

# Patrones de distribución, composición y riqueza de la ictiofauna en los Andes de Bolivia

Distribution patterns, composition and richness of the ichthyofauna in the Bolivian Andes

## ARTÍCULO / ARTICLE

Mabel MALDONADO<sup>1,\*</sup>, Evans de la BARRA<sup>1</sup>, Mariana ARRAYA<sup>1</sup>, José ZUBIETA<sup>1</sup>, Federico MACHICAO<sup>1</sup> & Fernando M. CARVAJAL-VALLEJOS<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos (ULRA), Universidad Mayor de San Simón (UMSS), Calle Sucre y Parque la Torre s/n. Cochabamba, Estado Plurinacional de Bolivia.

<sup>2</sup> Museo de Historia Natural Alcide d'Orbigny, Av. Potosí #1458, zona Queru Queru, Cochabamba, Estado Plurinacional de Bolivia.

\*Autor para correspondencia: [mabelmaldonado.m@fcyt.umss.edu.bo](mailto:mabelmaldonado.m@fcyt.umss.edu.bo)

**Citación/ Citation:** Maldonado M., De La Barra E., Arraya M., Zubieta J., Machicao F., Carvajal-Vallejo F.M. (2020). Patrones de distribución, composición y riqueza de la ictiofauna en los Andes de Bolivia. *Hidrobiología Neotropical y Conservación Acuática*, 1 (2): 139-160

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

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

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

Copyright: © Editorial INIA

Acceso abierto/Open access article



## RESUMEN

Los Andes bolivianos forman parte de las tres cuencas hidrográficas presentes en Bolivia (Amazónica, Platense y Altiplánica), al interior de las cuales se reconocen 11 subcuencas. El presente estudio aporta información sobre la composición, distribución y riqueza de especies en esta región. Se utilizaron datos provenientes de la Colección Ictiológica UMSS-Museo d' Orbigny (Cochabamba), complementados con citas bibliográficas. Se registraron 303 especies, 6 órdenes y 34 familias, siendo Siluriformes y Characiformes los órdenes con mayor riqueza. Destacaron las familias Characidae y Loricariidae, con 82 y 41 especies respectivamente. La cuenca andina de mayor riqueza específica fue la Amazónica, destacando las subcuencas Beni y Grande. La menos diversa fue la subcuenca Bermejo en la cuenca Platense. La cuenca Altiplánica tiene la particularidad de presentar solo dos géneros diversificados (*Orestias*, *Trichomycterus*). Un análisis de similaridad entre subcuencas mostró cuatro conjuntos faunísticos: 1) Titicaca, 2) Coipasa, Poopó, Desaguadero, Uyuni, 3) Chapare, Beni, Grande 4) Pilcomayo, Bermejo, Parapetí. Los patrones observados en la ictiofauna andina de Bolivia, pueden interpretarse con base en factores históricos y ecológicos.

**Palabras clave:** Cuenca Amazónica, Cuenca Altiplánica, Cuenca de La Plata, diversidad de peces, peces neotropicales, biogeografía

## ABSTRACT

The Bolivian Andes are drained by three watersheds in Bolivia (Amazon, La Plata and Altiplano), within which 11 subbasins are recognized. We provide information on the composition, distribution and richness of species within this region. Data from the UMSS-Museo d'Orbigny Ichthyological Collection (Cochabamba) were used, complemented by bibliographic information. 303 species, 6 orders and 34 families were identified, Siluriformes and Characiformes being the orders with highest richness. The families Characidae (82 spp.) and Loricariidae (41 spp.) had the highest species richness. The Andean basin containing the highest specific richness is the Amazon, standing out the subbasins Beni and Grande. The least diverse subbasin was Bermejo, in the La Plata basin. The Altiplano basin contains only two diversified genera (*Orestias*, *Trichomycterus*). A similarity analysis of subbasins showed four faunistic assemblages: 1) Titicaca, 2) Coipasa, Poopó, Desaguadero, Uyuni, 3) Chapare, Beni, Grande, 4) Pilcomayo, Bermejo, Parapetí. The patterns observed in Bolivia's Andean ichthyofauna were interpreted considering historical and ecological factors.

**Keywords:** Amazon basin, Altiplano basin, La Plata basin, fish diversity, Neotropical fishes, biogeography.

## INTRODUCCIÓN

Los Andes tropicales forman parte de los 25 “hot spots” de biodiversidad mundial. Sin embargo, los peces generalmente están excluidos de las compilaciones a gran escala sobre vertebrados andinos, posiblemente porque son menos diversos en grandes elevaciones y son poco conocidos (Schaefer 2011). Estimaciones recientes indican que la ictiofauna andina podría componerse de 380 especies, siendo 131 endémicas (Critical Ecosystem Partnership Fund 2015). Estas cifras con seguridad pueden ser más altas. Se sabe menos sobre la composición y taxonomía de los peces andinos en relación con los de tierras bajas, ya que el muestreo a grandes alturas es considerablemente más difícil (Schaefer 2011).

