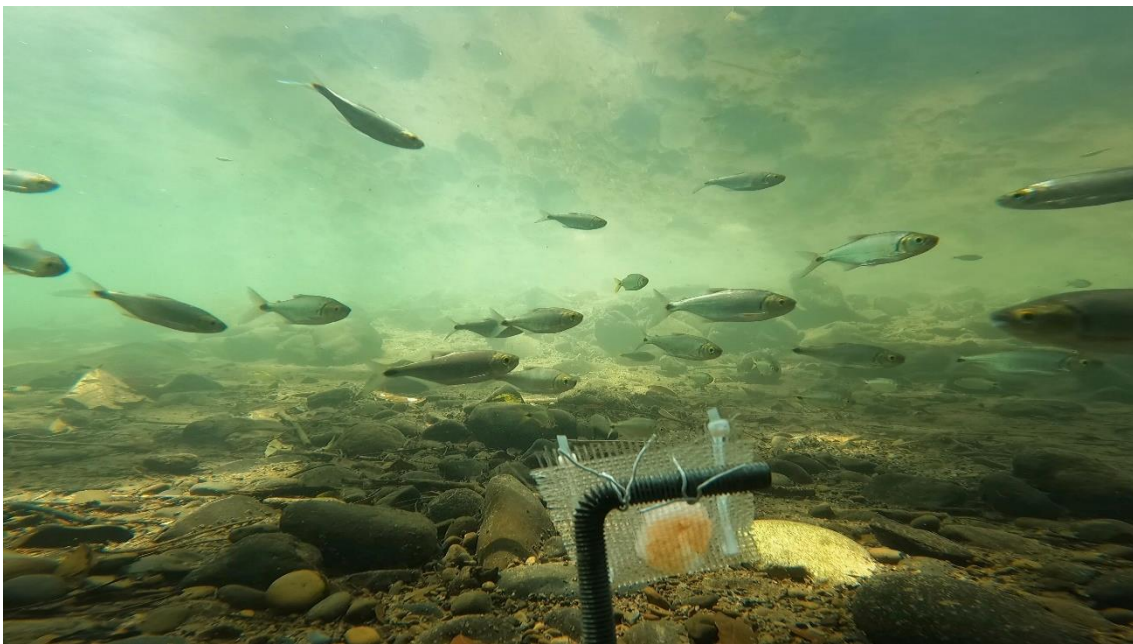




Informe de Investigación:

Diversidad y estructura poblacional de peces en relación con la variación ambiental en los ríos Punta Mala, Balso y Tortuga, Cortés, Puntarenas, Costa Rica



Ubicación: Área de Conservación Osa, Humedal Nacional Terraba-Sierpe.

Investigador Principal: Bio. Oscar Brenes Arias

Co-Investigador: Linnéa Svensson

Asistentes: Javier Santamaría Castillo, Luis Ángel Castillo Zamora.

Institución académica vinculada: Fundación Reserva Ojochal-Tortuga (Reserva Playa Tortuga), Universidad de Gotemburgo

Fecha del estudio: 20 de diciembre del 2021 al 1 de junio 2022.

INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

Los ecosistemas de agua dulce han sido catalogados como los más amenazados del mundo, experimentando mayores declives en la biodiversidad que los ecosistemas terrestres más afectados (Collen et al., 2014; Sala et al., 2000). Las principales amenazas antropogénicas para la biodiversidad de agua dulce son la sobreexplotación (principalmente sobrepesca), la contaminación, la degradación del hábitat, los cambios hidrológicos y la invasión de especies exóticas (Dudgeon et al., 2006).

Los arroyos y ríos neotropicales de América del Sur y Central contienen la mayor cantidad de especies de peces de agua dulce en la Tierra (Dudgeon, 2008). La diversidad y estructura de la comunidad de peces neotropicales se ven afectados por una serie de factores ambientales, así como por interacciones bióticas. Cabe destacar que variables ambientales como la morfología del cauce, la cobertura vegetal ribereña y la disponibilidad de cobertura entre corrientes como la madera afectan la composición y distribución de las especies (Álvarez, 2017; Santos, Benone, Soares, Barthem, & Montag, 2019; Wright & Flecker, 2004). Otro aspecto es la altitud, con patrones de creciente riqueza de especies en dirección río abajo, así como cambios en la ocurrencia y dominancia de gremios tróficos (Álvarez, 2017; Barboza & Villalobos, 2018; Ibañez et al., 2009).

Para los arroyos y ríos tropicales, los problemas de conservación de la fauna de peces están relacionados con la degradación de las cuencas hidrográficas inducida por el hombre (Dudgeon, 2008). En particular, la deforestación y el cambio de uso de la tierra en la zona ribereña pueden provocar alteraciones en los regímenes de luz, aumento de la erosión y carga de nutrientes, así como variaciones más extremas en la hidrología a lo largo del año, lo que a su vez puede afectar negativamente o incluso eliminar muchas especies (Pusey & Arthington, 2003). Se ha demostrado que el aumento de la erosión reduce la diversidad de peces y los cambios en la estructura de la comunidad debido al aumento de la turbidez y la reducción del hábitat interno (Mol & Ouboter, 2004). Además, las aguas residuales y de escorrentía pueden causar contaminación tanto orgánica como no orgánica con efectos negativos en los ecosistemas fluviales (Dudgeon, 2008).

Otro aspecto del impacto humano en las comunidades de peces de arroyo es la introducción de especies exóticas. Una de las especies de peces de agua dulce introducidas más comunes en los trópicos es *Oreochromis niloticus*, la tilapia del Nilo (Global Invasive Species Database, 2021). Se trata de una especie acuícola importante debido a su alta tasa de reproducción, amplia tolerancia ambiental y adaptabilidad trófica, atributos que también pueden hacerla altamente invasiva en ecosistemas

novedosos (Ehrlich, 1989; Trewavas, 1983), donde puede establecerse a expensas de otras especies debido a la depredación y la competencia (Martin, Valentine, & Valentine, 2010). Sin embargo, las limitaciones en los datos disponibles y la escasa comprensión de los mecanismos que impulsan el impacto de especies invasoras como las tilapias dificultan tanto la lucha contra las invasiones actuales como la prevención de las futuras (Kulhanek, Ricciardi, & Leung, 2011).

Para desarrollar estrategias de conservación y manejo exitosas, es fundamental comprender cómo los ecosistemas fluviales responden a efectos antropogénicos como los mencionados anteriormente. Esto requiere datos de referencia, como la presencia de especies, el conocimiento de la dinámica de poblaciones y conjuntos, así como las relaciones entre los peces y el hábitat, que todavía carecen de muchos peces de corrientes tropicales (Dudgeon, 2008).

En Costa Rica, la fauna nativa de peces de agua dulce consta de 250 especies, distribuidas en 19 órdenes, 49 familias y 119 géneros. De éstas, 17 especies parecen ser endémicas (Contreras-MacBeath et al., 2022). Además, se han reportado 8 especies exóticas de peces de agua dulce en el país, incluyendo *O. niloticus* (Angulo, Garita-Alvarado, Bussing, & López, 2013). En los últimos años se han realizado esfuerzos para mejorar el conocimiento sobre la fauna acuática en el corredor biológico Paso de la Danta (CBPD), ubicado en el sur de la costa pacífica de Costa Rica. Esto se ha realizado mediante inventarios de especies de peces (y crustáceos) en varios ríos (Picado & Herrera, 2020a, 2021). El objetivo principal de los corredores biológicos como la CBPD es proporcionar conectividad entre áreas protegidas, ecosistemas y hábitats, y así asegurar la biodiversidad, así como los procesos ecológicos y evolutivos (Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC), 2021).

JUSTIFICACIÓN

Los ríos Punta Mala, Balso y Tortuga, ubicados dentro de CBPD, aún no han sido investigados en términos de sus comunidades de peces. Partes de las áreas que rodean estos ríos están sujetas a cambios en el uso del suelo, como la construcción de edificios residenciales, hoteles y carreteras. Además, la acuicultura de *O. niloticus* ocurre en el área, y se han reportado observaciones de estos peces en los ríos (Brenes, 2021). Para facilitar planes de manejo efectivos que aseguren los propósitos del área como corredor biológico, la investigación sobre las comunidades de peces actuales y cómo pueden verse afectadas por las perturbaciones mencionadas anteriormente es una preocupación urgente.

OBJETIVOS

Objetivo general:

Generar información de línea base de la composición y distribución de las especies de peces en las secciones bajas de los ríos Punta Mala, Balso y Tortuga, y probar las posibles relaciones con factores ambientales, actividades antropogénicas y la densidad de una especie exótica.

Objetivos específicos:

- Estimar y comparar la diversidad de especies, la abundancia relativa y el tamaño de la población en los diferentes ríos.
- Obtener información sobre la distribución del tamaño (longitud), así como la distribución espacial de las diferentes especies.
- Investigar la presencia de *Oreochromis niloticus* u otra especie invasora, así como su distribución, densidad y morfología.
- Probar correlaciones de diversidad, abundancia y distribución de especies con factores ambientales, impacto humano y / o presencia de *O. niloticus*.
- Probar las correlaciones de la distribución y abundancia de *O. niloticus* con factores ambientales y la presencia / abundancia de especies nativas competitivas.

