

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

Influencia de factores fisicoquímicos y diversidad de peces a lo largo del gradiente altitudinal en la subcuenca del río Curaray

Camila Michelle Piñeiros Mena

Biología

Trabajo de fin de carrera presentado como requisito
para la obtención del título de
Licenciada en Biología

Quito, 11 de enero de 2021

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**HOJA DE CALIFICACIÓN
DE TRABAJO DE FIN DE CARRERA**

**Influencia de factores fisicoquímicos y diversidad de peces a lo largo del
gradiente altitudinal en la subcuenca del río Curaray**

Camila Michelle Piñeiros Mena

Nombre del profesor, Título académico

Andrea Encalada, Ph.D.

Quito, 11 de enero de 2021

© DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ, y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en la Ley Orgánica de Educación Superior del Ecuador.

Nombres y apellidos: Camila Michelle Piñeiros Mena

Código: 00200452

Cédula de identidad: 1722447065

Lugar y fecha: Quito, 11 de enero de 2021

ACLARACIÓN PARA PUBLICACIÓN

Nota: El presente trabajo, en su totalidad o cualquiera de sus partes, no debe ser considerado como una publicación, incluso a pesar de estar disponible sin restricciones a través de un repositorio institucional. Esta declaración se alinea con las prácticas y recomendaciones presentadas por el Committee on Publication Ethics COPE descritas por Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing, disponible en <http://bit.ly/COPETHeses>.

UNPUBLISHED DOCUMENT

Note: The following capstone project is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this project – in whole or in part – should not be considered a publication. This statement follows the recommendations presented by the Committee on Publication Ethics COPE described by Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing available on <http://bit.ly/COPETHeses>.

RESUMEN

Los ríos andino-amazónicos son sistemas que representan un alta conectividad entre las comunidades acuáticas. El Río Curaray está dentro de la cuenca del Río Napo que es uno de los principales tributarios de la cuenca Amazónica. A pesa de su gran importancia a nivel ecosistémico, no se ha generado mucha información acerca de la composición de las comunidades de peces a lo largo del gradiente altitudinal y como influyen los factores fisicoquímicos en dicha composición. Por esto, el objetivo principal de este estudio fue comprender como influyen los factores fisicoquímicos y la diferencia de altitud en la composición de peces dentro del Río Curaray. Se seleccionaron 30 sitios de muestreo a lo largo del río en el cual se colectaron especímenes y se registraron los individuos encontrados. Se los identifico con la ayuda de guías taxonómicas y se tomaron datos de temperatura, oxígeno disuelto, pH y conductividad. Se compararon índices de Shannon, Simpson y valores de riqueza de las zonas alta, media y baja en donde se obtuvo que las zonas medias y bajas albergan los valores mas altos de diversidad. Tambien se analizó un cluster de similitud y un mMDS donde se obtuvo que las zonas medias y bajas son mas similares entre ellas que con la zona alta. Finalmente, el ANOVA realizado demostró que las tres zonas son significativamente diferentes. Se puede concluir que la altitud, en conjunto con los factores fisicoquímicos, tienen un influencia en la composición de las comunidades de peces dentro de este río. Sin embargo, es necesario hacer mas estudios para poder tener una visión mas holística de los procesos ecosistémicos en el Río Curaray.

Palabras clave: *peces de agua dulce, factores fisicoquímicos, gradientes altitudinales, diversidad, Río Curaray.*

ABSTRACT

The Andean-Amazon rivers are systems that represent high connectivity between aquatic communities. The Curaray River is within the Napo River basin which is one of the main tributaries of the Amazon basin. Despite its great importance at an ecosystem level, not much information has been generated about the composition of fish communities along the altitudinal gradient and how physicochemical factors influence such composition. For this reason, the main objective of this study was to understand how physicochemical factors and the difference in altitude influence the composition of fish within the Curaray River. 30 sampling sites were selected along the river in which specimens were collected and the individuals found were recorded. They were identified with the aid of taxonomic guides, also data of temperature, dissolved oxygen, pH and conductivity were collected. Shannon and Simpson indices and richness values of the high, medium and low zones were compared, where it was obtained that the middle and low zones harbor the highest values of diversity. A similarity cluster and a mMDS were also analyzed, where it was obtained that the middle and lower areas are more similar to each other than to the high zone. Finally, the analysis of variance (ANOVA) carried out showed that the three zones are significantly different. It can be concluded that the altitude, together with the physicochemical factors, have an influence on the composition of the fish communities within this river. However, it is necessary to do more studies in order to have a more holistic view of the ecosystem processes in the Curaray River.

Key words: *freshwater fish, physicochemical factors, altitudinal gradients, diversity, Curaray River.*

TABLA DE CONTENIDO

Introducción.....	10
Metodología.....	16
Resultados.....	19
Conclusiones y discusión	24
Referencias bibliográficas.....	31

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Índices de diversidad, riqueza específica y número total del río Curaray.....	35
---	----

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio dentro de la cuenca del Napo, subcuenca del río Curaray.	35
Figura 2. Cluster de similitud de las zonas muestreadas dentro del Río Curaray.	35
Figura 3. Metric MDS para zonas muestreadas dentro del Río Curaray.....	36
Figura 4. Curvas de rango-abundancia de 121 géneros de peces dentro del río Curaray.....	36
Figura 5. Abundancia de tres géneros dentro del gradiente altitudinal en el río Curaray	37
Figura 6. Abundancia de cinco géneros en las tres localidades dentro del río Curaray.	37
Figura 7. Análisis de componentes principales dentro del río Curaray.....	38

INTRODUCCIÓN

Por muchos años, los cambios en cuanto a diversidad y estructura las comunidades en las montañas fue una pregunta de gran interés por parte de biogeógrafos, ecólogos y biólogos. Estas preguntas desencadenaron varias investigaciones sobre la influencia de factores abióticos, como la altura, en comunidades de animales y plantas (McCain y Grytnes 2010). De las observaciones de Humboldt, Darwin y otros se concluyó que factores climáticos, espaciales y evolutivos tenían una fuerte influencia en la estructura de las comunidades a lo largo del gradiente altitudinal (Lomolino 2001). Sin embargo, estas investigaciones se realizaron en grupos terrestres mas no en grupos acuáticos. Por esto, en los últimos años, se han realizado investigaciones sobre el recambio de especies y estructura de comunidades en invertebrados y vertebrados acuáticos. Esta información da paso a un mejor entendimiento sobre los procesos ecosistémicos que se dan dentro de los cuerpos de agua, lo que lleva a un mejor manejo de los recursos (Jézéquel, Tedesco, Bigorne, et al. 2020; Lessmann et al. 2016).

En estudios recientes se ha observado una fuerte relación entre factores abióticos y las comunidades de peces. Las especies acuáticas, a diferencia de los grupos terrestres, tienen otros factores ambientales limitantes como la cantidad de oxígeno disuelto, variaciones en pH y temperatura (Alexiades et al. 2019; Carvajal-Quintero et al. 2015). Estas condiciones pueden moldear la manera en la que responden los individuos a lo largo de un gradiente altitudinal. Se ha reportado que existe un decrecimiento de riqueza de especies a medida que aumenta la elevación, teniendo especies de peces principalmente insectívoras. A medida que se desciende en el gradiente, la composición de especies es más diversa, con especies detritívoras y piscívoras (Pouilly, Barrera, y Rosales 2006). Los niveles de endemismo también varían a lo largo del gradiente, a medida que se encuentran a altitudes mayores, el endemismo es mayor y

viceversa (Anderson y Maldonado-Ocampo 2011). Esto se cumple en la mayoría de los casos, pero hace falta entender cómo las variables ambientales juntas provocan este cambio en la riqueza y diversidad de especies.

A lo largo del gradiente altitudinal se pueden encontrar cambios dramáticos en el río, como cascadas, corrientes fuertes o estructuras antropogénicas como hidroeléctricas que tienen un efecto directo en la riqueza, diversidad y conectividad de las comunidades de peces (Alexiades et al. 2019; Herrera-Pérez et al. 2019; Lujan et al. 2013). Estos representan barreras para la dispersión de los organismos, haciendo que el ensamblaje de las comunidades sea diferente. Otros factores importantes que pueden modificar las comunidades de peces es la cantidad de materia orgánica y minerales que bajan desde las montañas. Al existir una disponibilidad de ciertos minerales a ciertas altitudes existen diferentes tipos de organismos a lo largo del río (Williams et al. 2010). Estas son algunas condiciones que modelan las comunidades a lo largo del gradiente altitudinal, pero es importante comprender el dinamismo que existe para proyectar como las poblaciones pueden reaccionar ante los efectos del cambio climático.