Una primera apreciación de la diversidad de peces en los Andes bolivianos cuenta 162 especies distribuidas entre los 500 y 4 700 m de altitud. Los ríos andinos en Bolivia son los que concentran la mayor riqueza de especies, en particular debajo de 1 500 m, mientras que las lagunas (exceptuando el lago Titicaca) y bofedales albergan poca diversidad. Los endemismos reconocidos en los Andes bolivianos son escasos, exceptuando el lago Titicaca que contiene más de 20 especies exclusivas del género *Orestias* (Maldonado *et al.* 2011).

La primera lista sistemática sobre la ictiofauna andina en Bolivia fue publicada por Sarmiento & Barrera (1997), quienes reconocieron 269 especies en la Vertiente Oriental Andina que forma parte de las cuencas Amazónica y Platense. Estos autores consideraron a las subcuencas Beni, Mamoré y Pilcomayo, entre 200 y 1 500 m.

Posteriormente, una recopilación de información realizada por Navarro & Maldonado (2002) complementó el anterior trabajo. También, se realizaron algunos estudios sistemáticos y ecológicos sobre la ictiofauna andina, en general puntuales y localizados (p.e. Pouilly *et al.* 2006, De la Barra *et al.* 2009).

Desde el punto de vista biogeográfico, los peces andinos de Bolivia forman parte de tres Ecorregiones de Agua Dulce *sensu* Abell *et al.* (2008): Titicaca (corresponde a la macrocuenca Altiplánica), Amazonas Altoandino (corresponde a las vertientes orientales de la Cordillera Andina) y Chaco (que incluye a las subcuencas Pilcomayo y Bermejo). Para los Andes propiamente, Schaefer (2011) definió seis unidades biogeográficas que incluyen a Bolivia: Titicaca-Poopó, Altiplano Boliviano, Beni, Mamoré, Pilcomayo y Bermejo. De ellas, las primeras cuatro forman parte del gran conjunto faunístico de los Andes Centrales, y las dos últimas de los Andes del Sur. Resalta que todas las unidades muestran baja similaridad ictiofaunística entre sí, aunque están dentro del mismo gran grupo.

Los peces andinos han sido un recurso natural importante para todas las culturas que habitaron los Andes en Bolivia, particularmente en la zona altoandina con los grandes lagos Titicaca y Poopó, en los cuales hasta la actualidad sustentan importantes pesquerías (Lauzanne 1991). De las 20 especies sujetas a pesca comercial en Bolivia, siete habitan lagos y ríos andinos (Van Damme 2003).

Desde el punto de vista de su conservación, la situación es alarmante, pues de acuerdo al Libro Rojo de la Fauna Silvestre de Vertebrados de Bolivia (Van Damme *et al.* 2009), de las 42 especies de peces que se consideran con algún grado de amenaza, 28 son andinas exclusivamente. El conocimiento que se tiene sobre estas especies es muy escaso, lo cual dificulta las acciones de conservación.

Por lo anteriormente mencionado, el presente trabajo pretende aportar al conocimiento biogeográfico de la ictiofauna en los Andes de Bolivia, estableciendo la composición, distribución y riqueza de especies en unidades hidrológicas, y evaluando la similaridad entre ellas, a fin de proveer bases para la interpretación de patrones de diversidad de peces en la región.

## MÉTODOS

Se utilizaron registros de la Colección Ictiológica UMSS – Museo d’Orbigny (Cochabamba), correspondientes a 575 sitios sobre los Andes bolivianos, complementados con la lista de especies del género *Orestias* para el lago Titicaca (Lauzanne 1991). Se utilizaron los nombres de especies reconocidas como válidas según Eschmeyer *et al.* (2020) y se incluyeron especies identificadas solo hasta nivel de género cuando fueron representadas por una sola forma (p.e. *Ernstichthys* sp.).

Los sitios se ubicaron en 11 subcuencas de la zona andina dentro las cuencas Altiplánica, Amazónica y Platense de Bolivia (Fig. 1). El límite inferior de los registros,

es decir de la zona andina definida en este trabajo, se estableció por un criterio geomorfológico. Se consideró que los ríos andinos son característicamente de montaña, diferentes de los ríos de llanura, hecho que influye de forma importante en los procesos de colonización y diversificación de la ictiofauna. De esta manera, se utilizaron los registros de peces por encima del punto donde el río colector de la subcuenca sale de las montañas para desembocar en la llanura Chaco-beniana. La altitud de esta desembocadura varía de acuerdo a la subcuenca; por ejemplo, el río Beni desemboca a 200 m y el río Pilcomayo a 400 m.

El registro de presencia/ausencia de las especies fue organizado por cuencas y subcuencas (Fig. 1). Se definieron 11 subcuencas para las cuales se contaba con registros de peces: Titicaca, Desaguadero, Poopó, Coipasa, Uyuni, Beni, Chapare, Grande, Parapetí, Pilcomayo y Bermejo.

