



CAMBIOS EN DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE PECES NATIVOS POR LA PRESENCIA DE DOS ESPECIES INVASORAS EN EL RÍO ATACAMES, NOROCCIDENTE DEL ECUADOR

Changes in diversity and distribution of native fish due to the presence of two invasive species in the Atacames River, northwestern Ecuador

Pedro JIMÉNEZ-PRADO^{1,2}*, Fernando VÁSQUEZ¹

¹Escuela de Gestión Ambiental, Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas, Espejo y subida a Santa Cruz, 08010065. Esmeraldas, Ecuador.

²Área de Ecología, Departamento de Ciencias Agrarias y del Medio Natural, Escuela Politécnica Superior de Huesca, Universidad de Zaragoza, Carretera de Cuarte s/n, 22071 Huesca, España

*For correspondence: pedro.jimenez@pucese.edu.ec

Received: 26th August 2019, Returned for revision: 21st April 2020, Accepted: 4th June 2020.

Associate Editor: Santiago Gaviria Melo.

Citation/Citar este artículo como: Jiménez-Prado P, Vásquez F. Cambios en diversidad y distribución de peces nativos por la presencia de dos especies invasoras en el río Atacames, noroccidente del Ecuador. Acta Biol Colomb. 2021;26(1):81-88. Doi: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v26n1.81888>

RESUMEN

La interpretación de la diversidad biológica puede resultar muy compleja, ya que existe una dinámica basada en el origen y en la diversificación de las especies, así como en los efectos antrópicos, tales como la introducción de especies invasoras, cuya consecuencia puede conducir a la extinción local de especies nativas. El objetivo de este trabajo fue analizar la variación temporal (2012 y 2017), tanto en composición como en distribución de la ictiofauna a lo largo del río Atacames, noroccidente del Ecuador. En 2012 se registró: 1) la presencia de *Astyanax ruberrimus* que se extinguió localmente para el 2017; y 2) la presencia de la tilapia (*Oreochromis niloticus*) como única especie introducida a la que se sumó el guppy (*Poecilia gillii*) para el 2017. Adicionalmente, el aumento en las actividades humanas condujo a un arreglo en la diversidad, abundancia y distribución de peces a lo largo del cauce, lo que determinó además que algunas especies se dispersaran hacia la zona alta de la cuenca.

Palabras clave: biodiversidad, ecología acuática, neotrópico, Teleostei.

ABSTRACT

The interpretation of biological diversity can be very complex, as it exists a dynamic based on the origin and diversification of species, in addition to anthropogenic effects, such as the introduction of invasive species, which can result in the local extinction of the native ones. The aim of this study was to analyze the temporal variation (2012 and 2017), in composition and distribution of the ichthyofauna along the Atacames River in northwestern Ecuador. In 2012 we recorded: 1) the presence of *Astyanax ruberrimus*, which was reported locally extinct by 2017; and 2) the tilapia (*Oreochromis niloticus*) as the only introduced fish species present until 2017, when the addition of the non-native guppy (*Poecilia gillii*) occurred. In addition, the increase in human activities conducted to change in diversity, abundance and distribution of fish along the watercourse, which resulted in dispersing of some species towards the upper reaches of the river basin.

Keywords: aquatic ecology, biodiversity, Neotropics, Teleostei.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la diversidad de especies representa uno de los mayores intereses en la ecología y es intuitivamente simple pero conceptualmente complejo (Chiarucci *et al.*, 2011), al punto que existe un fuerte debate sobre si actualmente está cambiando la diversidad biológica (González *et al.*, 2016; Cardinale *et al.*, 2017), disminuyendo (Barnosky *et al.*, 2011) u homogenizándose (Sax y Gaines, 2003). Esta discusión está, en muchos casos, relacionada con la presencia de especies invasoras. En la actualidad se reportan la introducción de más de 3500 especies de peces no nativos a través de los ríos del mundo (Kuczynski *et al.*, 2018).

Los principales efectos negativos de la introducción de especies son la alteración del hábitat, la hibridación, la competencia, la depredación y el parasitismo, así como también cambios en la estructura de las redes alimenticias comunitarias, en el ciclo de nutrientes y, en consecuencia, permutas en la función del ecosistema (Gubiani *et al.*, 2018).

En el extremo noroccidental del Ecuador se forman drenajes que nacen en altitudes bajas, no mayores a los 300 m.s.n.m. y que desembocan en el mar. Estos drenajes de baja altitud son perennes porque responden a patrones climáticos extremos como alta humedad relativa, elevada precipitación y aporte de aguas subterráneas. Los estudios sobre la riqueza ictiológica de ríos en esta área son escasos y se han centrado principalmente en la descripción de su taxonomía con referencia a las grandes cuencas hidrográficas regionales. Su condición de aislamiento podría ocultar una diversidad o un endemismo aún desconocidos (Jiménez-Prado *et al.*, 2015). Por otra parte, conocer la diversidad y sus cambios a través el tiempo es fundamental para entender el funcionamiento y la resiliencia de los ecosistemas fluviales (Hooper *et al.*, 2005), ya que tales dinámicas son importantes para el ser humano debido, entre otros factores, a los servicios ecosistémicos que se derivan de ellas, como la producción de alimentos, el control de plagas y las pesquerías (Cardinale *et al.*, 2012).

