

Universidad de Costa Rica

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Tesis presentada para optar al grado de Licenciatura en

Ecología y Gestión de Ambientes Acuáticos

“Fragmentación del hábitat por represas hidroeléctricas para la ictiofauna dulceacuícola en
Costa Rica”

Aldo Farah Pérez

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

2016

Miembros del Tribunal

Gerardo Umaña Villalobos, M.Sc.

Director de tesis.

Ingo Werthmann, Dr

Miembro del tribunal.

Jorge Picado Barboza, M.Sc.

Lector.

Gustavo Gutiérrez, Dr.

Representante del Decano.

Rafael Murillo Muñoz, Dr.

Lector.

A Dunia y Walter,
por todo su amor, apoyo
y paciencia

Agradecimientos

Le agradezco a mi familia por el cariño y apoyo que siempre me han brindado. En especial a mis padres por inculcarme la curiosidad por aprender y darme las herramientas necesarias para poder hacerlo.

Al comité de tesis por sus observaciones y paciencia durante este proyecto. En especial a don Gerardo que me ha permitido trabajar y formarme bajo su tutela por tantos años ya. También a Catalina Benavides por enseñarme a usar los sistemas de información geográficos sin los cuales este trabajo no hubiese sido posible.

Relativo al trabajo, le agradezco a las instituciones del sector hidroeléctrico del país por facilitarme la información y mostrar buena voluntad para abordar este proyecto. También al personal del archivo de Secretaría Técnica Nacional Ambiental (SETENA) por sus asistencia en la obtención de mucha de la información y al PRIAS del Centro Nacional de Alta Tecnología (CeNAT) por el préstamo de equipo para una parte del análisis.

También quiero agradecerle especialmente a todo el personal del CIMAR por todos los ratos agradables con un café de por medio. En especial a Allan, Andrés, Eddy, Jennifer, Luis Diego, Maggie, Marco, Victoria y Wendy por tantas historias que han hecho el viaje más agradable.

Índice General

Contenido	Página
1. Introducción.....	1
1.1 Marco Teórico.....	1
1.2 Antecedentes.....	14
1.3 Justificación.....	17
2. Hipótesis.....	17
3. Objetivo General.....	17
3.1 Objetivos Específicos.....	17
4. Materiales y Métodos.....	18
5. Resultados.....	27
6. Discusión.....	44
7. Conclusiones.....	59
8. Bibliografía.....	62

Índice de Figuras

Figura 1. Provincias ictiológicas y cuencas en Costa Rica.....	24
Figura 2. Diagrama del cálculo del valor relativo en la cuenca (VRC).....	25
Figura 3. Tipos de casos identificados en el uso del agua.....	25
Figura 4. Proporción del área de drenaje de la presa respecto al sitio de confluencia.....	26
Figura 5. Área de drenaje y el valor relativo en la cuenca (VRC) de cada presa y retorno..	37
Figura 6. Mapa de presas y retornos en las cuencas con pocas plantas hidroeléctricas.....	54
Figura 7. Mapa de presas y retornos en la cuenca Tárcoles.....	55
Figura 8. Mapa de presas y retornos en la cuenca Parismina.....	56
Figura 9. Mapa de presas y retornos en la cuenca San Carlos.....	57
Figura 10. Mapa de presas y retornos en la cuenca Sarapiquí.....	58

Índice de Cuadros

Cuadro 1. Ubicación de las presas y retornos de los complejos hidroeléctricos.....	31
Cuadro 2. Medidas de fragmentación, uso del agua y caracterización del tramo crítico.....	33
Cuadro 3. Correlaciones las áreas de drenaje y las longitudes de cauces.....	36
Cuadro 4. Proporción del área de drenaje de la presa respecto al sitio de confluencia.....	37
Cuadro 5. Integración por cuenca.....	38
Cuadro 6. Especies afectadas en la provincia San Juan según la cuenca.....	39
Cuadro 7. Especies afectadas en la provincia Chiapas-Nicaragua según la cuenca.....	42
Cuadro 8. Especies afectadas en la provincia Chiriquí según la cuenca.....	43

RESUMEN

Desde 1950, las presiones antropogénicas sobre los ríos han aumentado rápidamente. El cambio climático, la contaminación y la construcción de infraestructura son los principales factores de riesgo. Para la fauna dulceacuícola, las represas y la fragmentación son actividades de alto impacto. Las principales consecuencias son la alteración del flujo, el cambio en las características físico-químicas del agua y el impedimento del desplazamiento. Estos impactos varían según el tamaño, el tipo y el funcionamiento de la represa. A nivel mundial, la mayoría de cauces se encuentran bajo la influencia de alguna planta hidroeléctrica.

En Costa Rica, la generación hidroeléctrica es la principal fuente de electricidad y previamente se demostró que un 13% de los cauces en la cuenca del Sarapiquí se encontraba por encima de alguna represa. Sin embargo, se desconoce la situación para el resto del país. Por esto, el objetivo de este trabajo es estimar el grado de fragmentación que causan las represas en los ríos de Costa Rica y su impacto potencial en la ictiofauna. Esto permitirá establecer prioridades de manejo según cada represa y estimar el impacto esperado en las especies de peces afectadas.

Se determinó la posición de 57 plantas hidroeléctricas en los ríos del país. Mediante el uso de sistemas de información geográfico se obtuvieron diferentes métricas de fragmentación. Utilizando esta información, junto con la historia natural, así como criterios de conservación, se obtuvo una lista de especies de atención prioritaria. Las plantas Ventanas-Garita, Angostura y Cachí son las que fragmentan más área y la planta Rebeca la de menor área. A nivel de cuenca, Tárcoles, San Carlos y Parismina son las más impactadas y pese a que la cuenca del Sarapiquí presenta más presas, el impacto es similar a cuencas con pocas presas. Esto sugiere que existen configuraciones espaciales de menor impacto. También se identificó en cuales presas la optimización de la operación y del caudal ecológico puede ser un primer paso significativo para mejorar la conectividad, sin incurrir en un alto costo económico. En algunas otras presas, se podría considerar la implementación de estructuras como pasos para peces enfocados en especies claves.

Se identificó el impacto potencial para 90 especies que actualmente traslapan su distribución con esta actividad. El impacto común es la disminución del hábitat que puede derivar en la interrupción de los ciclos de vida y en el aislamiento o división de poblaciones. En general, las especies diádromas son las más afectadas. Mientras en el tramo crítico las especies bentónicas con cuidado parental son las más impactadas, además de varias especies costeras. Todavía existen incógnitas respecto a especies con una estrategia periódica.

Los resultados obtenidos son un primer abordaje de la situación y no se pueden hacer generalizaciones debido a la gran cantidad de variables y sus interacciones. Incorporar información sobre otras represas, así como incluir otros factores físicos y generar información relativa al uso de hábitat y necesidades específicas de cada especie son el siguiente paso a seguir en torno a la restauración de la conectividad.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Marco Teórico

Ecología de ríos prístinos

El agua dulce del mundo se encuentra en forma subterránea, congelada o en ambientes superficiales. Estos últimos, contienen únicamente cerca del 0.3 % del total y esta a su vez se encuentra distribuida en distintos ecosistemas. Únicamente el 1.5% de este 0.3% se encuentra en los ríos (Kalff, 2002).

Tradicionalmente y desde el punto de vista ecológico, los ríos son descritos como un ecosistema continuo (Vannote *et al.*, 1980). Las características físicas en estos ambientes presentan un cambio gradual desde las partes altas hasta las partes bajas de las cuencas. Para los organismos esto implica un cambio sucesivo en las fuentes predominantes de energía a lo largo del ecosistema. Según esto, en las partes altas la fuente de energía predominante son los insumos externos que provienen de la vegetación ribereña. Mientras que en las partes medias la producción primaria dentro del río es la principal fuente de energía. Esto conlleva cambios progresivos en las comunidades biológicas, reflejados en la abundancia, la composición de especies y los grupos funcionales dominantes.

El flujo de energía en este continuo se caracterizó como una “Espirale de Recursos” por Newbold y colaboradores (1982). Según esto, los recursos no fluyen libremente desde las partes altas hasta las partes bajas, sino que son almacenados periódicamente en los organismos, los detritos y los desechos. Una vez que los materiales son liberados por descomposición, son transportados en dirección aguas abajo hasta que son reincorporados nuevamente en la dinámica trófica.

Posteriormente, también se evidenció el papel que tienen los “Pulsos de Inundación” en los grandes ríos y como su efecto fue omitido por el continuo riverino (Junk *et al.* 1989). En las partes bajas, estos eventos permiten el ingreso de nutrientes desde los terrenos inundables y debido al consumo previo y constante que se da en las zonas altas e intermedias de los ríos, los insumos importados son la principal fuente de energía en estos sitios.

Stanford y Ward (1993) reconocieron la importancia que tienen las interacciones entre el flujo superficial y los acuíferos subterráneos. Las interacciones incluyen el uso de los intersticios por parte de los macroinvertebrados, participación activa de las bacterias y de las plantas en la dinámica química del agua y la mezcla de aguas en espacios físicos y temporales variables a través de un “Corredor Hiporreico”. Esta definición también vincula directamente los procesos que suceden en las cuencas con los ríos directamente a través de la escorrentía subterránea. Según lo mencionado hasta ahora, los ríos son ambientes con tres dimensiones espaciales y una temporal. El eje longitudinal desde la cabecera hasta la desembocadura, el eje horizontal implicando las conexiones horizontales con la cuenca, el eje vertical tomando en cuenta las interacciones con el agua subterránea y el eje temporal que se sobrepone e influencia la dinámica de los ejes espaciales (Ward, 1989).

La teoría del “Continuo Riverino” (Vannote *et al.*, 1980) supone un cambio gradual en la abundancia de las especies según su ecología trófica. Sin embargo, Statzner y Higler (1986) consideraron que las características “Hidráulicas del Río” como: la velocidad de la corriente, la profundidad o el tipo de sustrato, entre otras variables que están relacionadas con el flujo, son los factores más importantes determinando las comunidades bénticas. Ya que donde se observan cambios en las “hidráulicas del río” se observan cambios en la composición de especies. De esta manera se empezó a reconocer que dentro del continuo longitudinal existe una “Heterogeneidad Espacial de Parches” a la cual los organismos también responden (Pringle *et al.* 1988).

Pringle y colaboradores (1988) definieron los parches con un enfoque práctico. Este planteamiento es conveniente porque permite que la escala de trabajo pueda adaptarse a las necesidades de la pregunta abordada. Algunos de los factores que se deben tomar en cuenta para definir los parches según los autores son: el tamaño y su distribución espacial en el ecosistema, la dinámica entre ellos, los diferentes tipos posibles, la duración temporal y los mecanismos que influyen en la formación del mismo. De manera similar, Townsend (1989) también evidenció esta heterogeneidad espacial. Además, señaló que para mantener la diversidad en estas comunidades bióticas, los disturbios o cambios en el ecosistema físico y los eventos de recolonización tienen mayor preponderancia que las interacciones tróficas. Esto es congruente con lo que establece la teoría del “disturbio intermedio” (Hutchinson,

1953; Conell, 1978), donde los valores más altos de diversidad se asocian a la ocurrencias de disturbios de intensidades intermedias, debido a la presencia de especies que colonizan rápidamente y otras que se logren establecer y mantenerse entre los disturbios. Como consecuencia de esto, en estos ecosistemas existe una baja o poca sucesión temporal de la comunidad (Townsend. 1989).

Dados los atributos señalados hasta ahora correspondientes a la ecología de los ríos y tomando en cuenta que las referencias citadas son las conclusiones a las que se llegó después de muchas pruebas acumuladas. No es de extrañar que simultáneamente se desarrollara otro punto de vista, donde los ríos no fueran vistos como un modelo linear sino más bien como un modelo jerárquico. Frissel y colaboradores (1986) propusieron una caracterización donde las escalas varían tanto espacialmente como temporalmente. Las categorías más amplias pueden influir en las categorías más bajas ya que se encuentran espacialmente anidadas. La ventaja de este enfoque es que incluye los procesos naturales de la cuenca y su influencia en los ríos y las diferentes subdivisiones: segmentos, a una escala espacial de 10^2 metros de longitud y una escala temporal entre 10^4 y 10^3 años, tramos (10 m, 10^2 -10 años), hábitats (1 m, 10-1 año(s)) y microhábitats en centímetros y meses.

En 1997, Poff y colaboradores propusieron que la variable ambiental “maestra” es el flujo de agua ya que moldea las características propias de un río, como por ejemplo las “hidráulicas de río” (Statzner & Higler, 1986) y permite a los organismos adaptarse a condiciones específicas. A nivel regional el tamaño del río, la variabilidad climatológica, geológica, topográfica y la cobertura forestal influyen el flujo. Estos aspectos afectan la vía que sigue el agua o el tiempo que dura en llegar al cauce de un río. Por esto caracterizan el flujo de cinco formas diferentes: la magnitud o cantidad de agua que pasa por un sitio en un tiempo dado, la frecuencia de flujos extremos, la duración de una “condición” de flujo, la predictibilidad de los eventos y la tasa de cambio o que tan rápidos son los cambios en el flujo. La variabilidad en estas cinco características crea y modifica los diferentes microambientes de un río, dando lugar a múltiples estrategias y la diferenciación en el uso de hábitat por parte de los organismos.

Durante la década de los años 2000, se propusieron modelos que buscaban integrar los conceptos generados durante los años 80 y 90. En 2006, Thorp y colaboradores propusieron

el modelo más integrador hasta ahora. Ellos describen los ríos como un arreglo de parches hidrogeomórficos determinados por la geología y el clima de la cuenca. Estos parches son “zonas de procesos funcionales” moldeados por diferentes procesos fisicoquímicos que afectan la estructura y función del ecosistema y por tanto a la biota presente. Algunos tipos de parches pueden repetirse en diferentes posiciones longitudinales en la cuenca.

Una propuesta que surgió como consecuencia de la publicación del continuo riverino (Vannote *et al.* 1980) y el transporte de energía mediante la espiral de recursos (Newbold *et al.* 1982) fue el concepto de “discontinuidad en serie” (Ward & Stanford, 1983). Este trabajo predijo el efecto por debajo de las represas en el transporte de materia y energía, así como en factores bióticos y el cambio en el ecosistema según la ubicación de las represas sobre el eje longitudinal de la cuenca. Posteriormente, los mismos autores (Ward & Standford, 1995) ampliaron el concepto para incluir los efectos sobre las llanuras de inundación en las partes bajas de las cuencas. Si bien todavía se sigue comprobando la validez de algunas de las predicciones tanto en la dirección como en la magnitud (p. ej: Stanford & Ward, 2001; Ellis & Jones, 2014). Las predicciones hechas ponen en perspectiva que tanto el eje longitudinal como el eje horizontal, así como la calidad del hábitat y el flujo de agua, son los principales referentes teóricos para tomar en cuenta a la hora de abordar el tema de las represas y sus efectos ambientales.

Amenazas y Represas

Actualmente, una de las principales fuentes de presión es el cambio climático. Las consecuencias directas incluyen el aumento en las temperaturas de los cuerpos de agua, cambios en los patrones de precipitación y un incremento en la magnitud de eventos extremos. También existen consecuencias indirectas, producto de acciones para mantener los servicios ambientales obtenidos, como: el abastecimiento de agua potable y la generación de electricidad (Strayer & Dudgeon, 2010; Vörösmarty *et al.*, 2010).

Sin embargo el cambio climático no es la única fuente de presión. Desde la segunda mitad del siglo XX, las presiones antropogénicas como: la extracción de agua, la pesca, el número de especies invasoras y la construcción de grandes represas, han aumentado rápidamente (Strayer & Dudgeon, 2010). Algunos ejemplos de las consecuencias para la fauna incluyen:

estimaciones donde entre 10000 y 20000 especies de macroinvertebrados dulceacuícolas se han extinto o se encuentren en riesgo a nivel global (Strayer, 2006). Esto también se evidencia en zonas con alto desarrollo humano, donde es normal que más del 30% de las especies y sus poblaciones estén extintas o en riesgo (Strayer & Dudgeon, 2010).

En Norte América se calculó que la tasa de extinción para la fauna dulceacuícola durante el siglo XX fue de 0.5 % por década y se proyecta que de no tomarse medidas para la conservación, esta puede aumentar hasta el 3.7% durante el siglo XXI (Ricciardi & Rasmussen, 1999). Más específicamente, para los peces de esta región, entre 1890 y 1950, la tasa de extinción fue de 2.5 especies por década mientras que entre 1950 y 2010 fue de 7.5 (Burkhead, 2012). Esto es facilitado porque los organismos de los ecosistemas dulceacuícolas tienen una distribución espacial limitada, por lo que son muy sensibles a disturbios que pueden acabar con poblaciones locales o especies completas (Strayer, 2006). En los escenarios predictivos del año 2100, se estima que la fauna dulceacuícola y la fauna tropical serán las más amenazadas a nivel mundial (Sala *et al.*, 2000). Esto podría implicar que para el año 2070 se pierda entre un 4 y un 22% de la diversidad de peces dulceacuícolas (Xenopoulos *et al.*, 2005).

Según Vörösmarty y colaboradores (2010) la contaminación y el desarrollo de infraestructura para el aprovechamiento del recurso hídrico son las actividades que más afectan la fauna dulceacuícola. En esta última categoría, se destacan la densidad de represas y la fragmentación como los factores que más influyen negativamente. En el año 2000 la “Comisión Mundial de Represas” estimó que a nivel mundial y durante el siglo XX, se construyeron un total de 45000 “grandes represas”. Estas represas poseen alturas mayores a 15 m o una capacidad de almacenaje igual o mayor a los 3 millones de metros cúbicos (WCD, 2000). Posteriormente, Lehner y colaboradores (2011) con una base de datos de 7000 represas de este tipo, extrapolaron la existencia de más de 16 millones de represas a nivel mundial si se incluyen embalses con espejos de agua mayores a 100 m².

En un análisis por ecoregiones en todo el planeta, se estimó que aproximadamente la mitad de las 397 ecoregiones presentan grandes represas en alguno o varios de sus cinco cauces más importantes. Hay ecoregiones con más del 50% de estos cauces afectados por represas en todos los continentes (Liermann *et al.* 2012). De completarse los proyectos

propuestos hasta el año 2030, un 61% de los kilómetros de ríos o un 93% del flujo mundial de ríos se verán afectados por grandes represas. Estos valores y el grado de afectación pueden incrementarse si se toman en cuenta represas más pequeñas (Grill *et al.*, 2015).

Al ser sistemas jerarquizados, los ecosistemas lóticos son un continuo con factores entrelazados a diferentes escalas espaciales y temporales para la fauna dulceacuícola (Fausch *et al.*, 2002). Por lo tanto los organismos están expuestos a las alteraciones de manera directa o indirecta. La alteración de un parámetro puede afectar directamente a una especie, o dicha modificación puede a su vez, modificar un segundo parámetro que afecte a la misma especie indirectamente (McManamay *et al.*, 2015). De forma general, para los peces los mayores impactos por la actividad hidroeléctrica se dan aguas abajo de la represa ya que por encima influye más factores como el uso del suelo y las características físicas de la cuenca (Van Looy *et al.* 2014).

Las represas conllevan tres impactos generales. El primero es la alteración en la dinámica de flujo, el segundo es la alteración en la temperatura del agua y el tercero es la creación de una barrera para el desplazamiento de la fauna. La magnitud del impacto puede variar según el tamaño, el tipo de represa o su funcionamiento (Poff & Hart, 2002). Las represas que almacenan agua en el cauce pueden desplazar temporalmente el flujo y disminuir la variabilidad estacional. Por otra parte, las represas pequeñas ubicadas en cauces pequeños pueden retener la mayoría del flujo durante la época de caudales bajos, secando el cauce aguas abajo. Además, las represas que son utilizadas para generar electricidad bajo demanda provocan grandes cambios en el flujo en poco tiempo. Por último, las represas que desvían agua del cauce disminuyen el caudal en una sección del mismo (Poff & Hart, 2002; McManamay *et al.*, 2015).

En represas que almacenan aguas en el cauce, se da un cambio de hábitat tanto aguas arriba como aguas abajo de la represa. Por encima de la represa se pasa de un ambiente lótico a uno léntico, similar a un lago, aunque con un gradiente de características físico-químicas desde el río hasta la represa. Este gradiente se divide en tres secciones. La más cercana o sección rivereña presenta un cauce angosto, poca profundidad, bajas velocidades de flujo, transporte de sedimento fino, baja penetración de la luz, poca productividad primaria y suele mantener altos niveles de oxígeno. En la segunda sección o zona de transición, aumenta la

sedimentación, la penetración de luz y la productividad primaria, esta zona finaliza, cuando la productividad primaria iguala la demanda de oxígeno de los procesos de descomposición. La tercera sección o zona lacustre se comporta como un lago, ña carga de sedimentos es baja, la penetración de la luz es suficiente para que la productividad primaria sea mayor que la demanda de oxígeno por los procesos de descomposición y se puede dar una estratificación térmica de la columna de agua. Sin embargo, debido a la extracción del agua profunda hay una remoción de la capa fría y de los nutrientes que previene su acumulación (Thornton *et al.*, 1981).

Aguas abajo de la represa la modificación del flujo implica cambios en la geomorfología donde la atenuación de los flujos extremos lleva a una disminución de la erosión de partículas finas aguas abajo de la represa. Esto causa una simplificación y homogenización del cauce. Por otra parte, la disminución en la variabilidad de los flujos regulares permite una estabilización de las orillas y facilita la colonización por especies de plantas ribereñas. En otros casos, la captura del sedimento en la represa provoca que aguas abajo, el agua erosione con más fuerza el fondo del río. Esto provoca que aumente la profundidad y el sustrato predominante sea más grueso (Ligon *et al.*, 1995). A una escala mayor, la modificación de los patrones de flujo por represas grandes han llevado a la homogenización de flujos en cuencas con diferentes patrones estacionales y a la homogenización de los ambientes en dirección aguas abajo de las represas (Magilligan & Nislow, 2005; Graf, 2006; Poff *et al.*, 2007). También se ha propuesto que estas represas pueden favorecer la eutroficación de las zonas costeras y la disminución de la productividad secundaria en las zonas bajas de las cuencas (Freeman *et al.*, 2007).

El cambio en la estructura del ambiente provoca una respuesta en la fauna del río. En embalses grandes hay un aumento temporal en la diversidad y abundancia de la fauna debido a la incorporación de los nutrientes de las zonas inundadas en la cadena trófica (Thornton *et al.*, 1981; Lima *et al.*, 2016). Posteriormente y en un periodo menor a cinco años, una vez que estos recursos son consumidos y la producción primaria del lago se vuelve la principal fuente de energía, se da un cambio en la composición de especies y una disminución en la diversidad y la abundancia (Lima *et al.* 2016). La homogenización en las condiciones hidráulicas y estacionales también ha facilitado el establecimiento de especies invasoras y

puesto en riesgo a especies locales y endémicas, lo que ha conllevado a una homogenización de la fauna regionalmente (Bunn & Arthington, 2002; Poff *et al.*, 2007; Petesse & Petrere, 2012; Lima *et al.*, 2016). A nivel de especie se han documentado cambios en la morfología de las poblaciones de peces. La mayoría de estos cambios convergen en características morfológicas asociadas a ambientes lénticos, como cuerpos más profundos o bases de las aletas dorsal y anal más largas (Haas *et al.* 2010, Santos & Araujo 2014, Knoll 2015). Sin embargo, algunas diferencias morfológicas, como el tamaño de la cabeza o la posición de los ojos pueden deberse a una adaptación para responder a un cambio en la dieta de la especie provocado por el cambio de hábitat (Haas *et al.* 2010).