**FIGURA 1.** Cuencas y subcuencas hidrológicas en los Andes de Bolivia. La zona andina se presenta en marrón oscuro.



La distribución de los sitios registrados en las cuencas y subcuencas se presenta en la tabla 1. El mayor número de localidades registradas se sitúan en las cuencas Amazónica y Altiplánica. Las subcuencas amazónicas Grande y Beni fueron las que presentaron los mayores números de localidades, y Desaguadero (Altiplánica) y Bermejo (Platense) los menores.

Con los datos de registros se realizó una descripción de la distribución, composición y riqueza de especies de los peces andinos en Bolivia. A fin de comparar la composición entre las unidades estudiadas, se realizó un análisis de agrupamiento utilizando el Índice de Bray-Curtis y el método de agrupamiento UPGMA en el programa PRIMER 6.0.

**TABLA 1.** Número de sitios registrados por cuenca y subcuenca en los Andes de Bolivia

Cuenca	No. Sitios	Subcuenca	No. Sitios
Altiplano	133	Titicaca	25
		Desaguadero	12
		Poopó	33
		Coipasa	34
		Uyuni	29
Amazonas	373	Beni	149
		Grande	130
		Chapare	58
		Parapetí	36
De La Plata	59	Pilcomayo	41
		Bermejo	18

## RESULTADOS

Se registraron 303 especies de peces, pertenecientes a seis órdenes y 34 familias (Anexo 1). La composición general de la ictiofauna se muestra en la tabla 2, observándose que los órdenes con más variedad específica fueron Siluriformes con 131 especies (43%) y Characiformes con 130 (43%). Destacan también los Cyprinodontiformes con 26 especies (8.5%). Entre las familias, sobresale Characidae como la más variada con 82 especies (27.5%), Loricariidae con 41 (13.5%), Cyprinodontidae con 23 (7.5%) y Trichomycteridae con 26 (8.5%).

**TABLA 2.** Riqueza de especies en los órdenes y familias de peces registrados para la zona andina de Bolivia

Orden	No. especies	Familia	No. especies
Characiformes	130	Acestrorhynchidae	3
		Anostomidae	9
		Bryconidae	2
		Characidae	82
		Crenuchidae	3
		Curimatidae	8
		Cynodontidae	2
		Erithrynidae	2
		Gasteropelecidae	4
		Lebiasinidae	2
		Parodontidae	4
		Prochilodontidae	2
		Serrasalminidae	5
Thriporthidae	2		

Orden	No. especies	Familia	No. especies
Cyprinodontiformes	26	Anablepidae	2
		Cynolebiidae	1
		Cyprinodontidae	23
Gymnotiformes	7	Apteronotidae	3
		Gymnotidae	1
		Sternopygidae	3
Perciformes	8	Cichlidae	7
		Sciaenidae	1
Siluriformes	131	Aspredinidae	1
		Astroblepidae	1
		Auchenipteridae	5
		Callichthyidae	7
		Cetopsidae	5
		Doradidae	4
		Heptapteridae	20
		Loricariidae	41
		Pimelodidae	18
		Pseudopimelodidae	3
Trichomycteridae	26		
Synbranchiformes	1	Synbranchidae	1

Examinando la riqueza específica por cuencas, se registraron 27 especies en la cuenca Altiplánica, 240 en la Amazónica y 93 en la Platense. A nivel de las subcuencas, la tabla 4 muestra que el número de especies en las subcuencas altiplánicas es reducido (2- 8), con excepción de la subcuenca Titicaca (23). Entre las subcuencas Amazónicas y Platenses, destaca como la más diversa Beni con 188 especies, y le siguen Chapare y Grande ambas con 84, y la menos diversa Bermejo con 23.

Respecto a la composición de la ictiofauna, la tabla 4 presenta el número de especies por familia y en el anexo 1 se listan las especies. Es notorio que la cuenca Altiplánica está habitada únicamente por dos familias y dos géneros, *Orestias* (Cyprinodontidae) y *Trichomycterus* (Trichomycteridae). El primer género se constituye de 23 especies en la subcuenca Titicaca, en tanto que en las demás subcuencas se registran solo dos especies de *Orestias* (*O. agassii* de amplia distribución y *O. lutea* que fuera del Lago Titicaca se presenta solo en el lago Poopó). El género *Trichomycterus* está representado por cuatro especies, de las que *T. rivulatus* es de distribución extensa (Anexo 1).

En las subcuencas Amazónicas y Platenses, la composición de la ictiofauna en términos del número de especies por familia (Tabla 3) muestra el patrón generalizado de predominio de la familia Characidae (en general 30%), resaltando también Loricariidae, Trichomycteridae, Pimelodidae y Heptapteridae que pueden conformar hasta un 40% de la riqueza.