Duración del proyecto de investigación:

Se ejecutó un muestreo de información base en el período de época seca desde diciembre 2021 a abril de 2022.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio:

El proyecto se llevó a cabo entre los meses de diciembre 2021 a abril 2022, a lo largo del cauce del Río Balso y Río Punta Mala ubicados políticamente en los distritos de Ciudad Cortés, cantón de Osa, Provincia Puntarenas, Costa Rica (Figura 1). El área de estudio se encuentra dentro del Corredor Biológico el Paso de la Danta, Área de conservación Osa y es conocida como Región Brunca. La zona se caracteriza por poseer un clima húmedo muy caliente, donde presenta una temperatura media anual de 23 a 27 grados Celsius, con una precipitación anual 2050-3420 mm, con una estación seca bien marcada desde finales de diciembre hasta principios de mayo.

El río Balso está ubicado en la localidad de Ojochal, ($9^{\circ} 4'47.04''N$, $83^{\circ}39'3.84''O$), con una extensión de 6km, nace en la parte alta de Ojochal a unos 500 msnm, descendiendo hacia el Estero Chacara a 10 mnsnm.

El Río Punta Mala ($83^{\circ}37'57.71''O$, $9^{\circ} 3'38.23''N$), posee una extensión de 12 km nace en la comunidad de Vergel y desemboca en la comunidad de Punta Mala.

El río Tortuga ($83^{\circ}39'41.54''O$, $9^{\circ} 5'11.91''N$) cuenta con una extensión de 8 km aproximadamente, nace en tortuga arriba y un sector del mismo está influenciado por la comunidad de Ojochal, desemboca cerca del extremo norte de Playa Tortuga a 10 msnm. Debido a limitaciones del tiempo y accesibilidad del río, no fue posible incluir en el muestreo de campo la época seca 2021-2022.

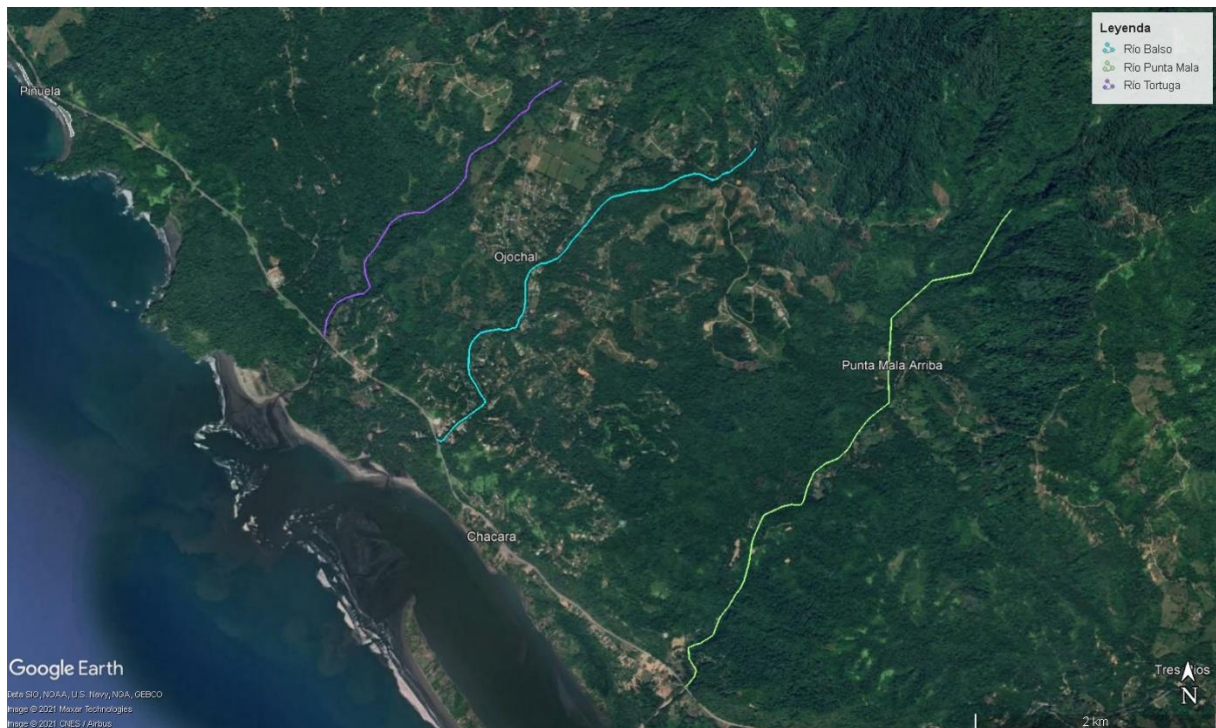


Figura 1 Ubicación de los sitios de muestreo. Notar que el Río Tortuga no pudo ser incluido en le muestreo de verano 2021-2022.

Sitios de muestreo

El muestreo de campo se realizó durante la época seca entre diciembre 2021 y abril 2022.

En los ríos se seleccionaron dos secciones diferentes para el estudio y se definieron como pozas y rápidos. Se consideraron pozas aquellos sitios con profundidades mayores a un metro y flujo lento de agua mientras que los rápidos eran sitios menores a un metro de profundidad con flujo rápido de agua (Figura 2).

Esta selección se basó en los objetivos, (1) cubrir las variaciones del hábitat del río para aumentar la probabilidad de capturar la mayor cantidad de especies posibles y (2) para tener sitios comparables en ambos ríos.

Los sitios también se seleccionaron según su similitud en distribución a lo largo de los canales de los ríos, tomando en cuenta factores como accesibilidad limitada por la pendiente o vegetación. Tres sitios de cada clase se muestreo en cada río, se muestra su distribución en la figura 3.



Figura 2. Tipos de sitios de muestreo: Rápidos (izquierda) y Pozas (derecha)

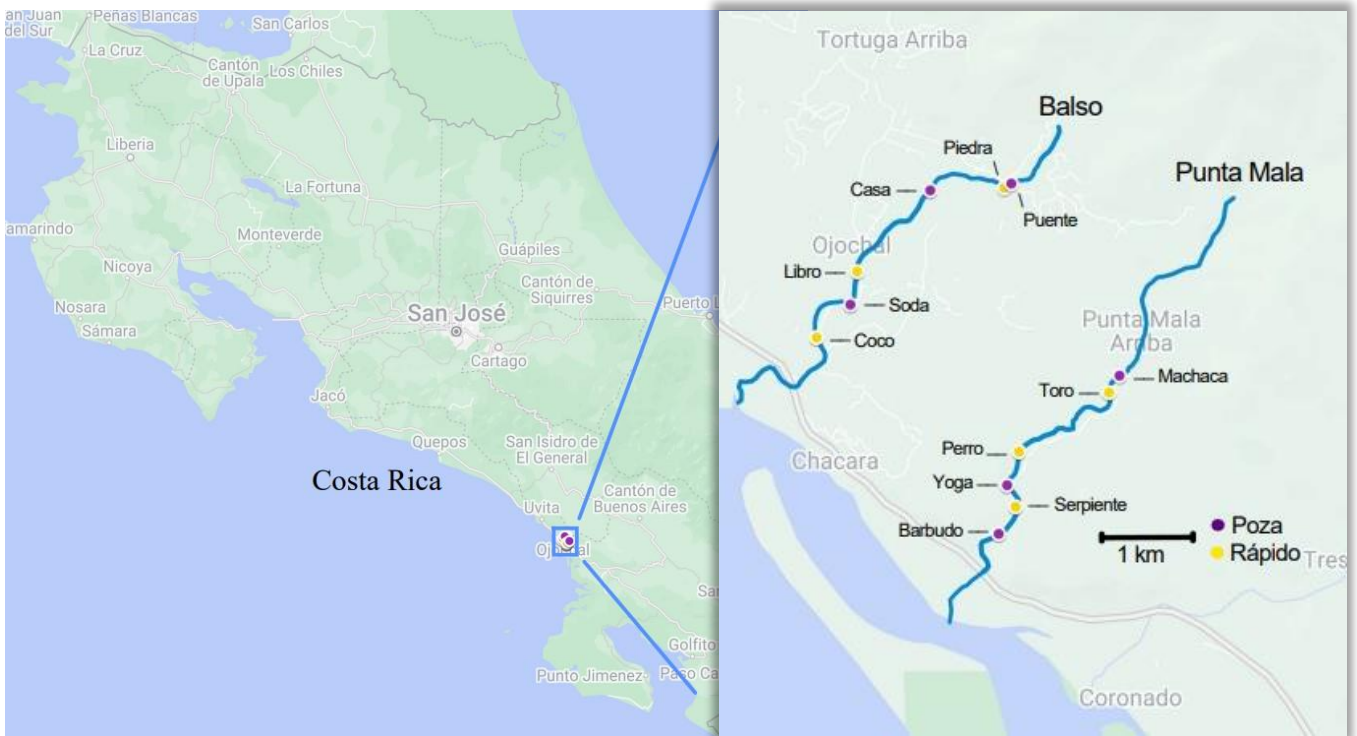


Figura 3. Mapa de las áreas de estudio y la distribución de los sitios de muestreo en ambos ríos. Tamaño de muestra $n=6$ rápidos y $n=6$ pozas.

