

## 15

**LA INTRODUCCIÓN DE *ARAPAIMA GIGAS*  
(PAICHE) EN LA AMAZONÍA BOLIVIANA*****THE INTRODUCTION OF PAICHE (*ARAPAIMA GIGAS*) IN THE BOLIVIAN AMAZON***

Fernando M. CARVAJAL-VALLEJOS<sup>1,2</sup>, Paul A. VAN DAMME<sup>1,2</sup>,  
Leslie CORDOVA<sup>1</sup> y Claudia COCA<sup>1</sup>

<sup>1</sup> FAUNAGUA, Cochabamba-Bolivia

<sup>2</sup> Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos (ULRA), UMSS, Cochabamba-Bolivia

**RESUMEN**

*Arapaima gigas* (paiche) es un ejemplo ilustrativo para entender las causas y efectos que la introducción de peces puede tener en las tierras bajas de la Amazonía boliviana. Se presenta una descripción de algunos cambios socioeconómicos que surgieron a raíz de su introducción hace casi 40 años en el sistema de los ríos Madre de Dios y Beni. En la primera parte, se presenta una síntesis general del estado de conocimiento acerca de la especie como línea base comparativa para estudios futuros, y se propone una hipótesis sobre la historia de su introducción en el país. Seguidamente se presenta un mapa tentativo de la distribución actual que tiene en Bolivia y se describen brevemente los cambios socioeconómicos y las modificaciones en la cadena productiva de pescado que sucedieron en el norte del país. Finalmente, se presentan una discusión y recomendaciones para evitar futuras introducciones de peces relacionadas a la construcción de represas hidroeléctricas y la piscicultura, así como alternativas para su explotación en Bolivia.

**SUMMARY**

*Arapaima gigas* (paiche) is an example which can be used to study the causes and effects of the introduction of non-native species on the local fish fauna in the Bolivian Amazon lowlands. A description of some changes which occurred after its introduction since nearly 40 years ago in the Bolivian Amazon (river basins Madre de Dios and Beni) is presented. The first section presents a general synthesis of the current knowledge of the species, which can be used as a base line for future comparative studies. An hypothesis is presented on the history of its introduction in the country, as well as a distribution map. Socioeconomic changes and changes in the fish value chain in the northern Bolivian Amazon after the introduction of the species are described. Recommendations on how to avoid introduction of new species as the result of dam construction and fish culture are provided, as well as alternative ways to exploit the introduced species.

## INTRODUCCIÓN

La introducción artificial de especies fuera de su área natural de distribución ha ocurrido a múltiples escalas geográficas y actualmente es un componente significativo del cambio ambiental global causado por el hombre (Vitousek *et al.*, 1997). Al margen de los beneficios aparentes que se puede obtener de su práctica, la introducción de especies conlleva a la ruptura desapercibida de un aislamiento natural determinado entre poblaciones o comunidades que siguieron trayectorias evolutivas diferentes (Rahel, 2007). Se ha mostrado, en muchos casos, que la introducción de especies fuera de su área natural de distribución puede alterar la estructura de comunidades nativas con las que no co-evolucionaron, originando consecuencias negativas que son en muchos casos irreversibles (Mooney & Cleland, 2001; Suarez & Tsutsui, 2008).

A nivel mundial, de todos los ecosistemas existentes, los lagos y ríos han sido los ambientes que sufrieron las mayores modificaciones por especies invasoras (en particular, peces). Los esfuerzos persistentes por mantener o promover la pesca deportiva (Mooney & Cleland, 2001), pesca de consumo (Hickley, 1994), la piscicultura (Casal, 2006) y explotación de peces ornamentales (Rahel, 2007), fueron los motivos principales para la introducción de especies de peces no-nativos.

La creación de un nuevo recurso pesquero involucra la transferencia de peces (u otros recursos animales explotables) a un nuevo cuerpo de agua, o la introducción de una o varias especies en ambientes 'estables' ya existentes (Hickley & Chare, 2004). Los ecosistemas receptores, por su parte, generalmente se alteran en diferentes grados para armonizar la presencia de los nuevos componentes (Moyle & Light, 1996; Welcomme, 2001). Según Hickley *et al.* (2006), las especies de peces introducidas pueden alterar la estructura de la comunidad nativa de residentes si ejercen una presión depredadora o compiten por el alimento, los refugios o sitios de reproducción. Muchas veces, las especies introducidas traen consigo nuevas enfermedades y/o parásitos a los cuales la fauna nativa es vulnerable (por ejemplo ver Oldroyd, 1999). Si en el medio ambiente existen relativos próximos a las especies introducidas, la variabilidad genética y fecundidad (fitness) pueden disminuir por sucesos de hibridación (Walters & Blum, 2007). Ocasionalmente, el ambiente puede ser alterado o degradado con la llegada de especies que no evolucionaron en el mismo (Zambrano *et al.*, 2001).

El suceso de una invasión puede ser entendido como la expansión demográfica de una especie introducida (o de una población) (Hufbauer & Torchin, 2007), y posee implicaciones biogeográficas más que taxonómicas (Colautti & MacIsaac, 2004). Una especie es considerada como invasora si llega a tener impactos ecológicos o económicos significativos en su nuevo ambiente. Medir estos impactos, generalmente, no es una tarea fácil y categorizar a una especie invasora como tal puede ser ambiguo e inconsistente. En algunos casos las especies introducidas pueden tener efectos ecológicos y ambientales negativos significantes, pero económicos positivos (Hufbauer & Torchin, 2007).

En América del Sur, la introducción de peces ha ocurrido en varios países y a diferentes escalas. Existen trabajos que documentan la introducción de peces desde otros continentes (Welcomme, 1988; Casal, 2006), entre cuencas diferentes (por ejemplo Oliveira *et al.*, 2006) y dentro de una misma cuenca (Agostinho & Júlio Jr., 2002). Al igual que para varias partes del mundo, las introducciones estuvieron relacionadas principalmente con la piscicultura, la pesca deportiva y el aprovechamiento de peces ornamentales. En muchos casos, la introducción de peces fue fomentada por gobiernos regionales e instituciones de desarrollo (Pérez *et al.*, 2003; Ortega *et al.*, 2007; Girão, 2007).

En Bolivia, la información sobre peces introducidos es prácticamente inexistente a pesar de la importancia que algunas de ellos representan en términos de generación de empleo, ingresos y fuente de proteínas, especialmente en comunidades rurales. Hay al menos ocho especies de peces introducidas aparentemente bien establecidas en los ambientes naturales: *Ochorynchus mykiss* (Walbaum, 1792), *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes, 1835), *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 y *Gambusia affinis* (Baird y Girard, 1853) para la porción Andina, y *Arapaima gigas* (Schinz, 1822), *Semaprochilodus insignis* (Jardine, 1841), *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) y *Poecilia cf. reticulata* para las tierras bajas (Carvajal-Vallejos, datos no publicados). Estas especies aparentemente se adaptaron bien a las condiciones locales donde fueron introducidas, y se expandieron de forma espectacular, en muchos casos a costo de las poblaciones de especies nativas (véase por ejemplo Sarmiento & Barrera, 2004; Van Damme & Carvajal, 2005; Van Damme *et al.*, 2009; Carvajal-Vallejos & Zeballos Fernández, 2011).

En las tierras bajas, *A. gigas* (a partir de aquí *Arapaima*) es uno de los casos más particulares y sorprendentes de introducción en el país. Considerando los impactos que ha producido a nivel socioeconómico, se lo podría categorizar como un verdadero invasor. Se sabe muy poco sobre las alteraciones que esta especie podría estar causando en los ecosistemas locales, por la dificultad que encierra este tipo de estudios. Sin embargo, el impacto que ha tenido sobre la pesca y la cadena productiva de pescado del norte del país es más evidente. Hasta el año 1994, *Arapaima* no figuraba en los registros de las capturas comerciales de Bolivia (CDP, 1995). Repentinamente, en los últimos años la especie ha tomado importancia en los desembarques y en la actualidad se estima que constituye más del 50% de los volúmenes de pesca totales del norte amazónico de Bolivia (Van Damme, 2006). En un plazo de no más de 10 años, esta especie invasora ha podido ocupar un papel muy significativo en la pesca comercial de la región.

Debido a que *Arapaima* es un ejemplo ilustrativo para entender las causas y efectos que la introducción de peces podría tener en la Amazonía Boliviana, a continuación se presenta la descripción de algunos cambios que surgieron a raíz de su introducción. En la primera parte se expone una síntesis general del estado de su conocimiento como línea base comparativa para estudios futuros, y se propone una hipótesis sobre la historia de su introducción. En seguida se presenta por primera vez un mapa tentativo de la distribución actual que tiene en Bolivia y se describen brevemente los cambios socioeconómicos

y las modificaciones en la cadena productiva de pescado que sucedieron en el norte del país. Finalmente, se presentan una discusión y recomendaciones para evitar futuras introducciones de peces relacionadas a la construcción de represas hidroeléctricas y piscicultura, así como alternativas para su explotación en Bolivia.

## MÉTODOS

La síntesis del conocimiento de la especie fue obtenida de la bibliografía disponible generada en Brasil, Colombia y Perú, principalmente. La distribución actual de la especie en la Amazonía Boliviana fue determinada a partir de registros y observaciones directas de campo en los principales sistemas del país, los años 2002-2003 y 2006-2008.

Para la cadena productiva de pescado en el norte de la Amazonía Boliviana se construyó un diagrama de flujo en base a insumos que se generaron durante entrevistas y talleres realizados los años 2006 y 2008, en la ciudad de Riberalta. Los insumos, que además fueron utilizados para determinar la composición y el volumen de las capturas, son comentarios personales de pescadores, dirigentes, comerciantes, y otras personas involucradas en la comercialización de pescado. La cadena presentada considera únicamente el pescado proveniente de la zona de acción de la pesca comercial en Riberalta (en el norte amazónico de Bolivia). El área incluye el territorio de varias comunidades indígenas y campesinas, que en algunos casos también representan un eslabón productivo en la cadena (Van Damme, 2006).

## SÍNTESIS DEL CONOCIMIENTO DE LA ESPECIE

### Identificación y distribución natural

*A. gigas* (Schinz in Cuvier, 1822) es el único representante reconocido de la familia Arapaimatidae del orden primitivo Osteoglossiformes (“bonytongues”) en América del Sur (Ferraris, 2003; Berra, 2004; Lavoué & Sullivan, 2004; Nelson, 2006), pero se ha sugerido que otras tres especies diferenciables a nivel morfológico son nominalmente válidas (Castello & Stewart, 2010). Es uno de los peces de escama más grande de aguas continentales del mundo, alcanzando 3-4 m y más de 200 Kg (Ferraris, 2003; Berra, 2004; Nelson, 2006) (Fig. 15.1). A nivel regional es comúnmente conocido con el nombre de pirarucú (Brasil y Colombia), paiche (Perú, Ecuador, Venezuela y Bolivia) y arapaima (Guyana). Posee una cabeza pequeña y deprimida (10% del cuerpo), con los huesos notoriamente ornamentados. El cuerpo es alargado, cilíndrico y subsecuentemente comprimido. Está cubierto con escamas ovales grandes y gruesas. Las aletas anal y dorsal están al mismo nivel, cerca de la cola redondeada. La porción posterior del cuerpo posee una coloración roja intensa (Ferraris, 2003; Saavedra *et al.*, 2005a; Nelson, 2006) (Fig. 15.1).



**Figura 15.1.** Ejemplar de *Arapaima gigas* capturado el año 2007 en la cuenca del río Madre de Dios (río Manupare) por pescadores comerciales de Riberalta.

De manera natural, *Arapaima* se encuentra en la cuenca del Amazonas (Berra, 2004; Hrbek *et al.*, 2005), y Essequibo (Lüling, 1964; Fernandes, 2005). En la cuenca del río Amazonas ocupa alrededor de 2 millones de km<sup>2</sup>, compartidos entre Brasil, Perú, Colombia, Ecuador y Venezuela (Ferraris, 2003; Saavedra *et al.*, 2005a). Restos fósiles de *Arapaima* encontrados en La Venta, sobre el Valle del río Magdalena en Colombia, sugieren que la especie alcanzó una mayor distribución en el pasado (Lundberg & Chernoff, 1992).

