

Distribución y aspectos ecológicos de los peces de las cuencas hidrográficas de Arenal, Bebedero y Tempisque, Costa Rica

por

William A. Bussing*, ** y Myrna I. López S.*

(Recibido para su publicación el 26 de agosto de 1976)

Abstract: An ichthyological survey was made of the Lake Arenal, Rio Bebedero and Rio Tempisque drainages where respectively, 25, 22 and 21 species of fishes were collected. The study was urgent because a hydroelectric project will soon enlarge Lake Arenal and divert its waters to the Pacific slope for hydroelectric and irrigation purposes.

The altitudinal and geographic distribution of these ichthyofaunas and pertinent ecologic variables were analysed. The species were classified according to their preferred current velocities, and aspects of temperature, type of substrate and size of river were also treated.

Current velocity and size of river appear to be most important in determining the upper altitudinal limits of some fishes. Lower altitudinal limits seem most influenced by water temperature and interspecific competition.

Geographic distribution is most influenced by current velocity and the resulting effect on other parameters. Stenotopic species with spotty distributions are probably limited by the availability of suitable habitats. Some lowland species of the Tempisque and Bebedero drainages apparently cannot compete with the relatively diverse ichthyofauna of these large drainage basins, but are common in depauperate coastal streams.

Two species, *Neoheterandria umbratilis* and *Bryconamericus scleroparius* are reported for the first time on the Pacific versant of Central America, and a new species of *Rivulus* was taken in the Arenal region and Bebedero headwaters. The two former species, as well as many others common to both versants, have reached the Pacific versant by crossing low altitud passes on the continental divide.

One collection from Arenal and another from the Tempisque basin, both of relatively high species diversity, come from waters of high biomass, productivity and habitat diversity.

We predict that the Arenal ichthyofauna in general will adapt to the new reservoir environment after an initial period of disequilibrium and suggest precaution in considering any future introductions of exotic fish species. The eventual passage of fish from Arenal to the Pacific versant should have no adverse effects.

* Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

** Investigador, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT) de Costa Rica.

El Proyecto de Arenal del Instituto Costarricense de Electricidad (ICE) es parte de un desarrollo de múltiple propósito, que contempla además de la producción de energía eléctrica, la posibilidad de riego de una parte de la Provincia de Guanacaste y el uso del lago para fines de diversión y deporte. Los programas adicionales se llevarán a cabo por medio de otros organismos del Estado. El aprovechamiento del agua de la cuenca superior de Arenal se hará por medio de la retención del río Arenal en el lugar denominado Sangregado, mediante una presa cuya cresta llegará hasta 542 m de altura sobre el nivel del mar. La cota máxima de operación normal estará a una elevación de 538 m, lo cual significa un aumento de 26 m con respecto al nivel actual de la laguna. La presa formará un embalse de unos 75 km² de extensión y 1.600 millones de m³ de capacidad (**Costa Rica. Instituto Costarricense de Electricidad, 1974**).

La toma de agua se ubicará en San Luis, en donde se inicia un túnel de 5,25 m de diámetro con una longitud de 6.491 m. Se descargará las aguas en la casa de máquinas ubicada en el río Santa Rosa (vertiente pacífica) a una altura de 325 m, por medio de un canal de 35 m de largo (**ICE, 1974**).

Las consecuencias biológicas del proyecto hidroeléctrico estriban en dos puntos: 1) el subir las aguas de la laguna de Arenal, y 2) la dispersión de las aguas de Arenal hacia la vertiente pacífica. El propósito de este estudio es describir la distribución geográfica actual de la ictiofauna de la cuenca superior de Arenal y de las cuencas de Bebedero y Tempisque para interpretar mejor su historia y poder predecir algunos de los efectos del proyecto hidroeléctrico.

MATERIAL Y METODOS

Este estudio está basado en colectas de peces realizadas en forma intermitente a partir del 20 de agosto 1961. Se recibió financiamiento del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT) para un proyecto de investigación que constaría básicamente en colectas intensivas de peces de las cuencas de Arenal, Tempisque y Bebedero durante diciembre 1975 y enero 1976. Las últimas colectas en la zona de Arenal fueron realizadas con fecha 26 de marzo 1976. En total se colectó 38 especies en 119 muestreos.

Se hizo la mayor parte de las colectas en ríos pequeños (de 5 a 10 m de ancho) o de tamaño medio y en quebradas. En sitios de corriente y profundidad apropiadas se utilizó Pro-Noxfish, un compuesto comercial de rotenona elaborado para obtener colecciones científicas de organismos acuáticos en una zona específica. En otros ríos libres de obstrucciones, como malezas y troncos, se colectó con chinchorros de 3, 5 y 7 m de longitud. Con la intención de muestrear todos los hábitats posibles, utilizamos redes pequeñas de pala para colectar en pantanos, quebradas y en las orillas y superficie de la laguna de Arenal. Colectamos en todos los afluentes principales de la laguna de Arenal, en la orilla pantanosa y en una playa del canal que atraviesa la laguna. No se usó otros métodos de colecta en la laguna propiamente dicha: Estudios en el Lago de Nicaragua con barcos equipados con redes de arrastre demuestran que casi todas las especies del lago también se encuentran en sus afluentes (**Bussing, 1976**). Se duda que en los pocos charcos de agua abierta en el centro de la laguna de Arenal, exista alguna especie aún no descrita.

Todos los peces incluidos en este trabajo, colectados después de febrero de 1966, están depositados en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica. Las muestras colectadas antes de esa fecha se encuentran en el Museo de Historia Natural del Condado de los Angeles, California.

Para las medidas de velocidad de corriente se utilizó un medidor Gurley Nº 625.

CARACTERISTICAS DE LA ZONA EN ESTUDIO

Las cuencas hidrográficas del Tempisque, Bebedero y parte superior del Arenal, pertenecen a la Provincia de Guanacaste y ocupan la región noroeste del país (Fig. 1). Las cuencas del Tempisque y Bebedero desembocan juntas en la parte superior del Golfo de Nicoya. La laguna de Arenal es un vasto pantano que ocupa una depresión entre el extremo sur de la cordillera de Guanacaste y la cordillera de Tilarán (Figs. 2 y 3). La longitud de dicha laguna es de unos 15 km, por 3 km de ancho; está situada a 517 m. En el extremo sureste se localiza el desagüe, el río Arenal, uno de los afluentes principales en la cuenca del río San Carlos de la vertiente atlántica (León, 1952).

El clima en la vertiente pacífica de Guanacaste se caracteriza por las temperaturas altas y estables (30 a 38 C máxima y unos 25 a 30 C mínima; la oscilación de la temperatura media entre el mes más cálido y el mes más frío es inferior a los 5 C). Existe una pronunciada estación seca desde noviembre a abril con valores promedios por mes de 0.2 a 61 mm. El período de mayo a octubre corresponde a la marcada estación lluviosa. Los promedios de precipitación anual varían entre 1700 y 2000 mm en el valle del Tempisque; hacia la cordillera la lluvia va aumentando.

El clima de la cuenca superior de Arenal es excepcional. En Tilarán la temperatura fluctúa entre 18 y 30 C, característica de lugares con elevaciones dos veces mayores, como San Vito de Java. No menos notable es la precipitación; por estar situado en la división continental, la depresión de Arenal recibe la humedad del Caribe en forma atenuada, como una lluvia fina y persistente aún en la época seca. El término medio de la precipitación anual en Arenal es de aproximadamente 2800 mm; la mayor parte cae entre los meses de mayo y diciembre. Durante los meses de enero a abril la precipitación baja a un promedio mensual de 30 a 60 mm (U.S. AID Resources Inventory Center, 1965).

La cuenca del Tempisque tiene un área de 3412 km² y una elevación media de 209 m. La longitud total del cauce es de 136 km. El río Tempisque es el resultado de la unión de varios pequeños ríos provenientes de la cordillera de Guanacaste, así como del río Bolsón y sus tributarios, que corren del lado suroeste de la cuenca. Durante la marea alta el Tempisque es navegable por embarcaciones pequeñas hasta Bolsón a unos 45 km de la desembocadura en el Golfo de Nicoya (León, 1952).

La cuenca del río Bebedero cubre un área de 2078 km² y con una elevación media de 327 m. La longitud total del río es de 68 km. En los 10 km antes de su desembocadura el cauce tiene un ancho de 75 a 150 m (U.S., AID, 1965).

La cuenca superior de Arenal, que incluye la laguna y sus afluentes, es de unos 182 km². Esta área aumentará probablemente a más del doble con la formación del nuevo embalse.

DISTRIBUCION DE LOS PECES EN LA CUENCA SUPERIOR DE ARENAL

Se comprobó la existencia de 25 especies de peces en los tributarios de la laguna de Arenal, en la laguna propiamente dicha, y en el río Arenal y sus afluentes a una distancia de unos 10 km río abajo de la laguna, o sea la parte del río Arenal

actual que estará bajo las aguas de la nueva represa (Cuadro 1). Es posible que debido en gran parte a la altura de la región de Arenal, la diversidad de la ictiofauna es mucho menor que la de, por ejemplo, el río Puerto Viejo en las llanuras de la vertiente atlántica en donde se registró la presencia de 42 especies (observación personal). Sin embargo, existe poca pendiente en la mayor parte de los ríos de la zona, lo cual permite la sobrevivencia de varias especies que en general están restringidas a los ríos mansos de las llanuras en otras zonas.

