

COMUNIDADES DE PECES EN PLANICIES DE INUNDACIÓN DE RÍOS TROPICALES: FACTORES QUE INTERVIENEN EN SU ESTRUCTURA

FISH COMMUNITIES IN FLOODPLAINS OF TROPICAL RIVERS: STRUCTURE FACTORS

Gabriela Echevarría¹ y Antonio Machado-Allison^{2,3}

RESUMEN

Las planicies de inundación tropicales poseen una gran diversidad de peces. Sin embargo el conocimiento sobre las variables que intervienen en la estructuración de estas comunidades aún está incompleto. Con el fin de identificar cuáles son las variables más importantes que intervienen en la estructuración de las comunidades de peces en las planicies de inundación, se revisaron 50 artículos sobre estudios de ecología de comunidades de peces en ríos tropicales y sus planicies ubicados en Sudamérica, África, Asia y Australasia. Además, se examinaron los patrones de estas comunidades con el fin de identificar a cuál de los modelos propuestos hasta ahora por la comunidad científica sobre la organización de comunidades en sistemas de agua dulce: los pulsos de inundación, el modelo morfometría-transparencia-piscivoría, la dinámica de parches y la síntesis de ecosistemas fluviales. Se concluyó que el modelo que mejor se ajusta a la dinámica de las comunidades de peces en planicies de inundación tropicales fue la síntesis ribereña. Igualmente se concluyó que tales comunidades están organizadas en la forma de parches jerárquicos, donde en cada nivel intervienen distintas variables paisajísticas e hidrológicas, y en los niveles más finos, de meso y microhábitat, intervienen variables locales como los parámetros físico-químicos del agua, el tipo de sustrato y la presencia de vegetación acuática. Las variables bióticas como la depredación y la competencia también intervendrían en estos niveles, pero aún hacen falta más estudios que identifiquen el aporte real de estas variables en la estructuración de las comunidades de peces.

ABSTRACT

The floodplains associated to tropical rivers possess great fish diversity. However, our knowledge of the variables responsible for the structure of their communities is still incomplete and fragmented. The aim of this revision is to identify and discuss which variables intervene in the structure of fish communities in the floodplains. We reviewed several articles on community fish ecology in tropical rivers and their associated floodplains in South America, Africa, Asia and Australia. Also, we examined patterns to identify which of the proposed models are suitable to explain the organization of communities in freshwater areas: flooded pulses, morphometry-transparency-piscivory, patch dynamics, or river ecosystems synthesis. We concluded that the most suitable one is the latter, organized in the form of hierarchical patches, in which each gross level intervene some hydrological and landscape variables, while in the fine levels (meso and microhabitat), local variables such as physical-chemical, substrate and aquatic vegetation are most important. Biotic variables such as predation and competence also intervene in those lower levels; however more studies are necessary to determine their role in the community fish structure in these areas.

Palabras clave: planicies de inundación tropicales, peces de río, comunidades bióticas, modelos.

Keywords: tropical flooded plains, freshwater fish, biotic communities, models

1. Postgrado en Ecología. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC); 2. Instituto de Zoolo-gía y Ecología Tropical, Universidad Central de Vene-zuela; 3. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

La región tropical alberga la mayor riqueza de especies de peces de río de toda la tierra (Winemiller *et al.*, 2008). La mayor proporción

de estas especies vive en ríos de tierras bajas de mayor orden (> 100 msnm) y sus planicies de inundación (Junk *et al.* 1989). A pesar de ello, el conocimiento sobre la estructura y funcionamiento de estas comunidades aún permanece incompleto (Boulton *et al.*, 2008; Jackson *et al.*, 2001; Kottelat *et al.*, 2012). Las planicies de inundación son áreas periódicamente inundadas por el desbordamiento y flujo lateral de ríos, lagos o acuíferos, o por el desbordamiento de acuíferos (Junk *et al.*, 2004; Junk *et al.*, 1989).

En estos sistemas, las comunidades de peces están sujetas a presiones ambientales y bióticas, cuya importancia en la estructuración de las comunidades ha sido y continúa siendo ampliamente discutida. Por ejemplo la teoría de la plantilla de hábitat (Southwood, 1977) sostiene que son las características del hábitat las que determinan las estrategias de vida (Winemiller y Taphorn, 1989), mientras que la de dinámica de parches se centra en los procesos de colonización y dispersión de las especies (Townsend, 1989), tomando en cuenta la variación temporal en las condiciones de los hábitats; perturbaciones relativamente discretas en el tiempo que remueven a los organismos de los parches, lo cual ofrece una oportunidad para su recolonización por otros individuos de la misma o diferentes especies (Townsend, 1989).

En el caso particular de las comunidades de peces, se ha recurrido a la competencia, hipotéticamente ocurrida en el pasado, para explicar la diversidad de ciertas familias en ríos amazónicos (Albert y Reis, 2011; Alexandrou *et al.*, 2011; Lujan *et al.*, 2012; Lujan *et al.*, 2011; Lundberg, 1998; Lundberg *et al.*, 1998; Machado-Allison, 2005, 2010; Roberts, 1973). Además, se ha sugerido que presiones selectivas han favorecido la diversidad de especies en los llanos venezolanos a través de la especialización morfológica para la obtención de alimento y la coevolución entre peces dispersores de semillas y plantas (Machado-Allison, 1982, 1990, 2005) o de plasticidad alimentaria durante el crecimiento (ontogenia) (Machado-Allison y García, 1986;

Nico y Taphorn, 1989). También, se ha señalado que el tamaño de ríos y lagos es responsable de la diversidad de especies en Norteamérica (Guido *et al.*, 2006; Jackson *et al.*, 1992), por citar sólo algunos ejemplos.

Carl Eigenmann, hace más de cien años indicó que la riqueza de especies observadas en las tierras bajas de la Amazonía es el resultado de una intensa radiación adaptativa durante el Terciario Tardío y que esos linajes se derivaron de cuencas más antiguas (Eigenmann, 1906, 1909a,b, 1922, 1923; Eigenmann y Allen, 1942). Recientemente, se ha tratado de explicar la gran diversidad en zonas bajas (planicies inundables, lagos de rebalse y ríos de llanura) por el “efecto sumidero” (Teoría del Museo, Hubbert y Renno, 2006) y “dinámica geológica”, “cunas” “extinción y recolonización” (Albert *et al.*, 2011).

En resumen, la explicación sobre la gran diversidad y abundancia de especies en áreas de planicie de grandes ríos como el Amazonas y Orinoco es debida a una multiplicidad de factores históricos (paleo-geográficos), vicariancia y dispersión, extinción masiva y colonización, mantenimiento de «relictos» ambientales y de especies, competencia y depredación, estabilidad y predictibilidad, entre otros, y de factores microambientales actuales producidos en estas áreas altamente ricas en nutrientes, heterogéneas espacialmente y sometidas a un gran dinamismo ecológico (Lundberg *et al.*, 1998; Machado-Allison, 2005).

Por otro lado, se han propuesto distintos modelos para explicar la estructura de las comunidades de peces en ecosistemas de agua dulce, expresada por composición, riqueza, abundancias y biomasa. La mayoría han sido desarrollados con base en ecosistemas templados y son extrapolados a sistemas tropicales con el fin de tomar medidas de manejo, lo cual podría ser perjudicial, si se considera que los ríos tropicales no son necesariamente similares ecológicamente a los templados (Boulton *et al.* 2008) y como acertadamente plantea Dobzansky (1950):

“Tropical environments provide more evolutionary challenges than do environments of temperate and cold lands” (Dobzhanski 1950: 221).

Un modelo con amplia aceptación, desarrollado con base en información de ríos tropicales es el de la **teoría de pulsos de inundación** (Junk *et al.*, 2004; Junk *et al.*, 1989). Éste afirma que la fauna acuática muestra adaptaciones para la supervivencia en condiciones cambiantes de hidrología y disponibilidad de hábitat. Tales cambios de condiciones consisten en pulsos de inundaciones que ocurren de forma progresiva y ofrecen a la fauna acuática la oportunidad de obtener nuevos recursos alimenticios y refugios, lo cual, particularmente para los peces, favorecería una alta riqueza de especies. Sin embargo, existen evidencias de que no todas las planicies de inundación son iguales en su dinámica hidrológica y los efectos de esta dinámica sobre las comunidades bióticas pueden ser diferentes en distintas planicies (Rayner *et al.*, 2009; Rayner *et al.*, 2008; Wantzen *et al.*, 2006).

Asimismo, existen otros modelos, como el de **morfometría–transparencia–piscivoría** (Rodríguez y Lewis, 1997), propuesto a través de va-

rios años de estudio en 20 lagunas de la planicie de inundación del río Orinoco. Establece que la estructura de las comunidades de peces en lagunas de planicies de inundación está determinada por la **morfometría** de la laguna, derivada de su geología y profundidad, lo cual a su vez influye sobre la **transparencia** del agua. Esta última establece el tipo de **peces piscívoros** que van a dominar la comunidad. En aguas más transparentes predominarán aquellos que se orientan visualmente para cazar, principalmente Characiformes (p.e. “caribes” *Serrasalmus* spp., “cara é perro” *Acestrorhynchus* spp.) y algunos cíclidos (p.e. *Cichla*) en el Neotrópico, mientras que en aguas con poca transparencia serán más abundantes los piscívoros orientados por medio de electro-sensores, tales como Gymnotiformes (“tembladores” y otros “peces eléctricos”, *Electrophorus electricus*, *Gymnotus* spp.) y Siluriformes (“bagres”, *Pseudoplatystoma* spp., *Brachyplatystoma* spp.).

El modelo más reciente es la **síntesis de ecosistemas fluviales** (Thorp *et al.* 2006), que busca incluir variables ambientales y en menor magnitud variables bióticas dentro de un **sistema jerárquico de parches de hábitat** (Fig. 1) que ocurren dentro de un contexto de distintas esca-

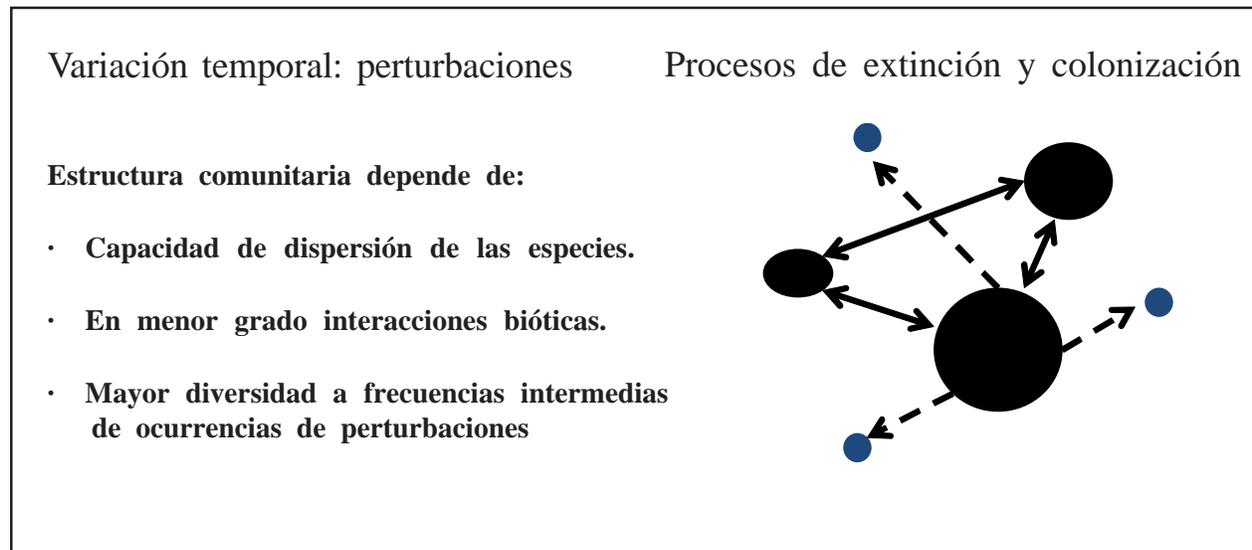


Figura 1. Esquema de la propuesta de dinámica de parches (Townsend, 1989)

las espacio-temporales. Este integra las **teorías de la plantilla de hábitat** y la **dinámica de parches** en un contexto de niveles jerárquicos con relaciones expresadas en una escala espacio-temporal que puede variar desde un parche de gravas o un rápido en el canal de un río, a toda una planicie de inundación, dependiendo del organismo a estudiar (Fig.2). Todos los parches están interconectados a través de las jerarquías superiores donde los procesos estocásticos son más importantes en general que los determinísticos, los cuales tienen una influencia local y corta. Dentro de parches grandes pueden existir distintos parches pequeños en función al substrato, la materia orgánica acumulada y la presencia y tipo de vegetación acuática.

Con el fin de determinar cuáles variables son más importantes en la estructuración de las co-

munidades de peces en planicies de inundación tropicales, así como también identificar cuál de todos los modelos propuestos es el que mejor las describe, se realizó una revisión de numerosos artículos científicos sobre este tema realizados en la región tropical, entre los trópicos de Cáncer (28° 27' N) y Capricornio (28° 27' S), abarcando América del Sur, África, Asia y Australasia.

El objetivo del trabajo fue contribuir con la teoría ecológica sobre la estructuración de las comunidades de peces en las planicies de inundación, así como presentar un esquema sobre su estructura y dinámica, con base en los modelos propuestos y los trabajos en el área de estudio. Este trabajo se centra en planicies de inundación pertenecientes a sistemas fluviales continentales, aunque se incluyen comentarios sobre planicies lacustres, a modo de comparación.

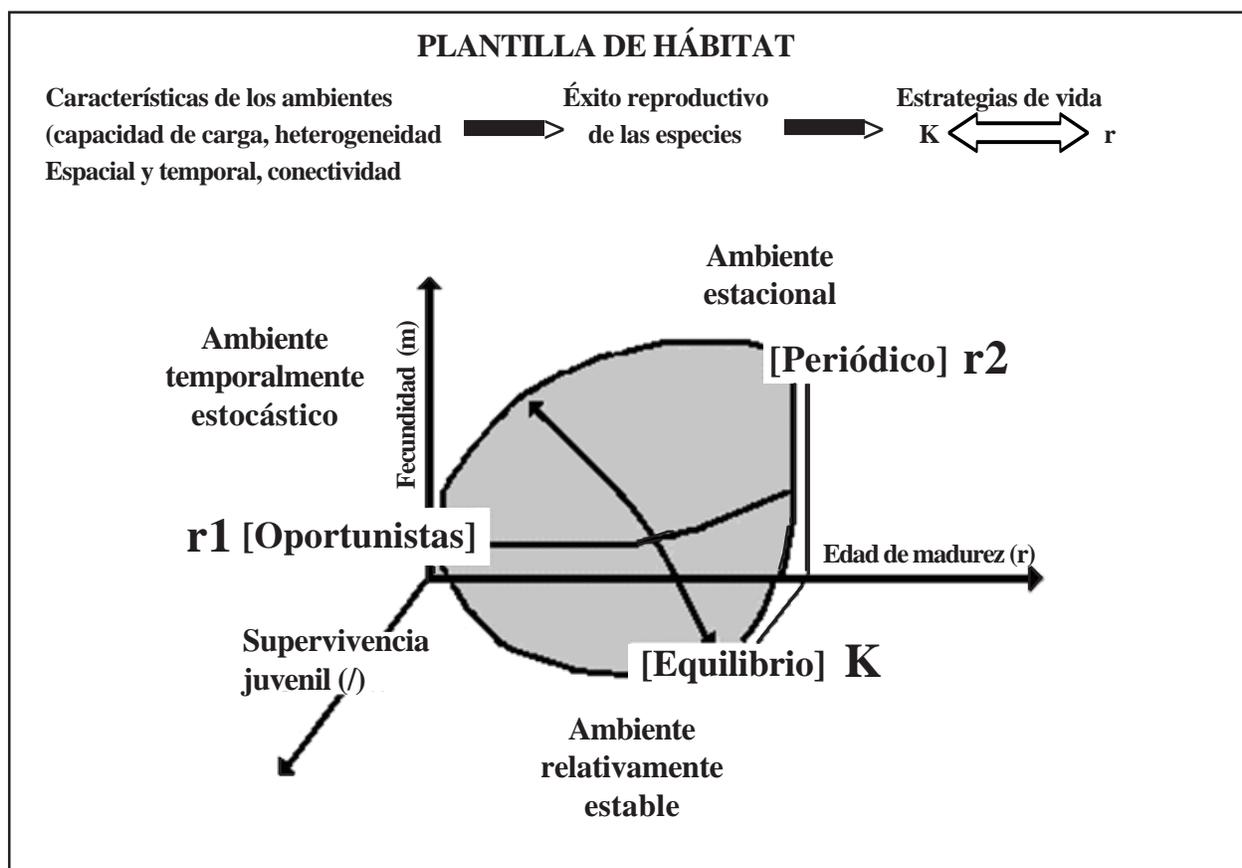


Figura 2. Modelo de plantilla de hábitat y modificaciones tomado de Southwood, 1977; Winemiller y Taphorn, 1989

MATERIALES Y MÉTODOS

Revisión crítica de literatura publicada. La literatura revisada sobre estructura comunitaria de peces en planicies de inundación tropical disponible corresponde a sistemas hidrográficos continentales sudamericanos, seguidos por ríos africanos. En estos últimos y en los ríos asiáticos los trabajos más recientes son pocos (Fig. 3).