## Ecología

Por estudios en cautiverio y ambientes naturales, se conoce que *Arapaima* tiene preferencias carnívoras (Martinelli & Petrere Jr., 1999; Imbiriba, 2000; De Oliveira *et al.*, 2006), a pesar de que su tracto digestivo pudo haber sido filtrador en origen (Pinese, 1996). Los juveniles de *Arapaima* se alimentan principalmente de peces pequeños, decápodos, moluscos e insectos, pero pueden ser oportunistas tomando sus presas del ambiente (e.g. partes vegetales) (Saavedra *et al.*, 2005c). Los adultos son más selectivos con las presas y pueden consumir aproximadamente 6% de su masa corporal (Rebaza *et al.*, 1999). Prefieren peces de tamaños medianos (Characidae, Cichlidae, Prochilodontidae, Anostomidae y Loricariidae), decápodos (*Macrobrachium* spp.) y algunas veces tortugas pequeñas (Podocnemidae) (Rebaza *et al.*, 1999; Saavedra *et al.*, 2005c).

*Arapaima* utiliza los sentidos del olfato y el tacto más que el de la visión para encontrar a sus presas. Su actividad alimenticia es más intensa durante la noche y produce una agitación con la cabeza y/o la cola en la superficie del agua cuando una presa es succionada (Rebaza *et al.*, 1999; Saavedra *et al.*, 2005a). En la Amazonía Colombiana se ha encontrado una correlación inversa entre el estado de condición y los niveles de agua; durante la época seca pueden conseguir sus presas más fácilmente ya que se encuentran concentradas en los lagos y ríos pequeños (Hurtado, 1998; Saavedra *et al.*, 2005c).

Generalmente habita ríos de corriente suave y lagunas poco profundas con abundante vegetación flotante influenciadas por ríos de aguas blancas, negras y claras (Goulding *et al.*, 2003; Fernandes, 2005). El bosque ribereño de la planicie de inundación es importante para las zonas de anidamiento (Castello, 2008). Sus depredadores naturales son algunas aves (*Anhinga anhinga*, *Megaceryle torquata*, *Phalacrocorax brasilianus*) y algunos peces (*Serrasalmus* spp., *Cichla monoculus*, *Erythrinus erythrinus* y *Astronotus ocellatus*) (Rebaza *et al.*, 1999).

Las branquias están reducidas en tamaño y han perdido casi completamente afinidad por el oxígeno; sus funciones principales son la excreción de amoníaco, carbonatos y dióxido de carbono (Val & De Almeida-Val, 1995), así como la regulación de iones o ácido-bases (Brauner *et al.*, 2004). Por otro lado, su gran vejiga natatoria, altamente vascularizada, trabaja como un órgano respiratorio accesorio (Rebaza *et al.*, 1999; Fernandes, 2005). Casi el 90% del oxígeno que requiere es obtenido por la vejiga natatoria, la cual ocupa todo el techo de la cavidad abdominal (Rebaza *et al.*, 1999; Marques, 2003). El aire lo consiguen a través de tragos regulares tomados de la superficie del agua, con una frecuencia (10-20 min) que depende del tamaño del espécimen (Fontenele, 1948). El aire ingerido alcanza la vejiga natatoria por un orificio dorso-caudal en la faringe. Debido a estas adaptaciones, *Arapaima* puede sobrevivir a las condiciones adversas impuestas por los ambientes poco oxigenados existentes en las lagunas de la planicie de inundación (Val & De Almeida-Val, 1995).

## Rasgos de vida

La reproducción de *Arapaima* puede ocurrir a lo largo de todo el año pero se intensifica cuando las aguas comienzan a subir de nivel y las áreas para la construcción de nidos están disponibles en el bosque (Fernandes, 2005; Saavedra *et al.*, 2005b). Se ha sugerido que los cambios en la conductividad y pH de las aguas al comienzo de la época lluviosa son los factores que desencadenan la época de reproducción en estos peces (Imbiriba *et al.*, 1993). En la Amazonía Brasileña la época de reproducción comienza en octubre y se extiende hasta el mes de mayo (Menezes, 1951; Fontenele & Vasconcelos, 1982), siguiendo la crecida de las aguas (Lüling, 1964). En el Perú, se ha observado un desove constante en la reserva Pacaya-Samiria con un pico entre septiembre y diciembre (Guerra, 1980), y un período reproductivo de 7 meses (noviembre-julio) en la porción baja del río Ucayalí (Lüling, 1964). En la Amazonía colombiana, se ha reportado un incremento en el índice gonadosomático (IGS) entre los meses de septiembre a noviembre cuando las aguas comienzan a levantarse, y una caída drástica durante los meses con los niveles máximos de agua (Hurtado, 1998). En el río Rupununi, la época de reproducción comienza cuando los peses se encuentran dispersos en la sabana inundada entre los meses de mayo y agosto (Lowe-McConnel, 1964).

Únicamente la gónada izquierda es funcional, la cual es relativamente pequeña (Fontenele, 1959; Neves, 1995; Godinho *et al.*, 2005). En las hembras el ovario no tiene conexión con la papila genital, la ovulación ocurre dentro la cavidad celómica y los desoves son fraccionados con baja fecundidad (Fontenele, 1948; Godinho *et al.*, 2005). La fecundidad es variable y sólo el 25% de los huevos totales (47 000-68 300 por hembra madura) son liberados (Imbiriba 1994; Rebaza *et al.*, 1999). El peso del ovario en una hembra de 2 m de longitud es 495-1 300 g (Rebaza *et al.*, 1999). La edad de primera madurez sexual ocurre entre los 4-5 años cuando los especímenes alcanzan una longitud total promedio de 150-185 cm (Lüling, 1964; Guerra, 1980; Godinho *et al.*, 2005) y un peso de 40-45 kg (Imbiriba, 1994; Saavedra *et al.*, 2005d). Sin embargo, longitudes inferiores (menos de 120 cm) han sido registradas (Crossa & Petrere, 1999), probablemente como una respuesta a la presión de pesca que existe sobre los ejemplares más grandes.

La reproducción involucra la formación de parejas (Fontenele, 1948; Fontenele 1959). El macho delimita y defiende un área de aproximadamente 200-400 m<sup>2</sup> de cualquier pez invasor (Saavedra *et al.*, 2005d), cada 300-500 m a la orilla de los lagos, lagunas laterales conectadas al río y arroyos (Queiroz, 2000; Castello, 2008). Una vez delimitada el área, la pareja realiza un cortejo ruidoso con sonidos similares a los humanos en un lugar donde la profundidad es aproximadamente 1.5 m (Rebaza *et al.* 1999; Saavedra *et al.*, 2005d). Tanto el macho como la hembra participan en la construcción del nido (una depresión circular) durante 3-5 días, que generalmente se ubica en un punto somero (alrededor de 1-1.5 m de altura) con el fondo arenoso o arcilloso y libre de vegetación (Fontenele, 1948; Imbiriba, 1994; Queiroz, 1999; Castello, 2008). Los

huevos son depositados y fertilizados en un nido que normalmente tiene un diámetro de 0.3-0.75 m y una profundidad de 0.12-0.2 m (Imbiriba, 1994; Queiroz, 1999; Castello, 2008). El tamaño de los nidos puede variar de un año a otro; posiblemente en relación a la variación hidrológica anual (Castello, 2008). Después de la eclosión, los pececillos permanecen en el nido alrededor de 5 días hasta que el saco vitelino se consume por completo (Saavedra *et al.*, 2005d). Posteriormente, comienzan a nadar cerca de la cabeza del padre y a tomar aire atmosférico de la superficie del agua (Fontenele, 1948; Fontenele, 1959). Muchas veces las madres no participan del cuidado de las crías (Castello, 2008). Los padres cuidan agresivamente a su descendencia y exudan una sustancia blanca por la cabeza, que contiene una feromona que los atrae y mantiene cerca (Fernandes, 2005). Esta sustancia lechosa posee valores elevados de proteína y pH, y podría constituirse un alimento para los pececillos así como lo sugieren los habitantes de las riberas (Rebaza *et al.*, 1999). Cuando un peligro amenaza, los padres abren los opérculos y los pequeños ingresan dentro para protegerse (Rebaza *et al.*, 1999). Las crías permanecen con los padres hasta que alcanzan un tamaño cercano a los 25 cm (3-4 meses), antes de la próxima época reproductiva (Rebaza *et al.*, 1999; Saavedra *et al.*, 2005a).

Algunos esfuerzos han sido llevados a cabo para distinguir los sexos en especímenes maduros e inmaduros a nivel morfológico (Imbiriba, 1991; Saavedra *et al.*, 2005d) y genético (Marques, 2003; Marques *et al.*, 2006), pero no se han encontrado diferencias claras. Recientemente, se ha mostrado que es posible determinar el sexo a través de la cantidad de vitelogenina en el plasma de ejemplares adultos, y de las proporciones de 17  $\beta$ -estradiol y 11-ketotestosterona en ejemplares inmaduros (Dugue *et al.*, 2008; Chu-Koo *et al.*, 2009). Morfológicamente, los sexos pueden ser reconocidos cuando los adultos conforman una pareja. El macho es más largo que la hembra, tiene el dorso oscuro, la porción ventral de la cabeza con una coloración rojo-naranja, la pigmentación roja intensificada a los lados del cuerpo y una papila genital recta. La hembra mantiene su color castaño, es más gruesa y tiene una papila genital en forma de roseta (Copaira & Montalvo, 1972; Rebaza *et al.*, 1999; Saavedra *et al.*, 2005d). Se ha observado que la proporción de hembras y machos en condiciones naturales es de 1.2/1, respectivamente (Saavedra *et al.*, 2005d).

## Genética de la conservación

*Arapaima* posee un cariotipo compuesto de 28 cromosomas submeta/metacéntricos y 28 subtelo/acrocéntricos, y no es posible reconocer los sexos a este nivel. Posee regiones organizadoras nucleolares (NORs en inglés) simples con un polimorfismo estructural a nivel del tamaño (Marques, 2003).

Según estudios poblacionales con microsatélites (DNA<sub>n</sub>) (Farias *et al.*, 2003; Hrbek *et al.*, 2007) y secuencias de fragmentos del genoma mitocondrial (DNA<sub>m</sub>) (Hrbek *et al.*, 2005;



Hrbek *et al.*, 2007), se ha encontrado un flujo genético elevado entre varias poblaciones geográficas a lo largo del eje principal del río Amazonas. Resultados similares fueron encontrados a través de RAPDs en el Araguaia Medio (Marques, 2003). Los microsatélites revelaron una elevada variabilidad genética inter-poblacional y las distancias genéticas y geográficas estuvieron asociadas (aislamiento por la distancia); las poblaciones llegaron a ser significativamente diferentes entre 2 500-3 000 km de distancia. Los fragmentos de DNAm<sub>t</sub> mostraron una variabilidad haplotípica importante y una divergencia histórica mínima entre localidades sin asociación entre distancias genéticas y geográficas. La mayor diversidad se encontró aguas arriba de Manaus (Brasil) y en lugares alejados de los mayores centros poblados. Los patrones de diferenciación observados con este marcador podrían ser resultado de la sobre-explotación y presión pesquera que la especie ha sufrido desde varias décadas atrás. Se ha sugerido que la variabilidad elevada podría garantizar la continuidad de la especie en su ambiente natural (Farias *et al.*, 2003; Hrbek *et al.*, 2007). Sin embargo, la creación y posicionamiento estratégico de reservas a lo largo del eje Amazónico podría ser una alternativa para mejorar el repoblamiento y el manejo de la especie en áreas donde las poblaciones fueron fuertemente disminuidas (Hrbek *et al.*, 2005; Hrbek *et al.*, 2007).

## HISTORIA DE SU INTRODUCCIÓN Y DISTRIBUCIÓN ACTUAL EN BOLIVIA

Desde el siglo XVIII, *Arapaima* fue blanco de las pesquerías a lo largo del eje principal del Amazonas y sostuvo una fuerte actividad extractiva para cubrir la demanda de proteína en las ciudades ribereñas más grandes (Goulding, 1980). La buena consistencia de la carne y la ausencia de huesos intermusculares, permitió a la gente almacenar y transportar filetes salados y secos, similar al bacalao (pez marino del género *Gadus*) (Hrbek *et al.*, 2005). Con la aparición de las redes agalleras de nylon en las prácticas de la pesca Amazónica, una caída dramática de las poblaciones naturales se hizo evidente a final de los años 80 y la especie fue indexada en el Apéndice II del Tratado Internacional de Conservación de Especies Comerciales Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES).

