

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRES
FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES
CARRERA DE BIOLOGIA



**COMPOSICION DE LA COMUNIDAD DE ZOOPLANCTON
EN OCHO LAGUNAS DE LA PLANICIE DE
INUNDACION DEL RIO MAMORE**

Variación espacio-temporal con relación a los parámetros físico químicos
y al ciclo hidrológico

TESIS DE GRADO PARA OPTAR AL
TITULO DE LICENCIATURA EN BIOLOGIA

POR: CARLA PATRICIA IBAÑEZ LUNA

LA PAZ – BOLIVIA

2000

*A mi madre por todo su apoyo, esfuerzo y su
cariño, gracias a ella he alcanzado una más de
mis metas.*

Agradecimientos

- *A toda mi familia por su incondicional apoyo.*
- *A mis tutores Lic. Roberto Apaza y especialmente al Dr. Marc Pouilly por todos los conocimientos transferidos y su apoyo en cada fase de mi tesis.*
- *Al Dr. Fabio Lansac Tóha, Dr. Juan Daggi, Dra. Elsa Hardy y Lic. Julio Pinto por su orientación y colaboración en la elaboración de mi tesis.*
- *A los ayudantes Isabel, Carlos y Carmen por su esfuerzo en el trabajo de laboratorio.*
- *Al Instituto de Ecología - Unidad de Limnología por proporcionarme el material y el equipo para mi trabajo.*
- *Al Instituto de Investigación para el Desarrollo IRD (cooperación francesa), por el apoyo y la oportunidad que me brindaron.*
- *A todo el personal de apoyo en el trabajo de campo de la Universidad Técnica del Beni.*
- *A Martha, Francisca (Pachi), Jean Louis, Guido, Claudio y a la Ing. Guillermina por su colaboración en el trabajo y por ofrecerme su sincera amistad.*
- *A mis profesores por impartirme su formación y educación.*
- *A todos los administrativos de quienes siempre he tenido su colaboración.*

INDICE GENERAL

INDICE DE TABLAS.....	VI
INDICE DE FIGURAS.....	VII
RESUMEN.....	IX
I- INTRODUCCION.....	1
1. OBJETIVOS.....	3
1.1. Objetivo general.....	3
1.2. Objetivos específicos.....	3
II- MARCO TEORICO.....	4
2. 1. FUNCIONAMIENTO ECOLOGICO DE LOS ECOSISTEMAS ACUATICOS TROPICALES.....	4
2.2. FISICOQUIMICA DEL AGUA Y FLUJO DE ENERGIA.....	6
2.3. CONCEPTO DEL PULSO DE INUNDACION Y FUNCIONAMIENTO ECOLOGICO DE LA PLANICIE DE INUNDACION DEL RIO MAMORE.....	7
2.4. CARACTERISTICAS GENERALES DEL ZOOPLANKTON.....	10
2.4.1. Comunidad de rotíferos.....	11
2.4.2. Comunidad de cladóceros.....	11
2.4.3. Comunidad de copépodos.....	12
2.4.4. Patrón de distribución espacio-temporal.....	12
2.4.5. Factores que influyen en el zooplankton.....	14
III. AREA DE ESTUDIO.....	17
3.1. DESCRIPCION DE LA CUENCA AMAZONICA BOLIVIANA.....	17
IV. METODOLOGIA.....	20
4.1. UBICACION DE LA ZONA DE MUESTREO.....	20
4.1.1. Descripción de los ambientes.....	20
4.2. DISEÑO DE MUESTREO.....	22
4.2.1. Protocolo.....	25
4.3. PARAMETROS FISICO-QUIMICOS.....	26
4.4. PARAMETROS BIOLOGICOS.....	26
4.5. ANALISIS ESTADISTICO.....	28
4.5.1. Análisis cualitativo.....	28
4.5.2. Análisis cuantitativo.....	29
4.5.3. Patrón de distribución espacio-temporal.....	29
4.5.5. Influencia de los parámetros físico-químicos.....	30
V. RESULTADOS.....	32
5.1. CARACTERIZACION DE LA CALIDAD DEL AGUA.....	32
5.1.1. Interpretación de la carta factorial temporal y espacial.....	35
5.2. ESTRUCTURA CUALITATIVA DE LAS COMUNIDADES.....	35
5.2.1. Estadios naupliar y copépodos.....	37
5.2.2. Adultos.....	37
5.3. DENSIDAD, RIQUEZA Y DIVERSIDAD.....	42

5.4. PATRON DE DISTRIBUCION ESPACIO-TEMPORAL.....	42
5.4.1. Interpretación del mapa factorial espacio - temporal.....	47
5.5. RELACION CON LOS PARAMETROS FISICOQUIMICOS.....	51
VI. DISCUSIONES.....	59
6.1. CARACTERIZACION DE LOS MEDIOS ACUATICOS.....	59
6.2. COMPOSICION DEL ZOOPLANKTON.....	62
VII CONCLUSIONES.....	69
VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	71

ANEXOS

Anexo 1. Composición química (promedio anual en mg/l.) de las aguas de cuatro tipos de ambientes de la planicie de inundación del río Mamoré (Corbin <i>et al.</i> 1988).....	77
Anexo 2. Método de submuestra.....	78
Anexo 3. Zooplancton de Profundidad.....	80
Anexo 4. Variación de densidad intralaguna.....	82
Anexo 5. Densidad (número de individuos por litro de agua) de 37 géneros del zooplancton en ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré por cuatro épocas de muestreo.....	Erreur! Signet non défini.
Anexo 6. Densidad (Ln (número de individuos por litro de agua+1)) de 28 géneros de zooplancton en ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré por cuatro épocas de muestreo.....	Erreur! Signet non défini.

INDICE DE TABLAS

Tabla I. Promedios anuales de temperatura, conductividad, oxígeno, transparencia y pH de las aguas de cuatro tipos de ambientes de la planicie de inundación del río Mamoré (Corbin <i>et al.</i> 1988).....	18
Tabla II. Ubicación geográfica y características generales de las lagunas.	22
Tabla III. Parámetros físico químicos, métodos de muestreo y análisis.	26
Tabla IV. Valores de ocho parámetros de físico-química por ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré y cuatro épocas de muestreo	33
Tabla V. Lista sistemática de los géneros de zooplancton encontrados en ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré.....	Errcur! Signet non défini.
Tabla VI. Géneros dominantes del zooplancton para cuatro épocas y por cuatro tipos de lagunas en la planicie de inundación del río Mamoré.....	41
Tabla VII. Densidad total, riqueza y diversidad de la comunidad de zooplancton en ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré y para cuatro épocas de muestreo.	43
Tabla VIII. Resultados de los tests de Anova y LSD por la comparación de las densidades de los géneros al nivel espacial (Mamoré, Bosque, Límite, Sabana) y temporal (cuatro épocas).....	49
Tabla IX. Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). Porcentajes de variabilidad de 27 géneros de zooplancton explicada por la CCA. Test de permutación (1000 simulaciones) de comprobación de la significancia de la CCA.....	52
Tabla Xa. Coeficiente de correlación de Pearson (y nivel de probabilidad) entre las densidades de la familia de rotíferos y 8 parámetros físico-químicos, para 8 lagunas de forma independiente por las cuatro épocas.....	53
Tabla Xb. Coeficiente de correlación de Pearson (y nivel de probabilidad) entre las densidades de las familias de copépodos y rotíferos y 8 parámetros físico-químicos, basado sobre 32 muestras (8 lagunas por 4 épocas).....	53
Tabla Xc. Coeficiente de correlación de Pearson (y nivel de probabilidad) entre las densidades de tres géneros de cladóceros y 8 parámetros físico-químicos, basado sobre 32 muestras (8 lagunas por 4 épocas).....	54
Tabla Xd. Coeficiente de correlación de Pearson (y nivel de probabilidad) entre las densidades de cinco géneros de copépodos y 8 parámetros físico-químicos, basado sobre 32 muestras (8 lagunas por 4 épocas).....	54
Tabla Xe. Coeficiente de correlación de Pearson (y nivel de probabilidad) entre las densidades de quince géneros de rotíferos y 8 parámetros físico-químicos, basado sobre 32 muestras (8 lagunas por 4 épocas).....	55
Tabla XI. Características físico-químicas de los 3 tipos de aguas según Sioli (1965) y Moyle & Cech (1996).	59
Tabla XII. Distribución de la comunidad de rotíferos al nivel de géneros (29) en 3 principales sistemas de la planicie de inundación de Sudamérica, para 5 tipos de aguas (claras, blancas, negras, intermedias y de planicie) en 16 ambientes.....	64
Tabla XIII. Distribución de la comunidad de cladóceros y copépodos al nivel de géneros (29,12) en 3 principales sistemas de planicies de inundación de Sudamérica, para 5 tipos de aguas (claras, blancas, negras, intermedias y de planicie) en 19 ambientes.	65

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Posición del ecosistema "llanura de inundación" en relación a dos ejes acuático-terrestre y nivel de agua constante-cíclico (modificado de Junk 1997 in Pouilly & Ibañez 1999).....	5
Figura 2. Nivel de agua - promedio mensual 1988 – 1998 en el Puerto Varador (datos proporcionados por el SEMENA, Pouilly <i>et al.</i> 1999).....	9
Figura 3. Mapa de ubicación (cortesía Dr. Pouilly).....	21
Figura 4. Nivel de agua del río Mamoré en el Puerto Varador. Promedio mensual y ubicación de las fechas de muestreo dentro del ciclo hidrológico (1997-1998).....	Erreur! Signet non défini.
Figura 5. ACP de ocho parámetros físico-químicos por cuatro épocas de muestreo y para ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré. A- Gráfica de los valores propios. B - Círculo de correlación. C - Mapa factorial de las lagunas agrupadas por épocas (efecto temporal). D - Mapa factorial de las lagunas agrupadas por la ubicación (efecto espacial).....	34
Figura 6. Densidad (Ln) de estadios naupliares y copépodos de calanoides y cyclopoides en ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré y por cuatro épocas de muestreo.	38
Figura 7. Densidad (Ln) de adultos de las tres comunidades de rotíferos, cladóceros y copépodos en ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré y por cuatro épocas de muestreo.	39
Figura 8. ACP normalizada de las densidades (LN (X+1)) de 11 géneros de cladóceros. A- Gráfica de los valores propios. B- Círculo de correlación. C- Mapa factorial de 32 lagunas agrupadas por cuatro épocas. D- Mapa factorial de 32 lagunas agrupadas en cuatro tipos de ambientes.	44
Figura 9. ACP normalizada de las densidades (LN (X+1)) de 6 géneros de copépodos . A- Gráfica de los valores propios. B- Círculo de correlación. C- Mapa factorial de 32 lagunas agrupadas por cuatro épocas. D- Mapa factorial de 32 lagunas agrupadas en cuatro tipos de ambientes.	45
Figura 10. ACP normalizada de las densidades (LN (X+1)) de 17 géneros de rotíferos . A- Gráfica de los valores propios. B- Círculo de correlación. C- Mapa factorial de 32 lagunas agrupadas por cuatro épocas. D- Mapa factorial de 32 lagunas agrupadas en cuatro tipos de ambientes.	46
Figura 11. Clasificación jerárquica de la composición de la comunidad de zooplancton (Ji cuadrado, algoritmo UGMPA) de ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré.....	48
Figura 12. Ejemplos de comparación de las densidades de organismos entre grupos espacial y temporal de las lagunas.	50
Figura 13. Ejemplos de relación lineal entre los parámetros físico-químicos y la densidad de organismos (basada sobre 32 muestras: 8 lagunas por 4 épocas).....	56
Figura 14. Ejemplos de relación lineal entre los parámetros físico-químicos y la densidad de organismos (basada sobre 8 muestras: 8 lagunas por 1 época).....	57
Figura 15. Densidad de Calanoida (3 géneros: Argyrodiaptomus, Diaptomus s lat. y Notodiaptomus) vs. pH promedio del agua en 8 lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré en época de estiaje (Octubre). Los círculos simples corresponden a las lagunas cerca al Mamoré, los doble círculos a las alejadas del río Mamoré. .	58

Figura 16. Densidad de Calanoida (3 géneros: Argyrodiaptomus, Diaptomus s lat. y Notodiaptomus) vs. temperatura promedio del agua en 8 lagunas de la zona de inundación del río Mamoré en época de estiaje (Octubre). Los círculos simples corresponden a las lagunas cerca al Mamoré, los doble círculos a las alejadas del río Mamoré. **58**

Figura 17. Perfil de temperatura y conductividad en la estación 2 de la laguna Verdun I para época de estiaje (Octubre 1998, 9m de profundidad). **61**

RESUMEN

Ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré han sido objeto de estudio, durante un ciclo hidrológico, para determinar la variación espacio- temporal de la físico química de las aguas, de la composición de la comunidad de zooplancton y su relación con los factores abióticos. Cuatro épocas fueron tomadas en cuenta: inicio de crecida, inundación, drenaje y estiaje. Ocho parámetros físico-químicos se consideraron: temperatura, profundidad, transparencia, conductividad, pH y oxígeno disuelto que fueron medidos in situ y análisis complementarios de sólidos disueltos y sólidos suspendidos. Al nivel biológico se trabajó con tres comunidades: rotíferos, cladóceros y copépodos, identificados al nivel de género.

Se ha determinado que el ciclo hidrológico produce una homogeneización de la físico-química de las aguas de las lagunas durante la inundación. Durante el estiaje, las lagunas se aíslan adquiriendo aguas con características propias, distinguiéndose tres tipos: aguas blancas, aguas intermedias y aguas de planicie. La comunidad zooplanctónica corresponde a 19 géneros de rotíferos, 11 géneros de cladóceros y 9 géneros de copépodos. Los géneros *Keratella*, *Moina* y *Thermocyclops* se encuentran entre los más abundantes en todos los ambientes y en todas las épocas. Algunos géneros son indicadores de tipos de ambientes como por ejemplo *Dactylodiaptomus* que se encuentra en las lagunas cercanas al Mamoré para época de drenaje. Al nivel temporal, la composición cuantitativa es influida por el pulso de inundación provocando una disminución en la densidad durante la inundación y un incremento en época de estiaje. Al nivel espacial las densidades disminuyen mucho más en las lagunas cercanas al Mamoré que en las lagunas alejadas siendo más estables durante el ciclo hidrológico.

I- INTRODUCCION

Los ecosistemas río-planicie de inundación han sido objeto de estudio por las condiciones particulares que presentan, con marcadas diferencias a otro tipo de humedales. La cuenca Amazónica boliviana es un importante sistema fluvial, al formar parte del conjunto de ríos tributarios que vierten sus aguas al río Amazonas y por presentar características medio ambientales diferentes a los otros grandes tributarios (dinámica hidrológica, vegetación sabanas y bosque galería). Bajo estas consideraciones son dos los aspectos principales que permiten afirmar la importancia de explicar e interpretar el funcionamiento de estos sistemas y sus procesos ecológicos:

- Las fluctuaciones en el nivel de agua y la descarga de los ríos en la planicie dentro de un ciclo anual, influyen directamente en la profundidad de los ambientes y en la superficie de la planicie, provocando alteraciones asociadas a cambios en las características limnológicas, en el balance de los procesos de producción y respiración y en la renovación de los nutrientes en los diferentes hábitats (Alves 1998). La calidad del agua en los sistemas acuáticos, fueron caracterizadas por Sioli (1965) en tres tipos de aguas: blancas, claras y negras y las alteraciones de los niveles de circulación de las masas de agua, han sido caracterizadas por Junk *et al.* (1989) como pulso de inundación (Flood pulse concept), considerada como la fuerza que dirige y mantiene el equilibrio dinámico del sistema río-planicie de inundación.
- La dinámica de enriquecimiento de los suelos por parte de las aguas procedentes de la cuenca alta, desde el punto de vista socio-económico le da un valor indudable, considerándolas zonas potencialmente activas para la agricultura y la producción biológica en general (Junk 1982).

El zooplankton es considerado un grupo cosmopolita de los ambientes acuáticos asociado a la productividad de un sistema acuático, por lo que cumple un rol fundamental dentro de la red trófica como consumidor primario. Las características de la red trófica y las variaciones espacio-temporales de las condiciones ambientales en el ecosistema río-planicie de inundación, dan la posibilidad de explorar y explicar la importancia ecológica de las comunidades, las diferentes formas en que pueden ser influidas por los factores abióticos y bióticos y finalmente la forma en que influyen sobre los recursos hídricos potencialmente aprovechables para la población humana.

La comunidad de zooplancton ha sido ampliamente estudiada desde diferentes tópicos como los referidos a ecología, taxonomía, y otros estudios específicos, que se realizaron en varias regiones de las zonas templadas, pero los trabajos referidos a regiones tropical o sub – tropical como la Cuenca Amazónica boliviana son pocos.

El trabajo desarrolla un estudio ecológico de la comunidad del zooplancton de la zona pelagial de las lagunas permanentes de la región de sabanas y del bosque galería, su comportamiento en relación con el ciclo hidrológico y a los parámetros físico químicos. Los resultados obtenidos, mediante el estudio de las redes tróficas, contribuirán a profundizar el conocimiento del funcionamiento ecológico de este sistema, para en un futuro plantear planes de manejo dirigidos a la conservación de los recursos acuáticos. Se presentará un levantamiento faunístico de las comunidades de Rotífera, Cladóceros y Copépodos, caracterizadas por su densidad y diversidad para cada laguna, además de responder los siguientes cuestionamientos:

¿Hay una estructura espacial y temporal en cuanto a la distribución de las principales taxas del zooplancton considerados al nivel de familia y género?

¿Hay parámetros físico químicos que influyen en la estructura de la comunidad?

¿Las comunidades del zooplancton (rotíferos, copépodos y cladóceros) son influidas por los factores físico – químicos y el ciclo hidrológico de forma diferente?

¿Si en lagunas de aguas blancas la densidad del zooplancton disminuye durante aguas altas, mucho más que en lagunas de la planicie?

La tesis se realiza dentro del proyecto BIOGAB (Biodiversidad Acuática de la Cuenca Amazónica Boliviana), en el marco del convenio entre el Instituto de Ecología de la Universidad Mayor de San Andrés y el Instituto de Investigación para el Desarrollo IRD (ex ORSTOM) y la Universidad Técnica del Beni UTB.

1. OBJETIVOS

1.1. Objetivo general

- Contribuir al conocimiento del funcionamiento ecológico de las lagunas permanentes de la región de sabanas y bosque en galería de la planicie de inundación en la zona central del río Mamoré.

1.2. Objetivos específicos

- Presentar un levantamiento faunístico de la comunidad de zooplancton, de la zona central del río Mamoré.
- Explicar el patrón de distribución espacio-temporal de la comunidad de zooplancton en función al ciclo hidrológico y a los parámetros físico químicos.
- Determinar los factores físico-químicos que influyen en la distribución cualitativa y cuantitativa de la comunidad de zooplancton.
- Determinar las variaciones de densidad entre las lagunas de aguas blancas y las lagunas de planicie.

II- MARCO TEORICO

2. 1. *Funcionamiento ecológico de los ecosistemas acuáticos tropicales.*

El río es un sistema lineal que drena las aguas de lluvia desde las cuencas altas hasta el mar. Surrell (1948, *in* Margalef 1983) menciona que el perfil de un río es cóncavo hacia arriba interpretado como un equilibrio entre dos zonas: las cuencas altas, donde los procesos de erosión son los más importantes y al contrario, las zonas de llanuras donde son los procesos de sedimentación y acumulación de materiales los que predominan. La evolución de un río pasa de un segmento inicial, caracterizado por cauces menores y máximas pendientes, hasta un segmento final donde el río divaga en una planicie con poca pendiente y poca energía libre.

Los sedimentos aluviales dan una consistencia blanda a los suelos que facilita la trayectoria del río dentro de la planicie. Al encontrar una curva, por la mayor velocidad que ejerce produce un incremento de la erosión en el lado convexo, acentuando a su vez la deposición en el lado cóncavo, constituyendo así un trazado irregular y normalmente formando meandros. Los movimientos laterales del río cambian rápidamente su geometría dentro de la llanura, abandonando sus meandros, creando y/o recortando otros. Los antiguos meandros forman lagunas que según su edad, su distancia y su nivel de conexión al río, corresponden a diferentes etapas de evolución, desde las más jóvenes cerca del río hasta las más antiguas en el límite de la banda activa. La denominación "lagunas" identifica entonces a una gran variedad de cuerpos de agua que constituyen los medios anexos al río (Pouilly & Ibañez 1999).

El complejo que se forma en la llanura de inundación está constituido entonces por varios sistemas: los medios lóticos (cauce principal y ríos secundarios), los medios lénticos permanentes (lagunas) o temporales (zonas inundables como cunetas, charcos, sabanas). Junk *et al.* (1989 *in* Junk 1997) definen la llanura de inundación como "una zona periódicamente inundada por el desbordamiento lateral del río, por las precipitaciones directas o por las capas freáticas. Los cambios físico-químicos de las aguas provocan adaptaciones morfológicas, anatómicas, fisiológicas, fenológicas y/o etológicas de los organismos y que generan una estructuración de las comunidades" pudiendo por lo tanto ser considerada como un ecosistema particular (Junk 1980), con un funcionamiento ecológico adaptado a las condiciones medioambientales y a sus variaciones (Figura 1). Las llanuras de inundación corresponden a una

zona de transición por la alternancia de condiciones entre dos fases ecológicas (Junk 1997): terrestre (época de estiaje) y acuática (época de inundación). Siendo consideradas como ecotónos, reconocidos como zonas que generan una gran variedad de hábitats con una alta diversidad (Wiens *et al.* 1985 y Hansen & Di Castri 1992 in Pouilly & Ibañez 1999).

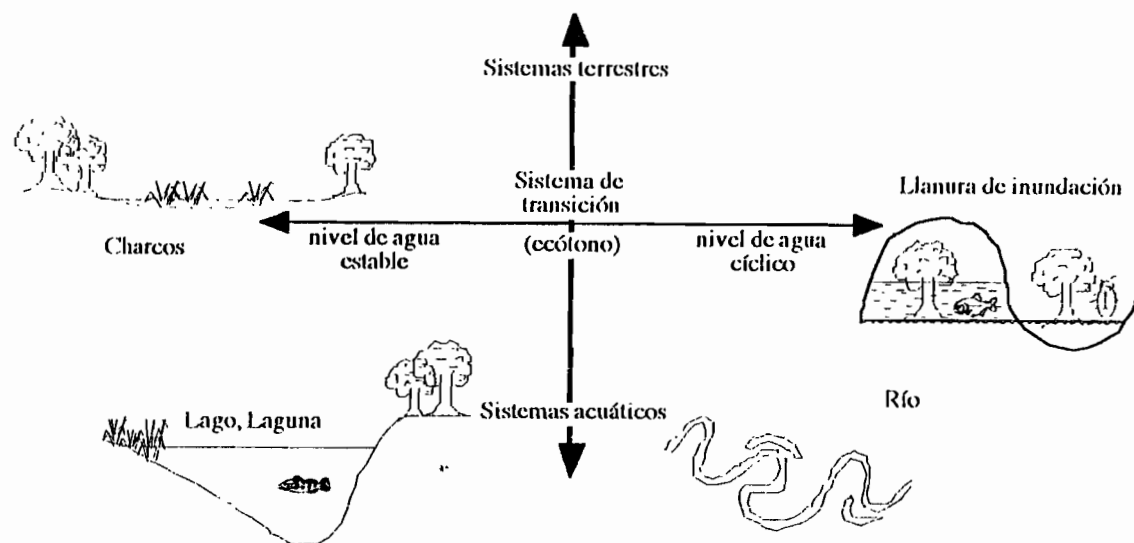


Figura 1 - Posición del ecosistema "Llanura de inundación" en relación a dos ejes acuático-terrestre y nivel de agua constante-cíclico(modificado de Junk 1997 in Pouilly & Ibañez 1999).

Las áreas anegadas han sido un desafío para la limnología, por presentar una grande complejidad de condiciones hidrológicas y ecológicas. Sioli (1965) clasificó los ambientes acuáticos de las zonas de inundación según sus características físico-químicas, mencionando tres tipos: aguas blancas, aguas claras y aguas negras. Junk (1980), en una caracterización de los lagos de varzea (aguas blancas) y del ciclo de nutrientes, mencionó que dicha complejidad viene dada por las variaciones entre la fase acuática y la fase terrestre característica de estas áreas y de otro modo por la aplicación de la terminología de los métodos clásicos aplicados a sistemas lóticos y lénticos. Tundisi *et al.* (1984) realizaron estudios en dos lagos de varzea y de aguas negras, sobre los patrones de mezcla durante la crecida de aguas y la época de estiaje. Tomaron en cuenta los siguientes parámetros: temperatura, oxígeno, amonio, fosfatos y clorofila. Hacen notar que las concentraciones de oxígeno son bajas en épocas de crecida y altas y saturadas en época de estiaje. Ambos lagos presentan una estratificación térmica, desarrollando en esta misma época un hipolimnion anóxico.

Los trabajos realizados en la Amazonía central por Brandorff & Andrade (1978) en lagunas de aguas blancas y negras para dos períodos (crecida y estiaje), muestran de forma general una mayor riqueza de copépodos y cladóceros en la laguna de aguas blancas que en laguna de aguas negras. Así también notan un incremento en la densidad especialmente para copépodos (Cyclopidae) durante el estiaje. Para el lago de varzea indican una disminución casi total de los crustáceos después de la entrada de las aguas del río Amazonas, que explican por consecuencia de dilución y predación. Posteriormente indican un incremento de individuos aparentemente debido a una mayor oferta de alimento. De igual manera, otros estudios como el de Maldonado *et al.* (1996), Brandorff (1978), Hardy (1980), Roberstson & Hardy (1984), Campos *et al.* (1996), Lima *et al.* (1996 y 1998), reportaron la distribución de taxas para las llanuras de inundación en diferentes zonas, se trabajaron en dos o más cuerpos de agua, se diferenciaron las comunidades en sistemas de aguas blancas (varzea) y aguas negras y se determinaron la influencia de factores ambientales en la distribución de las comunidades. El primero ha sido realizado en Bolivia, en el río Ichilo (Alto Mamoré), los otros corresponden al Brasil a la Amazonía Central, al Alto Paraná y sobre un tributario del río Paraná en Mato Grosso do Sul. En general todos estos estudios permiten suponer que la distribución de las comunidades son muy variables de una región a otra, la comunidad más pobre (número de taxa) es la de los copépodos, seguido de los cladóceros aunque no para el sistema del Mato Grosso y finalmente la de los rotíferos como la más abundante.

2.2. Físico química del agua y flujo de energía

La producción primaria en un sistema acuático está regido por los productores autótrofos, únicos organismos que tienen la capacidad de captar y transformar la energía luminosa en energía asimilable para los organismos heterótrofos. La producción secundaria en los lagos está sustentada por el zooplankton, el zoobentos y los peces. Los invertebrados y vertebrados anfibios y terrestres participan también de manera compleja en el aspecto trófico, pudiendo variar sus relaciones durante su ciclo de vida y de un lugar a otro (Infante 1988). La red trófica es por tanto, la base para el entendimiento del funcionamiento ecológico, porque soporta las relaciones y los flujos de energía más importantes entre los diferentes compartimentos del ecosistema, entre el medio ambiente y los organismos y entre ellos mismos (Pouilly & Ibañez 1999).

En las llanuras de inundación, los elementos primarios para una producción vegetal, provienen de dos fuentes principales:

- La energía solar que permite a los vegetales realizar la fotosíntesis. En el agua, este fenómeno está influido principalmente por la temperatura, la cobertura vegetal, la transparencia del agua y por la presencia de sales minerales (o nutrientes).
- Los nutrientes tienen dos orígenes, uno externo (exógeno) que proviene de la erosión de los suelos de los Andes y uno interno (endógeno) proveniente de la degradación de la materia orgánica (Junk 1982).

La calidad de las aguas influye en la producción primaria, está determinada por la presencia y cantidad de elementos químicos y por las características físicas del cuerpo de agua. Las aguas de la Amazonía fueron caracterizadas por Sioli (1950, 1965), en tres tipos, según su color, su origen y sus características físico-químicas:

- Aguas blancas que provienen de los Andes, cargadas de gran cantidad de materia en suspensión y de nutrientes, caracterizadas por una baja transparencia, alta turbidez y pH neutro.
- Aguas negras que provienen del drenaje de las precipitaciones locales de la llanura, arrastran ácidos húmicos, procedentes de la descomposición de la materia orgánica, dándole una coloración de café a negra característica, con pH ácidos, una transparencia intermedia, y consideradas pobres por la baja tasa de nutrientes que contienen.
- Aguas claras, drenadas desde las zonas de los escudos brasileño y guyanense o de la sedimentación de las aguas blancas, con una alta transparencia, pH neutro y una tasa de oxígeno variable pero no limitante al nivel biológico.

2.3. Concepto del pulso de inundación y funcionamiento ecológico de la planicie de inundación del río Mamoré.

Las alteraciones de los niveles de agua controladas por los cambios medio ambientales (precipitación) a lo largo del ciclo hidrológico fueron caracterizadas por Junk *et al.* (1989) como pulso de inundación (Flood Pulse Concept). La circulación de estas masas de agua están determinadas y controladas, por el tipo de vegetación (bosque o sabana) y el tipo de conexión entre las unidades del sistema (ríos, lagunas, zonas inundables). Estas características son

consideradas como la principal fuerza motriz responsable de la existencia, productividad e interacción de la mayor biota en los sistemas de ríos con llanura aluvial. Estos pulsos de inundación pueden ser de corta o larga duración, impredecibles o predecibles. El sistema del río Mamoré corresponde a un pulso de inundación predecible y de larga duración típica de los grandes ríos. Es cuando el pulso de inundación es predecible y prolongado que los organismos desarrollan adaptaciones para utilizar y colonizar la zona de transición acuática-terrestre (ATTZ, Adis 1979 *in* Junk *et al.* 1989).

La inundación cumple una función en el aporte de nutrientes y material en suspensión que se introduce en la llanura: clásicamente, se distinguen las llanuras ricas inundadas por aguas blancas y llanuras pobres inundadas por aguas negras. El tipo de vegetación influye también sobre la producción del sistema: el bosque aparece pobre mientras que la sabana permite un desarrollo importante del fitoplancton y de las macrophytas. El tipo de conexión depende del ciclo hidrológico y del nivel de las aguas determinando la capacidad de colonización de los organismos. En estiaje (aguas bajas), las diferentes unidades del sistema son mas o menos aisladas y las comunidades se estructuran de manera independiente según las características medio ambientales del lugar. Las comunidades regresan a una estructura inicial y más homogénea dentro de las diferentes unidades durante la fase de inundación.

En su zona central, el sistema del río Mamoré está constituido por un bosque de galería de alrededor de 10 kilómetros de ancho. Las características morfológicas, físico químicas y de vegetación de las lagunas evolucionan en el tiempo desde la desconexión del río, así mismo varían con la distancia y el tipo de conexión al lecho principal. La sabana está drenada por pequeños ríos que confluyen con el río Mamoré después de cruzar varias lagunas. Sin embargo la frecuencia y la intensidad de la inundación no es igual en todo el sistema, pudiendo las aguas llegar cada año a los lugares más cercanos al río y cada dos, cinco o diez años a los lugares más alejados (Pouilly & Ibañez 1999).

El agua del sistema Mamoré tiene dos orígenes distintos: 1. Aguas blancas de origen andino cargadas por sedimentos erosionados, neutras, turbias y de conductividad mediana. Esta agua transita en los grandes ríos y alimenta también los anexos conectados al lecho principal. 2. El agua de planicie, de origen local, cargada de ácidos húmicos, de materia en suspensión y de conductividad débil (Loubens & Lauzanne; 1992). Esta agua forma pequeños ríos que cruzan la sabana y las lagunas antes del llegar al río Mamoré.

