

Diversidad biológica en la llanura de inundación del

Río Mamoré

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



*Importancia
ecológica de la
dinámica fluvial*

Diversidad biológica en la llanura de inundación del

Río Mamoré

Importancia ecológica de la dinámica fluvial

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



FUNDACIÓN SIMÓN I. PATIÑO

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

PRESENTACIÓN

En los años 80, participé con mis compañeros de la ORSTOM (ahora IRD) y de la Universidad Técnica del Beni, en un programa dedicado al estudio de la pesca y de la biología pesquera en la región de Trinidad en Bolivia. En el curso de este trabajo, nos dimos cuenta sobre la complejidad de la dinámica hidrológica de esta zona central del Beni y de su importancia primordial como factor de control de la diversidad y de la producción biológica. Sin embargo, esa impresión fue subjetiva y era evidente que faltaba un estudio científico para tratar de comprender la diversidad y la producción, no solamente de los peces sino de toda la cadena trófica. Diez años después tuve la oportunidad de presentar a la dirección del IRD un proyecto elaborado en común por los investigadores del Instituto de Ecología de la UMSA, de la UTB y del IRD. Este proyecto denominado «Biodiversidad de la Cuenca Amazónica Boliviana» (BIOCAB) empezó en el año 1997.

En el programa general, la realización de la temática «Biodiversidad y factores de control» fue delegada a Marc Pouilly. El se encargó de reunir a un equipo multidisciplinario de investigadores, atraer a técnicos y estudiantes tanto bolivianos como franceses, obtener de las instituciones los fondos necesarios y también prever los detalles científicos y operativos.

Todos estos objetivos fueron alcanzados y este libro sintetiza los diversos resultados obtenidos en los campos respectivos de cada especialista involucrado. Cada capítulo incluye una primera parte descriptiva desde la hidrología hasta los peces, pasando por los diversos niveles de la cadena trófica tal como algas, macrófitas, zooplancton e invertebrados. En una segunda parte los autores tratan de relacionar los cambios estacionales con la dinámica hidrológica, mos-

trando perfectamente la importancia de la inundación periódica como factor de control de las comunidades vegetales y animales. Finalmente, el conjunto del libro nos da, por primera vez, una idea global de la diversidad biológica y del funcionamiento ecológico de la zona central del Beni. Varios capítulos dan indicaciones precisas sobre la producción biológica directamente ligada a las actividades humanas, tales como la ganadería (plantas forrajeras) y la pesca (producción piscícola directamente controlada por la importancia de la inundación anual).

Quiero subrayar que este libro es el fruto de una colaboración estrecha entre investigadores franceses y bolivianos y de una participación entusiasta de muchos estudiantes. Ellos pudieron adquirir, a lo largo de este trabajo, una experiencia científica de calidad que se concretó en la defensa de varias tesis especializadas. Este último aspecto me parece sumamente positivo, porque estos esfuerzos de formación contribuyen a asegurar la perennidad de la investigación hidrobiológica en Bolivia.

Como iniciador y responsable del BIOCAB, quiero agradecer sinceramente a todos los investigadores, estudiantes y técnicos que realizaron este libro, base imprescindible para los futuros trabajos en el campo de la biodiversidad y de la producción biológica de la zona. También quiero felicitar aquí a los editores científicos, sabiendo que es tarea difícil y a veces ingrata, reunir la diversas contribuciones, uniformizar la presentación y corregir las pruebas. Por fin me queda agradecer de manera muy especial a la Fundación Simón I. Patiño que se encargó con mucha eficiencia de la publicación de esta obra.

L. Lauzanne

PRESENTACIÓN

El desarrollo del conocimiento sobre la biodiversidad en Bolivia ha tenido una evolución positiva durante estos últimos años. Diversas instituciones en el país han trabajado para crear una base de información, inexistente hace no mucho tiempo. Una de las áreas geográficas que necesitaba de un documento sintético, es el área de inundación del Río Mamoré. De especial interés, como una de las áreas más importantes de humedales del continente, sujeta a inundaciones periódicas, tiene una ecología singular que se destaca además por la importancia de sus recursos pesqueros.

La dinámica de los ríos es el punto de partida para poder entender no solo a los ecosistemas acuáticos, sino también a los terrestres, dada la fuerte integración existente entre ambos sistemas. El área del Río Mamoré ha sido objeto de estudios que actualmente se encuentran en fuentes dispersas. Por otra parte, los actores principales en la elaboración de este documento, el Instituto de Investigación para el Desarrollo de Francia (IRD), el Instituto de Ecología y una serie de colegas que tienen alta experiencia en la zona, han ido acumulando información y conoci-

mientos que necesitaban de esta síntesis. La experiencia del IRD con relación a los recursos de peces de la Amazonía Boliviana y su trabajo sobre la caracterización de los ecosistemas fluviales, se han podido unir en este documento con la experiencia adquirida por el Instituto de Ecología en ecosistemas terrestres de la llanura de inundación, sobre la vegetación de la zona y sobre la geoecología del Beni.

Este trabajo es también producto de la cooperación entre nuestras instituciones que lleva ya más de veinte años y que se inició con los trabajos conjuntos sobre el Lago Titicaca, esperamos que esta publicación sea base de desarrollos futuros y que tanto estudiantes como científicos recurran a ella para avanzar el conocimiento sobre una de las áreas de mayor importancia del país.

Mario J. Baudoin W.

Director del Instituto de Ecología
Universidad Mayor de San Andrés

PRESENTACIÓN

El título del libro “Diversidad biológica en la llanura de inundación de Río Mamoré” presenta por una parte el enfoque científico holístico de las investigaciones y por otra, la originalidad del objeto científico siendo el ecosistema río-llanura de inundación dinámico y heterogéneo.

El concepto de diversidad biológica o de biodiversidad traduce un cambio epistemológico que supone la transformación de una descripción de la naturaleza a un estudio integral de la diversidad de lo vivo, analizando no solamente la diversidad del medio sino también la diversidad funcional con las complejas relaciones entre los diferentes componentes del medio y la apertura a la problemática científica sobre el equilibrio entre la conservación y el uso sostenible. Recorriendo el tiempo vemos que desde hace varios miles de años el hombre ha dibujado y descrito la diversidad de la fauna y de la flora. La incipiente curiosidad de la ilustración sobre los secretos del nuevo mundo y la sed de los naturalistas para inventariar y clasificar las especies, en particular desde el viaje de Linnée en Laponia y su primera nomenclatura, hicieron que numerosos científicos del siglo XVIII y XIX iniciaran el estudio de la diversidad biológica del continente americano. Alexander von Humboldt en su viaje a la América Equinoccial da un aporte fundamental en expediciones científicas con una concepción interdisciplinaria y holística de la ciencia que permite detectar y analizar las conexiones entre los fenómenos. D’Orbigny, su discípulo, adoptó este enfoque científico y lo aplicó en sus viajes científicos a Bolivia y particularmente en la cuenca del Río Mamoré durante el año 1832; las regiones exploradas no eran solamente un lugar de clasificación y de extracción, sino también un laboratorio donde se podía analizar la multiplicidad de fenómenos naturales y sus interrelaciones. Con su enfoque geográfico, geomorfológico, hidrológico, botánico, ictiológico y ecológico este libro sigue y amplía las líneas trazadas por estos

ilustres viajeros añadiendo una reflexión sobre la gestión de los recursos naturales.

La complejidad de la diversidad y de la dinámica espacial y temporal de las condiciones hidrológicas, físico-químicas y ecológicas de las áreas inundadas ha sido un desafío para los estudios de ecología acuática y terrestre, razón por la cual fueron poco estudiadas a pesar de su enorme importancia como centros de biodiversidad y de alta productividad. La participación de 25 investigadores y estudiantes en este proyecto corrobora su dificultad. Los resultados obtenidos subrayan la extraordinaria diversidad de la fauna y de la flora demostrando las relaciones de esta alta biodiversidad con una estructura espacio temporal de mosaicos y sucesiones determinada en gran parte por las fluctuaciones en el caudal, los movimientos del río, las inundaciones temporales, los procesos erosivos y de sedimentación.

Es para el Institut de Recherche pour le Développement (IRD) una gran satisfacción haber participado en la realización de este libro, no solamente por su calidad científica sino también por ser el fruto de una colaboración estrecha de varios años entre nuestro instituto y el Instituto de Ecología de la Universidad Mayor San Andrés de La Paz. La participación de varios estudiantes en esta obra señala la preocupación de este programa científico en la formación de nuevos investigadores bolivianos. La difusión necesaria de los resultados científicos sufre a menudo la escasez de soporte editorial; el apoyo determinante de la Fundación Simón I. Patiño ha permitido la edición de este libro y de poder entregar a la comunidad científica y universitaria los resultados de una cooperación exitosa entre Bolivia y Francia.

Jean Joinville Vacher
Representante del IRD, La Paz

ÍNDICE

Introducción y presentación del libro MARC POUILLY & STEPHAN G. BECK	1
Parte I El Río MAMORÉ Y SU LLANURA DE INUNDACIÓN	
CAPÍTULO I Geografía general MARC POUILLY & STEPHAN G. BECK	13
CAPÍTULO II Características biológicas generales de la llanura del Beni STEPHAN G. BECK & MÓNICA MORAES R.	27
CAPÍTULO III División geomorfológica del Río Mamoré MARIO CHARRIERE, LUC BOURREL, EMMANUELLE GAUTIER & MARC POUILLY	77
CAPÍTULO IV Hidrología y dinámica fluvial del Río Mamoré LUC BOURREL & MARC POUILLY	95
CAPÍTULO V Diversidad de hábitats acuáticos CARLA IBAÑEZ & MARC POUILLY	117

PARTE II | DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE LA VEGETACIÓN**CAPÍTULO VI**

Unidades mayores de vegetación de las sabanas **141**
MARIA RENÉE ORELLANA, STEPHAN G. BECK & LUC BOURREL

CAPÍTULO VII

Comunidades sucesionales a orillas del Río Mamoré **167**
CARLA MALDONADO & STEPHAN G. BECK

CAPÍTULO VIII

Vegetación acuática y ribereña de las lagunas **193**
ADRIANA SANJINÉS & STEPHAN G. BECK

CAPÍTULO IX

Fitoplancton del Río Mamoré central **235**
MARTHA GUTIÉRREZ & MIRTHA CADIMA

PARTE III | DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE LA FAUNA ACUÁTICA**CAPÍTULO X**

Zooplancton de las lagunas **271**
CARLA IBAÑEZ, JUAN CESAR PAGGI, CARLOS MOLINA, JULIO PINTO & WALTER KOSTE

CAPÍTULO XI

Macroinvertebrados de las lagunas **301**
FAVIANY LINO, ODILE FOSSATI, ROBERTO APAZA & EDGAR GOITIA

CAPÍTULO XII

Peces de las lagunas **321**
MARC POUILLY, FAVIANY LINO & TAKAYUKI YUNOKI

CAPÍTULO XIII

Aspectos generales para la gestión | Importancia de los aportes científicos **359**
MARC POUILLY, STEPHAN G. BECK, RUBEN MARÍN, LAURENT LAUZANNE & LUIS TORRES

AGRADECIMIENTOS

Los editores, autores y co-autores expresan sus más sinceros agradecimientos a todo el personal técnico y a los estudiantes por su apoyo fundamental en las misiones y en la evaluación de muestras. Agradecen el apoyo de las instituciones sin las que no hubiéramos podido llevar a cabo estas investigaciones. Finalmente, va un profundo agradecimiento al Centro de Ecología Simón I. Patiño por su obra en la difusión de la información científica.

Personal técnico y estudiantes

Alfredo Parada, Alberto y Sarina Mancilla, Vladimir Garcia, Jean Louis Menou, Claudio Rosales, Guido Miranda, Isabel Moya, Rudy Luna, Susy Fuentes, Carmen Mendoza, William Barbier, Lionel Christian, Fabrice Cathelin y Elisabeth Leciack.

Instituciones

IRD (Institut de Recherche pour le Développement), UMSA (Universidad Mayor de San Andrés, La Paz) con el Instituto de Ecología a través de su Unidad de Limnología y del Herbario Nacional de Bolivia, UMSS (Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba) a través de su Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos, UTB (Universidad Técnica del Beni, Trinidad) a través del Centro de Investigación de los Recursos Acuáticos, ABTEMA (Asociación Boliviana de Teledetección para el Medio Ambiente, La Paz), Museo de Historia Natural La Paz (Colección Boliviana de Fauna), Instituto Nacional de Limnología Santa Fe (Argentina), SEMENA (Servicio de Mejoramiento de la Navegación Amazónica, Trinidad), WWF (World Wildlife Fund, Bolivia) y LIDEMA (Liga de Defensa del Medio Ambiente, La Paz).

Los editores agradecen a Laurent Lauzanne, Mabel Maldonado, Cécile de Morales, Gonzalo Ávila y Luis Pacheco que dedicaron gentilmente su paciencia en revisar y mejorar el libro. Al equipo editorial del Centro de Ecología Simón I. Patiño, Carmita Montoya, Christian Bomblat y Maria Gracia Sarabia por su colaboración.

En memoria de

Werner Hanagarth

Investigador alemán (1948 – 2003)

Obra realizada en el marco institucional de

Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz - Bolivia

Universidad Técnica del Beni, Trinidad - Bolivia

Institut de Recherche pour le Développement, La Paz - Bolivia, Paris - France

Introducción y presentación

MARC POUILLY & STEPHAN G. BECK

El inventario de las formas de vida no se realiza sólo basándose en la descripción de las especies. La aparición de nuevas tecnologías permite ampliar la visión actual sobre la vida terrestre y reconocer sus aspectos más íntimos y difícilmente perceptibles. Por ejemplo, mediante la genética existe acceso a la información básica del desarrollo, diferenciación y evolución de los organismos y se ha llegado a conocer la codificación del ADN. Por otro lado, mediante la percepción remota, ahora se reconocen sus aspectos más globales y a escalas mayores; por ejemplo, la descripción de las tendencias de la formación y dinámica de los ecosistemas.

Entre los avances logrados en relación al concepto de biodiversidad, el adelanto más importante de los últimos años es seguramente el haber comprendido que para conservar esa diversidad no sólo sirve describir las formas de vida del ADN hasta el nivel del ecosistema, sino que se necesita también entender cómo cada componente influye y está influenciando a otros componentes. Esta necesidad se basa en la hipótesis de que, cuando los procesos ecológicos se mantienen en un sistema, éste se regula y equilibra por sí solo en forma natural.

Luego, la diversidad biológica está correlacionada con la diversidad ambiental y a nivel conceptual, las expresiones de diversidad incluyen a la variedad de genes, especies y ecosistemas. Mientras más complejo es un sistema, mayor capacidad tiene para albergar especies con ecología diversa. Al contrario, muchas veces la modificación de los medios por el hombre, especialmente de los ríos, corresponden a una simplificación del sistema que se traduce en una reducción de la diversidad en hábitats, generando cambios en la composición de las comunidades, generalmente acompañados por la pérdida de especies.

El ecosistema es un todo, más complejo que la suma de sus componentes. Por lo tanto, el procurar determinar el funcionamiento ecológico del ecosistema es el desafío científico que busca advertir y prever el impacto de los cambios bióticos y abióticos (medioambientales) sobre organismos, comunidades y ecosistemas en su totalidad. En base a tales estudios, se genera información esencial para la definición de estrategias y planes de manejo, destinados a la conservación de los ecosistemas, recomendación principal de la Convención Internacional sobre la Biodiversidad.

LLANURAS DE INUNDACIÓN

En este marco general, las llanuras de inundación juegan un papel original debido a sus características ecológicas y a sus estrechas relaciones históricas y, sin duda futuras, con el desarrollo de las poblaciones humanas. Es evidente que el hombre ha tenido y puede obtener un alto beneficio de esos sistemas. Por lo tanto, es nuestro deber estudiarlos y entenderlos, con el fin de protegerlos y asegurar la calidad de vida humana.

Las llanuras de inundación representan ecosistemas muy particulares, que no son ni terrestres ni acuáticos, sino una combinación de ambos. De alguna manera, esta propiedad ha retrasado el avance de su estudio, pues los científicos no sabían cómo abordarlos. Sin embargo, las llanuras de inundación son zonas de alto interés para las sociedades humanas y son frecuentemente amenazadas por numerosas actividades. Por ejemplo, la utilización del agua para uso doméstico, agrícola e industrial, el uso de los ríos como vía de transporte (Figs. 1 y 2) y sitios de depósito de los desechos, así como proveedor de energía y de materia

mineral, suelen causar impactos negativos en estos ecosistemas. Otras amenazas potenciales incluyen la utilización inadecuada de los terrenos fértiles, adyacentes a los ríos, como campos agrícolas.

En la historia humana, la importancia del acceso al agua ha favorecido al desarrollo de las ciudades cercanas a ríos y lagos. Al mismo tiempo, se generó la necesidad de realizar obras de ingeniería en los humedales para proteger a las poblaciones y para habilitar los terrenos. Este fenómeno es cada vez más evidente en la época moderna por la ampliación geográfica de los centros urbanos, la intensificación de la agricultura y la expansión de las vías de transporte, de ese desarrollo es que surgieron las primeras preocupaciones ecológicas a nivel internacional. Reconociendo la dramática desaparición de esos ecosistemas de primera importancia social, económica y ecológica, una convención internacional fue planteada en 1971 en la ciudad de Ramsar (Irán) para la conservación y uso racional de los humedales¹, referidos a las variedades de cuerpos de agua continentales y oceánicas, como ríos, lagunas y áreas inundadas.

Más que referirnos a la llanura de inundación, debemos considerar al sistema río-llanura de inundación, porque la permanencia de las llanuras de inundación está indudablemente ligada al aporte de las aguas que provienen del río y más específicamente en base a aportes abruptos o graduales de agua que sobrepasan temporalmente la capacidad de transporte del río y generan las inundaciones. Según un

aspecto estrictamente físico, la llanura de inundación es un reservorio de agua que, en su mayor parte y después del flujo masivo, se restituye al río. Tales sistemas pueden ser clasificados según la frecuencia, la intensidad, la duración y ante todo el carácter previsible o no de las inundaciones, así como de la procedencia de las aguas.

El agua de río genera una dinámica fluvial que modifica constantemente los paisajes acuáticos y terrestres. De esa dinámica proceden diferentes unidades (lagunas, bosques, arroyos y pantanos, entre otros) que forman un mosaico con propiedades específicas. La propiedad específica más importante es el aspecto permanente o cambiante de la fase acuática y el grado de conectividad hidráulica al río principal y a las demás unidades del sistema.

La evolución temporal de esas unidades se genera con relación a la superposición de dos principales procesos de organización: mosaico y sucesional. El proceso de mosaico corresponde a la modificación del ordenamiento de las diferentes unidades en relación a la dinámica fluvial (por ejemplo, cortes de meandros por la migración del lecho principal, arrastre de las terrazas de un bosque por la erosión). Por otro lado, el proceso sucesional se manifiesta en la evolución de las características de una unidad en el tiempo (por ejemplo, la maduración de los bosques que va desde una vegetación arbustiva a otra arbórea y a la colmatación de algunas lagunas por los sedimentos).

¹ Bolivia ha suscrito esa Convención en 1990 y existen actualmente ocho sitios reconocidos de importancia internacional; cuatro en tierras bajas (Bañados del Izozog, el Río Parapetí, la Laguna Concepción, el Palmar de las Islas y Salinas de San José y el Pantanal boliviano) y cuatro en tierras altas (la Cuenca del Río Tajzara, el sector boliviano del Lago Titicaca, los lagos Poopó y Uru Uru y la Laguna Colorada).

Introducción y presentación

Debido a ambos fenómenos, la temporalidad de las inundaciones y de la conectividad hidráulica y la dinámica fluvial, las llanuras constituyen ecosistemas muy complejos, ya que están compuestos por una elevada diversidad de hábitats, desde estrictamente terrestres hasta acuáticos y permanentes, que pueden albergar una gran diversidad biológica. Los organismos vivos que colonizan estos ecosistemas están adaptados al funcionamiento dinámico y muchos utilizan las variaciones estacionales de las condiciones ambientales para cumplir su ciclo de vida, aprovechando de la conectividad hidráulica temporal para colonizar diferentes tipos de hábitats. Las adaptaciones de los organismos a un medio ambiente variable confieren a estos sistemas un equilibrio ecológico dinámico, relacionado a las fluctuaciones en el régimen hídrico. Sin embargo, son ecosistemas frágiles cuando se rompe esa dinámica.

Además de una alta diversidad biológica, los ríos en la llanura de inundación tienen una productividad superior a la de otros sistemas fluviales. Este fenómeno es generalmente atribuido al papel de “trampa” de la llanura con relación a los sedimentos. Aunque los ríos arrastren los sedimentos de las cuencas altas y los transporten por el flujo continuo, las llanuras de inundación retienen las aguas durante la época de desborde, permitiendo una sedimentación parcial de estos sedimentos. Como consecuencia, se enriquecen las áreas inundadas por la deposición de los nutrientes contenidos en los sedimentos y que en definitiva son la base de una cadena trófica rica que puede soportar una alta densidad de organismos.

En la llanura del Río Mamoré se produce el 47% de los bovinos de Bolivia (en el Departamento del Beni), pero las inundaciones

extremas provocan considerables pérdidas de millares de cabezas de ganado. Las inundaciones afectan también a numerosas ciudades, pueblos y comunidades, siendo necesarias hasta medidas de evacuación en ciertos casos. Por otro lado, la intensidad y la duración de la inundación anual condicionan directamente a la diversidad de la producción biológica, según el funcionamiento global ya descrito. En consecuencia, se debe encontrar un equilibrio entre la necesidad de conservar la dinámica fluvial e hidráulica, para mantener el patrimonio y los recursos que provee la llanura y la necesidad de proteger a la población de las consecuencias de las inundaciones, tomando en cuenta además la exigencia de habilitar nuevos terrenos para la agricultura. Este equilibrio es crucial para el desarrollo de las poblaciones humanas locales. Por lo tanto, es evidente que la generación de conocimientos más detallados sobre la dinámica física y biológica es primordial para el desarrollo sostenible de la región de la llanura del Río Mamoré.

PRESENTACIÓN

El libro presenta estudios realizados en la llanura de inundación del Río Mamoré cerca de Trinidad entre los años 1997 a 2000, en el marco de un convenio de investigación entre el Instituto de Ecología de la Universidad Mayor de San Andrés en La Paz, el Centro de Investigación sobre los Recursos Acuáticos de la Universidad Técnica del Beni en Trinidad (Fig. 3) y el Institut de Recherche pour le Développement (cooperación científica francesa).

Los capítulos son en su mayoría el resultado de las investigaciones realizadas por un equipo de



Figura 1 Puerto Varador en el Río Mamoré, cerca de Trinidad (1999). | *Marc Pouilly*



Figura 2 Canoa en el Río Mamoré, cerca de Trinidad (1999). | *Marc Pouilly*

investigadores, estudiantes universitarios egresados y tesistas en licenciatura que fueron parte del proyecto. Los editores agradecen a todos los estudiantes que ahora trabajan en otras áreas, pero que han sido motivados a ser parte de esta obra, mediante el aporte de sus estudios.

Aunque a veces estos estudios han estado respaldados por informes taxonómicos previos, casi la totalidad son pioneros en la descripción y en la interpretación ecológica de las comunidades con relación a los parámetros medioambientales. Por esa razón, las conclusiones deben ser consideradas preliminares y otros esfuerzos serían necesarios para incrementar el conocimiento del funcionamiento de este sistema.



Figura 3 Investigador del CIRA-UTB mostrando un pacú (*Colossoma macropomum*), pescado en una laguna cerca de Trinidad (1999). | *Marc Pouilly*

Un primer objetivo es el de presentar y difundir evidencias que sostienen la idea que la llanura es un ecosistema dinámico. No puede ser considerada homogéneo, sino que nace y se mantiene sobre la base de la diversidad de las situaciones y condiciones hidrológicas, geomorfológicas y físico-químicas, así como por la diversidad de los organismos vegetales y animales que alberga.

El segundo objetivo es el de presentar al Río Mamoré y su llanura de inundación como una entidad con funcionamiento y diversidad específicos, que pueden ser considerados como representativos de la parte oeste de la Cuenca Amazónica. Nuevamente, la alta diversidad registrada y su estado de conservación hacen del Río Mamoré un valioso patrimonio que merece una adecuada atención y gestión a nivel nacional e internacional.

En este sentido, el tercer objetivo es el de constituirse en una base referencial, utilizando los datos presentados, para la realización de futuros programas de monitoreo de este extenso sistema de humedales tropicales en estado natural.

Tres temáticas fundamentales estructuran el libro:

- La primera temática realiza una descripción general de la geografía (Cap. I) y de la biodiversidad beniana (Cap. II). Luego, se presenta una caracterización del medio físico específico del Río Mamoré y su llanura de inundación, en base a la geomorfología (Cap. III), hidrología (Cap. IV) y diversidad de hábitats (Cap. V). Estos capítulos recalcan aspectos generales biológicos y físicos.
- La segunda temática considera a la diversidad de la vegetación en tres grandes unidades del paisaje fluvial: la sabana (Cap. VI), los meandros (Cap. VII) y las lagunas (Cap. VIII).
- En la tercera temática se explora la variación espacio-temporal de la composición de las comunidades acuáticas en lagunas ubicadas en un gradiente de distancia respecto al Río Mamoré. Se presentan datos sobre las comunidades de fitoplancton (Cap. IX), zooplancton (Cap. X), macroinvertebrados bentónicos (Cap. XI) y peces (Cap. XII).

Finalmente, un último capítulo resume las conclusiones de los diversos estudios. Presentado en forma de un ensayo, este capítulo incluye la información científica general y local, aunque preliminar, para el entendimiento de la gestión ambiental de la zona central del Río Mamoré.



Madera arrastrada y trabada en un río secundario cerca del Río Mamoré, al momento de las primeras crecidas del agua después de la época seca. | *Marc Pouilly*

Parte I

EL RÍO MAMORÉ Y SU LLANURA DE INUNDACIÓN





Puerto Almacén sobre el Río Ibare, llanura de inundación del Río Mamoré, época seca. | *Marc Pouilly*

Geografía general

MARC POUILLY & STEPHAN G. BECK

INTRODUCCIÓN

El Río Mamoré (sur 9.5°- 18°, oeste 62.5°- 67°) forma parte de la Cuenca alta del Río Madeira, uno de los principales tributarios del Río Amazonas, situado en la parte suroeste de la Cuenca Amazónica (Fig. I.1).

El Río Mamoré tiene un recorrido de unos 1 200 km y está ubicado íntegramente en Bolivia. Recibe sus afluentes principalmente de la parte sureste de los Andes bolivianos (Departamento de Cochabamba). Al extremo noreste de Bolivia, en el Departamento de Pando y en la frontera con Brasil toma el nombre de Río Madeira, luego de fusionarse con otros tres ríos mayores (Iténez, Beni y Madre de Dios). En el Departamento del Beni, la parte central del Río Mamoré incluye una inmensa llanura de inundación, que es objeto de los estudios presentados en este libro.

GEOGRAFÍA HUMANA Y ADMINISTRATIVA DEL BENI

Culturas precolombinas poblaron las sabanas y orillas altas de los ríos desde tiempos prehistóricos. Poco se conoce de su historia y arqueología pero dejaron numerosos signos en forma de camellones y lomas artificiales (Denevan, 1980).

Actualmente, el extenso departamento del Beni tiene una superficie de aproximadamente 213 600 km², limita al norte con el Departamento de Pando, al oeste con el de La Paz, al sudeste con el de Santa Cruz y al este con la República de Brasil. Al sur, a lo largo de

las serranías de Marimonos y Mosetenes, la delimitación administrativa con el Departamento de Cochabamba aun no está bien definida.

El Departamento del Beni cuenta con una baja densidad de población de 1.7 habitantes por km², que corresponde a un 4% de la población total nacional (INE *et al.*, 1999). La mayor parte (ca. 66%) está concentrada en poblados de más de 2 000 habitantes. La otra parte es dispersa y habita en numerosas estancias ganaderas o en las orillas de los ríos. Según el Primer Censo Indígena Rural de Tierras Bajas, en 1994 más de 24 grupos de indígenas habitaban este departamento lo que corresponde a un 15% de la población total (Secretaría Nacional de Asuntos Étnicos, 1994). Domina la etnia de los Mojeños (16 000 personas), seguida por unos pocos miles de Chimanes, Movimas e Itonamas. La ganadería, agricultura, caza y pesca son las actividades principales en las áreas rurales.

Los productos exportables son ganado en pie, castaña, goma, palmito y madera que contribuyen solamente en un 4% a la exportación total nacional (Euroconsult & Galindo, 1999).

La Cuenca del Río Mamoré incluye cinco provincias políticas a lo largo del río. Los estudios presentados en este libro se desarrollaron sobre todo en la Provincia Cercado (capital departamental de Trinidad, con aproximadamente 65 000 habitantes); en la provincia Marbán al sur de Trinidad (capital provincial Loreto) y en la Provincia Moxos, al oeste del Río Mamoré (capital provincial San Ignacio).

La reducida vinculación territorial carretera con las demás regiones de Bolivia, contribuyó al lento desarrollo del departamento. Recién a fines de la década de los 60, se empezaron a construir los primeros caminos al Beni y las

carreteras interdepartamentales entre La Paz y Santa Cruz. La mayoría de las carreteras es de tierra y es transitable solamente durante la época seca (mayo - octubre). La escasa pendiente dificulta el drenaje de las aguas,

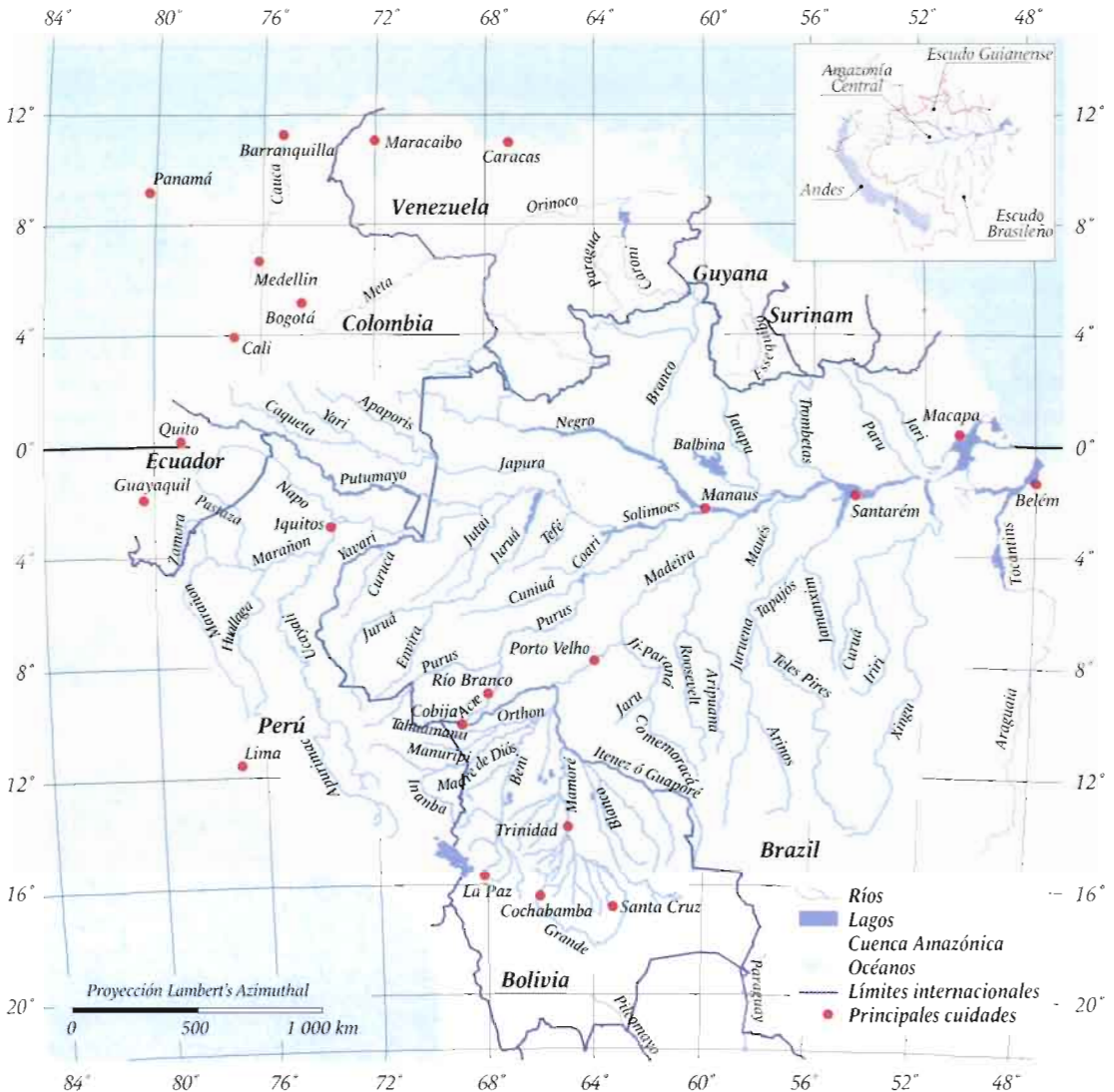


Figura I.1 Red hidrográfica principal de la Cuenca Amazónica.

mientras que la compleja red hidrográfica, los suelos arcillosos e inundables y la falta de materiales de construcción retrasan la apertura y el mantenimiento de los caminos (Euroconsult & Galindo, 1999).

El transporte fluvial tan importante y único medio en siglos pasados, mantiene aún su importancia para la población local. Las lanchas y canoas son el medio de transporte más común en los pueblos y estancias ribereños. Las rutas fluviales más utilizadas en el departamento por grandes embarcaciones (pontones) son las conexiones Iténez-Mamoré, Beni-Mamoré e Ichilo-Mamoré, esta última vía cruza el área de estudio. Las embarcaciones salen de Puerto Villarroel sobre el Río Ichilo y van hasta Guayaramerín, pasando por Trinidad. Si bien los ríos son navegables, el frecuente cambio del curso, la formación de meandros, la acumulación de sedimentos, la formación de bancos de arena y las palizadas (acumulación de troncos) obstaculizan frecuentemente la navegación.

La escasez de carreteras impulsó al desarrollo de las conexiones aéreas. Hoy en el Beni existen más de 500 pistas comerciales y privadas. La información más completa y reciente se encuentra en dos estudios realizados por el Gobierno de Bolivia (Salm & Flores, 1994; Euroconsult & Galindo, 1999).

EL RÍO MAMORÉ EN LA CUENCA AMAZÓNICA

La Cuenca Amazónica (Fig. I.1) abarca unos 7 050 000 km² que corresponden aproximadamente al 39.5% de la superficie total del continente sudamericano; drena entre el 15% (Meybeck, 1982) y el 20% (Sioli, 1984) de todo

el agua continental que llega hasta los mares. La historia geológica de la zona amazónica es compleja y aún falta realizar estudios de investigación para lograr descifrarla (Putzer, 1984). Los movimientos de las placas tectónicas y las múltiples fases de progresión y regresión marinas, asociadas con grandes épocas climatológicas de la historia del planeta han generado cuatro zonas morfo-estructurales principales [Fig. I.1, ver Putzer (1984) y Hanagarth (1993) para más detalles y bibliografía]:

- Al este se encuentran dos antiguos macizos aproximadamente circulares, con relieves no muy abruptos entre los cuales corre una zanja de 300 - 500 km de amplitud, que permite a la Amazonía evacuar las aguas de la cuenca hasta el Océano Atlántico. Esos dos macizos, el Escudo Guyanense (situado en el sur de Venezuela, en las Guyanas y al norte de la zanja del eje amazónico) y el Escudo Brasileño (situado en el centro de Brasil y este de Bolivia y al sur del eje amazónico) están compuestos de roca precámbrica cristalina, cuya consolidación finalizó hace unos 600 millones de años.
- Al oeste, los Andes forman una sólida barrera orientada norte - sur (formada después del Mioceno, hace unos 8 - 10 millones de años) que impide el drenaje de las aguas hasta el Océano Pacífico. La vertiente oriental de los Andes que pertenece a la Cuenca Amazónica, tiene relieves muy marcados, que llegan hasta los 6 000 m y presentan profundos valles tallados en rocas sedimentarias parcialmente erosionadas, que forman los suelos andinos y subandinos, especialmente en la Región Peruano-Boliviana.
- Al centro de la cuenca, entre esos tres macizos orográficos, se delimita una inmensa llanura donde se han acumulado los sedi-

mentos aluviales arrastrados de los Andes desde el final del Terciario hasta el Cuaternario. El proceso de sedimentación fue acentuado por la formación de lagos grandes en toda la Región Subandina desde el Mioceno. Supuestamente uno de esos lagos dio lugar a la actual llanura del Beni y se vació hacia la Amazonía, hace unos 10 000 años por el desarrollo del Río Madeira. Consecuentemente, la actual llanura del Beni está cubierta por una capa poca profunda de sedimentos en la parte inferior de los ríos Beni y Mamoré, pero que se profundizan hacia los Andes, abarcando entre 400 - 800 m de espesor al norte-oeste de Trinidad y 3 000 m en el borde de los Andes.

La historia geológica e hidrológica de la Amazonía ha generado estas zonas morfo-estructurales que por sus características geológicas y

climatológicas causan actualmente importantes diferencias en la morfología de los ríos y en la físico-química de las aguas (Sioli, 1984; Salo *et al.*, 1986; Furch & Junk, 1997; Irion *et al.*, 1997):

- Los ríos de la llanura que drenan las aguas andinas, como el Beni y el Mamoré en Bolivia (pero también una mayoría de los afluentes de los ríos Solimoes, Juru y Purús en Brasil), tienen una dinámica fluvial muy importante, desplazándose lateralmente en la llanura y presentando una forma meándrica. De acuerdo a la geología de los paisajes que atraviesan, las aguas de esos ríos son turbias, cargadas de sedimentos procedentes de la erosión de los Andes y en razón de su color que se aproxima a un color café con leche, son llamadas aguas blancas (Fig. I.2).



Figura I.2 Confluencia de un río de aguas blancas (Río Cotacajes) y de un río de aguas claras (Río Santa Elena) en los Andes bolivianos. | *Marc Pouilly*

- Los ríos que drenan las regiones cristalinas presentan generalmente un lecho marcado con una morfología de tipo anastomosado o en trenza, como el Río Negro en el Brasil (Goulding *et al.*, 1988) o linear como el Río Iténez en Bolivia. Estas aguas no son cargadas por sedimentos y aparecen transparentes (aguas claras, como en el Río Iténez) o con un color negro (aguas negras cargadas en ácidos húmicos, como en el Río Negro), dependiendo del tipo de suelo y de la vegetación circundante (Sioli, 1984).

La procedencia de las aguas es importante para la productividad biológica. La Cuenca Amazónica está bajo la influencia de las aguas dulces desde hace 200 millones de años (Walker, 1995), por tanto existen pocas zonas con sedimentos marinos aflorantes. Los nutrientes provienen únicamente de la erosión de los sedimentos en los Andes, éstos se depositan principalmente en las llanuras de inundación, alrededor de los ríos de aguas blancas durante las inundaciones. Se ha observado que en las llanuras existe una alta producción orgánica, en comparación con zonas que no son inundables o con las zonas de inundación de los ríos de aguas negras o claras (Junk, 1984). En este marco general, el Río Madeira y especialmente su principal tributario el Río Mamoré, pueden ser clasificados como ríos de aguas blancas.

La Cuenca alta del Río Madeira (Fig. I.3) tiene una superficie de aproximadamente 851 000 km² (de los cuales 80% se encuentran en territorio boliviano) y un caudal promedio de 17 000 m³ · s⁻¹ en Villa Bella, en la confluencia de los ríos Mamoré y Beni (Roche & Fernandez, 1988). Este caudal corresponde a un 8 - 10% del caudal total del Río Amazonas a su llegada al Océano Atlántico. El 28% de la superficie de la Cuenca alta del Río Madeira

corresponde a la Cuenca del Río Iténez (que drena la parte suroeste del Escudo Brasileño), 24% corresponde a zonas de la Región Andina y Subandina y 48% (aproximadamente 430 000 km²) a los llanos del Beni, donde corren y confluyen los mayores afluentes andinos de los ríos Mamoré, Beni y Madre de Dios, así como el Iténez, todos formadores del Río Madeira (Roche & Fernandez, 1988). En longitud, esta región de llanura está delimitada por dos barreras orográficas: los Andes en el oeste y el Escudo Brasileño en el este (Fig. I.1). En latitud los límites de la llanura son menos marcados y corresponden más a cambios climáticos con una parte más húmeda en el norte (que permite el desarrollo del bosque amazónico de Pando) y una parte más xérica al sur delimitada por la Región Chaqueña.

El paisaje del Beni es una llanura casi perfecta, ligeramente inclinada hacia el noreste que desemboca en el Río Madeira y está situada entre 100 m (en la formación del Río Madeira) y 250 m de altitud (a la salida de los Andes). Entre Trinidad y Guayaramerín (donde el Río Mamoré cambia de nombre por el de Río Madeira), el declive de la pendiente es, en promedio, de 6 cm por kilómetro (Hanagarth, 1993; Charrière, 1999).

Toda **la Cuenca del Río Mamoré** (568 000 km², incluyendo los 303 000 km² del Iténez) representa el 66.7% de la superficie de la Cuenca Alta del Río Madeira y contribuye al 47.7% de su caudal (Roche & Fernandez, 1988). El Río Mamoré tiene un caudal promedio de 3 150 m³ · s⁻¹ en Trinidad y de 8 340 m³ · s⁻¹ en Guayaramerín, después de la confluencia con el Río Iténez. El Río Mamoré se junta con el Río Beni (8 920 m³ · s⁻¹ en Cachuela Esperanza) para formar la parte superior del Río Madeira.

Por encima de su confluencia con el Río Iténez, el Río Mamoré drena 133 230 km² de llanura y 88 840 km² de los Andes. En comparación, el Río Beni drena 48 710 km² de

llanura y 73 670 km² de los Andes (Roche & Fernandez 1988). Según esos autores, el 63% del agua del Río Mamoré proviene del drenaje de la llanura.

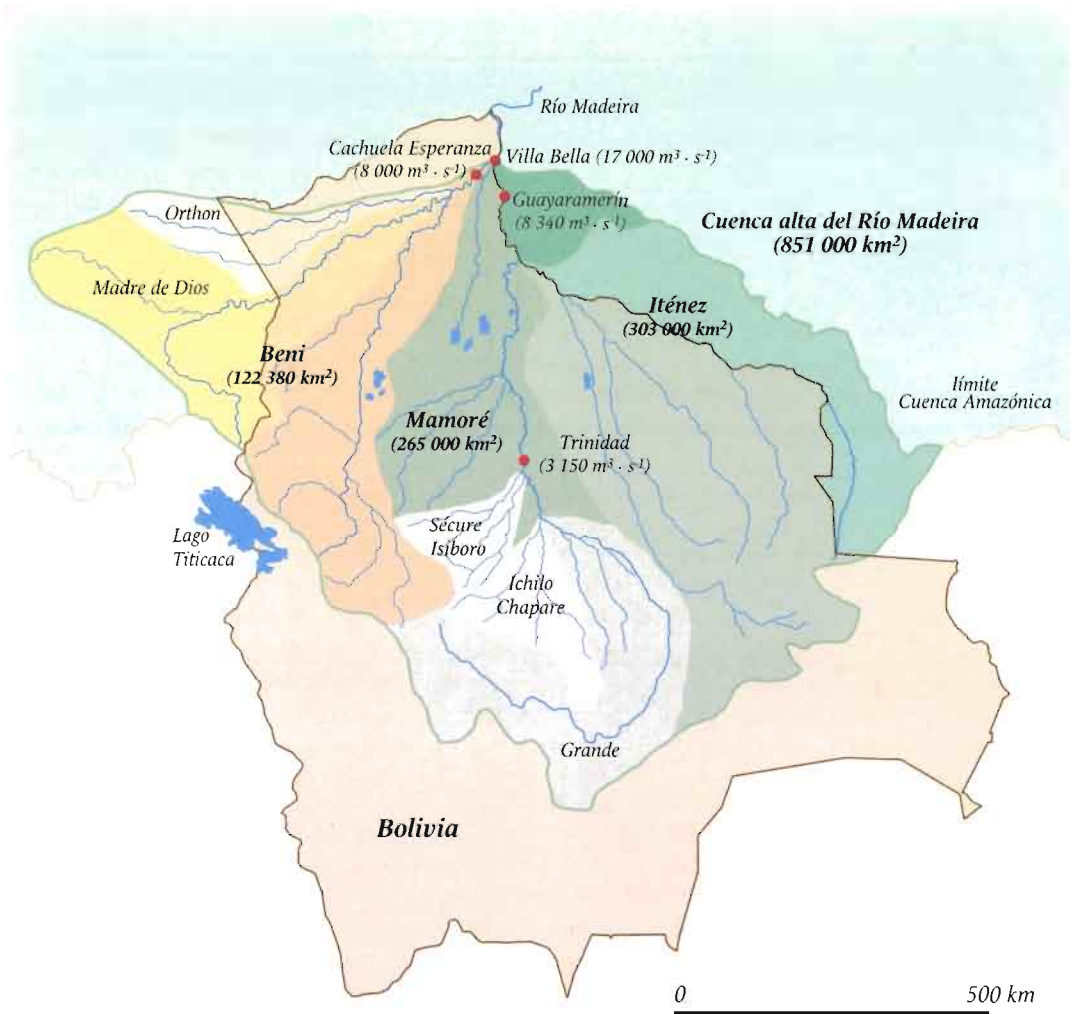


Figura 1.3 Principales ríos y sub-cuencas de la cuenca alta del Río Madeira en Bolivia. Las superficies y algunos promedios anuales de caudales son indicados de acuerdo a los datos de Roche & Fernandez (1988).

Los afluentes andinos del Río Mamoré drenan la parte central y meridional de la vertiente oriental de los Andes bolivianos, ya que la parte septentrional es drenada por los afluentes del Río Beni. Dos zonas principales pueden ser identificadas: en el norte, procedente de los valles andinos y subandinos sometidos a un alto régimen de lluvia se han desarrollado varios afluentes (ríos Yacuma, Rapulo, Maniqui, Apere, Isiboro-Sécure, Ichilo y Chapare), que drenan el 33% de la superficie andina del Río Mamoré, pero representan el 86% de sus aguas andinas (Roche & Fernandez, 1988). Mientras que la parte sur, drenada por el Río Grande y afluentes menores (ríos Yapacaní y Pirai), es más xérica, representa el 67% de la superficie y corresponde al 14% de las aguas andinas. Sin embargo, la subcuenca del Río Grande aporta la mayor parte de caudal sólido del Río Mamoré (Roche & Fernandez, 1988; Guyot, 1993). La región de Trinidad corresponde a una importante zona de sedimentación, por lo que más del 60% del material arrastrado por las aguas blancas se va deposi-

tando durante el cruce en las llanuras de inundación, lo que equivale hasta $150 \cdot 10^6 \text{ t} \cdot \text{año}^{-1}$ para el Río Mamoré (Guyot, 1993; Cap. III).

CLIMA

La llanura amazónica boliviana tiene un clima tropical, con una estación de lluvias concentrada en el verano. El 60 - 80% de las precipitaciones ocurre entre diciembre y marzo al mismo tiempo que las temperaturas son las más altas (Hanagarth, 1993; Montes de Oca, 1997; Navarro & Maldonado 2002; Figs. I.4 y I.5). Los niveles de agua más importantes son registrados generalmente entre los meses de enero y marzo (Fig. I.5). Sin embargo, las precipitaciones y las temperaturas decrecen en un eje noroeste-sureste paralelo al eje principal de los Andes. Las precipitaciones anuales se distribuyen entre 2 000 mm cerca a Cobija y 1 200 mm en la región de Santa Cruz (Roche *et al.*, 1993).

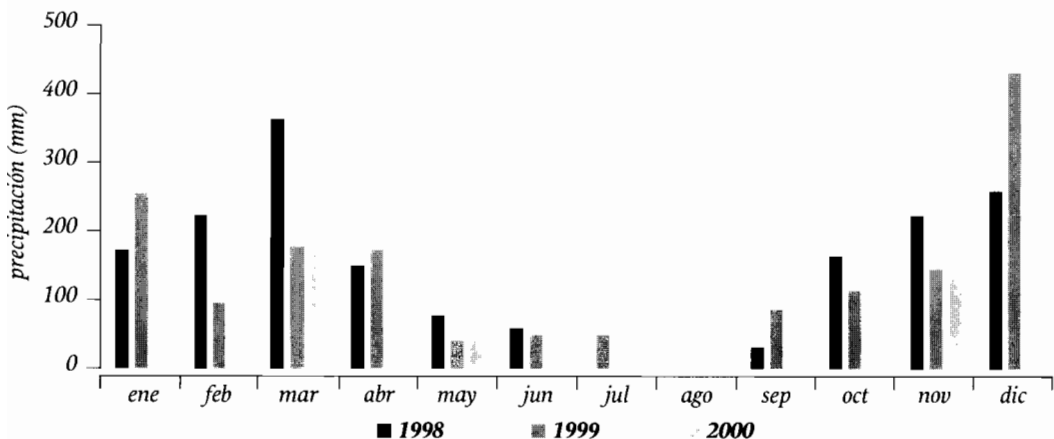


Figura I.4 Precipitación mensual en Trinidad durante los años 1998, 1999 y 2000 (datos no publicados del SENAMHI, Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología).