Como se mencionó anteriormente, el impacto en las variaciones de la temperatura también depende del tamaño, el tipo de represa y su funcionamiento. Como producto de la construcción de un embalse grande y después de 14 años de registrar la temperatura del agua, se determinó un aumento de la temperatura promedio, la disminución de los valores extremos estacionales, una reducción de la fluctuación diaria y una modificación temporal de las variaciones (Webb & Walling, 1996). En la mayoría de casos, los embalses grandes devuelven agua más fría que la del río donde la retornan. En un meta-análisis Haxton y Findlay (2008) concluyeron que esto tiene un efecto negativo en las comunidades de macroinvertebrados y peces. Además de una disminución general en la productividad de las comunidades aguas abajo. Sin embargo, no descartan que estos cambios también puedan estar influidos por los gases disueltos y los sedimentos provenientes del embalse.

Por otra parte, represas pequeñas tienden a aumentar la temperatura del agua por medio de dos mecanismos. En el primer mecanismo el agua es almacenada en embalses pequeños por lo que almacenan calor más rápidamente que embalses grandes. El segundo mecanismo actúa sobre el agua restante en el cauce, el agua extraída le resta “capacidad térmica” al flujo por lo que se calienta más rápidamente (Olden & Naiman, 2010). En zonas templadas, especies que prefieren aguas frías como: *Salmo trutta*, *Salvelinus fontinalis* y *Cottus cognatus*, un aumento de 2.7 °C tiene efectos negativos sobre la abundancia durante el verano (Lessard & Hayes, 2003). Además, tienen un efecto negativo en el reclutamiento de las poblaciones de salmones ya que disminuye la ventana temporal que las larvas utilizan para llegar al mar (Marschall *et al.*, 2011). En California, también se ha registrado que un aumento

en la temperatura facilitó la colonización por especies invasoras y aisló grupos de especies locales (Marchetti & Moyle, 2001).

El impacto en las variaciones de la temperatura ha mostrado efectos análogos a los cambios en el flujo. Por esto el enfoque que se debe tomar también gira en torno a la magnitud, la frecuencia, la duración, el “momento del año” y la velocidad de cambio de temperatura. Estos cambios conllevan una degradación en la calidad del agua para el ecosistema y por lo tanto se señala que el manejo del flujo y la temperatura debe realizarse de manera conjunta (Olden & Naiman, 2010). Cabe resaltar que la mayoría de estas investigaciones se han hecho en zonas templadas por lo que algunos de sus efectos parecen poco probable en los trópicos, especialmente por la ausencia de especies nativas que prefieran aguas frías. Sin embargo, se ha demostrado la relación que existe entre la temperatura y factores como la productividad general del río (Haxton & Findlay, 2008), la capacidad de nado de los peces (Videler, 1993), el metabolismo de los peces, incluyendo el desarrollo de los huevos y alevines (Bone & Moore, 2003) por lo que no se puede descartar consecuencias en otras áreas menos investigadas hasta ahora.

En los casos donde se desvía temporalmente agua del cauce o se genera bajo demanda, se afecta más a especies que se alimentan en el bentos debido a una disminución de los macroinvertebrados (Haxton & Findlay, 2008; Gandini *et al.* 2014) y las especies que prefieren hábitats con corrientes rápidas son reemplazadas por especies generalistas (Haxton & Findlay, 2008). La extracción del agua puede crear pozas aisladas y esto puede producir cambios en la dieta de las especies que permanecen en este tramo (Christian 2012). También se ha intentado clasificar el impacto según atributos de la historia natural de las especies utilizando las estrategias de vida (Anderson *et al.* 2006a, Mims & Olden 2012) o el tipo de puesta reproductiva (McManamay *et al.* 2015).

El tercer impacto general de las represas es la fragmentación del hábitat. La conectividad longitudinal en los sistemas lóticos se mantiene por el flujo continuo de agua (Wiens, 2002) y una barrera obstruye la principal y casi única vía de paso debido a la falta de rutas alternas (Fullerton *et al.* 2010). La pérdida de conectividad afecta la diversidad de peces negativamente (Bunn & Arthington, 2002). Sin embargo, el impacto es relativo a las necesidades específicas de cada especie. Si en el parche por encima de la represa una especie

no puede completar su ciclo de vida, por ejemplo las especies diádromas, el efecto de la represa sería el equivalente a la pérdida de hábitat. En caso de que pueda existir una o varias poblaciones de la especie por encima de la represa, el efecto sería el equivalente a la fragmentación. Por lo tanto, en términos de conservación, los efectos para la fauna por la pérdida de hábitat son más inmediatos y de mayor magnitud que los efectos de la fragmentación (Fahrig, 2003).

Desde el punto de vista genético, la fragmentación del hábitat implica un incremento del riesgo para la extinción de poblaciones o especies. La fragmentación puede implicar una progenie con menos “vitalidad” por depresión endogámica, o un incremento en la mortalidad por una alta homocigostidad de alelos deletorios, o la inviabilidad de la progenie después de algunas generaciones por altos niveles de endogamia (Lande, 1988). Reed & Frankham (2003) encontraron en un meta-análisis de 34 estudios una relación positiva entre medidas correlacionadas como la variabilidad genética, la heterozigosidad o el tamaño de la población y el “fitness” de las poblaciones. El porcentaje de la variabilidad explicada por estas variables en el “fitness” de la especie fue entre el 15 y el 20%. El estudio concluye que tanto el “fitness” y la adaptabilidad futura es reducida en poblaciones pequeñas cuando se compara con poblaciones grandes. Posteriormente, Frankham (2005) cuantificó que el efecto de la depresión endogámica implica un aumento del 26% en el riesgo de extinción de especies, y una reducción del tiempo esperado entre un 25 y un 31%. Según el mismo autor, la depresión endogámica tiene un impacto inmediato en las poblaciones mientras que la pérdida de diversidad genética tiene un efecto a largo plazo.

El aislamiento reproductivo provocado por la fragmentación ya ha sido demostrado en ambientes lóticos, tanto por la topología natural de las cuencas como por las represas (Wofford *et al.*, 2005; Garner *et al.*, 2013; Gouskov *et al.*, 2016). Según su ubicación en la cuenca, barreras como las represas hidroeléctricas, se convierten en un obstáculo específico a cada especie, conforme a su historia natural, su habilidad de nado y probabilidad relativa de superarla (Cote *et al.*, 2009; Cooney & Kwak, 2013).

Simultáneamente y desde el punto de vista ecológico, la fragmentación también puede desencadenar el efecto “Allee”, donde una población con bajo número de individuos o una baja densidad presenta una viabilidad reducida por la pérdida de ventajas obtenidas por la

presencia de un mayor número de conspecíficos. Además, el efecto de borde y la pérdida de la calidad de hábitat asociada, así como el surgimiento de una barrera para el desplazamiento, también afectan negativamente a las especies. Factores como el tamaño del parche mínimo para evitar el efecto “Allee” y el desplazamiento por las especies debido al cambio climático aumentan el tamaño mínimo de área necesaria para la conservación de las especies. Por otra parte, la tasa de sobrevivencia y la reproducción, así como la dispersión no aleatoria, reducen el tamaño mínimo necesario. En especies migratorias estos factores interactúan ya que ocupan hábitats diferentes separados por largas distancias (Lande, 1988; Stephens *et al.* 1999).

La conectividad y la calidad del hábitat, así como los impactos genéticos deben ser considerados para desarrollar medidas efectivas de conservación. De lo contrario, los riesgos de extinción pueden ser subestimados, se puede dar un mal diseño de estrategias de conservación y recuperación, así como diagnósticos erróneos de poblaciones fragmentadas (Wiens, 2002; Frankham, 2005).

Históricamente, los esfuerzos de conservación no tuvieron como prioridad los hábitats dulceacuícolas. En Estados Unidos, el establecimiento de zonas protegidas en función de la biodiversidad terrestre, provocó que muchas especies dulceacuícolas no se encuentren representadas en esos sitios (Lawrence *et al.*, 2011). Sin embargo, este rezago se ha venido corrigiendo y se han propuesto oportunidades para favorecer la conservación de estos ecosistemas (Abell *et al.*, 2007, Adams *et al.*, 2015). La implementación de nuevos enfoques como las técnicas gráficas y medidas de centralidad brindan nuevas oportunidades en la identificación de sectores críticos para la conservación (Erős *et al.*, 2011; Segurado *et al.*, 2013). Algunas medidas prácticas para enfrentar la fragmentación del hábitat y pérdida de conectividad incluyen la remoción de represas o la creación de estructuras que faciliten el paso de los peces en dirección aguas arriba o aguas abajo, ya que una adecuada conectividad en sistemas dendríticos, como los ríos en las cuencas, permite la recolonización desde diversos puntos y las poblaciones tengan una mayor resiliencia (Fagan, 2002).

Según la Asociación de Ríos Americanos (American Rivers, www.americanrivers.org/), en Estados Unidos, desde 1999 se han removido 778 represas, 62 durante el 2015. Esta tendencia ha sido apoyada por movimientos civiles locales, impulsados por el término de la

vida útil de las represas y la restauración ecológica. Otras razones que también han incentivado este movimiento incluyen el alto costo económico de los pasos para peces (Pringle *et al.*, 2000), la dificultad de adaptarlos en represas ya existentes (F.A.O., 2002) y la variabilidad de los resultados obtenidos en su funcionamiento (Oldani *et al.*, 2007; Bunt *et al.*, 2012).

Peces dulceacuícolas.

Los peces dulceacuícolas representan cerca del 43% de todo los peces del planeta (Nelson, 2006). La región donde se encuentra la mayor diversidad es el neotrópico, con más de 4500 especies descritas aunque se estima que el número final puede rondar las 8000 especies (Levêque *et al.* 2008). Además cuenta con altos niveles de endemismo, solo en el Amazonas se estima que hay más de 800 especies endémicas (Brosse *et al.* 2013). Los cinco grupos más diversos en el neotrópico son Characiformes, Siluriformes, Gymnotiformes, Cyprinodontiformes y cíclidos (Levêque *et al.* 2008).

Las comunidades de peces neotropicales se estructuran en espacios limitados y cortos periodos de tiempo debido a su alta movilidad. Estos movimientos pueden responder a condiciones fisicoquímicas del agua, eventos reproductivos, dispersión, o a la búsqueda de recursos para la alimentación o de refugio ante depredadores (Lowe-McConnell, 1987).

Tradicionalmente se ha hecho más énfasis en los desplazamientos entre diferentes hábitats, destacando los que se hacen entre agua dulce y ambientes marinos. Por esto, los casos más reconocidos son los casos de especies anádromas, catádromas o anfidromas (McDowall, 1997) y en menor medida los movimientos dentro de los mismos ambientes, aunque los grandes desplazamientos de algunas especies también han llamado la atención.

Lucas y Baras (2003) realizaron una extensa revisión de los movimientos realizados por peces de agua dulce a nivel mundial. Parte de los objetivos de los autores era destacar que la fauna dulceacuícola son organismos que se desplazan y que estos desplazamientos tienen una gran variabilidad y motivos. Algunos de los grupos mencionados incluyen grupos con representantes en el país como las familias Characidae, Cichlidae y Lepisosteidae que realizan movimientos laterales, ya sea a ríos tributarios o a zonas de inundación. Los Characiformes y Siluriformes realizan movimientos longitudinales. Las familias Anguillidae,

Eleotridae, Gobiidae y Mugilidae poseen ciclos diádromos. Algunos Gymnotiformes realizan movimientos estacionales, mientras que especies de familias costeras como Lutjanidae o Belonidae entran a los ríos temporalmente mientras son juveniles o se mantienen en un desplazamiento constante entre ambos ambientes.

En este mismo sentido Radinger y Wolter (2014) realizaron un meta-análisis de los estudios de captura y recaptura donde los desplazamientos no responden a migraciones reproductivas. Determinaron que factores como la longitud del pez, orden del río, ancho, el flujo promedio y el radio de la aleta caudal están relacionados positivamente con la capacidad de movilidad. El factor que más explica la capacidad de movilidad es la longitud del pez, aunque como ellos mismos señalan existen contradicciones en la literatura. El valor umbral de 42.5 cm de longitud total es en el que proporcionalmente un pez de menor tamaño se desplaza una mayor distancia que un pez de mayor tamaño. También determinaron que el 30% de los miembros de una población representan el componente móvil promedio y su desplazamiento de dispersión promedio es 361.7 m, 14 veces la capacidad de movimiento del rango de hogar o estacionario.

Por último, Makrakis y colaboradores (2012) en el cauce del Paraná en Brasil, marcaron individuos de 18 especies “periódicas”. El estudio se realizó en una sección de casi 1400 km de longitud con tres embalses con pasos para peces. Utilizando un análisis de conglomerados en las 11 especies donde tuvieron más de 10 recapturas proponen la existencia de cuatro patrones de desplazamiento. La primera estrategia se define por grandes desplazamientos longitudinales (>150 km) por las especies: *Leporinus elongatus* y *Hemisorubium platyrhinchos*. La segunda estrategia se basa en una mayoría de movimientos cortos longitudinales (~10 km) por las especies *Brycon orbignyanus* y *Schyzodon borellii*. En la tercera agrupación predominan los movimientos hacia tributarios o quedarse quietos y hay 3 especies *Pterodoras granulosus*, *Piaractus mesopotamicus* y *Pseudoplatystoma corruscans*. En el cuarto grupo también predominan los movimientos longitudinales pero mayoritariamente hacia aguas abajo por las especies: *Salminus brasiliensis*, *Pinirampus pirirampu*, *Pimelodus maculatus*, *Prochilodus lineatus*. Una de las conclusiones más importantes es que por encima de las represas quedan secciones suficientemente largas para mantener poblaciones viables y que los tributarios que llegan a los embalses proveen

territorios para reproducción y cría para algunas de estas especies. Se menciona que en otro estudio, las migraciones de varias de estas especies eran más cortas debido a que los hábitats de reproducción y alimentación se encontraban a menos de 100 km.

Para una conservación efectiva se debe tomar en cuenta que muchas especies realizan diferentes tipos de desplazamiento (Lucas & Baras, 2003). Pese a que se ha reportado que muchas especies realizan migraciones puede ser que no todos los individuos o poblaciones lo hagan (Makrakis *et al.*, 2012; Radinger & Wolter, 2014). El tomar en cuenta esta variabilidad permitirá enfocar de una mejor manera las estrategias de conservación y las consecuencias de la pérdida de hábitat y la fragmentación.

1.2 Antecedentes

Según documentos divulgativos del Instituto Costarricense de Electricidad (I.C.E.), en Costa Rica se ha explotado la energía hidroeléctrica desde finales del siglo XIX y antes de 1990 funcionaron hasta 19 plantas hidroeléctricas, aunque algunas ya no lo hacen. A mediados de esa década se permitió la inversión mixta entre el sector público y privado lo que incrementó la tasa de construcción de proyectos, esto permitió la construcción de 30 represas en el periodo 1992-2006 y se plantearon al menos otros 30 proyectos (Anderson *et al.*, 2006b). Esto dio como resultado que actualmente un 65% de la energía eléctrica se genere a partir de represas hidroeléctricas (Blanco, 2012). Asimismo, recientemente se aprobó una modificación al proyecto de ley 7200 que aumenta el porcentaje que el Estado puede comprar a generadores privados así como el tamaño máximo de estos proyectos, lo que sugiere que el impacto por esta actividad continuará en aumento. Para el periodo 2012-2020 se planea la construcción de 18 proyectos hidroeléctricos nuevos (Orozco *et al.*, 2012) para responder al crecimiento anual promedio del 4.6% en la demanda eléctrica (Orozco-Canosa y Salazar-Badilla, 2011).

En Costa Rica recientemente se han publicado varios trabajos concernientes a las represas y su efecto. Anderson y colaboradores (2006b) trataron el tema para la región Mesoamericana, enfocándose principalmente en Costa Rica. Este trabajo describe el desarrollo histórico de las represas en el país, los beneficios de su uso y las consecuencias ecológicas que han acarreado. Entre estas últimas se mencionan: el aislamiento de las zonas

río arriba de las represas; el cambio en los ecosistemas y de sus propiedades físico-químicas; así como el efecto acumulativo de varios proyectos en una misma cuenca. Los autores recomiendan la conservación de cuencas enteras sin represas, medir el efecto acumulativo de varios proyectos, desarrollar métodos para la estimación de caudales ambientales y mayor investigación sobre las consecuencias ecológicas y para el desarrollo de tecnologías más amigables con el medio ambiente.

Anderson y colaboradores (2006a) también comprobaron el cambio en la composición de especies provocado por la planta hidroeléctrica “Doña Julia”. Esta es una planta que desvía el agua de dos cauces mediante presas menores a 10 m de alto y almacena el agua para generar electricidad a las horas de mayor demanda. Los resultados obtenidos demuestran que la diversidad en las pozas presenta una relación positiva con la distancia aguas abajo de las represas y señalan que a partir de la unión de un cauce al segmento con caudal reducido se empiezan a registrar especies ausentes hasta ese punto desde el sitio de presa.

Además, utilizando la clasificación según las historias de vida, propuesta por Winemiller (1995), se observan algunos patrones en las respuestas de las diferentes especies. Las especies “oportunistas” como: *Poecilia gillii*, *Rhamdia nicaraguensis* y *R. laticauda*, *Astyanax aeneus*, *Bryconamericus scleroparius*, *Gobiesox nudus* y *Priapichthys annectens* tienen abundancias muy altas inmediatamente aguas abajo de las represas y conforme aumenta la distancia desde las represas se mezclan con especies “equilibristas”, en este caso especies de la familia Cichlidae: *Amphilophus alfari*, *Cryptoheros septemfasciatus*, *Amatitlania nigrofasciata*, *Parachromis dovii* y *Tomocichla tuba*. Al registrar solo una especie “periódica”, *Agonostomus monticola*, que además es diádroma, no se presentan generalizaciones respecto a esta estrategia de vida.

Posteriormente, Anderson y compañeros (2008) cuantificaron la fragmentación del Río Sarapiquí debido al abundante número de proyectos hidroeléctricos ubicados en su cuenca. Destacan que la fragmentación se da por dos razones, la presencia de la barrera física (la represa) y la disminución en el caudal entre la represa y la casa de máquinas. Los resultados indican que más de 440 km de río se encuentran por encima de alguna represa lo cual es el equivalente a un 13.5% de la longitud total de cauces en la cuenca. La mayoría de las represas se encuentran en ríos de cabecera. El análisis profundizó mayoritariamente en las zonas de

vida afectadas e impactos generales en la cuenca y la recomendación de construir nuevos plantass en cauces ya alterados.

Por otra parte, se encuentran diversos trabajos que diagnosticaron la distribución altitudinal de la ictiofauna en cuencas sin represas en Costa Rica. Ambas cuencas se encuentran en el Caribe y corresponden al Río Pacuare (Picado-Barboza, 2008) y al Río Sixaola (Lorion *et al.*, 2011). Además existe un estudio de la ictiofauna en la cuenca del Río Arenal y Bebedero previo a la construcción del Embalse Arenal y el proyecto de riego asociado a las aguas trasvasadas hacia la vertiente Pacífica (Bussing y López, 1977). La importancia de estos estudios es que pueden utilizarse como línea base para hacer comparaciones y medir la efectividad de los esfuerzos realizados en la conservación y restauración de la conectividad a lo largo de toda la cuenca y no solo localmente (Pringle *et al.*, 2000; Oldani *et al.*, 2007).

En la ictiofauna costarricense se tienen pocos registros de desplazamientos. En el río Tempisque se registró el desplazamiento estacional de *A. aeneus* en dirección aguas arriba dos semanas después de la finalización de la estación lluviosa. Se ofrecen estimaciones relativas de la abundancia, donde se pueden capturar hasta 2500 individuos con una pasada de una red de mano cada dos o tres minutos. En este sitio se acumulan los individuos debido a la presencia de pequeños saltos de agua que dificultan el desplazamiento río arriba. La autora hipotetiza que este desplazamiento se debe para buscar el aprovechamiento del aumento en la vegetación acuática en las partes altas durante la estación seca. Los pescadores locales también reportan un aumento simultaneo de bagres y roncadores, peces marinos, que probablemente se desplacen hasta este sitio para alimentarse de los individuos que no logran superar los obstáculos (López, 1978). Por otra parte, en la cuenca del Río Térraba, Ribeiro y Umaña (2010), señalan la importancia de la conexión entre el cauce principal y los cauces secundarios para la sobrevivencia y el reclutamiento de las especies *Brycon behrae* y *Agonostomus monticola*. Los juveniles se desplazan a los cauces secundarios para utilizarlos como refugios durante los periodos de altos flujos buscando características físico-químicas específicas del agua, así como refugio ante los depredadores de mayor tamaño. Por otra parte, existen observaciones que sugieren que especies de las familias Gobiidae y Mugilidae hacen desplazamientos entre el mar y los ríos para completar sus ciclos de vida (Bussing, 2002).

En resumen, se han desarrollado pocos trabajos para caracterizar el estado actual de la ictiofauna a pesar que se conoce el riesgo latente. En la ictiofauna local se estima que existen cerca de 24 especies endémicas, así como otras 20 especies con una alta movilidad que podrían estar en riesgo por la construcción de represas (Bussing, 2002). Esto representaría que cerca del 20 % las especies de peces que utilizan los ecosistemas dulceacuícolas del país sean altamente sensibles a los efectos que tienen las represas.

1.3 Justificación

Actualmente, en Costa Rica no se cuenta con la suficiente información para la toma de decisiones en conservación y restauración en torno a la conectividad de los ríos. La cuantificación del área fragmentada permitirá crear un punto de partida para definir estrategias y prioridades de conservación para enfrentar el proceso de fragmentación en los ríos del país, dado el incremento en la demanda eléctrica y los nuevos proyectos hidroeléctricos planeados.

2. HIPÓTESIS

La fragmentación de las cuencas debido a las represas hidroeléctricas influye en la distribución teórica de las especies de peces dulceacuícolas en Costa Rica.

3. OBJETIVO GENERAL

Estimar el grado de fragmentación longitudinal en los ríos de Costa Rica por represas y su impacto potencial en la ictiofauna.

3.1 Objetivos específicos

1. Determinar el grado de fragmentación de los ríos por represas en todo el país.
 - i. Los resultados esperados son mapas de las cuencas y la cuantificación de la fragmentación de los ríos con plantas hidroeléctricas en el país.
2. Identificación de especies “sombriilla” para enfocar esfuerzos de conservación.

- i. Los resultados esperados son listas de especies que se encuentren en riesgo por la fragmentación de los ríos según la provincia íctica y la cuenca.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

Se elaboró una lista de las plantas hidroeléctricas que se encuentran en funcionamiento en el país, recopilando la posición geográfica de los sitios de presa (o tomas de agua) y de los sitios de retorno del agua al cauce natural del río. Se utilizó la capa “Ríos 1:50000” y el raster del “Modelo de Elevación Digital 10m” (DEM) del Atlas Digital de Costa Rica 2014 © producido por el Instituto Tecnológico de Costa Rica como insumos básicos. Para obtener las diferentes métricas de “Fragmentación”, “Destino del agua” y la “Caracterización del tramo crítico” se utilizó el programa ARCGIS 10.1 (ESRI, Redlands, CA). Esta información se ordenó de acuerdo con las provincias ictiológicas (Smith & Bemingham, 2005) y las cuencas definidas en Bussing (2002) y Ángulo *et al.* (2013) (Fig. 1).