Se ordenaron y clasificaron los diferentes estudios que identificaban variables responsables de la estructuración de las comunidades de peces así como también estudios que sugieren diferentes modelos para explicar los patrones observados en dichas comunidades. Se discuten y hacen críticas de los modelos utilizando datos reales.

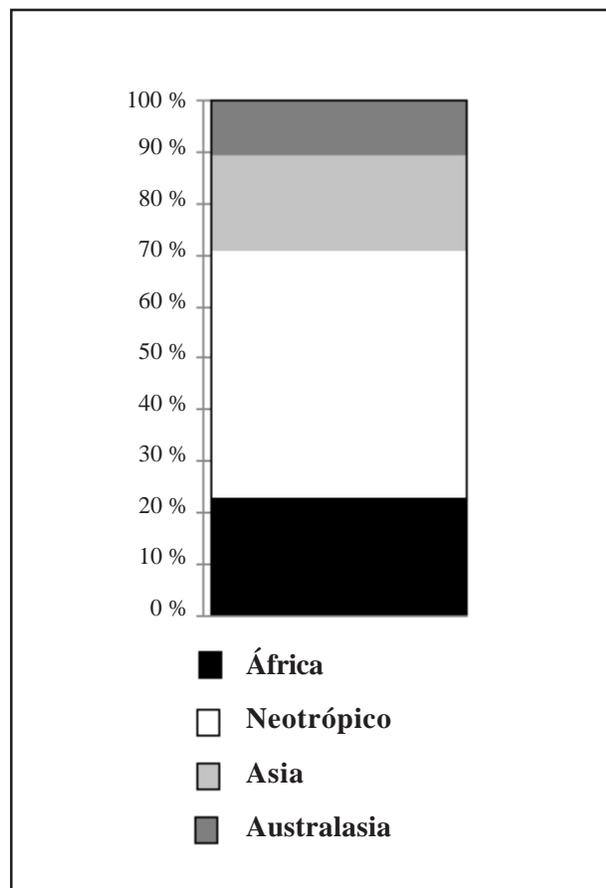


Figura 3. Representación de cada continente en la literatura revisada.

RESULTADOS

I. Variables que intervienen en la estructuración de las comunidades de peces en planicies de inundación tropical.

I.1. Variables ambientales

En los trabajos revisados se reportan 13 variables ambientales que tienen una influencia significativa en la estructuración de las comunidades de peces de los ríos tropicales y sus planicies de inundación. De estas variables, sólo 6 corresponden a parámetros referentes a paisaje, tales como tamaño de la cuenca, conectividad, extensión del área inundada, distancia del cauce del río, desarrollo de línea de borde y superficie de lagunas. Las otras variables son de alcance local, principalmente relacionadas con las condiciones físico-químicas del agua y las características de los hábitats. Por otra parte, de todos los trabajos revisados, solamente 4 de ellos tomaron en cuenta la dimensión temporal en la estructuración de las comunidades, representada por la duración de las inundaciones, que se manifestó en una mayor diversidad de especies a mayor tiempo de inundación (Chapman y Chapman, 1993; Hay *et al.*, 1996; Merron y Bruton 1995; Rayner *et al.*, 2008).

De todas las variables ambientales mencionadas en las investigaciones revisadas, la profundidad del agua fue citada con mayor frecuencia como importante en la estructuración de las comunidades de peces en las planicies de inundación tropical, con un total de 11 trabajos. Si bien este resultado era predecible, la forma en la que la profundidad del agua tuvo un efecto sobre las comunidades de peces fue diferente en las distintas planicies de inundación incluidas en este análisis. En lagunas de la planicie de inundación del río Orinoco, los cambios en la profundidad, producto de la alternancia de los períodos de sequía e inundación, ocasionaron variaciones en la transparencia del agua que se tradujeron en cambios en la composición de especies

(Rodríguez y Lewis, 1997). Resultados similares fueron encontrados en el río Araguaia del Amazonas (Tejerina-Garro *et al.*, 1998), en el río Solimoes (Petry *et al.*, 2003) y en el río Mamoré (Pouilly y Rodríguez, 2004). Otros autores encontraron una relación positiva entre la profundidad y el tamaño de las especies que componen la comunidad, como ocurrió en masas de vegetación acuática en lagunas de las planicies de inundación de los ríos Orinoco y Apure (Valbo-Jørgensen, 2000), en el río Magdalena (Ríos-Pulgarín *et al.*, 2008) y en el río Ord de Australia (Storey, 2003). En este último también se encontró una relación negativa de la profundidad con la abundancia de peces y una relación positiva con su biomasa. En la planicie africana del bajo Gambia también se observó una relación positiva entre profundidad y biomasa íctica (Louca *et al.*, 2009), mientras que en el Congo esta variable fue asociada a una mayor riqueza de morfotipos (Inogwabini y Lingopa, 2013), aunque lamentablemente los autores no pudieron brindar una hipótesis sobre la posible causa de esta relación, y tampoco ofrecieron una completa identificación taxonómica de las especies. En el río Cinaruco (Venezuela) la profundidad del agua resultó en una variación en la disponibilidad y en las condiciones de hábitat litorales que influyeron sobre la composición las comunidades (Arrington y Winemiller, 2006).

La segunda variable más citada por su influencia en las características de las comunidades de peces en planicies de inundación fue el oxígeno disuelto (OD) en el agua, señalada en 6 investigaciones. Sin embargo, se detectaron diferencias en cuanto al momento del ciclo hidrológico en el cual este parámetro ejerce presión sobre los peces. En masas de vegetación acuática de lagunas del Orinoco y Apure (Valbo-Jørgensen, 2000), la disminución del OD asociada a la desecación de los cuerpos de agua durante aguas bajas se traduciría en la búsqueda de hábitat con aguas más profundas, mientras que en las masas de vegetación acuática de áreas inundadas del río Solimoes, bajas concentraciones de OD durante aguas altas determinarían la iden-

idad de las especies de las comunidades asociadas a tales masas vegetales (Petry *et al.*, 2003).

En este sentido, en los llanos venezolanos se ha encontrado que durante la fase temprana de inundación ocurre una descomposición acelerada de las masas de vegetación acuática depositadas en la planicie durante la sequía del ciclo hidrológico previo, que ocasiona una disminución drástica de las concentraciones de OD, por lo cual los peces han desarrollado distintas estrategias para soportar el estrés fisiológico, desde huida a ambientes más benévolos, hasta desarrollo de adaptaciones para respirar oxígeno del aire (Machado-Allison, 1994). Además, se han encontrado diferencias en la composición de especies de las comunidades de peces, asociadas con las distintas concentraciones de OD dentro de una misma planicie, posiblemente relacionadas, aunque no se menciona en ninguno de los trabajos, con la presencia o ausencia de adaptaciones respiratorias, a lo largo de la región tropical (Carter y Beadle, 1931; Jackson *et al.*, 2013; Martin *et al.*, 2000; Lima *et al.*, 2009; Merron y Bruton, 1995; Ríos-Pulgarín *et al.*, 2008; Sousa y Freitas, 2008).

La tercera variable ambiental más frecuente fue la transparencia del agua, con 6 trabajos en los cuales se resalta su importancia en la estructuración de las comunidades ícticas en las planicies de inundación. Entre ellos están las investigaciones en lagunas del Orinoco que dieron lugar a la formulación del modelo **morfometría–transparencia–piscivoría** de Rodríguez y Lewis, (1994; 1997) y otros (Melo *et al.*, 2009; Tejerina-Garro *et al.*, 1998) en la cuenca del Morte y del Amazonas y con ciertas restricciones, en el río Mamoré (Pouilly y Rodríguez, 2004). Por el contrario, en el río Cross de África se encontró una relación positiva entre la transparencia y las especies de la comunidad de canales secundarios de su planicie de inundación (Obeten *et al.*, 2009), que se debería a una mayor productividad en aguas más transparentes.

Otros parámetros físico-químicos del agua, además del OD, relacionados en menor grado

con la estructura de las comunidades de peces fueron la conductividad, la temperatura y el pH. En cuatro investigaciones se cita a la conductividad como un elemento que contribuye a la diferenciación de comunidades dentro de planicies de inundación africanas y neotropicales (Jackson *et al.*, 2013; Louca *et al.*, 2009; Petry *et al.*, 2003; Ríos-Pulgarín *et al.*, 2008), aunque no se brinda ninguna explicación sobre la posible causa. Es probable que la asociación entre ciertas especies de peces y la conductividad esté relacionada con el hecho de que este parámetro es un indicador indirecto de la presencia de sólidos disueltos, que a su vez implicarían una mayor productividad de las aguas debido a su aporte de nutrientes para el fitoplancton.

Petry *et al.* (2003) y Sousa y Freitas (2008) observaron que la temperatura del agua también intervino en la diferenciación de las comunidades de peces que estudiaron en sus respectivas áreas, observándose una mayor tolerancia a altas temperaturas en ciertas especies (Sousa y Freitas, 2008). Lamentablemente, la literatura no ofrece información suficiente sobre el efecto de esta variable sobre los peces en ríos tropicales. Louca *et al.* (2009) reportan una relación similar con el pH.

Rodríguez y Lewis (1990) y Saint Paul *et al.* (2000) encontraron mayores diversidades de especies en lagunas de inundación de aguas blancas que en sus contrapartes de aguas negras; nuevamente podría ser la productividad el factor que contribuye a esta diferencia. De hecho, en ninguno de los trabajos revisados se midió la productividad primaria, una variable que podría tener mucha influencia en la estructuración de las comunidades de peces. Contrariamente a Rodríguez y Lewis (1990) y Saint Paul *et al.* (2000), en el río Napo no se encontraron diferencias significativas entre lagunas de aguas claras o de aguas negras (Galacatos *et al.*, 1996), tal vez porque las características entre estos dos tipos de aguas no sean tan distintas entre sí.

El tipo de hábitat también fue señalado en 6 de los estudios revisados. En el bajo río Napo en

Ecuador (Galacatos *et al.*, 1996), la distinción entre la composición de comunidades se dio entre los hábitats lóticos de canales secundarios y los hábitats lénticos de lagunas de inundación, posiblemente como consecuencia de diferencias en la velocidad de la corriente. Esta última variable sí fue señalada explícitamente como factor de división de comunidades dentro de hábitat perennes en la planicie del Okavango (Merron y Bruton, 1995) y en la del río Daintree en Queensland, Australia (Pusey y Kennard, 1996).

En el resto de los trabajos que mencionan el efecto de los tipos de hábitat, las diferencias se dieron entre microhábitat, principalmente distintos en el tipo de substrato. González *et al.* (2009) distinguieron comunidades definidas de playas con troncos caídos, playas arenosas y aguas abiertas en lagunas del Orinoco. De manera similar, Arrington y Winemiller (2006) identificaron comunidades en la planicie del Cinaruco, asociadas a parches de rocas, distintas a otras en su composición, de las asociadas a detritus vegetal; mientras que Lima *et al.* (2009) identificaron comunidades asociadas a fondos de gramíneas y otras a fondos arenosos en la planicie del río Mortes. Por su parte, Storey (2003) encontró que en aguas altas se separaron comunidades asociadas a lechos de macrófitas de aquellas asociadas a lechos con materia orgánica, mientras que en sequía el lecho rocoso fue un predictor importante de los ensamblajes. Asimismo Storey señaló que la velocidad de la corriente tuvo un efecto negativo sobre la diversidad de especies durante aguas altas. En la planicie de inundación del río Mulgrave las mayores velocidades de corriente durante aguas altas se asociaron a una pérdida de fuentes de alimento en la forma de macroinvertebrados bentónicos y en la disponibilidad de hábitat, lo cual tuvo como consecuencia una disminución drástica en la diversidad y abundancia de peces (Rayner *et al.*, 2009).

Otras investigaciones destacaron la importancia de la vegetación acuática en la estructuración de las comunidades de peces. En planicies de inundación de tres ríos africanos con distintos re-

gímenes climáticos, características paisajísticas y de drenaje, Hickley y Bailey (1986), Louca *et al.* (2009) y Merron y Bruton (1995) reportan asociaciones de determinadas especies con masas de vegetación acuática. Destacan los resultados obtenidos en el río Sudd, donde Hickley y Bailey encontraron distintas especies de plantas acuáticas asociadas a comunidades particulares de peces. Desafortunadamente, en ninguno de esos trabajos se explica la naturaleza de tales asociaciones. Sin embargo, Petry *et al.* (2003) atribuyeron la preferencia de ciertas especies a las masas de vegetación acuática a una mayor disponibilidad de refugios y alimentos en este tipo de hábitats de la planicie de inundación del Solimoes. En este sentido, Machado-Allison y Zaret (1984) y Machado-Allison (1986; 2005) señalan que ciertas especies (p.e. *Hoplosternum littorale*) utilizan la vegetación acuática para construir nidos durante la época reproductiva para que luego de la eclosión de huevos, las larvas puedan alimentarse de los macroinvertebrados asociados a las raíces, lo cual podría explicar algunas de las asociaciones encontradas por los otros autores.

Al igual que con la vegetación acuática, en tres áreas se encontraron asociaciones entre ciertas especies de peces con los bosques ribereños en ríos neotropicales (González *et al.*, 2009; Lima *et al.*, 2009; Saint Paul *et al.*, 2000), particularmente durante la fase de inundación, situación que es atribuida a una mayor disponibilidad de alimento en forma de frutos, material orgánico en descomposición, e insectos terrestres en estos hábitat, a los cuales los peces sólo tienen acceso en tal momento del ciclo hidrológico. Al respecto, se ha documentado que en esta región ciertos Characiformes como aquellos de los géneros *Colossoma*, *Piaractus*, *Brycon*, *Myleus* y *Metynnis*, así como otros miembros de la familia Serrasalminidae tienen una dentición especializada en la masticación de frutas y semillas (Goulding, 1980; Machado-Allison, 1982; 2005; Winemiller *et al.*, 2008). González (2009) observó además que la mayor riqueza de especies de comunidades de lagunas del río Orinoco fue más alta en aquella

con una mayor cobertura del bosque ribereño, lo cual podría ser un efecto de la mayor presencia de recursos alimenticios, como ha sido demostrado en ríos llaneros y morichales en Venezuela donde más del 50% del alimento proviene de material orgánico alóctono (Marrero *et al.*, 1997).

Mago-Leccia (1967; 1970) y posteriormente Machado-Allison (2005) discuten la presencia de peces en diferentes microhábitat (biotopos) de las planicies inundadas y lagunas esteros) asociados en el llano venezolano. En éstos destacan al menos 5 tipos de ambientes: 1) fondos fangoso-arenosos; 2) huecos o hendiduras en bancos, troncos y raíces; 3) vegetación flotante; 4) riberas con gramíneas y ciperáceas; 5) charcos y pequeños canales temporales (Tabla 1).