El objetivo de este estudio fue describir la variación en la composición y la estructura de la comunidad de peces del río Atacames, ubicado al noroccidente del Ecuador, en periodos de alta precipitación (enero a junio), en los años 2012 y 2017, en tres sitios del gradiente altitudinal, con un seguimiento a la presencia de dos especies introducidas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en el río Atacames, vertiente Pacífico de la república del Ecuador, cuyo nacimiento se da a una altitud no mayor de los 200 m. s. n. m., con una extensión del cauce de 40 km y una cuenca hidrográfica con área cercana a los 300 km². En mayo de 2010 se inició la construcción de dos represas en este río, las cuales se diseñaron inicialmente para el control de inundaciones y como sistemas de riego. A pesar de que su construcción no ha concluido, se han

originado represamientos de agua que funcionan como barreras artificiales (con una altura aproximada de tres metros) que actualmente están siendo aprovechadas como grandes “estanques” para recreación y turismo local (Fig. 1).

Para este trabajo se utilizó la información de muestreos de peces registrados en dos periodos. El primero de ellos se hizo entre febrero y agosto de 2012 (Jiménez-Prado, 2012a) y el segundo (este trabajo) entre enero y agosto de 2017. Ambos periodos corresponden a la época de mayor precipitación en la zona (Moliner, 2019). En el primer periodo se analizaron 14 estaciones distribuidas a lo largo de todo el cauce, con un total de 26 unidades muestrales; en el segundo periodo se analizaron diez de las mismas estaciones anteriores, pero con un total de 30 unidades de muestreo (Fig. 1). En ambos casos, los ejemplares se recolectaron con una red de arrastre (6 m de largo x 1,20 m de alto y luz de 3 mm) y una atarraya (2,10 m de radio y una luz o diámetro de poro de 10 mm) en tramos de aproximadamente 75m de longitud, y en un lapso de dos horas/faena, con el esfuerzo de dos personas.

Los individuos recolectados se fijaron *in situ* en una solución de formaldehído al 10 % y se almacenaron durante una semana. En el laboratorio los peces se determinaron con ayuda de bibliografía especializada (Glodek, 1978; Maldonado-Ocampo *et al.*, 2012; Jiménez-Prado *et al.*, 2015), y se depositaron en etanol al 70 % en la colección de peces del museo de la Escuela de Gestión Ambiental de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Sede Esmeraldas (CEMZ-p-002-224; 352-368). En cada uno de los puntos de recolecta se tomaron seis parámetros ambientales [pH, temperatura del agua (°C), oxígeno disuelto (mg/l), dureza (mg/l), fosfatos (mg/l), nitritos (mg/l)], que se utilizaron para comparar los dos periodos del estudio.

Para evaluar los cambios en la composición y estructura de la comunidad de peces a lo largo del gradiente altitudinal, el río se subdividió en tres zonas (alta, media y baja), según sus características geomorfológicas (Montaño, 2018) y el orden del río (Strahler, 1957) (Fig. 1). La parte alta del río se caracteriza por presentar mayor pendiente y altura (colinas altas con drenaje promedio de 2,65 Km²), lo que forma vertientes de agua con corriente moderada, aunque de cauces pequeños (órdenes de río uno y dos). La zona media del río se caracteriza por tener menor pendiente y ancho del río (colinas bajas con drenaje promedio de 61,06 Km²), lo que da lugar a cauces de agua con caudales y ancho del río moderados (órdenes de río tres y cuatro). La zona baja del río tiene pendientes y altitudes leves (llanura con drenaje promedio de 111,80 Km²), por lo que se forman cauces de agua con poca velocidad y ancho de río moderado a grande (órdenes de río cuatro a seis).

La riqueza se analizó mediante las abundancias absolutas y relativas para cada zona y para cada periodo de muestreo. Para determinar los cambios ocurridos con la composición y distribución altitudinal, entre los dos años de estudio, se diseñaron gráficos de abundancia relativa (porcentual

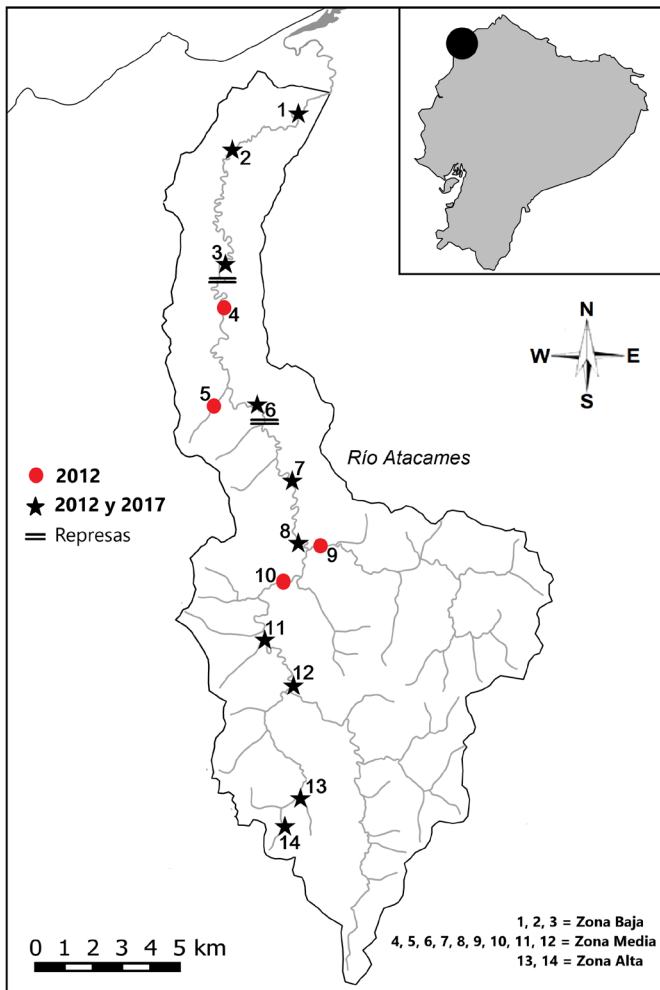


Figura 1. Área de estudio en el río Atacames con localización de las estaciones de muestreo, ubicación de las represas y separación por zonas de estudio.

acumulado, para cada especie por cada zona del río). Se analizaron también rangos de abundancia relativa, expresados como la raíz cuadrada de la relación entre cada una de las abundancias y la abundancia total de las especies ($\sqrt{P_i}$).