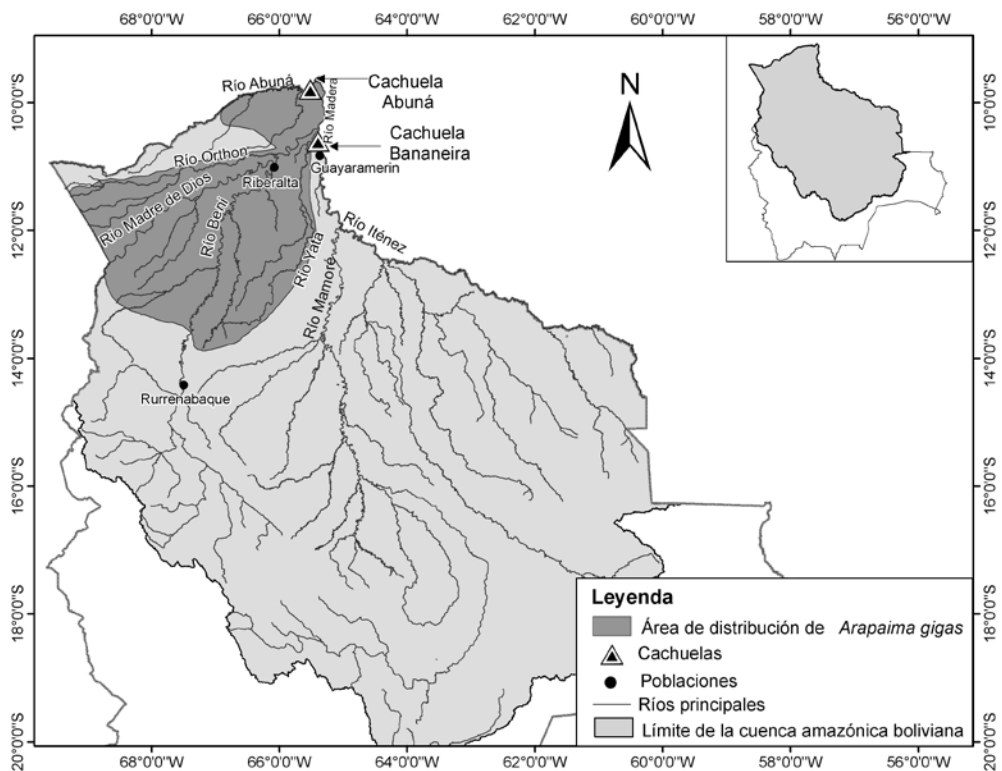
Debido a que *Arapaima* representaba una fuente habitual de ingresos económicos y proteína para las comunidades ribereñas en la Amazonía Central (Queiroz, 1999; Murrieta 2001; Viana *et al.*, 2004), se asumieron algunas alternativas para mitigar las repercusiones negativas de la pesca. Se comenzaron a desarrollar y promover actividades de cultivo artesanal de la especie con el objeto de reducir su extracción del medio natural sin afectar el sustento pesquero (Alcantara Bocanegra *et al.*, 2006). Por los años cuarenta, en la laguna Zapote de la zona Reservada del río Pacaya (actualmente Reserva Nacional Pacaya-Samiria, Perú), experimentos sencillos revelaron la facilidad que la especie tenía para reproducirse en cautiverio. A partir de aquellas experiencias, el cultivo y multiplicación de *Arapaima* en ambientes controlados comenzó a ser practicado en varias comuni-

dades a lo largo del eje Ucayalí-Amazonas en Perú. Los cultivos artesanales de *Arapaima* fueron exitosos gracias a varios rasgos fisiológicos favorables que la especie presentaba: rusticidad a la manipulación (Imbiriba, 2000), buena tolerancia a concentraciones bajas de oxígeno (Queiroz, 1999), resistencia a concentraciones altas de amonio (Cavero *et al.*, 2004), crecimiento rápido (tasa promedio de 10 kg año<sup>-1</sup>) (Queiroz, 1999; Rebaza *et al.*, 1999), alto rendimiento (8 000 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) comparado al de otros animales domésticos (por ejemplo, ganado 400 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) (Rebaza *et al.*, 1999), reproducción sin inducción hormonal (Imbiriba, 2000; Fernandes, 2005), y cuidado de las crías (Fontanele, 1959).

Entre 1965 y finales de la misma década, la Estación de Pesquería de Loreto de la Dirección General de Pesca y Caza, Ministerio de Agricultura del Perú, inició un repoblamiento e introducción de *Arapaima* en ambientes naturales y cuerpos de agua que ofrecían condiciones favorables para su establecimiento y expansión. Dentro de esta iniciativa, se realizó la transposición de especímenes de *A. gigas* (se estima que fueron algunas centenas), y posiblemente otras especies (*Prochilodus nigricans*, *Astronotus ocellatus* entre otros), desde la Reserva Pacaya Samiria a dos cuerpos de agua en el departamento de Madre de Dios, al lago Sauce en el departamento de San Martín y al reservorio de San Lorenzo en el departamento de Piura. En la cuenca del río Madre de Dios, los ejemplares de *Arapaima* fueron liberados en las lagunas Valencia y Sandoval, próximas a la comunidad de Puerto Maldonado. A partir de estos dos puntos, *Arapaima* comenzó un proceso de expansión exitoso hacia los cuerpos de agua en territorio Boliviano donde la disponibilidad de hábitats era mayor. Datos genéticos de *Arapaima* obtenidos en diferentes puntos de la Amazonía, incluyendo Bolivia, son coincidentes con la afirmación de que la población fundadora introducida en el río Madre de Dios tuvo un origen en las aguas peruanas del eje Ucayalí-Amazonas (Hrbek *et al.*, 2005).

Relatos de los pescadores más antiguos de la ciudad de Riberalta indican que la llegada de *Arapaima* a Bolivia fue después del año 1980. Según el pescador Wilfredo Chipunavi, su embarcación (El Pingüino) llevó el primer ejemplar de *Arapaima* a la ciudad de Riberalta estimativamente el año 1983. El ejemplar, que medía alrededor de 1.5 m y pesaba 22 kg, fue capturado por el Lago Murillo, a la altura de la Barraca Venecia, a unos 100 km de la ciudad de Riberalta. Dos meses después, el mismo pescador capturó un ejemplar de dimensiones similares al primero a la altura de la comunidad San Miguel, sobre el río Madre de Dios, aproximadamente a 70 km de Riberalta. Debido a que *Arapaima* era una especie desconocida en la región, los pobladores locales no consumían la carne; el sabor les parecía desagradable comparado al de las especies nativas. Los pescadores que lograban accidentalmente su captura desechaban la carne o la guardaban en forma de charque (secada con sal y a la luz del sol).

El poco interés que existía sobre *Arapaima* a finales de los años 80 y la gran cantidad de ambientes lénticos favorecieron su multiplicación y dispersión. Desde aquellos años, las capturas de este pez en distintos puntos de la Amazonía boliviana occidental fueron cada vez más frecuentes y en la actualidad se encuentra en casi todo el sistema de las



**Figura 15.2.** Distribución actual de *Arapaima gigas* en la Amazonía Boliviana según observaciones directas de campo e información obtenida de pescadores comerciales.

tierras bajas que recorre esta área (Madre de Dios, Orthon, Beni y Yata) (Fig. 15.2). En los ríos Madre de Dios y Orthon, la especie se encuentra en toda su cuenca (ríos, arroyos y lagunas). En el río Beni, la especie ha alcanzado casi toda la cuenca baja (lagunas y tributarios). La observación más al sur de la cuenca Amazónica Boliviana el año 2008 proviene de la boca de río Negro sobre el río Beni, aproximadamente 200 km río abajo del piedemonte andino (Rurrenabaque). En el río Madera su presencia es incierta por debajo de la confluencia de los ríos Mamoré y Beni (no pudo ser comprobada durante las visitas de campo), pero se sospecha que alcanzó el tramo del río Madera entre la desembocadura del río Abuná y la cachuela de Santo Antonio por la facilidad que tuvo para atravesar las cachuelas en Bolivia (e.g. Cachuela Esperanza en el río Beni y una serie de cachuelas en el tramo binacional del río Madera). Recientemente se sabe que los pescadores brasileños del estado de Acre capturan la especie en el río Abuná (Apel, com. pers.). En las aguas del río Yata, aparentemente la especie ha alcanzado la parte baja (Fig. 15.2). Cardúmenes de peces pequeños son observados con frecuencia por los pescadores locales.

Hasta el momento no se tiene registros de la especie en las aguas de los ríos Mamoré e Iténez por encima de la cachuela inmediatamente aguas arriba de la boca del río

Yata (Cachuela Bananeira). Al parecer, esta especie tiene capacidad de remontar ríos de corriente relativamente fuerte ya que pudo atravesar dos cachuelas medianas que se encuentran entre la boca del río Yata y el origen del río Madera, posiblemente por las zonas menos correntosas. Es probable que la velocidad de las aguas a la altura de Cachuela Yata y otras próximas a la ciudad de Guayaramerín representen una barrera física al movimiento de esta especie hacia aguas arriba. Sin embargo, la planicie de inundación de la Amazonía Boliviana es una de las más extensas de América del Sur (Hamilton *et al.*, 2004; Crespo & Van Damme, 2011). La dispersión hacia los ríos Mamoré e Iténez podría tomar lugar por la planicie de inundación, durante los períodos de aguas altas e inundaciones excepcionales, si es que no logra salvar las cachuelas más fuertes entre la boca del río Yata y Guayaramerín en primera instancia.

## IMPACTO SOBRE LA CADENA PRODUCTIVA DE PESCADO EN LA AMAZONÍA BOLIVIANA

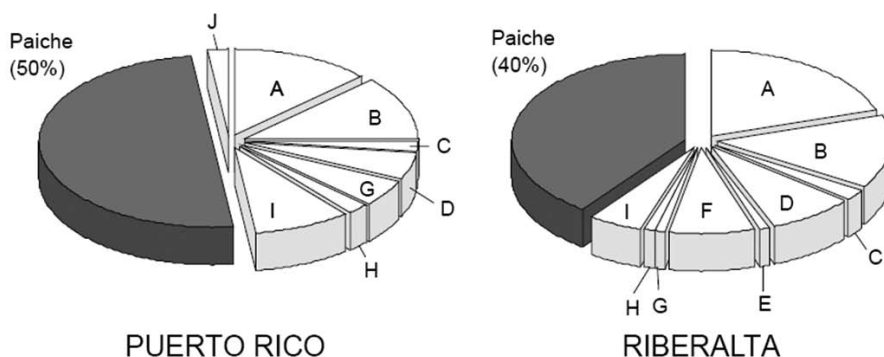
### Situación antes de la introducción de *Arapaima*

La zona de confluencia de los ríos Beni, Mamoré, Madre de Dios e Iténez se constituye en una de las regiones en Bolivia con mayor importancia para la pesca comercial. Los centros de mayor actividad pesquera de esta región son Riberalta, Cachuela Esperanza, Guayaramerín (Departamento del Beni), Puerto Rico y Porvenir (Departamento Pando). Entre estas localidades, la ciudad de Riberalta se destaca como el lugar de desembarque más importante y es el mayor centro de comercialización de pescado (ADEPESCA, 1999). En los años 80, las especies más importantes en la pesca comercial de Riberalta fueron el pacú (*Colossoma macropomum*), el tambaquí (*Piaractus brachipomus*), el surubí (*Pseudoplatystoma fasciatum*) y la chunquina (*P. tigrinum*). Según CDP (1995), estas cuatro especies representaron más del 80% de las capturas en los años 1992, 1993 y 1994. Antes del año 1994, *Arapaima* no figuraba en las capturas de las pesquerías comerciales (CDP, 1995). Después de este año, el Centro de Desarrollo Pesquero fue desarticulado y no se continuó con las estadísticas pesqueras nacionales.

Hasta el año 1970, *Arapaima* no estaba presente en los ríos amazónicos del norte de Bolivia. Su ausencia en las porciones superiores del río Madera (Amazonía Boliviana), posiblemente se debió a la serie de rápidos (cachuelas) entre Guayaramerín (Bolivia) y Porto Velho (Brasil) que actuaron como una barrera geográfica natural para su movimiento aguas arriba. Una observación similar fue realizada por Eigenmann & Allen (1942) para la porción superior del río Marañón (Perú), debido a la ausencia de *Arapaima* y otras especies aguas arriba del rápido Pongo de Manseriche. En la actualidad *Arapaima* y otras especies también fueron introducidas por encima de este rápido para proveer de alimento a las comunidades ribereñas (Tello, com. pers.).