La distribución de la ictiofauna en la cuenca de Arenal no es al azar, sino dependiente de varios factores ambientales como altura, temperatura, pendiente (y su resultado, velocidad de corriente), naturaleza del sustrato, y profundidad y ancho del río. Estos parámetros físicos guardan una estrecha interrelación natural, pero se intentó deducir cuáles factores son de mayor importancia.

Un ejemplo que sirve para demostrar que la altura en sí no es un factor limitante es el caso de los barbudos del género *Rhamdia* (Fig. 4). Las especies *R. alfaroi* y *R. guatemalensis* habitan sólo las tierras bajas de la vertiente Pacífica, pero aparecen también en las aguas frías de la zona de Arenal en alturas mucho mayores. Obviamente se debe descontar la altura, y tal vez la temperatura, como factores determinantes en la distribución ecológica de estos peces. También se puede apreciar en la Figura 4, cierta repartición de las especies de las diferentes zonas altitudinales. Es probable que esto se deba en su mayor parte a los distintos requisitos de velocidad de la corriente.

Un análisis de la preferencia de las especies para una determinada velocidad de corriente revela diferencias marcadas al respecto. Con base en las mediciones de corriente de cada localidad de colecta establecemos cuatro categorías: mucha corriente o alta velocidad (25-75 cm/seg); corriente moderada (15-25 cm/seg); poca corriente o baja velocidad (5-15 cm/seg); y aguas estancadas o de velocidad nula (<5 cm/seg). La Figura 5 demuestra ejemplos de cuatro especies de la cuenca de Arenal que son un poco o muy específicos respecto a la velocidad de la corriente en que habitan. Otros peces eurióticos, que tienen amplia tolerancia a diversas corrientes y otros parámetros ecológicos, habitan la zona de Arenal y tendrían una preferencia por estos parámetros como la de *Astyanax fasciatus* en la Figura 6.

Peces de mucha corriente: *Agonostomus monticola* (Fig. 5), *Joturus pichardi* y *Gobiesox nudus* son peces reobióticos, que en su mayoría pueblan las aguas corrientes de los ríos y nunca se localizan en aguas estancadas. Viven y se alimentan sobre fondos de roca o piedras pequeñas. El cuerpo fusiforme de *Agonostomus* y *Joturus* y las aletas modificadas en forma de ventosa de *Gobiesox*, les permite resistir las corrientes. El bobo (*Joturus*) no habita la laguna de Arenal ni sus afluentes, pero se encuentra en los ríos Chiquito y Caño Negro, tributarios del río Arenal (Guardia Rural de Tilarán, comunicación personal). Al igual que el bobo, el tepemechín (*Agonostomus*) no está presente en los afluentes de la laguna, pero se colectó en quebradas y ríos afluentes del río Arenal. *Gobiesox* se colectó en tres quebradas: dos afluentes de la laguna y un afluente del río Arenal.

Se encontró larvas de *Agonostomus* en aguas del Caribe y es probable que *Joturus* también sea un pez catádro. El conocimiento de la biología de *Gobiesox* es exiguo, pero la mayoría de sus congéneres son marinos. El hecho de colectar individuos jóvenes de esta diminuta especie tan lejos del mar, sugiere que esta especie no migra para reproducirse, es decir, realiza su ciclo vital completo en agua dulce.

Se encontró cinco especies más, casi exclusivamente en riachuelos con corriente fuerte en la región de Arenal; *Brycon guatemalensis*, *Neetroplus*

nematopus, *Cichlasoma tuba*, *Cichlasoma septemfasciatum* (Fig. 7) y *Melaniris chagresi*. Se clasificó estos peces como reófilos debido a su preferencia por las corrientes en esta zona; en otras regiones del país habitan aguas mansas, o en el caso de *Neotroplus nematopus*, hasta en lagos. Colectamos la machaca (*Brycon*) y *N. nematopus* sólo en tributarios de corriente fuerte del río Arenal y *Brycon*, especie de cuerpo fusiforme, se encontró en ríos anchos (5 a 10 m), resistiendo corrientes en medio río. Se colectó *Neotroplus* en ríos angostos (2-4 m) de corriente considerable; esta especie permanece siempre contra el substrato de rocas o troncos sumergidos. Dos especies de mojarra, la vieja (*C. tuba* y *C. septemfasciatum*), y la sardina (*Melaniris*), habitan los tributarios del río Arenal y los afluentes de la laguna. Las dos especies de *Cichlasoma* son bentónicas, mientras *Melaniris* es pequeña y está adaptada a la superficie del agua.

Peces de corriente moderada: Los ocho peces de esta categoría buscan una corriente de regular velocidad y son reófilos; normalmente no se encuentran en rápidos ni en aguas estancadas. En esta zona se encuentran tanto en los afluentes de la laguna como en los tributarios del río Arenal.

Tres de estas especies, *Priapichthys annectens*, *Rivulus* sp. y *Rhamdia underwoodi*, habitan aguas de la laguna misma hasta en las elevaciones de los nacimientos de sus afluentes. Frecuentan riachuelos relativamente fríos, con temperaturas de unos 20 C, de aguas cristalinas y en alturas hasta 640 metros o más; se localizan en las orillas (*Priapichthys* y *Rivulus*), o en el fondo de ríos de unos 10 m de ancho (*R. underwoodi*). En las alturas de esta zona esas son las únicas tres especies de peces.

Las cinco especies restantes, *Rhamdia alfaroi*, *R. guatemalensis*, *Cichlasoma alfari*, *C. dovii* y *Gymnotus cylindricus* (Fig. 5), habitan aguas en elevaciones de 590 m o menos, pero en algunos casos en aguas bastante frías de unos 20 C. El barbudo, *R. alfaroi* y las dos mojarras (*Cichlasoma*) son comunes y se encuentran en casi el 50% de las colectas realizadas en alturas inferiores de 590 m. *Gymnotus* y *R. guatemalensis* se encuentran con menos frecuencia en esta zona. Las cinco especies habitan el fondo entre piedras cerca de la orilla en ríos grandes o en medio río en cauces angostos. Los guapotes (*C. dovii*), en especial los adultos, no se ven a menudo al descubierto, sino que se encuentran debajo de troncos o de la concavidad de orillas irregulares. *Gymnotus* es un pez anguiliforme, de actividad nocturna, que permanece enterrado en el fondo durante el día.

Peces de poca corriente: Tres especies son comunes en donde hay algún movimiento de agua: *Cichlasoma nigrofasciatum* (Fig. 5), *Synbranchus marmoratus* y *Bramocharax bransfordi*. *C. nigrofasciatum* frecuenta las orillas de poca profundidad en ríos de todos tamaños. *Synbranchus* al igual que *Gymnotus*, es un pez anguiliforme que acostumbra pasar el día enterrado en el fondo; durante la noche, sale del substrato y a veces deja el agua en busca de alimento. *Bramocharax* se colectó en aguas empozadas en un afluente de la laguna. En otras zonas de Centroamérica es más abundante en lagos y probablemente habita los parches de agua abierta de la laguna de Arenal.

Peces de aguas estancadas: Encontramos tres especies indicadoras de este ambiente: *Brachyrhaphis holdridgei*, *Phallichthys tico* (Fig. 5) y *Rivulus isthmensis*. Estos abundan en zonas pantanosas de pocos centímetros de profundidad y en zonas en donde la vegetación acuática de la laguna de Arenal cubre la superficie. Clasificamos estas especies como limnádofilas por su preferencia a vivir en aguas

estancadas; sin embargo a veces se encuentran en menor densidad en las orillas de ríos sin corriente y de poca profundidad. En una ocasión, se encontró *B. holdridgei* y *R. isthmensis* en las partes estancadas de una pequeña quebrada de corriente rápida; para llegar a ese sitio estos peces tuvieron que traspasar corrientes bastante fuertes.

Peces euritópicos: Dentro de esta categoría, *Neoheterandria umbratilis*, *Poecilia gillii* y *Astyanax fasciatus* son los más comunes de la cuenca de Arenal. *Neoheterandria* se encuentran en 86%, *Astyanax* en 70% y *Poecilia* en 63% de los muestreos efectuados en elevaciones de 590 metros o menos. Estas especies viven bajo las condiciones de temperatura y corriente de la zona y solamente están ausentes en las quebradas de altura.

División del nicho: Varias especies pares congéneres, o de parentesco cercano, se excluyen mutuamente del mismo hábitat para reducir la competencia entre ellas. Se observó también que varios pares de especies con las mismas costumbres alimenticias raras veces viven juntas en la misma zona de un río. El patrón dominante lo constituye la localización de una especie en quebradas más precipitadas con mucha corriente, mientras que la otra habita aguas mansas con menos pendiente. A continuación se enumeran las especies pares; la especie que se indica primero habita aguas con poca corriente, la segunda, ambientes con mayor velocidad: *P. gillii* – *N. umbratilis*; *C. nigrofasciatum* – *C. septemfasciatum*; *B. holdridgei* – *P. annectens*; *R. isthmensis* – *Rivulus* sp.; y *R. guatemalensis* – *R. underwoodi*. En los casos en donde estas especies pares viven juntas, una de ellas es dominante.