Las especies se han diferenciado también según el hábitat que ocupan (Myers, 1949), como primarias cuando son estrictamente de agua dulce o secundarias cuando habitan mayoritariamente estuarios. Este estudio toma en cuenta esta diferencia, ya que pueden presentarse grandes variaciones en la presencia de especies secundarias en el río, debido a que toleran la salinidad, lo cual les permite migrar hacia el mar, no así para las especies primarias.

Finalmente, se realizó un análisis de correspondencia canónica para establecer la relación entre la abundancia relativa de las especies en cada zona y sus parámetros ambientales. Con el fin de entender la posible interacción entre estos parámetros y la composición de especies, se consideraron solamente las 11 especies de peces primarios

(exclusivos de agua dulce, Myers, 1949), ya que son los únicos que no pueden abandonar este hábitat, a diferencia de las especies secundarias (que habitan mayoritariamente estuarios, Myers, 1949) que podrían ingresar en el mar y eventualmente penetrar en otros ríos.

RESULTADOS

Se recolectaron 2570 individuos, 831 en 2012 y 1739 en 2017, pertenecientes a 16 especies y nueve familias (Tabla 1). La mayoría (81,25 %) de las especies encontradas en 2012 también se hallaron en 2017. Las dos etapas de análisis mostraron equilibrio asintótico en el número de especies colectadas, al 99 % de confianza para la riqueza global de río y al 95% de confianza para la riqueza específica por zona (alta, media y baja); por lo tanto, es baja la probabilidad de que hubiera alguna otra especie que no hubiera sido colectada.

Se destaca la presencia de *Astyanax ruberrinus* (Eigenmann, 1913) que en 2012 presentó un registro constante a lo largo del todo el cauce. Esta especie tuvo un 21,57 % de la abundancia total de peces registrada en el primer estudio, pero pasó a estar ausente en 2017.

La variación en la composición de las especies secundarias es un patrón que puede interpretarse como normal (Fig. 2) por la posibilidad que tienen de acceder al mar. Esta propiedad les permite tener contacto con comunidades de otros ríos e incluso de otras regiones. Las especies secundarias del río Atacames tienen una amplia distribución a lo largo de la costa oriental de la cuenca del Pacífico y la distribución de algunas de ellas (*Dajaus monticola* Bancroft, 1834, *Dormitator latifrons* Richardson, 1844, *Eleotris pictus* Kner, 1863 y *Gobiomorus maculatus* Günther, 1859) llega hasta California (Fricke *et al.*, 2020). En el caso de las especies primarias, durante el 2012, se pudo registrar la presencia de *A. ruberrimus* y *Pseudopoeilia fria* Eigenmann y Henn, 1914 a lo largo de todo el cauce, de *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) exclusivamente en la zona baja y la ausencia total de *Poeilia gillii* Kner, 1863 en toda la cuenca. Para el 2017 se registró a *P. gillii* como nueva especie en la región, lo que indica su carácter de especie introducida, cuya distribución original se limitaba a Centroamérica (Froese y Pauly, 2019). Por otra parte, la especie nativa *P. fria* está restringida casi exclusivamente a la parte alta, pero también se encontró en la zona media del río y solamente se registró entre las represas, conviviendo junto a *P. gillii*, con abundancias bajas (Fig. 2). La especie *O. niloticus* amplió su distribución a la zona media. Se aprecia también un aumento en la abundancia de *Rhoadsia minor* Eigenmann y Henn, 1914, *Eretmobrycon ecuadorensis* Román-Valencia, Ruiz-C., Taphorn B., Jiménez-Prado y García-Alzate, 2015 y *A. blombergi* Wijkamark, Kullander y Barriga, 2012 en la zona alta, así como una disminución de su presencia en la zona baja (Fig. 2).

Tabla 1. Comunidades de peces para el río Atacames, donde se muestran las frecuencias absolutas en las zonas del río para los años 2012 y 2017. ZB = Zona baja; ZM = Zona media; ZA = Zona alta.