## Estimación de las capturas actuales de *Arapaima*

A diferencia de los años 80 e inicios de los 90s, *Arapaima* llegó a formar parte de las capturas en los años 2000. Van Damme *et al.* (2011a) estimaron los volúmenes de capturas mediante entrevistas a personas claves involucradas en la comercialización de pescado. En Puerto Rico y Riberalta las capturas totales de la pesquería comercial el año 2008 fueron, respectivamente, 54 y 340 t. En ambas localidades, *Arapaima* fue la especie más importante en las capturas (Fig. 15.3.). En base a estos datos, se pudo estimar una captura total de *Arapaima* de 163 t año<sup>-1</sup> en las dos localidades. Estos datos están confirmados indirectamente por Wiefels (2006), quien afirmó que anualmente 150 t de *Arapaima* proveniente de Riberalta se comercializan en La Paz, Cochabamba y Santa Cruz.



**Figura 15.3.** Estimación de la composición de las capturas en el Norte Amazónico (Puerto Rico y Riberalta) en base a entrevistas con actores claves en agosto de 2008 (A:surubí/chuncuina *Pseudoplatystoma* spp.; B: pacú *Colossoma macropomum*; C: tambaquí *Piaractus brachypomus*; D: sábalo *Prochilodus nigricans*; E: blanquillo *Pinirampus pinirampu*; F: muturo *Zungaro zungaro*; G: general *Phractocephalus hemiliopterus*; H: piraña *Serrasalmus* spp. y *Pygocentrus nattereri*; I: yatorana *Brycon* sp., J: pacupeba *Mylossoma* spp. y *Metynis* spp.). (en base a Van Damme *et al.*, 2011a).

Los mismos autores indican que los pescadores de Cachuela Esperanza y Guayaramerín no pescan *Arapaima*, los primeros porque pescan mayormente en el canal principal del río Beni (donde la ocurrencia de paiche es baja y los segundos porque su área de pesca (ríos Mamoré e Iténez) no se sobrepone con el área que actualmente ocupa la especie en la Amazonía boliviana (Fig. 15.2).

## Cadena productiva de pescado

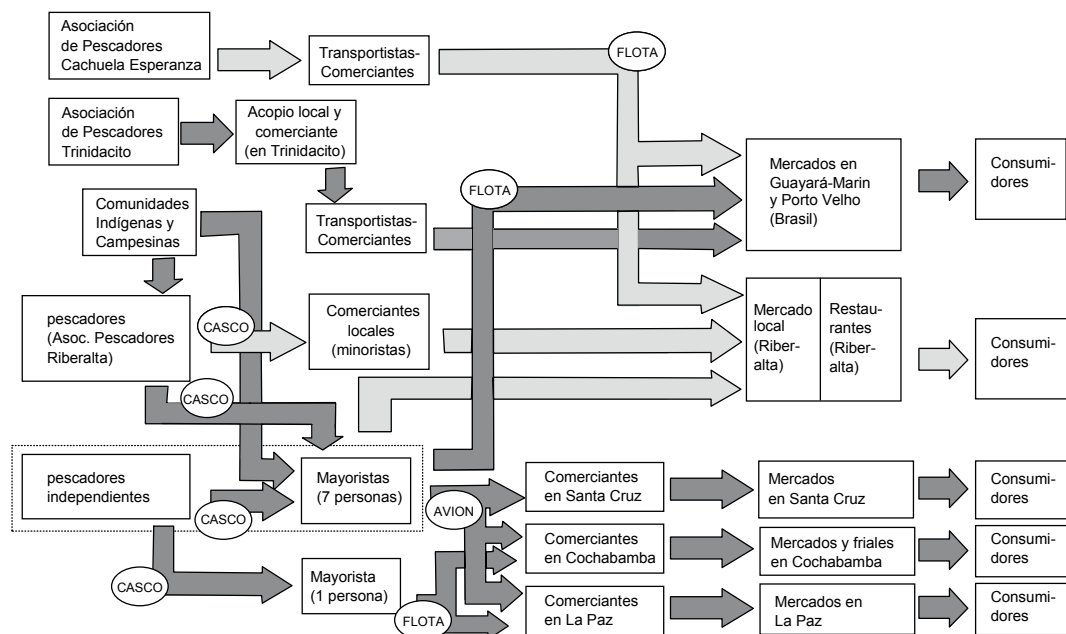
Entrevistas a pescadores comerciales indican que *Arapaima* es la especie actual preferida por la pesca. En los últimos cinco años, los pescadores se han dedicado a perfeccionar sus

técnicas de captura (mallas y espiñel), hasta el punto en que la mayoría de las faenas están destinadas a la búsqueda exclusiva de esta especie. Ocasionalmente, también se capturan otras especies nativas grandes con las mallas destinadas a la captura de paiche. A continuación se mencionan algunas razones que mantienen las preferencias por la búsqueda de paiche: (1) El factor más influyente es la gran demanda que existe por la carne de *Arapaima*. Los pescadores entregan todo su cargamento a comerciantes mayoristas que llevan el producto a mercados en los departamentos de Cochabamba, Santa Cruz y La Paz. (2) La pesca de paiche implica un rendimiento más alto, pocos individuos generan mayor cantidad de carne que otras especies de piel o escama. (3) Las mallas usadas en la captura de esta especie requieren menor esfuerzo de mantenimiento que otras mallas de filamentos delgados y rombo más pequeño, aunque el costo de cada malla utilizada es tres veces mayor al costo de las mallas convencionales usadas para la captura de peces nativos. (4) Finalmente, los pescadores indican que la pesca de *Arapaima* requiere menos esfuerzo que la captura de otras especies, porque la pesca es realizada principalmente en lagunas.

Van Damme (2006) mencionó que la cadena productiva del pescado en Riberalta cambió drásticamente con la llegada de *Arapaima*. Antes, la pesca se concentraba en los canales principales de los ríos, ahora la pesca se realiza mayormente en lagunas donde existen conflictos entre indígenas y pescadores comerciales sobre los derechos de acceso a los recursos. Gracias a su gran tamaño, buena preservación de la carne y facilidad de fileteo, *Arapaima* es comercializado casi en su totalidad en el interior, donde ha reemplazado especies nativas provenientes mayormente de la cuenca Mamoré (Trinidad, Puerto Villarroel) y Beni (Rurrenabaque, San Buena Ventura), como el surubí y el pacú.

Casi la totalidad de las capturas de *Arapaima* proviene de lagunas de várzea en las cuencas de los ríos Beni, Madre de Dios y Orthon. Un gran porcentaje de paiche es capturado por indígenas (que tienen derecho de propiedad en Tierras Comunitarias de Origen o TCOs) y vendido a intermediarios (mayoristas) o a pescadores comerciales, quienes lo transportan hacia la ciudad de Riberalta. Otra parte es capturada por los pescadores comerciales en algunas lagunas de libre acceso. Los conflictos entre comunidades indígenas/campesinas y pescadores comerciales por el acceso al recurso en lagunas dentro de TCOs o dentro los territorios controlados por comunidades indígenas fueron resueltos parcialmente y temporalmente de dos maneras. Primero, los indígenas establecieron una especie de "impuesto o aporte comunal" que fluctúa entre 1 a 2 Bs por kg de pescado capturado por externos. Segundo, algunas comunidades establecieron convenios con pescadores comerciales. Este convenio consiste en el empleo exclusivo de comunarios que utilizan material proporcionado por los pescadores comerciales. A pesar de estas negociaciones los conflictos sobre el acceso al recurso son inevitables y surgen con frecuencia. Hasta la fecha, el actor público (gobierno, gobernaciones y municipios) ha tenido una intervención marginal en la resolución de estos conflictos.

Riberalta ocupa un lugar estratégico en la cadena productiva del pescado a nivel nacional por exportar a todos los mercados grandes del interior. Desde Riberalta también existe



**Figura 15.4.** Cadena productiva del pescado en los alrededores de Riberalta en el año 2005 (adaptado de Van Damme, 2006). Las flechas oscuras representan flujos de pescado con mayor presencia de *Arapaima gigas*. Las flechas claras representan flujos de pescado con mayor presencia de peces nativos.

un flujo de pescado hacia el país vecino del Brasil, el cual opera a través de la ciudad de Guayaramerín (Doria & Brasil de Souza, en prep.). En la figura 15.4 se presenta la cadena productiva del pescado en los alrededores de Riberalta en el año 2005 (Van Damme, 2006). Se puede notar la complejidad de la cadena, y el número importante de eslabones. El primer eslabón es ocupado por pescadores comerciales organizados (en asociaciones), pescadores comerciales independientes o que trabajan para mayoristas, y pescadores artesanales indígenas y campesinos que trabajan en convenio con pescadores comerciales asociados, o con mayoristas. Los pescadores comerciales generalmente disponen de embarcaciones con cajas de hielo que pueden almacenar hasta 1 000 – 2 000 kg de pescado. Generalmente, el pescado se lleva en movi- lidades públicas o particulares desde los puntos de desembarque a las viviendas de los mayoristas, las cuales funcionan como centros de acopio o puntos de comercialización. Los mayoristas representan un eslabón fundamental en la cadena productiva del paiche. Varios de ellos pagan por adelantado los insumos (generalmente hielo y combustible); esta acción es conocida localmente con el nombre de habilitación. En este último caso, el pescador vende obligatoriamente el producto al comerciante mayorista y generalmente se divide el ingreso en 50% para el pescador y 50% para el comerciante. Cabe destacar que en los últimos años un porcentaje de *Arapaima* capturado en la zona ha sido exportado en forma de filetes a Colombia, lo cual muestra el alto valor de este producto en mercados

internacionales. La comercialización de *Arapaima* en forma de filetes podría generar un valor agregado importante para la región.

Por otro lado, la mayor parte de los volúmenes de carne de pescado de otras especies nativas es manejado por asociaciones de pescadores y comerciantes minoristas. El minorista realiza la venta de pescado en los mercados principales de la ciudad de Riberalta. La comercialización de las especies nativas está orientada casi exclusivamente a mercados locales. Coca (datos no publicados) y observaciones personales demostraron que la oferta de especies en el mercado central de Riberalta es muy variada. Los estudios de mercado muestran que los comerciantes minoristas distribuyen y comercializan su mercadería de manera más informal y ocasional.

Uno de los factores limitantes para el desarrollo del sector pesquero en el norte amazónico es el desarrollo limitado que tiene la cadena de frío. Esta carencia de servicio impide la conservación y almacenamiento adecuado del producto. Las deficiencias en la cadena de frío tienen su repercusión a lo largo de la cadena productiva, desde los productores (pescadores) hasta los puntos de venta. La producción de hielo es baja y generalmente no abastece la demanda local. Esta limitación se debe principalmente al precio elevado que tiene la corriente eléctrica y su creciente demanda anual.

## DISCUSIÓN Y RECOMENDACIONES

### Impacto ecológico y productividad

El número de especies de peces introducidos y establecidos en la Amazonía Boliviana (ocho) es inferior al reportado en varios países vecinos y regiones (ver Alves *et al.*, 2007). Esta cifra posiblemente es un reflejo del crecimiento lento que ha tenido la piscicultura, pesca deportiva y comercio de ornamentales en las décadas pasadas dentro el país. A excepción de *Arapaima* y *Semaprochilodus*, los peces no-nativos fueron introducidos de manera voluntaria con el objeto de proveer alimento de alta calidad a bajo costo en zonas de recursos reducidos (e.g. *Odontesthes bonariensis*, *Cyprinus carpio*), generar fuentes de trabajo y alimento a través de cultivos alternativos a la extracción del medio natural (e.g. *Onchorhynchus mykiss*, *Oreochromis niloticus*), y controlar vectores de enfermedades (e.g. *Gambusia affinis*, *Poecilia cf. reticulata*).