Fragmentación

Para identificar los segmentos afectados por la presencia de plantas hidroeléctricas y cuantificar el hábitat fragmentado se obtuvo el segmento altitudinal donde se desarrolla cada proyecto y se cuantificó la longitud de cauces y el área de drenaje por encima de los sitios de retorno y los sitios de represa.

Altura del sitio: Utilizando el “DEM” y la herramienta “Extract Value to Point” del paquete “Spatial Analyst Tool” se obtuvo la altura (m.s.n.m.) a la que se encuentran las represas y los retornos.

Longitud de cauces (LC): Se seleccionaron los ríos de la capa “Ríos 1:50000” que se encuentran por encima de los sitios de represa y los sitios de retorno y se cuantificó la longitud de cauces (km). Sin embargo, en la literatura se han señalado inconvenientes al utilizar únicamente la longitud de los cauces como medida de la fragmentación.

Uno de los principales inconvenientes que se ha señalado, es que el valor obtenido depende de la resolución de los mapas utilizados y en la mayoría de casos suele no ser suficiente para mostrar los ríos de cabecera, de orden uno, dos, o tres, según la clasificación de Strahler (1952), por lo cual estos ríos pueden no ser cuantificados por omisión. Esta

circunstancia hace que los valores obtenidos sean subestimaciones de los valores reales (Anderson *et al.*, 2008; Grill *et al.*, 2014).

Otra limitación encontrada al utilizar la capa “Ríos 1:50000” del Atlas Digital, es que los cauces anchos son representados mediante dos líneas, cada una representando una orilla del río, por lo que las mediciones de longitud son sobreestimadas. Además, esta capa fue creada en 2007 a partir de la digitalización de las hojas cartográficas 1:50000. Según el Instituto Geográfico Nacional “I.G.N.” (2012), la primera edición de las hojas cartográficas 1:50000 constituyó de 133 hojas y fue realizada entre 1955 y 1968. La segunda edición se desarrolló entre 1964 y 2004 y se produjeron 94 hojas en total es decir 39 hojas menos que en la primera edición, mientras que la tercera edición se produjo entre 1987 y 2005 y solo se produjeron 31 hojas. Al haber un desfase temporal y espacial entre las diferentes ediciones es probable que la longitud actual difiera al de la capa debido a que los ríos son ecosistemas dinámicos cuyo acomodo en el paisaje varía en el tiempo (Leopold *et al.*, 1964; Allan & Castillo, 2007).

También se ha señalado que las mediciones de longitud no deben ser utilizadas como una medida directa de conservación ya que no toma en cuenta las necesidades específicas de las especies, ni la discontinuidad de los microhabitats y por lo tanto tampoco la calidad del hábitat (Segurado *et al.*, 2013; Radinger & Wolter, 2015). Por estas razones también se cuantificó el área de drenaje como una medida indirecta y compensatoria de la longitud del cauce para la fragmentación.

Área de drenaje (AD): Se utilizó el “DEM” para calcular el área de drenaje (km²) hasta el sitio de presa y de retorno mediante el uso de las herramientas del paquete “Hidrology”. Primero se ejecutó la herramienta “Fill” para corregir celdas que representan sumideros del flujo (E.S.R.I., 2015). El producto obtenido fue utilizado como insumo para la herramienta “Flow Direction” en la que no se utilizó la opción para forzar que los flujos se dirijan hacia el exterior. Seguidamente se utilizó la herramienta “Flow Accumulation” que emplea como guía la dirección de flujo calculada anteriormente para modelar los cauces de los ríos. Por último, se buscó y se definió 4500 como el número acumulado de celdas necesarias para visualizar los cauces modelados de manera similar a los cauces representados en la capa “Ríos 1:50000”.

Una vez hecho esto, se utilizó la herramienta “Watershed” para delimitar el área de drenaje hasta el sitio de presa o retorno. Para asegurar la colocación del punto en el sitio por donde pasa el mayor flujo se utilizó los cauces modelados como referencia. Finalmente, el raster producido se convirtió a polígono utilizando el paquete “Conversion Tools” y se calculó el área.

Para disminuir las fuentes de incertidumbre y las limitaciones señaladas anteriormente respecto a la longitud de cauce, se realizaron correlaciones para evaluar la relación entre el área de cuenca y la longitud de cauces mediante el programa PAST (Hammer *et al.* 2001). En caso de que no se pudiera obtener una métrica para algún sitio por medición directa o modelaje no se incluyó en la regresión. Las mediciones realizadas en los diferentes sitios no cumplieron los supuestos de normalidad por lo que fueron evaluadas con una relación no paramétrica de Spearman-rs.

Valor relativo en la cuenca (VRC): Se calculó la proporción (%) que representa el área de drenaje y la longitud de cauces según la altura a la que se encuentra el punto de medición (ya sea presa o retorno) en la cuenca (Fig 2). Por ejemplo: si el punto de medición se encuentra a 85 m.s.n.m. se calculó el área de drenaje por encima de este punto y se calculó el área de toda la cuenca por encima de 85 m.s.n.m, posteriormente se dividió el primer número entre el segundo y se multiplicó por 100, de igual forma se hizo con la longitud de cauces. Para esto se utilizó el “DEM” y la herramienta “Contour with Barriers” del paquete “Surface”, la cual elabora un polígono limitado por el valor de altura especificado.

Este enfoque asume que los hábitats en los ríos son similares según la altitud y la región en la que se encuentran. Esta comparación da una idea del impacto en la disminución de acceso a los diferentes hábitats en la cuenca, sin la necesidad de clasificarlos específicamente.

La falta de un sistema de clasificación para cuerpos lóticos establecido y que sea práctico para el uso en manejo y conservación derivó en esta decisión. Por ejemplo: la clasificación de Strahler (1952) ampliamente utilizada en la literatura, describe el acomodo espacial de los cauces en una cuenca y brinda información relacionada con aspectos físicos de la cuenca, como el área de drenaje y la pendiente, pero no con características

climatológicas ni hidrológicas, factores que determinan la distribución y la abundancia de los organismos (Kalff, 2002). Además, en estas circunstancias la clasificación también depende del nivel de resolución de los mapas, por lo cual se hubiera asignado erróneamente los valores iniciales. Por otra parte, la clasificación propuesta por “The Nature Conservancy” (2009), para los cuerpos de agua dulce en Mesoamérica utiliza tres niveles de caracterización diferentes. Los resultados para Costa Rica, en el primer nivel indican que todos los cuerpos dulceacuícolas son “Tropical – Ríos costeros tropicales y subtropicales”, mientras que el nivel más detallado, utiliza seis factores con 38 categorías diferentes resultando en 16200 combinaciones posibles, de las cuales se encuentran entre 245 y 631 según la ecorregión en Costa Rica. Tanta variabilidad en el sistema final de clasificación no permite hacer generalizaciones fácilmente por lo que dificulta su uso.

Uso del agua

Se categorizó el uso del agua (*UA*) según el sitio de retorno respecto al sitio de toma y se identificaron cuatro posibles situaciones. Como se muestra en la (Fig. 3), el primer caso (1) es cuando el agua vuelve al mismo cauce de donde fue tomada. En el segundo caso (2), el agua regresa a un cauce diferente de donde fue tomada, pero este se encuentra menos de cinco uniones de cauces aguas abajo desde el sitio de presa dentro de la misma cuenca. El tercer caso (3), es similar al anterior, pero el agua retorna más de cinco uniones de cauces aguas abajo desde donde fue tomada. Por último, el cuarto caso (4) es cuando hay un trasvase de cuenca y el agua no vuelve a la cuenca original. La interpretación de menor a mayor impacto sigue el orden natural de las categorías.

Caracterización del tramo crítico

El tramo crítico corresponde al segmento del cauce que se encuentra entre el sitio de presa y el sitio de retorno. Según Anderson y colaboradores (2008) el efecto de fragmentación también puede darse por una disminución del flujo en el segmento de operación de las plantas hidroeléctricas. Esto conlleva la modificación en las condiciones de acceso para los hábitats por encima de este segmento. Además, la unión de un cauce en este segmento favorece la presencia de especies ausentes hasta ese punto y propicia la recuperación de la diversidad (Anderson *et al.* 2006a) por lo cual se decidió caracterizar este segmento.

Estado del cauce inmediato (ECI): se clasificó el primer cauce que se une aguas abajo del sitio de presa en el tramo crítico, de estar presente se clasificó de acuerdo a si fluye libre (L) o si se encuentra represado (R), de no haber cauce se clasificó como ausente (A). La situación que conlleva menos impacto es cuando el cauce se encuentra libre, seguido del estado represado y la peor situación es cuando no hay un cauce entre el sitio de presa y el sitio de retorno.

Fragmentación por flujo reducido (FFR): En el caso (1) de la sección “Uso del agua”, se cuantificó la longitud del segmento que va desde la represa hasta el sitio de retorno (km), a este tramo se le denominó “Tramo Crítico” (TC). En los casos (2) y (3) se definió el tramo crítico como la distancia desde el sitio de presa hasta la confluencia de los cauces de origen y receptores del agua. Posteriormente se midió la distancia denominada “Cauce aguas abajo” (CAB) que va desde la represa hasta el siguiente cauce en unirse en dirección aguas abajo según la capa ríos 1:50000. Si no hay un cauce que se une al cauce de origen previo a que se unan los cauces de origen y el cauce receptor se clasificó como “No Disponible (ND)”. La distancia medida se estandarizó sobre la longitud total del tramo crítico y se clasificó en “Lejos (LJ)” (<33%), “Medio (M)” (33%<x<66%) y “Cerca (C)” (>66%).

$$FFR = \frac{CAB (km)}{TC (km)} \times 100$$

Cuando el valor tiende a cero, significa que el siguiente cauce se une lejos de la presa. En estos casos y en los que no hay un cauce entre el sitio de presa y el sitio de retorno, el caudal ambiental es la principal o única fuente para mitigar el proceso de fragmentación por la falta de flujo. Cuando el valor tiende a 100, la mitigación inicia rápidamente después del sitio de presa. Por esto se consideró que el menor impacto se da cuando el cauce inmediato se encuentra “Cerca”, seguido de las condiciones “Medio” y “Lejos”. En el caso (3) también se calculó el porcentaje del área de drenaje por encima de la presa respecto al área de drenaje en el sitio previo a la confluencia de los cauces fuente y receptor (Fig 4), ya que en algunos casos la unión de los cauces de origen y receptores ocurren muy lejos aguas abajo y la presa se encuentra cerca de la cabecera y podría sobreestimarse el impacto de la misma.

Área de drenaje no represada (ADNR): Para complementar la medición anterior, se calculó la diferencia del área de drenaje entre el sitio de retorno (DR) y el sitio de presa (DP), se estandarizó según el área de drenaje del sitio de retorno (DR) y se clasificó en las categorías: “BF” (< 33%), “BF-DC” (33% < x < 66%) y “DC” (> 66%).

$$ADNR = \frac{DR(km^2) - DP(km^2)}{DR(km^2)} \times 100$$

Cuando el resultado tiende a cero quiere decir que poca área de drenaje por encima del retorno tiene una reducción en la accesibilidad por la disminución de caudal (DC) y la mayoría tiene una reducción por la presencia de la barrera física o presa (BF), casos opuestos cuando tiende a cien.

Relación con la fauna

Se contrastó la posición de las plantas hidroeléctricas con la distribución altitudinal de las especies según lo reportado en Ángulo *et al.* (2013). Las especies cuya distribución se traslapó con la posición de las plantas hidroeléctricas fueron clasificadas según la información de Bussing (2002) en las estrategias de vida: “oportunistas”(O), “equilibrista” (E) y “periódica” (P) (Winemiller, 1989; Winemiller & Rose, 1992; Winemiller, 1995). También se clasificaron en endémicas y diádromas según el enfoque utilizado por Liermann y colaboradores (2012), así mismo se identificaron las especies potádromas y periféricas.

De esta manera se puede tener una idea del impacto potencial relativo de cada proyecto hidroeléctrico en las especies de peces. Según lo explicado hasta ahora, una represa puede provocar una disminución del rango altitudinal de la distribución (1), una disminución del hábitat disponible (2) y el aislamiento de poblaciones (3).

Integración por cuenca

Los rangos altitudinales afectados se obtuvieron mediante la unión de los rangos de cada complejo en la misma cuenca, siempre y cuando existiera un traslape entre los mismos. Esto no implica que los rangos altitudinales afectados se encuentren en el mismo cauce de la cuenca.

Para calcular el “Valor Relativo en la Cuenca” (VRC %) se sumó la métrica respectiva, ya fuera en el sitio de presa o de retorno. Solo se sumaron las métricas de los primeros complejos en los cauces en dirección aguas abajo-aguas arriba y se estandarizó según la presa y el retorno a menor altitud en la cuenca. Así se evitó la suma de la misma longitud o la misma área más de una vez.

Para obtener la longitud total de tramos críticos se sumó los tramos críticos de los diferentes complejos, pero se tomó en cuenta su acomodo espacial para evitar sumar más de una vez un mismo segmento en caso de traslape entre diferentes tomas.

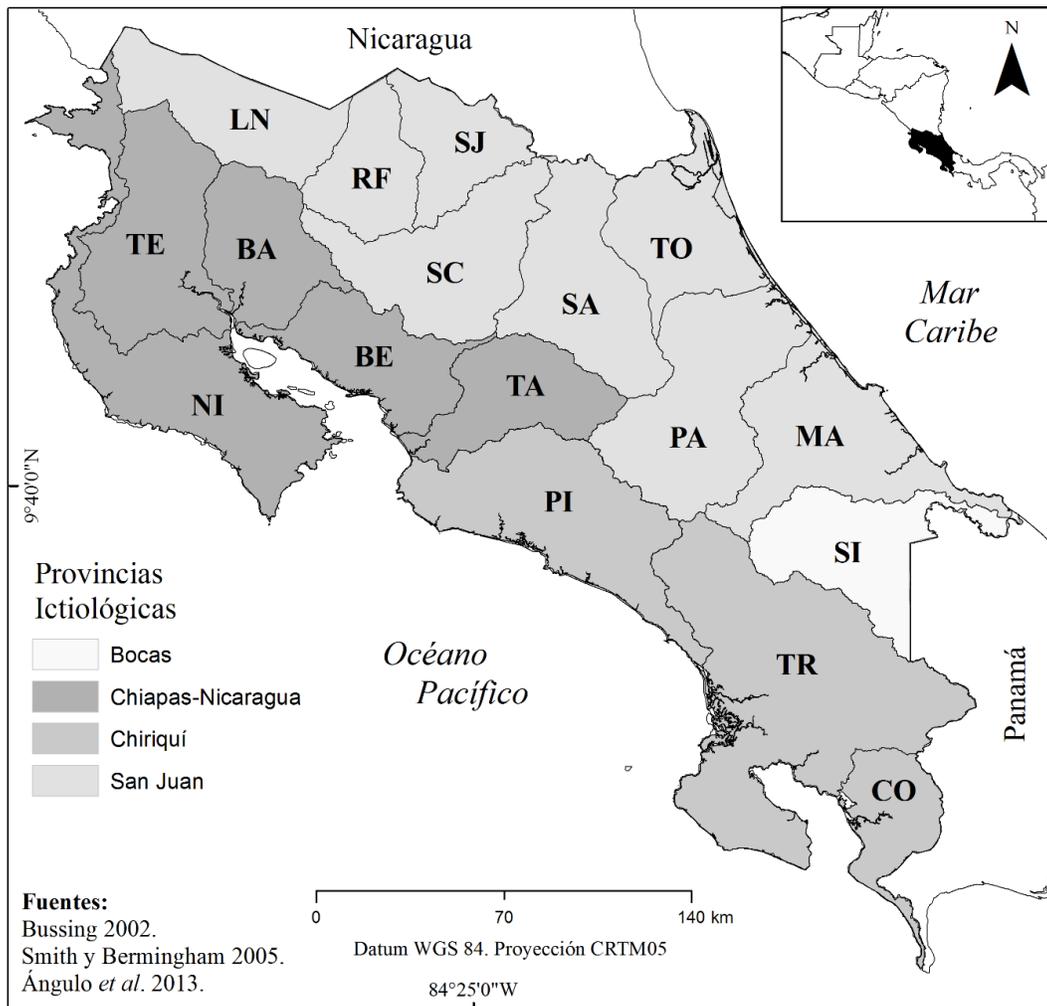


Figura 1. Provincias ictiológicas y cuencas en Costa Rica. Las cuencas son: Lago Nicaragua (LN), Río Frío (RF), San Juan (SJ), San Carlos (SC), Sarapiquí (SA), Tortuguero (TO), Parismina (PA), Matina (MA), Sixaola (SI), Nicoya (NI), Tempisque (TE), Barranca (BA), Bebedero (BE), Tárcoles (TA), Pirris (PI), Térraba (TR) y Coto (CO). Elaborado a partir de: Bussing (2002), Smith & Bermingham (2005) y Ángulo *et al.* (2013).

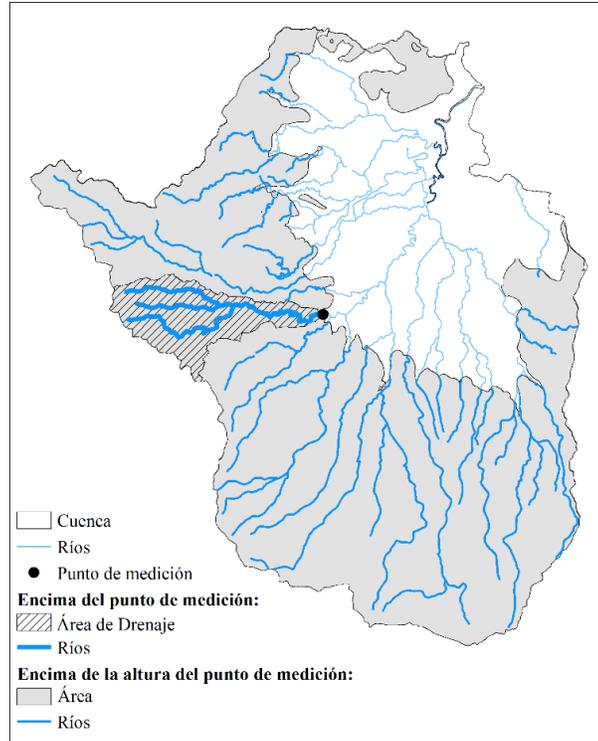


Figura 2. Diagrama del cálculo del valor relativo en la cuenca (VRC) del área de cuenca y la longitud de cauces relativo a la altura del punto de medición.

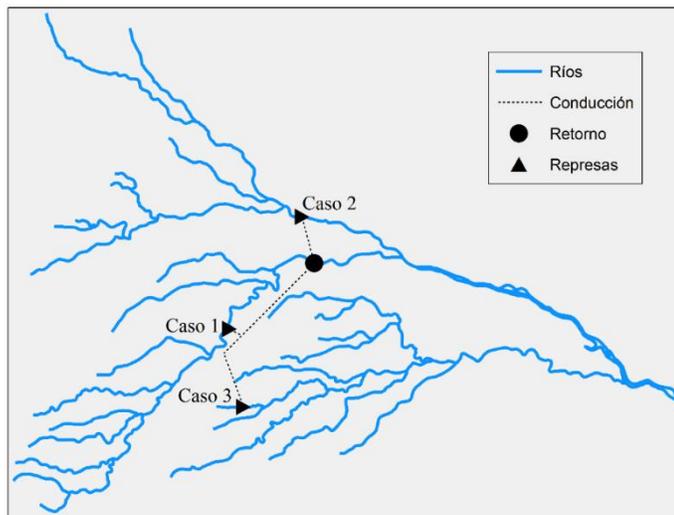


Figura 3. Tipos de casos identificados en el uso del agua según el cauce de procedencia y el cauce de retorno.

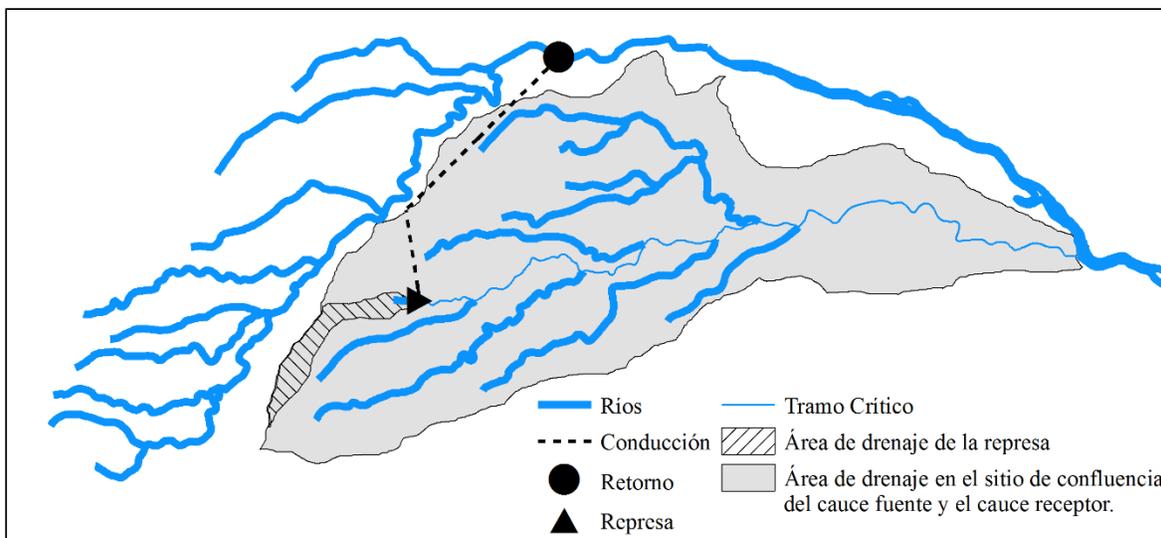


Figura 4. Esquema ejemplificando el cálculo porcentual (%) al que equivale el área de drenaje de la presa respecto al área de drenaje previo al sitio de confluencia de los cauces fuente y receptor.

5. RESULTADOS

En total se registraron 57 “complejos hidroeléctricos” en el país. La agrupación en un “complejo” se hizo cuando el agua retornada es inmediatamente capturada por otra planta hidroeléctrica. Estos complejos hidroeléctricos están conformados por 68 plantas generadoras (Cuadro 1). Algunos complejos están conformados por varias plantas en un acomodo “cascada”, por ejemplo los complejos: Avance, Puerto Escondido y Los Lotes (8); Poás I y II (15); Barro Morado I y II (24); Toro I, II y III (40); Caño Grande I, II y III (46); Chocosuela I, II, III (47); Rebeca I y II (54); y Carmen y Hospital (56), mientras que la mayoría están conformados por una sola planta hidroeléctrica. En algunos casos, pese a que espacialmente una planta se encuentra muy cerca de otra y podría interpretarse como un complejo en un acomodo cascada se decidió mantener en las plantas como complejos separados ya sea porque el tipo de presa o el funcionamiento pueden variar y por lo tanto también los impactos. Las plantas con mayor número de presas o tomas son Birrís III (26) y Cariblanco (33), con 8 y 5 respectivamente. En total se ubicaron 88 sitios de presa o tomas de agua correspondientes a 63 retornos. La información relativa a las plantas hidroeléctricas “El Embalse”, “La Lucha” y “ALTROJAS” no se pudo obtener por lo que se excluyen de todos los resultados y análisis. Tampoco se incluyeron los proyectos “Capulín-San Pablo”, “Chucás”, “Diquís”, “Reventazón”, ni las modificaciones a la planta de “Río Macho” porque se encuentran en diferentes etapas de desarrollo.