Familia	Especie	Nombre local	2012			2017			Tipo
			ZB	ZM	ZA	ZB	ZM	ZA	
	1 <i>Rhoadsia minor</i>	Gallo	6	38	1	3	338	96	Primaria
Characidae	2 <i>Eretmobrycon ecuadorensis</i>	Tacuana	152	171	14	118	292	110	Primaria
	3 <i>Astyanax ruberrinus</i>	Tacuana	67	104	11				Primaria
Trichomycteridae	4 <i>Trichomycterus taenia</i>	Pelche			2			1	Primaria
Gymnotidae	5 <i>Sternopygus macrurus</i>	Cuchillo			1			1	Primaria
Poeciliidae	6 <i>Pseudopoecilia fria</i>	Millonaria	32	82	17		5	120	Primaria
	7 <i>Poecilia gillii</i>	Millonaria				8	439		Primaria
Synbranchidae	8 <i>Symbranchus marmoratus</i>	Culebra			1	1		1	Primaria
Cichlidae	9 <i>Andinoacara blombergii</i>	Vieja	17	33	4	5	67	40	Primaria
	10 <i>Oreochromis niloticus</i>	Tilapia	2			35	14		Primaria
Mugilidae	11 <i>Dajaus monticola</i>	Linguiche					1	3	Secundaria
	12 <i>Dormitator latifrons</i>	Chame	12	4		3			Secundaria
Eleotridae	13 <i>Eleotris pictus</i>	Mongolo	10	7	1	1			Secundaria
	14 <i>Gobiomorus maculatus</i>	Cagua	21	17	1	33			Secundaria
Gobiidae	15 <i>Sicydium rosenbergii</i>	Negrito			5		1		Primaria
	16 <i>Awaous transandeanus</i>	Tibunga	4	2	1		3		Secundaria
	Total		323	458	59	207	1160	372	

Los rangos de abundancia confirman los cambios en la composición de las especies (Fig. 3). En 2012 la ictiofauna estaba dominada por *E. ecuadorensis*, siendo *A. ruberrimus* la segunda más abundante y *P. fria* la tercera. Para el 2017, aunque *E. ecuadorensis* siguió dominando, su abundancia relativa fue menor, *A. ruberrimus* no se capturó y se registró otra especie introducida (*P. gillii*) como la segunda más abundante. En este año se evidenció además una fuerte disminución en la abundancia de *P. fria*, que descendió a la cuarta posición.

El análisis de correspondencia canónica (ACC) indica que en 2012 los parámetros físico-químicos tuvieron cierta estabilidad a lo largo del cauce, es decir, fueron relativamente homogéneos entre las diferentes zonas del río (Fig. 4a), y la abundancia de las especies estuvo caracterizada por *Sternopygus macrurus* Bloch y Schneider, 1801, *Trichomycterus taenia* Kner, 1863, *Symbranchus marmoratus* Bloch, 1795, *Sicydium rosenbergii* Boulenger, 1899 y *P. fria* en áreas con mayor concentración de oxígeno disuelto (8,5-9,9 mg/l) y pH alto (8,2-8,8), lo que corresponde a las zonas alta y media. Por otra parte, *R. minor* se encontró en sitios con mayor temperatura y *O. niloticus* en lugares con valores altos de dureza (4,3-4,9 mg/l), fosfatos (2,2-2,9 mg/l) y nitritos (0,05-0,09 mg/l), que corresponden a la zona baja.

La presencia de las demás especies (*E. ecuadorensis*, *R. minor* y *A. blombergii*) no estuvo determinada por las condiciones ambientales en las diferentes zonas del río, y su presencia fue constante a todo lo largo el cauce. No obstante, en 2017 las condiciones ambientales presentaron mayor heterogeneidad a lo largo de las diferentes zonas del río (Fig. 4b): *S. macrurus*, *T. taenia*, *S. marmoratus* y *P. fria* se encontraron en áreas con pH más alto (8,1-8,3) hacia la zona alta, *S. rosenbergii* ocupó ambientes con mayor concentración de oxígeno disuelto (7,7-8,6 mg/l) en la zona media y *O. niloticus* tuvo su mayor presencia en sitios con mayor carga de fosfatos (1,2-1,5 mg/l) en la zona baja.

DISCUSIÓN

Es difícil demostrar la extinción local de *A. ruberrimus* para el año 2017 sin datos específicos; sin embargo, existen factores que podrían estar relacionados con procesos de extinción en peces de agua dulce al afectar sus características biológicas. Uno de estos factores es la interrupción o la modificación del canal del río, lo que afecta directamente a las especies migratorias y causa el aislamiento entre poblaciones, con un aumento en el riesgo de su extinción local (Shields *et al.*, 1994; Angermeier 1998). Es poco lo que

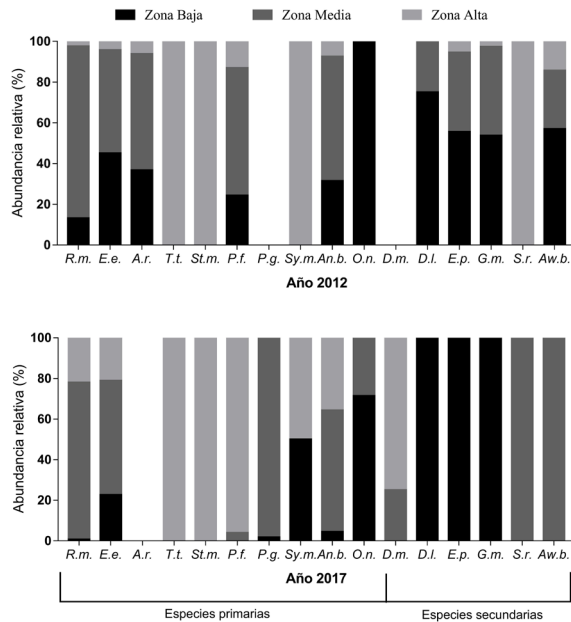


Figura 2. Abundancia relativa de las comunidades de peces en el río Atacames. *R.m.* = *Rhoadsia minor*; *E.e.* = *Eretmobrycon ecuadorensis*; *A.r.* = *Astyanax ruberrimus*; *T.t.* = *Trichomyterus taenia*; *St.m.* = *Sternopygus macrurus*; *P.f.* = *Pseudopocilia fria*; *P.g.* = *Pocilia gillii*; *Sy.m.* = *Symbranchus marmoratus*; *An.b.* = *Andinoacara blombergii*; *O.n.* = *Oreochromis niloticus*; *D.m.* = *Dajaus monticola*; *D.l.* = *Dormitator latifrons*; *E.p.* = *Eleotris pictus*; *G.m.* = *Gobiomorus maculatus*; *S.r.* = *Sicydium rosenbergii*; *Aw.t.* = *Awaous transandeanus*.