Variables ambientales

Los rápidos se dividieron en áreas de 50m de largo y cada una se subdividió en 11 transectos transversales. Se midió en cada transecto el ancho del río, la profundidad máxima, la cobertura del dosel (por medio de un densímetro), además se hizo una estimación visual del tipo de sustrato del fondo del río (rocoso, arenoso, grava).

De acuerdo a (USEPA, 2017), a lo largo de los canales, se hicieron estimaciones visuales de los posibles refugios disponibles para peces (como madera muerta y vegetación acuática), evaluando la densidad de vegetación riparia y las señales adyacentes de actividad humana.

Después de cada colecta de peces, se midió variables ambientales: la temperatura y el oxígeno disuelto (AZ 8403 DO meter, AZ Instruments, Taiwan), pH (Walfront EZ-9909, Walfront), turbidez y la velocidad de la corriente (tiempo en m/s recorrido por un objeto en una distancia definida). Estas mediciones se tomaron en los transectos 1,6 y 11 en cada sitio de muestreo.

Las mismas mediciones se realizaron en las pozas. El largo de los sitios se estableció por los cambios de pendiente del río siendo cada cambio un límite. El ancho y profundidad máxima de cada poza se midió en 3 transectos transversales espaciados uniformemente.

La cobertura del dosel se midió en tres puntos a lo largo de la poza, cuando el ancho de la poza era superior al largo, se media el centro y flancos. De igual manera se midió las variables ambientales, con excepción de la corriente, que se realizó solo en el centro de la poza.

Muestreo de peces

Debido a las diferentes condiciones de las pozas y rápidos, se utilizaron tres métodos distintos de captura. La electropesca se adaptó a los rápidos, ya que es un método preciso para muestrear comunidades de peces en secciones quebradas con corrientes de moderadas a rápidas (Allard et al., 2014; Bergquist et al., 2014). Las pozas debido a su profundidad limitaron en uso de la electropesca, por lo que se utilizaron atarrayas para la captura de los individuos. Además, se utilizó video cámaras bajo el agua en todos los sitios de muestreo, como complemento para la identificación.

Electropesca

En todos los rápidos identificados se realizó la electropesca una vez, excepto en el sitio llamado “la serpiente” en Punta Mala, el cual tuvo que rehacerse debido a una falla del equipo. La decisión de realizar sólo una visita por sitio se basó en reducir el impacto al mínimo, ya que constantes muestreos en un lugar pueden dañar los peces. Se utilizó un dispositivo de electropesca, alimentado por un generador, con un rango de 200-500V con un campo de corriente directa accionado por un gatillo. El voltaje se ajustó de acuerdo con los valores de referencia de conductividad del río (Brenes, 2012). La técnica de pesca se derivó de Bergquist et al. (2014). Se realizaron tres ensayos por sitio desplazándose despacio en zig zag de banco a banco en contra de la corriente. Los peces de cada ronda se mantuvieron en baldes hasta terminar el muestreo.

Arrayas

En las pozas se utilizó arrayas, redes de mano redondas con pesos en sus bases (figura 4) con un tamaño de malla de 10mm y un diámetro de 4.27m. Las arrayas fueron manipuladas por profesionales en este arte (figura 4). El esfuerzo por sesión de muestreo con arraya se realizó en rondas de 45 min de pesca activa, colocando los peces capturados en baldes hasta terminar el tiempo de captura. Cada poza fue muestreada en tres ocasiones diferentes.



Figura 4. El método de pesca en las pozas del estudio: la arraya.

Peces: manipulación, biometría e identificación

Antes de ser manipulados, todos los peces capturados fueron anestesiados mediante una solución de 100mg/L de aceite de clavo de olor, basado en la metodología de Fernandes, et al. (2017).

En cuanto a los datos morfométricos, se midió en largo estándar (LS), el cual es el largo desde la punta de la cabeza al pliegue de la aleta caudal (Bussing, 2002). En el caso de la especie de Gobio, *Sicydium salvini*, debido a la alta densidad de capturas, se decidió medir sólo los individuos mayores a 50mm. Para las otras especies, se midió cada captura, se fotografió y se liberó. En cuanto a las cámaras subacuáticas, en algunas ocasiones los videos no permitieron identificar a nivel de especie, por lo que se llegó al clado más cercano. La identificación de las especies se realizó según Bussing (2002) y trabajos publicados recientemente sobre la región (Angulo et al., 2013; Angulo et al., 2015; Angulo, San Gil-León, Oviedo-Soto, Abarca-Odio, & Umaña Villalobos, 2020; Picado & Herrera, 2020b).

Cámaras subacuáticas

Para los videos, se utilizaron cámaras GoPro Hero 9, estas se montaron en soportes metálicos y se colocaron en el fondo del río, además se colocó una bolsa con camarón como carnada para atraer los peces frente a la cámara (figura 5). Las cámaras se activaron por períodos de 30min. Cada sitio se muestreo en cuatro ocasiones.

En el caso de los rápidos, la cámara se colocó en la parte alta del río de manera perpendicular a la corriente. En uno de los cuatro muestreos se realizó electropesca también. En las pozas, la cámara se colocó a lo largo del borde enfocando hacia el centro. Tres de los cuatro muestreos se realizaron el mismo día que una ronda de pesca con atarraya. Para minimizar los efectos perturbadores, el muestreo con cámara se realizó siempre antes que los otros métodos de captura de peces. El material visual se analizó para identificar especies, número de individuos total y por especie, además la hora de actividad de las especies.



Figura 5. Montaje de la cámara utilizada en el estudio.

Índice de Diversidad de Shannon

Además de la riqueza de especies , se utilizó el índice de Shannon como medida de la diversidad de la comunidad de peces. Este se calculó como:

$$H = -\sum p_i * \ln(p_i)$$

Donde:

P_i = La proporción de la comunidad compuesta por especies i

\ln = natural log

Este índice de diversidad toma en cuenta tanto el número de especies como la abundancia relativa de las diferentes especies en la muestra. Entre más diferente sea la abundancia de especies, menor será el valor H, una comunidad de una sola especie mostrará un valor $H = 0$ (Shannon, 1948).

Análisis de Datos

El análisis de datos se realizó mediante el uso de R 4.0.3 (R Core Team, 2020). El set de datos se dividió para analizar los tipos de hábitat (rápidos y pozas), de manera independiente debido a los diferentes métodos de captura utilizados en cada sitio, los cuales limitaron la posibilidad de compararlos. Por lo tanto, se hizo un resumen cualitativo del set de datos completo; con distribuciones, abundancias relativas, riqueza de lugares, índices de Shannon y distribuciones de tallas. En este reporte se realizaron los análisis ecológicos para explorar posibles correlaciones entre la riqueza de especies y la diversidad de Shannon con las variables ambientales.

Para el análisis ecológico, se construyeron matrices de correlación con las variables ambientales, la riqueza y los índices de Shannon para así visualizar las posibles relaciones y covariación entre las variables. Esto se realizó mediante el paquete estadístico R *corrplot* (Wei, 2021). Para cada método y tipo de hábitat se realizaron matrices, con el fin de observar si existían relaciones similares entre métodos de pesca y tipos de hábitat.

Para comparar los métodos de pesca, se construyeron modelos de regresión lineal, relacionando la riqueza observada con el método de pesca como variable predictora, utilizando el paquete *R stat* (R Core Team, 2020).

RESULTADOS

Diversidad y distribuciones de especies

Tomando en cuenta ambos ríos y todos los métodos de muestreo, se registró un total de 2.329 observaciones, distribuidas en 10 familias, 17 géneros y 18 especies (Figuras 6 y 7). Las familias con la mayor riqueza de especies fueron Eleotridae con cuatro (*Eleotris picta*, *Gobiomorus maculatus*, *Gobiomorus polylepis*, *Hemieleotris latifasciata*) y Poeciliidae con tres especies (*Poecilia gillii*, *Brachyrhaphis rhabdophora*, *Poeciliopsis sp.*). La especie más abundante en todo el estudio fue *Sicydium salvini* (Gobiidae) con 1.676 observaciones, representando el 72% del total en ambos ríos. Las otras más abundantes fueron *Brycon behrae*, *Agonostomus monticola* and *Astyanax aeneus*, con 167, 112 and 100 observaciones para un 7,1%, 4,8%, y 4,3% del total observado.

