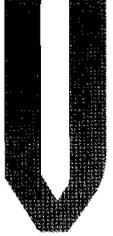


CAPÍTULO 

Diversidad de hábitats acuáticos

CARLA IBAÑEZ & MARC POUILLY

INTRODUCCIÓN

Por su gran complejidad de condiciones hidrológicas y ecológicas, las áreas inundadas han sido un desafío para la limnología (Junk, 1980). Las alteraciones de los niveles de circulación de las masas de agua caracterizadas por Junk *et al.* (1989) y por Junk (1997) como pulso de inundación (flood pulse concept) son consideradas como la fuerza que dirige y mantiene al equilibrio dinámico del sistema río-planicie de inundación. Las fluctuaciones anuales del nivel de agua y la descarga de los ríos en la planicie influyen directamente en la profundidad de los ambientes y en la superficie del espejo de agua. Estas fluctuaciones provocan también alteraciones en las condiciones físicas del hábitat y en la procedencia de las aguas, generando cambios en las características limnológicas y físico-químicas.

Además de estos cambios en el ciclo anual, la dinámica fluvial, a su vez derivada de las fluctuaciones en el nivel de agua, modifica las formas fluviales y genera diferentes tipos de hábitats, que evolucionan en el tiempo. El resultado es un mosaico de hábitats estructurado en el espacio y en el tiempo, que otorga a los organismos el marco de su desarrollo.

Este capítulo describe los principales tipos de hábitats acuáticos existentes en la llanura de inundación del Río Mamoré y sus características físico-químicas. Luego, la evolución temporal de los hábitats de laguna es descrita en base a las características estacionales de ocho lagunas ubicadas en un gradiente de distancia al Río Mamoré. Este gradiente ilustra de manera diacrónica la evolución de las lagunas a largo plazo, formadas por los antiguos meandros abandonados por el río.

LOS HÁBITATS ACUÁTICOS DE LA REGIÓN DEL RÍO MAMORÉ CENTRAL

A nivel general, los medios acuáticos de la región del Río Mamoré se distinguen tanto por sus propiedades abióticas, como la forma de los hábitats y la calidad de sus aguas (Loubens *et al.*, 1992), como por sus características de vegetación (Caps. VI y VIII), que también están influenciadas de manera directa o indirecta por el régimen hidrológico. Las diferencias son suficientemente importantes para considerar los principales tipos de medios acuáticos como unidades de paisaje. Por lo tanto, la clasificación básica distingue los medios acuáticos lóticos (con aguas que fluyen) de los lénticos (aguas sin corriente).

Los medios acuáticos lóticos de la región del Río Mamoré corresponden en particular a dos tipos de ríos (Loubens *et al.*, 1992):

- Por un lado, el Río Mamoré es el eje central y componente principal del sistema que drena las aguas blancas provenientes de los Andes. Su posición geográfica, las características hidro-meteorológicas de su vertiente, sus dimensiones (amplitud de 400 - 600 m y una profundidad que puede alcanzar a los 20 m) y la variedad de sus afluentes, lo sitúan como una entidad única que ha generado una amplia llanura de inundación. Esta unidad de paisaje contiene un importante número de hábitats acuáticos lénticos anexados al río, sometidos a una evolución geomorfológica e hidráulica. En razón de su tamaño, los grandes ríos son integradores de un conjunto de condiciones que no son equivalentes ni siquiera en el caso del Río

Mamoré con las del Río Beni, río muy próximo y que ha desarrollado un sistema geomorfológico diferente.

- Por otra parte, varios ríos que confluyen con el Río Mamoré drenan las aguas locales de la llanura. Estos son de gran tamaño, como los ríos Ibare y Tijamuchi o son secundarios, como los ríos Mocovi o Matiquipiri (Fig. V.1). Según el lugar, las aguas presentan una calidad variable, generalmente son un poco turbias con un pH y una conductividad menores que en el Río Mamoré. Estos ríos no tienen la energía suficiente para desarrollar una dinámica geomorfológica tan activa como la del Río Mamoré y en general carecen de lagunas anexas. Ambos tipos de ríos, de aguas blancas o de aguas de planicie pueden permitir el desarrollo de un bosque de galería con una amplitud aproximadamente proporcional al tamaño del río.
- Las lagunas de meandro (brazo muerto o meandro recortado) son antiguos cauces abandonados por el Río Mamoré y asociados al bosque de galería.
- Las lagunas de depresión están formadas por diferencias de acumulación de los sedimentos en el bosque de galería.
- Las lagunas de sabana presentan un amplio rango de superficie (hasta alcanzar los 530 km² en el caso del Lago Rogaguado) y tienen una profundidad de agua homogénea entre 1 - 2.5 m (Hanagarth, 1993). Su origen corresponde a una depresión topográfica, aunque probablemente se deba a un conjunto de causas geológicas y antrópicas (Plafker, 1964; Denevan, 1980). Cualquiera sea su origen, estas lagunas se encuentran en contacto con la capa freática superficial que se halla entre 0.5 - 2 m de profundidad (p.e., en la región de Trinidad) lo que asegura un nivel de agua estable en el transcurso del año, a pesar de la gran estacionalidad de las precipitaciones.

Los medios acuáticos lénticos corresponden a un amplio rango de condiciones, desde las lagunas (con aguas libres), hasta los curiches (colonizados por vegetación acuática o semi-acuática), distinguiéndose en cuerpos de aguas temporales o permanentes. Al final de la época de inundación y durante la decrecida, una gran parte de las aguas es drenada por ríos y arroyos de aguas de planicie. La otra parte del agua se queda estancada en lugares más bajos del terreno, generando una amplia superficie de aguas poco profundas que evoluciona en el tiempo, hasta desecarse completamente. Estos medios temporales aún no han sido estudiados.

Loubens *et al.* (1992) distinguen tres tipos principales de hábitats lénticos permanentes:

A una escala menor, las grandes unidades de paisajes acuáticos albergan una gran diversidad de hábitats (ríos, lagunas, bajios y pantanos). Por ejemplo, el Río Mamoré presenta un trazo sinuoso, de tal forma que su perfil transversal y el flujo de agua son disimétricos en la mayor parte de su curso (Cap. III), generando una gran variedad de condiciones de hábitat. En la concavidad de los meandros, la ribera es abrupta y colonizada en su parte alta por un bosque denso con grandes árboles. Su parte baja se encuentra desprovista de vegetación, a causa de las inundaciones y de la inestabilidad del sustrato. En esta ribera el flujo es más intenso y las aguas son más turbias y con mayor velocidad que en el resto del Río