El ciclo hidrológico (Figura 2), está representado por los valores de los promedios mensuales por los diez últimos años (1988 – 1998), se aprecia claramente la sucesión entre época de crecida durante los meses – noviembre - diciembre, inundación con un máximo para febrero – marzo, drenaje entre mayo – julio y época de estiaje con un mínimo entre agosto – septiembre.

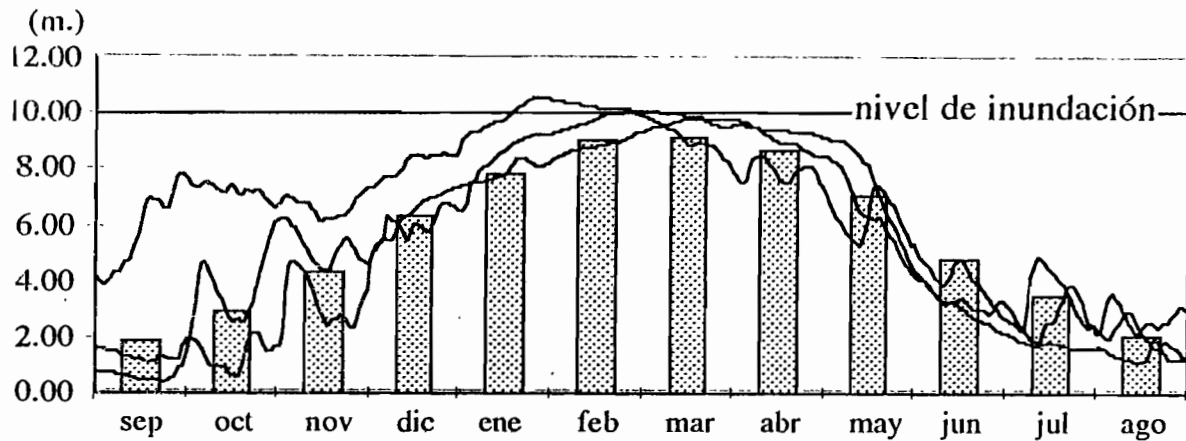


Figura 2. Nivel de agua - promedio mensual 1988 – 1998 en el Puerto Varador (datos proporcionados por el SEMENA, Pouilly *et al.* 1999).

Loubens *et al.* (1992) describen cuatro fases:

- Las aguas altas con dos fases: inicio de la crecida (noviembre - diciembre) y la inundación (enero - marzo), son generalmente muy irregulares con aumento o disminución importante y rápida. Una vez que las aguas han alcanzado el nivel de desbordamiento (febrero - marzo), las variaciones son amortiguadas por la superficie de inundación. El nivel del agua puede sobrepasar los tres metros arriba del nivel de la planicie.
- Drenaje o bajada de las aguas (abril a julio) puede presentarse de manera regular y rápida o puede ser interrumpida por las crecidas.
- El estiaje (agosto a octubre) con un nivel muy variable del río, relacionado a las precipitaciones en los Andes. Se presentan crecidas muy rápidas pudiendo subir el nivel de agua de un metro en un día.

El fenómeno de las crecidas de las aguas y de la inundación es bastante regular y previsible, proviene de tres orígenes: hidrológicos (importancia de las precipitaciones en los Andes y localmente, capa freática cerca de la superficie), morfológicas (pendiente muy baja, tamaño del

río insuficiente para evacuar todo el volumen del agua), y antrópicas (carretera en terraplén) de menor importancia. La inundación dependerá por lo tanto de las condiciones de balance entre las precipitaciones en las cuencas altas andinas (aguas blancas) y las precipitaciones locales (aguas de planicie) y que caracteriza el tipo de aguas que se encuentran en las lagunas (Pouilly & Ibañez 1999).

Los aportes científicos con relación a los ambientes dulce acuícolas de la Cuenca Amazónica boliviana están mayormente relacionados con los peces como los de Torres & Torres (1992) y Lauzanne & Loubens (1985). Otros estudios hacen referencia a la geoecología y orígenes de las sabanas del Beni (Hanagarth 1993 y Loubens & Lauzanne 1992). Corbin *et al.* (1988) aportaron a la caracterización físico-química de los medios acuáticos de la región de Trinidad. Sin embargo los estudios sobre el zooplancton son pocos para esta región. Se resumen a dos principales: la tesis de Aranda (1995) sobre la taxonomía del zooplancton en la laguna Suarez y un informe preliminar de Brandorff (1975) que presenta una lista faunística en varios cuerpos de agua del Beni entre los que está la laguna Suarez.

Para la laguna Suarez Brandorff (1975) trabajó al nivel de especie y reporta las siguientes

Cladóceros: *Moina minuta*, *Ceriodaphnia cornuta*,

Copépodos: *Notodiaptomus cf. deitersi*.

Para esa misma laguna Aranda (1995), trabajó al nivel de familia reportando las siguientes:

Cladóceros: Sididae, Macrothricidae, Daphnidae, Moinidae, Bosminidae, Chydoridae e Iliocryptidae (ahora parte de la familia Macrothricidae),

Copépodos: Diaptomidae, Cyclopidae y Oithonidae.

2.4. Características generales del zooplancton

Los lagos y otras masas de agua epicontinentales albergan una amplia variedad de formas de vida tanto en las aguas abiertas, como en los sedimentos y en los substratos. El plancton es la comunidad que vive suspendida en el agua, caracterizada por su limitado movimiento, su pequeño tamaño (varía de unos pocos micrómetros hasta unos pocos milímetros), está conformado principalmente por el fitoplancton y el zooplancton. A su vez el zooplancton está representado principalmente por tres grupos: rotíferos y dos subclases de crustáceos, cladóceros y copépodos (Infante 1988).

Los organismos animales de las aguas dulces constituyen un grupo importante al nivel funcional dentro del ecosistema acuático. Han sido objeto de estudios para poder determinar la productividad de un cuerpo de agua, si bien el fitoplancton y las macrófitas son la base de la estructura trófica en los lagos, el zooplancton es un grupo fundamental dentro de la productividad, por sus relaciones tróficas con las plantas y con los demás animales (Wetzel 1981). Constituyen el principal alimento de otras especies carnívoras tanto invertebrados como vertebrados, en especial de los peces durante sus estadios alevino y juvenil y a veces durante toda su vida.

2.4.1. Comunidad de rotíferos

Los rotíferos (Rotatoria) están distribuidos de forma abundante en las aguas dulces; solo dos géneros y algunas especies se encuentran en el mar. Casi las tres cuartas partes de los rotíferos son sésiles y están asociados a sustratos litorales. Forman una parte significativa del zooplancton en los ríos y en los lagos y son reconocidos por su gran éxito al colonizar la zona pelágica de los lagos. Los rotíferos muestran una amplia variabilidad en sus adaptaciones y variaciones morfológicas. Es probable que en la mayoría de las circunstancias los rotíferos conjuntamente con los crustáceos limnéticos constituyan los elementos dominantes de la productividad zooplanctónica (Wetzel 1979).

2.4.2. Comunidad de Cladóceros

... de adaptaciones ecológicas y eficientes mecanismos de dispersión, estos diversos ambientes acuáticos continentales, desde grandes lagos y pequeños charcos y aún aguas intersticiales (Paggi 1995).

... a mantienen su amplia distribución, colonizando diferentes hábitats. ... la capacidad para nadar en menor o en mayor grado, sin embargo se de hábitats, en algunos casos bien marcadas. Es así que las familias Daphnidae (en especial los géneros *Diaphanosoma*, *Daphnia* y encia planctónicas, es decir que están adaptadas a permanecer en el área de agua sin contacto con la superficie o con el fondo. Por el contrario, ... tantos taxones (principalmente los representantes de las familias ... ridae), son litorales y bentónicos. Esto significa que viven relacionados

la información pluviométrica debe, men-
os:
ciones están equipadas solamente con plu-
pluviógrafos es muy reducido y faltan
res en lugares alejados y con acceso di-

a algún sustrato, sean estos las superficies de piedras o las partes sumergidas de las plantas de las zonas litorales o la parte superior de los sedimentos del fondo (Paggi 1995).

2.4.3. Comunidad de Copépodos

Calanoida, Cyclopoida y Harpacticoida son los tres ordenes de copépodos que incluyen la mayor parte de las formas libres. Estas conjuntamente con las formas parásitas, constituyen la subclase Copépoda de la clase Crustácea. Estos micro-crustáceos se encuentran en casi todos los cuerpos de agua del mundo. Ellos son frecuentemente abundantes y constituyen una parte importante de la cadena alimenticia acuática. El grupo comprende especies herbívoras (Diaptomidae), omnívoras o carnívoras (Cyclopidae) que se alimentan de detritus, fitoplancton, pequeños invertebrados u otros microorganismos. A su vez sirven como alimento de muchos invertebrados, peces jóvenes y planctófagos. Son también hospederos intermediarios en la transmisión de parásitos en los peces, aves y mamíferos (Reid 1985).

2.4.4. Patrón de distribución espacio - temporal

La presencia y la distribución del zooplancton en un sistema acuático, está determinada por la disponibilidad de alimento (detritus, bacterias, fitoplancton), por los predadores, los cambios climáticos, los factores físico-químicos y la forma en que estos se distribuyen dentro del sistema. Robertson & Hardy (1984) mencionan que la morfología (profundidad, si es temporal o permanente, el largo del canal que conecta al lago con un río mayor del lago) es un parámetro por el cual la abundancia de dichos organismos varía de lago a lago.

En lagos tropicales, las condiciones ambientales son relativamente constantes (temperatura y la luz), los cambios ambientales que transcurren son eventos esporádicos, de corta duración y que se restablecen rápidamente. Sin embargo existen fluctuaciones en la densidad del zooplancton entre las diferentes épocas del ciclo hidrológico o en otro caso por factores ambientales diarios (vientos, precipitaciones). Robertson & Hardy (1984) hacen referencia a las densidades máximas y mínimas del zooplancton en una variación interanual, con menor densidad para de época de lluvias y mayor densidad en época de estiaje.

Los cladóceros y los rotíferos presentan cambios cíclicos y graduales a la escala temporal anual, estos cambios se presentan al nivel morfológico alterando su forma y dimensión de ciertas partes

de su cuerpo. Por ejemplo, algunas especies de *Daphnia* desarrollan un yelmo cefálico extremadamente desproporcionado con relación a la longitud del caparazón (Infante 1988). Williams (in Margalef 1983) ha sugerido la posibilidad de que dichas variaciones se den por la posible influencia de feromonas emitidas por depredadores en potencia. Casos mejor documentados sobre esta relación depredador presa están dados para *Asplanchna*, *Brachionus* y *Daphnia*.

La comunidad de plancton casi siempre tiene una distribución heterogénea: en la naturaleza se observan áreas de mayor densidad que aparecen de forma discontinua. A estas áreas se las denominan mancha o enjambre pudiendo ser grandes o pequeñas, redondeadas o alargadas, esparcidas o muy numerosas. Estas estructuras pueden variar o tener distinto origen relacionado con los procesos de mezcla, por la influencia de la fertilización, por la proximidad de un río o un puerto, un golpe de viento local o pequeños torbellinos debidos a la topografía del fondo (Margalef 1977). Sin embargo se puede observar ciertos patrones de distribución más o menos generales con referencia a la distribución horizontal y vertical.

Los factores que determinan la distribución del plancton en un sistema acuático son: La movilidad de los individuos, la velocidad de reproducción, patrones de conducta, depredación, etc. En una distribución horizontal se cree que el comportamiento de los organismos de la zona litoral es diferente a la de los organismos de la zona limnética. Por ejemplo, los cladóceros pelágicos revelan una orientación óptica que con frecuencia coincide con una orientación geotáctica negativa, mientras en la zona litoral no se observa esta coincidencia. Margalef (1983) da ejemplo de migración horizontal para *Daphnia*, en la que la orientación según la cual golpean sus antenas define su trayectoria, si la luz que viene de arriba es muy intensa, el ojo tiende a colocar las facetas en la sombra del pigmento y por acción refleja hace que las antenas batan más oblicuamente haciendo que su trayectoria se horizontalice. Parece haber relación entre las migraciones verticales y la huida de la zona litoral, pues las formas migratorias difícilmente se concentran en la zona litoral y las formas que no migran verticalmente nunca se alejan de la zona litoral. Así mismo la entrada de los afluentes en los lagos puede determinar la distribución del plancton: en la desembocadura se produce un ingreso de nutrientes, un cambio en la turbidez del agua y en la turbulencia que puede concentrar especies que encuentren mejores posibilidades alimenticias. La acción de los vientos locales puede generar aglomeraciones de las formas que flotan. Las particularidades de cada especie de zonas de preferencia (litoral o pelágica) también influyen en la distribución horizontal del plancton (Infante 1988).

La distribución vertical del plancton está determinada por los periodos de mezcla, por la estratificación, los movimientos y la velocidad que suele estar correlacionada con el tamaño del organismo. Se sabe que el zooplancton de los lagos tiene tendencia a moverse hacia la superficie durante la noche y a descender a aguas más profundas durante el día. En los copépodos los machos migran mayores extensiones que las hembras y más a medida que aumenta su edad. Los rotíferos migran pero entre límites relativamente estrechos, que van de 1.5 y 10 metros de amplitud (*Keratella*, *Polyarthra*, *Filinia*). Para los crustáceos la migración diaria se da entre 3 a 5 metros (*Diaphanosoma*) y hasta 75 metros para los copépodos (grandes Diaptómidos, *Cyclops*, Margalef 1983).

2.4.5. Factores que influyen en el zooplancton

Los factores físico-químicos como la disminución de la penetración de la luz, el incremento de la materia en suspensión, la conectividad de estos cuerpos y el material que los ríos llevan en sus aguas a los lagos, son factores que afectan de forma diferente la presencia y la densidad del zooplancton. Estos pueden ser indirectos y/o directos, podemos mencionar a los siguientes como principales:

La luz es un factor que influye indirectamente en el zooplancton, puesto que es determinante en el proceso de la fotosíntesis. Cuando la luz penetra en el agua sufre un fenómeno de atenuación exponencial consecuencia de la absorción y de la dispersión por el agua y por las partículas suspendidas. Algunas longitudes de onda penetran más que otras influyendo en la distribución vertical de las algas y a su vez en las migraciones verticales del zooplancton relacionado a las probabilidades de encuentro por predadores naturales. En el río Paraná, Bonetto (1976, *in* Welcomme 1985) muestra que los picos de densidad del zooplancton siguen los picos de densidad del fitoplancton.

La temperatura juega un papel importante en la distribución y la reproducción (maduración, puesta de huevos, incubación) del zooplancton. Margalef (1983) da un ejemplo para el caso de la reproducción en los cladóceros; donde la eclosión de los huevos será más rápida a mayores temperaturas: a 30°C el tiempo de incubación es de 55 horas, aunque para una temperatura de 15°C se necesita 100 horas. Las fluctuaciones de temperatura se presentan por acumulación en la capa superficial y por la acción mecánica del viento produciendo mezclas en la que el agua más

caliente es llevada hacia las profundidades. Cuando la capa superior está caliente y por lo tanto menos densa se mantiene sobre la capa de agua fría del fondo. Este fenómeno se conoce como estratificación y es acompañado de la formación de una capa intermedia denominada termoclina. Infante (1988) explica que los organismos que se vienen sedimentando llegan a esta capa que los detiene, por las variaciones de densidad del agua, llegando a ser una zona de concentración. En los trópicos, en época de estiaje el agua de la superficie se enfría en tal grado que provoca una mezcla con la capa inferior eliminando la estratificación, provocando que el plancton se distribuya de manera uniforme en toda la columna.

Gases disueltos:

El oxígeno juega una función esencial en el mantenimiento de la vida, por el proceso de respiración que llevan a cabo los organismos aeróbicos. La respiración y la descomposición de la materia orgánica pueden consumir una parte importante de este gas agotándolo en el hipolimnion, con lo cual el espacio para la vida planctónica quedaría más restringida. El oxígeno disuelto en el agua proviene principalmente de la atmósfera y del proceso de la fotosíntesis que lleva a cabo el fitoplancton y las macrófitas, su solubilidad depende de la temperatura, por lo cual a bajas temperaturas se disuelve una mayor cantidad de oxígeno. La estacionalidad determina la cantidad de oxígeno, en épocas frías habrá mayor cantidad de oxígeno disuelto que en las épocas de calor. En los trópicos como no hay una mezcla ocasionada por los grandes cambios estacionales, el enfriamiento nocturno es muy importante para reaprovisionar de oxígeno el lago. En estas latitudes los lagos profundos son con frecuencia anóxicos en el hipolimnion (Infante 1988).

El dióxido de carbono (CO_2) es otro gas importante en el metabolismo de un lago, se intercambia a través de la superficie o se genera en el proceso respiratorio del mismo lago. El CO_2 reacciona con el agua formando ácido carbónico el cual se disocia aumentando la concentración de hidrogeniones (H^+), produciéndose también carbonatos y bicarbonatos. Las diferentes formas del CO_2 en el agua están determinadas por el pH. A valores altos de pH predominan los carbonatos y a valores bajos el CO_2 . Cuando las aguas no son extremadamente ácidas o básicas, el sistema CO_2 -bicarbonato-carbonato actúa como tampón, manteniendo en la mayoría de los lagos un pH entre 6 y 8. Margalef (1983) presenta un ejemplo de migración inversa provocada en *Daphnia* y *Diacyclops* por adición experimental de CO_2 . Señala de la misma forma por los rotíferos una migración inversa, principalmente en aguas tropicales y de pH alcalino.

Un estudio interesante realizado en Sudáfrica por Gliwicz (1986) en cladóceros y copépodos, hace referencia a que las variaciones de densidad están influidas también por el ciclo lunar, por un incremento en el paso de la luna de cuarto menguante a luna llena. Así mismo relacionado con la predación al producirse un incremento en la densidad durante luna llena de la *Tanganyikan Sardine* en la que se encontró gran cantidad de zooplancton en los contenidos estomacales.

III. AREA DE ESTUDIO

3.1. Descripción de la Cuenca Amazónica Boliviana

La Cuenca Amazonica boliviana esta formada por cuatro sub cuencas: Mamoré (222 100 Km²), Iténez o Guaporé (303 300 Km²), Madre de Dios (2 715 Km²) y Beni (122 400 Km²). Todos estos ríos vierten sus aguas al río Madeira, uno de los principales afluentes del río Amazonas (Montes de Oca 1997). La Amazonía boliviana constituye dos tercios del territorio boliviano, abarcando 744 000 Km² sobre 1 099 000 Km². Situada entre 10°S y 20°S, comprende los departamentos de Pando, Beni, Cochabamba y partes de La Paz, Santa Cruz y Sucre. Esta es una zona de transición entre la Amazonía Central ecuatorial y la zona tropical y el extremo de Bolivia, el Chaco Paraguayo. Está situación, más la diversidad del relieve, de los suelos y de la vegetación forma una estructura con mucha variabilidad. Dentro de esta estructura los llanos tienen una superficie de más de 500 000 Km². La parte central de estos llanos está formada por los llanos de Moxos, o planicie del Beni, de la cual la región de Trinidad constituye la parte centro meridional. Los llanos de Moxos se extienden por todo el departamento del Beni y una pequeña parte de Santa Cruz y Cochabamba, es decir 200 000 Km². Sus límites son al Oeste el río Beni, al Norte con una parte del río Iténez, al Este el río Blanco y al Sud Oeste los Andes (Loubens, *et al.* 1992).

La sub cuenca del río Mamoré tiene como principales afluentes a los ríos Ichilo, Chaparé Grande, Sécure, Iténez o Guaporé, Aprere, Yacuma y otros. Tomando en cuenta los factores climatológicos la zona corresponde a llanuras húmedas, de clima tropical con una precipitación anual de 1827 mm y temperaturas medias para el Verano de 26,7°C, Otoño 25,5°C; Invierno 23.1 °C y Primavera de 26 °C (Montes de Oca 1997). El río Mamoré se origina en los Andes llegando hasta la planicie de inundación del departamento del Beni considerada la llanura de inundación más grande del mundo con 90 a 120 000 Km² pudiendo ser cubierto durante 3 a 6 meses por 1 a 2 m de agua (Loubens, *et al.* 1992). Entre sus principales características, a diferencia de la Amazonía Central, la Amazonía boliviana está estructurada por tres unidades de vegetación: sabanas, pantanos y las zonas boscosas conocidas como bosque galería que forma cordones a lo largo de los cursos del río y caracterizadas por tener mayor humedad. Según el mapa ecológico de Bolivia (MACA, 1975) la zona está caracterizada como bosque húmedo subtropical. Los suelos tienen una textura franco-arcillosa en la superficie y una mayor cantidad

de arcilla en el subsuelo, provocando en época de inundación la acumulación rápida de agua en la superficie que no puede filtrar (Hanagarth 1993).

s

Corbin *et al.* (1988) han estudiado la físico-química de las aguas de tres ríos (el cauce principal del Mamoré y dos afluentes de la planicie: Ibaré y Mocovi), cuatro lagunas poco profundas (sistema Siquero en el bosque galería: Cokinoki, Tapada y D'Orbigny y una laguna de sabana: Suarez), dos lagunas profundas del bosque galería (Okreni y Diablo), y dos charcos de inundación (San Gregorio y el canal de Puerto Almacén), durante un ciclo hidrológico (julio de 1986 a agosto de 1987). Cinco parámetros físico químicos (Tabla I) fueron tomados: temperatura, conductividad, transparencia, oxígeno, pH, además de 11 parámetros de composición química: Turbidez, Sólidos suspendidos, Alcalinidad, Cloruros, Sulfatos, Calcio, Magnesio, Hierro, Sílice, Sodio y Potasio (Anexo I).

Tabla I. Promedios anuales de temperatura, conductividad, oxígeno, transparencia y pH de las aguas de cuatro tipos de ambientes de la llanura de inundación del Mamoré central (Corbin *et al.* 1988).

Sistema	O ₂ mg./l.	Temperatura °C	Conductividad μs/cm.	Transparencia cm.	pH
Ríos					
Mamoré	5.5	26.1	117.5	10	6.9
Ibaré	4.5	27.2	67	16	6.5
Mocovi	4.6	27.2	32	15	5.8
Lagunas poco profundas					
Suarez	7	26.5	25	19	6.4
Cokinoki	5.4	28.2	44	16	6.1
Tapada	5.4	28.2	52	17	6.5
D'Orbigny		31.1	72	16	6.6
Laguna profunda					
Okreni	5.6	27.8	100	37	7.2
Charcos de inundación					
San Gregorio	5.9	30.7	28	12	6.2
Puerto Almacén	6.2	31.1	106.5	6	6.5

Las aguas del Mamoré central tienen características que se asemejan a los dos tipos de aguas blancas y negras descritas por Sioli (1965). La única diferencia esta dada por el pH de las aguas de planicie que son menos ácidas en el Mamoré central. Sin embargo Corbin *et al.* (1988) realizan la clasificación de los medios acuáticos estudiados en tres tipos ligados a su origen:

- Las aguas de origen andino que presentan mineralización por bicarbonatos de calcio, cantidades importantes de calcio, magnesio, sulfatos y bicarbonatos. Corresponden a este tipo las aguas del Mamoré y de las lagunas cercanas (Okreni y Diablo).
- Las aguas de planicie que son débilmente mineralizadas, de tipo bicarbonato sódico con importantes componentes de hierro y potasio. Las aguas características de este tipo se encuentran en el río Mocovi y en las lagunas Cokinoki y Suarez.
- Las aguas con características intermedias. Corresponden a este tipo las aguas del río Ibaré y de las lagunas del sistema Siquero que tiene influencia del Mocovi y del Mamoré. Las lagunas del sistema Siquero se ubican en un gradiente de distancia al Mamoré y son atravesadas por el río Mocovi. Su calidad de aguas está bajo la influencia del Mamoré aguas abajo y del Mocovi aguas arriba.

Los ríos y lagunas presentan un mismo patrón de variación estacional con valores mínimos de temperatura y máximos de oxígeno en época de aguas bajas y el fenómeno inverso durante la época de aguas altas. En los charcos la variación sigue un patrón contrario. En los charcos y en las lagunas poco profundas estos parámetros presentan una amplia variabilidad durante el año debido a su baja profundidad preferentemente durante época de aguas bajas. La conductividad, transparencia y el pH siguen un patrón general con valores mínimos en época de aguas altas y máximos durante el estiaje. Sin embargo el río Mamoré presenta el proceso inverso para la transparencia (Pouilly & Ibañez 1999).

IV. METODOLOGIA.

4.1. Ubicación de la zona de muestreo

La zona de estudio se encuentra en la Provincia Cercado del departamento del Beni, aproximadamente a 14° 51' de Latitud Sur y 64° 55' de Longitud Oeste (Figura 3). Ocho lagunas se eligieron por encontrarse dispuestas en un gradiente de distancia y conectividad con el río y porque dependiendo de la época pueden variar física y químicamente en el transcurso de un ciclo hidrológico.

4.1.1. Descripción de los ambientes

Las lagunas Verdun I y Tiuco son jóvenes, están conectadas al Mamoré, rodeadas de bosque galería y con orillas desimétricas.

Las lagunas Siquero II y Verdun II tienen conexión con el río Mamoré mediante un río que drena las aguas de planicie, son de edad intermedia, rodeadas por bosque con pendientes casi en todo el borde y en algunos espacios playones pequeños.

Estas cuatro lagunas están asignadas como Tropept, asociación (3), dentro de la clasificación taxonómica del mapa de suelos (1999). Corresponden a suelos (conformados por inceptisoles) que presentan horizontes edafogenéticos relacionados con la humedad, con régimen de temperatura cálidas, con propiedades de minerales, cenizas volcánicas y materia orgánica y con acción antrópica.

Las lagunas Potrero y Florida son alejadas del curso del río Mamoré, antiguas y tienen influencia humana por su uso en la ganadería. Se ubican en la fase intermedia entre el bosque galería y la sabana, rodeadas por bosque y con poca pendiente. En época de inundación la laguna Potrero se conecta con un río que drenan las aguas de planicie. Pertenecen a una zona con suelos categorizados como Udent, complejo (4) (conformados por entisoles), pueden soportar plantas pero sin embargo no han desarrollado un horizonte edafogenéticos, caracterizados por aportes aluviales no arenosos, depósitos de arena, régimen de saturación de agua y con pendientes pronunciadas asociadas a los mecanismos erosivos.

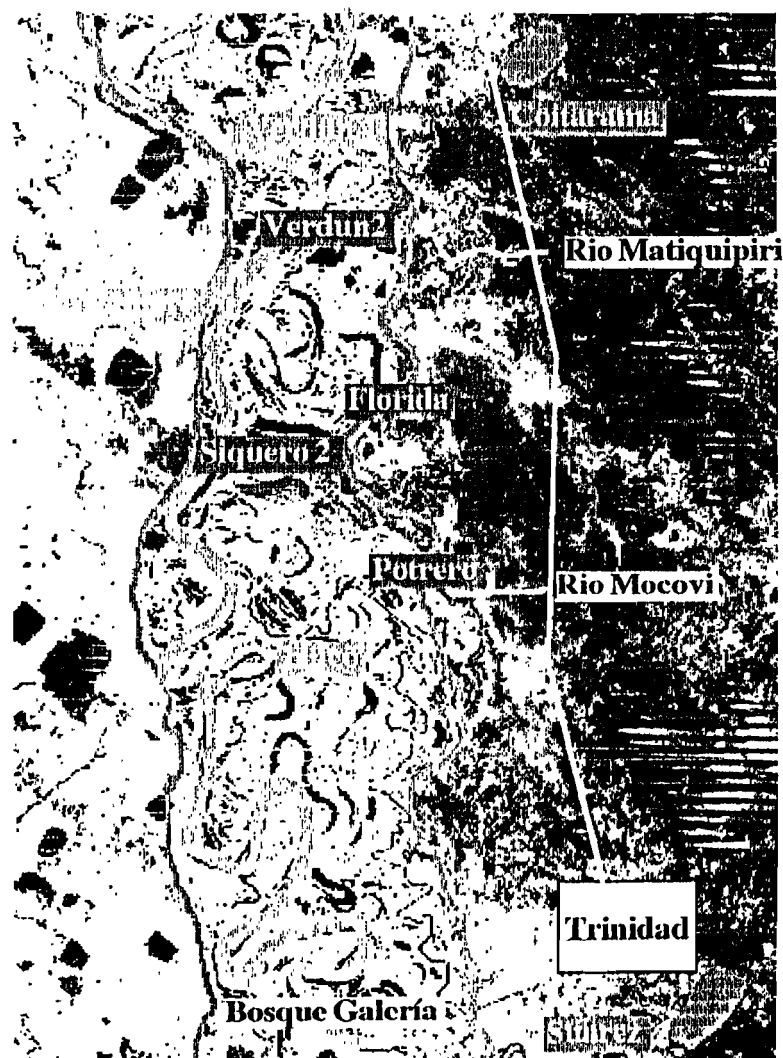


Figura 3. Mapa de ubicación (cortesía Dr. Pouilly).

Las lagunas Suarez y Coitarama estan alejadas y aisladas del curso del río. Son lagunas aparentemente de origen antrópico, con influencia humana, rodeadas por “yomomos” y bosque en galería, sus orillas no presentan pendientes y se caracterizan por un nivel de agua estable en el tiempo. La laguna Coitarama presenta suelos tipo Aquept (formado por entisoles), caracterizados por aportes aluviales no arenosos, depósitos de arena, régimen de saturación de agua. La laguna Suarez suelos tipo Udafl (formado por ultisoles), caracterizados por su saturación con agua en alguna época del año, con carbono orgánico, con régimen de humedad.

Tabla II. Ubicación geográfica y características generales de las lagunas.