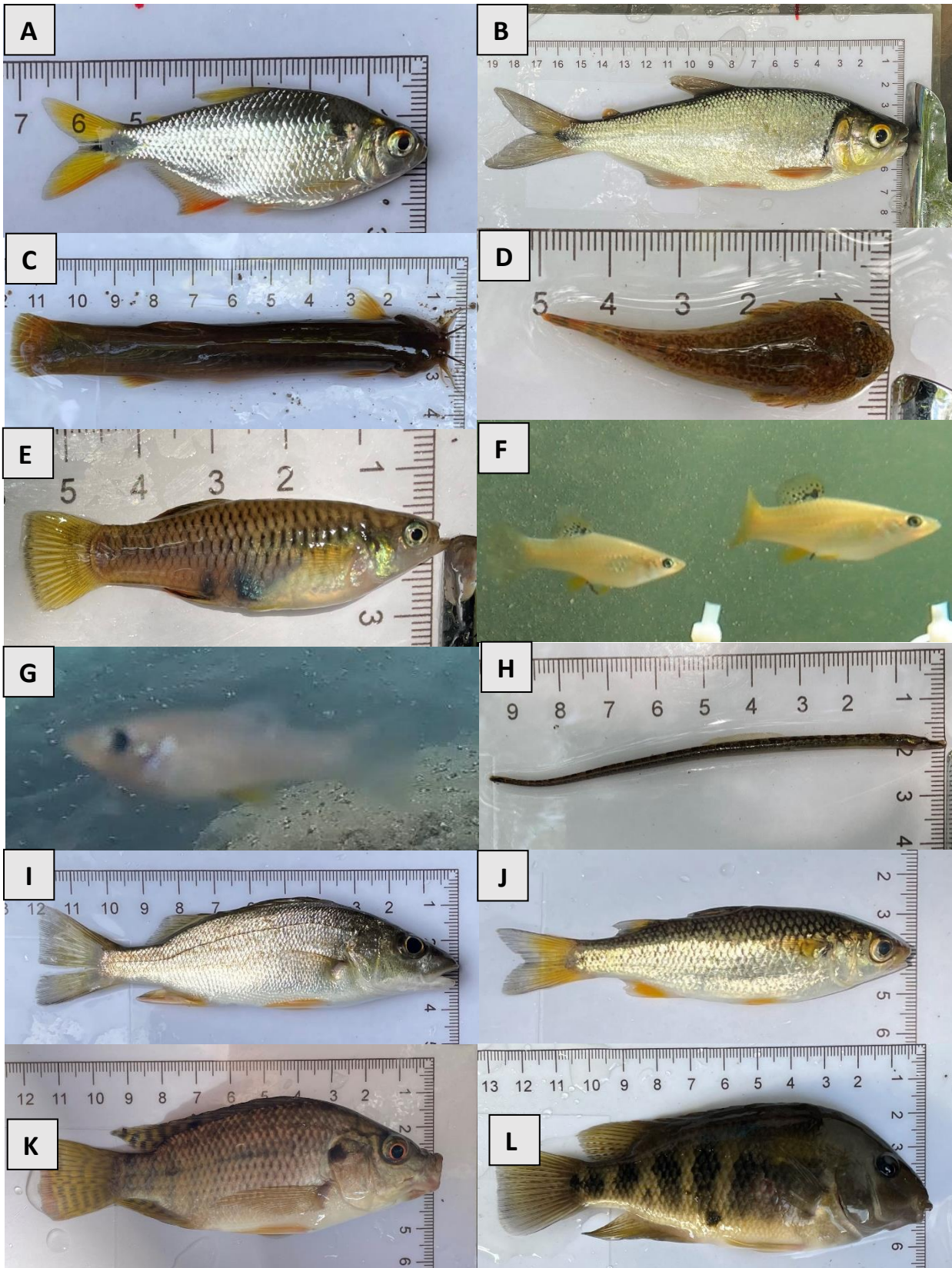


Figura 6. Peces de los ríos Balso y Punta Mala, Costa Pacífica, Costa Rica. (A) *Astyanax aeneus*, (B) *Brycon behreae*, (C) *Trichomycterus striatus*, (D) *Gobiesox potamius*, (E) *Brachyrhaphis rhabdophora*, (F) *Poecilia gillii**, (G) *Poeciliopsis* sp. *, (H) *Pseudophallus elcapitanensis*, (I) *Pomadasys bayanus*, (K) *Oreochromis niloticus***, (L) *Tomocichla sieboldii*. * Imágen de vídeo de GoPro. **Especie exótica.



Figura 7. Peces de los ríos Balso y Punta Mala, Costa Pacífica, Costa Rica. (A) *Eleotris picta*, (B) *Gobiomorus maculatus*, (C) *Gobiomorus polylepis*, (D) *Hemieleotris latifasciata**, (E) *Awaous transandeanus*, (F) *Sicydium salvini*. *Imágen de vídeo de GoPro.

La distribución relativa de cada especie a lo largo de los sitios en cada río se muestra en la Tabla 1. Dos especies se encontraron solamente en Punta Mala. Una fue *Poeciliopsis sp* (Figura 6G), observada en video en el rápido “Toro”. La otra fue la especie exótica *Oreochromis niloticus* (Figure 6K), observada en la poza “Machaca” ubicado río arriba. Se observó un individuo de *O. niloticus* en todas las 4 rondas de videos, y en una ronda con atarrayas. Los otros 16 registros de especies se encontraron en ambos ríos. En el río Balso se observaron cinco especies en un solo sitio cada una (Tabla 1).

Tabla 1. La distribución relativa de cada especie en los sitios de cada río. El n total es la suma de todas las observaciones de la especie en ese río. Se calculó con las medias de atarrayas y cámaras (3 y 4 ocasiones de muestreo por sitio, respectivamente, atarrayas sólo en pozas), y las observaciones totales de electropesca (1 muestreo por sitio, solo en rápidos). Los sitios están ordenados según su altitud creciente. Las letras entre paréntesis indican el tipo de sitio: Rápido o Poza.

| Especies | Río Balso | | | | | | Total n | Río Punta Mala | | | | | | Total n |
|-------------------------|-------------|-------------|--------------|-------------|---------------|---------------|---------|----------------|------------------|-------------|--------------|-------------|----------------|---------|
| | (R) Coco | (P) Soda | (R) Libro | (P) Casa | (R) Piedra | (P) Puente | | (P) Barbudo | (R) Serpiente | (P) Yoga | (R) Perro | (R) Toro | (P) Machaca | |
| <i>A. aeneus</i> | 11,84% | 38,30% | 29,67% | | | 20,19% | 71,8 | 57,24% | | 28,62% | 14,13% | | | 28,3 |
| <i>B. behreae</i> | | 70,31% | | 6,25% | 23,44% | | 12,8 | 35,52% | 1,62% | 3,05% | 6,16% | 16,20% | 37,46% | 154,3 |
| <i>T. striatus</i> | | | 43,48% | | 50,00% | 6,52% | 4,6 | | 60,15% | | 23,68% | 16,17% | | 26,6 |
| <i>G. potamius</i> | 40,00% | | | | 60,00% | | 15 | | 54,19% | | 19,70% | 26,11% | | 20,3 |
| <i>B. rhabdophora</i> | | | 100,00% | | | | 3 | | | | 55,56% | 44,44% | | 1,8 |
| <i>P. gillii</i> | | 100,00% | | | | | 1,3 | 62,50% | 37,50% | | | | | 4 |
| <i>Poeciliopsis</i> sp. | | | | | | | 0 | | | | | 100,00% | | 0,8 |
| <i>P. starksi</i> | 100,00% | | | | | | 1 | | 61,54% | | 38,46% | | | 13 |
| <i>P. bayanus</i> | | 100,00% | | | | | 0,7 | 27,27% | | 72,73% | | | | 1,1 |
| <i>A. monticola</i> | 21,73% | 9,92% | 23,62% | 5,03% | 32,41% | 7,29% | 79,6 | 9,97% | 14,50% | 12,69% | 62,84% | | | 33,1 |
| <i>T. sieboldii</i> | 6,17% | 38,27% | 17,28% | 12,35% | 1,85% | 24,07% | 16,2 | 24,87% | 35,23% | 17,62% | 22,28% | | | 19,3 |
| <i>O. niloticus</i> | | | | | | | 0 | | | | | | 100,00% | 1,3 |
| <i>E. picta</i> | 53,33% | | 40,00% | | 6,67% | | 15 | | 52,17% | | 47,83% | | | 23 |
| <i>G. maculatus</i> | 36,18% | 12,50% | 50,33% | 0,99% | | | 30,4 | 32,31% | 32,31% | 14,87% | 20,51% | | | 19,5 |
| <i>G. polylepis</i> | 55,98% | 5,41% | 30,89% | | 7,72% | | 25,9 | 4,91% | 20,25% | 11,66% | 63,19% | | | 16,3 |
| <i>H. latifasciata</i> | | 100,00% | | | | | 0,3 | 50,00% | 13,89% | 36,11% | | | | 3,6 |
| <i>A. transandeanus</i> | 5,00% | 21,67% | 55,00% | 5,00% | | 13,33% | 6 | 23,26% | 23,26% | 23,26% | 30,23% | | | 4,3 |
| <i>S. salvini</i> | 54,03% | 0,36% | 23,68% | 0,04% | 21,71% | 0,19% | 702,4 | 0,11% | 12,42% | 0,11% | 40,37% | 46,68% | 0,31% | 974,3 |
| Panel de colores: | 0 - 25 | 25 - 50 | 50 - 75 | 75 - 100 | | | | | | | | | | |

Abundancia relativa, riqueza y índices de Shannon

La Tabla 2, presenta la riqueza y la composición relativa de especies en cada sitio específico de cada río. *Sicydium salvini* fue la especie dominante en todos los rápidos (>60% en todos los sitios). Para las pozas los Characidos *Astyanax aeneus* y *Brycon behreae* fueron dominantes, menos en sitio “Casa”, en el Balso, donde *Agonostomus monticola* tuvo la mayor abundancia pero solo 8 peces fueron observados. El cíclido *Tomocichla sieboldii* tuvo una mayor abundancia relativa en las pozas que en los rápidos. Las 13 especies restantes arrojaron menos de un 10% de abundancia en el total de sitios muestreados (Tabla 2).

Distribuciones de tallas

La distribución de tallas de todas las especies con más de diez individuos se presenta en la figura 8a y 8b para el río Balso y Punta Mala respectivamente.