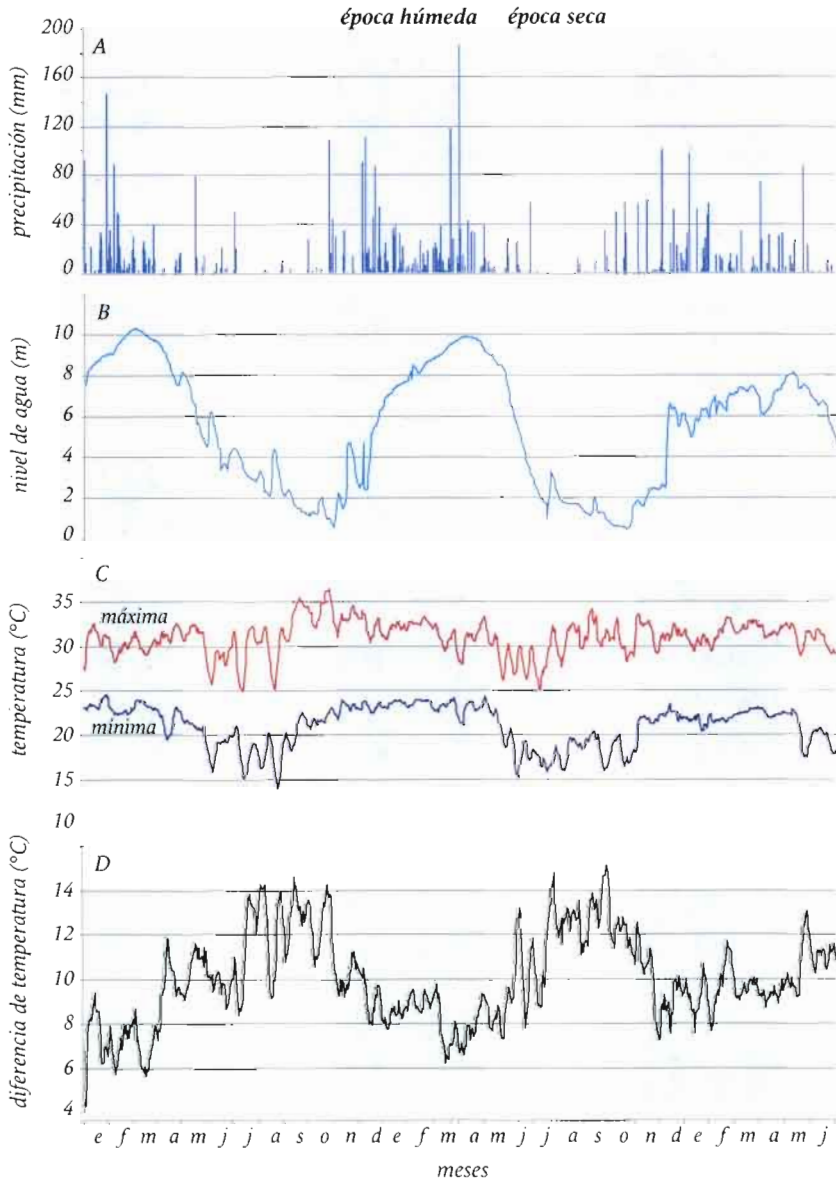


Figura 1.5 Variaciones de los parámetros hidrológicos y climáticos en Trinidad durante el período enero del 1997 a junio del 1999. **A.** Precipitación diaria en Trinidad (datos no publicados de SEMENA, SENAMHI y ASSANA). **B.** Niveles diarios de aguas del Río Mamoré (estación de Puerto Varador). El valor 0 para el nivel de agua es relativo y representa la base de una escala colocada en el río. Con esa misma referencia, el nivel de desborde (o nivel del terreno) es de 10.03 m (Cap. IV). **C.** Temperaturas diarias mínima y máxima en Trinidad (promedio móvil sobre 10 días). **D.** Diferencias diarias (máx- mín) de temperatura en Trinidad (promedio móvil sobre 10 días).

Las temperaturas promedio anuales varían de 26 - 27°C en el norte hasta 24°C en la zona de Santa Cruz (Roche *et al.*, 1993). Además de este gradiente, las precipitaciones anuales aumentan hacia el borde de los Andes, llegando a más de 5 000 mm · año⁻¹ sobre las cabeceras de los tributarios andinos del Río Mamoré (Roche & Fernández, 1988). Al mismo tiempo, las temperaturas disminuyen con el aumento de la altitud en los Andes. El patrón general de la temperatura depende principalmente de los factores de latitud y altitud. Las variaciones estacionales son debidas al cambio de posición de la Tierra alrededor del Sol que genera variaciones en el tiempo de insolación y en la distancia Tierra-Sol.

El patrón de distribución de las lluvias depende en gran parte de los movimientos de las masas de aire. Durante el verano, los vientos proceden generalmente del sector noreste, llegando a la Amazonía boliviana cargados de humedad del Atlántico y del bosque tropical de la Amazonía central. Las espesas nubes que se forman durante esta trayectoria son desviadas o bloqueadas por los relieves andinos y dan lugar a las intensas lluvias en los Andes y en la llanura. Durante el invierno, los vientos del norte son menos intensos y a veces son superados por vientos polares procedentes del sur del continente y canalizados por los Andes. Esos vientos fríos y generalmente secos generan los fenómenos de "surazos", caracterizados por una corta duración, una disminución abrupta de la temperatura y una intensa nubosidad. El ingreso de los vientos del sur es más pronunciado en la llanura aluvial donde no existen barreras fisiográficas. Las repercusiones alcanzan latitudes superiores a Trinidad, donde la temperatura puede cambiar de un día al otro en unos 10 - 15°C (Fig. I.5).

La intensidad anual de lluvias, vientos y otros parámetros climáticos como temperatura apa-

recen también influenciados por los fenómenos de El Niño y de La Niña. El Niño es causado por un aumento anormal de las temperaturas de la superficie del mar en el Océano Pacífico (promedio de tres meses consecutivos mayor en 0.5°C al promedio sobre el período de referencia 1971-2000), que genera una depresión atmosférica cargada de aire húmedo. Al desplazarse esta depresión tiene repercusiones climáticas en todo el continente sudamericano. La Niña es el fenómeno contrario (disminución anormal de la temperatura). En Bolivia las precipitaciones durante los fenómenos mencionados son muy variables en el espacio y en el tiempo (Ronchail, 1998). Sin embargo, las zonas andinas y de la llanura no están afectadas de la misma manera. En la zona de altura, como en la zona norte de la Amazonía, el fenómeno El Niño genera un déficit de lluvia (Francou & Pizarro, 1985). Lo contrario sucede en las partes centrales y meridionales de la llanura, donde el mismo fenómeno genera un exceso de lluvia y de vientos, como en todo el sureste del continente (Ronchail, 1998). Los últimos eventos de El Niño se han dado en los años 72-73, 76-77, 82-83, 86-87 y 91-92, siendo 82-83 el más importante. Sin embargo, hasta ahora es difícil establecer una relación directa entre la aparición y la intensidad de estos fenómenos y los niveles de inundaciones en el Río Mamoré.

En Trinidad, los promedios anuales de precipitación registrados por el período 1970 - 1982 son de 1 861 mm y la temperatura media anual es de 25.5°C (Roche & Fernández, 1988). Las temperaturas son más variables en la época seca (mayo - octubre) y su aumento estacional se debe principalmente a un incremento de las temperaturas mínimas (Fig. I.5). Así, las diferencias diarias de temperatura son mayores y más variables durante la época seca que en la época húmeda (noviembre - abril, Fig. I.5). Sin embargo, los niveles máximos de las aguas en

los ríos aparecen desfasados en uno a dos meses, respecto a la época de precipitaciones más intensas (Fig. I.5).

CONCLUSIÓN

El clima estacional actual y la erosión continua de los Andes son las dos principales causas que explican la estructura y funcionamiento físico actual de los sistemas fluviales de los ríos Mamoré y del Beni, así como en el área de influencia de su llanura de inundación. Los sedimentos, arrastrados desde los Andes (Fig. I.6) y luego depositados en la llanura, forman una capa de consistencia débil. Durante la época de lluvias, la energía del agua modela y modifica rápidamente los cursos de agua, generando un sistema muy móvil y dinámico y un denso mosaico de hábitats. Además de la relativa homogeneidad de la llanura, el efecto estacional del agua sobre los sedimentos genera una serie de micro variaciones de relieve (barranco, laguna, y playa de sedimentación entre otros; Fig. I.7), que constituye la base para el desarrollo de la diversidad biológica vegetal y animal.

El sistema así generado es representativo de la alta Amazonía por sus aguas blancas, su intensa dinámica fluvial y particularmente por su paisaje de sabana. Además, el tamaño del sistema es comparable a los ríos más grandes de otros continentes, como el Río Niger (África) o el Río Danubio (Europa) y el Río Orinoco (Sudamérica). Sin embargo, la zona de inundación del Río Mamoré ha sido poco estudiada e incluso muchas veces no ha sido incluida en libros generales sobre las llanuras de inundación de Sudamérica (Welcome, 1986; Lowe Mc Connell, 1987; Junk, 1997).

BIBLIOGRAFÍA

- Charrière, M. 1999.** Etude de la dynamique géomorphologique du rio Mamoré (Amazonie Bolivienne). Mémoire d'ingénieur, ENGEES - IRD La Paz, Bolivia. 70 p.
- Denevan, W.M. 1980.** La geografía cultural aborigen de los llanos de Mojos. Librería Editorial "Juventud", La Paz, Bolivia. 272 p.
- Euroconsult & Galindo. 1999.** Zonificación agroecológica y propuesta técnica del plan de uso del suelo de la Región Amazónica del Departamento del Beni. Informe Técnico. Programa para el ordenamiento territorial de la Región Amazónica Boliviana en los departamentos de La Paz, Beni y Cochabamba, Gobierno de Bolivia - BID. 216 p.
- Francou, B. & L. Pizarro. 1985.** El Niño y la sequía en los Altos Andes Centrales: Perú y Bolivia. Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines, Paris, France 14(1-2): 1-18.
- Furch, K. & W.J. Junk. 1997.** Physicochemical conditions in floodplains. En: Junk, W.J. (ed.). The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System. Springer-Verlag, Berlin, Germany. Ecological Studies 126. 69-108 pp.
- Goulding, M., M. L. Carvalho & E.G. Ferreira. 1988.** Río Negro: rich life in poor water. SPB Academic Publishing, La Hague, Holanda. 200 p.
- Guyot, J.L. 1993.** Hydrogéochimie des fleuves de l'Amazonie bolivienne. These de doctorat en geologie, ORSTOM - Université Bordeaux, France. 290 p.
- Hanagarth, W. 1993.** Acerca de la geología de las sabanas del Beni en el Noreste de Bolivia. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 186 p.

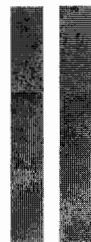
- INE, MDSP & COSUDE. 1999.** Bolivia. Un mundo de potencialidades. Atlas estadístico de Municipios, La Paz, Bolivia. 485 p.
- Irion, G., W.J. Junk & J.A.S.N. De Mello. 1997.** The large central Amazonian river floodplain near Manaus: geological, climatological, hydrological, and geomorphological aspects. *En:* Junk, W.J. (ed.). The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System. Springer-Verlag, Berlin, Germany, Ecological Studies 126. 23-46 pp.
- Junk, W.J. 1984.** Ecology of the várzea floodplain in Amazon white water rivers. *En:* Sioli, H. (ed.). The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Junk Publishers, Dordrecht, Germany. 218- 243 pp.
- Junk, W.J. 1997.** The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System. Springer-Verlag, Berlin, Ecological Studies 126. 525 p.
- Lowe-Mc Connell, R.H. 1987.** Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 382 p.
- Meybeck, M. 1982.** Carbon, nitrogen, and phosphorus transport by world rivers. *American Journal of Science* 282: 401-450.
- Montes de Oca, I. 1997.** Geografía y recursos naturales de Bolivia. La Paz, Bolivia. 613 p.
- Navarro, G. & M. Maldonado. 2002.** Geografía ecológica de Bolivia. Vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Simón Patiño, Cochabamba, Bolivia. 719 p.
- Putzer, H. 1984.** The geological evolution of the Amazon basin and its mineral resources. *En:* Sioli H. (ed.). The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Junk Publishers, Dordrecht, Germany. 15-46 pp.
- Roche, M.A. & C. Fernandez. 1988.** Water resources, salinity, and salt yields of the rivers of the Bolivian Amazon. *Journal of Hydrology* 101: 305-331.
- Roche, M.A., J. Bourges, E. Salas & C. Diaz. 1993.** Programa hidrológico y climatológico de la Cuenca Amazónica de Bolivia (PHICAB). Informe Técnico, IRD - CONAPHI - IHH, La Paz, Bolivia.
- Ronchail, J. 1998.** Rainfall variability based on extreme phases of the southern oscillation in Bolivia (1950-1993). *Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines*, Paris, France 27(3): 687-698.
- Salm, H. & X. Flores. 1994.** Potencialidades y limitantes para un desarrollo sostenible del Departamento del Beni como base para su plan de ordenamiento territorial. Informe Técnico, FUNDECO - IE - PROADE - GTZ, La Paz, Bolivia. 107 p.
- Salo, J., R. Kalliola, I. Häkkinen, Y. Mäkinen, P. Niemelä, M. Puhakka, P.D. Coley. 1986.** River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322: 254-258.
- Secretaría Nacional de Asuntos Étnicos. 1994.** Primer Censo Indígena Rural de Tierras Bajas. La Paz, Bolivia.
- Sioli, H. 1984.** The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Junk Publishers, Dordrecht, Germany. 763 p.
- Walker, I. 1995.** Amazonian streams and small rivers. *En:* Tundisi, J.G., C.E.M. Bicudo & T. Matsumara Tundisi (eds.). Limnology in Brazil. Brazilian Academy of Sciences, Brazilian Limnological Society. 167-194 pp.
- Welcome, R. 1985.** River fisheries. FAO edition, Roma, Italia. 330 p.



Figura 1.6 Paisaje erosionado en los Andes de Bolivia (Valle de Luribay, Departamento de La Paz). Los sedimentos arrastrados son transportados por el agua hasta lugares de deposición en llanura de inundación. | *Marc Pouilly*



Figura 1.7 Diversidad de hábitats en un meandro del Río Mamoré. El efecto estacional del agua sobre los sedimentos genera micro variaciones en el relieve y origina diferentes tipos de hábitats como: barranco, laguna, playa de sedimentación, canales de drenaje, entre otros. | *Marc Pouilly*



Características biológicas generales de la llanura del Beni

STEPHAN G. BECK & MÓNICA MORAES R.

INTRODUCCIÓN

La diversidad biológica o biodiversidad es la variabilidad de la vida y de todas sus expresiones, que se clasifican según la variación de genes, de especies y de ecosistemas. El conjunto de esas formas de vida constituye el patrimonio natural e insustituible que puede proporcionar servicios y beneficios a la población humana. En muchos casos, si bien ya podemos aprovechar determinados recursos derivados de la diversidad biológica, muchos todavía son potenciales o desconocidos para la ciencia. Sin embargo, una gran parte de la diversidad biológica ha sido utilizada a lo largo

del tiempo por diferentes culturas en diferentes espacios y pisos ecológicos. Actualmente existen riesgos y amenazas, originadas por causas naturales o por las actividades humanas, que conducen al deterioro e inclusive causan la desaparición de especies y paisajes naturales. Frente a situaciones que requieren la toma de decisiones y aplicación de medidas para disminuir los riesgos de la pérdida de la biodiversidad, es urgente generar conocimientos en relación a la taxonomía* para calificar la diversidad biológica, su conservación y su aprovechamiento adecuado.

* Taxonomía

La taxonomía es la disciplina que busca clasificar a los seres vivos en relación a sus similitudes morfológicas y biológicas y en relación a la presunta historia evolutiva de los organismos (filogenia). No es una disciplina fija, por lo que los sistemáticos buscan mejorar constantemente la clasificación de las especies. Mediante trabajos de revisiones, adaptan la clasificación para reflejar los últimos adelantos sobre la filogenia de las especies y sobre los nexos filogenéticos entre diferentes grupos taxonómicos. Sin embargo, los especialistas de esta disciplina no concuerdan todo el tiempo entre ellos y varios sistemas de clasificación pueden existir paralelamente. Una misma especie puede entonces cambiar de nombre o de grupo taxonómico, de acuerdo al autor y al avance de la ciencia. Sin embargo, la clasificación es coherente gracias a un sistema de sinonimia, que registra el nombre aceptado como válido de una especie y considera a los otros nombres como sinónimos. Así por ejemplo, el pez tambaquí fue descrito por primera vez por Cuvier, en el año 1817, con el nombre de *Myletes brachypomus* Cuvier, después con el nombre de *Colossoma brachypomus* (Cuvier) y actualmente el nombre reconocido es *Piaractus brachypomus* (Cuvier). Por lo tanto, para asegurar la coherencia y el seguimiento de las especies en la literatura, se conserva el nombre de la autoridad científica que realizó la descripción (entre paréntesis si el nombre ha cambiado y sin paréntesis si se conservó el nombre original). Además, cuando Cuvier realizó la descripción de esa especie, utilizó un ejemplar, que representa el espécimen de referencia para esa especie (es el espécimen “tipo”) y que está cuidadosamente registrado y conservado en un museo.

La importancia del censo de la biodiversidad (establecimiento de listas o inventarios de especies) se basa no sólo en la necesidad de cuantificar a los organismos, sus ambientes naturales y la dinámica asociada a las interacciones biológicas y abióticas, sino también en la interpretación y en el conocimiento del estado de conservación de los componentes. Para determinar esto es imprescindible la caracterización ecológica y la asignación de esas características en relación a un estado de referencia (por ejemplo, para una especie, conservar su diversidad genética y sus potencialidades evolutivas o para un sistema mantener sus principales funciones ecológicas). Por lo tanto, también se puede averiguar las causas u orígenes de la reducción de un bosque o de ciertas especies de animales y plantas, que son aprovechadas por comunidades humanas, así como la dinámica misma de funcionamiento de los ambientes naturales.

Las oportunidades o instrumentos disponibles actualmente para evaluar la diversidad biológica son variados y dependen del alcance u objetivo del estudio. Una de las formas de investigar sobre el estado actual de la diversidad de especies puede ser mediante la estimación de la riqueza específica en tres niveles:

- La riqueza alfa corresponde al número de especies de cada comunidad.
- La riqueza beta corresponde al cambio en la composición de especies entre comunidades.
- La riqueza gamma corresponde al número de especies del conjunto de comunidades que integran el sistema.

Para evaluar el estado de conservación en un sistema, se puede comparar esos índices de diversidad en base a una situación de referen-

cia (procedente del mismo sistema, pero anterior o de un sistema similar y en estado considerado como natural) o a relaciones teóricas descritas en la literatura. En este sentido, los objetos y herramientas también pueden diferir según los objetivos del estudio (Halffter *et al.*, 2001):

- Si se trata de una recopilación de la información disponible, las herramientas serán cartográficas, bibliográficas, entrevistas y fotografías, considerando parámetros históricos, socioeconómicos y naturales.
- Si se realiza una caracterización espacial de un determinado lugar, se usarán fotografías aéreas, imágenes satelitales, mapas, sistemas de información geográfica en base a parámetros de paisaje, tipos de vegetación y uso del suelo, fragmentos y zonas de conservación.
- Si se averigua la distribución espacial de las unidades de estudio o muestreo, los instrumentos son mapas, visitas al campo para reconocimiento e imágenes satelitales, siendo clave los parámetros de representatividad y el número adecuado de muestras.
- Si se seleccionan grupos indicadores y métodos de colecta, es válida la experiencia personal, claves de determinación taxonómica, manuales o protocolos de colecta, monografías y otra bibliografía especializada, en función a la experiencia taxonómica y a los criterios de selección.
- Si se aplica una corroboración de criterios de selección, las herramientas serán hojas o formularios de registro de colecta, en función a esos criterios de selección.
- Si se pretende medir la representatividad del inventario realizado - se usan las curvas de

acumulación de especies y los métodos no paramétricos en base al número esperado de especies y al esfuerzo de campo mínimo.

- Finalmente, si se pretende analizar la integración de la diversidad a nivel paisaje, será apropiado el análisis conjunto de las diversidades alfa, beta y gamma.

Sin embargo, el contexto de los estudios de biodiversidad también puede ser diferente. La información sobre la diversidad biológica puede considerar ámbitos:

- Etnobiológicos, como el uso cultural de determinadas especies y formaciones de vegetación o paisajes.
- Económicos, en el sentido productivo, de los valores agregados y de las implicaciones de mercado y de sostenibilidad financiera.
- Ecológicos y biológicos, en función a las dinámicas de sus funciones en el ecosistema, de las interacciones entre especies y su medio.

Además del censo de las especies, los estudios de biodiversidad pueden enfocarse en la determinación de las diferentes etapas de desarrollo de los organismos. También pueden servir para interpretar las propiedades de los grupos (por ejemplo, clasificación según un sistema como rara, dominante, amenazada o vulnerable) a diferentes niveles taxonómicos (estado, especie o comunidad). Se pueden desarrollar dentro de varias disciplinas biológicas, siendo las principales:

- Genéticos, a nivel molecular y estrechamente ligados con características físico-químicas de las bases fundamentales y esenciales de los seres vivos.

- Filogenéticos (o genealógicos), al cuantificar la diferencia o singularidad de los organismos a nivel evolutivo.

- Biogeográficos, integrando la información de la presencia de la diversidad biológica respecto a un espacio geográfico y a una historia evolutiva pasada y presente.

En base a esas consideraciones, es importante reconocer que los estudios presentados en este libro aportan en el levantamiento ecológico-biológico local de la llanura de inundación del Río Mamoré, en los alrededores de Trinidad. Si bien se han realizado estudios desde siglos pasados en relación a la diversidad biológica de la llanura de inundación del Río Mamoré, los resultados están dispersos y todavía no brindan el enfoque integrado necesario para el diseño de planes de aprovechamiento y conservación. Por lo tanto, presentamos un resumen que compila la información existente sobre la diversidad biológica en la llanura de inundación del Departamento del Beni, al este de Bolivia.

La mayor parte de este capítulo se ha basado en una compilación de datos publicados y de informes, que permite plantear un contexto cronológico y generalizado sobre las primeras exploraciones realizadas en la zona de influencia de la llanura aluvial del Beni. Además, se presenta el marco de referencia biogeográfica para la diversidad biológica, las formaciones mayores de vegetación, los grupos de flora y fauna. Se ha incluido información ilustrativa e introductoria sobre la fauna de vertebrados, a cargo de Julieta Vargas-Mattos (mamíferos), Carmen Quiroga y Paola de la Torre (aves) y James Aparicio (herpetofauna), que son compilaciones de estudios realizados en el área de influencia del Río Mamoré. Sin embargo, no se detalla la información sobre los grupos

acuáticos que más bien será presentada en capítulos posteriores. Finalmente, presentamos pautas de conservación y manejo.

LOS NATURALISTAS DE LOS SIGLOS XVIII Y XIX

Tadeo Haenke (1761-1816), el primer naturalista conocido que visitó Bolivia, viajó en 1794 por el Departamento del Beni, ingresando vía los Yungas de Tipuani (La Paz) hacia Reyes y luego por el Río Yacuma hacia la desembocadura con el Río Mamoré. Haenke conoció Trinidad y Loreto, entre otros lugares, realizando colecciones de flora y fauna cuyo destino es incierto. Luego Haenke regresó vía el Río Chapare hacia Santa Cruz. Los especímenes más llamativos registrados sólo en ilustraciones, muestran a peces del Río Mamoré (Fig. II.1). Este y otro material no publicado ha sido archivado particularmente en la biblioteca del Real Jardín Botánico y en la Biblioteca del Real Palacio de Madrid. Los especímenes botánicos se encuentran depositados en el Herbario del Museo Nacional de Praga, hay duplicados en Chicago, Göttingen, Munich, Viena y posiblemente en otros herbarios. Las especies nuevas fueron publicadas por Presl (1825-1835). Sin embargo, solamente fueron publicados el primer tomo y dos fascículos del segundo tomo (Ibañez Montoya, 1992).

Posteriormente, Alcide d'Orbigny (1802-1857), uno de los naturalistas más apasionados del siglo XIX, plasmó las experiencias de su viaje a la América meridional durante los años 1826-1833 en una obra que presenta una visión completa y pertinente sobre la diversidad biológica y cultural de cada región que visitó

(d'Orbigny 1845). En su travesía por la llanura del Beni en 1832, su impresión fue tal que escribió: "En varios lugares, las orillas del Río Mamoré me ofrecieron paisajes bastante alegres a causa de la variedad de la vegetación". También d'Orbigny observó que las inundaciones provocaban desbordes en los terrenos, con pérdidas lamentables de las plantaciones de los lugareños. Por otro lado, describió el proceso de sucesión vegetal como consecuencia del ciclo hidrológico: "...si quedan un año afuera de las aguas, se cubren de lisos (= alisos ?, posiblemente "parajobobo", *Tessaria integrifolia*), que son los primeros vegetales que nacen allí. Al segundo año, los reemplazan los sauces (*Salix humboldtiana*)... al tercer o cuarto año, dominan los sauces y protegen el crecimiento de algunas lambaivas (= "ambai-bos", *Cecropia* sp.) y de higueras "bibosi (*Ficus* sp.)" (Alcide d'Orbigny, el 31 de marzo 1832, en d'Orbigny, 2002). Corroborando su información con los indígenas de la región, d'Orbigny supo que las palmeras crecen más lejos del río, cuando los terrenos no se inundan más que en la época de crecidas accidentales. Este viaje de Trinidad a Cochabamba fue comentado y transcrito por Vásquez (2002).

Un documento editado por Gumucio (1997) reproduce una estampa de color de la *Victoria regia* (cuyo nombre correcto, según las reglas de la taxonomía, debe ser *Victoria amazonica*, Anexo II. 1) en el Río Mamoré junto a una canoa de d'Orbigny y sus ayudantes (Fig. II.2). Esta planta fue vista por primera vez alrededor de 1800 por Haenke en el Río Yacuma (Ibañez Montoya, 1992). La *Victoria amazonica* se desarrolla en meandros abandonados del río. Finalmente, Ibañez Montoya (1992), incluye la siguiente caracterización de los Llanos de Moxos, descrita por Haenke: "La provincia de Moxos no conoce términos medios: parece

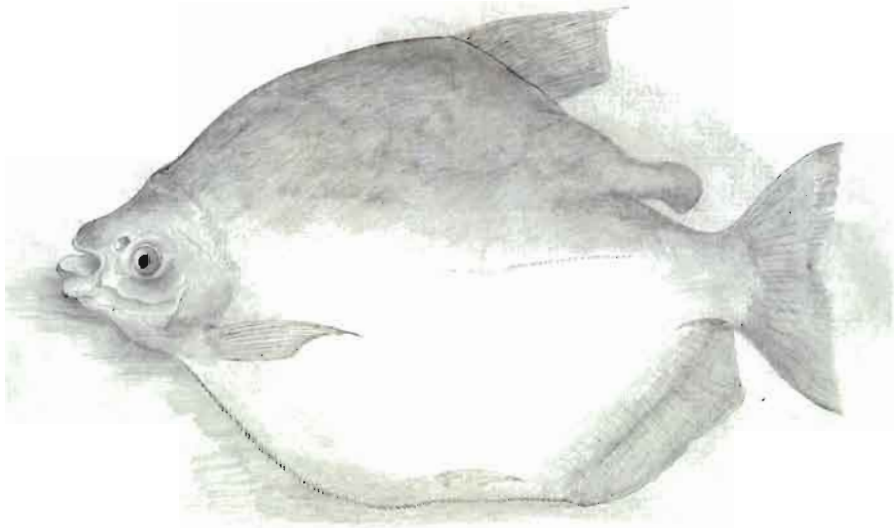


Figura II.1 Dibujo a lápiz sobre papel de un Chaetodon (*Mylossoma* sp.) observado en el Río Mamoré por Tadeo Haenke durante la Expedición Marítima de Malaspina y Bustamante (1789-1794). Archivo del Real Jardín Botánico, Madrid (CISC), Div. VI-H, n° 313, con la gentil autorización del Real Jardín Botánico de Madrid.



Figura II.2 Dibujo de Alcide d'Orbigny de la *Victoria amazonica* en un meandro abandonado del Río Mamoré. Con la gentil autorización de la Association d'Orbigny de La Rochelle (France) y de su filial en Bolivia.

que en tiempo de sequía no se encuentra agua más que en los ríos, en tanto que durante los seis meses de lluvia todo está inundado, con suerte se puede ir a cualquier parte en piragua, sin preocuparse de las cumbres que dividen las aguas de los ríos". Una afirmación que en los últimos años no se cumplió!

Las numerosas colecciones realizadas por d'Orbigny durante ese viaje, incluyendo un reducido porcentaje de muestras botánicas, están actualmente depositadas en su mayoría en el Museo Nacional de Historia Natural de París. Algunas de estas colecciones también se encuentran en Ginebra, La Rochelle, Viena y posiblemente Munich. Sin embargo, d'Orbigny no dejó duplicados herborizados en Bolivia, posiblemente porque en esa época no habían instituciones dedicadas a la conservación de colecciones científicas.

Además de estos viajes de Haenke y d'Orbigny, se realizaron varias expediciones que cruzaron el continente sudamericano y que atravesaron Bolivia. Entre algunos de ellos, notamos al naturalista brasileño-portugués Alexandre Rodrigues Ferreira (1756-1815), quien viajó en varias partes de la Cuenca Amazónica entre 1783 y 1793. Rodrigues Ferreira realizó exploraciones en el Río Guaporé (Iténez) durante los años 1788-1790 y luego publicó en especial descripciones de peces (Ferreira, 1972). El zoólogo austríaco Johann Natterer (1787-1843), quien también exploró el Río Guaporé en los años 1828-1829, colectó gran número de especímenes de mamíferos, aves, peces, anfibios e insectos, los cuales fueron descritos y publicados posteriormente por otros científicos europeos y norteamericanos. Francis de Castelnau entre 1850 y 1859 (Castelnau, 1884) y John Haseman, entre 1907 y 1910 (Haseman, 1911) del Carnegie Museum han trabajado también en varias regiones de Bolivia.

RECIENTES ESTUDIOS SOBRE BIODIVERSIDAD

Recién en la mitad del siglo pasado se inició en la región del Beni una nueva etapa de estudios científicos más específicamente dedicados a la botánica y a algunos grupos de animales, particularmente vertebrados. Los estudios botánicos fueron iniciados a través de informes resumidos de Cárdenas (1953) y de Braun (sin año, 1960) respecto a observaciones y al aprovechamiento potencial de las sabanas aledañas al Río Beni, en la región de Reyes. Sin embargo, la diversidad florística de Bolivia, supuestamente resumida en el Catálogo de las Plantas Vasculares de Bolivia elaborada por Foster (1958), no menciona gramíneas tan comunes como las cañuelas: *Echinochloa polystachya*, *Hymenachne amplexicaulis* y *Paspalum fasciculatum*, ni al patujú de agua, *Thalia geniculata*.

A fines de los años 70 del siglo pasado con la creación del Instituto de Ecología de la Universidad Mayor de San Andrés en La Paz y la formación posterior del Herbario Nacional de Bolivia, se iniciaron estudios intensos de la flora, de las comunidades vegetales y de su uso en el Beni. Una situación similar se dio con relación a la diversidad faunística, consolidada en la Colección Boliviana de Fauna. Ambos centros son auspiciados bajo convenios entre el Instituto de Ecología y el Museo Nacional de Historia Natural en La Paz.

Los estudios del Instituto de Ecología se concentraron en el Departamento del Beni al oeste del Río Mamoré y en particular en el área de las Estancias Elsner de Espíritu a lo largo del Río Yacuma (Beck, 1983, 1984;

Hanagarth & Sarmiento, 1990; Gunnemann, 1991; Moraes, 1991; Moraes & Sarmiento, 1992; Hanagarth, 1993; Aguirre *et al.*, 1996; Hanagarth & Beck, 1996; Hanagarth & Specht, 2000; Beck & Sanjines, en prensa) y en la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni (Cabot *et al.*, 1986; Wilson & Salazar, 1989; Rocha, 1990; García & Tarifa, 1991; Reichle, 1997; Roldán *et al.*, 1999; Moraes, 2000; Moraes *et al.*, 2000, 2001; Simonetti *et al.*, 2001). En 1996, durante el “Primer Congreso sobre Investigación y Manejo” en la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, se reunió a la comunidad científica internacional (Herrera-Macbride *et al.*, 2000).

En la región meridional del Río Mamoré se realizaron estudios exploratorios biológicos en el Parque Nacional y Territorio Indígena Isiboro - Sécuré alrededor de la Laguna Bolivia (Altamirano, 1992) y una caracterización ecológica por Navarro & Gutiérrez (1995). Para aportar a la clasificación de la vegetación acuática, recientemente Navarro (1999, 2002) y De la Barra (2003) presentaron varias propuestas con figuras explicativas, mientras que respecto a la vegetación del Noreste de Bolivia, Langstroth (1996) aportó con información botánica y ecológica sobre las islas de bosque.

Un importante aporte para la taxonomía de las especies vegetales de ambientes húmedos es el estudio doctoral de Ritter (2000), que incluyó numerosas especies del Departamento del Beni y de nuestra área de estudio. Además, en 1993, Hanagarth & Beck compilaron un listado bibliográfico sobre aportes científicos realizados en el área de influencia de las sabanas del Beni en base a estudios publicados e informes sobre geografía, geomorfología, ecología, vegetación, edafología, clima, hidrología, arqueología y manejo ganadero.

EL MARCO BIOGEOGRÁFICO DE LA LLANURA BENIANA

Los estudios que contribuyen al conocimiento de la diversidad biológica incorporan una comparación con estudios similares en diferentes regiones. Este análisis permite el reconocimiento de la distribución geográfica de las especies, la conformación de comunidades indicadoras de determinados espacios geográficos y la identificación de las implicaciones de dinámicas ecológicas asociadas. Por lo tanto, los elementos de integración son los componentes de la diversidad biológica, incluyendo las formaciones de vegetación y las especies de flora y fauna, existentes en el área de estudio.

La biogeografía estudia la distribución geográfica de las especies en función a la delimitación de centros de origen (o espacios originales) que ocuparon los organismos ancestrales. Las áreas biogeográficas son también definidas en base a influencias históricas (climáticas, ecológicas, geológicas, fisiográficas, entre otros) medidas principalmente en escala de tiempos geológicos. Además, la distribución geográfica de la vida también depende de los patrones de colonización a gran distancia y prolongado tiempo, a la interacción de las especies a nivel del espacio y al establecimiento de comunidades hasta consolidar los paisajes y sus componentes actuales. De esta forma, se conocen determinados elementos biogeográficos de flora y fauna, así como formaciones de vegetación y paisajes que han permitido caracterizar y zonificar las mayores influencias pasadas para Bolivia (Cuadro II.1 para la llanura del Río Mamoré), elaborar el mapa fitogeográfico (Moraes & Beck, 1992) y las referencias zoogeográficas (Ergueta & Sarmiento, 1992).

En síntesis y dada su situación geográfica en el continente sudamericano, Bolivia está caracterizada por la influencia de cuatro grandes provincias biogeográficas de gran importancia a nivel continental y de la región tropical del Nuevo Mundo (también denominada región Neotropical):

- Bolivia se encuentra en el sudoeste de la Provincia del Amazonas. La Provincia Amazónica cubre el noreste y el centro de Bolivia e incluye las tierras bajas en un rango altitudinal de 100 - 400 m y también algunos sistemas montañosos de las laderas orientales andinas entre 500 - 700 m (eventualmente, hasta 1 000 m). Las principales formaciones vegetales son bosques, sabanas y pantanos.
- La Provincia Andina es típica de los Andes centrales y se divide en tres zonas (norte, centro y sur), ocupando el oeste de Bolivia entre los 1 000 y 5 000 m de altitud. La planicie altiplánica está caracterizada por un evidente gradiente climático de mayor precipitación en el norte y de mayor sequía en el sur. Existen valles interandinos en las laderas orientales de la Provincia Andina (siendo también más húmedos hacia el norte y secos hacia el sur). Las principales formaciones de vegetación incluyen desde desiertos fríos, pampas, pajonales, bosques húmedos hasta matorrales y espinares.
- La Provincia Chaqueña con su porción extrema más hacia el sudoeste y norte del Gran Chaco (norte de Argentina, gran parte de Paraguay y sudoeste de Brasil) extiende su influencia en Bolivia desde el sudeste hacia el centro del país. Se localiza principalmente en tierras bajas entre 400 y 700 m de altitud ingresando inclusive a algunas serranías de las laderas orientales andinas del sur. Los bosques secos y espinosos, así como zonacio-

nes de pantanos y áreas anegadas, conforman una mezcla interesante de ecosistemas que someten a las comunidades biológicas a condiciones de extrema sequía y aridez, así como a variaciones diurnas de temperatura muy amplias.

- La Provincia del Cerrado se extiende desde el centro del Brasil y su influencia llega desde el este de Santa Cruz hacia el centro y norte de Bolivia en forma digitada en áreas abiertas de sabana hasta el norte de La Paz y norte del Beni. En el este cruceño, se reconocen varios paisajes asociados con la cima de las serranías precámbricas, en mosaicos de diferentes formaciones de vegetación abierta (praderas, bosques bajos) y que se desarrolla directamente sobre rocas, que se mezclan con elementos amazónicos y chaqueños.

Recientemente Navarro (2002) presentó un mapa biogeográfico de América de Sur y de Bolivia con delimitaciones en regiones y provincias (Fig. 11.3). Apoyándose en los estudios de Hanagarth (1993), Navarro (2002) incluye a las sabanas del Departamento Beni en la Región Brasileño-Paranense y describe dos sectores biogeográficos en el Beni concordantes con las provincias descritas en estudios de Hanagarth & Beck (1996) y de Beck (1998). Finalmente, Ibisch *et al.* (2003) incluyen al norte del Beni en el Cerrado beniano y las sabanas de la Provincia Iturrealde en el Cerrado de La Paz, sobre la base de las importantes afinidades geológicas, florísticas y faunísticas que presentan estas regiones. La parte central y el sur del Beni reflejan los verdaderos "Llanos de Moxos", que junto con las sabanas del Pantanal forman las sabanas inundables de Bolivia.

En el Departamento del Beni en general y en el área de influencia del Río Mamoré en

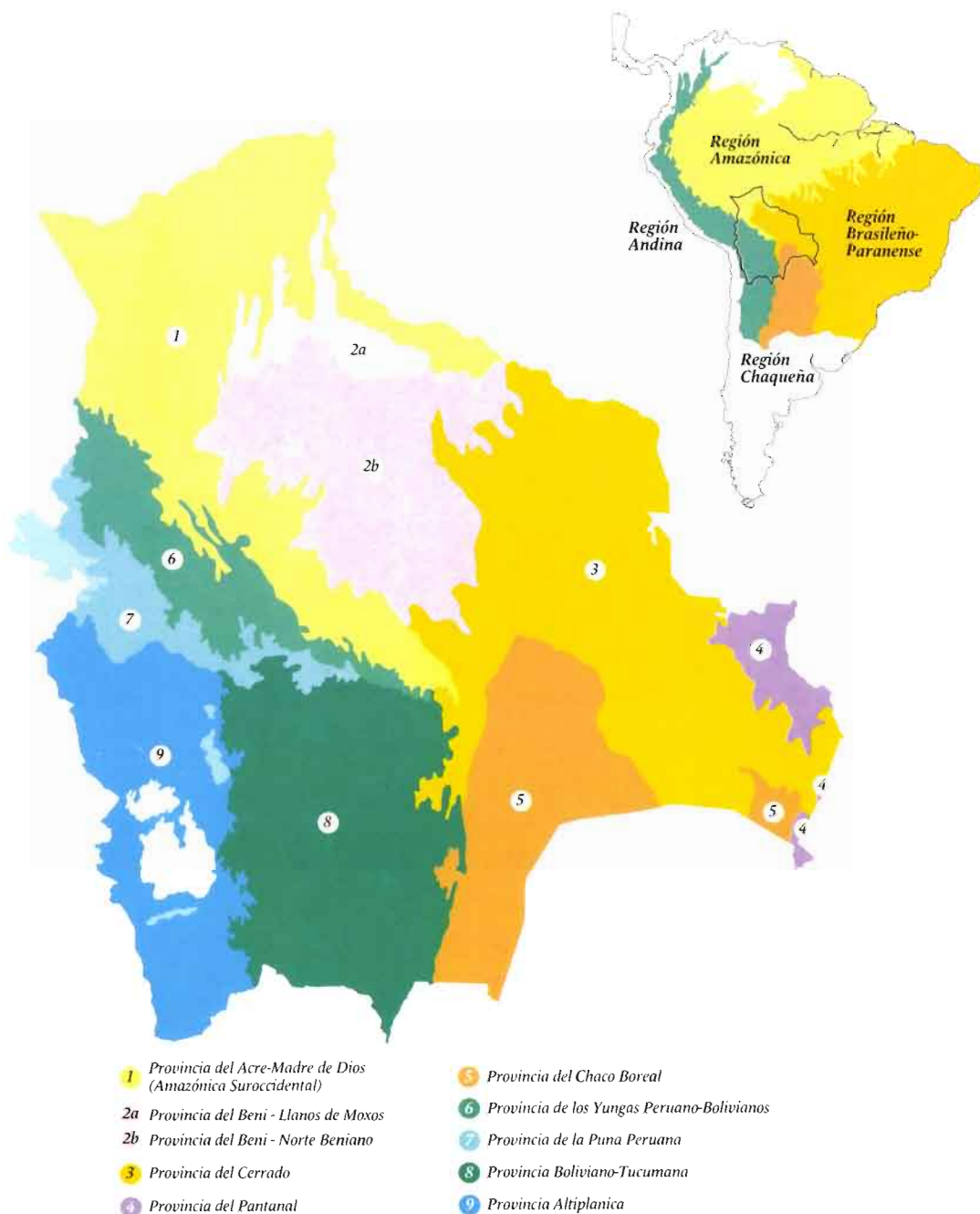


Figura II.3 Mapas de las regiones y provincias biogeográficas de América de Sur y de Bolivia (Modificado de Navarro, 2002, con la gentil autorización del autor).

CAPÍTULO II • CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI

particular, coexisten especies características de las provincias biogeográficas: Amazónica, Chaqueña y del Cerrado (Cuadro II.1). Las especies amazónicas se dispersan a lo largo de los bosques de galería en la sabana. El sur del Beni tiene mayor afinidad con el Pantanal (que corresponde también a una mezcla de especies características de varias provincias), mientras que son reducidas las especies del Chaco. Finalmente, el norte del Beni tiene más afinidades con el Cerrado. Cuantitativamente y según la presencia de palmeras en las tierras bajas de Bolivia, el 63% de las especies tiene origen amazónico, 15% en los Andes, 15% en el Cerrado y 3% en el Gran Chaco, mientras que el resto tiene origen mixto (Morales, 1999).

La relación biogeográfica de las llanuras de inundación del Beni ha sido fundamentada mediante comparaciones con otras regiones sudamericanas. Diferencias entre el sur y el norte del Departamento del Beni se han comprobado en base a determinados elementos florísticos, tipos de suelos y a la geomorfología (Hanagarth, 1993). Estudios geoecológicos de Hanagarth (1993), resumidos y complementados en Hanagarth & Beck (1996) indican una importante diferencia del desarrollo geológico y en la dinámica hidrológica de las llanuras de inundación del Beni (Cuadro II.2). Estas diferencias también se reflejan en la vegetación, tanto en la distribución como en la composición florística (Beck *et al.*, 2000; Cuadro II.3).

Cuadro II.1 Especies características de las provincias biogeográficas representados en la llanura de inundación del Río Mamoré (basado en Ergueta & Sarmiento, 1992; Moraes & Beck, 1992; Hanagarth & Beck, 1996; Moraes, 1999 y complementaciones aportadas para fauna por J. Sarmiento, com. pers. 2003).

Provincias biogeográficas	Especies características	
	Fauna	Flora
Amazónica	<i>Ateles chamek</i> , <i>Cebus albifrons</i> , <i>Saimiri sciureus</i> ; <i>Atelocynus microtis</i> ; <i>Dinomys branickii</i> ; <i>Inia boliviensis</i> ; 150 especies de aves; <i>Prochilodus nigricans</i> .	<i>Astrocaryum murumuru</i> , <i>Attalea phalerata</i> , <i>Bactris</i> , <i>Eschweilera parvifolia</i> , <i>Licania longipetala</i> , <i>L. parvifolia</i> , <i>Pouteria plicata</i> , <i>Rheedia</i> , <i>Spondias</i> , <i>Tabernaemontana</i> , <i>Xylopia ligustrifolia</i> .
Cerrado	<i>Alouatta caraya</i> ; <i>Chrysocyon brachyurus</i> , <i>Odocoileus dichotomus</i> , <i>Mazama gouazoubira</i> , <i>Anodorhynchus hyacinthinus</i> , <i>Cariama cristata</i> ; <i>Caiman yacare</i> .	<i>Acrocomia aculeata</i> , <i>Agonandra brasiliensis</i> , <i>Allagoptera leucocalyx</i> , <i>Byrsonima orbignyana</i> , <i>Caryocar brasiliense</i> , <i>Connarus suberosus</i> , <i>Cydistax antisiphiliticus</i> , <i>Machaerium acutifolium</i> (= <i>M. latifolium</i> Rusby ?).
Gran Chaco	<i>Chrysocyon brachyurus</i> , <i>Alouatta caraya</i> , <i>Chaetophractus villosus</i> ; <i>Rhea americana</i> , <i>Nothoprocta cinerascens</i> , <i>Chauna torquata</i> , <i>Cariama cristata</i> ; <i>Caiman latirostris</i> ; <i>Eunectes notaeus</i> ; <i>Geochelone chilensis</i> ; <i>Psectrogaster curviventris</i> , <i>Mesonauta festivum</i> , <i>Astronotus crassipinnis</i> , <i>Potamorhaphis eigenmanni</i> .	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> , <i>Cleistocactus can delilla</i> , <i>Copernicia alba</i> , <i>Tabebuia nodosa</i> .

CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI • CAPÍTULO II

Cuadro II.2 Comparación geocológica entre las sabanas del sur y el norte del Departamento del Beni (según Hanagarth & Beck, 1996).

	Norte del Beni	Sur del Beni
Relieve	Ondulado, variaciones > 20 m en el norte extremo.	Plano hasta levemente ondulado, variaciones hasta 10 m (ríos).
Geología	Antigua área aluvial, cortes entre las áreas altas con valles fluviales y quebradas.	Área aluvial más reciente, diques naturales en las riberas de los ríos.
Suelos	Fuertemente degradados, pobres en alimentos, sin carbonatos, suelos con placas lateríticas, pisolitos.	Poco degradados, más fértiles, parcialmente sódicos e hidromorfos.
Inundación	Estancada, poco profunda, de corta duración de origen pluvial.	Con las mismas características, pero de mayor extensión (100 - 150 000 km ²) y duración (hasta seis meses).

Cuadro II.3 Diferencias del relieve entre las sabanas del sur y el norte del Departamento del Beni (según Beck *et al.*, 2000).

	Norte del Beni	Sur del Beni
Relieve		
Alturas	Planicie o lomas con diferentes tipos de cerrado, pajonales de <i>Trachypogon spicatus</i> .	Islas de bosque mayormente siempreverde, bosque de barrancos, matorrales.
Alturas intermedias	Campo cerrado, campo sujo, sartenejales de termiteros y montículos de lombrices con y sin árboles y arbustos.	Semialturas: palmares de <i>Copernicia alba</i> , bosques abiertos de <i>Tabebuia heptaphylla</i> y bosques densos de <i>Machaerium hirtum</i> .
Depresiones amplias	Sartenejal de termiteros y montículos de lombrices, sin plantas leñosas de <i>Paspalum lineare</i> y <i>Leptocoryphium lanatum</i> , palmares de <i>Mauritia flexuosa</i> .	Bajíos: césped bajo (época seca) o flotante (época de inundación) de <i>Luziola</i> , <i>Paspalum</i> , <i>Hymenachne</i> , pantanos (yomomos) de <i>Cyperus giganteus</i> , <i>Rhynchospora</i> y <i>Scleria</i> .
Depresiones angostas	Bosques de quebrada, bosque de galería, ríos, arroyos.	Bosque de galería, madres, antiguos cauces de ríos, cañadas con <i>Eichhornia</i> y <i>Pontederia</i> , arroyos, ríos.