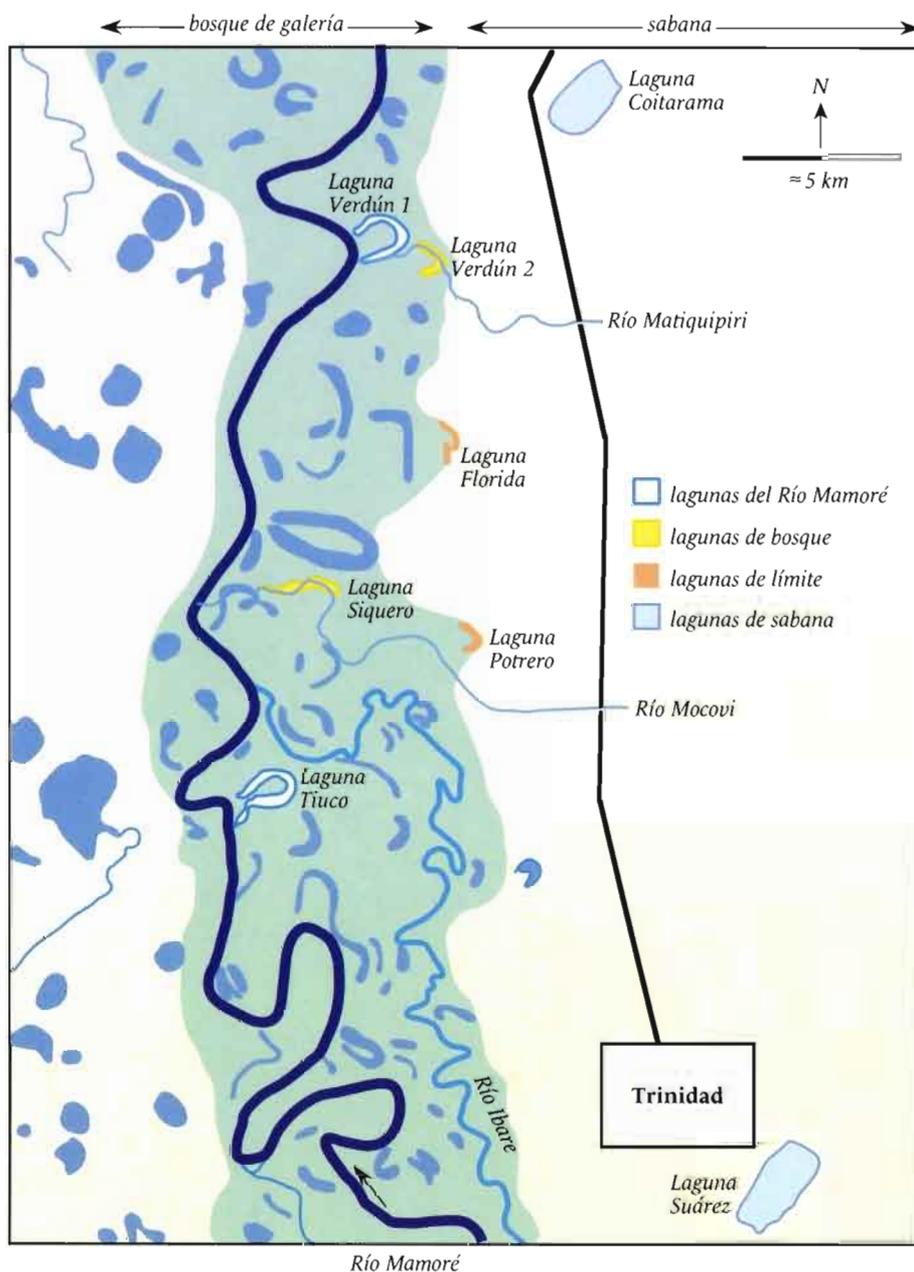


Figura V.1 Llanura de inundación del Río Mámoré central en la zona de Trinidad. Localización de las ocho lagunas estudiadas. Mapas realizados a partir de una imagen satelital ERS.

Mamoré. Para un caudal de 3 000 - 4 000 m³ · s⁻¹, la velocidad puede alcanzar entre 3.6 km · h⁻¹ y 5 km · h⁻¹ para un caudal de 8 000 m³ · s⁻¹ (Loubens *et al.*, 1992). La parte convexa del meandro está conformada por un banco o playa de arena, que puede ser colonizada por vegetación pionera con hierbas y arbustos en diferentes etapas de sucesión (Cap. VII).

A lo largo de las riberas, existen árboles caídos y/o enfangados, que generan obstáculos al flujo de agua, pero son favorables para los organismos (refugio hidráulico). Otros refugios hidráulicos aparecen en las “zonas de aguas muertas” causados por las irregularidades de la orilla (p.e. derrumbes y confluencias). Estos hábitats son temporales, se crean o desaparecen y evolucionan constantemente en relación al nivel de las aguas y a la fuerza de la corriente.

De la misma forma que el río puede ser descrito en base a una lista de hábitats particulares, se puede considerar a la entidad de la llanura de inundación como una yuxtaposición de diferentes hábitats, especialmente en el caso de los medios acuáticos debido a una sucesión de lagunas con diferentes condiciones ambientales.

CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS DE LAS AGUAS

En los sistemas acuáticos de la Amazonía central, se diferencian tres tipos de aguas, según su color y su origen (Sioli, 1968), donde predominan el pH y la transparencia como factores que definen más adecuadamente la calidad del agua (Cuadro V.1):

- **Las aguas blancas**, como las de los ríos Mamoré y Beni, en realidad reconocidas por su color café con leche, son drenadas por ríos procedentes de los Andes. Durante la época de inundación, estas aguas pueden llegar hasta las lagunas anexas al río. El color de las aguas está relacionado al proceso de erosión en las zonas sedimentarias de los Andes, ya que vienen cargadas de una gran cantidad de materia en suspensión y de nutrientes. Las aguas blancas tienen baja transparencia, alta turbidez y un pH neutro.
- **Las aguas claras** (como las del Río Iténez) son principalmente aguas que provienen de las zonas cristalinas de los escudos precámbricos brasileño y guyanense, donde las rocas son poco afectadas por la erosión mecánica y química. Estas aguas tienen una alta transparencia, un pH y una tasa de oxígeno variables.

Cuadro V.1 Características físico-químicas de tres tipos de aguas de la Cuenca Amazónica (en base a Sioli, 1968 y Moyle & Cech, 1996).

Parámetros	Aguas blancas	Aguas claras	Aguas negras
pH	6.2 - 7.2	4.5 - 7.8	3.8 - 4.9
Transparencia (m)	0.1 - 0.5	1.0 - 4.3	1.3 - 2.3
Turbidez	alta	baja	baja
Oxígeno disuelto	moderado	alto	bajo
Nutrientes	alto	bajo	escaso

- **Las aguas negras** (por ejemplo el Río Negro en el Brasil) arrastran ácidos húmicos procedentes de la descomposición de la materia orgánica, dándole una coloración característica de café a negro. Tienen pH ácido, una transparencia intermedia y son pobres en nutrientes. La principal fuente de nutrientes proviene de la degradación de la materia orgánica alóctona. Las aguas negras son utilizadas por ciertas especies de peces durante la época de reproducción cuando migran desde las aguas blancas. Roberts (1972) indica la existencia de especies confinadas a este tipo de ambiente que pueden reproducirse en aguas con pH muy bajo. Henderson (1990) hace también referencia a poblaciones de peces que se alimentan de invertebrados y de la materia vegetal en descomposición. Al contrario del esquema clásico, Henderson & Crampton (1997) indican que las lagunas de aguas negras pueden soportar una importante riqueza y alta diversidad de peces, las especies que colonizan estos ambientes están adaptadas a la hipoxia, mediante sistemas de respiración especializados para captar el oxígeno atmosférico (Roberts, 1972) y han desarrollado diferentes estrategias de reproducción como la protección de los huevos (en base a sistemas de incubación o nidos).

Un aporte importante sobre las características físico-químicas de varios cuerpos de agua en la zona del Río Mamoré central fue realizado por Corbin *et al.* (1988) durante un ciclo hidrológico (julio de 1986 - agosto de 1987). Estos autores propusieron una categorización (Cuadro V.2) en base a características físicas y químicas de las aguas de tres ríos, cuatro lagunas poco profundas, dos lagunas profundas del bosque de galería y dos charcos de inundación. Seis parámetros físico-químicos fueron medidos: temperatura, conductividad,

transparencia, oxígeno, pH y sólidos en suspensión; además de 9 parámetros de composición química (alcalinidad, cloruros, sulfatos, calcio, magnesio, hierro, sílice, sodio y potasio).

Estos autores han clasificado a las aguas de la llanura de inundación del Río Mamoré en tres grupos:

- **Las aguas de origen andino** o aguas blancas están mineralizadas por bicarbonatos de calcio con cantidades importantes de calcio, magnesio, sulfatos y bicarbonatos. Corresponden a este grupo las aguas del Río Mamoré y de las lagunas cercanas (Okreni y Diablo).
- **Las aguas de planicie** son poco mineralizadas, de tipo bicarbonato sódico, con importantes cantidades de hierro y potasio, se encuentran en el Río Mocovi y en las lagunas Cokinoki y Suárez.
- **Las aguas intermedias** se encuentran en ríos y lagunas influenciados a su vez por aguas blancas y aguas de planicie, como por ejemplo las del Río Ibare y las de las lagunas atravesadas por el Río Mocovi pero bajo la influencia del Río Mamoré (Laguna Sique-ro, Fig. V.1).

GRADIENTES MEDIOAMBIENTALES DE LAGUNAS EN EL BOSQUE DE GALERÍA Y EN LA SABANA

En relación a la dinámica fluvial, las lagunas pueden ser consideradas como diferentes etapas sucesivas de un proceso de evolución a largo plazo (Amoros *et al.*, 1987). Generalmente, las lagunas recientemente abandonadas

das por el Río Mamoré se encuentran cerca del cauce principal y han conservado la forma de su lecho con una importante profundidad (alrededor de 10 - 15 m durante la época seca) y un perfil transversal disimétrico. En el transcurso de los años, estas mismas lagunas sufren cambios morfológicos especialmente relacionados al proceso de colmatación, por la deposición de sedimentos (disminución de la profundidad y atenuación de la asimetría), favoreciendo la colonización de la vegetación.

Si el río sigue migrando en una sola dirección las lagunas abandonadas envejecen, aumenta su distancia al cauce principal y están sometidas a fluctuaciones de niveles de agua de menor importancia. En el Río Mamoré la dinámica hidrológica local genera también variación en la calidad de las aguas, depen-

diendo si las lagunas son alimentadas por aguas blancas provenientes del Río Mamoré, o por aguas provenientes de la llanura. En este sistema de llanura de inundación, la alimentación de una laguna puede cambiar en el transcurso del ciclo hidrológico anual y según las características de las lluvias en los Andes y en la planicie (Cap. IV; Fig. V.2). Las inundaciones son causadas por dos procesos complementarios: un proceso exógeno y otro endógeno (Bourrel *et al.*, 1999). El primero se inicia con la llegada de la onda de crecida de aguas blancas en el Río Mamoré, siempre y cuando el nivel de esa crecida supere el nivel del terreno, estas aguas blancas se expanden en la llanura de inundación. Por otro lado, el proceso endógeno se produce con el desborde de las capas freáticas alimentadas por las precipitaciones locales. Cuando el nivel de las

Cuadro V.2 Promedios anuales de 15 parámetros físico-químicos de cuatro tipos de ambientes de la llanura de inundación del Río Mamoré central (Corbin *et al.*, 1988).

