

Factores que condicionan la estructura de la comunidad de peces en la cuenca alta del río Chipiriri, Cochabamba, Bolivia

Environmental factors conditioning fish assemblage structure in the Chipiriri River basin (Cochabamba, Bolivia)

**ARTÍCULO
CIENTÍFICO/
RESEARCH
ARTICLE**

Citación/ Citation: Zubieta J., Bigorne R., Camacho J., Carvajal-Vallejos F.M., De La Barra E., Ibañez C., Moya N., Rivero M., Tedesco P., Oberdorff T. (2020). Factores que condicionan la estructura de la comunidad de peces en la cuenca alta del río Chipiriri, Cochabamba, Bolivia. *Hidrobiología Neotropical y Conservación Acuática*, 1 (1): 9-25

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

Copyright: © Editorial INIA

Acceso abierto/Open access article



José ZUBIETA^{1*}, Remy BIGORNE², Jimena CAMACHO¹, Fernando M. CARVAJAL-VALLEJOS^{1,3,4}, Evans DE LA BARRA¹, Carla IBAÑEZ⁵, Nabor MOYA⁶, Mirtha RIVERO¹, Pablo TEDESCO², Thierry OBERDORFF²

¹Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos, Universidad Mayor de San Simón. Calle Sucre y Parque La Torre s/n, Cochabamba, Estado Plurinacional de Bolivia.

²UMR EDB, IRD 253, CNRS 5174, UPS. Universidad Paul Sabatier, 118 route de Narbonne F-31062 Toulouse, Francia.

³Asociación FAUNAGUA (Institute for Applied Research on Aquatic Resources). Av. Max Fernández s/n, zona Arocagua Norte, Cochabamba, Estado Plurinacional de Bolivia.

⁴ECOSINTEGRALES (Ecological Research and Integral Services for Sustainable Development and Nature Conservation). Calle Carlos Müller 211, Cochabamba, Estado Plurinacional de Bolivia.

⁵Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés. Calle 27 - Cota Cota, La Paz, Estado Plurinacional de Bolivia.

⁶Instituto Experimental de Biología "Luis Adam Briañon", Universidad Mayor, Real y Pontificia de San Francisco Xavier de Chuquisaca, Estado Plurinacional de Bolivia

* Autor para la correspondencia: pp_zubiet@yahoo.com

RESUMEN

Analizamos los factores que determinan la estructura de las comunidades de peces en pequeños arroyos tropicales de la cuenca alta del río Chipiriri (cuenca del río Mamoré, Madera, Amazonas). Se identificaron las variables que condicionan la riqueza, densidad, biomasa y los grupos tróficos de las especies de peces. Usando un equipo de pesca eléctrica, colectamos las muestras en 36 sitios uniformemente distribuidos en la cuenca alta del río Chipiriri. Las colectas se realizaron durante la época seca (entre mayo y octubre) de los años 2004 a 2006. Los resultados muestran que la estructura de la comunidad de peces en estos arroyos está condicionada por cuatro factores: estacionalidad, profundidad, ancho del cauce y porcentaje de cobertura vegetal.

Palabras clave: Ensamblaje de peces, riqueza de especies, gremios tróficos, arroyos tropicales, Cuenca Amazónica

ABSTRACT

We review environmental factors potentially structuring fish assemblages in the Chipiriri River basin (Madeira River, Amazon basin). Thirty-six sites in streams evenly distributed over the river basin (16°40'S, 65°25'W - 17°00'S, 65°15'W) were sampled by electrofishing during the dry seasons (May – October) of 2004, 2005 and 2006. We further analyzed the effects of environmental factors on assemblage richness, biomass, density and trophic structure. Our results indicate that canopy cover, mean depth, mean width and intermittency are the main factors conditioning fish assemblages within this small river basin.

Keywords: Fish assemblages, species richness, trophic guilds, tropical streams, Amazon Basin.

INTRODUCCIÓN

Determinar el efecto de los gradientes ambientales continuos sobre la estructura de las comunidades, y diferenciar los efectos naturales de los antropogénicos es de gran interés para la ecología, principalmente desde el punto de vista del manejo medioambiental (Schlosser 1982, Kamdem Toham & Teugels 1998, Tejerina-Garro *et al.* 2005). Existen varios estudios sobre el efecto de estos gradientes ambientales sobre la estructura de las comunidades de peces en arroyos de zonas templadas (Vannote *et al.* 1980; Matthews & Robison 1998, Tejerina-Garro *et al.* 2005), y de grandes ríos neotropicales sometidos a regímenes de pulsos de inundación (Rodríguez & Lewis 1994, 1997). Sin embargo, son pocas las investigaciones realizadas en pequeños arroyos de zonas tropicales (p.e. Angermeier & Karr 1983, Kamdem Toham & Teugels 1998, Abes & Agostinho 2001, Bojsen & Barriga 2002, Pouilly *et al.* 2006, Ibañez *et al.* 2007, 2009).

El efecto de los gradientes ambientales naturales sobre la estructura y función de las comunidades de peces ha sido demostrado para zonas templadas como tropicales (Ibañez *et al.* 2009) y a diferentes niveles, incluyendo: patrones regionales en la distribución de especies (Hawkes *et al.* 1986, Hughes & Gammon 1987, Whittier *et al.* 1988), cambios morfológicos en la secuencia poza-rabión (Schlosser 1982, Angermeier & Schlosser 1989, Bart 1989, Rahel & Hubert 1991), cambios temporales en la morfología del cauce y disponibilidad de recursos (Schlosser 1982, Paller 1994), la segregación de microhábitats entre pozas o rabiones (Moyle & Vondracek 1985, Grossman *et al.* 1987, Lobb & Orth 1991, Langeani *et al.* 2005), y cambios longitudinales en la composición de la comunidad a lo largo de un arroyo (Mazzoni & Lobón-Cerviá 2000; Abes & Agostinho 2001, Pouilly *et al.* 2006, Ibañez *et al.* 2007a, 2009).

Sin embargo, a pesar de la intensa y continua deforestación en zonas tropicales, la información sobre su impacto en las comunidades de organismos que habitan en los arroyos de estas regiones es escasa. Algunos estudios han mostrado relaciones entre la deforestación y la estructura de las comunidades de peces, pero existe una dificultad básica para distinguir los efectos de gradientes naturales de los antrópicos (Angermeier & Karr 1983, Burcham 1988, Lyons *et al.* 1995, Castro & Casatti 1997, Kamdem Toham & Teugels 1998, Bojsen & Barriga 2002). La alteración de la cobertura vegetal podría afectar a las comunidades, modificando el hábitat, la temperatura interna del arroyo, la producción primaria, el ingreso de aporte de energía a partir de la vegetación ribereña, y la cadena trófica, ya que gran cantidad de especies de peces dependen de fuentes alóctonas de alimento en este tipo de cuerpos de agua (Angermeier & Karr 1983, Burcham 1988, Gregory *et al.* 1991, Bojsen & Barriga 2002).