GRANDES FORMACIONES DE VEGETACIÓN EN LA LLANURA BENIANA

La llanura beniana alberga una gran diversidad de ecosistemas y formas bióticas que se relacionan con el relieve (Beck & Moraes, 1997). Los niveles más altos de la diversidad de ecosistemas y formas bióticas corresponden por lo general a bosques; mientras que en las depresiones dominan pantanos o cuerpos léntricos con vegetación acuática. A gran escala, se pueden distinguir cinco de las siete “clases” de formaciones vegetales mundiales, según la clasificación de la UNESCO (1973). En cada una de las formaciones, se pueden distinguir varias subunidades, algunas de ellas son descritas detalladamente en los capítulos siguientes (Caps. VI, VII, VIII), por lo que a continuación se presenta brevemente una caracterización general:

- **Los bosques cerrados**, mayormente siempreverdes, corresponden a un tipo de bosque tropical estacional de la llanura amazónica. Durante la época seca, disminuye el follaje, se ven varios árboles sin hojas, como por ejemplo el “sujo” (*Sterculia apetala*) o el “mapajo” (*Ceiba samauma*). Típicamente, los árboles grandes quedan sin hojas y numerosas especies en el dosel o subdosel se mantienen siempreverdes. Estos bosques pueden inundarse estacionalmente, como pasa en el bosque de galería en grandes partes a lo largo del Río Mamoré, pero existen alturas donde el agua llega solamente en años de crecidas extremas. La mayoría de estos lugares fue aprovechada por asentamientos humanos y perdió su cobertura vegetal natural. Las descripciones en los siguientes capítulos no incluyen a los bosques cerrados siempreverdes porque su alta
- diversidad florística aún no está bien caracterizada. En cambio, el “tajibillar” corresponde a una formación extrema de un bosque cerrado de poca altura; se encuentra bajo agua estancada casi permanentemente y en los bordes de lagunas y al interior de algunos pantanos (Cap. VIII). El “tajibillar” tiene una diversidad muy reducida, pero como ecosistema es de alta importancia para grupos de aves, anfibios y caimanes.
- **Los bosques abiertos** tienen especies mayormente deciduas, ya que pierden sus hojas durante la época de sequía y florecen por lo general antes de renovar sus hojas. Los bosques abiertos resisten a las quemadas frecuentes, mediante adaptaciones morfológicas de la corteza de los árboles y por la humedad remanente del suelo. Ejemplos llamativos incluyen a los “tajibales” con diferentes especies de *Tabebuia*, como *T. heptaphylla* de flores rosadas, *T. impetiginosa* de flores rojo-magenta y los “alcornocales”, con árboles de corteza gruesa y corchosa, dominados por árboles de flores amarillas de *T. aurea*. Varias especies de “perotó”, por ejemplo, *Pseudobombax longiflorum* y *P. marginatum* forman parte de los bosques abiertos. Durante la época de lluvias, el suelo permanece anegado por varios meses o con agua estancada que puede llegar a un metro de altura. En el sotobosque (el estrato inferior de la estructura vertical de los bosques), se desarrollan varios arbustos siempreverdes de Myrtaceae, rodeados por un pajonal de Poaceae y Cyperaceae. En esta unidad, se puede incluir también los palmares de *Copernicia alba*, una formación abierta, junto a los tajibales (Cap. VII).
- **Los matorrales** se forman frecuentemente por la destrucción de los bosques en las alturas o en las pampas de áreas inundables,

cuando son invadidos por arbustos y sub-arbustos. En las extensas depresiones a lo largo de los ríos (llamadas localmente “bajíos”) dominan generalmente comunidades herbáceas. Bajo un sobrepastoreo o en años de extrema sequía o falta de inundaciones prolongadas, se destruye parcialmente la densa cobertura vegetal y se establecen arbustos pioneros agresivos, que no son comidos por el ganado.

- **Los bajíos** albergan a especies deciduas, semisiempreverdes y siempreverdes y están dominados, en alturas y semialturas por los “paichanés”, sobretodo de *Vernonia brasiliensis*, *Ludwigia nervosa*, *L. rigida* y por varias especies de *Mimosa*, como *Mimosa pellita*. En algunas áreas más húmedas, de suelos negros y en depresiones al borde de ríos y lagunas dominan los “taraquizales” de 2 - 3 m de matas sufruticosas de *Ipomoea carnea* subsp. *fistulosa* y, a veces, matorrales de una Melastomataceae (*Rhynchanthera bracteata*) y manchas espinosas de la “párate ahí”, *Senna aculeata*.
- **Las pampas** corresponden a la vegetación herbácea terrestre de las sabanas en que predominan las familias Poaceae, Cyperaceae y otras monocotiledóneas, junto a dicotiledóneas no leñosas. A veces incluye árboles y arbustos en un menor porcentaje. Las sabanas se diferencian por su porción de plantas leñosas, duración y profundidad de las inundaciones y la composición florística (Cap. VI).
- **Los pastizales flotantes** o vegetación acuática presentan comunidades de pantanos con especies arraigadas, localmente llamadas “curiche” o “curichi”, “yomomo”, “junquillares”, “patujusal”. También se observan comunidades de plantas de hojas flo-

tantes, pero con tallo arraigado, como la *Victoria amazonica*. Además, se pueden diferenciar comunidades de hojas sumergidas pero arraigadas. Finalmente, existen también comunidades libremente flotantes, como son las numerosas especies de “pochi” y algunos “tarope” (Cap. VII).

BIODIVERSIDAD DE LA LLANURA DE INUNDACIÓN

Junto a las formaciones de vegetación, se presenta la información sobre la flora y fauna de las diversas comunidades que existen en la llanura aluvial. Esta combinación de datos permite que se integre los análisis de la vegetación y de las especies de animales y plantas para definir las diferencias y delimitaciones de comunidades entre un paisaje y otro. Son interesantes, por lo tanto, las definiciones de ecotono o transiciones entre las comunidades, aportadas por diversas especies, que también dependen de la dinámica del río. A continuación, se presentan datos de flora y fauna de vertebrados:

Flora

La llanura beniana en su totalidad (incluyendo los bosques circundantes) alberga aproximadamente a más de 5 000 especies de plantas y las diferentes sabanas añaden unas 1 500 especies más (Foster, 1989; Beck & Moraes, 1997). En la llanura de inundación de la región central del Río Mamoré se ha completado una lista de 805 especies (Anexo II.1).

Las familias Aquifoliaceae, Burmanniaceae, Caryocaraceae, Droseraceae, Potaliaceae,

Symplocaceae, Theaceae y Zamiaceae, están únicamente representadas en las sabanas del Norte (Hanagarth & Beck, 1996). Mientras que en las sabanas del sur se ha identificado como exclusivas a Achatocarpaceae, Aristolochiaceae, Ebenaceae, Limnocharitaceae, Naja-daceae, Phytolaccaceae, Portulacaceae, Salicaceae, Typhaceae y Urticaceae. Al oeste del Río Mamoré, en las sabanas de Espíritu, Beck (1983) documentó un total de 500 especies que aumentó a casi 900 especies en los últimos años. Se ha documentado que las familias más importantes son Poaceae, Cyperaceae, Fabaceae (particularmente Papilionoideae) y Rubiaceae (Beck *et al.*, 2000).

En los últimos 25 años, se ha incrementado el conocimiento de la flora del Beni, pero todavía no existe un listado completo. Varias provincias están completamente “subcoleccionadas”, ya que no se colectaron ni depositaron especímenes en herbarios. Por ejemplo, Renvoize (1998) cita en su base de datos de la flora de gramíneas de Bolivia, un espécimen en la Provincia Iténez, cinco en la Provincia Moxos y ninguno para la Provincia Marbán. En comparación, 385 especímenes fueron reportados en la Provincia Ballivián, donde se encuentran Espíritu y la EBB en que se realizó un mayor esfuerzo de colecta (Renvoize, 1998).

Fauna¹

Mamíferos del Río Mamoré

Julietta Vargas-Mattos

En Bolivia han sido registradas hasta la fecha 334 especies de mamíferos (Salazar-Bravo

et al., 2003), considerándose a Bolivia como un país megadiverso. En el Departamento del Beni, se ha registrado más del 48% de las especies. Por otro lado, a lo largo de la planicie de inundación del Río Mamoré y en las riberas del río, se han registrado 63 especies, que representan el 40% de los mamíferos del Departamento del Beni. Muchas de las especies registradas corresponden a pequeños mamíferos (marsupiales, roedores y quirópteros), especies que sin duda incrementan la diversidad de las regiones en donde se distribuyen y desde luego hay que tomar en cuenta que todavía se han realizado pocos estudios en esta región.

Si se consideran específicamente los mamíferos pequeños, la presencia o ausencia de especies en la llanura, sobre todo de aquellas estrictamente terrestres, depende mucho de la dinámica hidrológica a lo largo del año. La época de inundación marca una restricción en la disponibilidad de hábitats para estas especies. No se ha estudiado la influencia de la dinámica hídrica en este ecosistema y su influencia sobre la presencia y abundancia de la comunidad de mamíferos en la llanura de inundación ni el estado actual de las poblaciones a lo largo del Río Mamoré.

A lo largo de los cauces de los ríos y en las llanuras de inundación, son frecuentes los registros de mamíferos asociados a cuerpos de agua continental. Muchos de ellos según el grado de dependencia pueden ser acuáticos o semiacuáticos. A continuación, se describen las tres especies más simbólicas asociadas a cuerpos de agua y bosques ribereños, presentes en el Río Mamoré.

¹ Listas de especies están disponibles para mamíferos (Anderson, 1997), aves (Hennessey *et al.*, 2003), anfibios (De la Riva *et al.*, 2000) y reptiles (Fugler, 1989; Fugler *et al.*, 1995; Dirksen & De la Riva, 1999).

♦ Delfín de río

Una de las dos especies de delfines de aguas continentales, *Inia boliviensis*, ha sido registrada en Bolivia en los ríos Madeira, Paragvá, Abuná, Iténez, Mamoré y sus tributarios, todos correspondientes al sistema Mamoré - Beni (Aliaga, 2000). Es interesante notar que al parecer los delfines no colonizan las cuencas del Madre de Dios y del Beni sin que hasta ahora se pueda dar una explicación.

En Bolivia, existen pocos estudios sobre *I. boliviensis*. Sin embargo, Pilleri (1969) aportó datos sobre el comportamiento de esta especie y Pilleri & Gihl (1977) estudiaron la distribución y el comportamiento de *I. boliviensis* a lo largo del Río Mamoré. Además, en 2002 Aliaga publicó datos sobre la distribución, comportamiento y ecología de *I. boliviensis*, a lo largo del Río Tijamuchi, que desemboca en el Río Mamoré. También se han realizado colecciones casuales en el Río Mamoré y en las desembocaduras de sus tributarios (Anderson, 1997). Actualmente, la Colección Boliviana de Fauna con la Universidad Javeriana de Colombia están llevando a cabo un estudio sobre la distribución, abundancia y estado poblacional de *I. boliviensis* en nuestro país.

♦ Londra

Dos especies de londra están presentes en Bolivia, *Pteronura brasiliensis* y *Lutra longicaudis*. La londra grande (*P. brasiliensis*) se distribuye desde el sur de Venezuela hasta el norte de la Argentina (Emmons & Feer, 1997). Para Bolivia, existen registros de *Pteronura brasiliensis* en las cuencas de los ríos Madre de Dios y Beni, Ichilo-Mamoré,

Iténez y en la Cuenca del Plata (Van Damme *et al.*, 2002). Sin embargo, no existen registros de *P. brasiliensis* en la cuenca baja del Río Mamoré, probablemente por la falta de estudios realizados en esta zona. Pero es interesante mencionar la ausencia de *P. brasiliensis* en las planicies de los ríos de "aguas blancas", en las cuencas de los ríos Madre de Dios, Beni y Mamoré, en comparación con las aguas negras de algunos ríos de la Cuenca del Río Iténez (Van Damme *et al.*, 2002).

♦ Capibara

La capibara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) tiene una amplia distribución geográfica, desde Panamá hasta el noreste de la Argentina (Emmons & Feer, 1997). En Bolivia su distribución también es amplia, en los departamentos del Beni, Cochabamba y Santa Cruz. Esta especie es registrada frecuentemente en los bordes de los ríos, asociada al bosque ribereño.

Ornitofauna del Río Mamoré

Carmen Quiroga O. & Paula de la Torre

Debido a su diversidad de regiones ecológicas, pisos altitudinales, zonas de vida, y su ubicación geográfica, Bolivia es el quinto país más rico en el número de especies de aves en Sud América, a pesar de no contar con especies marinas. Actualmente se registran 1 400 especies de aves (Hennessey *et al.*, 2003), que significa el 45% de todas las aves del Neotrópico (Rocha & Quiroga, 1999; Rocha *et al.*, 2003). Dentro de éstas, hay muchas especies amenazadas y especies con rango geográfico muy restringido.

Son varios los estudios ornitológicos realizados en el Departamento del Beni, muchos de los cuales fueron efectuados en la Estación Biológica del Beni (EBB). Como referencias se pueden mencionar los estudios de Parker & Rocha (1991) quienes evaluaron la avifauna del cerro San Simón; estudios de Hilty (1988) efectuados en la localidad del Porvenir (EBB). Las investigaciones de Hanagarth & Specht (2000) en las Sabanas de Espíritu; el trabajo de Rocha (1991) sobre la composición, abundancia y actividad de la avifauna con énfasis en trepatroncos en dos tipos de sotobosque de la EBB; la lista de aves de la EBB (Rocha 1991); ecoetología de tiránidos de la sabana de Espíritu en la EBB por Ribera (1987).

La ornitofauna del Beni es bastante rica, especialmente en cercanías de los cuerpos de agua, como el río Mamoré, donde habitan especies acuáticas, la mayoría de ellas residentes en la zona. El departamento del Beni cuenta aproximadamente con 796 especies de aves entre paseriformes y no paseriformes (Hennessey *et al.*, 2003).

Una familia representada en la zona es Psittacidae, comúnmente llamados guacamayos o parabas, que por su brillante plumaje de vistosos colores son cotizadas como animales de aprecio o mascotas, siendo amenazadas por el interés comercial como *Ara glaucularis*, *A. chloroptera*, *A. macao*, *A. ararauna*, *Pionus menstruus* y varias especies de *Amazona*.

La comunidad de aves acuáticas son sin duda las más importantes. Aproximadamente en la zona del Río Mamoré se encuentran 17 especies relacionadas a los cuerpos de agua, de las cuales seis son garzas, como: *Ardea cocoi*, *A. alba*, *Bubulcus ibis*, *Tigrisona lineatum*, *Cochlearius cochlearius*, *Nycticorax nycticorax* y *Butorides striatus*. Son también muy importantes los

anátidos, como el pato negro (*Cairina moschata*) y el pato brasileiro (*Amazonetta brasiliensis*) como especies cinegéticas.

Otra especie presente es el bato (*Jaribu mictoria*). Además de los chorlos de la familia Charadriidae, como *Vanellus cayanus*, *Charadrius collaris* y el migrante boreal *Pluvialis dominicus*. Todas estas especies se asocian también a los bajíos y curiches donde predominan las gramíneas. Una especie abundante es el pato cuervo (*Phalacrocorax olivaceus*), además de *Dendrocygna autumnalis*. Las especies de Scolopacidae como: *Tringa melanoleuca*, *T. flavipes*, *Bartramia longicauda* y especies de *Calidris*.

En la pampa o sabana, la ornitofauna es relativamente pobre donde predominan los semilleros como los Fringílicos del género *Sporophyla* sp. y Colúmbidos (*Columbina picui*, *C. talpacoti*). Dentro de los carroñeros, están los gallinazos (*Coragys atratus*, *Cathartes aura*, *C. burrovianus*), además de las caracaras, *Polyborus plancus*; finalmente se tiene a Falcónidos (*Herpetotheres cachinnans*, *Falco ruficularis* y *F. femoralis*).

Entre las especies asociadas a bosques se citan a las auroras (*Trogon melanurus* y *T. curucui*), los tucanes (*Pteroglossus castanotis*), además de los ibis verdes (*Mesembrinibis cayennensis*). Los trepatroncos (*Sittasomus griseicapillus*, *Deconychura longicauda*), los hormigueros (*Myrmeciza hyperythra*, *Phlegopsis nigromaculata*, *Myiopagis viridicata*) y especies insectívoras como *Tryothorus guarayanus* y *Basileuterus culicivorus*. Los tordos *Turdus fumigatus* y *T. amaurochalinus*.

Especies cinegéticas de importancia son: la pava pintada (*Penelope jaquacu*), *Ortalis guttata*, *O. motmot* y *Pipile pipile*. Además de las per-

dices (*Tinamus major*, *T. guttatus*, *Rynchotus rufescens*), entre otras.

Las especies asociadas a bosques inundables están los martines pescadores (*Chloroceryle aenea* y *C. inda*), especies de *Galbula* sp., el serere (*Opisthocomus hoatzin*), el taracoé (*Aramides cajanea*) y el ave lira (*Eurypiga helias*). Entre las especies de rapaces *Elanoides forficatus*, *Ictinia plumbea*, *Heterospiza meridionalis*, *Buteogallus urubitinga*, *Milvago chima chima* y *Buteo magnirostris* entre otros. Algunas especies de estrígidos como *Otus choliba* y *Tyto alba* y los pícidos o pájaros carpinteros (*Colaptes rupestris*, *Picumnus minutissimus*, *Dryocopus lineatus*, *Campephillus melanoleucus* y *C. rubricollis*).

Dentro de las especies migrantes del sur están el hijo del sol (*Pyrocephalus rubinus*) y el mosquetero cola larga (*Gubernetes yetapa*).

Herpetofauna de la llanura de inundación del Río Mamoré

James K. Aparicio

Existe un total de 260 especies de reptiles reportadas para Bolivia y esta cifra se incrementa a medida que aumentan las prospecciones herpetológicas en zonas todavía no evaluadas (Fugler, 1989; Ergueta & Pacheco, 1990; Fugler & De la Riva, 1990; Fugler *et al.*, 1995; Montero *et al.*, 1995; Dirksen & De la Riva, 1999; CBF 2003). Se destaca la presencia de 23 especies endémicas, entre éstas se tiene a *Bothrops jonathani*, *B. sanctaecrucis*, *Dipsas chaparensis*, *Liolaemus forsteri*, *Atractus boettgeri* y *Mabuya cochabambae*. Además, se han reportado 186 especies de anfibios en Bolivia (De la Riva *et al.*, 2000), entre las cuales 33 son endémicas como *Telmatobius huayra*, *Cochranella bejaranoi*, *Eleutherodactylus bokermanni*, *Caecilia marcusii* (Aparicio, 1999, 2003^a, 2003^b).

En el Departamento del Beni, se han registrado 235 especies de herpetozoos, que representan el 51% de los anfibios y el 54% de los reptiles conocidos hasta la fecha en Bolivia. La comunidad herpetológica de la planicie de inundación del Río Mamoré incluye a 43 especies de serpientes, 33 especies de anfibios, 27 especies de lagartijas, seis especies de tortugas, cuatro especies de caimanes y, finalmente, tres especies de lagartijas gusano o cutuchis.

El comercio de vida silvestre ha sido practicado desde hace muchos años en Bolivia. Sin embargo, ninguna especie fue aprovechada bajo programas científicos de manejo. Como resultado, varias de las especies sujetas a extracción fueron diezgadas e incluso se ocasionaron extinciones locales. A continuación se describe el estado de conservación de dos especies más afectadas por este comercio.

♦ Lagarto

En Bolivia el comercio no regulado de pieles de aligatridos se desarrolla desde principios del siglo XX, ocasionando la disminución poblacional de especies extraídas e incluso extinciones locales. Esta situación, sumada a la de otras especies de vida silvestre, motivó a que el gobierno boliviano declare la Veda General Indefinida en 1990 (D.S. 22641). El Programa Nacional de Aprovechamiento del *Caiman yacare* iniciado en 1995 pretende llevar adelante el manejo sostenible del lagarto, basándose en criterios científicos (Aparicio, 1997, 2001; Aparicio & Ríos, 2001). Durante 1995 y 1996, se hicieron las primeras evaluaciones poblacionales de *Caiman yacare* en el Departamento del Beni. Luego, en 1997 se levantó la veda y se elaboró el Reglamento

Nacional para la Conservación y Aprovechamiento de *Caiman yacare*. La fase experimental se ha aplicado en cinco estancias ganaderas dentro del área de la planicie de inundación del Río Mamoré, concluyéndola en 1998 con la cosecha (Llobet & Aparicio, 1999; Aparicio & Ríos, 2001). Debido al bajo número de especímenes cosechados y a las falencias del programa, se modificó el modelo de manejo de acuerdo a la capacidad del recurso presente (Aparicio, 2001), delimitando ecoregiones para el Departamento del Beni, en el año 2000 (Ravenstein, 2000). Entre 1999-2002, se generaron importantes ingresos económicos para indígenas, ganaderos y empresarios, por la venta de pieles de lagarto cosechados de vida silvestre.

♦ Peta de agua

De acuerdo al estudio realizado por Aramayo (1989), un alto porcentaje de los pobladores que habitan a orillas del Río Maniquí consume los huevos de *Podocnemis expansa* y *P. unifilis* en época de desove. Además, un tercio de los entrevistados compraron huevos de *Podocnemis expansa* y *P. unifilis* cuando están a la venta (Aramayo, 1989). En un análisis más general, se puede concluir que todos los grupos humanos con acceso a la carne y los huevos de *Podocnemis expansa* y *P. unifilis* son consumidores en mayor o menor grado (Pacheco & Aparicio, 1996). Estas especies son utilizadas para la producción de cosméticos (jabón, cremas y aceites) y artesanías (Bruno, 1999).

La Prefectura del Departamento del Beni inició en 1989 un Programa de Conservación, Manejo y Repoblamiento de ambas especies de tortugas de agua continental, en

la Cuenca del Río Mamoré, dándole una mayor importancia al repoblamiento. El programa está dirigido al control estricto de playas de nidificación, la transferencia de nidos a playas más seguras para evitar la pérdida de las nidadas y al mantenimiento temporal de las crías en criaderos artificiales con el fin de disminuir la mortalidad de neonatos (Bruno, 1999). Desde 1991, la Prefectura procede a la liberación anual de cantidades importantes de tortugas de ambas especies en los ríos Tijamuchi y Pojije, afluentes del Río Mamoré. Aproximadamente hasta 1996, se liberaron en estos ríos 144 868 tortuguillas de *Podocnemis expansa* y *P. unifilis* (Morato, 1997). Se ha seguido liberando tortuguillas entre 1997 y el 2002. Sin embargo, no se cuenta con datos sobre este proceso y tampoco se han realizado evaluaciones científicas del impacto que este programa ha causado, tanto en las poblaciones silvestres como en el hábitat de *Podocnemis expansa* y *P. unifilis*.

CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD DE LA LLANURA DEL BENI

En el Departamento del Beni se encuentran tres áreas del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) dependiente del Servicio Nacional de Áreas Protegidas (SERNAP) y varias áreas departamentales de conservación, municipales y privadas que promueven la conservación y manejo adecuado de los recursos naturales. La llanura del Río Mamoré incluye a cinco áreas protegidas (Euroconsult & Galindo, 1998) (Cuadro II.4). Existe además un Decreto Supremo del año 1961, que declaró como Reserva de Vida Silvestre todas las lagunas del Beni y Pando. Sin embargo, no

existe gestión administrativa ni de manejo y varias lagunas no pertenecen al Estado.

De acuerdo a la Estrategia Nacional de Conservación de la Biodiversidad (MDSP, 2001), se priorizó la conservación de ecosistemas “preca- rios” (de reducida extensión, dependiendo de pulsos naturales; MDSP, 2001) entre los cuales se incluye a humedales y ecosistemas boscosos, donde se menciona a las islas de bosques en las sabanas. En el caso de la flora y la fauna se ha priorizado la conservación de aquellas especies amenazadas o en riesgo, a las que conforman centros de origen, a las especies endémicas y de

distribución restringida, así como a aquellas que tienen valor paisajístico y ecológico. Se ha priorizado también a especies interesantes por su potencial sostenible (entre las que se incluye a varias especies de palmeras, especies de *Inga*, *Rheedia*, *Psidium* y *Hura crepitans*).

Es crítico preservar hábitats representativos de las sabanas inundables de Bolivia (Beck & Moraes, 1997). Diferentes causas afectan a las dinámicas asociadas a las diferentes formacio- nes de vegetación y se generan repercusiones en la composición florística de ciertas unida- des menos tolerantes a cambios bruscos o

Cuadro II.4 Áreas protegidas en la llanura del Río Mamoré (parcialmente según SERNAP, 2001).

Nombre	Ubicación Provincia	Superficie (ha)	Administración	Observaciones
Parque Nacional y Terri- torio Indígena Isiboro Sécure.	Moxos, incluyendo Ayopaya y Chapare (Depto. Cochabamba)	1 200 000	SERNAP	Área de mucho interés, pero poco conocida.
Área Natural de Manejo Integrado Reserva de la Biósfera Estación Bioló- gica del Beni.	Yacuma y Ballivián (Depto. Beni)	135 000	SERNAP (antes Academia Nacional de Ciencias)	Área pionera de la conservación en Bolivia.
Parque Departamental Yacuma, incluye Área Natural de Manejo Inte- grado Eva Eva, Mosetenes y Territorio Indígena Chiman y Multiétnico.	Ballivián y Moxos (Depto. Beni)	225 000	Prefectura del Beni	Esfuerzos insufi- cientes para la conservación.
Parque Departamental Pedro Ignacio Muiba.	Cercado (Depto. Beni)	78 000	Prefectura y Municipio de Trinidad (?)	Área de interés turístico.
Reserva de Vida Silvestre Estancias Elsner Espíritu, Yacuma y San Rafael.	Ballivián, Yacuma y Marban (Depto. Beni)	20 000 (antes 93 000)	Privado	Fue reducida a la Estancia Espíritu con 20 000 ha; elevado interés en la conservación.

sucesionales. Algunas áreas y especies están fuertemente influenciadas por las siguientes causas: apertura de caminos, cambio del régimen hídrico, ampliación de la frontera agrícola y conversión en pastizales para ganadería, compactación de los suelos, extracción maderera, agotamiento de recursos con valor económico, prácticas exhaustivas de explotación, sobrepastoreo y fuego.

Una actualización del estado de conocimiento y conservación de la biodiversidad de Bolivia a nivel nacional fue presentada por Ibisch & Mérida (2003) por encargo del Ministerio de Desarrollo Sostenible. Este diagnóstico también consideró el medio físico, los asuntos humanos, la gestión y estrategias para el desarrollo y el manejo de la biodiversidad. Sin embargo, no existe un estudio detallado similar para el Beni.

En América Latina, las modalidades principales de aprovechamiento de la fauna silvestre están relacionadas principalmente con la cacería de subsistencia por indígenas y colonos; el uso extractivo, con fines folklóricos, medicinales y artesanales, así como la utilización de algunas especies (principalmente primates) como mascotas (Ojasti, 2000). Por otro lado, el uso comercial de diferentes especies de mamíferos se da mediante varias modalidades de extracción, entre las cuales se debe mencionar la cacería comercial para la obtención de carne, pieles, cueros y animales vivos (como mascotas; Ojasti, 2000). Muchas de las especies sobre todo artiodáctilos y perisodáctilos son utilizados en la cacería de subsistencia por los pobladores locales y, probablemente con fines comerciales (Tarifa, 1996), en particular aquellas especies que se encuentran amenazadas, según el Libro Rojo de los Vertebrados de Bolivia.

Las especies de grandes mamíferos corresponden a aquellas de amplia distribución en las zonas bajas de Bolivia. Sin embargo, muchas especies de megamamíferos se encuentran dentro de alguna categoría de amenaza. Todos los primates, carnívoros y artiodáctilos registrados para la llanura de inundación están mencionados en la categoría Vulnerable, en Peligro y en Bajo Riesgo, según el Libro Rojo de los Vertebrados de Bolivia (Tarifa, 1996) y el Plan de Acción para las Especies Amenazadas de Bolivia (Bernal, 1999; Bernal & Silva, 2003). Por ejemplo, actualmente, los bufeos (delfines de aguas continentales) están considerados entre los mamíferos más amenazados del mundo. La reducción del hábitat es uno de los factores de mayor riesgo en la reducción de las poblaciones a nivel mundial y regional. Muchas de estas especies habitan los sistemas fluviales más grandes del mundo, áreas donde las poblaciones humanas están contribuyendo al deterioro acelerado de la calidad de los hábitats. Tal proceso ocurre en Bolivia y supuestamente está afectando a las poblaciones de los delfines de río.

Otro ejemplo de una especie amenazada es la londra, que en el pasado ha sido diezmada hasta niveles de declinación en muchos lugares de su rango de distribución, debido a la sobre explotación por la cacería ilícita con fines comerciales (Emmons & Feer, 1997; Ibisch & Mérida, 2003). Hasta hace poco, existía una visión poco alentadora sobre las poblaciones de esta especie en Bolivia; la mayoría de los reportes se basaron en informaciones anecdóticas ocurridas en los años 1980. Sin embargo, el estudio de Van Damme *et al.* (2002) indica una situación más promisoriosa de la londra en Bolivia.

Por el contrario, la capibara no ha sufrido en el pasado la presión de la cacería porque su carne no es apetecible para las poblaciones locales, y

por ello probablemente se ha mantenido estable en su área de distribución.

Respecto a las especies amenazadas, en general la zona del Río Mamoré acoge algunas especies incluidas en alguna categoría de amenaza. Es así, que según la lista de aves amenazadas de Bolivia (Rocha *et al.*, 2003), el departamento del Beni cuenta con 22 especies amenazadas (13% del total), una especie Crítica (CR) (*Ara glaucogularis*), una especie En Peligro (EN) (*Caprimulgus candicans*), ocho especies Vulnerables (VU) (*Harpyhaliaetus coronatus*, *Crax globulosa*, *Pauxi unicornis*, *Laterallus xenopterus*, *Ara militaris*, *Amazona xanthops*, *Alectrurus tricolor*, *Coryphaspiza melanotis*) y otras citadas en categoría de menor amenaza.

Muchas especies, entre ellas garzas, loros y ñandúes son perseguidas para la extracción de las plumas y la fabricación de trajes folklóricos, utilizados en los bailes tradicionales. Todas estas especies son amenazadas por diversas razones, como la destrucción de su hábitat, debido a la ampliación de la frontera agrícola y ganadera, y la extracción maderera. Otra amenaza es el comercio ilegal, especialmente de parabas y tucanes. Muchas de las especies de loros son exportadas en calidad de mascotas, ya sea para coleccionistas privados o para zoológicos.

Las áreas protegidas que existen en el Departamento del Beni permiten mantener y conservar la diversidad herpetológica de la planicie de inundación del Río Mamoré. Dependiendo de su extensión y categoría de conservación, estas áreas protegen a determinadas comunidades herpetológicas, siendo la Reserva de la Biosfera Estación Biológica Beni la que contiene el mayor número de especies (126), mientras que en el Parque Nacional y Territorio Indígena Isiboro-Secure

existen 42 especies y solamente pocas especies en la Reserva Biológica y Territorio Indígena Pilón Lajas. Es importante mencionar que, excepto en la EBB, existen pocos estudios sobre la anurofauna del Departamento del Beni, lo que puede explicar las diferencias de registros. Además, sólo la Estación Biológica Beni tiene un programa de monitoreo de las petas de río (*Podocnemis unifilis*) y en el Parque Nacional y Territorio Indígena-Isiboro-Secure se está tratando de implementar un programa específico, dirigido al monitoreo de caimanes (*Melanosuchus niger*) y lagartos (*Caiman yacare*) en la Laguna Bolivia. El resto de las especies de estos grupos zoológicos no está siendo estudiados específicamente, ni están considerados en programas de monitoreo a mediano o largo plazo.

CONCLUSIÓN

La llanura de inundación en el área de influencia del Río Mamoré muestra micro relieves con una gran diversidad de hábitats, que se ha desarrollado una alta biodiversidad que llamó la atención de naturalistas desde siglos pasados.

Las formaciones vegetales en las partes altas al borde de los ríos, consisten de un bosque de galería poco o nada inundado, que también se manifiesta en alturas de la llanura, en forma de franjas e islas boscosas, dominado por elementos amazónicos. Frecuentemente, en los bordes de las islas y bosques se desarrollan matorrales con especies de amplia distribución, favorecidas por las frecuentes quemas. Los tajibales de especies de *Tabebuia* y palmares de *Copernicia alba* caracterizan a las semialturas de inundación estacional. En partes más deprimidas de la llanura, se extienden los

pajonales y bajíos con una alta diversidad de gramíneas y ciperáceas. Las depresiones más profundas, llamadas curiches y yomomos con una rica flora acuática y de pantano, generalmente no se secan durante los meses de agosto a octubre. No existen datos concretos sobre la riqueza de la flora. Sin embargo, algunas estimaciones indican la existencia de unas 1 500 especies de plantas vasculares. Las briófitas representan un pobre porcentaje de la flora, mientras que datos sobre hongos son ausentes.

En el área de influencia del Río Mamoré, se encuentran 63 especies de mamíferos que representan un 40% de la diversidad del Departamento del Beni. Esa diversidad es incrementada por grupos de marsupiales, roedores y quirópteros. La riqueza de mamíferos depende de los niveles de inundación fluvial, reconociéndose grupos acuáticos y semiacuáticos. Tres especies son representativas: *Inia boliviensis*, *Pteronura brasiliensis* e *Hydrochaeris hydrochaeris*, mientras que grupos de primates, carnívoros y artiodáctilos conforman una mastofauna de presencia eventual.

Se ha reportado un total de 796 especies de aves para el Beni, incluyendo 17 aves acuáticas, representadas en bajíos, curiches y a lo largo del curso del río. La diversidad de especies de aves asociada a pampas y sabanas no inundables es más pobre.

La herpetofauna de la Llanura del Beni consiste de 235 especies reportados. En el área de influencia del Río Mamoré, existen 33 especies de anfibios y 83 de reptiles, siendo las más representativas: *Caiman yacare* (lagarto), *Melanosuchus niger* (Caimán negro), las dos especies de petas de agua (*Podocnemis expansa* y *P. unifilis*) y la sicuri (*Eunectes murinus*).

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, L.F., W. Hanagarth & R. de Urioste. 1996.** Mamíferos del Refugio de Vida Silvestre Espíritu, Depto. del Beni, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 28: 29-44.
- Aliaga, E. 2000.** Distribución y abundancia del delfín de río, Bufeo (*Inia geoffrensis*) en el río Tijamuchi, Beni- Bolivia. Tesis B. Sc. Universidad Mayor de San Andrés. La Paz, Bolivia. 79 p.
- Aliaga, E. 2002.** Distribution and abundance of the river dolphin (*Inia geoffrensis*) in the Tijamuchi river, Beni, Bolivia. *Aquatic Mammals*. 28: 312-323.
- Altamirano, R. 1992.** Inventario de Flora y Fauna del Territorio Indígena Parque Nacional Isiboro - Secure. Informe Técnico, Instituto de Ecología (UMSA), CIDDEBENI, GTZ. La Paz, Bolivia. 112 p.
- Anderson, S. 1997.** Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 23: 1-652.
- Aparicio, J. 1997.** Plan de manejo para el programa piloto "Aprovechamiento del *Caiman yacare* en el Departamento del Beni". Informe Técnico, Proyecto MFL 22/96 de la Dirección Nacional de Vida Silvestre, Ministerio de Desarrollo Sostenible y Medio Ambiente, La Paz, Bolivia. 30 p.
- Aparicio, J. 1999.** Reptiles y anfibios. *En: Plan de Acción Para las Especies Amenazadas de Bolivia, Documento 1. Diagnóstico.* Museo Nacional de Historia Natural, MDSP/DGB, La Paz, Bolivia.
- Aparicio, J. 2001.** Evaluación 2000 del estado poblacional del lagarto "*Caiman yacare*" en cuatro regiones ecológicas del Departamento del Beni. *En: Análisis y Evaluación del Estado*

- de Conservación de las Poblaciones del *Caiman yacare* en el Beni; Uso y Conservación. PIAS Beni, Trinidad, Bolivia. 6-52 pp.
- Aparicio, J. 2003^a.** Reptiles. *En:* E. Flores B. & C. Miranda L. (eds.). Fauna Amenazada de Bolivia ¿Animales sin futuro?. Ministerio de Desarrollo Sostenible, Proyecto Fortalecimiento Institucional MDS (BID 929), La Paz, Bolivia. 55-68 pp.
- Aparicio, J. 2003^b.** Anfibios. *En:* E. Flores B. & C. Miranda L. (eds.). Fauna Amenazada de Bolivia ¿Animales sin futuro?. Ministerio de Desarrollo Sostenible, Proyecto Fortalecimiento Institucional MDS (BID 929), La Paz, Bolivia. 69-76 pp.
- Aparicio, J. & J.N. Ríos. 2001.** Hacia el manejo sustentable del *Caiman yacare* en Bolivia. *En:* Sánchez, P., A. Morales & H. F. López-Arévalo (eds.). V Congreso Latinoamericano de Manejo de Fauna Silvestre en Amazonía y Latinoamérica - Criterios de Sostenibilidad. Universidad Nacional de Colombia - Fundación Natura. Bogotá, Colombia. 133 pp.
- Aparicio, J. & J.N. Ríos 2003.** Conservación y aprovechamiento comercial del *Caiman yacare* en Bolivia (1996-2002). VI Congreso Latinoamericano de Herpetología. Lima, Perú.
- Aramayo, J. 1989.** Estudio preliminar del uso y estado de las tortugas acuáticas del río Maniquí (Departamento del Beni). Tesina, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 47 p.
- Beck, S.G. 1983.** Vegetationsökologische Grundlagen der Viehwirtschaft in den Überschwemmungs-Savannen des Río Yacuma (Departamento Beni, Bolivien). *Dissertationes Botanicae* 80: 1-186.
- Beck, S.G. 1984.** Comunidades vegetales de las sabanas inundadizas en el noreste de Bolivia. *Phytocoenologia* 12: 321-350.
- Beck, S.G. 1998.** Ecología y fitogeografía de las gramíneas en Bolivia. *En:* Renvoize, S.A. (ed.). Gramíneas de Bolivia, Royal Botanic Gardens, Kew, UK. 1-11 pp.
- Beck, S.G. & M. Moraes R. 1997.** Los Llanos de Mojos region - Bolivia. *En:* Davis, S.D., V.H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villalobos & A.C. Hamilton (eds). Centres of Plant Diversity. A Guide and Strategy for their Conservation. WWF - IUCN - National Museum of Natural History Smithsonian Institution - EC - ODA. Cambridge, UK. 421-425 pp.
- Beck, S.G., J. Sarmiento, Z. Paniagua, C. Miranda & M.O. Ribera. 2000.** Humedales de Bolivia, una aproximación a su conocimiento actual. Homenaje al Académico Correspondiente Dr. h.c. C. N. Troels Myndel Pedersen (26.11.1916-5.2.2000). *Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria* 54: 119-150.
- Beck, S.G. & A. Sanjinés. (en prensa).** Guía ilustrada de los pastos nativos de la sabana húmeda del Beni. Instituto de Ecología - Estancias Espíritu, La Paz, Bolivia.
- Bernal, N. 1999.** Mamíferos. *En:* DGB- MNHN. Plan de Acción para las Especies Amenazadas de Bolivia. Documento 1. Diagnóstico. Museo Nacional de Historia Natural. FONAMA-PASNAPH. La Paz, Bolivia 31-55 pp.
- Bernal, N. & C. Silva. 2003.** Mamíferos. *En:* E. Flores B. & C. Miranda L. (eds.). Fauna Amenazada de Bolivia ¿Animales sin futuro?. Ministerio de Desarrollo Sostenible, Proyecto Fortalecimiento Institucional MDS (BID 929), La Paz, Bolivia. 1-29 pp.

- Braun, O. sin año.** Pastos del trópico húmedo de Bolivia. Boletín Experimental del Ministerio de Agricultura (La Paz, Bolivia) 31: 1-21.
- Braun, O. 1960.** Cultivo de pastos en el Beni (Reyes). Boletín Experimental del Ministerio de Agricultura (La Paz, Bolivia) 14: 1-14.
- Bruno, F. 1999.** Diversidad alimenticia en dos especies de tortugas acuáticas: *Podocnemis expansa* y *Podocnemis unifilis*, en la cuenca del río Iténez; parque "Noel Kempff Mercado". Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz, Bolivia. 70 p.
- Cabot, J., P. Serrabi, C. Ibáñez & F. Braza. 1986.** Lista preliminar de aves y mamíferos de la Reserva "Estación Biológica del Beni". Ecología en Bolivia 8: 37-44.
- Cárdenas, M. 1953.** Por las pampas del Yacuma y las playas del Beni. Revista de Agronomía 8: 45-49.
- Castelnau, F. De. 1884.** Expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud. Histoire du voyage. Paris, France.
- CBF (Colección Boliviana de Fauna). 2003.** Base de datos sobre reptiles de la colección científica de la CBF. Colección Boliviana de Fauna (Museo Nacional de Historia Natural - Instituto de Ecología), La Paz, Bolivia. Informe no publicado.
- De la Barra, N. 2003.** Clasificación ecológica de la vegetación acuática en ambientes lacustres de Bolivia. Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental 13: 65-93.
- De la Riva, I., J. Köhler, S. Lotters & S. Reichle. 2000.** Ten years of research on Bolivian amphibians: updated checklist, distribution, taxonomic problems, literature and iconography. Revista Especies Herpetológicas 14: 19-164.
- Dirksen, L. & I. De la Riva. 1999.** The lizards and amphisbaenians of Bolivia (Reptilia, Squamata): Checklist, localities and bibliography. Graensia 55: 199-215.
- Emmons, L. & F. Feer. 1997.** Neotropical rainforest mammals. A field guide. 2da. edic. The University of Chicago Press, Chicago, USA. 307 p.
- Ergueta, S.P. & L.F. Pacheco. 1990.** Los crocodilios (Orden Crocodylia) de Bolivia. Ecología en Bolivia 15: 69-81.
- Ergueta, S.P. & J. Sarmiento. 1992.** Fauna silvestre de Bolivia: Diversidad y conservación. En: M. Marconi (ed.) Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia. CDC / USAID Bolivia, La Paz, Bolivia. 113-163 pp.
- Euroconsult & Galindo. 1998.** Análisis de las áreas protegidas existentes, en gestión y propuestas como áreas complementarias. Programa para el Ordenamiento Territorial de la Región Amazónica Boliviana en los Departamentos de La Paz, Beni y Cochabamba. BID, Gobierno de Bolivia, La Paz. 25 p.
- Ferreira, A.R. 1972.** Viagem filosófica pelas capitánias do Pará, Rio Negro, Mato Grosso e Cuiabá. Memórias: zoología-botânica. Conselho Federal de Cultura. Rio de Janeiro, Brasil.
- Foster, R.C. 1958.** A catalogue of the ferns and flowering plants of Bolivia. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 184: 1-223.
- Foster, R.B. 1989.** Vegetation of the Beni. Orion (verano): 39.
- Fugler, C.M. 1989.** Lista preliminar de los saurios de Bolivia. Ecología en Bolivia 13: 57-75.

- Fugler, C.M. & I. De la Riva. 1990.** Herpetología boliviana: Lista preliminar de las serpientes conocidas en el país. Museo Nacional de Historia Natural. La Paz, Bolivia. Comunicación 9: 22-53.
- Fugler, C.M., I. De la Riva & J. Cabot. 1995.** Herpetologica Boliviana: Una lista comentada de las serpientes de Bolivia, con datos sobre su distribución. *Ecología en Bolivia* 24: 41-87.
- García, J.E. & T. Tarifa. 1991.** Estudio de la comunidad de primates en la reserva de la biosfera "Estación Biológica Beni", Bolivia. *Ecología en Bolivia* 17: 1-14.
- Gumucio, M.B. 1997.** Alcides d'Orbigny en la tierra prometida. Sus viajes por Bolivia 1830-1833. *Anthrôpos*, La Paz, Bolivia. 158 p.
- Gunnemann, H. 1991.** Phytomasseproduktion und Nährstoffumsatz von Vegetationstypen bolivianischer Ueberschwemmungssavannen. *Göttinger Beiträge zur Land- und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen* (Göttingen, Alemania), Heft 67. 134 p.
- Halfpter, G., C.E. Moreno & E.O. Pineda. 2001.** Manual para evaluación de la biodiversidad en reservas de la biosfera. *M&T-Manuales y Tesis SEA* (Zaragoza, España). 2: 1-80.
- Hanagarth, W. 1993.** Acerca de la geoecología de las sabanas del Beni en el noreste de Bolivia. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 186 p.
- Hanagarth, W. & S.G. Beck. 1993.** Una lista bibliográfica de las sabanas del Beni, Norte de Bolivia. *Geografía, geomorfología, ecología, vegetación, edafología, clima, hidrología arqueología y manejo ganadero*. Documentos *Ecología en Bolivia*, Serie Bibliografía No. 1. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 93 p.
- Hanagarth, W. & S.G. Beck. 1996.** Biogeographie der Beni-Savannen (Bolivien). *Geographische Rundschau* 48(11): 662-668.
- Hanagarth, W. & J. Sarmiento. 1990.** Reporte preliminar sobre la geoecología de la sabana de Espíritu y sus alrededores (Llanos de Moxos, departamento del Beni, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 16: 47-75.
- Hanagarth, W. & R. Specht. 2000.** The birds of the Savanna of Espiritu (Beni Department, Bolivia). *En: Herrera-MacBryde, O., F. Dallmeier, B. MacBryde, J.A. Comiskey & C. Miranda* (eds.) *Biodiversidad, Conservación y Manejo en la Región de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia*. SI/MAB Series 4, Smithsonian Institution, Washington, DC. USA. 203-233 pp.
- Haseman, J.D. 1911.** Descriptions of some new species of fishes and miscellaneous notes on others obtained during the expedition of the Carnegie Museum to central South America. *Annals of the Carnegie Museum* 7(3-4): 315-328.
- Hennessey, B., S. Herzog & F. Sagot. 2003.** Lista de aves de Bolivia. *ARMONIA - BirdLife International*, Santa Cruz, Bolivia.
- Herrera-MacBryde, O., F. Dallmeier, B. Mac Bryde, J.A. Comiskey & C. Miranda. 2000.** Biodiversidad, conservación y manejo en la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia. Smithsonian Institution, Washington, D.C. USA, SI-MAB Series N° 4. 423 p.
- Hilty, S.L. 1988.** Birds of the Beni Biological Station. El Porvenir. (No publicado).
- Ibañez-Montoya, M.V. 1992.** Estudio: La expedición Malaspina 1789-1794. Tomo IV. Trabajos científicos y correspondencia de Tadeo Haenke. Ministerio de Defensa, Museo Naval, Lunweg Editores, Barcelona-Madrid, España. 330 p.