Cuerpos acuáticos	O ₂ mg · l ⁻¹	Temp. °C	C μS · cm ⁻¹	Transp. cm	pH	SS	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Ca ²⁺ mg · l ⁻¹	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺	Fe ²⁺	SiO ₂
Ríos															
Mamoré	5.5	26.1	118	10	6.9	766.1	44.7	1.7	16.7	10.2	4.6	4.8	2.3	0.9	8.2
Ibare	4.5	27.2	67	16	6.5	69.7	31.3	1.6	11.6	5.3	2.5	4.4	3.2	1.6	5.5
Mocovi	4.6	27.2	32	15	5.8	36.5	21.5	1.9	7.4	2.3	1.4	6.5	2.7	1.6	2.6
Lagunas poco profundas															
Suárez	7.0	26.5	25	19	6.4	87.0	11.0	2.1	7.6	0.1	0.8	2.2	5.2	3.6	8.5
Cokinoki	5.4	28.2	44	16	6.1	32.2	26.4	2.2	10.8	3.5	1.8	4.0	3.0	2.2	4.6
Tapada	5.4	28.2	52	17	6.5	34.2	29.1	1.3	11.3	6.9	3.1	4.4	2.8	1.5	6.7
D'Orbigny		31.1	72	16	6.6	100.9	36.6	1.8	14.3	7.5	3.2	4.7	2.9	1.9	8.1
Lagunas profundas															
Okreni	5.6	27.8	100	37	7.2	53.2	44.9	1.4	16.2	9.5	4.0	4.7	2.7	0.8	7.3
Diablo						175.8	48.8	2.3	21.2	7.1	4.9	4.1	2.6	0.9	9.9
Charcos de inundación															
San Gregorio	5.9	30.7	28	12	6.2										
Puerto Almacén	6.2	31.1	107	6	6.5	215.2	9.8	0.7	42.8	7.8	3.1	8.0	6.0	4.4	11.3
Temp.= Temperatura						SS= Sólidos suspendidos	Conduc.= Conductividad				Transp.= Transparencia				

aguas blancas del Río Mamoré es alto, el drenaje de las aguas locales se bloquea, las capas freáticas suben y llenan la sabana de aguas de planicie hasta un nivel que puede alcanzar los 2 m. Cada año, la calidad de las aguas de las lagunas está ligada a la intensidad de ambos procesos y por lo tanto, al balance entre las precipitaciones de las cuencas altas andinas (aguas blancas) y las locales (aguas de planicie).

La secuencia evolutiva de las lagunas puede progresar de diferentes formas, porque los movimientos locales del cauce principal son erráticos a corto plazo. Por lo que, un meandro abandonado puede ser de nuevo utilizado por el cauce y otro meandro antiguo puede encontrarse nuevamente cerca del cauce. Todos estos movimientos orientados (a largo plazo) o erráticos (a corto plazo) generan un mosaico de hábitats acuáticos y también de vegetación. Para describir el mosaico de hábitats, se distinguen unidades geomorfológicas según la forma de las lagunas, que corresponde a los estadios sucesivos de envejecimiento de éstas desde el momento en que el meandro ha sido cortado por el río, hasta su completa colmatación por los sedimentos (Amoros *et al.*, 1987; Drago 1990).

En el tramo del Río Mamoré cerca de Trinidad, la mayoría de las lagunas de meandro se sitúa en la ribera derecha (al este), lo que sugiere un movimiento del río aproximadamente orientado hacia el oeste a largo plazo (Fig. V.1) y un gradiente de condiciones ambientales estructuradas en función a la edad de la laguna y/o a su distancia al Río Mamoré. Este gradiente existe por cambios en forma, intensidad del efecto de la inundación, grado de conexión y calidad de las aguas de las lagunas. Ocho lagunas permanentes fueron seleccionadas para explorar este gradiente, en

base a variables ambientales que caracterizan la forma de los hábitats, la calidad de las aguas y su dinámica temporal. Estas lagunas representan a cuatro unidades geomorfológicas o tipos de hábitats sucesivos (Fig. V.1):

- **Mamoré:** Dos lagunas recientes, Tiuco y Verdun 1, existen desde hace diez años y son profundas (5 - 10 m en aguas bajas), están situadas cerca del lecho principal y en conexión directa y casi permanente con el Río Mamoré.
- **Bosque:** Dos lagunas antiguas, Siquero y Verdun 2, con más de 20 años, tienen una profundidad intermedia (2 - 5 m en aguas bajas), se encuentran alejadas del canal activo, pero mantienen una interrelación por una serie de canales de conexión entre lagunas y por el flujo de agua proveniente de la llanura.
- **Límite:** Dos lagunas muy antiguas Florida y Potrero, tienen probablemente más de 100 años y son poco profundas (0.5 - 2 m en aguas bajas), se sitúan en el límite del bosque de galería y se encuentran totalmente desconectadas durante las aguas bajas.
- **Sabana:** Dos lagunas muy antiguas, Suárez y Coitarama, con más de 100 años, son poco profundas (1.5 - 2 m en aguas bajas), quizás son artificiales, se sitúan en la sabana y están desconectadas del Río Mamoré. Por el contrario, las seis primeras lagunas están situadas en la zona de influencia anual de inundación, que corresponde al bosque de galería.

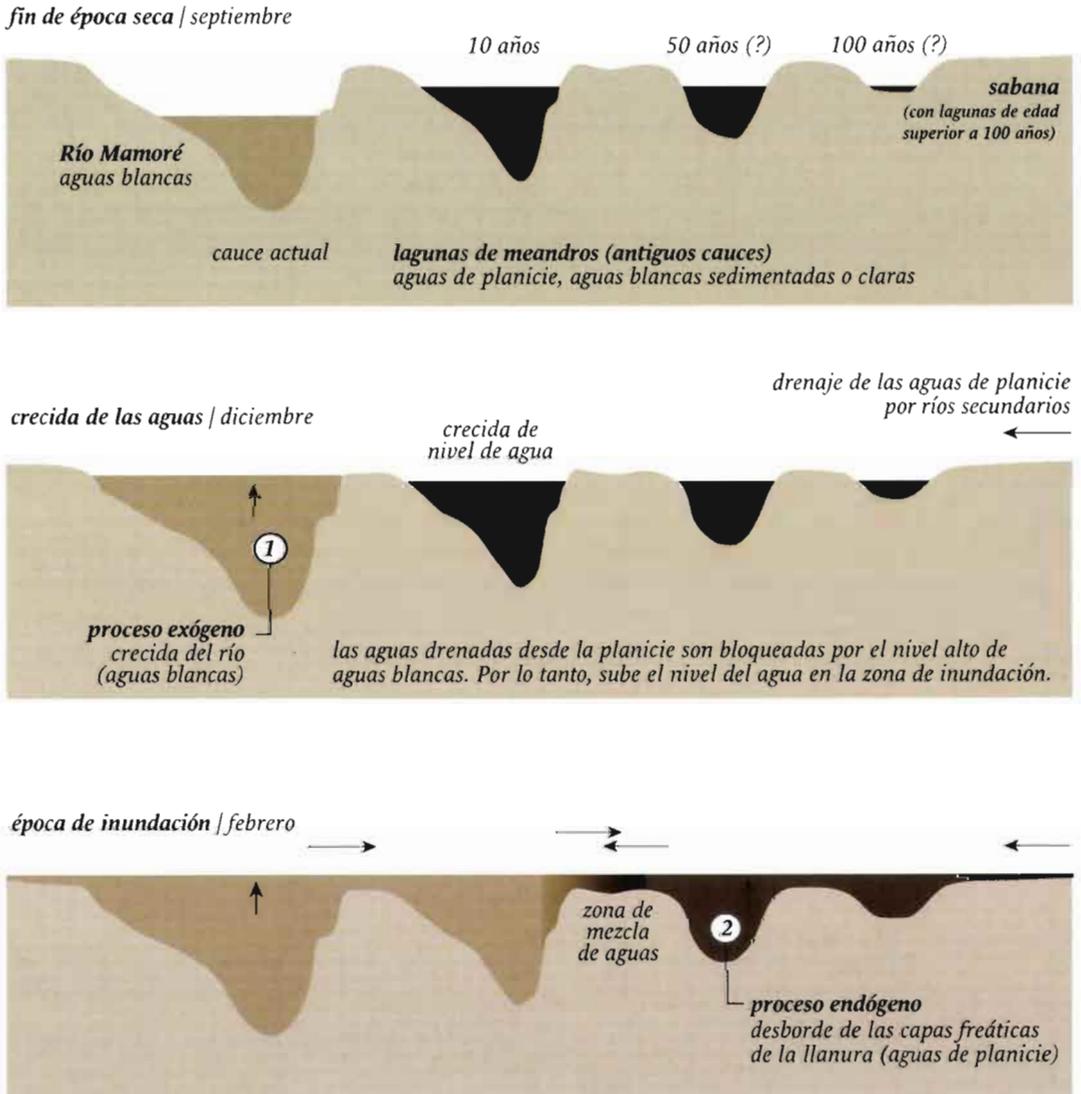


Figura V.2 Representación esquemática de la dinámica de inundación en la llanura central del Río Mamoré (según la descripción de Bourrel *et al.*, 1999). La importancia del proceso exógeno depende de la cantidad de lluvia en las cuencas altas de los Andes. El proceso endógeno depende de la cantidad de lluvia en la planicie y de la cantidad de aguas blancas, las cuales bloquean las aguas drenadas desde la planicie.