Otro aspecto que hay que tener en cuenta, y es de gran importancia para poder entender el ensamblaje de las comunidades de peces, es su historia biogeográfica. La cordillera de los Andes son formaciones relativamente recientes si se las compara con otras formaciones de montaña como los Alpes o los Himalayas. La cordillera de los Andes nace hace aproximadamente 90 millones de años, dentro de los cuales hubo varias fases de levantamiento tectónico que cambiaron por completo la interacción entre las poblaciones y las condiciones climáticas (Alan Graham 2009; Oberdorff et al. 2019). Un estudio realizado por Lundberg et al, 1998 establece que los primeros clados de peces tropicales del nuevo mundo se diversificaron en el paleógeno y los clados más recientes se diversificaron en el mioceno tardío.

En este estudio se afirma que la formación de los Andes creó nuevas condiciones climáticas y de aislamiento lo cual dio paso para que la biota acuática se extienda y se diversifique, especialmente en la cuenca Amazónica (Lundberg et al. 1998). Sin embargo, las condiciones no solo están establecidas por la formación de la cordillera de los Andes. Existen formaciones más antiguas como el escudo brasileño y guyanés que también han creado barreras entre las poblaciones y las han moldeado a través de los años. Entendiendo la historia geológica de las especies se puede tener una idea más clara de los procesos que vemos en la actualidad (Ruokolainen et al. 2019).

La cuenca amazónica alberga una gran diversidad y riqueza de organismos siendo una de las cuencas más importantes ya que produce el 20% del agua dulce y contiene el 15% de las especies de peces de agua dulce descritas hasta la actualidad (Jézéquel, Tedesco, Bigorne, et al. 2020). Dentro de la cuenca existen diferentes tipos de ríos que nacen desde los Andes y desembocan en el Amazonas. Debido a las grandes extensiones de esos ríos es importante mantener su conectividad ya que este factor es de suma importancia para especies acuáticas (Maldonado et al. 2011). En estos ríos, los peces cumplen con un rol sumamente importante, mueven cantidades significativas de biomasa y nutrientes a medida que se mueven dentro de los espacios acuáticos ya sean a escala local o regional (McCain y Grytnes 2010). Estas migraciones moldean las condiciones abióticas y bióticas dentro de los ríos lo que crea procesos ecológicos únicos para estas zonas. A pesar de la gran cantidad de estudios generados no se ha podido entender por completo la ecología de los peces en esta cuenca. Adicionalmente, los peces se encuentran amenazados por varias actividades humanas como la contaminación, minería, sobrepesca e hidroeléctricas (Jézéquel, Tedesco, Darwall, et al. 2020; Lessmann et al. 2016). Por esto es importante conocer cuál es el estado de las poblaciones en términos de diversidad, abundancia y recambio de especies para poder sustentar cualquier acción de

protección en estos ecosistemas y tener un mejor entendimiento de los procesos ecosistémicos que se dan en los ríos de la cuenca amazónica, específicamente del Río Curaray.

Los ríos Andino-Amazónicos poseen diferentes características a medida que se baja en el gradiente altitudinal. En las partes más altas están los ríos altoandinos, seguidos por los ríos de cordillera llegando a los ríos de piedemonte y finalmente a los ríos de llanura amazónica. El Río Curaray, debido a su extensión, alberga una variedad de ecosistemas y tipos de aguas. La parte alta se caracteriza por ser un río de aguas blancas, con altas tasas de erosión y no son inundables. En la parte media están los ríos piedemonte los cuales se encuentra la zona de transición entre los Andes y la llanura amazónica. Estos experimentan crecidas que se extienden en llanuras de inundación lo que causa diferentes formaciones dentro del río. Además, la gran carga de sedimentos que se transporta hacia la parte terrestre hace que sea un sistema bastante dinámico y con alta conectividad (da Costa, Petry, y Mazzoni 2018; Puhakka et al. 1992). Finalmente, en la parte baja se encuentran los ríos de llanura amazónica. Estos experimentan crecidas, al igual que los ríos de piedemonte, lo que hace que exista una conexión entre la parte terrestre y acuática importante (Arantes et al. 2018).

Los ríos de llanura amazónica se caracterizan por tener diferentes tipos de agua lo cual establece diferentes factores y adaptaciones fisiológicas para las especies acuáticas (Behrens y Lafferty 2007; Fitzgerald et al. 2017). Por ejemplo, dentro de los ríos de aguas blancas existe cierta turbidez que evita el paso de luz lo cual limita la producción primaria. Dentro de estas aguas los peces deben tener diferentes estrategias para combatir esta falta de luz (Encalada et al. 2019). Asimismo, existen los ríos de aguas negras con bajas cargas sedimentarias y gran cantidad de compuestos orgánicos. Una característica principal de estos ríos de aguas negras es el bajo nivel de oxígeno disuelto, lo que causa que las especies de peces tengan diferentes

estrategias para poder tolerar bajas cantidades de oxígeno disuelto. Debido a los diferentes compuestos, estos ríos poseen un pH bajo lo cual es otro factor con el que deben lidiar las especies que se encuentran en estos lugares (Encalada et al. 2019). A pesar de todos los factores adversos dentro de estos ríos, las zonas bajas poseen altos niveles de diversidad mientras que las zonas altas menores niveles de diversidad y altos niveles de endemismo.

Considerando que las especies se han adaptado a las diferentes condiciones ambientales en un periodo largo de tiempo, es importante considerar las implicaciones que tendría el acelerado efecto del cambio climático en la distribución y adaptación de las especies (Herrera-R et al. 2020). Para esto, las montañas y los gradientes sirven como un laboratorio natural de experimentación para estimar los efectos del cambio climático. Por ejemplo, los organismos que se encuentran dentro de las llanuras amazónicas van a buscar mantenerse dentro del rango de temperatura que existe en estos lugares. Con el calentamiento global, a medida que las temperaturas suben, las especies van a buscar temperaturas más frías lo que implica una migración hacia zonas más altas (Lenoir y Svenning 2015). Esta migración hacia zonas más altas hace que los individuos generen nuevos mecanismos de adaptación por las nuevas condiciones ambientales o se extingan. Las especies que ya se encuentran dentro de zonas altas, no tienen a donde subir si es que sus condiciones climáticas cambian drásticamente. Esto provocaría extinción de especies y pérdida de diversidad lo cual tiene un impacto directo en los procesos ecosistémicos de estos lugares.

Se cree que los peces son uno de los grupos más vulnerables ante el cambio climático por su limitada capacidad de regulación térmica y su movilidad está restringida a cuerpos de agua (Krabbenhof et al. 2020; Woodward, Perkins, y Brown 2010). Por esto es importante conocer los efectos de las variables ambientales en la composición de las comunidades de peces para

poder entender los posibles impactos del cambio climático. Debido al vacío de información que existe sobre este río, este estudio evalúa de qué manera cambia la comunidad de peces dentro del gradiente altitudinal combinándolo con variables fisicoquímicas para poder tener un mejor entendimiento sobre lo que sucede en este río. A la vez con la información generada se puede dar paso a planes de conservación de los cuerpos de agua de los cuales las comunidades aledañas dependen.

METODOLOGÍA

Área de estudio.

Entre los meses de octubre y noviembre de 2018 se muestrearon un total de 30 localidades a lo largo del Río Curaray (**Figura 1**). La zona alta comprende elevaciones desde los 737 m hasta los 412 m de altitud en las que se muestrearon 8 zonas, incluyendo el río Villano. La zona media se muestreo desde los 369 m hasta los 249 m de altitud donde se muestrearon 14 localidades incluyendo el río Nushiño. La zona baja abarca elevaciones desde los 221 m hasta 192 m de altitud donde se muestreo cerca de la frontera con Perú cerca de Lorocachi. El río Curaray posee una composición compleja en cuanto a minerales y tipo de agua porque grandes cantidades de sedimentos se lavan desde los Andes, esto hace que la composición de las comunidades y condiciones fisicoquímicas sean únicas para este lugar (Lessmann et al. 2016). Dentro de las localidades muestreadas se identificó pocas áreas intervenidas y zonas en buen estado.

Muestras de peces.