- Ibisch, P.L., S.G. Beck, B. Gerkmann & A. Carretero. 2003.** Ecoregiones y ecosistemas. *En: Ibisch, P.L. & G. Mérida (eds.) Biodiversidad: La riqueza de Bolivia. Estado de conocimiento y conservación. Ministerio de Desarrollo Sostenible. Editorial FAN, Santa Cruz, Bolivia. 48-88 pp.*
- Ibisch, P.L. & G. Mérida. 2003.** Biodiversidad: La riqueza de Bolivia. Estado de conocimiento y conservación. Ministerio de Desarrollo Sostenible. Editorial FAN, Santa Cruz, Bolivia. 638 p.
- Langstroth, R.P. 1996.** Forest islands in an Amazonian savanna of northeastern Bolivia. Thesis PhD University of Wisconsin, Madison, USA. 434 p.
- Llobet, A. & J. Aparicio. 1999.** Abundancia, estructura poblacional y perspectivas de aprovechamiento de *Caiman yacare* en cinco estancias del Departamento del Beni. *En: Fang, T.G., O.L. Montenegro & R.E. Bodmer (eds.). Manejo y Conservación de Fauna Silvestre en América Latina. Instituto de Ecología. La Paz, Bolivia. 285-293 pp.*
- MDSP (Ministerio de Desarrollo Sostenible y Planificación). 2001.** Estrategia nacional de conservación y uso sostenible de la biodiversidad. La Paz, Bolivia. 193 p.
- Montero, R., G. Scrocchi, M.E. Montaña & I.M. Fernández. 1995.** Nuevas citas de saurios anfibisbaénidos y ofidios para Bolivia. *Cuadernos de Herpetología* 9 (1): 7-13.
- Moraes R., M. 1991.** Contribución al conocimiento del ciclo biológico de la palma *Copernicia alba* en un área ganadera (Beni, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 18: 120.
- Moraes R., M. 1999.** Fitogeografía de palmeras en las tierras bajas de Bolivia. *Acta Botanica Venezuelica* 22: 127-140.
- Moraes R., M. 2000.** Diversidad de palmeras y su relación con los complejos de vegetación en la Reserva de la Biosfera Estación Biológica Beni: Consideraciones sobre las implicaciones biogeográficas. *En: Herrera-MacBryde, O., F. Dallmeier, B. MacBryde, J. A. Comiskey & C. Miranda (eds.) Biodiversidad, Conservación y Manejo en la Región de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia. SI/MAB Series 4, Smithsonian Institution, Washington, DC. USA. 113-127 pp.*
- Moraes R., M. & S.G. Beck. 1992.** Diversidad florística de Bolivia. *En: M. Marconi (ed.) Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia. CDC - USAID Bolivia. La Paz, Bolivia. 73-111 pp.*
- Moraes R., M., M.O. Ribera & E. Villanueva. 2000.** Las formaciones de vegetación de la EBB y su importancia para la conservación. *En: Herrera-MacBryde, O., F. Dallmeier, B. MacBryde, J. A. Comiskey & C. Miranda (eds.) Biodiversidad, Conservación y Manejo en la Región de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia. SI - MAB Series 4, Smithsonian Institution, Washington, DC. USA. 59-73 pp.*
- Moraes R., M. & J. Sarmiento. 1992.** Contribución al estudio de biología reproductiva de una especie de *Bactris* (Palmae) en el bosque de galería (Depto. Beni, Bolivia). *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines* 21: 685-698.
- Moraes R., M., J.A. Simonetti & R.O. Bustamante. 2001.** Key for seedlings of common palm species of the "Estación Biológica del Beni", Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 3 (1/2): 234-242.
- Morato, O. 1996.** Conservación, manejo y repoblamiento de dos especies de tortugas (*Podocnemis expansa* y *Podocnemis unifilis*) en la cuenca del Río Mamoré. Unidad de conser-

- vacación de la biodiversidad del Beni. Dirección del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Informe no publicado. La Paz, Bolivia.
- Navarro, G. 1999.** Aproximación a la tipificación biogeográfico-ecológica de los sistemas acuáticos y palustres de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 6:95-110.
- Navarro, G. 2002.** Vegetación y unidades biogeográficas. *En: Navarro, G. & M. Maldonado (eds.) Geografía ecológica de Bolivia. Vegetación y ambientes acuáticos.* Centro de Ecología Simón Patiño, Cochabamba, Bolivia. 1-500 pp.
- Navarro, G. & E. Gutiérrez. 1995.** Tipificación, caracterización ecológica y potencialidad ganadera del sector meridional de las pampas de Moxos (Beni, Bolivia). Memoria y mapa de vegetación. Informe técnico no publicado. CIDDEBENI, Trinidad, Bolivia.
- Ojasti, J. 2000.** Manejo de fauna silvestre neotropical. *En: Dallmeier, E. (Ed.) SI - MAB Series No. 5.* Smithsonian Institution - MAB Program, Washington, D.C. 290 p.
- d'Orbigny, A. 1845.** Voyage dans l'Amérique méridionale. Paris, Francia.
- d'Orbigny, A. 2002.** Viaje a la América Meridional. Tomo I-IV. Segunda edición. Instituto Francés de Estudios Andinos, Lima, Edición Plural, La Paz, Bolivia. 1 785 p.
- Pacheco, L.F. & J. Aparicio. 1996.** Reptiles. *En: Ergueta, P & C. de Morales (eds.) Libro Rojo de los Vertebrados de Bolivia.* Centro de Datos para la Conservación, La Paz, Bolivia. 73-93 pp.
- Parker, T. A. III & O. Rocha O. 1991.** La avifauna del cerro San Simón, una localidad de campo rupestre aislado en Depto. Beni, noreste boliviano. *Ecología en Bolivia* 17: 15-30.
- Pilleri, G. 1969.** On the behaviour of the Amazon Dolphin, *Inia geoffrensis* in Beni (Bolivia). *Revue Suisse de Zoologie* 76: 57-74.
- Pilleri, G. & M. Gühr. 1977.** Observations on the Bolivian (*Inia boliviensis* d'Orbigny, 1834) and the Amazonian bufeo (*Inia geoffrensis* de Blainville, 1817) with a description on a new subspecies (*Inia geoffrensis humboldtiana*). *Investigaciones en Cetacea* 8: 11-76.
- Presl, K.B. 1825-1835.** Reliquiae Haenkeanae. Praga, reprint Asher & Co., Amsterdam, Holanda.
- Ravenstein, D. 2000.** Determinación de eco-regiones en el Departamento del Beni, Bolivia. Proyecto de apoyo a las reformas del sector público, CESO - SACO # 23318. La Paz, Bolivia. 11 p. más anexos y mapas. Documento no publicado.
- Reichle, S. 1997.** Amphibien der Savanne der Estación Biológica del Beni (EBB). *Herpetofauna* 19: 5-18.
- Renvoize, S.A. 1998.** Gramíneas de Bolivia. Royal Botanic Gardens, Kew, UK. 644 p.
- Ribera, M.O. 1987.** Eco-etología de los tiránidos de la sabana estacionalmente inundable de Espíritu, río Yacuma - Beni. Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 170 p.
- Ritter, N.P. 2000.** Biodiversity and phytogeography of Bolivia's wetland flora. Dissertation Doctor of Philosophy in Natural Resources. University of New Hampshire, USA. 410 p.
- Rocha, O. 1990.** Lista preliminar de aves de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica Beni. *Ecología en Bolivia* 15: 57- 68.
- Rocha, O. 1991.** Composición, abundancia y actividad de la avifauna, durante la época seca, en dos tipos de soto bosque de la

- Estación Biológica del Beni, con énfasis en trepatroncos (Aves: Dendrocolaptidae). Tesis de grado para optar al título de Técnico superior en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- Rocha, O. & C. Quiroga. 1999.** Ornitofauna. *En:* Plan de Acción de las Especies Amenazadas de Bolivia. Museo Nacional de Historia Nacional - Dirección General de Biodiversidad (no publicado).
- Rocha, O., C. Quiroga & B. Hennessey. 2003.** Aves. *En:* Flores, E. & C. Miranda L. (eds.). Fauna Amenazada de Bolivia ¿Animales sin futuro?. Ministerio de Desarrollo Sostenible, Proyecto Fortalecimiento Institucional MDS (BID 929), La Paz, Bolivia. 31-54 pp.
- Roldán, A.I., M. Moraes, S.G. Beck, I. Hinojosa, J. Comiskey & F. Dallmeier. 1999.** Lista preliminar de plantas vasculares de la Reserva de la Biósfera Estación Biológica del Beni (Bolivia). Documentos Ecología en Bolivia, serie Botánica 4: 1-24.
- Salazar-Bravo, J., T. Tarifa, L.F. Aguirre, E. Yensen & T. Yates. 2003.** Revised check-list of Bolivian mammals. Occasional Papers, Museum of Texas Technical University. 220 p.
- SERNAP (Servicio Nacional de Áreas Protegidas). 2001.** Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Bolivia. Ministerio de Desarrollo Sostenible y Planificación, Servicio Nacional de Áreas Protegidas. La Paz, Bolivia. 218 p.
- Simonetti, J.A., M. Moraes R., O. Bustamante & A.A. Grez. 2001.** Regeneración de bosques tropicales fragmentados del Beni, Bolivia. *En:* Mostacedo, B. & T.S. Fredericksen (eds.). Regeneración y Silvicultura de Bosques Tropicales en Bolivia. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible. El País, Santa Cruz, Bolivia. 139-155 pp.
- Tarifa, T. 1996.** Mamíferos. *En:* Ergueta, S.P. & C. de Morales (eds.). Libro Rojo de los Vertebrados de Bolivia. CDC- Bolivia, La Paz. Bolivia. 165-264 pp.
- UNESCO. 1973.** Clasificación internacional y cartografía de la vegetación. UNESCO, Paris, France.
- Van Damme, P., S. Ten, R. Wallace, L. Painter, A. Taber, R. Gonzales Jimenez, A. Fraser, D. Rumiz, C. Tapia, H. Michels, Y. Delaunoy, J.L. Saravia, J. Vargas & L. Torres. 2002.** Distribución y estado de las poblaciones de la londra (*Pteronura brasiliensis*) en Bolivia. Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental 12: 111-134.
- Vásquez, R. 2002.** El viaje de d'Orbigny de Trinidad a Cochabamba. *En:* Arze Aguirre (ed.) El naturalista francés Alcide d'Orbigny en la visión de los bolivianos. IFEA, Lima y Plural, La Paz, 327-333.
- Wilson, D.E. & J.A. Salazar. 1989.** Los murciélagos de la reserva de la biosfera "Estación Biológica Beni". Ecología en Bolivia 13: 47-56.

CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI • CAPÍTULO II

Anexo II.1 Lista de especies de plantas de la llanura de inundación de la región central del Río Mamoré y de su distribución en los tres hábitats de savana (S), laguna (L) y río (R), (Stephan G. Beck, Carla Maldonado, María René Orellana & Adriana Sanjinés).

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
Acanthaceae	<i>Justicia laevilinguis</i>	(Nees) Lindau	H		•	•	•
	<i>Mendoncia aspera</i>	Ruiz & Pav.	L		•	•	•
	<i>Mendoncia glabra</i>	Poepp. & Endl.	L		•	•	•
Alismataceae	<i>Echinodorus andrieuxii</i>	(Hook. & Arn.) Small	HP		•	•	•
	<i>Echinodorus grandiflorus</i>	(Cham. & Schltld.) Micheli	HP	oreja de ciervo	•	•	•
	<i>Echinodorus longipetalus</i>	M. Micheli	HP	oreja de ciervo	•	•	•
	<i>Echinodorus paniculatus</i>	M. Micheli	HP	oreja de ciervo	•	•	•
	<i>Sagittaria guayanensis</i>	Kunth	H		•	•	•
	<i>Sagittaria rhombifolia</i>	Cham.	H		•	•	•
Amaranthaceae	<i>Alternanthera aquatica</i>	(Parodi) Chod.	HA		•	•	•
	<i>Alternanthera cf. paniculata</i>	Kunth	H		•	•	•
	<i>Alternanthera paronychioides</i>	A. St.-Hil.	H		•	•	•
	<i>Alternanthera scandens</i>	Herzog	H		•	•	•
	<i>Alternanthera sp.</i>		H		•	•	•
	<i>Gomphrena elegans</i>	Mart.	H		•	•	•
	<i>Gomphrena gnaphiotricha</i>	Griseb.	H		•	•	•
	<i>Gomphrena serrata</i>	L.	H		•	•	•
Anacardiaceae	<i>Astronium sp.</i>		A		•	•	•
	<i>Spondias cf. lutea</i>	L.	A	torino	•	•	•
	<i>Spondias mombin</i>	L.	A		•	•	•
	<i>Thyrsodium rondonianum</i>	J. D. Mitchel & Daly	A		•	•	•
Annonaceae	<i>Annona cf. macrocalyx</i>	R.E. Fr.	A		•	•	•
	<i>Crematosperma sp.</i>		A		•	•	•
	<i>Duguetia spixiana</i>	Mart.	A		•	•	•
	<i>Guatteria sp.</i>		A		•	•	•
	<i>Rollinia williamsii</i>	Rusby ex R.E. Fr.	S		•	•	•
	<i>Xylopia benthamii</i>	R.E. Fr.	A		•	•	•
	<i>Xylopia ligustrifolia</i>	Dunal	A		•	•	•
	Indet. 1		A		•	•	•
Indet. 2		A		•	•	•	
Apiaceae	<i>Hydrocotyle cf. verticillata</i>	Thunb.	HA		•	•	•
	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	L.f.	HA		•	•	•
Apocynaceae	<i>Mesechites sp.</i>		L		•	•	•
	<i>Mesechites trifida</i>	(Jacq.) Muell. Arg.	L	bejuquillo	•	•	•
	<i>Odontadenia sp.</i>		L		•	•	•
	<i>Rauwolfia cf. ligustrina</i>	Willd. ex Roem. & Schult.	L		•	•	•
	<i>Rhabdadenia pohlii</i>	Müell.Arg.	L		•	•	•
	<i>Tabernaemontana cymosa</i>	Miers	A		•	•	•
	<i>Tabernaemontana siphilitica</i>	(L. f.) Leeuwenberg	A		•	•	•
	<i>Thevetia amazonica</i>	Ducke	S	leche-leche	•	•	•
Indet.	CMG 28	A		•	•	•	

CAPÍTULO II • CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
Araceae	<i>Philodendron</i> sp.		L		.	.	.
	<i>Pistia stratiotes</i>	L.	HF	pochi	•	.	•
	<i>Xanthosoma</i> cf. <i>striatipes</i>	(Kunth) Madison	H		•	•	.
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i>	(L.) Decne. & Planch.	A		.	.	•
	<i>Schefflera morototoni</i>	(Aubl.) Maguire, Steyern. & Planch.	A		.	.	•
Areaceae	<i>Allagoptera leucocalyx</i>	(Drude) Kuntze	A	motacuchí	•	.	.
	<i>Attalea phalerata</i>	Mart. ex Spreng.	A	motacú	.	.	•
	<i>Copernicia alba</i>	Morong	A	palma blanca	.	.	.
	<i>Desmoncus</i> sp.		L		.	•	.
Asclepiadaceae	<i>Cynanchum montevidense</i>	Spreng.	L		.	•	.
	<i>Marsdenia</i> sp.		L		•	.	.
	<i>Sarcostemma</i> sp.		L		.	•	.
	<i>Sarcostemma clausum</i>	(Jacq.) Schult.	L	tembladera	•	•	•
	<i>Sarcostemma gracile</i>	(Decne.) Schtdl.	L		.	.	•
	<i>Schistogyne</i> sp.		L		•	.	.
	<i>Tassadia</i> cf. <i>aristata</i>	(Benth. ex Font.) Fontella	L		•	•	.
	<i>Tassadia</i> sp. 1		L		.	.	•
<i>Tassadia</i> sp. 2		L		.	.	•	
Aspleniaceae	<i>Asplenium</i> sp.		PT		.	.	•
Asteraceae	<i>Ambrosia tenuifolia</i>	Spreng.	H		.	•	.
	<i>Artemisia verlotorum</i>	Lamotte	H		.	.	•
	<i>Aspilia lucidula</i>	S.F Blake	H		.	•	•
	<i>Baccharis salicifolia</i>	(Ruiz & Pav.) Pers.	S		•	.	.
	<i>Baccharis trinervis</i>	Pers.	S		.	.	•
	<i>Bidens pilosa</i>	L.	H		.	.	•
	<i>Conyza</i> sp.		H		.	•	.
	<i>Eclipta prostrata</i>	(L.) L. (sin. <i>Eclipta alba</i> (L.) Hassk.)	H		•	•	•
	<i>Eclipta</i> sp.		H		•	.	.
	<i>Enhydra anagallis</i>	Gardner	H		•	.	.
	<i>Erechtites hieraciifolia</i>	(L.) Raf. ex DC.	H		•	•	•
	<i>Eupatorium</i> cf. <i>hectanthum</i>	(DC.) Baker	H		•	.	.
	<i>Eupatorium laevigatum</i>	Lam.	H		•	.	.
	<i>Eupatorium patens</i>	G. Don	H		•	.	.
	<i>Eupatorium</i> sp. 1		H		•	.	.
	<i>Eupatorium</i> sp. 2		H		•	.	.
	<i>Gymnocoronis spilanthoides</i>	DC.	H		•	•	.
	<i>Mikania</i> cf. <i>cordifolia</i>	(L.f.) Willd.	L		•	.	.
	<i>Mikania</i> cf. <i>haenkeana</i>	DC.	L		•	.	.
	<i>Mikania congesta</i>	DC.	L		•	•	•
<i>Mikania micrantha</i>	H.B.K.	L		•	.	•	
<i>Mikania vitifolia</i>	DC.	L		•	•	.	
<i>Pacourina edulis</i>	Aubl.	H		•	•	.	
<i>Pluchea sagittalis</i>	(Lam.) Cabr.	H		escoba	•	.	.

CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI • CAPÍTULO II

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
	<i>Pseudoelephantopus spiralis</i>	(Less.) Cronq.	H		.	.	.
	<i>Tessaria integrifolia</i>	Ruiz & Pav.	A		.	.	.
	<i>Trichospira verticillata</i>	(L.) S. F. Blake	H		.	.	.
	<i>Vernonia brasiliana</i>	(L.) Druce	S	paichané	.	.	.
	<i>Vernonia cf. brasiliana</i>	(L.) Druce	H	paichané	.	.	.
	<i>Vernonia patens</i>	Kunth	S	paichané	.	.	.
	<i>Zexmenia rudis</i>	Benth. ex Blake	H		.	.	.
	Indet. 1		H		.	.	.
	Indet. 2		H		.	.	.
Azollaceae	<i>Azolla cf. filiculoides</i>	Lam.	PTF		.	.	.
	<i>Azolla microphylla</i>	Kaulf.	PTF		.	.	.
Begoniaceae	<i>Begonia fischeri</i>	Schrank	H		.	.	.
Bignoniaceae	<i>Adenocalymma bracteatum</i>	DC.	L		.	.	.
	<i>Adenocalymma</i> sp.		L		.	.	.
	<i>Anemopaegma cf. flavum</i>	Morong	L		.	.	.
	<i>Arrabidaea brachypoda</i>	(A. DC.) Bureau	L		.	.	.
	<i>Arrabidaea cf. patellifera</i>	(Schltdl.) Sandwith	L		.	.	.
	<i>Arrabidaea florida</i>	A. DC.	L		.	.	.
	<i>Arrabidaea</i> sp.		L		.	.	.
	<i>Arrabidaea spicata</i>	Bureau & K. Schum.	L		.	.	.
	<i>Jacaranda cuspidifolia</i>	Mart. ex DC.	A	jacarandá	.	.	.
	<i>Macfadyena uncata</i>	(Andrews) Sprague & Sandw.	L		.	.	.
	<i>Mansoa kerere</i>	(Aubl.) A. Gentry	L		.	.	.
	<i>Phryganocydia corymbosa</i>	(Vent.) Bureau ex K. Schum.	L		.	.	.
	<i>Phryganocydia</i> sp.		L		.	.	.
	<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	(L.) A. Gentry	L		.	.	.
	<i>Tabebuia aurea</i>	(Manso) B. & H. ex Moore	A	alcornoque	.	.	.
	<i>Tabebuia heptaphylla</i>	(Vell.) Toledo	A	tajibo	.	.	.
	<i>Tabebuia impetiginosa</i>	(Mart. ex DC.) Standl.	A	tajibo	.	.	.
	<i>Tabebuia insignis</i>	(Miq.) Sandw.	A	tajibillo	.	.	.
	Indet. 1	ASA 138	L		.	.	.
	Indet. 2	ASA 739	L		.	.	.
Blechnaceae	<i>Blechnum serrulatum</i>	Rich.	PT		.	.	.
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i>	(L.) Gaertn.	A		.	.	.
	<i>Ochroma pyramidale</i>	(Cav. ex Lamarck) Urban	A		.	.	.
	<i>Pseudobombax marginatum</i>	(St.-Hil.) Robyns	A		.	.	.
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i>	(Ruiz & Pav.) Oken	A	picana	.	.	.
	<i>Cordia spinescens</i>	L.	S		.	.	.
	<i>Cordia tetrandra</i>	Aubl.	A		.	.	.
	<i>Cordia verbenacea</i>	DC.	S		.	.	.
	<i>Heliotropium filiforme</i>	Lehm.	H		.	.	.
	<i>Heliotropium indicum</i>	L.	H		.	.	.
	<i>Heliotropium lagoense</i>	(Warm.) Gurke	H		.	.	.
	<i>Heliotropium</i> sp.		H		.	.	.

CAPÍTULO II • CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
Campanulaceae	<i>Sphenoclea zeylanica</i>	Gaertn.	H		•	.	.
Cannaceae	<i>Canna glauca</i>	L.	H		.	•	.
Capparidaceae	<i>Cleome spinosa</i>	Jacq.	H		.	•	.
	<i>Crataeva tapia</i>	L.	A		.	•	.
	Indet.		A		.	•	.
Caricaceae	<i>Carica glandulosa</i>	Pav. ex A. DC.	A		.	•	•
	<i>Jacaratia digitata</i>	(Poepp. & Endl.) Solms	A		.	.	•
Cecropiaceae (=Moraceae s.l.)	<i>Cecropia concolor</i>	Willd.	A	ambaibo	•	.	•
	<i>Cecropia membranacea</i>	Trécul	A	ambaibo	.	•	•
	<i>Cecropia polystachya</i>	Trécul	A	ambaibo	.	.	.
	<i>Cecropia sciadophylla</i>	Mart.	A	ambaibo	.	.	•
	<i>Cecropia</i> sp.		A	ambaibo	.	.	•
	<i>Pourouma cecropiifolia</i>	Mart.	A		.	.	•
	<i>Pourouma</i> sp.		A		•	.	.
Chrysobalanaceae	<i>Licania</i> cf. <i>apetala</i>	(E. Meyer) Fritsch	A		.	•	.
	<i>Licania kunthiana</i>	Hooker f.	A		.	.	•
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	Cambess.	A		.	•	•
	<i>Chrysochlamys</i> sp.		A		.	•	.
	<i>Rheedia</i> sp.		A		.	.	•
	<i>Rheedia brasiliensis</i>	(Mart.) Planch. & Tr.	A	achaicharú	.	.	•
	<i>Vismia plicatifolia</i>	Hochr.	S		.	.	•
	<i>Vismia</i> sp.		A		•	.	•
	Indet.		L		.	•	.
Cochlospermaceae	<i>Cochlospermum orinocense</i>	(Kunth) Steud.	A		.	•	.
Combretaceae	<i>Buchenavia oxycarpa</i>	(Mart.) Eichler	A		.	•	.
	<i>Buchenavia punctata</i>	Eichler	A		.	•	.
	<i>Combretum lanceolatum</i>	Pohl ex Eichler	S	lagaña de perro	•	.	.
	<i>Combretum laxum</i>	Jacq.	L		.	•	.
	Indet.		H		.	•	.
Commelinaceae	<i>Commelina erecta</i>	L.	H		•	•	.
	<i>Tripogandra glandulosa</i>	(Seub.) Rohw.	H		.	•	.
Connaraceae	<i>Connarus ruber</i> var. <i>sprucei</i>	(Baker in Mart.) Forero	A		.	•	.
Convolvulaceae	<i>Aniseia martinicensis</i>	(Jacq.) Choisy	L		•	•	.
	<i>Aniseia</i> sp.		L		•	.	•
	<i>Evolvulus nummularius</i>	(L.) L.	H	oreja de ratón	•	.	.
	<i>Ipomoea</i> aff. <i>indivisa</i>	(Vell.) H.Hall	L		•	.	.
	<i>Ipomoea alba</i>	L.	L		.	•	•
	<i>Ipomoea aristolochiaefolia</i>	(H.B.K.) E. Don.	L		.	.	•
	<i>Ipomoea asarifolia</i>	(Desr.) Roem. & Schult.	H	camotillo	•	.	.
	subsp. <i>fistulosa</i> (Mart. ex Choisy) D.F. Austin		SS	tararaqui	•	•	.

CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI • CAPÍTULO II

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Habitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
	<i>Ipomoea</i> cf. <i>alba</i>	L.	L		.	.	.
	<i>Ipomoea</i> cf. <i>hederifolia</i>	L.	L		.	.	.
	<i>Ipomoea phyllomega</i>	(Vell.) House	L		.	.	.
	<i>Ipomoea rubens</i>	Choisy	L		.	.	.
	<i>Ipomoea sobrevoluta</i>	Choisy	L		.	.	.
	<i>Ipomoea</i> sp. 1	ASA 207	L		.	.	.
	<i>Ipomoea</i> sp. 2	ASA 643	L		.	.	.
	<i>Ipomoea</i> sp. 3	ASA 853	L		.	.	.
	<i>Ipomoea</i> sp. 1	CMG 192	L		.	.	.
	<i>Ipomoea</i> sp. 2	CMG 259	L		.	.	.
	<i>Iseia luxurians</i>	(Moric.) O' Donell	L		.	.	.
	<i>Jacquemontia</i> cf. <i>rusbyana</i>	Standley	L	bejuquillo	.	.	.
	<i>Merremia</i> sp.		L		.	.	.
	<i>Merremia umbellata</i>	(L.) Hallier	L		.	.	.
Cucurbitaceae	<i>Cayaponia</i> cf. <i>podantha</i>	Cogn.	L		.	.	.
	<i>Cayaponia citrullifolia</i>	(Griseb.) Cogn.	L		.	.	.
	<i>Cayaponia podantha</i>	Cogn.	L		.	.	.
	<i>Cayaponia</i> sp.		L		.	.	.
	<i>Cayaponia tayuya</i>	(Vell.) Cogn.	L		.	.	.
	<i>Cayaponia tubulosa</i>	Cogn.	L		.	.	.
	<i>Gurania acuminata</i>	Cogn.	L		.	.	.
	<i>Gurania insolita</i>	Cogn.	L		.	.	.
	<i>Gurania</i> sp.		L		.	.	.
	<i>Gurania spinulosa</i>	(Poepp. & Endl.) Cogn.	L		.	.	.
	<i>Melothria candolleana</i>	Cogn.	L		.	.	.
	<i>Melothria pendula</i>	L.	L		.	.	.
	<i>Melothria trilobata</i>	Cogn.	L		.	.	.
	<i>Momordica charantia</i>	L.	L		.	.	.
	<i>Psiguria ternata</i>	(M. J. Roem.) C. Jeffrey	L		.	.	.
	Indet.		L		.	.	.
Cyperaceae	<i>Cyperus camphoratus</i>	Liebm.	C		.	.	.
	<i>Cyperus</i> cf. <i>ochraceus</i>	Vahl	C		.	.	.
	<i>Cyperus</i> cf. <i>sphacelatus</i>	Rottb.	C		.	.	.
	<i>Cyperus giganteus</i>	Vahl	C	junquillo	.	.	.
	<i>Cyperus haspan</i>	L.	C		.	.	.
	<i>Cyperus hermaphroditus</i>	(Jacq.) Standl.	C		.	.	.
	<i>Cyperus ligularis</i>	L.	C		.	.	.
	<i>Cyperus luzulae</i>	(L.) Rottb. ex Retz.	C		.	.	.
	<i>Cyperus odoratus</i>	L.	C		.	.	.
	<i>Cyperus</i> sp.		C		.	.	.
	<i>Eleocharis acutangula</i>	(Roxb.) Schult.	C	tatora	.	.	.
	<i>Eleocharis</i> cf. <i>confervoides</i>	(Poir.) T. Koyama	C	pelillo	.	.	.
	<i>Eleocharis</i> cf. <i>filiculmis</i>	Kunth	C		.	.	.
	<i>Eleocharis elegans</i>	(Kunth) Roem. & Schult.	C	tatora	.	.	.
	<i>Eleocharis interstincta</i>	(Vahl) Roem. & Schult.	C	tatora	.	.	.
	<i>Eleocharis minima</i>	Kunth	C	pelillo	.	.	.

CAPÍTULO II • CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
	<i>Eleocharis</i> sp.		C		.	•	.
	<i>Fimbristylis miliacea</i>	(L.) Vahl	C	pelillo	•	•	.
	<i>Fuirena umbellata</i>	Rottb.	C	cortadera	•	•	.
	<i>Kyllinga odorata</i>	Vahl	C		.	•	.
	<i>Mariscus flavus</i>	Vahl	C		•	.	.
	<i>Pycreus albomarginatus</i>	Nees	C	piojito	•	.	.
	<i>Rhynchospora</i> cf. <i>gigantea</i>	Link	C	cortadera	.	•	.
	<i>Rhynchospora</i> cf. <i>rugosa</i>	(Vahl) Gale	C		•	.	.
	<i>Rhynchospora corymbosa</i>	var. <i>chacoensis</i> (L.) Britton	C	cortadera	•	.	.
	<i>Rhynchospora emaciata</i>	(Nees) Boeck.	C		•	.	.
	<i>Rhynchospora holoschoenoides</i>	(L.C. Rich.) Herter	C		•	.	.
	<i>Rhynchospora</i> sp.		C	cortadera	.	•	.
	<i>Rhynchospora trispicata</i>	(Nees) Schrad.	C	cortadera	•	.	.
	<i>Rhynchospora viridi-lutea</i>	Clarke	C		•	•	.
	<i>Scirpus cubensis</i>	Kunth (sin. <i>Oxycaryum cubense</i> (Kunth) Lye	C		•	•	.
	<i>Scleria composita</i>	(Nees) Boeck.	C	cortadera	•	.	.
	<i>Scleria hirtella</i>	Sw.	C		•	.	.
	<i>Scleria melaleuca</i>	Rchb. ex Schltl. & Cham.	C	cortadera	•	.	.
	<i>Scleria microcarpa</i>	Nees	C	cortadera	•	.	.
	<i>Scleria</i> sp.	ASA 698	C	cortadera	.	•	.
	<i>Scleria</i> sp.	CMG 375	C	cortadera	.	.	•
	<i>Torulinium odoratum</i>	(L.) Hopper	C		•	•	.
	Indet. 1	ASA 334	C		.	•	.
	Indet. 2	ASA 431	C		.	•	.
	Indet.	ROR 304	C		•	.	.
Dilleniaceae	<i>Curatella americana</i>	L.	A	chaco	•	.	.
	<i>Davilla nitida</i>	(Vahl) Kubitzki	L		.	.	•
	<i>Doliocarpus major</i>	J.F. Gmel.	L		.	.	•
	<i>Doliocarpus</i> sp.		A		.	.	•
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea polygonoides</i>	Humb. & Bonpl. ex Willd.	L		.	.	•
	<i>Dioscorea</i> sp.		L		.	•	.
Dryopteridaceae	<i>Lomariopsis</i> sp.		H		.	.	•
Equisetaceae	<i>Equisetum giganteum</i>	L.	H		.	.	•
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum macrophyllum</i>	Cav.	A		.	.	•
Euphorbiaceae	<i>Acalypha alopecuroides</i>	Jacq.	H		•	.	.
	<i>Alchornea castaneifolia</i>	(Humb. & Bonpl. ex Willd.) A. Juss.	A		.	•	•
	<i>Alchornea</i> cf. <i>glandulosa</i>	Poepp.	A		.	.	•
	<i>Alchornea schomburgkii</i>	Klotzsch	A		.	•	.
	<i>Caperonia castaneifolia</i>	(L.) A. St.-Hil.	H		•	•	.
	<i>Caperonia palustris</i>	(L.) A. St.-Hil.	H		•	•	.
	<i>Caperonia pubescens</i>	Blake	H		•	.	.
	<i>Caperonia zaponzeta</i>	Mansf.	H		•	.	.

CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI • CAPÍTULO II

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Habitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
	<i>Croton sampatik</i>	Müll. Arg.	A		•	•	•
	<i>Croton</i> sp. 1		A		•	•	•
	<i>Croton</i> sp. 2		A		•	•	•
	<i>Croton</i> sp. 3		A		•	•	•
	<i>Croton trinitatis</i>	Millsp.	SS		•	•	•
	<i>Dalechampia scandens</i>	L.	L		•	•	•
	<i>Hevea brasiliensis</i>	(Willd.) Muell.	A		•	•	•
	<i>Hevea</i> sp.		A		•	•	•
	<i>Hura crepitans</i>	L.	A		•	•	•
	<i>Mabea caudata</i>	Pax & Hoffmann	A		•	•	•
	<i>Mabea</i> sp.		A		•	•	•
	<i>Manihot anomala</i>	Pohl	L		•	•	•
	<i>Margaritaria nobilis</i>	L.f.	S		•	•	•
	<i>Phyllanthus fluitans</i>	Muell. Arg	HF		•	•	•
	<i>Phyllanthus</i> sp.		A		•	•	•
	<i>Phyllanthus stipulatus</i>	(Raf.) Webster	H		•	•	•
	<i>Sapium</i> cf. <i>glandulosum</i>	(L.) Morong	A		•	•	•
	<i>Sapium</i> cf. <i>marmieri</i>	Huber	A		•	•	•
	<i>Sapium glandulosum</i>	(L.) Morong	A		•	•	•
	<i>Sapium longifolium</i>	(Müll. Arg.) Huber	S	leche-leche	•	•	•
	<i>Sapium marmieri</i>	Huber	A	leche-leche	•	•	•
	<i>Sapium pallidum</i>	(Muell. Arg.) Huber	A		•	•	•
	<i>Sebastiania corniculata</i>	(Vahl) Müll. Arg.	H		•	•	•
	Indet. 1		A		•	•	•
	Indet. 2		A		•	•	•
Fab-Caesalpiniaaceae							
	<i>Apuleia leiocarpa</i>	(Vogel) J.F. Macbr.	A		•	•	•
	<i>Bauhinia</i> aff. <i>microstachya</i>	(Raddi) J.F. Macbr.	L		•	•	•
	<i>Bauhinia</i> cf. <i>corniculata</i>	Benth.	S	pata de buey	•	•	•
	<i>Bauhinia</i> cf. <i>pentandra</i>	(Bong.) Vogel ex Steud.	L		•	•	•
	<i>Bauhinia corniculata</i>	Benth.	S	pata de buey	•	•	•
	<i>Bauhinia</i> sp. 1		L		•	•	•
	<i>Bauhinia</i> sp. 2		L		•	•	•
	<i>Chamaecrista desvauxii</i>	(Collad.) Killip	H		•	•	•
	<i>Chamaecrista nictitans</i>	(L.) Moench.	H		•	•	•
	<i>Copaifera reticulata</i>	Ducke	A		•	•	•
	<i>Sclerolobium</i> sp.		A		•	•	•
	<i>Senna alata</i>	(L.) Roxb.	S		•	•	•
	<i>Senna herzogii</i>	(Harms) Irwin & Barneby	A		•	•	•
	<i>Senna hirsuta</i>	(L.) H. S. Irwin & Barneby	S		•	•	•
	<i>Senna obtusifolia</i>	(L.) H. S. Irwin & Barneby	S		•	•	•
	<i>Senna paraensis</i>	(Ducke) Irwin & Barneby	S		•	•	•
	<i>Senna pendula</i> var. <i>praeandina</i>	(Humb. & Bonpl. ex Willd.) H. S. Irwin & Barneby	S		•	•	•
	<i>Senna pendula</i>	Willd.	S		•	•	•
	<i>Senna ruiziana</i>	(G. Don) H.S. Irwin & Barneby	S		•	•	•

CAPÍTULO II • CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
Fab-Mimosaceae	<i>Abarema jupunba</i>	(Willd.) Britton & Killip vel aff.	A		.	.	.
	<i>Acacia paniculata</i>	Willd.	S		.	.	.
	<i>Acacia riparia</i>	Kunth	A		.	.	.
	<i>Acacia</i> sp. 1	CMG 353	A		.	.	.
	<i>Acacia</i> sp. 1	ROR 189	A	espino blanco	.	.	.
	<i>Acacia</i> sp. 2	CMG 216	S		.	.	.
	<i>Albizia inundata</i>	(Mart.) Barneby & J.W. Grimes	A	cupesi	.	.	.
	<i>Albizia subdimidiata</i>	(Splitg.) Barneby & J.W. Grimes	A		.	.	.
	<i>Albizia subdimidiata</i>	(Splitgerber) Barneby & J.W. Grimes var. <i>subdimidiata</i>	A		.	.	.
	<i>Cedrelinga cateniformis</i>	(Ducke) Ducke	A		.	.	.
	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>	(Benth.) Barneby & J.W. Grimes	A		.	.	.
	<i>Cojoba arborea</i>	(L.) Britton & Rose	A		.	.	.
	<i>Entada polystachya</i>	DC.	A		.	.	.
	<i>Inga adenophylla</i>	Pittier	A	pacay	.	.	.
	<i>Inga</i> cf. <i>punctata</i>	Willd.	A	pacay	.	.	.
	<i>Inga</i> cf. <i>stenopoda</i>	Benth.	A	pacay	.	.	.
	<i>Inga edulis</i>	Mart.	A	pacay	.	.	.
	<i>Inga marginata</i>	Willd.	A	pacay	.	.	.
	<i>Inga punctata</i>	Willd.	A	pacay	.	.	.
	<i>Inga</i> sp.		A	pacay	.	.	.
	<i>Inga stenoptera</i>	Benth.	A	pacay	.	.	.
	<i>Inga vera</i>	Willd.	A	pacay	.	.	.
	<i>Mimosa</i> aff. <i>polycarpa</i>	Kunth	H	cabrestillo	.	.	.
	<i>Mimosa debilis</i>	Humb. & Bonpl. ex Willd.	H		.	.	.
	<i>Mimosa neptunoides</i>	Harm.	H		.	.	.
	<i>Mimosa pellita</i>	Humb. & Boupl. ex Willd.	S	cerrate puta	.	.	.
	<i>Mimosa pellita</i>	Humb. & Boupl. ex Willd. var. <i>dehiscens</i> Barneby	S	cerrate puta	.	.	.
	<i>Mimosa xanthocentra</i>	Mart.	S		.	.	.
	<i>Neptunia prostrata</i>	(Lam.) Baill.	HA		.	.	.
	<i>Piptadenia</i> sp.		S		.	.	.
	<i>Samanea tubulosa</i>	(Benth.) Barneby & J. W. Grimes	A	penoco	.	.	.
	<i>Zygia</i> cf. <i>latifolia</i>	(L.) Fawcett & Rendle	A		.	.	.
	<i>Zygia latifolia</i>	(L.) Fawcett & Rendle var. <i>latifolia</i>	A	latifolium	.	.	.
<i>Zygia latifolia</i> var. <i>communis</i>	Barneby & Grimes	A	cauliflorum	.	.	.	
Fab-Papilionaceae	<i>Aeschynomene</i> cf. <i>hystrix</i>	Poir.	H		.	.	.
	<i>Aeschynomene fluminensis</i>	Vell.	H	corchillo	.	.	.
	var. <i>fluminensis</i>				.	.	.
	<i>Aeschynomene fluminensis</i>	Vell.	H	corchillo	.	.	.
	<i>Aeschynomene pratensis</i>	Small	H	corchillo	.	.	.
	<i>Aeschynomene rudis</i>	Benth.	H	corchillo	.	.	.
	<i>Aeschynomene scabra</i>	G. Don	H	corchillo	.	.	.
	<i>Aeschynomene sensitiva</i>	Sw.	H	corchillo	.	.	.
	<i>Aeschynomene</i> sp.		H	corchillo	.	.	.
	<i>Alysicarpus</i> cf. <i>vaginalis</i>	(L.) DC.	H		.	.	.

CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI • CAPÍTULO II

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
	<i>Amburana cearensis</i>	(Allemao) A.C. Sm.	A		.	.	.
	<i>Andira multistipula</i>	Ducke	A		.	.	.
	<i>Bergeronia sericea</i>	Micheli	A	wayamequi	•	•	.
	<i>Calopogonium caeruleum</i>	(Benth.) Britton	L		•	.	.
	<i>Camptosema cf. praeandinum</i>	Burkart	L		•	.	.
	<i>Centrosema bifidum</i>	Benth.	L		•	•	.
	<i>Centrosema brasilianum</i>	(L.) Benth.	L		•	.	.
	<i>Centrosema grandiflorum</i>	Benth.	L		.	.	•
	<i>Crotalaria sagittalis</i>	L.	SS		•	.	.
	<i>Crotalaria sp.</i>		SS		.	•	.
	<i>Cymbosema roseum</i>	Benth.	L		.	•	.
	<i>Dalbergia monetaria</i>	L. f.	A		.	•	.
	<i>Dalbergia sp.</i>		A		•	.	.
	<i>Desmodium affine</i>	Schltld.	H		•	.	.
	<i>Desmodium axillare</i>	(Sw.) DC.	H		•	.	•
	<i>Desmodium barbatum</i>	(L.) Benth.	H	pega-pega	•	.	.
	<i>Desmodium incanum</i>	DC.	H		•	.	.
	<i>Desmodium platycarpum</i>	Benth. in Mart.	H		•	.	.
	<i>Eriosema simplicifolium</i>	(Kunth) G. Don	H		•	.	.
	<i>Erythrina fusca</i>	Lour.	A		•	•	•
	<i>Indigofera lespedezioides</i>	Kunth	S	platanillo	•	.	.
	<i>Indigofera suffruticosa</i>	Mill.	S		•	.	.
	<i>Machaerium aculeatum</i>	Raddi	S		•	.	.
	<i>Machaerium aristolatum</i>	(Spruce et Benth.) Ducke	S		•	•	.
	<i>Machaerium hirtum</i>	(Vell.) Stellfeld	A	tusequi	•	.	.
	<i>Machaerium sp.</i>		A		.	.	•
	<i>Machaerium cf. aristolatum</i>	(Spruce et Benth.) Ducke	S		.	•	.
	<i>Macroptilium lathyroides</i>	(L.) Urb.	H		.	.	.
	<i>Mucuna sp.</i>		L		.	.	•
	<i>Phaseolus ligularis</i>	Piper	L		•	.	.
	<i>Platymiscium cf. cochabambense</i>	Rusby	A		•	.	.
	<i>Rhynchosia melanocarpa</i>	Grear	L		.	•	.
	<i>Sesbania exasperata</i>	H.B.K.	H		.	•	.
	<i>Soemmeringia semperflorans</i>	Mart.	H		•	.	.
	<i>Stylosanthes guianensis</i>	(Aubl.) Sw.	H		•	.	.
	<i>Teramnus uncinatus</i>	(L.) Sw.	L		•	.	.
	<i>Vigna caracalla</i>	(L.) Verdcourt	L		.	.	•
	<i>Vigna cf. caracalla</i>	(L.) Verdcourt	L		.	•	.
	<i>Vigna cf. peduncularis</i>	(H.B.K.) Fawcet & Randle	L		.	•	.
	<i>Vigna lasiocarpa</i>	(Mart. ex Benth.) Verdc.	L		•	.	.
	<i>Vigna linearis</i>	(Kunth) Marechal et al.	L		•	.	.
	<i>Vigna longifolia</i>	(Benth.) Verdc.	L		.	•	•
	<i>Vigna paraguariensis</i>	Benth.	L		•	.	.
	<i>Vigna sp.</i>	ROR 118	L		•	.	.
	<i>Vigna sp. 1</i>	ASA 176	L		.	•	.
	<i>Vigna sp. 1</i>	CMG 326	L		.	.	•

CAPÍTULO II • CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
	<i>Vigna</i> sp. 2	ASA 432	L		.	.	.
	<i>Vigna</i> sp. 2	CMG 342	L		.	.	.
	<i>Vigna</i> sp. 3	CMG 220	L		.	.	.
	<i>Vigna vexillata</i>	(L.) Rich.	L		.	.	.
	Indet. 1	ROR 551 a	A		.	.	.
	Indet. 1	ASA 639	H		.	.	.
	Indet. 2	ASA 202	L		.	.	.
	Indet. 3	ASA 252	A		.	.	.
	Indet. 4	ASA 676	L		.	.	.
	Indet. 5	ASA 754	L		.	.	.
	<i>Zornia</i> cf. <i>brasiliensis</i>	Vog.	H		.	.	.
	<i>Zornia latifolia</i>	Sm.	H		.	.	.
Flacourtiaceae	<i>Banara arguta</i>	Briq.	A		.	.	.
	<i>Banara</i> cf. <i>arguta</i>	Briq.	A	azuqueró	.	.	.
	<i>Banara</i> sp.		A		.	.	.
	<i>Casearia aculeata</i>	Jacq.	A		.	.	.
	<i>Casearia</i> cf. <i>javitensis</i>	Kunth	A		.	.	.
	<i>Casearia</i> sp.		A		.	.	.
	<i>Casearia sylvestris</i>	Sw.	S		.	.	.
	<i>Homalium</i> sp.		A		.	.	.
	<i>Laetia americana</i>	L.	A	guapurucillo	.	.	.
	<i>Xylosma benthamii</i>	(Tul) Tr. & Pl.	S		.	.	.
Gentianaceae	<i>Schultesia</i> aff. <i>brachyptera</i>	Cham.	H		.	.	.
Gesneriaceae	<i>Sinningia incarnata</i>	(Aubl.) D. Denh.	H		.	.	.
Heliconiaceae	<i>Heliconia hirsuta</i>	L.f.	H	patujú de monte	.	.	.
	<i>Heliconia marginata</i>	(Griggs) Pittier	H	patujú	.	.	.
	<i>Heliconia rostrata</i>	Ruiz & Pav.	H	patujú	.	.	.
	<i>Heliconia</i> sp.		H	patujú	.	.	.
	<i>Heliconia stricta</i>	Huber	H	patujú	.	.	.
Hippocrateaceae	<i>Anthodon decussatum</i>	Ruiz & Pav.	L		.	.	.
	<i>Cheilochlinium cognatum</i>	(Miers) A.C. Sm.	L		.	.	.
	<i>Hippocratea volubilis</i>	L.	L		.	.	.
	<i>Salacia elliptica</i>	(Mart. ex Roem. & Schult.) G. Don	A		.	.	.
	<i>Salacia impressifolia</i>	(Miers) A.C. Smith	A		.	.	.
Hydrocharitaceae	<i>Limnobium laevigatum</i>	(Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine	HA		.	.	.
Hydrophyllaceae	<i>Hydrolea spinosa</i>	L.	H		.	.	.
Iridaceae	<i>Cipura paludosa</i>	Aubl.	C		.	.	.
	<i>Cypella linearis</i>	(H.B.K) Baker	C		.	.	.
Labiatae	<i>Hyptis brevipes</i>	Poit.	H		.	.	.
	<i>Hyptis</i> cf. <i>atrorubens</i>	Poit.	H		.	.	.
	<i>Hyptis</i> cf. <i>recurvata</i>	Poit.	H		.	.	.
	<i>Hyptis conferta</i>	Pohl ex Benth.	H		.	.	.
	<i>Hyptis hirsuta</i>	Kunth	H		.	.	.

CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI • CAPÍTULO II

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
	<i>Hyptis lorentziana</i>	O. Hoffm.	H		•	•	•
	<i>Hyptis mutabilis</i>	(Rich.) Briq.	H		•	•	•
	<i>Hyptis recuvata</i>	Poit.	H		•	•	•
	<i>Hyptis</i> sp.		H		•	•	•
Lauraceae	<i>Endlicheria krukovii</i>	(A. C. Smith)	A		•	•	•
	<i>Nectandra aff. amazonum</i>	Nees	A		•	•	•
	<i>Nectandra amazonum</i>	Nees	A	negrillo	•	•	•
	<i>Nectandra cf. reticulata</i>	(R.&P.) Mez	A		•	•	•
	<i>Nectandra</i> sp.		A		•	•	•
	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	(Meissn.) Mez	A		•	•	•
Lecythidaceae	<i>Eschweilera coriacea</i>	(A.DC.) S. Mori	A		•	•	•
Lemnaceae	<i>Lemna</i> spp.	(incl. <i>Wolffia</i> y <i>Wolffiella</i>)	HF		•	•	•
Lentibulariaceae	<i>Utricularia foliosa</i>	L.	HF		•	•	•
Limnocharitaceae	<i>Limnocharis flava</i>	(L.) Buch.	HF		•	•	•
	<i>Limnocharis laforestii</i>	Duchass. ex Griseb.	HF		•	•	•
Loganiaceae	<i>Strychnos</i> sp. 1		L		•	•	•
	<i>Strychnos</i> sp. 1	CMG 362	L		•	•	•
	<i>Strychnos</i> sp. 2		L		•	•	•
Loranthaceae	<i>Phoradendron crassifolium</i>	(Pohl) Eichl.	P		•	•	•
	<i>Phoradendron quadrangulare</i>	(H.B.K.) Krug et Urban	P		•	•	•
	<i>Psittacanthus cordatus</i>	(Hoffmsegg.) Blume	P		•	•	•
	<i>Psittacanthus cucullaris</i>	(Lam.) Blume	P		•	•	•
Lythraceae	<i>Adenaria cf. floribunda</i>	Kunth	S		•	•	•
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis cf. muricata</i>	(Cav.) Cuatrec.	L		•	•	•
	<i>Byrsonima arthropoda</i>	A. Juss.	A		•	•	•
	<i>Byrsonima orbignyana</i>	A. Juss.	S		•	•	•
	<i>Byrsonima spicata</i>	(Cav.) DC.	A		•	•	•
	<i>Galphimia cf. brasiliensis</i>	(L.) Juss.	SS		•	•	•
	<i>Hiraea fagifolia</i>	(DC.) A. Juss.	L		•	•	•
	<i>Tetrapterys aff. styloptera</i>	Adr. Juss.	L		•	•	•
Malvaceae	<i>Hibiscus furcellatus</i>	Desr.	S		•	•	•
	<i>Hibiscus sororius</i>	L.	S		•	•	•
	<i>Hibiscus</i> sp.		S		•	•	•
	<i>Malachra radiata</i>	(L.) L.	H		•	•	•
	<i>Pavonia cf. communis</i>	St.-Hil.	H		•	•	•
	<i>Pavonia</i> sp.		S		•	•	•
	<i>Peltaea riedelii</i>	(Gürke) Standley	S		•	•	•
	<i>Sida glomerata</i>	Cav.	H		•	•	•
	<i>Sida</i> sp.		H		•	•	•
	<i>Wissadula subpeltata</i>	(Kuntze) R. E. Fr.	H		•	•	•
Marantaceae	<i>Thalia geniculata</i>	L.	HP	patujú	•	•	•
Marsileaceae	<i>Marsilea crotophora</i>	D.M. Johnston	PTA	trébol de agua	•	•	•

CAPÍTULO II • CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
Melastomataceae	<i>Aciotis</i> sp. 1		S		•	•	•
	<i>Miconia</i> sp.	ASA 700	A		•	•	•
	<i>Miconia</i> sp.	CMG 365	H		•	•	•
	<i>Mouriri guianensis</i>	Aubl.	A		•	•	•
	<i>Rhynchanthera novemnervia</i>	(Mart.) DC.	H		•	•	•
	<i>Tibouchina llanorum</i>	Wurdack	S		•	•	•
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i>	L.	A		•	•	•
	<i>Guarea</i> cf. <i>guidonia</i>	(L.) Sleumer	A	arañazo de tigre	•	•	•
	<i>Guarea</i> sp.		A		•	•	•
	<i>Swietenia</i> cf. <i>macrophylla</i>	King	A		•	•	•
	<i>Trichilia pleeana</i>	(A. Juss.) C. DC.	A		•	•	•
	<i>Trichilia singularis</i>	D.C.	A		•	•	•
	<i>Trichilia</i> sp. 1		A		•	•	•
	<i>Trichilia</i> sp. 2		A		•	•	•
<i>Trichilia stellato-tomentosa</i>	Kuntze	S		•	•	•	
Menispermaceae	<i>Odontocaria tamoides</i> var. <i>canescens</i>	(DC.) (Miers) Barneby	L		•	•	•
	<i>Nymphaoides humboldtiana</i>	(H.B.K.) Kuntze	H	tarope de agua	•	•	•
Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i>	(S. Moore) C.C. Berg	A		•	•	•
	<i>Clarisia biflora</i>	Ruiz & Pav.	A		•	•	•
	<i>Ficus</i> cf. <i>pertusa</i>	L. F.	A		•	•	•
	<i>Ficus eximia</i>	Schott	A		•	•	•
	<i>Ficus insipida</i>	Willd.	A		•	•	•
	<i>Ficus killipii</i>	Standley	A		•	•	•
	<i>Ficus maxima</i>	Miller	A		•	•	•
	<i>Ficus obtusifolia</i>	H.B.K.	A		•	•	•
	<i>Ficus</i> sp. 1		A		•	•	•
	<i>Ficus</i> sp. 1	CMG 63	A		•	•	•
	<i>Ficus</i> sp. 2		A		•	•	•
	<i>Ficus</i> sp. 2	CMG 247	A		•	•	•
	<i>Ficus</i> sp. 3		A		•	•	•
	<i>Ficus trigona</i>	L. f.	A		•	•	•
	<i>Maclura tinctoria</i> ssp. <i>tinctoria</i>	(L.) Steudel	A		•	•	•
	<i>Sorocea sprucei</i>	(Baill.) J. F. Macbr.	A	sapito	•	•	•
<i>Sorocea sprucei</i> ssp. <i>saxicola</i>	(Baill.) J. F. Macbr.	A		•	•	•	
Indet.		A		•	•	•	
Myristicaceae	<i>Iryanthera</i> sp.		A		•	•	•
	<i>Virola calophylla</i>	Warb	A		•	•	•
Myrsinaceae	<i>Ardisia guianensis</i>	(Aubl.) Mez	A		•	•	•
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.		S		•	•	•
	<i>Myrcia myrtilifolia</i>	DC.	S	sawinto	•	•	•
	<i>Myrcia</i> sp.		S	sawinto	•	•	•
	<i>Myrcia uniflora</i>	L.	S		•	•	•
	<i>Psidium guajaba</i>	L.	S	guayabilla	•	•	•

CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI • CAPÍTULO II

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
	<i>Psidium guineense</i>	Sw.	S	guayabilla	•	•	•
	Indet.		A		•	•	•
Nyctaginaceae	<i>Neea spruceana</i>	Heimerl	S		•	•	•
	Indet.		A		•	•	•
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea amazonum</i>	Mart. & Zucc.	HA	tarope	•	•	•
	<i>Nymphaea gardneriana</i>	Planchon	H	tarope	•	•	•
Olacaceae	<i>Heisteria acuminata</i>	(H. & B.) Engler	A		•	•	•
	<i>Heisteria nitida</i>	Spruce ex Engler	A		•	•	•
Onagraceae	<i>Ludwigia aff. affinis</i>	(DC.) Hara	H		•	•	•
	<i>Ludwigia aff. reptans</i>	Forst.	H		•	•	•
	<i>Ludwigia affinis</i>	(DC.) Hara	H		•	•	•
	<i>Ludwigia cf. helminthorrhiza</i>	(Mart.) Hara	HA		•	•	•
	<i>Ludwigia cf. neograndiflora</i>	(Munz) Hara	S		•	•	•
	<i>Ludwigia cf. peruviana</i>	(L.) Hara	H		•	•	•
	<i>Ludwigia decurrens</i>	Walter	SS		•	•	•
	<i>Ludwigia erecta</i>	(L.) Hara	H		•	•	•
	<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>	(Mart.) Hara	HA		•	•	•
	<i>Ludwigia hyssopifolia</i>	(G. Don) Exell	H		•	•	•
	<i>Ludwigia inclinata</i>	(L. f.) M. Gómez	H		•	•	•
	<i>Ludwigia leptocarpa</i>	(Nutt.) Hara	H		•	•	•
	<i>Ludwigia nervosa</i>	(Poir.) Hara	S		•	•	•
	<i>Ludwigia octovalvis</i>	(Jacq.) Raven	H		•	•	•
	<i>Ludwigia peruviana</i>	(L.) Hara	SS		•	•	•
	<i>Ludwigia rigida</i>	(Miq.) Sandwith	S		•	•	•
	<i>Ludwigia sedoides</i>	(H.B.K.) Hara	HF		•	•	•
	<i>Ludwigia sp.</i>	ASA 398	H		•	•	•
	<i>Ludwigia sp.</i>	ROR 393	H		•	•	•
	<i>Ludwigia torulosa</i>	(Arn.) Hara	H		•	•	•
Parkeriaceae	<i>Ceratopteris pteridoides</i>	(Hook.) Hieron.	PTF		•	•	•
Passifloraceae	<i>Passiflora candollei</i>	Triana & Planch.	L		•	•	•
	<i>Passiflora caudata</i>	A.H. Gentry	L		•	•	•
	<i>Passiflora cf. coccinea</i>	Aubl.	L		•	•	•
	<i>Passiflora cf. exoperculata</i>	Mast.	L		•	•	•
	<i>Passiflora cf. tenuifolia</i>	Killip	L		•	•	•
	<i>Passiflora coccinea</i>	Aubl.	L		•	•	•
	<i>Passiflora foetida</i>	L.	L		•	•	•
	<i>Passiflora misera</i>	Kunth	L		•	•	•
Piperaceae	<i>Piper aduncum</i>	L.	S		•	•	•
	<i>Piper angustifolium</i>		S		•	•	•
	<i>Piper callosum</i>	R. & P.	S		•	•	•
	<i>Piper coruscans</i>	H.B.K.	S		•	•	•
	<i>Piper crassinervium</i>	H.B.K.	A		•	•	•
	<i>Piper sp.</i>		A		•	•	•
	<i>Piper tuberculatum</i>	Jacq.	L		•	•	•

CAPÍTULO II • CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
Poaceae	<i>Acroceras</i> sp.		G		•	•	•
	<i>Acroceras zizanioides</i>	(Kunth) Dandy	G		•	•	•
	<i>Andropogon bicornis</i>	L.	G	cola de ciervo	•	•	•
	<i>Axonopus canescens</i>	(Nees ex Trin.) Pilg.	G		•	•	•
	<i>Axonopus</i> cf. <i>leptostachyus</i>	(Flüggé) Hitchc.	G	paja toruna	•	•	•
	<i>Axonopus</i> sp. 1		G		•	•	•
	<i>Axonopus</i> sp. 2		G		•	•	•
	<i>Coelorachis aurita</i>	(Steud.) A. Camus	G		•	•	•
	<i>Digitaria</i> sp. 1		G		•	•	•
	<i>Digitaria</i> sp. 2		G		•	•	•
	<i>Echinochloa colona</i>	(L.) Link	G		•	•	•
	<i>Echinochloa polystachya</i>	(Kunth) Hitchc.	G	cañuela morada	•	•	•
	<i>Echinochloa</i> sp. 1		G		•	•	•
	<i>Echinochloa</i> sp. 2		G		•	•	•
	<i>Echinolaena gracilis</i>	Swallen	G		•	•	•
	<i>Eragrostis hypnoides</i>	(Lam.) Bsp.	G		•	•	•
	<i>Eriochloa punctata</i>	(L.) Desv. ex Ham.	G	arrocillo	•	•	•
	<i>Eriochloa</i> sp.		G		•	•	•
	<i>Guadua</i> sp.		G		•	•	•
	<i>Gynerium sagittatum</i>	(Aubl.) P. Beauv.	G	chuchío	•	•	•
	<i>Hemarthria altissima</i>	(Poir.) Stapf & Hubb.	G	pata de gallo	•	•	•
	<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	(Rudge) Nees	G	cañuela morada	•	•	•
	<i>Hymenachne donacifolia</i>	(Raddi) Chase	G	cañuela morada	•	•	•
	<i>Isachne polygonoides</i>	(Lam.) Doell	G		•	•	•
	<i>Lasiacis divaricata</i>	(L.) Hitchc.	G		•	•	•
	<i>Lasiacis</i> sp.		G		•	•	•
	<i>Leersia hexandra</i>	Sw.	G	arrocillo	•	•	•
	<i>Leptochloa</i> cf. <i>virgata</i>	L. Beauv	G		•	•	•
	<i>Luziola peruviana</i>	Juss. ex J. F. Gmel	G	cañuela blanca	•	•	•
	<i>Luziola subintegra</i>	Sw.	G	arrocillo	•	•	•
	<i>Oplismenus burmannii</i>	(Retz.) P. Beauv	G		•	•	•
	<i>Oplismenus hirtellus</i>	(L.) Brauv	G		•	•	•
	<i>Oryza latifolia</i>	Desv.	G		•	•	•
	<i>Oryza rufipogon</i>	Griff.	G	arroz silvestre	•	•	•
	<i>Otachyrium</i> sp.		G		•	•	•
	<i>Otachyrium versicolor</i>	(Doell) Henrard	G		•	•	•
	<i>Panicum cayennense</i>	Lam.	G		•	•	•
	<i>Panicum</i> cf. <i>caricooides</i>	Nees	G		•	•	•
	<i>Panicum</i> cf. <i>polygonatum</i>	Schrad.	G		•	•	•
	<i>Panicum</i> cf. <i>scabridum</i>	Doell	G		•	•	•
	<i>Panicum dichotomiflorum</i>	Michx.	G		•	•	•
	<i>Panicum elephantipes</i>	Nees ex Trin.	G		•	•	•
	<i>Panicum laxum</i>	Sw.	G	arrocillo	•	•	•
	<i>Panicum mertensii</i>	Roth	G	cañuela	•	•	•
	<i>Panicum pilosum</i>	Sw.	G		•	•	•
	<i>Panicum stoloniferum</i>	Poir.	G		•	•	•

CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI • CAPÍTULO II

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
	<i>Panicum stramineum</i>	Hitchc. & Chase	G		.	.	.
	<i>Paspalum conjugatum</i>	P.J. Bergius	G	pasto amargo	.	.	.
	<i>Paspalum densum</i>	Poir. ex Lam.	G	sujo	.	.	.
	<i>Paspalum fasciculatum</i>	Willd. ex Flügge	G	cañuela blanca	.	.	.
	<i>Paspalum inaequivalve</i>	Raddi ex Trin.	G		.	.	.
	<i>Paspalum plicatulum</i>	Michx.	G	gramalote	.	.	.
	<i>Paspalum repens</i>	Bergius	G	cañuela morada	.	.	.
	<i>Paspalum</i> sp. 1		G	gramalote	.	.	.
	<i>Paspalum</i> sp. 2		G	gramalote	.	.	.
	<i>Paspalum</i> sp. 1	CMG 438	G		.	.	.
	<i>Paspalum virgatum</i>	L.	G	paja toruna	.	.	.
	<i>Pennisetum nervosum</i>	(Nees) Trin.	G	cañuela gusano	.	.	.
	<i>Reimarochloa</i> sp.		G		.	.	.
	<i>Sacciolepis myuros</i>	(Lam.) Chase	G		.	.	.
	<i>Schizachyrium sanguineum</i>	(Retz) Alston	G	paja morada	.	.	.
	<i>Setaria parviflora</i>	(Poir.) Kerguelen	G	paja gusanito	.	.	.
	<i>Sorghastrum setosum</i>	(Griseb.) Hitchc.	G	pasto morado	.	.	.
	<i>Sorghastrum</i> sp.		G		.	.	.
	<i>Sporobolus pyramidatus</i>	(Lam.) Hitchc.	G		.	.	.
	<i>Steinchisma</i> sp.		G		.	.	.
	<i>Urochloa platyphylla</i>	(Griseb.) Nash	G		.	.	.
	Indet. 1	ROR 733	G		.	.	.
	Indet. 2	ROR 426	G		.	.	.
	Indet. 3	ROR 487	G		.	.	.
	Indet. 4	ROR 817	G		.	.	.
	Indet. 1	ASA 169	G		.	.	.
	Indet. 2	ASA 422	G		.	.	.
	Indet. 3	ASA 246	G		.	.	.
	Indet. 4	ASA 247	G		.	.	.
	Indet. 5	ASA 538	G		.	.	.
Polygalaceae	<i>Polygala asperuloides</i>	Kunth	H		.	.	.
	<i>Polygala timoutoides</i>	Chodat	H		.	.	.
Polygonaceae	<i>Coccoloba</i> cf. <i>mollis</i>	Casar.	A		.	.	.
	<i>Coccoloba cujabensis</i>	Wedd.	A		.	.	.
	<i>Coccoloba paraguariensis</i>	Lindau	A		.	.	.
	<i>Coccoloba</i> cf. <i>peruviana</i>		A		.	.	.
	<i>Coccoloba peruviana</i>	Lindau	A		.	.	.
	<i>Polygonum acuminatum</i>	Kunth	H		.	.	.
	<i>Polygonum</i> cf. <i>densiflorum</i>	Meisn.	H		.	.	.
	<i>Polygonum densiflorum</i>	Meisn.	H		.	.	.
	<i>Polygonum glabrum</i>	Willd.	H		.	.	.
	<i>Polygonum hispidum</i>	H.B.K.	H		.	.	.
	<i>Polygonum hydropiperoides</i>	Michx.	H		.	.	.
	<i>Polygonum meissnerianum</i>	Cham. & Schlecht.	H		.	.	.
	<i>Polygonum peruvianum</i>	Meisn.	H		.	.	.
	<i>Polygonum punctatum</i>	Ell.	H		.	.	.

CAPÍTULO II • CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
	<i>Ruprechtia brachysepala</i>	Meisn.	A		.	•	.
	<i>Ruprechtia</i> sp. 1		A		.	.	•
	<i>Triplaris americana</i>	L.	A	palo diablo	.	.	•
	<i>Triplaris</i> sp.		A		.	.	•
Polypodiaceae	<i>Microgramma mortonianum</i>	Sota	PT		.	•	.
	<i>Polypodium decumanum</i>	Willd.	PT		.	•	.
Pontederiaceae	<i>Eichhornia azurea</i>	(Sw.) Kunth	HA	tarope hoja ancha	•	•	•
	<i>Eichhornia</i> cf. <i>azurea</i>	(Sw.) Kunth	HA	tarope hoja ancha	.	•	.
	<i>Eichhornia crassipes</i>	(Mart.) Solms	HA	tarope	•	•	•
	<i>Pontederia cordata</i>	L.	HA	tarope	•	•	.
	<i>Pontederia rotundifolia</i>	L. f.	HA		•	•	.
	<i>Pontederia subovata</i>	Seub.	HA	tarope hoja chica	•	•	.
Pteridaceae	<i>Acrostichum</i> sp.		PT		.	.	•
	<i>Adiantum</i> sp.		PT		•	.	•
	<i>Pityrogramma trifoliata</i>	(L.) Tryon	PT		.	.	•
Pteridophyta	Indet.	ROR 823	PTF		.	.	.
Rhamnaceae	<i>Rhamnidium elaeocarpum</i>	Reiss.	S		•	.	.
Ricciaceae	<i>Ricciocarpus natans</i>	(L.) Corda.	Hepática flotadora		.	•	.
Rubiaceae	<i>Alibertia benensis</i>	Standl.	S		•	.	.
	<i>Amaioua guianensis</i>	Aubl.	A		•	.	.
	<i>Borreria laevis</i>	(Lam.) Griseb.	H		•	.	.
	<i>Borreria</i> sp.	ROR 315	H		•	.	.
	<i>Borreria</i> sp.	ROR 856	H		•	.	.
	<i>Borreria</i> sp.	CMG 84	H		.	.	•
	<i>Calycophyllum multiflorum</i>	Griseb.	A		.	.	•
	<i>Calycophyllum</i> cf. <i>spruceanum</i>	(Benth.) Hook. f. ex K. Schum.	A		.	•	.
	<i>Diodia kuntzei</i>	K. Schum.	H		•	.	.
	<i>Faramea capillipes</i>	Muell. Arg.	S		.	.	•
	<i>Faramea tenuifolia</i>	Rusby	A		.	.	•
	<i>Genipa americana</i>	L.	A		•	.	.
	<i>Oldenlandia lancifolia</i>	(K. Schum.) DC.	H		•	.	.
	<i>Palicourea</i> cf. <i>macrobotrys</i>	(R. & P.) R. & S.	S		.	.	•
	<i>Psychotria carthagenensis</i>	Jacq.	S		.	.	•
	<i>Psychotria lupulina</i>	Benth.	S		.	.	•
	<i>Psychotria racemosa</i>	(Aubl.) Raeuschel	S		.	.	•
	<i>Psychotria</i> sp.	ASA 660	S		.	•	.
	<i>Psychotria</i> sp. 1	CMG 86	S		.	•	•
	<i>Psychotria</i> sp. 2	CMG 305	S		.	.	•
	<i>Psychotria</i> sp. 3	CMG 226	H		.	.	•
	<i>Randia armata</i>	(Sw.) DC.	S	tutumillo	•	.	.
	<i>Sphinctanthus microphyllus</i>	K. Schum.	S		•	.	.
	<i>Tocayena formosa</i>	(Cham. & Schldl.) K. Schum.	A		.	•	.
	<i>Tocayena foetida</i>	Poepp. & Endl.	S		•	.	.
	Indet.		S		.	.	•

CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI • CAPÍTULO II

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
Rutaceae	<i>Galipea stricta</i>	Rusby	A		.	.	.
	<i>Xanthoxylum fagara</i>	(L.) Sarg.	A	sawinto	.	.	.
	<i>Zanthoxylum</i> sp.		A		.	.	.
Salicaceae	<i>Salix humboldtiana</i>	Willd.	A	sauce	.	.	.
Salviniaceae	<i>Salvinia minima</i>	Baker	PTF	pochi	.	.	.
Sapindaceae	<i>Allophylus</i> sp.		L		.	.	.
	<i>Cardiospermum halicacabum</i>	L.	L		.	.	.
	<i>Cupania cinerea</i>	Poepp.	A		.	.	.
	<i>Houssayanthus monogynus</i>	(Radlk.) Ferrucci	L		.	.	.
	<i>Matayba</i> sp. 1		L		.	.	.
	<i>Matayba</i> sp. 2		L		.	.	.
	<i>Paullinia alata</i>	Ruiz & Pavon	L		.	.	.
	<i>Paullinia cuneata</i>	Radlk.	L		.	.	.
	<i>Paullinia dasystachya</i>	Radlk.	L		.	.	.
	<i>Paullinia elegans</i>	Camb.	L		.	.	.
	<i>Paullinia neglecta</i>	Radlk.	L		.	.	.
	<i>Paullinia pinnata</i>	L.	L		.	.	.
	<i>Paullinia spicata</i>	Benth.	L		.	.	.
	<i>Sapindus saponaria</i>	L.	A		.	.	.
	<i>Serjania rubricaulis</i>	Benth. ex Radlk.	L		.	.	.
	<i>Serjania</i> sp.	ASA766	L		.	.	.
	<i>Serjania</i> sp.	CGM270	L		.	.	.
<i>Talisia cerasina</i>	(Benth.) Radlk.	A		.	.	.	
Sapotaceae	<i>Pouteria plicata</i>	Pennington	A		.	.	.
	<i>Pouteria</i> sp.		A		.	.	.
	Indet.		A		.	.	.
Scrophulariaceae	<i>Bacopa axillaris</i>	(Benth.) Standl.	HA		.	.	.
	<i>Bacopa monnierioides</i>	(Cham.) Robinson	HA		.	.	.
	<i>Bacopa</i> sp. 1		HA		.	.	.
	<i>Bacopa</i> sp. 2		HA		.	.	.
	<i>Bacopa tweedii</i>	(Benth.) Parodi	HA		.	.	.
	<i>Buchnera longifolia</i>	Kunth	H		.	.	.
	<i>Scoparia dulcis</i>	L.	H		.	.	.
Simaroubaceae	<i>Picramnia latifolia</i>	Tul.	A		.	.	.
	<i>Picramnia</i> sp.		S		.	.	.
	<i>Simarouba amara</i>	Aubl.	A		.	.	.
Smilacaceae	<i>Smilax</i> cf. <i>febrifuga</i>	Kunth	L		.	.	.
	<i>Smilax fluminensis</i>	Steudel	L		.	.	.
	<i>Smilax</i> aff. <i>fluminensis</i>	Steudel	L		.	.	.
	<i>Smilax poeppigii</i>	Kunth.	L		.	.	.
	<i>Smilax</i> sp.		L		.	.	.
Solanaceae	<i>Cestrum strigilatum</i>	Ruiz & Pav.	H		.	.	.
	<i>Cyphomandra uniloba</i>	Rusby	A		.	.	.
	<i>Nicotiana plumbaginifolia</i>	Viv.	H		.	.	.

CAPÍTULO II • CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
	<i>Physalis angulata</i>	L.	H		.	.	.
	<i>Physalis pubescens</i>	L.	H		.	.	.
	<i>Solanum cf. adscendens</i>	Roem. & Schult.	H		.	.	.
	<i>Solanum cf. lorentzii</i>	Bitter	H		.	.	.
	<i>Solanum deflexum</i>	Greenm.	A		.	.	.
	<i>Solanum jamaicense</i>	Mill.	S		.	.	.
	<i>Solanum riparium</i>	Pers.	A		.	.	.
	<i>Solanum sp.</i>	ROR887	S		.	.	.
	<i>Solanum sp. 1</i>		H		.	.	.
	<i>Solanum sp. 2</i>		H		.	.	.
	<i>Solanum wrightii</i>	Benth.	H		.	.	.
	Indet.		H		.	.	.
Sterculiaceae	<i>Byttneria coriacea</i>	Britton	S		.	.	.
	<i>Byttneria divaricata</i>	Benth. var. <i>divaricata</i>	S		.	.	.
	<i>Byttneria genistella</i>	Triana & Planch.	H		.	.	.
	<i>Byttneria rhamnifolia</i>	Benth.	A	choroquete	.	.	.
	<i>Byttneria scabra</i>	L.	S		.	.	.
	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Lamarck	A	coco	.	.	.
	<i>Helicteris cf. guazumaefolia</i>	Kunth	S		.	.	.
	<i>Helicteris gardneriana</i>	St.-Hil. & Naud.	S	paichané	.	.	.
	<i>Melochia arenosa</i>	Benth.	S		.	.	.
	<i>Melochia parviflora</i>	Kunth	S		.	.	.
	<i>Melochia villosa</i> var. <i>villosa</i>	(Mill.) Fawc. & Rendle	S		.	.	.
	<i>Sterculia apetala</i>	(Jacq.) H. Karst.	A		.	.	.
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris abrupta</i>	(Desv.) Proctor	PT		.	.	.
	<i>Thelypteris interrupta</i>	(Willd.) Iwatsuki	PT		.	.	.
	<i>Thelypteris sp.</i>		PT		.	.	.
Tiliaceae	<i>Apeiba tibourbou</i>	Aubl.	A		.	.	.
	<i>Corchorus hirtus</i>	L.	H		.	.	.
	<i>Luehea candicans</i>	Mart.	A		.	.	.
	<i>Luehea paniculata</i>	Mart.	A		.	.	.
Turneraceae	<i>Piriqueta cistoides</i>	(L.) Griseb.	H		.	.	.
Ulmaceae	<i>Ampelocera sp.</i>		S		.	.	.
	<i>Celtis iguanaea</i>	(Jacq.) Sarg.	S		.	.	.
	<i>Celtis schippii</i>	Standl.	A		.	.	.
	<i>Celtis sp.</i>		A		.	.	.
	<i>Celtis spinosa</i>	Spreng.	A	chichapi	.	.	.
	<i>Trema micrantha</i>	(L.) Blume	A		.	.	.
Urticaceae	<i>Boehmeria caudata</i>	Sw.	S		.	.	.
	<i>Boehmeria pavonii</i>	Wedd.	S		.	.	.
	<i>Boehmeria sp.</i>		S		.	.	.
	<i>Urera aurantica</i>	Wedd.	H		.	.	.
	<i>Urera baccifera</i>	(L.) Gaud.	H		.	.	.
	<i>Urera caracasana</i>	(Jacq.) Gaud.	S		.	.	.
	<i>Urera sp.</i>		L		.	.	.

CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS GENERALES DE LA LLANURA DEL BENI • CAPÍTULO II

Anexo II.1 Cont.

Familia	Especie	Autor	Hábitat Forma de vida	Nombre común	S	L	R
Verbenaceae	<i>Lantana micrantha</i>	Moldenke	H		•	•	•
	<i>Lantana trifolia</i>	L.	H	matricaria	•	•	•
	<i>Lippia alba</i>	(Mill.) N.E. Br.	H		•	•	•
	<i>Lippia betulifolia</i>	Kunth	H		•	•	•
	<i>Lippia cf. betulifolia</i>	Kunth	H		•	•	•
	<i>Stachytarpheta angustifolia</i>	Schrad.	S		•	•	•
	<i>Stachytarpheta angustifolia</i> var. <i>eliator</i>	(Schrad.) Lopez-Palacios	H		•	•	•
	<i>Vitex cymosa</i>	Bert. ex Spreng.	A		•	•	•
	<i>Vitex pseudolea</i>	Rusby	A		•	•	•
Violaceae	<i>Hybanthus attenuatus</i>	(Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult.) Schulze-Menz	H		•	•	•
Vitaceae	<i>Cissus erosa</i>	Rich.	L		•	•	•
	<i>Cissus obliqua</i>	Ruiz & Pav.	L		•	•	•
	<i>Cissus palmata</i>	Poir.	L		•	•	•
	<i>Cissus</i> sp.		L		•	•	•
	<i>Cissus</i> sp.	CGM223	L		•	•	•
	<i>Cissus spinosa</i>	Camb.	L		•	•	•
	<i>Cissus verticillata</i> ssp. <i>verticillata</i>	(L.) Nicolson & Jarvis	L		•	•	•
	<i>Cissus verticillata</i>	(L.) Nicolson & C.E. Jarvis	L		•	•	•
Zingiberaceae	<i>Costus</i> sp.		H		•	•	•

A= Arbol	HA= Hierba acuática	L= Liana	PTF= Helecho libremente flotante
C= Graminoide	HF= Hierba libremente flotante	P= Parásito	S= Arbusto
G= Gramínea	HP= Hierba palustre	PTA= Helecho acuático	SS= Subarbusto

CAPÍTULO



División geomorfológica del Río Mamoré

MARIO CHARRIÈRE, LUC BOURREL, EMMANUELLE GAUTIER & MARC POUILLY

INTRODUCCIÓN

La geomorfología es la disciplina que estudia la evolución de las características de los relieves terrestres o acuáticos. Además de describir las formas (que es el dominio de la fisiografía), la geomorfología interpreta la génesis de estas e identifica los factores que causan su evolución.

Los ríos son sistemas dinámicos, es decir que son móviles en el espacio que ocupan, el cual no solamente comprende al lecho, sino a toda el área de influencia en que pueden darse cambios debido a la cinética hidráulica, principal motor de la dinámica de los ríos. Los principales cambios son la erosión (arrastre de partículas depositadas en el sustrato) y la sedimentación (deposición de las partículas arrastradas por el agua). Estos procesos dependen de la energía de las aguas en relación al terreno que atraviesan, que a su vez depende de muchos factores directos e indirectos (velocidad de las aguas, forma del lecho, tipo

de terreno y régimen de precipitaciones, entre otros). Se considera que los caudales superiores al nivel del desborde son los que pueden provocar procesos morfogénicos más intensos, como la colmatación de la llanura o los cambios de trazado del lecho principal, por el corte de un meandro o el arrastre de la capa vegetal (Bravard & Petit, 1997).

Mientras más rápido un río cambie su trazado, más es considerado como inestable. Los ríos con este tipo de dinámica (llamados ríos de fondo móvil), pueden ser clasificados según el tipo de trazado del lecho en los siguientes estilos fluviales: rectilíneo, meandriforme, en trenza y anastomosado (Tricart, 1977; Bravard & Petit, 1997; Fig. III.1). Las formas fluviales trenzadas (canales múltiples, amplios y poco profundos, delimitando grandes bancos de arena o de piedras) están generalmente asociadas con ríos de alta energía en una pronun-

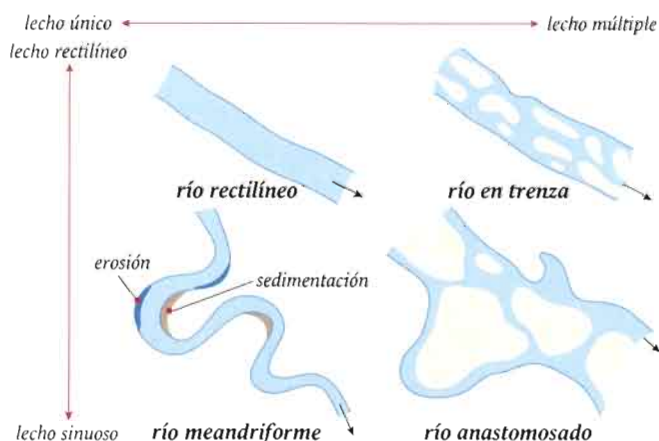


Figura III.1 Tipos de ríos y de dinámicas fluviales, según los criterios de sinuosidad y de multiplicidad de los lechos (modificado de Bravard & Petit, 1997).

ciada pendiente, un caudal sólido conformado por elementos de gran diámetro y donde se observan crecidas rápidas y potentes, generando grandes fluctuaciones de caudal líquido (Schumm, 1977). Por esto, estas formas fluviales se desarrollan mayormente en las llanuras intra montañosas o en el piedemonte, en ríos de régimen torrencial (por ejemplo, en varios lugares de los Yungas bolivianos, Fig. I.6). En estas circunstancias, los bancos de sustrato se mueven rápidamente aguas abajo. La vegetación no puede establecerse, ya que estos ríos causan también una erosión muy fuerte en las orillas, impidiendo su desarrollo.

Aguas abajo se encuentran generalmente ríos meandriiformes con un fondo móvil. En las zonas de llanura, la velocidad del agua es menor así como las fluctuaciones del caudal. El caudal sólido corresponde a elementos de tamaño más pequeño, pero aumentan los elementos en suspensión. Con estas características, el río migra lateralmente a causa de la erosión de la orilla cóncava y de la sedimentación del sustrato en la parte convexa donde se desarrolla una playa, cuya convexidad aumenta en cada crecida. El Río Mamoré corresponde típicamente a este estilo fluvial.

Finalmente, se identifica también el estilo fluvial anastomosado, que se manifiesta mediante canales múltiples y sinuosos que delimitan grandes islas cubiertas por vegetación (Nanson & Knighton, 1996). La migración de estas islas es generalmente lenta, por lo tanto este estilo fluvial está asociado a sistemas con menor energía.

En la Región Amazónica, Tricart (1977) destaca que los ríos meandriiformes son altamente inestables debido a la concentración del flujo en un solo lecho con alta cinética hidrológica y

por lo tanto, tienen una importante capacidad de modificar el trazado, debido a los fenómenos de sedimentación y erosión. En general el nivel de energía de esos ríos está determinado por las tres causas siguientes:

- Un régimen hidráulico contrastado con inundaciones que favorecen al corte de los meandros por rebalse.
- La presencia del bosque ribereño con árboles que presentan un sistema de raíces superficiales y que caen fácilmente en el borde, favoreciendo al socavamiento (hundimiento de una zona de orilla a causa de la socavación inferior, por la erosión debida a la corriente).
- Un sustrato muy fino (arena y limo) no compactado y que se remueve fácilmente.

En el caso del Río Mamoré, una cuarta razón es la proximidad a los Andes. La zona andina constituye una vertiente muy inclinada (especialmente en las subcuencas de los ríos Ichilo y Chapare), que aumenta la energía de las aguas.

El Río Mamoré es entonces característico del tipo de río meandriiforme e inestable, descrito en la Amazonía por Tricart (1977). De hecho, cada año en la época de aguas altas, el Río Mamoré presenta fuertes divagaciones laterales de su lecho principal, caracterizadas por la erosión marcada de sus riberas (Fig. III.2) y numerosos cortes de meandros (Fig. III.3). Los meandros así cortados dan lugar a la formación de grandes y profundas lagunas, en forma de herradura (Amoros & Petts, 1993), que constituyen los múltiples medios acuáticos que bordean al lecho principal, presentando una notable diversidad de hábitats.



Figura III.2 Ejemplos de erosión de la ribera en el Río Mamoré (sector de Trinidad en 2003) por el socavamiento creado por la corriente. | *Marc Pouilly*

En este capítulo se presentan los primeros elementos de la dinámica y de la evolución geomorfológica del Río Mamoré y de los medios acuáticos que lo bordean. Si bien numerosos análisis han sido desarrollados para cursos de agua en medios templados, a excepción de un estudio sobre la sinuosidad de los ríos del trópico boliviano (Campos & Dumont, 1991), este trabajo se constituye en un estudio pionero sobre los cursos de agua de la llanura amazónica boliviana.

En primer lugar, se presenta una división geomorfológica del curso del Río Mamoré desde su salida del piedemonte andino hasta su confluencia con el Río Iténez, basada en el análisis de parámetros morfológicos de los meandros, que son indicadores de la importancia de la dinámica fluvial. En segundo lugar se ilustra la relación existente entre el régimen de las crecidas y la evolución geomorfológica

del sector restringido a los alrededores de Trinidad.

MÉTODOS

División del Río Mamoré

Los parámetros morfométricos fluviales (amplitud del lecho, número de brazos, sinuosidad y forma de los meandros) se ajustan continuamente a dos variables principales:

- El caudal líquido (cantidad de agua que pasa en el río) influye en la forma, sobre todo a través de la potencia de las crecidas más fuertes. Por otro lado, el caudal máximo (caudal previo al desborde, abarcando el barranco, pero no sobrepasándolo) es menos potente, pero más frecuente que los flujos



Figura III.3 Corte de meandros en el Río Mamoré. | Marc Pouilly

de inundación. Por lo tanto, tiene también un efecto importante sobre la dinámica fluvial.

- El caudal sólido (cantidad de sedimentos cargados por el río) influye principalmente en el volumen y en el tamaño de los sedimentos transportados.

Ambas variables son determinadas por las características de la cuenca, como clima, relieve, importancia de la erosión sobre las vertientes y la pendiente del valle (Schumm, 1977).

Como base para la división morfométrica del Río Mamoré, se utilizó un levantamiento topográfico a escala 1:50 000, realizado en 1994 por el SEMENA (Servicio al Mejoramiento de la Navegación Amazónica). Para cada meandro se midieron los siguientes seis

parámetros morfométricos: longitud de onda, amplitud, longitud de ribera, amplitud del lecho, índice de sinuosidad y radio de curva (Fig. III.4). Además, una medida de densidad de meandros fue estimada por el número de meandros entre dos puntos, dividida por la distancia entre éstos.

Para identificar determinados sectores del Río Mamoré, se utilizó un análisis de clasificación jerárquica, que permite ordenar los meandros y definir grupos con características similares (Charrière, 1999). Para este análisis, sólo se eligieron los parámetros independientes de la posición geográfica o del aumento de las dimensiones del río en su dimensión longitudinal. Así, la amplitud del lecho generalmente utilizada para caracterizar los meandros no ha sido tomada en cuenta dado que su evolución aumenta desde la parte alta del río hacia la

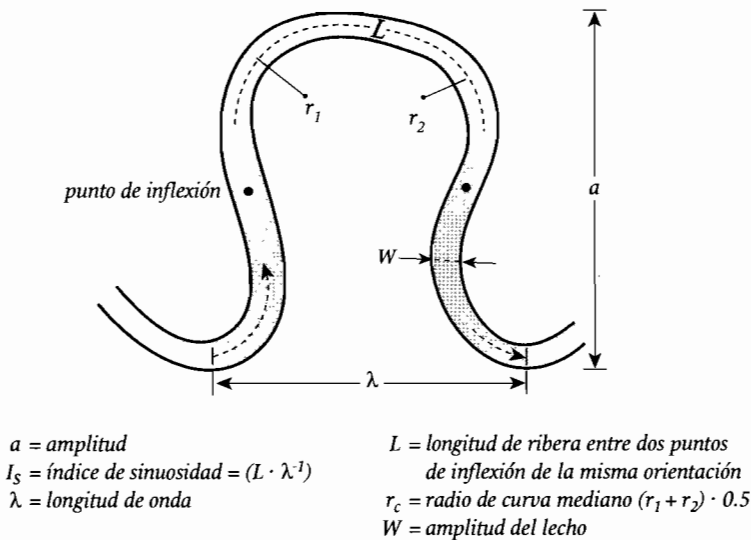


Figura III.4 Seis parámetros morfométricos de base para la caracterización de la forma de un meandro (modificado de Bravard & Petit, 1997).

parte baja. Los meandros sucesivos fueron agrupados de 10 en 10 para obtener un promedio de valores de parámetros sobre una corta distancia: el punto 1 agrupa los 10 primeros desde Puerto Villarroel. El punto 2 agrupa los diez siguientes y así sucesivamente, hasta el punto 20 que agrega los cinco últimos meandros antes de la confluencia con el Río Iténez. Este promedio permite reducir la variabilidad subyacente a cada meandro y destacar las tendencias evolutivas más fuertes de las características morfológicas en la longitud del río.

Los parámetros morfométricos son considerados como variables de adaptación del curso de agua (o “variables de respuesta” según Schumm, 1963; Hey, 1986) en relación a otros factores externos denominados variables de control (caudal sólido, caudal líquido y pendiente). La definición de los sectores o divisiones fue comprobada mediante la determinación de las diferencias establecidas entre ellos y mediante relaciones entre los parámetros morfométricos y los factores de control generalmente usados en cursos de agua templados (Schumm, 1963; 1968, 1977; Chitale, 1970; Richards, 1982; Bravard & Petit, 1997).

Los factores de control disponibles para el Río Mamoré que fueron utilizados para el análisis son el caudal sólido y la pendiente del valle (Schumm, 1963; Bravard & Petit, 1997). Otros parámetros frecuentemente usados en medios templados, tales como la amplitud del borde lleno y el caudal máximo antes del desborde, no son conocidos con precisión en el caso del Río Mamoré; por lo tanto, no fueron integrados en las relaciones establecidas.

El índice de sinuosidad y la densidad de meandros son poco representativos en la escala del sector, por lo que se estima un valor

por cada diez meandros. En consecuencia, éstos solamente han podido ser objeto de relaciones sobre la totalidad de largo del tramo estudiado.

Relaciones entre el régimen de las crecidas y la dinámica fluvial

Para detectar los cambios en el trazado del Río Mamoré y relacionarlo al régimen hidráulico, se estudiaron nueve imágenes satelitales Landsat TM correspondientes a las épocas secas de los años 1984, 1985, 1987, 1988, 1989, 1991, 1993, 1995 y 1997. En estas imágenes, se eligieron dos extractos (48 x 48 km) que encuadran a Puerto Varador, cerca de Trinidad (Fig. III.5). Cada extracto cubre una parte de la zona de estudio suficientemente extendida para que las medidas de erosión sean representativas y a su vez bastante restringida para que los hidrogramas de la estación de Puerto Varador sean característicos de la zona estudiada.

La superposición de dos imágenes sucesivas permitió cuantificar el retroceso de las riberas. Por lo tanto, la totalidad de la zona de estudio fue evaluada en términos de erosión lateral media (movimiento lateral del río cuantificado en metros). Por otro lado, para la caracterización de los caudales con mayor incidencia geomorfológica, se calcularon para cada año el número de días cerca del caudal máximo (estimado por un nivel de agua previo al desborde) y el número de días de desborde. Estos caudales son reconocidos por tener mayor incidencia geomorfológica (Bravard & Petit, 1997). Los valores han sido determinados a partir de los datos hidrológicos registrados en la estación de Puerto Varador, localizada cerca

de Trinidad, donde los niveles diarios de agua en el Río Mamoré son medidos por el SEMENA desde 1988 mediante una escala situada en la base de la ribera. Estos parámetros hidrológicos fueron relacionados con los de la dinámica fluvial para destacar cuáles son las condiciones hidrológicas que generan los mayores cambios geomorfológicos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

División morfométrica del Río Mamoré

En los 695 km existentes entre Puerto Villarroel (salida de los Andes) y la confluencia con el Río Iténez, el Río Mamoré desarrolla un

canal activo de aproximadamente 1 380 km, con una sucesión de 195 meandros. La amplitud del lecho activo (distancia entre la vegetación de ambas riberas) varía de 400 m en Puerto Villarroel hasta 700 m en la confluencia con el Río Iténez. El índice de sinuosidad global es elevado (1.98), lo que confirma que el Río Mamoré tiene un estilo fluvial meandriforme, de acuerdo a la definición de Brice (1974).

Un análisis de clasificación jerárquica agrupa a los meandros en relación a su similitud, mediante las seis características morfométricas estudiadas (Fig. III.6). La primera observación sobre la clasificación es que las agregaciones de meandros corresponden aproximadamente a su orden natural, aunque no se incluyen los parámetros de posición geográfica. Esto indica que las características de los meandros no son

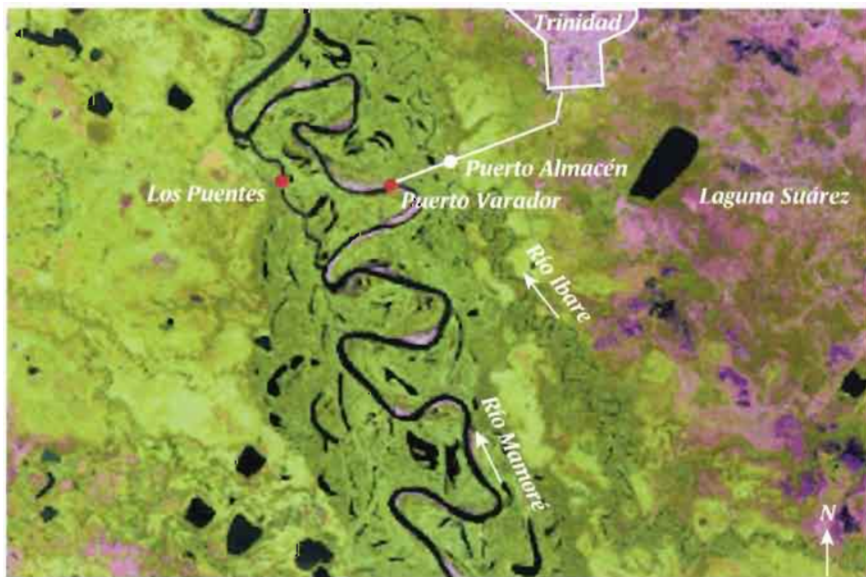


Figura III.5 Imagen satelital Landsat TM del año 1991. Los dos extractos utilizados para poner en evidencia los procesos de erosión son marcados por los puntos rojos.

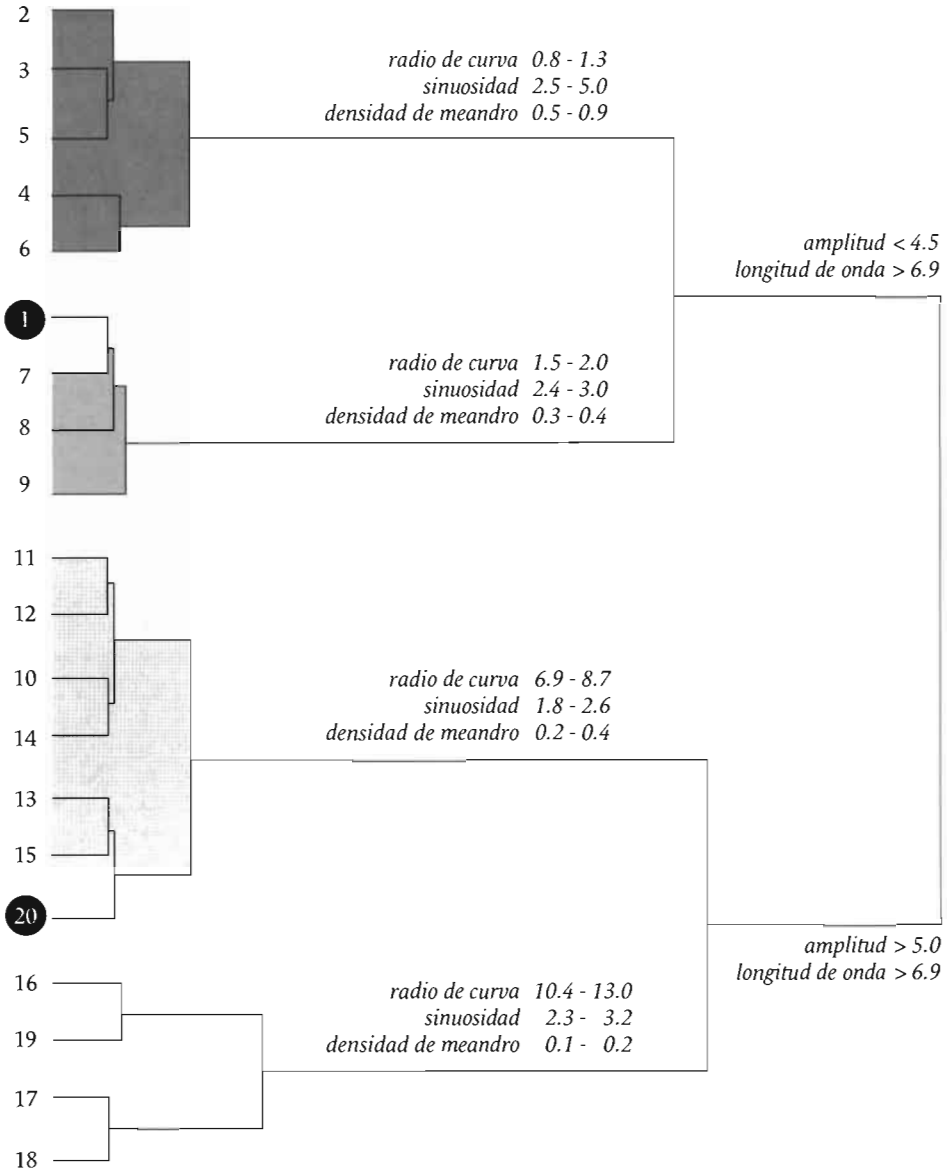


Figura III.6 División del Río Mamoré en base al análisis de seis parámetros morfométricos: longitud de onda (km), amplitud (km), radio de curva (km), longitud del ribera (km), sinuosidad y densidad de meandro (número por km), calculados para 195 meandros del Río Mamoré (promedio para grupos de diez meandros). El análisis de clasificación jerárquica [método UPGMA sobre distancias euclidianas, procedente de un análisis de los componentes principales (Charrière, 1999)] indica la existencia de seis sectores principales de meandros.

aleatorias, sino dependen de los factores de control que estructuran la forma del río a lo largo de su curso.

La primera separación se efectúa principalmente en relación a la longitud de onda y a la amplitud de los meandros. Los 90 primeros meandros (desde Puerto Villarroel hasta 197 km río abajo, grupos 1 a 9) son caracterizados por una longitud de onda y una amplitud menor que los 105 últimos (del km 197 hasta la confluencia con el Río Iténez).

Dentro de los 90 primeros meandros, los parámetros de radio de curva, sinuosidad y densidad de meandros indican diferencias entre los 60 primeros meandros y los 30 siguientes. Sin embargo, los grupos 1, 7, 8 y 9 tienen características comunes. No obstante, sus divisiones espaciales indican dos sectores distintos: por un lado, el sector de los grupos 7, 8 y 9 y luego el otro sector, conformado sólo por el grupo 1. En la parte baja (los 105 últimos meandros, antes de la confluencia con el Río Iténez), se nota una diferencia entre los meandros 91 a 160 y los 161 a 190. Los meandros 91 a 160 tienen menor longitud de onda, menor radio de curva y son más densos. Sin embargo, el sector de los grupos 10 hasta 15, localizado en la parte media del curso de agua, se distingue del sector del grupo 20, que está situado en la parte baja del río.