En cuanto a la medición correspondiente a cada complejo, los kilómetros de río por encima de las presas y los retornos de los complejos: Brasil I (10); Virilla (20-2) y Garita (20-3) del complejo Ventanas-Garita; la presa Reventazón (23-1); Cachí (27) y La Joya (28) se acercan o superan los 1000 km. Mientras que el valor relativo en la cuenca supera el 20 % en las presas y los retornos de: El Páramo (3), Brasil I (10), Virilla (20-2) y Garita (20-3), la presa Reventazón (23-1), Cachí (27), La Joya (28) y Eléctrica Tapezco (49).

De manera similar, la longitud de cauces por encima de los retornos correspondientes a las presas: Nuestro Amo (14) y los retornos de las presas Lajas (30-1) y Guayabo (30-3) del complejo Hidrolajas también es mayor a 1000 kilómetros. Por último, el valor relativo en la cuenca es mayor a 20% en las presas: Pirrís (1), Alberto Echandi (4), Cote (32) y Arenal (44)

y los retornos correspondientes a las presas: Nuestro Amo (14), Lajas (30-1), Guayabo (30-3), El General (38) y Quebrada Azul (53) (Cuadro 2).

También cabe mencionar los casos de la presa “Caño Negro” (22-3) y el complejo “Rebeca I y II” (54) como ejemplos de las consideraciones mencionadas en los materiales y métodos respecto a la longitud de cauces y las fuentes de incertidumbre. En el caso de la toma (22-3), la capa de Ríos 1:50000 se encuentra incompleta y el modelaje también resultó ineficiente. De manera similar el sitio de presa del complejo (54) se encuentra muy cercano a la cabecera en un cauce pequeño. Este cauce no aparece en la capa de Ríos 1:50000 y con el modelaje tampoco fue posible visualizar el mismo. Por estas razones, no se pudieron realizar los cálculos respectivos correspondientes al sitio de presa (54), ni tampoco al sitio de retorno de la presa (22-3), aunque en este caso se estimó la distancia del tramo crítico.

Por estas razones no se usaron estos puntos en las correlaciones respectivas al área de drenaje y la longitud de cauces. Tampoco se utilizó la información del retorno de los complejos Cote (32) y Arenal (44), en estos dos casos porque estos sitios se encuentran en una cuenca diferente al cauce de origen. Las correlaciones fueron altas y significativas (Cuadro III) por lo que se decidió enfocar el análisis en las áreas de drenaje.

En los sitios de presa el promedio general del área de drenaje es 110 km^2 , mientras que en los sitios de retorno el promedio es 297 km^2 . En ambos casos los valores oscilan entre menos de 1 km^2 y 1243 y 2062 km^2 respectivamente (Cuadro II y Fig. 5a, 5b). Por otra parte, el promedio del valor relativo en la cuenca de las presas es 8.0% y 15.3% en los retornos. Los complejos: El Páramo (3), Belén (9), Brasil (10), toma Ventanas (20-2) y toma Garita (20-3) del complejo Ventanas-Garita, Angostura (23), Cachí (27) y Reventazón (28) superan el 20% tanto en las presas como en los retornos, pero también hay otros complejos que superan este valor en alguno de los dos sitios (Cuadro II y Fig 5c, 5d).

Por otra parte, en cuanto al “uso del agua” se identificaron 16 trasvases. El más común fue el tipo “2”, seguido del “3” y el “4”, este último con dos casos, los complejos “Cote” (32) y “Arenal” (44). Por otra parte, se registraron siete casos “3”, en todos los casos la proporción del área sobre la presa representa menos de un 6% del área de drenaje previo al sitio de unión (Cuadro IV).

La única característica común a todos los complejos es la presencia de un tramo crítico entre la presa y el retorno, el cual en 15 casos supera los 10 km de longitud. Además, en 21 casos no se registró la unión de un cauce entre el sitio de presa y el sitio de retorno y en otros 24 casos el primer cauce que se une tiene a su vez una presa. En 16 de estos 24 casos, la unión se da en el tercio más lejano del tramo crítico respecto al sitio de presa y solo en tres casos se da en el tercio más cercano. Si se toma en cuenta el uso del agua y el tramo crítico, cabe resaltar que 19 proyectos presentan la configuración de menor impacto (1-L-C) y ninguno presenta la peor configuración (4-R). Por último, en 44 presas, la presa como barrera física representa un mayor obstáculo para la accesibilidad de la ictiofauna que los retornos y en 11 casos tanto la presa como el retorno representan obstáculos similares (Cuadro II).

Al integrar esta información por cuenca, se observa que la actividad se desarrolla en 10 de las 17 cuencas del país, sin embargo se concentra en las cuencas San Carlos, Sarapiquí, Parismina y Tárcoles, donde se ubican más del 85% de las plantas. En estas cuatro cuencas, el rango altitudinal afectado más amplio, con más de 1500 m, es en la cuenca “Parismina”. En las cuencas “Sarapiquí” y “San Carlos” el rango altitudinal afectado no es continuo y se divide en dos segmentos en cada cuenca, mientras que en “Tárcoles” se divide en tres segmentos. La cuenca con mayor área de drenaje por encima de las represas es “Tárcoles” y la menor es “Sarapiquí”. La cuenca “Parismina” es la que tiene mayor longitud de cauce por encima de los retornos y “Sarapiquí” es la que tiene menor área de cuenca por encima de los retornos. Por otra parte, la cuenca “San Carlos” es la que tiene una mayor longitud de cauce con caudal reducido (Cuadro V).

En total, 90 especies de peces traslapan su rango altitudinal con el rango altitudinal de los complejos hidroeléctricos en todo el país. El número de especies afectadas varía según la provincia ictiológica o la cuenca. En la provincia San Juan se encuentra el mayor número de especies afectadas (61), seguida por Chiapas-Nicaragua (45) y Chiriquí (19) (Cuadros VI-VIII). En la cuenca del Sarapiquí, la toma Sardinal de la planta Cariblanco realiza un trasvase y el caudal no se restablece hasta que se unen los ríos a 20 msnm lo que incrementa el rango altitudinal de influencia del proyecto. Esto implica un aumento de 27 especies afectadas que se señalan con un asterisco (*).

De estas 90 especies, 17 fueron clasificadas como “equilibrista”, 36 como “oportunista”, 13 como “periódicas”, 22 en una categoría intermedia entre “oportunista y periódica” y dos en “equilibrista y periódica” debido a que comparten características de ambas estrategias. En total 10 especies endémicas, seis exóticas, nueve diádromas, tres potádromas y 19 especies periféricas se han registrado hasta los rangos de influencia de las plantas. Para las 90 especies, el impacto general esperado es la reducción de hábitat (Impacto 2). Si quedan poblaciones separadas por abajo y por encima de las represas para 62 especies puede implicar un aislamiento de poblaciones (Impacto 3), y para las nueve especies anfídromas implica una reducción del rango altitudinal (Impacto 1).

Cuadro 1. Ubicación de las presas y retornos de los complejos hidroeléctricos en grados decimales. Se ordenan por su ubicación según la provincia ictiológica (Prov) y la cuenca (CU). Las provincias son: Chiriquí (CHI), CHP-NIC (Chiapas-Nicaragua) y San Juan (SN-JN) y las cuencas: Pirris (PI), Térraba (TR), Barranca (BA), Bebedero (BE), Tárcoles (TA), Lago Nicaragua (LN), Parismina (PA), Río Frío (RF), Sarapiquí (SA) y San Carlos (SC).

Prov	CU	Complejo Hidroeléctrico	Presa/Toma	Presa		Retorno	
				Latitud	Longitud	Latitud	Longitud
CHI	PI	1. Pirris	-	9.642831	-84.102496	9.632114	-84.19952
	TR	2. Beneficio Río Negro	-	8.880956	-82.850431	8.879535	-82.857439
		1. El Páramo	-	9.458652	-83.501801	9.452575	-83.505661
CHP-NIC	BA	4. Alberto Echandi	-	10.075892	-84.531492	10.052894	-84.543133
		5. El Encanto	-	10.182431	-84.742519	10.151552	-84.778779
	BE	6. Corobicí (J. M. Dengo)	-	10.474365	-85.001072	10.467738	-85.083011
		7. Sandillal	-	10.461707	-85.099666	10.464398	-85.107056
		8. Avance, Puerto Escondido, Los Lotes	1	9.950978	-83.952856	9.936403	-83.972986
			2	9.936467	-83.972333		
		9. Belén	-	9.972216	-84.183665	9.961792	-84.213299
		10. Brasil I	-	9.946088	-84.222952	9.940284	-84.235057
		11. Cacao	-	10.026075	-84.266318	10.023454	-84.277129
		12. Carrillos	-	10.053211	-84.25066	10.031063	-84.264804
		13. Eleotriona	-	9.96645	-84.1626	9.96872	-84.179808
		14. Nuestro Amo	-	9.938309	-84.265612	9.932971	-84.268711
	TA	15. Poas I y II	-	10.079931	-84.232317	10.069175	-84.240758
		16. Río Segundo	-	10.00424	-84.176354	9.999877	-84.179736
		17. San Rafael	1. Colorado	10.11138	-84.38437	10.11062	-84.38102
			2	10.11476	-84.37799	10.110846	-84.378467
		18. Santa Rufina	-	10.08051	-84.35908	10.075286	-84.358919
		19. Tacaes	1. Poas	9.999889	-84.310875	10.000819	-84.339244
		20. Ventanas-Garita	1. Círuelas	9.934936	-84.305003	9.929859	-84.367756
			2. Virilla	9.930356	-84.277356		
	3. Garita		9.966978	-84.344992	9.933419		
SN-JN	LN	21. Canalete	-	10.770633	-85.040417	10.79945	-85.031533
		22. Los Negros	1. Frijoles	10.828765	-85.193422	10.851842	-85.202272
			2. Raudales	10.828965	-85.198357		
	3. Caño Negro		10.835668	-85.211073	10.856434		
		23. Angostura	1. Reventazón	9.870071	-83.640619	9.92221	-83.642287
			2. Tuis	9.849347	-83.620277		
		24. Barro Morado I y II	-	9.835324	-83.916679	9.827099	-83.891912
		25. Birris I	Birris Abajo	9.891417	-83.786767	9.866233	-83.776467
	PA	26. Birris III	1. Loca Seco	9.956017	-83.777383	9.901626	-83.65088
			2. Coliblanco	9.942133	-83.779417		
			3. Turrialba	9.962133	-83.77525		
4. Playas			9.95215	-83.778267			
5. Birris Alto			9.9226	-83.798883			
6. Ortiga			9.923517	-83.791067	9.891417		
	7. El Salto	9.923617	-83.7942	9.856622	-83.707791		
	8. Maravilla	9.925933	-83.769633				
	27. Cachí	-	9.840361	-83.804375	9.871882	-83.755156	

Prov	CU	Complejo Hidroeléctrico	Presa/Toma	Presa		Retorno	
				Latitud	Longitud	Latitud	Longitud
SN-JN	PA	28. La Joya (La Perla)	-	9.868038	-83.750412	9.858545	-83.676392
		29. Tuis	-	9.811783	-83.582517	9.8322	-83.5718
		30. Hidrolajas	1. Lajas	9.953157	-83.666566	9.943071	-83.632158
			2. Torito	9.964613	-83.656095	9.947728	-83.629619
			3. Guayabo	9.959845	-83.654984	9.944132	-83.629146
	31. Río Macho	-	9.736052	-83.880232	9.777545	-83.836877	
	RF	32. Cote	-	10.588356	-84.904083	10.553759	-84.904488
	SA	33. Cariblanco	1. Sarapiquí	10.243276	-84.164165	10.309927	-84.176776
			2. Cariblanco	10.262958	-84.187719		
			3. Quicuyal	10.263032	-84.18578		
			4. M° Aguilar	10.285172	-84.195801	10.577818	-84.006693
			5. Sardinal	10.287701	-84.203859	10.28678	-83.944947
		34. Cubujuquí	-	10.246767	-83.962392	10.313073	-84.167337
		35. Don Pedro	-	10.269626	-84.167581	10.244028	-83.966272
		36. Doña Julia	1. Quebradón	10.232642	-83.985456	10.263619	-84.172617
			2. Puerto Viejo	10.238408	-83.992917		
		37. El Ángel	1. Principal	10.261156	-84.175986	10.213737	-83.901592
			2. Ampliación	10.248033	-84.180451		
		38. El General	-	10.189634	-83.968102	10.206614	-84.153911
		39. Suerkata	-	10.198197	-84.1519	10.33567	-84.246987
		40. Toro I, II y III	1. Toro	10.2421	-84.278891		
			2. Pozo Azul	10.265945	-84.250882		
			3. Q. Gata	10.261119	-84.265735		
			4. Río Claro	10.263651	-84.256502		
			5. Flor	10.305504	-84.259513		
		6. Principal	10.277997	-84.263474	10.2085	-84.153644	
	41. Varablanca	-	10.199275	-84.143508	10.313402	-84.166676	
	42. Volcán	1	10.275077	-84.136092	10.382582	-84.138172	
		2	10.285764	-84.132752	10.426392	-84.364375	
	43. Aguas Zarcas	-	10.382328	-84.352616	10.469561	-85.076453	
	44. Arenal	-	10.474781	-84.760867	10.308143	-84.52411	
	45. Balsa Inferior	-	10.262576	-84.518779	10.374714	-84.282401	
	46. Cano Grande I, II y III	1	10.328388	-84.284927			
		2	10.321607	-84.280637	10.347899	-84.489953	
	47. Chocosuela I, II y III	-	10.282889	-84.453105	10.254125	-84.518941	
	48. Daniel Gutiérrez	1. Balsa	10.236208	-84.517193			
		2. Tapesco	10.249229	-84.517493	10.224161	-84.412011	
	49. Eléctrica Tapezco	-	10.223933	-84.400781	10.385335	-84.563864	
	50. Peñas Blancas	-	10.366433	-84.604733	10.405699	-84.444768	
	51. Platanar (Matamoros)	-	10.3707	-84.422455	10.364979	-84.628883	
	52. Pocosol-Agua Gata	1	10.344191	-84.660302			
		2	10.361	-84.656179	10.394715	-84.475565	
	53. Quebrada Azul	-	10.356729	-84.466151	10.38225	-84.37442	
	54. Rebeca I y II	-	10.37641	-84.37511	10.312563	-84.545609	
	55. San Lorenzo	-	10.284515	-84.552426	10.351739	-84.427428	
	56. Carmen y Hospital	-	10.3392	-84.42931	10.370742	-84.422394	
	57. Cedral	-	10.354661	-84.425917			

Cuadro 2. Medidas de fragmentación, uso del agua y caracterización del tramo crítico por presa y retorno. Se presenta la longitud de cauces (LC), el área de drenaje (AD), y el valor relativo en la cuenca (VRC) de los sitios de presa y retorno. Además del uso del agua (UA), la longitud del tramo crítico (TC), el estado del cauce inmediato (ECI) aguas abajo de la presa, la fragmentación por flujo reducido (FFR) y el área de drenaje no represada (ADNR). ND = No Disponible.

Complejo-Presa	Rango Altitudinal (msnm)	Presa/Toma				Retorno				UA	TC (km)	ECI	FFR	ADNR
		LC		AD		LC		AD						
		km	VRC%	km ²	VRC%	km	VRC%	km ²	VRC%					
1	1082-289	249.8	26.0	242.9	20.2	337.1	14.4	333.2	12.6	1	17.0	L	C	BF
2	1063-1044	65.7	4.7	51.2	2.8	66.6	4.6	53.4	2.9	1	0.9	A	ND	BF
3	3364-3340	2.6	23.4	5.0	24.9	2.8	24.3	5.0	23.5	1	0.2	A	ND	BF
4	631-402	158.88	27.2	137.5	21.4	175.7	21.9	151.0	17.4	1	3.8	L	C	BF
5	427-228	86.25	11.3	91.7	11.0	102.0	10.7	108.0	10.8	1	5.9	L	C	BF
6	455-115	35.37	6.1	36.6	6.9	96.8	7.2	97.4	8.2	1	14.5	L	C	BF-DC
7	101-76	101.89	7.2	99.6	7.8	103.4	5.9	163.8	10.3	1	1.4	L	LJ	BF-DC
8-1	1872-1559	2.9	1.4	3.5	2.4	23.0	4.6	13.8	4.3	1	4.9	L	C	DC
8-2	1568-1559	20.1	4.1	13.8	4.4	23.0	4.6	13.8	4.3	1	0.1	A	ND	BF
9	843-752	300	13.5	458.3	32.4	304.1	12.0	533.3	34.4	1	4.1	A	ND	BF
10	718-662	993.8	38.1	590.3	37.0	1000.0	36.9	592.7	35.8	1	2.0	L	LJ	BF
11	787-739	147.7	6.1	97.8	6.5	149.3	5.8	98.8	6.3	1	1.6	A	ND	BF
12	946-797	94.2	4.9	65.8	5.3	147.2	6.2	97.1	6.5	1	4.0	L	M	BF
13	921-856	296	14.9	163.1	12.6	299.0	13.7	164.2	11.8	1	2.4	A	ND	BF
14	767-559	125	5.0	83.0	5.4	1196.0	41.7	720.0	41.4	1	3.2	L	M	DC
15	1116-1039	59.2	4.1	42.5	4.6	82.1	5.0	54.6	5.1	1	2.3	L	LJ	BF
16	945-911	92.3	4.8	62.3	5.0	93.6	4.7	62.8	4.8	1	0.6	A	ND	BF
17-1	1103-1042	17.69	1.2	9.3	1.0	12.4	0.8	10.5	1.0	1	0.5	L	C	BF
17-2	1077-1032	5.8	0.4	4.4	0.4	6.3	0.4	15.3	1.4	2	0.5	A	ND	DC
18	857-846	81.5	3.7	48.2	3.5	82.2	3.7	48.8	3.5	1	0.6	A	ND	BF
19	600-509	342.9	12.2	199.1	11.6	365.1	12.5	207.9	11.7	1	3.7	L	M	BF

Complejo-Presa	Rango Altitudinal (msnm)	Presa/Toma				Retorno				UA	TC (km)	ECI	FFR	ADNR
		LC		AD		LC		AD						
		km	VRC%	km ²	VRC%	km	VRC%	km ²	VRC%					
20-1	515-277	147	5.0	88.4	5.0	1481.8	46.5	904.2	46.4	2	10.4	R	C	DC
20-2	547-277	1199.8	41.7	722.1	41.3	1481.8	46.5	904.2	46.4	2	13.0	L	C	BF
20-3	453-298	1044.8	34.8	631.9	34.6	1197.9	37.9	716.8	37.1	1	8.6	L	C	BF
21	291-131	60.9	7.0	73.1	7.0	64.6	5.1	80.3	6.9	1	3.7	A	ND	BF
22-1	318-292	34.1	5.0	20.8	2.5	124.2	14.4	177.9	17.0	1	3.9	R	M	DC
22-2	316-292	36.7	5.3	25.9	3.1	124.2	14.4	177.9	17.0	1	3.6	R	M	DC
22-3	299-240	121.4	15.0	111.3	11.3	124.2	14.4	177.9	17.0	2	2.8	A	ND	BF-DC
23-1	556-436	1500.3	51.3	1243.5	52.2	1828.2	59.1	1462.1	58.0	1	9.9	R	C	BF
23-2	597-436	86	3.1	63.1	2.7	1828.2	59.1	1462.1	58.0	1	17.8	L	C	DC
24	1318-1182	165.4	11.9	131.0	9.7	247.5	15.3	174.5	11.4	1	2.1	L	M	BF
25	1251-806	67	4.5	47.7	3.3	74.2	3.2	50.8	2.5	1	3.7	A	ND	BF
26-1	1720-485	2	0.3	3.6	0.5	2071.8	68.6	1456.6	59.2	3	47.0	R	C	DC
26-2	1720-485	4.7	0.6	4.7	0.6	2071.8	68.6	1456.6	59.2	3	46.8	R	C	DC
26-3	1812-485	7.5	1.1	6.7	1.0	2071.8	68.6	1456.6	59.2	3	47.1	R	C	DC
26-4	1720-485	5.4	0.8	3.6	0.5	2071.8	68.6	1456.6	59.2	3	47.2	R	C	DC
26-5	1629-1251	30.5	3.5	19.3	2.1	67.0	4.5	47.7	3.3	1	8.5	R	C	BF-DC
26-6	1596-1251	1.7	0.2	2.5	0.3	67.0	4.5	47.7	3.3	1	8.1	R	C	DC
26-7	1596-1251	2.8	0.3	0.7	0.1	67.0	4.5	47.7	3.3	1	8.2	R	C	DC
26-8	1618-637	0.3	0.0	1.1	0.1	27.6	1.0	25.4	1.1	2	12.3	L	M	DC
27	961-735	933.3	45.9	778.1	42.4	1037.0	42.0	876.1	41.2	1	10.4	L	C	BF
28	735-610	1037	42.0	872.3	41.0	1101.0	40.0	923.0	40.1	1	8.0	L	C	BF
29	913-790	9.4	0.4	13.4	0.7	7.9	0.3	16.7	0.8	1	3.0	L	LJ	BF
30-1	637-404	44.7	1.7	21.6	1.0	2088.1	66.5	1553.7	60.8	1	3.4	A	ND	BF
30-2	684-389	8.2	0.3	5.0	0.2	17.1	0.5	9.7	0.4	2	3.9	L	M	BF-DC
30-3	631-393	57.5	2.1	35.0	1.5	1919.7	60.7	1543.3	60.0	2	4.7	L	M	DC
31	1928-1091	48.8	8.4	45.6	7.6	89.1	5.1	75.4	4.6	1	9.5	L	C	BF-DC