La estructuración espacial de los grupos tróficos en los arroyos puede explicarse a partir del concepto de la serie continua del río (River Continuum Concept), originalmente desarrollado para invertebrados acuáticos (Vannote *et al.* 1980). Este concepto postula que la disponibilidad de recursos cambia gradualmente a lo largo de un gradiente desde río arriba hacia río abajo, con una influencia en la composición trófica de las comunidades. Las cabeceras son influenciadas principalmente por la vegetación ribereña que aporta grandes cantidades de materia orgánica alóctona, reduce el ingreso de luz y limita la producción autotrófica. Esto condiciona que la comunidad de peces se componga principalmente por especies insectívoras. Mientras mayor el tamaño del río, aumenta la producción primaria y la cantidad de partículas finas de materia orgánica, lo cual incrementa la proporción de omnívoros y herbívoros en ríos medianos, y de ictiófagos en ríos más grandes (Lowe-McConnell 1975, Rahel & Hubert 1991, Ibañez *et al.* 2007b, 2009).

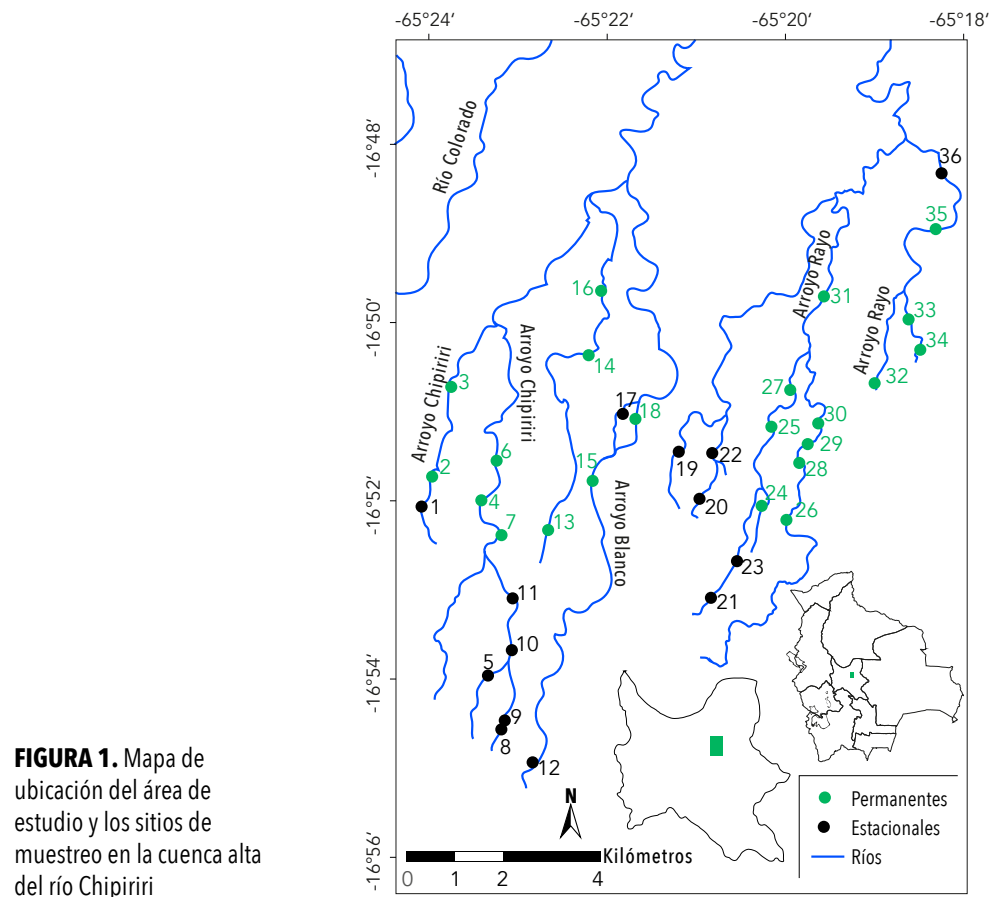
En este contexto, la presente investigación tuvo por objeto determinar los efectos de diferentes variables ambientales sobre la estructura de comunidades de peces en arroyos relativamente bien conservados del piedemonte andino en Bolivia (Cuenca Amazónica) que en la actualidad están siendo deforestados progresivamente.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en pequeños arroyos tropicales de primer y segundo orden (Strahler 1957), que se originan en el piedemonte de la Cordillera Oriental de los Andes entre 16°40'S, 65°25'W y 17°00'S, 65°15'W, y que conforman la cuenca alta del río Chipiriri (Fig.1). El área está ubicada en la zona más lluviosa de Bolivia. Presenta un bioclima termotropical inferior pluvial hiperhúmedo, con una precipitación anual de 4 000 a 5 000 mm distribuida en dos períodos: entre noviembre y abril (promedio mensual próximo a 500 mm), y entre mayo y octubre (promedio mensual de 150 mm). La temperatura promedio es de 24 a 26 °C, registrándose las temperaturas mínimas entre los meses de abril y septiembre, y máximas entre octubre y marzo. La

zona de estudio se desarrolla sobre las llanuras aluviales amazónicas, con terrazas de inundación sub-recientes y antiguas, presentando un relieve plano a ligeramente inclinado hacia el este, con pendientes de 2 a 5% y una elevación próxima a los 200 msnm (PRAEDAC 2005).



La zona pertenece al Distrito Biogeográfico Amazónico del Chapare, cuyos ecosistemas vegetales pueden clasificarse como Selvas Pluviales Amazónicas de Tierra Firme del Chapare (Chapare Upland Amazonian Rainforest) con la macroserie vegetal de la granadilla (*Talauma boliviana*) y del charque (*Eschweilera coriacea*). En la actualidad estos bosques están reducidos a enclaves aislados más o menos intervenidos. Los ambientes acuáticos pertenecen al nivel del Piedemonte Andino del sector de la Cuenca Andina de los ríos Chapare – Ichilo, en la Hidrocoregión de la Cordillera Oriental (Navarro & Maldonado 2002).

Selección y delimitación de los puntos de colecta

En base a mapas escala 1:50 000 y 1:100 000 del Instituto Geográfico Militar y visitas de campo, se seleccionaron 36 puntos de muestreo de fácil acceso uniformemente distribuidas en el área (Fig. 1). Una vez seleccionada la estación de muestreo se delimitó un tramo del arroyo que contenga la secuencia de facies completas, de poza y rabión, o poza y plano (ver Tedesco *et al.* 2007 para una descripción completa).