Se registraron 7061 individuos de peces pertenecientes a 136 géneros, 38 familias y 12 órdenes entre los meses de octubre y noviembre (época seca) en ecosistemas de laguna, río y riachuelos a lo largo de la subcuenca del río Curaray durante el día. Los métodos de colección incluyeron pesca eléctrica, pesca con cerco y redes de mano. Después de la colección, los individuos fueron fotografiados para su posterior identificación. En campo, los individuos colectados fueron medidos desde la punta de la boca hasta el extremo posterior de la última vertebra. En el caso de los Gymnotiformes se midió hasta la aleta anal con una cinta métrica de $\pm 1\text{mm}$ y pesados en una balanza analítica después de remover el exceso de agua. Los especímenes colectados fueron fijados por 48 horas en formaldehído al 10% diluido con agua destilada y

posteriormente transferidos a etanol al 70% para análisis en el laboratorio. Una vez en el laboratorio los especímenes colectados se identificaron con la ayuda de claves taxonómicas y descripción de especies originales por género y familia.

Datos fisicoquímicos.

Entre los meses de octubre y noviembre se colectaron datos fisicoquímicos dentro de 19 localidades en las zonas alta, media y baja dentro de la subcuenca del río Curaray. Los datos se colectaron con el medidor multiparamétrico portátil YSI ProDSS y se realizaron tres réplicas por localidad. Los datos colectados fueron temperatura, oxígeno disuelto, pH y conductividad. Al colocar el medidor se aseguró que este se encuentre calibrado para evitar la colección errónea de datos. Dentro de la parte media se registraron mediciones río arriba y río abajo dentro de los ríos Curaray y Nushiño. Las réplicas mostraron los mismos valores lo cual era esperado al tratarse de un ecosistema de río. A la vez se colectaron muestras de sedimento y minerales con lo cual se realizarán análisis posteriores.

Análisis de datos.

Con los datos totales de número de géneros dentro de los sitios muestreados se calculó el número total de géneros (S), el número total de individuos (N), índice de Diversidad de Shannon-Wiener (H') e índice de diversidad Simpson ($1-\lambda$). Todos los cálculos se realizaron con el software Primer 7. Estos índices han sido reconocidos como los más apropiados para estimar patrones de diversidad (Carvajal-Quintero et al. 2015).

Para el análisis de muestras de peces se utilizó el software Primer 7 en el que se sacaron los gráficos de Cluster y mMDS para los sitios muestreados en relación a la abundancia de géneros en cada zona muestreada. Se estandarizaron los datos dividiendo cada dato con el total de

muestras respectivamente para cada zona (ej. *Astyanax* = 4 / 610 <- total de individuos para primera zona muestreada en Alto Curaray). También, se realizó una transformación de raíz cuadrada para poder obtener normalidad, homocedasticidad y linealidad. Para poder sacar los gráficos se realizó una comparación entre los sitios muestreados en relación con los géneros presentes para poder ver la similitud. La comparación que se muestra en el Cluster y mMDS se la realizó con el método de similitud de Bray-Curtis. Para los análisis fisicoquímicos se realizó un PCA con el software Primer 7.

Se realizó un análisis de varianza de una vía (ANOVA) para determinar si existen diferencias significativas entre las localidades en términos de abundancia. Para esto se usaron los datos previamente normalizados y estandarizados y se realizó la prueba estadística en el software R studio versión 3.6.2 y posteriormente se realizó una comparación múltiple de medias de Tukey para corroborar si existen diferencias significativas entre las localidades. También se realizó gráficos de rango-abundancia y de caja y bigotes para analizar especies abundantes y dominancia en los sitios de muestreo.

RESULTADOS

Índices de diversidad y riqueza específica.

Se analizó un total de 7061 individuos pertenecientes a 121 géneros, 38 familias y 12 órdenes. Los géneros con mayor abundancia fueron *Knodus* (2658), *Creagrutus* (728), *Hemigrammus* (511), *Moenkhausia* (280) y *Bujurquina* (203) los cuales comprenden el 61,8 % de todos los individuos registrados. El número de localidades que se muestrearon fueron 30 en total.

La zona alta del Río Curaray se la catalogó desde los 737 hasta los 412 m, la zona media desde los 369 hasta los 240 m y la zona baja desde 221 hasta 192 m. En la zona alta del Río Curaray se registraron 24 géneros de los 136 e indica una biodiversidad baja ($H' = 1.812$; $1-\lambda = 0.742$). Esto quiere decir que existen pocos géneros y una alta dominancia de algunos géneros como *Knodus*, *Chaetostoma*, y *Creagrutus*. En la zona media se registraron 70 géneros lo que indica una alta diversidad en comparación con la zona alta ($H' = 2.748$; $1-\lambda = 0.849$). Estos índices muestran que existe una mayor concentración de géneros en esta zona, también existe una mejor equitatividad de los géneros que contribuyen a la diversidad. En la zona baja se registraron 94 géneros, la más alta para todos los sitios de muestreo. Sin embargo, los cálculos de diversidad son más bajos comparado con la zona media ($H' = 2.53$; $1-\lambda = 0.816$). Las diferencias de diversidad entre la zona media y baja no son muy significativas, esto puede indicar que existe una mejor equitatividad de géneros en la zona media que en la zona baja lo cual contribuye a los valores de diversidad.

De igual manera si se compara la riqueza específica con el número de individuos registrados por zona (**Tabla 1.**) se puede ver que la zona alta del Curaray registra un mayor número de individuos (N= 2414) que la zona media (N= 1213), pero un menor número de géneros

registrado (S=24) que en la zona media (S= 70) lo que podría indicar dominancia por algunos grupos.

Cluster de similitud y mMDS.

Haciendo las comparaciones entre los lugares para ver cuánto se asemejan entre ellos se encontró que los lugares de la zona alta son más similares entre sí que con la zona media y baja. Dentro de la figura 2. Se ve el Cluster de similitud donde se observan grupos externos que tienen baja similitud, esto es porque se obtuvieron pocos registros de géneros de peces dentro del gradiente altitudinal en el Río Curaray. En el mMDS (**Figura 3.**) se observa que los registros de la zona alta están más agrupados entre sí, mientras que los puntos que representan la zona media y baja están mezclados y juntos entre sí. Esto demuestra una mayor similitud entre los puntos de la zona media y baja que es lo que se esperaría encontrar dentro del gradiente por el tipo de sustrato y estructura del río. El valor de estrés (0.28) de la comparación se considera un poco alto, el rango óptimo va de 0.1-0.2. Este valor proporciona una medida del grado en el que la distancia de las muestras en el gráfico se asemeja a las distancias reales entre las muestras.

Análisis de varianza.

Los resultados del análisis de varianza (ANOVA) de un factor establece que existen diferencias significativas entre las medias de las localidades muestreadas ($F_{(2,27)} = 5.535, p < 0.001$). Para corroborar que existen diferencias significativas, se realizó la prueba de Tukey HSD el cual mostró diferencias significativas entre las localidades. Esto demuestra que, en cuanto a abundancia, las localidades son diferentes. En cuanto a las curvas de rango abundancia (**Figura 4.**) se observa que la parte alta contiene la mayor proporción de géneros, pero posee una alta dominancia a comparación de los dos sitios de muestre restantes. Hay que tomar en cuenta

que dentro de la zona alta los índices de diversidad son mas bajos que las otras localidades. Una explicación a esto puede ser la alta dominancia por algunos géneros como *Chaetostoma* y *Knodus* que representan mas del 50% de los géneros en la zona alta dentro del Río Curaray. Entre la parte zona media y baja (**Figura 4.**) existe una mayor dominancia dentro de la zona media, en la zona baja existe una mayor equitatividad y riqueza de especies. La zona baja registra la menor dominancia, mayor diversidad y equitatividad a comparación de los otros sitios de muestreo.

Especies abundantes en el gradiente altitudinal.

Al analizar tres géneros abundantes dentro del gradiente altitudinal (**Figura 5.**) se observa que *Creagrutus spp* y *Knodus spp* tienen una mayor abundancia en la parte alta. A medida que se baja en el gradiente altitudinal la frecuencia de estos dos géneros disminuye. Por otro lado, con *Odonostilbe spp* pasa lo contrario. En la parte baja se tiene el mayor número de registros de este género y, a medida que se sube en el gradiente, la frecuencia es mucho menor. Esto es un ejemplo de lo que sucede con varios géneros a lo largo del gradiente. Analizando algunos de los géneros más abundantes presentes en todas las zonas de muestreo están *Bujurquina*, *Characidium*, *Creagrutus*, *Knodus* y *Odontostilbe*. Dentro de la figura 6. Se observa que el género *Knodus* es el más abundante de todos los géneros presentes en las tres zonas, seguido por *Creagrutus*. El género *Creagrutus* tiene una mayor abundancia en la parte baja en comparación con las dos zonas. Una abundancia similar la tiene el género *Knodus* con una mayor abundancia en la parte baja. A diferencia de *Creagrutus* y *Knodus*, *Characidium* tiene una mayor abundancia en la parte alta que en las otras zonas mientras que *Bujurquina* se mantiene relativamente constante dentro de las tres zonas. *Odontostilbe* tiene una mayor abundancia en la zona media que en el resto de las zonas, lo que representa el 60% de todos los individuos de este género dentro de las tres zonas.