Complejo- Presa	Rango Altitudinal (msnm)	Presa/Toma				Retorno				UA	TC (km)	ECI	FFR	ADNR
		LC		AD		LC		AD						
		km	VRC%	km ²	VRC%	km	VRC%	km ²	VRC%					
32	>652	26.4	26.6	12.8	9.2	ND	ND	ND	ND	4	ND	L	ND	ND
33-1	849-389	108.5	8.9	69.8	7.4	220.0	12.3	131.8	9.9	1	8.5	L	C	BF-DC
33-2	877-389	27.1	2.3	16.9	1.8	220.0	12.3	131.8	9.9	1	6.6	R	C	DC
33-3	875-389	17.6	1.5	4.5	0.5	220.0	12.3	131.8	9.9	1	6.2	R	C	DC
33-4	868-389	9.1	0.8	6.3	0.7	220.0	12.3	131.8	9.9	1	4.0	L	LJ	DC
33-5	909-20	0.7	0.1	0.8	0.1	3293.0	76.9	2062.2	67.9	3	59.1	L	C	DC
34	291-156	82	4.1	71.7	4.9	89.9	3.6	77.2	4.3	1	5.7	L	LJ	BF
35	813-378	37.3	3.0	20.4	2.1	44.3	2.5	24.3	1.8	1	7.0	A	ND	BF
36-1	454-302	7.3	0.4	7.8	0.6	81.5	4.2	70.4	4.9	1	3.0	R	LJ	DC
36-2	425-302	97	5.7	57.6	4.5	81.5	4.2	70.4	4.9	1	3.5	R	LJ	BF
37-1	808-672	37.7	3.0	19.7	2.0	38.6	2.7	20.5	1.9	2	0.9	A	ND	BF
37-2	885-672	17.5	1.5	11.3	1.2	38.6	2.7	20.5	1.9	2	2.0	L	C	BF-DC
38	476-232	69.3	4.2	66.4	5.4	435.4	20.4	371.1	23.9	1	8.6	L	M	DC
39	1504-1346	26.4	4.6	13.5	2.8	27.4	3.8	14.4	2.4	1	1.0	A	ND	BF
40-1	1262-422	72.3	9.0	69.4	10.5	190.1	11.2	153.9	12.1	1	14.8	L	C	BF-DC
40-2	1101-422	2.9	0.3	1.6	0.2	190.1	11.2	153.9	12.1	1	11.2	L	C	DC
40-3	1098-422	15.3	1.6	15.0	1.9	190.1	11.2	153.9	12.1	1	11.7	R	C	DC
40-4	1096-422	3	0.3	2.4	0.3	190.1	11.2	153.9	12.1	1	11.7	R	C	DC
40-5	676-422	4.6	0.3	3.1	0.3	190.1	11.2	153.9	12.1	1	6.5	R	C	DC
40-6	692-422	122.8	8.8	116.5	11.0	190.1	11.2	153.9	12.1	1	9.6	R	C	BF
41	1482-1335	17.6	2.9	16.3	3.2	19.3	2.6	17.7	2.9	2	1.7	A	ND	BF
42-1	918-392	29.3	2.6	16.4	1.8	60.5	3.4	33.5	2.5	1	7.5	L	C	BF-DC
42-2	928-200	0	0.0	0.7	0.1	390.9	17.3	239.7	14.6	3	12.8	L	C	DC
43	385-138	34.4	2.1	32.7	2.1	41.5	1.9	42.9	2.1	1	6.3	L	C	BF
44	>487	511.1	34.2	483.3	33.8	ND	ND	ND	ND	4	277.5	L	ND	ND
45	388-250	243.8	14.9	190.2	12.4	249.6	13.4	200.0	11.7	1	5.8	A	ND	BF

Complejo-Presa	Rango Altitudinal (msnm)	Presas/Toma				Retorno				UA	TC (km)	ECI	FFR	ADNR
		LC		AD		LC		AD						
		km	VRC%	km ²	VRC%	km	VRC%	km ²	VRC%					
46-1	677-295	5	0.5	12.3	1.2	65.7	3.7	38.4	2.3	1	7.0	R	M	DC
46-2	653-295	4.6	0.4	4.0	0.4	65.7	3.7	38.4	2.3	1	5.6	R	M	DC
47	724-212	43.2	4.7	34.6	3.6	61.3	3.2	49.2	2.8	1	9.4	L	C	BF
48-1	535-420	179.2	13.6	132.3	10.3	242.8	15.4	187.6	12.6	1	2.3	R	LJ	BF
48-2	463-420	66.1	4.3	52.5	3.6	242.8	15.4	187.6	12.6	1	0.6	R	C	DC
49	1669-1598	28.3	34.6	20.8	21.4	29.8	28.9	22.1	18.0	1	1.5	A	ND	BF
50	259-119	117.1	6.3	151.9	8.9	122.8	5.5	159.7	7.7	1	5.7	A	ND	BF
51	362-99	82.7	5.0	47.4	3.0	92.9	3.7	57.3	2.4	1	10.8	L	M	BF
52-1	546-352	13.1	1.0	18.5	1.5	114.2	6.8	147.3	9.4	1	4.3	L	C	DC
52-2	436-352	82.2	5.3	108.7	7.4	114.2	6.8	147.3	9.4	1	4.4	R	M	BF
53	264-78	40.4	2.2	33.6	2.0	800.4	26.2	761.5	27.1	3	18.7	L	C	DC
54	410-384	ND	ND	ND	ND	0.2	0.0	0.0	0.0	1	ND	A	ND	ND
55	323-230	118.9	6.9	137.1	8.6	137.0	7.3	158.1	9.1	1	4.1	L	M	BF
56	552-464	33.6	2.6	23.1	1.8	37.5	2.5	25.6	1.8	1	1.8	L	LJ	BF
57	436-362	45.2	2.9	27.1	1.8	82.7	5.0	47.4	3.0	1	10.8	L	C	BF-DC

Cuadro 3. Correlaciones no paramétricas de Spearman entre las áreas de drenaje o cuenca (km²) y las longitudes de cauces (km) medidas en el mismo sitio.

	n	rs	p
General	300	0.98	<0.001
Por encima de...			
Presas	87	0.98	<0.001
Altura de las presas	87	0.92	<0.001
Retornos	63	0.98	<0.001
Altura de retornos	63	0.84	<0.001

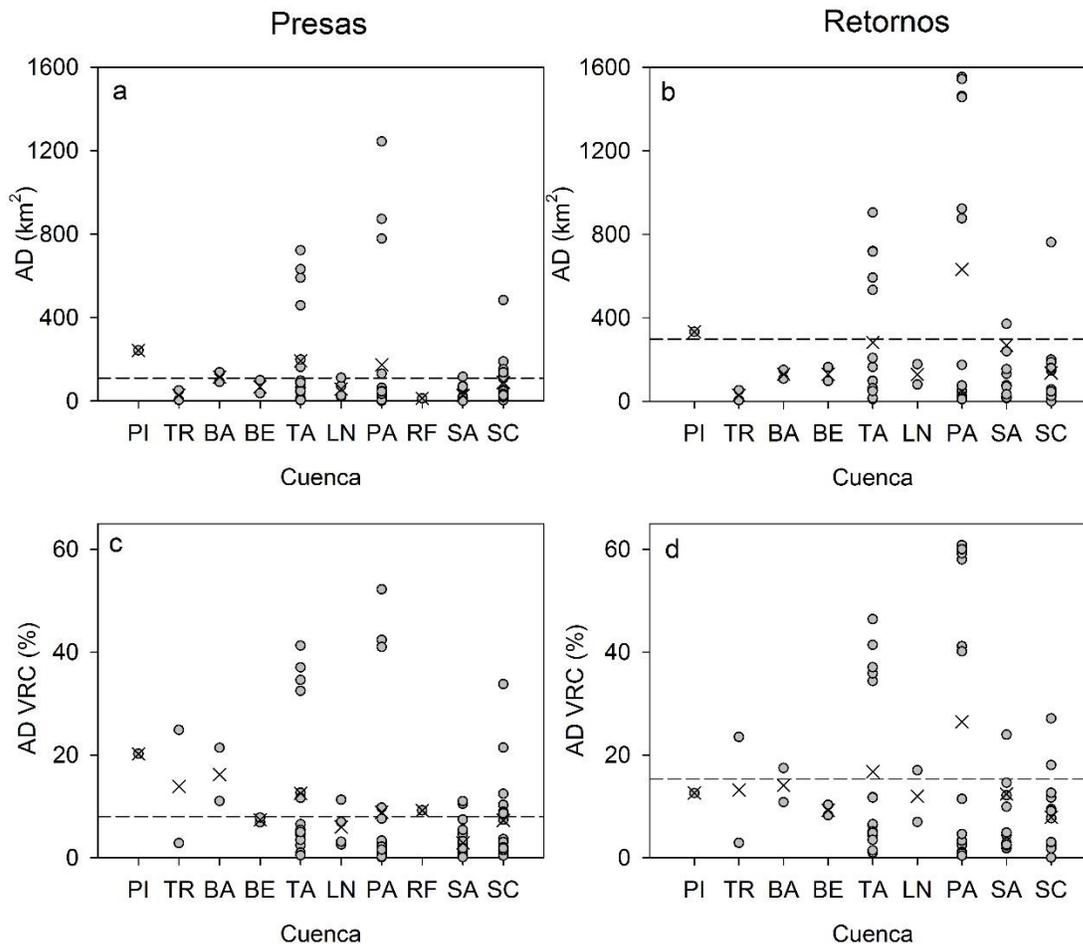


Figura 5. Promedio general (- - -) y promedio por cuenca (x) del área de drenaje (AD) y el valor relativo en la cuenca (VRC %) de cada presa y retorno. Las cuencas son: Pirris (PI), Térraba (TR), Barranca (BA), Bebedero (BE), Tárcoles (TA), Lago Nicaragua (LN), Parismina (PA), Río Frío (RF), Sarapiquí (SA) y San Carlos (SC).

Cuadro 4. Proporción del área de drenaje por encima de la presa respecto al área de drenaje previo al sitio de confluencia de los cauces fuente y receptor en los casos 3 de “Uso del Agua” (UA).

Complejo-Presa	UA	AD Presa (km ²)	AD previo al sitio de confluencia (km)	Presa (%)
26-1	3	3.6	114.12	3.2
26-2	3	4.7	114.12	4.1
26-3	3	6.7	114.12	5.9
26-4	3	3.6	114.12	3.2
33-5	3	0.8	153.4	0.5
42-2	3	0.7	34.8	2.0
53	3	33.6	659.9	5.1

Cuadro 5. Número de complejos, presas, número máximo de plantas por encima de otra planta en el mismo cauce, rango altitudinal, área de drenaje (AD) y valor relativo en la cuenca (VRC) por cuenca (CU). Los valores señalados (*) son subestimados. Entre paréntesis valores omitiendo el retorno respectivo a la presa 33-5. Las cuencas son: Pirris (PI), Térraba (TR), Barranca (BA), Bebedero (BE), Tárcoles (TA), Lago Nicaragua (LN), Parismina (PA), Río Frío (RF), Sarapiquí (SA) y San Carlos (SC). ND = No Disponible

CU	Complejos	Presas	Plantas encadenadas	Rango altitudinal (msnm)	Presa		Retorno		TC (km)
					AD (km ²)	VRC %	AD (km ²)	VRC %	
PI	1	1	1	1082-289	243	20	333	13	17
TR	2	2	1	3364-3340 1063-1044	56	3	58	3	1
BA	2	2	1	631-228	229	28	259	23	10
BE	2	2	2	455-115 101-76	100	8	164	10	16
TA	13	17	6	1872-1559 1116-1039 946-277	1442	79	1621	83	52
LN	2	4	1	318-131	231	22	258*	17*	13*
PA	9	19	5	1928-389	1386	58	1553	60	140
RF	1	1	1	>652	13	9	ND	ND	103
SA	10	22	3	1504-1346 1098-20 (1098-156)	348.5	23.7	973 (820)	32 (46)	144 (85)
SC	15	18	3	1669-1598 724-78	1127	67	1003	36	227

Cuadro 6. Especies afectadas en la provincia San Juan según la cuenca (LN=Lago Nicaragua; RF=Río Frío; SC=San Carlos; SA=Sarapiquí; Pa=Parismina). Con (*) aquellas especies que no son afectadas si se omite el retorno de 33-5. Se incluye las estrategias de vida (E=Equilibrista; O=Oportunista; P=Periódica; O-P=Oportunista-Periódica), otros aspectos (En=Endémica; Ex=Exótica; An=Anfidroma; Po=Potádroma; Pr=Periférica) y el impacto esperado (1=Interrupción del ciclo de vida; 2=Disminución del hábitat; 3=Aislamiento de poblaciones).

Segmento (s) altitudinal (es) m.s.n.m.	Cuenca					Estrategia de vida	Otros aspectos	Impacto Esperado
	LN	RF	SC	SA	PA			
	318-131	652	1669-1598 724-78	1504-1346 1098-20	1928-389			
<i>Agonostomus monticola</i>	x	x	x	x	x	P	An	1, 2
<i>Alfaro cultratus</i> *	x		x	x		O	En	2, 3
<i>Amatitlania siquia</i>	x		x	x	x	E		2, 3
<i>Amphilophus alfari</i>	x	x	x	x	x	E		2, 3
<i>Amphilophus longimanus</i> *			x	x		E		2, 3
<i>Amphilophus rostratus</i> *	x		x	x		E		2, 3
<i>Archocentrus centrarchus</i> *				x		E		2, 3
<i>Archocentrus multispinosus</i> *			x	x		E		2, 3
<i>Astyanax aeneus</i>	x	x	x	x	x	O		2, 3
<i>Atherinella hubbsi</i>	x		x	x	x	O		2, 3
<i>Atherinella milleri</i> *				x		O		2, 3
<i>Atractosteus tropicus</i> *				x		P		2, 3
<i>Awaous banana</i> *			x	x		O-P	An	1, 2
<i>Belonesox belizanus</i> *				x		O		2, 3
<i>Brachyrhaphis holdridgei</i>	x		x		x	O	En	2, 3
<i>Brachyrhaphis olomina</i>	x				x	O	En	2, 3
<i>Brachyrhaphis parismina</i> *				x		O		2, 3
<i>Bramocharax bransfordii</i>	x		x	x	x	O		2, 3
<i>Brycon costaricensis</i>	x		x	x	x	P	Po	2, 3
<i>Bryconamericus scleroparius</i>	x		x	x	x	O		2, 3
<i>Carcharhinus leucas</i> *				x		P-E	Pr	2

Segmento (s) altitudinal (es) m.s.n.m.	Cuenca					Estrategia de vida	Otros aspectos	Impacto Esperado
	LN	RF	SC	SA	PA			
	318-131	652	1669-1598 724-78	1504-1346 1098-20	1928-389			
<i>Carlana eigenmanni</i> *				x		O		2, 3
<i>Centropomus parallelus</i> *				x		P	Pr	2
<i>Cryptoheros septemfasciatus</i>	x		x	x	x	E		2, 3
<i>Cynodonichthys fuscolineatus</i> *				x		O	En	2, 3
<i>Cynodonichthys isthmensis</i>	x	x	x	x	x	O		2, 3
<i>Dorosoma chavesi</i> *				x		O-P	Pr	2
<i>Eugerres plumieri</i> *				x		O-P	Pr	2
<i>Gobiesox nudus</i>				x	x	O		2, 3
<i>Gobiomorus dormitor</i> *				x		O-P	An	1, 2
<i>Gymnotus cylindricus</i> *				x		O-P		2, 3
<i>Gymnotus maculosus</i>	x		x	x		O-P		2, 3
<i>Hemiancistrus aspidolepis</i>					x	O-P		2, 3
<i>Hyphessobrycon tortuguerae</i> *				x		O		2, 3
<i>Hypsophrys nematopus</i>	x		x	x		E		2, 3
<i>Hypsophrys nicaraguensis</i> *	x		x	x		E		2, 3
<i>Joturus pichardi</i>				x	x	P	An	1, 2
<i>Megalops atlanticus</i> *				x		P		2, 3
<i>Oncorhynchus mykiss</i>					x	O-P	Ex	2, 3
<i>Oreochromis niloticus</i>	x	x	x	x	x	E	Ex	2, 3
<i>Parachromis dovii</i>	x	x	x	x	x	E		2, 3
<i>Parachromis loisellei</i> *				x		E		2, 3
<i>Parachromis managuensis</i> *				x		E		2, 3
<i>Phallichthys amates</i>	x		x	x	x	O		2, 3
<i>Phallichthys tico</i>	x		x	x		O		2, 3
<i>Poecilia gillii</i>	x	x	x	x	x	O		2, 3
<i>Poecilia mexicana</i> *				x		O		2, 3
<i>Poecilia reticulata</i>					x	O	Ex	2, 3

Segmento (s) altitudinal (es) m.s.n.m.	Cuenca					Estrategia de vida	Otros aspectos	Impacto Esperado
	LN	RF	SC	SA	PA			
	318-131	652	1669-1598 724-78	1504-1346 1098-20	1928-389			
<i>Pomadasys crocro</i> *				x		O-P	Pr	2
<i>Priapichthys annectens</i>	x	x	x	x	x	O	En	2, 3
<i>Pristis pristis</i> *				x		E-P	Pr	2
<i>Pseudophallus mindi</i> *				x		O	Pr	2
<i>Rhamdia guatemalensis</i>	x	x	x	x	x	O		2, 3
<i>Rhamdia laticauda</i>	x	x	x	x	x	O		2, 3
<i>Rhamdia nicaraguensis</i>	x	x	x	x	x	O		2, 3
<i>Roeboides bouchellei</i>	x	x	x	x	x	O		2, 3
<i>Sicydium adelum</i>					x	O-P	En, An	1, 2
<i>Sicydium altum</i>				x	x	O-P	An	1, 2
<i>Synbranchus marmoratus</i>	x	x	x	x	x	P		2
<i>Tomocichla tuba</i>	x		x	x	x	E		2, 3
<i>Xenophallus umbratilis</i>	x		x	x	x	O		2, 3
Total	30	13	32	55	31	-		-

Cuadro 7. Especies afectadas en la provincia Chiapas-Nicaragua según la cuenca (BE=Bebedero; BA=Barranca; TA=Tárcoles). Se incluye las estrategias de vida (E=Equilibrista; O=Oportunista; P=Periódica; O-P=Oportunista-Periódica), otros aspectos (En=Endémica; Ex=Exótica; An=Anfídroma; Po=Potádroma; Pr=Periférica) y el impacto esperado (1=Interrupción del ciclo de vida; 2=Disminución del hábitat; 3=Aislamiento de poblaciones).

Segmento (s) altitudinal (es) m.s.n.m.	Cuenca			Estrategia de vida	Otros aspectos	Impacto Esperado
	BE	BA	TA			
	455-76	631-228	1872-1559 1116-1039 946-227			
<i>Agonostomus monticola</i>	x	x	x	P	An	1, 2
<i>Amatitlania siquia</i>	x	x	x	E		2, 3
<i>Amphilophus alfari</i>	x		x	E		2, 3
<i>Amphilophus longimanus</i>	x			E		2, 3
<i>Archocentrus multispinosus</i>	x			E		2, 3
<i>Astyanax aeneus</i>	x	x	x	O	Po	2, 3
<i>Awaous banana</i>	x			O-P	An	1, 2
<i>Awaous transandeanus</i>	x			O-P	An	1, 2
<i>Brachyrhaphis olomina</i>	x	x	x	O	En	2, 3
<i>Carassius auratus</i>			x	O	Ex	2, 3
<i>Centropomus medius</i>	x		x	P	Pr	2
<i>Centropomus nigrescens</i>	x			P	Pr	2
<i>Citharichthys gilberti</i>	x			P	Pr	2
<i>Cynodonichthys fuscolineatus</i>	x			O	En	2, 3
<i>Cynodonichthys isthmensis</i>	x		x	O		2, 3
<i>Cyprinus carpio</i>			x	P	Ex	2, 3
<i>Dormitator latifrons</i>	x			O-P	Pr	2
<i>Eleotris picta</i>	x			O-P	Pr	2
<i>Eucinostomus currani</i>	x			O-P		2
<i>Eugerres brevimanus</i>	x			O-P	Pr	2
<i>Gobiesox potamius</i>	x			O		2, 3
<i>Gobiomorus maculatus</i>	x			O-P	An	1, 2
<i>Gymnotus maculosus</i>	x			O-P		2, 3
<i>Hemieleotris latifasciata</i>	x			O-P		2
<i>Hypsophrys nematopus</i>	x			E		2, 3
<i>Hypsophrys nicaraguensis</i>	x			E		2, 3
<i>Micropterus salmoides</i>			x	O-P	Ex	2, 3
<i>Mugil curema</i>	x			P	Pr	2
<i>Oreochromis niloticus</i>	x		x	E	Ex	2, 3
<i>Parachromis dovii</i>	x			E		2, 3
<i>Phallichthys amates</i>	x		x	O		2, 3
<i>Poecilia gillii</i>	x	x	x	O		2, 3
<i>Poeciliopsis turrubarensis</i>	x			O		2, 3
<i>Pomadasys bayanus</i>	x	x	x	O-P	Pr	2
<i>Priapichthys annectens</i>	x	x	x	O	En	2, 3
<i>Priapichthys panamensis</i>	x			O		2, 3
<i>Pseudophallus starksi</i>	x			E	Pr	2

Segmento (s) altitudinal (es) m.s.n.m.	Cuenca			Estrategia de vida	Otros aspectos	Impacto Esperado
	BE	BA	TA			
	455-76	631-228	1872-1559 1116-1039 946-227			
<i>Rhamdia guatemalensis</i>	x	x	x	O		2, 3
<i>Rhamdia laticauda</i>	x	x	x	O		2, 3
<i>Rhamdia nicaraguensis</i>	x		x	O		2, 3
<i>Roeboides bouchellei</i>	x	x		O		2, 3
<i>Sicydium salvini</i>	x	x	x	O-P	An	1, 2
<i>Synbranchus marmoratus</i>	x	x	x	P		2
<i>Tomocichla sieboldii</i>			x	E		2, 3
<i>Xenophallus umbratilis</i>	x			O		2, 3
Total	41	12	21	-	-	-

Cuadro 8. Especies afectadas en la provincia Chiriquí según la cuenca (PI=Pirris; TR=Térraba). Se incluye las estrategias de vida (E=Equilibrista; O=Oportunista; P=Periódica; O-P=Oportunista-Periódica), otros aspectos (En=Endémica; Ex=Exótica; An=Anfídroma; Po=Potádroma; Pr=Periférica) y el impacto esperado (1=Interrupción del ciclo de vida; 2=Disminución del hábitat; 3=Aislamiento de poblaciones).

Segmento (s) altitudinal (es) m.s.n.m.	Cuenca		Estrategia de vida	Otros aspectos	Impacto Esperado
	PI	TR			
	1082-289	3364-3340 1063-1044			
<i>Agonostomus monticola</i>	x		P	An	1, 2
<i>Amphilophus diquis</i>	x		E	En	2, 3
<i>Astyanax aeneus</i>	x		O	Po	2, 3
<i>Brachyrhaphis rhabdophora</i>	x		O	En	2, 3
<i>Brachyrhaphis terrabensis</i>	x	x	O		2, 3
<i>Brycon behreae</i>	x		P	Po	2, 3
<i>Cryptoheros sajica</i>	x		E	En	2, 3
<i>Gerres simillimus</i>	x		O-P	Pr	2
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	x		O-P	Ex	2, 3
<i>Oreochromis niloticus</i>		x	E	Ex	2, 3
<i>Poecilia gillii</i>	x	x	O		2, 3
<i>Pomadasys bayanus</i>	x		O-P	Pr	2
<i>Pseudocheiroidon terrabae</i>	x		O	En	2, 3
<i>Rhamdia guatemalensis</i>	x		O		2, 3
<i>Rhamdia laticauda</i>	x	x	O		2, 3
<i>Roeboides ilseae</i>	x		O	En	2, 3
<i>Sicydium salvini</i>	x		O-P	An	1, 2
<i>Synbranchus marmoratus</i>	x		P		2
<i>Tomocichla sieboldii</i>	x		E		2, 3
Total	18	4	-	-	-

6. DISCUSIÓN

Es difícil establecer un valor crítico como límite aceptable en cuanto al área de impacto de una planta hidroeléctrica. Grill y colaboradores (2014) sugieren que se haga comparaciones relativas entre las plantas hidroeléctricas para establecer prioridades de conservación y restauración. Si se utiliza este planteamiento, el acomodo en la figura 5 es bastante claro en cuáles deben ser las prioridades.