Sobre la distribución de los taxones en las diferentes cuencas (Tabla 3), los órdenes Siluriformes y Cyprinodontiformes están distribuidos en las tres cuencas, en tanto que los demás están ausentes de la cuenca Altiplánica. Respecto a las familias, Trichomycteridae y Cyprinodontidae fueron las de más amplia distribución, siendo la primera ubicua en todos los Andes bolivianos. El resto de las familias se hallan distribuidas entre las cuencas Amazónica y Platense con algunas diferencias entre las subcuencas. Las familias de más amplia distribución fueron Anostomidae, Characidae, Crenuchidae, Parodontidae, Prochilodontidae, Heptapteridae, Loricariidae, Pimelodidae y Pseudopimelodidae.

**TABLA 3.** Distribución y riqueza de especies en las familias de peces de acuerdo a cuencas y subcuencas en los Andes bolivianos

Familias	ALTIPLANO					AMAZONAS			DE LA PLATA		
	Titicaca	Desaguadero	Coipasa	Poopó	Uyuni	Beni	Chapare	Grande	Parapetí	Pilcomayo	Bermejo
Acestrorhynchidae						2					
Anostomidae						5	2	4	3	3	3
Characidae						58	21	22	11	20	15
Crenuchidae						2	3	2	2	1	2
Curimatidae						6	3				1
Cynodontidae						2					
Erithrynidae						2	1	1			1
Gasteropelecidae						4					
Lebiasinidae						2					
Parodontidae						2	2	2	1	1	2
Prochilodontidae						1	1	1	2	1	1
Serrasalminidae						3				2	1
Thriporthidae						2					
Anablepidae								1	1		1
Cyprinodontidae	23	1	1	3	1	1				1	
Apterontidae						3					
Gymnotidae						1					
Sternopygidae						2		1	1	2	
Cichlidae						6	1				
Sciaenidae						1					

Familias	ALTIPLANO					AMAZONAS			DE LA PLATA		
	Titicaca	Desaguadero	Coipasa	Poopó	Uyuni	Beni	Chapare	Grande	Parapetí	Pilcomayo	Bermejo
Aspredinidae						1					
Astroblepidae						1	1				
Auchenipteridae						5		1			
Callichthyidae						6		1			1
Cetopsidae						4	2			1	
Doradidae						3		2		2	4
Heptapteridae						15	8	9	3	4	3
Loricariidae						23	7	12	4	10	8
Pimelodidae						12	1	10	1	6	5
Pseudopimelodidae						1	2	2	2	1	1
Trichomycteridae	2	1	2	5	1	9	9	14	8	14	7
Synbranchidae						1	1				1
No. especies	25	2	3	8	2	188	84	84	39	68	23

Varias familias están restringidas a la subcuenca Beni: Acestrorhynchidae, Cynodontidae, Gasteropelecidae, Lebiasinidae, Thripoteidae, Apterodontidae, Gymnotidae, Scianidae y Aspredinidae; estas son familias extensamente distribuidas en las tierras bajas (p.e. Carvajal-Vallejos *et al.* 2014a) y pocas veces registradas en ambientes andinos.

En la tabla 3 se puede notar que además de las familias restringidas a la subcuenca Beni, hay otras como Bryconidae, Cichlidae, Astroblepidae y Auchenipteridae que están registradas solamente en las subcuencas Amazónicas, en tanto que en las subcuencas Platenses, no se presentan familias restringidas.

El anexo 1 permite ver que entre los géneros resalta *Trichomycterus* distribuido en todas las subcuencas, y *Orestias* presente en 8 de las 11 subcuencas. Géneros en todas las subcuencas amazónicas y platenses son los Characiformes *Acrobrycon*, *Astyanax*, *Characidium* y *Prochilodus*, y los Siluriformes *Imparfinis*, *Hypostomus*, *Pimelodus* y *Pseudopimelodus*. La cuenca Amazónica presenta 31 géneros restringidos a ella, en tanto que en la cuenca Platense están siete.

A nivel de especies, la cuenca Amazónica presenta 183 registros exclusivos, la Platense 33 y la Altiplánica 25 (Anexo 1). La cuenca Altiplánica tiene muy pocas especies compartidas con las otras cuencas (dos con la Amazónica y una con la Platense). Entre las cuencas Amazónica y Platense se comparten 53 especies, en tanto que solo dos están presentes en todas las cuencas, *Trichomycterus alterum* y *Orestias agassii*.



Si se compara la lista de especies andinas con la de tierras bajas, se puede notar que las familias Anablepidae, Astroblepidae y Cyprinodontidae son exclusivas de los Andes. Los géneros exclusivamente andinos son *Orestias* (Cyprinodontidae) y *Astroblepus* (Astroblepidae). En la tabla 4 se presenta la lista de especies registradas como exclusivas de los Andes bolivianos, elaborada con base en el presente trabajo y a la lista de Sarmiento & Barrera (1997), utilizando además el inventario de peces de tierras bajas presentado por Carvajal-Vallejos & Zeballos Fernández (2012), a fin de corroborar su ausencia en la zona extra-andina. Se debe hacer notar que en este trabajo se utiliza el término “exclusivo”, diferente al concepto de “endémico” de Bolivia, pues son especies que se distribuyen en la zona andina de países limítrofes, con excepción de *Trichomycterus therma*, *T. chaberti* (Trichomycteridae), *Oligosarcus schindleri* y *Acrobrycon starnesi* (Characidae) que son especies reconocidas actualmente como endémicas de los Andes bolivianos (Carvajal-Vallejos *et al.* 2009, Ochoa 2019)