Colecta de peces

Los peces fueron colectados durante la época seca (mayo a octubre) de los años 2004, 2005 y 2006. La colecta consistió en la delimitación de un área con redes de nylon (0,25 cm de acoplamiento entre nudos) donde se aplicaron dos episodios de pesca eléctrica usando un equipo marca EFCO modelo FEG 8000 (Industria Alemana). El método de dos episodios de pesca eléctrica permitió realizar estimaciones confiables de abundancia y riqueza. El 70% (± 9 Desviación Estándar-DE) de los peces y el 90% (± 9 DE) de las especies fueron capturadas en el primer episodio, lo que demostró la eficiencia del procedimiento (Cattaneo *et al.* 2000).

Los peces capturados fueron fijados en formol 10% y trasladados al laboratorio para ser contados, pesados e identificados al nivel taxonómico más bajo (Anexo 2). Cuando se capturaron más de 30 ejemplares de una especie conocida en un sitio, los restantes fueron devueltos vivos al agua después de ser contabilizados y pesados. La riqueza, densidad (individuos 100 m⁻²) y biomasa (gr m⁻²) de cada especie fueron estimadas usando el método de Zippin (Zippin 1958).

Determinación de gremios tróficos

Las especies fueron asignadas a cuatro grupos o gremios tróficos: detritívoros-herbívoros (D-H), ictiófagos (I), invertívoros (In) y omnívoros (O) según determinaciones de De Melo *et al.* (2004), Ibañez *et al.* (2007b), Pouilly *et al.* (2006) y Winemiller & Adite (1997) (Anexo 2).

Colecta de variables ambientales

Se determinaron ocho variables ambientales: la intermitencia o estacionalidad (ríos secos durante una parte del año), la distancia a la fuente (km), el porcentaje de cobertura vegetal, la profundidad (cm), la velocidad de la corriente (m s⁻¹), el número de refugios, el tipo de sustrato y el ancho del arroyo (m) (Anexo 1).

La estacionalidad o intermitencia fue considerada como variable categórica, se asignó el valor de 1 a los arroyos intermitentes, y 0 a los permanentes. La distancia a la fuente fue determinada con un mapa a escala 1:10 000 visualizado en el programa ArcView Gis 3.2.

La cobertura vegetal fue estimada usando un densiómetro esférico forestal (Modelo – A Robert E. Lemmons). Cada cinco metros se realizaron transectos

perpendiculares al cauce a lo largo de la zona delimitada para la colecta, se midió la cobertura en tres puntos: ambas orillas y al centro; en cada punto se realizaron cuatro lecturas, una en dirección a cada punto cardinal, el porcentaje de la cobertura vegetal asignado a cada punto fue el promedio de todas estas medidas.

Las variables de hábitat fueron medidas cada 5 m realizando transectos perpendiculares a la corriente. En cada transecto, se midió la profundidad y velocidad cada metro con un flujómetro Global Water FP 101. Visualmente, se identificó y contó el número de refugios para los peces (p.e. árboles caídos y/o grandes raíces), y se estimó el sustrato dominante siguiendo la escala granulométrica de Wentworth para calcular el índice de diversidad de sustrato (índice de Shannon –Wiener). El ancho del río se determinó promediando la longitud de cada transecto.

Análisis de datos

Todas las variables dependientes e independientes no porcentuales fueron normalizadas usando la función \log_{10} . Las variables porcentuales fueron normalizadas con la función arcoseno de la raíz cuadrada del valor.

Se realizó un análisis de correlación simple para determinar si existía algún grado de asociación entre las variables ambientales.

El programa CANOCO fue utilizado para realizar un análisis de correspondencia canónica (CCA) y conocer la relación entre la presencia de especies y los factores ambientales. En el mismo programa, se realizó un análisis de redundancia (RDA) para conocer la relación entre abundancia y biomasa de las especies con los factores ambientales.

Para determinar el efecto de las variables ambientales sobre la riqueza, la abundancia, la biomasa total y las de los grupos tróficos, se usó la opción “stepwise” opción “forward” del análisis de regresión múltiple (General Linear Models, GLM), con un $p \leq 0.05$ del programa Systat. El cuadrado de cada una de las variables seleccionadas fue incluido para determinar posibles efectos cuadráticos.

RESULTADOS

Caracterización de los ambientes acuáticos

Los arroyos muestreados se caracterizaron por secuencias de facies entre pozas, rabiones y/o rápidos. El sustrato fue variado, alternando entre uno grueso que determina numerosos microhábitats, y uno fino que se acumula en lugares de poca velocidad. De los 36 arroyos estudiados 14 fueron intermitentes o estacionales.

Composición de la ictiofauna

Se capturaron 17 263 individuos, pertenecientes a 69 especies, 24 familias y 7 órdenes (Anexo 2). El orden más importante fue Characiformes que representó el 54% de la riqueza, 78% de la abundancia y 71% de la biomasa. Le siguió el

orden Siluriformes con un 31% de la riqueza, 9% de la abundancia y 17% de la biomasa. El orden Perciformes representó 6% de la riqueza, 12% de la abundancia y 11% de la biomasa. Los órdenes Gymnotiformes, Cypriniformes, Beloniformes y Synbranchiformes presentaron menores proporciones. Las dos familias más importantes fueron Characidae (34% de la riqueza, 71% de la abundancia y 48% de la biomasa), y Cichlidae (8% de la riqueza, 12% de la abundancia y 11% de la biomasa). Los valores para las 22 familias restantes fueron relativamente bajos.

Astyanax abramis fue la especie de mayor abundancia (25%) y mayor biomasa (37%). Los principales valores de abundancia correspondieron a varias especies de pequeño porte como *Odontostilbe dierythra* (12%), *Hemigrammus cf. lunatus* (8%), *Phenacogaster pectinatus* (6%), *Apistogramma sp.*(5%), *Astyanax lineatus* (5%). Por el contrario, los principales valores de biomasa se distribuyeron entre algunas especies medianas como *Prochilodus nigricans* (11%), *Rhamdia quelen* (9%), *Crenicichla semicineta* (7%) y *Ancistrus dubius* (5%).

Relación entre las variables ambientales

El análisis de correlación entre variables ambientales (Tabla 1) mostró asociaciones fuertes entre la profundidad de los arroyos y el número de refugios (correlación 0.65), y entre el ancho del arroyo y la distancia a la fuente (correlación 0.55). Debido a estas fuertes relaciones se eliminaron de los análisis el número de refugios y la distancia a la fuente, ya que la profundidad y el ancho de los arroyos tienen medidas más confiables y explican mejor la estructura de las comunidades de peces.