Análisis fisicoquímicos

Al momento de incorporar los factores ambientales (**Figura 7.**) se observa que, de las cuatro variables fisicoquímicas, la temperatura, el oxígeno disuelto y la conductividad poseen una mayor influencia en las zonas de muestreo que el pH, ya que son las líneas que más se alejan del origen en la gráfica. Los resultados del PCA (**Figura 7.**) muestra que los eigenvalues de los dos primeros componentes principales explican el 71.9% de la variación representada en el gráfico. De igual manera se observa agrupaciones de las zonas muestreadas en la parte alta, mientras que las localidades dentro de la zona baja se agrupan al lado derecho de la gráfica. Esto demuestra que las dos localidades son diferentes cuando se analizan los componentes fisicoquímicos. Como se tomaron datos río arriba y abajo dentro de la zona media por tratarse de ríos con gran extensión, se observa que las localidades río arriba (MCU) se alejan de las localidades río abajo (MCD).

Dentro de las zonas muestreadas el pH va desde 5 a 11.91 lo cual se sale del rango normal. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que dentro de esta zona la cantidad de materia orgánica que se degrada con rapidez es grande, por lo que puede modificar significativamente los niveles de pH. En cuanto a oxígeno disuelto, las zonas media y altas presentaron valores superiores a 75% de saturación mientras que en la zona baja se registró valores entre 42 y 95% de saturación. Esta variación en la zona baja se pudo dar por los diferentes ecosistemas muestreados. Las lagunas tienden a tener niveles de oxígeno disuelto bajos a comparación de cascadas y riachuelos. Por último, la temperatura es un factor bastante importante ya que se encuentra relacionada con los procesos que se dan dentro de los cuerpos de agua. A la vez, los peces son conocidos por no poder tener una regulación térmica tan grande por lo que si la temperatura está por encima o debajo de los rangos de tolerancia las especies empiezan a tener problemas

a nivel fisiológico (Krabbenhof et al. 2020; Woodward et al. 2010). Las temperaturas registradas en las zonas de muestreo fluctuaron entre 22°C en la parte alta y 29°C en la parte media. Dentro de las tres zonas muestreadas se mantuvo constante la temperatura, sin observar cambios bruscos entre localidades.

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN

Los resultados de los índices de diversidad analizados coinciden con lo que se reporta en la bibliografía a pesar de no tener el mismo número de localidades muestreadas por zona. Lo que se encontró dentro de este estudio fue que la zona alta alberga niveles bajos de diversidad en comparación a las otras zonas muestreadas. Las zonas media y baja son las que poseen niveles de diversidad similares, pero la zona media tiene los índices más altos. Comúnmente en las zonas bajas es donde se alberga el mayor número de géneros de peces, por ende, poseen una diversidad elevada en comparación con las zonas más altas. Una de las razones principales por las que las zonas bajas albergan mayor número de especies es por las condiciones ambientales y fisicoquímicas que se encuentran en estos lugares (Lujan et al. 2013). Al tratarse de zonas inundables con diferentes tipos de agua y con alta composición de minerales, poseen una diversidad de nichos que pueden ser ocupados por diferentes organismos acuáticos. Sin embargo, los minerales que se encuentran en las zonas bajas son consecuencia del origen volcánico donde se encuentra el río. Los minerales se lavan desde las partes altas hasta llegar a las zonas bajas donde los organismos pueden disponer de una variedad de recursos (Agostinho et al. 2016).

Un factor determinante para altos niveles de diversidad en los ríos altoandinos es la heterogeneidad del bosque y las condiciones en la que se encuentra este. La conectividad entre la zona terrestre y acuática aumenta significativamente cuando se analizan las zonas bajas inundables. Este fenómeno da paso a que se abran diferentes nichos ecológicos para que los organismos puedan ocupar, siendo parte de la dinámica del bosque que representa gran importancia en cuanto a balance y diversidad de estos ríos (Dias et al. 2014). A su vez, estas zonas inundables crean condiciones óptimas para que la producción primaria sea rica y crean

nuevas estructuras, como lagos que son de suma importancia para los ciclos de vida de diferentes organismos tanto en agua como en tierra. Las especies migratorias necesitan de esta conectividad en el río para poder completar sus ciclos de vida. Estos organismos se desplazan desde afluentes de aguas negras y aguas blancas a afluentes andinos para poder reproducirse y alimentarse. Con estas migraciones, los individuos mueven altas cantidades de material orgánico y varios nutrientes creando condiciones únicas en ciertas zonas del gradiente en épocas específicas del año (McClain y Naiman 2008).

A diferencia de las zonas bajas, las zonas altas se caracterizan por tener condiciones ambientales que desafían la fisiología de los organismos presentes haciendo que los peces posean diferentes tipos de comportamientos para poder adaptarse. Por esto, se encuentran niveles de diversidad más bajos en las partes altas y una alta dominancia por algunos géneros de peces en esta zona. Los géneros *Knodus*, *Chaetostoma* y *Creagrutus* son los géneros más abundantes dentro de la parte alta. Los tres géneros mencionados se caracterizan por tener una dieta amplia, lo que les permite alimentarse de diferentes fuentes cuando las condiciones no son favorables. Estas características hacen que estos géneros sean exitosos dentro de esta zona y, a su vez, que tengan una abundancia alta.

El cluster (**Figura 3.**) muestra que existe una mayor similitud entre las zonas muestreadas en la parte alta. Las zonas muestreadas en la parte media y baja se asemejan más entre ellas lo que quiere decir que poseen una composición de géneros similar a lo largo del gradiente. Las zonas que tuvieron valores menores de similitud se observan en los extremos del gráfico. Dentro de estas zonas no se registró un número alto de géneros haciendo que el valor de similitud disminuyera en comparación con las zonas que se encuentran en la mitad del gráfico. Esto se pudo dar por la variedad de ecosistemas que se muestrearon en la parte media y baja. En estas

zonas se muestreo en quebradas, riachuelos, lagunas, cascadas y en los ríos principales lo que puedo hacer que los valores de abundancia varíen debido a la extensión de los lugares muestreados (Galacatos, Barriga-Salazar, y Stewart 2004). También la diferencia en elevación entre la zona alta y media es el doble que entre la parte media y baja. Esta diferencia grande entre altitudes puede explicar que la composición de géneros sea diferente (Carvajal-Quintero et al. 2015; da Costa et al. 2018). Estos patrones también se expresan en la figura 4, sin embargo, hay que tomar en cuenta que el valor del estrés fue relativamente alto. El valor de estrés en este gráfico proporciona una medida del grado en el que la distancia de las muestras se asemeja con la distancias reales. A pesar de que el valor de estrés sea elevado, se observa claramente las agrupaciones de la parte alta y del resto de zonas muestreadas. Este resultado era esperado ya que la zona media, al tratarse de una zona de transición, acumula mayor número de géneros que en la parte alta. Uno de los géneros compartidos entre la zona media y baja es *Moenkhausia* con 280 individuos registrados en las dos zonas. Este género se encuentra bien adaptado a los cambios estacionales que suceden dentro de la zona, están presentes a lo largo de todo el año y son omnívoros. Este género es generalista en cuanto a su alimentación, pero en épocas de lluvia consume grandes cantidades de alimento que es almacenado para poder sobrevivir la época seca (Esteves y Galetti 1994). Es importante conocer la ecología de géneros compartidos en las dos épocas del año, seca y lluviosa, para poder tener un panorama mas claro de la dinámica que existe en el Río Curaray.

Los resultados del análisis de varianza demostraron que existen diferencias significativas entre localidades en términos de abundancia. Este resultado era esperado ya que en la zona alta se tiene una alta cantidad de individuos, pero con pocos géneros registrados. La zona media registra el menor número de individuos, pero posee 46 géneros más que en la zona alta. La zona baja presenta el mayor número de individuos y géneros. Solo comparando los números

de riqueza y abundancia se ve que existe una diferencia grande entre los sitios de muestreo. A pesar de que existen diferencias entre las zonas muestreadas, hay géneros que se son compartidos. Los géneros *Creagrutus*, *Knodus* y *Odontostilbe* son géneros pertenecientes a la familia Characidae los cuales poseen una alta plasticidad en cuanto a su dieta. Los tres géneros tienen especies que son omnívoros con preferencia por invertebrados. Por ejemplo, *Knodus gamma* se alimenta principalmente de invertebrados terrestres, pero puede cambiar su alimentación dependiendo de la disponibilidad de esta. Al alimentarse de invertebrados terrestres, la conectividad que existe entre los ecosistemas acuáticos y terrestres es de suma importancia para ciertas especies (Bojsen 2005). Si bien estos son ejemplo de géneros generalistas en cuanto a su dieta, existen individuos que no poseen la misma plasticidad y están sujetos a un solo tipo de alimentación que se puede ver afectada por diferentes perturbaciones.