El siguiente ejemplo tipifica con más detalle este tipo de competencia interespecífica: *C. nigrofasciatum* habita las dos vertientes de Costa Rica, mientras *C. septemfasciatum* se encuentra exclusivamente en la vertiente atlántica. En las cuencas de los ríos Tempisque y Bebedero, *C. nigrofasciatum* no tiene la competencia de su congénere y es un pez euritópico y muy común en corrientes de todas las velocidades (Fig. 7). Al contrario, en la zona de Arenal, *C. septemfasciatum* habita las aguas de alta velocidad, mientras que *C. nigrofasciatum* es desplazada de las aguas más rápidas (Fig. 7). En tres ocasiones se colectó ambas especies juntas; en estos casos, *C. nigrofasciatum* dominó en número de individuos en aguas estancadas y *C. septemfasciatum* resultó más abundante que su congénere en corrientes de velocidad moderada o alta.

DISTRIBUCION DE LOS PECES EN LAS CUENCAS BEBEDERO Y TEMPISQUE

Se colectó 22 especies en la cuenca del Bebedero y 21 especies en los afluentes del río Tempisque (Cuadro 1). No todas las especies son comunes a ambas cuencas, por esta razón, el total de especies de esta zona es de 26. Esta diversidad regular de peces parece comparable con la que se encontró en la cuenca de Arenal, pero debe señalarse que la diversidad de especies por colecta es en general más baja en los tributarios de las cuencas Bebedero y Tempisque. Dos factores hacen difícil la comparación de la cuenca de Arenal con las de Bebedero y Tempisque: en las segundas el ámbito de alturas de los sitios de colecta es mucho mayor (5 a 695 m), y en ellas cinco de las especies fueron colectadas en una sola oportunidad cada una, lo que indica que su distribución es muy reducida o que habitan raras veces en estas cuencas. Se considera pues, que la diversidad total de especies es regular en las

cuencas de Bebedero y Tempisque, aunque la diversidad en una colecta dada es menor que en una colecta típica de la zona de Arenal.

Al igual que en las aguas de Arenal, la ictiofauna de la zona Bebedero-Tempisque se distribuye de acuerdo con sus requerimientos ecológicos. Se encuentra peces de diversos requisitos con respecto a la velocidad de corriente; aunque hay peces en las corrientes rápidas, no se encuentran especies muy especializadas, ni restringidas a ese ambiente (Fig. 6).

Peces de corriente moderada: Las especies de esta categoría se encuentran a menudo en las aguas de más baja temperatura (19 a 24 C), con excepción de *Gymnotus cylindricus*, el más común, que se colectó en el 15% de los muestreos. Cuatro de las ocho especies reófilas habitan aguas de 130 m de elevación o menos: *Gymnotus cylindricus*, *Rhamdia alfaroi*, *Gobiomorus maculatus* y *Alfaro cultratus*. Se colectó las tres primeras especies en diversas localidades dispersas a través de las dos cuencas; por el contrario, *A. cultratus*, poco común en esta zona, sólo se encontró en la cuenca del Tempisque.

Las cuatro especies restantes (*Rhamdia rogersi* [Fig. 6] *Priapichthys annectens*, *Neoheterandria umbratilis* y *Cichlasoma alfari*) llegan a zonas de 390 m de elevación o más. *R. rogersi* y *P. annectens* son típicos de zonas altas (hasta 580 m) en donde habitan aguas frías (19 a 22 C) y claras. *C. alfari* vive entre 30 y 390 m de elevación. *N. umbratilis* se colectó en una única localidad, a una altura de 390 m. *R. rogersi*, *P. annectans* y *N. umbratilis* exhiben distribuciones muy reducidas en la zona; en la vertiente Pacífica se encontraron sólo en la cuenca del río Bebedero. *C. alfari* se observó en varios sitios muy aislados, a través de las cuencas Bebedero-Tempisque. Esta y otras especies de amplia, pero dispersa distribución, no parecen reunir requisitos físicos especiales, sino tal vez, relaciones biológicas que limitan mucho su extensión geográfica.

Peces de poca corriente: Existen once especies que generalmente se encuentran en aguas de poca corriente y que a su vez pueden encontrarse en aguas estancadas o de corriente moderada en menor abundancia. Con la excepción de *Rivulus* sp., que se colectó a 695 m, estos peces son de bajura (menos de 115 m) y fueron colectados en aguas de 23 a 28 C. El guapote (*C. dovii*) y la olomina (*Poeciliopsis turrubarensis*) habitan elevaciones entre 5 y 115 m. Esta última es poco común y aparece sobre todo en ríos anchos (de 10 a 20 m) a través de la zona; también se encuentra en aguas salobres en las desembocaduras. *C. dovii* es bastante común (aparece en el 33% de las colectas de esta zona) y casi siempre está acompañado por los peces euritópicos que se mencionan más adelante. Su distribución en la zona es amplia y habita ríos de 0,50 a más de 30 m de ancho.

Cichlasoma longimanus y *Roeboides guatemalensis* (Fig. 6) son peces bastante comunes (aparecen en el 42% y el 53% de las muestras) y exhiben amplia distribución a través de estas cuencas. Habitan quebradas y ríos anchos entre 5 y 100 m de altura. Se localizó *Roeboides* en la orilla del río Tempisque en Puerto Humo junto con varias especies marinas. *Herotilapia multispinosa* está presente en el 23% de las colectas de la zona y es aún más restringida a aguas de poca altura (entre 5 y 75 m). Su distribución es mucho más amplia en la cuenca del Tempisque que en el Bebedero, probablemente debido a la mayor área de poca elevación del Tempisque. Casi siempre se colectó sobre fondos de lodo o arena.

CUADRO 1

Lista de las especies de peces colectados en la región de la laguna de Arenal y en las cuencas del Tempisque y Bebedero. Se incluye el nombre común de cada especie.

Familia, género y especie	Arenal	Bebedero	Tempisque
CHARACIDAE			
<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier) "sardina"	X	X	X
<i>Bramocharax bransfordi</i> Gill "sardina"	X		
<i>Brycon guatemalensis</i> Regan "machaca"	X		
<i>Bryconamericus scleroparius</i> (Regan) "sardina"			X
<i>Roeboides guatemalensis</i> (Günther) "sardina"		X	X
GYMNOTIDAE			
<i>Gymnotus cylindricus</i> LaMonte "anguila"	X	X	X
PIMELODIDAE			
<i>Rhamdia alfaroi</i> Fowler "barbudo"	X	X	X
<i>Rhamdia guatemalensis</i> (Günther) "barbudo"	X	X	X
<i>Rhamdia rogersi</i> (Regan) "barbudo"		X	
<i>Rhamdia underwoodi</i> Regan "barbudo"	X		
GOBIESOCIDAE			
<i>Gobiesox nudus</i> (Linnaeus)	X		
CYPRINODONTIDAE			
<i>Rivulus isthmensis</i> Garman "olomina"	X	X	
<i>Rivulus</i> sp. "olomina"	X	X	
POECILIIDAE			
<i>Alfaro cultratus</i> (Regan) "olomina"			X
<i>Brachyrhaphis holdridgei</i> Bussing "olomina"	X		
<i>Brachyrhaphis rhabdophora</i> (Regan) "olomina"		X	X
<i>Neoheterandria umbratilis</i> (Meek) "olomina"	X	X	
<i>Phallichthys amates</i> (Miller) "olomina"		X	X
<i>Phallichthys tico</i> Bussing "olomina"	X		
<i>Poecilia gillii</i> (Kner & Steindachner) "olomina"	X	X	X
<i>Poeciliopsis turrubarensis</i> (Meek) "olomina"		X	X
<i>Priapichthys annectens</i> (Regan) "olomina"	X	X	
ATHERINIDAE			
<i>Melaniris chagresi</i> (Meek & Hildebrand) "sardina"	X		
SYNBRANCHIDAE			
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch "anguila"	X	X	X
CICHLIDAE			
<i>Cichlasoma alfari</i> Meek "mojarra"	X	X	X
<i>Cichlasoma dovii</i> (Günther) "guapote"	X	X	X
<i>Cichlasoma longimanus</i> (Günther) "mojarra"		X	X
<i>Cichlasoma nigrofasciatum</i> (Günther) "mojarra"	X	X	X

CUADRO 1 (cont.)

Familia, género y especie	Arenal	Bebedero	Tempisque
<i>Cichlasoma septemfasciatum</i> Regan "mojarra"	X		
<i>Cichlasoma tuba</i> Meek "vieja"	X		
<i>Herotilapia multispinosa</i> (Günther) "mojarra"		X	X
<i>Neotroplus nematopus</i> (Günther) "mojarra"	X		
MUGILIDAE			
<i>Agonostomus monticola</i> (Bancroft) "tepemechín"	X		
<i>Joturus pichardi</i> Poey "bobo"	X		
GOBIIDAE			
<i>Awaous transandeanus</i> (Günther) "guavina"			X
<i>Dormitator latifrons</i> (Richardson) "pez sapo"		X	X
<i>Gobiomorus maculatus</i> (Günther) "guavina"		X	X
<i>Eleotris picta</i> Kner & Steindachner "guavina"			X

Synbranchus marmoratus no es un pez común ni abundante en esta zona. Esta baja incidencia en las colectas se debe en parte a la dificultad de colectar esta especie minadora de hábitos nocturnos. Vive en quebradas y ríos grandes entre elevaciones de 10 a 60 m.