se conoce sobre la biología de *A. ruberrimus* en estos ríos, pero se observó una subienda a mediados de julio de 2012 (Jiménez-Prado, 2012b), en la cual los individuos adultos no lograron superar la barrera establecida por la primera represa. Si se consideran estudios realizados en especies afines, en las que los periodos reproductivos coincidan con la época de lluvias (Mora *et al.*, 1997; Loaiza-Santana *et al.*, 2018) y las migraciones ascendentes de los individuos adultos son una respuesta reproductiva (Menezes y Vazzoler, 1992) o una forma de dispersión de huevos y larvas (Mazzoni *et al.*, 2004), es factible pensar que la barrera impuesta por la primera represa podría ser una posible causa de extinción de la especie a nivel local (De la Vega-Salazar *et al.*, 2003).

Por otro lado, la introducción de la tilapia *O. niloticus* se produjo a partir de la década de los noventa, cuando se inició el desarrollo de piscicultura de la especie en piscinas construidas como una alternativa a las piscícolas camaroneras afectadas por la enfermedad de la mancha blanca (Schwarz, 2005). Con respecto a la introducción de *P. gillii*, no se tiene claridad sobre su origen, pero posiblemente esté relacionado con la liberación de peces ornamentales. Su presencia actual en aguas fluviales probablemente contribuye a ejercer presión sobre las especies locales. Al parecer la aparición de *P. gillii*, que fue posterior al 2012, está generando cambios sobre la especie nativa *P. fria*, incluso de tipo morfológico, como la disminución del tamaño del

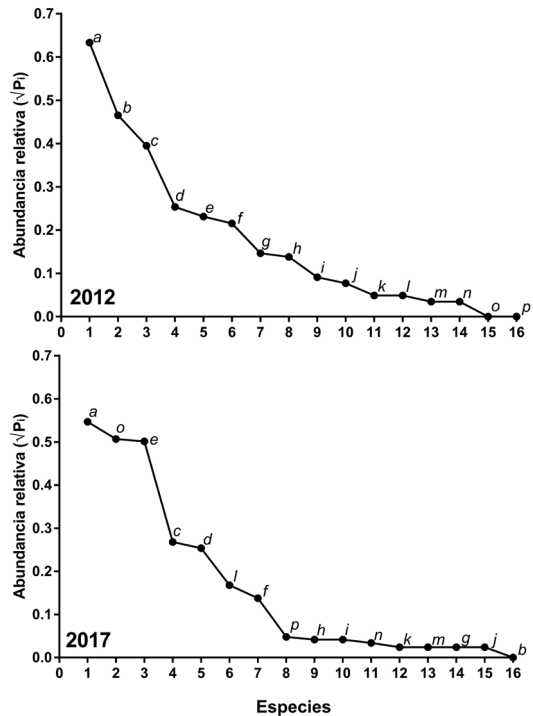


Figura 3. Rangos de abundancia relativa entre muestreos de 2012 y 2017. El eje horizontal corresponde a las especies organizadas desde la más abundante a las ausentes de izquierda a derecha.; a = *Eretmobrycon ecuadorensis*; b = *Astyanax ruberrimus*; c = *Pseudopocilia fria*; d = *Andinoacara blombergii*; e = *Rhoadsia minor*; f = *Gobiomorus maculatus*; g = *Eleotris pictus*; h = *Dormitator latifrons*; i = *Awaous transandeanus*; j = *Sicydium rosenbergii*; k = *Trichomyterus taenia*; l = *Oreochromis niloticus*; m = *Sternopygus macrurus*; n = *Symbranchus marmoratus*; o = *Pocilia gillii*; p = *Dajaus monticola*.

cuerpo y el desplazamiento anterior de su aleta pectoral (Jiménez-Prado *et al.*, 2020).

Es importante comprender que muchas especies introducidas en un nuevo hábitat no logran establecer una población estable (Williamson y Fitter, 1996), pues su éxito como invasoras depende de superar al menos tres etapas (Deacon y Magurran, 2016): transporte (posibilidad de llegar a un lugar nuevo), establecimiento (capacidad para adaptarse al nuevo lugar, incluyendo la capacidad reproductiva) y movilización (capacidad de dispersarse a lo largo de nuevas áreas). En este sentido, para facilitar su establecimiento, las especies que llegan a un nuevo hábitat tienden a asociarse con una especie local cuando existe un “proyecto conjunto” (por ejemplo, buscar comida, explorar el entorno o evitar depredadores), lo que en principio brinda beneficio a las dos especies (Leimar y Hammerstein, 2010). Originalmente, la especie introducida *P. gillii* debió encontrarse en bajas densidades, por lo que una asociación heteroespecífica pudo haber mejorado sus condiciones de supervivencia (Stephen y Sutherland, 1999). En el río Atacames, esta asociación se ha podido evidenciar en el único lugar con registro de las dos especies viviendo juntas, que corresponde a la zona comprendida entre las dos