El Río Mamoré se divide en seis sectores, desde Puerto Villarroel (km 0), hasta la confluencia con el Río Iténez (km 695, Fig. III.7):

- Sector 1: meandros 1 - 10
(km 0 ~ 23 = 23 km)
- Sector 2: meandros 11 - 60
(km 23 ~ 113 = 90 km)

- Sector 3: meandros 61 - 90
(km 113 ~ 197 = 84 km)
- Sector 4: meandros 91 - 150
(km 197 ~ 431 = 318 km)
- Sector 5: meandros 151 - 190
(km 431 ~ 675 = 244 km)
- Sector 6: meandros 191 - 195
(km 675 ~ 695 = 20 km)

Influencia de los factores de control

Se pueden identificar factores de control que causan la evolución física del Río Mamoré. La influencia de la pendiente del lecho es determinante (Fig. III.8). Al igual que en la mayoría de los ríos de la cuenca amazónica, la pendiente del valle del Río Mamoré es particularmente débil ($<10^{-2}$ mm · m⁻¹). Los valores de pendiente calculados resultan de la interpolación de los puntos topográficos indicados sobre el mapa 1:100 000. Estos valores son enconces indicativos y deben ser usados con mucha prudencia. Por ejemplo, el sector 4 presenta una pendiente negativa ($-1.64 \cdot 10^{-2}$ mm · m⁻¹). Tomando en cuenta la incertidumbre sobre la precisión de las mediciones topográficas, solamente se puede indicar que esta pendiente es muy débil. Sin embargo, los cambios de pendiente a lo largo del río son significativos y permiten distinguir claramente los seis sectores.

El sector 1, situado al pie de los Andes, se encuentra en la confluencia de los ríos Chimorre e Ichilo. La forma de este sector revela a nivel de la confluencia la ruptura brusca de la pendiente y también una modificación

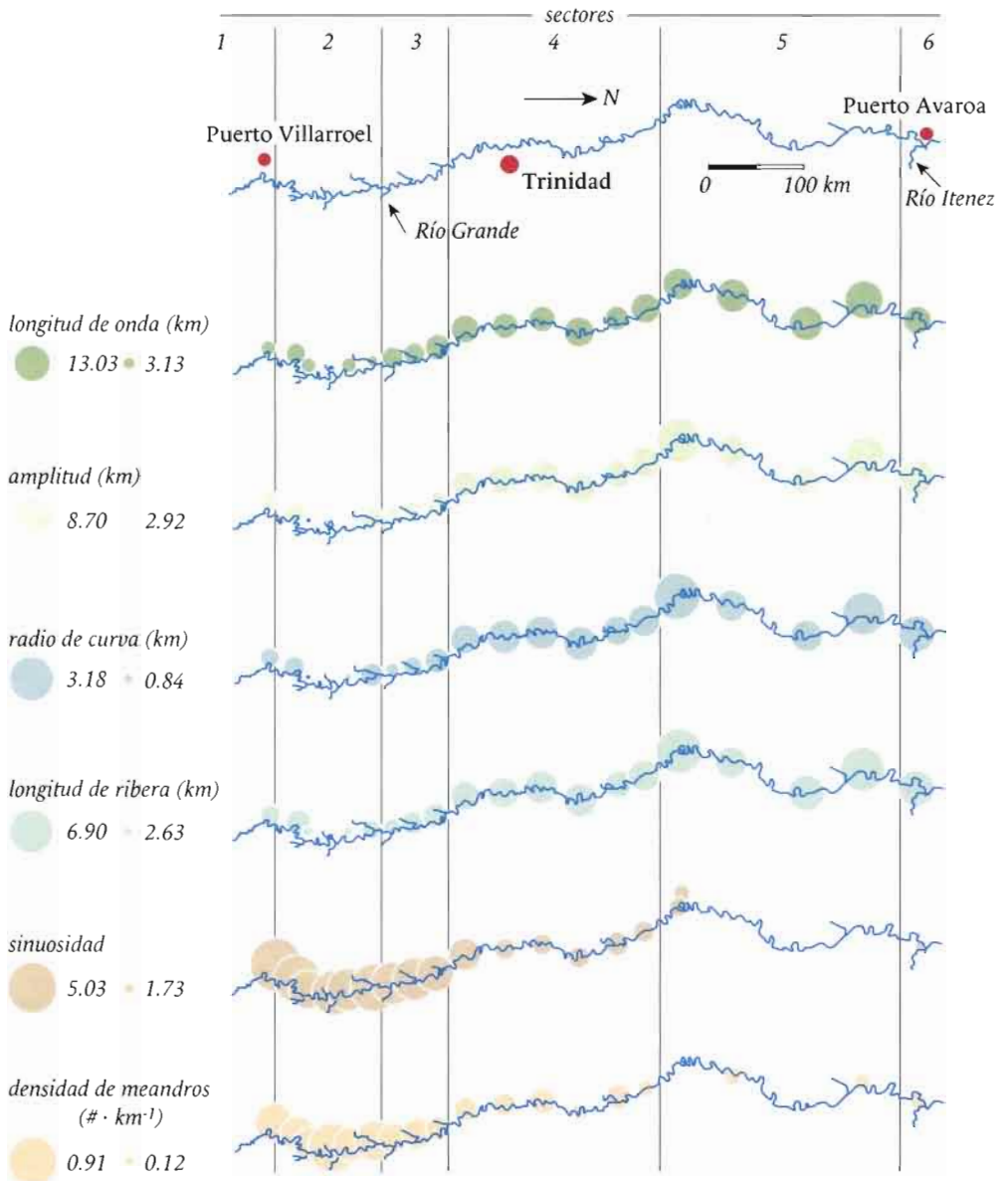


Figura III.7 División geomorfológica del Río Mamoré, entre Puerto Villarroel y Puerto Avaroa (confluencia con el Río Iténez), en base a seis características de los meandros: longitud de onda, amplitud, radio de curva, largo, sinuosidad y densidad (Charrière, 1999).

importante del radio de curva de los meandros. Por su parte, el carácter geomorfológico particular del sector 6 (pendiente muy débil y densidad de meandros relativamente fuerte), revela la dificultad que encuentra el curso de agua del Río Mamoré para confluir con el Río Iténez, en un lugar de elevada deposición sedimentaria. Las características particulares de los sectores 1 y 6 indican probablemente una forma de adaptación.

En el sector 2 existe una pendiente fuerte que se traduce en un índice de sinuosidad elevado. El sector 3 es una zona de transición, con una pendiente débil, pero que presenta un brusco aumento, a partir del km 170. Esta fuerte

pendiente ($0.6 \text{ m} \cdot \text{m}^{-1}$) tan localizada podría corresponder al borde de un bloque elevado en el lugar de una falla, como se ha observado en la parte subandina (Baby *et al.*, 1995).

En los sectores 4 y 5 existe una pendiente muy débil, aproximadamente cuatro veces más débil que en los sectores precedentes, que puede ser explicada por los afloramientos rocosos, que se encuentran en varios lugares del tramo entre Trinidad y la confluencia con el Río Iténez. Esa amortiguación de la pendiente se traduce en un cambio claramente marcado de la forma de los meandros, con una disminución del índice de sinuosidad y un aumento de la amplitud y del radio de curvatura.

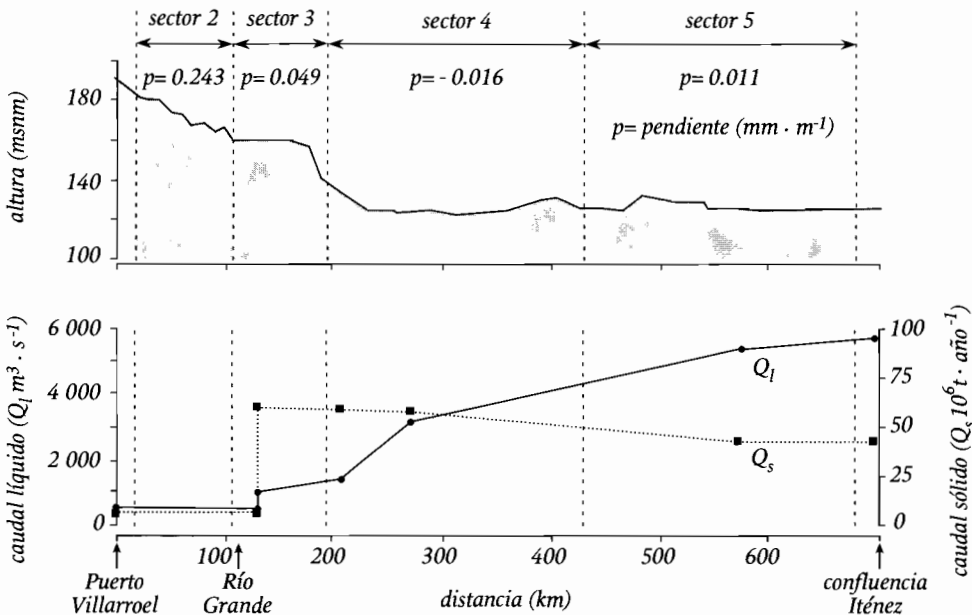


Figura III.8 Perfil longitudinal, caudales sólido (Q_s) y líquido (Q_l) del Río Mamoré entre Puerto Villarroel y la confluencia con el Río Iténez. Los límites y la pendiente (p) de los diferentes sectores son señalados. La pendiente del sector 4, cerca de Trinidad, aparece ligeramente negativa, probablemente debido a la imprecisión de la medición.

Los cambios de los caudales líquidos y sólidos del Río Mamoré influyen probablemente sobre la forma. El Río Mamoré es un río de aguas blancas, particularmente cargado por sedimentos que provienen de la erosión de los Andes. Los primeros balances significativos sobre la materia transportada datan de 1993 (Guyot, 1993). Estos estudios muestran que en términos de caudal sólido, el Río Grande es el tributario más importante del Río Mamoré (Fig. III.8). Su confluencia corresponde casi al límite entre los sectores 2 y 3. El aumento del caudal sólido en este lugar, en una proporción de 1 a 8, puede explicar la disparidad morfo-métrica entre los sectores 2 y 3.

En términos de materia transportada, los estudios de Guyot (1993) presentan valiosas indicaciones sobre el caudal sólido sedimentado en el lecho del Río Mamoré. Los sectores 2 y 3 corresponden a la zona con el máximo caudal sólido sedimentado. Se ha estimado que $150 \times 10^6 \text{ t} \cdot \text{año}^{-1}$ de sedimentos se depositan sobre los sectores 2 y 3, en comparación a los $30 \times 10^6 \text{ t} \cdot \text{año}^{-1}$ en los sectores 4 y 5. El depósito sedimentario aparentemente ocurre preferentemente en los sectores 1, 2 y 3, que en conjunto constituyen una zona de ruptura de pendiente marcada, en comparación con la cuenca subandina.

La significativa disminución de la pendiente provoca una disminución importante de la capacidad de transporte del río. Por lo tanto, en estos sectores existe un espeso depósito sedimentario, proveniente de los Andes. Más al norte, en la parte baja de la confluencia con el Río Grande, el aporte en sedimentos de los ríos andinos se reduce a un mínimo (Guyot, 1993) y paulatinamente la capacidad de transporte del Río Mamoré se ajusta a este caudal sólido. Es importante resaltar que, al igual que la pendiente del valle, el caudal sólido es

importante para la forma de los diferentes sectores definidos.

Relaciones entre el régimen de las crecidas y la dinámica fluvial

Los efectos de las grandes inundaciones son espectaculares. Sin embargo, fue demostrado que los caudales por debajo del nivel de desborde o los niveles de inundación anual tienen mayor incidencia sobre la forma. Esos caudales son más frecuentes y tienen una mayor eficiencia, por su alta capacidad para remover los sedimentos y para arrastrar la vegetación.

Presentamos el análisis de la dinámica de la evolución geomorfológica en el sector 4, cercano a Trinidad, que corresponde también a la zona donde se han desarrollado las investigaciones botánicas e hidrobiológicas, presentadas en este libro. Se estudió la relación entre la dinámica fluvial, descrita por la erosión lateral y el corte de meandros, junto a los eventos hidrológicos.

Durante el estudio, sólo los años 1992 y 1993 pueden ser descritos como extremos y anormales. Los demás años han presentado un ciclo hidrológico normal. Los limnigramas obtenidos en Puerto Varador para 1992, 1993 y 1996 a 1999, han permitido calcular el número de días con un nivel de agua cercano al desborde y el número de días de desborde. En 1992, se registraron 140 días cerca al nivel de desborde y 40 días de desborde. En 1993, durante 81 días se observaron niveles cercanos al desborde y 22 de desborde. En los años 1996, 1998 y 1999, no se registraron desbordes, aunque se observaron respectivamente 76, 113 y 6 días cer-

canos al nivel de desborde. Sin embargo, hay que precisar que otras épocas pueden ser muy diferentes y presentar inundaciones generalizadas de gran duración e intensidad, como lo escriben Denevan (1980) y Loubens *et al.* (1992). Por ejemplo, estos últimos dan para el período 1981-1987 un promedio de 141 días de desborde por año. En comparación, en nuestro estudio entre 1992-1999 este promedio fue solamente de 18.

Primero es importante remarcar que no existe una correlación entre la erosión lateral y el número de días de inundación. La mejor correlación entre el número de días cerca del caudal antes del desborde y la erosión lateral (retroceso de las riberas) ha sido obtenida para niveles de aguas entre 8 y 10.03 m. Este último valor corresponde al nivel de desborde (Fig. III.9, Charrière, 1999). Esta correlación indica que mientras mayor es el número de días cercanos al caudal antes del desborde, más fuerte es la erosión lateral. Esta relación indica que el curso de agua tiene la energía máxima para estructurar al lecho por el proceso de

erosión lateral para valores cercanos al caudal antes del desborde, lo que corresponde a la noción de caudal morfógeno (Bravard & Petit, 1997). La correlación máxima entre valores de caudal inferiores al nivel de desborde y la erosión lateral confirma la disminución de la eficiencia de las crecidas de desborde por disipación de la energía del curso de agua en la llanura de inundación. Es importante recalcar que la forma logarítmica de la curva de correlación tiende a indicar que los primeros días cercanos al caudal máximo antes del desborde provocan la mayor parte de la erosión. Por el efecto de la erosión, las riberas quedan más verticales y son caracterizadas por una ausencia total de vegetación en su parte baja (Fig. III.2). Sin protección vegetal, las riberas no ofrecen ninguna resistencia mecánica contra la erosión. Así, todos los niveles de agua generan un fenómeno de socavamiento, especialmente en las zonas de corriente, preparando el deslizamiento de la ribera que se producirá cuando lleguen los niveles de agua con el máximo de energía (antes del desborde).

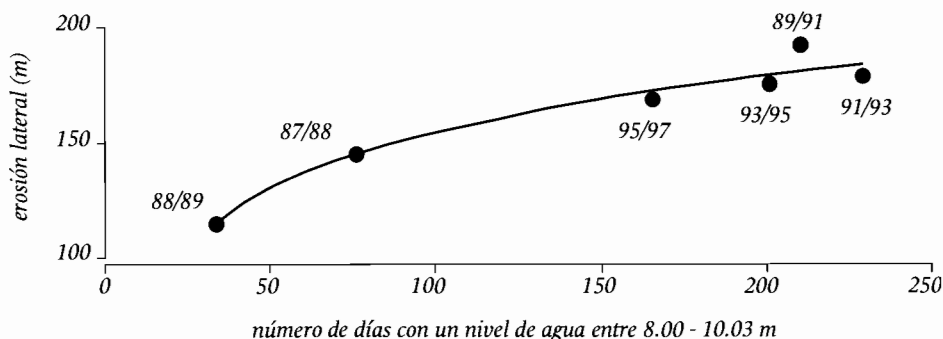


Figura III.9 Influencia del caudal sobre la erosión lateral en un sector del Río Mamoré central cerca de Trinidad para seis épocas de aguas altas entre 1988 - 1997. La magnitud de la erosión lateral depende del número de días con un nivel de agua entre 8 - 10.03 m. Este rango de nivel de agua corresponde a los caudales más morfogénicos del Río Mamoré.

CONCLUSIÓN

Proponemos una división del Río Mamoré en seis sectores, diferenciados morfométricamente. El caudal sólido y la pendiente del valle son las variables de control fundamentales que contribuyen a generar una forma fluvial diferente en cada sector.

El estudio de las relaciones entre el régimen de las crecidas y la dinámica geomorfológica en el sector de Trinidad, permite concluir que en el Río Mamoré, como en varios ríos de las regiones templadas, los caudales de formación corresponden al nivel de desborde. Por lo tanto, la erosión lateral está correlacionada con el número de días cercanos al caudal máximo antes del desborde, mientras que los cortes de meandros parecen ser favorecidos por las inundaciones. Estos resultados en una época de hidrología débil quedan por ser contrastados con estudios en épocas con hidrologías fuertes.

A través de la presentación de un método original de sectorización o división morfométrica y de cuantificación de la erosión mediante imágenes satelitales, cada etapa del análisis propuesto ha permitido identificar la marcada dinámica de la evolución geomorfológica del lecho principal y de los cuerpos de agua que lo acompañan (Fig. III.10). Caracterizado por una morfometría distinta, cada sector presenta además amplias variaciones de las condiciones hidrológicas. Ambos factores en conjunto contribuyen a aumentar las probabilidades de la evolución geomorfológica y la diversidad del hábitat.

Mediante los procesos de sedimentación y de erosión, esta dinámica fluvial contribuye a la regeneración o desaparición de hábitats acuáticos

de la llanura de inundación, que están en directo contacto con el río (correspondiendo aproximadamente a los límites del bosque de galería). Sin embargo, sea cual sea la importancia de su rol, esa dinámica permanece en un débil equilibrio, que puede ser amenazado por dos elementos principales: La reducción de los caudales y la rectificación o estabilización de las riberas.

En las zonas templadas muchos ríos con esa dinámica fueron estabilizados y regulados para las necesidades del desarrollo de las poblaciones. Las consecuencias ecológicas son sin excepción muy importantes y a veces irreversibles, particularmente por la destrucción de los hábitats periféricos al río (Cap. V). En muchos casos, la rectificación de los cursos de aguas causa además una incisión del lecho (erosión vertical), que inicia un proceso de arrastre de los sedimentos y que puede originar el afloramiento de la roca madre en el lecho del río.

Esas modificaciones son incompatibles con el mantenimiento de la biodiversidad y de la producción biológica. La restauración de los hábitats para lograr un nivel ecológico satisfactorio, una de las principales demandas de nuestra época, tiene un costo muy elevado. Por lo tanto, contar con un río grande, en un estado todavía casi natural, es una riqueza que Bolivia tiene que cuidar y proteger.

Uno de los problemas de infraestructura de la región de Trinidad es el cruce del Río Mamoré. Este estudio revela la importancia de la dinámica fluvial en el sector de Trinidad. La falta de estabilidad impide el desarrollo de instalaciones permanentes (puertos y puentes), sin pensar en realizar mayores obras de

estabilización con todos los riesgos ecológicos que implica. Por lo tanto, parece preferible seguir utilizando infraestructura liviana, rápidamente trasladable y adaptable a las condiciones cambiantes. Para prolongar el tiempo de utilización de los puertos, estos podrían ser

localizados en meandros abandonados. Así, solamente se tendrá que mantener las conexiones con el río, a través de obras locales de dragado y de estabilización que causan menor impacto al paisaje.

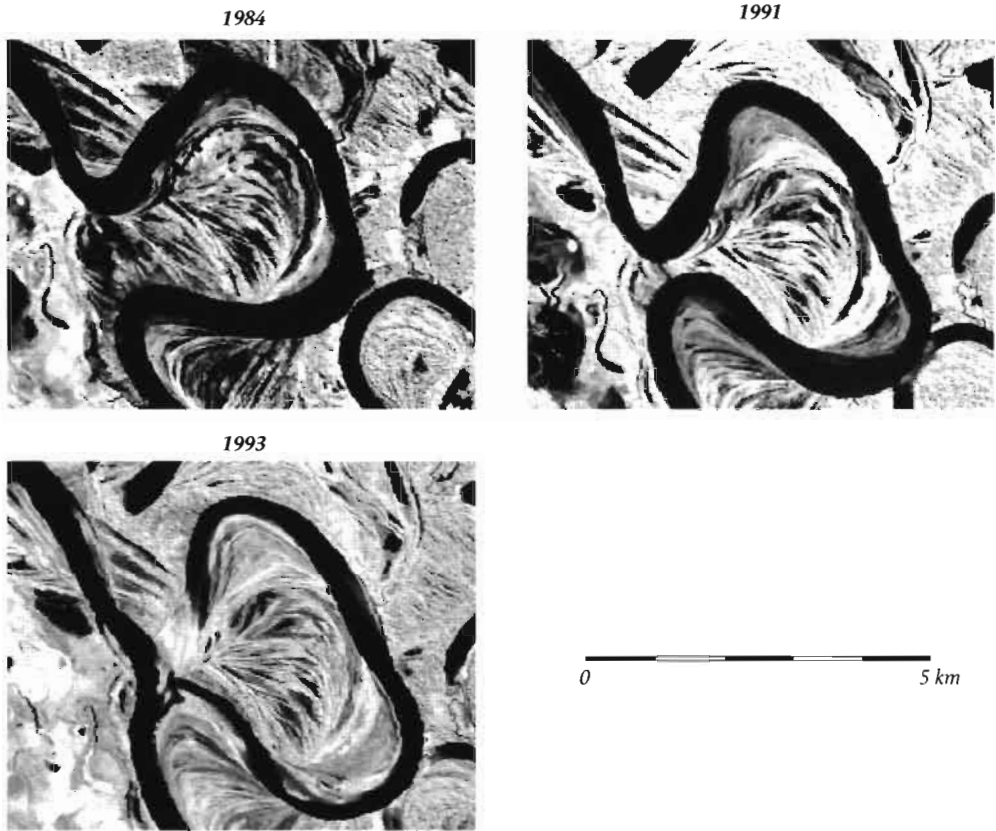


Figura III.10 Imágenes monocromáticas, generadas a partir de imágenes satelitales Landsat TM (junio 1984, mayo 1991 y julio 1993), que ilustran la evolución del lecho del Río Mamoré, hacia el corte de un meandro en el sector de Trinidad.

BIBLIOGRAFÍA

- Amoros, C. & G.E. Petts. 1993.** Hydrosystèmes fluviaux. Masson, Paris, France. 300 p.
- Baby, P., I. Moretti, B. Guillier, R. Limachi, E. Mendez, J. Oller & M. Specht. 1995.** Petroleum system of the northern and central Bolivian sub-Andean zone. *En: Tankard, A.J., S. Suarez & H.J. Welsink (eds.). Petroleum basins of South America. AAPG Memoir 62: 445-458.*
- Bravard, J. P. & F. Petit. 1997.** Les cours d'eau: dynamique du système fluvial. Edition Armand Colin, Paris, France. 215 p.
- Brice, J.C. 1974.** Evolution of meander loops. *Geological Society of America Bulletin 85: 581-586.*
- Campos, J. & J.F. Dumont. 1991.** Estudio preliminar de fotos aéreas del Río Mamoré. ORSTOM, La Paz, Bolivia. 22 p.
- Charrière, M. 1999.** Etude de la dynamique géomorphologique du Río Mamoré (Amazonie bolivienne). Mémoire de 3^{ème} année ENGEES, IRD, La Paz, Bolivia. 70 p.
- Chitale, S.K. 1970.** River channel pattern. *Journal of Hydraulics Division, American Society of Civil Engineers 96: 201-221.*
- Denevan, W.M. 1980.** La geografía cultural aborígen de los llanos de Mojos. Librería editorial "Juventud", La Paz, Bolivia. 272 p.
- Guyot, J.L. 1993.** Hydrogéochimie des fleuves de l'Amazonien bolivienne. Editions IRD, Collection Etudes et Thèses, Paris, France. 261 p.
- Hey, R.D. 1986.** Rivers mechanics. *Journal of the Institution of Water Engineers and Scientists. 139-158.*
- Loubens, G., L. Lauzanne & B. Le Guennec. 1992.** Les milieux aquatiques de la région de Trinidad (Beni, Amazonie bolivienne). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale 25: 3-21.*
- Nanson, G.C. & A.D. Knighton. 1996.** Anabranching rivers: their cause, character and classification. *Earth Surface Processes and Landforms 21: 217-239.*
- Richards, K. 1982.** Rivers. Form and process in alluvial channels. Methuen, London, UK. 361 p.
- Schumm, S.A. 1963.** Sinuosity of alluvial rivers in the Great Plains. *Geological Society of America Bulletin 74: 1089-1100.*
- Schumm, S.A. 1968.** Speculations concerning paleohydrologic controls of terrestrial sedimentation. *Geological Society of America Bulletin 79: 1573-1588.*
- Schumm, S.A. 1977.** The fluvial system. John Wiley & Son, New York, USA. 338 p.
- Tricart, J. 1977.** Types de lits fluviaux en Amazonie brésilienne. *Annales de Géographie 473: 1-54.*

CAPÍTULO
IV

Hidrología y dinámica fluvial del Río Mamoré

LUC BOURREL & MARC POUILLY

INTRODUCCIÓN

Desde su llegada a la Provincia del Beni en 1668, los misioneros Jesuitas han registrado los eventos de inundación del Río Mamoré. Así se sabe que muchas inundaciones han producido desastres que han marcado la memoria de las poblaciones. Denevan (1980), citando obras de historia local, recapitula las fechas de las inundaciones con mayores implicaciones para la población: 1799, 1801, 1853, 1886, 1895, 1928, 1929, 1930, 1947 y 1950. Después del año 1950, los eventos más notables por su extensión espacial y duración fueron registrados en 1956, en los años 1980 y ultimamente en 1992 y 1993. Estas fechas demuestran el aspecto frecuente e irregular de estos eventos extremos, la mayoría de los cuales afectó a Trinidad y a su población. Por ejemplo, las inundaciones de 1799 y 1801 determinaron el traslado de la ciudad desde la cercanías del Río Mamoré a su ubicación actual (Denevan, 1980). Durante las inundaciones de febrero de 1947, las aguas alcanzaron un nivel tan alto que centenares de trinitarios fueron evacuados. Además de esos desastres extremos, las inundaciones afectan más frecuentemente a pueblos y comunidades, provocando pérdidas de millares de cabezas de ganado en el Departamento del Beni, donde se produce el 47% de la carne bovina de Bolivia.

Sin embargo, debemos notar que la importancia de las inundaciones pasadas es subjetiva, porque está ligada a los efectos que significaron para las poblaciones. Para lograr una visión objetiva se tiene que contar con datos confiables y cuantitativos, como por ejemplos el número de días de desborde anual (Loubens *et al.* 1992; Cap. III).

Los eventos registrados en las últimas décadas se limitan a observaciones puntuales, basadas en ciudades afectadas y en algunos desbordes de ríos; siendo desconocida la extensión de las inundaciones, así como la magnitud geográfica de los daños. Sin embargo, cada desastre recalca que es necesario desarrollar estudios para entender el funcionamiento de las inundaciones, elaborar mapas de inundación y por último prever su impacto local. Basados en estos datos, se podrían desarrollar planes para proteger a poblaciones y actividades humanas. También estos conocimientos son imprescindibles para entender el funcionamiento ecológico del sistema Río Mamoré y su llanura de inundación. Es evidente que la diversidad y la productividad biológica están en gran parte ligadas a la alternancia de las épocas de inundación y de aguas bajas (Junk *et al.*, 1989).

En Sudamérica, la mayoría de los estudios hidrológicos fueron desarrollados en la Amazonía central y en sus principales afluentes. La hidrología clásica (evaluación de los caudales y descripción de los regímenes de flujo en el tiempo), sedimentología (evaluación de la cantidad y de la calidad de los sedimentos drenados, descripción de las áreas de deposición y de erosión) y calidad físico-química de las aguas son aspectos esenciales para caracterizar a los ríos (Sioli, 1984). Las primeras clasificaciones de los ríos amazónicos fueron elaboradas en base a un conjunto de datos geográficos, hidro-climáticos y físico-químicos e identificaron tres tipos de aguas: aguas negras, blancas y claras (Sioli, 1984; Cap. V). Esa información fue integrada en el análisis de las relaciones entre el funcionamiento hidrológico

gico y ecológico en los sistemas de aguas blancas (Salo *et al.*, 1986; Junk *et al.*, 1989), claras (Goulding, 1980) y negras (Goulding *et al.*, 1988). Las aguas blancas de la Amazonía central - cargadas de sedimentos arrastrados de las zonas andinas - son más ricas en nutrientes y tienen un ciclo hidrológico contrastado y previsible que genera llanuras de inundación favorables para la productividad biológica (Junk *et al.*, 1989; Junk, 1997). Por el contrario, los ríos de aguas claras y negras, procedentes del drenaje de las llanuras de inundación o de los macizos cristalinos, presentan también un régimen estacional, pero parecen ser pobres en nutrientes y poseen una menor productividad biológica (Lowe Mc Connell, 1987).

La dinámica de las inundaciones en la Amazonía boliviana es aún poco entendida. La investigación sobre elementos que permiten entender el funcionamiento hidrológico de la llanura central de inundación del Río Mamoré es una gran preocupación en el marco de la gestión de este sistema. ¿Cuál es la cronología, superficie y direcciones preferenciales de la inundación anual en relación al ciclo hidrológico? es la pregunta que merece una atención inmediata. Para responder a esta pregunta es necesario realizar estudios con un enfoque conjunto de la hidrología y de la detección remota (teledetección). Así se puede llevar adelante un seguimiento sobre la dinámica de las inundaciones a diferentes niveles de crecida y cartografiar la variabilidad espacial y temporal de las zonas inundadas a diferentes escalas (a nivel de la crecida anual e interanual).

En este capítulo, en base a los datos de hidrología clásica adquiridos en la Cuenca Amazónica Boliviana, se describen los dos principales procesos que explican el fenómeno de inundación en el Río Mamoré central y la variabilidad de situaciones que implica. Por

otro lado, se presentan también los resultados de la dinámica de inundación obtenidos entre 1997 y 1998 en el área de influencia de la ciudad de Trinidad mediante imágenes satelitales LANDSAT, ERS y RADARSAT, tomadas durante las épocas seca y de lluvias. Además se analizaron datos de terreno y de sobrevuelo, adquiridos al mismo tiempo que las imágenes radar y datos hidro-meteorológicos como precipitaciones, temperaturas y niveles diarios de agua (en los ríos y en la llanura), obtenidos en estaciones ubicadas en la parte alta (piedemonte) y en la parte baja (llanura) de la cuenca del Río Mamoré.

HIDROLOGÍA EN LA CUENCA AMAZÓNICA BOLIVIANA

En Bolivia, las investigaciones hidrológicas en la Cuenca Amazónica Boliviana fueron iniciadas durante los años ochenta, en base al desarrollo de dos ejes principales de investigación del funcionamiento hidrológico del Río Mamoré. Las investigaciones han buscado destacar por un lado las relaciones entre los funcionamientos hidrológico y sedimentario (Guyot, 1993; Guyot *et al.*, 1993, 1999) y por otro, las interrelaciones entre el funcionamiento ecológico, la dinámica hidrológica y las características físico-químicas de las aguas (Beck, 1984; Roche *et al.*, 1986; Corbin *et al.*, 1988; Guyot *et al.*, 1991; Hanagarth, 1993). La mayoría de los datos fue adquirida por instituciones bolivianas como el SENAMHI (Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología), IE-UMSA (Instituto de Ecología - Universidad Mayor de San Andrés, La Paz) y SEMENA (Servicio de Mejoramiento de la Navegación Amazónica), en el marco de varios convenios de cooperación con el IRD (Instituto de Investigación para el Desarrollo, ex-ORSTOM):

proyecto PHICAB (Programa Climatológico e Hidrológico de la Cuenca Amazónica de Bolivia, 1983-1991), HIBAM (Hidrología da Bacia Amazônica, enfocando en Bolivia a los ríos Mamoré y Beni, 1992-2001) y BIOCAB (Biodiversidad de la Cuenca Amazónica Boliviana, 1997-2000). Se ha realizado la descripción del clima (Ronchail, 1985), se han identificado los regímenes de los principales ríos de la Amazonía boliviana (Abasto *et al.*, 1985; Bourges & Hoorelbecke, 1995), se ha evaluado la geo-química de aguas, de sedimentos, de flujos de materia en suspensión y de iones mayores (Bourges *et al.*, 1990; Roche *et al.*, 1993; Guyot, 1993; Guyot *et al.*, 1993) y se ha realizado un balance hídrico de la Cuenca Amazónica Boliviana (Roche *et al.*, 1986; Roche & Fernandez, 1988; Aliaga, 1993). Estos datos han sido fundamentales para iniciar el proceso de descripción de la dinámica de las inundaciones en la llanura (Bourges & Hoorelbecke, 1995; Bourrel *et al.*, 1999). Estos resultados son esenciales para el conocimiento del funcionamiento hidrológico y geo-químico de la Cuenca Amazónica Boliviana y fueron adquiridos mediante una red de estaciones hidrológicas y de las características físico-químicas de los principales ríos bolivianos.

Como consecuencia de un régimen pluviométrico de origen atlántico, los regímenes hidrológicos observados en los ríos de la Cuenca Amazónica Boliviana son de tipo pluvial tropical, caracterizados por una alternancia marcada entre aguas bajas en invierno y aguas altas en verano. En los Andes, los hidrogramas aparecen irregulares con múltiples crecidas. Río abajo y después de la convergencia de los ríos andinos, el hidrograma del Río Mamoré es alisado y presenta una gran inundación anual (Fig. IV.1). En la llanura, el ciclo hidrológico depende a la vez de las lluvias locales, abundantes entre los meses de octubre y abril, así

como del aporte de los ríos andinos. En la zona de Trinidad - centro de la llanura de inundación - el Río Mamoré es indudablemente un río de aguas blancas, aunque aguas abajo se mezclan con las aguas de planicie, poco turbias y más ácidas, drenadas por sus tributarios. La mezcla de las aguas blancas del eje central, que constituyen el Río Mamoré y de los aportes laterales de los ríos secundarios, genera situaciones complejas y diversas en la dinámica hidrológica, particularmente en la llanura de inundación.

DINÁMICA HIDROLÓGICA DE LAS INUNDACIONES EN EL RÍO MAMORÉ

Métodos

Los métodos utilizados para describir el funcionamiento hidrológico de la llanura de inundación del Río Mamoré corresponden a una combinación de datos de hidrología e hidro-meteorología clásica como lluvia, niveles de aguas y caudales y datos de tele-detección, a partir de los cuales se realizaron las siguientes tareas:

- Cartografiar las grandes unidades permanentes o temporales (lagunas, ríos, sabana, bosque, entre otros) e identificar las zonas que contribuyen al drenaje de las aguas.
- Analizar el efecto de los eventos hidrológicos y climáticos (lluvia intensa y desborde de aguas) en las diferentes unidades identificadas, para destacar su papel en la redistribución, el almacenamiento y el vaciado de la llanura.

- Relacionar estos efectos, mediante los parámetros clásicos de integración de la actividad hidrológica (expresada en hidrogramas).

◆ Teledetección

La teledetección es una técnica de adquisición de información a distancia sobre los recursos de la superficie del planeta, basada en el análisis de imágenes obtenidas en varios rangos de longitud de onda a partir de aeronaves o de satélites. La teledetección permite cartografiar especialmente los diferentes elementos (como agua, tierra y vegetación) o tipos de cobertura (sabana, bosque y pastizales) mediante el análisis de las radiaciones electromagnéticas que absorben y reflejan. Existen varios tipos de

imágenes según la longitud de onda que se utiliza, siendo más conocidas y utilizadas las imágenes ópticas. En comparación con las imágenes ópticas, las imágenes radar tienen varias ventajas para el estudio del funcionamiento hidrológico de las zonas húmedas, ya que utilizan frecuencias de ondas cortas que permiten visualizar las masas de agua en casi todas las situaciones climáticas restrictivas para las imágenes ópticas (como ausencia de luz y cobertura de nubes), lo que garantiza una adquisición de datos regular y previsible. También las imágenes radar garantizan información de calidad sobre la hidrológica, por lo que permiten determinar el grado de humedad en el suelo (Ulaby, 1974; Engman, 1990).

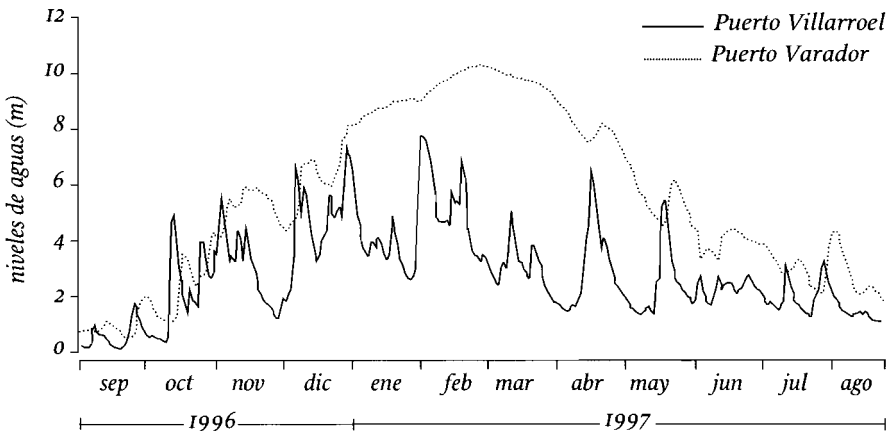


Figura IV.1 Limnograma del Río Ichilo (tributario andino del Río Mamoré, en la estación de Puerto Villarroel) y del Río Mamoré central (llanura de inundación cerca de Trinidad, en la estación de Puerto Varador) para el año hidrológico de septiembre de 1996 a agosto de 1997. En la salida de los Andes (p.e. Río Ichilo), el ciclo hidrológico es muy variable e imprevisible, mientras que en la llanura de inundación, el conjunto de las aguas de todos los tributarios contribuye a generar un limnograma alisado y previsible, con una gran inundación entre enero y marzo.

En los últimos años, los datos obtenidos por imágenes radar fueron utilizados para cartografiar los sistemas acuáticos con el fin de identificar las zonas de mayor riesgos natural, permitiendo por ejemplo la detección y el seguimiento de las inundaciones (Lowry *et al.*, 1979 en Canadá; Krohn *et al.*, 1983 en los EEUU de Norteamérica; Pichugin, 1989 en Rusia; Blyth *et al.*, 1994, Bonansea, 1995, Calabresi, 1995 y Noyelle *et al.*, 1995 en Europa). Las imágenes radar también fueron utilizadas para apoyar estudios ecológicos (Kasischke *et al.*, 1997) e integradas con éxito en modelos hidrológicos predictivos (Abednego, 1989; Puech, 1993).

En la Amazonía, la interpretación espacial de las inundaciones fue realizada a partir de los datos de radar pasivos (captador SMMR del satélite Nimbus 7), obtenidos entre 1979 y 1987 en todas las grandes llanuras de inundación de Sudamérica: Pantanal, Río Amazonas, Río Solimoes, Río Orinoco y Río Mamoré (Sippel *et al.*, 1998; Hamilton *et al.*, 1999). Además, estudios de detección de las inundaciones en el bosque fueron realizados en el área de Manaus a partir de datos de un radar experimental SIR-C/X-SAR, embarcado en la nave espacial norteamericana (Hess *et al.*, 1990, 1995; Wang *et al.*, 1994). Esos estudios han validado las posibilidades de identificación de las zonas inundadas en los bosques tropicales densos. Sin embargo, se necesitan datos polarimétricos de radar multi frecuencial que todavía no existen en los satélites.

En época de lluvias, existe en la región central del Río Mamoré una persistente cobertura nubosa y vastas zonas de difícil acceso. Por esta razón, la distribución espacio-temporal de las inundaciones fue

estudiada mediante la percepción remota radar. Sin embargo, para optimizar la cartografía de las inundaciones fueron utilizadas imágenes ópticas para identificar las principales unidades de vegetación natural, permanentes o temporales del paisaje. Dos tipos de imágenes fueron utilizadas (Fig. IV.2):

- Imágenes ópticas LANDSAT TM (185 x 185 km) en época seca, para identificar las grandes unidades naturales permanentes o temporales del paisaje (aguas, bosques de galería, sabanas, pantanos, entre otros).
- Imágenes radar SAR en banda C y de polarizaciones HH y VV, como ERS y RADARSAT (100 x 100 km) y RADARSAT (500 x 500 km), utilizadas para identificar las áreas afectadas por las inundaciones en todo tiempo (con la posibilidad de distinguir el agua de la vegetación, en caso de la capa vegetal baja). Para cartografiar la extensión de las inundaciones y clasificar los tipos de vegetación, se utilizaron métodos de colores compuestos de imágenes Landsat TM o de imágenes RADARSAT y LANDSAT-TM para destacar las diferencias entre las épocas seca, húmeda e inundada.

Para interpretar y calibrar las imágenes, simultáneamente a la toma de la imagen por el satélite, se realizaron observaciones de campo en diferentes puntos (georeferenciados por GPS) para destacar los límites de inundación y los tipos de vegetación para situarlos y reconocerlos posteriormente en las imágenes.

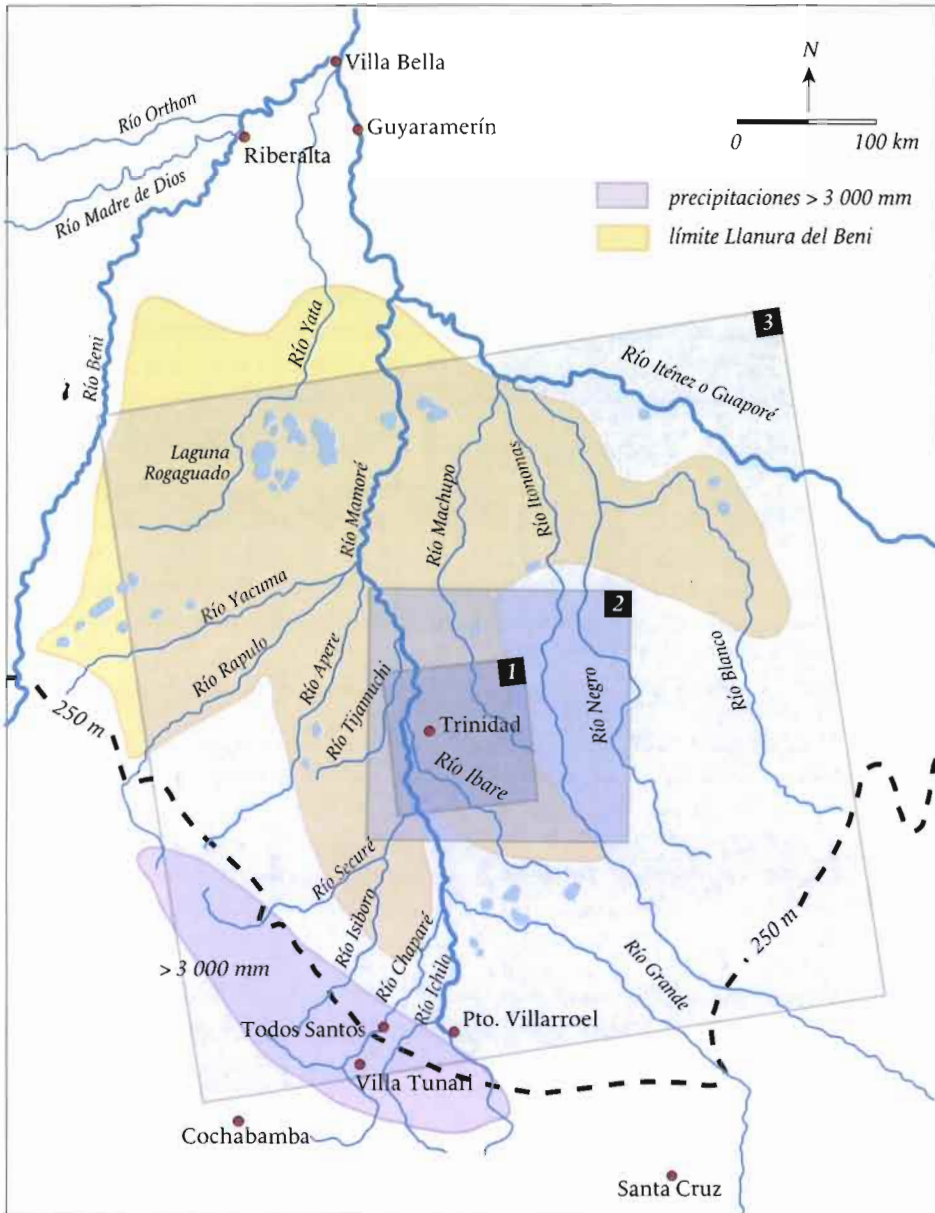


Figura IV.2 Mapa de la llanura del Beni. Los recuadros indican la cobertura de las imágenes satelitales utilizadas en el estudio de teledetección. 1. Imagen ERS y RADARSAT (100 x 100 km); 2. Imagen óptica LANDSAT TM (185 x 185 km); 3. Imagen RADARSAT (500 x 500 km).

◆ Hidrología clásica

La comprensión de los fenómenos propios de la dinámica de las inundaciones necesita un seguimiento de parámetros hidrológicos e hidro meteorológicos en varios puntos de la Cuenca del Río Mamoré. Los niveles de agua en los ríos fueron relevados en dos puntos de la cuenca alta (“entrada” del sistema): Río Grande (estación SENAMHI en Carmen) y Río Ichilo (estación SEMENA en Puerto Villarroel); en dos puntos en el Río Mamoré central: Río Mamoré (estación SEMENA en Puerto Varador), Río Ibare, cerca de Trinidad (estación SEMENA en Puerto Almacén); y en un punto de la cuenca baja (“salida” del sistema): Río Mamoré (estación SEMENA en Guayaramerín).

Además, los niveles de agua en la llanura de inundación fueron registrados desde fines de 1997 en una red de 12 reglas limnométricas, repartidas en toda la zona (red IRD-SEMENA). Los datos pluviométricos y meteorológicos fueron obtenidos mediante la red de estaciones meteorológicas AASANA y SENAMHI, distribuida en toda la cuenca amazónica boliviana.

La identificación de la superficie afectada por el agua y la distinción entre las áreas de almacenamiento y las de drenaje fue realizada a partir de un enfoque conjunto de las imágenes satelitales (teledetección radar) y de los niveles de agua, registrados en el área de la llanura de inundación.

Los datos satelitales (ópticos y de radar), meteorológicos (pluviometría, temperatura y evaporación) en la llanura y en el piedemonte andino, los niveles de agua y de los caudales entrando y saliendo de la llanura

por el Río Mamoré y los niveles de agua en varios puntos de la llanura forman un conjunto que permite entender el funcionamiento hidrológico de la llanura central del Río Mamoré.

RESULTADOS

Los diferentes tipos de inundaciones

El funcionamiento hidrológico de la llanura central de inundación depende del ciclo hidrometeorológico anual, afectando a la cuenca alta y baja del Río Mamoré. En la llanura del Río Mamoré central, diferentes tipos de inundación pueden ser distinguidos en base a su intensidad, su duración y en base a la conjugación de dos procesos principales (Fig. IV.3):

- Un proceso exógeno con la llegada de la onda de crecida del Río Mamoré (Q_c) y de sus afluentes río arriba (generada por las lluvias sobre la cordillera y el piedemonte de los Andes; P_a). Este proceso tiende a difuminar las aguas blancas en el sistema de lagunas y en los afluentes del Río Mamoré.
- Un proceso endógeno con el desborde de la capa freática de la llanura (alimentado por las precipitaciones locales; P_l). Este proceso se intensifica cuando el drenaje de las aguas negras hacia el lecho principal, a través de una red de drenaje secundaria es bloqueado por los niveles altos de las aguas en el Río Mamoré.