La llegada involuntaria de *Arapaima* a la Amazonía Boliviana es uno de los casos más controversiales de introducción por los impactos ecológicos que podría estar causando y los impactos económicos-sociales que se desencadenaron en la pesca. Desde un punto de vista ecológico, algunos opinan que su presencia no estaría produciendo un impacto severo sobre los recursos pesqueros (e.g. Barthem & Goulding, 2007). Sin embargo, los rasgos regionales de las comunidades biológicas reflejan la influencia de los factores his-



tóricos que han restringido la distribución de las especies por barreras físicas, ecológicas y/o diversificación evolutiva (Huston, 1994). La composición de la fauna acuática de la Amazonía Boliviana es parcialmente diferente a la existente por debajo de la serie de rápidos hasta la cachuela de Santo Antonio (Porto Velho, Brasil). Evidencia de esta diferencia son la ausencia actual de grupos particulares de peces (p.e. Osteoglossiformes, Tetraodontiformes) (Sarmiento & Barrera, 2004; Santos, 1995), y mamíferos (e.g. Sirenidae, *Sotalia*) (Barthem & Goulding, 2007) por encima de la serie de rápidos, así como la presencia exclusiva de especies de los mismos grupos (e.g. peces: *Cichla pleiozona*, *Chalceus guaporensis*; mamíferos: *Inia boliviensis*) (Zanata & Toledo-Piza, 2004; Kullander & Ferreira, 2007; Ruiz-García *et al.*, 2008), en la misma porción. Estudios genéticos realizados sobre algunos grupos de peces residentes (p.e. *Serrasalmus*, *Cichla*) y migradores (p.e. *Colossoma*, *Pseudoplatystoma*) revelaron la existencia de linajes y especies exclusivas de la cuenca amazónica boliviana (Torricó, 2004; Renno *et al.*, 2006; Hubert *et al.*, 2007). Esta información preliminar resalta las particularidades de la comunidad de peces en el drenaje del Alto Madera como una unidad evolutiva particular dentro la Amazonía, sobre la cual los rápidos del río Madera posiblemente jugaron un rol determinante en cierto grado.

Se ha mostrado que la introducción de depredadores dentro un nuevo sistema puede producir cambios dramáticos sobre la estructura y composición de la comunidad receptora por los efectos en cascada y/o la remoción irreversible evolutivamente significativa de algunos componentes (especies) que puede producir (e.g. Byström *et al.*, 2007; Bruno & Cardinale, 2008). Sin embargo, los escenarios y efectos que podrían sobrevenir son difíciles de construirlos por la complejidad e incertidumbre que involucra la posición de un nuevo elemento en una comunidad compleja y consolidada a lo largo del tiempo.

La generación continua de información básica sobre las comunidades de peces (e.g. composición, abundancia, etc.) y sobre la ecología de las poblaciones introducidas de *Arapaima* en la Amazonía Boliviana puede ser la mejor línea base para entender algunos cambios que podrían estar ocurriendo a estos dos niveles de conformación (microevolución). A partir de estudios que provean información biológica y ecológica comparable a la existente de poblaciones del medio natural de *Arapaima*, se podría identificar variables relacionadas a los cambios demográficos que facilitaron su expansión. Si en primera instancia podemos entender las causas de la variación demográfica entre poblaciones del ambiente natural, es posible comparar la demografía de las poblaciones introducidas a este gradiente (Torchin *et al.*, 2001), para entender los factores que facilitaron su invasión.

En el futuro se debe adoptar una posición cuidadosa respecto a la introducción de nuevas especies de peces en la Amazonía boliviana, al menos basados sobre lo que se percibe como correcto y experiencias de otros lugares con especies similares o que comparten rasgos en común. La porción amazónica de Bolivia aun posee recursos acuáticos relativamente bien conservados (p.e. en relación a Perú y Brasil), y pensamos que es posible un desarrollo local sin la necesidad de comprometer y destruir la riqueza natural por alternativas productivas mal planificadas con efectos dramáticos a corto o mediano

plazo. Se debe tomar en cuenta que las introducciones de especies pueden tener serios impactos sobre los servicios ecológicos que nos brindan los sistemas (Charles & Dukes, 2007). Si bien en algunas regiones del mundo la pobreza y la demanda por alimento han sobrepasado las expectativas de alcanzar un equilibrio entre preservación-producción-explotación (Dudgeon & Smith, 2006), pensamos que en Bolivia aun es posible lograr esta articulación.

Es evidente que la introducción de especies de peces debe ser reglamentada para evitar transposiciones descontroladas que generen más problemas que beneficios como en algunos países (Pérez *et al.*, 2000; 2003). Sin embargo, esta medida no será la única para mitigar las introducciones indeseadas: la reglamentación debe ser coherente con alternativas de menor impacto que mantengan activas las fuentes de trabajo, distracción y alimento. Las introducciones permanecerán como una amenaza importante dentro del país y se debe tener un plan estratégico de evaluación y mitigación, antes que una prohibición total con recepción y alcance limitado. Existen casos puntuales de introducciones planificadas que generaron sustento y beneficios socioeconómicos suficientes para justificar los impactos negativos, aparentemente reducidos, que se produjeron sobre los sistemas ecológicos (Fernando, 1991). Muchas veces, las introducciones son realizadas para mejorar la productividad y rendimiento de sistemas con una riqueza y recursos explotables limitados (Welcomme, 1988; Dudgeon & Smith, 2006). Gracias a la gran diversidad de recursos naturales en la Amazonía boliviana (~700 especies de peces), es posible desarrollar líneas de investigación y producción dedicadas a proveer conocimiento y adiestramiento necesario para el cultivo y manejo de los recursos nativos que aun permanecen desconocidos, como alternativa a nuevas introducciones.

*Arapaima* continua su proceso de expansión y establecimiento en las aguas bolivianas y es incierto si su distribución estará delimitada por barreras geográficas naturales (e.g. cachuelas), ecología de los sistemas (e.g. depredadores), prioridades de explotación y conservación (e.g. pesca, piscicultura), o una combinación de estos factores. Aunque hasta hace algunos años atrás los pescadores y autoridades locales se mostraban reacios a la presencia de *Arapaima* en los ríos bolivianos (Navia, 2004), su erradicación es poco probable en la actualidad. La buena aceptación de su carne en los centros de mayor consumo del país (Wiefels, 2006) demuestra que su explotación controlada puede generar ingresos económicos cuantiosos a las pesquerías amazónicas. Debido a que la especie está protegida por las reducciones considerables que han sufrido sus poblaciones en Perú, Colombia y Brasil, la cadena productiva de *Arapaima* en Bolivia podría expandirse a estos países donde los precios de venta en los mercados son mayores (~8 \$US kg<sup>-1</sup>, Perú). Es probable que en los próximos años el manejo y cultivo de *Arapaima* forme parte de las estrategias de desarrollo y producción en muchas comunidades ribereñas y centros de producción de pescado de la Amazonía Boliviana. Organizaciones gubernamentales (La Palabra del Beni, 2008) y no-gubernamentales (Matzusaki *et al.*, 2005) sugieren que el cultivo y manejo de *Arapaima* puede ser una actividad que ayude a mejorar el desarrollo económico sostenible de la región. Alternativamente, *Arapaima* tiene una gran demanda

en el mercado mundial como especie ornamental, reflejo de ello es el precio elevado que se paga por ejemplar en América del Sur (15-20 \$us) (Mueller, 2006). Bolivia tendría cierta ventaja sobre los países que actualmente exportan la especie (e.g. Brasil, Perú, Colombia), ya que *Arapaima* no se encuentra protegida por ninguna norma nacional ni internacional (CITES).

Por último, resta por descubrir si el cambio de conducta en la pesca del norte amazónico de Bolivia, que ahora se concentra en la captura de *Arapaima*, mejorará el estado de conservación de los recursos pesqueros nativos que tradicionalmente se explotaban. Una menor presión sobre los stocks pesqueros tradicionales puede mejorar el estado de las poblaciones de adultos, pero es difícil saber como responden las especies a lo largo de su ciclo de vida a los cambios impuestos por nuevos componentes invasores en la comunidad acuática.

La reglamentación y legislación de las introducciones de especies nativas y no-nativas dentro de los países deben formularse en base a criterios nacionales e internacionales que tomen en cuenta el contexto de las cuencas y su diversidad, puesto que la zona de influencia puede sobrepasar los límites políticos. Estudios en la zona tropical han demostrado el efecto negativo (disminución drástica y extinción) que puede tener la introducción de especies exóticas sobre la fauna nativa de peces (Zaret & Paine, 1973; Naylor *et al.*, 2001; Latini & Petrere, 2004; Goudswaard *et al.*, 2008; Pelicice & Agostinho, 2009). Los programas de siembra en reservorios del Brasil es una de las causas principales de introducciones de peces no-nativos (Vieira & Pompeu, 2001). En el caso de Bolivia, el primer paso debe ser formular una política para la introducción de especies exóticas ya que la piscicultura se expande, se diversifica y populariza en todo su territorio como actividad alternativa a la pesca extractiva. La evaluación técnica de riesgos y el monitoreo de las especies exóticas en cultivos y reservorios debe ser una rutina para la prevención de futuras introducciones y expansiones no deseadas que pueden conllevar a una disminución en la biodiversidad acuática y los intereses económicos del país.

## Cadena productiva

*Arapaima* tiene valor comercial en Bolivia desde hace aproximadamente siete años. A pesar de alcanzar un precio más bajo en los mercados que las especies nativas primarias (pacú, surubí), es la especie más buscada por los pescadores comerciales. Una de las razones es que tiene una carne de alta calidad, es fácil de filetear y tiene una relación entre carne y descartes muy positiva. Por su parte, los pescadores indican que la pesca de *Arapaima* tiene muchas ventajas: es una especie abundante (habita en lugares donde otras especies no sobreviven), tiene mayores rendimientos con respecto a la carne que ofrece (el peso de los adultos varía de 60 a 100 kg, aunque se han encontrado individuos con 200 kg de peso), implica menos días de pesca, y no es un elemento tradicional en la dieta de las comunidades indígenas.

Probablemente, un 70% del producto comercializado en los mercados del interior se constituye de filetes de *Arapaima* el cual es vendido bajo el nombre de otras especies (principalmente de surubí). Aproximadamente, entre 25 y 35 toneladas de *Arapaima* es comercializado como seco-salado en Brasil. La introducción voluntaria de *Arapaima* en Perú y la consiguiente colonización de todos los cuerpos de agua en la cuenca del río Madre de Dios han generado un cambio drástico a nivel de la cadena productiva de pescado. A diferencia de años pasados, cuando los comerciantes vendían una plétora de especies, hoy en día más del 70% de la venta a mercados internos consiste de *Arapaima*.

Esta especie ha reemplazado en algunos mercados casi por completo a otras especies, inclusive a especies consideradas de mayor valor comercial (surubí, pacú). Con la aparición de *Arapaima* en las lagunas, los pescadores han priorizado la pesca en estos ambientes, muchas de las cuales se encuentran dentro de los territorios de comunidades indígenas (TCO's) o de comunidades campesinas. Con la llegada de esta especie, la explotación de los recursos pesqueros en los ríos se ha reducido a un mínimo. Estos cambios a nivel de las zonas de acción de la pesca han acentuado los conflictos entre usuarios.

En años recientes, las comunidades indígenas de la región han iniciado un proceso de reivindicación, lo cual les ha permitido consolidar el derecho histórico sobre sus territorios ancestrales. La propiedad sobre sus tierras ha llevado a una mejor conciencia sobre el potencial que tienen sus recursos naturales para la obtención de ingresos económicos. En las comunidades, existen sistemas tradicionales de manejo de los recursos pesqueros. Este proceso ha aumentado la incidencia de conflictos entre comunidades indígenas y pescadores comerciales, que entran a lagunas situadas dentro los territorios indígenas. Generalmente, los conflictos entre comunidades campesinas y pescadores comerciales son menores. Cabe mencionar que algunos de estos conflictos han sido resueltos mediante acuerdos comerciales entre actores. En la comunidad de Candelaria (río Madre de Dios, Pando), por ejemplo, existe una interacción continua entre comunarios y comerciantes. En otras comunidades, existen acuerdos entre pescadores comerciales y comunarios locales.

El recurso pesquero de los ríos generalmente se considera como un recurso común y compartido. La planicie de inundación es un sistema acuático abierto, es decir, durante la época de las inundaciones existe intercambio de peces entre lagunas y ríos. En palabras de la gente local, el recurso pesquero de las lagunas se "renueva" anualmente durante la época de aguas altas, y el río funciona como corredor para el mismo. Generalmente, no queda claro ni para las autoridades ni para los pescadores, quién tiene el derecho de aprovechar los recursos pesqueros que se encuentran en las lagunas de várzea que periódicamente (durante la época de aguas altas) están en conexión con el río.