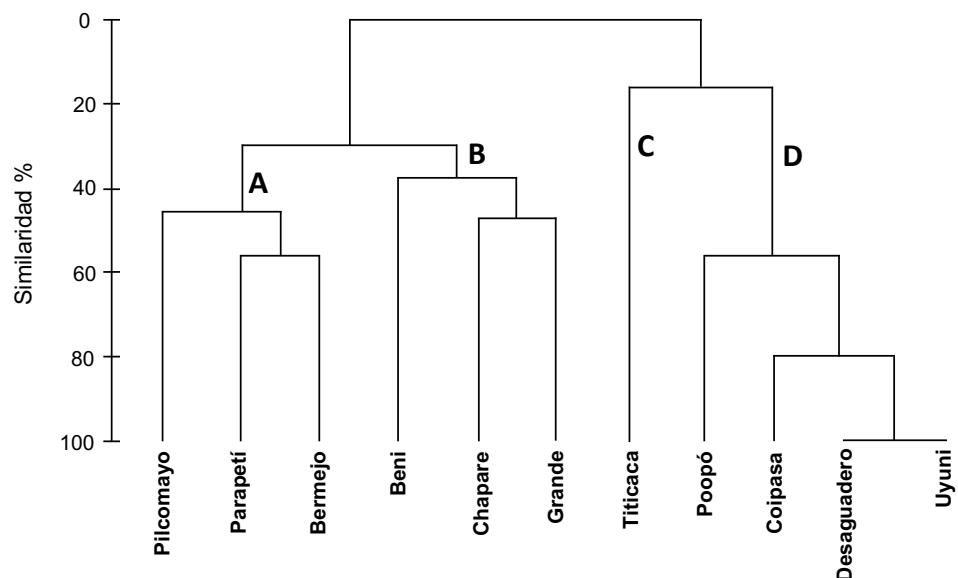
**TABLA 4.** Especies registradas exclusivamente en ríos, lagunas y lagos andinos de Bolivia.  
\* Especies exclusivas y endémicas.

Familia	Especies restringidas - endémicas
Characidae	<i>Acrobrycon ipanquianus</i> <i>Acrobrycon starnesi</i> * <i>Astyanax eigenmanniorum</i> <i>Bryconamericus iheringii</i> <i>Bryconamericus thomasi</i> <i>Oligosarcus jenynsii</i> <i>Oligosarcus schindleri</i> *
Cyprinodontidae	<i>Orestias agassii</i> <i>Orestias alba</i> <i>Orestias crawfordi</i> <i>Orestias cuvieri</i> <i>Orestias forgeti</i> <i>Orestias gilsoni</i> <i>Orestias gracilis</i> <i>Orestias imarpe</i> <i>Orestias incae</i> <i>Orestias ispi</i> <i>Orestias jussiei</i> <i>Orestias lutea</i> <i>Orestias minima</i> <i>Orestias mooni</i> <i>Orestias mulleri</i> <i>Orestias olivacea</i> <i>Orestias pentlandii</i> <i>Orestias robusta</i> <i>Orestias taquiri</i> <i>Orestias tchernavini</i> <i>Orestias tomcooni</i> <i>Orestias tutini</i> <i>Orestias uruni</i>

Familia	Especies restringidas - endémicas
Astroblepidae	<i>Astroblepus longiceps</i>
Heptapteridae	<i>Pimelodella rocae</i>
Loricariidae	<i>Hypostomus fonchii</i> <i>Hypostomus levis</i> <i>Rineloricaria steinbachi</i>
Trichomycteridae	<i>Trichomycterus alterum</i> <i>Trichomycterus aguarague</i> <i>Trichomycterus atochae</i> <i>Trichomycterus boylei</i> <i>Trichomycterus chaberti</i> * <i>Trichomycterus corduvensis</i> <i>Trichomycterus duellmani</i> <i>Trichomycterus dispar</i>

La lista anterior indica que 53 especies válidas serían registradas como exclusivamente andinas en Bolivia, representando aproximadamente el 6% de las especies citadas para Bolivia por Carvajal-Vallejos et al. (2014a).

El dendrograma de la figura 2 muestra, a un nivel de 20% de similaridad, la formación de dos grandes conjuntos correspondientes a las cuencas Amazónica y Platense por un lado, y a la cuenca Altiplánica por otro. Al interior, se distinguen cuatro conjuntos (Fig. 2): A) las subcuencas Pilcomayo, Bermejo (ambas Platenses) se agrupan con Parapetí (Amazónica), B) subcuencas Amazónicas Beni, Chapare y Grande, C) subcuenca Titicaca y D) el resto de subcuencas Altiplánicas (Coipasa, Poopó, Desaguadero, Uyuni).