El análisis del hidrograma del Río Mamoré (nivel de agua registrado en Puerto Varador)

permite destacar los eventos de inundación exógenos, provenientes de una crecida de los niveles en el río (Fig. IV.4). Durante las inundaciones de 1992 y 1993, el Río Mamoré ha desbordado durante 40 días en 1992 (entre el 10 de marzo y el 18 de abril) con un máximo de 10.72 m el 17 de marzo (0.69 m por encima del nivel teórico del terreno natural, que es de 10.03 m) y durante 43 días en 1993 (entre el 18 de enero y el 1 de marzo) con un máximo el 26

de enero de 10.61 m (0.58 m por encima del nivel del terreno natural). Durante la inundación de 1997, el Río Mamoré ha desbordado durante 22 días (entre el 19 de febrero y el 12 de marzo) con un máximo el 1 de marzo de 10.29 m (0.26 m por encima del nivel del terreno natural), lo que corresponde a la mitad del tiempo de inundación de 1992 y de 1993 y en niveles de aguas, respectivamente 0.43 m y 0.32 m menos que los máximos de

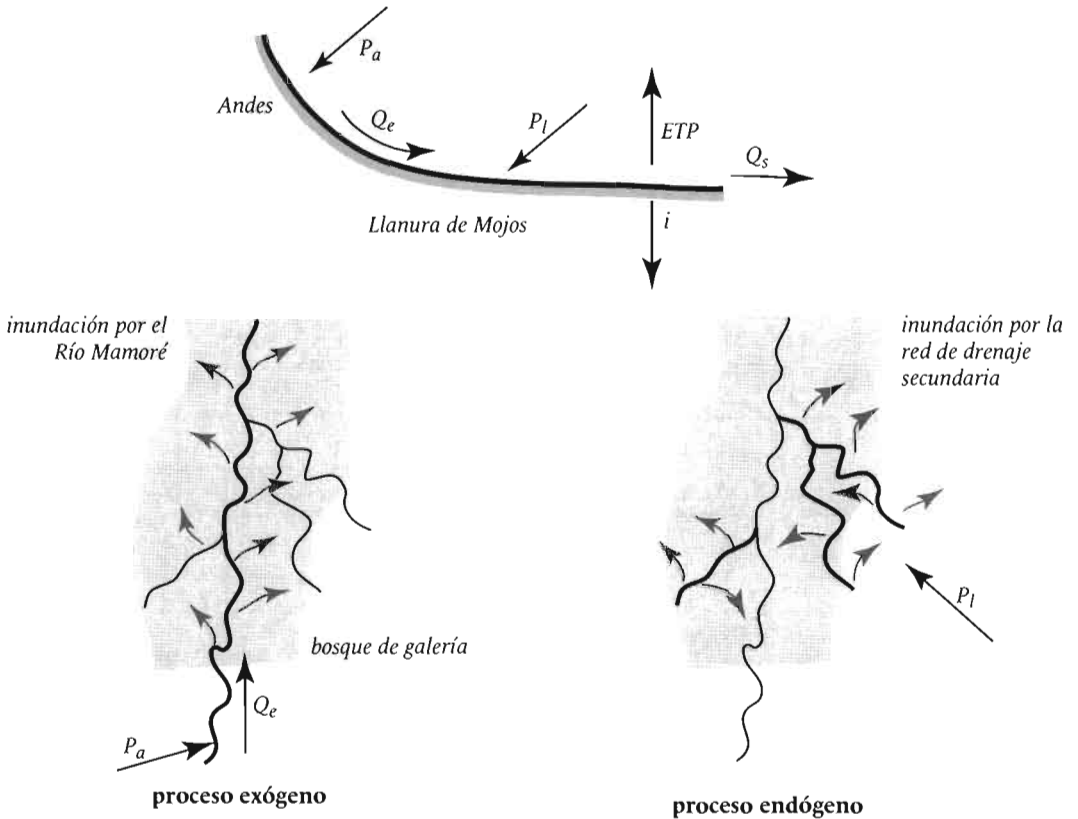


Figura IV.3 Esquema del funcionamiento hidrológico de la llanura central del Río Mamoré. P_a = precipitaciones andinas, Q_e = caudal que ingresa en la llanura, P_l = precipitaciones en la planicie, i = infiltraciones, ETP = evapo-transpiración y Q_s = caudal derivado de la llanura. El proceso exógeno corresponde al desborde de las aguas blancas procedentes de los Andes, drenadas por el Río Mamoré. El proceso endógeno corresponde al desborde de la capa freática y de los ríos secundarios, que drenan las aguas procedentes de la llanura.

1992 y 1993. Finalmente, vemos que en los años 1996, 1998 y 1999 no ocurrió ninguna inundación en Trinidad, proveniente del Río Mamoré. La ocurrencia de las inundaciones del Río Mamoré originadas por el aporte de las lluvias de los Andes parece variable.

El análisis del hidrograma del Río Ibare (nivel de agua registrado en Puerto Almacén) permite destacar los eventos de inundación endógenos, provenientes de una crecida del nivel de agua en la llanura (Fig. IV.5). En 1997, éste ha desbordado durante 39 días (entre el 17 de febrero y el 26 de marzo) con un máximo de 10.97 m el 2 de marzo (es decir, 0.23 m por encima del nivel del terreno natural, que es de

10.74 m). En 1998, se desbordó durante 21 días (entre el 18 de marzo y el 7 de abril) en un máximo de 10.89 m el 20 de marzo (0.15 m por encima del nivel del terreno natural). En 1996 y 1999 no ocurrió ninguna inundación del Puerto Almacén causado por el Río Ibare. Según los años, las inundaciones originadas en los ríos endógenos hacia la llanura de inundación (considerando su origen en las lluvias locales) parecen también ser variables.

En relación a estos procesos y dependiendo de la intensidad y localización de las lluvias, las inundaciones de esos últimos años pueden ser clasificadas en cuatro tipos:

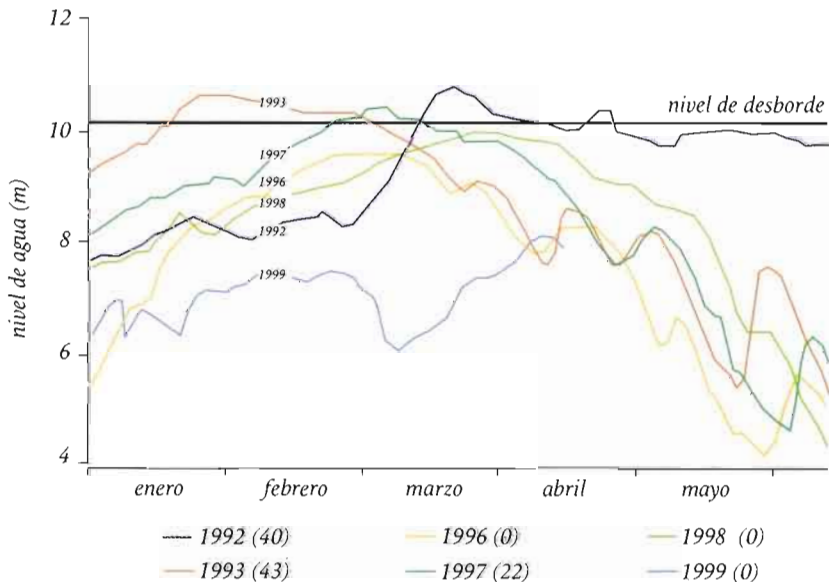


Figura IV.4 Limnogramas de las épocas de aguas altas (enero - mayo) y estadísticas de los desbordamientos del Río Mamoré en Puerto Varador (Trinidad) en 1992-1993 y de 1996-1999. Los números entre paréntesis indican días de desborde.

- Ausencia de inundación (1996 y 1999). Ningún desborde fue registrado y la llanura central no ha tenido la influencia de procesos exógenos ni endógenos.
- Inundación endógena (1998). La inundación fue alimentada principalmente por aguas drenadas en la llanura (proceso endógeno). La figura IV.6 presenta ejemplos de evolución del nivel de agua en dos estaciones situadas en la llanura de inundación. Cada estación está bajo la influencia de un río endógeno hacia la llanura: el Río Tijamuchi y el Río Ibare. El comportamiento observado es similar en ambas estaciones: una primera subida de los niveles después de precipitaciones locales y una segunda, debido a la llegada de las aguas negras, procedentes del desborde de ríos cercanos. Los máximos registrados en el año 1998 fueron de 84 cm en la escala cerca del Río Tijamuchi (registrando un máximo de 1.40 m en el año 1997) y de 80 cm cerca del Río Ibare (registrando un máximo de 1.50 m en el año 1992).
- Inundación exógena (1997). La inundación es causada por ambos procesos juntos, pero con una mayor influencia de las aguas procedentes del Río Mamoré. Presenta un poder - en amplitud y duración - de la mitad de cada una de las grandes inundaciones de 1992 y 1993.
- Inundación completa (1992 y 1993). El conjunto de un excedente sincronizado de lluvia en los Andes y en la llanura genera un desarrollo importante de ambos procesos.

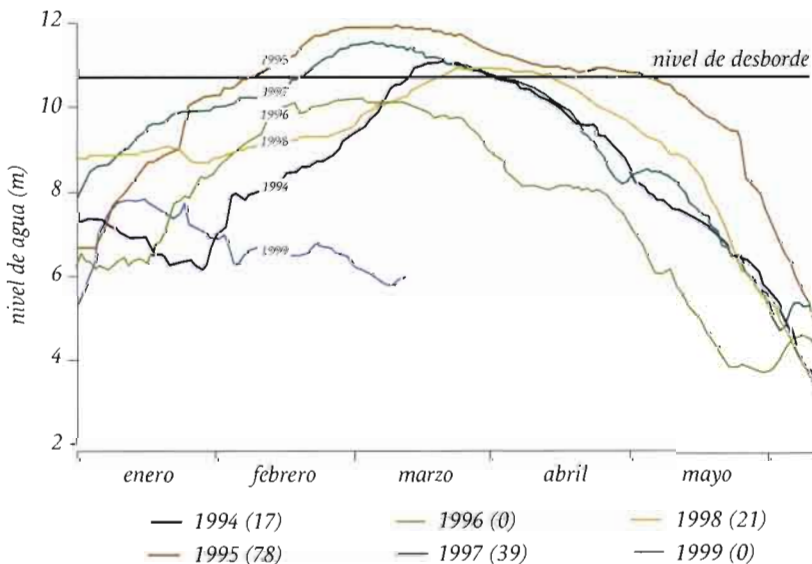


Figura IV.5 Limnogramas de las épocas de aguas altas (enero-mayo) y estadística de los desbordes del Río Ibare en Puerto Almacén (Trinidad) en 1992-1993 y de 1996 a 1999. Los números entre paréntesis indican días de desborde.

La inundación exógena bloquea al drenaje de las aguas de la inundación endógena y provoca una inundación de gran amplitud. Generalmente, el tiempo de evacuación de las aguas también aumenta, por lo tanto esas inundaciones tienen una duración más importante.

Cartografía de las grandes unidades de paisaje

La llanura de inundación se sitúa aproximadamente entre $12^{\circ}00'-17^{\circ}00'S$ / $62^{\circ}50'-67^{\circ}00'W$, incluyendo las cuencas de drenaje de los ríos Itenez, Mamoré y Beni. La región

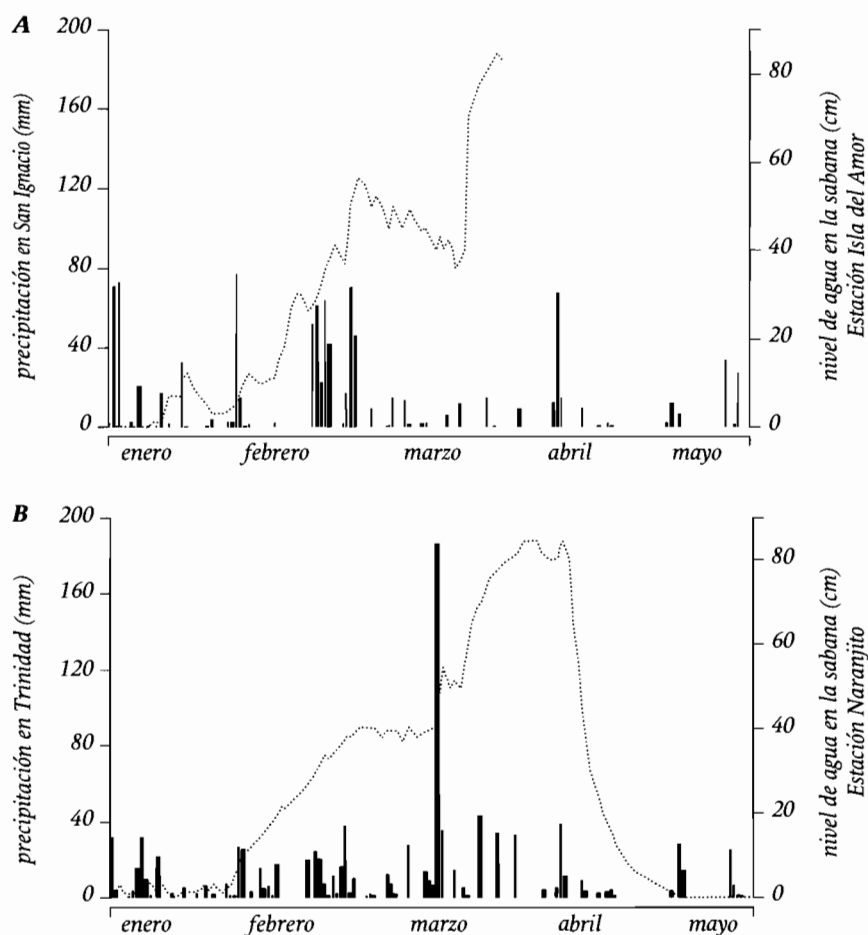


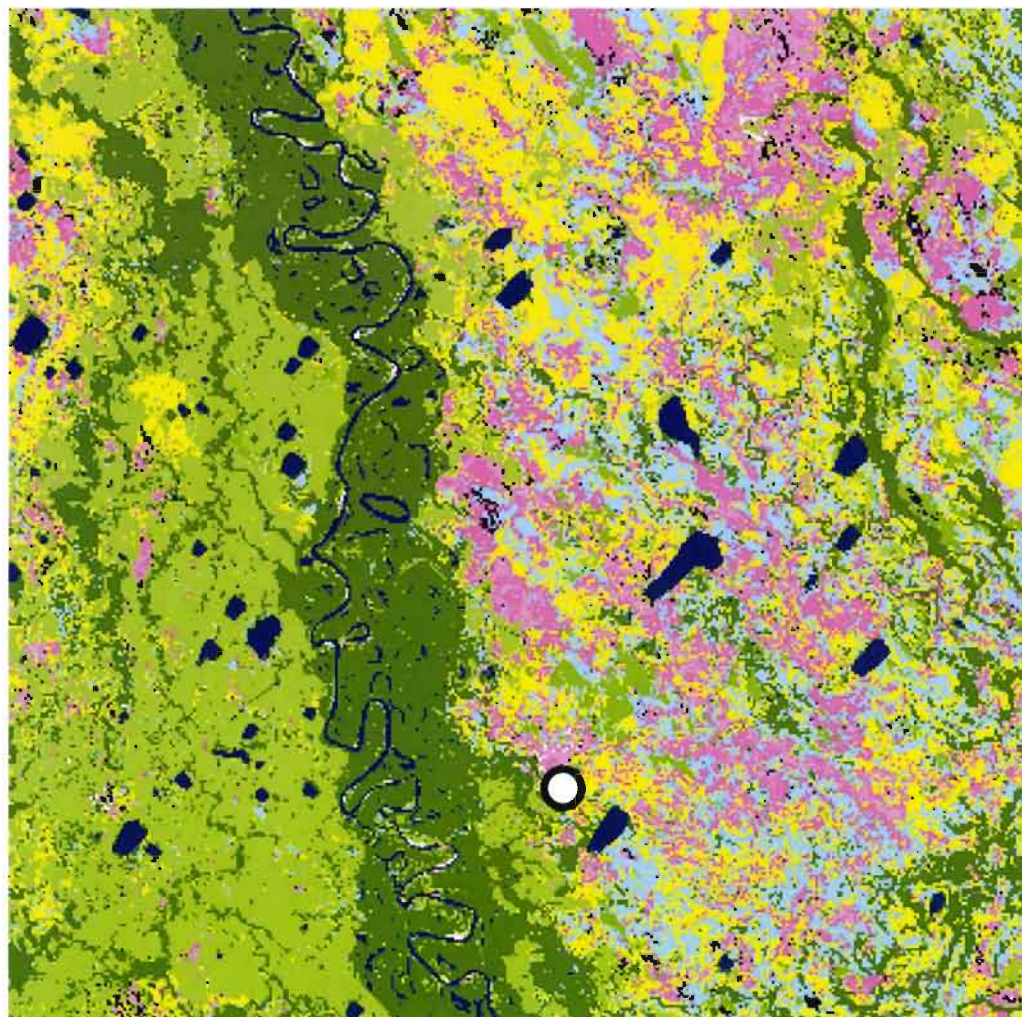
Figura IV.6 Evolución de las precipitaciones locales (barras negras) y de los niveles de agua de inundación en dos estaciones de la llanura del Beni (trazado punteado) durante la época de aguas altas de 1998. **A=** sabana bajo la influencia del Río Tijamuchi (estación Isla del Amor), **B=** sabana bajo la influencia del Río Ibare (estación Naranjito).

afectada por las inundaciones corresponde mayormente a un paisaje de sabana, limitado por bosques tropicales e incluyendo bosque de galería a lo largo de la mayoría de los ríos, así como islas de bosque en campos de terreno elevados en relación al resto de la sabana (Denevan, 1980). Siete principales formaciones vegetales son reconocidas (Denevan, 1980; Beck, 1984; Hanagarth, 1993) y pueden estar ligadas a la hidrología y a la geomorfología (Cap. VI): sabana drenada con inundación estacional, sabana inundada permanentemente (bajíos, pantanos o curiches), bosque de galería, bosque de llanura con inundación estacional, isla de bosque aluvial permanentemente inundado, isla de bosque con inundación estacional y campo de vegetación secundaria o antrópica.

La figura IV.7 presenta una composición de colores de la imagen Landsat TM del área de estudio (bandas TM 5, TM 4 y TM 7 respectivamente asociadas a los canales rojo, verde y azul), donde las siete principales unidades de vegetación pueden ser identificadas. En negro aparecen los cuerpos de agua como los ríos, las lagunas naturales o artificiales. El verde oscuro indica el bosque tropical, rodeando a las sabanas y el bosque de galería bordeando los ríos. Los tonos de verde claro y rosado representan a las sabanas (zonas húmedas), mientras que el verde claro identifica a los bajíos con plantas acuáticas altas (como los yomomos). El verde más oscuro representa a las sabanas arbustivas. Finalmente, en rosado claro aparecen las formaciones de sabanas con plantas más bajas (hacia los pastos) y con menos agua, cambiando al rosado más acentuado, cuando se mezclan en condiciones de semi-altura con algunas palmeras o árboles aislados (islas de bosque más denso en morado).

Dinámica de la inundación

Presentamos tres ejemplos de resultados, usando datos radar (radar con una sola fecha, con tres fechas y radar asociado con datos ópticos) que ilustran la capacidad de identificación de las extensiones de las áreas afectadas por las inundaciones (Badji & Dautrebande, 1995; Kux *et al.*, 1995). También abordamos con el enfoque multi-temporal (Lointier *et al.*, 1993; Desnos *et al.*, 1996) el aspecto de la dinámica de la inundación. La imagen radar ScanSAR Wide 2 del satélite RADARSAT del 19 de marzo de 1997 (500 x 500 km, con una resolución de 50 x 50 m) da una amplia vista de las extensiones de inundación al nivel regional (Fig. IV.8). En los 500 km² incluidos en esta imagen se puede ver toda la llanura del Beni con el Río Mamoré en el centro de la imagen, limitada en el sudoeste por los Andes (región de Cochabamba), en el NE por el Río Beni y en el NO por el Río Iténez. Los datos hidrológicos registrados en Puerto Varador indican que el día de la toma de la imagen (19 de marzo de 1997) corresponde a la extensión más amplia de la inundación en la región de Trinidad. Ese mismo día, los ríos Mamoré e Ibare presentaron un nivel de agua de 10.95 m y 9.81 m, respectivamente. La inundación afectó a una superficie de aproximadamente 35 000 km² entre Camiaco (arriba de Trinidad) y Puerto Siles, en una distancia de 250 km a lo largo del eje del Río Mamoré, incluyendo además las áreas de influencia de los ríos secundarios Ibare, Tijamuchi, Apere, Rapulo y Yacuma (Fig. IV.8). Se puede notar también que la mayor parte de la inundación se ubica en el lado izquierdo del Río Mamoré y corresponde a la zona de subducción en el pie de los Andes, donde se encuentran tierras bajas y una red fluvial desarrollada. Por el contrario, la ribera derecha corresponde a una zona sobrelevada, debido a la proximidad con



■ Indefinido	1.9	■ Sabana con arbustiva y arbórea	12.8
■ Mineral	0.3	■ Sabanas con palmeras	8.4
■ Agua	4.9	■ Sabana herbácea	5.0
■ Bosque	27.0	■ Pastos/pradera	22.2
■ Bosque secundario	4.0	■ Vegetación acuática	13.4

Figura IV.7 Distribución y cobertura (%) de siete formaciones vegetales principales en la llanura del Beni cerca de Trinidad (punto bordeado con negro) junto a unidades indefinidas, mineral y acuática, dibujada en base a una imagen Landsat TM (185 x 185 km), del 15 de agosto del 1997. Los porcentajes de superficie son presentados en la leyenda.

el Escudo Brasileño, donde ninguna inundación que haya sido originada del Río Iténez fue registrada en esa fecha.

Las relaciones entre las principales unidades de vegetación y el nivel de inundación en el área de estudio aparecen cuando se superpone la información de rugosidad y de humedad (en base a la imagen radar) con los datos de vegetación (procedentes de la imagen Landsat TM). Por ejemplo, el 5 de abril de 1997 (tres semanas después del desborde en Puerto

Varador) aparecían todavía húmedas las sabanas en el área afectada por las aguas del Río Mamoré y por los ríos endógenos Tijamuchi y Ibare (Fig. IV.9).

Un análisis multi-temporal realizado por la superposición de imágenes radar de diferentes fechas, permite poner en evidencia los cambios temporales entre unidades de vegetación de las sabanas y de aguas (Fig. IV.10). Cada fecha está asociada a un color, así los elementos que no cambian aparecen en blanco (por la

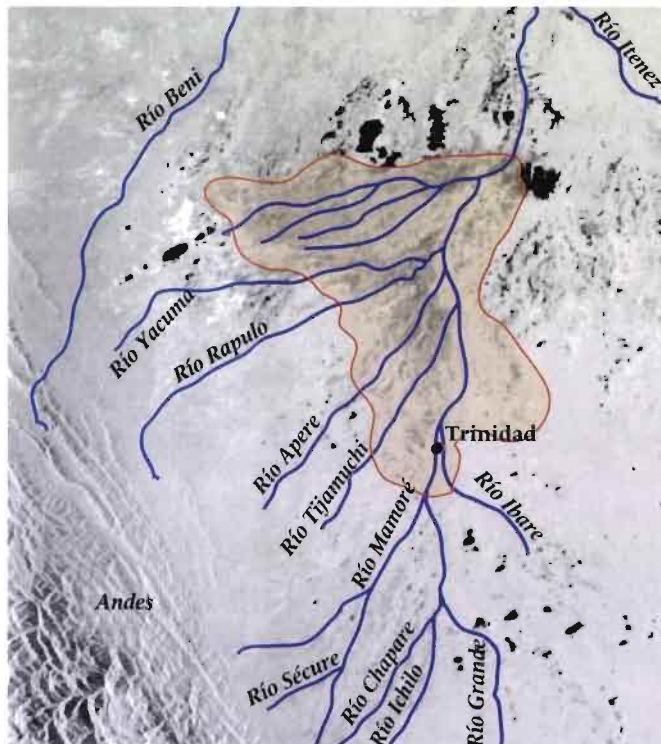


Figura IV.8 Imagen radar ScanSAR Wide 2 del satélite RADARSAT (500 x 500 km con una resolución de 50 x 50 m) del 19 de marzo de 1997, día de extensión máxima de inundación en ese año. Los 500 km² cubiertos por esta imagen corresponden al total de la llanura del Río Beni y dan una amplia cobertura de las extensiones de inundación a nivel regional (delineada en rojo) (Bourrel *et al.*, 1999).

superposición de los tres colores verde, rojo y azul), como es el caso de la ciudad de Trinidad. En negro aparecen los cuerpos de agua, como los ríos y las lagunas naturales o artificiales. Los tonos de gris indican los elementos que han cambiado poco en el tiempo, como el

bosque tropical, rodeando a las sabanas y el bosque de galería bordeando a los ríos. Los bosques de galería deberían aparecer en azul, pero se quedan en gris porque no se puede ver el agua por debajo de los árboles con el radar banda C. Los tonos que cambian de rojo a azul

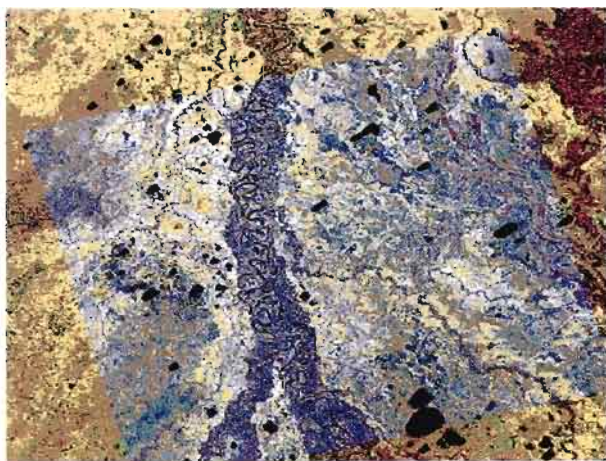


Figura IV.9 Superposición de una imagen LANDSAT TM y de una imagen RADARSAT del 5 de abril de 1997.

- cuerpos de agua (ríos y lagunas)
- sabanas
- bosque
- sabanas húmedas

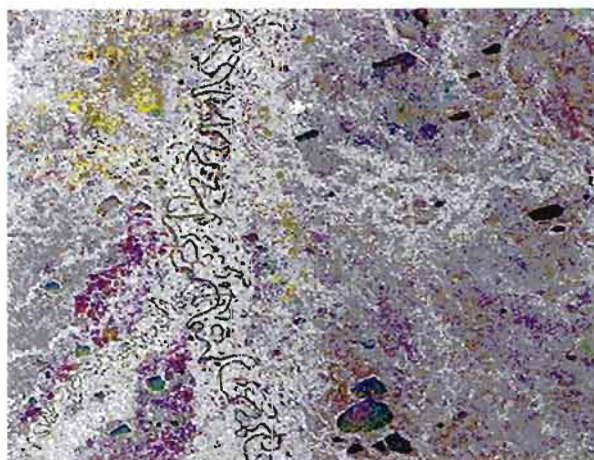


Figura IV.10 Superposición multi-temporal producida con datos radar del satélite ERS. La imagen del 10 de febrero de 1996 (época húmeda) fue asociada al canal verde. La imagen del 17 de noviembre de 1996 (fin de época seca) fue asociada al canal rojo y la del 6 de abril de 1997 (época de inundación) al canal azul.

- elementos que no han cambiado en las tres fechas
- cuerpos de agua (ríos y lagunas)
- elementos que han cambiado poco en las tres fechas (bosque)
- sabanas húmedas al final de época seca (noviembre)
- sabanas afectadas por la inundación el 5 de abril de 1997
- otras zonas húmedas afectadas por esta inundación

y morado, indican respectivamente a sabanas con aguas (zonas húmedas) a fines de la época seca (noviembre), a sabanas afectadas sólo por la inundación del 5 de abril de 1997 y a las zonas húmedas, afectadas por esta inundación.

Los resultados de identificación de los tipos de vegetación (imagen Landsat TM), de extensión de las aguas y generalmente del grado de humedad en épocas seca y de lluvias (imagen radar), así como del nivel de las aguas fueron asociados para destacar un perfil sintético y esquemático que permite visualizar el proceso de inundación en el Río Mamoré central y para relacionarlo con la geomorfología y topografía del terreno, como con las principales unidades de vegetación (Fig. IV.11).

CONCLUSIÓN

Los datos hidrológicos presentados sostienen la hipótesis que interpreta al fenómeno de inundación del Río Mamoré central como resultado de dos procesos: un proceso endógeno y otro exógeno. El proceso endógeno corresponde al desborde de las capas freáticas alimentadas por las precipitaciones locales. Cuando el nivel de las aguas blancas del Río Mamoré es alto, el drenaje de esas aguas locales es bloqueado, las capas freáticas suben y llenan la sabana de aguas de planicie con un nivel que puede alcanzar los dos metros. Por otro lado, el proceso exógeno es la crecida del nivel de agua en el Río Mamoré y en sus afluentes andinos. En este caso, las aguas

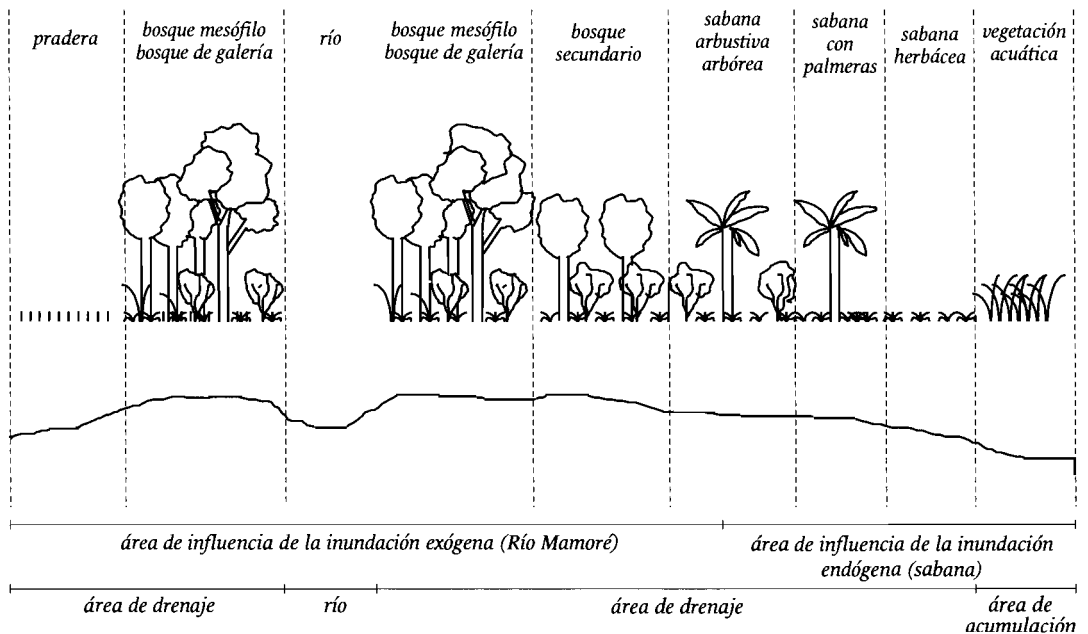


Figura IV.11 Perfil topográfico esquemático de la llanura de inundación del Río Mamoré central (región de Trinidad), representando a las relaciones entre la vegetación, hidrología y topografía.

proviene de los Andes y están cargadas de sedimentos arrastrados por la erosión en las montañas. Estos sedimentos se difunden y son captados en la llanura de inundación, provocando un complemento nutricional favorable para la productividad biológica (Junk *et al.*, 1989). Sin embargo, según el ciclo hidrometeorológico anual que afecta a la cuenca alta y baja del Río Mamoré y en particular según la intensidad relativa de las lluvias en los Andes y en la llanura, ambos procesos pueden desarrollarse de manera independiente o conjunta, generando una gran variabilidad en el funcionamiento hidrológico de la llanura central de inundación.

El enfoque por teledetección y especialmente la combinación de imágenes ópticas y de radar ha permitido iniciar el proceso de la identificación y cartografía de las zonas húmedas e inundadas de la Amazonía Boliviana, incluyendo a la vez información de vegetación y de humedad relativa en una visión de la dinámica temporal. El desarrollo y la continuación de estudios de esta naturaleza es imprescindible para describir el funcionamiento hidrológico. Es a partir de estos conocimientos que se logrará establecer de manera pertinente la cartografía de riesgos y modelos de previsión sobre la extensión de las inundaciones, para la protección de las actividades humanas, así como para la gestión de los recursos biológicos.

El estudio presentado fue realizado durante tres años relativamente secos, presentando eventos hidrológicos moderados, por lo cual las conclusiones pueden ser limitadas. Datos disponibles desde los años 1980 (Loubens *et al.*, 1992; este capítulo) muestran una diferencia significativa del número promedio de días de desborde que fue de 141 entre 1981 y 1987 (Loubens *et al.*, 1992) y de 18 entre 1992 y 1999. Estos resultados recalcan la importan-

cia y el interés por desarrollar estudios futuros que permitan explicar estas diferencias y detectar si son fenómenos cíclicos, influenciados por ejemplo por eventos climáticos globales (como Niño-Niña) o si por el contrario la temporada "seca" que se desarrolla desde los años 1990 pueda ser una consecuencia del calentamiento del planeta. Es necesario realizar un similar estudio al presentado aquí, pero considerando un tiempo mayor de observaciones, incluyendo la interpretación de 10 - 20 inundaciones con un amplio rango de intensidad y de duración, para establecer de manera confiable y pertinente las relaciones entre niveles de aguas en los ríos, niveles de aguas en la llanura y extensión de la inundación y para caracterizar las frecuencias de retorno de los eventos extremos.

BIBLIOGRAFÍA

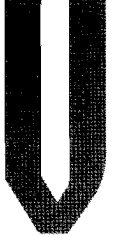
- Abasto Lara, N., R. Hoorelbecke, M.A. Roche & L. Rubin de Celis. 1985.** Alturas de agua y caudales, limnigramas e hidrogramas de la red hidrométrica PHICAB en la Cuenca Amazónica de Bolivia. Informe PHICAB, ORSTOM, La Paz, Bolivia. 70 p.
- Abednego, B.S. 1989.** Apports de la télédétection à la conception de modèles de simulation en hydrologie. Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne, Suisse, thèse n°806, 220 p.
- Aliaga, A. 1993.** Balance hídrico de Bolivia. *En:* Roche, M.A., J. Bourges, E. Salas y C. Diaz (eds). Seminario sobre el PHICAB. ORSTOM La Paz, Bolivia. 107-116.
- Badji, M. & S. Dautrebande. 1995.** Characterization of flood inundated areas and delineation of poor internal drainage soil using ERS 1 SAR imaging. Proceedings of the First ERS

- thematic working group on Flood Monitoring, June 1995, ESA/ESRIN, Frascati, Italia. (No numerado).
- Beck, S.G. 1984.** Comunidades vegetales de las sabanas inundadizas en el Noreste de Bolivia. *Phytocoenologia* 12: 321-350.
- Blyth, K., D.S. Biggin & R. Ragab. 1994.** ERS-1 SAR for monitoring soil moisture and river flooding. Proceedings Second ERS-1 Symposium - Space at the service of our environment. Hamburg, Germany, October 1993: 839-844.
- Bonanse, E. 1995.** Mapping of 1994 flood in piemonte region: an exemple of remote sensing and GIS application. Proceedings of the First ERS thematic working group on Flood Monitoring, June 1995, ESA/ ESRIN, Frascati, Italia. (No numerado).
- Bourges, J., J.L. Guyot, L.M. Carrasco, M.C. Barragan & J. Cortes. 1990.** Evolution spatio-temporelle des débits et des matières particulaires sur un bassin des Andes boliviennes: le rio Béni. *En: Hydrology in Mountainous Regions*. IAHS Publication, Lausanne, Suisse 193: 351-356.
- Bourges, J. & R. Hoorelbecke. 1995.** Variation du régime des écoulements dans le système Ando-Amazonien de Bolivie. *En: Le Barbe, L. & E. Servat (eds.). Régionalisation en hydrologie*. ORSTOM, Paris, France: 417-487.
- Bourrel, L., S. Moreau & L. Phillips. 1999.** Dinámica de las inundaciones en la Cuenca Amazónica Boliviana. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 6: 5-17.
- Calabresi, G. 1995.** Flood monitoring workshop report. Proceedings of the First ERS thematic Working Group on Flood Monitoring, June 1995, ESA/ ESRIN, Frascati, Italia. (No numerado).
- Corbin, D., J.-L. Guyot, H. Calle, & J. Quintilla. 1988.** Datos físico-químicos de los medios acuáticos de la zona del Mamoré central, región de Trinidad, Amazonía boliviana. IRD (Ex-ORSTOM), La Paz, Bolivia. 57 p.
- Denevan, W.M. 1980.** La geografía cultural aborígen de los Llanos de Mojos, Bolivia. Ed. Juventud, La Paz, Bolivia. 272 p.
- Desnos, Y.L., Th. Mayer & A.M. Sardar. 1996.** Multitemporal ERS-1 SAR images of the Brahmaputra flood plains in Northern Bangladesh. *Earth Observation Quarterly*, ESA 51: 6-10.
- Engman, E.T. 1990.** Progress in microwave remote sensing of soil moisture. *Canadian Journal of Remote Sensing* 16 (3): 6-14.
- Goulding, M. 1980.** The fishes and the forest. Explorations in Amazonian natural history. University of California Press, USA. 280 p.
- Goulding, M., M.L. Carvalho & E.G. Ferreira. 1988.** Rio Negro. Rich life in poor water. SPB Academic Publishing, The Hague, Holanda. 200 p.
- Guyot, J.L. 1993.** Hydrogéochimie des fleuves de l'Amazonie bolivienne. IRD, Collection Etudes et Thèses, Paris, France. 261 p.
- Guyot, J.L., D. Corbin, J. Quintilla & H. Calle. 1991.** Hydrochimie des lacs dans la région de Trinidad (Amazonie bolivienne), influence d'un fleuve andin: le Rio Mamoré. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 24(1): 3-12.
- Guyot, J.L., J.M. Jouanneau, J. Quintanilla & J.G. Wasson. 1993.** Les flux de matières dissoutes et particulaires exportées des Andes par le Rio Beni (Amazonie bolivienne). *Geodinamica Acta* 6(4): 233-241.

- Guyot, J.L., J.M. Jouanneau & J.G. Wasson. 1999.** Characterisation of river bed and suspended sediments in the Rio Madeira drainage basin (Bolivian Amazonia), en période de crue. *Journal of South American Earth Sciences* 12: 401-410.
- Hamilton, S.K., S.J. Sippel & J.M. Melack. 1999.** Determination of inundation patterns in the major floodplains of South America from passive microwave remote sensing. *Proceeding Hydrological and Geochemical Processes in Large-Scale Basins, Manaus, Brasil*, November 1999. (No numerado).
- Hanagarth, W. 1993.** Acerca de la geoecología de las sabanas del Beni en el Noreste de Bolivia. Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia. 186 p.
- Hess, L.L., J.M. Melack, S. Filoso & Y. Wang. 1995.** Delineation of inundated area and vegetation along the Amazon floodplain with the SIR-C Synthetic Aperture Radar. *IEEE transactions on geoscience and remote sensing* 33(4): 896-903.
- Hess, L.L., J.M. Melack & D.S. Simonett. 1990.** Radar detection of flooding beneath the forest canopy: a review. *International Journal of Remote Sensing* 11(7): 1313-1325.
- Junk, W.J. 1997.** The Central Amazon floodplains. Ecology of pulsing system. *Ecological Studies* 126, Springer, Berlin, Germany. 493 p.
- Junk, W.J., P.B. Bayley & R.E. Sparks. 1989.** The flood pulse concept in river floodplain systems. *En: Dodge, D.P. (ed.) International Large River Symposium*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 106: 110-127.
- Kasischke, E.S., J.M. Melack & M.C. Dobson. 1997.** The use of imaging radars for ecological applications: a review. *Remote Sensing of Environment* 59: 141-156.
- Krohn, M.D., N.M. Milton & D.B. Segal. 1983.** Seasat synthetic aperture radar (SAR) response to lowland vegetation types in eastern Maryland and Virginia. *Journal of Geophysical Research* 88 (C3): 1937-1952.
- Kux, H.J.H., E.J. Ahern & R.W. Pietsch. 1995.** Evaluation of radar remote sensing for natural resource management in the tropical rainforests of Acre State, Brazil. *Canadian Journal of Remote Sensing* 21(4): 430-440.
- Lointier, M., J.P. Rudant, D. Sabatier & M.T. Prost. 1993.** Contribution of ERS-1 SAR data to hydrologic approach in tropical area: example in French Guiana. *Proceedings Second ERS-1 Symposium, Hamburg, Germany*. Oct. 1993.
- Loubens G., L. Lauzanne & B. Le Guennec. 1992.** Les milieux aquatiques de la région de Trinidad (Beni, Amazonie bolivienne). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 25: 3-21.
- Low Mc Connell, R.H. 1987.** Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 382 p.
- Lowry, R.T., Y.N. Mudry & E.J. Langham. 1979.** A preliminary analysis of SAR mapping of the Manitoba Flood, Satellite hydrology. *Proceedings of the fifth Annual William T. Pecora Memorial Symposium on Remote Sensing*, May 1979, Sioux Falls, South Dakota, USA. (No numerado).
- Noyelle, J., S. Delmeire & L. Marinelli. 1995.** Identification of flooded areas in the Rhône and Var river, France, using ERS-1 data. *Proceedings of the First ERS thematic Working Group on Flood Monitoring*, June 1995, ESA/ESRIN, Frascati, Italia. (No numerado).
- Pichugin, A.P. 1989.** Radar observation of river floods from the KOSMOS-1500 satellite. *Soviet Journal of Remote Sensing* 5(5): 890-901.

- Puech, C., 1993.** Détermination des états de surface par télédétection pour caractériser les écoulements des petits bassins versants. Thèse Université Joseph Fourier, Grenoble, France. 214 p.
- Roche, M.A., J. Bourges, E. Salas & C. Diaz. 1993.** Actes du séminaire sur le programme PHICAB. CONAPHI-IRD-IHH-SENAMHI, La Paz, Bolivia, novembre 1992.
- Roche, M.A., C. Fernandez, A. Apoteker, N. Abasto, H. Calle, M. Toledé, J.P. Cordier & C. Pointillart. 1986.** Reconnaissance hydrochimique et première évaluation des exportations hydriques et salines des fleuves de l'Amazonie bolivienne. Informe PHICAB, IRD (Ex-ORSTOM), La Paz, Bolivia. 257 p.
- Roche, M.A. & C.F. Fernandez. 1988.** Water resources, salinity and salt yields of rivers in the Bolivian Amazon. *Journal of Hydrology* 101: 305-331.
- Ronchail, J. 1985.** Situations météorologiques et variations climatologiques en Bolivie (situations météorologiques, analyse des séries climatiques, inventaires de saisons exceptionnelles). Informe PHICAB, IRD (Ex-ORSTOM), La Paz, Bolivia. 64 p.
- Salo, J., R. Kalliola, I. Häkkinen, Y. Mäkinen P., Niemalä, M. Puhakka & P.D. Coley. 1986.** River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322: 254-258.
- Sioli, H. 1984.** The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river courses and river types. *En: Sioli, H. (ed). The Amazon.* Dr. Junk, W. Dordrecht, Germany: 127-165.
- Sippel, S.J., S.K. Hamilton, J.M. Melack & E.M.M. Novo. 1998.** Passive microwave observations of inundation area and the area/stage relation in the Amazon river floodplain. *International Journal of Remote Sensing* 19(16): 3055-3074.
- Ulaby, F.T. 1974.** Radar measurement of soil moisture content. *IEEE Transactions Antennas Propagation* 22(2): 257-265.
- Wang, Y., L.L. Hess, S. Filoso & J.M. Melack. 1994.** Canopy penetration studies: modeled radar backscatter from Amazon floodplain forests at C-, L-, and P-band. *IEEE Transactions on Geosciences and Remote Sensing*: 1060-1062.

CAPÍTULO

A large, stylized number '5' composed of a grid of small black squares, positioned to the right of the word 'CAPÍTULO'.

Diversidad de hábitats acuáticos

CARLA IBAÑEZ & MARC POUILLY

INTRODUCCIÓN

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

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

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

LOS HÁBITATS ACUÁTICOS DE LA REGIÓN DEL RÍO MAMORÉ CENTRAL

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

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

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

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

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

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

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

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

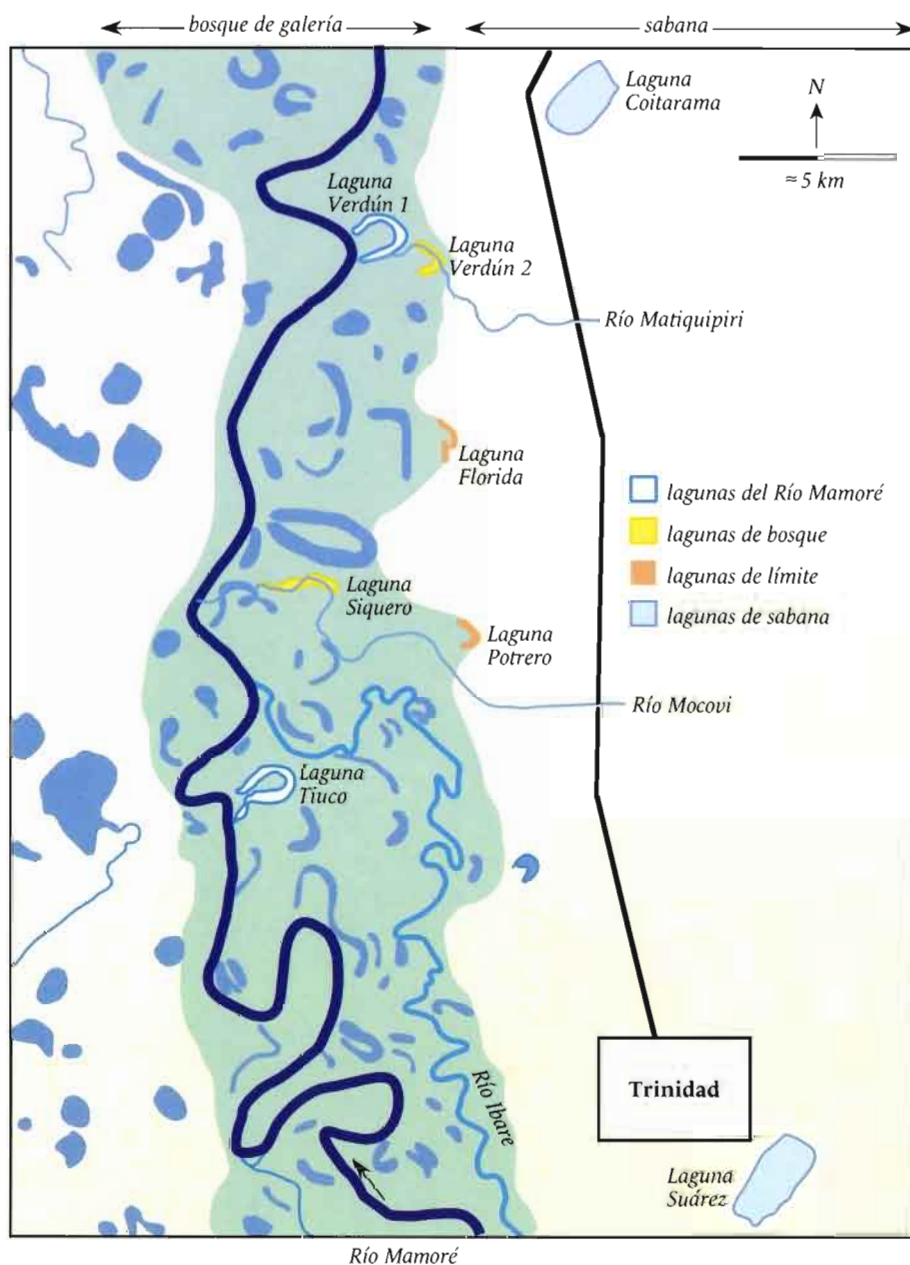


Figura V.1 Llanura de inundación del Río Mámoré central en la zona de Trinidad. Localización de las ocho lagunas estudiadas. Mapas realizados a partir de una imagen satelital ERS.