Tres peces gobioides de afinidad marina habitan las regiones más bajas de esta zona. *Dormitator latifrons* se colectó en diversos sitios aislados de las dos cuencas entre 5 y 30 m de altura y vive típicamente sobre un fondo lodoso. Se colectó *Awaous transandeanus* una sola vez en un afluente del río Tempisque a 30 m de elevación. En un muestreo de la cuenca del Tempisque también se colectó *Eleotris picta* a 80 m de altura.

El único registro de *Bryconamericus scleroparius* en la vertiente pacífica se efectuó en el río Azufrado, afluente del río Tempisque. Esta especie es más frecuente en la vertiente Atlántica y es difícil opinar sobre los factores que limitan su extensión en el Tempisque.

Peces de aguas estancadas: En las cuencas Bebedero y Tempisque, *Rivulus isthmensis* y *Phallichthys amates* (Fig. 6), son típicos de pantanos u otras aguas empozadas con suficiente vegetación. Varias especies euritópicas también son muy comunes en estos ambientes. Encontramos *R. isthmensis* únicamente en alturas (360 a 590 m) de la cuenca del Bebedero; por el contrario, *P. amates* se colectó en aguas de 10 a 45 m de altura en tres localidades aisladas en la zona Tempisque-Bebedero.

Peces euritópicos: Cinco especies son muy tolerantes a diferencias en la velocidad de corriente así como a todos los otros parámetros ecológicos que les afectan; por lo tanto son muy comunes y se presentan en los ambientes más diversos de las cuencas Bebedero y Tempisque. Las cinco especies más comunes (frecuencia expresada en el porcentaje del total de las colectas en las cuencas Bebedero y Tempisque) son: *Astyanax fasciatus* (76%), *Poecilia gillii* (72%), *Cichlasoma nigrofasciatum* (60%), *Brachyrhaphis rhabdophora* (55%), y *Rhamdia guatemalensis* (51%).

Se encontró *R. guatemalensis* solamente a baja elevación (5 a 95 m) en esta zona. Habita quebradas o ríos grandes donde vive sobre fondos de lodo, arena o maleza y se encuentra en todos los sectores de la región, menos en las zonas altas. *A. fasciatus* (Fig. 6) y *C. nigrofasciatum* se encuentran en riachuelos, ríos y pantanos a través de la zona entre alturas de 5 a 465 m. *Astyanax* es un pez de cardumen, penetra en aguas temporales y es una de las últimas especies que perecen en los charcos y riachuelos que se secan durante el verano. *C. nigrofasciatum* es una mojarra pequeña que habita el fondo cerca de piedras o troncos que le sirven de refugio.

Otras dos especies demuestran distribuciones altitudinales extremas: *P. gillii* (5 a 580 m) y *B. rhabdophora* (10 a 695 m). *P. gillii* es abundante en orillas poco profundas de los ríos. Se encuentra a menudo cerca del fondo alimentándose de lodo o de "aufwuchs" y es tan resistente como *Astyanax* a condiciones de alta temperatura y baja concentración de oxígeno disuelto. *B. rhabdophora* abunda más en aguas corrientes, en especial las cubiertas por árboles; es una de las pocas especies que habita los nacimientos de los ríos en esta zona. Sin embargo, resiste las condiciones de charcos en vías de desecación y habita orillas poco profundas de ríos grandes. Aunque no tan común como *P. gillii*, esta especie es bastante frecuente en la zona.

División del nicho: Se observó pocos casos de exclusión mutua entre especies con costumbres alimenticias parecidas. Las tres especies de *Rhamdia* se substituyen con respecto a velocidad de corriente, pendiente y altura. En orden decreciente de tolerancia de corriente (altura máxima alcanzada en paréntesis) están: *R. rogersi* (580 m), *R. alfaroi* (130 m) y *R. guatemalensis* (95 m) (Fig. 4). Parece que existe una interacción entre dos especies de mojarra. *Cichlasoma alfaroi* habita aguas de mayor velocidad y resiste aguas más frías, y de más altura, hasta 390 m, mientras que *C. longimanus* habita en aguas de menor flujo y no fue posible colectarla en elevaciones mayores a 100 m. Se encontró las dos especies juntas en tres ocasiones: siempre en corriente moderada y en ríos con elevada diversidad de peces.

DISCUSION DE PARAMETROS ECOLOGICOS

Distribución vertical: Los peces en las cuencas en estudio habitan aguas entre 0 y casi 700 m de altura. Algunas especies como *Brachyrhaphis rhabdophora* se encuentran a través de todo este ámbito; otras como *Priapichthys annectens* y *Rivulus isthmensis* sólo habitan en zonas elevadas y algunas como *Poeciliopsis turubarensis* y los eleótridos sólo se encuentran en tierras bajas.

Es probable que factores físicos como velocidad de corriente y el tamaño del río determinen los límites superiores de altura de muchas especies. Las especies ciprinodontoides diminutas (poecílidos y *Rivulus*) llegan a los extremos superiores de altura. Algunas especies euríticas como *Astyanax fasciatus* y *Cichlasoma nigrofasciatum* no habitan aguas arriba de 600 m en esta zona, aunque la temperatura y la corriente parecen adecuadas. Pareciera que por ser más grandes requieren quebradas más profundas y anchas que los riachuelos típicos de altura. En otras zonas del país *A. fasciatus* y *C. nigrofasciatum* habitan ríos hasta unos 1000 m de altura.

Otras especies poco comunes en la zona de Tempisque-Bebedero, en apariencia no pueden competir con una ictiofauna diversa, aunque son comunes en otros ríos donde existen pocas especies.

Se colectó las especies *Neoheterandria umbratilis* y *Bryconamericus*

scleroparius por primera vez en la vertiente pacífica; una especie de *Rivulus*, nueva para la ciencia, fue descubierta en la cuenca de Arenal y en las alturas del Bebedero. Se concluyó que las dos especies anteriores y otras de distribución escasa en las cuencas Tempisque-Bebedero, probablemente migran de la vertiente atlántica por medio de pasos de poca altura en la división continental.

Un análisis de las características de dos colectas, cuya diversidad de especies fue muy alta, reveló una relación positiva entre esta diversidad y niveles altos de biomasa y productividad.

Al convertirse el pantano de Arenal en represa, una biota lacustre repondrá a la biota pantanosa actual. Después de que se establezca un nuevo equilibrio, se espera una declinación en la cantidad de ciertos peces de pantano, pero una adaptación en general de la ictiofauna al nuevo ambiente de la represa. Se recomienda observar cómo reacciona la fauna nativa de Arenal al nuevo ambiente antes de considerar la introducción de especies exóticas. Se concluye que la migración de peces de Arenal hacia la vertiente pacífica no afectaría drásticamente a la ictiofauna de esta última región, más bien podría ser beneficiosa.

Existe una asociación de peces, típica de las llanuras de la vertiente atlántica, que no se encuentra en la cuenca superior de Arenal. Algunos miembros de este grupo, tales como *Roeboides guatemalensis*, *Bryconamericus scleroparius*, *Alfaro cultratus*, *Phallichthys amates*, *Cichlasoma longimanus* y *Herotilapia multispinosa*, también están restringidos a elevaciones bajas en las cuencas del Tempisque y Bebedero. Su preferencia por esta asociación varía un poco con respecto a la velocidad de corriente, pero en general se encuentran en aguas tranquilas. Como existen aguas mansas en la cuenca superior de Arenal, deben ser otros los factores ambientales como la temperatura, que excluyen a los peces arriba mencionados. Estos peces de bajura viven en temperaturas de 23 a 28 C o más, y por el contrario, el ámbito de temperaturas en la zona de Arenal fue de 19 a 24 C. Así que concluimos que su preferencia por las temperaturas altas y la competencia con peces euritérmicos probablemente contribuye a excluirlos de zonas de mayor altura.

La distribución altitudinal de *Phallichthys amates* no se puede explicar con facilidad. Aunque no habita aguas a más de 45 m de altura en la zona Tempisque-Bebedero, y no se presenta en la cuenca superior de Arenal, se colectó a 850 m en la vertiente atlántica de Nicaragua y se introdujo al Valle Central de Costa Rica (1120 m) donde en apariencia está bien establecida. *P. amates* experimenta poca competencia interespecífica en los casos en que se encuentra en zonas altas. Por el contrario, en la zona de Arenal a regular altura no se encontró *P. amates*, quizá debido a la competencia con su congénere *P. tico*. En este caso, la competencia, u otro factor desconocido, todavía es de importancia principal.

En la determinación de los límites inferiores de altura debe influir también la competencia interespecífica. Las dos especies de *Rivulus*, y *Priapichthys annectens* son capaces de sobrevivir en condiciones de bajura, pero en la zona de estudio no viven en elevaciones inferiores a unos 350 m. Sin embargo, se puede coleccionar *R. isthmensis* y *P. annectens* en las llanuras de Sarapiquí a unos 40 m.

En resumen, deducimos que los factores de velocidad de corriente y tamaño de las quebradas son importantes para limitar la distribución altitudinal superior de los peces estudiados, y que la temperatura junto con la competencia interespecífica, representan los parámetros de mayor importancia para determinar los límites inferiores de la distribución altitudinal.