En muchos casos las leyes sectoriales y la Nueva Constitución Política del Estado (NCPE) se contradicen. La Ley de OIT establece el derecho a las comunidades indígenas para utilizar y aprovechar sus recursos. Sin embargo, el derecho a la tierra no siempre signi-

fica un derecho automático de acceso a los recursos. Del mismo modo, los pescadores se atribuyen derechos para utilizar los recursos acuáticos refiriéndose a la NCPE, que indica que los recursos son de propiedad del estado. En la práctica, no hay claridad sobre quien tiene el derecho de aprovechar los recursos y la interpretación estricta de la ley no da respuestas concretas a los problemas locales. En ausencia de una normativa clara al respecto, los actores locales intentan adquirir los derechos de pesca utilizando vínculos políticos o nexos personales con autoridades. Mientras no exista un marco regulatorio claro que establezca cual de los actores puede adquirir o tener prioridad sobre estos derechos, la confusión continuará.

Surge acá la pregunta sobre ¿cual será el riesgo que las represas hidroelectricas o de sistemas de traspaso de peces promuevan la introducción de nuevas especies? Makrakis *et al.* (2007) demostraron que Sistemas de Traspaso de Peces mal diseñados pueden permitir el paso a especies cuya migración antes estaba impedida por cataratas (cachuelas), de esta manera introduciéndolos a nuevas cuencas, donde su posición ecológica es impredecible. El modelo de *Arapaima* es ilustrativo. Se trata de una especie que ha sido introducida en Bolivia de forma involuntaria. No sabemos nada sobre el impacto ecológico de la especie, aunque se puede suponer que tiene un impacto significativo por tratarse de un depredador en la cima de la cadena trófica. La afirmación de Barthem y Goulding (2007) de que los impactos de esta especie son “mínimos” es muy gratuita y no está validada por ninguna investigación. Sin embargo, el mayor impacto de *Arapaima* lo ejerce sobre el contexto social y económico. Antes de la introducción de *Arapaima* la mayor parte de la captura provenía de los canales principales de los ríos Orthon, Madre de Dios y Beni. Con la introducción de *Arapaima*, hubo un cambio importante en el comportamiento de los pescadores comerciales, quienes prefieren pescar este nuevo recurso “fácil de capturar” en las lagunas. Sin embargo, como se ha mencionado anteriormente, muchas de las lagunas se encuentran dentro de propiedades colectivas indígenas, donde el uso es comunal. Las políticas gubernamentales que no resuelven la pregunta si el derecho de uso está vinculado con un derecho de propiedad o con el derecho de acceso, complica la situación. En muchos lugares surgen conflictos, en otros lugares surgen nuevas relaciones comerciales entre pescadores comerciales y pobladores locales. El ejemplo presentado en este trabajo demuestra como la introducción de una nueva especie puede cambiar los comportamientos de pescadores de subsistencia y comerciales, al igual que las estrategias de pesca. El modelo *Arapaima* es interesante porque nos indica los impactos ecológicos, sociales y económicos que pueden surgir de introducciones no-deseadas.

Las opiniones locales acerca del *Arapaima* son divididas. Aunque no existen entrevistas estructuradas, los beneficios económicos de las capturas de *Arapaima* son utilizados para defender a la especie. Sin embargo, algunos pescadores mencionan que las capturas totales no han aumentado en el área. Uno de los cuellos de botella más importantes en la cadena productiva es el precio elevado de la corriente eléctrica, reflejada en los precios elevados de hielo, insumo esencial en la pesca comercial. Aquí convergen dos opiniones,

el pescador quizá sea el actor que con mayor razón criticaría la implementación de represas hidroeléctricas porque influirían sobre el recurso que le provee sustento de vida y trabajo. Pero por otro lado, se escucha también un discurso a favor de la generación hidroeléctrica, utilizando el argumento que la electricidad a bajo costo es necesaria para el desarrollo del sector, como lo es para todo el desarrollo económico de la zona. Este actor, que se encuentra en la duda de apoyar o rechazar los megaproyectos, es frágil y fácilmente puede ser convencido por una u otra opinión. Al respecto, es muy importante generar información fidedigna sobre el tema y, en coordinación con los actores públicos, transferir esta información de la mejor forma a los actores locales.

### **El rol de la piscicultura en la introducción de especies exóticas en la Amazonía boliviana**

La acuicultura (cultivo de peces, mariscos y plantas) es la principal actividad que promueve la introducción de especies no-nativas en el mundo a manera de una puerta abierta (Welcomme, 1992; Naylor *et al.*, 2001; Casal, 2006). Liberaciones accidentales o casuales a las aguas abiertas tienen impactos ecológicos impredecibles y muchos de ellos, sino todos, son irreversibles (Naylor *et al.*, 2001; Casal, 2006). Las invasiones biológicas son la segunda razón más importante para la extinción de especies nativas después de la destrucción del hábitat (Vitousek *et al.*, 1997). Dentro la acuicultura, la piscicultura es una de las actividades económicas de mayor crecimiento a escala global (dobló su producción en la última década) y los gobiernos la fomentan como actividad alternativa a las actividades extractivas del medio natural (Andrade & Yasui, 2003; Casal, 2006). La demanda creciente por proteína y la necesidad de crear fuentes de ingreso es un estimulante para el movimiento de especies cultivables que puede conllevar a nuevas introducciones potenciales (Casal, 2006).

En la Amazonía Boliviana, la mayoría de las especies utilizadas por la piscicultura no son nativas a sus sitios de cultivo. Escapes accidentales y liberaciones voluntarias crearon poblaciones biológicas que prácticamente son irreversibles y con efectos ecológicos inciertos (e.g. *Onchorhynchus mykiss*). Sorprendentemente, hasta el momento, los gobiernos nacionales y departamentales han puesto poca atención sobre este problema y no existe legislación alguna que regule la introducción deliberada y la manipulación de especies no-nativas para evitar su escape a los cuerpos de agua naturales. La conciencia y conocimiento del impacto negativo (incluso económico) que puede tener la introducción de peces no-nativos en una cuenca permanece poco percibido y entendido.

La elevada vulnerabilidad de la porción Amazónica del país a nuevas introducciones se debe a las actividades de cultivo y proyectos de represas que se desarrollan dentro y fuera de sus fronteras. En las tierras bajas del país, la piscicultura se sustenta principalmente por la producción de tambaquí (*Piaractus brachypomus*), pacú (*Colossoma macropomum*), tilapia (*Oreochromis niloticus*) y esporádicamente algunas especies de las familias Characidae, Prochilodontidae, Anostomidae y Cyprinidae (Korkuy, 2005). La

mayor parte de las larvas o juveniles de las dos primeras especies es importada para el engorde desde Brasil (Porto Velho) debido a que no existe una oferta constante por parte de los centros de reproducción, como la estación El Prado (Santa Cruz) y HOYAM (Beni), y aparentemente, son de mayor rendimiento que los locales (Soruco, com. pers.). Si bien la importación de semilla de pacú y tambaquí puede cubrir los mercados y mejorar la producción local de estas especies de alta demanda, se debe considerar que la constitución genética de los stocks importados puede ser diferente a los nativos por la procedencia de lugares distantes o cuencas distintas. Aliaga (2004) mostró que incluso dentro la Amazonía Boliviana existe una fuerte estructuración poblacional para las dos especies. A medida que los cultivos se extienden y aumentan en número, la posibilidad de fugas al medio natural y posteriores entrecruzamientos con individuos locales será mayor. Sólo en la localidad de Ivirgarzama, provincia Chapare (Cochabamba), se han registrado 390 estanques de cultivo de pacú y tambaquí (Arias, 2008). El cruce entre individuos de diferentes poblaciones podría conllevar a un incremento en el flujo genético y homogenización de poblaciones naturalmente diferenciadas. La disminución en la variabilidad producida por los entrecruzamientos, no sólo tendría consecuencias negativas para las especies sino también para la piscicultura que manipula la variabilidad de los stocks con el fin de obtener mayores rendimientos.

Parte de los principales sistemas acuáticos amazónicos que recorren el país (Madre de Dios, Iténez-Mamoré) se comparten con los países de Perú y Brasil. En estos dos países las actividades de piscicultura se practican con mayor intensidad y frecuencia que en Bolivia. En el caso del Perú, por ejemplo, en la localidad de Puerto Maldonado actualmente se desarrolla un programa extenso de piscicultura de especies amazónicas (*Colossoma macropomun*, *Piaractus brachypomus*, *Prochilodus nigricans*, entre otras) fomentado por instituciones regionales con semilla proveniente del sistema Ucayalí-Amazonas (Iquitos). Al parecer, las comunidades locales prefieren el consumo de peces provenientes de cultivos que del medio natural ya que suponen que estos últimos estarían contaminados con mercurio proveniente de los desechos arrojados a la cuenca por la minera que opera en la zona (Tello, com. pers.). En el caso del Brasil, la piscicultura que opera en Rondônia, también se focaliza sobre varias especies amazónicas e introducidas y que son producidas en los estados de Rondônia (Porto Velho) y Acre (río Branco), principalmente (FAO, 2005-2008). Ambas localidades son distantes y parcialmente en cuencas diferenciadas de la porción Boliviana, por lo que a futuro podría surgir una mezcla de stocks diferenciados.

## AGRADECIMIENTOS

A Fernando Alcantara Bocanegra y Luis Campos Baca del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP), por las comunicaciones personales referentes a la introducción de *Arapaima* en la cuenca del río Madre de Dios en Perú. A World Wildlife Fund (WWF) por financiar viajes de campo durante los cuales se recopiló parte de la información sobre la distribución de la especie. A la FAO que posibilitó la colecta de datos sobre la cadena productiva del pescado por PAVD.

## REFERENCIAS

- ADEPESCA. (1999). Encuesta piloto realizado al sector pesquero, subselección Riberalta. La Paz, Bolivia.
- Agostinho, C.A. & H.F. Júlio Jr. (2002). Observations of an invasion of the piranha *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1847 (Osteichthyes, Serrasalminae) into the Upper Paraná River, Brazil. *Acta Scientiarum*, 24 (2): 391-395.
- Alcántara Bocanegra, F., W.H. Wust, S. Tello Martín, M. Rebaza Alfaro & D. Del Castillo Torres (2006). Paiche: el gigante del Amazonas. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP), Lima, Perú. 69 p.
- Aliaga, C. (2004). Variabilidad genética de *Colossoma macropomum* y *Piaractus brachipomus* en la región del Alto Madera (Amazonía boliviana) para el análisis del polimorfismo de la longitud de secuencias intrónicas (EPIC-PCR). Tesis de grado para optar el título de licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 103 p.
- Alves, C.B.M., F. Vieira, A. Lincoln, B. Magalhães & M.F.G. Brito (2007). Impacts of non-native fish species in Minas Gerais, Brazil: Present situation and prospects. p. 291-314. In: *Ecological and genetic implications of aquaculture activities*. Springer, Netherlands.
- Andrade, D.R. & G.S. Yasui (2003). O manejo da reprodução natural e artificial e sua importância na produção de peixes no Brasil. *Revista Brasileira de Reprodução Animal*, 27: 166-172.
- Arias, S. (2008). 205 familias unidas por crianza de peces. *Diario Los Tiempos*, Noviembre 30, Cochabamba, Bolivia.
- Barthem, R. & M. Goulding (2007). Un ecosistema inesperado. La Amazonía revelada por la pesca. Gráfica Biblos, Lima, Perú. 202 p.
- Berra, T. (2004). *Freshwater fish distribution*. Academic Press, Florida, USA.
- Brauner, C.J., V. Matey, J.M. Wilson, N.J. Bernier & L. Val (2004). Transition in organ function during the evolution of air-breathing; insights from *Arapaima gigas*, an obligate air-breathing teleost from the Amazon. *The Journal of Experimental Biology*, 207: 1433-1438.
- Bruno, J.F. & B.J. Cardinale (2008). Cascading effects of predator richness. *Frontiers in Ecology and Environment*, 6 (10): 539-546.
- Byström, P., J. Karlsson, P. Nilsson, T. Van Kooten, J. Ask & F. Olofsson (2007). Substitution of top predators: effects of pike invasion in a subarctic lake. *Freshwater Biology*, 52: 1271-1280.
- Carvajal-Vallejos, F.M. & A.J. Zeballos Fernández (2011). Diversidad y distribución de los peces de la Amazonía boliviana. p. 101-147. En: Van Damme, P.A., F.M. Carvajal-Vallejos & J. Molina Carpio (Eds.). *Los peces y delfines de la Amazonía boliviana: hábitats, potencialidades y amenazas*. Edit. INIA, Cochabamba, Bolivia. 490 p.
- Casal, C.M.V. (2006). Global documentation of fish introductions: the growing crisis and recommendations for action. *Biological Invasions*, 8: 3-11.
- Castello, L. (2008). Nesting habitat of *Arapaima gigas* (Schinz) in Amazonian floodplains. *Journal of Fish Biology*, 72: 1520-1528.
- Castello, L. & D.J. Stewart (2010). Assessing CITES non-detriment findings procedures for *Arapaima*. *Brazilian Journal of Applied Ichthyology*, 26: 49-56.
- Cavero, B.A., M. Pereira-Filho, A.M. Bordinhon, F.A. Fonseca, D.R. Ituassú, R. Roubach & E.A. Ono (2004). Tolerância de juvenis de pirarucu ao aumento da concentração de amônia em ambiente confinado. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 39 (5): 513-516.
- CDP (1995). Estadística e información pesquera de Bolivia 1994. MDE-SNAG-CDP, La Paz, Bolivia. 52 p.
- Charles, H. & J.S. Dukes (2007). Impacts of invasive species on ecosystem services. p. 217. In: Nentwig, W. (Ed.). *Biological Invasions*. Ecological Studies 193. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Chu-Koo, F., R. Dugué, M. Aván Aguilar, A. Casanova Daza, F. Alcántara Bocanegra, C. Chavez Veintemilla, F. Duponchelle, J.-F. Renno, S. Tello & J. Nuñez (2009). Gender determination in the paiche or pirarucu (*Arapaima gigas*) using plasma vitellogenin, 17 $\beta$ -estradiol, and 11-ketotestosterone levels. *Fish Physiology and Biochemistry*, 35 (1): 125-136.
- Colautti, R.I. & H.J. MacIsaac (2004). A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions*, 10: 135-141.