Algunas de estas plantas como: el El Páramo (3) y Eléctrica Tapezco (9) se encuentran por encima del rango altitudinal de la ictiofauna y por lo tanto cabría esperar un bajo o nulo impacto. Casos similares se da en las presas: Avance, Puerto Escondido, Los Lotes (8), Birris III (26) y Río Macho (31). Sin embargo, no se puede descartar la existencia de un impacto a través del flujo. El impacto estará presente si cambios en las características del flujo o si los cambios generados secundariamente debido a su papel como “variable maestra” (Poff *et al.* 1997) son perceptibles en el rango altitudinal de la distribución de la ictiofauna. La importancia de los cambios generados secundariamente no se debe subestimar, ya que las alteraciones en el sustrato y la temperatura pueden tener un impacto similar o mayor en la composición de las comunidades que cambios en el flujo (McManamay *et al.* 2015).

Al respecto de este tema, Fencl y colaboradores (2015) observaron que los efectos geomorfológicos de presas menores a 7.6 m de alto son perceptibles hasta 7.9 km aguas abajo desde la presa y la distancia afectada disminuye conforme aumenta el número de presas aguas arriba, hasta un caso en el cual la distancia se reduce a 0.2 km en la quinta planta en un acomodo cascada. Estos datos sugieren que pueden encontrarse configuraciones de menor impacto según el acomodo espacial y el tamaño de las presas por encima de los 1500 msnm, aunque también se debe incorporar el tipo de funcionamiento de la planta.

Por otra parte, tampoco se puede obviar el efecto acumulativo que pueden tener sobre la cuenca media o baja. Según las predicciones del concepto de “discontinuidad en serie” (Ward y Stanford, 1983) las presas cerca de las cabeceras tendrán un impacto superior en la retención de la materia orgánica de mayor tamaño que presas en la cuenca media. Esto implica la interrupción del transporte de materia y nutrimentos a las partes medias y bajas lo que pueden alterar las cadenas tróficas o los grupos tróficos dominantes, y en conjunto con

la presencia de presas en sectores intermedios crear segmentos aislados tanto de la parte alta como de la parte baja. Estos segmentos pueden ser críticos para la conservación por lo que se debe tener en consideración el efecto de interacción entre las diferentes plantas a nivel de cuenca (Freeman *et al.* 2007).

De manera similar Erös y colaboradores (2011) sugieren que los segmentos críticos se pueden definir mejor si se toma en cuenta el nivel de conectividad a otros segmentos y no si solo se asume que entre más bajo en la cuenca es mayor la afectación. Este enfoque implica un mayor impacto conforme se acerca al “centro” de la cuenca y una reducción conforme se aleja a la periferia. Esto queda ejemplificado en los retornos del complejo Hidrolajas (30). Mientras el retorno de la planta y la presa Torito (30-2) se da en el cauce secundario y presenta un impacto más bajo. El agua tomada por las presas Lajas (30-1) y Guayabo (30-3) vuelve a su cauce natural en el cauce principal del Río Reventazón por lo cual ambas presentan los valores más altos en la cuenca.

Congruentemente, si se hicieran las mediciones de centralidad propuestas por Erös y colaboradores (2011) es de esperar que Los sitios donde se encuentran las plantas con un alto impacto, según el área de drenaje, como: Pirris (1), Belén (9), Brasil I (10), Ventanas-Garita (20), Reventazón-Angostura (23-1), Cachí (27), La Joya (28), El General (38) y Arenal (44) también se encuentren en sitios con alta conectividad ya que se encuentran sobre cauces principales.

En cuanto al uso del agua y la caracterización del tramo crítico, el caudal ambiental y la unión de un cauce aguas abajo ayudan a recuperar la diversidad. La presencia de especies con una estrategia “equilibrista”, como los peces de la familia Cichlidae, puede ser utilizada para darle seguimiento al estado del tramo crítico (Anderson *et al.* 2006a). El estado óptimo sería cuando estas especies se encuentran a lo largo de todo el tramo y pueden llegar al pie del sitio de presa. En la metodología para la estimación de caudales ambientales el ICE ya incluyó la especie *Parachromis dovii* como especie indicadora (Laporte *et al.* 2006), por lo que la inclusión de las otras especies funcionaría como un complemento en casos donde naturalmente no se encuentre o hayan especies más abundantes. En la provincia de Chiriquí se debe prestar atención especial a las especies *Cryptoheros sajica* y *Amphilophus diquis* ya que ambas son especies endémicas.

En los casos donde no hay un cauce entre el sitio de presa y el sitio de retorno, el caudal ambiental es el único medio por el cual se puede promover la presencia de estas especies. Por lo tanto, el caudal ambiental es preponderante conforme aumenta la distancia del sitio de unión del primer cauce después de la presa en el tramo crítico. Si el cauce inmediato también se encuentra represado entonces el caudal ambiental de ambas presas debería satisfacer las necesidades de estas especies.

En cuanto a los casos “3” del uso del agua, la baja proporción del área de drenaje que se encuentra por encima de las presas induce a pensar que el impacto individual es reducido. Esto porque los efectos sobre el flujo y sus características puedan ser atenuados y/o enmascarados por el resto de cauces en dicha sección de la cuenca. Este supuesto se cumple siempre y cuando no haya más presas en estas secciones. En el caso de las tomas Birris (26-1 al 4), todas las presas se encuentran en la misma microcuenca y si se suma el área de cada presa la proporción acumulada es del 16% por lo que sería necesario tener en consideración el efecto de las cuatro presas para estimar las alteraciones en el flujo y sus características y los posibles impactos en la ictiofauna.

En el caso de la toma Sardinal (33-5), el sitio de confluencia del cauce fuente y el cauce receptor del agua se encuentra a más de 130 m de altura por debajo del sitio de retorno de la planta hidroeléctrica. Esta diferencia en altura prácticamente dobla el número de especies afectadas en la cuenca. Dado que este es el caso cuya proporción del área sobre la presa respecto al área de drenaje en el sitio de unión del cauce fuente y el cauce receptor, es la más baja (0.5%) y el resto de la cuenca hasta el sitio de confluencia se encuentra libre de otras presas, es razonable asumir que el impacto de esta presa es mínimo y que las especies que son afectadas únicamente por esta presa no deberían ser una prioridad en el tema de restauración de la conectividad.

Por otra parte, pese a que ninguna planta hidroeléctrica tuvo la peor combinación posible de factores, las plantas Cote y Arenal son propensas a caer en esta categoría si se construyera una presa en los cauces inmediatos aguas abajo de sus presas. El hecho de que el agua utilizada no se devuelva en la misma cuenca implica una mayor alteración de los procesos en la cuenca. Además, debido a la falta de un caudal ambiental, para el resto de los cauces es

como si el área hasta el sitio de unión del siguiente cauce por aguas abajo de las presas hubiese desaparecido.

La adaptación en la operación de las plantas y una revisión de los caudales ambientales pueden mejorar las condiciones de acceso a través del tramo crítico en 32 presas en las que la disminución de caudal (DC) da un mayor acceso a área de drenaje y en 11 casos significaría una magnitud similar a si se mejorara el acceso por encima de las represas. En el caso de esas 11 presas y las restantes 42 presas, recuperar la conectividad entre los segmentos por abajo y encima de la presa significaría una mayor ampliación de hábitat. Esto se podría lograr mediante medidas de mitigación como pasos para peces o escaleras, aunque para que puedan ser instaladas, primero habría que asegurarse que la fauna pueda llegar hasta el sitio donde se instalarían y conocer las necesidades hidráulicas específicas a cada especie (Schilt, 2007; Bunt *et al.*, 2012). Más adelante se discutirá cuales especies deben tener prioridad.

A nivel de cuenca, las seis cuencas que presentan uno o dos complejos presentan mucha variabilidad en las métricas. Por una parte, se encuentran las cuencas de Pirrís y Río Frío con un complejo cada una (Fig. 6 B y E). El complejo Pirrís (1) se encuentra en el cauce principal del río del mismo nombre por lo que tiene un impacto alto, especialmente la presa que bloquea el acceso a una quinta parte de la cuenca por encima de los 1080 msnm y la longitud del tramo crítico. La situación opuesta ocurre en la presa del complejo Cote. Esta presa se encuentra en la periferia de la cuenca por lo que su área de impacto es muy baja, aunque como se mencionó anteriormente, el trasvase de aguas ejerce un efecto desvinculante con el resto de la cuenca. Además, en este caso cabe resaltar que no se cumple una de las premisas con la cual se definió el valor relativo de cuenca ya que el lago Cote es el lago natural más grande del país (Haberyan *et al.* 2003) y no hay un hábitat similar en la cuenca por encima de esa altura.

Las otras cuatro cuencas presentan dos complejos cada una (Fig. 6 A, C, D y F). En la cuenca del Terraba las presas se encuentran cerca de la periferia y una de ellas se encuentra por encima de los 3000 msnm. Además, como lo refleja la diferencia entre el área sobre los retornos y las presas, así como la longitud del tramo crítico combinado, estas son plantas pequeñas. Estos factores evidencian que tienen un bajo impacto. Por otra parte, las cuencas de Barranca y Lago de Nicaragua tienen impactos similares en cuanto al área afectada, pero

en Bebedero el impacto en el área drenada es entre un 40-60 % menos. Esto concuerda con lo propuesto por Jager y colaboradores (2015) en donde un acomodo cascada impacta un área menor que plantas dispersas en diferentes cauces. Además en este caso, el agua utilizada mayoritariamente proviene de la planta Arenal por lo que habría que tomar en cuenta el flujo original del cauce para tener una idea más exacta del impacto en el tramo crítico.

Cabe resaltar que varias de las plantas de mayor impacto se encuentran en las cuencas del Tárcoles y del Parismina. En el caso del Tárcoles (Fig. 7), el complejo Ventanas-Garita, es crítico en términos de conectividad porque el retorno se encuentra en el cauce principal y tiene presas en los tres cauces mayores. Esto implica que por encima de los 277 msnm casi el 80% de la cuenca se encuentra bajo la influencia de una planta hidroeléctrica. Este rango de influencia se va a ampliar en cuanto se termine la construcción de la planta Capulin-San Pablo que se encuentra aguas abajo del complejo Ventanas-Garita también sobre el cauce principal del río Tárcoles. Además hay que considerar que las plantas Belén (9) y Brasil I (10), que también son de alto impacto, se encuentran por encima de la presa y el retorno Virilla (20-2). Sin embargo, en esta cuenca no se puede obviar la situación de la contaminación orgánica ya que aproximadamente el 65% de la población, descarga sus aguas residuales con poco o nulo tratamiento (Ángulo-Zamora, 2014).

Por otra parte, en la cuenca del Parismina (Fig. 8) los complejos Angostura (23-1), Cachí (27) y La Joya (28) también se encuentran encadenados. La planta “La Joya” (28) utiliza el desfogue de la planta “Cachí” (27) para generar electricidad por lo que deberían estar unidos como un mismo complejo según los criterios aplicados. Sin embargo, se mantuvieron separados porque ambas plantas tienen un diseño y funcionamiento diferente por lo que sus impactos también difieren. Además “La Joya” solo utiliza una parte del desfogue por lo que una parte del caudal vuelve al cauce original en ese punto. Pese a estas diferencias, las métricas utilizadas no son suficientes para hacer la distinción, por lo que los resultados de “La Joya” engloban e incluyen los resultados de “Cachí” y ambas plantas presentan un impacto similar.

Por la configuración espacial de los complejos y la presencia de varios grandes embalses sobre el cauce principal, esta cuenca es susceptible al establecimiento de especies invasoras y la homogenización de la fauna (Poff *et al.*, 2007; Petesse & Petrere, 2012). La puesta en

funcionamiento de la planta Reventazón reforzará la tendencia por lo que esta es una temática a la cual se debe estar atentos en esta cuenca. Un indicio de este efecto podría ser la presencia del pez diablo, *Pterygoplichthys pardalis* en la cuenca (Molina-Arias *et al.*, 2010) y al menos desde 1985, el establecimiento del langostino *Procambarus clarkii* en el embalse de Cachi (Cabrera-Peña, 1994).

La cuenca del San Carlos (Fig. 9), presenta la particularidad que el área por encima de la presa es mayor que el área por encima de los retornos y esto se debe que al trasvase que se realiza en la planta Arenal. El resto de complejos tiene impactos similares en cuanto al área fragmentada. Pese a no haber otro complejo de alto impacto, contrario a las cuencas anteriores, la distribución de las plantas en los cauces principales y su amplio rango altitudinal eleva su VRC. En esta cuenca, las plantas que se encuentran a menor elevación son en donde se debería iniciar la mejora de la conectividad para los peces.

En la cuenca del Sarapiquí (Fig. 10) el número de represas ha aumentado más allá de lo previsto por Anderson y colaboradores (2008). En ese momento se registró la presencia de nueve represas y se proyectó la construcción de cuatro más correspondientes al complejo Cariblanco. En la actualidad se registran nueve presas más, aunque no se pudo corroborar si la planta Río Segundo todavía se encuentra en funcionamiento, por lo que el número final todavía podría aumentar. También se registró un aumento de 135 km de cauce por encima de las presas, principalmente dado por las plantas El General (38), Volcán (42-1) y las tomas correspondientes a la planta Toro III (40-5 y 6). La construcción de las plantas Cubujuquí y Varablanca (42), así como la ampliación de “El Ángel” (37-2) se encuentran cerca o por encima de zonas ya impactadas por lo que no contribuyen significativamente al aumento de los kilómetros afectados. Sin embargo, al igual que en la cuenca Bebedero, el impacto de la construcción de las nuevas plantas es más significativo en el aumento del tramo crítico. En este caso se registró un aumento de 97 km si se toma en cuenta el efecto de la toma Sardinal (33-5) o de 38 km si no se toma en cuenta.

Pese a ser la cuenca que tiene el mayor número de presas, esta cuenca presenta valores de alteración más similares a las cuencas con uno o dos complejos. La disposición espacial hacia la periferia de la cuenca explica estos valores de alteración. Cabe resaltar que en esta zona muchos de los cauces tienen influencias volcánica (Pringle *et al.*, 1990; Pringle *et al.*,

1993; Pringle & Triska, 2000; Rouwet *et al.*, 2010) por lo que algunos ríos como el Río Toro y el Río Sucio presentan de forma natural un pH bajo, lo cual podría limitar la colonización y el establecimientos de peces en dichos cauces.

Otro enfoque para definir el valor crítico de alteración puede ser una definición práctica, que responda a las necesidades de las especies afectadas, similar a la propuesta de Pringle y colaboradores (1988) referente a los parches del río. Este enfoque puede ser el idóneo para identificar valores de bajo impacto. Las especies con necesidades específicas pueden ser utilizadas como especies referentes para el establecimiento de los valores críticos, y a su vez facilitar el manejo mediante el establecimiento de objetivos y metas de conservación en diferentes ventanas temporales según el nivel de urgencia.

Las especies más afectadas son las anfidromas. No es la primera vez que se llama la atención sobre este grupo de especies. McLarney y colaboradores (2010) abordaron el tema ampliamente para las especies presentes en el Parque Internacional La Amistad. Todas las especies de este trabajo fueron identificadas en esa ocasión como especies potencialmente afectadas por sus ciclos diádromos. Smith y Kwak (2014), utilizaron marcadores pasivos en *Agonostomus* y *Gobiomorus* y no detectaron desplazamiento a la parte baja de la cuenca por parte de los adultos en dos periodos reproductivos consecutivos. Esto es una prueba bastante concluyente de su carácter anfidromo. Por lo tanto una parte importante de los esfuerzos de conservación en las especies debe estar enfocado en facilitar la repoblación por parte de los individuos de menores tallas.

En el caso de los juveniles de las especies de *Sicydium* migran aguas arriba de forma masiva (Bussing, 2002). En congéneres y otros miembros de la familia Gobiidae, se ha observado diferentes tipos de movimientos que les permite escalar por las rocas húmedas una distancia de hasta cientos de metros, tanto en islas del Pacífico como en el Caribe (Schoenfuss & Blob, 2003; Schoenfuss *et al.*, 2011). Si las especies de Costa Rica presentan este tipo de locomoción, rehabilitar la conectividad por encima de las presas parece sencillo, ya que no se requeriría un canal que permita el nado activo, sino más bien un flujo constante que forme una película de agua sobre una rampa podría ser suficiente. Por lo cual, determinar el límite de la pendiente que las tres especies pueden escalar permitiría saber en cuáles presas se puede implementar algún tipo de solución.

En el caso de *A. monticola*, cada vez hay más consenso en el comportamiento anfídromo y la relación positiva de las lluvias con los eventos reproductivos y el poco desplazamiento de los adultos (Cruz, 1987; Eslava-Eljaiek, & Díaz-Vesga, 2011, Smith & Kwak, 2014). Es de notar que *A. monticola* es afectada en 9 de las 10 cuencas en donde se da la actividad hidroeléctrica, únicamente no se ve afectado en la cuenca del Terraba. Varios estudios demuestran que una parte de la dieta proviene de insumos terrestres haciendo que la especie sea un elemento importante en la incorporación de recursos alóctonos a las redes tróficas (Phillip, 1993; Cotta-Ribeiro & Molina-Ureña, 2009).

En el caso de *J. pichardi*, la evidencia local generada recientemente puede interpretarse de dos maneras. La primera posibilidad es que se den varios eventos de desplazamiento aguas abajo de diferentes individuos, desencadenados por crecidas durante la época lluviosa y la segunda es que esta especie también sea anfídroma y los adultos utilicen un territorio más amplio que *A. monticola*. En este sentido no se ha logrado avanzar desde el trabajo de Cruz (1987)

En la cuenca del Sarapiquí, se ha visto la variación anual en el número de hembras maduras y desovadas. En octubre de 2005 y 2007 predominó la captura de hembras maduras y se dio una disminución de las capturas en noviembre, lo que fue interpretado como una señal de la migración aguas abajo. Sin embargo, en octubre de 2008 fueron más abundantes las hembras ya desovadas (Villalobos & Molina, 2006; Molina, 2008).

En dos cauces de la macrocuenca Parismina, se cuenta con información que también evidencia estas diferencias temporales. Por una parte, en el río Pacuare a la altura de Mojellones de Turrialba, se encuentra un salto de aproximadamente 2m en donde se registra un aumento de individuos que se desplazan hacia aguas arriba durante el mes de octubre. Esta circunstancia llevó al INCOPESCA a aprobar una veda de pesca en este sitio en junio del 2015, mediante el acuerdo 237, para evitar la sobreexplotación. Por otra parte, Molina (2008) informa que los pescadores de la desembocadura del río Parismina capturan los adultos de esta especie en el mes de diciembre.

A favor de los desplazamientos reproductivos de los adultos, estos hechos podrían interpretarse como una época reproductiva que se extiende por varios meses y los

desplazamientos estarían ligados a los altos flujos durante esta época. En este escenario sería congruente la variación en el estado de madurez de las hembras encontradas de un año a otro en el Sarapiquí. Además, el desplazamiento aguas arriba durante Octubre en Mojellones se daría después de la reproducción aguas abajo y la aparición en Diciembre en la desembocadura correspondería a otra población o grupo de individuos.

Si la especie poseyera un ciclo anfídromo, la variación anual en el Sarapiquí también podría interpretarse como una época reproductiva prolongada, pero la disminución de capturas en Noviembre, así como el movimiento río arriba en Mojellones podría ser evidencia de que los adultos se desplazan activamente por el río y utilizan territorios mayores que los adultos de *A. monticola*. Además, los reportes en la desembocadura del Parismina podrían ser capturas ocasionales, sin significar una migración de individuos.

La variación temporal entre los individuos de las diferentes cuencas podría deberse a las diferencias en el patrón temporal del flujo en los diferentes ríos, reforzado por las variaciones climáticas en el Caribe (Pérez *et al.*, 2013). Si esto fuera así, mantener las crecidas durante la estación lluviosa sería clave para la conservación de la especie en las cuencas con represas. Para procurar un manejo óptimo de las plantas el siguiente paso, sería averiguar cuál es la señal puntual y el valor umbral para desencadenar el desplazamiento o los eventos reproductivos.

Las especies potádromas *Brycon costarricensis*, *B. behreae* y *Astyanax aeneus* también son afectadas. Se ha demostrado que las especies de carácidos tienen importantes relaciones ecológicas. Por ejemplo: varias especies de *Brycon* participan en la dispersión de semillas de plantas, siendo claves en el desplazamiento en dirección aguas arriba (Horn, 1997; Bannack *et al.*, 2002; Reys *et al.*, 2009). Por otra parte, *A. aeneus* es responsable de hasta un 90% del reciclaje del fósforo por parte de la ictiofauna en quebradas pequeñas de Costa Rica. En quebradas con poco fósforo, el aporte proveniente por esta especie puede ser una fuente predominante (Small *et al.* 2011).

En la cuenca del Rhine, se ha demostrado la presencia de estructura genética en la población de *Squalius cephalus*. Esta es una especie potádroma con un tamaño máximo de 60 cm, similar al tamaño máximo de *B. costarricensis*. La diferencia genética entre los

individuos por encima y por debajo de una represa, equivale a la diferencia genética presente naturalmente en una distancia de entre 100 y 120 km de cauce de río y disminuye a una distancia entre 10 y 20 km si existe un paso para peces (Gouskov *et al.*, 2016). Se ha comprobado que esta especie realiza migraciones de 16 km en el río Spree (Fredrich *et al.*, 2003) y de 25 km en el río Meuse (DeLeeuw & Winter, 2008) para su reproducción y después vuelve al sitio de donde partió. Esto implica que la diferencia genética provocada por la represa es mayor a la distancia natural que podría haber entre dos poblaciones.

Este tipo de información genética puede complementar la información respectiva del uso de hábitat y los desplazamientos de cada especie. Si la distancia genética excede la distancia natural entre dos poblaciones podría utilizarse como un criterio para priorizar acciones de conservación según las especies. Según Fausch y colaboradores (2002) muchas especies utilizan distancias de río entre 1 y 100 km para completar sus ciclos de vida. En el extremo inferior es más probable encontrar especies con una estrategia oportunista, mientras que en el extremo superior especies con una estrategia periódica, esto por los respectivos tamaños corporales (Winemiller, 1995). Este enfoque podría utilizarse para las especies de las tres estrategias de vida y permitiría determinar si es necesaria la construcción de un paso para compensar el distanciamiento genético entre las poblaciones por abajo y por encima de las presas.