En el caso de *Sicydium salvini*, solo los individuos mayores a 50mm se presentan en las gráficas. El número de individuos capturados con tallas menores a 50mm fue de un total de 547 individuos para el río Balso, y 756 para Punta Mala. Adicionalmente, en ambos ríos, hubo especies cuya frecuencia de captura fue muy baja, por lo que no se incluyeron en las gráficas. Para el río Balso, cinco especies: *Awaous transandeanus* (LS: 61, 92, 93 y 118mm), *Brachyrhaphis rhabdophora* (LS: 27, 30 and 37mm), *Pomadasys bayanus* (LS: 95 and 101mm), *Pseudophallus starksi* (LS: 73mm) and *Trichomycterus striatus* (LS: 58, 77, 83 and 100mm). Para el río Punta Mala, fueron: *Awaous transandeanus* (LS: 57mm), *Brachyrhaphis rhabdophora* (LS: 45mm), *Oreochromis niloticus* (LS: 92mm) y *Poecilia gillii* (LS: 21mm).

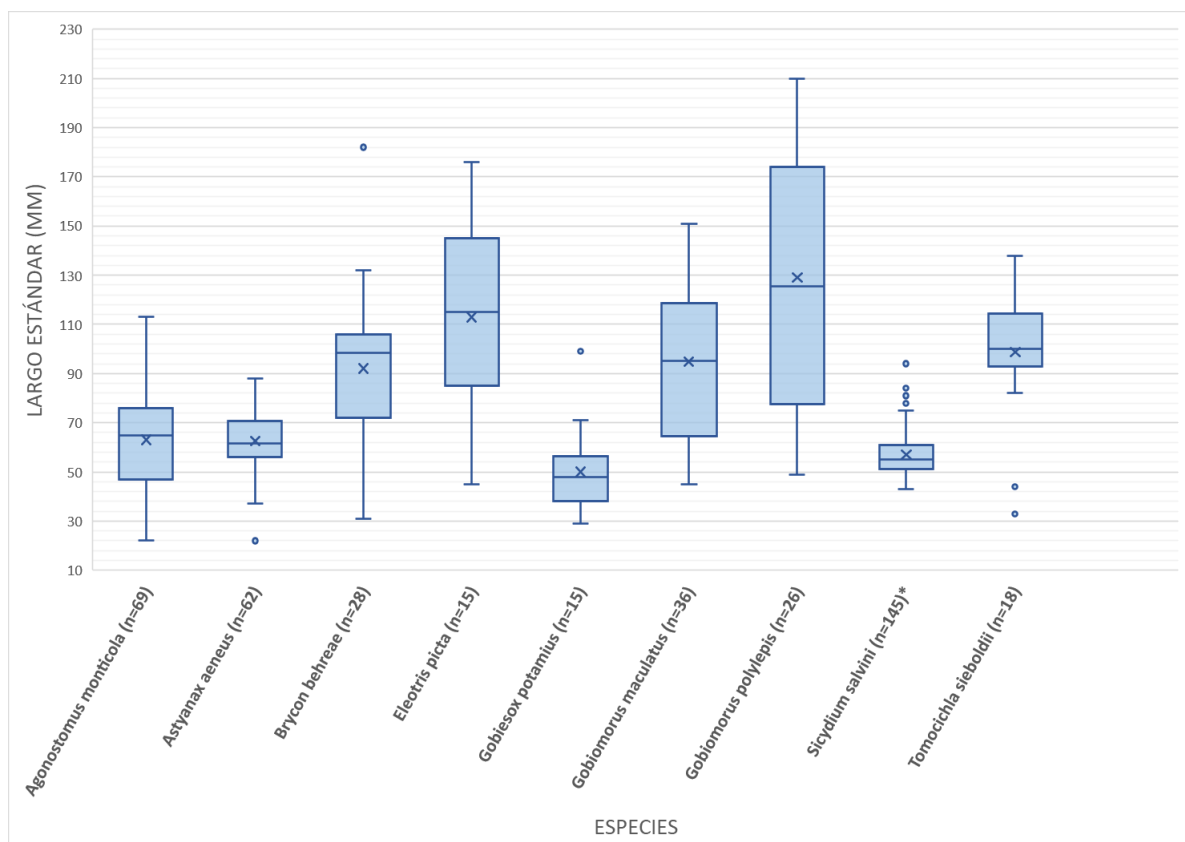


Figura 8a. Distribuciones de tallas de especies de peces de agua dulce con más de 10 individuos capturados en río Balso, Costa Pacífica, Costa Rica. *Sólo se incluyen en el gráfico los individuos de más de 50 mm de longitud.

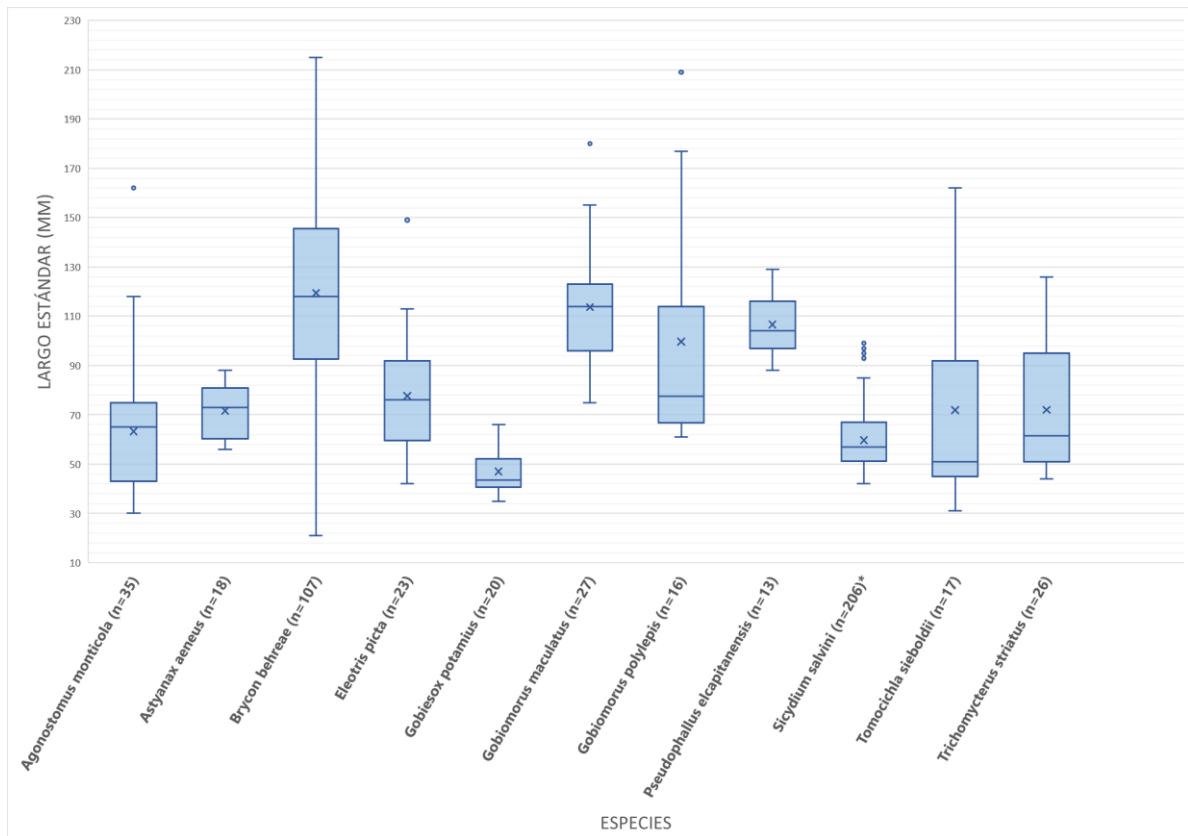


Figura 8b. Distribuciones de tallas de especies de peces de agua dulce con más de 10 individuos capturados en río Punta Mala, Costa Pacífica, Costa Rica. *Sólo se incluyen en el gráfico los individuos de más de 50 mm de longitud.

Relación entre diversidad y la variación ambiental

Las matrices de correlación de los datos ambientales y la diversidad de especies no mostraron relaciones estadísticamente significativas para todos los métodos de pesca y tipos de hábitat. Sin embargo, hubo algunas relaciones que fueron consistentes dentro de los tipos de hábitat.

En los rápidos, la riqueza de especies mostró una relación negativa con la profundidad ($R = -0.81$, $p = 0.05$ para la electropesca, $R = -0.46$, $p = 0.023$ para las cámaras). También, la profundidad se correlacionó positivamente con la distancia a la boca ($R = 0.89$, $p = 0.033$). Los índices de Shannon no mostraron ninguna relación consistente en los rápidos.

Para las pozas, las relaciones significativas se presentan en la figura 9. Aquí, la riqueza de especies mostró relaciones positivas y negativas con varias variables. Además, estas variables también covarían fuertemente entre sí (figura 9).