- Copaira, M. & C. Montalvo (1972). Dimorfismo sexual en el paiche (*Arapaima gigas* Cuvier 1829). Universidad Nacional de San Marcos. Rev. Inv. Pec. (IVITA), 1 (2): 203-207.
- Crespo, A. & P.A. Van Damme (2011). Patrones espaciales de inundación en la cuenca amazónica de Bolivia. p. 15-27. En: Van Damme, P.A., F.M. Carvajal-Vallejos & J. Molina Carpio (Eds.). Los peces y delfines de la Amazonía boliviana: hábitats, potencialidades y amenazas. Edit. INIA, Cochabamba, Bolivia. 490 p.
- Crossa, M. & M. Petrere Jr. (1999). Morphometric relationships and indirect determination of the length frequency structure of the pirarucu *Arapaima gigas* Cuvier. Fisheries Management and Ecology, 6: 173-186.
- De Oliveira, V., S.L. Poletto & P.C. Venere (2006). Feeding of juvenile pirarucu (*Arapaima gigas*, Arapaimidae) in their natural environment, lago Quatro Bocas, Araguaiana-MT, Brazil. Neotropical Ichthyology, 3 (2): 312-314.
- Doria, C.R.C. & S.T. Brasil de Souza (En prep.) A pesca nas bacias dos ríos Guaporé e baixo Mamoré, Amazônia Brasileira. p. xx-xx. En: Van Damme, P.A., M. Maldonado, M. Pouilly & C.R.C. Doria (Eds.). Aguas del Iténez-Guaporé: Recursos hidrobiológicos de un patrimonio binacional. Edit. INIA, Cochabamba, Bolivia.
- Dudgeon, D. & R.E.W. Smith (2006). Exotic species, fisheries and conservation of freshwater diversity in tropical Asia: the case of the Sepik River, Papua New Guinea. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 16: 203-215.
- Dugue, R., F. Chu, F. Alcantara, F. Duponchelle, J.F. Renno & J. Nuñez (2008). Purification and assay of *Arapaima gigas* vitellogenin: Potential use for sex determination. Cybium, 32 (2) suppl.111.
- Eigenmann, C.H. & W.R. Allen (1942). Fishes of the Western South America. I. The intercordilleran and Amazonian lowlands of Peru. II. The high pampas of Peru, Bolivia, and northern Chile with a revision of the Peruvian Gymnotidae, and of the genus *Orestias*. University of Kentucky, Lexington, 494 p.
- Farias, I., T. Hrbek, M. Crossa, I. Sampaio, J. Porto & A. Meyer (2003). Avaliação da variabilidade genética de las populações de *Arapaima gigas* (pirarucu) de Bacia Amazonica a través de marcadores moleculares de microsatélites. En: Encontro Brasileiro de Ictiología. São Paulo, Brasil.
- FAO (2005-2008). National aquaculture sector overview. Brazil. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [online]. Rome. Updated 1 June 2004. [Citado diciembre 10 de 2008].
- Fernandes, D. (2005). "More eyes watching ...". Lessons from the community-based management of a giant fish, *Arapaima gigas*, in Central Guyana. Unpublished Master dissertation. University of Manitoba. Winnipeg, Canada. 180 p.
- Fernando, C.H. (1991). Impacts of fish introductions in tropical Asia and America. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 48 (Suppl. 1): 24-32
- Ferraris Jr, J. (2003). Family Arapaimatidae. p. 31-32. In: Reis, R.E., S.O. Kullander & C.F. Ferraris Jr. (Eds.). Check list of the Freshwater Fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Fontenele, O. (1948). Contribution to the biology of the *Arapaima gigas* (Cuvier) in captivity (Actinopterygii, Osteoglossidae). Revista Brasileira de Biología, 8: 445-459.
- Fontenele, O. (1959). Hábitos de desova do pirarucu, "*Arapaima gigas*" (Cuvier) (Pisces: Isospondyly, Arapaimidae), e evolução de sua larva. Ministério da Viação e Obras Públicas, Departamento Nacional de Obra Contra as Sêcas, Servicio de Piscicultura. Fortaleza, Ceara, Brasil. Publicação 153, Serie I-C. 18 p.
- Fontenele, O. & E.A. Vasconcelos (1982). The arapaima, *Arapaima gigas* (Cuvier, 1817) in the Northeast ponds: results on adaptation and probable causes of stock depletion. Boletim Técnico DNOCS, 40: 43-66.
- Girão, M.V. (2007). Avaliação dos procedimentos de introdução do pirarucu (*Arapaima gigas*) na região nordeste: retrospectiva histórica, situação atual e perspectivas futuras. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal Do Ceará, Fortaleza, Brasil. 62 p.
- Godinho, H.P., J.E. Santos, P.S. Formagio. & R.J. Guimarães-Cruz (2005). Gonadal morphology and reproductive traits of the Amazonian fish *Arapaima gigas* (Schinz, 1822). Acta Zoologica, 86: 289-294.
- Goudswaard, K.P.C., F. Witte & E.F.B. Katunzi (2008). The invasion of an introduced predator, Nile perch (*Lates niloticus*, L.) in Lake Victoria (East Africa): chronology and causes. Environmental Biology of Fishes, 81: 127-139.
- Goulding, M. (1980). Fishes and the forest. University of California Press. Los Angeles, CA.

- Goulding, M., R. Barthem & E.J.G. Ferreira (2003). The Smithsonian Atlas of the Amazon. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Guerra, H. (1980). Desarrollo sexual del paiche (*Arapaima gigas*) en las zonas reservadas del estado (ríos Pacaya y Samiria) 1971-1975. Informe IMARPE 67. Instituto del Mar del Perú, Callao.
- Hamilton, S.K., S.J. Sippel & J.M. Melack (2004). Seasonal inundation patterns in two large savanna floodplains of South America: the Llanos de Moxos (Bolivia) and the Llanos del Orinoco (Venezuela and Colombia). *Hydrological Processes*, 18: 2103-2116.
- Hickley, P. (1994). Stocking and introduction of fish. p. 247-254. In: Cowx, I.G. (Ed.). *Rehabilitation of Freshwater Fisheries*. Oxford, UK: Fishing News Books, Blackwell Science Publications.
- Hickley, P., M. Muchiri, R. Britton, I. Cowx & R. Boar (2006). Introduced species in the freshwater fisheries of Kenya: Ecology vs Economy. *Proceedings of the Institute of Fisheries Management Annual Conference*, Minehead.
- Hickley, P. & S. Chare (2004). Fisheries for non-native species in England and Wales: angling or the environment? *Fisheries Management and Ecology*, 11: 203-212.
- Hrbek, T., I. Farias, M. Crossa, I. Sampaio, J. Porto & A. Meyer (2005). Population genetic analysis of *Arapaima gigas*, one of the largest freshwater fishes of the Amazon basin: implications for its conservation. *Animal Conservation*, 8: 297-308.
- Hrbek, T., M. Crossa & I.P. Farias (2007). Conservation strategies for *Arapaima gigas* (Schinz, 1822) and the Amazonian várzea ecosystem. *Brazilian Journal of Biology*, 67 (4): 909-917.
- Hufbauer, R.A. & M.E. Torchin (2007). Integrating ecological and evolutionary theory of biological invasions. P. 79-96. *En: Nentwing, W. (Ed.). Biological Invasions. Ecological Studies* 193. Springer.
- Hurtado, J. (1998). Aspectos biológicos pesqueros del *Arapaima gigas* en el sistema de várzea en el municipio de Puerto Nariño, Amazonas. Tesis de Biólogo. Universidad del Valle, Facultad de Biología, Santiago de Cali. 79 pp.
- Huston, M. (1994). *Biological Diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, U.K.
- Hubert, N., F. Duponchelle, J. Nuñez, C. Garcia-Dávila, D. Paugy & J.F. Renno (2007). Phylogeography of the piranha genera *Serrasalmus* and *Pygocentrus*: implications for the diversification of the neotropical ichthyofauna. *Molecular Ecology*, 16: 2115-2136.
- Imbiriba, E.P. (1991). Produção e manejo de alevitos de pirarucu, *Arapaima gigas* (Cuvier). Embrapa-CPATU. Circular Técnica nº57, 19 p.
- Imbiriba, E., J. Lourenço & B. Barten (1993). Bioecología e manejo sustentado do pirarucu (*Arapaima gigas*) na bacia Amazonia. EMBRAPA, Brasil.
- Imbiriba, E. (1994). Reprodução, larval e alevinagem de pirarucu (*Arapaima gigas*). EMBRAPA-CPATU, Belém, Brasil. *Recomendações Básicas*, 26: 1-4.
- Imbiriba, E.P. (2000). Production potential of pirarucu, *Arapaima gigas*, in captivity. *Acta Amazonica*, 31: 299-316.
- Korkuy, H.N. (2005). Avances y potencialidades de la acuicultura en la Amazonia Boliviana. p. 241-250. *En: Renno, J.F., C. García-Dávila, F. Duponchelle & J. Nuñez (Eds.). Biología de las poblaciones de peces de la Amazonía y Piscicultura. Comunicaciones del primer coloquio de la Red de Investigación sobre la Ictiofauna Amazónica*, Iquitos, Perú.
- Kullander, S.O. & E.J.G. Ferreira (2007). A review of the South American cichlid genus *Cichla*, with descriptions of nine new species (Teleostei: Cichlidae). *Ichthyological Explorations of Freshwaters*, 17 (4): 289-398.
- La Palabra del Beni (2008). Universidad Beniana pondrá en marcha un proyecto hidrozoológico. Septiembre, 19, Trinidad, Beni, Bolivia.
- Latini, A.O. & M. Petrere Jr. (2004). Reduction of a native fish fauna by alien species: an example from Brazilian freshwater tropical lakes. *Fisheries Management and Ecology*, 11: 71-79.
- Lavoué, S. & J.P. Sullivan (2004). Simultaneous analysis of five molecular markers provides a well-supported phylogenetic hypothesis for living bony-tongue fishes (Osteoglossomorpha: Teleostei). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33: 171-185.
- Lowe-McConnell, R.H. (1964). The fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana, South America. Part I. Ecological grouping of fishes species and effects of the seasonal cycle on the fish. *Journal of the Linnean Society*, 45: 103-144.