TABLA 1. Correlación entre las variables ambientales de los sitios colectados en los arroyos de la cuenca alta del río Chipiriri

Variables	Correlación (r)
Profundidad - Refugios	0.646
Ancho - Distancia a la fuente	0.545
Profundidad - Sustrato	-0.479
Sustrato - Refugios	-0.388
Ancho - Sustrato	0.354
Profundidad - Velocidad	-0.346
Ancho - Refugios	0.292
Velocidad - Sustrato	0.24
Sustrato - Distancia a la fuente	0.238
Velocidad - Refugios	-0.232
Ancho - Velocidad	0.209
Ancho - Profundidad	0.172
Velocidad - Distancia a la fuente	0.164
Refugios - Distancia a la fuente	0.119
Profundidad - Distancia a la Fuente	-0.002

Relación entre variables ambientales y presencia de especies

Según los resultados del CCA, la varianza acumulada de la relación entre las variables ambientales y biológicas puede ser explicada en un 58% por los dos primeros ejes (36% y 22%). La correlación especie-ambiente fue alta para ambos ejes (91 y 86%, respectivamente). La prueba de permutaciones de Monte Carlo indica que la presencia de las especies no se explica por el azar. El primer eje está representado principalmente por la profundidad, el segundo por el ancho y la intermitencia. En la parte derecha del diagrama (Fig. 2) se sitúan los arroyos más profundos, donde predominaron especies como *Pterobunocephalus depressus* (pde), *Brachychalcinus copei* (bco) y *Carnegiella myersi* (cmy). En el cuadrante superior izquierdo se sitúan los pequeños arroyos intermitentes, en los que dominan las especies *Hypostomus gr. cochliodon* (hco), *Corydoras napoensis* (cna) y *Gymnocorymbus sp.* (gsp). En el cuadrante inferior izquierdo se sitúan los arroyos permanentes más anchos, en los que se encuentran especies como *Pimelodella mucosa* (pmu) y *Astyanax abramis* (aab).

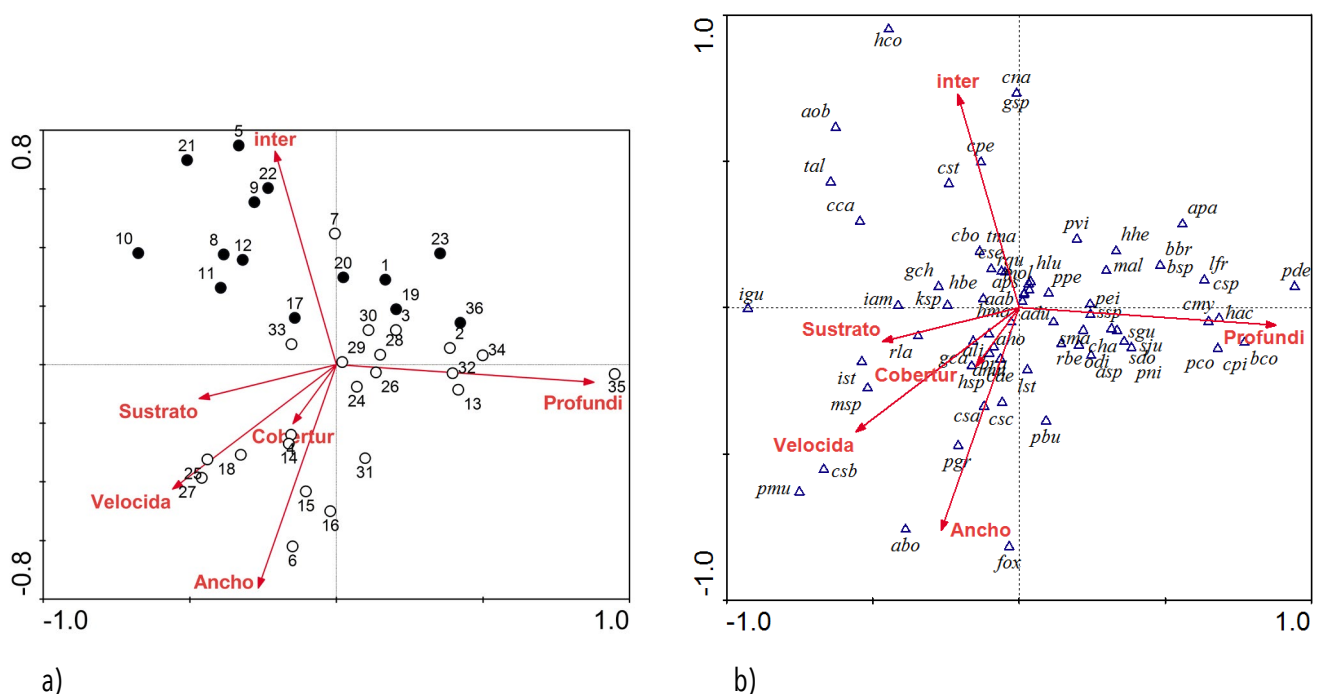


FIGURA 2. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) entre la distribución de la ictiofauna y las variables ambientales: a) Biplot de los sitios y las variables ambientales; los círculos llenos representan los sitios intermitentes (o estacionales), los círculos vacíos los sitios permanentes. b) Biplot entre especies y variables ambientales. Código de especies en Anexo 2.

El análisis de regresión múltiple muestra que la riqueza total de especies está condicionada por dos variables: la intermitencia o estacionalidad, y el porcentaje de cobertura vegetal (Tabla 2). En arroyos estacionales, la riqueza de especies es menor que en arroyos permanentes (coef. =-0.15 y $p < 0.01$), el número de especies de peces aumenta a medida que incrementa la cobertura vegetal hasta alcanzar cierto nivel, a valores mayores de cobertura vegetal el número de especies disminuye (porcentaje de cobertura vegetal coef.=6.19 $p < 0.01$ y % porcentaje del cuadrado de la cobertura vegetal coef.=-2.88 $p < 0.01$)

TABLA 2. Análisis de Regresión Múltiple GLM (General Linear Models), modelo Stepwise, opción Forward con $p \leq 0.05$

	Riqueza Total		Abundancia Total		Biomasa Total	
	$r^2=0.56$		$r^2=0.29$		$r^2=0.50$	
	coef.	p	coef.	p	coef.	p
Estacionalidad o intermitencia	-0.15	<0.01	-	-	-0.64	<0.01
% de cobertura vegetal	6.19	0.01	-1.24	<0.01	-1.13	0.02
% de cobertura vegetal al cuadrado	-2.88	0.01	-	-	-	-

Relación entre variables ambientales y abundancia de especies

El RDA permite apreciar que la varianza acumulada de la relación entre las variables ambientales y biológicas puede ser explicada en un 89% por los dos primeros ejes (65% y 24%). La correlación abundancia-ambiente fue alta para ambos ejes (78 y 61%, respectivamente). La prueba de permutaciones de Monte Carlo sugirió que la distribución de la abundancia de las especies no se debe al azar. El primer eje está representado principalmente por la intermitencia y el ancho del arroyo. A la izquierda del diagrama (Fig. 3), se sitúan los pequeños arroyos intermitentes caracterizados por la presencia de especies como *Creagrutus pearsoni* (cpe), *Corydoras cf. stenocephalus* (cst) y *Pyrrulina vittata* (pvi). A la derecha se sitúan los arroyos más grandes y permanentes caracterizados por especies como *Astyanax abramis* (aab,) *Leporinus striatus* (lst) y *Characidium sp. A* (csa). El segundo eje está representado principalmente por la profundidad y la velocidad. En la parte inferior del diagrama se sitúan los arroyos poco profundos y rápidos donde son comunes especies como *Callichthys callichthys* (cca) y *Hemibrycon sp.* (hsp). En la parte superior se encuentran los arroyos lentos y profundos dominados por especies como *Odontostilbe dierytrura* (odi) *Acestrorhynchus pantaneiro* (apa) y *Brachychalcinus copei* (bco).