Bujurquina es otro género que se encuentra en las tres zonas de muestreo, pertenece a la familia Cichlidae la cual es una de las familias más grandes de peces de agua dulce con casi 2000 especies en el mundo y 291 en Sudamérica. Se ha reportado que los miembros de este género son ampliamente distribuidos a lo largo de la cuenca amazónica, específicamente de la parte occidental de la cuenca (Jessica H. Arbour, Ramiro E. Barriga Salazar, y Hernán López-Fernández 2014). Por último, el género *Characidium* ocupa una variedad de nichos desde quebradas hasta ríos grandes, se alimentan principalmente de invertebrados acuáticos y de algunas especies vegetales. Debido a la amplia dieta y los varios nichos que puede ocupar está presente con abundancias relativamente iguales en todas las zonas de muestreo (Román-Valencia, Hernández, y Samudio 2007). En general, los cinco géneros analizados poseen una gran capacidad de adaptación a diferentes estructuras, tolerancia de factores ambientales y consumo variado de insectos, algas y otras fuentes de alimento (Oliveira et al. 2020; Ortaz

2001). Esto puede ser la explicación por lo que se los encuentra a lo largo del gradiente altitudinal del río Curaray y con altos números de registros.

En el análisis de componentes principales (**Figura 7.**) refleja las variables ambientales que poseen una mayor influencia en relación con los diferentes sitios de muestreo. El modelo propuesto explica el 71.9% de la variación del gráfico, el cual se considera como un buen porcentaje. Dentro del gráfico se observa que existe una diferencia entre los sitios de muestro debido a las agrupaciones que se forman y a la distancia entre los puntos. Es importante considerar que en ríos grandes como el Curaray y Nushiño se tomaron datos río arriba y río abajo. Los resultados muestran que existe una diferencia entre los dos sitios dentro de la zona media. Al tratarse de una zona de transición se espera que las condiciones fisicoquímicas cambien, al igual que la composición de peces a lo largo del gradiente (Tobes et al. 2016).

A diferencia de los ecosistemas terrestres, los ecosistemas acuáticos poseen variables ambientales como pH, conductividad, oxígeno disuelto y temperatura, que caracterizan estos ambientes haciendo que la respuesta por parte de los individuos sea diferente debido a las fluctuaciones del ambiente. El pH es una variable que puede indicar contaminación, los valores para la preservación de la vida acuática están entre 6.5 a 9. Sin embargo, la descomposición de materia orgánica puede hacer que las mediciones se salgan del rango y en estas zonas ocurre con gran rapidez. Esto se trata de un proceso ecológico normal más no necesariamente contaminación para lo que habría que analizar más variables para poder determinar si es contaminación o procesos naturales (Encalada et al. 2019). La conductividad es una medida buena para poder determinar la cantidad de sales disueltas que existe en el agua. Puede ayudar a indicar contaminación en caso de valores altos, pero hay ríos que poseen valores altos por la misma naturaleza del río. Al tratarse de ríos de origen andino poseen altas cantidades de

carbonatos e iones que circulan a lo largo del río hasta llegar a las partes bajas (McClain y Naiman 2008).

Por otro lado, el oxígeno disuelto es una variable importante y puede variar bastante dependiendo del ecosistema. En lagunas y aguas sin mucho movimiento los niveles de oxígeno disuelto son bajos a comparación con las cascadas y rápidos. Esta variable en conjunto con la temperatura, son un fuerte determinante para la adaptación de las especies. Esto se da porque al existir temperaturas más altas el oxígeno disuelto disminuye y viceversa (Encalada et al. 2019; Galacatos et al. 2004). Al momento de analizar las variables ambientales de manera individual con análisis de correlación se obtuvo que las variables no poseen relación alguna con la abundancia de géneros. Sin embargo, es importante combinar las variables ambientales para poder entender de qué manera afecta en el recambio de géneros de peces dentro de la subcuenca del Río Curaray.

Una de las variables ambientales que son determinantes para la composición de comunidades de peces es la cantidad de materia orgánica y los nutrientes que se encuentran en cada punto del río. Dentro de este estudio no se incorporó estas variables, pero se harán análisis posteriores para poder tener una idea más completa de lo que sucede en el Río Curaray. En cuanto a materia orgánica se sabe que el carbono orgánico está asociado con el flujo de sedimentos. Esta asociación hace que la tasa de descomposición sea baja y se conserve de mejor manera. Una de las fuentes principales de materia orgánica proviene de afluentes andinos y de las plantas terrestres que se encuentran alrededor. Los fenoles, proporciones de nitrógeno y carbono se originan principalmente de las hojas de las plantas que se encuentran alrededor. Por esto es que la calidad de la vegetación que se encuentra alrededor es determinante para la disponibilidad de nutrientes esenciales para organismos acuáticos (Aufdenkampe et al. 2007; Bojsen y Barriga

2002; Encalada et al. 2019). Este estudio da paso a otros estudios sobre esta subcuenca de la cual se conoce muy poco y es de suma importancia ya que alberga comunidades indígenas que dependen de la salud de los ríos. Aparte de los servicios ecosistémicos que brindan los ríos, conservar tanto los bosques como los ríos es necesario para mantener los niveles de endemismo y diversidad que se muestran dentro del Río Curaray. A la larga, mantener la conectividad y salud de los ríos y sus alrededores beneficia mucho más que la explotación de los recursos de manera irresponsable.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agostinho, Angelo A., Luiz C. Gomes, Natália CL Santos, Jean CG Ortega, y Fernando M. Pelicice. 2016. «Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management». *Fisheries Research* 173:26-36.
- Alan Graham. 2009. «THE ANDES: A GEOLOGICAL OVERVIEW FROM A BIOLOGICAL PERSPECTIVE». *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96(3):371-85. doi: 10.3417/2007146.
- Alexiades, Alexander V., Andrea C. Encalada, Janeth Lessmann, y Juan M. Guayasamin. 2019. «Spatial prediction of stream physicochemical parameters for the Napo River Basin, Ecuador». *Journal of Freshwater Ecology* 34(1):247-61. doi: 10.1080/02705060.2018.1542353.
- Anderson, Elizabeth P., y Javier A. Maldonado-Ocampo. 2011. «A Regional Perspective on the Diversity and Conservation of Tropical Andean Fishes». *Conservation Biology* 25(1):30-39. doi: 10.1111/j.1523-1739.2010.01568.x.
- Arantes, Caroline C., Kirk O. Winemiller, Miguel Petre, Leandro Castello, Laura L. Hess, y Carlos E. C. Freitas. 2018. «Relationships between forest cover and fish diversity in the Amazon River floodplain». *Journal of Applied Ecology* 55(1):386-95. doi: 10.1111/1365-2664.12967.
- Aufdenkampe, Anthony K., Emilio Mayorga, John I. Hedges, Carlos Llerena, Paul D. Quay, Jack Gudeman, Alex V. Krusche, y Jeffrey E. Richey. 2007. «Organic matter in the Peruvian headwaters of the Amazon: Compositional evolution from the Andes to the lowland Amazon mainstem». *Organic Geochemistry* 38(3):337-64.
- Behrens, Michael D., y Kevin D. Lafferty. 2007. «Temperature and diet effects on omnivorous fish performance: implications for the latitudinal diversity gradient in herbivorous fishes». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64(6):867-73. doi: 10.1139/f07-063.
- Bojsen, B. H., y R. Barriga. 2002. «Effects of deforestation on fish community structure in Ecuadorian Amazon streams». *Freshwater Biology* 47(11):2246-60. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00956.x.
- Bojsen, Berit Horskjær. 2005. «Diet and condition of three fish species (Characidae) of the Andean foothills in relation to deforestation». *Environmental Biology of Fishes* 73(1):61-73.
- Carvajal-Quintero, Juan D., Federico Escobar, Fredy Alvarado, Francisco A. Villa-Navarro, Úrsula Jaramillo-Villa, y Javier A. Maldonado-Ocampo. 2015. «Variation in freshwater fish assemblages along a regional elevation gradient in the northern Andes, Colombia». *Ecology and Evolution* 5(13):2608-20. doi: 10.1002/ece3.1539.
- da Costa, Igor David, Ana Cristina Petry, y Rosana Mazzoni. 2018. «Responses of fish assemblages to subtle elevations in headwater streams in southwestern Amazonia». *Hydrobiologia* 809(1):175-84.
- Dias, Murilo S., Thierry Oberdorff, Bernard Hugueny, Fabien Leprieur, Céline Jézéquel, Jean-François Cornu, Sébastien Brosse, Gael Grenouillet, y Pablo A. Tedesco. 2014. «Global

imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity». *Ecology Letters* 17(9):1130-40. doi: 10.1111/ele.12319.