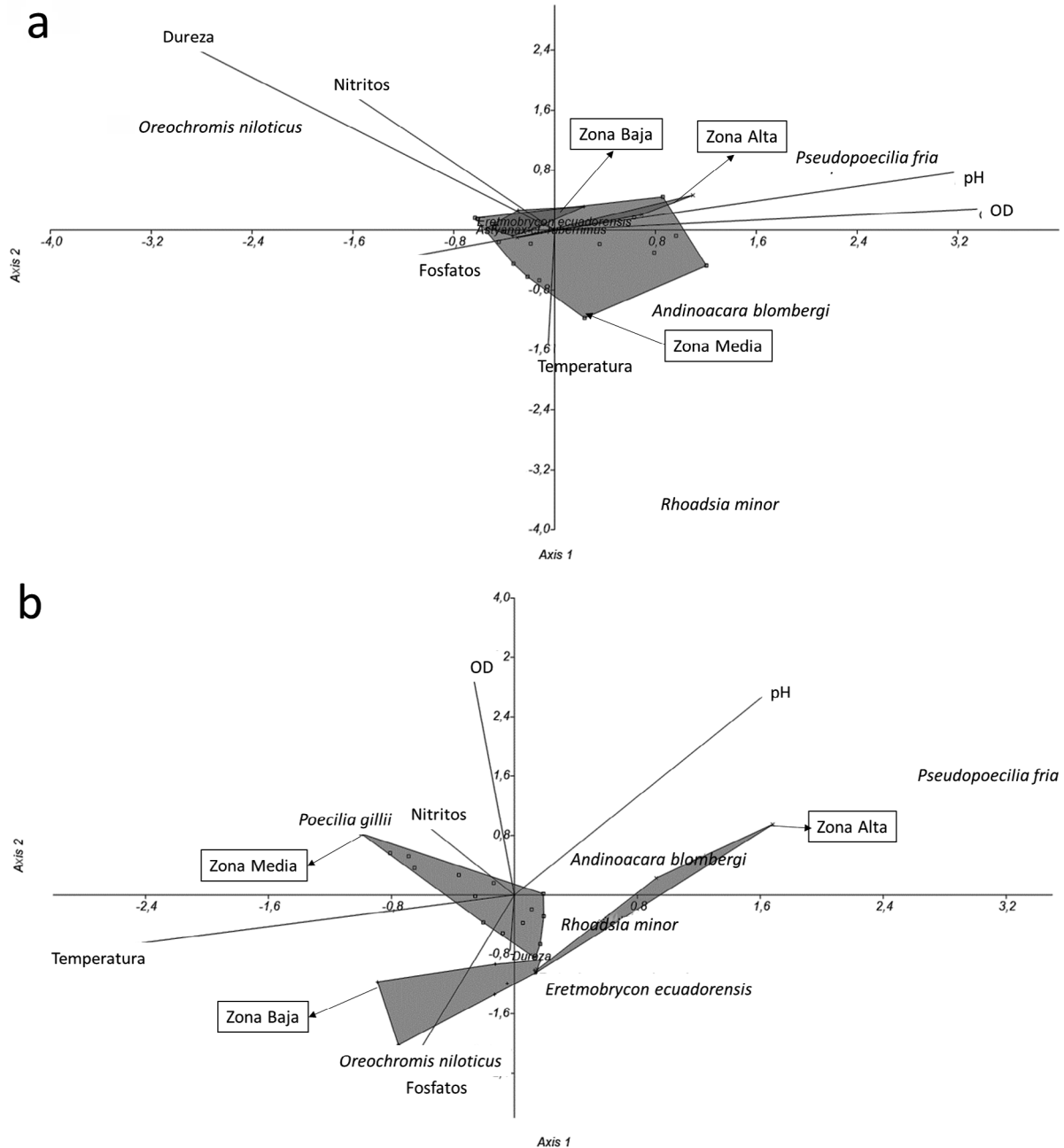


Figura 4. Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) donde se muestra la relación entre comunidades de peces, variables físico-químicas y zonas del río (alta, media y baja). **a.** Para el 2012; **b.** Para el 2017.

represas. Sin embargo, por debajo e inmediatamente por encima de ellas solo habita *P. gilli*, dejando la presencia de *P. fria* restringida solo a la zona alta del río.

Los cambios en la distribución altitudinal de las especies fluviales, generados por la presencia de especies introducidas, se han reportado en otros lugares similares. En el Perú, en la cuenca baja del Río Grande, región costera de Ica, la presencia de *Poecilia reticulata* y *O. niloticus* es exclusiva de la zona baja del río, segregando a otras especies a lo largo de los diez primeros kilómetros del cauce (Ortega *et al.*, 2007).

El cambio en *Rhoadsia minor* para el presente estudio, que pasó de ser la quinta especie más abundante en 2012 a ser la tercera en 2017, posiblemente se deba a que su dieta herbívora exclusiva podría favorecer su desarrollo. Esto ocurriría no solo por cambios ambientales (como el incremento de la materia orgánica de origen antropogénico en la zona de estudio) en 2017, sino también por las modificaciones provocadas por *O. niloticus*, la cual también incrementó su abundancia en el segundo periodo del estudio debido, entre otros factores, a la mayor cantidad de fosfatos. Al respecto, se ha comprobado que *O. niloticus*

modifica los regímenes de nutrientes al aumentar la disponibilidad de nitrógeno y fósforo a través de la excreción, lo cual promueve el crecimiento de algas y contribuye a la eutrofización del agua (Figueredo y Giani, 2005). Los peces omnívoros y exóticos, como la tilapia, pueden también afectar la producción primaria (Simon y Townsend, 2003) e incluso el intercambio con ecosistemas vecinos (Baxter *et al.*, 2004); además, producen bioturbación debido a la excreción, afectan el acceso a la luz y la disponibilidad de nutrientes para otros organismos (Parkos *et al.*, 2003; Simon y Townsend, 2003) y pueden ser vectores de enfermedades (Castro *et al.*, 2014).