El análisis de regresión múltiple muestra que la abundancia de los peces está relacionada al porcentaje de cobertura vegetal. La abundancia de peces disminuye a medida que aumenta la cobertura vegetal (Coef =-1.24 y $p < 0.01$) (Tabla 2).

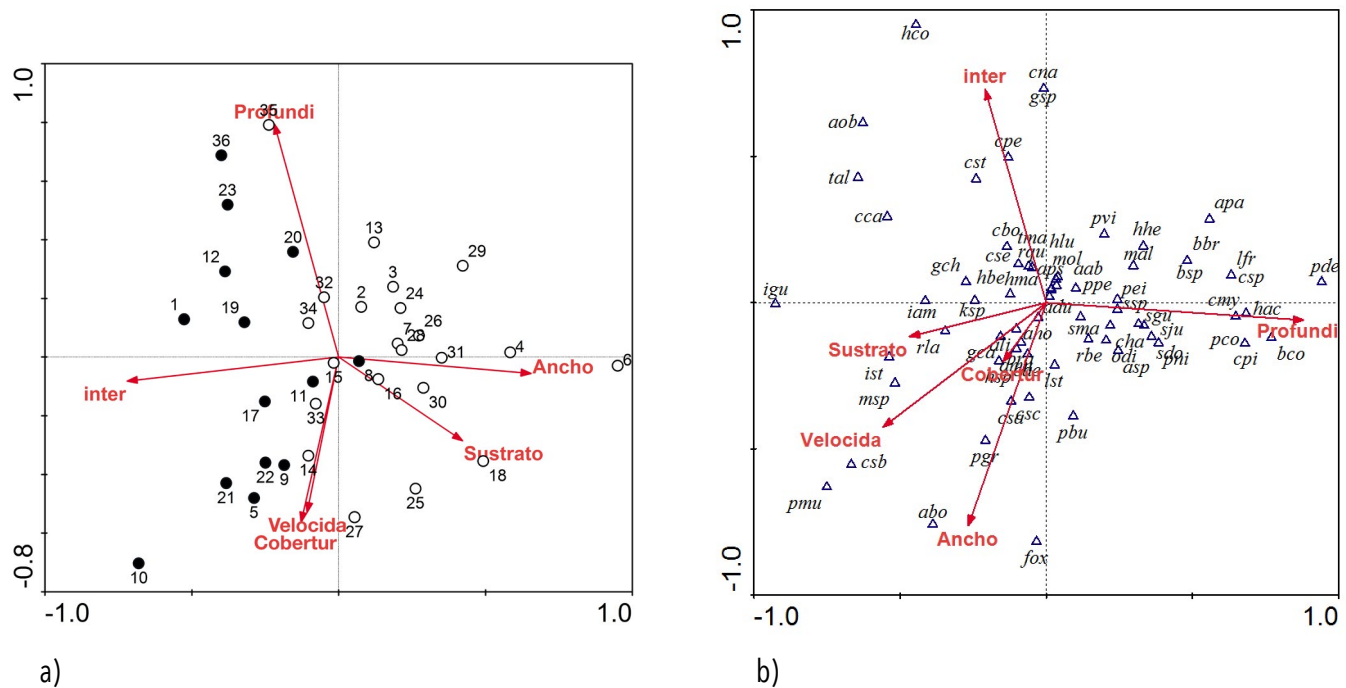


FIGURA 3. Análisis de Redundancia (RDA) de la abundancia de la ictiofauna y las variables ambientales: a) Biplot de los sitios y las variables ambientales. Los círculos llenos representan los sitios intermitentes o estacionales, los círculos vacíos los sitios permanentes. b) Biplot entre especies y variables ambientales. Código de especies en Anexo 2.

Relación entre variables ambientales y biomasa de peces

El RDA con la biomasa de peces muestra que la varianza acumulada de la relación entre las variables ambientales y biomasa puede ser explicada en un 39% por los dos primeros ejes, 30 % por el primer eje y 8 % por el segundo. La correlación biomasa-ambiente fue de 79% para el primer eje y 48% para el segundo. La prueba de permutaciones de Monte Carlo indicó que la distribución de la biomasa de las especies no está influenciada por el azar. El primer eje del RDA estuvo representado principalmente por la intermitencia y el ancho del arroyo. En la parte izquierda del diagrama están los pequeños arroyos intermitentes (Fig. 4), caracterizados por la presencia de *Hypostomus* gr. *Cochliodon* (hco), *Creagrutus pearsoni* (cpe) y *Tyttocharax* cf. *madeirae* (tma). A la derecha se ven los grandes arroyos permanentes con especies como *Astyanax abramis* (aab), *Crenicichla* cf. *semicineta* (cse) y *Parodon* cf. *buckleyi* (pbu). El segundo eje está representado principalmente por la profundidad, por lo que en el cuadrante superior se ubican los arroyos más profundos caracterizados por especies como *Acestrorhynchus* cf. *pantaneiro* (apa), *Prochilodus nigricans* (pni) y *Brachychalcinus copei* (bco).

El análisis de regresión múltiple mostró que la biomasa de peces está condicionada por dos factores ambientales, la intermitencia o estacionalidad, y el porcentaje de cobertura vegetal. La biomasa es mayor en los arroyos permanentes y disminuye a medida que se incrementa el porcentaje de cobertura vegetal (Tabla 2).