Otro factor que contribuyó a la diferenciación de comunidades en distintas lagunas de planicies de inundación neotropicales, relacionado con la configuración del paisaje, fue la distancia del canal principal del río. Aquellas lagunas más distantes fueron las más diferentes en cuanto a su composición de especies, en comparación con las más cercanas al río. Esto ocurrió en el río Mamoré (Pouilly *et al.*, 2004; Pouilly y Rodríguez, 2004), en el río Ichilo (Carvajal y Maldonado, 2005) de Bolivia, y en el río Magdalena (Granado-Lorencio *et al.*, 2012) en Colombia. Una posible explicación es que las lagunas más distantes del canal tendrían una menor conectividad, la cual disminuiría la posibilidad de acceso o lo impediría para algunas especies, pudiendo ser ocupadas sólo por aquellas especies con mayor capacidad de dispersión (Hugueny *et al.*, 2010). De forma semejante, en ríos tropicales de India se encontró que la diversidad de especies de peces estuvo directamente relacionada con la conectividad de los hábitats (Das *et al.*, 2012).

En cuanto a las otras variables paisajísticas, la extensión de la línea litoral y la superficie de las lagunas de las planicies de inundación (Granado-Lorencio *et al.*, 2012), la superficie del área inundada en las planicies (Laë 1995), el ancho de

Tabla 1. Especies identificadas para cada microhábitat en sabanas inundadas y lagunas (esteros asociados). Modificado de Mago-Leccia (1967; 1970) y Machado-Allison (2005).

Biotopo	Especies
Especies que se encuentran enterradas o asociadas a la hojarasca y/o fondos fangoso-arenosos	<i>Potamotrygon orbygni</i> , <i>Paratrygon aireba</i> , <i>Rahmiphichtys marmoratus</i> , <i>Gymnorrhamphichthys hypostomus</i> , <i>Sternarchella sima</i> , <i>Adontosternarchus sachsi</i> , <i>A. devenanzi</i> , <i>Sternarchorhamphusmulleri</i> , <i>Sternopygus macrurus</i> , <i>Apteronotus albifrons</i> , <i>A. bonaparti</i> , <i>Sternarchorhynchus mormirus</i> , <i>Agamixis albomaculatus</i> , <i>Platydoras armatulus</i> , <i>Pterodoras angeli</i> , <i>Bunocephalus amaurus</i> , <i>Hoplosternum littorale</i> , <i>Parauchenipterus galeatus</i> , <i>Ageneiosus magoi</i> , <i>Rhamdia sebae</i> , <i>Pimelodella gracilis</i> , <i>P. cristata</i> , <i>Pimelodus blochii</i> , <i>Pseudohemiodon typus</i> , <i>Pseudoplatystoma orinocense</i> , <i>P. tigrinum</i> , <i>Brachyplatystoma</i> spp., <i>Achirus novoae</i> .
Especies que viven en huecos, los bancos arenosos, troncos y raíces	<i>Abramites hypselonotus</i> , <i>Anostomus fasciatus</i> , <i>Farlowella accus</i> , hendiduras de <i>Hypoptopoma thoracatum</i> , <i>Hypostomus plecostomus</i> , <i>Loricaria</i> spp., <i>Rineloricaria formosa</i> , <i>Liposarcus multiradiatus</i> (juvenil), <i>Panaque nigrolineatum</i> , <i>Loricariichthys typus</i> , <i>Mesonauta egregius</i> , <i>Cichlasoma orinocense</i> , <i>Crenicichla</i> spp.
Especies que viven asociadas a vegetación flotante	<i>Symbranchus marmoratus</i> , <i>Gymnotus carapo</i> , <i>Adontosternarchus sachsi</i> , <i>A. devenanzi</i> , <i>Eigenmannia virescens</i> , <i>E. limbata</i> (juvenil), <i>Farlowella</i> spp., <i>Hoplosternum littorale</i> (juvenil), <i>Astronotus ocellatus</i> , <i>Apistogramma hoignei</i> , <i>A. ortamni</i> , <i>Mikrogeophagus ramirezi</i> , <i>Aequidens</i> sp., <i>Chetobranchus flavescens</i> , <i>Hemigrammus pulcher</i> , <i>Hyphesobycon</i> spp., <i>Copeina arnoldi</i> , <i>Pyrrhulina brevis</i> , <i>P. laeta</i> , <i>Xenogoniates bondi</i> , <i>Paragoniastes alburnus</i> , <i>Mylossoma duriventre</i> (juvenil), <i>Pygocentrus cariba</i> (juvenil), <i>Piaractus brachypomus</i> (juvenil).
Especies asociadas a riberas entre gramíneas y ciperáceas	Numerosos etapas de juveniles y adultos de especies de Tetragonopterinae: (<i>Astyanax</i> , <i>Moenkhausia</i> , <i>Ctenobrycon</i> , <i>Markianna</i> , <i>Hemigrammus</i> , <i>Hyphe-sobrycon</i> , <i>Poptella</i>); Bryconinae (<i>Brycon</i> , <i>Tetragonopterus</i>); Serrasalmidae (<i>Mylossoma</i> , <i>Colossoma</i> , <i>Piaractus</i> , <i>Serrasalmus</i> , <i>Pygocentrus</i> , <i>Metynnis</i>); Anostomidae (<i>Schizodon</i> , <i>Leporinus</i>); Curimatidae (<i>Curimata</i> , <i>Cyphocharax</i> , <i>Curimatopsis</i> , <i>Steindachnerina</i>); <i>Hoplias malabaricus</i> , <i>Copella nattereri</i> , <i>Copeina arnoldi</i> , <i>Pyrrhulina laeta</i> , <i>P. brevis</i> , <i>Prochilodus mariae</i> , <i>Roeboides affinis</i> , <i>Charax notulatus</i> , <i>Ch. metae</i> , <i>Aphyocharax alburnus</i> , <i>Gephyrocharax</i> sp. <i>Gymnocorymbus thayeri</i> , <i>Hoplosternum littorale</i> , <i>Farlowella accus</i> , <i>Entomocorus benjamini</i> , <i>E. gameroi</i> , <i>Parauchenipterus galeatus</i> , <i>Agamixis albomaculatus</i> , <i>Platydoras armatulus</i> <i>Farlowella accus</i> , <i>Rineloricaria formosa</i> , <i>Liposarcus multiradiatus</i> (juvenil), <i>Panaque nigrolineatum</i> , <i>Loricariichthys typus</i> , <i>Mesonauta egregius</i> , <i>Cichlasoma orinocense</i> , <i>Crenicichla</i> spp. <i>Apistogramma hoignei</i> , <i>A. ortamni</i> , <i>Mikrogeophagus ramirezi</i> , <i>Aequidens</i> ssp., <i>Chetobranchus flavescens</i> , <i>Poecilia reticulata</i> , <i>Rivulus</i> sp.
Charcos y canales pequeños	<i>Terranatus dolichopterus</i> , <i>Rachovia maculipinnis</i> , <i>Pterolebias zonatus</i> , <i>P. hoignei</i> , <i>Poecilia reticulata</i> , <i>Rivulus</i> sp. <i>Mikrogeophagus ramirezi</i> (en lluvias)

los canales (Obetenet *et al.*, 2009) y la superficie de las cuencas hidrográficas (Das *et al.*, 2012) se relacionaron con una mayor diversidad de especies de las comunidades ícticas, conforme a la relación superficie–riqueza de especies de la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967). Resalta el hecho de que la mayoría de los trabajos revisados no hayan incluido en sus análisis ninguna variable paisajística, lo cual implica que el conocimiento predominante sobre la estructura y dinámica de las comunidades de peces de planicies tropicales obedece principalmente a una escala espacial mediana a pequeña, de alcance local, y por lo tanto son necesarias más investigaciones de mayor alcance geográfico para tener una mejor comprensión de estas comunidades.

I.2. Variables bióticas

Estas fueron incluidas en menos trabajos que las variables ambientales, y en 10 de ellos no fueron medidas expresamente o probadas mediante ningún análisis estadístico, sino que se recurrió a ciertas evidencias e hipótesis que indicarían su intervención en la estructuración de las comunidades ícticas. Rodríguez y Lewis (1994) concluyeron que la piscivoría, como función de la profundidad y la transparencia, determinó la composición de las comunidades en lagunas de la planicie de inundación del Orinoco, resultado que más adelante postularían con más detalle en su modelo morfometría–transparencia–piscivoría. Por su parte, Ríos *et al.* (2008) también concluyeron que la piscivoría tiene un rol importante en la estructuración de las comunidades en la planicie del Magdalena, pero independientemente de la transparencia o la profundidad, particularmente durante la sequía. Una situación parecida fue observada por Jackson *et al.* (2013) en pozos de la planicie del río Oweme en África, mientras que Hay *et al.* (1996) detectaron una correlación negativa entre peces herbívoros y peces piscívoros en canales de la planicie del Okavango. Sin embargo, es difícil generalizar ya que existe alta controversia en cuanto al comportamiento de los peces durante el período seco. Experiencias en las sabanas inundadas de los ríos

Portuguesa y Orituco (estado Guárico) mostraron que los depredadores considerados obligatorios (p.e. *Serrasalmus*, *Pygocentrus*, *Crenicichla* y *Hoplias*) no contenían restos orgánicos en los estómagos e intestinos, estructuras que se notaban degradadas tisularmente, lo que evidenciaba la falta de ingesta de alimento por tiempo prolongado (Machado-Allison, 2005; Machado-Allison y Royero, 1986).

La competencia interespecífica fue señalada como una causa de la ocurrencia de asociaciones significativas entre especies durante aguas bajas en dos lagunas de la planicie del Orinoco (González *et al.*, 2009), y en pantanos perennes del río Mulgrave (Rayner *et al.*, 2009). Al respecto, Machado – Allison (2005) señala que la competencia y la depredación son procesos denso-dependientes que ocurren con mayor frecuencia durante la época seca debido a la disminución en la extensión y disponibilidad de hábitat, y que además propiciarían la mayor diversidad de especies en los ambientes acuáticos de los llanos venezolanos a través del desarrollo de adaptaciones defensivas y tróficas. No obstante, Jackson *et al.* (2001) afirman que el efecto de la competencia en la estructuración de las comunidades de peces no es convincente debido a la dificultad de demostrarlo fuera de un laboratorio y a la imposibilidad de excluir otros factores como la especiación alopátrica. Sin embargo, estudios sobre la divergencia genética en morfotipos de *Nematochromis temporalis* que utilizan distintos microhábitat de bentos en el Lago Tanganyika sugieren un rol de la competencia en la generación de divergencia en el uso de hábitat, que a su vez conduciría a largo plazo al aislamiento reproductivo de estos morfotipos, y a una eventual especiación (Winkelmann *et al.*, 2014).

La segregación entre especies también fue mencionada en algunos de los trabajos revisados. En las planicies de los ríos Chobe, Zambeze y Okavango se detectó una aparente segregación temporal entre los Characiformes depredadores *Hydrocinus vitattus* e *Hepsetus odoe*, siendo que la primera especie disminuyó su abundancia

durante aguas altas, momento en el cual aumentó la población de la segunda (Hay *et al.*, 2002). Sin embargo, pueden existir otros factores que hayan causado tales fluctuaciones en las abundancias de las dos especies que no se relacionan con la segregación temporal (p.e. comportamiento) y que no fueron examinadas en esos estudios. Igualmente en el Okavango se observó una segregación espacial entre estas dos especies. *Hydrocinus vitattus* fue dominante en ambientes con extensiones grandes y caudal rápido, mientras que *Hepsetus odoe* lo fue en bosques inundados y un pantano estacional (Merron y Bruton, 1995). En el río Cross se observó una posible segregación espacial entre especies de bagres, medidas como patrones inversos de abundancias, lo cual resultó en mayores abundancias de individuos de la familia Bagridae con especies del género *Clarias* en sabanas inundadas (Obetenet *et al.*, 2009). La detección de estos patrones de aparente segregación entre esas especies ofrece la oportunidad de realizar estudios experimentales que demuestren o refuten la ocurrencia de competencia interespecífica.

En otros tipos de planicies, como aquellas de los lagos africanos que sufren pocas variaciones en el nivel de agua a lo largo del ciclo hidrológico se ha señalado a la competencia por lugares adecuados para la reproducción como una variable importante en la determinación de la composición de las comunidades de peces, delimitando la presencia de especies pertenecientes a dos gremios reproductivos: cuidadores y portadores, mientras que en ríos y sus planicies de inundación, las variaciones estacionales en el nivel del agua favorecieron una mayor diversidad de gremios reproductivos (Bruton y Merron, 1990). Estos hechos soportan el argumento de Lowe – McConnell (1975) de que la estacionalidad en los ambientes inundables impone límites a los efectos que las interacciones interespecíficas puedan tener en la estructura de las comunidades de peces. Desafortunadamente, aún existe muy poca información disponible sobre a qué gremio reproductivo pertenece la mayoría de las especies de peces tropicales (lo cual se comprobó con una

búsqueda aparte de literatura y la consulta a fishbase.org) como para extrapolar estos patrones a otros lagos de la región. En la figura 4 se muestran las frecuencias de aparición de las distintas variables.

II. Modelos de estructuración de comunidades

II.1. Plantilla de Hábitat

Las predicciones de este modelo se cumplieron en 16 de los trabajos revisados. En las planicies de inundación tropicales existe una aparente limitante en el tamaño de las especies de peces que viven asociadas a masas de vegetación acuática, lo cual es reportado en el Neotrópico en el Orinoco y el Apure (González *et al.*, 2009; Valbo-Jørgensen, 2000) y en el Solimoes de Brasil (Petry *et al.*, 2003), en África en el río Kafue (Dudley y Scully, 1980), en el Sudd (Hickley y Bailey, 1986), en el río Gambia (Louca *et al.*, 2009), y en Australasia en el río Fly (Swales *et al.*, 1999) y en Ord (Storey, 2003). La vegetación acuática sirve de substrato para el perifiton y de larvas de insectos acuáticos, así como de refugio para los peces, por lo cual las comunidades asociadas a ellas son muy diversas (ver Tabla 1), no obstante, el intrincado medio de las raíces no permite la movilidad de individuos muy grandes, lo cual impone un tamaño corporal reducido para las especies que ocupan este hábitat.