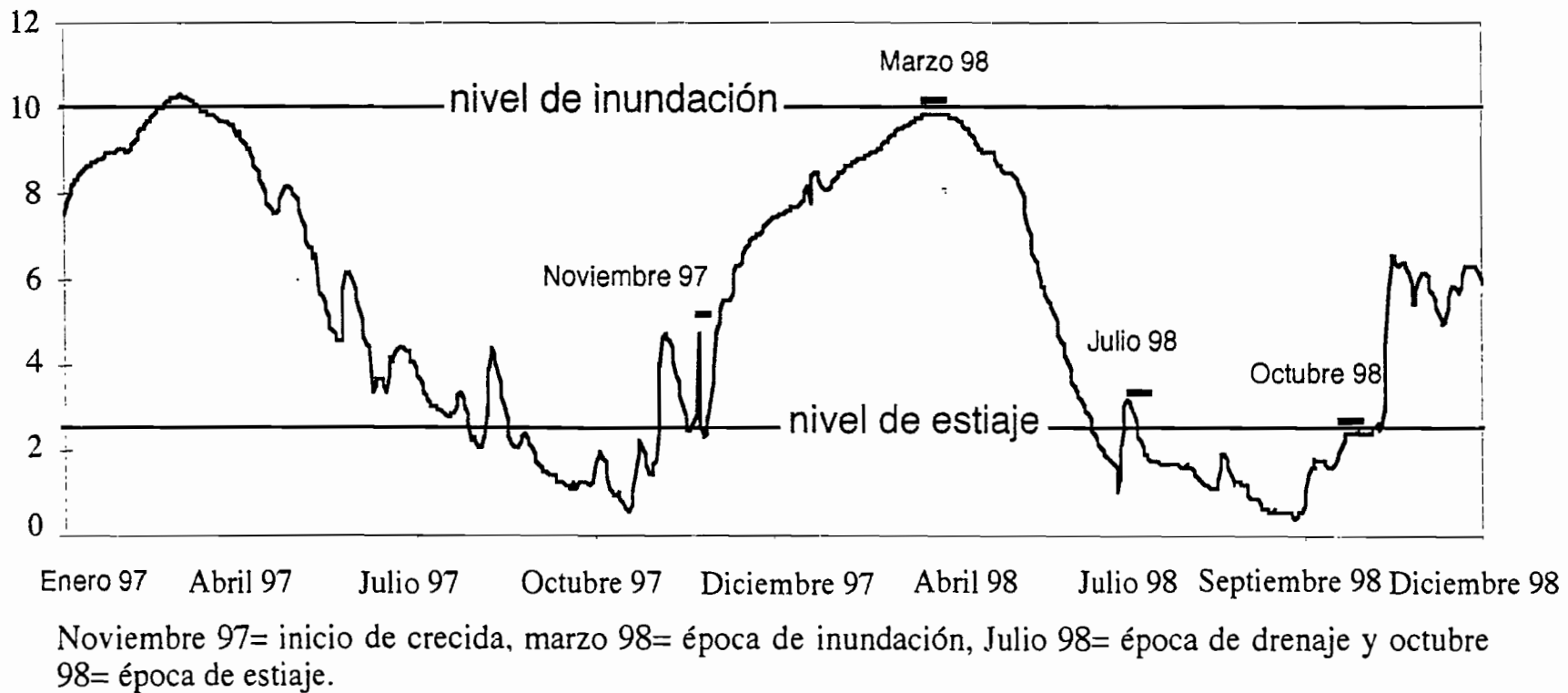
LAGUNA	COD.	LATITUD (S)	LONGITUD (W)	PROF. MIN.(m)	PROF. MAX.(m)	EDAD APROX.
Coitarama	C	14°30.23	64°51.49'	1.4	1.8	>100
Suarez	S	14°52.92	64°52.50'	1.1	1.5	>100
Florida	F	14°36.60'	64°55.95'	0.5	4.6	>100
Potrero	P	14°40.86'	64°56.46'	0.5	3.7	>100
Siquero II	S2	14°39.33'	64°59.96'	2.3	8.5	±20
Verdun II	V2	14°32.79'	64°55.27'	0.7	8.1	±20
Tiico	T	14°43.26'	65°00.79'	6.1	17	±10
Verdun I	V1	14°32.20'	64°55.86'	4.7	11.7	±10

4.2. Diseño de muestreo.

El material para el estudio fue colectado en los meses de noviembre del 97, marzo, julio y octubre del 98 con las siguientes características (Figura 4).

- Noviembre corresponde al inicio de la época de lluvias con una precipitación pluvial de 325.4 mm, temperatura promedio 27.8 °C y una humedad relativa de 74%.
- Marzo corresponde a la época de inundación caracterizada por una precipitación pluvial para ese año de 365.6 mm, temperatura promedio 26.8 °C y una humedad relativa de 86%.
- Julio corresponde a una fase intermedia o de drenaje, con temperaturas promedio 24.8 y una humedad relativa de 64 %, sin precipitación.

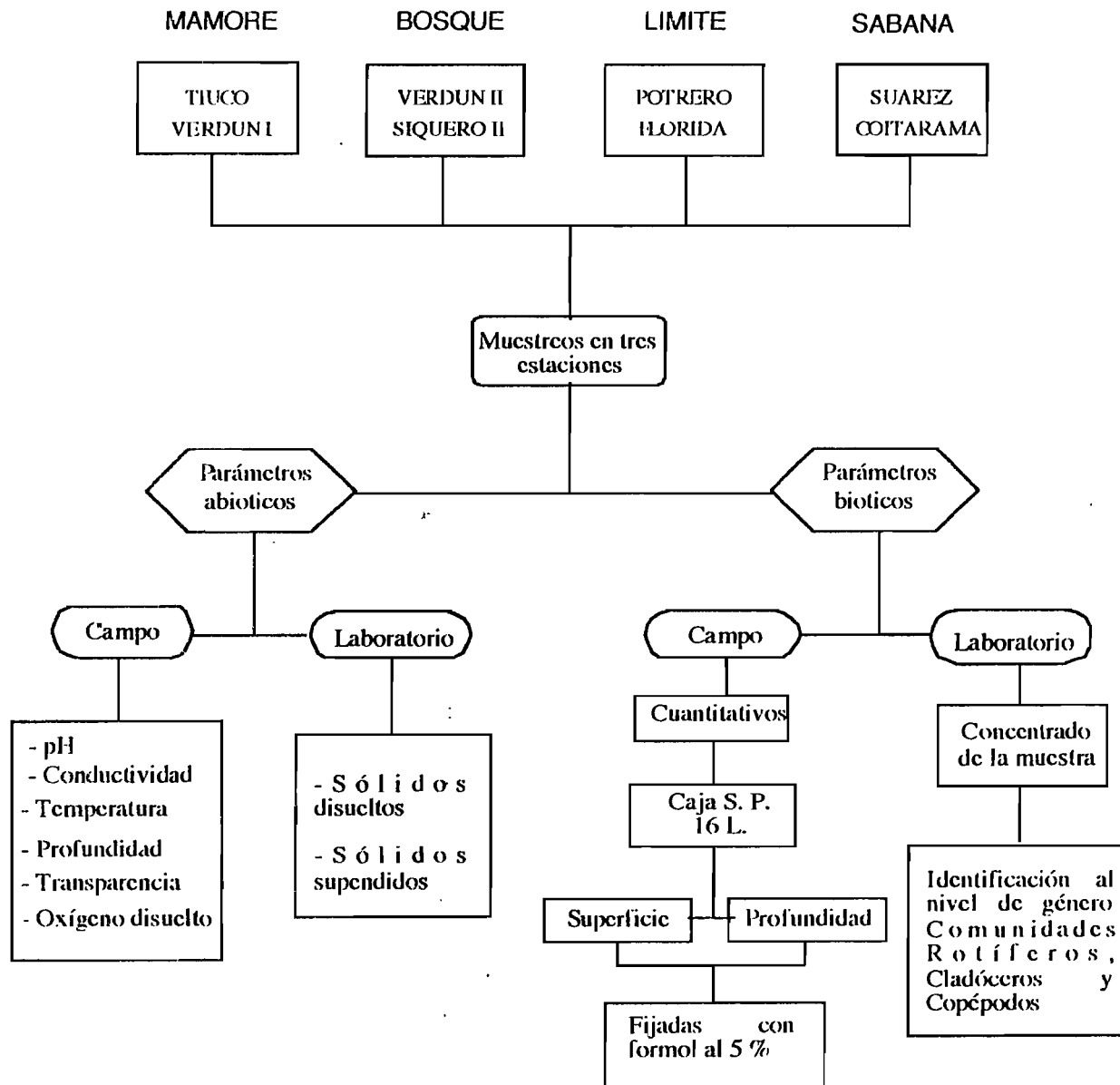
Figura 4. Nivel de agua del río Mamoré en el Puerto Varador. Promedio mensual y ubicación de las (m.) fechas de muestreo dentro del ciclo hidrológico (1997-1998).



- Octubre que corresponde a la época seca o de estiaje con poca precipitación pluvial de 119.1, temperatura promedio 26.5 y una humedad relativa 72%.

Tres estaciones se definieron para la toma de muestras que corresponden a muestreos realizados durante todo el día (mañana, medio día y al final de la tarde) para la físico-química y la biología en cada una de las lagunas. Estas estaciones fueron localizadas por un GPS (Garmin 12) permitiendo un muestreo temporal con una buena precisión (± 10 m.). Fueron elegidas aleatoriamente bajo dos principales consideraciones: la distribución de las comunidades en un medio es heterogénea y emplear el mismo esfuerzo de captura en cada laguna, aunque varíe su morfología.

4.2.1. Protocolo



4.3. Parámetros físico - químicos

Seis parámetros físico-químicos fueron medidos in situ, (Tabla III), por cada estación y en cada laguna: pH, conductividad, oxígeno disuelto, transparencia, temperatura y profundidad. Para los parámetros complementarios, sólidos disueltos y sólidos suspendidos, las muestras de agua fueron tomadas en el campo y debidamente preservadas, para ser analizadas por el laboratorio de Calidad Ambiental de la UMSA-IE.

Cuando las profundidades superaban los 5 metros se tomaron medidas de temperatura y de conductividad cada metro.

Tabla III. Parámetros físico químicos, métodos de muestreo y análisis.

Parámetro	Código	Unidad	Método de análisis
pH	pH	pH	Colorimétrico
Conductividad	Cond.	$\mu\text{S}/\text{cm}$	Conductímetro (equipo portátil WTW LF 31)
Temperatura	T	$^{\circ}\text{C}$	Sensor de temperatura (equipo portátil WTW)
Oxígeno disuelto	ODS	mg/l.	Método Winkler
Transparencia	Transp	cm.	Disco Secchi
Sólidos disueltos	SD	mg/l.	EPA. 160.1 O Standard Methods 2340 – C
Sólidos suspendidos	SUSP	mg/l.	EPA. 160.2 O Standard Methods 2540 – E
Profundidad	Prof.	m.	Cuerda graduada

4.4. Parámetros Biológicos

Se tomaron muestras cuantitativas por medio de una caja de Schindler–Patalas con un volumen de 16 litros de agua filtrada a través de una malla de 50 micras. Es un método de diseño mixto entre un cilindro colector y una red. Presenta varias ventajas entre las cuales están: su mayor capacidad en el volumen y una disminución de las turbulencias, al ingresar el agua, puesto que las dos tapas se levantan empujadas por el agua. La carencia de color es otra ventaja al ser los colores detectados, principalmente por los copépodos. Su abertura y su rapidez en el mecanismo de cierre permiten mayor eficiencia en la captura de organismos que tienden a escapar. Según Infante (1988) su eficiencia es mayor que la de otros métodos, incluso comparable a la red de Clarke-Bumpus.

El filtrado de la muestra debe ser cuidadoso, se debe lavar varias veces tanto la caja como la malla para asegurar que no se queden organismos en las mismas. Posteriormente se las filtró y concentró en frascos de 100 ml., se etiqueta y se fija con formol glicerinado al 5%.

Considerando que son ambientes tropicales caracterizados por tener un hipolimnion anóxico hasta donde migra el zooplancton y también tomando en cuenta los parámetros físico-químicos, se tomaron dos replicas en aguas de superficie a la mitad de la columna de agua cuando las profundidades eran menores o iguales a cinco metros y a un cuarto para profundidades mayores a cinco metros.

Se separaron los cladóceros y los copépodos de los rotíferos y se siguieron tres métodos distintos para cada comunidad. La identificación y el conteo se realizó en un estereomicroscopio WILDM8, con un aumento de 180x y un microscopio ZEISS con 800x de resolución. Para los rotíferos se procedió al conteo directo e identificación utilizando la cámara cerrada de Sedgwick-Rafter. Se identificaron al nivel de género por medio de comparación y descripciones de Koste (1972, 1978) y Pontin (1978). Para los cladóceros y los copépodos se realizaron microdisecciones en lactofenol al estereomicroscopio y tinciones con rosado de lignina y azul de metileno, principalmente de la región post abdominal en los primeros y apéndices y las quintas patas de individuos sexualmente maduros en los copépodos. Fueron observados utilizando el microscopio con aumentos de 40 X y 100 X cuando se requería. Una vez determinados los géneros, los conteos se realizaron en la cámara cerrada Sedgwick-Rafter. La identificación de los cladóceros se realizó mediante claves y descripciones de Amoros (1984), Paggi (1985) Smirnov (1974, 1992); Goulden (1968) y Elmoor (1997) y para los copépodos de Reid (1985), Santos *et al.* (1989), Ringuelet (1958), Dussart (1984, 1985), Maas (1993), Rocha & Tundisi (1976), Harding & Smith (1974) y Brandorff (1972). Cabe mencionar que las muestras de calanoides fueron enviadas al Instituto Nacional de Limnología (Argentina) donde fueron corroboradas y corregidas por el Dr. Paggi.

Sin embargo en general los copépodos y en particular los de ambientes de agua dulce han presentado dificultades en el ámbito taxonómico, por las diferencias en la nomenclatura, por colectas inadecuadas, por la naturaleza biológica y las variaciones morfológicas de los organismos (Nilssen, 1979 in Reid, 1995). En nuestro estudio se han presentado dificultades de identificación entre el género *Notodiaptomus* y *Diaptomus s. lat.*, en el primer caso corresponde a la especie *N. deitersi* y para *Diaptomus s. lat.* a la especie *N. santafesinus*, pero

dentro de este grupo se encontró un posible morfotipo, ambos fueron evaluados y contados de manera conjunta, por lo cual se decidió mantenerlos al nivel de género.

Para todos los casos se siguió las recomendaciones técnicas de Infante (1988), Reid (1999) y Maas (1993). Se elaboraron dibujos técnicos de las características diagnósticas y placas que actualmente están de colección de referencia en el laboratorio de Limnología de la UMSA.

Las muestras que contenían baja densidad de organismos fueron contadas en su totalidad, mientras que las muestras con gran densidad o con gran cantidad de partículas inorgánicas, fueron sometidas a un proceso de sub muestreo descrito en el Anexo 2. Las muestras de profundidad fueron evaluadas pero no consideradas parte del análisis; los resultados se presentan en el Anexo 3.

4.5. Análisis estadístico

Por una laguna y una fecha, se realizó para cada género, un promedio de densidad calculado a partir de las seis muestras disponibles (3 estaciones con 2 replicas). Un test de Monte-carlo (comparación de los datos observados a 100 simulaciones aleatorias) fue utilizado para comprobar que las densidades dentro de una misma laguna y por una misma fecha no son distribuidas de manera aleatoria (Anexo 4). Los rotíferos y cladóceros presentan datos de densidad muy heterogéneos, por lo cual es preferible trabajar con una transformación de los datos por el logaritmo. Entonces, los análisis cuantitativos se realizaron a partir de las densidades promedio para un litro transformadas al Logaritmo Néperiano ($D = \text{LN}(d+1)$), (Anexo 5 y 6). Se excluyeron los géneros (conocidos como "ruidos") que presentaban porcentajes menores o iguales al 2% y con baja ocurrencia en las lagunas durante las cuatro épocas.

4.5.1. Análisis cualitativo

La riqueza y la dominancia se utilizó para caracterizar y comparar globalmente las poblaciones. La riqueza es el número de géneros presentes, parte del reconocimiento de la presencia de un género sin tomar en cuenta su abundancia relativa. La dominancia fue considerada por los 5 géneros (para rotíferos y cladóceros) y por los 3 géneros (para copépodos) mas abundantes por tipos de lagunas (Mamoré: lagunas Tiuco y Verdun I, Bosque: lagunas Siquero y Verdun II,

Límite: lagunas Potrero y Florida, Sabana: lagunas Coitarama y Suarez) y para cada época de muestreo.

4.5.2. Análisis cuantitativo

La diversidad y la equitabilidad permitió también caracterizar de forma general las poblaciones pero incluyendo esa vez una dimensión cuantitativa.

- Índice de diversidad de Shannon (H') se basa en el número de géneros y en la abundancia proporcional de dichos géneros, con la siguiente formula: $H' = -\sum p_i \ln p_i$. Donde: H' es la diversidad, p_i es la abundancia relativa de los géneros dentro de la muestra, dividido entre el número total de individuos.
- Equitabilidad (E) es el cálculo que se da entre la relación de la diversidad encontrada y la diversidad esperada, varia de 0 a 1, es 0 cuando casi la totalidad de datos está concentrada sobre un género y es 1 cuando los géneros tienen la misma abundancia. La formula parte del cálculo realizado para el índice de Shannon: $E = H'/H_{\max}$. Donde $H_{\max} = \ln$ (número de género) (Barbault 1992).

4.5.3. Patrón de distribución espacio-temporal

Tanto para la físico-química como para la biología se ha aplicado un Análisis de Componentes Principales (ACP). Este método se utiliza para realizar un ordenamiento de las lagunas en base a sus características limnológicas (ACP de la físico-química) o en base a su composición poblacional (ACP de la biología), dando a conocer la relación entre las lagunas (en sus aspectos temporal y espacial) y los elementos (conjunto de variables físico-químicas o composición cuantitativa de los organismos) que influyen para diferenciar o agrupar a estas. Permite por lo tanto la estructuración de un conjunto de datos multivariados. Toma en cuenta variables que pueden ser muy heterogéneas o dispersas, proporcionando una interpretación global a través de una matriz de correlación, reduciendo el número de dimensiones (en dos o más ejes). Parte de una matriz estandarizada para evitar los cambios de escala a los que es sensible el método de componentes principales (Pla 1986). Se empleo el método por el programa estadístico ADE versión 4 (Thioulouse *et al.* 1997, en acceso libre sobre el internet: <http://biomserv.univ-lyon1.fr/ADE-4F.html>).

El análisis de varianza (ANOVA) ha sido utilizado para comparar la distribución de los diferentes géneros espacial y temporalmente, bajo la hipótesis: ¿Hay una distribución espacio temporal de en cuanto a la distribución de las taxa de el zooplancton?. La ANOVA se trabaja cuando hay más de tres medias muestrales y para contrarrestar la hipótesis de que todas las medias son iguales (homogeneidad). Se prueba por medio de un test estadístico donde si la hipótesis nula (H_0) es falsa (las medias no son iguales) cabe esperar que las varianzas sean mayores y más pronunciadas cuanto mayor sea la discrepancia entre las medias. En caso contrario, podemos aceptar la hipótesis (H_0) y reservarnos la decisión de dejar pendiente para posteriores análisis (Spiegel *et al.* 1991).

Además, se ha utilizado el método de clasificación jerárquica (o "cluster") como medida de distancia global entre las diferentes lagunas caracterizadas por su composición poblacional. Las muestras estudiadas fueron comparadas a partir de la tabla de densidades transformadas al logaritmo. Los resultados fueron expresados en un dendrograma establecido por medio de la técnica de agrupamiento conocida como método de ligamento aritmético UGPM. El análisis fue realizado mediante el programa SYSTAT.

4.5.5. Influencia de los parámetros físico químicos

Un método directo utilizado por muchos ecólogos para el análisis de datos multivariantes es la Correlación Canónica (CCA, Ter Braak 1986, 1988 *in* Edds, 1993), permite para nuestro estudio realizar un análisis global del efecto de las variables físico-químicas sobre las especies. Este método, como todo los métodos de análisis multivariantes, calcula las combinaciones lineales de las variables ambientales que explican de la mejor forma posible la variabilidad en las densidades de los organismos. El método calcula la correlación entre las coordenadas de las lagunas calculadas en base a las combinaciones lineales sobre las variables físico-químicas y calculadas en base a las combinaciones lineales de las densidades de organismos. El programa utilizado, CANOCO, tiene la ventaja de equilibrar los datos dando el mismo peso a las especies abundantes y raras. Este programa prueba las significaciones estadísticas de la ordenación y de la correlación mediante un test de permutaciones aleatorias de los datos (test de Monte Carlo).

El coeficiente de correlación de Pearson ha sido utilizado para interpretar las variaciones de densidad de los organismos en función a la físico-química. Se inició el procesamiento de datos trabajando al nivel de familia para tener una visión global del comportamiento de los grupos

(rotíferos, cladóceros y copépodos) con relación a la físico-química. Los datos utilizados en este análisis corresponden a la densidad de individuos para un litro transformado por el Logaritmo, excépto en el caso de los copépodos. Se presentan dos tipos de tablas: las matrices de correlación y las tablas de probabilidades asociadas al coeficiente de Pearson. Como ejemplo, en algunos casos la densidad de los individuos y su relación con los parámetros físico-químicos fueron graficados. En estos casos se determinó también la línea de regresión lineal entre la variable dependiente (densidad de organismos) y explicativa (parámetro físico-químico). Este método se interpreta por medio de un diagrama de dispersión, el cual muestra la localización de los puntos sobre el sistema rectangular de coordenadas, denominándola lineal cuando la dispersión de los puntos parecen estar en una recta (Spiegel *et al.* 1991). Se trabajó con el programa SYSTAT (Wilkinson, 1992).

V. RESULTADOS

5.1. Caracterización de la calidad del agua

Se consideraron un total de 8 parámetros físico químicos (Tabla IV). Se aprecian particularidades de la físico-química especialmente a lo largo del ciclo hidrológico, según las siguientes consideraciones:

La temperatura en inicio de crecida y en época de drenaje presenta un rango de variación más amplio (8 a 9.6 °C), mientras que en las otras épocas la temperatura es más estable (3 a 4 °C). En cuanto a la profundidad, evidentemente todas las lagunas la incrementan en época de inundación. Sin embargo el incremento no es igual en todos los casos: las lagunas de sabana se mantienen más constantes mientras las lagunas de bosque y del límite incrementan su profundidad desde valores de 0.5 m. a más de cuatro metros. Estas últimas lagunas también presentan una mayor variabilidad en las diferentes épocas para el pH, con los valores más bajos para la laguna Florida. Un efecto contrario se da después de la inundación en las lagunas del Mamoré y en las de bosque que registran pH más estables y neutros. Las lagunas de sabana en cambio se mantienen estables durante el ciclo tanto para el pH como para la conductividad. Presentando por este último parámetro los valores más bajos (15 a 23 $\mu\text{S}/\text{cm}$) mientras las lagunas cerca al Mamoré presentan valores más variables y más altos (72.5 a 268.3 $\mu\text{S}/\text{cm}$).

A partir de la tabla de los parámetros físico-químicos se realiza una ACP normalizada. En el gráfico de los valores propios se nota que eje F1 con un 35.9% de explicación y el eje F2 con 22.4% de explicación en la construcción del mapa factorial (Figura 5A). En el círculo de correlación (Figura 5B), las variables que conforman el eje F1 son la transparencia, profundidad, conductividad y el pH en el lado positivo y los sólidos suspendidos en el lado negativo. El eje F2 está conformado por la temperatura en el lado positivo y por el oxígeno disuelto y los sólidos disueltos en el negativo.

Tabla IV. Valores de ocho parámetros de físico-química por ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré y cuatro épocas de muestreo

Laguna	Temperatura °C	Profundidad m.	Oxígeno disuelto mg/L.	Transparenci a cm.	pH	Conductividad mS/cm.	Sól. suspendi dos mg/L.	Sól. disueltos mg/L.
CN	29.9	1.4	11.17	15.0	6.7	16.0	140	165
SN	30.7	1.2	9.04	10.0	6.7	23.0	30	250
FN	25.3	0.5	6.49	8.0	5.6	113.0	146	130
PN	29.2	0.5	13.10	3.7	6.1	65.7	315	205
S2N	33.4	2.8	7.46	55.0	6.8	214.7	24	138
V2N	28.0	1.0	7.63	31.7	6.0	188.0	20	145
TN	32.5	8.3	8.22	65.0	7.3	205.0	22	139
V1N	29.8	5.3	5.96	50.0	7.1	151.5	42	100
CM	31.1	1.8	8.20	35.7	6.7	18.2	82	52
SM	30.5	1.5	6.64	49.0	6.4	15.6	59	27
FM	27.9	4.6	2.60	68.0	6.6	75.7	51	86
PM	29.2	3.7	1.43	76.0	6.8	60.0	209	81
S2M	28.1	8.5	1.85	58.5	6.5	75.6	14	70
V2M	28.3	8.1	0.41	80.0	6.4	67.2	75	76
TM	28.9	17.0	5.98	41.3	6.8	85.3	59	74
V1M	28.2	11.7	1.48	85.0	6.4	72.5	15	72
CJ	26.7	1.5	6.41	43.3	6.6	16.0	48	66
SJ	27.8	1.3	7.27	23.3	6.7	15.7	86	63
FJ	20.3	0.6	7.17	8.3	5.4	106.7	772	115
PJ	19.4	0.4	7.77	7.0	5.7	39.3	503	88
S2J	29.0	4.7	4.48	25.0	7.0	66.3	112	83
V2J	28.6	1.2	6.02	24.0	7.2	104.7	81	98
TJ	24.6	8.3	6.00	68.3	7.2	159.7	37	127
V1J	27.9	6.5	7.54	48.3	7.2	111.0	40	104
CO	29.3	1.5	1.71	27.3	6.8	17.8	65	197
SO	32.9	1.1	7.53	10.0	6.8	19.1	117	167
FO	31.6	0.8	1.23	8.3	5.5	72.7	15	92
PO	32.0	0.6	4.52	8.8	6.0	54.7	15	106
S2O	29.4	2.3	4.34	9.7	6.9	96.6	29	218
V2O	26.7	0.7	4.79	14.7	6.1	42.4	66	113
TO	28.4	6.1	5.79	48.7	7.4	268.3	120	164
V1O	30.3	4.7	4.45	22.7	6.9	102.9	147	69
MAX	33.4	17.0	13.1	85.0	7.4	268.3	772.0	250.0
MIN	19.4	0.4	0.4	3.7	5.4	15.6	14.0	27.0
PROM	28.6	3.7	5.8	35.3	6.6	85.7	111.1	116.9

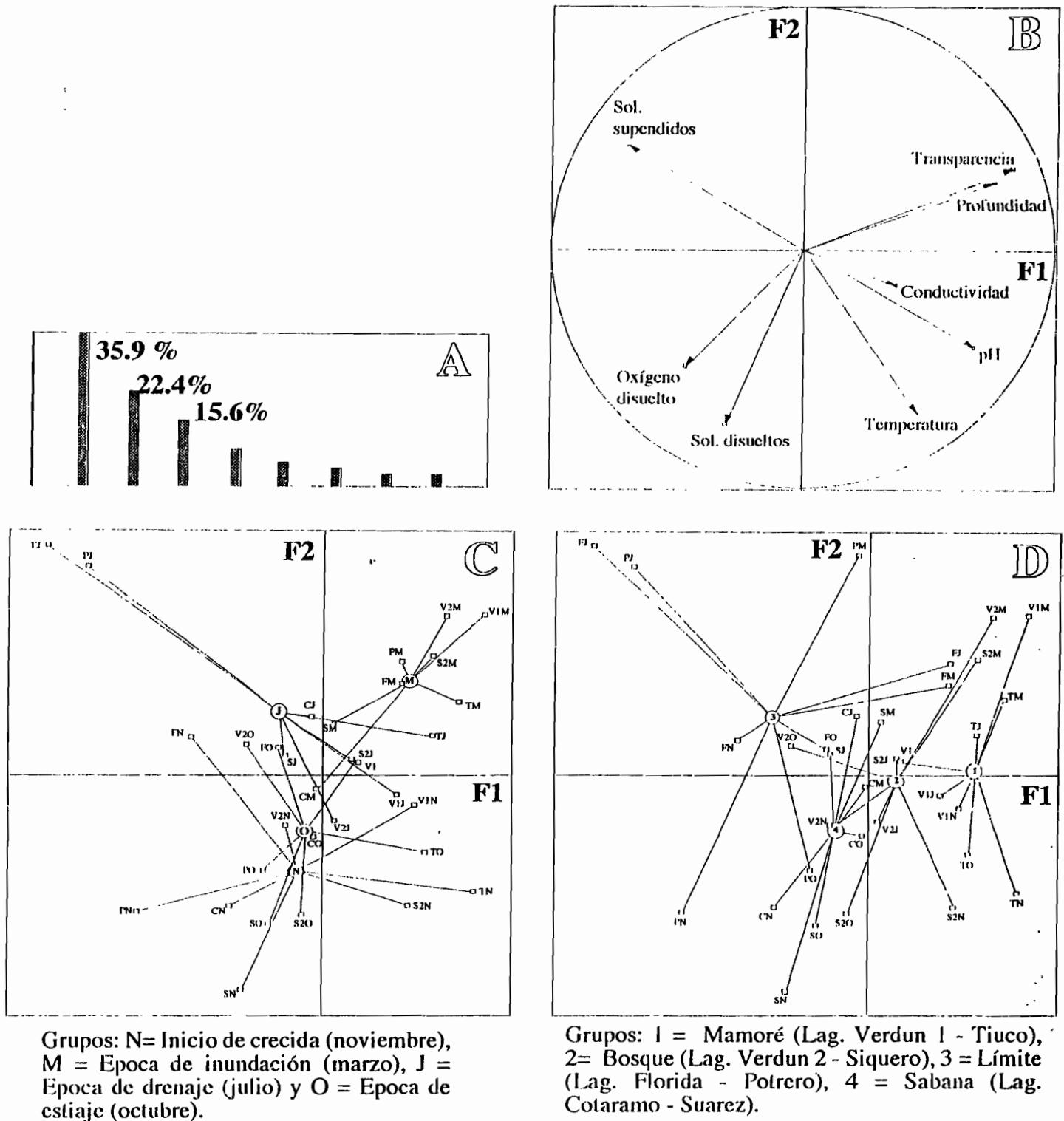


Figura 5. ACP de ocho parámetros de físico química de ocho lagunas de la zona del Mamoré central y por cuatro épocas de muestreo. A- Gráfica de los valores propios. B - Círculo de correlación. C - Mapa factorial de las lagunas agrupadas por épocas (efecto temporal). D - Mapa factorial de las lagunas agrupadas por ubicación (efecto espacial). De los códigos los dos primeros caracteres corresponden a las lagunas: T= Tiuco, V1= Verdun I, S2= Siquero, V2= Verdun II, P= Potrero, F= Florida, S= Suarez y C= Cotaramo. El tercer carácter corresponde a la época: N= noviembre, M= marzo, J= Julio y O= Octubre.

5.1.1. Interpretación de la carta factorial temporal y espacial

El eje F1 está ordenado por lo espacial bajo el gradiente de distancia al Mamoré, situando a la derecha las lagunas cercanas al Mamoré y de bosque y a la izquierda las de sabana y límite. El eje F2 está explicado por lo temporal, con las épocas de inicio de crecida y época de estiaje en la parte inferior izquierdo, con la época de drenaje superior izquierdo y época de inundación superior derecho.

Las épocas de inicio de la crecida (noviembre), época de estiaje (octubre) son más estables y con poca variación. En época de inundación (marzo) hay una variación y amplitud pero no tan marcada como para la época de drenaje (Julio). Las lagunas del límite y las de sabana se encuentran agrupadas por el oxígeno disuelto y por los sólidos disueltos. En época de drenaje las lagunas del límite presentan los valores más altos de sólidos suspendidos y las lagunas cercanas al Mamoré presentan valores altos de conductividad, pH y temperatura. En época de inundación hay una variación marcada: las lagunas cercanas al Mamoré se agrupan y se oponen a las lagunas alejadas por sus valores altos de transparencia y de profundidad.

Finalmente podemos indicar que si hay una variación espacio-temporal donde las lagunas del Mamoré y las lagunas de bosque presentan casi la misma estructura, seguidas por las lagunas de la sabana, quedando más independientes y con características propias las lagunas del límite, en especial la laguna Potrero (Figura 5C y D).

5.2. Estructura cualitativa de las comunidades.

La clasificación taxonómica de las comunidades da un total de 19 géneros de rotíferos agrupados en 9 familias, 11 géneros de cladóceros agrupados en 6 familias y finalmente 9 géneros (dos géneros parásitos) de copépodos agrupados en una familia para Calanoida, dos familias para Cyclopoida y dos familias para Poecilostomatoida (Tabla V). Los dos géneros parásitos no fueron considerados para el análisis posterior.

Tabla V. Lista sistemática de los géneros de zooplancton encontrados en ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré.