**FIGURA 2.** Dendrograma de similitud de la composición de especies en 11 subcuencas de la zona andina de Bolivia, construido con base en el índice de Bray-Curtis y el método de agrupamiento UPGMA

## DISCUSIÓN

La lista de peces presentada es la primera que cubre todo el territorio andino de Bolivia. Añade 29 especies a la lista más reciente de peces de Bolivia (Carvajal-Vallejos *et al.* 2014a), y 162 a la de la vertiente oriental andina de Bolivia por encima de los 300 m (Sarmiento & Barrera 1997). Cabe hacer notar que estos autores incluyeron en su trabajo el nivel Piedemonte (300- 200 m), que nosotros excluimos debido al criterio geomorfológico explicado en el acápite de métodos, pues desde este punto de vista, el Piedemonte andino se encuentra fuera de la zona montañosa. Hacemos notar que, al determinar niveles por criterios altitudinales arbitrarios, se incluyen zonas y especies que no habitan la zona andina de manera estricta, como se explicó en la metodología. Similar consideración merece la delimitación del nivel inferior “andino” de 500 m realizado por Maldonado *et al.* (2011) pues excluyeron un importante número de especies.

La composición de la ictiofauna presentada en este trabajo muestra similaridad con la de tierras bajas del Neotrópico, en que Characiformes y Siluriformes son muy diversos y se presentan en proporciones similares (Pouilly *et al.* 2004, Carvajal-Vallejos & Zeballos Fernández 2012). Como rasgo particular de la ictiofauna andina, se destaca la riqueza de las familias Cyprinodontidae y Trichomycteridae. Debe considerarse que la lista de especies elaborada es aún incompleta y adolece de incertidumbres taxonómicas, pues en general la ictiofauna andina de Bolivia debe ser objeto de revisión por especialistas de varios grupos.

Otro aspecto sobresaliente es que la composición de la ictiofauna de las diferentes subcuencas es de baja similaridad, lo cual indica que cada una posee conjuntos faunísticos propios. Resalta la subcuenca Beni por su alta riqueza específica, en la cual se observan varias familias y especies que son habitantes propios de tierras bajas y de los sistemas de ríos con llanuras de inundación. Su presencia en la zona andina podría explicarse por las condiciones geomorfológicas peculiares del río Beni, pues en el tramo más bajo, posee un gradiente topográfico suave que permite la formación de valles extensos con importantes llanuras de inundación, propicios para este tipo de especies (Maldonado *et al.* en preparación).

También es notable que la subcuenca Parapetí que es Amazónica, se agrupe con las subcuencas Platenses. Este resultado posiblemente se debe a que posee especies de ambas cuencas que podrían representar una mezcla por transición, quizás como un efecto histórico de conexiones antiguas antes del surgimiento del arco de Michicola y/o el ‘Chapare Buttress’ (Lundber *et al.* 1998, Hulka *et al.* 2006), o por posibles conexiones puntuales actuales o relativamente recientes (p.e. Argollo 2006, Lovejoy *et al.* 2012). La inclusión de la subcuenca Parapetí como una unidad hidrológica diferente en los Andes bolivianos, es un aporte reciente en el estudio biogeográfico de los peces andinos (Carvajal-Vallejos *et al.* 2014b), pues en anteriores trabajos (p.e. Sarmiento & Barrera 1997, Schaefer 2011), este espacio geográfico estaba anexo a la subcuenca Mamoré o Pilcomayo.

La Cuenca Altiplánica por su parte, si bien es una unidad de baja diversidad, es notable por las especies que presenta. Mención particular merece el género *Orestias*, tanto por su diversidad como por su peculiar distribución, pues está

registrado desde Perú hasta Chile, pero habita exclusivamente el piso altoandino. Debe hacerse notar que por mucho tiempo la literatura referenció al género como endémico de la cuenca Altiplánica, pero por los datos presentados se conoce que se distribuye en las tres cuencas principales de Bolivia, por lo cual debe registrarse como endémica de la zona altoandina.

En cuanto a la composición de la ictiofauna en las diferentes subcuencas, los grupos conformados se incluyen parcialmente a las ecorregiones definidas por Abell *et al.* (2008). Así, la cuenca Altiplánica corresponde a la ecorregión Titicaca, y las subcuencas amazónicas forman parte de la ecorregión Amazonas Altoandino, aunque la denominación de “altoandino” no es apropiada, pues esta ecorregión se extiende por toda la vertiente oriental hasta bajas altitudes. Por otro lado, las subcuencas platenses del presente trabajo (Pilcomayo y Bermejo), están incluidas dentro de la ecorregión Chaco que comprende tanto la zona andina como de llanura. Probablemente, la escasez de datos sobre los peces andinos de estas subcuencas, condicionó que no se diferenciaron los grupos faunísticos. Esperamos con este trabajo mejorar su conocimiento.