MÉTODOS

Dos categorías de variables ambientales fueron consideradas para caracterizar las condiciones en las lagunas:

- Ocho parámetros corresponden a las **condiciones internas** de las lagunas: temperatura, transparencia, profundidad, conductividad, pH, superficie, perímetro y forma (estimada mediante la fórmula perímetro / $4 \pi \cdot \text{superficie}^{0.5}$).
- Tres parámetros corresponden a las **condiciones externas** que influyen sobre los procesos bióticos y abióticos internos de las lagunas: tipo de conexiones, distancia al Río Mamoré y variabilidad temporal de la calidad de las aguas.

La superficie, perímetro, forma y distancia al Río Mamoré fueron estimados a partir de una imagen satelital ERS. Las variables que caracterizan la calidad del agua [temperatura, transparencia (disco de Secchi), conductividad (conductímetro electrónico WTW, modelo LF31), pH (pH-metro colorimétrico HACH) y profundidad] fueron medidas en cada campaña en tres estaciones de muestreo de la zona central de las lagunas (georeferenciados por GPS). Además, se midieron 12 parámetros de composición química del agua: sólidos suspendidos, sólidos disueltos, bicarbonatos, magnesio, calcio, cloruros, sodio, potasio y sulfatos ($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$), turbidez (TE/F FNU) y alcalinidad ($\text{meq} \cdot \text{l}^{-1}$). Estos análisis fueron realizados por el Laboratorio de Calidad Ambiental de la Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.

Para comprender el patrón de distribución espacio-temporal, se utilizó el método de clasificación jerárquica (o "cluster") como

medida de distancia global entre las diferentes lagunas en base a sus características limnológicas. Las muestras fueron comparadas a partir del cuadro de datos obtenidos en laboratorio y en el campo con un total de 18 parámetros físico-químicos. Los resultados fueron expresados en un dendrograma establecido mediante la técnica de agrupamiento, conocida como método de ligamento aritmético UGPM. Se utilizó el programa estadístico ADE versión 4 (en acceso libre mediante <http://biomserv.univ-lyon1.fr/ADE-4F.html>).

La variabilidad temporal de la calidad del agua fue estimada mediante un análisis de componentes principales (ACP), en base a los coeficientes de variación de las variables precedentes (Pouilly & Rodríguez, en prensa). Al mismo tiempo que los parámetros de la calidad de agua antes mencionados, se registraron en cada campaña de muestreo las comunidades de fitoplancton, zooplancton, invertebrados y peces para evaluar sus variaciones temporales (Caps. IX al XII). En total, se realizaron nueve campañas, durante las diferentes fases del ciclo hidrológico entre 1998 y 2000: marzo 1998, julio 1998, octubre 1998, marzo 1999, mayo 1999, septiembre 1999, diciembre 1999, marzo 2000 y mayo 2000 (Fig. V.3).

RESULTADOS

Variaciones temporales

Las variaciones de profundidad, transparencia, pH y conductividad indican una clara estructura espacial y temporal de las condiciones ambientales (Fig. V.4 y Cuadros V.3 y V.4). En las lagunas de sabana, se observaron pocas variaciones de profundidad (20 cm), aunque en las de la zona de inundación anual, la

profundidad aumentó en relación con la distancia al Río Mamoré (Fig. V.4). En la sabana, la estabilidad del nivel de agua se debe probablemente a su conexión directa con la capa freática, que se encuentra en los primeros metros del suelo.

Las variaciones de profundidad en la zona de inundación anual son causadas en primer lugar por el nivel de sedimentación que refleja la evolución de la forma de las lagunas, desde su separación del río hasta su completa colmatación.

En las lagunas situadas en el límite bosque/sabana existen menores variaciones de altura de agua que en las cercanas al Río Mamoré, ya que las lagunas del límite tienen menor influencia de las aguas de inundación del Río Mamoré. Sin embargo, probablemente las variaciones a nivel biológico son más importantes, existiendo un nivel crítico para la supervivencia de los organismos acuáticos, especialmente peces. Por ejemplo, en septiem-

bre de 1999, las cuatro lagunas más alejadas al Río Mamoré presentaban profundidades inferiores a 0.5 m, mientras que las lagunas de sabana mantenían una profundidad de 1.5 m. La variabilidad espacial de la transparencia y la conductividad en las diferentes lagunas reflejaron un patrón similar de variación al de la profundidad de agua (Fig. V.4).

La variabilidad temporal de estos parámetros se expresó claramente en el índice global de variación (Fig. V.5). Las seis lagunas del bosque de galería tienen generalmente mayor profundidad y transparencia, así como una mayor conductividad durante la época de aguas altas. Al contrario, las lagunas de sabana fueron más estables en el tiempo. En la zona de influencia del Río Mamoré, el pH, la conductividad, la transparencia y la profundidad disminuyeron gradualmente en función de la distancia al lecho principal. Sin embargo, aunque las lagunas de sabana se encuentran más alejadas, el pH y la transparencia estaban elevados en relación a la distancia con el Río Mamoré.

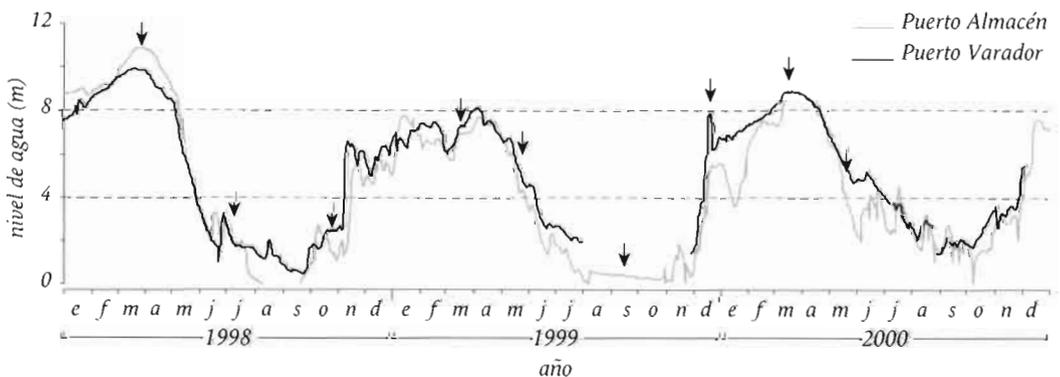


Figura V.3 Niveles diarios de aguas del Río Ibare en Puerto Almacén y del Río Mamoré en Puerto Varador durante 1998, 1999 y 2000. Las flechas indican las épocas de muestreo, clasificadas en época de aguas altas y de aguas bajas:

- Aguas altas: Marzo de 1998, marzo y mayo del 1999, marzo y mayo del 2000
- Aguas bajas: Julio y octubre del 1998, septiembre y diciembre del 1999

Cuadro V.3 Características medioambientales externas e internas de ocho lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré. Los promedios (mínimo y máximo, en letra cursiva) de las variables internas son dados para las épocas de aguas altas y bajas (Pouilly & Rodríguez, en prensa).