Distribución horizontal: Aún en un determinado nivel no todos los peces están distribuidos en forma homogénea, pero tampoco al azar. En cada región se

encuentra una diversidad de hábitats, lo que da como resultado una distribución irregular de las especies estenotópicas, aunque las especies euritópicas, que resisten casi cualquier tipo de ambiente, pueden encontrarse en todos los hábitats de una localidad. Así, los *Rivulus* son principalmente de aguas estancadas mientras que *Astyanax fasciatus* tolera desde condiciones de pantano hasta corrientes bastante fuertes.

El factor de mayor importancia para determinar la distribución a través de una localidad dada puede ser la velocidad de la corriente. Este factor influye en otros parámetros como la temperatura, concentración de oxígeno disuelto y otros. Por lo tanto, tenemos en una región, pantanos y charcos estancados de temperatura relativamente alta y baja concentración de oxígeno, mientras que los rápidos de un río presentan condiciones opuestas.

En las zonas estudiadas se encontró varias especies con distribuciones muy reducidas o irregulares. De las 83 colectas realizadas en la zona Tempisque-Bebedero se registró cinco especies una sola vez. Es probable que aparezcan en colectas futuras de la zona; en esta investigación fueron escasas. Así mismo se colectó durante este estudio dos especies no capturadas con anterioridad en la vertiente pacífica de Centro América, y se amplió la distribución geográfica de varias otras especies poco conocidas en la zona de estudio.

Se puede explicar esta distribución irregular de algunas especies estenotópicas como el resultado de una escasez de hábitats apropiados. Esto podría explicar el bajo número colectado de *Phallichthys amates* y *Alfaro cultratus* en la vertiente pacífica y de los géneros *Brycon*, *Melaniris*, *Neetroplus* y *Agonostomus* en la zona de Arenal.

Los peces de los géneros *Awaous* y *Eleotris* son comunes en los ríos pequeños que recogen aguas del lado occidental de la península de Nicoya donde la ictiofauna es poco diversa. La escasez de estos peces (una colecta de cada especie) en los muestreos de las cuencas Tempisque y Bebedero, tal vez se deba a la competencia de una ictiofauna más diversa.

Las especies *Bramocharax bransfordi* y *Gobiesox nudus* no se encuentran en grandes cantidades ni en nuestras colectas de la vertiente atlántica, por lo que su escasez en la zona de Arenal es típica. En apariencia sus respectivos nichos son pequeños y en consecuencia la densidad de individuos es muy baja.

Se colectó en una sola ocasión las dos especies *Bryconamericus scleroparius* y *Neoheterandria umbratilis* en las cuencas Tempisque y Bebedero, respectivamente (lo cual constituye nuevos registros para la vertiente pacífica de Centroamérica). *B. scleroparius* se colectó en el río Azufrado a 200 m de su desembocadura en el río Tempisque. En esta localidad el Azufrado tiene 10 m de ancho y 2 m de profundidad, pero casi nada de corriente. Es indudable que esta combinación de características es poco común en la zona, aunque puede observarse también en las partes bajas de los ríos sometidos a la influencia de las mareas. *B. scleroparius* suele habitar ciertos ríos pequeños de poca corriente en la vertiente atlántica; en otros ríos semejantes no existe.

Neoheterandria umbratilis habita el río Flores cerca de su confluencia con el río Tenorio y es uno de los tributarios de mayor caudal de esta cuenca; a la altura de 390 m tiene 10 m de ancho y una profundidad de 1,5 m y corriente rápida. Estas características físicas excepcionales de un río a mediana altura, en apariencia, son las apropiadas para que *N. umbratilis* se establezca en esta cuenca.

Se proponen dos posibles hipótesis que permitan interpretar la distribución de peces como *B. scleroparius* y *N. umbratilis* y los otros peces de distribución escasa e irregular en las cuencas Tempisque-Bebedero: 1) que estas especies sean reliquias de

una población anterior más grande que abarcaba lo que hoy son las dos vertientes de Costa Rica (o sea en una época anterior cuando esta zona pudo haber sido isla), o 2) que estas especies representen inmigrantes de la vertiente atlántica que, por medio de diversas rutas (Bussing, 1976) se extendieron a la vertiente pacífica donde han permanecido en pocos sitios debido en gran parte a la poca estabilidad de estos ríos. La primera hipótesis implica una separación geográfica de las poblaciones de cada vertiente hace un millón de años o más. La segunda hipótesis, que permite un intercambio reciente (y aún actual) entre poblaciones de la vertiente atlántica y las de la cuenca Tempisque-Bebedero, parece más probable debido a la poca diferenciación entre las poblaciones de las dos vertientes.

Las colectas realizadas en el río Gallina en la cuenca del Tempisque (15 especies) y en el río Mata de Caña en el Arenal (14 especies), revelaron una diversidad de especies especialmente grande. Otras colectas en estas zonas raras veces produjeron unas 10 u 11 especies. Los dos sitios demostraron en común evidencia de alta productividad y gran número de hábitats. El río Gallina, a pesar de su tamaño pequeño (4 m de ancho por 0,5 m de profundidad), tenía una biomasa enorme de vegetación (principalmente hojas muertas y algas filamentosas) y de peces (sobre todo *Rhamdia*). El río Mata de Caña, de las mismas dimensiones pero de corriente más fuerte, presentó un aspecto de buenas condiciones biológicas. Había abundantes algas en las piedras, pero no una cantidad excesiva de vegetación. Nuestras observaciones apoyan las de Horn (1972), quien estima que existe una relación positiva entre niveles altos de biomasa y productividad, y la diversidad de la ictiofauna.

CONSECUENCIAS BIOLÓGICAS DEL PROYECTO HIDROELECTRICO DE ARENAL

La conversión del pantano actual de Arenal en un lago verdadero, lógicamente producirá grandes cambios en la biota de la zona inundada. Más tarde, la nueva represa tendrá características, como fluctuación periódica de nivel, que afectarán la flora e indirectamente la ictiofauna del lago.

Al presente hay gran número de poecílidos pequeños (*Brachyrhaphis holdridgei*, *Phallichthys tico*, *Poecilia gillii* y *Neoheterandria umbratilis*) en el gamalote que cubre la laguna; habitan agua de pocos centímetros de profundidad o las aguas superficiales sobre las partes más profundas de la laguna.

En las aguas más profundas habitan *Astyanax fasciatus* y varias especies de los géneros *Cichlasoma* y *Rhamdia*. Al convertir el pantano en lago, desaparecerá la vegetación pantanosa que constituye el elemento más típico de esta comunidad. En consecuencia, la composición íctica se alterará con una gran declinación en número de peces que requieren vegetación densa (poecílidos y posiblemente algunas clases de *Cichlasoma*). Es probable que aumenten en número otras formas como *Astyanax* y algunas especies de *Rhamdia* y *Cichlasoma* que prefieren aguas abiertas.

Hoy día se pesca pequeñas cantidades de *Cichlasoma dovii* y *Rhamdia* en la laguna. No podemos decir con seguridad si las poblaciones de estos peces de mayor importancia económica tenderán a aumentar o disminuir después de la construcción de la presa. Una comparación con la ictiofauna del lago de Nicaragua nos puede sugerir cómo responden a un ambiente verdaderamente lacustre muchas de las mismas especies (Bussing, 1976). El elemento dominante en el Lago de Nicaragua consiste en cíclidos de diversas clases, incluyendo un tipo de guapote (*Cichlasoma managuense*), llamado "guapote tigre" y que alcanza un tamaño menor, pero es más abundante que *Cichlasoma dovii*, la única especie de guapote que habita la laguna

de Arenal. Son abundantes las sardinas del género *Astyanax* y barbudos (dos especies de *Rhamdia*), varias especies de poecílidos; otras clases de peces son menos comunes. En cuanto a biomasa, el "pez sierra" (*Pristis perotteti*) y el "tiburón" (*Carcharhinus leucas*) son de suma importancia en aquel lago nicaragüense.

Con base en este panorama íctico del Lago de Nicaragua existe una buena probabilidad que la producción de *Cichlasoma*, *Rhamdia* y *Astyanax* aumentará siempre que se logre el mantenimiento en Arenal de hábitats favorables. Una orilla estable, libre de fluctuaciones drásticas de nivel del agua, aumentaría la producción del nuevo lago por tener una vegetación abundante que aumenta la productividad y, tal vez más importante, suministra albergue para las crías.

Aunque una zona litoral con amplia vegetación es favorable en un lago, la densa vegetación flotante de la laguna actual restringe una buena producción de peces. La biomasa de macrófitos es alta, pero es poco aprovechable en la red alimenticia de los peces. El fitoplancton que repondrá estos macrófitos en un lago abierto se aprovecharía mucho más. Los macrófitos flotantes como *Eichhornia crassipes*, que existen en la laguna, a veces experimentan una reproducción explosiva y logran tapar por completo los lagos tropicales. Esta especie no es importante en la red alimenticia de los peces y baja muchísimo la producción primaria de un lago por no dejar entrar luz suficiente para un buen crecimiento de fitoplancton. La vegetación sumergida suple la producción primaria del fitoplancton y es un beneficio hasta cierto punto. A veces, un excesivo crecimiento de plantas sumergidas, en especial el de las plantas exóticas, disminuye la producción de peces. Específicamente, en lagos poco profundos como el lago Gatún, Panamá, la planta asiática *Hydrilla* ha causado problemas debido a su excesivo crecimiento.