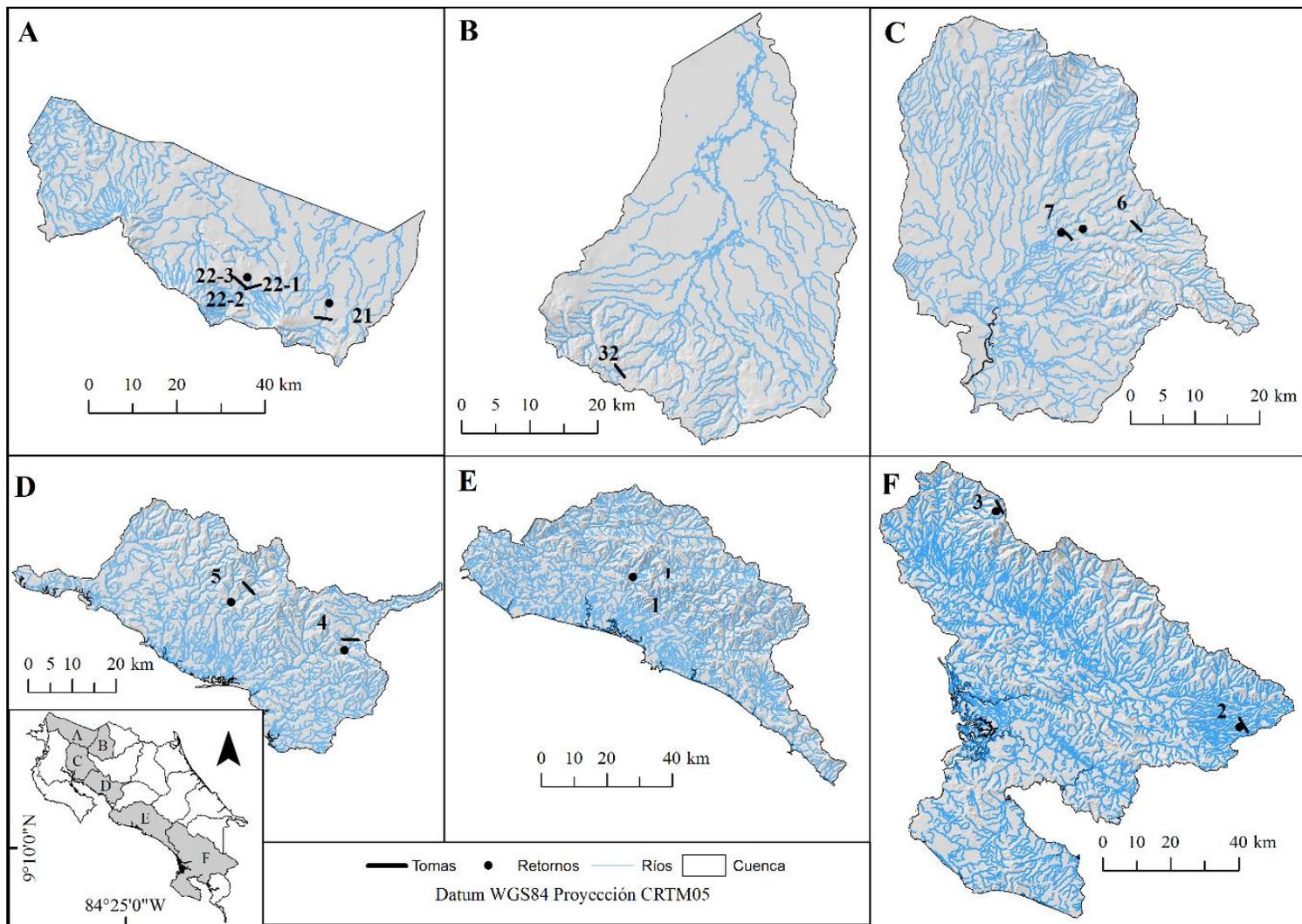


Figura 6. Ubicación de las presas y retornos en las cuencas A) Lago de Nicaragua, B) Río Frío, C) Barranca, D) Bebedero, E) Pirris y F) Térraba.

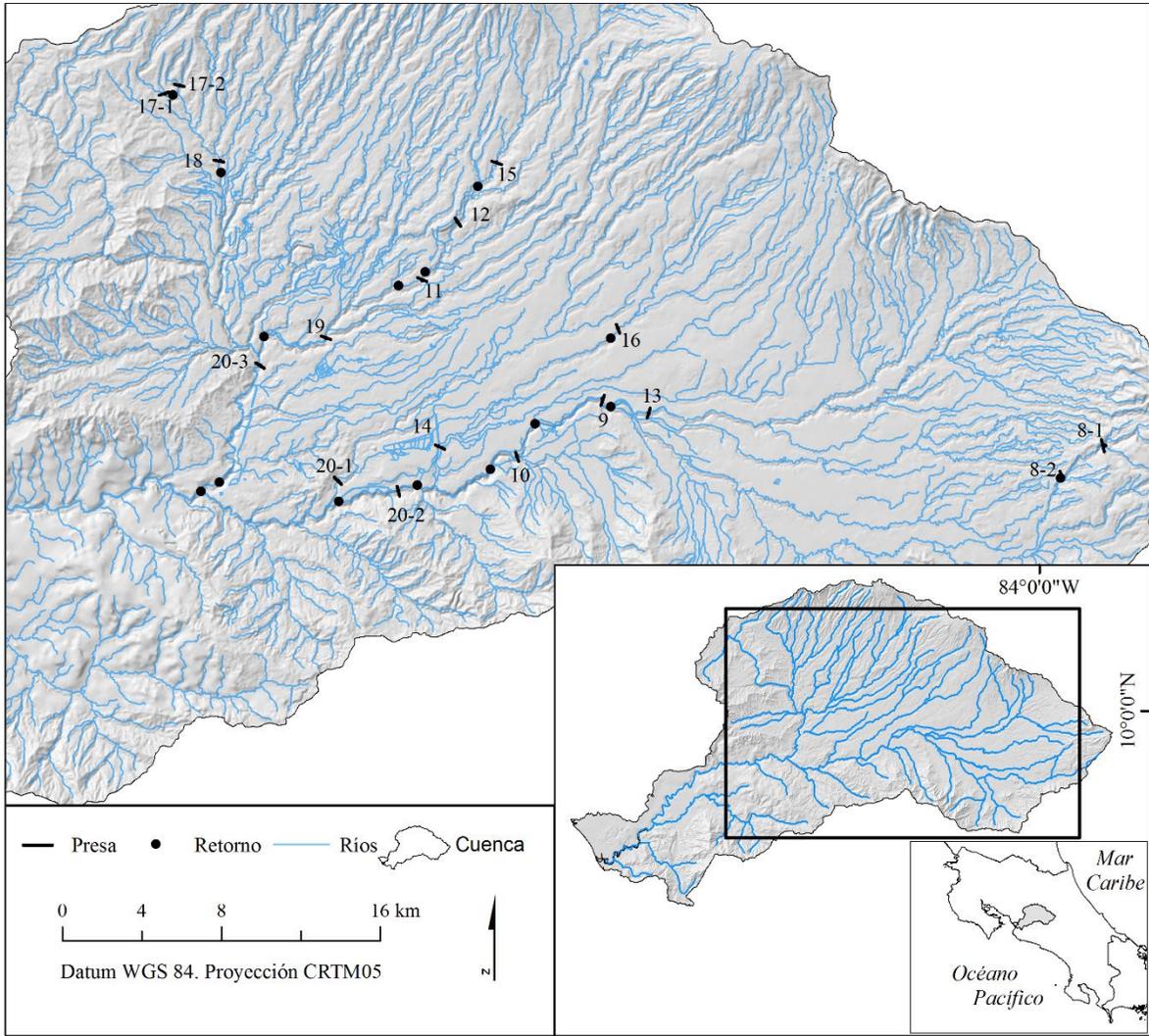


Figura 7. Ubicación de las presas y retornos en la cuenca Tárcoles.

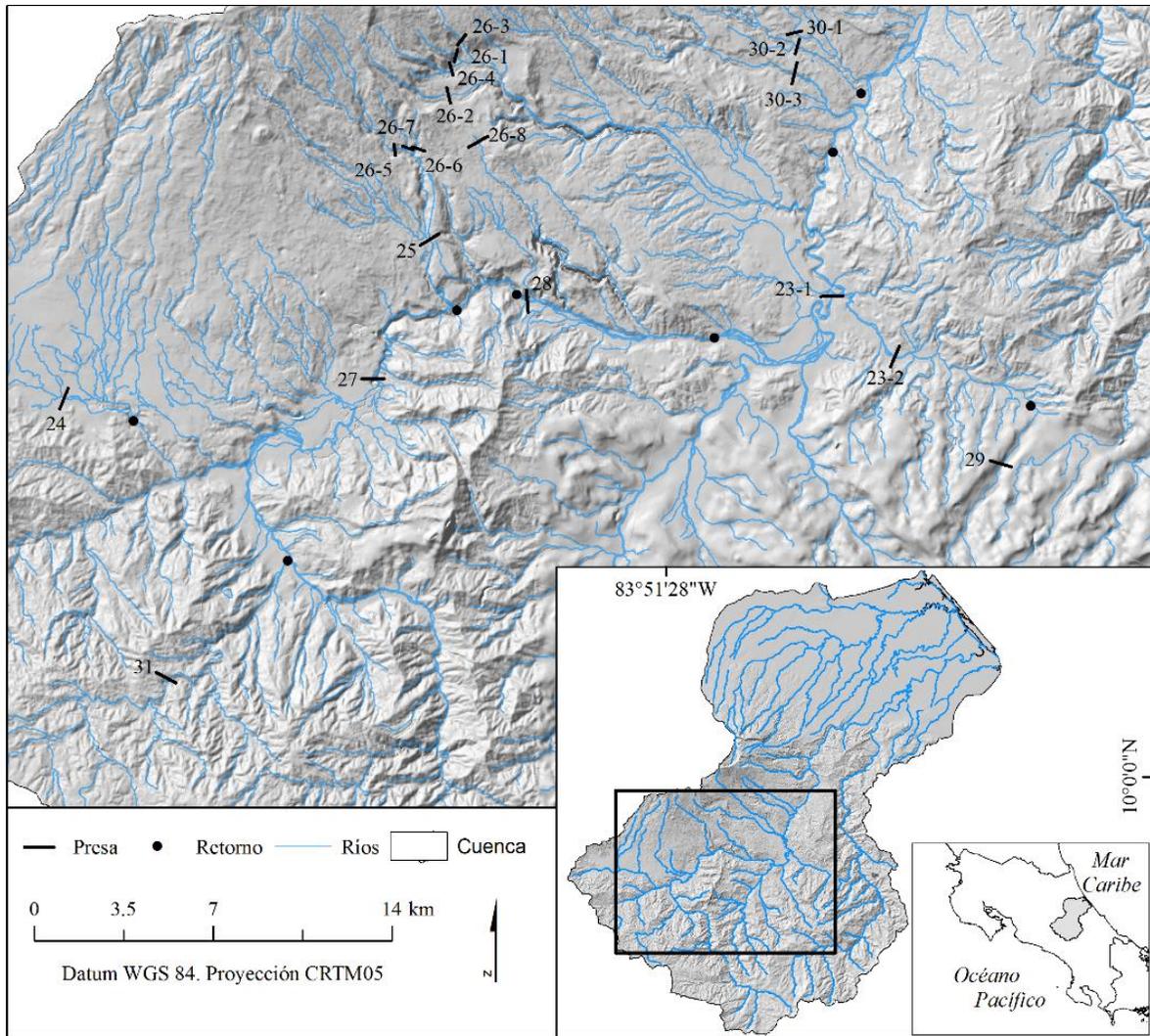


Figura 8. Ubicación de las presas y retornos en la cuenca Parismina.

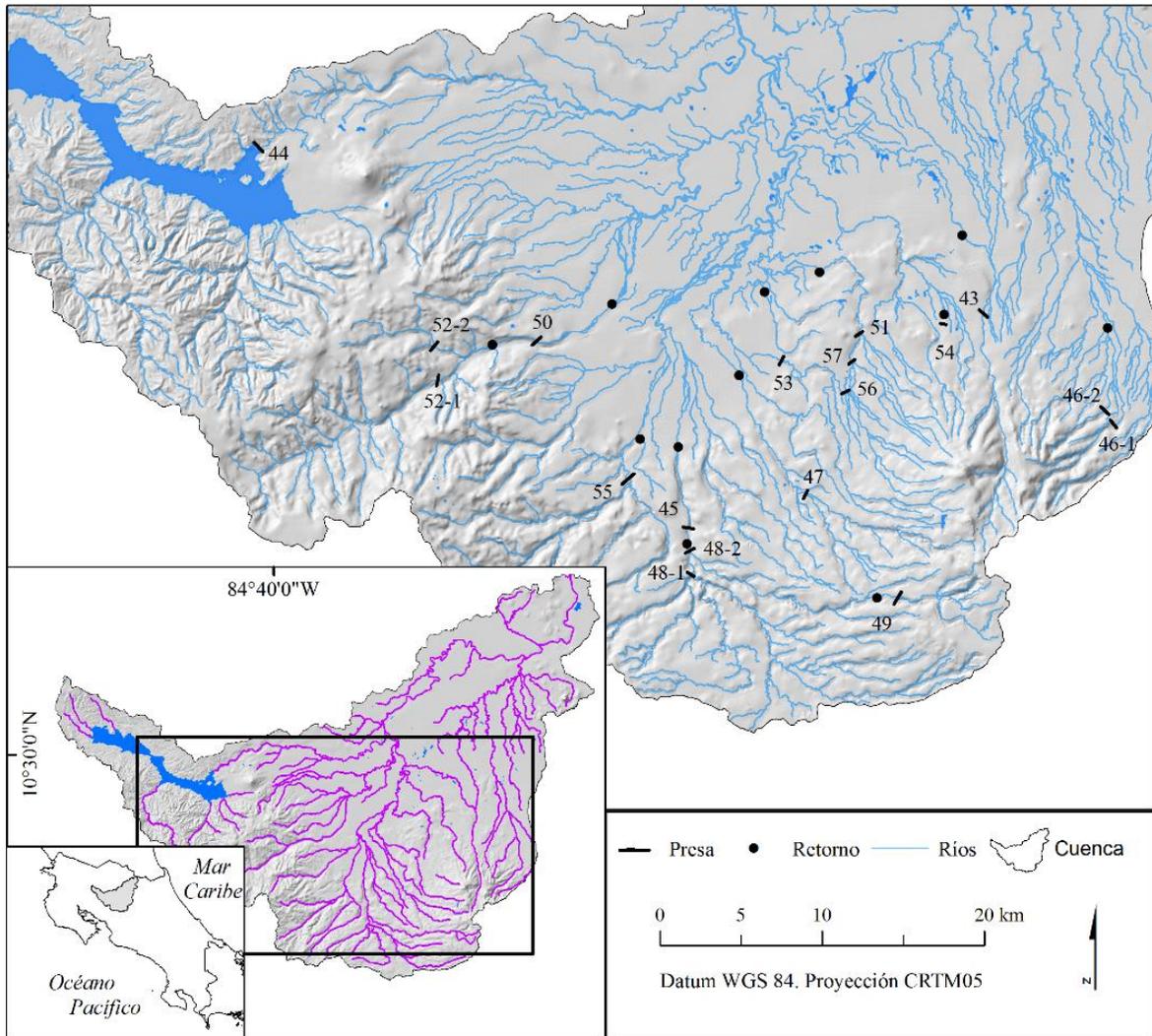


Figura 9. Ubicación de las presas y retornos en la cuenca San Carlos.

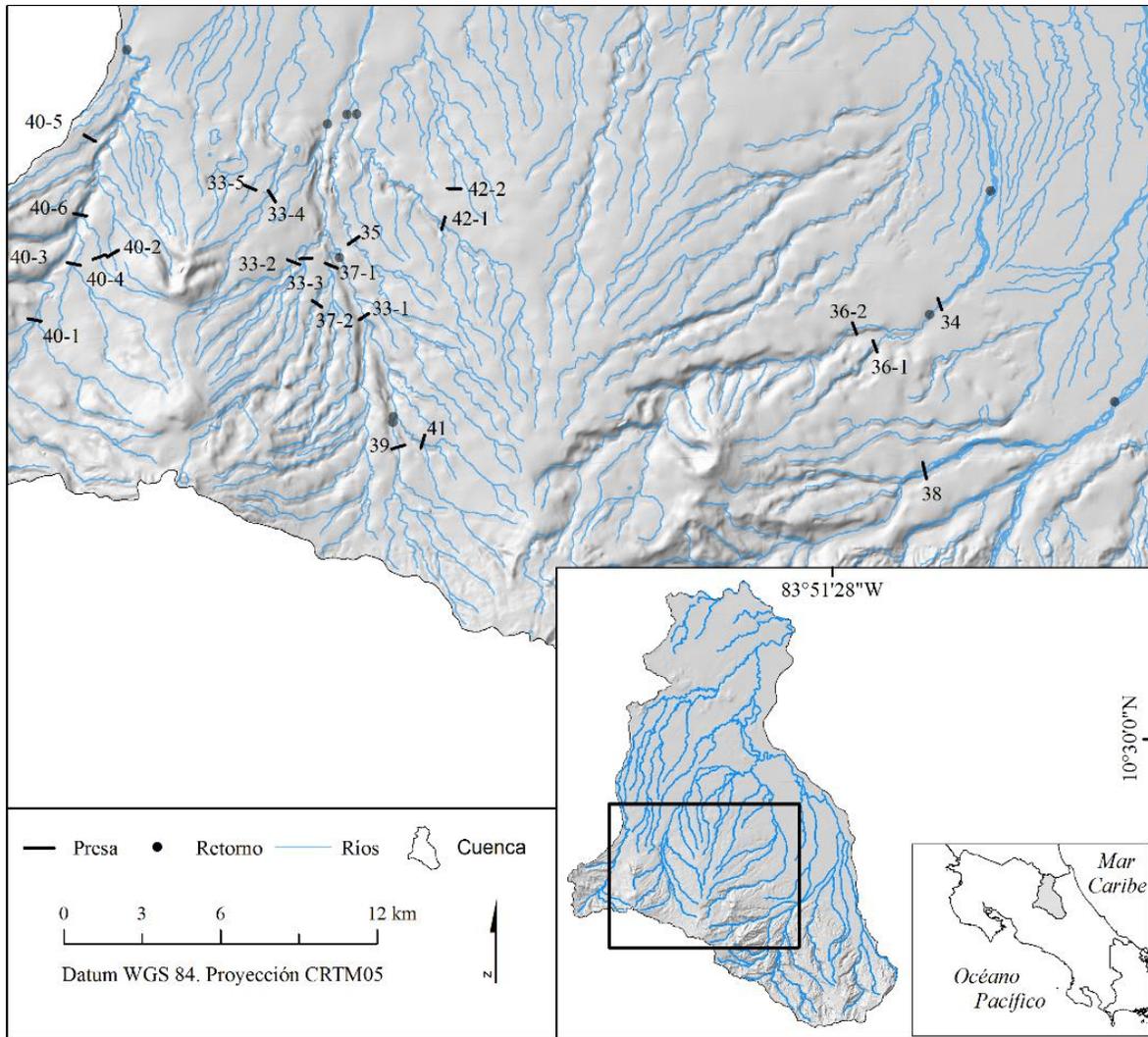


Figura 10. Ubicación de las presas y retornos en la cuenca Sarapiquí.

7. CONCLUSIONES

La fragmentación por represas hidroeléctricas no es un tema sencillo de abordar. La producción hidroeléctrica y la conservación de la fauna dulceacuícola se encuentran en posiciones antagónicas. Los recientes avances científicos en esta temática incitan a pensar en fórmulas de menor impacto para la fauna dulceacuícola y para dichos ecosistemas, aunque es preciso recalcar que los impactos nunca podrán ser eliminados completamente y todavía quedan muchas incógnitas por responder. Los resultados obtenidos son un primer abordaje de la situación general en Costa Rica. Resulta claro que no se pueden hacer generalizaciones debido a la gran cantidad de variables y sus interacciones. Por lo tanto, cada planta debe ser analizada de manera individual y posteriormente considerar su interacción con las otras plantas en la cuenca.

Con base en los resultados se sugieren prioridades de restauración de la conectividad según la cantidad área de drenaje impactada por planta hidroeléctrica y según la cuenca. También se hizo una diferenciación entre la cantidad de área afectada por el efecto de la presa como barrera física y la disminución del caudal entre el sitio de presa y el sitio de retorno. Esta información puede ser utilizada para mejorar el acceso a diferentes áreas de la cuenca mediante la optimización de los caudales ambientales o adaptación del funcionamiento de las plantas. La optimización en la operación de las plantas para alcanzar metas de conservación, puede ser un primer paso para la protección de las especies de fauna dulceacuícola, sin incurrir en un alto costo económico. Eventualmente se podría considerar la implementación de estructuras como pasos para peces enfocadas en especies claves.

Además, se identificó el impacto potencial de la actividad hidroeléctrica para 90 especies de peces que actualmente traslapan su distribución con esta actividad. El impacto común para todas las especies es la disminución del hábitat y esto puede derivar en una disminución en el rango altitudinal de la distribución de la especie o en el aislamiento o división de poblaciones. El integrar esta información junto con la estrategia de vida y criterios de conservación permitió establecer prioridades de conservación para las especies. Según estos criterios las especies de *Sicydium* sp, así como los mugílidos *A. monticola* y *J. pichardi*, los chupapiedras *Awaous* sp y las guavinas *Gobiomorus* sp son las más sensibles. Los cíclidos son sensibles a los cambios en el tramo crítico y las especies *C. sajica* y *A. diquis* tienen un

alto valor para la conservación por ser endémicas al país. Esto hace que los esfuerzos en conservación y restauración de la conectividad longitudinal deban priorizarse en torno a estas especies.

En una situación ideal no debería haber represas en los ríos. Los resultados de este trabajo son claros en que las represas que presentan un mayor impacto en el área afectada son las que se encuentran sobre los cauces principales. Estas plantas son utilizadas para generar durante la estación seca, momento en el cual las plantas de menor tamaño reducen su aporte productivo por bajos caudales. Se debe evitar construir nuevas represas en estos sitios y en las ya existentes, mejorar las condiciones mediante caudales ambientales que permitan el acceso a las partes altas por las especies utilizando el tramo crítico.

En el contexto actual y contrastando las cuencas de Parismina, Tárcoles, San Carlos y Sarapiquí, el desarrollo en esta última y el grado de impacto registrado, se recomienda la construcción de represas en las cuencas donde ya se realiza esta actividad y que se encuentren por encima de la distribución altitudinal de la ictiofauna, en ríos de orden bajo o cerca de las cabeceras. El acomodo en cascada de los proyectos puede ayudar a que los impactos sean de una menor magnitud. En la selección del sitio para este tipo de proyectos también se debe tomar en cuenta la presencia de especies endémicas y evitar la selección de sitios donde se encuentren presentes.

A mediano y largo plazo la planificación eléctrica del país, debe disminuir la importancia relativa de la generación hidroeléctrica, ya que a pesar de que tiene un menor impacto que la generación térmica, también tiene muchas consecuencias sobre los ecosistemas lóticos y los organismos que los utilizan.