Grupo	Orden	Familia	Género	Grupo	Orden	Familia	Género
Rotífera	Bdelloidea	Philodinidae	<i>Rotaria</i>	Cladóceras	Ctenopoda	Sididae	<i>Diaphanosoma</i>
Rotífera	Monogononta	Asplanchnidae	<i>Asplanchna</i> <i>Asplanchnopus</i>		Anamopoda	Chydoridae	<i>Alona</i> <i>Alonella</i> <i>Euryalona</i>
		Brachionidae	<i>Brachionus</i> <i>Keratella</i> <i>Lepadella</i> <i>Notolca</i> <i>Platyas</i>			Bosminidae	<i>Bosmina</i> <i>Bosminopsis</i>
		Gastropodidae	<i>Ascomorpha</i> <i>Gastropus</i>			Daphniidae	<i>Ceriodaphnia</i> <i>Daphnia</i>
		Lecanidae	<i>Lecane</i>			Macrothricidae	<i>Iliocryptus</i> <i>Macrothrix</i>
		Notomatidae	<i>Cephadoella</i>			Moinidae	<i>Moina</i>
		Synchaetidae	<i>Polyarthra</i> <i>Synchaeta</i>	Copépoda	Calanoida	Diaptomidae	<i>Argyrodiaptomus</i> <i>Dactylodiptomus</i> <i>Diaptomus s. lat.</i> <i>Notodiptomus</i>
		Testudinellidae	<i>Filinia</i> <i>Hexarthra</i> <i>Testudinella</i>	Copépoda	Cyclopoida	Cyclopidae	<i>Mesocyclops</i> <i>Thermocyclops</i>
		Trichocercidae	<i>Trichocerca</i>			Oithonidae	<i>Oithona</i>
		Trichotridae	<i>Tricotria</i>	Copépoda	Poecilostomatoida	Vaigamidae	<i>Vaigamus</i>
					(parásitos)	Ergasilidae	<i>Acusicola</i>

5.2.1. Estadios naupliares y copépodos

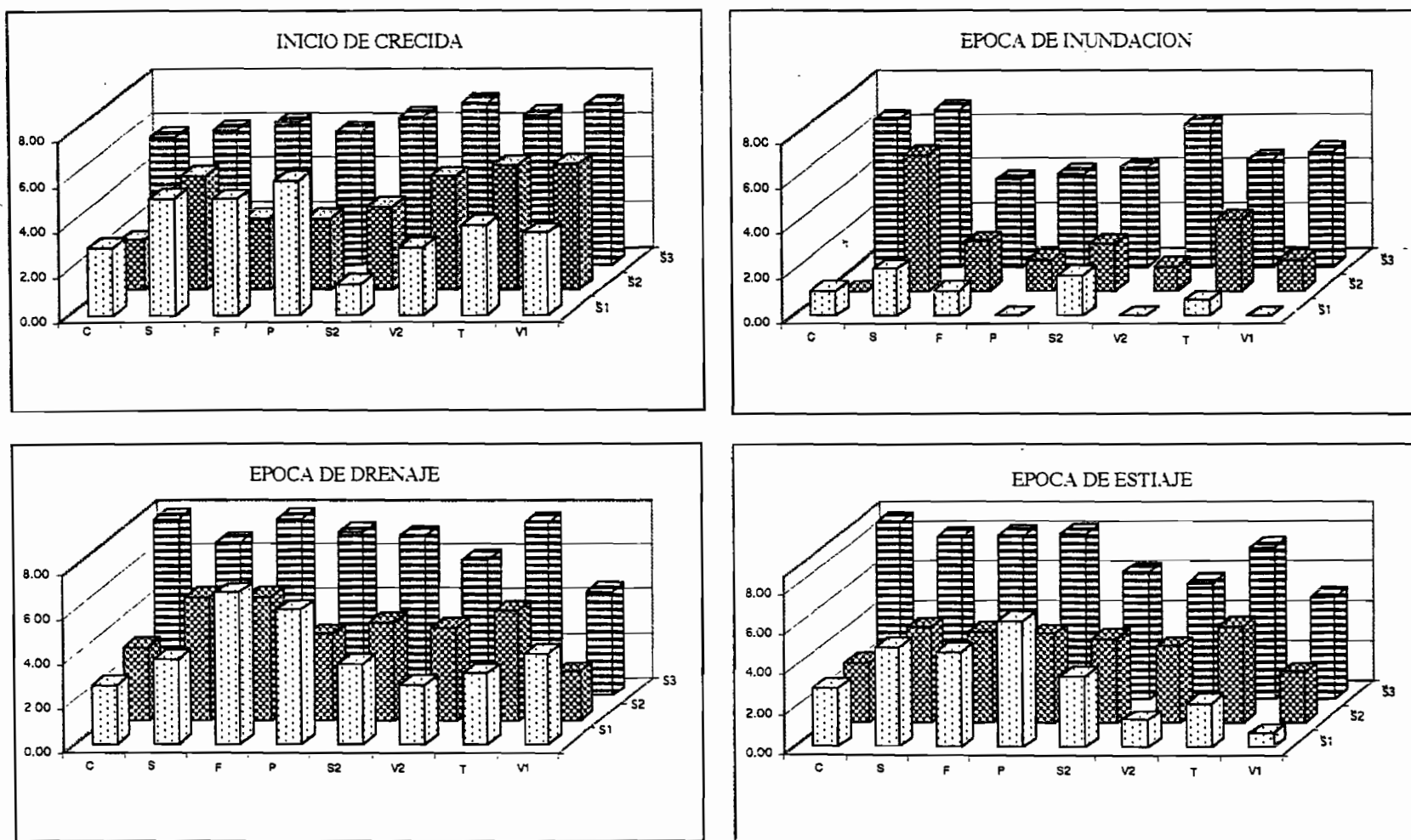
El comportamiento para las cuatro épocas de los estadios naupliares y juvenil de Cyclopoida y Calanoida (Figura 6), muestra de manera general que las densidades más bajas en todos las épocas corresponden a los cyclopoides, incrementándose para los calanoides y con mayores densidades para los estadios naupliares. Las épocas de menor densidad para los tres grupos corresponden al inicio de la crecida y a la época de inundación, claramente se aprecia el proceso de inundación y de bajada de las aguas por lo siguiente:

- Las lagunas cercanas al Mamoré presentan, en inicio de crecida, mayor densidad que las lagunas de límite y de sabana.
- Una vez el ingreso de las aguas provenientes de los Andes en las lagunas del Mamoré, del bosque y del límite, las densidades disminuyen drásticamente a diferencia de las lagunas de sabana que también disminuyen pero no tan fuertemente.
- Durante la época de drenaje el comportamiento de los grupos es variable correspondiendo a una etapa intermedia donde no hay un patrón muy claro de distribución.
- En la época de estiaje las lagunas alejadas del Mamoré son las que presentan mayores densidades y lo inverso para las cercanas.

5.2.2. Adultos

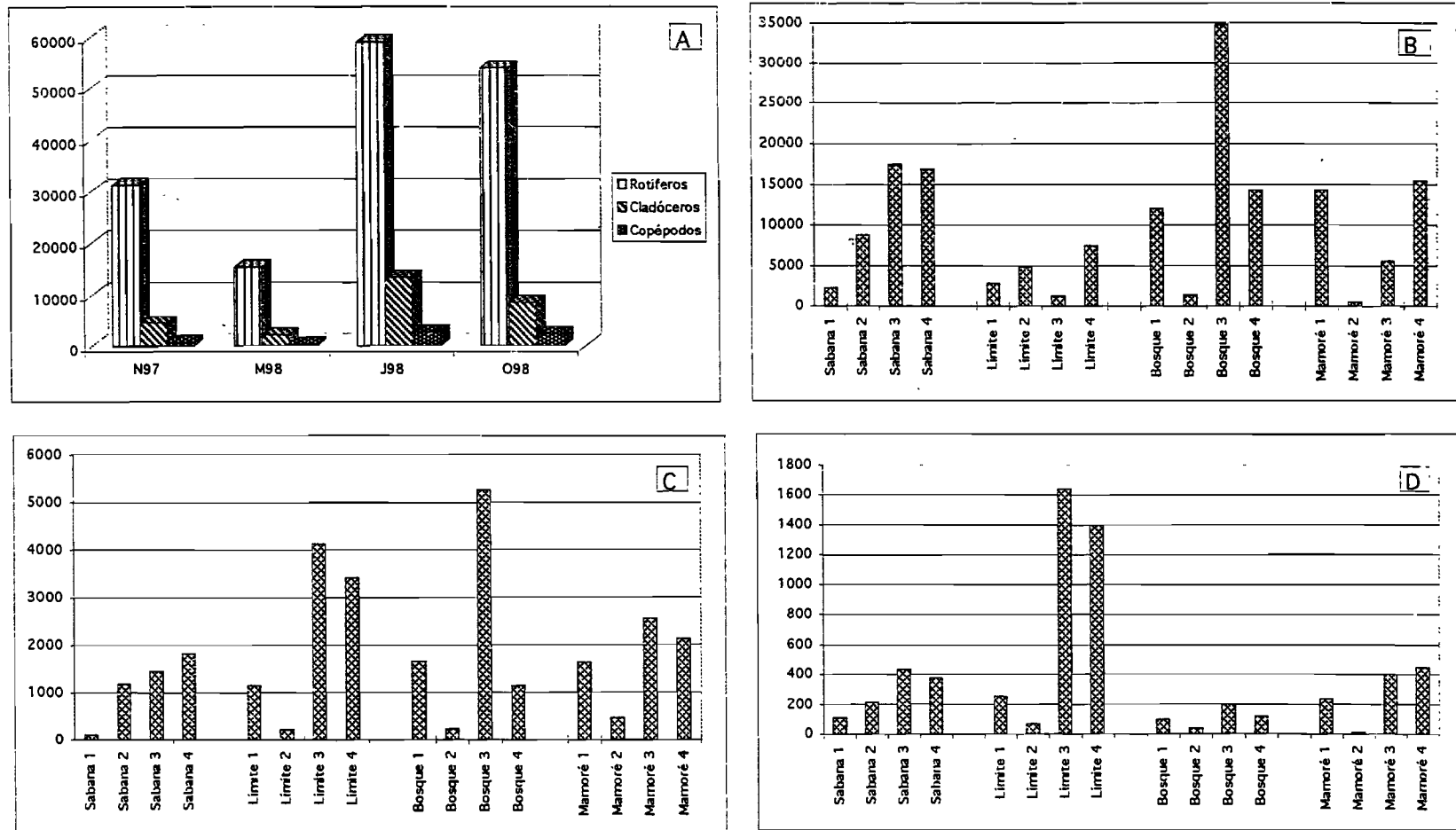
El comportamiento general de los rotíferos, cladóceros y copépodos en los diferentes tipos de lagunas y por las cuatro épocas, se puede apreciar en la Figura 7A: el grupo de los rotíferos en cuanto a número de individuos es cinco veces mayor que el de los cladóceros y veinte veces mayor que los copépodos. Se presenta un fenómeno similar al de los estadios de copépodos juveniles: las menores densidades por las tres comunidades corresponden a la época de inundación, también se hace evidente el efecto del ingreso de las aguas en las lagunas cercanas al Mamoré por la reducción significativa en las densidades; al contrario en las lagunas de límite y de sabana, las densidades se reducen pero no tan drásticamente (Figuras 7 B, C y D). La época de drenaje es muy variable según los diferentes ambientes y las comunidades. Por ejemplo, para los rotíferos son las lagunas de sabana y de bosque las que presentan mayores densidades. Lo contrario sucede para el grupo de los copépodos específicamente para las lagunas de límite. En los cladóceros las lagunas de límite y de bosque son las que presentan mayores densidades. En

Figura 6. Densidad (Ln) de estadios naupliares y copépodos de calanoides y cyclopoides en ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré central y por cuatro épocas de muestreo.



Codigos: S1= Copépodos de Calanoida, S2= Copépodos de Cyclopoida y S3= Nauplius - C= Coitaramo, S= Suarez, F= Florida, P= Potrero, S2= Siquero, V2= Verdun II, T= Tiuco y V1= Verdun I.

Figura 7. Densidad (Ln) de adultos de las tres comunidades de rotíferos, cladóceros y copépodos en ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré y por cuatro épocas de muestreo. A. densidad total de las tres comunidades B. Comunidad de rotíferos C. Comunidad de cladóceros D. Comunidad de copépodos



Códigos: 1= Inicio de crecida, 2= época de inundación, 3= época de drenaje y 4= época de estiaje- Sabana= Cotaramo y Suarez, Límite= Potrero y Florida, Bosque= Verdun II y Siquero y Mamoré= Verdun I y Tiuco.

época de estiaje la comunidad de rotíferos es más homogénea, la de los copépodos mantiene su heterogeneidad y finalmente en los cladóceros con una disminución de la densidad en las lagunas de bosque y las otras que se mantienen más estables.

En la Tabla VI se presenta los géneros dominantes de las tres comunidades al nivel espacial y temporal. Los géneros que se encuentran en la parte inferior de la línea divisoria son los que no se encuentran en una u otra laguna o si se encuentran sus porcentajes no son significativos.

Los rotíferos con los géneros *Keratella* y *Filinia* se encuentran dentro de los cinco más dominantes, para todas las épocas de muestreo aunque no en todas las lagunas. El género *Lecane* está entre los más dominantes excepto por las lagunas de sabana y solo para la época de inundación, en cambio son tres de los cinco géneros *Brachionus*, *Polyarthra* y *Keratella* los que se mantienen durante las cuatro épocas en las lagunas de sabana. Para las lagunas del Mamoré son los géneros *Keratella* y *Filinia* los que se mantienen a lo largo de las cuatro épocas. Las lagunas de límite y de bosque son muy variables entre las épocas y no hay géneros que se mantengan como dominantes. Finalmente para la época de estiaje exceptuando por el género *Keratella* cada grupo de laguna presenta otros géneros como dominantes.

En los cladóceros son los géneros *Moina* y *Diaphanosoma* que se encuentran entre los cinco dominantes por todas las épocas aunque no en todos los grupos de lagunas. Para época de drenaje se repite la misma composición faunística en todos los grupos de lagunas variando únicamente en el orden. Las lagunas de límite y bosque para inicio de crecida presentan solo tres géneros dominantes y las del Mamoré cuatro, en cambio las lagunas de sabana mantienen constante su composición durante las cuatro épocas cuatro de cinco géneros se encuentran siempre presentes *Bosmina*, *Daphnia*, *Moina* y *Diaphanosoma*. Las composiciones en el resto de los grupos son muy variables tanto en lo espacial como en lo temporal.

Los copépodos presentan una espacialidad claramente definida: para inicio de crecida las lagunas de bosque y del Mamoré presentan porcentajes elevados para el grupo de los cyclopoides, las de límite para el grupo de los calanoides. Aunque en las lagunas de sabana el mayor porcentaje corresponde a *Oithona* (Cyclopide), la amplitud de variación no es tan grande por el que le sigue *Diaptomus s lat.*, a diferencia del amplio margen que se da en las cercanas al Mamoré. El género *Thermocyclops* es dominante en todas las lagunas y por las cuatro épocas, en cambio el género *Dactylodiaptomus* está únicamente presente en las lagunas del Mamoré y de bosque y

Tabla VI. Géneros dominantes del zooplancton para cuatro épocas y por cuatro tipos de lagunas en la planicie de inundación del río Mamoré.

ROTIFEROS															
Sabana 1				Limite 1				Bosque 1				Mamore 1			
Ker	54.8	Fil	72.8	Pol	33.3	Fil	37.0	Ker	49.6	Fil	27.8	Rot	32.4	Rot	22.5
Pol	22.6	Pol	7.6	Fil	29.0	Bra	25.0	Bra	23.8	Rot	23.4	Lac	15.3	Fil	21.3
Tn	9.0	Asc	6.3	Bra	15.8	Ker	19.1	Fil	6.6	Tes	16.1	Fil	12.1	Ker	14.0
Bra	6.7	Ker	4.0	Tn	5.4	Pol	5.4	Pol	6.6	Gas	10.0	Ker	9.1	Lac	12.4
Fil	4.7	Asc	3.8	Asc	4.7	Tn	5.2	Tn	4.9	Lac	5.7	Tn	7.7	Tes	6.6
Asc	0.0	Tn	3.5	Asc	0.4	Asc	4.3	Rot	0.3	Ker	4.8	Gas	0.0	Tn	5.2
Asc	0.6	Bra	0.8	Ker	0.7	Asc	1.3	Tes	2.4	Bra	1.8	Tes	6.4	Pol	1.9
								Gas	1.3	Pol	3.6	Pol	2.2	Bra	4.1
								Lac	0.4	Tn	2.3	Bra	3.1		
Sabana 2				Limite 2				Bosque 2				Mamore 2			
Bra	51.2	Not	39.5	Bra	51.1	Ker	34.5	Bra	51.2	Not	39.5	Bra	51.1	Ker	34.5
Pol	13.8	Ker	30.0	Fil	13.4	Asc	27.4	Pol	13.8	Ker	30.0	Fil	13.4	Asc	27.4
Hex	12.8	Pol	25.8	Pol	11.4	Bra	16.1	Hex	12.8	Pol	25.8	Pol	11.4	Bra	16.1
Ker	12.5	Bra	2.4	Ker	7.9	Fil	8.5	Ker	12.5	Bra	2.4	Ker	7.9	Fil	8.5
Tn	4.6	Rot	1.3	Tn	4.6	Pol	2.3	Tn	4.6	Rot	1.3	Tn	4.6	Pol	2.3
Not	0.0	Hex	0.0	Not	0.0	Tn	2.2	Not	0.0	Hex	0.0	Tn	2.2		
Rot	1.1	Tn	0.0	Hex	4.5	Not	0.0	Rot	1.1	Tn	0.0	Hex	4.5	Not	0.0
		Fil	0.5	Rot	1.2	Rot	0.6			Fil	0.5	Rot	1.2	Rot	0.6
				Asc		Hex	1.8					Asc		Hex	1.8
Sabana 3				Limite 3				Bosque 3				Mamore 3			
Ker	63.9	Ker	49.8	Rot	41.4	Bra	52.9	Ker	63.9	Ker	49.8	Rot	41.4	Bra	52.9
Bra	32.0	Rot	27.5	Cep	25.7	Fil	24.7	Bra	32.0	Rot	27.5	Cep	25.7	Fil	24.7
Fil	1.2	Not	7.8	Ker	8.5	Ker	4.0	Fil	1.2	Not	7.8	Ker	8.5	Ker	4.0
Gas	0.8	Asc	4.0	Bra	5.3	Tn	2.9	Gas	0.8	Asc	4.0	Bra	5.3	Tn	2.9
Pol	0.7	Asl	3.8	Lep	4.5	Asc	2.6	Pol	0.7	Asl	3.8	Lep	4.5	Asc	2.6
Rot	0.3	Bra	1.7	Not	0.1	Cep	0.0	Rot	0.3	Bra	1.7	Not	0.1	Cep	0.0
Not	0.3	Fil	0.6	Asc	0.9	Lep	0.3	Not	0.3	Fil	0.6	Asc	0.9	Lep	0.3
Asc	0.4	Gas	2.8	Asl	0.2	Asc	1.7	Asc	0.4	Gas	2.8	Asl	0.2	Asc	1.7
Asl	0.1	Pol	1.2	Fil	3.8	Asl	1.4	Asl	0.1	Pol	1.2	Fil	3.8	Asl	1.4
Cep	0.0	Cep	0.0	Gas	0.0	Rot	2.4	Cep	0.0	Cep	0.0	Gas	0.0	Rot	2.4
Lep	0.0	Lep	0.0	Pol	2.6	Gas	0.3	Lep	0.0	Lep	0.0	Pol	2.6	Gas	0.3
Tn	0.1	Tn	0.1	Tn	1.3	Pol	2.4	Tn	0.1	Tn	0.1	Tn	1.3	Pol	2.4
Asc	0.0	Asc	0.0	Asc	0.5	Not	0.0	Asc	0.0	Asc	0.0	Asc	0.5	Not	0.0
Sabana 4				Limite 4				Bosque 4				Mamore 4			
Moi	39.0	Dia	91.7	Moi	47.4	Moi	96.2	Moi	39.0	Dia	91.7	Moi	47.4	Moi	96.2
Dap	21.0	Bos	4.5	Dia	37.9	Dia	2.1	Dap	21.0	Bos	4.5	Dia	37.9	Dia	2.1
Dia	14.8	Moi	3.0	Mac	6.3	Dap	1.2	Dia	14.8	Moi	3.0	Mac	6.3	Dap	1.2
Bom	12.8	Alo	0.6	Alo	3.7	Alo	0.6	Bom	12.8	Alo	0.6	Alo	3.7	Alo	0.6
Bos	12.4	Mac	0.1	Bos	3.6	Alo	0.0	Bos	12.4	Mac	0.1	Bos	3.6	Alo	0.0
Alo	0.0	Dap	0.0	Dap	0.6	Mac	0.0	Alo	0.0	Dap	0.0	Dap	0.6	Mac	0.0
Mac	0.0	Bom	0.0	Alo	0.5	Bos	0.0	Mac	0.0	Bom	0.0	Alo	0.5	Bos	0.0
Sabana 1				Limite 1				Bosque 1				Mamore 1			
Bos	29.9	Moi	77.7	Dia	51.3	Moi	93.3	Bos	29.9	Moi	77.7	Dia	51.3	Moi	93.3
Moi	20.6	Dia	14.8	Moi	48.3	Dia	5.4	Moi	20.6	Dia	14.8	Moi	48.3	Dia	5.4
Dia	18.6	Ilh	7.5	Bos	0.4	Dap	1.2	Dia	18.6	Ilh	7.5	Bos	0.4	Dap	1.2
Alo	15.5	Alo	0.0	Alo	0.0	Bos	0.1	Alo	15.5	Alo	0.0	Alo	0.0	Bos	0.1
Dap	15.5	Alo	0.0	Alo	0.0	Alo	0.0	Dap	15.5	Alo	0.0	Alo	0.0	Alo	0.0
Ilh	0.0	Dap	0.0	Ilh	0.0	Alo	0.0	Ilh	0.0	Dap	0.0	Ilh	0.0	Alo	0.0
Alo	0.0	Bos	0.0	Dap	0.0	Ilh	0.0	Alo	0.0	Bos	0.0	Dap	0.0	Ilh	0.0
Sabana 2				Limite 2				Bosque 2				Mamore 2			
Moi	56.0	Moi	52.1	Dia	37.6	Moi	60.9	Moi	56.0	Moi	52.1	Dia	37.6	Moi	60.9
Bos	24.1	Bos	25.3	Moi	27.6	Dia	19.1	Bos	24.1	Bos	25.3	Moi	27.6	Dia	19.1
Bom	13.5	Dia	12.4	Bos	26.2	Bos	12.8	Bom	13.5	Dia	12.4	Bos	26.2	Bos	12.8
Dap	3.9	Bom	7.8	Dap	3.6	Dap	7.2	Dap	3.9	Bom	7.8	Dap	3.6	Dap	7.2
Dia	2.5	Dap	2.3	Alo	1.8	Alo	0.0	Dia	2.5	Dap	2.3	Alo	1.8	Alo	0.0
Alo	0.0	Alo	0.0	Bom	0.0	Alo	0.0	Alo	0.0	Alo	0.0	Bom	0.0	Alo	0.0
Alo	0.0	Alo	0.0	Alo	0.0			Alo	0.0	Alo	0.0	Alo	0.0		
Sabana 3				Limite 3				Bosque 3				Mamore 3			
The	56.6	Arg	50.2	The	28.5	The	48.6	The	56.6	Arg	50.2	The	28.5	The	48.6
Mes	25.2	The	16.1	Noo	26.0	Oit	23.3	Mes	25.2	The	16.1	Noo	26.0	Oit	23.3
Oit	11.8	Dap	13.8	Oit	15.5	Mes	21.3	Oit	11.8	Dap	13.8	Oit	15.5	Mes	21.3
Noo	6.5	Oit	9.4	Dac	12.5	Dac	5.0	Noo	6.5	Oit	9.4	Dac	12.5	Dac	5.0
Arg	0.0	Dac	0.0	Arg	6.0	Noo	0.7	Arg	0.0	Dac	0.0	Arg	6.0	Noo	0.7
Dac	0.0	Noo	3.4	Dip	0.0	Arg	1.0	Dac	0.0	Noo	3.4	Dip	0.0	Arg	1.0
		Mes	7.1	Mes	11.5	Dip	0.0			Mes	7.1	Mes	11.5	Dip	0.0
Sabana 4				Limite 4				Bosque 4				Mamore 4			
Oit	43.6	Dip	49.3	Noo	32.5	The	43.7	Oit	43.6	Dip	49.3	Noo	32.5	The	43.7
The	27.3	Arg	23.8	The	26.5	Mes	30.9	The	27.3	Arg	23.8	The	26.5	Mes	30.9
Dip	18.2	The	12.6	Oit	24.8	Oit	17.7	Dip	18.2	The	12.6	Oit	24.8	Oit	17.7
Arg	10.2	Oit	6.8	Dip	11.1	Noo	7.2	Arg	10.2	Oit	6.8	Dip	11.1	Noo	7.2
Noo	0.8	Noo	3.6	Arg	0.0	Dap	0.4	Noo	0.8	Noo	3.6	Arg	0.0	Dap	0.4
Mes	0.0	Mes	3.9	Mes	3.9	Arg	0.0	Mes	0.0	Mes	3.9	Mes	3.9	Arg	0.0

codigos: 1 = Inicio de crecida, 2 = Epoca de inundación, 3 = Epoca de drenaje, 4 = Epoca de estiaje, Sabana = Coitaramo y Suarez, Limite = Potrero y Florida, Bosque = Verdun II y Siquero y Mamore = Verdun I y Tiuco.

sólo en dos épocas. Para época de inundación las lagunas de límite, solo tienen tres géneros de los cuatro dominantes y las de bosque sólo dos.

5.3. Densidad, riqueza y diversidad

Los datos de la Tabla VII muestran que durante la época de inicio de crecida (noviembre) las densidades son, de manera general, menores en las lagunas de límite y de sabana y contrariamente mayores en las lagunas cercanas al Mamoré. En época de inundación se da una clara reducción en las densidades de todas las lagunas, pero con un proceso inverso: registrándose las menores densidades en las lagunas cercanas al Mamoré y las mayores en las alejadas. Para época de drenaje no hay un patrón definido, más parece corresponder a una etapa intermedia. En cambio durante la época de estiaje la amplitud de variación que se da en época de drenaje se reduce, haciéndose relativamente más estable entre todas las lagunas.

De forma general las bajas riquezas corresponden al inicio de la época de crecida y de inundación y las mayores a época de drenaje y estiaje. Lo contrario sucede con la diversidad: el valor más alto registrado corresponde a la época de inundación y el menor a la época de estiaje. La laguna de sabana Coitarama es siempre la que menor riqueza presenta y son más bien las lagunas del Mamoré y las de bosque que sobresalen en las diferentes épocas por su mayor riqueza. Los valores de diversidad no siguen ningún patrón son muy variables para las diferentes épocas y en los diferentes tipos de lagunas.

5.4. Patrón de distribución espacio-temporal

La ACP's normalizadas de rotíferos, cladóceros y copépodos presenta las gráficas de los valores propios (Figura 8, 9 y 10A) con los porcentajes de explicación para el eje F1 y para el eje F2 de 52.5, 43.6 y 76.9 % respectivamente. Estos porcentajes corresponden a los ejes del círculo de correlación (Figura 8, 9 y 10B) que nos permite interpretar para los rotíferos y los copépodos un efecto de densidad positiva, explicado por los dos ejes F1 y F2 agrupando en la porción derecha e izquierda respectivamente, a la mayor cantidad de géneros, en cambio para los cladóceros los géneros se encuentran ampliamente distribuidos.

Tabla VII Densidad total, riqueza y diversidad de la comunidad de zooplancton en ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré.

	Noviembre			Marzo			Julio			Octubre		
Laguna	Densidad	Riqueza	Diversidad	Densidad	Riqueza	Diversidad	Densidad	Riqueza	Diversidad	Densidad	Riqueza	Diversidad
Coitarama	1355	13	0.60	5585	15	0.45	16206	13	0.60	7142	18	0.36
Suarez	1089	16	0.53	4491	18	0.82	3167	24	0.78	11875	22	0.35
Florida	3771	12	0.60	1095	16	0.81	5562	19	0.58	6027	22	0.56
Potrero	437	10	0.78	3980	21	0.67	1467	16	0.69	6152	22	0.65
Siquero	3609	14	0.60	609	18	0.90	10034	22	0.72	4242	25	0.72
Verdun 2	10061	17	0.69	1019	21	0.68	30216	22	0.53	11295	23	0.52
Tiuco	5464	17	0.73	463	18	0.60	4489	18	0.66	12196	24	0.57
Verdun 1	10628	16	0.59	495	17	0.87	3963	25	0.70	5847	22	0.54
Promedio	4552	14	0.64	2217	18	0.73	9388	20	0.66	8097	22	0.53

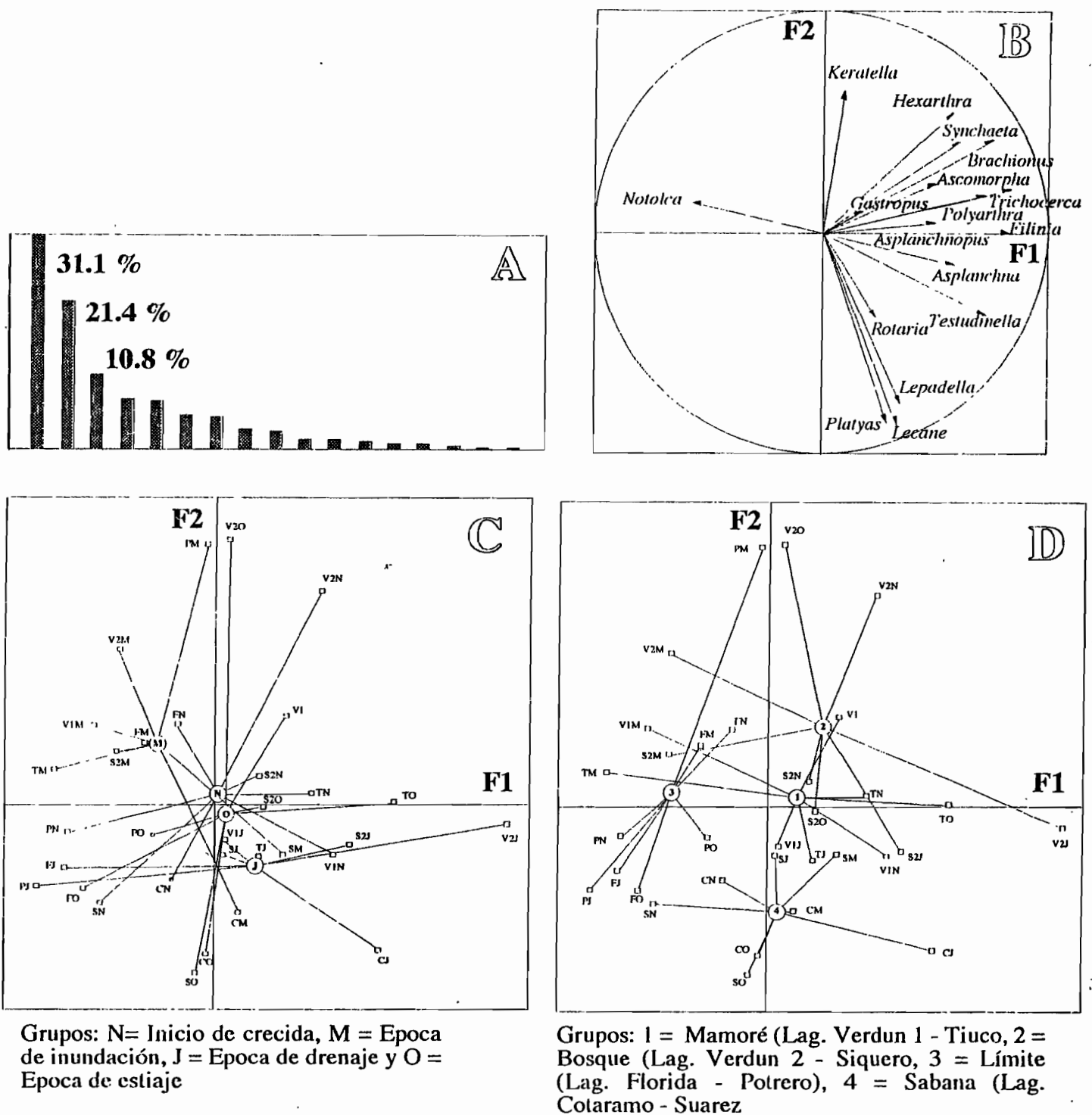


Figura 8. ACP normalizada de las densidades ($\ln(X+1)$) de 17 géneros de rotíferos. A - Gráfica de los valores propios. B - Círculo de correlación. C - Mapa factorial de 32 lagunas agrupadas por cuatro épocas. D - Mapa factorial de 32 lagunas agrupadas en cuatro tipos de ambientes. De los códigos los dos primeros caracteres corresponden a las lagunas: T= Tiuco, V1= Verdun I, S2= Siquero, V2= Verdun II, P= Potrero, F= Florida, S= Suarez y C= Coitaramo. El tercer carácter corresponde a la época: N= noviembre, M= marzo, J= Julio y O= Octubre.

