiradiatus</i> (Orcés-Villagomez, 1960)	11	
			<i>Brochis splendens</i> (Castelnau, 1855)	11	
			<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	11	
			<i>Corydoras acutus</i> Cope, 1872	11	PBI
			<i>Corydoras armatus</i> (Günther, 1868)	1;11	PBI
			<i>Corydoras bolivianus</i> Nijssen & Isbrücker, 1983	11	PBI
			<i>Corydoras latus</i> Pearson, 1924	11	PBI
			<i>Corydoras geryi</i> Nijssen & Isbrücker, 1983	11	PBI
			<i>Corydoras hastatus</i> Eigenmann & Eigenmann, 1888	1;11	PBI
			<i>Corydoras punctatus</i> (Bloch, 1794)	11	PBI
			<i>Corydoras</i> sp.	11	PBI
			<i>Corydoras treitlii</i> Steindachner, 1906	1	PBI
			<i>Dianema longibarbis</i> Cope, 1872	11	
			<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828)	1;11	
<i>Megalechis thoracata</i> (Valenciennes, 1840)	1;11				
Callophysidae	<i>Callophysus macropterus</i> (Lichtenstein, 1819)	1;11			
Cetopsidae	<i>Cetopsis</i> sp.	11	nueva especie a identificar?		
	<i>Hemicetopsis candiru</i> (Spix in Agassiz, 1829)	11			
	<i>Pseudocetopsis</i> sp.	11			
Doradidae	<i>Agamyxis flavopictus</i> (Steindachner, 1908)	1;11			
	<i>Anadoras weddellii</i> (Castelnau, 1855)	1;11			
	<i>Astrodoras asterifrons</i> (Heckel, 1855)	11			
	<i>Doras eigenmanni</i> (Boulenger, 1895)	11	PBI		
	<i>Doras fimbriatus</i> Kner, 1855	11	PBI		
	<i>Doras punctatus</i> Kner, 1855	11	PBI		
	<i>Doras</i> sp.	1;2;11	PBI, nueva especie a identificar?		
	<i>Megalodoras irwini</i> Eigenmann, 1925	11			
	<i>Opsodoras humeralis</i> (Kner, 1855)	2;11	PBI		
	<i>Opsodoras</i> sp.	11	PBI, nuevas especies a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)		
	<i>Opsodoras stübeli</i> (Steindachner, 1882)	11	PBI		
	<i>Oxydoras niger</i> (Valenciennes, 1821)	1;11	syn. <i>Pseudodoras niger</i> ?		
	<i>Platydoras costatus</i> (Linnaeus, 1766)	1;11			