	Época	Coitarama	Suárez	Florida	Potrero	Siquero	Verdun 2	Tiuco	Verdun 1
Variables externas									
Tipo/posición		-----Sabana-----		-----Límite-----		-----Bosque-----		-----Mamoré-----	
Edad (estimación en años)		>100	>100	>100	>100	>20	>20	<20	<20
Distancia al Mamoré (km)		5.0	6.0	4.5	4.0	1.3	1.2	0.1	0.2
Conectividad		-----Aislada-----		-----Temporal-----		-----Permanente-----			
Perímetro (km)		8.08	10.99	4.11	3.40	6.13	4.06	9.94	8.81
Superficie (km ²)		3.43	4.20	0.28	0.39	0.67	0.37	1.19	1.01
Forma (ver texto)		1.23	1.51	2.20	1.55	2.11	1.88	2.57	2.48
Variación temporal (ver Fig. V.5)		- 1.35	- 0.84	1.50	1.53	- 0.35	0.64	- 0.61	- 0.11
Variables internas									
Temperatura (°C)	Aguas altas	27.7 <i>26.7 - 29.3</i>	28.8 <i>26.8 - 32.9</i>	25.9 <i>20.3 - 31.6</i>	25.9 <i>19.4 - 32.0</i>	29.1 <i>28.8 - 29.4</i>	27.7 <i>26.7 - 28.6</i>	27.7 <i>24.6 - 29.6</i>	28.4 <i>26.8 - 30.3</i>
	Aguas bajas	28.4 <i>24.4 - 31.1</i>	28.0 <i>24.1 - 30.5</i>	27.6 <i>26.4 - 28.7</i>	27.2 <i>23.1 - 30.6</i>	28.3 <i>25.7 - 30.2</i>	27.7 <i>27.4 - 28.3</i>	28.7 <i>26.8 - 32.0</i>	28.5 <i>28.1 - 29.2</i>
Profundidad (m)	Aguas altas	1.5 <i>1.5 - 1.5</i>	1.2 <i>1.1 - 1.3</i>	0.7 <i>0.6 - 0.8</i>	0.6 <i>0.4 - 1.0</i>	4.4 <i>2.3 - 6.4</i>	0.9 <i>0.7 - 1.2</i>	8.7 <i>6.1 - 11.6</i>	4.9 <i>3.4 - 6.5</i>
	Aguas bajas	1.7 <i>1.6 - 1.8</i>	1.4 <i>1.3 - 1.5</i>	2.4 <i>0.6 - 4.6</i>	1.5 <i>0.5 - 3.7</i>	6.4 <i>3.5 - 8.5</i>	5.6 <i>3.6 - 8.1</i>	11.9 <i>9.2 - 17.0</i>	10.5 <i>9.5 - 11.7</i>
Transparencia (cm)	Aguas altas	36.0 <i>27.3 - 43.3</i>	13.8 <i>10.0 - 23.3</i>	8.3 <i>8.3 - 8.3</i>	12.5 <i>5.0 - 29.0</i>	19.1 <i>9.7 - 25.0</i>	19.3 <i>14.7 - 24.0</i>	77.6 <i>48.7 - 139.0</i>	33.2 <i>22.7 - 48.3</i>
	Aguas bajas	42.2 <i>35.7 - 51.3</i>	38.5 <i>31.0 - 49.0</i>	40.6 <i>13.3 - 68.0</i>	29.1 <i>8.7 - 76.0</i>	45.4 <i>31.0 - 60.0</i>	64.6 <i>46.7 - 80.0</i>	73.2 <i>41.3 - 106.0</i>	63.8 <i>27.0 - 85.0</i>
pH	Aguas altas	6.8 <i>6.6 - 7.0</i>	6.9 <i>6.7 - 7.4</i>	5.5 <i>5.4 - 5.5</i>	6.0 <i>5.7 - 6.5</i>	6.9 <i>6.8 - 7.0</i>	6.6 <i>6.1 - 7.2</i>	7.8 <i>7.2 - 8.7</i>	7.2 <i>6.9 - 7.7</i>
	Aguas bajas	6.5 <i>6.4 - 6.7</i>	6.6 <i>6.3 - 6.8</i>	6.5 <i>6.3 - 6.7</i>	6.1 <i>5.5 - 6.8</i>	6.4 <i>5.9 - 6.7</i>	6.5 <i>6.4 - 6.6</i>	7.1 <i>6.8 - 7.5</i>	6.7 <i>6.4 - 7.1</i>
Conductividad ($\mu\text{S} \cdot \text{s}^{-1}$)	Aguas altas	17 <i>16 - 19</i>	20 <i>16 - 24</i>	90 <i>73 - 107</i>	49 <i>39 - 55</i>	86 <i>66 - 97</i>	74 <i>42 - 105</i>	228 <i>160 - 277</i>	150 <i>103 - 237</i>
	Aguas bajas	16 <i>15 - 18</i>	19 <i>14 - 26</i>	65 <i>56 - 76</i>	36 <i>27 - 60</i>	43 <i>30 - 76</i>	70 <i>51 - 91</i>	139 <i>85 - 158</i>	97 <i>73 - 113</i>

CAPÍTULO V • DIVERSIDAD DE HÁBITATS ACUÁTICOS

Cuadro V.4. Promedios anuales (mínimos y máximos, en letra cursiva) de 17 parámetros físico-químicos de ocho lagunas de la llanura de inundación del Mamoré central (en base a seis campañas de muestreo: noviembre 1997, marzo 1998, julio 1998, octubre 1998, marzo 1999 y mayo 1999).

Laguna	Sabana		Límite		Bosque		Mamoré	
	Suárez	Coitarama	Florida	Potrero	Verdun 2	Siquero	Verdun 1	Tiuco
	mg · l ⁻¹							
SO ₄ ²⁻	10.0 <i>3.3 - 24.0</i>	12.4 <i>3.7 - 29.0</i>	22.0 <i>5.5 - 48.7</i>	14.5 <i>4.0 - 29.0</i>	21.6 <i>3.5 - 56.9</i>	17.6 <i>5.1 - 37.9</i>	19.4 <i>6.8 - 29.2</i>	22.7 <i>5.2 - 31.9</i>
Cl ⁻	1.2 <i>0.3 - 1.7</i>	1.4 <i>0.3 - 3.3</i>	2.1 <i>0.7 - 3.3</i>	3.0 <i>1.3 - 5.0</i>	2.1 <i>0.2 - 5.0</i>	2.2 <i>0.7 - 3.5</i>	2.1 <i>0.2 - 5.0</i>	2.6 <i>1.0 - 4.2</i>
Na ⁺	2.9 <i>1.5 - 7.4</i>	2.9 <i>2.0 - 5.1</i>	2.6 <i>0.1 - 4.6</i>	4.2 <i>2.9 - 7.6</i>	5.7 <i>3.3 - 11.8</i>	6.7 <i>3.5 - 16.4</i>	4.0 <i>2.6 - 6.9</i>	5.0 <i>2.7 - 9.3</i>
K ⁺	1.9 <i>0.7 - 4.4</i>	1.4 <i>0.5 - 3.3</i>	2.7 <i>1.1 - 4.0</i>	3.2 <i>2.1 - 4.4</i>	3.5 <i>1.3 - 7.6</i>	3.8 <i>2.1 - 6.0</i>	3.5 <i>2.5 - 5.8</i>	2.3 <i>1.7 - 2.9</i>
Ca ⁺⁺	1.9 <i>0.7 - 5.1</i>	1.8 <i>0.7 - 5.3</i>	6.1 <i>1.1 - 9.9</i>	7.9 <i>1.2 - 27.3</i>	9.5 <i>6.3 - 17.0</i>	6.8 <i>1.5 - 20.3</i>	9.9 <i>2.2 - 18.7</i>	14.2 <i>0.6 - 27.2</i>
Mg ⁺⁺	1.1 <i>0.3 - 2.8</i>	1.0 <i>0.4 - 2.0</i>	3.1 <i>0.5 - 8.9</i>	4.0 <i>0.6 - 10.9</i>	4.9 <i>1.9 - 9.2</i>	3.6 <i>1.0 - 10.8</i>	5.3 <i>1.2 - 9.4</i>	6.4 <i>0.6 - 11.6</i>
SS	66 <i>29 - 117</i>	73 <i>20 - 140</i>	186 <i>15 - 772</i>	232 <i>15 - 503</i>	59 <i>20 - 91</i>	36 <i>10 - 112</i>	52 <i>10 - 147</i>	51 <i>7 - 120</i>
SD	97 <i>23 - 250</i>	97 <i>35 - 197</i>	97 <i>76 - 130</i>	130 <i>51 - 205</i>	101 <i>76 - 145</i>	109 <i>56 - 218</i>	88 <i>69 - 104</i>	119 <i>74 - 164</i>
Bicarbonato	13.3 <i>3.1 - 33.6</i>	7.2 <i>3.1 - 9.2</i>	10.2 <i>9.2 - 12.2</i>	41.7 <i>3.1 - 119.0</i>	41.2 <i>33.6 - 45.8</i>	15.3 <i>3.1 - 33.6</i>	32.8 <i>15.3 - 51.9</i>	50.4 <i>9.2 - 82.4</i>
OD	7.2 <i>6.5 - 9.0</i>	6.6 <i>1.7 - 11.2</i>	4.6 <i>1.2 - 7.2</i>	6.1 <i>1.4 - 13.1</i>	3.9 <i>0.4 - 7.6</i>	4.0 <i>0.4 - 7.5</i>	4.6 <i>1.5 - 7.5</i>	5.7 <i>3.1 - 8.2</i>
	TE/F FNU							
Turbidez	93 <i>6 - 220</i>	108 <i>19 - 410</i>	194 <i>17 - 670</i>	231 <i>9 - 450</i>	37 <i>9 - 67</i>	68 <i>10 - 240</i>	34 <i>10 - 120</i>	45 <i>8 - 164</i>
	meq · l ⁻¹							
Alcalinidad	0.3 <i>0.1 - 0.6</i>	0.1 <i>0.1 - 0.2</i>	0.2 <i>0.2 - 0.2</i>	0.7 <i>0.1 - 2.0</i>	0.7 <i>0.6 - 0.8</i>	0.3 <i>0.1 - 0.6</i>	0.5 <i>0.3 - 0.9</i>	0.8 <i>0.2 - 1.4</i>
	°C							
Temperatura	28.5 <i>24.1 - 30.7</i>	28.5 <i>24.4 - 31.1</i>	26.7 <i>20.3 - 31.6</i>	27.7 <i>19.4 - 32.0</i>	27.8 <i>26.7 - 28.6</i>	29.6 <i>27.4 - 33.4</i>	28.9 <i>27.9 - 30.3</i>	28.3 <i>24.6 - 32.5</i>
	m							
Profundidad	1.3 <i>1.1 - 1.5</i>	1.6 <i>1.4 - 1.8</i>	1.5 <i>0.5 - 4.6</i>	1.1 <i>0.4 - 3.7</i>	3.3 <i>0.7 - 8.1</i>	5.3 <i>2.3 - 8.5</i>	8.0 <i>4.7 - 11.7</i>	10.1 <i>6.1 - 17.0</i>
	cm							
Transparencia	28.1 <i>10.0 - 49.0</i>	35.4 <i>15.0 - 51.3</i>	24.4 <i>8.0 - 68.0</i>	19.3 <i>3.7 - 76.0</i>	44.0 <i>14.7 - 80.0</i>	37.6 <i>9.7 - 58.5</i>	52.1 <i>22.7 - 85.0</i>	69.3 <i>41.3 - 106.0</i>
	μS · cm ⁻¹							
Conductividad	17.3 <i>14.0 - 23.0</i>	16.5 <i>15.0 - 18.2</i>	81.1 <i>55.8 - 113.0</i>	46.8 <i>27.1 - 65.7</i>	90.7 <i>42.4 - 188.0</i>	88.0 <i>36.5 - 214.7</i>	109.7 <i>72.5 - 154.5</i>	170.0 <i>85.3 - 268.3</i>
pH	6.6 <i>6.3 - 6.8</i>	6.6 <i>6.4 - 7.0</i>	6.0 <i>5.4 - 6.7</i>	6.0 <i>5.5 - 6.8</i>	6.6 <i>6.1 - 7.2</i>	6.9 <i>6.4 - 7.6</i>	6.8 <i>6.4 - 7.2</i>	7.5 <i>6.8 - 9.2</i>