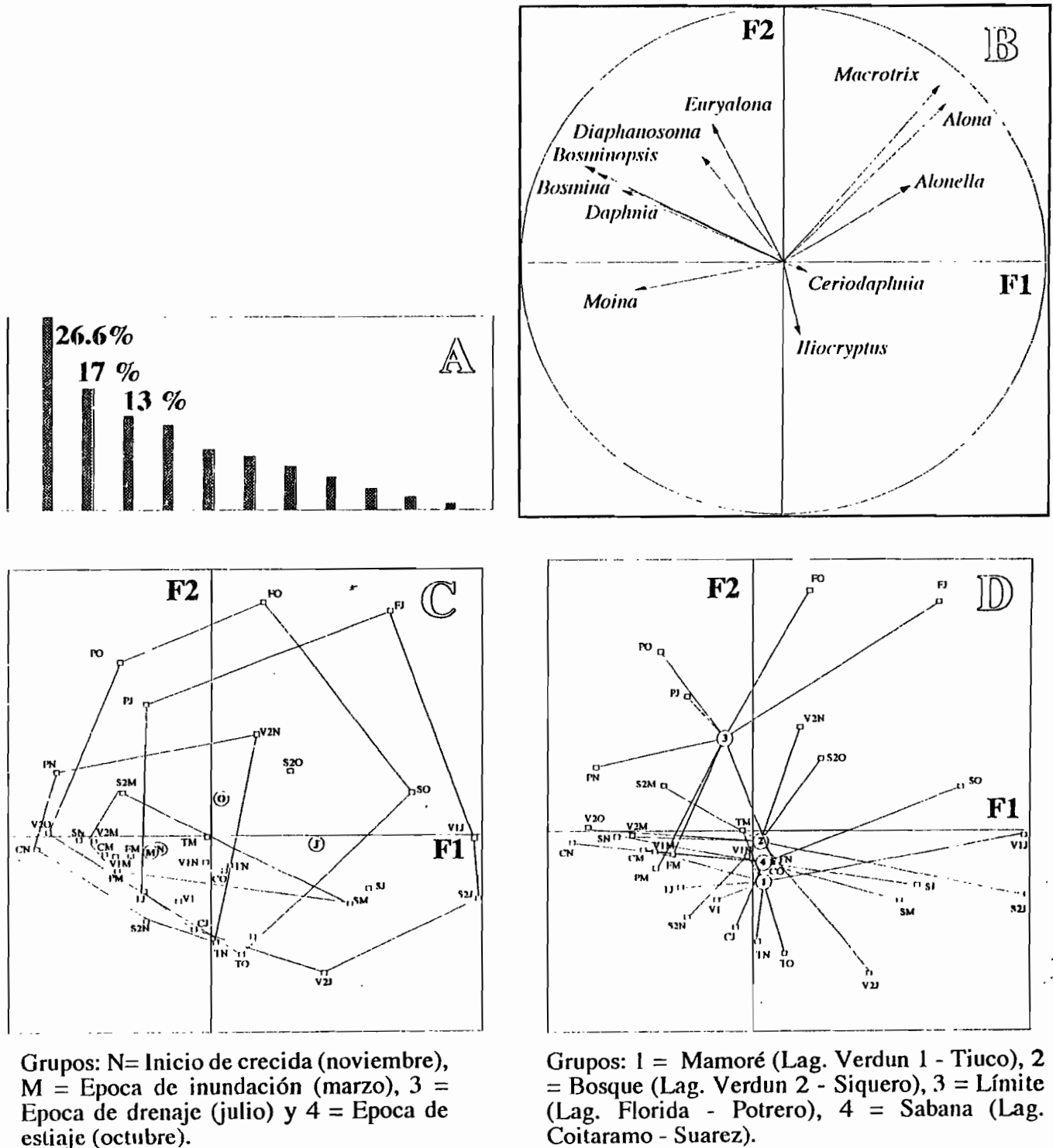
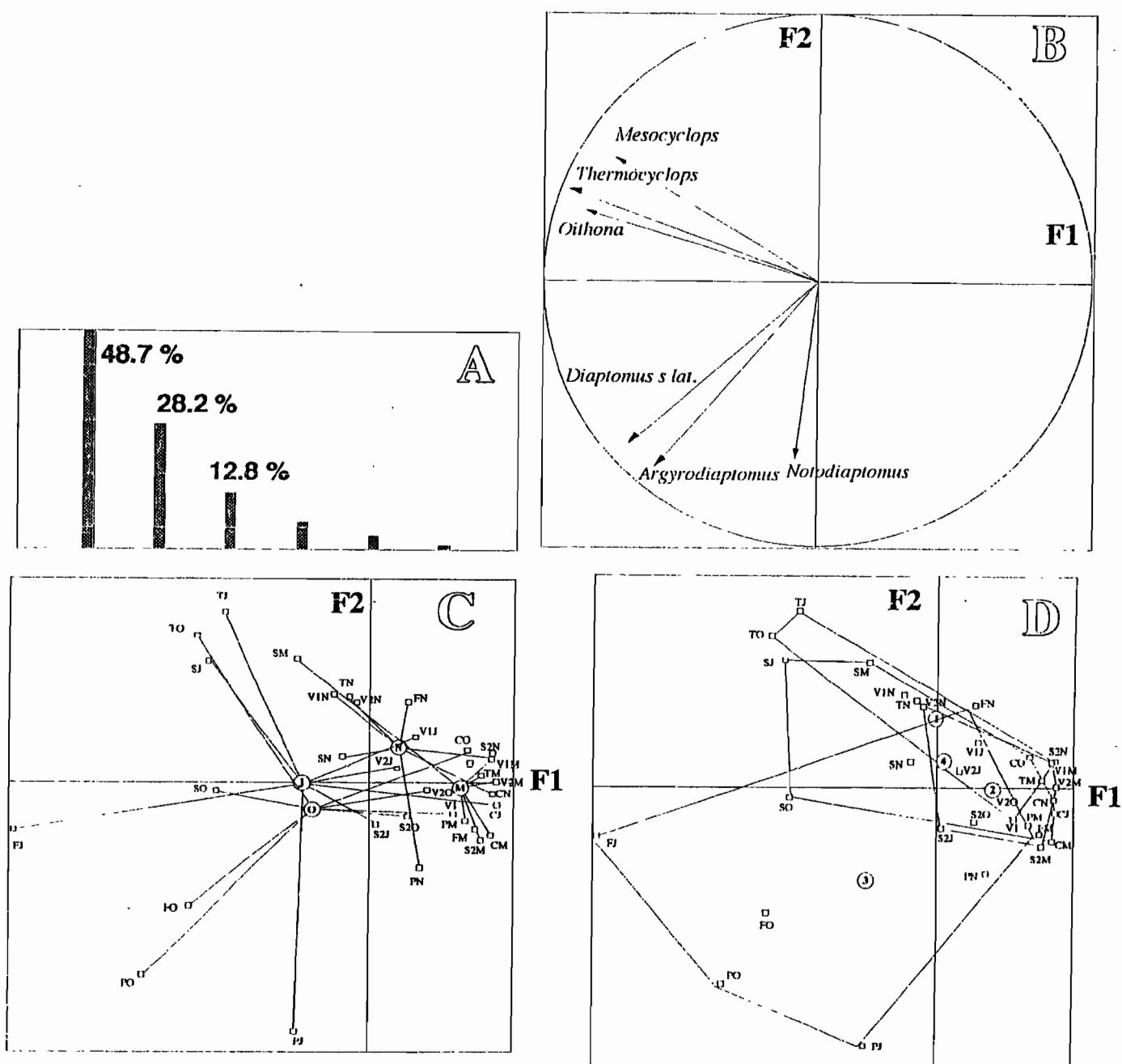


Figura 9. ACP normalizada de las densidades ($LN(X+1)$) de 11 géneros de cladóceros. A- Gráfica de los valores propios. B - Círculo de correlación. C - Mapa factorial de 32 lagunas agrupadas por cuatro épocas. D - Mapa factorial de 32 lagunas agrupadas en cuatro tipos de ambientes por cuatro épocas (efecto temporal). D - Mapa factorial de las lagunas agrupadas por ubicación (efecto espacial). De los codigos los dos primeros caracteres corresponden a las lagunas: T= Tiuco, V1= Verdun I, S2= Siquero, V2= Verdun II, P= Potrero, F= Florida, S= Suarez y C= Coitaramo. El tercer caracter corresponde a la época: N= noviembre, M= marzo, J= Julio y O= Octubre.



Grupos: N= Inicio de crecida (noviembre),
M = Epoca de inundación (marzo), J =
Epoca de drenaje (julio) y O = Epoca de
estiaje (octubre).

Grupos: 1 = Mamoré (Lag. Verdun 1 - Tiuco, 2
= Bosque (Lag. Verdun 2 - Siquero, 3 = Límite
(Lag. Florida - Potrero), 4 = Sabana (Lag.
Coitaramo - Suarez

Figura 10. ACP normalizada de las densidades (LN (X+1)) de 6 géneros de copépodos . A- Gráfica de los valores propios. B - Círculo de correlación. C - Mapa factorial de 32 lagunas agrupadas por cuatro épocas. D - Mapa factorial de 32 lagunas agrupadas en cuatro tipos de ambientes. De los codigos los dos primeros caracteres corresponden a las lagunas: T= Tiuco, V1= Verdun I, S2= Siquero, V2= Verdun II, P= Potrero, F= Florida, S= Suarez y C= Coitaramo. El tercer caracter corresponde a la época: N= noviembre, M= marzo, J= Julio y O= Octubre.

5.4.1. Interpretación del mapa factorial espacio - temporal.

En los mapas factoriales de las tres comunidades (Figuras 8, 9 y 10 C y D) se aprecian un efecto temporal principalmente entre la época de inundación y la época de estiaje, la época de drenaje es la que mayor amplitud de variación tiene incluso espacialmente, correspondiendo a una etapa intermedia. El mapa factorial de los rotíferos en el ámbito espacial separa a las lagunas en tres grupos las de límite, de sabana y juntas a las lagunas de bosque y del Mamoré. Estos dos últimos grupos de lagunas se ubican a la derecha del mapa, lo cual se explicaría por lagunas ricas y con géneros específicos de aguas blancas y de planicie, contrariamente a la izquierda a las lagunas de límite pobres en los diferentes géneros. Las lagunas de límite se caracterizan por una alta densidad de calanoides. Al contrario, la laguna Tiuco, cerca el Mamoré y la laguna Suarez, de la sabana, se caracterizan por una alta densidad de cyclopoides. Las lagunas restantes presentan densidades inferiores para los dos grupos. Finalmente no hay una distribución espacial bien definida por los cladóceros: las lagunas de límite se separan en época de estiaje y las lagunas de sabana se mantienen más estables en las diferentes épocas.

La clasificación jerárquica de similitud de la comunidad de zooplankton (Figura 11) separa, en un primer nivel, las lagunas de límite del resto de las lagunas, aunque entre ambas también son diferentes. La laguna de bosque Verdun II aparece totalmente independiente. En el segundo nivel, las lagunas cercanas al Mamoré: Verdun I, Siquero y la laguna Tiuco aparecen agrupadas indicando entonces una composición similar. Las lagunas Suarez y Coitarama presentan un grado de similitud que se aproxima al grado de similitud entre las dos lagunas de límite.

Los resultados de los tests de comparación de la Anova y del LSD (Least Square Difference) espacial y temporal son presentados en la Tabla VIII. Las probabilidades muestran que por cada grupo de comparación de un total de 37 géneros, solo seis son significativas al nivel temporal y cuatro en el ámbito espacial. El análisis de los ejemplos que son graficados (Figura 12) muestra que los géneros *Filinia* y *Notodiaptomus* están casi ausentes en la época de inicio de crecida, *Filinia* varía relativamente en las otras épocas en cambio *Notodiaptomus* se mantiene con poca variación en su densidad. La familia Bosminidae en cambio, varía mucho en su densidad en las diferentes épocas. Al nivel espacial tenemos dos ejemplos: el género *Argyrodiaptomus* por encontrarse con preferencia en las lagunas de límite y con el efecto

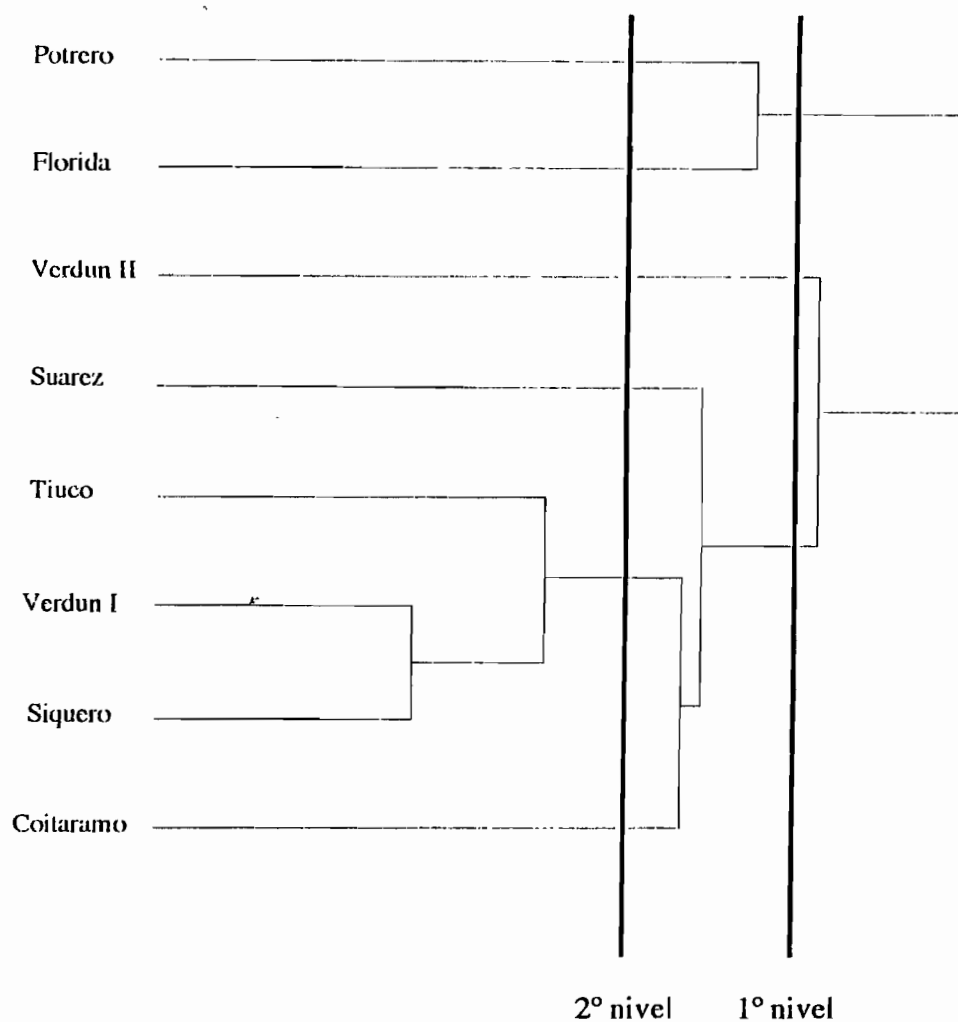
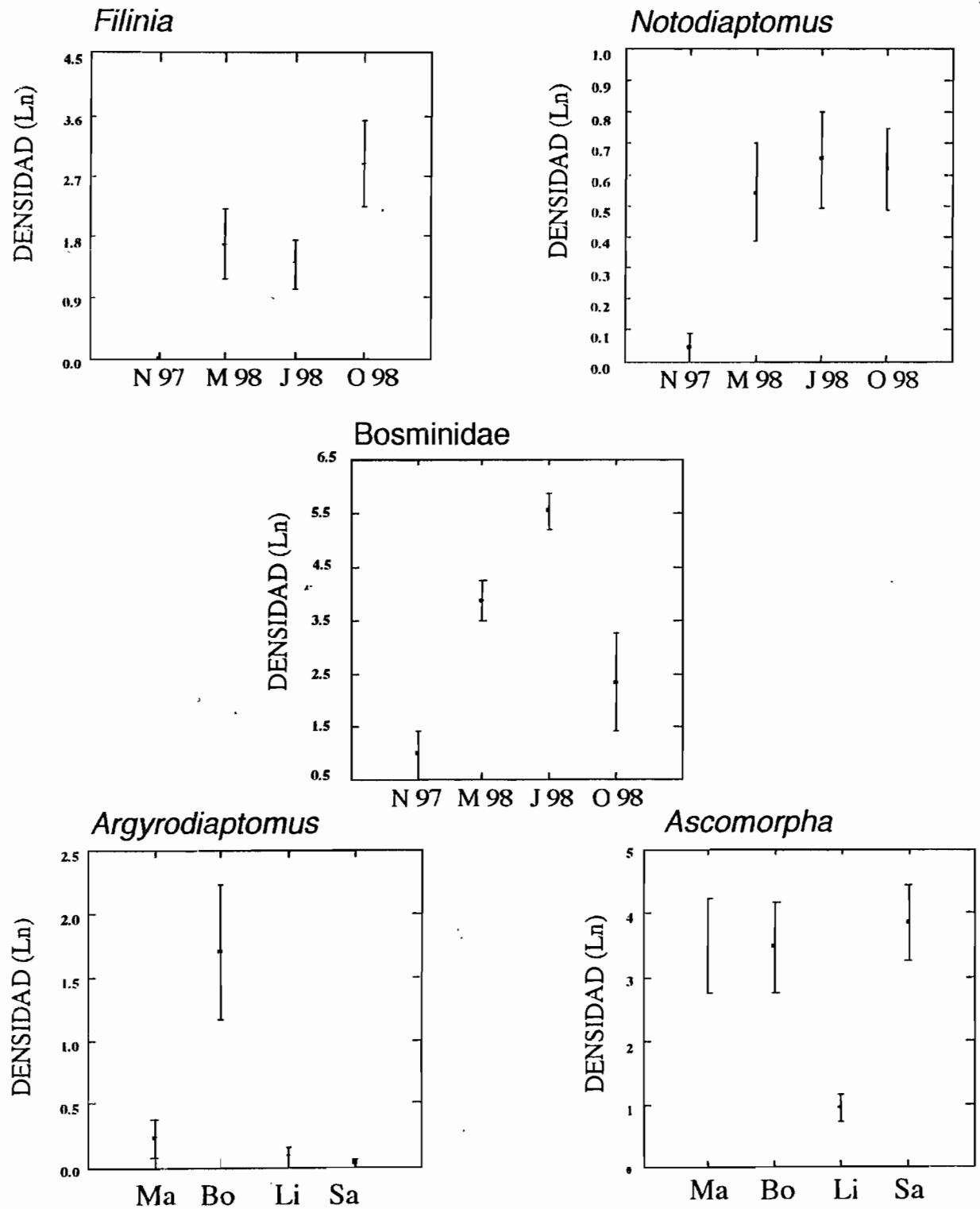


Figura 11. Clasificación jerárquica de la composición de la comunidad de zooplancton (Ji cuadrado, algoritmo UGMPA) de ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré.

Tabla VIII. Resultados de los tests de Anova y LSD por la comparación de las densidades de los géneros al nivel espacial (Mamoré, Bosque, Límite, Sabana) y temporal (cuatro épocas).

EFECTO TEMPORAL							
Género	Probabilidad Anova	Grupos en comparación	Probabilidad LSD	Género	Probabilidad Anova	Grupos en comparación	Probabilidad LSD
<i>Filinia</i>	0.001	N 97 - M 98	0.012	<i>Lepadella</i>	0.01	N 97 - M 98	0.725
		N 97 - J 98	0.034			N 97 - J 98	0.003
		N 97 - O 98	0.000			N 97 - O 98	0.583
		M 98 - J 98	0.643			M 98 - J 98	0.006
		M 98 - O 98	0.068			M 98 - O 98	0.749
		J 98 - O 98	0.025			J 98 - O 98	0.014
<i>Synchaeta</i>	0.021	N 97 - M 98	1.000	<i>Notodiptomus</i>	0.009	N 97 - M 98	0.012
		N 97 - J 98	0.009			N 97 - J 98	0.003
		N 97 - O 98	0.093			N 97 - O 98	0.004
		M 98 - J 98	0.009			M 98 - J 98	0.566
		M 98 - O 98	0.093			M 98 - O 98	0.679
		J 98 - O 98	0.297			J 98 - O 98	0.872
Brachionidae	0.01	N 97 - M 98	0.287	Bosminidae	0.00	N 97 - M 98	0.001
		N 97 - J 98	0.284			N 97 - J 98	0.000
		N 97 - O 98	0.042			N 97 - O 98	0.103
		M 98 - J 98	0.015			M 98 - J 98	0.046
		M 98 - O 98	0.002			M 98 - O 98	0.017
		J 98 - O 98	0.410			J 98 - O 98	0.000
EFECTO ESPACIAL							
Género	Probabilidad Anova	Grupos en comparación	Probabilidad LSD	Género	Probabilidad Anova	Grupos en comparación	Probabilidad LSD
<i>Rotaria</i>	0.021	Ma - Bo	0.023	<i>Ascomorpha</i>	0.007	Ma - Bo	0.971
		Ma - Li	0.865			Ma - Li	0.006
		Ma - Sa	0.713			Ma - Sa	0.698
		Bo - Li	0.034			Bo - Li	0.006
		Bo - Sa	0.010			Bo - Sa	0.663
		Li - Sa	0.591			Li - Sa	0.002
<i>Notolca</i>	0.038	Ma - Bo	0.149	<i>Trichocerca</i>	0.024	Ma - Bo	0.278
		Ma - Li	0.812			Ma - Li	0.041
		Ma - Sa	0.119			Ma - Sa	0.938
		Bo - Li	0.095			Bo - Li	0.003
		Bo - Sa	0.004			Bo - Sa	0.242
		Li - Sa	0.182			Li - Sa	0.049

Códigos: Ma= Mamoré, Bo= Bosque, Li= Límite y Sa= Sabana - N 97= Noviembre 1997, M 98= Marzo 1998, J 98= Julio 1998 y O 98= Octubre 1998.



Codigos: Ma= Mamoré, Bo= Bosque, Li= Límite y Sa= Sabana - N= Noviembre, M= Marzo, J= Julio y O= Octubre

Figura 12. Ejemplos de comparación de las densidades de organismos entres grupos espacial y temporal de las lagunas.

contrario con el género *Ascomorpha* que está presente en todos los tipos de lagunas pero con muy baja densidad en las lagunas de límite.

5.5. Relación con los parámetros físico químicos

De manera general, la CCA indica una influencia significativa de la físico-química sobre las tres comunidades (Tabla IX). Los géneros con mayor influencia presentan porcentajes arriba del 60%, corresponde a 5/17 géneros para los rotíferos, 2/5 en los cladóceros y 1/6 para los copépodos. Los resultados del test de permutación (Monté-Carlo) muestran que, sobre 1000 simulaciones aleatorias de los datos, las tres comunidades responden a una influencia no aleatoria de la físico-química sobre la densidad de los géneros. Las matrices de correlación al nivel de familia y género (Tabla X A-E) muestran que el pH es significativo sobre las tres comunidades seguido de la conductividad y de la transparencia. La familia Diaptomidae y en especial el género *Argyrodiaptomus*, está correlacionada con varios parámetros de la físico-química. Para época de inundación los sólidos suspendidos influyen significativamente sobre cuatro familias. Graficamos ejemplos de las correlaciones por medio de regresiones lineares (Figuras 13 A y B). En algunos casos no corresponden a correlaciones muy significativas, sin embargo, nos brindan información sobre respuesta a las variables físico-químicas por parte de los organismos. Tenemos los géneros *Tricocerca* con el pH y *Keratella* con la transparencia que siguen el mismo comportamiento denominado “efecto triangular” donde a valores bajos de pH y de transparencia hay una drástica disminución en la densidad de los organismos.

Algunas relaciones significativas parecen específicas a una época y/o a un tipo de lagunas (figuras 14 A y B). Por ejemplos, el género *Synchaeta* tiene una correlación positiva con el pH, definiendo alta densidad en las lagunas del Mamoré y de bosque para época de estiaje. El efecto contrario aparece con el género *Gastropus* que presenta una correlación positiva con la presencia de sólidos suspendidos, incrementando su densidad en las lagunas de límite y de sabana para la época de inundación. Un otro ejemplo interesante corresponde al comportamiento de la familia Diaptomidae que tiene, para las lagunas de límite y de sabana, una correlación positiva con la temperatura (Figura 15), y una correlación negativa con el pH (figura 16), (Ibañez *et al.* 1999).

Tabla IX. Resultados del Análisis de Correspondencia Canonica (CCA). Porcentajes de variabilidad de 27 géneros de zooplancton explicada por la CCA. Test de permutación (1000 simulaciones) de comprobación de la significancia de la CCA.

Cladóceras (5 géneros)	Varianza explicada (%)	Rotífera (17 géneros)	Varianza explicada (%)
<i>Diaphanosoma</i>	67.37	<i>Synchaeta</i>	76.28
<i>Bosminopsis</i>	64.64	<i>Rotaria</i>	65.58
<i>Moina</i>	50.37	<i>Notolca</i>	64.88
<i>Bosmina</i>	47.26	<i>Hexarthra</i>	54.86
<i>Daphnia</i>	45.32	<i>Lecane</i>	53.99
Permutación sobre 1000 probabilidad 0		<i>Asplanchna</i>	53.49
		<i>Gastropus</i>	53.19
Copépodos (3 géneros)	Varianza explicada (%)	<i>Trichocerca</i>	47.97
<i>Argyrodiaptomus</i>	71.36	<i>Keratella</i>	47.21
<i>Notodiatomus</i>	70.57	<i>Brachionus</i>	46.16
<i>Diatomus s lat.</i>	42.37	<i>Testudinella</i>	46.12
Permutación sobre 1000 probabilidad 0		<i>Polyarthra</i>	45.45
		<i>Ascomorpha</i>	39.93
Copépodos (6 géneros)	Varianza explicada (%)	<i>Platys</i>	30.56
<i>Diatomus s lat.</i>	70.36	<i>Asplanchnopus</i>	30.26
<i>Argyrodiaptomus</i>	58.13	<i>Filinia</i>	22.58
<i>Thermocyclops</i>	51.46	<i>Lepadella</i>	21.91
<i>Mesocyclops</i>	49.64	Permutación sobre 1000 probabilidad 0,01	
<i>Oithona</i>	37.31		
<i>Notodiatomus</i>	28.00		
Permutación sobre 1000 probabilidad 0,01			

Tabla.X a. Coeficiente de correlación de Pearson (y nivel de probabilidad) entre densidades de la familias de rotíferos y 8 parámetros físico químicos, para 8 lagunas de forma independiente por las 4 épocas).

	Noviembre			Marzo						Julio		Octubre			
	ASP	BRA	TES	BRA	GAS	LEC	PII	SYN	TES	GAS	PII	GAS	LEC	SYN	TES
Profundidad		*								*		**		**	
		0.692								0.695		0.768		0.73	
Oxígeno			**	**							**				
			-0.765	0.754							-0.807				
Transparencia	*	*		*						**				*	*
	0.645	0.689		-0.641						0.726				0.697	0.699
pH		*												*	*
		0.662												0.659	0.64
Conductividad	**			**						**				**	**
	0.785			-0.799						0.702				0.89	0.761
Temperatura				***									*		
				0.843									-0.682		
Sol. Suspendidos				*	***	**	***		**						**
					0.905	0.735	0.89		0.826						0.753
Sol. Disueltos								**							
								-0.792							

ASP= Asplanchnidae, BRA= Brachionidae, TES= Testudinellidae, GAS= Gastropodidae, LEC= Lecanidae, PII= Philodinidae, SYN= Synchaetidae, P 0.01***, P 0.05 ** y P 0.1*

Tabla.X b. Coeficiente de correlación de Pearson (y nivel de probabilidad) entre densidades de la familias de copépodos y rotíferos y 8 parámetros físico-químicos, basado sobre 32 muestras (8 lagunas por 4 épocas).

	CYC	DIA	ASP	BRA	GAS	TES
Transparencia		***				
		-0.483				
pH		***		**	**	*
		0.683		0.399	0.343	0.307
Conductividad		***	***			
		0.485	0.613			
Sol. Suspendidos	*	***				
	0.334	0.552				
Temperatura		*				
		-0.303				
Profundidad		**				
		-0.345				

CYC= Cyclopidae, DIA = Diaptomidae,
ASP = Asplanchnidae, BRA = Brachionidae,
GAS = Gastropodidae, TES = Testudinellidae.

Tabla.X c. Coeficiente de correlación de Pearson (y nivel de probabilidad) entre densidades de 3 géneros de cladóceros y 8 parámetros físico-químicos, basado sobre 32 muestras (8 lagunas por 4 épocas).

	BOS	DIA	MOI
pH		*** -0.517	** 0.413
Conductividad	** -0.396		*** 0.449
Sol. Suspendidos		** 0.382	
Sol. Disueltos	* -0.325		

BOS = *Bosmina* , DIA = *Diaphanosoma* ,
MOI = *Moina* . P 0.01***, P 0.05** y P 0.1*

Tabla.Xd. Coeficiente de correlación de Pearson (y nivel de probabilidad) entre densidades de 5 géneros de copépodos y 8 parámetros físico-químicos, basado sobre 32 muestras (8 lagunas por 4 épocas).