En otros sistemas, el tipo de alimento disponible en los distintos hábitats determinó la presencia de las especies pertenecientes a gremios tróficos capaces de explotarlos. En hábitats dominados por algas o macrófitas hubo una dominancia de especies herbívoras (Pouilly *et al.*, 2004), en bosques ribereños inundados las especies fueron principalmente insectívoras (Lima *et al.*, 2009) y en canales de las planicies de mayor profundidad dominaron especies ictiófagas de tamaños grandes (Islam *et al.*, 2006). Con respecto al tamaño de las especies, en otras latitudes de Norteamérica y Europa también se ha encontrado una relación entre este parámetro y la profundi-

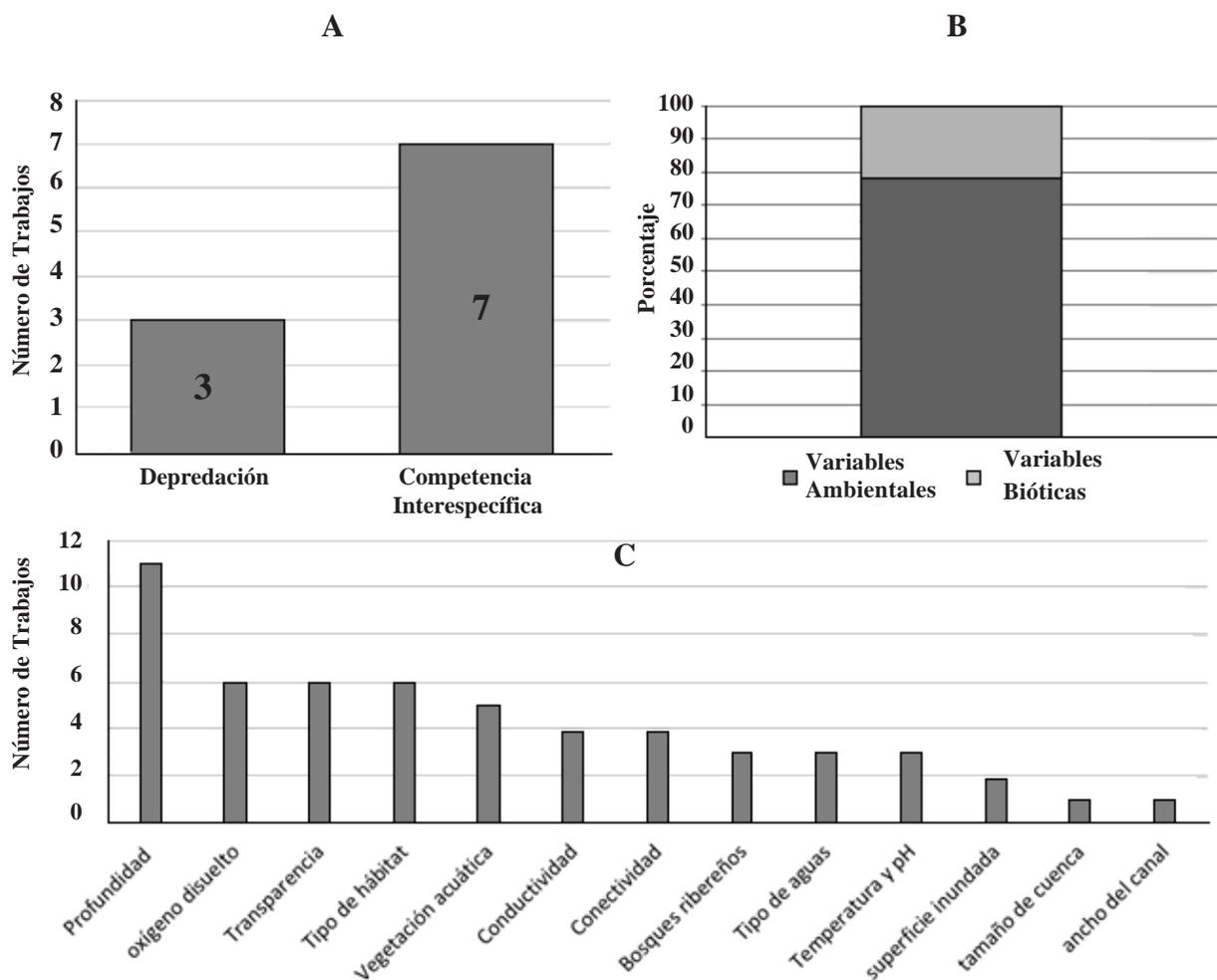


Figura 4. Porcentajes de variables incluidas en la literatura revisada: variables bióticas (A); Frecuencia de aparición de variables ambientales y bióticas (B) y; trabajos por variables ambientales (C).

dad (Lamouroux *et al.*, 2002), donde especies más grandes y malas nadadoras ocuparon segmentos de ríos dominados por pozos. No obstante, hasta ahora no se ha brindado una explicación del potencial mecanismo que impulsaría esta relación entre tamaño y profundidad del agua en las planicies de inundación.

Otros autores encontraron que las variaciones estacionales en los atributos del agua en las planicies de inundación, como altas temperaturas y bajas concentraciones de oxígeno disuelto impusieron la ocupación de especies residentes altamente tolerantes a estas condiciones, y de una

ocupación temporal de especies migratorias que dejan estos hábitats cuando sus condiciones se vuelven adversas (Carter y Beadle, 1931, Galacatos *et al.*, 2004; Mago, 1970; Sousa y Freitas, 2008).

II.2. Pulsos de Inundación

Cuatro trabajos en el Neotrópico apoyan la teoría de pulsos de inundación, con la detección de cambios composicionales entre fases hidrológicas asociados a movimientos de los peces a hábitats más benévolos como los canales en aguas bajas y para la búsqueda de nuevas

fuentes de alimentos en las áreas inundadas durante aguas altas (Correa, 2008; Saint-paul *et al.*, 2000; Sousa y Freitas, 2008; Valbo-Jørgensen, 2000). En ríos africanos, un mayor tiempo de inundación de áreas propició mayores proporciones de juveniles y mayores biomásas en las planicies de inundación (Hay *et al.*, 1996), lo cual está de acuerdo con el argumento de que son las inundaciones las que determinan las características de las comunidades de peces; también se observó la ocurrencia de picos de abundancias durante el período reproductivo de los peces (Hickley y Bailey, 1986). Estudios en el Ganges (Sarkar *et al.*, 2012) apoyan el señalamiento de Junket *al* (1989) para el Amazonas y Mago-Leccia (1967, 1970) y Machado-Allison (1990; 1992; 2005) para los llanos de Venezuela (río Orinoco) según el cual las planicies son utilizadas por los peces como áreas de cría (*nursery*), de huevos y larvas previamente desovados en los ríos y hacia el piedemonte.

No obstante, identificamos cuatro trabajos que no sostienen esta teoría. Dos de ellos, realizados en el Okavango y en el Zambeze (Hay *et al.*, 2002; Merron y Bruton, 1995), no reportaron cambios en la composición de las comunidades en los hábitats de las planicies relacionados con las estaciones y las consecuentes variaciones en la profundidad del agua. Es posible que las especies que habitan en estas planicies hayan desarrollado estrategias para soportar los cambios de condiciones ambientales, pudiendo cumplir todo su ciclo en ellas.

Por otra parte, en una laguna de la planicie del río Manu (Osorio *et al.*, 2011) se detectó que casi no hubo sincronía entre el periodo reproductivo de los peces y las inundaciones. Una posible explicación es que esa laguna sufre múltiples inundaciones cortas, que no favorecerían la presencia de especies con una estrategia reproductiva estacional dependiente de la conexión con el río. Resultados similares fueron obtenidos en el río Mulgrave, donde las inundaciones son de corta duración e impredecibles, y por lo tanto los peces no han desarrollado asociaciones a los

hábitats de la planicie de inundación (Rayner *et al.*, 2008). Con respecto a estos casos, existe la posibilidad de que el tipo de planicie de inundación, en relación con su posición en la cuenca hidrográfica, tenga un efecto sobre la duración de las inundaciones, así como sobre la fuerza de la corriente.

Se han identificado tres tipos de planicies de inundación en función al grado de cohesión del substrato y a la energía de las descargas, con el tipo 1 con alto grado de energía en las descargas y poca cohesión del substrato, ubicado en las regiones más altas de las cuencas hidrográficas, hasta el tipo 3 de baja energía y alta cohesión, ubicado en las partes bajas de las cuencas (Ward *et al.*, 2002). Cabe la posibilidad de que estas planicies, donde no se encontraron los patrones descritos por la teoría de pulsos de inundación, sean del primer tipo, lo cual explicaría la corta duración de las inundaciones y la falta de adaptaciones de la ictiofauna a las mismas, debido a la velocidad y la fuerza con la que ocurren, que no permitirían a los peces aprovechar estos ambientes con fines reproductivos. En cualquier caso, los resultados presentados en estos trabajos indican que los pulsos de inundación y las consecuentes adaptaciones de los peces a ellos no ocurren en todas las planicies y por lo tanto esta teoría no explica todos los patrones de estructura comunitaria observados en estos sistemas inundables.

II.3. Dinámica de Parches

En nueve de los trabajos revisados se describen procesos en las comunidades de peces, concordantes con la teoría de dinámica de parches. Es necesario remarcar en este punto, que en los trabajos revisados se encontraron patrones que pueden ser explicados por más de un modelo. Entonces, se tiene que la plantilla de hábitat puede explicar la presencia de ciertos rasgos de las especies de una comunidad en relación con las condiciones de los hábitats que ocupa, y a la vez la dinámica de parches puede facilitar la comprensión de los cambios observados en esa

misma comunidad en distintos ciclos hidrológicos. Igualmente, la teoría de pulsos de inundación explicaría la existencia de las adaptaciones reproductivas y tróficas de tal comunidad a los cambios estacionales en el nivel de agua que sufren los distintos hábitats de las planicies inundables, y la dinámica de parches explicaría los procesos de extinción y colonización de dichos hábitats que surgen como respuesta a tales cambios estacionales.

En este sentido, los cambios en la composición de las comunidades de peces entre fases hidrológicas en lagunas de distintas planicies de inundación en Sudamérica y África podrían ser atribuidos a que las variaciones en la profundidad del agua implican un disturbio que vuelve a las comunidades a un estado inicial, donde la composición final será determinada por la identidad de los colonizadores que lleguen en forma de huevos o larvas a los hábitats vacantes. Al respecto, Arrington y Winemiller (2006) discuten que en litorales de canales y lagunas de planicies, las comunidades están fuertemente influenciadas por las dinámicas de colonización, como resultado de cambios continuos y graduales en la profundidad del agua que resultan de la variación temporal en estos hábitats. En estos sistemas, las sequías y la consecuente disminución de hábitat disponible, así como la disminución de las concentraciones de oxígeno disuelto, ocasionarían procesos densodependientes de mortalidad y emigraciones a ambientes con condiciones más habitables, por lo cual los hábitats quedarían vacantes hasta la próxima inundación, cuando serían colonizados nuevamente. Esto posiblemente explica las altas variaciones específicas y comunitarias encontradas año a año en los esteros de Camaguán (Guárico, Venezuela) (Machado-Allison o.p.; Echevarría y Machado Allison, 2014 en prep.)

En otros sistemas se observó además una relación entre la distancia de las lagunas y hasta el río y la similitud de las comunidades de peces, donde aquellas lagunas más distantes al río tuvieron las comunidades más disímiles (Jackson *et al.*, 2013; Pouilly *et al.*, 2004), de lo cual se

desprende que los ríos funcionan como fuentes de individuos de distintas especies que colonizan las lagunas durante las inundaciones, de las cuales las más lejanas sólo podrán ser ocupadas por aquellas especies con mayor capacidad de dispersión, funcionando como una metacomunidad (Leibold *et al.*, 2004).

Destacan los patrones observados en el río Mulgrave en Australia (Rayner *et al.*, 2009; Rayner *et al.*, 2008), donde a diferencia de los sistemas mencionados en párrafos previos, no fue la sequía el evento que actuó como un disturbio sobre las comunidades de peces, sino que por el contrario fue la inundación. De este modo, los cambios temporales observados en la composición de especies de las comunidades fueron asociados a la pérdida de hábitat debido a la fuerza del torrente de agua, el cual arrasó con la vegetación acuática y con el substrato de grava y detritus, y de la misma manera que eliminó los hábitats de los peces, también eliminó a los macroinvertebrados bentónicos de los cuales éstos se alimentan. Posteriormente, cuando disminuyó el torrente de agua, ocurrirían eventos de colonización por larvas y nuevamente la composición de las comunidades serían determinadas por la identidad de estas últimas.

Como se puede apreciar hasta ahora, la revisión de los distintos trabajos indican que no todas las planicies de inundación son iguales en cuanto a la estacionalidad, predictibilidad y duración de las inundaciones así como la velocidad en la que estas ocurren, lo cual incide directamente sobre los hábitats y por lo tanto sobre las comunidades de peces; asimismo, diferentes mecanismos intervienen en su estructuración, sean bióticos o ambientales.

II.4. Morfometría – Transparencia – Piscivoría

Además de los trabajos de los autores que propusieron este modelo (Rodríguez y Lewis, 1994; 1997), en sólo tres de los artículos revisados se identificó este patrón en las comunidades

de peces en las planicies de inundación estudiadas (Lima *et al.*, 2009; Petry *et al.*, 2003; Tejerina-Garro *et al.*, 1998), todos en el Neotrópico. Por el contrario, otros cinco trabajos fallaron en detectar una asociación entre el tipo de orientación para la depredación y la turbidez de las aguas. Saint Paul *et al.* (2000) encontraron diferencias en las comunidades de peces de lagunas de aguas blancas y negras, aunque éstas no se asociaron con el tipo de depredadores presentes, pues Siluriformes y Gymnotiformes piscívoros fueron registrados en las últimas, a pesar de ser bastante transparentes, y sus contrapartes del orden Characiformes fueron capturados en aguas blancas con alta turbidez. Una situación similar fue detectada por Galacatos *et al.*, (2004), Ríos *et al.* (2008) y Torres *et al.* (2013).

Igualmente cabe destacar que en el río Mamoré, Pouilly y Rodríguez (2004) observaron que el modelo no se cumplió en lagunas rodeadas por sabanas, ante lo cual argumentan que en este tipo de ambientes las interacciones tróficas tendrían más peso sobre la estructura de las comunidades, ya que en estas lagunas hay una mayor estabilidad ambiental debido a estar permanentemente conectadas al río. Una de las flaquezas del modelo MPT es que los muestreos en los que se basaron los autores para su formulación fueron realizados mediante pesca eléctrica, la cual tiene la limitante de ser más efectiva en litorales. Es posible que áreas de aguas abiertas con mayor profundidad no hayan sido correctamente muestreadas, y no se haya obtenido una representación adecuada de las comunidades de peces de esas lagunas.

II.5. Síntesis de Ecosistemas Fluviales

La síntesis de ecosistemas fluviales se sustenta en el principio de que ellos tienen una naturaleza tetra-dimensional, en la cual está incluida la variación lateral, longitudinal, vertical y temporal. La plantilla jerárquica de hábitat de los ecosistemas fluviales es según este modelo, la principal responsable de la regulación de las comunidades y ésta es determinada por la interacción de las condiciones geomorfológicas y las características

del flujo a corto y largo plazo. En el marco de la síntesis de ecosistemas fluviales, Thorp *et al.* (2006) levantan una serie de premisas, de las cuales se mencionan a continuación aquellas relacionadas con la riqueza de especies y la organización de las comunidades:

1. La plantilla de hábitat única, característica de cada parche hidrogeomórfico, limita el potencial *pool* de especies presentes en cada parche. Los parches tienen propiedades emergentes que surgen de las interacciones sinérgicas de las partes de distintos niveles espaciales y temporales. Las propiedades emergentes son originadas por las condiciones climáticas, la geomorfología del parche y las condiciones ribereñas.

2. La riqueza de especies variará significativamente con la velocidad de la corriente a través del drenaje. Por ende, las planicies de inundación con canales secundarios interconectados y con remansos con muy poca corriente funcionan como refugios contra el estrés hidráulico del canal y sirven como áreas de cría y desarrollo, y tienen una mayor retención de nutrientes y materia orgánica que favorece una mayor riqueza.

3. El factor más importante en la regulación de la composición de las comunidades es la plantilla jerárquica de hábitat, determinada por las interacciones entre unidades geomórficas y las características del flujo del agua a corto y largo plazo. Por lo tanto, los pulsos de inundación son más importantes en las porciones más bajas de las cuencas hidrográficas, donde duran más y cubren una mayor extensión de terreno.

4. Los procesos determinísticos serán más importantes en parches con mayor estabilidad como remansos y áreas del canal con el menor estrés hidráulico.

5. Las comunidades son mantenidas en un equilibrio “meta-estable”, el cual resulta de la incorporación de múltiples procesos no equilibradores y equilibradores de corto plazo que operan a niveles jerárquicos más bajos en el marco de un mosaico dinámico de parches, caracterizado por múltiples dimensiones y escalas temporales.

6. Los cinco componentes trascendentes para la organización y función de las comunidades son: 1. la magnitud de la descarga de agua; 2. su frecuencia a un nivel dado; 3. la duración de las inundaciones periódicas; 4. su predictibilidad; y 5. la tasa de cambio entre niveles. En los trópicos los cambios estacionales en hidrología son especialmente importantes debido a que las variaciones en la foto-radiación y la temperatura del agua no son significativas.

7. El vínculo entre las historias de vida de las especies y las inundaciones aumenta directamente con su predictibilidad y ocurrencia en períodos de máxima productividad primaria.