SS= Sólidos Suspendedos

SD= Sólidos Disueltos

OD= Oxígeno Disuelto

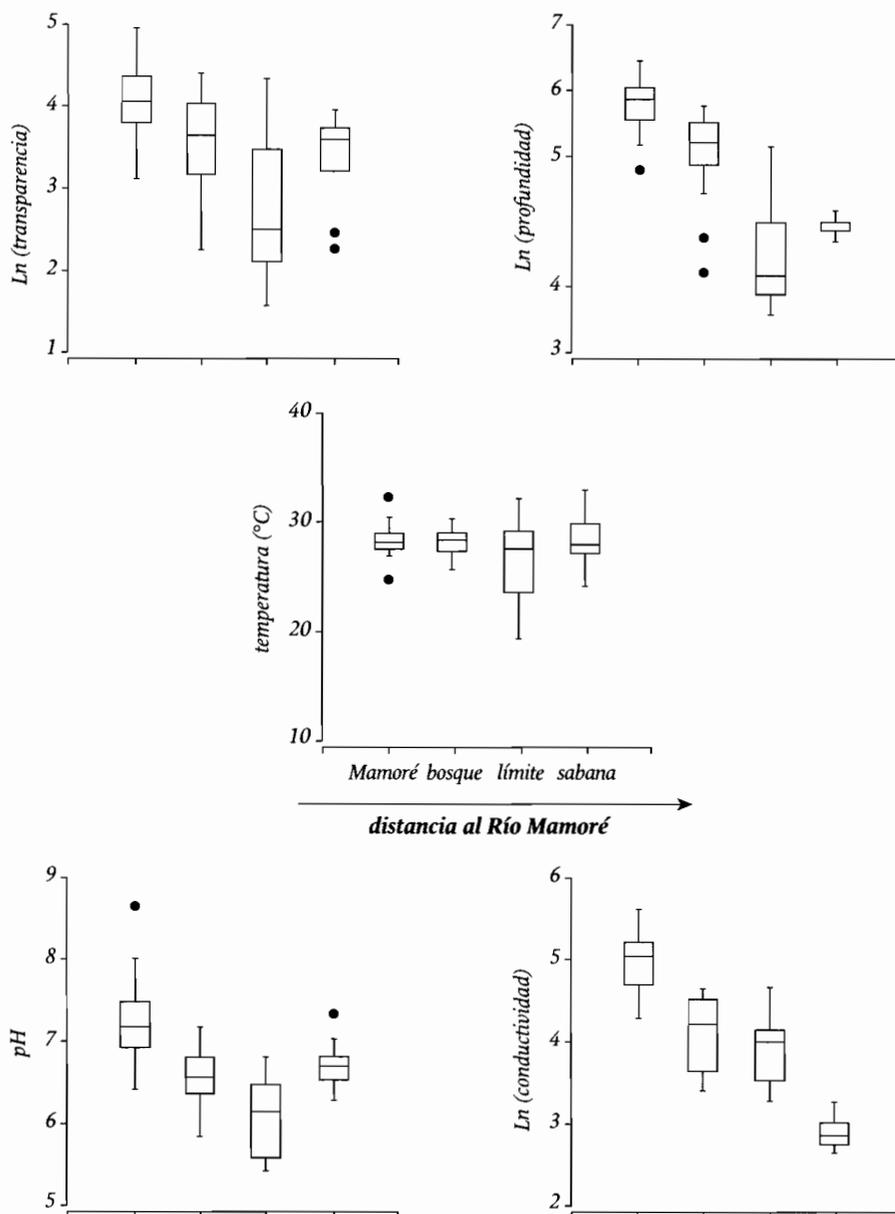


Figura V.4 Diagrama de caja que indica el rango de valores de cinco variables internas en cuatro tipos de lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré central. Los tipos de lagunas son ordenados según su distancia al Río Mamoré. Los límites superiores e inferiores de las cajas indican respectivamente los percentiles 75% y 25%; la barra del medio indica la mediana (50% de los datos). Los puntos corresponden a valores fuera del rango de variabilidad.

Caracterización físico-química de las lagunas

Se observaron particularidades de la calidad de agua durante el ciclo hidrológico. Según los datos (Cuadro V.4) expresados en un cluster (Fig. V.6), observamos dos grupos:

Un grupo conformado por las lagunas cercanas al Río Mamoré (Tiuco y Verdun I) que presentan un 64% de similitud relativa y las del bosque de galería (Siquero y Verdun II), que se presentan independientes porque posiblemente reciben al mismo tiempo un aporte de aguas del Río Mamoré y de otros ríos secundarios de drenaje de la planicie. Sin embargo, sus características las agrupan dentro del primer grupo con un 40% de similitud

relativa para la Laguna Verdun II y con un 45% para la Laguna Siquero.

El segundo grupo está conformado por las lagunas alejadas al Río Mamoré: las de sabana (Suárez y Coitarama) muestran mayor similitud (80%) y para las del límite (Potrero y Florida) se calculó una similitud de 55%.

Las variables que diferencian a ambos grupos fueron principalmente la profundidad y la conductividad. Pero las lagunas Potrero y Florida se diferenciaron de Suárez y Coitarama por la alta concentración de los sólidos suspendidos y la turbidez [772 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$ y 670 TE/F FNU (Florida) y 503 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$ y 440 TE/F FNU (Potrero)]. Las otras cuatro lagunas presentaron en general valores mayores de

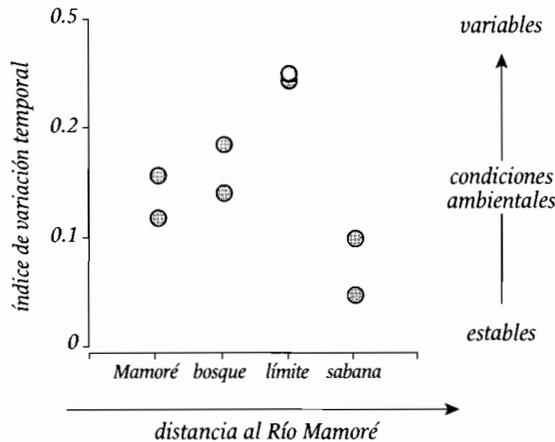


Figura V.5 Índice de variación temporal de las condiciones ambientales en ocho lagunas, representando cuatro tipos de hábitat en la llanura de inundación del Río Mamoré central. Los tipos de lagunas son ordenados según su distancia al Río Mamoré. El índice corresponde al promedio de los coeficientes de variación de temperatura, profundidad, pH, conductividad y transparencia, medidos en nueve fechas de muestreo (ver texto).

bicarbonatos ($9.2 - 82.4 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$), calcio ($0.6 - 27.2 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$), magnesio ($0.6 - 11.6 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$) y alcalinidad ($0.1 - 1.4 \text{ meq} \cdot \text{l}^{-1}$).

Durante la época seca todas las lagunas fueron más estables. En la época de inundación se observó una variación y amplitud, principalmente de conductividad, turbidez, profundidad, oxígeno y transparencia. Finalmente, podemos indicar que existe una variación espacio-temporal de las condiciones ambientales. Así mismo, las lagunas del Río Mamoré presentan casi las mismas condiciones, seguidas por las de sabana y del límite. Por el contrario, las lagunas de bosque aparecen independientes y con características propias.