- Lüling, K. (1964). Zur Biologie und Ökologie von *Arapaima gigas* (Pisces, Osteoglossidae). Zeitschrift für Morphologie und Ökologie del Tiere, 54: 436-530.
- Lundberg, J.G. & B. Chernoff (1992). A Miocene fossil of the Amazonian fish *Arapaima* (Teleostei: Arapaimatidae) from the Magdalena river region of Colombia. Biogeographic and evolutionary implications, *Biotropica*, 24 (1): 2-14.
- Makrakis, S., L.C. Gomes, M.C. Makrakis, D. Rodriguez & C.S. Pavanelli (2007). The Canal da Piracema at Itaipu Dam as a fish pass system. *Neotropical Ichthyology*, 5 (2): 185-195.
- Marques, D.K. (2003). Caracterização genética do pirarucu *Arapaima gigas* (Cuvier) (Teleostei, Osteoglossidae) da bacia Tocantins-Araguaia, estado do Mato Grosso. Tese de Doutorado, Programa de Pós-graduação em Genética e Evolução do Centro de Ciências e da Saúde da Universidade Federal de São Carlos. São Carlos, São Paulo, Brasil. 66 p.
- Marques, D.K., P.C. Venetre & P.M. Galetti Jr. (2006). Chromosomal characterization of the bonytongue *Arapaima gigas* (Osteoglossiformes: Arapaimatidae). *Neotropical Ichthyology*, 4 (2): 215-218.
- Martinelli, N.M.C. & M. Petreire Jr. (1999). Morphometric relationships and indirect determination of the length frequency structure of the pirarucu, *Arapaima gigas* (Cuvier), in Brazilian Amazonia. *Fisheries Management and Ecology*, 6 (3): 233-240.
- Matzusaki, S., J.A. Suárez & D. Rojas (2005). Estudio de manejo de recursos pesqueros para su incorporación en el sistema de desarrollo económico integral sostenible del área de trabajo de CIPCA Norte. Centro de Investigación y Promoción del Campesinado (CIPCA), Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Menezes, R.S. (1951). Biological and economical notes on the *Arapaima gigas* (Actinopterygii, Arapaimatidae). Serie Estudos Tecnicos 3. Ministério da Agricultura, Serviço de Informação Agrícola, Rio de Janeiro, Brazil.
- Mooney, H.A. & E.E. Cleland (2001). The evolutionary impact of invasive species. *PNAS*, 98 (10): 5446-5451.
- Moyle, P.B. & T. Light. (1996). Biological invasions of fresh water: Empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation*, 78: 149-161.
- Mueller, O. (2006). *Arapaima gigas*, Market Study: Current status of *Arapaima* global trade and perspectives on the Swiss, French and UK markets. United Nations Conference on Trade and Development (UNCTAD).
- Murrieta, R.S. (2001). A mística do pirarucu: pesca, ethos e paisagem em comunidades rurais do Baixo Amazonas. *Horizontes Antropológicos*, 7 (16): 113-130.
- Navia, R. (2004). Guerra contra el paiche. *Diario El Deber*. Noviembre 07, Santa Cruz de La Sierra, Bolivia.
- Naylor, R.L., S.L. Williams & D.R. Strong (2001). Aquaculture – A gateway for exotic species. *Science*, 294: 1655-1656.
- Nelson, J.S. (2006). *Fishes of the world*. John Wiley and Sons, Inc., 4<sup>th</sup> edition, New York.
- Neves, A.M.B. (1995). Current knowledge on the *Arapaima gigas* (Cuvier, 1817). *Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Serie Zoológica*, 11: 33-56.
- Oldroyd, B.P. (1999). Coevolution while you wait: *Varroa jacobsoni*, a new parasite of western honeybees. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 312-315.
- Oliveira, A.V., A.J. Prioli, S.M.A.P. Prioli, T.S. Bignotto, H.F. Júlio Jr., H. Carrer, C.S. Agostinho & L.M. Prioli (2006). Genetic diversity of invasive and native *Cichla* (Pisces: Perciformes) populations in Brazil with evidence of interspecific hybridization. *Journal of Fish Biology*, 69: 260-277.
- Ortega, H., H. Guerra & R. Ramírez. (2007). The introduction of nonnative fishes into freshwater systems of Peru. In: Bert, T.M. (Ed.). *Ecological and genetic implications of aquaculture activities. Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries*. Springer Netherlands. 6: 247-278.
- Pelicice, F. & A. A. Agostinho (2009). Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions*, 11 (8): 1789-1801
- Pérez, J.E., M. Nirchio & J.A. Gomez (2000). Aquaculture: part of the problem, not a solution. *Nature*, 408 (514): 1017-1024.
- Pérez, J.E., A. Gomez & M. Nirchio (1999). *FAO and Tilapia*. *Interciencia*, 24: 321-323.
- Pérez, J.E., C. Alfonsi, M. Nirchio, C. Muñoz & J.A. Gómez (2003). The introduction of exotic species in aquaculture: A solution or part of the problem? *Interciencia*, 28 (4): 234-238.

- Pinese, J.F. (1996). Morfología funcional da alimentação do pirarucu (*Arapaima gigas*). Tese de doutorado em ecologia e Recursos Naturais. Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brasil.
- Queiroz, H.L. (1999). Artisanal fisheries of pirarucú at Mamirauá ecological station. p. 83-99. In: Padoch, C.J.M., M. Ayers, M. Pinedo-Vasquez & A. Henderson (Eds). *Várzea: Diversity, Development and Conservation of Amazonia's Whitewater Floodplains*. Section I: Fishes and Fisheries. The New York Botanical Garden Press, Bronx, New York: The New York Botanical Garden Press.
- Queiroz, H.L. (2000). Conservation of the pirarucu *Arapaima gigas*: red giants in muddy waters. Unpublished doctoral dissertation, University of St Andrews, Scotland.
- Rahel, F.J. (2007). Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology*, 52: 696–710.
- Rebaza, M., F. Alcántara & M. Valdivieso (1999). Manual de piscicultura del paiche (*Arapaima gigas*). Manatí Gráfico S.A. Caracas, Venezuela.
- Renno, J.F., N. Hubert, J.P. Torrico, F. Duponchelle, J. Nuñez, C. Garcia, S. Willis & E. Desmarais (2006). Phylogeography of *Cichla* (Cichlidae) in the upper Madera basin (Bolivian Amazon). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41 (2): 503-510.
- Ruiz-García, M., S. Caballero, M. Martínez-Agüero & J.M. Shostell (2008). Molecular differentiation among *Inia geoffrensis* and *Inia boliviensis* (Iniidae, Cetacea) by means of nuclear intron sequences. p. 177-203. In: Koven, V.T. (Ed.). *Population Genetics Research Progress*. Nova Science Publishers, Inc.
- Saavedra, E.A., L.G. Quintero & M.A. Landines (2005a). Descripción morfológica y anatómica. P. 19-29. En: Sanabria, A.I., I.C. Beltrán & P. Victoria (Eds.). *Biología y cultivo del pirarucú Arapaima gigas* (Schinz, 1822) (Pisces: Arapaimatidae). Bases para un aprovechamiento sostenible. Imprenta Nacional de Colombia, Bogotá.
- Saavedra, E.A., L.G. Quintero & C.A. Pinto (2005b). Distribución geográfica, hábitat y aspectos ecológicos. p. 9-17. En: Sanabria A.I., I.C. Beltrán & P. Victoria (Eds.). *Biología y cultivo del pirarucú Arapaima gigas* (Schinz, 1822) (Pisces: Arapaimatidae). Bases para un aprovechamiento sostenible. Imprenta Nacional de Colombia, Bogotá.
- Saavedra, E.A., L.G. Quintero, N. López & L. Edivaldo (2005c). Nutrición y alimentación del pirarucú. p. 41-58. En: Sanabria, A.I., I.C. Beltrán & P. Victoria (Eds.). *Biología y cultivo del pirarucú Arapaima gigas* (Schinz, 1822) (Pisces: Arapaimatidae). Bases para un aprovechamiento sostenible. Imprenta Nacional de Colombia, Bogotá.
- Saavedra, E.A., L.G. Quintero & M.A. Landines (2005d). Aspectos reproductivos. p. 31-40. En: Sanabria, A.I., I.C. Beltrán & P. Victoria (Eds.). *Biología y cultivo del pirarucú Arapaima gigas* (Schinz, 1822) (Pisces: Arapaimatidae). Bases para un aprovechamiento sostenible. Imprenta Nacional de Colombia, Bogotá.
- Santos, G. (1995). Impactos da hidrelétrica Samuel sobre as comunidades de peixes do Rio Jamari (Rondônia, Brasil). *Acta Amazonica*, 25 (3/4): 247-280.
- Sarmiento, J. & S. Barrera (2004). List of fish species present in Bolivia. p. 566-574. In: Ibish, P.L. & G. Merida (Eds.). *Biodiversity: the richness of Bolivia*. State of knowledge and conservation. Ministry of Sustainable Development. FAN Editorial, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Suarez, A.V. & N.D. Tsutsui (2008). The evolutionary consequences of biological invasions. *Molecular Ecology*, 17: 351-360.
- Torchin, M.E., K.D. Lafferty & A.M. Kuris (2001). Release from parasites as natural enemies: increased performance of a globally introduced marine crab. *Biological Invasions*, 3: 333-345.
- Torrico, J.P. (2004). Filogeografía comparada de siete especies de peces de agua dulce del Alto Madera (Amazonía Boliviana). Tesis de grado para optar el Título de Master en Ciencias Biológicas y Biomédicas. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 95 p.
- Val, L.A. & V.M.F. De Almeida-Val (1995). *Fishes of the Amazon and their environment: physiological and biochemical aspect*. Springer-Verlag Berlin, Germany.
- Van Damme, P.A. & F.M. Carvajal (2005). Recursos pesqueros y pesca en los ríos Blanco y San Martín, cuenca del río Iténez, Beni, Bolivia. 31 p.
- Van Damme, P.A. (2006). Propuesta de programa y proyecto de desarrollo pesquero en el norte amazónico. FAO, 64 p.

- Van Damme, P.A., F.M. Carvajal-Vallejos, J. Sarmiento, S. Barrera Maure, K. Osinaga, G. Miranda-Chumacero (2009). Peces. p. 29-90. En: Ministerio de Medio Ambiente y Agua. Libro Rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia. La Paz, Bolivia.
- Van Damme, P.A., F.M. Carvajal-Vallejos, A. Rua, L. Córdova & P. Becerra (2011). Pesca comercial en la cuenca amazónica boliviana. p. 247-291. En: Van Damme, P.A., F. Carvajal-Vallejos & J. Molina Carpio (Eds.). Los peces y delfines de la Amazonía boliviana: hábitats, potencialidades y amenazas. Edit. INIA, Cochabamba, Bolivia. 490 p.
- Viana, J.P., J.M.B. Damasceno, L. Castello & W. Crampton (2004). Economic incentives for sustainable community management of fishery resources in the Mamiraua Sustainable Development Reserve, Amazonas, Brazil. p. 139-154. En: Silvius, K., J. Fragoso & R. Bodmer (Eds.). People in Nature: Wildlife Conservation in South and Central America. Columbia University Press, New York.
- Vieira, F. & P.S. Pompeu (2001). Peixamentos: uma alternativa eficiente? *Ciência Hoje*, 30 (175): 28-33.
- Vitousek, P.M., C.M. D'Antonio, L.L. Loope, M. Rejmánek & R. Westbrooks (1997). Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21 (1): 1-16.
- Walters, D.M. & M.J. Blum (2007). Red shiner invasion of the upper Coosa River System: Dynamics and Ecological Consequences. EPA/600/R-07/124. U.S. Environmental Protection Agency, Cincinnati, Ohio.
- Welcomme R.L. (1988). International introductions of inland aquatic species. FAO Fisheries Technical Paper, 294. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome. 318 p.
- Welcomme, R. (1992). A history of international introductions of inland aquatic species. En: Introductions and transfers of aquatic species. Selected papers from a symposium held in Halifax, Nova Scotia, 12-13 June 1990. 3-14 p. ICES marine science symposia. Copenhagen [ICES MAR. SCI. SYMP.] Vol. 194.
- Welcomme, R.L. (2001). *Inland Fisheries: Ecology and Management*. Oxford: Blackwell Science. 358 pp.
- Wiefels, R. (2006). El Mercado de pesado en las grandes ciudades de Bolivia, Trinidad, Santa Cruz de la Sierra, Cochabamba, La Paz y El Alto. HOYAM, Mojos. Trinidad, Beni, Bolivia. 89 p.
- Zambrano, L., M. Scheffer & M. Martínez-Ramos (2001). Catastrophic response of lakes to benthivorous fish introduction. *Oikos*, 94: 344-350.
- Zanata, A.M. & M. Toledo-Piza (2004). Taxonomic revision of the South American fish genus *Chalceus* Cuvier (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) with the description of three new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140 (1): 103-135.
- Zaret, T.M. & R.T. Paine (1973). Species introduction in a tropical Lake. *Science*, 182 (4111): 449-455.