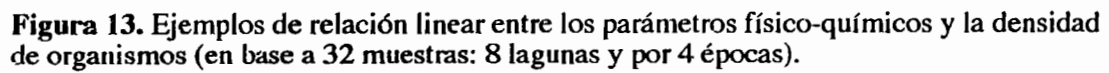
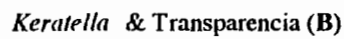
	ARG	DIP	MES	NOO	THE
Temperatura	* -0.366				
Profundidad	** -0.378	** -0.359			
Transparencia	*** -0.54	*** -0.525			
Conductividad			** 0.402	* -0.296	* 0.303
Sol. Suspendidos	*** 0.699	** 0.352			
Sol. Disueltos				* -0.333	

ARG= *Argyrodiaptomus* ,DIA= *Diaptomus s lat* .,
NOO= *Notodiaptomus* y THE= *Thermocyclops* P 0.01***,
P 0.05 ** y P 0.1*

Tabla.X e. Coeficiente de correlación de Pearson (y nivel de probabilidad) entre las densidades de quince géneros de rotíferos y 8 parámetros físico-químicos, basado sobre 32 muestras (8 lagunas por 4 épocas).

	ASC	ASP	ASL	BRA	FIL	GAS	HEX	KER	LEC	LEP	NOT	POL	SYN	TES	TRI
Temperatura							*								
						0.337									
Profundidad			*	**								***			
			-0.33	-0.369								-0.388			
Oxígeno					***				**		**				
					-0.577				-0.372		-0.396				
Transparencia											**	***		***	*
											0.39	-0.558		0.451	0.298
pH	***	***				***				**		***	***	**	***
	0.633	0.479				0.477				0.365		-0.635	0.529	0.363	0.505
Conductividad		***				**	***	**						*	**
		0.568				0.416	0.596	0.439						0.315	0.354
Sol. Suspendidos	*	**										***			*
	-0.304	-0.359										0.544			-0.345
Sol. Disueltos														*	
														-0.33	

ASC= *Ascomorpha* , ASP= *Asplachna* , ASL= *Asplachnopus* , FIL= *Filinia* , GAS= *Gastropus* , HEX= *Hexarthra* , KER= *Keratella* , LEC= *Lecane* , NOT= *Notolca* , POL= *Polyarthra* , SYN= *Synchaeta* , TES= *Testudinella* , TRI= *Tricocerca* P 0.01***, P 0.05 ** y P 0.1*



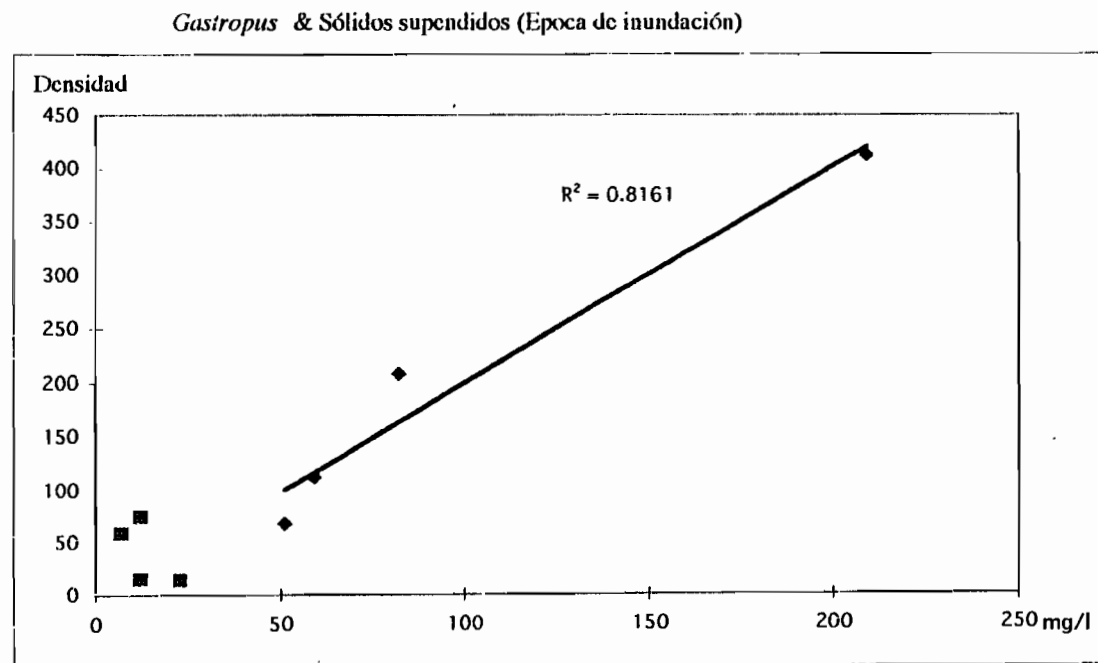
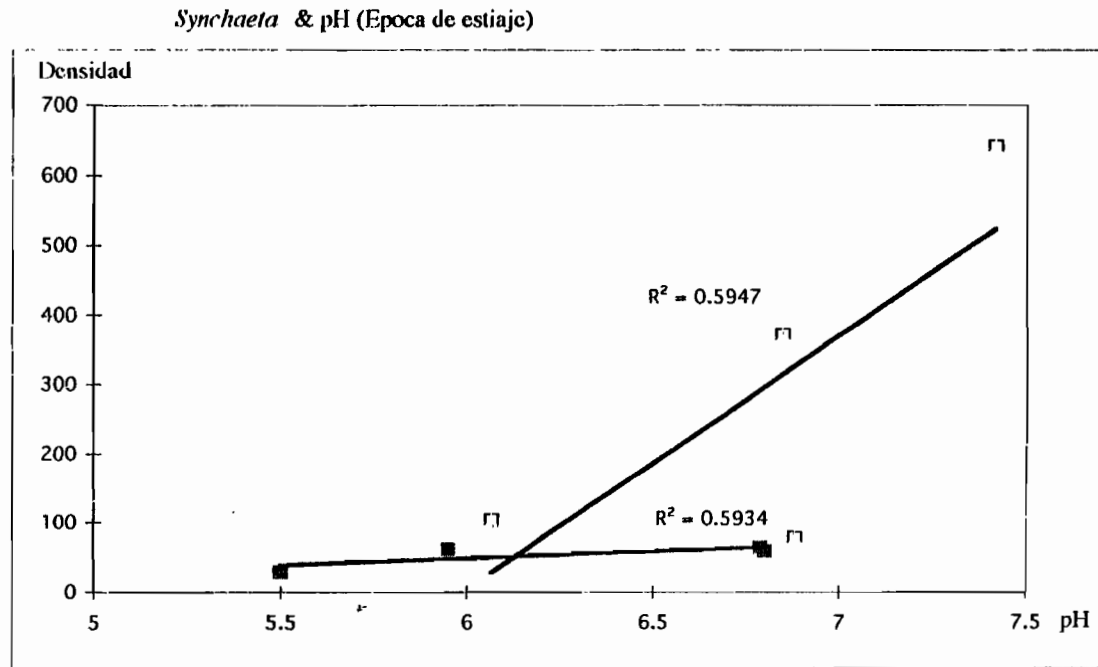


Figura 14. Ejemplos de relación lineal entre los parámetros físico-químicos y la densidad de organismos (en base a 32 muestras: 8 lagunas y por 4 épocas).

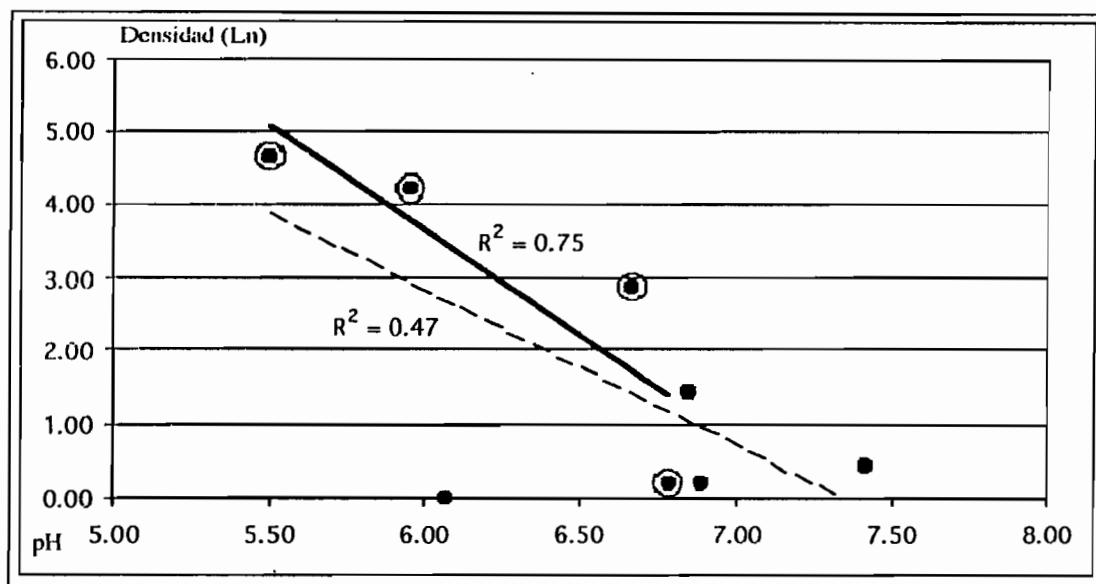


Figura 15. Densidad de Calanoida (3 géneros: *Argyrodiaptomus*, *Diaptomus s lat.* y *Notodiaptomus*) vs. pH promedio del agua en 8 lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré en época de estiaje (Octubre). Los círculos simples corresponden a las lagunas cerca al Mamoré, los doble círculos a las alejadas del río Mamoré.

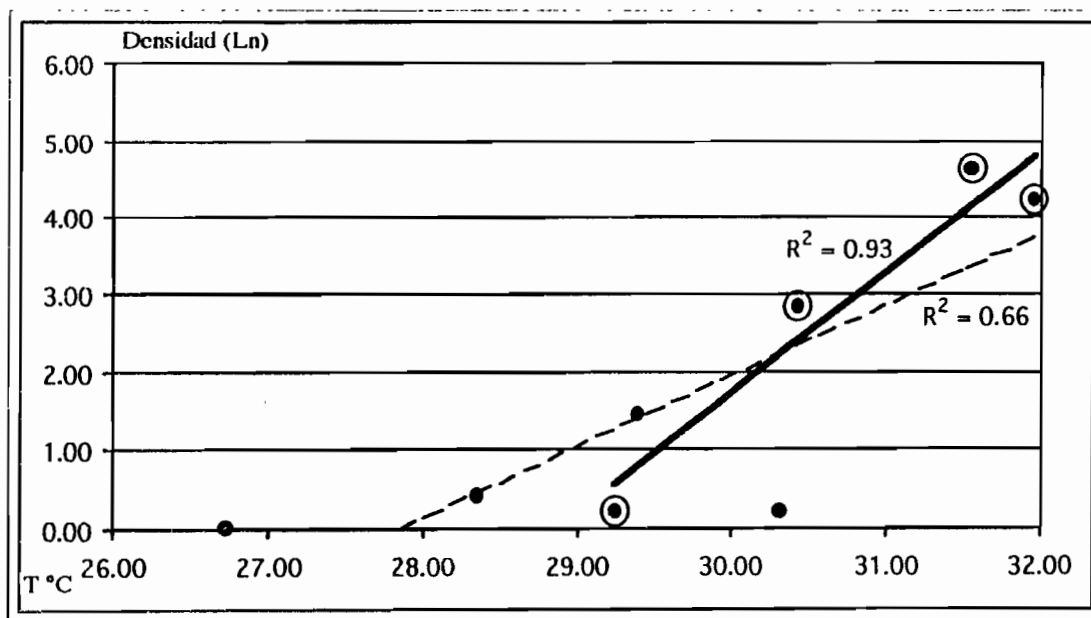


Figura 16: Densidad de Calanoida (3 géneros: *Argyrodiaptomus*, *Diaptomus s lat.* y *Notodiaptomus*) vs. temperatura promedio del agua en 8 lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré en época de estiaje (Octubre). Los círculos simples corresponden a las lagunas cerca al Mamoré, los doble círculos a las alejadas del río Mamoré.

VI. DISCUSIONES

6.1. Caracterización de los medios acuáticos

Los sistemas acuáticos de la Amazonía central han sido caracterizados por Sioli (1965) y reportados por Moyle & Cech (1996) según las características generales presentadas en la tabla XI. Tenemos tres tipos de aguas, predominando el pH y la transparencia como factores que definen mas apropiadamente la calidad del agua.

Tabla XI. Características físico químicas de los tres tipos de aguas según Sioli (1965) 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	0.1 - 0.5	1 - 4.3	1.3 - 2.3
Turbidez	fuerte	baja	baja
Oxígeno disuelto	moderado	fuerte	bajo
Nutrientes	mucho	bajo	muy bajo

El estudio realizado por Corbin *et al.* (1988) en la zona del Mamoré central ha permitido clasificar a los sistemas en tres grupos: aguas blancas, aguas de planicie y aguas intermedias. Esos grupos siguen ciertos patrones de variación estacional bien marcados con mínimos de temperatura y máximas de oxígeno en época de aguas bajas y el fenómeno inverso en aguas altas. Este y otros patrones anteriormente mencionados se presentan de forma diferente para las ocho lagunas estudiadas, por las cuales los parámetros presentan una amplia variabilidad durante el ciclo hidrológico. Podemos afirmar que la inundación provoca una homogeneización de las características físico-químicas de las aguas de cinco de las seis lagunas situadas en el bosque galería, mientras en la época de estiaje los diferentes tipos de lagunas se aíslan y presentan una calidad de agua propia. Las dos más cercanas al Mamoré en época de inundación presentan valores elevados de pH y de conductividad caracterizando la influencia directa de las aguas blancas del río Mamoré, después por un proceso de sedimentación del material particulado, cambian la calidad de sus aguas correspondiendo más a las aguas claras descritas por Sioli

(1950-1965). Las lagunas de bosque y la laguna Potrero del límite, está última vinculada con varios cuerpos de aguas que pertenecen al denominado "sistema Siquero", corresponden a las aguas intermedias descritas por Corbin *et al.* (1988), ambas tienen influencia del río Mamoré y de ríos de drenaje de las aguas de planicie. La laguna Florida, totalmente aislada, y las dos lagunas situadas en la sabana no tienen la influencia de la homogeneización de la inundación: sus características permanecen más estables, ligadas a la influencia de las aguas locales de la planicie y de la napa freática. Por lo tanto por sus características como su poca profundidad y sus bajos pH las considera como aguas de planicie descritas por Corbin *et al.* (1988).

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

- Temperatura elevada y poco variable en el tiempo.
- Baja variabilidad a lo largo del día
- Alta variabilidad estacional relacionada al ciclo hidrológico.

Las aguas del Mamoré central siguen estas condiciones. Considerando las temperaturas registradas en nuestro estudio, se presenta una alta variabilidad en época de drenaje, determinada por los vientos fríos procedentes del Sur que son conocidos como "Surazos". Esas bajas temperaturas se mantienen por el lapso de dos a cuatro días, considerados como procesos eventuales, independientemente de este fenómeno las temperaturas son elevadas y con 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 por la temperatura y de 20 $\mu\text{S}/\text{cm}$ por la conductividad. De igual manera tampoco se ha registrado variabilidad significativa sobre la columna de agua de las lagunas profundas: la Figura 17 muestra que la variación es paulatina, en un metro es de 0.5 °C y de 5 a 15 $\mu\text{S}/\text{cm}$, posteriormente a determinada profundidad se mantienen constantes, es evidente que no se ha registrado una estratificación térmica marcada, en algún caso solo una variación de 1 °C en un metro.

El ciclo hidrológico, como ha sido explicado a partir del estudio de Corbin *et al.* (1988), determina la calidad del agua: directamente por influencia del aporte de aguas blancas o de planicie, pero también indirectamente por los cambios que induce en la morfología de las lagunas con un incremento de su superficie y de la profundidad para época de inundación,

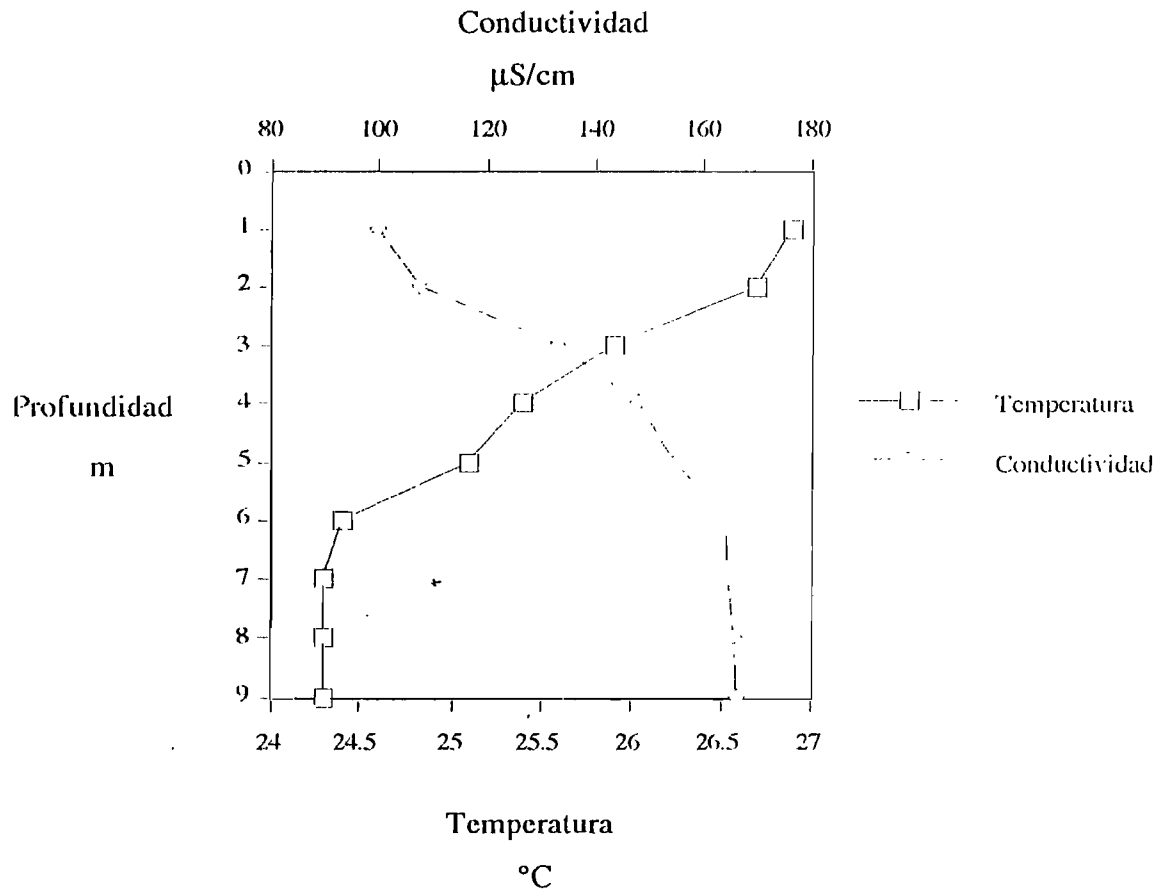


Figura 17. Perfil de temperatura y conductividad en la estación 2 de la laguna Verdun I para época de estiaje (Octubre 1998, 9 m de profundidad).

consecuentemente con la posición espacial y al tipo de conexión de la laguna. Siendo que las lagunas del Mamoré y del bosque son las que presentan mayores profundidades, las lagunas de límite son las que sufren la variación más marcada en su superficie y profundidad, en cambio las lagunas de sabana aumentan su superficie pero se mantiene más estables. Estudios en varios ambientes en la planicie de inundación del río Paraná como los de Thomaz *et al.* (1991, 1992) y Thomaz *et al.* (1994, 1997) muestran un mismo efecto, donde los factores limnológicos se ven determinados por el régimen hidrológico, hacen referencia también a los factores ambientales que influyen por ejemplo en los procesos de oxigenación por medio de los vientos, en las lagunas poco profundas. Es así como se puede explicar en nuestro caso que a elevadas temperaturas las lagunas de sabana y eventualmente las de límite, sean las que tengan valores altos de oxígeno. Finalmente se debe tomar en cuenta la influencia local antrópica que de alguna forma influye en los factores limnológicos, ese es el caso de algunas de nuestras lagunas como la laguna Verdun II y la laguna Suarez.

6.2. Composición del zooplancton

Hemos visto que la calidad de las aguas de la planicie de inundación del río Mamoré se ven influidos por el fenómeno descrito por Junk *et al.* (1989) como "Flood Pulse Concept". Se presenta de forma diferente según la disposición espacial de las lagunas en el gradiente de distancia hacia el río Mamoré, bajo estas mismas consideraciones la comunidad de zooplancton es influida en su distribución. Los estadios juveniles y los adultos de las tres comunidades presentan variaciones en su densidad al nivel espacial como al nivel temporal: en época de inundación las densidades disminuyen especialmente en las lagunas del Mamoré, posteriormente van incrementando su densidad hacia la época de estiaje. En las lagunas de bosque y de límite la densidad es muy variable en las diferentes épocas, relacionado posiblemente al hecho que están bajo la influencia del ingreso alternativo de aguas blancas y de aguas de planicie. Las lagunas de sabana en cambio incrementan su densidad en época de inundación y se mantienen más estables en las otras épocas, las características morfológicas de estas lagunas ofrecen una alternativa de hábitats para el desarrollo de especies de la zona litoral que más adelante discutiremos. Sin embargo entre la laguna Coitarama y Suarez también hay diferencias. Los resultados presentados muestran que en la primera laguna los registros de riqueza son los más bajos de las ocho lagunas. Ambas tienen intervención humana, pero está más importante en la laguna Suarez en la que posiblemente hay un aporte externo de nutrientes que contribuye a mejores condiciones para la colonización de otros grupos.

La presencia de los géneros en las lagunas varia mucho, pero dentro de los tres grupos tenemos géneros cosmopolitas y además dominantes: *Keratella*, *Moina* y *Thermocyclops* para los rotíferos, cladóceros y copépodos respectivamente. Al nivel cuantitativo las variaciones se acentúan en las diferentes lagunas al nivel temporal y al espacial: en los rotíferos las lagunas del Mamoré, de bosque y las de sabana son las que mayor presencia tienen de los diferentes géneros quedando las lagunas de límite más pobres. Lo contrario sucede con los cladóceros, son las lagunas de límite las que tienen una mejor representatividad de los géneros y para el caso de los copépodos las lagunas de bosque tienen menor representatividad de los géneros.

Los factores físico-químicos no afectan de la misma forma a todos los géneros. De manera general los factores físico-químicos que influyen son el pH, la conductividad y la transparencia relacionada a los sólidos suspendidos. Los factores limnológicos pueden determinar la preferencia de un grupo por un determinado ambiente. Es lo que de alguna forma observamos con las variaciones de densidad de la familia Diaptomidae, y en especial del género *Argyrodiaptomus*, en las lagunas de límite y en las de sabana. Los géneros de esta familia incrementan su densidad a pH levemente ácidos y a temperaturas elevadas, aunque lo contrario ocurre con los otros géneros de rotíferos y cladóceros que disminuyen su densidad a los mismos pH y temperatura. Cabe recalcar que aunque la familia Diaptomidae este presente en las lagunas cercanas al Mamoré pero con bajas densidades, prefieren los ambientes con pH levemente ácidos pero más estables, como las lagunas de sabana, a diferencia de las lagunas cercanas al Mamoré que sufren disturbios periódicos de las inundaciones favoreciendo principalmente a los grupos de rotíferos y cladóceros y eventualmente a los cyclopoides que tienen ciclos de vida más cortos (Hardy 1980). Estudios en otros ambientes como el de Hardy (1989) han verificado que el tamaño reducido de los organismos se ve determinada por la temperatura y la turbidez y que también influye el ciclo de vida de los cladóceros.

La composición de la comunidad de zooplankton en las planicies de inundación de diferentes regiones (considerando dos estudios para la Amazonía Central, dos para el Paraná y nuestro estudio en el Mamoré Central), registra un total de 29 géneros de rotíferos y cladóceros y 12 géneros de copépodos (Tabla XII y XIII). La presencia de los diferentes géneros varia de acuerdo a los diferentes tipos de aguas, los rotíferos se mantienen relativamente constantes exceptuando en las aguas negras de la Amazonía central que son menos ricas que los otros medios. En el Paraná las aguas claras son las que presentan mayor riqueza en

Tabla XII. Distribución de la comunidad de rotíferos al nivel de géneros (29) en 3 principales sistemas de llanura de inundación de Sudamérica, para 5 tipos de aguas (claras, blancas, negras, intermedias y de planicie) en 16 ambientes.

AMBIENTES	AMAZONIA CENTRAL (1-2)						PARANA (3-4)						MAMORE CENTRAL (5)								
TIPOS DE AGUAS	AGUAS BLANCAS				AGUAS NEGRAS		AGUAS CLARAS			AGUAS NEGRAS			AGUAS BLANCAS		AGUAS INTERMEDIAS			AGUAS DE PLANICIE			
Géneros	Jac	Cas 78	Cas 80	Red	Tar 78	Tar 80	Cri	Clu	Fig	Can	Gua	Cha	Baía	Ver I	Tiu	Ver II	Siq	Pot	Flo	Coi	Sua
ROTIFERA																					
<i>Anurotopsis</i>	-	0	-	-	0	-	-	X	X	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ascomorphus</i>	-	0	-	-	0	-	-	-	-	-	0	0	0	X	X	X	X	-	X	X	X
<i>Asplanchna</i>	-	0	-	-	0	-	-	X	X	X	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Asplanchnopus</i>	-	0	-	-	0	-	-	-	-	-	0	0	0	X	X	X	X	X	-	-	X
<i>Brachionus</i>	X	0	X	X	0	X	X	X	X	X	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Cephalocella</i>	-	0	-	-	0	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	X	X	-	-	-	-
<i>Conochilus</i>	X	0	X	X	0	X	-	X	X	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dipleuchanus</i>	-	0	-	-	0	-	-	-	-	X	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Epiphanes</i>	-	0	-	-	0	-	-	-	-	X	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euchlanis</i>	-	0	-	-	0	-	-	-	X	X	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Filina</i>	X	0	X	X	0	X	X	X	X	X	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Gastropus</i>	-	0	-	-	0	X	X	-	-	-	0	0	0	-	X	X	-	X	X	X	X
<i>Hexarthra</i>	-	0	X	X	0	-	-	X	X	X	0	0	0	X	X	X	X	-	-	X	X
<i>Keratella</i>	X	0	X	X	0	X	X	X	X	X	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Lecane</i>	X	0	X	X	0	X	X	X	X	X	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Lepadella</i>	-	0	-	-	0	-	-	X	X	-	0	0	0	X	X	X	X	X	-	-	X
<i>Macrochaetus</i>	-	0	X	X	0	-	-	-	-	X	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Monostyla</i>	X	0	X	X	0	-	X	-	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mytilina</i>	X	0	-	X	0	-	-	-	-	X	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Notolca</i>	-	0	-	-	0	-	-	-	-	-	0	0	0	X	X	-	X	X	X	X	X
<i>Platynus</i>	-	0	-	-	0	-	-	X	X	X	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Platys</i>	X	0	-	X	0	-	-	X	X	X	0	0	0	X	X	X	X	X	-	X	-
<i>Polyarthra</i>	X	0	X	X	0	X	X	X	X	X	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Rotaria</i>	-	0	-	-	0	-	-	-	-	-	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Synchaeta</i>	-	0	-	-	0	-	-	-	X	-	0	0	0	X	X	X	X	X	-	X	X
<i>Tetradinella</i>	X	0	-	X	0	-	-	X	X	X	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Tetramastix</i>	X	0	-	-	0	-	X	-	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichocerca</i>	X	0	X	X	0	X	X	X	X	X	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Trichotria</i>	-	0	-	X	0	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	X	-	-	X	X	-

Códigos: Jac= Laguna Jacaretinga, Cas= Castanho, 78-80, Red= Redondo, Tar= Taruma mirin, Cri= Cristalino, Clu= Clara, Fig= Figueira, Can= Canal do Meio, Gua= Guaraná, Cha= Channel (canal), Baía= Río Baía, Ver I= Verdun I, Tiu= Tiucó, Ver II= Verdun II, Siq= Siquero, Pot= Potrero, Flo= Florida, Cio= Coitaramo y Sua= Suarez.

1. Brandorff, G. (1978) corresponde a las lagunas Castanho y Taruma mirin.
2. Hardy, E. (1980) corresponde a las lagunas Jacaretinga, Castanho, Redondo, Taruma mirin y Cristalino.
3. Campos, J et al. (1996) para dos lagos Clara y Figueira y el Canal do Meio (Río alto Paraná).
4. Lima, A. et al. (1996) para la laguna Guaraná, un canal, y el río Baía.
5. Corresponde al presente estudio para ocho lagunas.

Tabla XIII. Distribución de la comunidad de cladoceros y copépodos al nivel de géneros (29,12) en 3 principales sistemas de llanura de inundación de Sudamérica, para 5 tipos de aguas (claras, blancas, negras, intermedias y de planicie) en 19 ambientes.

AMBIENTES	AMAZONIA CENTRAL (1-2)							PARANA (3-4)						MAMORE CENTRAL (5)							
TIPOS DE AGUAS	AGUAS BLANCAS				AGUAS NEGRAS			AGUAS CLARAS			AGUAS NEGRAS			AGUAS BLANCAS		AGUAS INTERMEDIAS			AGUAS DE PLANICIE		
Géneros	Jac	Cast 78	Cast 80	Red	Tar 78	Tar 80	Cri	Clu	Hig	Can	Gua	Cha	Baía	Ver I	Tiu	Ver II	Siq	Pot	Flo	Con	Sua
CLADOCERA																					
<i>Acer perus</i>	-	-	-	-	-	-		X	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alona</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-
<i>Alvella</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X		-	-	X	-	-	-
<i>Bosmina</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Bosminopsis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Camptocercus</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceriodaphnia</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	-	X	-	-	X	-	-	X	X	X
<i>Chydorus</i>	X		X	-	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-	-		-	-	-	-	-
<i>Daphnia</i>	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	X	X	X	X	-	-	-
<i>Daphniaoxenina</i>	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X
<i>Daphneidia</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eurytemora</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Gnatholeberis</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphocyclops</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Holopedium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X
<i>Ilseocypris</i>	-	-	X	-	-	-	X	X	X	X	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Kurzia</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Latanopsis</i>	X						-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leydigia</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leydigopsis</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Microtrix</i>	X		X	X	-	-	X	X	X	X	-	-	X		X	X		-	-	-	-
<i>Alona</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Notoalona</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Onchocyclops</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxyurella</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phrygonia</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sarsiktonia</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scapholeberis</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Succinea</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
COPÉPODA																					
<i>Diacyclops</i>	-	-	-	-	-	-		X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alseodius</i>	-	X	X				X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X			
<i>Alseodius</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diacyclops</i>	X	X	X	X		-					X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Diacyclops</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diacyclops</i>	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Argyrodiaptomus</i>	-	X		-	X	X	X	X	X	X	X			X	X		X	X	X	X	-
<i>Aspinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X
<i>Diacyclops</i>	-	X		-	-	-	-	-	-	-	X		X	X			-		X		-
<i>Diacyclops</i>	-	X		-	-	-	-	-	-	-	X		X	X			-		X		-
<i>Diacyclops</i>	X	X	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-
<i>Rhabdodontomus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X		-

Códigos: Jac= Laguna Jacaretinga, Cas= Castanho, 78-80, Red= Redondo, Tar= Taruma mirin, Cri= Cristalino, Clu= Clara, Fig= Figueira, Can= Canal do Meio, Gua= Guaraná, Cha= Channel (canal), Baía= Río Baía, Ver I= Verdun I, Tiu= Tiúco, Ver II= Verdun II, Siq= Siquero, Pot= Potrero, Flo= Florida, Co= Coitaramo y Sua= Suarez.