Podemos afirmar que las inundaciones provocan una homogeneización de las características físico-químicas de las aguas en cinco de las seis lagunas situadas en el bosque de galería (Mamoré, bosque y límite). Por otro lado, en la época seca los diferentes tipos de lagunas se aíslan y presentan una calidad de agua propia:

- Las lagunas más cercanas al Río Mamoré presentan valores elevados de pH y de conductividad, indicando la influencia directa de las aguas blancas del Río Mamoré. Posteriormente, la calidad de sus aguas cambian por un proceso de sedimentación del material particulado, aproximándose más a las aguas claras descritas por Sioli (1968).

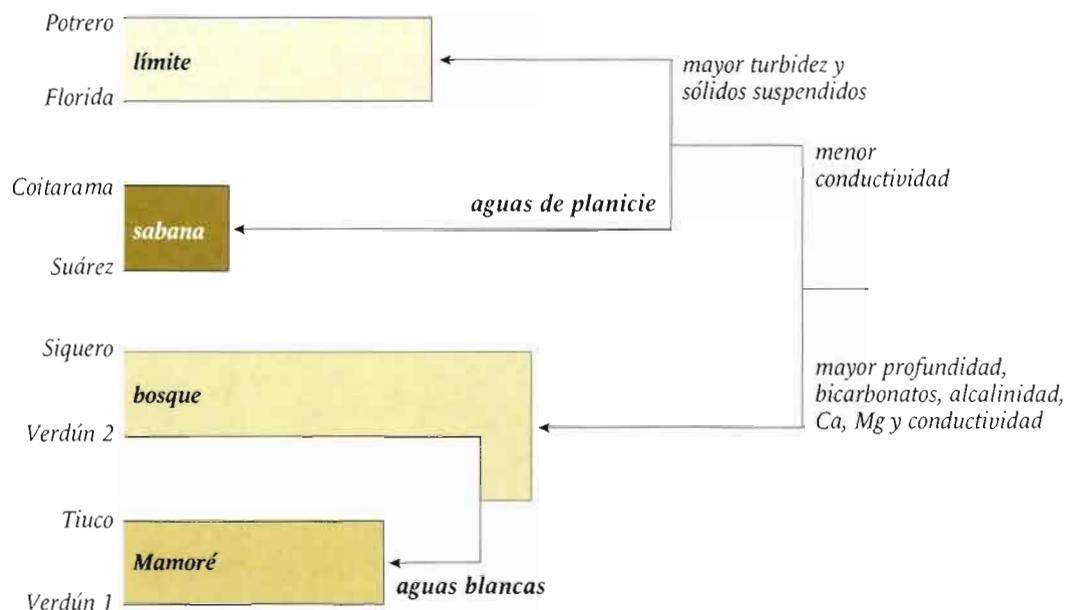


Figura V.6 Clasificación jerárquica de las características limnológicas de ocho lagunas en la planicie de inundación del Río Mamoré. Las lagunas de límite y del bosque presentan características intermedias entre las aguas blancas (las lagunas del Río Mamoré) y de planicie (lagunas de sabana).

- Las lagunas de bosque y la Laguna Potrero del límite, que está vinculada con varios cuerpos de agua incluidos en el denominado “sistema Siquero”, corresponden a las aguas intermedias descritas por Corbin *et al.* (1988). Estas aguas tienen influencia del Río Mamoré y de los ríos de drenaje de las aguas de planicie.
- La Laguna Florida está totalmente aislada, tiene características que podrían tipificarla como de agua de planicie, aunque en la época seca sus aguas podrían ser consideradas de tipo intermedio.

En las lagunas de sabana no se observó la influencia de la homogeneización de la inundación. Sus características permanecen más estables durante el ciclo hidrológico. Están ligadas a la influencia de las aguas locales de la planicie y de la napa freática. Estas lagunas presentan una profundidad reducida y un pH intermedio. Por lo tanto, son consideradas como aguas de planicie según la clasificación de Corbin *et al.* (1988).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

Según Lowe Mc Connell (1987), son tres las condiciones propias que caracterizan a las aguas tropicales:

- La temperatura es elevada y poco variable en el tiempo.
- Las demás condiciones ambientales presentan una baja variabilidad a lo largo del día.
- La variabilidad estacional es alta, principalmente relacionada con el ciclo hidrológico.

Las aguas del Río Mamoré central siguen estas tendencias. Considerando las temperaturas del agua registradas durante nuestro estudio, existe una alta variabilidad en la época seca, determinada por los vientos fríos procedentes del sur que son conocidos como “surazos” (Cap. I). Estos procesos son eventuales y generan una baja en las temperaturas que se puede mantener durante varios días. Sin embargo, generalmente las temperaturas son elevadas y muestran poca variación. A lo largo del día, la temperatura y la conductividad no varían significativamente entre las tres estaciones de muestreo de una laguna: la variación máxima registrada es de 1°C de temperatura y de 20 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ de conductividad. De igual manera, tampoco se ha registrado variabilidad significativa en la columna de agua de las lagunas profundas. La variación es paulatina, para cada metro existe una variación de la temperatura de 0.5°C y de la conductividad de 5 a 15 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$. Posteriormente, a determinada profundidad cercana a los seis metros, estos parámetros se mantienen constantes (Fig. V.7). Es evidente que no se ha registrado una estratificación térmica marcada. Sin embargo, eventualmente existe una variación de 1°C $\cdot \text{m}^{-1}$ (Ibañez, 2000).

El ciclo hidrológico, como indica el estudio de Corbin *et al.* (1988), determina directamente la calidad del agua, por influencia del aporte de las aguas blancas o las de la planicie. Estudios en varios ambientes en la planicie de inundación del Río Paraná, como los de Thomaz *et al.* (1991a, 1991b, 1994, 1997), muestran un mismo efecto, donde los factores limnológicos están determinados por el régimen hidrológico. Estos estudios hacen también referencia a los factores ambientales, que por ejemplo influyen en los procesos de oxigenación de lagunas poco profundas por la acción del viento. De tal forma, se puede explicar por qué

en nuestro estudio a elevadas temperaturas, las lagunas de sabana y eventualmente las de límite han sido las que presentan altos valores de oxígeno (Cuadro V.4). Finalmente, se debe tomar en cuenta la influencia local antrópica que de alguna forma podría afectar los factores limnológicos, como en el caso de algunas de las lagunas [Verdun II (estancia) y Suárez (zona recreativa)].

En la época de inundación, el aumento del nivel de agua provoca una homogeneización en la calidad de las aguas de las lagunas ubicadas en la zona de influencia del Río Mamoré. Las lagunas del Río Mamoré, las del bosque y la Laguna Potrero pueden ser sometidas a una mezcla de aguas provenientes

de los Andes y de las lluvias locales. Las condiciones físico-químicas de la Laguna Florida y de las lagunas de sabana varían solamente en función de las lluvias locales. Al parecer, existen épocas intermedias entre las épocas de inundación y seca (noviembre - mayo), cuando no existe ningún patrón físico-químico marcado. Luego en la época seca las lagunas quedan aisladas y adquieren características propias. Se han identificado tres tipos de aguas: **blancas** para las lagunas del Río Mamoré; **intermedias** para las del bosque y la Laguna Potrero, y **de pláncie**, para las de sabana y la Laguna Florida.

Cada unidad del paisaje acuático alberga a sub-unidades de hábitats que crean su propia

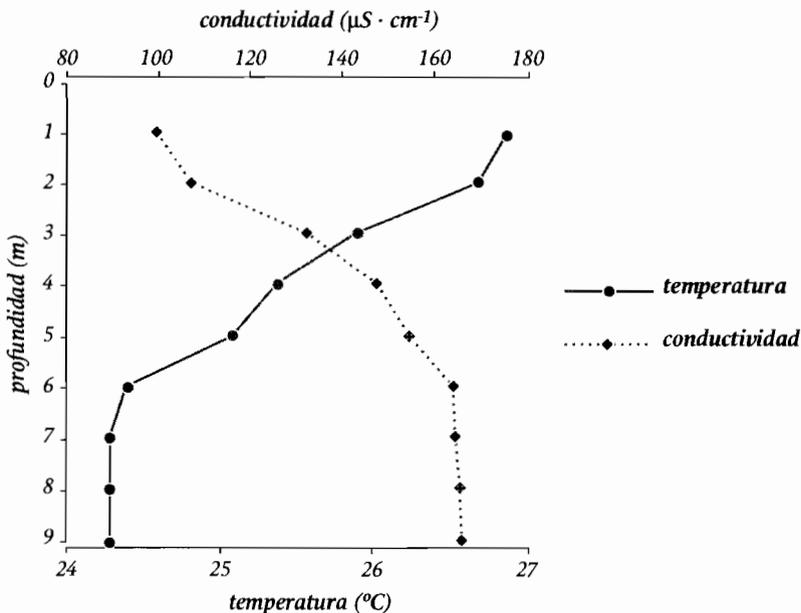


Figura V.7 Perfil de temperatura y conductividad en la estación 2 de la Laguna Verdun I (9 m de profundidad) para la época de aguas bajas (octubre 1998).

diversidad ambiental. En la llanura, esa diversidad es reconocida como compleja, particularmente por la alternancia de la inundación y de las aguas bajas (Junk *et al.*, 1989). Cada elemento del mosaico espacial tiene una dinámica temporal a corto plazo (estacional). La llanura de inundación del Río Mameré es un ejemplo de este funcionamiento, por lo que las variaciones morfológicas y la calidad del agua (entre los tipos de lagunas) se añaden también a una diferencia en el grado de estabilidad de las condiciones ambientales.