- Encalada, AC, JM Guayasamín, E. Suárez, CF Mena, J. Lessmann, C. Sampedro, PE Martínez, V. Ochoa-Herrera, K. Swing, y M. Celinéak. 2019. «Los ríos de las cuencas Andino-Amazónicas: Herramientas y guía de invertebrados para el diseño efectivo de programas de monitoreo». *Quito, Ecuador: Trama*.
- Esteves, Katharina Eichbaum, y Pedro M. Galetti. 1994. «Feeding ecology of *Moenkhausia intermedia* (Pisces, Characidae) in a small oxbow lake of Mogi-Guaçu River, São Paulo, Brazil». *SIL Proceedings, 1922-2010* 25(4):2198-2204. doi: 10.1080/03680770.1992.11900596.
- Fitzgerald, Daniel B., Kirk O. Winemiller, Mark H. Sabaj Pérez, y Leandro M. Sousa. 2017. «Seasonal changes in the assembly mechanisms structuring tropical fish communities». *Ecology* 98(1):21-31. doi: 10.1002/ecy.1616.
- Galacatos, K., R. Barriga-Salazar, y D. J. Stewart. 2004. «Seasonal and Habitat Influences on Fish Communities within the Lower Yasuni River Basin of the Ecuadorian Amazon». *Environmental Biology of Fishes* 71(1):33-51. doi: 10.1023/B:EBFI.0000043156.69324.94.
- Herrera-Pérez, J., J. L. Parra, D. Restrepo-Santamaría, y L. F. Jiménez-Segura. 2019. «The Influence of Abiotic Environment and Connectivity on the Distribution of Diversity in an Andean Fish Fluvial Network». *Frontiers in Environmental Science* 7:9. doi: 10.3389/fenvs.2019.00009.
- Herrera-R, Guido A., Thierry Oberdorff, Elizabeth P. Anderson, Sébastien Brosse, Fernando M. Carvajal-Vallejos, Renata G. Frederico, Max Hidalgo, Céline Jézéquel, Mabel Maldonado, Javier A. Maldonado-Ocampo, Hernán Ortega, Johannes Radinger, Gislene Torrente-Vilara, Jansen Zuanon, y Pablo A. Tedesco. 2020. «The combined effects of climate change and river fragmentation on the distribution of Andean Amazon fishes». *Global Change Biology* 26(10):5509-23. doi: 10.1111/gcb.15285.
- Jessica H. Arbour, Ramiro E. Barriga Salazar, y Hernán López-Fernández. 2014. «A New Species of *Bujurquina* (Teleostei: Cichlidae) from the Río Danta, Ecuador, with a Key to the Species in the Genus». *Copeia* 2014(1):79-86. doi: 10.1643/CI-13-028.
- Jézéquel, Céline, Pablo A. Tedesco, Rémy Bigorne, Javier A. Maldonado-Ocampo, Hernan Ortega, Max Hidalgo, Koen Martens, Gislene Torrente-Vilara, Jansen Zuanon, Astrid Acosta, Edwin Agudelo, Soraya Barrera Maure, Douglas A. Bastos, Juan Bogotá Gregory, Fernando G. Cabeceira, André L. C. Canto, Fernando M. Carvajal-Vallejos, Lucélia N. Carvalho, Ariana Cella-Ribeiro, Raphaël Covain, Carlos Donascimento, Carolina R. C. Dória, Cleber Duarte, Efrem J. G. Ferreira, André V. Galuch, Tommaso Giarrizzo, Rafael P. Leitão, John G. Lundberg, Mabel Maldonado, José I. Mojica, Luciano F. A. Montag, Willian M. Ohara, Tiago H. S. Pires, Marc Pouilly, Saúl Prada-Pedreiros, Luiz J. de Queiroz, Lucia Rapp Py-Daniel, Frank R. V. Ribeiro, Raúl Ríos Herrera, Jaime Sarmiento, Leandro M. Sousa, Lis F. Stegmann, Jonathan Valdiviezo-Rivera, Francisco Villa, Takayuki Yunoki, y Thierry Oberdorff. 2020. «A database of freshwater fish species of the Amazon Basin». *Scientific Data* 7(1):96. doi: 10.1038/s41597-020-0436-4.
- Jézéquel, Céline, Pablo A. Tedesco, William Darwall, Murilo S. Dias, Renata G. Frederico, Max Hidalgo, Bernard Hugueny, Javier Maldonado-Ocampo, Koen Martens, Hernan Ortega,

- Gislene Torrente-Vilara, Jansen Zuanon, y Thierry Oberdorff. 2020. «Freshwater fish diversity hotspots for conservation priorities in the Amazon Basin». *Conservation Biology* 34(4):956-65. doi: 10.1111/cobi.13466.
- Krabbenhoft, Trevor J., Bonnie JE Myers, Jesse P. Wong, Cindy Chu, Ralph W. Tingley, Jeffrey A. Falke, Thomas J. Kwak, Craig P. Paukert, y Abigail J. Lynch. 2020. «FiCli, the Fish and Climate Change Database, informs climate adaptation and management for freshwater fishes». *Scientific Data* 7(1):1-6.
- Lenoir, Jonathan, y J-C Svenning. 2015. «Climate-related range shifts—a global multidimensional synthesis and new research directions». *Ecography* 38(1):15-28.
- Lessmann, Janeth, Juan M. Guayasamin, Kayce L. Casner, Alexander S. Flecker, W. Chris Funk, Cameron K. Ghalambor, Brian A. Gill, Iván Jácome-Negrete, Boris C. Kondratieff, LeRoy N. Poff, José Schreckinger, Steven A. Thomas, Eduardo Toral-Contreras, Kelly R. Zamudio, y Andrea C. Encalada. 2016. «Freshwater vertebrate and invertebrate diversity patterns in an Andean-Amazon basin: implications for conservation efforts». *Neotropical Biodiversity* 2(1):99-114. doi: 10.1080/23766808.2016.1222189.
- Lomolino, MARK. V. 2001. «Elevation gradients of species-density: historical and prospective views». *Global Ecology and Biogeography* 10(1):3-13. doi: 10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x.
- Lujan, Nathan K., Katherine A. Roach, Dean Jacobsen, Kirk O. Winemiller, Vanessa Meza Vargas, Vania Rimarachín Ching, y Jerry Arana Maestre. 2013. «Aquatic community structure across an Andes-to-Amazon fluvial gradient». *Journal of Biogeography* 40(9):1715-28. doi: 10.1111/jbi.12131.
- Lundberg, John G., Larry G. Marshall, Javier Guerrero, Brian Horton, MCSL Malabarba, y Frank Wesselingh. 1998. «The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers». *Phylogeny and classification of Neotropical fishes* 27:13-48.
- Maldonado, Mabel, Javier A. Maldonado-Ocampo, Hernán Ortega, Andrea C. Encalada, Fernando M. Carvajal-Vallejos, JF Rivadeneira, F. Acosta, Dean Jacobsen, A. Crespo, y Carlos A. Rivera-Rondón. 2011. «Biodiversity in aquatic systems of the tropical Andes». *Climate change and biodiversity in the tropical Andes* 276-94.
- McCain, Christy M., y John-Arvid Grytnes. 2010. «Elevational gradients in species richness». *eLS*.
- McClain, Michael E., y Robert J. Naiman. 2008. «Andean influences on the biogeochemistry and ecology of the Amazon River». *BioScience* 58(4):325-38.
- Oberdorff, Thierry, Murilo S. Dias, Céline Jézéquel, James S. Albert, Caroline C. Arantes, Rémy Bigorne, Fernando M. Carvajal-Valleros, Aaike De Wever, R. G. Frederico, Max Hidalgo, Bernard Hugueny, Fabien Leprieur, Mabel Maldonado, Javier Maldonado-Ocampo, Koen Martens, Hernan Ortega, Jaime Sarmiento, Pablo A. Tedesco, Gislene Torrente-Vilara, Kirk O. Winemiller, y Jansen Zuanon. 2019. «Unexpected fish diversity gradients in the Amazon basin». *Science Advances* 5(9):eaav8681. doi: 10.1126/sciadv.aav8681.
- Oliveira, E., ARA Ignácio, WL Lázaro, CC Muniz, DVS Campos, JVM Costa, T. Ribeiro, y M. Santos-Filho. 2020. «Feeding aspects of *Knodus heterosthes* (Eigenmann, 1908) and