## Anexo XII.1 Cont.

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones	
Siluriformes	Doradidae	<i>Pterodoras granulatus</i> (Valenciennes in C.V., 1833)	2;11		
		<i>Trachydoras atripes</i> Eigenmann, 1925	5;9;11		
		<i>Trachydoras paraguayensis</i> (Eigenmann & Ward, 1907)	1;11		
		<i>Trachydoras</i> sp.	2	nueva especie a identificar?	
	Hypophthalmidae		<i>Hypophthalmus edentatus</i> Spix in Agassiz, 1829	11	
			<i>Hypophthalmus marginatus</i> Valenciennes in C.V., 1840	11	
	Loricariidae: Ancistrinae		<i>Ancistrus temminckii</i> (Valenciennes in C.V., 1840)	1;11	PBI
			<i>Ancistrus</i> sp.	1;11	PBI, nueva especie a identificar?
			<i>Panaque</i> sp.	11	nuevas especie a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)
			<i>Peckoltia cf. arenaria</i> (Eigenmann & Allen, 1942)	11	
	Loricariidae: Hypoptopominae		<i>Hypoptopoma joberti</i> Regan, 1904	2	
			<i>Hypoptopoma</i> sp.	1;11	nueva especie a identificar? (Hypoptopomatinae sp. in Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)
			<i>Hypoptopoma thoracatum</i> Günther, 1868	1;11	
			<i>Otocinclus mariae</i> Fowler, 1940	11	
	Loricariidae: Hypostominae		<i>Aphanotorulus frankei</i> Isbrücker & Nijssen, 1983	11	
			<i>Cochliodon</i> sp.	11	nueva especie a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)
			<i>Hypostomus bolivianus</i> (Pearson, 1924)	11	PBI
			<i>Hypostomus chaparae</i> (Flower, 1940)	11	PBI
			<i>Hypostomus popoi</i> (Pearson, 1924)	11	PBI
			<i>Hypostomus emarginatus</i> Valenciennes in C.V., 1840	11	PBI
			<i>Hypostomus</i> sp.	11	PBI, nueva especie a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)
			<i>Liposarcus disjunctivus</i> Weber, 1991	11	
<i>Glyptoperichthys lituratus</i> (Kner, 1854)			11		
<i>Glyptoperichthys gibbiceps</i> (Kner, 1854)			1;		
<i>Glyptoperichthys</i> sp.	1	nueva especie a identificar?			
Loricariidae: Loricariinae		<i>Farlowella</i> sp.	11	nueva especie a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)	
Loricariidae: Loricariinae		<i>Hemiodontichthys acipenserinus</i> Kner, 1853	1;11		
		<i>Loricaria cf. simillima</i> Regan, 1904	1;11		
		<i>Loricariichthys maculatus</i> (Bloch, 1794)	1;11		
		<i>Loricariichthys</i> sp.	1;11	nueva especie a identificar?	
		<i>Planiloricaria cryptodon</i> (Isbrücker, 1971)	11		
		<i>Pterosturisoma microps</i> (Eigenmann & Allen, 1942)	11		
		<i>Rineloricaria beni</i> (Pearson, 1924)	11		
		<i>Rineloricaria lanceolata</i> (Günther, 1868)	11		
		<i>Rineloricaria phoxocephala</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	2		

## CAPÍTULO XII • PECES DE LAS LAGUNAS

## Anexo XII.1 Cont.

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones		
Siluriformes	Loricariidae: Loricariinae	<i>Rineloricaria</i> sp.		1;11 nueva especie a identificar?		
		<i>Sturisoma nigrirostrum</i> Fowler, 1939		2; 11		
	Loricariidae: Scoloplacinae					
		<i>Scoloplax</i> sp.		11		
Pimelodidae		<i>Brachyplatystoma filamentosum</i> (Lichteinstein, 1819)		1;11		
		<i>Brachyplatystoma flavicans</i> (Castelnau, 1855)		11		
		<i>Hemisorubim platyrhynchos</i> (Valenciennes in C.V., 1840)		6;11		
		<i>Leiarius marmoratus</i> (Gill, 1870)		11		
		<i>Megalonema platanum</i> (Günther, 1880)		11		
		<i>Microglanis</i> sp.		11		
		<i>Paulicea lutkeni</i> (Steindachner, 1875)		11		
		<i>Phractocephalus hemiliopterus</i> (Bloch & Schneider, 1801)		1;11		
		<i>Pimelodella cristata</i> (Müller & Troschel, 1848)		11	PBI	
		<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes in C.V., 1840)		11	PBI	
		<i>Pimelodella mucosa</i> Eigenmann & Ward, 1907		3;11	PBI	
		<i>Pimelodella serrata</i> Eigenmann, 1917		11		
		<i>Pimelodella</i> sp.		1	PBI	
		<i>Pimelodina flavipinnis</i> Steindachner, 1876		11		
		<i>Pimelodus</i> gr. <i>maculatus-blochi</i>		1;2;11		
		<i>Pimelodus ornatus</i> (Kner, 1857)		11		
		<i>Pinirampus pirinampu</i> (Spix in Agassiz, 1829)		11		
		<i>Platysilurus barbatus</i> Haseman, 1911		1;2;11		
		<i>Pseudopimelodus</i> sp.		11	nueva especie a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)	
				<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i> (Linnaeus, 1766)		1;11
				<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i> (Valenciennes in C.V., 1840)		11
				<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)		11
				<i>Rhamdia</i> sp.		11 nueva especie a identificar?
		<i>Sorubim lima</i> (Schneider, 1801)		1;2;6;10;11		
		<i>Sorubimichthys planiceps</i> (Agassiz, 1829)		6;11		
Trichomycteridae		<i>Apomatoceus</i> sp.		11		
		<i>Gyrinurus batrachostoma</i> Ribeiro, 1912		11		
		<i>Homodiatus</i> cf. <i>maculatus</i> (Steindachner, 1879)		11		
		<i>Homodiatus</i> sp.		11	nueva especie a identificar?	
		<i>Ochmacanthus</i> sp.		11	nueva especie a identificar?	
		<i>Pseudostegophilus nemurus</i> (Günther, 1868)		11		
		<i>Vandellia cirrhosa</i> Valenciennes in C.V., 1846		11		
		<i>Vandellia hasemani</i> Eigenmann, 1918		11		
		Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795		11