La represa de Arenal será en primer lugar una fuente de energía eléctrica y en segundo lugar proveerá agua para riego de la zona del Pacífico Seco. Como tal, el lago no se podrá explotar al máximo para la producción de peces también. Aunque un tipo de pesquería intensiva no es factible, una explotación pesquera modesta y deportiva sí podrá realizarse. La laguna de Arenal actualmente posee una ictiofauna capaz de adaptarse en gran parte al ambiente de la represa. Recomendamos esperar con respecto al manejo de este recurso pesquero. Hay que dejar pasar un período mientras la biota lacustre alcanza un equilibrio. Este período podría ser de uno a varios años. Por medio de muestreos y encuestas con pescadores locales se podrá formar una idea del estado de este equilibrio y el desarrollo de las poblaciones pesqueras. Sólo después de conocer esta realidad se debe considerar la posibilidad de alterar la ictiofauna indígena mediante introducciones de peces exóticos. Existe un riesgo en la introducción de cualquier organismo en un ambiente nuevo. El riesgo es aún mayor cuando se desconoce la biología de los peces nativos tanto como la de los posibles peces que se introducirían. Para cualquier decisión de esta naturaleza debe considerarse previamente el asesoramiento de especialistas (Bussing, 1975).

Aunque el enfoque de este estudio no es el de la piscicultura creemos oportuno hacer algunas observaciones preliminares sobre posibles introducciones de peces. Si por algún motivo el guapote (*Cichlasoma dovii*) no da el resultado esperado, el guapote tigre (*C. managuense*) del Lago de Nicaragua y de los ríos del norte de Costa Rica sería nuestra primera sugerencia. Se adapta bien al ambiente lacustre y se ha utilizado con diversos resultados en varios lagos en Guatemala y El Salvador. Las especies de tilapias (*Tilapia* spp.) de Africa pertenecen a la misma familia de las mojarras (Cichlidae) y han dado buenos resultados en cultivos intensivos en estanques. Existen tilapias herbívoras, carnívoras y planctonívoras, y es posible que una forma consumidora de plancton llegaría a llenar un nicho desocupado en el ecosistema de la laguna. En la práctica parece que su utilidad

principal es en el cultivo en estanques y por eso nos parece grande el riesgo de introducir tilapias en este tipo de represas. La lobina (*Micropterus salmoides*) pez voraz de Norteamérica ha dado buenos resultados en los primeros años de su introducción en lagos tropicales, pero después de eliminar los peces presas, queda reducida a una población de pequeños y hambrientos depredadores que se alimentan de sus propias crías. Esta especie ha dado resultados desastrosos en numerosos lagos de Centroamérica y debe excluirse en definitiva. .

Una de las consecuencias del proyecto de riego del Pacífico Seco con las aguas de la laguna de Arenal, será la introducción eventual de peces de la laguna a la vertiente pacífica. Actualmente 13 especies, o sea aproximadamente el 50% de las especies de Arenal se encuentran también en el lado pacífico. *Cichlasoma dovii*, varias otras especies de mojarra y *Rhamdia*, *Agonostomus monticola*, y otras especies menores eurióticas, ya son comunes en las dos vertientes. El guapote (*C. dovii*) es el depredador principal en las comunidades estudiadas y no representa ningún peligro, ya que existe en las dos vertientes.

Dos especies grandes, *Joturus pichardi* y *Brycon guatemalensis*, habitan la cuenca de Arenal pero no se han registrado colectas en el lado pacífico. El bobo (*J. pichardi*), un pez de cierta importancia en ríos de la vertiente atlántica, habita aguas con mucha corriente y probablemente no se adaptaría a la vida lacustre permanentemente. Si esta especie lograra migrar al Bebedero por medio del túnel proyectado y fuera capaz de adaptarse al nuevo ambiente, no sería un peligro sino un beneficio para la zona. La machaca (*B. guatemalensis*), de alguna importancia económica y deportiva, también sería una adición ventajosa para las cuencas Tempisque-Bebedero. Aunque de tamaño grande, estas dos especies son principalmente herbívoras y no consumidoras exclusivas de otros peces. No creemos que los otros peces de tamaño mediano o pequeño de la cuenca de Arenal representarían peligro alguno al migrar a las cuencas de Tempisque y Bebedero.

LUGARES DE COLECCION

Los números de colecta refieren al número original o de campo de cada sitio en que se colectó. Los números originales precedidos por las siglas UCR corresponden a los números del catálogo de peces del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica. Las colectas con otras siglas están depositadas en el Museo de Historia Natural del Condado de Los Angeles, California.

Las colectas están ordenadas por cuencas hidrográficas y sus tributarios. La altura aparece en paréntesis. Muchos de los tributarios y sitios de colecta aparecen en Fig. 1. Decidimos las denominaciones: Cuenca Hidrográfica para ríos mayores y cuenca para ríos de menor tamaño o importancia en este estudio.

CUENCA HIDROGRAFICA DEL RIO ARENAL

Afluentes de la laguna de Arenal: Quebrada Tronadorcita: UCR-30 y 964 (530-540 m); río Tronadora: CRE-F1 (760 m); Quebrada Bolívar: UCR-29 (520 m); río San Luis: CR-46, 48, 49, CRE-F5 y UCR-899 (540-640 m); Quebrada Bulliciosa: UCR-900 (620 m); río Sábalo: UCR-910 y 955 (530 m); río Piedra: UCR-902 (570 m); río Aguacate: UCR-956, 957 y 958 (580-630 m); ríos Dos Bocas: UCR-980 y 981 (540 m); canal norte de quebrada La Mina: UCR-954 (540 m); quebrada Villalobos: UCR-953 (530 m); quebrada norte de quebrada Mata de Caña: UCR-951 (530 m); quebrada Mata de Caña: UCR-837 (540 m); río Mata de Caña: UCR-836 (535 m).

Tributarios del río Arenal: Quebrada Sirena: UCR-947 (520 m); quebrada Bolaños: UCR-946 (525 m); río Chiquito: CRE-F3, UCR-944 y 945 (520-540 m); quebrada Mulas: CRE-F2 (535 m); quebrada Paniagua: UCR-835 (530 m); quebrada Pérez: UCR-948 (520 m); quebrada Pirata: UCR-949 (525 m); quebrada Maravilla: UCR-950 (515 m).

Laguna de Arenal: CRE-F4, UCR-952 y 961 (512 m).

CUENCA HIDROGRAFICA DEL RIO BEBEDERO

Cuenca del río Bebedero: UCR-911 (8 m).

Cuenca del río Piedras: Río Potrero: UCR-12, 37 y 767 (60-90 m); río Paso Ancho: UCR-13 y 135 (60 m); río Jerónimo: UCR-9, 134, 766, 903 y 904 (20-60 m); río Blanco: UCR-838 (335 m).

Cuenca del río Tenorio: UCR-839, 905, 924 y 925 (18-465 m); río Tenorito: UCR-921, 922 y 923 (340-430 m); río Santa Rosa: CR-45, 47, UCR-28, 941, 942, 943, 959, 960 y 963 (115-695 m); río Sandillal: UCR-765 (55 m).

Cuenca del río Cañas: CR-50, UCR-150, 151, 152, 153, 154, 496, 774, 906, 907 y 910 (8-60 m).

Cuenca del río Lajas: Río Jabilla: UCR-908, 909, 913 y 914 (25-80 m); río Higuieron: UCR-149, 249 y 915 (10-50 m); Quebrada La Palma: UCR-916 (70 m); Quebrada Piñuela: UCR-917, 918 y 919 (10-55 m).

CUENCA HIDROGRAFICA DEL RIO TEMPISQUE

Cuenca del río Tempisque: UCR-782, 828, 912, 970, 973 y 974 (10-25 m).

Cuenca del río Garzón: UCR-969 y 971 (20-50 m).

Cuenca del río San Lázaro: UCR-972 (75 m).

Cuenca del río Bolsón: UCR-965, 966 y 967 (5-10 m); río Cañas: UCR-133 y 566 (20-40 m); río Diria: NJS-64-165 y UCR-455 (40-45 m); río Las Palmas: UCR-78, 239 y 968 (25-45 m).

Cuenca del río Tempisquito: UCR-937 (95 m); río Azufrado: RWM64-1 y UCR-938 (100 m).

Cuenca del río Los Ahogados: UCR-939 (80 m).

Cuenca del río Irigaray: UCR-38 y 940 (70 m).

Cuenca del río Colorado: RWM64-6 (80 m).

Cuenca del río Liberia: UCR-39 (130 m).

Cuenca del río Salto: UCR-930, 931, 932, 933 y 934 (15 m).

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a varias personas por sus valiosas donaciones de peces: Rodolfo Camacho C., W. Ronald Heyer, Salvador Jiménez C., Luis Madriz M., Roy y Mercedes McDiarmid, Sergio Salas D., Jay M. Savage, Norman J. Scott, Jr. y otros; a personeros del Instituto Costarricense de Electricidad (I.C.E.), en especial

al Ing. Agustín Rodríguez M., a los miembros de la Guardia Rural de Tilarán y a numerosas personas residentes en las zonas de estudio quienes nos facilitaron datos importantes con respecto a la biología de los peces; a Walter González M. y Hernán Camacho V. quienes colaboraron activamente en los viajes de colección; a Eugenia Flores V. y a Manuel Chavarría por su valiosa ayuda en la revisión del manuscrito.