En cuanto a las unidades establecidas por Schaefer (2011), hay una mayor correspondencia, con excepción de la unidad denominada Titicaca-Poopó, ya que nuestros datos indican que Titicaca debe ser una unidad particular por su riqueza y composición, en tanto que las subcuencas Desaguadero y Poopó pueden corresponder mejor con la unidad denominada Altiplano Boliviano. También cabe notar que, si bien la subcuenca Grande forma parte de la cuenca Mamoré, en los últimos trabajos de revisión de la ictiofauna boliviana se considera como una unidad hidrológica y faunística diferenciada del resto de la cuenca (Carvajal-Vallejos *et al.* 2014b).

Es evidente que la riqueza de peces en los Andes bolivianos continúa subestimada, pues a pesar de que en las últimas décadas se ha incrementado rápidamente su conocimiento taxonómico, varios grupos requieren de revisión por especialistas y existen zonas donde las colectas han sido escasas. Es también necesario precisar y compatibilizar el significado de peces andinos, pues los diferentes criterios utilizados impiden establecer la real diversidad en los Andes bolivianos, y menos aún comparar la distribución de las especies con regiones limítrofes.

La composición de la ictiofauna determinada en este trabajo, si bien coincide con las delimitaciones de unidades biogeográficas de nivel regional o mundial, indica que al interior de Bolivia puede mejorarse la precisión de las mismas para aportar a la comprensión de procesos históricos de diversificación de los peces, pues en Bolivia se encuentran límites biogeográficos importantes. En términos de la importancia de la ictiofauna andina y su conservación, la evaluación de prioridades de conservación de los peces de los Andes tropicales (Tognelli *et al.* 2018) establece para Bolivia varias zonas andinas pertenecientes a las subcuencas Beni, Chapare y Grande como drenajes “irreemplazables” por lo cual deben tener alta prioridad para gestiones de conservación. Finalmente, debido a la importancia asignada a una parte de la ictiofauna andina de Bolivia a nivel regional, es prioritario intensificar la investigación, mejorando los esfuerzos de colecta y revisión taxonómica. Una acción importante podría ser conjuncionar la información de las diferentes colecciones ictiológicas bolivianas, como una base para definir lineamientos y prioridades de investigación y conservación.

## REFERENCIAS

- Abell R., Thieme M., Revenga C., Bryer M., Kottelat M., Bogutskaya N., Coad B., Mandrak N., Contreras S., Bussing W., Stiassny M., Skelton P., Allen G., Unmak P., Naseka A., Sindorf A., Robertson J., Armijo E., Higgins J., Heibel T., Wikramanayake E., Olson D., López H., Ries R., Lundberg J., Sabaj Pérez M., Petra P. 2008. Freshwater ecoregions of the World: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58 (5): 403-414.
- Argollo J. 2006. El Parapetí y los bañados del Izozog, Bolivia. *Revista UnG – Geociências*, 5 (1): 38-44.
- Carvajal-Vallejos F.M., Muñoz H., De la Barra E., Argote A. 2009. Threatened fishes of the world: *Oligosarcus schindleri* Menezes & Géry 1983 (Characidae). *Environmental Biology of Fishes*, 85: 39-40.
- Carvajal-Vallejos F.M., Zeballos Fernández A.J. 2012. Diversidad y distribución de los peces de la Amazonía boliviana. p. 101-148. En: Van Damme P.A., Carvajal-Vallejos F.M., Molina Carpio J. (Eds.). *Los peces y delfines de la Amazonía boliviana: hábitats, potencialidades y amenazas*. Editorial INIA, Cochabamba, Bolivia.
- Carvajal-Vallejos F.M., Zeballos Fernández A.J., Sarmiento J., Bigorne R. 2014a. Especies registradas en Bolivia. p: 183-193. En: Sarmiento J., Bigorne R., Carvajal-Vallejos F.M., Maldonado M., Leciak E., Oberdorff T. (Eds.). *Peces de Bolivia*. IRD-BioFresh (EU), Plural Editores, Bolivia.
- Carvajal-Vallejos F.M., Bigorne R., Zeballos Fernández A.J., Sarmiento J., Barrera S., Yunoki T., Pouilly M., Zubieta J., De La Barra E., Jegú M., Maldonado M., Van Damme P.A., Céspedes R., Oberdorff T. 2014b. Fish-AMAZBOL: a database on freshwater fishes of the Bolivian Amazon. *Hydrobiologia*, doi. 10.1007/s10750-014-1841-5.
- Critical Ecosystem Partnership Fund. 2015. Hotspot de Biodiversidad de los Andes Tropicales. NatureServe – EcoDecisión. 475 p.
- De La Barra E., Maldonado M., Carvajal-Vallejos F., Coronel J. 2009. Los peces del género *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae) en la Puna meridional de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 26: 15-21.
- Eschmeyer W.N., Fricke R., Van der Laan R. (Eds.). *Catalog of Fishes: genera, species, references*. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> ). Electronic version accessed 20/01/2020.
- Hulka C., Gräffe K.U., Sames B., Uba C.E., Heubeck C. 2006. Depositional setting of the Middle to Late Miocene Yecua Formation of the Chaco Foreland Basin, southern Bolivia. *Journal of South American Earth Sciences*, 21: 135-150.
- Lauzanne L. 1991. Especies nativas: los *Orestias*. p: 409-423. En: Dejoux C., Iltis A. (Eds.). *El Lago Titicaca: síntesis del conocimiento limnológico actual*. ORSTOM-HISBOL, La Paz, Bolivia.
- Lovejoy N.R., Willis S.C., Albert J.S. 2012. Molecular signatures of Neogene biogeographical events in the Amazon fish fauna. p. 405–417. En: Hoorn C. M., Wesselingh F.P. (Eds.). *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Blackwell Publishing, London, U.K.