Varias de las predicciones de este modelo se cumplieron en los trabajos revisados, particularmente con respecto a la existencia de parches integrados en una jerarquía establecida por la escala espacial. Cinco de los trabajos revisados indicaron la existencia de un primer nivel de jerarquía de parches, los cuales se distinguen por sus condiciones de topografía, posición y flujo de agua y que por lo tanto tienen comunidades bióticas particulares, debido a sus condiciones ecológicas. En los ríos de la región de Indo-Burma se discute la existencia de unidades faunísticas moldeadas por sus requerimientos ecológicos y la topografía (Kottelat *et al.*, 2012). De manera similar, en el bajo Mekong y su planicie de inundación se señala la presencia de segmentos ecológicos con características geológicas y geomorfológicas particulares que soportan ensambles distintos de peces, y al igual que en la síntesis de ecosistemas fluviales, los bordes entre segmentos ecológicos son de vital importancia por ser áreas de gran diversidad debido a que son zonas de congregación de especies migratorias (Hill, 1995). En las planicies de inundación de los ríos Chobe, Zambeze y Okavango, los hábitats de canales, lagunas de herradura y pantanos se distinguieron como parches con características ecológicas propias, determinadas, de acuerdo con la síntesis de ecosistemas fluviales, por la duración de las inundaciones y la velocidad del flujo de agua, que influyeron sobre los atributos de las comunidades de peces (Hay *et al.*,

2002). En los ríos bolivianos Mamoré (Pouilly *et al.*, 2004) e Ichilo (Carvajal y Maldonado, 2005) las lagunas de las planicies se comportaron como parches con condiciones ecológicas y comunidades ícticas propias, determinadas por su posición en relación con el canal del río. Asimismo, otros autores encontraron una diferenciación entre las comunidades de peces entre hábitats de canales, lagunas y otros sistemas lénticos (Obetenet *et al.*, 2009; Galacatos *et al.*, 1996; Hay *et al.*, 2002; Hickley y Bailey, 1986; Merron y Bruton, 1995; Pusey y Kennard, 1996; Sarkar *et al.*, 2012; Storey, 2003) asociadas a las condiciones ambientales distintas de estos hábitats.

Un segundo nivel estaría determinado por la estacionalidad en la profundidad del agua en las planicies de inundación generada por la variación temporal, la cual diferencia a los hábitats por su permanencia a lo largo del ciclo hidrológico y que por lo tanto definen las estrategias de vida y la composición de las comunidades de peces (Bin *et al.*, 2009; Bruton y Merron, 1990; Merron y Bruton, 1995; Pouilly y Rodríguez, 2004; Swales *et al.*, 1999). Por otra parte seis trabajos reconocieron la existencia de un tercer nivel de parches determinado por el tipo substrato (Arrington y Winemiller, 2006; Rayner *et al.*, 2008; Storey, 2003, ver Tabla 1) y por las condiciones físico-químicas del agua (Jackson *et al.*, 2013) o el tipo de área inundada, sea de bosques (González *et al.*, 2009; Lima *et al.*, 2009) o de sabanas (Pouilly y Rodríguez, 2004).

Como se mencionó antes, las condiciones de las riberas en cuanto al tipo de vegetación dominante, también tuvieron influencia en las comunidades de peces en las planicies, relacionadas con la productividad del agua, lo cual refleja las propiedades emergentes específicas de cada parche reportadas en la SEF.

Un cuarto nivel jerárquico estaría constituido por la presencia de vegetación acuática o parches bióticos, que sirven de refugio para los peces contra la corriente y acción de depredadores (Dudley y Scully, 1980), creando comunidades definidas que incluso pueden diferenciarse según el

tipo de vegetación acuática (Hickley y Bailey, 1986; Petry *et al.*, 2003). Aunque en los trabajos revisados no se identificaron parches constituidos por materia orgánica, en otras investigaciones se ha destacado su importancia, particularmente para ensamblajes de loricariidos (Lujan *et al.*, 2012; Lujan *et al.*, 2011). En este sentido, la SEF señala que los parches de macrófitas se distinguen por sus concentraciones de oxígeno disuelto, materia orgánica y nutrientes, y que las comunidades asociadas a estos parches están influenciadas por una jerarquía espacio-temporal de parches controlados biótica y abióticamente.

Como se puede apreciar, debido a la condición integradora de esta teoría, los patrones observados por la mayoría de los autores en sus comunidades de estudio en cuanto a la relación de la estructura de éstas con las características hidrológicas y con la escala espacial y temporal de los parches en los que habitan, son coherentes con las predicciones de la síntesis de ecosistemas fluviales, lo cual sugiere que este modelo es el más conveniente para caracterizar los procesos que determinan la estructura de las comunidades de peces en las planicies de inundación cuando se considera toda la variabilidad de condiciones de las planicies de inundación de la región tropical.

Con esto no se quiere declarar como incorrectos a otros modelos como la teoría de pulsos de inundación o la de dinámica de parches. En cuanto a la primera, sus premisas se consideran correctas, pero sólo para determinados tipos de planicies de inundación, particularmente aquellas ubicadas en las posiciones más bajas de las cuencas hidrográficas y de gran extensión, como lo serían las de los ríos Apure o Amazonas, mientras que la dinámica de parches tendría lugar en ríos más pequeños, con inundaciones muy rápidas y menos predecibles. En la figura 5 se muestran las frecuencias en que se cumplen las premisas de los modelos en la literatura revisadas.

Otro aspecto a resaltar es que dentro de planicies como las llaneras, regidas por pulsos de inundación, cuando se consideran ensamblajes de peces en parches a escalas espacio-temporales muy finas (Arrington y Winemiller, 2006), se cumple el modelo de dinámica de parches, lo cual sugiere que el modelo de pulsos de inundación explica mejor patrones a escalas espacio-temporales más grandes, es decir, a nivel de planicies y ciclos hidrológicos completos. La SEF también menciona que las características de los regímenes hidrológicos y su predictibilidad puede

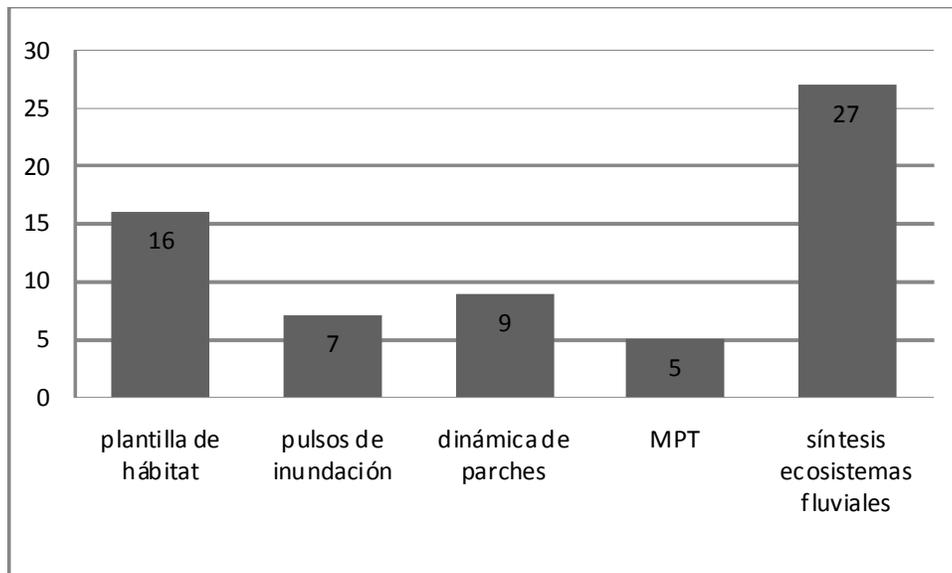


Figura 5. Número de trabajos revisados en los que se cumplen las premisas de los modelos de estructuración de comunidades.

variar entre eco-regiones, ríos y segmentos, por lo cual también puede predecir si las planicies serán regidas por pulsos o por otros modelos como la dinámica de parches. También señala las inundaciones pueden constituir una fuente de perturbación o de subsidio para las comunidades, dependiendo de su predictibilidad (Thorpet *et al.*, 2008), lo cual también se pudo apreciar en la revisión, ya que en el río Mulgrave, con inundaciones cortas y poco predecibles, actúan como una fuente de estrés para las comunidades de peces.

Por otra parte, si bien la SEF incluye algunas de las premisas de la plantilla de hábitat, los pulsos de inundación o la dinámica de parches, su mérito consiste en que inserta los mecanismos y relaciones descritos en estas teorías en el contexto de un sistema jerárquico de hábitats con escalas espacio-temporales propias y con características hidrológicas y geomorfológicas igualmente propias, además de considerar las propiedades emergentes de cada parche, variables que no son incluidas en los modelos previos. Esta particularidad es la que permite que el modelo pueda ser utilizado para describir los patrones de las planicies de inundación a través de la región tropical.

III. Estructuración de las comunidades de peces en planicies de inundación tropicales

Tomando en cuenta los resultados de las investigaciones revisadas, los distintos modelos sobre la estructuración de las comunidades en sistemas acuáticos y demás literatura citada, se propone una organización de las variables y procesos que intervienen en la estructura de las comunidades de peces en planicies de inundación tropicales, dentro del marco de la síntesis de ecosistemas fluviales, presentada en los siguientes párrafos.

Las comunidades de peces en las planicies de inundación son estructuradas en primer lugar por la predictibilidad y la duración de las inundaciones, constituyendo así el primer nivel en la jerarquía de variables. Esto crea un gradiente en el

cual, en un extremo se tendrán aquellas que habitan planicies con inundaciones cortas y no predecibles y que se ajustan al modelo de dinámica de parches, y en el otro extremo se tendrán aquellas que ocupan planicies donde las inundaciones son altamente predecibles y periódicas y de larga duración y que están adaptadas a los pulsos de inundación (figura 6).

En el segundo nivel intervendrían el tamaño de los hábitat y la conectividad, factores determinados por la posición con respecto a la red hidrográfica y con respecto al canal principal. En este nivel la plantilla de cada hábitat definirá la composición de las comunidades con base en las adaptaciones de las especies a la velocidad de la corriente y a su capacidad de dispersión. Otros autores han señalado la importancia de la conectividad de la red hidrográfica y la capacidad de dispersión en la estructuración de las comunidades de peces en humedales (Hugueny *et al.*, 2010). Además, la profundidad y la extensión del área inundada determinarán la cantidad del hábitat disponible y por lo tanto la cantidad de nichos que lo puedan ocupar, y también determinará el tamaño corporal y por ende la biomasa de las especies que compongan las comunidades.

El tercer nivel jerárquico, estaría determinado por la condición lítica o léntica de los hábitats y el grado de permanencia de éstos a través del ciclo hidrológico en función a los cambios en el nivel del agua. Aquí, nuevamente la plantilla de cada hábitat impondrá las distintas estrategias de vida, sean de equilibrio, estacional u oportunista, que tendrán éxito y también determinará la presencia o ausencia de adaptaciones para la respiración aérea impuestas por las bajas condiciones de oxígeno disuelto durante la sequía. En este sentido, la heterogeneidad espacial creada por el nivel anterior aumenta el gradiente de recursos de las planicies de inundación, y la variabilidad temporal incrementa el potencial de solapamiento de nichos (Ward *et al.*, 2002), condiciones que favorecen la alta diversidad de especies de peces en estos sistemas tropicales. En sistemas templados de agua dulce se ha observado que ciertos

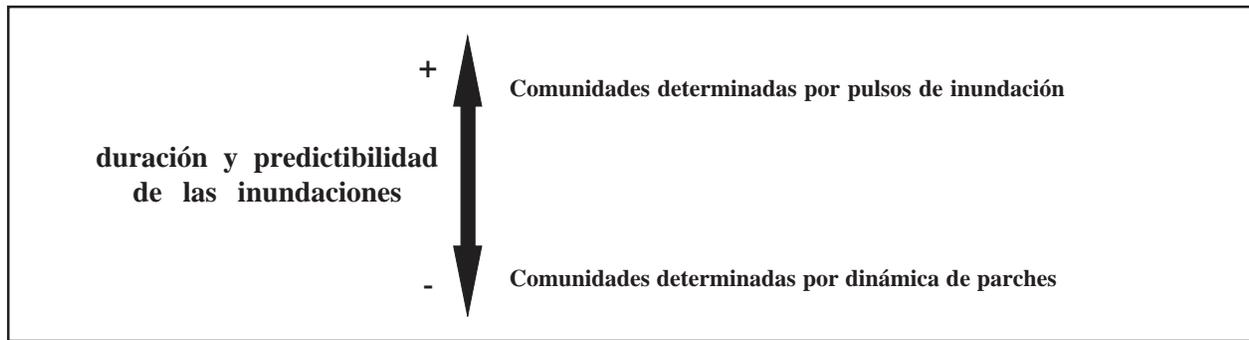


Figura 6. Modelos que explican la dinámica de las comunidades de peces de planicies de inundación en función a la duración y predictibilidad de las inundaciones.

rasgos morfológicos de las especies asociados con la capacidad de nado y la velocidad de la corriente están estrechamente relacionados con la geomorfología e hidráulica de los ríos, esperándose que ocurra lo mismo en ríos tropicales (Lamouroux *et al.*, 2002).

En este nivel también tendrían influencia el tipo de suelos, las comunidades vegetales ribereñas, las características físico-químicas del agua y el tipo de substrato sobre las comunidades de peces. Las características de los suelos limitan el tipo de comunidades vegetales ribereñas y tienen un efecto en los parámetros físico-químicos del agua. El tipo de comunidad vegetal ribereña influye en la cantidad de luz que penetra en el agua y aporta recursos autóctonos a los hábitats acuáticos (Marrero *et al.*, 1997). Variables como los sólidos totales disueltos inciden directamente sobre la productividad de las aguas, lo cual se manifestará en la riqueza, abundancia y biomasa de las comunidades de peces de las planicies de inundación. Otras variables como la conductividad, la temperatura y el pH condicionarán la presencia de adaptaciones a condiciones extremas de las mismas.

El cuarto nivel estaría constituido por los parches bióticos originados a partir de la acumulación de materia orgánica o por masas de vegetación acuática y el tipo de substrato. Estos se caracterizan por ser de corta duración, debido a que en cada ciclo hidrológico son desmantelados

y redistribuidos durante las inundaciones. En estos parches de las planicies de inundación, también referidos como microsítios por otros autores, hay una mayor probabilidad de segregación entre especies (Ward, 1998). En el caso particular de los parches de vegetación acuática, que empiezan a formarse durante el inicio de las inundaciones y empiezan a ser arrastrados durante bajada de aguas, la ocurrencia de interacciones interespecíficas que puedan tener algún efecto en la estructura de las comunidades de peces, de ocurrir, tendrían lugar en el clímax de las inundaciones.

Es en este nivel en el cual las interacciones bióticas como la depredación y la competencia interespecífica podrían tener un efecto significativo en la estructuración de las comunidades de peces, lo cual será más probable durante la transición entre la inundación y la sequía, cuando hay menor disponibilidad de hábitat, momento en el que aumenta la segregación espacial y la diferenciación de nichos tróficos como respuesta a la competencia interespecífica (Winemiller, 1996). En estudios recientes se ha encontrado una mayor dispersión morfológica de especies de cíclidos, la cual se relaciona con una competencia interespecífica más intensa en mesohábitat de planicies de inundación tropicales (Montaña *et al.*, 2014), que sustentan este señalamiento. Asimismo, en ambientes de las planicies de inundación que permanecen siempre inundados la segregación espacial y diferenciación de nichos serían mecanismos importantes en facilitar la conviven-

cia de una alta diversidad de especies, tal como se observa en las comunidades de cíclidos de los grandes lagos africanos (Lowe-McConnell, 1975).

Igualmente en este nivel el tipo de alimento disponible para los peces podrá tener influencia en las dietas y en las adaptaciones morfológicas tróficas, así como en la riqueza de gremios tróficos y de las especies que los componen. Investigaciones realizadas en otros sistemas como los ríos de Texas apoyan la idea de que la estructura funcional de las comunidades de peces estaría determinada principalmente por factores locales, mientras que la estructura taxonómica lo estaría por factores regionales y la historia biogeográfica de las cuencas (Hoeinghaus *et al.*, 2006), lo cual coincide con este planteamiento.

Conviene mencionar en este punto que ninguno de los trabajos revisados incluyó en su meto-

dología un análisis específico para detectar el efecto de las variables bióticas en la estructuración de las comunidades de peces estudiadas, por lo cual es necesario diseñar futuras investigaciones que contemplen la verificación de estas hipótesis. Estas pueden incluir el diseño de experimentos a pequeña escala como se sugirió previamente (Arrington y Winemiller, 2006; Mittlebach, 1988; Persson, 1986) que impliquen la manipulación de hábitat o la remoción de especies competidoras, así como el análisis de coexistencia de pares de especies a una escala mayor mediante modelos nulos (Gotelli y Graves, 1996; Gotelli, 2000; Ulrich y Gotelli, 2010) y probabilísticos (Veech 2006).