Esta investigación fue financiada por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT) de Costa Rica, solicitud No. 11. Agradecemos al personal del CONICIT su amplia colaboración.

RESUMEN

Un reconocimiento intensivo de la cuenca de la laguna Arenal para investigar el efecto que tendría la construcción de una represa por el Instituto Costarricense de Electricidad (ICE) sobre la ictiofauna de ésta y la de las cuencas de los ríos Bebedero y Tempisque dio como resultado un total de 25 especies de peces para esa zona. Con muestreos similares en la vertiente pacífica de Guanacaste se informa sobre 22 especies para la cuenca del Bebedero y 21 para el Tempisque. Entre estas dos cuencas existe un total de 26 especies.

Se analizó la distribución altitudinal y geográfica de estas ictiofaunas y los parámetros ecológicos que influyen en su distribución. Se clasificó los peces con base en la velocidad de corrientes de los ríos en que se encuentran típicamente y se concluyó datos sobre la temperatura, tipo de substrato y ancho y profundidad de los ríos donde habitan.

La velocidad de corriente y tamaño del río pueden ser factores limitantes para determinar los límites superiores de altura de algunos peces. La temperatura y la competencia interespecífica juegan un papel importante en la determinación de los límites inferiores de la distribución altitudinal de estos peces.

El factor de velocidad de corriente y los cambios resultantes en la temperatura, concentración de oxígeno disuelto y otros factores, son de principal importancia en la distribución horizontal o geográfica de los peces estudiados. Se encontró algunas especies estenotópicas con una distribución intermitente, probablemente debido a una escasez de hábitats apropiados.

REFERENCIAS

Bussing, W.A.

1975. Utilidad de los recursos pesqueros nacionales. *Rev. Univ. Costa Rica*, 41: 17-21.

Bussing, W.A.

1976. Geographic distribution of the San Juan ichthyofauna of Central America with remarks on its origin and ecology, p. 157-175. In T.B. Thorson (ed.), *Investigations of the ichthyofauna of Nicaraguan lakes*. University of Nebraska Press, Lincoln.

Costa Rica. Instituto Costarricense de Electricidad

1974. *Plantas y proyectos de generación eléctrica del Instituto Costarricense de Electricidad*. I.C.E., Costa Rica. 12 p.

Horn, M.H.

1972. The amount of space available for marine and freshwater fishes. *Fish. Bull. U.S.*, 70: 1295-1297.

León, J.

1952. *Nueva geografía de Costa Rica*. Librería La Española, Costa Rica. 170 p.

U.S. AID Resources Inventory Center

1965. *Análisis regional de recursos físicos, Centroamérica y Panamá*. A.I.D. Resources Center, Washington, D.C. Texto 33 p., láminas 33 p.

Fig. 1. Mapa del sector noroeste de Costa Rica con el delineamiento de las cuencas hidrográficas. Las cuencas del Tempisque, Bebedero y Arenal están en orden de oeste a este. Cada círculo negro indica una a varias colectas de peces. A continuación, un índice de algunos ríos y quebradas:

CUENCA DE ARENAL: 1. quebrada Tronadorcita, 2. río Tronadora, 3. río San Luis, 4. río Sábalo, 5. río Piedra, 6. río Aguacate, 7. río Dos Bocas, 8. quebrada Mata de Caña, 9. río Chiquito.

CUENCA DEL BEBEDERO: 10. río Piedras (a. río Potrero, b. río Paso Ancho, c. río Jerónimo, d. río Blanco), 11. río Tenorio (f. río Tenorito, g. río Corobicí, h. río Santa Rosa, i. río Sandillal), 12. río Cañas, 13. río Lajas (j. río Jabilla, k. río Higuerón, l. quebrada La Palma, m. quebrada Piñuela), 14. río Bebedero.

CUENCA DEL TEMPISQUE: 15. río Tempisque, 16. río Garzón, 17. río San Lázaro, 18. río Bolsón (n. río Cañas, o. río Diríá, p. río Las Palmas), 19. río Tempisquito (q. río Azufrado), 20. río Los Ahogados, 21. río Irigaray, 22. río Colorado, 23. río Liberia, 24. río Salto.

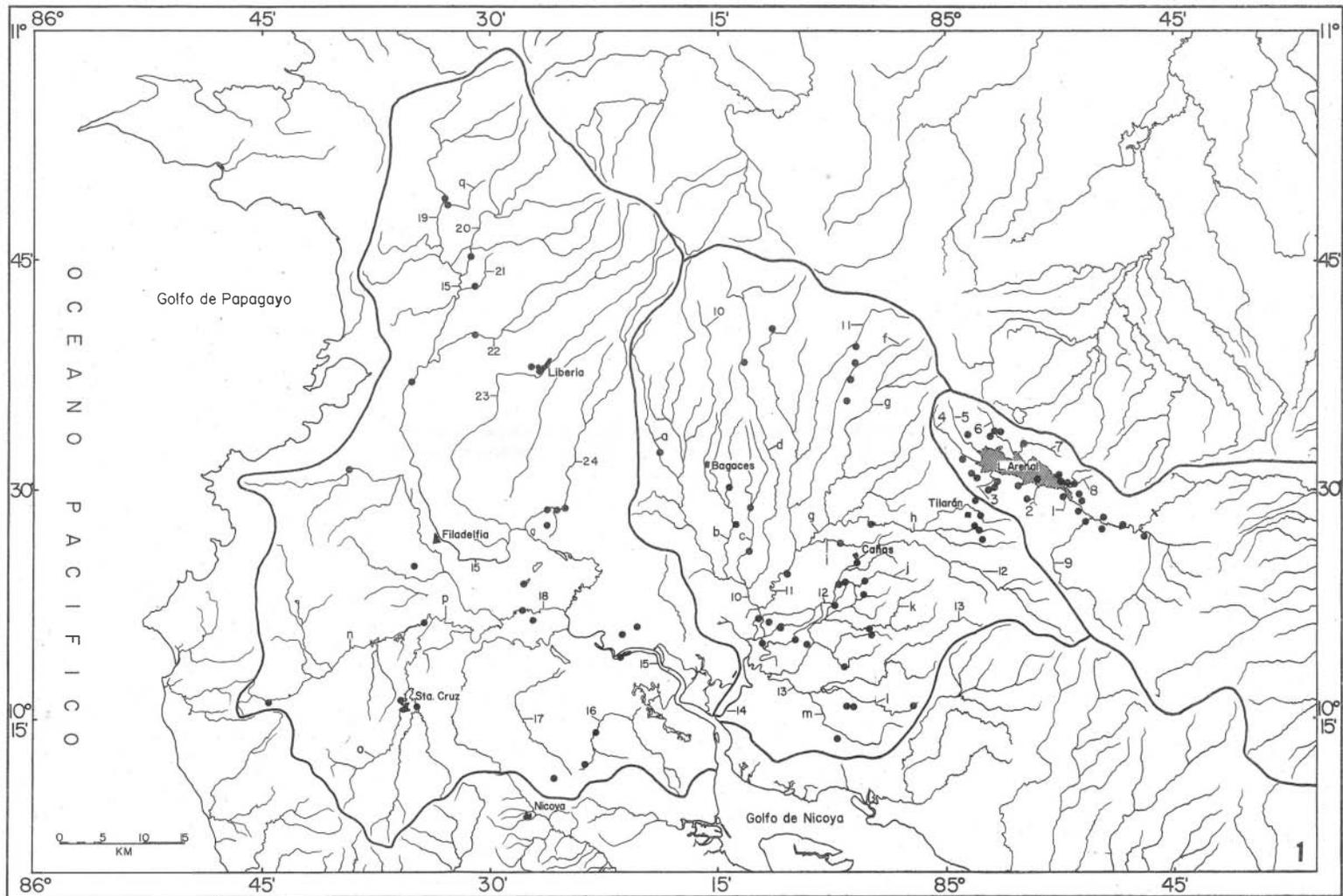
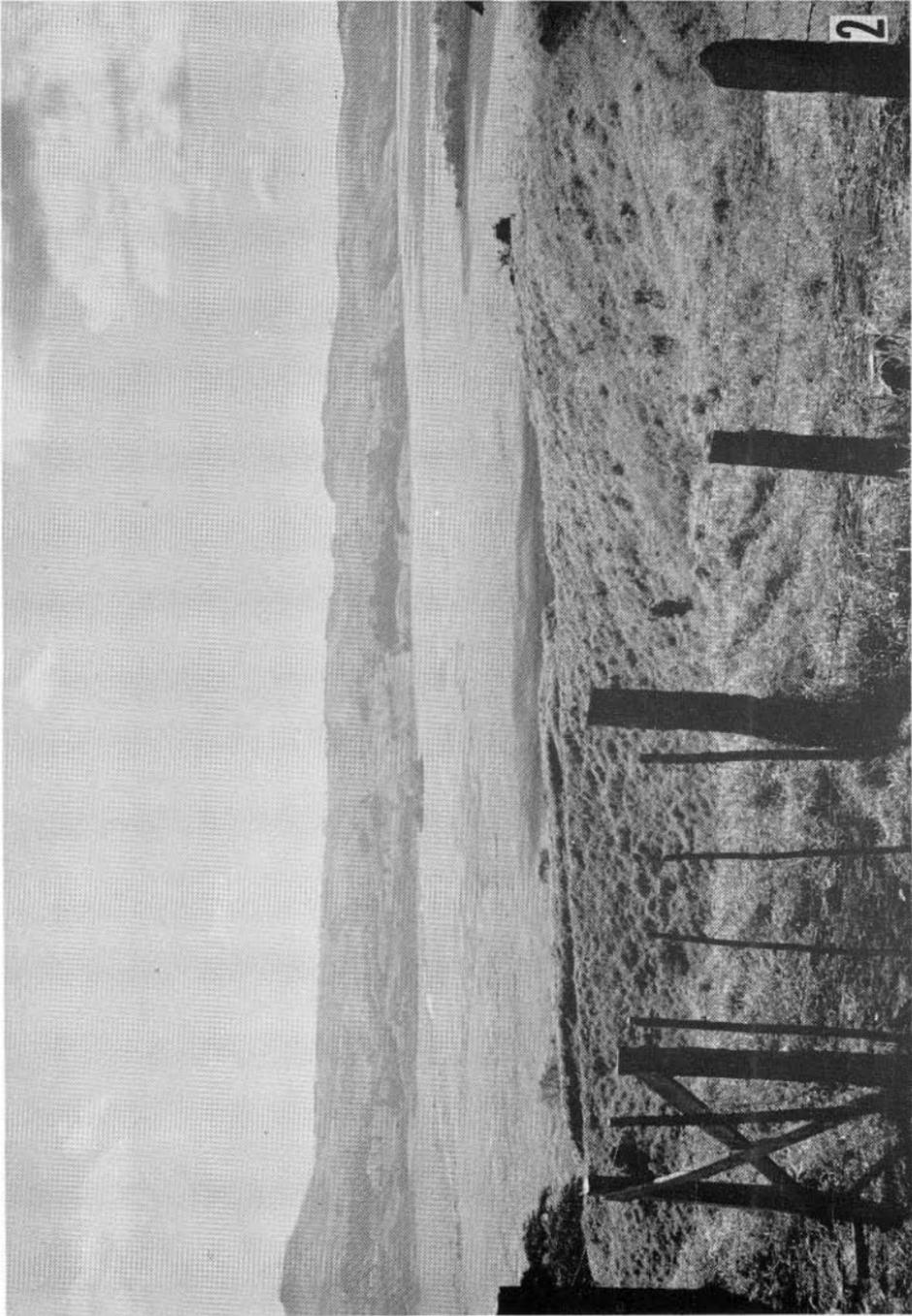