- Moenkhausia lepidura (Kner, 1858)(Characiformes, Characidae) in the Teles Pires and Juruena Rivers, southern Amazon». *Brazilian Journal of Biology* (AHEAD).
- Ortiz, Mario. 2001. «Diet seasonality and food overlap in fishes of the upper Orituco stream, northern Venezuela». *Revista de Biología Tropical* 49(1):191-97.
- Pouilly, Marc, S. Barrera, y C. Rosales. 2006. «Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the Upper Beni watershed (Bolivia)». *Journal of Fish Biology* 68(1):137-56.
- Puhakka, Maarit, Risto Kalliola, Marjut Rajasilta, y Jukka Salo. 1992. «River types, site evolution and successional vegetation patterns in Peruvian Amazonia». *Journal of Biogeography* 651-65.
- Román-Valencia, César, Jaime H. Hernández, y Héctor F. Samudio. 2007. «Sobre ecología de Characidium caucanum (Pisces: Crenuchidae) en el alto río Cauca, Colombia». *Dahlia (Rev. Asoc. Colomb. Ictiol.)* 9:33-42.
- Ruokolainen, Kalle, Gabriel M. Moulatlet, Gabriel Zuquim, Carina Hoorn, y Hanna Tuomisto. 2019. «Geologically recent rearrangements in central Amazonian river network and their importance for the riverine barrier hypothesis». *Frontiers of Biogeography*.
- Tobes, Ibon, Sergio Gaspar, Marlon Peláez-Rodríguez, y Rafael Miranda. 2016. «Spatial distribution patterns of fish assemblages relative to macroinvertebrates and environmental conditions in Andean piedmont streams of the Colombian Amazon». *Inland Waters* 6(1):89-104.
- Williams, Clayton J., Youhei Yamashita, Henry F. Wilson, Rudolf Jaffé, y Marguerite A. Xenopoulos. 2010. «Unraveling the role of land use and microbial activity in shaping dissolved organic matter characteristics in stream ecosystems». *Limnology and Oceanography* 55(3):1159-71. doi: 10.4319/lo.2010.55.3.1159.
- Woodward, Guy, Daniel M. Perkins, y Lee E. Brown. 2010. «Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365(1549):2093-2106.

TABLAS

Tabla 1. Índices de diversidad, riqueza específica y número total del río Curaray.

Localidad	S	N	Índice de Shannon ($H' \log_e$)	Índice de Simpson ($1 - \lambda$)
Curaray Alto	24	2414	1.81283	0.74176
Curaray Medio	70	1213	2.74816	0.84886
Curaray Bajo	94	3434	2.53113	0.81594

FIGURAS

Figura 1. Área de estudio dentro de la cuenca del Napo, subcuenca del río Curaray.

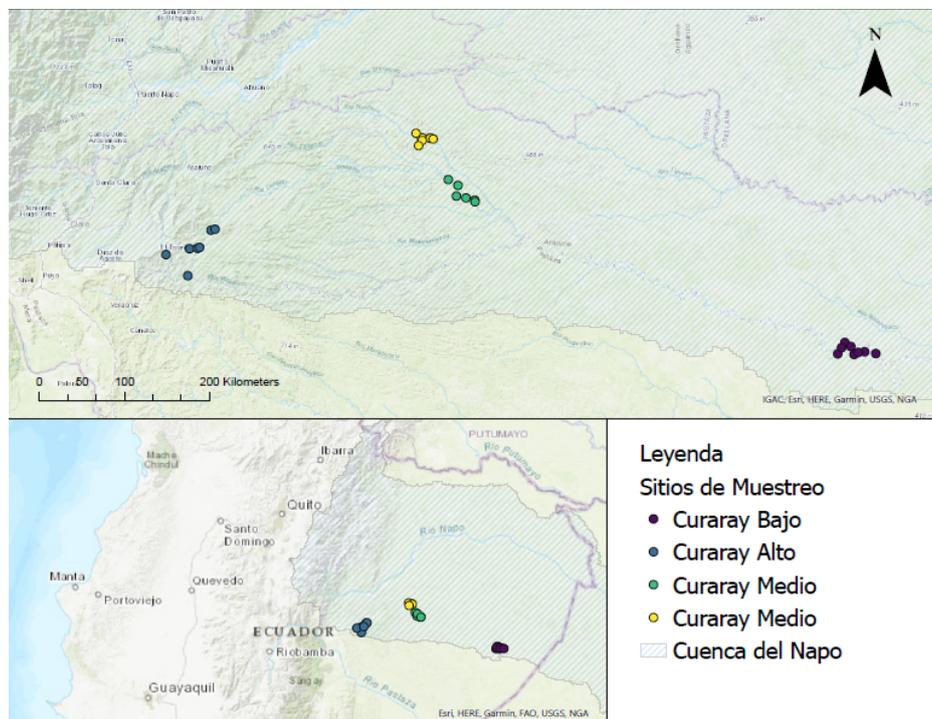


Figura 2. Cluster de similitud de las zonas muestreadas dentro del Río Curaray.

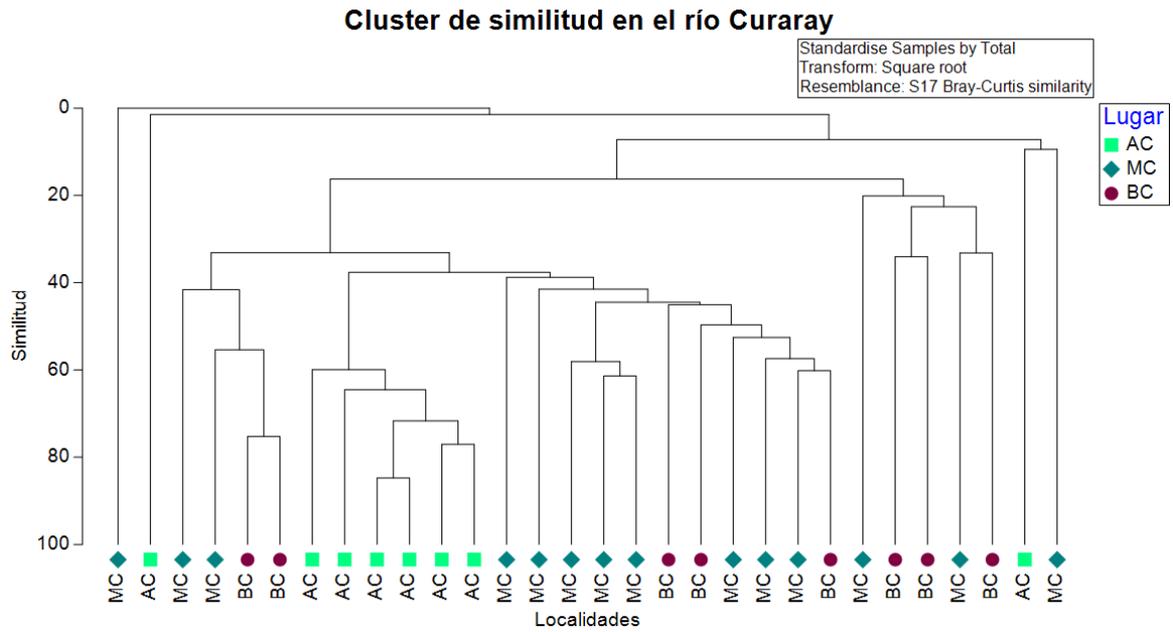


Figura 3. Metric MDS para zonas muestreadas dentro del Río Curaray.