En la figura 7 se presenta la organización de las variables que intervienen en la estructuración de las comunidades de peces de planicies de inundación tropicales de forma esquemática.

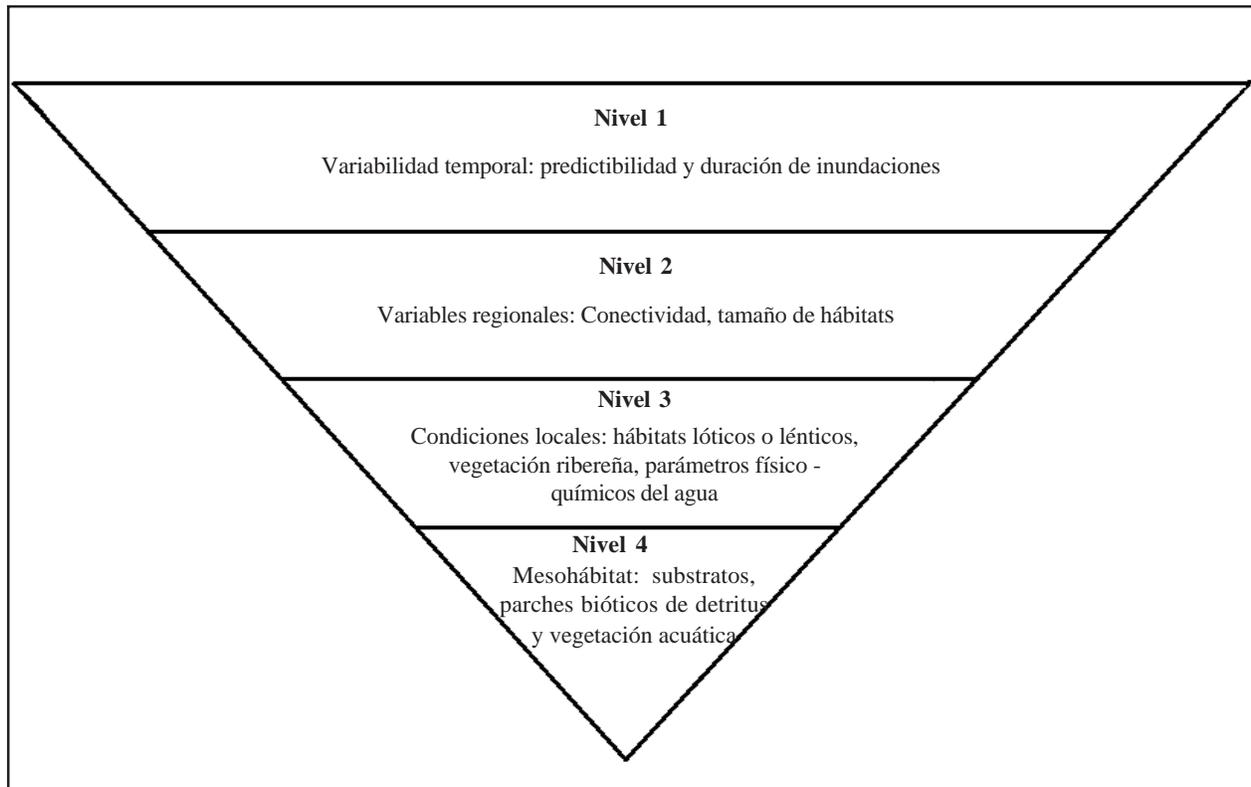


Figura 7. Niveles jerárquicos con las respectivas variables que intervienen en las comunidades de peces en las planicies de inundación.

La acción simultánea de cada uno de estos niveles sobre las comunidades de peces crearía, según el criterio de Thorp *et al.* (2008), un equilibrio dinámico, con eventos que funcionan como disturbios y otros que vuelven a las comunidades a un estado más estable. De la revisión de los artículos seleccionados se desprende que éstos ocurren de forma sucesiva y continua durante cada ciclo hidrológico, y por ello los atributos de las comunidades de peces en las planicies de inundación pueden variar entre fases, pero permanecer relativamente estables cuando son vistos desde una perspectiva a largo plazo (Bin *et al.*, 2009; Correa, 2008; Mondal y Kaviraj, 2009; Rodríguez y Lewis, 1990; Rodríguez y Lewis, 1994; Winemiller, 1996) y de gran escala, es decir a nivel de toda la planicie, ya que es posible que a nivel de mesohábitat no se mantengan las características de las comunidades a través de los años. Por ejemplo, Arrington y Winemiller (2006) observaron que en el río Cinaruco los ensamblajes de peces de parches artificiales depositados en el litoral mostraron una falta de persistencia de las comunidades de peces en el tiempo, lo cual sugiere una influencia estocástica significativa en su estructuración.

Por otra parte, como señala Winemiller (1996), cambios estocásticos en las condiciones ambientales podrían alterar este patrón de estabilidad a largo plazo y ocasionar alteraciones en los patrones poblacionales de las especies y por lo tanto provocar cambios en la estructura de las comunidades, como lo indicarían los resultados de Swales *et al.* (1999) y Chapman y Chapman (1993) en la forma de pérdidas de diversidad, disminución de abundancias y biomásas. Es conveniente recalcar que los trabajos que obtuvieron resultados sobre la estabilidad a largo plazo o la falta de ella en las comunidades de peces de las planicies, con excepción de Winemiller (1996) abarcaron en su mayoría sólo dos años de muestreos, por lo cual se considera necesario realizar más estudios que abarquen una escala temporal y espacial más amplias antes de arrojar conclusiones definitivas sobre este aspecto. Esto permitiría además, monitorear la condición de las

planicies en relación con los cambios de usos de la tierra y demás impactos antrópicos llevados a cabo en las cuencas hidrográficas a las cuales pertenecen.

Existen, además del tipo de régimen hídrico, otros factores externos y estocásticos que han ocasionado diferencias entre las comunidades de peces de las planicies tropicales de los distintos continentes a lo largo de su formación, tales como la historia biogeográfica de las cuencas, la historia evolutiva de las especies y el *pool* regional de éstas últimas (Albert *et al.*, 2011; Eigenmann, 1906; Eigenmann y Allen, 1942; Hubbert y Renno, 2006; Lundberget *et al.*, 1998; Machado-Allison, 2005; 2007; Rayner *et al.*, 2009). A pesar de ello, se considera que las condiciones ambientales de la actualidad operan de manera similar para todas estas comunidades.

IV. Dinámica de las comunidades de peces en las planicies de inundación

En su estudio pionero sobre ecología de comunidades de peces de ríos y planicies tropicales, Lowe-McConnell (1975; 1987) resume la secuencia de eventos que ocurren a través de un ciclo hidrológico en estos ambientes y que también fue manifiesta en los trabajos revisados (Correa 2008; Hay *et al.*, 1996; Saint-Paul *et al.*, 2000; Sarkar *et al.*, 2012; Sousa y Freitas, 2008; Valbo-Jørgensen, 2000).

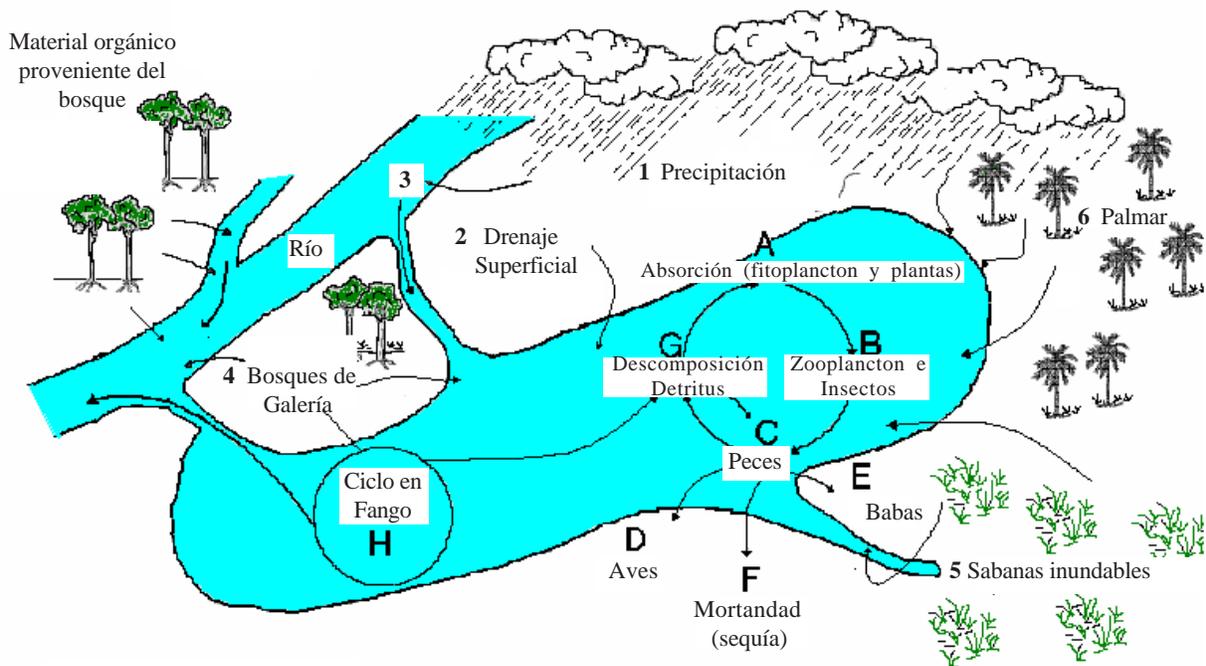
El ambiente inundado fluctúa estacionalmente, y puede variar entre años, con la subida de aguas aumenta la disponibilidad de alimento para los peces, por lo cual la fase de inundación es la principal época de reproducción y crecimiento. Por otra parte, la estacionalidad impone una presión selectiva que favorece un desarrollo y crecimiento rápidos. Los cambios en el nivel de las aguas son los que impulsan la desova y las migraciones de los peces, lo cual ocurre anualmente, por lo que el recambio poblacional es muy rápido, lo cual se refleja en biomásas y abundancias (Machado-Allison, 1994; 2005; Marrero, 2011).

Además, el éxito reproductivo depende del tamaño del área inundada, de factores físico-químicos del agua y de la presencia y abundancia de depredadores. La mortalidad de peces es mayor durante la retirada de aguas y la sequía; durante la primera, muchos peces se trasladan a los canales, donde son interceptados por depredadores, y en la segunda, la desecación y la falta de oxígeno son las causantes de la muerte de los peces (Winemiller, 1996). Tales variaciones tienen como consecuencia que las presiones selectivas sobre las comunidades, tanto bióticas como ambientales, fluctúan estacionalmente.

Sin embargo, como se señaló con anterioridad, este ciclo dinámico ocurre en planicies donde las inundaciones ocurren de forma periódica, predecible, de manera pulsada y abarcan extensiones grandes de terreno. Conviene mencionar además, que la literatura en la que se basó la construcción de este esquema hace referencia principalmente a planicies de inundación de ríos. En la tabla 2 y Figura 8 se muestran los principales eventos ocurridos durante las cuatro fases de un ciclo hidrológico, construido con base en la literatura consultada durante la revisión.

Tabla 2. Dinámica de comunidades de peces en planicies de inundación dominadas por pulsos.

Ciclo Hidrológico	Condiciones	Principales Eventos
Aguas bajas	Menor disponibilidad de hábitat y recursos alimenticios. Baja concentración de OD y aumento de la temperatura del agua. Abarrotamiento en hábitat remanentes.	Alta mortalidad de peces por falta de OD y desecación de hábitat. Disminución de abundancias y biomasas. Segregación trófica y espacial entre especies.
Ascenso	Aumenta la disponibilidad de hábitat y recursos alimenticios. Baja la temperatura del agua y aumenta el OD. Empieza a crecer nuevamente la vegetación acuática.	Maduración sexual y reproducción. Migraciones laterales desde el río hasta la planicie de huevos, larvas, juveniles y adultos. Aumento de abundancias.
Inundación	Máxima disponibilidad de hábitat por acceso a bosques y otras áreas inundadas que ofrecen nuevas fuentes de alimento: frutos e insectos terrestres. Vegetación acuática muy abundante que provee refugios contra depredadores y alimento en la forma de larvas y ninfas de insectos acuáticos.	Máxima actividad alimentaria y mayor crecimiento. Acumulación de grasa corporal. Fase de Aumento de biomasas. Distribución aleatoria de los peces. Aumento de la omnivoría.
Retirada	Disminuye la disponibilidad de hábitat y recursos por desecación. Vuelve a bajar el OD y empieza a aumentar la temperatura del agua. La vegetación acuática empieza a morir y disminuye la oferta de recursos.	Migraciones desde la planicie al río. Aumenta la mortalidad por piscivoría. Consumo de grasa corporal asimilada en la fase previa. Agotamiento y reabsorción de las gónadas.



PERIODO DE LLUVIAS

- Aumento de nutrientes
- Reproducción
- Crecimiento
- Aumento Diversidad

PERIODO DE SEQUÍA

- Mortalidad y Emigración
- Hacinamiento
- Adaptación al estrés
- Modificaciones fisiológicas

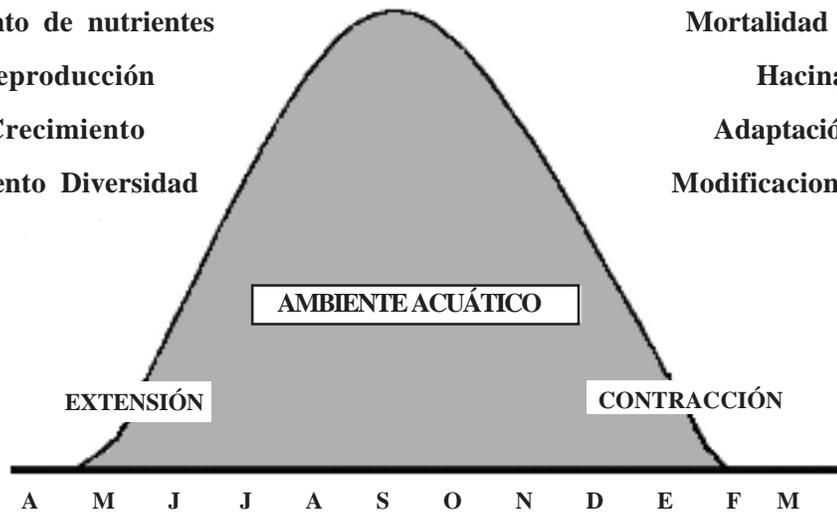


Figura 8. Dinámica de flujos dentro de una planicie de inundación (A) y los principales eventos durante los periodos estacionales (B) en los llanos de Venezuela.

Por el contrario, en aquellas planicies de inundación con un régimen hidrológico menos predecible, sometidos a múltiples inundaciones de forma rápida, las comunidades de peces están dominadas por procesos de colonización y extinción (Townsend, 1989), y las especies no muestran una asociación entre tales inundaciones y sus ciclos reproductivos.

En la figura 9 se muestra un esquema sobre el ciclo de las comunidades de peces de planicies de inundación dominadas por procesos de colonización y extinción, que se ajustan más adecuadamente al modelo de dinámica de parches.