Aunque las especies introducidas son una amenaza para la biodiversidad nativa (Tittensor, *et al.*, 2014; Bellard *et al.*, 2016), es aun discutible el grado y la magnitud de sus efectos en casos de desplazamiento competitivo (Thomas, 2013; Hulme, *et al.*, 2015). Sin embargo, es evidente que en el río Atacames se han presentado cambios en la diversidad y distribución de las comunidades de peces a lo largo del gradiente altitudinal en el transcurso de seis años con la presencia de dos especies introducidas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es resultado de los proyectos con fondos internos de investigación de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede en Esmeraldas de los años 2016 a 2018. Los resultados de este trabajo forman parte de la tesis del primer autor dentro del Doctorado en Ciencias Agrarias y del Medio Natural de la Universidad de Zaragoza, con el apoyo del Banco Santander.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

REFERENCIAS

- Angermeier PL, Winston MR. Local vs. Regional influences on local diversity in stream fish communities of Virginia. *Ecology*. 1998;79:911-927. Doi: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0911:LVRIO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0911:LVRIO]2.0.CO;2)
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GO, Swartz B, Quental TB. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*. 2011;471:51-57. Doi: <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- Baxter CV, Fausch KD, Murakami M, Chapman PL. Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology*. 2004;85:2656-2663. Doi: <https://doi.org/10.1890/04-138>
- Bellard C, Cassey P, Blackburn TM. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biol Lett*. 2016;12:20150623. Doi: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Naeem S, *et al.* Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*. 2012;486(7401):59-67. Doi: <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Cardinale BJ, Gonzalez A, Allington GR y Loreau M. Is local biodiversity declining or not? A summary of the debate over analysis of species richness time trends. *Biol Conser*. 2017;219:175-183. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.021>
- Castro T, Pena C, y Mateo E. Primer reporte de enfermedades virales en la Trucha arco Iris *Oncorhynchus mykiss* en el Perú. *The Biologist*. 2014;12(1):67-75.
- Chiarucci A, Bacaro G, Scheiner SM. Old and new challenges in using species diversity for assessing biodiversity. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2011;366:2426-2437. Doi: <http://doi.org/10.1098/rstb.2011.0065>
- De la Vega-Salazar MY, Ávila-Luna E y Macías-García C. Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, Zoogoneticus and Skiffia. *Biodivers Conserv*. 2003;12:2043-2056. Doi: <https://doi.org/10.1023/A:1024155731112>
- Deacon A, Magurran AE. How behaviour contributes to the success of an invasive Poeciliid Fish: The Trinidadian Guppy (*Poecilia reticulata*) as a model species. In: Weis JS, Sol D, editors. *Biological invasions and animal behavior*. Cambridge: University Press. 2016; p.266-290. Doi: <https://doi.org/10.1017/CBO9781139939492.016>
- Figueredo CC, Giani A. Ecological interactions between Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) and the phytoplanktonic community of the Furnas reservoir (Brazil). *Freshw Biol*. 2005;50:1391-1403. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01407.x>
- Fricke R Eschmeyer WN, Van der Laan R, editors. *Eschmeyer's Catalog of Fishes: genera, species, references*. 2020. Disponible en: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp> Citado: 30 Abr 2020.
- Froese R, Pauly D. FishBase. World Wide Web electronic publication [*Poecilia gillii*]. 2019. Disponible en: <http://www.fishbase.org/summary/Poecilia-gillii.html>. Citado: 27 Ago 2020.
- Glodek GS. *The freshwater fishes of western Ecuador* (Master's Thesis). Illinois: Northern Illinois University; 1978. 415 p.
- González A, Cardinale BJ, Allington GR, Byrnes EJ, Brown DG, D. Hooper, *et al.* Estimating local biodiversity change: a critique of papers claiming no net loss of local diversity. *Ecology*. 2016;97:1949-1960. Doi: <https://doi.org/10.1890/15-1759.1>
- Gubiani E, Ruaro E, Ribeiro V, Algeri-Eichelberger, A, Bogoni R, Dorigon-Lira A, *et al.* Non-native fish species in Neotropical freshwaters: how did they arrive, and where did they come from? *Hydrobiologia*. 2018;817(1):57-69. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3617-9>
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Wardle DA. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol Monogr*. 2005;75(1):3-35. Doi: <https://doi.org/10.1890/04-0922>