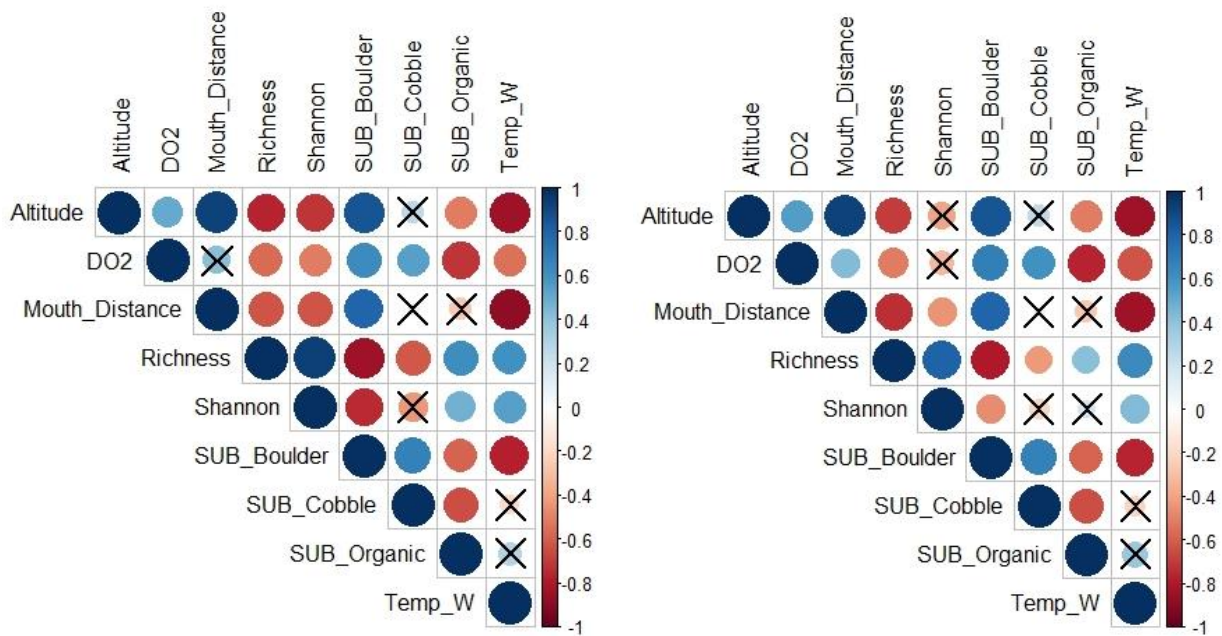


Figura 9. Matrices de correlación entre los valores de diversidad y las variables ambientales para las pozas, y los dos métodos atarraya (izquierda) y cámaras (derecha). El color y el tamaño de las esferas indican el coeficiente de correlación. Los círculos sin cruz tienen una correlación estadísticamente significativa ($p \leq 0.05$).

Algunas de las variables ambientales medidas durante el estudio fueron excluidas debido a un mal funcionamiento de los equipos o mucha variabilidad por lo que no eran confiables. Estas fueron: pH, turbidez, posibles refugios disponibles, vegetación riparia e impacto humano.

En cuanto a las estimaciones visuales de los refugios disponibles, sólo los cantos rodados eran frecuentes y el resto de categorías estaban en su mayoría ausentes. Las estimaciones de impacto humano fueron en general de bajas a moderadas con poca variación. Las observaciones más frecuentes fueron carreteras o edificios en las proximidades del arroyo, y se registraron trozos de basura en 8 de los 12 sitios de muestreo.

Diferencias en la metodología

El número total de especies capturadas por método fue de 14 para la electropesca, 16 para las cámaras y 10 para las atarrayas. Algunas de las especies fueron exclusivas de un método de muestreo. En concreto, las especies *P. elcapitanensis* (pez pipa) y *E. picta* (guavina) sólo se observaron con electropesca, y las especies *H. latifasciata* (guavinita)

y *Poeciliopsis sp.* (olominas) sólo con cámaras. Ninguna de las especies del estudio se observó únicamente con atarrayas (tabla 3).

Tanto en los rápidos como en las pozas, la riqueza observada estuvo afectada por el método de muestreo. En los rápidos, la electropesca capturó una mayor riqueza que las cámaras (lm, método, $F_{1,28} = 29.63$, $p < 0.001$, Adj. $R^2 = 0.497$). En las pozas, las cámaras capturaron una mayor riqueza que las atarrayas (lm, método, $F_{1,40} = 6.318$, $p = 0.0161$, Adj. $R^2 = 0.115$).

Tabla 3. Número de observaciones de especies dividido por método, tipo de sitio y río. Para cámaras y atarrayas, los números representan la suma del número medio de individuos observados en cada sitio (tres sitios por tipo de hábitat). Para la electropesca, los números representan la suma total de individuos observados en cada uno de los tres sitios (un ocasión de muestreo por sitio). Las letras entre paréntesis indican que la observación es exclusiva de: P = Pozas, R = Rápidos, C = Cámaras, E = Electropesca. *Especie exótica.

| Especies | Balso | | | | BA Suma | Punta Mala | | | | PU Suma | Suma total |
|--------------------------------------|------------|------------------|------------|--------------|---------|------------|------------------|------------|--------------|---------|------------|
| | (R) Cámara | (R) Electropesca | (P) Cámara | (P) Atarraya | | (R) Cámara | (R) Electropesca | (P) Cámara | (P) Atarraya | | |
| <i>Astyanax aeneus</i> | 15,8 | 14 | 26 | 16 | 71,8 | 1 | 3 | 19,25 | 5 | 28,3 | 100 |
| <i>Brycon behreae</i> | | 3 | 1,5 | 8,3 | 12,8 | 17 | 20 | 88,25 | 29 | 154,3 | 167,1 |
| <i>Trichomycterus striatus</i> | 0,3 | 4 | 0,3 | | 4,5 | 0,5 | 26 | | | 26,5 | 31 |
| <i>Gobiesox potamius (R)</i> | | 15 | | | 15 | 0,25 | 20 | | | 20,3 | 35,3 |
| <i>Brachyrhaphis rhabdophora (R)</i> | | 3 | | | 3 | 0,75 | 1 | | | 1,8 | 4,8 |
| <i>Poecilia gillii</i> | | | 1,25 | | 1,3 | 0,5 | 1 | 2,5 | | 4 | 5,3 |
| <i>Poeciliopsis sp. (R,C)</i> | | | | | | 0,75 | | | | 0,8 | 0,8 |
| <i>Pseudophallus starksi (R,E)</i> | | 1 | | | 1 | | 13 | | | 13 | 14 |
| <i>Pomadasys bayanus (P)</i> | | | | 0,7 | 0,7 | | | 1 | | 1 | 1,7 |
| <i>Agonostomus monticola</i> | 9,75 | 52 | 12 | 5,7 | 79,4 | 4,5 | 21 | 2,75 | 4,7 | 32,9 | 112,3 |
| <i>Tomocichla sieboldii</i> | 2 | 2 | 6,75 | 5,3 | 16,1 | 5 | 6 | 4,5 | 3,7 | 19,2 | 35,3 |
| <i>Oreochromis niloticus (P)*</i> | | | | | | | | 1 | 0,3 | 1,3 | 1,3 |
| <i>Eleotris picta (R,E)</i> | | 15 | | | 15 | | 23 | | | 23 | 38 |
| <i>Gobiomorus maculata</i> | 0,25 | 26 | 0,75 | 3,3 | 30,3 | 0,25 | 10 | 3,5 | 5,7 | 19,4 | 49,8 |
| <i>Gobiomorus polylepis</i> | 0,5 | 24 | 0,75 | 0,7 | 25,9 | 0,5 | 13 | 1,75 | 1 | 16,3 | 42,2 |
| <i>Hemieleotris latifasciata (C)</i> | | | 0,25 | | 0,3 | 0,5 | | 3 | | 3,5 | 3,8 |
| <i>Awaous transandeanus</i> | 0,5 | 3 | 2 | 0,3 | 5,8 | 1,25 | 1 | 2 | | 4,3 | 10,1 |
| <i>Sicydium salvini</i> | 9,25 | 689 | 3 | 1 | 702,3 | 9 | 960 | 4,5 | 0,7 | 974,2 | 1676,4 |
| Total: | 38,3 | 851 | 54,5 | 41,3 | 985,1 | 41,75 | 1118 | 134 | 50,1 | 1343,8 | 2328,8 |
| Panel de colores: | > 0 - 10 | 10 - 50 | 50 - 200 | > 200 | | | | | | | |

DISCUSIÓN Y RECOMENDACIONES

En este informe se presentaron datos de referencia para la comunidad de peces de los canales principales de ríos Balso y Punta Mala. Se encontró un total de 16 especies en río Balso, y 18 en Punta Mala, donde una especie era exótica y probablemente resultado de una introducción no intencional. Como resumen, la composición de especies en estos dos ríos parece ser muy similar, y la mayor parte de las especies han sido reportadas recientemente en otros ríos de la cuenca del Barú y así como en el río Grande de Térraba (Picado & Herrera, 2020a, 2021; Rojas & Rodríguez, 2008). Sin embargo, es muy probable que los ríos estudiados contengan más especies, ya que no se muestreó los secciones altas, los tributarios pequeños o las desembocaduras intermareales. Se recomienda muestrear estas zonas como siguiente paso para la descripción y monitoreo de la comunidad de peces.