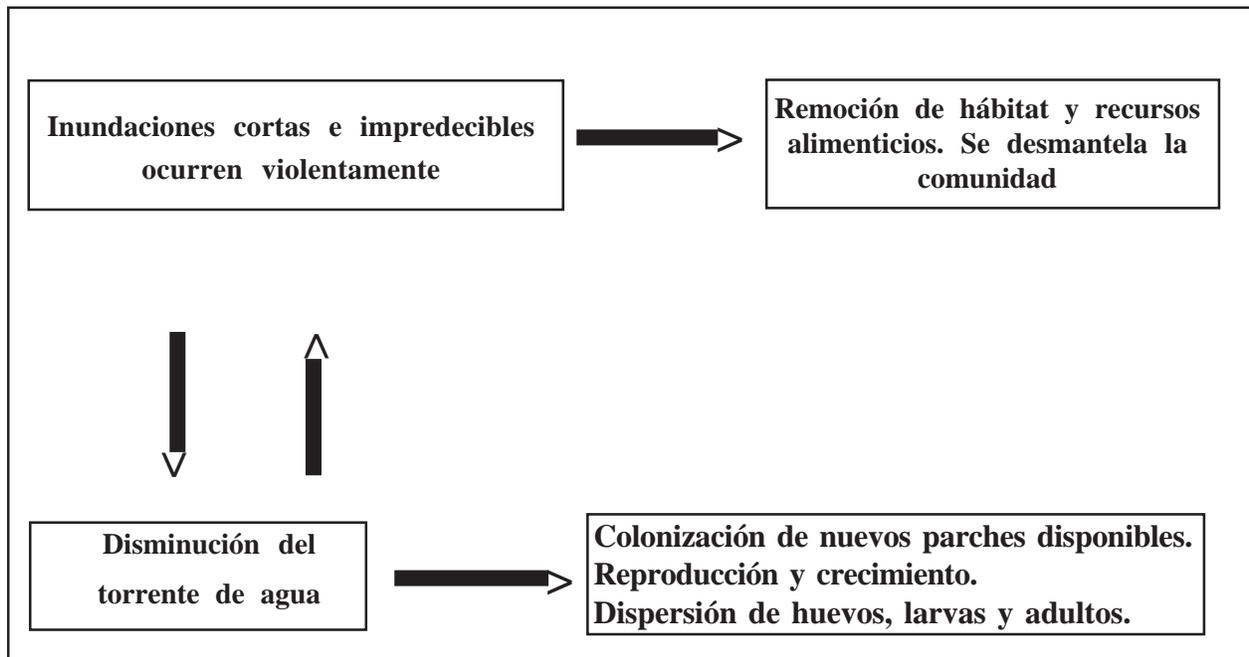


Figura 9. Dinámica de las comunidades de peces de planicies de inundación con regímenes de poca predictibilidad.

En este tipo de planicies, las comunidades de peces estarían determinadas primordialmente por eventos estocásticos originados por la variación temporal y la consecuente alteración de las condiciones ambientales, donde las inundaciones actúan como disturbios que vuelven a las comunidades a un estado inicial. Sin embargo, coincidimos con Arrington y Winemiller (2006) en que procesos determinísticos como la segregación interespecífica también influyen en la estructura de estas comunidades, pero hace falta más conocimiento sobre la magnitud de los efectos de variables bióticas como la depredación o la competencia interespecífica sobre los ensamblajes de peces de planicies inundables.

V. Conclusiones

Las planicies de inundación tropical son ecosistemas muy dinámicos y están regidos por la variación temporal que ocurre a lo largo del ciclo hidrológico, y que se manifiesta como una alternancia entre fases de sequía e inundación. No todas las planicies de inundación tropical son iguales. Los pulsos de inundación ocurren en planicies de gran extensión y de tierras bajas, con un régimen hidrológico estacional con inundaciones predecibles y que ocurren paulatinamente. Estos pulsos han estimulado el desarrollo de distintas estrategias de vida en los peces y otras adaptaciones para sobrevivir a los cambios en las condiciones ambientales generadas por la variación temporal y el flujo de agua.

Por el contrario, comunidades de planicies de menor extensión y ubicadas en tierras altas, con un régimen de inundaciones cortas y poco predecibles, se rigen por procesos de colonización y extinción. Tal como establece la síntesis de ecosistemas fluviales, cada parche se caracteriza por sus condiciones geomorfológicas y su régimen hidrológico, lo cual determinará si las comunidades están regidas por pulsos o por colonización y extinción. Debido a su capacidad de integrar distintos modelos, la síntesis de ecosistemas fluviales es el modelo cuyas premisas se cumplen con mayor frecuencia en

las comunidades de las planicies de inundación tropical. Esta teoría integra a la plantilla de hábitat, con sus procesos de gran escala, con la dinámica de parches, con procesos a escalas intermedias y pequeñas, en un contexto dinámico de variación espacial y temporal. En este sentido, las predicciones de este modelo se cumplieron en la gran mayoría de los trabajos revisados.

Dentro de cada planicie, las comunidades de peces están organizadas en parches jerárquicos con dimensiones espacio-temporales propias. En cada nivel jerárquico intervienen distintas variables paisajísticas e hidrológicas. En este contexto, la evolución de adaptaciones a la heterogeneidad temporal y espacial, con la presencia de hábitat lóticos y lénticos y de variados mesohábitat, ha favorecido la gran diversidad de especies en las planicies de inundación tropical. La profundidad es muy importante en la estructuración de las comunidades y puede influir sobre la composición y el tamaño de las especies que las componen, debido a las implicaciones que tiene sobre la disponibilidad de hábitat y la oferta de recursos. El oxígeno disuelto es otra variable de gran importancia, particularmente durante la sequía, y se asocia a la evolución de estrategias como la respiración aérea o las migraciones a ambientes más benévolos.

La transparencia tiene un rol en cuanto que influye sobre la productividad de los ambientes acuáticos. Sin embargo, su efecto sobre la composición de especies, particularmente de depredadores, como propone la teoría de morfometría-transparencia-piscivoría, ha sido cuestionado. A un nivel más fino, el tipo de substrato y la presencia de vegetación acuática, en lo que la síntesis ribereña denomina parches bióticos, tienen una influencia a escala de mesohábitat. La relación entre el tipo de substrato y los morfotipos tróficos es un campo que ofrece oportunidades de investigación en planicies de inundación tropical.

Con el fin de mejorar el modelo propuesto sobre la estructuración de comunidades de peces

en planicies de inundación tropicales, es necesario realizar más trabajos de gran escala espacial que identifiquen con mayor precisión los efectos de las variables paisajísticas sobre estos ecosistemas. Además también es preciso llevar a cabo estudios sobre la magnitud de los efectos de las variables bióticas como la depredación y la competencia interespecífica en las comunidades de peces de las planicies. Sin embargo, la literatura revisada indicaría que estas variables son de influencia local, de micro y mesohabitat. Igualmente, las comunidades de peces de planicies de inundación de grandes lagos están poco representadas en la literatura, por lo cual sería convenien-

te llevar a cabo más estudios sobre ellas. También sería recomendable analizar la relación entre las historias de vida de las especies y el tipo de régimen hidrológico.

Finalmente, la gran diversidad de especies de peces en las planicies de inundación tropicales, así como sus complejos procesos de estructuración comunitaria, ofrecen una gran oportunidad de estudios en ecología animal, y además, constituyen un recurso valioso para las numerosas personas que dependen de las pesquerías, por lo cual es de vital importancia realizar esfuerzos por su conservación a largo plazo.

LITERATURA CITADA

ALBERT, J. y R. REIS

2011. Introduction to Neotropical Freshwaters (3-19). In: *Historical Biogeography of Neotropical Fresh Water Fishes*. Univ. California Press.

ALBERT, J., P. PETRY y R. REIS

2011. Major Biogeographic and Phylogenetic Patterns (21-57). In: *Historical Biogeography of Neotropical Fresh Water Fishes*. Univ. California Press.

ALEXANDROU, M., C. OLIVEIRA, M. MAILLARD, ET AL

2011 Competition and phylogeny determine community structure in Müllerian co-mimics. *Nature* 469:84–8. doi: 10.1038/nature 09660

ARRINGTON, D. y K. WINEMILLER

2006 Habitat affinity, the seasonal flood pulse, and community assembly in the littoral zone of a Neotropical floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society*, 25:126–141. doi: 10.1899/0887-3593.

BIN, K., P. LISA, L. YUNGANG y H. DAMING

2009. Are the fish of the upper and lower Mekong interconnected? *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 27:400–407. doi: 10.1007/s00343-009-9132-0

BOULTON, A., L. BOYERO, A. COVICH, ET AL

2008. Are Tropical Streams Ecologically Different from Temperate Streams? Pp. 257–284. In: Dudgeon D.(ed.) *Tropical Stream Ecology*. Academic Press, Elsevier Inc., London, UK.

BRUTON M. y G. MERRON

1990. The proportion of different eco-ethological sections of reproductive guilds of fishes in some African inland waters. *Environmental Biology of Fishes*, 179–187.

CARTER, G. S. y L. C. BEADLE

1931. The fauna of the swamps of the Paraguayan Chaco in relation to its environment. II. Respiratory adaptation in fishes. *Journal of the Linnean Society (Zoology)*, 37:327–368.

CARVAJAL, F. y M. MALDONADO

2005. Influencia de la conexión río–laguna sobre la ictiocenosis lacustre en la várzea del Río Ichilo Cochabamba-Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología*, 17:33–48.

CHAPMAN, L. y C. CHAPMAN

1993. Fish populations in tropical floodplain pools: a re-evaluation of Holden's data on the River Sokoto. *Ecology of Freshwater Fish*, 2:23–30.

CORREA, B.

2008. Fish assemblage structure is consistent through an annual hydrological cycle in habitats of a floodplain-lake in the Colombian Amazon. *Neotropical Ichthyology*, 6:257–266.

DAS M, NASKAR, M. MONDAL ET AL.

2012. Influence of ecological factors on the patterns of fish species richness in tropical indian rivers. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 42:47–58. doi: 10.3750/AIP2011.42.1.06

DOBZHANSKI, T.

1950. Evolution in the tropics. *American Scientist*, 38:209–221.

DUDLEY R, y R. SCULLY

1980. Changes in experimental gillnet catches from the Kafue Floodplain, Zambia, since construction of the Kafue Gorge Dam. *Journal of Fish Biology*, 16:521–537.

EIGENMANN, C. H.

1906. The freshwater fishes of South and Middle America. *Proceedings of the United States National Museum*, 14:1–81.

1909a. Reports on the expedition to British Guiana of the Indiana University and the Carnegie Museum, 1908. Report no.1: Some new genera and species of fishes from British Guiana. *Annals of the Carnegie Museum*, 6:14–54.

1909b. The fresh-water fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-Archhelenis theory: Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896–1899. *Zoology*

1922. The fishes of western South America, Part I: The Fresh-water fishes of northwestern South America, including Colombia, Panama, and the Pacific slopes of Ecuador and Peru, together with an appendix upon the fishes of the Rio Meta in Colombia. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 9:1-347.

1923. The fishes of the Pacific slope of South America and the bearing of their distribution on the history of the development of the topography of Peru, Ecuador and western Colombia. *The American Naturalist*, 57:193–210.

EIGENMANN, C. H., y W. R. ALLEN

1942. *Fishes of Western South America*. Lexington: University of Kentucky.

GALACATOS, K., R. BARRIGA-SALAZAR y D. STEWART

2004. Seasonal and Habitat Influences on Fish Communities within the Lower Yasuni River Basin of the Ecuadorian Amazon. *Environmental Biology of Fish*, 71:33–51. doi: 10.1023/B:EBFI.0000043156.69324.94

GALACATOS, K., D. STEWART y M. IBARRA

1996. Fish community patterns of lagoons and associated tributaries in the Ecuadorian Amazon. *Copeia*: 875–894.

GONZÁLEZ, N., C. LASSO y J. ROSALES

2009 Stability and spatio-temporal structure in fish assemblages of two floodplain lagoons of the lower Orinoco River. *Neotropical Ichthyology*, 7:719–736.

GOTELLI, N. y G. GRAVES

1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press. 358 p

GOTELLI, N.

2000. Null Model Analysis of Species Co-Occurrence Patterns. *Ecology*, 81:2606– 2621. doi: 10.2307/177478.

GOULDING, M.

1980. *The Fishes and the Forest. Explorations in Amazonian Natural History*. Univ. California Press. Los Angeles. 280 p.

GRANADO-LORENCIO, C., A. SERNA, J. CARVAJAL, ET AL

2012. Regionally nested patterns of fish assemblages in floodplain lakes of the Magdalena river Colombia. *Journal of Ecology and Evolution*, 2:1296–303. doi: 10.1002/ece3.238

GUIDO, K., J. FALKE, R. OAKES y K. HASE

2006. Fish–Habitat Relations across Spatial Scales in Prairie Streams. *American Fisheries Society Symposium*, 48:265–285.

HAY, C., T. NÆSJE, S. KAPIRIKA, ET AL

2002. Fish populations , gill net catches and gill net selectivity in the Zambezi and Chobe Rivers, Namibia, from 1997 to 2000. NINA Project Report no. 017. 89 p.

HAY, C., Z. B. VAN y G. STEYN

1996 A quantitative assessment of the biotic integrity of the Okavango River, Namibia, based on fish. *Water SA* 22:263–284.

HICKLEY, P. y G. BAILEY

1986. Fish communities in the perennial wetland of the Sudd, Southern Sudan. *Journal of Freshwater Biology*, 16:695–709.

HILL, M. T.

1995. Fisheries ecology of the lower Mekong River: Myanmar to Tonle Sap River. *Natural History Bulletin of the Siamese Society*, 43:263–288.

HOEINGHAUS, D., K. WINEMILLER y J. BIRNBAUM

2006. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs functional groups. *Journal of Biogeography*, 34:1–15. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01587.x

HUBERT, N., y J. F. RENNO

2006. Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 33:1414–1436.

HUGUENY, B., T. OBERDORFF y P. TEDESCCO

2010. Community Ecology of River Fishes: A Large-Scale Perspective. *American Fisheries Symposium*, 73:1–73.

INOGWABINI, B. y Z. LINGOPA

2013. Fish species occurrence, estimates and human activities on the islands of the Congo River, Central Africa. *Environmental Biology of Fish*, 96:1289–1299. doi: 10.1007/s10641-013-0136-4.

- ISLAM, S., M. RAHMAN, G. HALDER y M. TANAKA
2006. Fish assemblage of a traditional fishery and the seasonal variations in diet of its most abundant species Wallagoattu Siluriformes: Siluridae from a tropical floodplain. *Journal of Aquatic Ecology*, 40:263–272. doi: 10.1007/s10452-005-9023-1
- JACKSON, A., A. ADITE, K. ROACH y K. WINEMILLER
2013. Fish assemblages of an African river floodplain: a test of alternative models of community structure. *Ecology of Freshwater Fishes*, 22:295–306. doi: 10.1111/eff.12026
- JACKSON, D., P. PERES-NETO y J. OLDEN
2001. What controls who is where in freshwater fish communities—the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Aquatic Science*, 58:157–170. doi: 10.1139/cjfas-58-1-157
- JACKSON, D., K. SOMERS y H. HARVEY
1992. Null models and fish communities: evidence of nonrandom patterns. *The American Naturalist*, 139:930–951.
- JUNK, W., P. BAYLEY y E. SPARKS
1989. The Flood Pulse Concept in River-Floodplain Systems (110–127). In: Dodge P (ed.). Large Rivers Symposium. *Fishes and Aquatic Science*, 106.
- JUNK, W. y K. WANTZEN
2004. The flood pulse concept/ : new aspects , approaches and applications - an update (117–141). In: Proc. Second Int. Symp. Manag. Large Rivers Fish. Food and Agriculture Organization and Mekong River Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok.
- KOTTELAT, M., I. BAIRD, S. KULLANDER, ET AL
2012. The status and distribution of freshwater fishes of Indo-Burma (38–65). In: Allen DJ, Smith KG, Darwall WRT eds *Status Distribution and Freshwater Biodiversity Indo-Burma*. IUCN, Red List, Burma.
- LAË, R.
1995. Climatic and anthropogenic effects on fish diversity and fish yields in the Central Delta of the Niger River. *Aquatic Living Resources*, 8:43–58.
- LAMOUREUX, N., N. POFFY y P. ANGERMEIER
2002. Intercontinental Convergence of Stream Fish Community Traits along Geomorphic and Hydraulic Gradients. *Ecology*, 83:1792–1807.
- LEIBOLD, MA., M. HOLYOAK, N. MOUQUET, ET AL
2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7:601–613. doi: 10.1111/j.1461-0248.00608.x
- LIMA, T., F. TEJERINA-GARRO y C. DE MELO
2009. Influence of environmental parameters on fish assemblage of a Neotropical river with a flood pulse regime, Central Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 7:421–428.
- LOUCA, V., S. LINDSAY, S. MAJAMBERE y M. LUCAS
2009. Fish community characteristics of the lower Gambia River floodplains/: a study in the last major undisturbed West African river. *Journal of Freshwater Biology*, 54:254–271. doi: 10.1111/j.1365-2427.2008.02105.x
- LOWE-McCONNELL, R.
1975. *Fish Communities in Tropical Freshwaters. their distribution, ecology and evolution*, First Edit.. 337p.
1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge Univ. Press. NY. 382 p.
- LUJAN, N., D. GERMAN y K. WINEMILLER
2011. Do wood-grazing fishes partition their niche?: morphological and isotopic evidence for trophic segregation in Neotropical Loricariidae. *Journal of Functional Ecology*, 25:1327–1338. doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01883.x
- LUJAN, N., K. WINEMILLER y J. ARMBRUSTER
2012. Trophic diversity in the evolution and community assembly of loricariid catfishes. *BMC Evolutionary Biology*, 12:124. doi: 10.1186/1471-2148-12-124.
- LUNDBERG, J. G.
1998. The temporal context for diversification of Neotropical fishes (67-91). In: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*, edited by L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, C. A. S. Lucena, and Z. M. S. Lucena Porto Alegre: Edipucrs.
- LUNDBERG, J. G., L. G. MARSHALL, J. GUERRERO, B. HORTON, M. C. S. L. MALABARBA, y F. WESSELINGH
1998. The stage for Neotropical fish diversification: A history of tropical South American rivers(13-48). In: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*, edited by L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena, and C. A. S. Lucena, Porto Alegre: Edipucrs.
- MACARTHUR, R. y E. WILSON
1967. *Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton
- MACHADO-ALLISON, A.
1982. Estudios sobre la Sistemática de la Subfamilia Serrasalminae (Teleostei-Characidae). Parte I Estudio Comparado de los Juveniles de las “Cachamas” de Venezuela (Géneros: *Colossoma* y *Piaractus*). *Acta Biologica Venezuelica*, 11(3): 1-102.