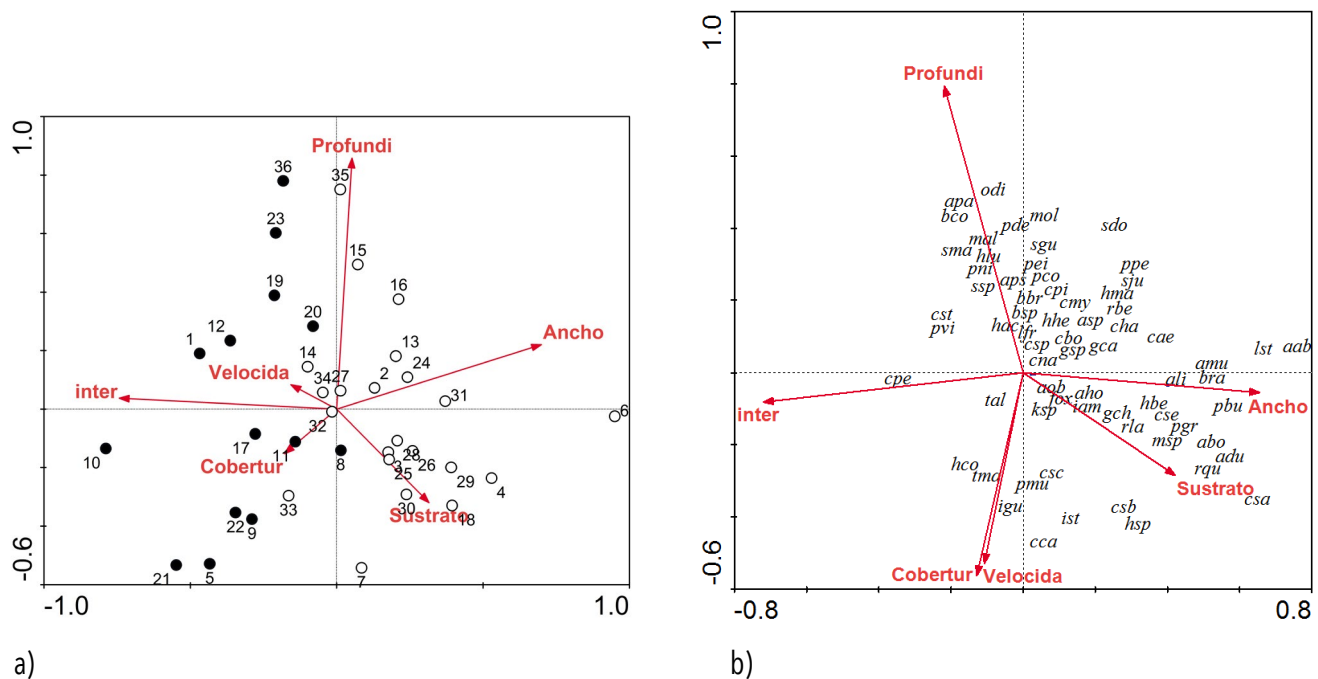


FIGURA 4. Análisis de Redundancia (RDA) de la biomasa de la ictiofauna y las variables ambientales: a) Biplot de los sitios y las variables ambientales. Los círculos llenos representan los sitios intermitentes o estacionales, los círculos vacíos los sitios permanentes. b) Biplot entre especies y variables ambientales. Código de especies en Anexo 2.

Estructura trófica de la comunidad

Las 69 especies capturadas fueron separadas en 4 grupos tróficos, 41% invertívoros, 30% omnívoros, 21% detritívoros- herbívoros y 8% ictiófagos.

El análisis de regresión múltiple entre grupos tróficos y variables ambientales, mostró que cuatro de las seis variables analizadas determinaron la riqueza, abundancia y biomasa de los diferentes grupos tróficos. Estas variables fueron la intermitencia, el porcentaje de cobertura vegetal, la profundidad y el ancho de los arroyos (Tabla 3).

En los resultados se puede observar que los sitios permanentes tienen una mayor abundancia y biomasa de peces detritívoros-herbívoros y omnívoros, y una mayor biomasa de ictiófagos. A medida que aumenta el porcentaje de cobertura vegetal disminuyen la riqueza, abundancia y biomasa de detritívoros-herbívoros, así como la abundancia de ictiófagos. La riqueza de invertívoros y la biomasa de omnívoros incrementa con el aumento del porcentaje de cobertura vegetal pero si la cobertura vegetal incrementa mucho más, estas disminuyen. Si el ancho de los arroyos aumenta, disminuye la riqueza de detritívoros-herbívoros, invertívoros y omnívoros. Por otro lado a medida que la profundidad de los arroyos aumenta se incrementa la riqueza de los ictiófagos y de los detritívoros-herbívoros, la biomasa de los omnívoros y de los ictiófagos (Tabla 3).

TABLA 3. Análisis de Regresión Múltiple GLM (General Linear Models), modelo Stepwise, opción Forward con $p \leq 0.05$, para los grupos tróficos.

	Riqueza		Abundancia		Biomasa	
	Coef.	p	Coef.	p	Coef.	p
DETRITÍVOROS Y HERBÍVOROS	$r^2=0.32$		$r^2=0.35$		$r^2=0.52$	
Estacionalidad o intermitencia	-	-	-0.33	0.05	-0.83	<0.01
Ancho del arroyo	-0.39	0.04	-	-	-	-
Profundidad del arroyo	0.30	0.01	-	-	-	-
% de cobertura vegetal	-0.40	0.03	-2.02	<0.01	-1.84	0.01
ICTIÓFAGOS	$r^2=0.18$		$r^2=0.14$		$r^2=0.14$	
Profundidad del arroyo	0.28	0.01	-	-	1.447	0.24
% de cobertura vegetal	-	-	-0.679	0.024	-	-
INVERTÍVOROS	$r^2=0.394$		$r^2=0.13$		$r^2=0.16$	
Estacionalidad o intermitencia	-	-	-	-	-0.457	0.015
Ancho del arroyo	-0.55	<0.01	-	-	-	-
% de cobertura vegetal	5.15	0.03	-1.143	0.033	-	-
% de cobertura vegetal al cuadrado	-2.42	0.02	-	-	-	-
OMNÍVOROS	$r^2=0.58$		$r^2=0.36$		$r^2=0.68$	
Estacionalidad o intermitencia	-	-	-0.248	0.01	-0.545	<0.01
Profundidad del arroyo	-	-	-	-	0.637	0.015
Ancho del arroyo	-0.65	<0.01	-	-	-	-
% de cobertura vegetal	-0.35	<0.01	-1.061	<0.01	14.738	0.03
% de cobertura vegetal al cuadrado	-	-	-	-	-7.084	0.02

DISCUSIÓN

Composición de la ictiofauna

La ictiofauna observada es similar en composición a la descrita para la zona del piedemonte andino (Sarmiento & Barrera 1997, Navarro & Maldonado 2002). Dominan las especies del orden Characiformes con la familia Characidae, seguidas por los Siluriformes y Perciformes. Este patrón ha sido descrito en otros arroyos neotropicales (Ouboter & Mol 1993; Agostinho & Júlio 1999, Sato & Godinho 1999, Hardman *et al.* 2002). Sarmiento & Barrera (1997) citan 150 especies de peces para la zona del piedemonte andino de la cuenca del río Mamoré, que incluye la zona estudiada. Se colectaron 69 especies, de las cuales 85% fueron encontradas por estos autores, exceptuando las especies *Bryconops* sp., *Hyphessobrycon* gr. *heterorhabdus*, *Phenacogaster pectinatus*, *Acestrorhynchus* cf. *pantaneiro*, *Pterobunocephalus depressus*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Tatia* sp., *Brachyhyppopomus* cf. *brevirostris*, *Aphyolebias obliquus*, *Aequidens* sp. y *Satanoperca jurupari*.