1. Brandorff, G. (1978) corresponde a las lagunas Castanho y Taruma mirin.
2. Hardy, E. (1980) corresponde a las lagunas Jacaretinga, Castanho, Redondo, Taruma mirin y Cristalino.
3. Campos, J et al. (1996) para dos lagos Clara y Figueira y el Canal del Meio (Río alto Paraná).
4. Lima, A. et al. (1996) para la laguna Guaraná, un canal, y el río Baía.
5. Corresponde al presente estudio para ocho lagunas.

rotíferos y las aguas negras en los cladóceros.

Los rotíferos presentan cinco géneros cosmopolitas: *Brachionus*, *Lecane*, *Filinia*, *Tricocerca* y *Keratella*. Campos *et al.* (1996) hace mención de que las familias de los dos primeros géneros han sido consideradas por varios autores, como las más frecuentes y que son descritas como típicas de ambientes tropicales (Vázquez & Rey 1989, Paggi & José de Paggi 1990, Bozelli 1992, Sendacz 1993, Bonecker *et al.* 1994). Hay géneros específicos de determinados ambientes: 5/29 géneros están específicos a las aguas claras del Paraná, 3/29 están en todos los ambientes menos en aguas negras de la Amazonia central, solo 2/29 géneros están comunes al Paraná y al Mamoré central, 5/29 están registrados únicamente para el Mamoré central.

Para los cladóceros, la riqueza es muy variable de una región a otra y de un tipo de agua a otra. Las aguas blancas del Mamoré central y las aguas negras de la Amazonia central presentan menor riqueza y son las lagunas de aguas intermedias y de aguas de planicie del Mamoré, las que tienen riquezas máximas registradas. Tres géneros son cosmopolitas: *Bosmina*, *Bosminopsis* y *Moina*. Este último género, junto a los géneros *Diaphanosoma* y *Ceriodaphnia* son los que tienen mayor densidad en la mayoría de los ambientes, incluyendo la planicie de inundación de Venezuela (Saunders III & Lewis 1988, Vázquez & Rey 1989, Hamilton *et al.* 1990 in Lima *et al.* 1996). En el Paraná, las aguas claras presentan 16/29 géneros y las aguas negras 26/29. En comparación, solamente 3/29 se encuentran en las aguas negras de la Amazonia central. Unicamente 2/29 géneros comunes se registran entre el Paraná y el Mamoré central.

Los copépodos mantienen una riqueza constante en la mayoría de los tipos de aguas. El género *Thermocyclops* puede ser considerado como cosmopolita, aunque evidentemente no está presente en todas las lagunas, se encuentra en todos los tipos de aguas. Especies de los géneros *Thermocyclops*, *Mesocyclops*, *Argyrodiaptomus* y *Notodiaptomus* están también entre los más frecuentes en los diferentes ambientes (Lima *et al.* 1996). En el Paraná, 3/12 géneros son específicos, al contrario 2/12 no se encuentran. Las aguas negras presentan géneros específicos, 2/12 en el caso de la Amazonia central y 3/12 en el Paraná, sin embargo los géneros no son los mismos. 1/12 géneros es común a la Amazonia central y al Mamoré y ausente del Paraná.

Los estudios a los que hacemos referencia presentan sus listas faunísticas al nivel taxonómico de especie, las variaciones a este nivel se acentúan más para las diferentes zonas y en los distintos

tipos de aguas. Será importante llegar al nivel de especie en la planicie de inundación del río Mamoré para realizar comparaciones más detalladas.

Cabe mencionar que, a diferencia de la Amazonia central, los diferentes ambientes de la planicie de inundación del río Paraná al igual que los de la planicie de inundación del río Mamoré son muy variables en el tiempo e influidos por el ciclo hidrológico, por su ubicación y la distancia al lecho principal del río (Thomaz *et al.* 1991, 1992, Thomaz *et al.* 1994, 1997). La laguna Clara, Figueira y Canal du Meio por su cercanía al río Paraná y por el origen de sus aguas, procedentes del escudo brasileño, son consideradas de aguas claras. La laguna Guaraná, el canal y el río Baía, se encuentran más alejados del lecho principal y son considerados de aguas negras (com. Pers. Lansac-Tôha).

Indudablemente la composición faunística es muy variable en los diferentes medios, pero varias pueden ser las razones que pueden explicar estas variaciones como el proceso del ciclo hidrológico. Las lagunas cercanas al Mamoré son las que tienen influencia directa de las aguas provenientes de los andes. El estudio de Hardy, (1992) y Brandorff & Andrade (1978) demostraron que el material en suspensión proveniente de las aguas blancas en época de inundación determina la calidad del alimento algal disponible, en desmedro de los organismos filtradores por excelencia. La tabla de dominancia muestra este efecto: el género *Brachionus* (filtrador) está entre los dominantes para inicio de crecida, posteriormente en época de inundación su densidad disminuye considerablemente dejando de ser dominante, luego en las otras épocas drenaje y estiaje nuevamente la población se recupera llegando nuevamente a estar como dominante. Los organismos que no son filtradores se ven por lo tanto favorecidos: por ejemplo, *Moina*, que es un grupo oportunista, está como dominante en todas las épocas y aunque disminuye su densidad en época de inundación, de seguro es más por el proceso de dilución que por la calidad de alimento. Este fenómeno puede llegar a provocar una caída de los diferentes géneros de los tres grupos e incluso provocar su desaparición casi total (Brandorff & Andrade 1978). Cuando el ambiente es más favorable los géneros "especialistas" sustituyen a los "generalistas", permitiendo la coexistencia de otros grupos e incrementándose nuevamente la diversidad en época de estiaje (Hardy 1980).

Otra de las razones de la variabilidad puede estar corroborada con estudios como los de Lima *et al.* (1998) y Campos *et al.* (1996) que demostraron que las zonas litorales con presencia de macrophytas influyen en la abundancia y en la composición de las especies. Conjuntamente con la fluctuación del nivel hidrológico, que induce el alargamiento de la superficie de las lagunas, la presencia de macrofitas genera un aumento en el número de hábitats que permite cambios entre la

zona litoral y la región central de las lagunas. En nuestro estudio, como ya habíamos mencionado, hay una mayor riqueza de cladóceros en aguas intermedias y de planicies que consecuentemente está explicado por la presencia de familias típicas de la región litoral (Chydoridae, Iliocryptidae y Macrothricidae). Por lo anteriormente expuesto y por la baja profundidad de las lagunas que ayuda al desplazamiento de los organismos de las márgenes hacia el centro, estos grupos han sido eventualmente encontrados en la zona pelágica. Este efecto está explicado por la zona de transición acuático-terrestre (ATTZ) que se produce por la consecuencia del pulso de inundación favoreciendo a los organismos que se pueden adaptar a dicha zona (Junk *et al.* 1989). Esperaríamos encontrar el mismo efecto especialmente en las lagunas cercanas al Mamoré. Sin embargo ocurre lo contrario, al verse directamente influidas por el ingreso de las aguas blancas presentan características morfológicas diferentes a las otras lagunas como pendientes abruptas, por lo cual no desarrollan una zona transición adecuada para el desarrollo de estos grupos de preferencia litoral.

El hecho de que los rotíferos seguidos de los cladóceros son los que presenta mayor diversidad, está también relacionado con su biología, ambos grupos tienen ciclos de vida cortos con varias generaciones al año, a diferencia de los copépodos que por su reproducción sexual obligatoria, tienen ciclos de vida más largos (más aún los calanoides) y con pocas generaciones al año (Hardy, 1980). Los estadios juveniles de los copépodos (naupliares y copepoditos), y especialmente los nauplius, han presentado, en todos los tipos de ambientes, una densidad siempre mayor a la de los adultos, incluyendo en la época de inundación, donde bajan sus densidades pero no tanto como los adultos. Son varios los factores que determinan la alta densidad de los estadios juveniles y la baja densidad de los adultos. Brandorff & Andrade (1976) y Meneses (1996), indican la depredación selectiva por el tamaño de los organismos, los más grandes serán presa de peces planctófagos o de otras especies de peces carnívoras en sus estadios alevinos y los más pequeños serán excluidos por invertebrados bentónicos como *Chaoborus* o *Notonecta* y larvas de *Chironomidos*. De esta manera, una forma de asegurar a la población será mediante la puesta de un gran número de huevos y de fases de diapausa que aseguren su eclosión en condiciones más favorables, esta modalidad no solo se da en los copépodos sino también se presenta en los cladóceros (Wetzel 1981). Los registros en el número de géneros encontrados en los diferentes ambientes y años evidencian que el número de especies de calanoides puede variar bastante en los diferentes ambientes además de estar relacionado a las características particulares de cada ambiente (Santos 1991).

VII CONCLUSIONES

- El ciclo hidrológico, en época de inundación, provoca una homogeneización en la calidad de las aguas de las lagunas ubicadas en la zona de influencia del río Mamoré. Las lagunas del Mamoré, del bosque y la laguna Potrero son sometidas a una mezcla de las aguas provenientes de los andes y de las lluvias locales. La laguna Florida y las de sabana varían en función de las lluvias locales.
- Las épocas de inicio de crecida y de drenaje corresponden más a etapas intermedias donde no hay ningún patrón físico-químico definido.
- En época de estiaje las lagunas se aíslan y adquieren características propias.
- Se han identificado tres tipos de aguas: aguas blancas, para las lagunas del Mamoré, aguas intermedias para las de Bosque y la Potrero y aguas de planicie para las de sabana y la Florida.
- Se ha identificado un total de 39 géneros, que corresponde a 19 géneros de rotíferos agrupados en 9 familias, en 11 géneros de cladóceros agrupados en 6 familias y 9 géneros de copépodos agrupados en cuatro familias.
- El zooplancton se ve afectado por el ciclo hidrológico al nivel temporal, con bajas densidades para época de inundación y mayores para época de estiaje. Las comunidades no presentan patrón espacial general pero si hay géneros específicos de determinadas lagunas y que son indicadores de tipos de ambientes como por ejemplo *Dactyloidiaptomus* que se encuentra en las lagunas cercanas al Mamoré para época de drenaje.
- Los factores físico químicos que influyen en la distribución y en la densidad son principalmente: el pH, la temperatura, la transparencia, la morfología de las lagunas.
- Si hay variaciones de densidad entre las lagunas cercanas al Mamoré y las lagunas de la sabana durante todas las épocas. Aunque la densidad de organismos es más baja en las lagunas de sabana se mantiene más estable durante todas las épocas, lo contrario en las lagunas cercanas al Mamoré donde la densidad baja considerablemente en época de inundación y son más variables en las otras épocas.
- Dentro de los principales ecosistemas de Sudamérica la riqueza de las comunidades de zooplancton es muy variable en los diferentes ambientes y en las distintas regiones, pero se reconocen géneros cosmopolitas en las tres comunidades.

- El pulso de inundación influye y determina la distribución del zooplancton y las características de los factores limnológicos en los diferentes sistemas acuáticos de las tres regiones de planicies de inundación: Amazonía central, Mamoré central y Paraná.
- En las tres regiones los rotíferos son los más abundantes y diversos seguidos de los cladóceros y finalmente de los copépodos.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Alves, N. 1998. Estrutura de populações de cladocera (Crustacea) en dois lagos da Amazônia central (Amazonas - Brasil). Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação, Manaus.
- Amoros, C. 1984. Crustacés Cladocères. Extrait du Bulletin mensuel de la société Linnéenne de Lyon 53^e année, n° 3 et 4. Francia. 63 p.
- Aranda, C. 1995. Tesis: Taxonomía introductiva del zooplancton en la Laguna Suarez con especial atención a los microcrustaceos planctónicos. Bolivia. 81 p.
- Barbault, R. 1992. Ecologie des peuplements. ed. Masson. Barcelona. 267 p.
- Brandorff, G. 1978. Preliminary comparison of the crustacean plankton of a white water and black water lake in Central Amazonia. Rev. Internat. Verien. Limnol. 20: 1198-1202.
- Brandorff, G. & Andrade, E. 1978. The relationships between the water level of the Amazon river and the fate of the zooplankton population in lago Jacaretinga a Várzea lake in the Central Amazon. Studies Neotropical Fauna and Environment 13: 63-70.
- Brandorff, G. 1972. Ein Beitrag zur Calanidenfauna (Crustacea Copepoda) des Amazonasgebietes, mit einem Überblick über die Diaptomiden (Crustacea Copepoda) Sudamerikas. Aus dem Max-Planck-Institut für Limnologie in Plön Abteilung: Tropenökologie, Diplomarbeit.
- Corbin, D., Guyot, J., Calle, L., y Quintanilla, J. 1986. Datos físico – químicos de los medios acuáticos de la zona del Mamoré Central. Región de Trinidad – Amazonía Bolivia, ORSTOM – UTB – CORDEBENI. Bolivia. 57 p.
- Campos, J., Lansac - Tôha, F. Nunes, A., Garcia, P. & Prado, R. 1996. Composição da comunidade zooplanctônica de três lagoas da Ilha Porto Rico na planície de inundação do alto rio Paraná. Rev. Acta limnologica Brasiliensia Vol. 8. 183-194.
- Chessel, D. & Doledec, S. 1996. Programmathèque ADE: analyses multivariées et représentations graphiques données écologiques, V 4.0. Université de Lyon I, France.
- Dussart, B. 1984. Some Crustacea Copepoda from Venezuela. Rev. Hydrobiologia 113, 25-67 ed. Dr. W. Junk Publishers.
- Dussart, B. 1985. Another new diaptomid (Crustacea, Copepoda) from the Brazilian Amazon. Rev. Amazoniana IX- 2 275-280.
- Edds, D. 1993. Fish Assemblage Structure and environmental correlates in Nepal's Gandaki River. Rev. Copeia (1). 48-60.
- Elliott, M. 1983. Some methods for the Statistical Analysis of samples of Benthic Invertebrates, e Fresh water Biological Association. E.U. 159 p.
- Edmondson, W.T. 1959. Fresh-water biology New York USA. 1248 p.

- Elmoor, L. 1997. Manual de identificação de Cladóceros Limnéticos do Brasil. Ed. Universa. Brasil. 155 p.
- Gliwicz, M. 1986. A lunar cycle in zooplankton. *Ecology* 67 (4) 883-897.
- Goulden, C. 1968. The systematics and evolution of the Moinidae. *The American Philosophical Society Vol. 58, Part 6. Philadelphia.* 101 p.
- Hanagart, W. 1993. Acerca de la geología de las sabanas del Beni en el Noreste de Bolivia, ed Instituto de Ecología UMSA.. Bolivia. 186 p.
- Hanagart, W. & Sarmiento, J. 1990. Reporte preliminar sobre la geología de la sabana de Espiritu y sus alrededores (Llanos de Moxos, departamento del Beni, Bolivia). *Rev. Ecología en Bolivia* N° 16 Agosto.
- Harding, D. & Smith, W. 1974. A key to the british freshwater Cyclopoid and Calanoid Copepods. *Rev. Freshwater biological association* N° 18, 2 ed. 58 p.
- Hardy, E. 1980. Composição do zooplâncton em cinco lagos da Amazônia Central. *Rev. Acta Amazonica* 10(3): 577-609.
- Ibañez, C., Pouilly, M., Hardy, E. & Pinto, J. 1999. Variación espacio-temporal de la comunidad de Copépoda en las laguna de la zona de inundación del río Mamoré (Beni – Bolivia). (a publicarse).
- Infante, A. 1988. El plancton de las aguas continentales. Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C. 109 p.
- Junk, W. 1980. Areas inundáveis – Um desafio para limnologia. *Rev. Acta Amazonica*. 16 (4): 775-795.
- Junk, W. 1982. Amazonian floodplains: their ecology, present and potential use. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 15 (4): 285-301.
- Junk, W. 1997. The Central Amazon floodplains. Ecology of pulsing system. Ed. Springer 493 p.
- Koste, W. 1972. Rotatorien aus Gewässern Amazoniens. *Rev. Amazoniana Vol. III (3/4)* 259-505.
- Koste, W. 1978. Rotatoria. Gebruder Borntraeger. Berlin, Alamania, 673 p.
- Lansac – Tôha, F., Thomaz, S., Lima, A., Roberto, M. & Peres, A. 1995. Vertical distribution of some planktonic Crustaceans in a “Varzea” lake (lake Pousada das Garças) of the floodplain of high river Parana, MS, Brazil. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 21: 67-78.
- Lauzanne, L. & Loubens, G. 1985. Peces del río Mamoré. ORSTOM – UTB Bolivia. 65p.

- Lima, A., Lansac - Tôha, F. & Bonecker, C. 1995 Zooplankton in the floodplains of a tributary to the Paraná river in Mato Grosso Do Sul , Brazil. Rev. Studies on Neotropical fauna and Environment Vol. 31: 112-116.
- Lima, A., Lansac - Tôha, F., Velho, L. & Bini, L. 1998 Environmental influence on planktonic Cladocerans and Copepods in the floodplain of the upper river Paraná, Brazil. Rev. Studies on Neotropical fauna and Environment Vol. 33: 188-496.
- Loubens, G. & Lauzanne, L. 1992. Les milieux aquatiques de la région de Trinidad (Béni, Amazonie bolivienne) Rev. Hydrobiol. Trop 25 (1): 3-21.
- Lowe-Mc Connell, R. H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Maas, S. 1993. Introduction to the copepoda. Trainingcourse 1992-1993. Universiteit Gent.
- Maldonado, M., Goitia, E. Acosta, F., Cadima, M. & Castellon, D. 1996. Caracterización limnológica de las lagunas en la llanura aluvial del río Ichilo de Cochabamba (Bolivia). Rev. Boliviana de ecología y conservación ambiental 1: 29-38.
- Margalef, R. 1977. Ecología 2º ed. Ed. Omega S.A. Barcelona.
- Margalef, R. 1983. Limnología 2º ed. Ed. Omega S.A. Barcelona. 1010 p.
- Matteucci, S. & Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C. 168 p.
- Montes de Oca. I. 1997. Geografía y recursos naturales de Bolivia. 3ª ed. Ed. EDABOL. Bolivia. 614 p.
- Morales, C. 1990. Bolivia: Medio ambiente y Ecología aplicada, ed Instituto de Ecología UMSA. Bolivia. 318 p.
- Moyle & Cech 1996 - Fishes. An introduction to Ichthyology. Prentice Hall, 590 p.
- Paggi, J.C. 1975. Las "Pulgas de agua" o cladóceros revista Asociación Ciencias naturales(6) 85-107 p.
- Paggi, J. 1995. Crustacea Cladocera. Lopretto, E. C. & G. Tell (eds) Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. III Ed. Sur, La Plata. 909 – 951 p.
- Pontin, R. 1978. A key to British Freshwater Planktonic Rotifera freshwater Biological Association Scientific Publication n° 38. U.S.A. 178 p.
- Pouilly, M., Ibañez, C., Gutierrez, M. & Yunoki, T. 1999. Ffuncionamiento ecológico de las laguna de la zona de inundación del río Mamoré (Beni – Bolivia). Rev. Boliviana de ecología y conservación N° 6 41-54.
- Pouilly, M. & Ibañez, C. 1999. Ecología de las llanuras de inundación. ¿Por qué mantener las inundaciones?. (a publicarse).

Reid, J. 1995. Clave de Identificação para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem cyclopoida (crustacea, copepoda) Gerd-Oltmann Brandorff Sau Paulo Brasil.

Ringuelet, R. 1958. Los crustaceos copépodos de las aguas continentales de la republica de Argentina. ed. Lopez. Buenos Aires. 125 p.

Robertson, B. & Hardy, E. 1984. Zooplankton of Amazonian lakes and rivers. In Sioli 1984. The Amazon. ed. Junk Publishers. Boston. 337-352 p.

Rocha, O. & Matsumura Tundisi, T. 1976. Atlas do zooplancton. Vol. I - Copepoda. Universidad Federal de Sao Carlos, Centro de Ciencias e Tecnologia departamento de Ciencias Biologicas. 68 p.

Santos, E., B. Robertson, J. Reid, E. Hardy. 1989. Atlas de copépodos planctonicos, Calanoida e Cyclopoida (Crustacea), da Amazonia Brasileira. I. Represa de Curuá - Una, Pará. Rev. Brasileira de zoologia, 6(4):725-758.

Smirnov, N. 1974. Fauna of the U.S.S.R. Crustacea. Academy of Sciences of the USSR Zoological Institut 643 p.

Smirnov, N. 1992. The Macrothricidae of the world. Academic Publishing. 143 p.

Sioli, H. 1968. Hydrochemistry and Geology in the brasilian Amazon region. Amazoniana. 1: 267-277 p.

Sociedad Boliviana de Limnología. 1991. Actas del taller: Nomenclatura y metodología Limnológica, Bolivia. 93 p.

Spiegel, M., Hernadez, R. & Abellanas, L. 1995. Estadística 2 ed. Ed. Mc Graw - Hill. Mexico 556 p.

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

Thomaz, S., Lansac - Tôha, F., Roberto, M., Esteves, F. & Lima, A. 1991. 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. Rev. Hydrobiol. Trop. 25 (4): 269-276.

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

Thomaz, P., Roberto, M. & Lansac - Tôha, F. 1997. Comparative limnological analysis of two lagoons on the floodplain of the upper Parana river, Brasil. International Journal of Ecology and Environmental Sciences 23: 229-239.

Torrez, L. & Torres, R. 1992. Estudio ictiógico de la Laguna Suarez. UTB CORDEBENI Bolivia. 33 p.

Tundisi, J., Forsberg, B., Devol, A., Zaret, T., Tundisi, T., Dos Santos, A., Ribeiro, J. & Hardy E. 1984. Mixing patterns in Amazon lakes. *Rev. Hydrobiología* 3:1-15.

Welcome, R. 1985. River fisheries. Ed. FAO Fish. 330 p.

Wetzel, R. 1981. *Limnologia*. Ed. Omega S.A. España. 679 p.

ANEXOS

Anexo 1. Composición química (promedio anual en mg/l.) de las aguas de cuatro tipos de ambientes de la llanura de inundación del Mamoré central (Corbin *et al.* 1988).

Sistemas	SS	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ⁻	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺	K ⁺	Fe ⁺⁺	SiO ₂
Ríos										
Mamoré	766.1	44.7	1.7	16.7	10.2	4.6	4.8	2.3	0.9	8.2
Ibaré	69.7	31.3	1.6	11.6	5.3	2.5	4.4	3.2	1.6	5.5
Mocovi	36.5	21.5	1.9	7.4	2.3	1.4	6.5	2.7	1.6	2.6
Lagunas poco profundas										
Suarez	87	11	2.1	7.6	0.1	0.8	2.2	5.2	3.6	8.5
Cokinoki	32.2	26.4	2.2	10.8	3.5	1.8	4	3	2.2	4.6
Tapada	34.2	29.1	1.3	11.3	6.9	3.1	4.4	2.8	1.5	6.7
D'Orbigny	100.9	36.6	1.8	14.3	7.5	3.2	4.7	2.9	1.9	8.1
Lagunas profundas										
Okreni	53.2	44.9	1.4	16.2	9.5	4	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
Charco de inundación										
Puerto Almacén	215.2	9.8	0.7	42.8	7.8	3.1	8	6	4.4	11.3

Anexo 2. Método de submuestra

Los métodos tradicionales de sub muestreo tienen como principio contribuir a cuantificar a los individuos de una población generalmente cuando las densidades son grandes, permiten extraer una submuestra de todo el conjunto de la población que sea representativa y significativa. Bajo ciertas bases como conocer el volumen al que es diluida la muestra y el volumen de la submuestra es el caso del método de la pipeta de Hensel-Stempel (Infante 1988).

Nuestras muestras presentaban características particulares que al aplicar los métodos de submuestra (Stempel y/o cubeta Dolfus) no cuantificaban a la totalidad de géneros: Algunas muestras cargaban mucha materia en suspensión y con bajas densidades de los géneros esperados, lo cual implicaba evidentemente hacer conteos totales pero requería de mucho tiempo. Otras muestras presentaban géneros dominantes con altas densidades pero con un rango de variación muy amplio (de mil a uno) respecto a otros géneros menos comunes. En estos dos casos cuando se empleaba el método de submuestra algunos géneros no llegaban a ser registrados.

Considerando estas dos limitantes, partimos del hecho de que un método de submuestra para el tipo de muestras que teníamos debía tomar en cuenta no una dilución sino más bien concentración de las muestras en una superficie conocida. El método de área mínima proporcionaba una alternativa a la cual aplicamos algunas modificaciones; el principio considera que si se registran especies de una unidad muestral pequeña, su número será también pequeño, a medida que se incremente la superficie aumentará el número de especies, al comienzo bruscamente y luego con más lentitud, llegando un momento en que las nuevas especies registradas en cada unidad muestral sucesivamente mayor, es muy bajo o nulo. Esto explicado gráficamente presenta una curva exponencial que llega a un límite en el que se hace constante (Matteucci & Colma 1982). Entre las modificaciones que realizamos no consideramos una amplitud de la superficie sino más bien concentrar la muestra en una superficie más pequeña, el límite de constancia se tomó en cuenta realizando inicialmente un conteo total para registrar la presencia de todos los géneros, luego pasamos al área mínima concentrando la muestra de los 16 litros (volumen del colector) en un tamiz con un diámetro de 2 cm. y malla de 50 μ , dividido en cuatro cuadrantes. Se seleccionó aleatoriamente un cuadrante y se procedió al conteo, en las muestras con baja densidad (con materia en suspensión) consideramos dos cuadrantes, finalmente se multiplicaba por cuatro o por dos cuando correspondía a un cuadrante o a dos

respectivamente, el resultado era el número de individuos para los 16 litros. Se realizaron varias pruebas que nos permitió estandarizar el método.

Presentamos en la siguiente tabla algunos ejemplos de como se llevó a cabo la submuestra para los tres grupos, el conteo total de las muestras, la selección y conteo de dos cuadrates. Posteriormente se calculó la estimación y el error de un cuadrante y de dos. En la mayoría de los casos el error no sobrepasa el 5 %. Los datos serán posteriormente procesados y presentados para una publicación independiente.

Taxa	Conteo total	Primer cuad.	Segundo cuad.	Dos cuad.	Estimación sobre un cuadrante		Estimación sobre dos cuadrantes	% error (1 cuad.)		% error (2 cuad.)
Calanoides	521	135	128	263	540	512	526	3.6	1.7	1.0
Cyclopoides	104	28	24	52	112	96	104	7.7	7.7	0.0
Calanoides	313	79	77	156	316	308	312	1.0	1.6	0.3
Cyclopoides	42	10	10	20	40	40	40	4.8	4.8	4.8
<i>Keratella</i>	428	107	109	216	428	436	432	0.0	1.9	0.9
<i>Brachionus</i>	396	88	85	173	352	340	346	11.1	14.1	12.6
<i>Polyarthra</i>	180	45	50	95	180	200	190	0.0	11.1	5.6
<i>Testudinella</i>	44	11	9	20	44	36	40	0.0	18.2	9.1
<i>Trichocerca</i>	21	5	5	10	20	20	20	4.8	4.8	4.8
<i>Filinia</i>	210	53	52	105	212	208	210	1.0	1.0	0.0
<i>Diaphanosoma</i>	22	5	6	11	20	24	22	9.1	9.1	0.0
<i>Bosmina</i>	8	2	3	5	8	12	10	0.0	50.0	25.0
<i>Moina</i>	9	3	1	4	12	4	8	33.3	55.6	11.1

Anexo 3. Zooplancton de Profundidad

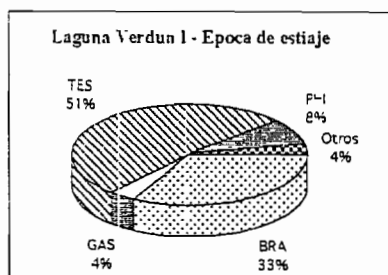
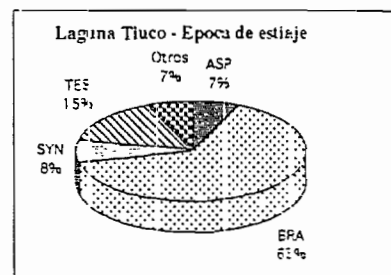
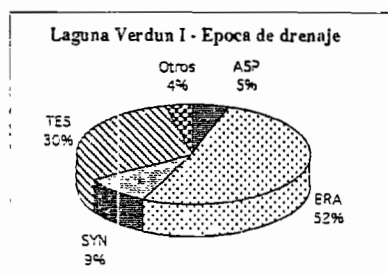
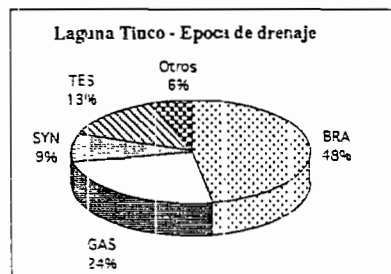
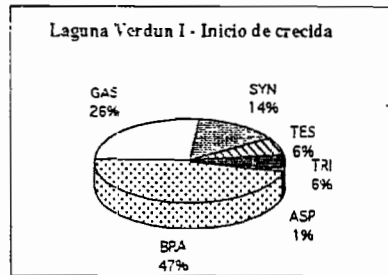
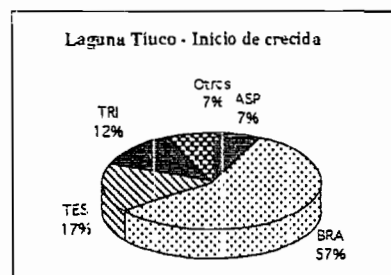
Los factores limnológicos también determinan la distribución vertical del zooplancton. Los resultados de profundidad (**fig.A**) corresponden a las lagunas del Mamoré y a las de bosque para las cuatro épocas, en general durante el inicio de la crecida son los géneros de rotíferos los que colonizan las profundidades como el género *Brachionus*. Por la época de inundación solo las familias de cladóceros son los que colonizan las profundidades la familia Moinidae, Bosminidae y Sidae como dominantes. Durante la época de drenaje y estiaje el género *Brachionus* es dominante y *Testudinella* en época de estiaje.

Estas condiciones también determinan la distribución del zooplancton dentro de la columna de un cuerpo de agua. Lansac-Tôha (1995) llevo a cabo un estudio sobre la distribución vertical del zooplancton en 24 horas para dos épocas inundación y época seca, demostrando que las fluctuaciones son muy variables durante las 24 horas y en las diferentes épocas y que las especies que migran no son las mismas. Este fenómeno está atribuido a la heterogeneidad espacial del zooplancton, a los procesos de circulación de las masas de agua (Fischer *et al.* 1983 in Lansac-Tôha 1995). Otros estudios sobre la distribución vertical y migración del zooplancton en lagos tropicales profundos (Viner 1970, Begg 1976, Matsumura–Tundisi *et al.* 1984, Tomm *et al.* 1983 in Lansac-Tôha 1995) confirmaron que los organismos frecuentemente se encuentran restringidos a la capa del epilimnion y más aún cuando el hipolimnion es anóxico, sin embargo migran hasta estas capas eventualmente. El lago Pousada presentaba concentraciones de oxígeno de 60% de saturación sobre toda la columna afirmando que el oxígeno no es un factor limitante en la distribución vertical del zooplancton, por el contrario las migraciones pueden responder cambios de luz, temperatura, a factores de predación y a la disponibilidad de alimento. Este fenómeno fue observado en las lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré donde diferentes géneros y en diferentes épocas fueron registrados en capas profundas variando en su densidad, lo que permite sugerir llevar a cabo más estudios que nos permitan responder más acertadamente estas variaciones.

Figura A. Porcentajes de densidad de los rotíferos y cladóceros, para cuatro épocas.