- Lundberg J., Marshall L., Guerrero J., Horton B., Malabarba M., Wesselingh F. 1998. The stage for Neotropical fish diversification: A history of Tropical South American Rivers. En: Malabarba L., Reis R., Vari R., Lucena Z., Lucena C. (Eds). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Maldonado M., Maldonado-Ocampo J.A., Ortega H., Encalada A.C., Carvajal-Vallejos F.M., Rivadeneira J.F., Acosta F., Jacobsen D., Crespo A. Rivera-Rondón C.A. 2011. Biodiversity in aquatic systems of the Tropical Andes. p. 276-294. En: Herzog S.K., Martínez R., Jorgensen P.M., Tiessen H. (Eds.). *Climate change and biodiversity in the Tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change research and Scientific Committee on Problems of the Environment.
- Montes de Oca I. 2005. *Enciclopedia geográfica de Bolivia*. Ed. Atenea S.R.L., La Paz, Bolivia. 871 p.
- Navarro G., Maldonado M. 2002. *Geografía ecológica de Bolivia, Vegetación y Ambientes Acuáticos*. Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño, Cochabamba, Bolivia. 719 p.
- Pouilly M., Lino F., Yunoki T. 2004. Peces de las lagunas. p. 321-358. En: Pouilly M., Beck S.G., Moraes M., Ibañez C. (Eds.). *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.
- Pouilly M., Barrera S., Rosales C. 2006. Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the upper Beni watershed (Bolivia). *Journal of Fish Biology*, 68: 137-158.
- 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.
- Schaefer S. 2011. The Andes: riding the tectonic uplift. p: 259-279. En: Albert J.S., Petry P., Reis R. (Eds.). *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press, Berkeley, USA.
- Tognelli M.F., Anderson E., Jiménez-Segura LF, Chuctaya J., Chocano L., Maldonado-Ocampo J., Mesa-Salazar L., Mojica J.I., Carvajal-Vallejos F., Correa V., Ortega H., Rivadeneira J.F., Sánchez-Duarte P., Cox N.A., Hidalgo M., Prado P.J., Lasso C., Sarmiento J., Velásquez M.A., Villa Navarro F.A. 2018. Assessing conservation priorities of endemic freshwater fishes in the Tropical Andes region. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 1–10. doi.org/10.1002/aqc.2971
- Van Damme P. 2003. Degradación y pérdida de la biodiversidad acuática causada por su utilización directa. p. 224-231. En: Ibsch P.L., Mérida G. (Eds.). *Biodiversidad: la riqueza de Bolivia*. Ed. FAN, Santa Cruz, Bolivia.
- Van Damme P., Carvajal-Vallejos F.M., Sarmiento J., Barrera S., Osinaga K., Miranda-Chumacero G. 2009. Peces. p. 31-90. In: Ministerio de Medio Ambiente y Agua (Ed.). *Libro rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia*. La Paz, Bolivia.

















	ALTIPLANO										AMAZONAS			DE LA PLATA	
	Titicaca	Desaguadero	Poopó	Coipasa	Uyuni	Beni	Chapare	Grande	Parapetí	Pilcomayo	Bermejo				
SILURIFORMES															
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Pseudostegophilus nemurus</i>					1										
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus aguaraque</i>								1							1
TRICHOMYCTERIDAE			1												
<i>Trichomycterus alterum</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus atochae</i>															
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus barbourni</i>						1									1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus boylei</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus catamarcensis</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus chaberti</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus chungarensis</i>				1											
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus corduvensis</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus dispar</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus duellmani</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus fassli</i>						1									1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus heterodontum</i>						1									1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus johnsoni</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus megantoni</i>						1									1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus pseudosilvinichthys</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus quechuorum</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus rivulatus</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus spegazzinii</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus therma</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus tiraquae</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Trichomycterus vittatus</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Vandellia sanguinea</i>															1
TRICHOMYCTERIDAE															
<i>Synbranchus marmoratus</i>															1
SYBRANCHIFORMES															
<b>No. species</b>	<b>25</b>	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>188</b>	<b>84</b>	<b>84</b>	<b>39</b>	<b>69</b>	<b>53</b>				