Posición en el gradiente longitudinal

La estructura de los grupos tróficos está condicionada por el gradiente longitudinal aguas arriba – aguas abajo. En las nacientes los arroyos son pequeños y dominan procesos heterotróficos sostenidos principalmente por el aporte de material alóctono del bosque ribereño. A medida que se desciende, los cursos de agua se hacen más grandes y se incrementan los procesos autotróficos dependientes del aumento de la iluminación (energía solar). En el sentido de este gradiente, se ha observado que la riqueza de detritívoros–herbívoros e invertívoros disminuye a medida que los arroyos aumentan de tamaño. Por otro lado, la riqueza y biomasa de ictiófagos y omnívoros aumenta cuando los ríos se hacen más profundos, lo que coincide con el concepto continuo de un río (River Continuum Concept, Vannote *et al.* 1980). Resultados similares fueron encontrados por Ibañez *et al.* (2009).

La cobertura de bosque ribereño

Los arroyos seleccionados para este estudio tienen una cobertura vegetal ribereña relativamente bien conservada (entre 72% y 96%). Sin embargo, los procesos de deforestación en estos sitios están comenzando y aumentando progresivamente. Estos procesos parecen estar modificando la estructura de la comunidad de peces puesto que se encontró una relación negativa significativa entre la abundancia y biomasa total de peces con el porcentaje de cobertura vegetal. Esta misma relación fue observada para muchos de los parámetros considerados con los grupos tróficos (riqueza, abundancia y biomasa de detritívoros-omnívoros, abundancia de ictiófagos, invertívoros, omnívoros y riqueza de omnívoros). La reducción de pequeñas porciones del bosque ribereño parece favorecer el desarrollo de las comunidades de peces. Aparentemente, debido al incremento de la diversidad de recursos alimenticios, aportados por el bosque ribereño, y el incremento de la producción propia, a consecuencia del ingreso de energía solar. Resultados similares fueron encontrados tanto en arroyos tropicales como en templados por Bojsen & Barriga (2002), Harding *et al.* (1998), Lenat & Crawford (1994), Agostinho & Penczak (1995) y Lyons *et al.* (1995). Con la disminución de la cobertura vegetal, también se observó un incremento en la riqueza total de especies, la riqueza de especies invertívoras y la biomasa de omnívoros. Sin embargo, a niveles mayores de cobertura vegetal estos tres parámetros comienzan a disminuir. Esto sugiere que cuando la deforestación del bosque ribereño se incrementa a niveles considerables, la comunidad de peces puede ser afectada, principalmente, por la disminución de recursos disponibles aportados por el bosque ribereño. Estos resultados concuerdan con la hipótesis de perturbación intermedia planteada por Connell (1978); resultados similares fueron encontrados por Jones *et al.* (1999) y por Kamdem Toham & Teugels (1998).

La intermitencia o estacionalidad de los arroyos

La riqueza y la biomasa total de peces, así como la abundancia y biomasa de casi todos los grupos tróficos son mayores en los sitios permanentes. Esto se debe

a los procesos de colonización y el tiempo que le toma a la comunidad de peces recolonizar ambientes que estuvieron secos durante algún periodo de tiempo, y a la disminución de recursos en los ambientes estacionales. Los mencionados procesos son bien conocidos y han sido frecuentemente descritos (Horwitz 1978).

A partir de estos resultados podemos concluir que la distribución de las comunidades de peces en la cuenca alta del río Chipiriri está determinada por diversos factores cuyo origen puede ser natural, como la estacionalidad y el tamaño de los arroyos, o de origen antrópico como la reducción de la cobertura vegetal.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Anexo 1: Variables ambientales de sitios de muestreo en los ríos de la cuenca alta del río Chipiriri

Anexo 2: Abundancia de especies por sitio, códigos de especies y grupos tróficos

REFERENCIAS

- Abes S.S., Agostinho A.A. 2001. Spatial patterns in fish distributions and structure of the ichthyocenosis in the Água Nanci stream, upper Paraná River basin, Brazil. *Hydrobiologia*, 445: 217-227.
- Agostinho A.A., Penczak T. 1995. Populations and production of fish in two small tributaries of the Paraná River, Paraná, Brazil. *Hydrobiologia*, 312: 153-166.
- Agostinho A.A., Júlio Jr. H.F. 1999. Peixes da Bacia do Alto Rio Paraná, p. 345-373. In: Lowe-Mc Connell R.H. (Ed.). *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Editora da Universidade de Sao Paulo, Sao Paulo, Brazil.
- Angermeier P.L., Karr J.R. 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biology of Fishes*, 9: 117-135.
- Angermeier P.L., Schlosser I.J. 1989. Species-area relationships for stream fishes. *Ecology*, 70: 1450-1462.
- Bart H.L. Jr. 1989. Fish habitat association in Ozark stream. *Environmental Biology of Fishes*, 24: 173-186.
- Bojsen B.H., Barriga R. 2002. Effects of deforestation on fish community structure in Ecuadorian Amazon streams. *Freshwater Biology*, 47: 2246-2260.
- Burcham J. 1988. Fish communities and environmental characteristics of two lowland streams in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 36: 273-285.
- Castro R.M.C., Casatti L. 1997. The fish fauna from a small forest stream of the Upper Parana River basin, southeastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 3: 337-352.
- Cattanéo J., Huguény B., Lamouroux N. 2000. Synchrony in brown trout, *Salmo trutta*, population dynamics: a 'Moran effect' on early-life stages. *Oikos*, 100: 43-54.
- De Melo C.E., De Arruda F., Pinto-Silva V. 2004. Feeding habits of fish from a stream in the savanna of Central Brazil, Araguaia Basin. *Neotropical Ichthyology*, 2 (1): 37-44.
- Gregory S.V., Swanson F.J., McKee W.A., Cummings K.W. 1991. An ecosystem perspective of riparian zones: focus on links between land and water. *Bioscience*, 41: 540-551.