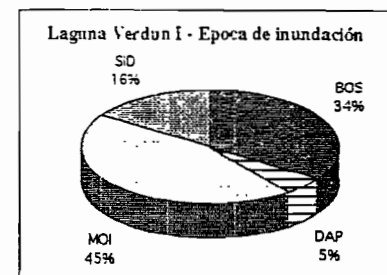
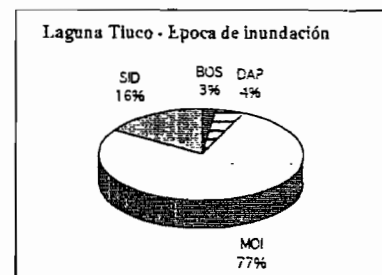
Lagunas del Mamoré

ROTIFERA

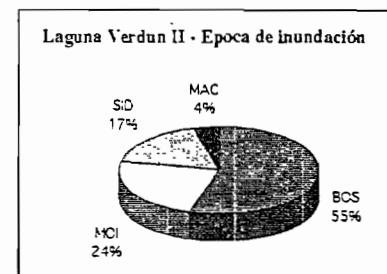
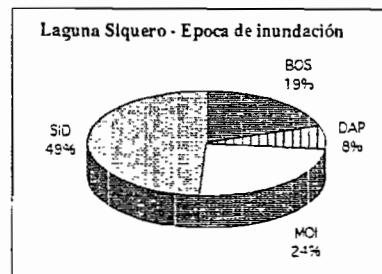


Lagunas del Mamoré

CLADOCEROS



Lagunas de bosque



Anexo 4. Variación de densidad intralaguna (Los datos fueron procesados en colaboración con el Dr. Pouilly)

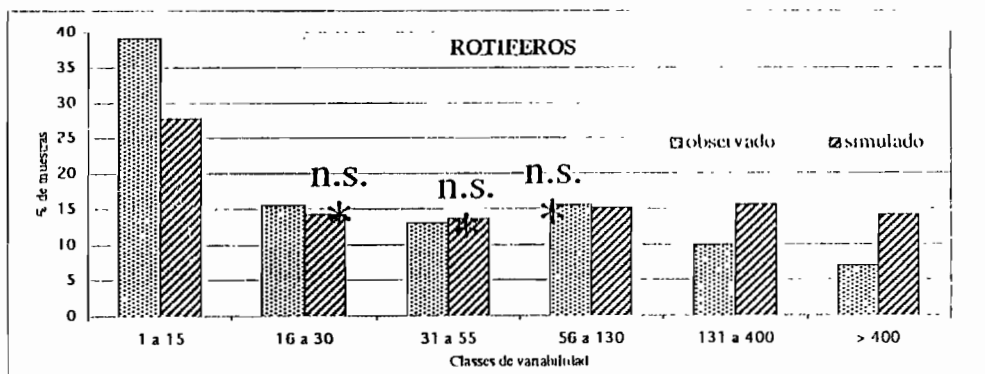
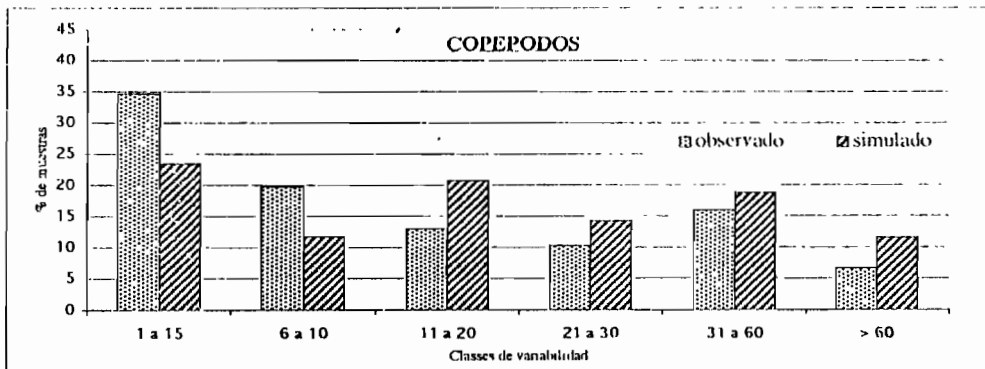
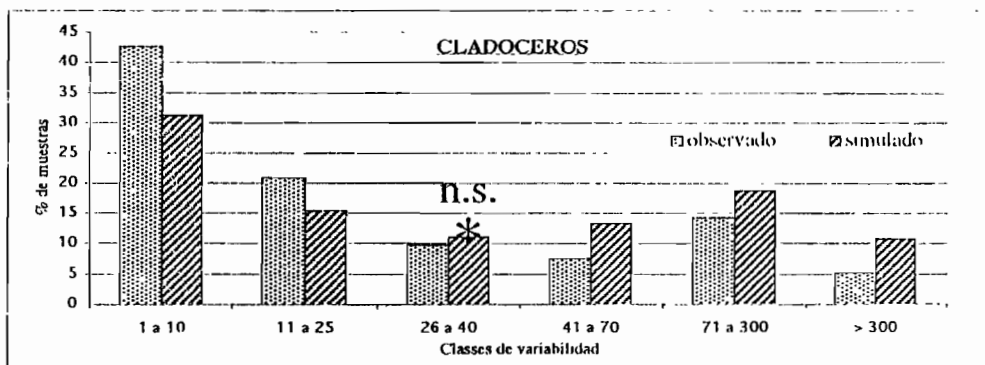
En cada laguna y por cada fecha (laguna/fecha) se realizó 6 muestras para tomar en cuenta la distribución heterogénea que presenta el zooplancton. La variación de densidad de organismos entre las 6 muestras realizadas en una misma laguna/fecha se analizó mediante un test de comparación de las muestras colectadas a un sistema aleatorio (test de Monte-Carlo). La hipótesis a comprobar es la de saber si las muestras dentro de una misma laguna/fecha tienen una variabilidad igual a la que se encuentra en un sistema aleatorio. Si esa hipótesis tiene que ser rechazada, se puede interpretar el resultado como una distribución no aleatoria de las muestras, lo que quiere decir que hay una estructura de las muestras que se puede explicar por su pertenencia a una laguna/fecha, y válida entonces la aproximación de los valores de densidad en cada laguna/fecha por un promedio.

La variabilidad de densidad de cada género entre las 6 muestras de una misma laguna/fecha es estimada por la diferencia entre la densidad máxima y mínima encontrado en estas 6 muestras. Los valores de variabilidad son ordenados en una escala cualitativa que determina la ausencia completa del género en las 6 muestras (0) y la presencia con 6 clases de variabilidad: de 1 (baja variabilidad) a 6 (alta variabilidad). Los límites de clases fueron establecidos de forma independiente para las tres comunidades (rotíferos, cladóceros y copépodos). Corresponden, en la distribución de frecuencia de las muestras ordenadas por densidad creciente, al rango de densidad que representa el 50% de las muestras (1), el 65% (2), el 75% (3), el 85% (4), el 95% (5) y las densidades superiores a este último límite (6), (tabla I).

Para cada comunidad se ha calculado el porcentaje de representación de cada clase de variabilidad (figuras 1, 2 y 3). Para confrontar esa distribución observada a un modelo aleatorio, se realizó 100 veces el mismo procedimiento, mezclando al azar las muestras (figuras 1, 2 y 3). Las dos distribuciones pueden ser consideradas significativamente diferentes cuando el número de simulaciones aleatoria superior o inferior al porcentaje observado es superior a 5 (en este caso se rechaza la hipótesis con una probabilidad de 5%).

Los resultados encontrados (tabla I, figuras 1, 2 y 3) indican que en las tres comunidades hay significativamente más de baja variabilidad (clases 1 y 2) y menos de alta variabilidad (clases 5 y 6) en las muestras colectadas que lo que se puede esperar en un sistema aleatorio. Se puede entonces considerar que la composición cuantitativa de las comunidades de zooplancton no está independiente de la laguna y de la fecha en cual se ha tomado la muestra. Por lo tanto el promedio de densidad de las 6 muestras puede ser considerado como una estimación representativa de la composición cuantitativa de la comunidad de zooplancton de cada laguna/fecha.

Comunidad	Diferencia de densidad de organismos entre 6 muestras	Distribución observada (6 muestras misma laguna/fecha)	Distribución simulada (100 simulaciones, 6 muestras apareadas aleatoriamente)		Número de simulaciones con un valor superior al valor observado (n.s. = no significativo)
			promedio	varianza	
CLADOCEROS	0	61.93			
	1 a 10	42.54	31.21	3.74	0
	11 a 25	20.9	15.34	2.33	0
	26 a 40	9.7	10.98	1.82	80 (n.s.)
	41 a 70	7.46	13.34	1.87	100
	71 a 300	14.18	18.7	1.59	100
	> 300	5.22	10.7	0.57	100
COPEPODOS	0	52.23			
	1 a 15	34.58	23.4	7.24	0
	16 a 30	19.63	11.76	3.25	0
	31 a 60	13.08	20.7	3.74	100
	61 a 130	10.28	14.23	3.05	98
	131 a 400	15.89	18.75	1.63	96
	> 400	6.54	11.49	0.39	100
ROTIFEROS	0	41.61			
	1 a 15	39.15	27.73	2.78	0
	16 a 30	15.49	14.19	0.85	8 (n.s.)
	31 a 55	12.96	13.58	0.62	82 (n.s.)
	56 a 130	15.49	15.11	0.49	31 (n.s.)
	131 a 400	9.86	15.54	0.52	100
	> 400	7.04	14.07	0.42	100



Anexo 5. Densidad (número de individuos por litro de agua) de 37 géneros del zooplancton en ocho lagunas de la planicie de inundación del río Mamoré por cuatro épocas de muestreo.

	ROTIFEROS																			CLADOCEROS										COPEPODOS							
Laguna	Asc	Asp	Asi	Bra	Cep	Fil	Gas	Hex	Ker	Lec	Lep	Not	Pla	Pol	Rot	Syn	Tes	Tri	Tre	Alo	Aln	Bos	Bom	Cer	Dap	Dia	Eur	Ill	Mac	Moi	Arg	Dac	Dip	Mes	Noo	Oit	Ther
CN	0.0	0.9	0.0	6.9	0.0	3.1	0.0	0.0	30.9	0.2	0.0	0.4	0.0	23.3	0.6	0.0	0.0	12.3	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.1	0.0	0.4	0.0	0.0
SN	0.0	0.0	0.0	2.5	0.0	3.5	0.0	0.0	45.7	0.0	0.0	1.4	0.0	3.4	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.5	1.4	0.0	0.0	0.0	0.8	0.0	0.0	0.0	0.9	0.6	0.0	1.5	0.0	0.0	2.3	1.2
FN	11.0	6.6	0.0	0.0	0.0	125.9	0.0	0.0	3.1	0.9	0.0	0.0	0.0	11.4	0.6	0.0	0.0	6.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.4	0.0	5.4	0.0	55.2	0.0	0.0	0.9	21.0	0.0	0.0	2.4
PN	0.0	0.0	0.0	1.4	0.0	1.9	0.0	0.0	3.9	0.4	0.0	1.0	0.0	1.9	0.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.2	0.0	0.0	0.0	0.3	11.5	0.0	0.7	0.3	0.0	0.0	0.0
S2N	2.8	11.3	0.0	73.4	0.0	82.0	0.0	0.0	2.3	0.6	0.0	0.0	0.0	4.5	0.0	0.0	0.0	31.4	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.2	16.3	0.0	0.1	1.0	0.0	0.0	0.1
V2N	0.0	23.8	11.0	44.1	0.0	134.3	0.0	0.0	2.8	18.5	15.0	0.0	11.5	243.8	0.0	0.0	23.0	9.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	52.0	0.0	0.0	0.0	33.6	0.0	0.4	13.2	0.0	1.6	3.1	
TN	11.7	27.6	2.8	28.2	0.0	47.2	0.0	0.0	22.9	2.1	0.0	0.0	0.0	14.5	0.0	0.0	3.8	34.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	1.1	0.0	0.0	0.0	67.4	0.0	0.4	19.0	0.0	0.8	4.7	
V1N	0.0	10.8	0.0	124.5	0.0	282.0	0.0	1.4	147.3	0.0	0.0	0.0	0.0	33.1	0.0	0.0	14.0	11.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	4.4	0.0	0.0	0.0	27.4	0.0	0.4	14.0	0.0	2.0	4.3	
CM	0.0	0.0	0.0	31.3	0.0	31.5	7.0	10.3	60.5	1.3	0.8	0.0	0.0	33.0	0.0	0.0	12.0	16.5	0.0	0.0	0.0	5.8	3.2	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.5	0.0	0.0
SM	0.0	0.0	0.0	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0	19.3	0.0	20.5	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	12.1	6.8	0.0	2.5	1.9	0.0	0.0	0.0	41.6	0.0	0.0	0.0	17.0	0.0	5.0	5.7
FM	0.3	0.0	0.0	0.4	0.0	2.8	0.1	0.0	0.6	0.3	0.1	0.0	0.3	0.0	0.6	0.0	0.3	0.3	0.0	0.0	0.0	2.6	0.8	0.0	0.2	0.9	0.0	0.0	0.0	2.9	0.0	0.0	0.0	1.5	0.0	0.4	
PM	6.1	1.5	3.6	35.1	0.0	13.1	0.0	4.4	20.9	1.9	0.0	0.1	0.0	1.2	0.9	3.0	2.4	1.9	2.5	0.0	0.0	0.8	0.3	0.0	0.1	0.8	0.0	0.0	0.0	4.2	0.0	0.0	0.0	2.0	1.5	0.0	0.6
S2M	0.0	0.0	0.0	0.7	0.0	0.4	0.0	0.0	19.8	0.2	0.0	12.1	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	1.3	0.0	0.0	0.5	4.3	0.0	0.0	0.0	2.2	0.0	0.0	0.0	1.8	0.0	0.0	0.3
V2M	88.0	1.5	0.0	20.3	0.0	16.3	0.0	1.8	97.8	2.0	0.0	0.0	0.0	6.8	1.3	3.5	3.0	5.5	0.0	0.0	0.1	2.4	0.0	0.2	0.0	0.9	0.0	0.1	0.1	1.6	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0
TM	0.2	3.1	1.6	34.8	0.0	9.9	2.6	0.8	57.6	0.0	0.0	3.1	0.0	3.7	1.4	0.0	0.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	1.6	4.8	0.0	0.0	0.0	14.9	0.0	0.0	0.1	5.0	0.3	0.0	0.0
V1M	1.4	3.8	0.0	1.9	0.0	5.1	0.0	0.0	5.7	1.8	0.0	0.0	1.3	0.2	1.5	0.0	2.3	2.5	0.0	0.0	0.0	2.8	0.0	0.0	0.4	0.8	0.0	0.0	0.0	2.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
CJ	15.0	3.0	0.0	92.5	0.0	4.5	0.0	0.0	208.3	0.8	0.0	0.0	0.5	3.0	1.8	0.0	1.0	10.0	0.0	0.0	0.0	9.1	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	18.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8	0.0	0.0
SI	0.3	1.0	0.0	301.1	0.0	2.5	5.8	0.3	95.4	0.3	0.0	0.0	0.0	3.3	2.1	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	7.7	15.3	0.0	0.4	3.9	0.0	0.0	0.0	32.5	0.0	0.0	0.0	10.0	1.0	3.2	15.5
EJ	9.3	14.6	13.3	375.9	0.0	110.5	2.9	3.0	28.9	1.8	0.0	0.1	0.0	19.1	2.4	20.9	9.6	22.7	0.0	0.1	0.0	20.9	6.3	0.0	0.9	19.5	0.5	0.0	0.3	10.2	25.8	0.0	8.3	11.5	0.9	9.3	15.5
PJ	0.0	1.5	0.0	2.8	0.0	20.8	4.3	0.0	13.0	2.8	0.0	0.0	0.0	0.0	4.3	0.0	5.5	3.3	0.0	0.0	0.0	2.3	0.7	0.0	0.4	15.8	0.0	0.0	0.0	0.6	27.8	0.0	5.9	0.3	2.6	0.4	1.0
S2J	2.8	2.1	0.3	41.1	0.0	2.8	1.6	1.5	33.4	0.0	0.8	0.1	0.0	4.3	4.7	1.2	3.1	8.9	0.0	0.0	0.0	35.6	36.1	0.0	0.2	5.1	0.0	0.0	0.0	147.1	0.8	0.9	0.0	15.2	2.3	1.0	1.4
V2J	0.8	2.5	0.5	0.8	0.0	3.7	0.0	0.0	3.7	3.5	0.0	0.0	1.0	0.6	6.2	0.0	1.8	1.3	0.0	0.0	0.0	1.2	12.8	0.0	0.0	0.7	0.0	0.0	0.0	59.9	0.0	0.7	0.0	8.0	1.0	0.9	2.1
TJ	0.0	2.0	0.0	519.3	0.0	23.3	3.3	138.8	103.5	0.0	0.0	0.0	0.0	146.5	7.0	0.0	0.0	41.5	0.0	0.0	0.0	7.8	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.5	0.0	0.0	0.0	75.0	0.0	5.2	11.2
V1J	19.8	7.5	10.3	1016.5	0.0	244.0	5.3	88.0	22.5	0.0	0.0	0.0	0.0	226.3	11.5	43.3	12.5	71.3	0.0	0.0	0.0	6.7	18.6	0.0	19.8	15.3	0.0	0.0	0.0	87.2	7.3	1.3	0.0	11.0	0.2	0.7	1.1
CO	0.0	2.9	0.0	1.2	0.0	1.6	5.4	0.0	109.0	0.4	0.1	29.2	0.0	1.8	12.4	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0	0.0	0.0	0.6	2.8	0.0	0.0	0.0	26.5	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.3
SO	9.8	0.0	0.0	93.5	0.0	46.8	0.0	9.3	149.3	2.0	0.0	0.0	0.0	21.0	14.3	11.5	9.3	29.3	0.0	0.0	0.0	11.2	14.7	0.0	23.4	14.2	0.0	0.0	0.0	18.1	2.3	0.0	4.3	0.0	0.2	9.7	6.1
FO	15.9	1.6	0.0	135.8	0.0	129.7	0.0	0.1	2.5	2.6	2.8	0.1	0.3	4.3	21.1	0.6	3.3	5.4	0.5	0.0	0.0	9.6	0.0	0.1	0.0	15.0	0.0	0.0	0.0	5.3	3.9	0.0	27.4	52.3	1.2	0.3	5.1
PO	0.8	0.4	0.6	0.8	0.0	5.3	0.0	0.0	2.1	11.3	0.5	0.0	1.0	1.7	26.2	0.0	3.2	5.9	0.0	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	39.3	0.0	0.0	0.3	1.9	16.9	0.0	15.3	3.5	2.0	5.7	5.9
S2O	2.0	1.0	1.4	20.4	0.3	22.6	0.0	3.6	71.5	0.8	1.6	1.1	1.3	16.9	36.1	6.3	2.6	3.7	0.0	0.0	0.0	2.6	0.0	0.0	0.4	25.1	0.0	0.0	0.0	32.8	0.0	0.0	0.8	0.0	1.2	1.4	0.8
V2O	1.0	3.3	0.0	2.5	0.0	62.5	25.8	0.0	1.5	14.3	2.0	0.0	4.0	10.8	63.8	0.0	41.5	3.8	5.3	2.6	0.4	6.0	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0	0.0	4.5	1.2	0.0	0.0	6.0	1.2	0.4	1.1	
JO	0.0	15.5	17.5	6.8	0.0	1.3	7.8	0.0	120.5	1.5	0.0	6.5	0.0	3.8	114.5	0.1	0.0	0.5	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	1.1	0.0	0.0	94.0	0.0	0.1	15.0	0.6	4.7	11.3	
V1O	2.5	7.2	0.0	20.5	202.4	11.3	0.0	0.0	4.7	38.5	38.9	0.0	4.3	6.4	133.1	0.0	3.8	7.2	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7	0.0	0.0	0.0	25.8	0.0	0.0	1.0	1.4	0.3	0.9	

Códigos lagunas: C= Cotaromo, S= Suarez, F= Florida, P=Potrero, S2= Siquero, V2= Verdun 2, T= Truco y V1= Verdun 1. Códigos épocas: N= Noviembre, M= Marzo, J= Julio y O= Octubre. Códigos géneros: Asc= Acomorpha, Asp= Asplanchna, Asi= Asplanchnopus, Bra= Brachionus, Cep= Cephalodella, Fil= Filinia, Gas= Gastropus, Hex= Hexarthra, Ker= Keratella, Lec= Lecane, Lep= Lepadella, Not= Notolca, Pla= Planas, Pol= Polarthra, Ror= Rotaria, Syn= Synchaeta, Tes= Testudinella, Tri= Trichocerca, Tre= Trichotria, Alo= Alona, Aln= Alonella, Bos= Bosmina, Bom= Bosminopsis, Cer= Ceriodaphnia, Dap= Daphnia, Dia= Diaptomus, Eur= Eurytemora, Ill= Ilyocryptus, Mac= Macrotrix, Moi= Moina, Arg= Argyrodiaptomus, Dac= Dactyodiaptomus, Dip= Diaptomus s. lat., Mes= Mesocyclops, Neo= Notodiaptomus, Oit= Oithona y Ther= Thermocyclops

Anexo 6 Densidad (Ln (número de individuos por litro de agua +1)) de 28 géneros del zooplancton en ocho lagunas de la planicie de inundación del río Matorral por cuatro épocas de muestreo.

Lagunas	ROTIFEROS																	CLADOCEROS					COPEPODOS					
	Asc	Asp	Asl	Bra	Fil	Gas	Hex	Ker	Lec	Lep	Nox	Pla	Pol	Rct	Syn	Tes	Tn	Bos	Bom	Dia	Dap	Moi	Arg	Dip	Mes	Noo	Oit	The
CN	0.06	0.53	0.05	2.07	1.42	0.00	0.00	3.46	0.17	0.00	0.36	0.00	3.38	0.00	0.00	0.00	2.58	0.32	0.00	0.32	0.00	0.32	0.00	0.12	0.00	0.36	0.00	0.00
SN	0.09	0.03	0.00	1.25	1.50	0.00	0.00	3.84	0.00	0.00	0.89	0.00	1.48	0.00	0.00	0.00	0.32	0.89	0.00	0.56	0.66	0.63	0.45	0.97	0.45	0.00	1.20	0.78
FN	2.48	2.23	0.00	0.00	4.84	0.00	0.00	1.40	0.63	0.00	0.00	0.00	2.52	0.00	0.00	0.00	1.96	0.00	0.00	2.00	0.00	4.03	0.00	0.00	0.84	0.00	0.00	1.22
PN	0.00	0.00	0.00	0.89	1.08	0.00	0.00	1.60	0.36	0.00	0.69	0.00	1.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.65	0.00	0.27	2.53	0.52	0.00	0.00	0.99	0.00
S2N	1.32	2.51	0.00	4.31	4.42	0.00	0.00	1.20	0.49	0.00	0.00	0.00	1.70	0.00	0.00	0.00	3.48	0.36	0.00	0.36	0.00	2.85	0.00	0.06	0.06	0.00	0.00	0.56
V2N	0.00	3.21	2.48	3.81	4.91	0.00	0.00	1.32	2.97	2.77	0.00	2.53	5.50	0.00	0.00	3.18	2.20	0.00	0.00	3.98	0.00	3.54	0.00	0.32	0.39	0.00	0.97	1.40
TN	2.54	3.35	1.32	4.60	3.88	0.00	0.00	3.18	1.12	0.00	0.00	0.00	2.74	0.00	0.00	1.56	3.58	0.00	0.00	0.72	0.32	4.23	0.00	0.36	0.78	0.00	0.56	1.74
V1N	0.00	2.46	0.00	4.83	5.65	0.00	0.86	5.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.53	0.00	0.00	2.71	2.48	0.06	0.00	1.68	0.63	3.35	0.00	0.32	0.63	0.00	1.10	1.67
CM	2.64	1.39	0.00	4.54	1.70	0.00	0.00	5.34	0.56	0.00	0.00	0.41	1.39	1.01	0.00	0.69	2.40	1.91	1.43	0.00	0.32	0.00	0.00	0.00	0.00	0.92	0.00	0.00
SM	0.00	0.00	0.00	3.47	3.48	2.08	2.42	4.12	0.81	0.56	0.00	0.00	3.53	0.00	0.00	2.56	2.86	2.57	2.06	1.08	1.25	3.75	0.00	0.00	0.72	0.00	1.79	1.90
FM	0.00	1.01	0.00	1.32	3.08	1.66	0.00	2.64	1.32	0.00	0.00	0.00	0.00	1.66	0.00	2.01	1.45	1.29	0.56	0.63	0.17	1.35	0.00	0.00	0.00	0.92	0.00	0.32
PM	0.00	1.45	0.00	1.25	4.15	3.29	0.00	0.92	2.72	1.10	0.00	1.61	2.46	4.20	0.00	3.76	1.56	0.59	0.27	0.59	0.12	1.65	0.00	0.00	0.12	0.92	0.00	0.49
S2M	0.89	1.56	0.00	1.06	1.81	0.00	0.00	1.90	1.03	0.00	0.00	0.84	0.17	0.92	0.00	1.18	1.32	0.81	0.00	1.66	0.41	1.16	0.00	0.00	0.00	1.03	0.00	0.22
V2M	0.56	0.36	0.45	0.59	1.83	0.00	0.00	1.12	2.51	0.56	0.00	0.69	0.99	3.30	0.00	1.43	1.58	1.22	0.00	0.66	0.00	0.97	0.00	0.00	0.00	0.27	0.00	0.00
TM	0.27	0.00	0.00	0.36	1.32	0.12	0.00	0.45	0.22	0.12	0.00	0.27	0.00	0.49	0.00	0.22	0.22	0.63	0.00	1.75	0.97	2.77	0.00	0.12	0.27	0.27	0.00	0.00
V1M	0.56	0.41	0.41	0.59	1.54	0.00	0.00	1.54	1.50	0.00	0.00	0.69	0.45	1.97	0.00	1.01	0.84	1.34	0.00	0.56	0.36	1.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.12
CJ	0.00	1.10	0.00	6.25	3.19	1.45	4.94	4.65	0.00	0.00	0.00	0.00	4.99	2.08	0.00	0.00	3.74	2.31	0.00	0.00	0.22	2.95	0.00	0.00	0.00	0.56	0.00	0.00
SJ	1.34	1.14	0.27	3.74	1.32	0.97	0.92	3.54	0.00	0.56	0.12	0.00	1.67	1.74	0.78	1.40	2.20	2.16	2.79	1.35	1.72	3.51	0.00	0.00	2.06	0.69	1.43	2.79
FJ	0.00	0.90	0.30	0.81	0.00	0.00	0.00	1.61	0.00	0.00	3.01	0.00	3.07	0.30	0.00	0.17	0.00	3.09	1.98	5.30	0.63	2.41	3.21	2.22	2.11	0.63	2.33	2.53
PJ	0.00	0.00	0.00	0.52	0.32	0.00	0.00	3.34	0.17	0.00	2.57	0.00	0.00	0.69	0.00	0.00	0.00	1.20	0.52	2.82	0.32	0.49	3.36	1.94	0.00	1.27	0.36	0.69
S2J	2.27	0.00	0.00	4.55	3.87	0.00	2.33	5.01	1.10	0.00	0.00	0.00	3.36	2.72	2.53	2.33	3.41	3.60	3.61	1.81	0.17	5.00	0.56	0.00	0.66	1.18	0.69	0.89
V2J	3.03	2.14	2.42	6.93	5.50	1.83	4.49	3.16	0.00	0.00	0.00	0.00	5.43	2.53	3.79	2.60	4.28	0.78	2.52	0.52	0.00	4.51	0.00	0.00	0.41	0.69	0.96	1.14
TJ	4.49	0.92	0.00	3.06	2.85	0.00	1.01	4.59	1.10	0.00	0.00	0.00	2.05	0.81	1.50	1.39	1.87	2.17	0.56	0.00	0.00	1.50	0.00	0.00	1.74	0.00	1.82	2.50
V1J	1.56	0.92	1.52	3.59	2.54	0.00	1.69	3.09	1.06	0.00	0.12	0.00	0.78	0.63	1.39	1.23	1.66	2.04	2.98	2.79	3.03	4.48	0.22	0.00	0.52	0.17	0.52	0.72
CO	0.22	0.59	0.00	5.71	1.25	1.91	0.22	4.57	0.27	0.00	0.00	0.00	1.45	1.12	0.56	0.00	0.00	1.39	0.00	1.32	0.49	3.31	0.12	0.00	0.00	0.00	0.41	0.22
SO	0.17	1.42	0.94	3.58	2.39	1.27	0.59	6.36	0.00	0.00	1.42	0.00	1.54	0.86	0.00	0.00	0.49	2.50	2.75	2.72	3.20	2.95	1.18	1.66	0.00	0.17	2.37	1.95
FO	0.00	1.35	0.00	0.78	0.97	1.85	0.00	4.70	0.36	0.12	3.41	0.00	1.03	2.59	0.00	0.12	0.00	2.36	0.00	5.06	0.00	1.84	1.58	3.35	1.45	0.78	0.22	1.81
PO	0.00	2.80	2.92	2.05	0.81	2.17	0.00	4.80	0.92	0.00	2.02	0.00	1.56	4.75	0.12	0.00	0.41	0.00	0.00	3.70	0.00	0.69	2.89	2.82	0.17	1.10	1.90	1.53
S2O	1.13	0.69	0.89	3.31	3.16	0.00	1.52	4.28	0.59	0.97	0.75	0.81	2.88	3.61	1.98	1.27	1.54	1.27	0.00	3.30	0.36	3.52	0.00	0.59	0.00	0.78	0.86	0.59
V2O	1.32	2.10	0.00	3.07	2.51	0.00	0.00	1.74	3.68	3.69	0.00	1.57	2.01	5.81	0.00	2.28	2.18	0.00	0.00	0.75	0.00	0.78	0.00	0.00	0.32	0.78	0.26	0.75
TO	2.35	2.74	2.66	5.93	4.71	1.37	1.39	3.40	1.01	0.00	0.12	0.00	3.00	1.23	3.99	2.36	3.15	0.00	0.00	0.72	0.94	4.61	0.00	0.12	2.26	0.45	1.74	2.51
V1O	2.83	0.97	0.00	4.92	4.87	0.00	0.12	2.35	1.29	1.32	0.12	0.27	1.57	3.09	2.45	1.45	1.86	0.00	0.00	0.39	0.00	3.39	0.00	0.00	0.06	0.89	0.22	0.53

Códigos lagunas: C= Contarano, S= Suarez, F= Florida, P= Potrero, S2= Siquem, V2= Verdun 2, T= Tiaco y V1= Verdun 1. Códigos épocas: N= Noviembre, M= Marzo, J= Julio y O= Octubre.
 Códigos géneros: Asc= Acomorphu, Asp= Asplanchna, Asl= Asplanchnopus, Bra= Brachionus, Fil= Filina, Gas= Gastropus, Hex= Hexarthra, Ker= Keratella, Lec= Lecane, Lep= Lepadella, Nox= Notolea, Pla= Planorbis, Pol= Polyarthra, Rot= Rotaria, Syn= Synchaeta, Tes= Testudinella, Tn= Tricocerca, Bos= Bosmina, Bom= Bosminopsis, Dap= Daphnia, Dia= Diaphanosoma, Moi= Moina, Arg= Argodiaptomus, Dip= Diaptomus s lat, Mes= Mesocyclops, Noo= Notodiplopus, Oit= Onthona y The= Thermocyclops