Las referencias corresponden a las siguientes fuentes:

1. Castello (Estación Biológica del Beni); 2. Dos Santos (Confluencia Río Mamoré y Río Itenez); 3. Eigenmann & Ward (1907) en Fowler (1940, Berlin); 4. Eigenmann (1915) en Fowler (1940, Berlin); 5. Eigenmann (1925) en Fowler (1940, Berlin); 6. Fisher (1917) en Fowler (1940, Berlin); 7. Fowler (1948, Alcoaça, Berlin); 8. Eigenmann (1915) en Fowler (1948, Alcoaça, Berlin); 9. Eigenmann (1925) en Fowler (1948, Alcoaça, Berlin); 10. Fisher (1917) en Fowler (1948, Alcoaça, Berlin); 11. Lauzanne *et al.* (1991, Trinidad, Yucumo). PBI= dificultad en la identificación.

Diversidad biológica en la llanura de inundación del

# Río Mamoré

*Marc Pouilly | Stephan G. Beck | Mónica Moraes R. y Carla Ibañez (Editores)*



*Importancia  
ecológica de la  
dinámica fluvial*

Diversidad biológica en la llanura de inundación del

# Río Mamoré

*Importancia ecológica de la dinámica fluvial*

*Marc Pouilly | Stephan G. Beck | Mónica Moraes R. y Carla Ibañez (Editores)*



---

FUNDACIÓN SIMÓN I. PATIÑO

Título original	Diversidad biológica en la llanura de inundación del Río Mamoré. Importancia ecológica de la dinámica fluvial.
Editores científicos	Marc Pouilly, Stephan G. Beck, Mónica Moraes R. y Carla Ibañez
Cita bibliográfica	Pouilly M., S.G. Beck, M. Moraes R. y C. Ibañez 2004. Diversidad biológica en la llanura de inundación del Río Mamoré. Importancia ecológica de la dinámica fluvial. Centro de Ecología Simón I. Patiño, Santa Cruz, Bolivia. 383 p.
Primera edición en español	No está permitida la reproducción total o parcial de este libro, ni su tratamiento informático, ni la transmisión en ninguna forma ya sea electrónica, mecánica, por fotocopia, por registro u otros métodos, sin el permiso previo y por escrito de los titulares de derechos de autor.
Derechos reservados	2004 Centro de Ecología Simón I. Patiño   <i>Departamento de Difusión</i>
ISBN	99905-0-564-0
Depósito Legal	8-1-962-04
Editorial	Centro de Ecología Simón I. Patiño- <i>Departamento de Difusión</i>
Coordinación y revisión	Carmiña Montoya Köster y Christian Bomblat
Diagramación	María Gracia Sarabia Alanis
Fotografía cubierta	Meandro abandonado cerca del Río Mamoré   <i>Marc Pouilly</i>
Impresión	Imprenta Sirena, Santa Cruz - Bolivia