- Grosman G.D., Sostoa A.D., Lobon-Cerviá J. 1987. Microhabitat use in a mediterranean riverine fish assemblage. *Oecologia*, 73: 490-500.
- Harding G.J.S., Benfield E.F., Bolstad P.V., Helfman G.S., Jones E.B.D. 1998. Stream biodiversity: the ghost of land use past. *Proceedings of the Nature Academy of Sciences USA*, 95: 14843–14847.
- Hardman M., Page L.M., Sabaj M.H., Armbruster J.W., Knouft J.H. 2002. A comparison of fish surveys made in 1908 and 1998 of the Potaro, Essequibo, Demerara, and coastal river drainages of Guyana. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 13: 225–238.
- Hawkes C.L., Miller D.L., Layher W.G. 1986. Fish ecoregions of Kansas: stream fish assemblage patterns and associated environmental correlates. *Environmental Biology of Fishes*, 17: 267-279.
- Horwitz R.J. 1978. Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecological Monographs*, 48: 307-321.
- Hughes R.M., Gammon J.R. 1987. Longitudinal changes in fish assemblages and water quality in the Willamette River, Oregon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 116: 196-209.
- Ibáñez C., Oberdorff T., Teugels G., Momononekene V., Lavoué S., Fermon Y., Paugy D., Kamdem-Toham A. 2007. Fish assemblages structure and function along environmental gradients in rivers of Gabon (Africa). *Ecology of Freshwater Fish*, 16: 315-334.
- Ibáñez C., Tedesco P., Bigorne R., Hugueny B., Pouilly M., Zepita C., Zubieta J., Oberdorff T. 2007. Dietary-morphological relationships in fish assemblages of small forested streams in the Bolivian Amazon. *Aquatic Living Resources*, 20: 131-142.
- Ibáñez C., Belliard J., Hughes R.M., Irz P., Kamdem-Toham A., Lamouroux N., Tedesco P.A., Oberdorff T. 2009. Convergence of temperate and tropical stream fish assemblages. *Ecography*, 32: 658-670.
- Jones E.B.D., Helfman G.S., Harper J.O., Bolstad P.V. 1999. Effects of riparian forest removal on fish assemblages in Southern Appalachian streams. *Conservation Biology*, 13: 1454–1465.
- Kamdem Toham A., Teugels G.G. 1998. Diversity patterns of fish assemblages in the Lower Ntem River Basin (Cameroon), with notes on potential effects of deforestation. *Archives für Hydrobiologie*, 141 (4): 421-446.
- Langeani F., Cassatti L., Gameiro H.S., Do Carmo A.B., Rossa-Feres D.C. 2005. Riffle and pool fish communities in a large stream of southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 3: 305-311.
- Lenat D.R., Crawford J.K. 1994. Effects of land use on water quality and aquatic biota of three North Carolina Piedmont streams. *Hydrobiologia*, 294: 185–199.
- Lobb III D.M., Orth D.J. 1991. Habitat use by an assemblage of fish in a large warmwater stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120: 65-78.
- Lowe-McConnell R.H. 1975. Fish communities in tropical freshwaters: their distribution, ecology and evolution. Longman, London. 337 p.
- Lyons J., Navarro-Pérez S., Cochran P.A., Santana E., Guzmán-Arroyo M. 1995. Index of biotic integrity based on fish assemblages for the conservation of streams and rivers in west-central Mexico. *Conservation Biology*, 9: 569–584.
- Matthews W.J., Robison H.W. 1998. Influence of drainage connectivity, drainage area, and regional species richness on fishes of the interior highlands in Arkansas. *The American Midland Naturalist*, 139: 1–19.

- Mazzoni R., Lobón-Cerviá J. 2000. Longitudinal structure density and production rates of a Neotropical stream fish assemblage: the river Ubatiba in the Serra de Mar, southeast Brazil. *Ecography*, 23: 588-602.
- Moyle P.B., Vondracek B. 1985. Persistence and structure of fish assemblage in small California stream. *Ecology*, 66: 1-13.
- Navarro G., Maldonado M. 2002. Geografía ecológica de Bolivia: vegetación y ambientes acuáticos. Ed. Centro de Ecología Simón y Patiño. Cochabamba, Bolivia. 719 p.
- Ouboter P.E., Mol J.H.A. 1993. The fish fauna of Suriname. p. 133–154. In Ouboter P.E. (Ed.). *The freshwater ecosystems of Suriname*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 313 p.
- Paller M. 1994. Relationship between fish assemblage structure and stream order in South Carolina coastal plain stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, 123: 150-161.
- Pouilly M., Barrera S., Rosales C. 2006. Changes of taxonomic and trophic structure of a fish assemblage along an environmental gradient in the upper Beni watershed (Bolivia). *Journal of Fish Biology*, 68: 137-156.
- PRAEDAC. 2005. Plan Municipal de Ordenamiento Territorial de Villa Tunari. Tomo II: Diagnóstico Integral Del Municipio. Cochabamba-Bolivia. 345 p.
- Rahel F.J., Hubert W.A. 1991. Fish assemblages and habitat gradients in a rocky Mountain-great plain stream: biotic zonation and additive patterns of community change. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120: 319-332.
- Rodriguez M., Lewis Jr. W.M. 1994. Regulation and stability in fish assemblages of Neotropical floodplain lakes. *Oecologia*, 99: 166-180.
- Rodriguez M., Lewis Jr. W.M. 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs*, 67: 1109-1128.
- Sarmiento J., Barrera S. 1997. Observaciones preliminares sobre la ictiofauna de la vertiente oriental andina de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 2: 77-99.
- Sato Y., Godinho H.P. 1999. Peixes da Bacia do Rio Sao Francisco. p. 374–400. In: R. H. Lowe-McConnell (Ed.). *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Editora da Universidade de Sao Paulo, Sao Paulo, Brazil.
- Schlosser I.J. 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs*, 52: 395-414.
- Strahler A.N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union*, 38: 913-920.
- Tedesco P.A., Ibañez C., Moya N., Bigorne R., Camacho J., Goitia E., Hugueny B., Maldonado M., Rivero M., Tomanová S., Zubieta J.P., Oberdorff T. 2007. Local-scale species–energy relationships in fish assemblages of some forested streams of the Bolivian Amazon. *Comptes Rendues Biologie*, 330: 255-64.
- Tejerina-Garro F.L., Maldonado M., Ibañez C, Pont D., Roset N., Oberdorff T. 2005. Effects of natural and anthropogenic environmental changes on riverine fish assemblages: a framework for ecological assessment of rivers. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48: 91–108.
- Thomas J.W. 1979. *Wildlife habitats in manager forest: the Blue Mountains of Oregon and Washington*, USDA. Forest Service Agricultural Washington, DC. USDA. 512 p.

- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- Whittier T.R., Hughes R.M., Larsen D.P. 1988. Correspondence between ecoregions and spatial patterns in stream ecosystem in Oregon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 45: 1264-1278.
- Winemiller K.O., Adite A. 1997. Convergent evolution of weakly electric fishes from floodplain habitats in África and South America. *Environmental Biology of Fishes*, 49: 175-186.
- Zippin C. 1958. The removal method of population estimation. *Journal of Wildlife Management*, 22: 82-90.