En futuros análisis deben incluirse factores físicos como: los tamaños de las presas y su funcionamiento, la topografía del terreno mediante análisis de redes y características del flujo en cada cuenca. Además, una actualización y corroboración de la información pertinente a los ríos podría brindar más certeza en cuanto a las medidas realizadas. Por otra parte, se debe incluir factores biológicos como: el uso espacial y temporal de las cuencas por parte de las especies. Para lograr este objetivo se necesita datos obtenidos a través de muestreos sistemáticos a nivel de cuenca. También se necesita más detalles relativos a las necesidades específicas en cuanto al hábitat e historia de vida de cada especie, en especial de las especies con una estrategia periódica. El incluir estas variables enriquecerá la discusión y se podrán

tomar decisiones más responsables respecto al desarrollo hidroeléctrico en el país y la conservación de la ictiofauna.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Abell, R., Allan, J. D., & Lehner, B. (2007). Unlocking the potential of protected areas for freshwaters. *Biological Conservation I*, 34, 48-63.
- Adams, V. M., Setterfield, S. A., Douglas, M. M., Kennard, M. J., Ferdinand, K. (2015). Measuring benefits of protected management: trends across realms and research gaps for freshwater systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 370, 20140274.
- Allan, J. D., & Castillo, M. M. (2007). *Stream ecology: structure and function of running waters*. Dordrecht, Netherlands. Springer.
- Anderson, E. P., Freeman, M. C., & Pringle, C. M. (2006a). Ecological consequences of hydropower development in Central America: impacts of small dams and water diversion on neotropical stream fish assemblages. *River Research and Applications*. 22, 397-411.
- Anderson, E. P., Pringle, C. M., & Rojas, M. (2006b). Transforming tropical rivers: an environmental perspective on hydropower development in Costa Rica. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16, 679-693.
- Anderson, E. P., Pringle, C. M., & Freeman, M. C. (2008). Quantifying the extent of river fragmentation by hydropower dams in the Sarapiquí River Basin, Costa Rica. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18, 408-417.
- Ángulo, A., Garita-Alvarado, C. A., Bussing, W. A., & López, M. I. (2013). Annotated checklist of freshwater fishes of continental and insular Costa Rica: additions and nomenclatural revisions. *Check List*, 9(5), 987- 1019.
- Ángulo-Zamora, F. (2014). Gestión del recurso hídrico y saneamiento en Costa Rica. 21 Informe Estado de la Nación en Desarrollo Humano Sostenible. San José, Costa Rica.
- Banack, S. A., Horn, M. H., & Gawlicka, A. (2002). Disperser- vs Establishment- limited distriburion of a riparian fig tree (*Ficus insipida*) in a Costa Rican tropical rain forest. *Biotropica*. 34(2), 232-243.
- Blanco, J. (2012). Desafíos e impactos ambientales del uso energético, 2011. Ponencia elaborada para el Decimoctavo Informe Estado de la Nación. Programa Estado de la Nación. San José.
- Bone, Q., & Moore, R. H. (2003). *Biology of Fishes*. Nueva York, Estados Unidos. Taylor & Francis.

- Bunn, S. E., & Arthington, A. H. (2002). Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management*, 30, 492–507.
- Bunt, C. M., Castro-Santos, T., & Haro, A. (2012). Performance of fish passage structures at upstream barriers to migration. *River Research and Applications*, 28, 457-478.
- Burkhead, N. M. (2012). Extinction rates in North American freshwater fishes, 1900–2010. *BioScience*, 62, 798-808.
- Bussing, W. A. & López, M. I. (1977). Distribución y aspectos ecológicos de los peces de las cuencas hidrográficas de Arenal, Bebedero y Tempisque, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 25(1), 13-37.
- Bussing, W. A. (2002). *Peces de las aguas continentales de Costa Rica*. San José, Costa Rica. Universidad de Costa Rica.
- Brosse, S., Beauchard, O., Blanchet, S., Dürr, H. H., Grenouillet, G., Hugueny, B., Lauzeral, C., Leprieur, F., Tedesco, P. A., Villéger, S., & Oberdorff, T. (2013). Fish-SPRICH: a database of freshwater fish species richness throughout the World. *Hydrobiologia*, 700, 343-349.
- Cabrera-Peña, J. (1994). Morphometric relationships and yield in Costa Rican *Procambarus clarkia*. *Revista de Biología Tropical*, 42(3), 743-744.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199 (4335)
- Cooney, P. B., & Kwak, T. J. (2013). Spatial extent and dynamics of dam impacts on tropical island freshwater fish assemblages. *BioScience*, 63, 176-190.
- Cote, D., Kehler, D. G., Bourne, C., & Wiersma, Y. F. (2009). A new measure of longitudinal connectivity for stream networks. *Landscape Ecology*, 24, 101-113.
- De Leeuw, J. J., & Winter, H. V. (2008). Migration of rheophilic fish in the large lowland rivers Meuse and Rhine, the Netherlands. *Fisheries Management and Ecology*, 15, 409-415.
- Ellis, L. E., & Jones, N. E. (2016). A Test of the Serial Discontinuity Concept: Longitudinal Trends of Benthic Invertebrates in Regulated and Natural Rivers of Northern Canada. *River Research and Applications*, 32(3), 462-472.
- Erős, T., Schmera, D., & Schick, R. S. (2011). Network thinking in riverscape conservation- A graph-based approach. *Biological Conservation*, 144(1), 184-192.

- E.S.R.I. (Environmental Systems Research Institute). (2015). *ArcGis Desktop Help Hydrology Tools*. Accesado en: <http://pro.arcgis.com/es/pro-app/tool-reference/spatial-analyst/an-overview-of-the-hydrology-tools.htm>
- F.A.O. (2002). Fish Passes - Design, Dimensions and monitoring. FAO/DVWK (Food and Agriculture Organisation of the United Nations and Deutscher Verband fur Wasserwirtschaft und Kulturbau e.V). Rome.
- Fagan, W. F. (2002). Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology*, 83, 3243-3249.
- Fausch, K. D., Torgersen, C. E., Baxter, C. V., & Li, H. W. (2002). Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fish. *Bioscience*, 52(6), 483-498.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487-515.
- Fencl, J. S., Mather, M. E., Costigan, K. H., & Daniels, M., D. (2015). How big of an effect do small dams have? Using geomorphological footprints to quantify spatial impact of low-head dams and identify patterns of across-dam variation. *PLOS ONE*, 10(11), e0141210.
- Frankham, R. (2005). Genetics and extinction. *Biological Conservation*, 126, 131-140.4
- Frissell, C.A., Liss, W.J., Warren, C.E., & Hurley, M.D. (1986). A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental management*. 10 (2), 199-214.
- Fredrich, F., Ohmann, S., Curio, C., & Kirschbaum, F. (2003). Spawning migrations of the chub in the River Spree. Germany. *Journal of Fish Biology*. 63, 710-723
- Freeman, M. C., Pringle, C. M., & Jackson, C. R. (2007). Hydrologic connectivity and the contribution of stream headwaters to ecological integrity at regional scales. *Journal of the American Water Resources Association*. 43, 5-14.
- Fullerton, A. H., Burnett, K. M., & Steel, E. A. (2010). Hydrological connectivity for riverine fish: measurement challenges and research opportunities. *Freshwater Biology*, 55, 2215-2237.
- Gandini, C., Sampaio, F., & Pompeu, P. (2014). Hydropeaking effects of on the diet of a Neotropical fish community. *Neotropical Ichthyology*, 12, 795–802.

- Garner, S. R., Bobrowicz, S. M., & Wilson, C. C. (2013). Genetic and ecological assessment of population rehabilitation: walleye in Lake Superior. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*, 23, 594–605.
- Gouskov, A., Reyes, M., Wirthner-Bitterlin, L., & Vorburger, C. (2016). Fish population genetic structure shaped by hydroelectric power plants in the upper Rhine catchment. *Evolutionary Applications*, 9, 394–408.
- Graf, W.L. (2006). Downstream hydrologic and geomorphic effects of large dams on American rivers. *Geomorphology*, 79, 336-360.
- Grill, G., Dallaire, C., Chouinard, E., Sindorf, N., & Lehner, B. (2014). Development of new indicators to evaluate river fragmentation and flow regulation at large scales: A case study for the Mekong River Basin. *Ecological Indicators*, 45, 148–159.
- Grill, G., Lehner, B., Lumsdon, A., MacDonald, G., Zarfl, C., & Liermann, C. (2015). An index-based framework for assessing patterns and trends in river fragmentation and flow regulation by global dams at multiple scales. *Environmental Research Letters*, 10(1), 015001.
- Haas, T. C., Blum, M. J., & Heins, D. C. (2010). Morphological responses of a stream fish to water impoundment. *Biology Letters*, 6, 803–6.
- Haberyan, K. A., Horn, S. P., & Umaña V. G. (2003). Basic limnology of fifty-one lakes in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 51(1), 107-122.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1-9.
- Haxton, T., & Findlay, S. (2008). Meta-analysis of the impacts of water management on aquatic communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65, 437–447.
- Horn, M. (1997). Evidence for dispersal of fig seeds by the fruit-eating characid fish *Brycon guatemalensis* (Regan) in a Costa Rican tropical rain forest. *Oecologia*, 109, 259-264.
- Hutchinson, E. 1953. The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences in Philadelphia*, 105, 1-12.
- I.G.N. (2012). *Reseña sobre la conformación del mapa básico de Costa Rica a escala 1:50000*. San José, Costa Rica. Instituto Geográfico Nacional.
- Jager, H., Efroymson, R., Opperman, J., & Kelly, M. (2015). Spatial design principles for sustainable hydropower development in river basins. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 45, 808–816.

- Junk, W. J., Bayley, P. B., & Sparks, R. E. (1989). The flood pulse concept in river floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106, 110-127.
- Kalff, J. (2002). *Limnology: Inland Water Ecosystems*. Nueva Jersey, Estados Unidos: Prentice Hall.
- Knoll, K. 2015. The effect of isolation by waterfalls and dams on stream fish morphology (Tesis para M.Sc.) Northern Michigan University.
- Lande, R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241, 1455-1459.
- Laporte, S., Pacheco, A., & Contreras, F. (2006). Estimation of minimum acceptable (compensatory) flow for the rivers of Costa Rica. *Climate Variability and Change—Hydrological Impacts*. IAHS 308, 558-562.
- Lawrence, D. J., Larson, E. R., Reidy-Liermann, C. A., Mims, M. C., Pool, T. K., & Olden, J. D. (2011). National parks as protected areas for U.S. freshwater fish diversity. *Conservation Letters*. 4: 364-371.
- Levêque, C., Oberdorff, T., Paugy, D., Stiassny, M., & Tedesco, P. A. (2008). Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 545–567.
- Liermann, C. R., Nilsson, C., Robertson, J. & NG, R. Y. (2012). Implications of dam obstruction for global freshwater fish diversity. *Bioscience*, 62, 539-548.
- Ligon, F. C., Dietrich, W. E., Trush, W. J. (1995). Downstream ecological effects of dams. *Bioscience*, 45(3), 183-192.
- Lima, A., Agostinho, C., Sayanda, D., Pelicice, F., Soares, A., & Monaghan, K. (2016). The rise and fall of fish diversity in a neotropical river after impoundment. *Hydrobiologia*, 763, 207–221.
- Lehner, B., Liermann, C., Revenga, C., Vörösmarty, C., Fekete, B., Crouzet, P., Doll, P., Endejan, M., Frenken, K., Magome, J., Nilsson, C., Robertson, J.C., Rödel, R., Sindorf, N., Wisser, D. (2011). High-resolution mapping of the world's reservoirs and dams for sustainable river-flow management. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(9), 494–502.
- Leopold, L. B., Wolman, M. G., & Miller, J. P. (1964). *Fluvial Processes in Geomorphology*. San Francisco, United States: W. H. Freeman.

- Lessard, J., & Hayes, D. (2003). Effects of elevated water temperature on fish and macroinvertebrate communities below small dams. *River Research and Applications*, 19, 721–732.
- López, M. I. (1978). Migración de la sardina *Astyanax fasciatus* (Characidae) en el río Tempisque, Guanacaste, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 26(1), 261-275.
- Lorion, C. M., Kennedy, B. P., & Braatne, J. H. (2011). Altitudinal gradients in stream fish diversity and the prevalence of diadromy in the Sixaola River basin, Costa Rica. *Environmental Biology of Fishes*, 91, 487-499.
- Lowe-McConnell, R. H. (1987). *Ecological studies in tropical fish communities*. London, United Kingdom, Cambridge University Press.
- Lucas, M. C., & Baras, E. (2001). *Migration of Freshwater Fishes*. Iowa, Estados Unidos. Blackwell Sciency Company.
- Marchetti, M., & Moyle, P. (2001). Effects of flow regime on fish assemblages in a regulated California stream. *Ecological Applications*, 11, 530–539.
- Marschall, E. A., Mather, M. E., Parrish, D. L., Allison, G. W., & McMenemy, J. R. (2011). Migration delays caused by anthropogenic barriers: modeling dams, temperature, and success of migrating salmon smolts. *Ecological Applications*, 21, 3014–3031.
- McDowall, R. M., (1997). The evolution of diadromy in fishes and its place in phylogenetic analysis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7, 443-4462.
- McManamay, R., Peoples, B., Orth, D., Dolloff, C., Matthews, D., & Jonsson, B. (2015). Isolating Causal Pathways between Flow and Fish in the Regulated River Hierarchy. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 72, 1731–1748.
- Magilligan, F., & Nislow, K. (2005). Changes in hydrologic regime by dams. *Geomorphology*, 71, 61–78.
- Makrakis, M. C., Miranda, L. E., Makrakis, S., Fontes-Júnior, H. M., Morlis, W. H., Dias, J. H. P., & Garcia J. O. (2012). Diversity in migratory patterns among neotropical fishes in a highly regulated river basin. *Journal of Fish Biology*, 81(2), 866-881.
- Mims, M., & Olden, J. (2012). Life history theory predicts fish assemblage response to hydrologic regimes. *Ecology*, 93, 35–45.
- Molina-Arias, A. (2008). Monitoreo del estado de madurez gonadal del pez bobo en el río Sarapiquí. Disponible en: <http://www.monografias.com/trabajos91/monitoreo-del-estado-madurez-gonadal-del-pez-bobo-joturus-pichardi/monitoreo-del-estado-madurez-gonadal-del-pez-bobo-joturus-pichardi.shtml>

- Molina-Arias, A., Herrera-Solano, D., & Rodríguez-Quirós, L. M. (2010). Informe de peces diablo (Siluriformes: Loricariidae) en la cuenca del Río Reventazón, Costa Rica. *Brenesia*, 73/74, 135-136.
- Nelson, J. S. (2006). *Fishes of the world*. Nueva Jersey, Estados Unidos. Wiley.
- Newbold, J. D., O'Neill, R. V., Elwood, J. W., & Winkle, V. W. (1982). Nutrient spiralling in streams: implications for nutrient limitation and invertebrate activity. *American Naturalist*, 120 (5), 628-652.
- Oldani, N. O., Mariano-Baigún, C. R., Nestler, J. M., & Goodwin, R. A. (2007). Is fish passage technology saving fish resources in the lower La Plata River basin?. *Neotropical Ichthyology*, 5, 89-102.
- Olden, J., & Naiman, R. (2010). Incorporating thermal regimes into environmental flows assessments: modifying dam operations to restore freshwater ecosystem integrity. *Freshwater Biology*, 55, 86–107.
- Orozco, J., Ramírez, F., & Solano, F. (2012). Plan de Expansión de la Generación Eléctrica: Período 2012-2024. Instituto Costarricense de Electricidad.
- Orozco-Canosa, J. & Salazar-Badilla, S. (2011). Costa Rica: Proyecciones de la demanda eléctrica 2011-2033. Instituto Costarricense de Electricidad Sector Electricidad. Centro Nacional de Planificación Eléctrica.
- Pérez-Briceño, P. M., Amador-Astua, J. A., & Alfaro-Martínez, E. J. (2013). Clasificación climática para la vertiente caribe costarricense. En Memorias del VII Congreso de la Red Latinoamericana de Ciencias Ambientales. Instituto Tecnológico de Costa Rica, San Carlos, Costa Rica.
- Pettesse, M. & Petreire, M. (2012). Tendency towards homogenization in fish assemblages in the cascade reservoir system of the Tietê River Basin, Brazil. *Ecological Engineering*, 48, 109–116.
- Picado-Barboza, J. (2008). Composición y estructura de las comunidades de peces y macroinvertebrados acuáticos en la cuenca del Río Pacuare, vertiente Caribe, Costa Rica (Tesis para M.Sc.) Universidad de Costa Rica.
- Poff, L. N., & Hart, D. D. (2002). How Dams Vary and Why It Matters for the Emerging Science of Dam Removal. *BioScience*, 52, 659–668.
- Poff, N. L., Olden, J. D., Merritt, D. M., & Pepin, D. M. (2007). Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 5732–7.

- Pringle, C. M., Freeman, M. C., & Freeman, B. (2000). Regional effects of hydrologic alterations on riverine macrobiota in the new world: tropical-temperate comparisons. *Bioscience*, 50, 807-823.
- Pringle, C. M., Naiman, R. J., Bretschko, G., Karr, J. R., Oswood, M. W., Webster, J. R., Welcomme, R. L., & Winterbourn, M. J. (1988). Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of the North American Benthological Society*, 7(4), 503-524.
- Pringle, C. M., Rowe, G., Triska, F., Fernandez, J., & West, J. (1993). Landscape linkages between geothermal activity and solute composition and ecological response in surface waters draining the Atlantic slope of Costa Rica. *Limnology and Oceanography*, 38(4), 753-774.
- Pringle, C. M., & Triska, F. J. (2000). Emergent biological patterns and surface-subsurface interactions at landscape scales. In J.B. Jones & P. J. Mulholland (Eds). *Surface-subsurface interactions in stream ecosystems* (167-193). Academic Press, New York.
- Pringle, C. M., Triska, F. J., & Browder, G. (1990). Spatial variation in basic chemistry of streams draining a volcanic landscape on Costa Rica's Caribbean slope. *Hydrobiologia*, 206(1), 73-85.
- Radinger, J., & Wolter, C. (2014). Patterns and predictors of fish dispersal in rivers. *Fish and Fisheries*, 15, 456-473.
- Radinger, J., & Wolter, C. (2015). Disentangling the effects of habitat suitability, dispersal, and fragmentation on the distribution of river fishes. *Ecological Applications*, 25 (4), 914-927.
- Reed, D. H., & Frankham, R. (2003). Correlation between fitness and genetic drift. *Conservation Biology*, 17(1), 230-237.
- Reys, P., Sabino, J., & Galetti, M. (2009). Frugivory by the fish *Brycon hilarii* (Characidae) in western Brazil. *Acta Oecologica*, 35, 136-141.
- Ribeiro, T. C., & Umaña-Villalobos, G. (2010). Distribution of *Agonostomus monticola* and *Brycon behreae* in the Río Grande de Térraba, Costa Rica and relations with waterflow. *Neotropical Ichthyology*, 8 (4), 841-849.
- Ricciardi, A., & Rasmussen, J. B. (1999). Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology*, 13, 1220-222.
- Rouwet, D., Mora-Amador, R., Ramírez, C. & González, G. (2010) Hydrogeochemical model of the Irazú and Turrialba "twin volcanoes" (Costa Rica). Poster presentado en la AGU Fall Meeting, San Francisco, E.E.U.U., Abstracts #V23A-2392.

- Santos, A., & Araújo, F. (2014). Evidence of morphological differences between *Astyanax bimaculatus* (Actinopterygii: Characidae) from reaches above and below dams on a tropical river. *Environmental Biology of Fishes*, 98, 183–191.
- Sala, O. E., Chapin III, F.S., Armesto, J. J., Berlow, R., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M. & Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Schilt, C. R. (2007). Developing fish passage protection at hydropower dams. *Applied Animal Behaviour Science*. 104(3-4), 295-325.
- Schoenfuss, H. L., & Blob, R. W. (2003). Kinematics of waterfall climbing in Hawaiian freshwater fishes (Gobiidae): vertical propulsion at the aquatic–terrestrial interface. *Journal of Zoology*, 261, 191-205.
- Schoenfuss, H. L., Maie, T., Kawano, S. M., & Blob, R. W. (2011). Performance across extreme environments: comparing waterfall climbing among amphidromous gobioid fishes from Caribbean and Pacific Islands. *Cybium*, 35(4), 361-369.
- Segurado, P., Branco, P., & Ferreira, M. (2013). Prioritizing restoration of structural connectivity in rivers: a graph based approach. *Landscape Ecology*, 28, 1231-1238.
- Small, G., Pringle, C., Pyron, M., & Duff, J. (2011). Role of the fish *Astyanax aeneus* (Characidae) as a keystone nutrient recycler in low-nutrient Neotropical streams. *Ecology*, 92(2), 386–397.
- Smith, S. A., & Bermingham, E. (2005). The biogeography of lower Mesoamerican freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 32(10), 1835-1854.
- Smith, W. E., & Kwak, T. J. (2014), A capture-recapture model of amphidromous fish dispersal. *Journal of Fish Biology*, 84: 897–912.
- Stanford, J.A., & Ward, J.V. (1993). An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor. *Journal of the North American Benthological Society*, 12(1), 48-60.
- Stanford, J. A., & Ward, J. V. (2001). Revisiting the serial discontinuity concept. *Regulated Rivers: Research & Management*, 17, 303-310.
- Statzner, B. & Higler, B. (1986). Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology*, 16, 127-139.

- Stephens, P. A., Sutherland, W. J., & Freckleton, R. P. (1999). What is the Allee effect? *Oikos*, 87(1), 185-190.
- Strahler, AN. (1952). Hypsometric (area-altitude) analysis of erosional topography. *Geological Society of America Bulletin*, 63, 1117-1142.
- Strayer, D. L. (2006). Challenges for freshwater invertebrate conservation. *Journal of the North American Benthological Society*, 25, 271–287.
- Strayer, D.L., & Dudgeon, D. (2010). Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 344-358.
- Thornton, K. W., Kennedy, R. H., Carroll, J. H., Walker, W. W., Gunkel R. C., & Ashby, S. (1981). Reservoir sedimentation and water quality: an heuristic model. In H. G. Stefan (Ed.), *Proceedings of the Symposium on Surface Water Impoundments* (654–661). American Society of Civil Engineers, New York.
- Thorp, J. H., & Thoms, M. C. (2006). The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications*, 22, 123-147.
- TNC. The Nature Conservancy. (2009). *Evaluación de ecorregiones de agua dulce en Mesoamérica, sitios prioritarios para la conservación en ecorregiones de Chiapas a Darién*. San José, Costa Rica. The Nature Conservancy.
- Townsend, C. R. (1989). The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 8 (1), 36-50.
- Vannote, R. L., Minshall, W. G., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130–137.
- Videler, J. J. (1993). *Fish Swimming*. London, UK. Chapman & Hall.
- Villalobos-Céspedes J., & Molina, A. (2006). Situación del pez bobo (*Joturus pichardi*) en la cuenca del río Sarapiquí. *Revista Rescatemos el Virilla*, 12(30), 35-37.
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M. O., & Dudgeon, D. (2010). Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 467, 555-561.
- Ward, J. (1989). The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 8(1), 2-8.
- Ward, J. V., & Stanford, J. A. (1983). The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. *Dynamics of lotic ecosystems*, 10, 29-42.

- Ward, J. V., & Stanford, J. A. (1995). The serial discontinuity concept: Extending the model to floodplain rivers. *Regulated Rivers: Research & Management*, 10(2-4), 159-168.
- WCD. The World Commission on Dams. (2000). Dams and development: A new framework for decision making. Reino Unido. Earthscan.
- Webb, B. W., & Walling, D. E. (1996). Long-term variability in the thermal impact of river impoundment and regulation. *Applied Geography*, 16, 211–223
- Wiens, J. (2002). Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology*, 47(4), 501–515.
- Winemiller, K. O. (1989). Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81, 225-241.
- Winemiller, K. O. (1995). Aspects structurels et fonctionnels de la biodiversité des peuplements de poissons. *Bulletin Français de La Pêche et de La Pisciculture*, 339, 23–45.
- Winemiller, K. O., & Rose, K. A. (1992). Patterns of life history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 2196–2218.
- Wofford, J., Gresswell, R., & Banks, M. (2005). Influence of barriers to movement on within-watershed genetic variation of coastal cutthroat trout. *Ecological Applications*, 15(2), 628–637.
- Xenopoulos, M., Lodge, D., Alcamo, J., Märker, M., Schulze, K., & Vuuren, D. (2005). Scenarios of freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal. *Global Change Biology*, 11(10), 1557–1564.