En primer lugar, la diversidad de las lagunas exploradas pone en evidencia a las diferencias entre las lagunas en la zona directamente afectada por la inundación, correspondiente al bosque de galería y a las lagunas de sabana. Las lagunas de sabana tienen como característica principal su aislamiento y estabilidad temporal, así como el aporte permanente de aguas de la planicie o de la capa freática. Las lagunas del bosque de galería siguen un gradiente de calidad de las aguas de conexión y de estabilidad temporal que puede ser una ventaja para organismos, como los peces que pueden moverse entre todos los tipos de hábitats para buscar condiciones más apropiadas.

En segundo lugar, en las lagunas del bosque, la época de inundación corresponde a una homogeneización parcial de la calidad de las aguas y a una conexión global. Las lagunas alejadas del Río Mameré están más sometidas a una alimentación de aguas de planicie, mientras que las lagunas directamente conectadas al Río Mameré reciben aguas blancas del río. Estas características dependen del balance entre los niveles de aguas blancas y los de la planicie. Por ello, en años con inundaciones de tipo exógeno todas las lagunas recibirán aportes de aguas blancas. Por el contrario, en los años con una inundación de tipo endógeno

recibirán aguas de planicie. Sin embargo, en la mayoría de los años se presenta una situación intermedia. En época seca cada tipo de laguna se diferencia de las otras por su conexión al resto del sistema y por una evolución propia de la calidad de sus aguas (Pouilly *et al.*, 1999).

La existencia de esta estructura espacio-temporal claramente marcada sugiere que el sistema puede albergar a una gran variedad de organismos con un amplio rango ecológico. La identificación de un patrón de distribución de los organismos debe desarrollarse en relación a esta estructura. Avanzamos con la hipótesis que la composición y la estructura de las comunidades bióticas pueden ser modificadas a lo largo del gradiente de distancia con el Río Mameré que controla la forma de las lagunas, la intensidad del efecto de la inundación, la estabilidad de las condiciones ambientales y el grado de conexión.

BIBLIOGRAFÍA

- Amoros, C., A.L. Roux, J.L. Reygrobellet, J.P. Bravard & G. Pautou. 1987.** A method for applied ecological studies of fluvial hydro-systems. *Regulated Rivers: Research & Management* 1: 17-36.
- Bourrel, L., S. Moreau & L. Phillips. 1999.** Dinámica de las inundaciones en la cuenca Amazónica boliviana. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 6: 5-17.
- Corbin, D., J. Guyot, L. Calle & J. Quintanilla. 1988.** Datos físico-químicos de los medios acuáticos de la zona del Mamoré central, Región de Trinidad-Amazónia Bolivia. ORSTOM - UTB - CORDEBENI, Trinidad, Bolivia. 57 p.
- Denevan, W.M. 1980.** La geografía cultural aborigen de los llanos de Mojos. Librería editorial "Juventud", La Paz, Bolivia. 272 p.
- Drago, E.C.E. 1990.** Morphological and hydrological characteristics of the floodplain ponds of the Middle Paraná river (Argentina). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 22: 183-190.
- Hanagarth, W. 1993.** Acerca de la geoecología de las sabanas del Beni en el noreste de Bolivia. Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia. 186 p.
- Henderson, P.A. 1990.** Fish of the Amazonian Igapó: stability and conservation in a high diversity-low biomass system. *Journal of Fish Biology* 37: 61-66.
- Henderson, P.A. & G.R. Crampton. 1997.** A comparison of fish diversity and abundance between nutrient-rich and nutrient-poor lakes in the Upper Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 13: 175-198.
- Ibañez, C. 2000.** Composición de la comunidad de zooplancton en ocho lagunas de la planicie de inundación del Río Mamoré. Variación espacio-temporal con relación a los parámetros físico-químicos y al ciclo hidrológico. Tesis de Licenciatura UMSA, Instituto de Ecología - IRD, La Paz, Bolivia. 85 p.
- Junk, W.J. 1980.** Areas inundáveis - Um desafio para limnologia. *Acta Amazonica* 16 (4): 775-795.
- Junk, W.J. 1997.** The central Amazon floodplains. Ecology of a pulsing system. *Ecological Studies* 126 Springer, Berlin, Germany. 493 p.
- Junk, W.J., P.B. Bayley & R.E. Sparks. 1989.** The flood pulse concept in river-floodplain systems. *En: Dodge, P.B. (ed). International large river symposium. Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences: 110-127.*
- Loubens, G., L. Lauzanne & B. Le Guennec. 1992.** Les milieux aquatiques de la région de Trinidad (Beni, Amazonie bolivienne). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 25: 3-21.
- Lowe-Mc Connell, R.H. 1987.** Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 382 p.
- Moyle, P.B. & J.J. Cech. 1996.** Fishes: an introduction to ichthyology. 3^{era} edic. Prentice Hall, Toronto, Canada. 590 p.
- Plafker, G. 1964.** Oriented lakes and lineaments of Northeastern Bolivia. *Geological Society of American Bulletin* 28: 503-522.
- Pouilly, M., C. Ibañez, M. Gutierrez & T. Yunoki. 1999.** Funcionamiento ecológico de las lagunas de la zona de inundación del Río Mamoré (Beni-Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 6: 41-54.
- Pouilly, M. & M.A. Rodríguez. (en prensa).** Determinism of fish assemblage structure in Neotropical floodplain lakes: influence of whole-lake and supra-lake conditions. Inter-

national large river symposium II conference proceeding, Phnom Phen, Cambodia.

Roberts, T.R. 1972. Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology of Harvard 143: 117-147.

Sioli, H. 1968. Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region. Amazoniana 1: 267-277.

Thomaz, S., M. Roberto, E.A. Lansac-Tôha, F. Esteves, & A. Lima. 1991^a. Dinâmica temporal dos principais fatores limnológicos do rio Baía - planície de inundação do alto rio Paraná - MS, Brasil. Revista UNIMAR 13 (2): 299-312.

Thomaz, S., E.A. Lansac-Tôha, M. Roberto, F. Esteves & A. Lima. 1991^b. Seasonal variation of some limnological factors of lagoa do Guaraná, a várzea lake of the high rio Paraná state of Mato Grosso do Sul, Brazil. Revue d'Hydrobiologie Tropicale 25(4): 269-276.

Thomaz, S., M. Roberto, E.A. Lansac-Tôha & S. Veríssimo. 1994. Caracterização limnológica de uma lagoa (lagoa Figueira) da planície de inundação do alto rio Paraná. Revista UNIMAR 16: 203-215.

Thomaz, S., M. Roberto & E.A. Lansac-Tôha. 1997. Comparative limnological analysis of two lagoons on the floodplain of the upper Parana River, Brazil. International Journal of Ecology and Environmental Sciences 23: 229-239.

Diversidad biológica en la llanura de inundación del

Río Mamoré

Marc Pouilly | Stephan G. Beck | Mónica Moraes R. y Carla Ibañez (Editores)



*Importancia
ecológica de la
dinámica fluvial*

Diversidad biológica en la llanura de inundación del

Río Mamoré

Importancia ecológica de la dinámica fluvial

Marc Pouilly | Stephan G. Beck | Mónica Moraes R. y Carla Ibañez (Editores)



FUNDACIÓN SIMÓN I. PATIÑO

Título original	Diversidad biológica en la llanura de inundación del Río Mamoré. Importancia ecológica de la dinámica fluvial.
Editores científicos	Marc Pouilly, Stephan G. Beck, Mónica Moraes R. y Carla Ibañez
Cita bibliográfica	Pouilly M., S.G. Beck, M. Moraes R. y C. Ibañez 2004. Diversidad biológica en la llanura de inundación del Río Mamoré. Importancia ecológica de la dinámica fluvial. Centro de Ecología Simón I. Patiño, Santa Cruz, Bolivia. 383 p.
Primera edición en español	No está permitida la reproducción total o parcial de este libro, ni su tratamiento informático, ni la transmisión en ninguna forma ya sea electrónica, mecánica, por fotocopia, por registro u otros métodos, sin el permiso previo y por escrito de los titulares de derechos de autor.
Derechos reservados	2004 Centro de Ecología Simón I. Patiño <i>Departamento de Difusión</i>
ISBN	99905-0-564-0
Depósito Legal	8-1-962-04
Editorial	Centro de Ecología Simón I. Patiño- <i>Departamento de Difusión</i>
Coordinación y revisión	Carmiña Montoya Köster y Christian Bomblat
Diagramación	María Gracia Sarabia Alanis
Fotografía cubierta	Meandro abandonado cerca del Río Mamoré <i>Marc Pouilly</i>
Impresión	Imprenta Sirena, Santa Cruz - Bolivia