Se observó que la composición de especies fue diferente entre los distintos tipos de hábitat. En términos de abundancia, en los rápidos predominaba la chupapiedra *Sicydium salvini*. Esta especie está adaptada a las fuertes corrientes por tener un disco de succión que les permite adherirse a las rocas del fondo y alimentarse de algas y detritus. Vive y se reproduce en arroyos de agua dulce, pero las larvas tienen una fase marina, planctónica, antes de que las post-larvas vuelvan a entrar en arroyos y ríos de agua dulce (Bussing, 2002). Se observó una mayor abundancia de *S. salvini* que las reportadas en otros ríos de la cuenca del Barú. En río Morete, *S. salvini* constituyó el 25% de la abundancia observada, y en río Barú el 54,8%, comparado con nuestro 72% (Picado & Herrera, 2020a, 2021). Parte de esta diferencia puede estar relacionada con diferencias en los hábitats muestreados. Además, la mayoría de los individuos de *S. salvini* (1303 de 1654) observados en este estudio eran menores de 50mm LS, indicando un buen reclutamiento de juveniles, y posiblemente una temporada de migración río arriba.

Las dos especies de *Characidae* (comúnmente denominadas machaca y sardina) constituyeron una mayor proporción de la abundancia en las pozas, y más del 70% de las observaciones de machaca se realizaron allí. Estas dos especies son omnívoras y con frecuencia forman cardúmenes (Bussing, 2002). El agua profunda y lenta de las pozas proporciona más espacio para los cardúmenes, especialmente durante la estación seca, cuando el nivel del agua es muy bajo en las secciones rápidas de los ríos. Ribeiro y Villalobos (2010) también encontraron que la machaca se agrupa en pozas durante los períodos de alto flujo de agua, lo que sugiere que este hábitat es importante para la especie durante todo el año.

La especie *Agonostomus monticola*, o Tepemechín, fue encontrada en ambos ríos, en todas las localidades excepto las dos más alejadas río arriba en Punta Mala. De acuerdo a Bussing (2002), esta especie puede resistir fuertes corrientes y migrar a las secciones más altas de los ríos. Aunque todavía se discute si esta especie es anfidrómica o catádróma, existe el consenso de que sus larvas se desarrollan en ambientes estuarinos de desembocaduras de ríos, y luego nadan hacia ríos y arroyos (Cruz, 1987; Lara, 2009; McDowall, 2007). Sin embargo, en Punta Mala, existe una cascada entre los sitios "Perro" y "Toro" que probablemente sirve como barrera migratoria.

Las diferencias en las preferencias de hábitat y los comportamientos migratorios de las especies que habitan los ríos Balso y Punta Mala ponen de manifiesto la importancia de preservar la variación y la conectividad de los hábitats fluviales.

También se observaron juveniles del tepemechín y otras varias especies; la machaca *B. behrae*, el bagre *T. striatus*, el cíclido *T. sieboldii*, y las guavinas *G. maculatus*, *G. polylepis* y *E. picta*. Esto podría indicar una época reproductiva. Desde el punto de vista de la conservación, es importante investigar esto más a fondo, ya que el conocimiento de los períodos reproductivos puede facilitar la toma de decisiones para que en los planes de manejo se protejan los procesos reproductivos de estas especies.

Dado que sólo se registró un individuo de *O. niloticus*, no fue posible cumplir el objetivo de probar las correlaciones de esta especie con factores ambientales, ni con la diversidad, abundancia y distribución de especies nativas. No obstante, dado que esta especie es potencialmente dañina para la comunidad de peces nativos, esta observación debería ser objeto de un seguimiento anual, junto con la comunicación a la comunidad sobre los riesgos de una introducción.

No se logró encontrar relaciones entre las variables ambientales y las mediciones de diversidad que fueran consistentes para los tipos de hábitat y los métodos de pesca. Este resultado probablemente refleja, en parte, los sesgos de muestreo de los distintos métodos de pesca y la dificultad de muestrear la verdadera comunidad de peces. Además, dado que estos hábitats son muy diferentes y parecen contener distintas composiciones de especies, es posible que también tengan distintas relaciones con las variables ambientales. Para obtener respuestas más claras sobre qué factores ambientales afectan a la comunidad de peces, se necesita desarrollar un método de muestreo más preciso y estandarizado en los distintos tipos de hábitat.

En las pozas, el análisis mostró relaciones entre la riqueza y varias variables ambientales. Como puede verse en la figura 9, la mayoría de estas variables también dependían unas de otras, lo que hace difícil concluir la causa y el efecto. Lo más

probable es que la altitud y la distancia a la desembocadura sean los gradientes físicos que afectan a las demás variables ambientales y a la riqueza de especies. A mayor altitud, la temperatura es más baja, la pendiente es más pronunciada y el flujo de agua es más rápido, facilitando mayores niveles de oxígeno disuelto. Además, los sustratos dominantes son rocas y cantos rodados que pueden resistir los altos flujos de agua. En altitudes más bajas hacia la desembocadura, la corriente es más lenta, hay un aumento de la sedimentación, sustratos más finos y temperatura, lo que disminuye los niveles de oxígeno.

Se han encontrado relaciones negativas de la riqueza de especies con la altitud y la distancia a la desembocadura en varios otros estudios de comunidades de peces en Costa Rica y América Latina (Álvarez, 2017; Barboza & Villalobos, 2018; Carvajal-Quintero et al., 2015). Existen varias teorías de explicación para esto. Por ejemplo, si los patrones históricos de colonización de peces en la cuenca han sido de regiones bajas a regiones altas, entonces barreras naturales como desniveles topográficos y fuertes corrientes habrían limitado la dispersión de ciertas especies. Otra teoría es que las crecidas estacionales de los ríos pueden limitar o "reajustar" la colonización de peces a tramos aguas arriba y afluentes (Barboza & Villalobos, 2018; Gilliam, Fraser, & Alkins-Koo, 1993; Jackson, Peres-Neto, & Olden, 2001).

Una mayor riqueza de especies en las regiones más bajas presenta grandes retos de conservación, porque normalmente estas regiones son más atractivas para el desarrollo de la tierra y las amenazas asociadas a las comunidades de peces. En la actualidad, la zona que rodea al río Balso está experimentando un rápido desarrollo y la construcción de casas, hoteles y carreteras. Se recomienda un seguimiento continuo de este río y de sus ríos vecinos, Punta Mala y Tortuga, para detectar los efectos de este desarrollo y adquirir un conocimiento suficiente de sus comunidades de peces que garantice su supervivencia.

Las mediciones de la influencia humana en el presente estudio resultaron ser demasiado vagas para estandarizarlas y utilizarlas en el análisis ecológico. Sin embargo, la influencia humana era evidente. Se encontraron trozos de basura en el agua o en los bancos en 8 de los 12 sitios. Se observaron gente nadando y pescando, así como camiones cruzando los canales, liberando sedimentos que creaban picos de turbidez. Dado que la influencia humana en los ríos no es sólo inmediata, sino que también está relacionada con toda la cuenca, una forma mejor de establecerla podría ser cartografiar la cuenca en términos de presencia humana. Además, puede ser difícil detectar efectos antropogénicos como altas cargas de nutrientes o cambios de pH y oxígeno disuelto, con sólo mediciones temporales de estas variables. Una forma mejor y más vinculada a

la ecología, podría ser el monitoreo de la fauna de insectos y de especies indicadoras que necesitan una buena calidad del agua para sobrevivir y reproducirse en los ríos. Un estudio de este tipo ha sido realizado en el río Balso por Brenes (2012), y una repetición podría proporcionar información valiosa sobre cualquier cambio en el entorno del río, así como su estado actual.

Se descubrió que las cámaras submarinas con cebos son una herramienta eficaz, sencilla y no invasiva para capturar la presencia de especies en estos ríos durante la época seca. Funcionan especialmente bien en tramos profundos con poca corriente, donde capturaron más especies que las Atarrayas. Ebner y Morgan (2013) también confirmaron que las cámaras son más eficaces que las redes para capturar la riqueza de especies en diversos hábitats.

La pesca eléctrica parece ser el mejor método para detectar especies en rápidos poco profundos. Sin embargo, es probable que la precisión de las cámaras aumente con un mayor esfuerzo de muestreo y otro tipo de cebo. Un estudio con cámaras cebadas del río Xingu en el Amazonas descubrió que la sardina triturada era el tipo de cebo más eficaz, y que se observaban nuevas especies hasta 120 minutos después del despliegue de la cámara (Schmid, Reis-Filho, Harvey, & Giarrizzo, 2017). Por lo tanto, se recomienda modificar la metodología de las cámaras y seguir explorar su uso como herramienta de registro y monitoreo de los peces de estos ríos y de otros con condiciones similares.