Fig. 2. Laguna de Arenal. Vista de norte a sur tomada desde Mata de Caña. En el extremo izquierdo de la laguna se aprecia el canal que atraviesa la vegetación.



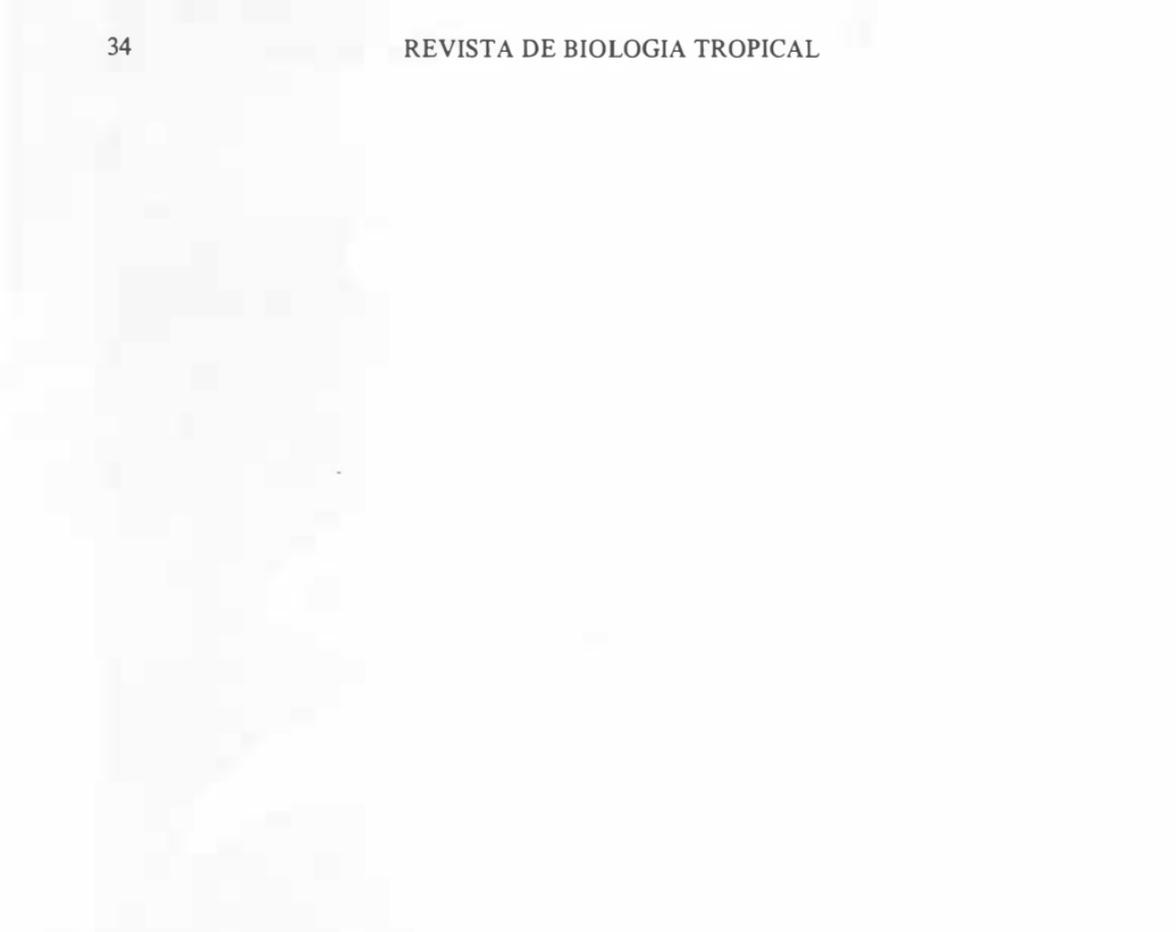


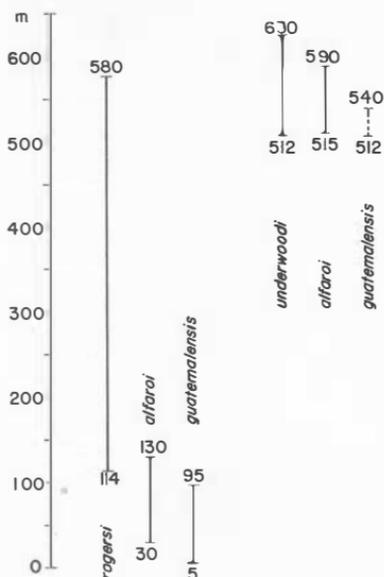
Fig. 3. Canal en medio de la laguna de Arenal. Fotografiado desde el oeste, al fondo el Volcán Arenal en el este.



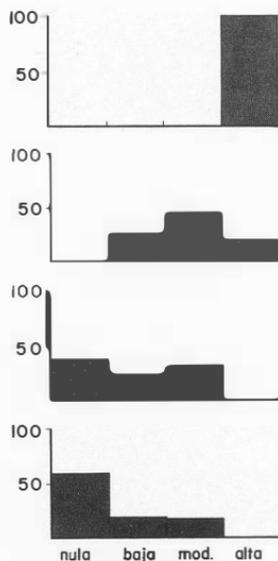
- Fig. 4. Distribución altitudinal de cuatro especies del género *Rhamdia* en las cuencas Tempisque, Bebedero y Arenal. En la cuenca de Arenal, *Rhamdia guatemalensis* se colectó únicamente entre 530 y 540 m de altura, aunque se considera que debe habitar hasta las aguas más bajas de la zona (512 m).
- Fig. 5. Representación gráfica de preferencia de diferentes velocidades de corriente de cuatro especies de peces de la cuenca superior de Arenal. Cada columna representa el porcentaje ajustado de las colectas a determinada velocidad que contiene la especie indicada. Para comparar mejor las especies poco comunes con las especies que aparecen con mayor frecuencia en cada colecta, se ha ajustado los datos para que todas las frecuencias de cada especie sumen cien.
- Fig. 6. Representación gráfica de preferencia de diferentes velocidades de corriente de cuatro especies de peces de las cuencas Tempisque y Bebedero. Explicación en Fig. 5.
- Fig. 7. Representación gráfica de preferencia de diferentes velocidades de corriente de dos especies del género *Cichlasoma*. Se nota una marcada exclusión de las dos especies cuando son simpátricas.

TEMPISQUE-BEBEDERO

ARENAL



4



5

Astyanax fasciatus



Rhamdia rogersi



Roeboides guatemalensis



Phallichthys amates



6

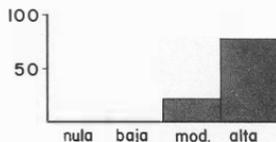
nigrofasciatum
Pacífico



nigrofasciatum
Arenal



septemfasciatum
Arenal



7