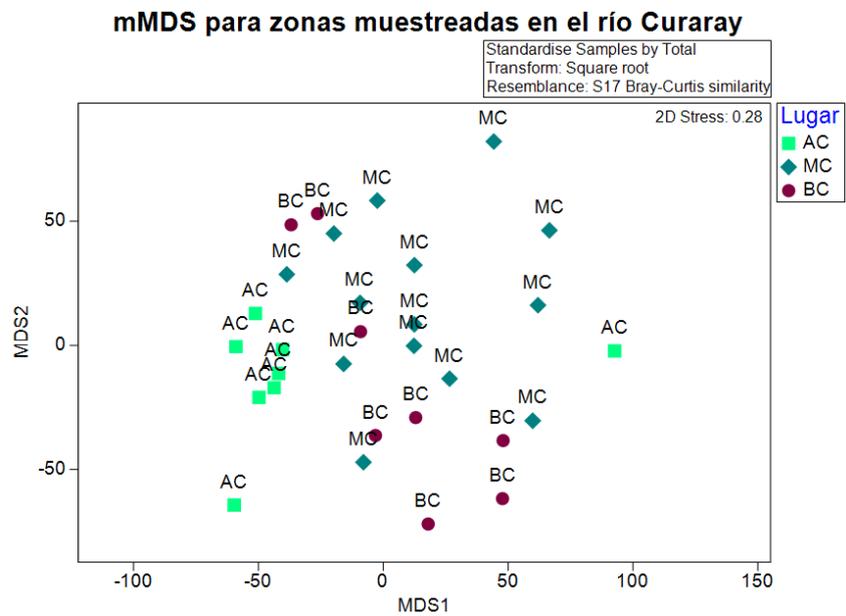


Figura 4. Curvas de rango-abundancia de 121 géneros de peces dentro del río Curaray

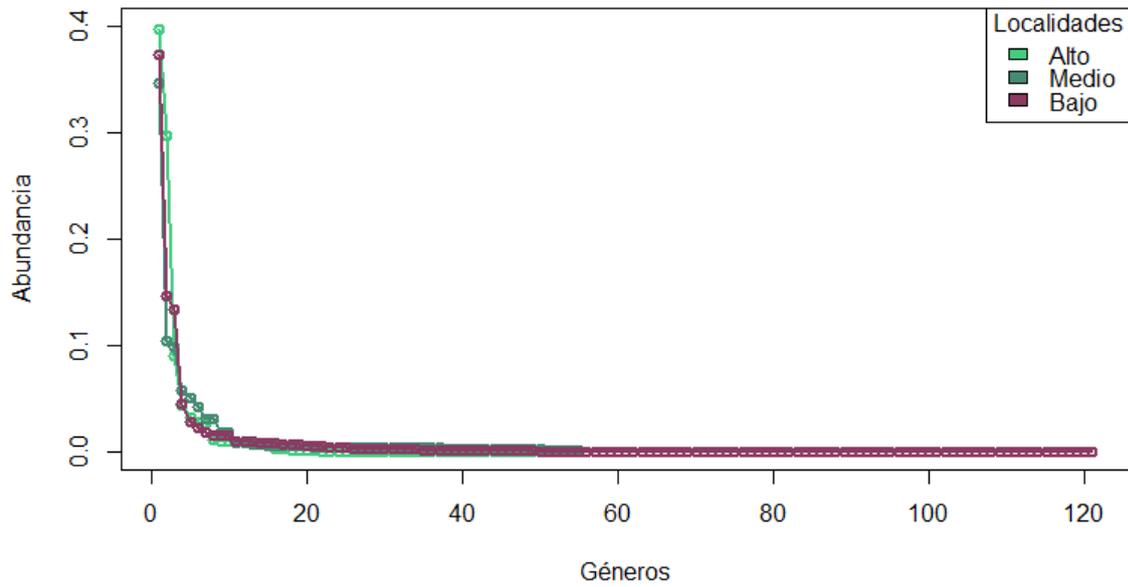


Figura 5. Abundancia de tres géneros dentro del gradiente altitudinal en el río Curaray

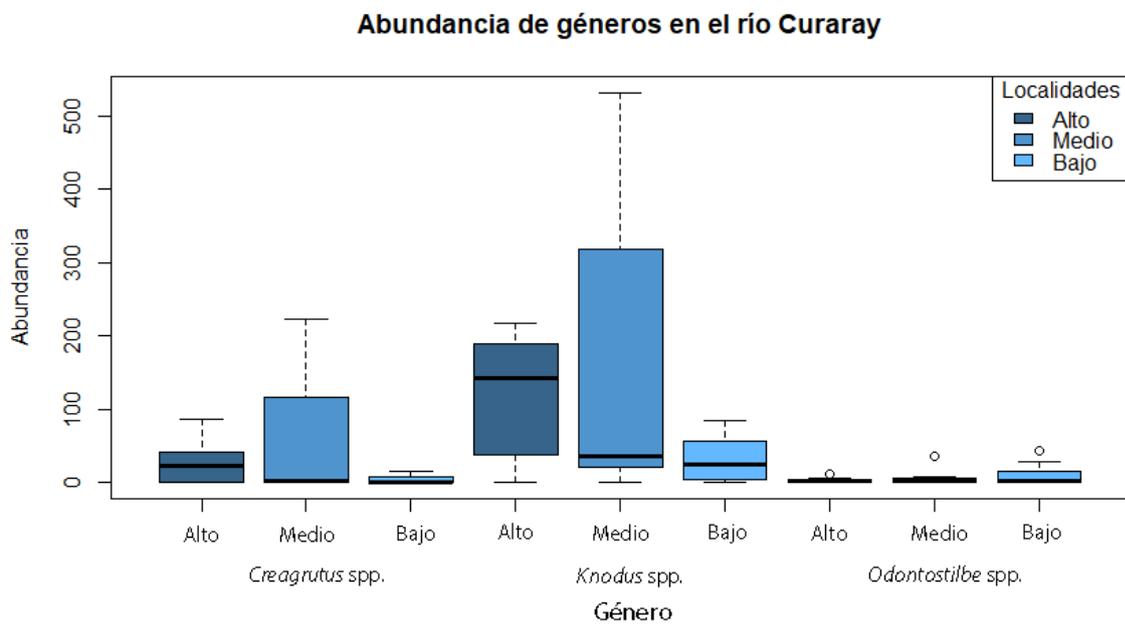


Figura 6. Abundancia de cinco géneros en las tres localidades dentro del río Curaray.

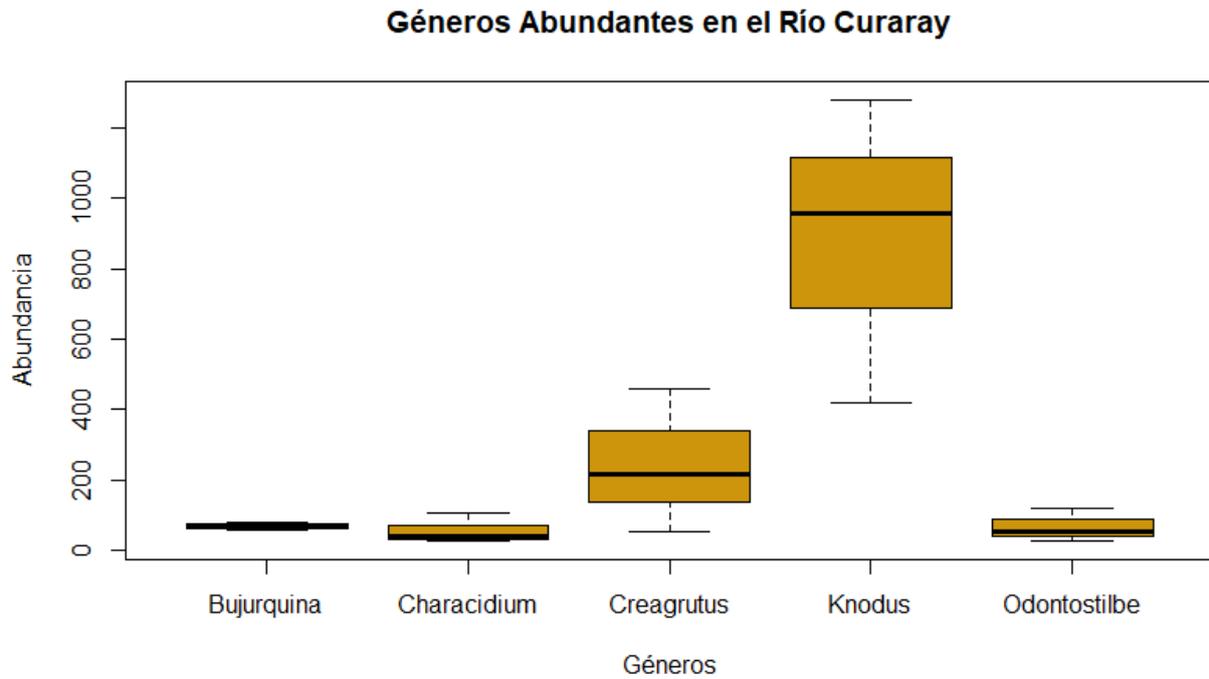


Figura 7. Análisis de componentes principales dentro del río Curaray.