REFERENCIAS

- Allard, L., Grenouillet, G., Khazraie, K., Tudesque, L., Vigouroux, R., & Brosse, S. (2014). Electrofishing efficiency in low conductivity neotropical streams: towards a non-destructive fish sampling method. *Fisheries Management and Ecology*, 21(3), 234-243. doi:<https://doi.org/10.1111/fme.12071>
- Álvarez, F. S., Matamoros, W. A., Chicas, F. A. (2017). The contribution of environmental factors to fish assemblages in the Rio Acahuapa, a small drainage in Central America. *Neotropical Ichthyology*, 15(3). doi:10.1590/1982-0224-20170023
- Angulo, A., Garita-Alvarado, C., Bussing, W., & López, M. (2013). Annotated checklist of the freshwater fishes of continental and insular Costa Rica: Additions and nomenclatural revisions. *Check List*, 9, 987–1019. doi:10.15560/9.5.987
- Angulo, A., Molina, A., Murase, A., Miyazaki, Y., Bussing, W. A., & López, M. I. (2015). Fishes from the Tusubres River basin, Pacific coast, Costa Rica: checklist, identification key and photographic album. *Check List*, 11(3), 1-15. Retrieved from <https://doi.org/10.15560/11.3.1666>
- Angulo, A., San Gil-León, J., Oviedo-Soto, A., Abarca-Odio, J. I., & Umaña Villalobos, G. (2020). The fishes from the Coto River basin, Pacific coast, Costa Rica. *Zootaxa*, 4751, 001–028. doi:10.11646/zootaxa.4751.1.1
- Barboza, J. P., & Villalobos, G. U. (2018). Fish assemblages and their ecological traits along an elevational gradient in the Rio Pacuare, Costa Rica. *Revista De Biología Tropical*, 66, S132-S152. Retrieved from <Go to ISI>://WOS:000439025700010
- Bergquist, B., Degerman, E., Petersson, E., Sers, B., Stridsman, S., & Winberg, S. (2014). *Standardiserat elfiske i vattendrag. En manual med praktiska råd*. Retrieved from Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm:
- Brenes, O. (2012). *Evaluación de la calidad del agua, por medio de análisis Físicos-químicos y el uso de insectos acuáticos como bioindicadores, en el Río Balso, Ojochal de Osa, Puntarenas Costa Rica*. Informe Final. Reserva Playa Tortuga, Costa Rica.
- Brenes, O. (2021).
- Bussing, W. A. (2002). *Peces de las aguas continentales de Costa Rica* (2 ed.). San José: Editorial de la Universidad de Costa Rica
- Carvajal-Quintero, J. D., Escobar, F., Alvarado, F., Villa-Navarro, F. A., Jaramillo-Villa, Ú., & Maldonado-Ocampo, J. A. (2015). Variation in freshwater fish assemblages along a regional elevation gradient in the northern Andes, Colombia. *Ecology and Evolution*, 5(13), 2608-2620. doi:<https://doi.org/10.1002/ece3.1539>
- Collen, B., Whitton, F., Dyer, E. E., Baillie, J. E. M., Cumberlidge, N., Darwall, W. R. T., . . . Bohm, M. (2014). Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *GLOBAL ECOLOGY AND BIOGEOGRAPHY*, 23(1), 40-51. doi:10.1111/geb.12096
- Contreras-MacBeath, T., Ardón, D. A., Quintana, Y., Angulo, A., Lyons, T., Lardizabal, C., . . . Brito Rodríguez, M. (2022). Freshwater Fishes of Central America: Distribution, Assessment, and Major Threats. *Diversity*, 14(10), 793. Retrieved from <https://www.mdpi.com/1424-2818/14/10/793>
- Cruz, G. A. (1987). Reproductive biology and feeding habits of cuyamel, *Joturus pichardi* and tepemechín, *Agonostomus monticola* (Pisces: Mugilidae) from río Plátano, Mosquitia, Honduras. *Bulletin of Marine Science*(40), 63-72.
- Dudgeon, D. (2008). *Tropical Stream Ecology*. San Diego: San Diego: Elsevier Science & Technology.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z., Knowler, D. J., Lévêque, C., . . . Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 81(2), 163-182. doi:10.1017/s1464793105006950
- Ebner, B. C., & Morgan, D. L. (2013). Using remote underwater video to estimate freshwater fish species richness. *Journal of fish biology*, 82(5), 1592-1612. doi:<https://doi.org/10.1111/jfb.12096>
- Ehrlich, P. R. (1989). Attributes of Invaders and the Invading Processes: Vertebrates. In J. Drake, H. Mooney, D. Castri, F. Groves, F. Kruger, & M. Williamson (Eds.), *Biological Invasions: A Global Perspective (SCOPE 37)* (Vol. 47).
- Fernandes, I. M., Bastos, Y. F., Barreto, D. S., Lourenço, L. S., & Penha, J. M. (2017). The efficacy of clove oil as an anaesthetic and in euthanasia procedure for small-sized tropical fishes. *Brax. J. Biol.*, 77(3), 444-450.
- Gilliam, J. F., Fraser, D. F., & Alkins-Koo, M. (1993). Structure of a Tropical Stream Fish Community: A Role for Biotic Interactions. *Ecology*, 74(6), 1856-1870. doi:10.2307/1939943
- Global Invasive Species Database. (2021). Species Profile: *Oreochromis niloticus* Retrieved from <http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/Oreochromis+niloticus>

- Ibañez, C., Belliard, J., Hughes, R. M., Irz, P., Kamdem-Toham, A., Lamouroux, N., . . . Oberdorff, T. (2009). Convergence of temperate and tropical stream fish assemblages. *ECOGRAPHY*, 32(4), 658-670. doi:10.1111/j.1600-0587.2008.05591.x
- Jackson, D. A., Peres-Neto, P. R., & Olden, J. D. (2001). What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *CANADIAN JOURNAL OF FISHERIES AND AQUATIC SCIENCES*, 58(1), 157-170. doi:10.1139/f00-239
- Kulhanek, S. A., Ricciardi, A., & Leung, B. (2011). Is invasion history a useful tool for predicting the impacts of the world's worst aquatic invasive species? *Ecological Applications*, 21(1), 189-202. doi:<https://doi.org/10.1890/09-1452.1>
- Lara, H. L. R. (2009). *Patrones poblacionales, migratorios y reproductivos del “Tepemechín” Agonostomus monticola (Mugilidae) en la cuenca del río Grande de Térraba, Costa Rica. Informe de avance Proyecto Hidroeléctrico El Diquís*. Retrieved from Instituto Costarricense de Electricidad (ICE) Costa Rica
- Martin, C. W., Valentine, M. M., & Valentine, J. F. (2010). Competitive Interactions between Invasive Nile Tilapia and Native Fish: The Potential for Altered Trophic Exchange and Modification of Food Webs. *PLOS ONE*, 5(12), e14395. doi:10.1371/journal.pone.0014395
- McDowall, R. (2007). On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *FISH AND FISHERIES*, 8, 1-13. doi:10.1111/j.1467-2979.2007.00232.x
- Mol, J. H., & Ouboter, P. E. (2004). Downstream Effects of Erosion from Small-Scale Gold Mining on the Instream Habitat and Fish Community of a Small Neotropical Rainforest Stream. *Conservation Biology*, 18(1), 201-214. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00080.x>
- Picado, J., & Herrera, A. (2020a). *Peces y crustáceos del río Barú Vertiente del Pacífico, Costa Rica. Informe técnico preliminar río Barú*. ASANA, Costa Rica.
- Picado, J., & Herrera, A. (2020b). *Peces, camarones y burritas del Corredor Biológico Paso de la Danta*. ASANA Costa Rica
- Picado, J., & Herrera, A. (2021). *Inventario de peces y crustáceos dulceacuícolas de la cuenca del río Higuero (Morete)*. Informe final. ASANA Costa Rica.
- Pusey, B., & Arthington, A. (2003). Importance of the Riparian Zone to the Conservation and Management of Freshwater Fish: A Review. *Marine and Freshwater Research*, 54. doi:10.1071/MF02041
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.R-project.org/>
- Ribeiro, T. C., & Villalobos, G. U. (2010). Distribution of *Agonostomus monticola* and *Brycon behreae* in the Río Grande de Térraba, Costa Rica and relations with water flow. *Neotropical Ichthyology*, 8.
- Rojas, J. R., & Rodríguez, O. (2008). The diversity, abundance and distributional pattern of freshwater fish communities in the Térraba River, south Costa Rica. *Revista De Biología Tropical*, 56(3), 1429-1447.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., . . . Wall, D. H. (2000). Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *SCIENCE*, 287(5459), 1770-1774. doi:10.1126/science.287.5459.1770
- Santos, L. L., Benone, N. L., Soares, B. E., Barthem, R. B., & Montag, L. F. A. (2019). Trait–environment relationships in Amazon stream fish assemblages. *Ecology of Freshwater Fish*, 28(3), 424-433. doi:<https://doi.org/10.1111/eff.12465>
- Schmid, K., Reis-Filho, J. A., Harvey, E., & Giarrizzo, T. (2017). Baited remote underwater video as a promising nondestructive tool to assess fish assemblages in clearwater Amazonian rivers: testing the effect of bait and habitat type. *HYDROBIOLOGIA*, 784(1), 93-109. doi:10.1007/s10750-016-2860-1
- Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*(27), 379-423.
- Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC). (2021). Biological Corridors. Retrieved from www.sinac.go.cr/EN-US/correbiolo/Pages/default.aspx
- Trewavas, E. (1983). *Tilapiine fishes of the genera Sarotherodon, Oreochromis, and Danakilia* (Vol. 1983). London: British Museum (Natural History).
- USEPA. (2017). *National Rivers and Streams Assessment 2018/19: Field Operations Manual - Wadeable*. (EPA-841-B-17-003a). Washington, DC
- Wei, T., Simko, V. (2021). R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.92). Retrieved from <https://github.com/taiyun/corrplot>
- Wright, J. P., & Flecker, A. S. (2004). Deforesting the riverscape: the effects of wood on fish diversity in a Venezuelan piedmont stream. *Biological Conservation*, 120(3), 439-447. doi:<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.02.022>