- Hulme PE, Pauchard A, Pyšek P, Vilá M, Alba C, Blackburn T, *et al.* Challenging the view that invasive non-native plants are not a significant threat to the floristic diversity of Great Britain. *Proc Natl Acad Sci. USA.* 2015;112(23):E2988–E2989. Doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1506517112>
- Jiménez-Prado P, Aguirre W, Laaz-Moncayo E, Navarrete-Amaya R, Nugra-Salazar F, Rebolledo-Monsalve E, *et al.* Guía de peces para aguas continentales en la vertiente occidental del Ecuador. Esmeraldas. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Sede Esmeraldas; Universidad del Azuay, Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales; 2015. 416 p.
- Jiménez-Prado P. Contaminación del río Atacames y su impacto en la comunidad de peces. Anuario de Investigación y Desarrollo. Centro de Investigación y Desarrollo de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas. 2012a. p. 14-27.
- Jiménez-Prado P. Octubre. Un vistazo general a la cuenca del río Atacames. *Revista Gestión Ambiental de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas, PUCESE.* 2012b;3(7):12-17.
- Jiménez-Prado P, Vásquez F, Rodríguez-Olarte D, Taphorn D. Efectos de la especie invasora *Poecilia gillii* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) sobre *Pseudopoecilia fria* en ríos costeros de la región del Chocó, Ecuador. *Rev Biol Trop.* 2020;68(1):122-138. Doi: <https://doi.org/10.15517/RBT.V68I1.36000>
- Kuczynski L, Côté J, Toussaint A, Brosse S, Buisson L, Grenouillet G. Spatial mismatch in morphological, ecological and phylogenetic diversity, in historical and contemporary European freshwater fish faunas. *Ecography.* 2018;41:1-10. Doi: <https://doi.org/10.1111/ecog.03611>
- Leimar O, Hammerstein P. Cooperation for direct fitness benefits. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2010;365:2619-2626. Doi: <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0116>
- Loaiza-Santana A, Londoño-Velásquez J, Jiménez-Segura F. Fecundidad de las especies de peces más abundantes en el área de influencia de los embalses en cascada Porce II y Porce III, Antioquia, Colombia. *Actual Biol.* 2018;40(108):38-45. Doi: <https://doi.org/10.17533/udea.acbi.v40n108a04>
- Maldonado-Ocampo JA, Usma JA, Villa-Navarro FA, Ortega-Lara A, Prada-Pedreras S, F. Jiménez L, *et al.* Peces Dulceacuícolas del Chóco Biogeográfico de Colombia. Bogotá: WWF Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Universidad del Tolima, Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca, Pontificia Universidad Javeriana; 2012. 400 p.
- Mazzoni R, Schubart SA, Iglesias-Ríos R. Longitudinal segregation of *Astyanax jajeiroensis* in Río Ubatiba: a Neotropical stream of south-east Brazil. *Ecol Freshwater Fish.* 2004;13:231-234. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2004.00062.x>
- Menezes NA, Vazzoler AE. Reproductive Characteristics of Characiformes. En: Hamlett W C, editores. *Reproductive Biology of South American Vertebrates.* New York: Springer. 1992. p. 60-70. Doi: https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2866-0_4
- Molinero J. Seasonality and composition of benthic coarse particulate organic matter in two coastal tropical streams with different land uses. *Hydrobiologia.* 2019;838:29-43. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10750-019-03974-8>
- Molinero J, Barrado M, Guijarro M, Ortiz M, Carnicer O, Zuazagoitia D. The Teaone River: a snapshot of a tropical river from the coastal region of Ecuador. *Limnetica.* 2019;38(2):587-605. Doi: <https://doi.org/10.23818/limn.38.34>
- Mora JM, Cabrera P, Alvarado-Bogantes W. Crecimiento y maduración sexual de *Astyanax fasciatus* (Pisces: Characidae) en el embalse Arenal, Guanacaste, Costa Rica. *Rev Biol Trop.* 1997;45:855-859.
- Myers GS. Salt-tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems. *Bijdr Dierk.* 1949; 28:315-322.
- Ortega H, Guerra H, Ramirez R. The introduction of nonnative fishes into freshwater systems of Peru. en: Bert, T.M. (ed). *Ecological and genetic implications of aquaculture activities.* Dordrecht, Netherlands: Springer. 2007. p. 247-278. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6148-6_14
- Parkos JJ, Santucci VJ, Wahl DH. Effects of adult common carp (*Cyprinus carpio*) on multiple trophic levels in shallow mesocosms. *Can J Fish Aquat Sci.* 2003;60:182-192. <https://doi.org/10.1139/f03-011>
- Sax DF, Gaines SD. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends Ecol Evol.* 2003;18:561-566. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00224-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00224-6)
- Schwarz L. Visión general del sector acuícola nacional - Ecuador. National Aquaculture Sector Overview. Departamento de Pesca y Acuicultura de la FAO. 2005. Disponible en: http://www.fao.org/fishery/countrysector/naso_ecuador/es. Citado: 27 Ago 2020.
- Shields FD, Knight S, Cooper CM. Effects of channel incision on base flow stream habitats and fishes. *Environ Manage.* 1994;18:43-57. Doi: <https://doi.org/10.1007/BF02393749>
- Simon KS, Townsend CR. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organization, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshw Biol.* 2003;48:982-994. Doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01069.x>
- Stephens PA, Sutherland WJ. Consequences of the Allee effect for behavior, ecology and conservation. *Trends Ecol Evo.* 1999;14(10):401-405. Doi: [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(99\)01684-5](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01684-5)
- Strahler AN. Quantitative Analysis of Watershed Geomorphology. *American Geophysical Union Transactions.* 1957;38:913-920. Doi: <http://dx.doi.org/10.1029/TR038i006p00913>
- Thomas CD. The Anthropocene could raise biological diversity. *Nature.* 2013;502:7. Doi: <https://doi.org/10.1038/502007a>
- Tittensor D, Walpole M, Hill S, Boyce D, Britten G, Burgess NN, *et al.* A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets. *Science.* 2014;346:241-244. Doi: <https://doi.org/10.1126/science.1257484>
- Williamson MH, Fitter A. The varying success of invaders. *Ecology.* 1996;77:1661-1666. Doi: <https://doi.org/10.2307/2265769>