MACHADO-ALLISON A

- 1986 Aspectos sobre la historia natural del "curito" (*Hoplosternum littorale*) Hancock, 1828, Siluriformes, Callichthyidae en el bajo llano de Venezuela: desarrollo, alimentación y distribución espacial. *Acta Científica Venezolana*, 37(1):72-78.
1990. Ecología de los peces de las áreas inundables de los Llanos de Venezuela. *Interciencia*, 15(6): 411-423.
1992. Larval ecology of fish of the Orinoco basin (Ch. 3:45-59). En: *Reproductive biology of South American Vertebrates*. W. Hamlett Ed. Springer Verlag. N.Y.
1994. Factors affecting fish communities in the flooded plains of Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 15(2):59-75.
2005. *Los Peces de Los Llanos de Venezuela: Un Ensayo sobre su Historia Natural*, 3a Ed. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico UCV, Caracas. 222p.
2007. Notas sobre el Origen del Orinoco, su relación con cuencas vecinas, las evidencias biológico-paleontológicas y su conservación: una revisión. *Boletín Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* Vol. LXVII: 25-64.

MACHADO-ALLISON, A. y C. GARCÍA

1986. Food habits and morphological changes during ontogeny in three serrasalmin fish species on the Venezuelan floodplains. *Copeia*, 1:123-126.

MACHADO-ALLISON, A. y R. ROYERO

1986. Biomasa total y hábitos alimentarios en peces de un ecosistema riverino restringido en Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 37(1):94-95.

MACHADO-ALLISON, A. y T. ZARET

1984. Datos sobre la biología reproductiva de *Hoplosternum littorale* Siluriformes, Callichthyidae de Venezuela *Acta Científica Venezolana*, 35(2):142-146.

MAGO-LECCIA, F.

1967. Notas preliminares sobre los peces de los llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales.*, 27(112):237-263.
1970. Estudios preliminares sobre la ecología de los peces de los llanos de Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 7(1):71-102.

MARRERO, C.

- 2011 *Humedales del Llano Venezolano*, UNELLEZ, Vicerrectorado de Producción Agrícola. 1ra edición. 165 p.

MARRERO, C., A. MACHADO-ALLISON, V. GONZÁLEZ y J. VELÁZQUEZ

1997. Ecología y Distribución de los peces de los morichales de los llanos Orientales de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, Vol. 17(4):65-79.

MARTIN, P., M. HANIFFAY y M. ARUNACHALAM

2000. Abundance and diversity of macroinvertebrates and fish in the Tamiraparani river, South India. *Hydrobiologia*, 430:59-75.

MERRON, G. y M. BRUTON

1995. Community Botswana ecology and conservation of the fishes of the Okavango Delta. *Environmental Biology of Fishes*, 43:109-119.

MITTLEBACH, G.

1988. Competition Among Refuging Sunfishes and Effects of Fish Density on Littoral Zone Invertebrates. *Ecology*, 69:614-623.

MONDAL, D. y A. KAVIRAJ

2009. Distribution of fish assemblages in two floodplain lakes of North 24-Parganas in West Bengal, India. *Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 4:12-21.

MONTAÑA, C., K. WINEMILLERY y A. SUTTON

2014. Intercontinental comparison of fish ecomorphology/: null model tests of community assembly at the patch scale in rivers. *Ecoogical Monographs*, 84:91-107.

NICO, L. y D. TAPHORN

1989. Food habits of piranhas in the low llanos of Venezuela. *Biotropica*, 20(4):311-321.

OBETEN-OFFEM, B., Y. AKEGBEJO, I. SAMSONSY y T. OMONIYI

2009. Fish composition and abundance in the wetlands of Cross River, Nigeria. *Journal of Aquatic Ecology*, 43:1155-1166. doi: 10.1007/s10452-009-9240-0.

OSORIO, D., J. TERBORGH, A. ALVAREZ, ET AL

2011. Lateral migration of fish between an oxbow lake and an Amazonian headwater river. *Ecology of Freshwater Fish*, 1-9. doi: 10.1111/j.1600-0633.2011.00511.x

PERSSON, L.

1986. Effects of Reduced Interspecific Competition on Resource Utilization in Perch (*Perca Fluviatilis*). *Ecology*, 67:355-364.

PETRY, P., P. BAYLEY y D. MARKLE

2003. Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology*, 63:547-579. doi: 10.1046/j.1095-8649.00169.x

- POUILLY, M. y M. RODRÍGUEZ
2004. Determinism of fish assemblage structure in neotropical floodplain lakes: influence of internal and landscape lake conditions. *Proc. Second Int. Symp. Manag. Large Rivers Fish II*:243–265.
- POUILLY, M., T. YUNOKIY y C. ROSALES
2004. Trophic structure of fish assemblages from Mamoré River floodplain lakes Bolivia. *Ecology of Freshwater Fish*, 13:245–257.
- PUSEY, B. y M. KENNARD
1996. Species Richness and Geographical Variation in Assemblage Structure of the Freshwater Fish Fauna of the Wet Tropics Region of Northern Queensland. *Marine and Freshwater Research*, 47:563–573.
- RAYNER, T., B. PUSEY y R. PEARSON
2008. Seasonal flooding, in stream habitat structure and fish assemblages in the Mulgrave River, north-east Queensland/ : towards a new conceptual framework for understanding fish-habitat dynamics in small tropical rivers. *Marine and Freshwater Research*, 59:97–116.
2009. Spatio-temporal dynamics of fish feeding in the lower Mulgrave River, north-eastern Queensland: the influence of seasonal flooding , instream productivity and invertebrate abundance. *Marine and Freshwater Research*, 60:97–111.
- RÍOS-PULGARÍN, M., L. JIMÉNEZ-SEGURA, J. PALACIO y J. RAMÍREZ-RESTREPO
2008. Comunidad de peces en la Ciénaga De Ayapel, cambios espacio-temporales en su asociación. *Actual Biológica*, 30:29–53.
- ROBERTS, E.
1973. Ecology of fishes in the Amazon and Congo Basins (239-254). In: B. Meggers, E. Ayensu y D. Duckworth, eds. *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review*. Smithsonian Institution Press.
- RODRÍGUEZ, M. y W. M. LEWIS
1990. Diversity and species composition of fish communities of Orinoco floodplain lakes. *National Geographic Research*, 6:319–328.
1994. Regulation and stability in fish assemblages of Neotropical floodplain lakes. *Oecologia*, 99:166-180.
1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs*, 67:109–128.
- SAINT-PAUL, U., J. ZUANON, M. VILLACORTA, ET AL
2000. Fish communities in central Amazonian white- and blackwater floodplains. *Environmental Biology of Fishes*, 57:235–250.
- SARKAR, U., A. PATHAK, R. SINHA, ET AL
2012. Freshwater fish biodiversity in the River Ganga India : changing pattern , threats and conservation perspectives. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22:251–272. doi: 10.1007/s11160-011-9218-6
- SOUSA, R. y C. FREITAS
2008. The influence of flood pulse on fish communities of floodplain canals in the Middle Solimões River, Brazil. *Neotrop. Ichthyol.*, 6:249–255.
- SOUTHWOOD, T.
1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecol.*, 46:336–365.
- STOREY, A.
2003. Lower ord river fish habitat survey report to waters and rivers comission. 88 pp.
- SWALES, S., A. STOREY, I. RODERICK y B. FIGA
1999. Fishes of floodplain habitats of the Fly River system, Papua New Guinea, and changes associated with El Niño droughts and algal blooms. *Environmental Biology of Fishes*, 54:389–404.
- TEJERINA-GARRO, F. L., R. FORTIN y M. RODRÍGUEZ
1998. Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia River, Amazon Basin. *Environmental Biology of Fishes*, 51:399–410.
- THORP, J., M. THOMS, y M. DELONG
2008. The Riverine Ecosystem Synthesis. London, UK: 233.
2006. The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Research Applications*, 22:123–147. doi: 10.1002/rra.901
- TOWNSEND, C.
1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 8:36–50.
- ULRICH, W. Y N. J. GOTELLI.
2010. Null model analysis of species associations using abundance data. *Ecology*, 91:3384–97.
- VALBO-JØRGENSEN, J.
2000. Fish biomass and density in macrophyte habitats in floodplain lakes of the Orinoco Basin , Venezuela. *Mem.Fund. La Salle Ciencias Nat.*, LX:35–50.
- VEECH, J.
2006. A probability-based analysis of temporal and spatial co-occurrence in grassland birds. *Journal of Biogeography*, 33:2145–2153. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01571.x

WANTZEN K, A. RAMÍREZ Y K. WINEMILLER

2006. New vistas in Neotropical stream ecology-Preface. *Journal of the North American Benthological Society*, 25:61–65.

WARD J V., K. TOCKNER D. ARSCOTT Y C. CLARET.

2002. Riverine landscape diversity. *Journal of Freshwater Biology*, 47:517–539. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00893.x

WARD J.

1998. Riverine landscapes: Biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biology and Conservation*, 83:269–278. doi: 10.1016/S0006-32079700083-9

WINEMILLER, K.

1996. Dynamic Diversity in Fish Assemblages of Tropical Rivers (99–134). In: Cody ML, Smallwood JA (eds.) *Long-Term Study Vertebrate Communities*. Academic Press.

WINEMILLER K, A. AGOSTINHO Y É. CARAMASCHI

2008. Fish Ecology in Tropical Streams (124–146). In: Dudgeon D ed *Tropical Stream Ecology*. Elsevier Inc., London, UK.

WINEMILLER K. O. Y D. C. TAPHORN

1989. La evolución de las estrategias de vida en los peces de los Llanos Occidentales de Venezuela. *Biollania*, 6:77–122.

WINKELMANN, K. ET AL

2014. Competition-driven speciation in cichlid fish. *Nature Communications*, 5:3412 doi: 10.1038/ncomms4412

ANEXOS

Anexo 1. Algunas de las referencias revisadas y ubicación de los cuerpos de agua estudiados.

ID	REFERENCIA	RÍO	PAÍS	CONTINENTE
1	Arrington y Winemiller (2006)	Cinaruco	Venezuela	Sudamérica
2	Carvajal y Maldonado (2005)	Ichilo	Bolivia	Sudamérica
3	Correa (2008)	Apaporis	Colombia	Sudamérica
4	Galacatos <i>et al</i> (2004)	Yasuní	Ecuador	Sudamérica
5	Galacatos <i>et al</i> (1996)	Napo	Ecuador	Sudamérica
6	González <i>et al</i> (2009)	Orinoco	Venezuela	Sudamérica
7	Granado <i>et al</i> (2012)	Magdalena	Colombia	Sudamérica
8	Lima <i>et al</i> (2009)	Mortes	Brasil	Sudamérica
9	Osorio <i>et al</i> (2011)	Manu	Perú	Sudamérica
10	Petryet <i>al</i> (2003)	Solimoes	Brasil	Sudamérica
11	Pouilly <i>et al</i> (2004)	Mamoré	Bolivia	Sudamérica
12	Pouilly y Rodríguez (2003)	Mamoré	Bolivia	Sudamérica
13	Ríos <i>et al</i> (2008)	Magdalena	Colombia	Sudamérica
14	Rodríguez y Lewis (1990)	Orinoco	Venezuela	Sudamérica
15	Rodríguez y Lewis (1994)	Orinoco	Venezuela	Sudamérica
16	Rodríguez y Lewis (1997)	Orinoco	Venezuela	Sudamérica
17	Saint Paul <i>et al</i> (2000)	Amazonas	Brasil	Sudamérica
18	Sousa y Freitas (2008)	Solimoes	Brasil	Sudamérica
19	Tejerina <i>et al</i> (1998)	Araguaia	Brasil	Sudamérica
20	Torres <i>et al</i> (2013)	Amazonas	Brasil	Sudamérica
21	Valbo-Jorgensen (2000)	Orinoco, Apure	Venezuela	Sudamérica
22	Bruton y Merron (1990)	Okavango, Kafué, Grandes Lagos, bajo Zambeze	Zambeze	África
23	Dudley y Scully (1980)	Kafue	Zambia	África
24	Hickley y Bailey (1986)	Nilo, planicie de Sudd	Sudán	África
25	Chapman y Chapman (1993)	Sokoto	Nigeria	África
26	Hay <i>et al</i> (1996)	Okavango	Namibia	África
27	Hay <i>et al</i> (2000)	Zambeze, Chobe	Namibia	África

ID	REFERENCIA	RÍO	PAÍS	CONTINENTE
28	Inogwabini y Lingopa (2013)	Congo	República Democrática del Congo	África
29	Jackson <i>et al</i> (2013)	Oweme	Benin	África
30	Lae (1995)	Níger	Nigeria	África
31	Loucaet <i>al</i> (2009)	Gambia	Senegal	África
32	Merron y Bruton (1995)	Okavango	Botswana	África
33	Obetenet <i>al</i> (2009)	Cross	Nigeria	África
34	Das <i>et al</i> (2012)	ríos tropicales (Bramaputra, Ganges)	India	Asia
35	Hill (1995)	Mekong	Vietnam	Asia
36	Islam <i>et al</i> (2006)	Kata Bar	Bangladesh	Asia
37	Kang <i>et al</i> (2009)	Mekong	Vietnam	Asia
38	Martin <i>et al</i> (2000)	Tamiraparani	India	Asia
39	Mondal y Kaviraj (2009)	Ichhamati	India	Asia
40	Sarkar <i>et al</i> (2012)	Ganga	India	Asia
41	Rayner <i>et al</i> (2008)	Mulgrave	Australia	Australasia
42	Rayner <i>et al</i> (2009)	Mulgrave	Australia	Australasia
43	Storey (2003)	Ord	Australia	Australasia
44	Swales <i>et al</i> (1999)	Fly	Papua-Nueva Guinea	Australasia

Otros trabajos revisados cuya ubicación no se incluyó pues coincide con la de trabajos ya señalados en el mapa fueron:

Albert *et al* (2011). Ríos Neotropicales.

Eigenmann (1906 y otros) Amazonas y Orinoco (América del Sur)

Lowe-McConnell (1975, 1987) en el río Rupununi en Guyana y en los lagos Tanganyika, Victoria y Malawi de África, en el río Congo y Zambeze entre otros.

Lundberg *et al* (1998) Ríos de América del Sur

Machado-Allison (1982, 1990, 1992, 1994, 2005) en la cuenca del río Orinoco y los llanos venezolanos.

Nico y Taphorn 1989. Río Orinoco (llanos). Venezuela.

Winemiller (1996) en el río Las Marías, Venezuela.