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

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

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

CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS DE LAS AGUAS

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

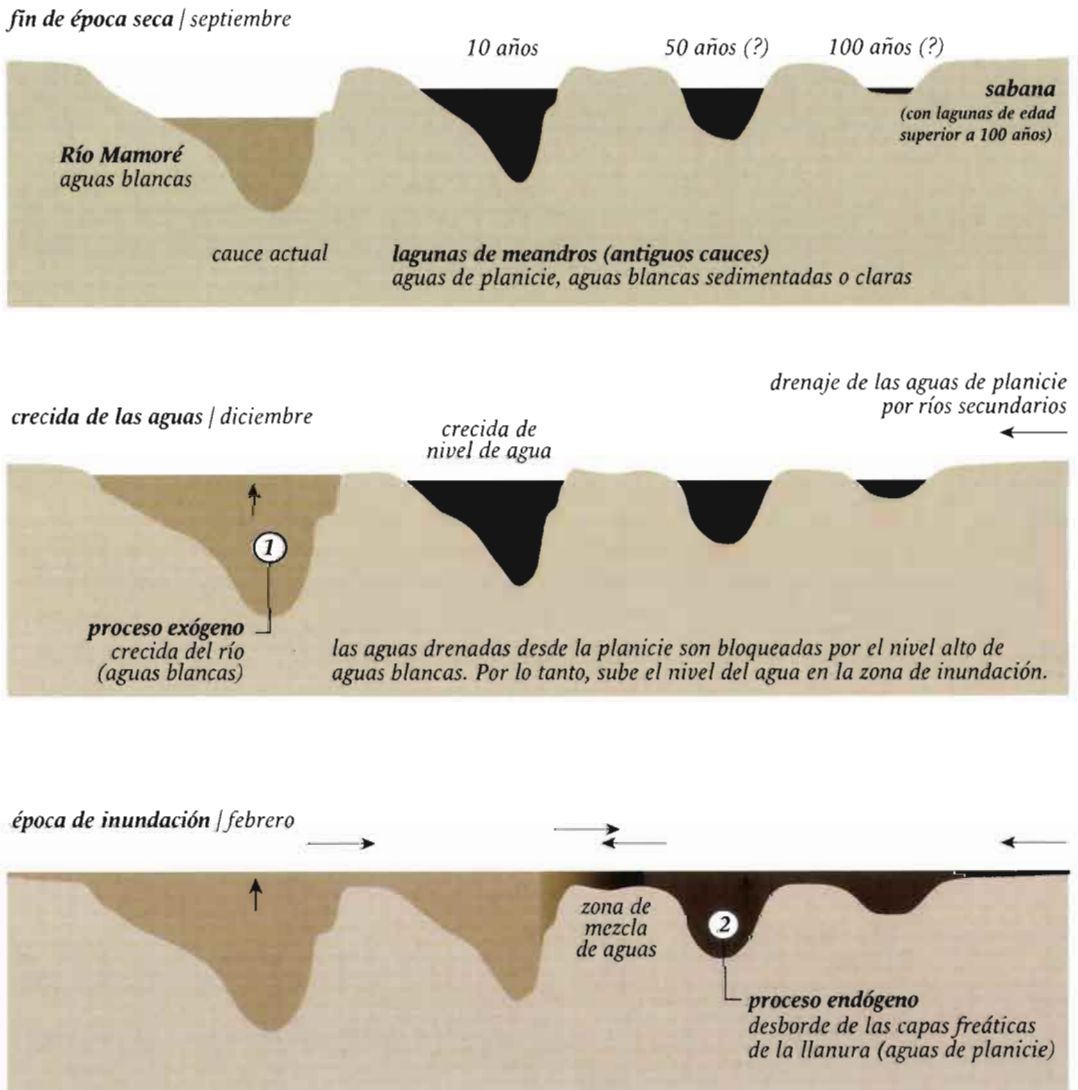


Figura V.2 Representación esquemática de la dinámica de inundación en la llanura central del Río Mamoré (según la descripción de Bourrel *et al.*, 1999). La importancia del proceso exógeno depende de la cantidad de lluvia en las cuencas altas de los Andes. El proceso endógeno depende de la cantidad de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

MÉTODOS

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

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

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

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

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

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

RESULTADOS

Variaciones temporales

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

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

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

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

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

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

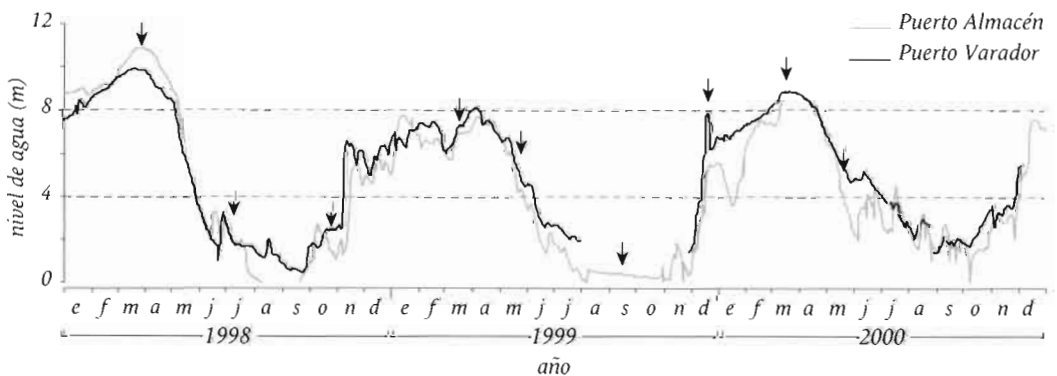


Figura V.3 Niveles diarios de aguas del Río Ibare en Puerto Almacén y del Río Mamoré en Puerto Varador durante 1998, 1999 y 2000. Las flechas indican las épocas de muestreo, clasificadas en época de aguas altas y de aguas bajas:

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

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

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

CAPÍTULO V • DIVERSIDAD DE HÁBITATS ACUÁTICOS

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

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

SS= Sólidos Suspendedos

SD= Sólidos Disueltos

OD= Oxígeno Disuelto

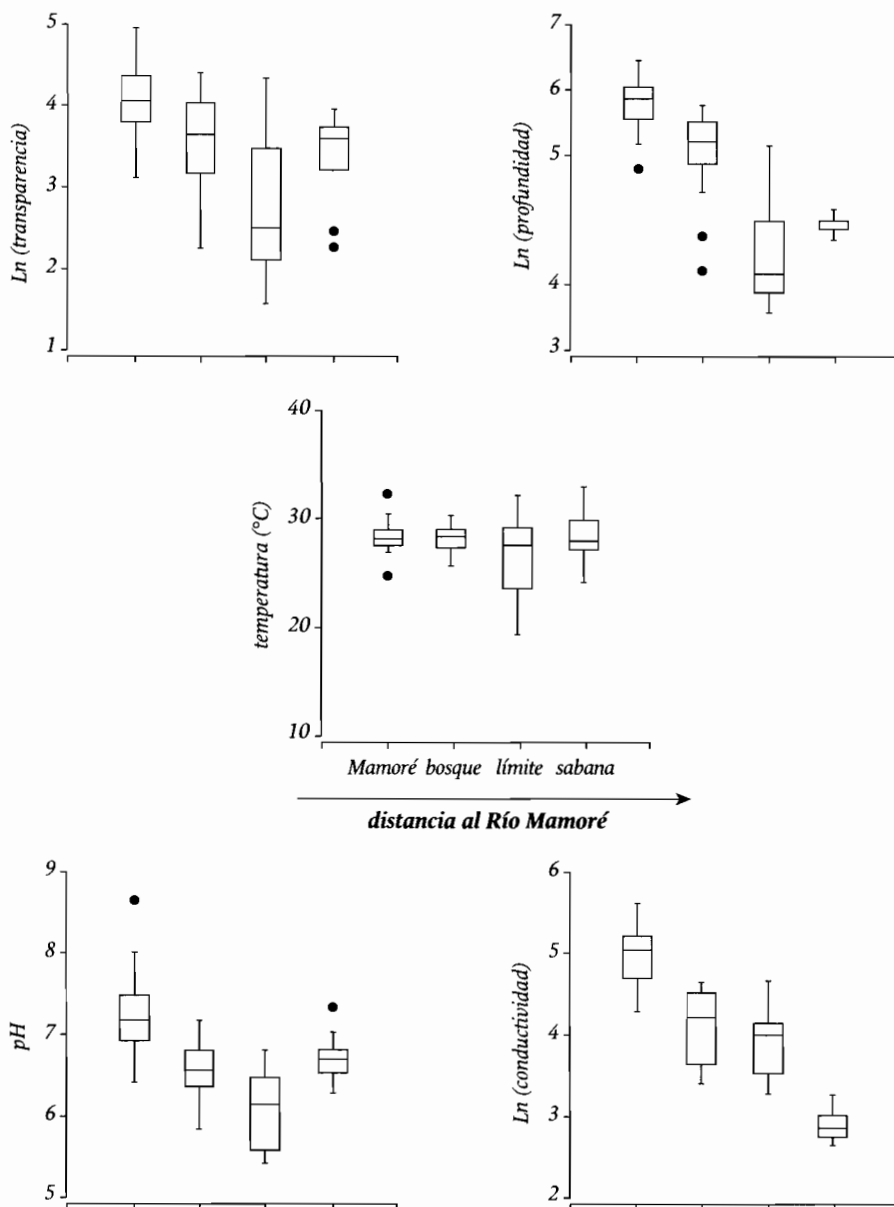


Figura V.4 Diagrama de caja que indica el rango de valores de cinco variables internas en cuatro tipos de lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré central. Los tipos de lagunas son ordenados según su distancia al Río Mamoré. Los límites superiores e inferiores de las cajas indican respectivamente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

Caracterización físico-química de las lagunas

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

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

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

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

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

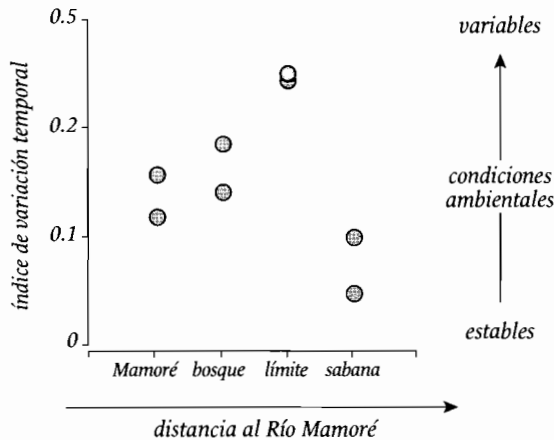


Figura V.5 Índice de variación temporal de las condiciones ambientales en ocho lagunas, representando cuatro tipos de hábitat en la llanura de inundación del Río Mamoré central. Los tipos de lagunas son ordenados según su distancia al Río Mamoré. El índice corresponde al promedio de los coeficientes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

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

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

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

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

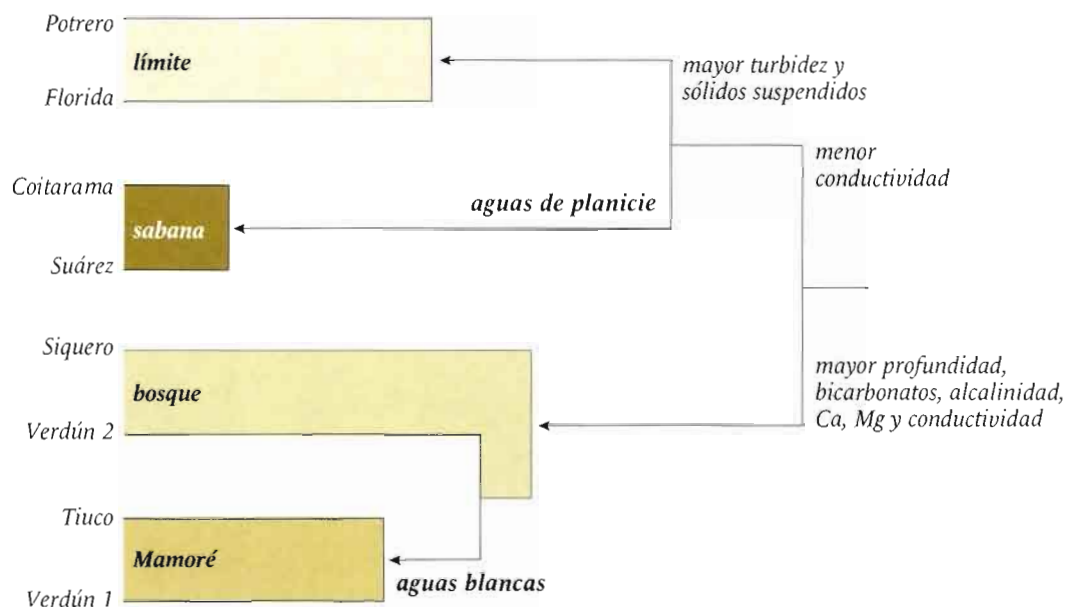


Figura V.6 Clasificación jerárquica de las características limnológicas de ocho lagunas en la planicie de inundación del Río Mamoré. Las lagunas de límite y del bosque presentan características intermedias entre las aguas blancas (las lagunas del Río Mamoré) y de planicie (lagunas de sabana).

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

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

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

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

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

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

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

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

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

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

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

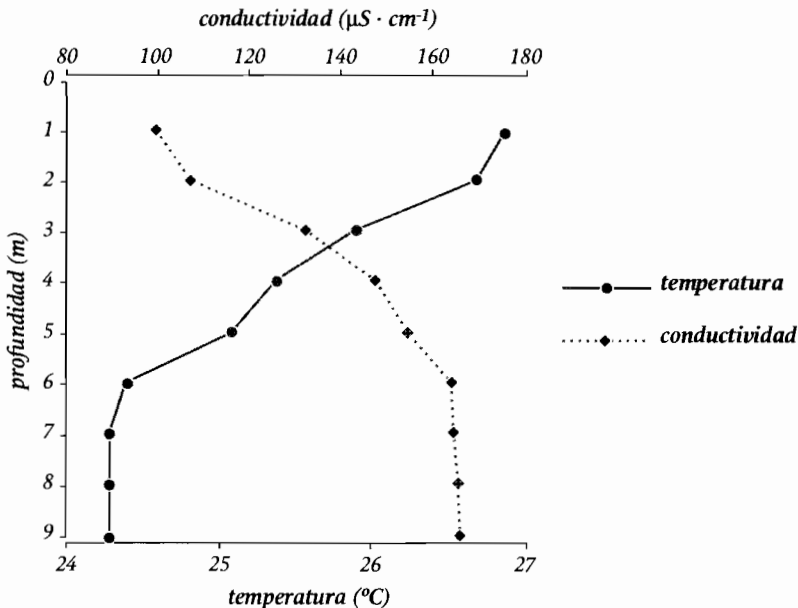


Figura V.7 Perfil de temperatura y conductividad en la estación 2 de la Laguna Verdun I (9 m de profundidad) para la época de aguas bajas (octubre 1998).

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

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

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

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

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

BIBLIOGRAFÍA

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

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

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

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

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

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

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

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

Parte II

DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE LA VEGETACIÓN





Plántula creciendo en el sedimento fino de la llanura de inundación del Río Mamoré, época seca. | *Marc Pouilly*

CAPÍTULO
VI

Unidades mayores de vegetación de las sabanas

MARIA RENÉE ORELLANA, STEPHAN G. BECK & LUC BOURREL

INTRODUCCIÓN

En la llanura de influencia del Río Mamoré, los eventos de inundación pueden darse por procesos exógenos y/o endógenos (Bourrel *et al.*, 1999; Cap. IV). Los procesos exógenos causan inundaciones por el aporte de afluentes andinos, cuyas aguas recolectan y transportan importante cantidad de sedimentos, que finalmente se mezclan en la cuenca del Río Mamoré. Consecuentemente, el cauce del río se incrementa y se produce la crecida de aguas, que inundan las regiones aledañas. Cuando esto ocurre, la inundación provee a la llanura de aguas con altos valores de conductividad y nutrientes (Corbin *et al.*, 1988; Loubens *et al.*, 1992; Cap. IV). En cambio cuando la inundación es causada por procesos endógenos, es decir por lluvias locales, el aporte de aguas a la llanura es de baja conductividad y pobre en nutrientes.

Estas condiciones físico-químicas en un microrelieve dado, originan una variedad de hábitat, que permite el desarrollo de comunidades vegetales específicas y distintas a las existentes antes de la inundación. Sin embargo, el ciclo hidrometeorológico no rige solamente la variación de las características físico-químicas del agua, sino también las variaciones del nivel de agua que ocasionan cambios cíclicos, afectando a la estructura de la vegetación, es decir a su composición florística, cobertura y distribución (Haase, 1990^a; Navarro & Gutierrez, 1995; Gutierrez, 1996). Estas condiciones hacen que las llanuras de inundación sean sistemas altamente dinámicos con una vegetación heterogénea y cambiante, controlada por la dinámica hidrológica del río (Encarnación, 1985; Kalliola & Puhakka, 1993).

En lo que respecta al estudio de la vegetación sobre la región central del Río Mamoré, existen pocos estudios, siendo los principales los de Navarro & Gutierrez (1995), Maldonado (2001), Orellana (2001), Sanjinés (2002) y Navarro (2002). Este capítulo se basa en el estudio de Orellana (2001), quien aportó con datos florísticos y fitosociológicos a la evaluación de la estructura de grandes unidades de vegetación en las sabanas de la llanura central de inundación del Río Mamoré.

ZONA DE ESTUDIO

El estudio se desarrolló durante los años 1999 y 2000, en el noreste del Departamento Beni, en una superficie de 185 x 185 km, que corresponde a la amplitud de banda de la imagen satelital Landsat TM-1997, incluyendo la ciudad de Trinidad y las localidades de San Javier, San Pedro, Loreto y Fátima. Se trabajó entre las latitudes 14°30'S - 15°30'S y longitudes 64°30'O - 65°30'O, en un área que alberga a extensas sabanas, humedales y bosques (Ver Fig. IV.2, Cap. IV).

MÉTODOS

♦ Selección de los sitios de muestreo

Mediante la interpretación de la imagen satelital Landsat TM-1997 de la zona de influencia del Río Mamoré susceptible a inundación, se elaboró un mapa preliminar de la vegetación (Fig. VI.1) con el fin de delimitar la distribución de las principales

formaciones vegetales y localizar zonas de interés particular, en función a su accesibilidad y representatividad.

♦ Métodos para el levantamiento y la clasificación de la vegetación

La estructura de la vegetación se basa en las unidades vegetales que, a su vez, son descritas de acuerdo a la diversidad y forma de vida de las especies presentes, así como por su homogeneidad en la distribución espacial. Uno de los métodos útiles para el análisis de la estructura de la vegetación es el estudio fitosociológico que determina unidades o asociaciones agrupadas en un rango jerárquico y que considera características ambientales y ecológicas. Se aplicó el método de Ellenberg (1956) y Braun-Blanquet (1979) para clasificar la vegetación. En promedio se realizaron diez levantamientos fitosociológicos por formación vegetal (según Roig, 1973), con tamaños variables de superficie, dependiendo de la comunidad a estudiar según el concepto de área mínima

de Braun-Blanquet (1979). Se registraron todas las especies presentes en una comunidad y se obtuvieron especímenes de herbario para las especies no conocidas, que fueron posteriormente depositados en el Herbario Nacional de Bolivia (LPB) en La Paz. El grado de presencia de cada especie fue estimado por apreciación visual, en base a una escala (Cuadro VI.1), que combina la abundancia (número de individuos) y la dominancia (cobertura).

Paralelamente, se realizaron mediciones hidrológicas en cada unidad vegetal censada, registrando la profundidad o nivel de agua con reglas limnimétricas. La influencia de los ríos cercanos fue determinada mediante la interpretación de cartas topográficas de la zona y encuestas a los pobladores de la comunidad. La calidad del agua fue estimada mediante la clasificación del tipo de agua (Salati *et al.*, 1983; Sioli, 1984) y por mediciones del pH y de la conductividad ($\mu S \cdot cm^{-1}$).

Cuadro VI.1 Escala de los valores de estimación de la abundancia-dominancia de las especies, según Reichelt & Wilmanns (1973).

Abundancia Número de individuos	Cobertura ----- % -----	Índice
No determinante	75 - 100	5
No determinante	50 - 74	4
No determinante	25 - 49	3
> 50	15 - 24	2b
> 50	5 - 14	2a
6 - 50	1 - 4	1
1 - 5	< 1	+
1	< 1	r

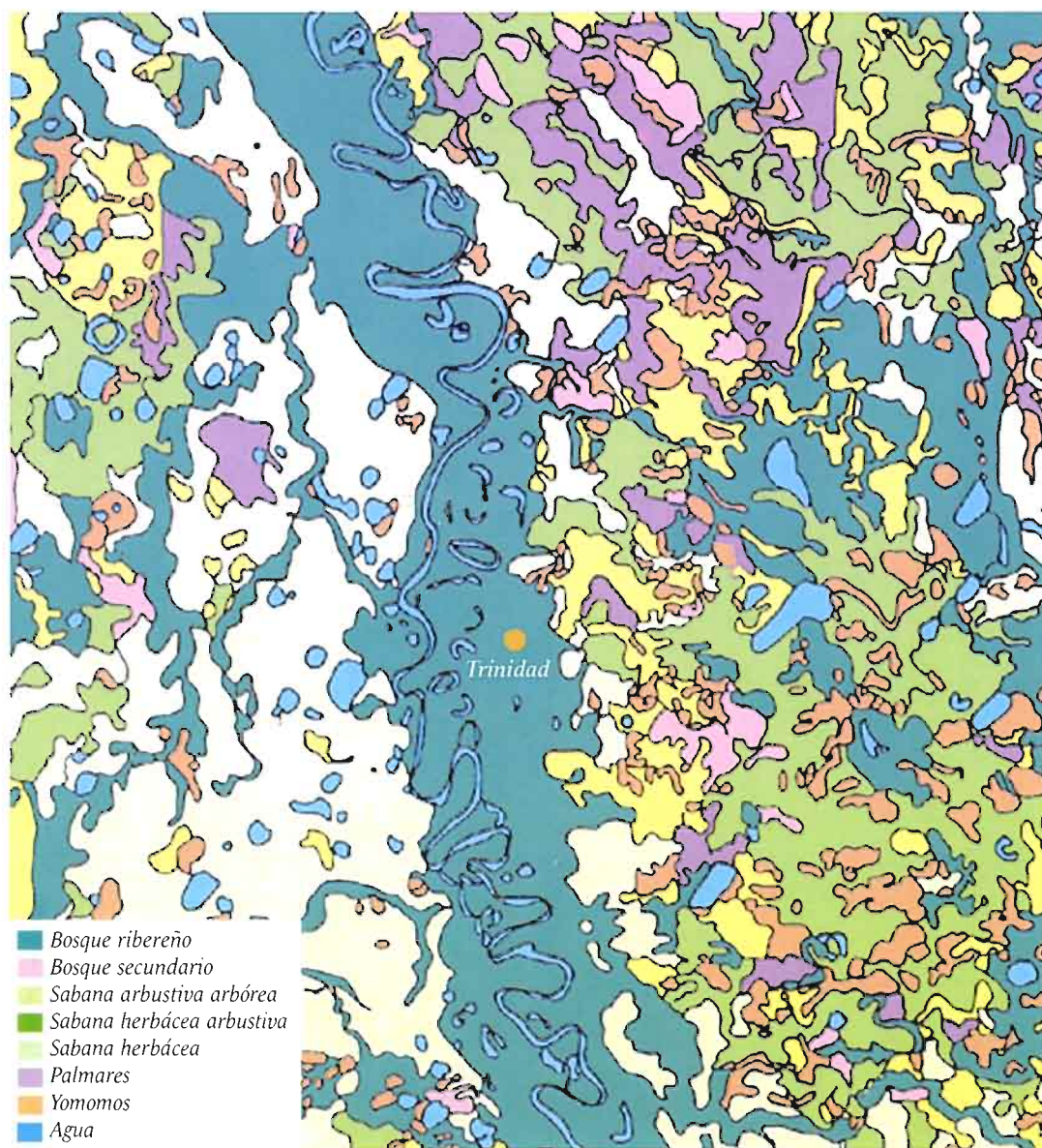


Figura VI. 1. Mapa preliminar de las principales unidades de vegetación en la zona de estudio, en base a la imagen satelital Landsat TM 1997. Se realizaron levantamientos en: yomomos de *Cyperus giganteus* y *Thalia geniculata*, palmares de *Copernicia alba*, sabanas herbáceas (pastizales de bajo), sabanas herbáceas arbustivas (pastizales de *Panicum mertensii*), sabanas arbustivas arbóreas (pastizales de *Paspalum fasciculatum*) y bosque secundario (remanentes de islas de bosque). Ver el texto para una descripción de estas unidades.

♦ Análisis de datos

Los levantamientos se ordenaron en tablas según las semejanzas geomorfológicas y florísticas, siguiendo un gradiente de humedad determinado a partir de los datos hidrológicos. Una tabla fitosociológica contiene las comunidades de vegetación registradas para la zona de estudio, agrupadas y enmarcadas. Estas unidades fitosociológicas deben ser consideradas como unidades florísticamente definidas, aunque sin un rango en el sentido sinsistemático.

Posteriormente y para corroborar estadísticamente el ordenamiento de los levantamientos, se aplicó un análisis de correspondencia canónica (CCA) mediante el software de análisis multivariable ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1995, 1997).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis florístico

Durante el período del 9 de marzo de 1999 al 4 de marzo de 2000 y en diferentes épocas, se

realizaron tres salidas de trabajo de campo en que se colectaron 927 especímenes, cuya determinación sinóptica se encuentra en el cuadro VI.2. La familia con mayor representatividad por el número de géneros y especies, es Poaceae (24 géneros y 53 especies), seguida por Fabaceae (20 géneros y 35 especies), Cyperaceae (10 géneros y 30 especies) y Asteraceae (12 géneros y 20 especies). Las tres primeras familias han sido consideradas como las mejor representadas, tanto en las lagunas del Río Mamoré (Sanjinés, 2002), como en la llanura de inundación del Río Amazonas (Junk & Piedade, 1993).

Entre los nuevos registros para la llanura de inundación del Río Mamoré, corroborados por especialistas, se deben mencionar a *Capersonia zaponzeta* (Euphorbiaceae), *Albizia inundata* (Fabaceae-Mimosoideae), *Rhynchospora corymbosa* var. *chacoensis* (Cyperaceae), *Hybanthus attenuatus* (Violaceae) y *Lasiacis divaricata* (Poaceae). La lista total de las especies coleccionadas junto a las de las orillas del Río Mamoré y de sus lagunas se encuentra en el Anexo II.1 (Cap. II).

Cuadro VI.2 Sinopsis taxonómica de los especímenes colectados.

Nivel taxonómico	Número
Familia	73
Género	224
Especie	340
Indeterminadas	9
Nuevos registros para la llanura de inundación del Río Mamoré	11

Tipología de las unidades mayores de vegetación de las sabanas

Sobre la base de 73 levantamientos, el análisis fitosociológico permite diferenciar siete unidades mayores de vegetación. La ilustración de estas formaciones se presenta en un perfil que obedece a un gradiente de humedad decreciente (Fig. VI. 2), donde la escala de relieve fue incrementada con el fin de enfatizar los cambios.

Las unidades de vegetación reflejan a grupos extensos, relativamente homogéneos que en numerosos levantamientos sobrepasan el concepto de la “comunidad vegetal” en el sentido del código de nomenclatura sinsistemática (Barkman *et al.*, 1986). A continuación, se describen estas unidades, desde los hábitats más húmedos hasta las alturas ocasionalmente inundables.

No fueron consideradas comunidades flotantes ni las de los bosques, debido a su reducida extensión en el área de estudio. Sin embargo, son descritas en detalle en el capítulo VIII.

◆ Yomomo de *Cyperus giganteus* (junquillo)

“Yomomo” es una expresión regional beniana, comúnmente aplicada a la vegetación palustre casi impenetrable, compuesta por junquillares y patujusales. Los yomomos de *Cyperus giganteus* (Cyperaceae) son unidades vegetales típicas de pantanos, condicionadas por la presencia de agua durante casi todo el año. Se desarrollan en aguas estancadas, pobres en nutrientes y levemente ácidas y con una conductividad entre 20 - 28 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$. Estas aguas pobres en nutrientes generalmente procedentes de lluvias locales, se acumulan en depresiones mal drenadas de la llanura aluvial del Río Mamoré. En época húmeda, el nivel del agua puede superar los 70 cm; mientras que en la época seca, se registran valores entre 20 - 30 cm de profundidad, llegando incluso a secarse completamente (Sanjinés, 2002).

El sustrato de los yomomos es fangoso, con material vegetal poco descompuesto debido a la permanente saturación de agua. Sin embargo, cuando se remueven las capas su-

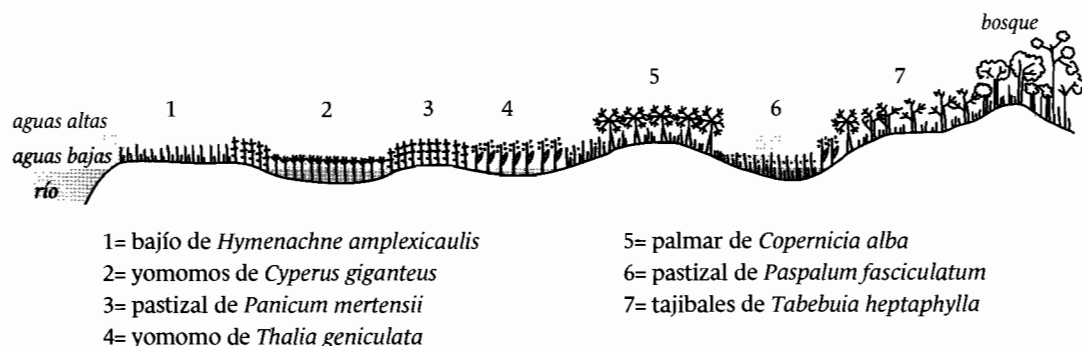


Figura VI. 2 Perfil de vegetación, ilustrando las siete unidades mayores de vegetación estudiadas en las sabanas de la llanura de inundación del Río Mamoré.

perficiales se desprenden gases fétidos (metano y sulfuro de hidrógeno), producto de la descomposición en condiciones anaeróbicas.

En el área de estudio, los yomomos de *Cyperus giganteus*, localmente denominados “junquillares”, son muy frecuentes en zonas cercanas a cuerpos de agua, como las lagunas Coitarama y Suárez. Este tipo de yomomo es considerado como el de mayor distribución en el oriente boliviano y ocupa grandes extensiones en los departamentos de Beni, La Paz y Santa Cruz (Beck, 1983; Haase, 1990^b; Navarro & Gutierrez, 1995). En América, el rango de presencia de esta unidad es amplio, desde los Estados Unidos hasta Argentina y Uruguay (Guaglianone, 1996).

Florísticamente, los yomomos se caracterizan por la presencia dominante (valores de

5 en la escala de Braun-Blanquet) del “junquillo” (*Cyperus giganteus*), cuyos culmos duros y resistentes llegan a medir hasta 3 m de altura, formando una maraña impenetrable (Fig. VI. 3). Por lo común, son solamente tres las especies vegetales que existen casi siempre junto al junquillo y con valores de cobertura/abundancia mucho menores: un tipo de “pochi”, *Salvinia minima* (Salviniaceae), que es un helecho pequeño flotante; un “tarope” de hoja chica, *Pontederia subovata* (Pontederiaceae) y el “patujú del bajío”, *Thalia geniculata* (Marantaceae). Esta última especie crece como acompañante y forma parte de los yomomos de *T. geniculata*, unidad vegetal que se describe posteriormente. De manera general, el junquillar tiene una baja diversidad, debido a las condiciones extremas de anegación que no permiten el asentamiento de especies no tolerantes (Haase, 1990^b).

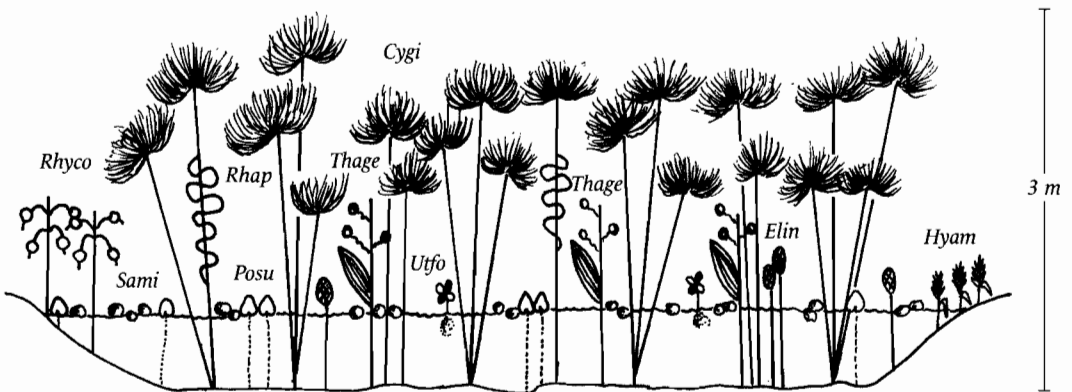


Figura VI. 3 Perfil de la unidad de yomomo de *Cyperus giganteus* (junquillo).

Cyki= *Cyperus giganteus*

Elin= *Eleocharis interstincta*

Hyam= *Hymenachne amplexicaulis*

Posu= *Pontederia subovata*

Rhap= *Rhabdadenia pohlii*

Rhyco= *Rhynchospora corymbosa*

Sami= *Salvinia minima*

Thage= *Thalia geniculata*

Utfo= *Utricularia foliosa*

En el extracto de la tabla fitosociológica (cuadro VI.3), se diferencian además tres subgrupos. Al primer subgrupo pertenecen especies comunes de lugares menos inundados y ambientes pobres como un tipo de "totora", *Eleocharis interstincta* (Cyperaceae), "cañuela morada", *Hymenachne amplexicaulis* (Poaceae), "trébol de agua", *Marsilea crotophora* (Marsileaceae), *Alternanthera aquatica* (Amaranthaceae) y *Utricularia foliosa* (Lentibulariaceae) una pequeña herbácea carnívora, que demuestra el carácter extremadamente pobre en nutrientes de este tipo de pantanos (Navarro & Gutiérrez, 1995).

El segundo subgrupo se desarrolla en los bordes de la unidad de *Cyperus giganteus* propiamente dicha, siendo característica la presencia de hierbas trepadoras como *Rhabdadenia pohlii* (Apocynaceae) y *Sarcostemma clausum* (Asclepiadaceae), algunas herbáceas como *Echinodorus grandiflorus* (Alismataceae), "tarope de hoja grande", *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) y una "cortadera", *Rhynchospora corymbosa* (Cyperaceae); además de gramíneas como *Luziola subintegra* y *Panicum mertensii*.

El tercer subgrupo está determinado por los cambios de nivel del agua y corresponde a una unidad acuática compuesta por plantas flotantes, como *Pistia stratioides* (Araceae), *Nymphoides humboldtiana* (Menyanthaceae) y *Limnobium laevigatum* (Hydrocharitaceae), que sólo fueron encontradas cuando la profundidad del agua superaba los 60 cm.

La baja palatabilidad del junquillo sumada al difícil acceso reducen a un mínimo el valor ganadero de esta unidad. El ganado sólo come los brotes tiernos que aparecen

Cuadro VI.3 Extracto de la tabla fitosociológica de la unidad de yomomo de *Cyperus giganteus*.

Época	Levantamientos					
	S	S	H	S	H	H
	----- % -----					
Cobertura total	95	98	99	99	95	99
Cobertura gramíneas	99	98	90	90	99	97
Cobertura hierbas	1	1	5	2	2	3
Cobertura arbustos	0	2	0	0	1	0
	----- cm -----					
Altura gramíneas	150	200	150	300	150	200
Altura hierbas	15	10	100	100	30	10
Altura arbustos	0	25	0	0	80	0
Profundidad de agua	30	20	50	28	72	60
pH	-	-	-	5.5	5.75	-
	----- $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ -----					
Conductividad	-	-	-	28	20	-
Tipo de suelo	N	N	N	N	N	N
Especies características						
<i>Cyperus giganteus</i>	5	5	5	5	5	4
<i>Salvinia minima</i>	r	2a	1	1	r	2a
<i>Pontederia subovata</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Thalia geniculata</i>	r	r	1	1	r	1
<i>Eleocharis interstincta</i>	.	.	.	+	r	1
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	r	.	.	+	r	+
<i>Alternanthera aquatica</i>	r	.	.	r	.	+
<i>Marsilea crotophora</i>	2a
<i>Utricularia foliosa</i>	.	.	.	+	+	+
<i>Eichhornia crassipes</i>	.	.	+	2a	.	.
<i>Rhynchospora corymbosa</i>	.	+	2a	2a	.	.
<i>Sarcostemma clausum</i>	.	.	r	.	.	.
<i>Echinodorus grandiflorus</i>	.	+	.	1	+	.
<i>Luziola subintegra</i>	.	.	1	1	+	.
<i>Panicum mertensii</i>	.	.	r	.	.	.
<i>Rhabdadenia pohlii</i>	+	+	+	+	.	.
<i>Sagittaria rhombifolia</i>	1	2a
<i>Ludwigia hyssopifolia</i>	.	+	.	.	.	+
<i>Pistia stratioides</i>	+	2a
<i>Nymphoides humboldtiana</i>	2a
<i>Limnobium laevigatum</i>	r	.
Época:	Tipo de suelo:					
H= húmeda	N= negros					
S= seca						

luego de las quemadas típicas de la época seca y que únicamente afectan a los bordes de esta unidad. Sin embargo, los yomomos son ecosistemas muy importantes para la fauna silvestre y se constituyen en lugares de refugio y alimentación para aves y varios animales acuáticos.

♦ **Yomomo de *Thalia geniculata* (patujú)**

Los yomomos de patujú o patujuzales se desarrollan en aguas estancadas, muy poco ácidas (pH= 6.3) y con una conductividad eléctrica de $20 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$. El sustrato es fangoso, saturado y poco descompuesto al igual que en el yomomo de junquillo con el que alterna en forma de manchones, conformando un mosaico que puede extenderse hasta varios kilómetros cuadrados. Los

yomomos de patujú también se encuentran en los alrededores de las lagunas (Sanjinés, 2002).

Esta formación vegetal está florísticamente dominada por el “patujú”, *Thalia geniculata* (Marantaceae), una herbácea alta, cuyas grandes hojas cubren toda la unidad vegetal con valores de 5 en la escala de Braun-Blanquet (Fig. VI.4). El desarrollo de esta unidad vegetal, típica de pantanos inundados temporalmente, está sujeto a fluctuaciones estacionales del nivel de agua. En la época de lluvias, cuando los patujús llegan a alcanzar hasta los 3 m de alto, se registran valores de profundidad de agua cercanas a los 40 cm y excepcionalmente hasta 80 cm. En la época seca, el nivel de agua está por debajo de los 10 cm y a veces estos yomomos se secan completamente, junto con las

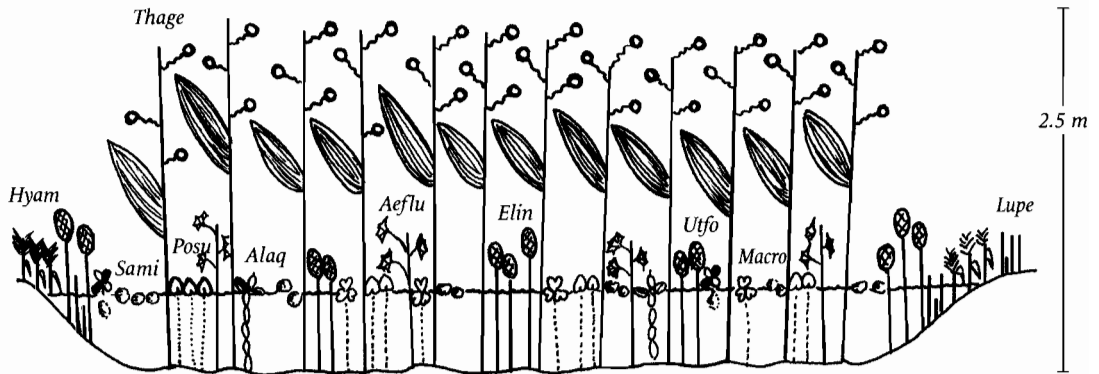


Figura VI. 4 Perfil de la unidad de yomomo de patujú (*Thalia geniculata*).

Aeflu= *Aeschynomene fluminensis*
 Alaq= *Alternanthera aquatica*
 Elin= *Eleocharis interstincta*
 Hyam= *Hymenachne amplexicaulis*

Lupe= *Luziola peruviana*
 Macro= *Marsilea crotophora*
 Posu= *Pontederia subovata*
 Sami= *Salvinia minima*

Thage= *Thalia geniculata*
 Utfo= *Utricularia foliosa*

plantas de patujú, que continúan siendo dominantes, a pesar que sus valores de cobertura/abundancia pueden llegar a disminuir del 90% al 45%.

Los patujuzales comparten algunas especies con los yomomos de *Cyperus giganteus* (junquillo) como *Salvinia minima* y *Pontederia subovata* en nuestro estudio, los primeros son más diversos en su composición florística (Cuadro VI.4). Son comunes la “totora” *Eleocharis interstincta* y el “corchillo” *Aeschynomene fluminensis* (Fabaceae), un subarbusto con abundante parénquima en el tallo, resultado de la adaptación a lugares anegados.

Fitosociológicamente y según cambios estacionales en la composición, se diferencian dos subgrupos de estos yomomos. El primero se encuentra preferentemente en los bordes de la unidad y tiene una composición similar a la del primer subgrupo del junquillar, con *Marsilea crotophora*, *Alternanthera aquatica*, *Utricularia foliosa*, “cañuela morada” (*Hymenachne amplexicaulis*) y “cañuela blanca” (*Luziola peruviana*), siendo estas dos últimas las más abundantes en la época seca. En cambio, el segundo subgrupo es común en la época húmeda y está conformado por *Ludwigia helminthorrhiza*, *L. decurrens* (Onagraceae), *Pacourina edulis* y *Gymnocroronis spilanthoides* (Asteraceae).

En la época seca, se observa una disminución de los valores de cobertura en el segundo subgrupo, dando lugar al desarrollo de *Hymenachne amplexicaulis* y *Luziola peruviana*, gramíneas muy apetecidas por el ganado y cuya aparición se podría explicar de la siguiente manera: cuando el nivel de agua disminuye hasta 20 cm, el ganado puede acceder a estos yomomos para consumir los

Cuadro VI.4 Extracto de la tabla fitosociológica de a la unidad de yomomo de *Thalia geniculata*.

Epoca	Levantamientos							
	S	S	H	H	S	H	S	S
	----- % -----							
Cobertura total	95	98	85	95	85	97	95	95
Cobertura gramíneas	90	99	90	5	99	30	95	98
Cobertura hierbas	5	1	20	97	1	95	5	2
Cobertura arbustos	5	0	0	5	0	1	0	0
	----- cm -----							
Altura gramíneas	140	60	300	20	70	100	200	180
Altura hierbas	20	15	40	250	20	160	15	15
Altura arbustos	100	0	0	150	0	200	0	0
Profundidad de agua	6	10	80	40	18	40	10	0
pH	-	-6.25	-	-	-	-	-	0
	----- $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ -----							
Conductividad	-	-	20	-	-	-	-	0
Tipo de suelo	N-A	N	N	N	N	A	N	N
Especies características								
<i>Thalia geniculata</i>	5	5	5	5	5	5	5	4
<i>Eleocharis interstincta</i>	+	2b	1	+	2b	2b	1	2a
<i>Salvinia minima</i>	2a	.	+	+	+	+	.	+
<i>Pontederia subovata</i>	+	+	+	+	+	1	1	1
<i>Aeschynomene fluminensis</i>	r	1	+	1	r	+	1	+
<i>Luziola peruviana</i>	2a	+	2a	1
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	1	.	1	1
<i>Alternanthera aquatica</i>	.	.	1	+	.	+	1	r
<i>Marsilea crotophora</i>	+	.	+	+	r	+	1	+
<i>Utricularia foliosa</i>	.	1	+	.	.	+	.	+
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>	+	.	1	+
<i>Gymnocroronis spilanthoides</i>	.	.	+	r	.	.	+	.
<i>Pycnus albomarginatus</i>	.	.	.	r	.	r	.	.
<i>Lemnaceae</i> indet.	.	.	r	r
Época:	Tipo de suelo:							
H= húmeda	N= negros							
S= seca	A= arcillosos							
	N-A= negros y arcillosos							

brotos tiernos de patujú, pisoteando y enriqueciendo las aguas con sus heces. Apparently, esta dinámica conlleva a la sustitución de especies no palatables por gramíneas forrajeras, indicando una transformación del yomomo hacia bajíos (Navarro & Gutierrez, 1995), lo que convierte a la unidad vegetal de *Thalia geniculata* en pastizales regionales potenciales a largo plazo.

♦ Bajío de *Hymenachne amplexicaulis*

Estas formaciones de considerable importancia por su potencialidad ganadera, se desarrollan en depresiones de poca profundidad dentro de sabanas estacionalmente inundadas, localmente denominadas bajíos. Los niveles de agua observados en la época de lluvias estudiada no superan los 30 cm de profundidad, quedando sin agua durante 4 - 6 meses al año, aunque el suelo se mantenga húmedo hasta el final de la época seca. Por lo común, se trata de suelos negros poco arcillosos con aguas temporal-

mente estancadas que provienen de lluvias locales, levemente ácidas (pH entre 6 - 6.3) y con una conductividad de 20 - 60 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$.

Estos bajíos corresponden a varias unidades vegetales densas, con una cobertura total del 80% y están conformadas predominantemente por gramíneas y especies graminoides (<80%), algunas hierbas (<20%) y muy pocos arbustos (<1%), que pueden alcanzar los 2 m de altura (Fig. VI.5).

Fitosociológicamente, en este estudio se define a un solo grupo mayor y heterogéneo (Cuadro VI.5), que incluye a especies de bajíos caracterizados por aguas ricas en sedimentos: *Rhynchospora trispicata*, *R. viridi-lutea*, *R. corymbosa* (Cyperaceae), *Otacyrium versicolor*, *Hymenachne amplexicaulis* (Poaceae), *Aeschynomene pratensis* (Fabaceae), *Pontederia subovata* y *Thalia geniculata* como especies de bajíos con aguas pobres en sedimentos, por ejemplo *Eleocharis minima* (Cyperaceae) y *Luziola peruviana*

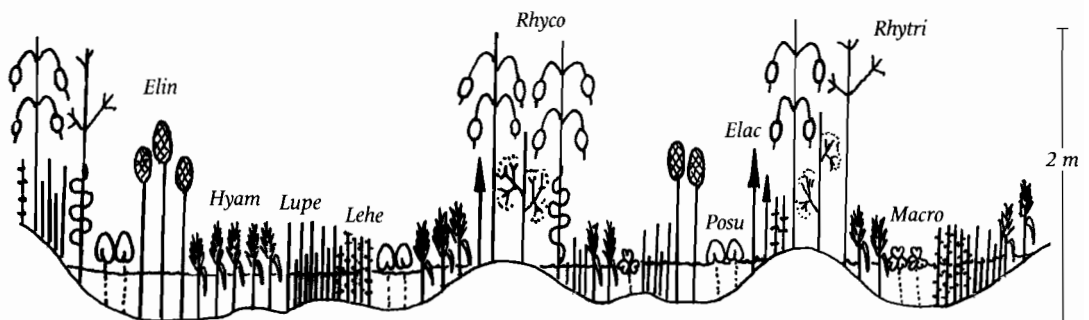


Figura VI.5 Perfil de la unidad de bajío de *Hymenachne amplexicaulis*.

Elac= *Eleocharis acutangula*

Elin= *Eleocharis interstincta*

Hyam= *Hymenachne amplexicaulis*

Lehe= *Leersia hexandra*

Lupe= *Luziola peruviana*

Macro= *Marsilea crotophora*

Posu= *Pontederia subovata*

Rhyco= *Rhynchospora corymbosa*

Rhytri= *Rhynchospora trispicata*

(Poaceae), reportadas por Haase & Beck (1989). Esta mezcla de taxa (Cuadro VI.5) indica que se trata de lugares frecuentemente inundados por procesos endógenos y exógenos que ocasionan el rebalse de aguas del Río Mamoré (Cap. IV).

Florísticamente, los bajíos contienen especies de Poaceae altamente palatables como la “cañuela morada” (*Hymenachne amplexicaulis*) y el “arrocillo” (*Leersia hexandra*) que a pesar de estar incluidas en el grupo de las especies acompañantes, son muy abundantes en esta unidad. Junto a éstas se desarrollan numerosas gramíneas y hierbas (Fig. VI.5 y cuadro VI.5), como *Luziola peruviana*, *Eleocharis acutangula*, *E. interstincta*, “corchillo”, *Aeschynomene fluminensis* (Fabaceae) y el “camotillo”, *Ipomoea asarifolia* (Convolvulaceae).

En las zonas con mayor acumulación de agua, se desarrollan especies típicas de este hábitat como *Pontederia subovata*, *Eichhornia crassipes*, *E. azurea*, *Nymphaea gardneriana*, *Alternanthera aquatica* y *Echinodorus paniculatus*, entre otras. Mientras que en las brechas originadas por el pisoteo del ganado, son llamativas las especies con raíces u órganos vegetativos modificados en cuerpos con aerénquima que les permiten flotar, como *Neptunia prostrata* (Fabaceae - Mimosoideae) y *Ludwigia helminthorrhiza* (Onagraceae). A veces, se presentan pequeñas hondonadas que al retener mayor cantidad de agua, permiten el desarrollo de islas de *Thalia geniculata* (patujú), pero de superficie muy reducida.

En los lugares algo más elevados son comunes las ciperáceas no palatables para el ganado, como “cortaderas” *Rhynchospora corymbosa*, *R. trispicata* y *Cyperus cf. ochra-*

Cuadro VI.5 Extracto de la tabla fitosociológica de la unidad de bajío de *Hymenachne amplexicaulis*.

Época	Levantamientos								
	S	H	H	H	H	H	H	H	
	%								
Cobertura total	75	70	70	80	60	80	85	70	35
Cobertura gramíneas	98	50	80	90	70	98	80	99	20
Cobertura hierbas	2	30	30	10	40	2	20	1	15
Cobertura arbustos	1	25	5	0	0	0	2	1	0
	cm								
Altura gramíneas	80	70	70	60	50	70	40	70	50
Altura hierbas	10	30	10	100	150	15	10	70	20
Altura arbustos	120	50	2	0	0	0	200	10	0
Profundidad de agua	5	20	30	20	0	27	15	30	30
PH	-	6.2	6.0	6.0	-	-	6.0	6.2	-
	μS · cm ⁻¹								
Conductividad	-	20	30	60	-	-	20	30	-
Tipo de suelo	N-A	N	N	N	N	N	N	N	N
Especies características									
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	4	2b	2a	2a	1	1	2a	+	1
<i>Luziola peruviana</i>	3	1	1	1	.	1	2a	1	2b
<i>Justicia laevilinguis</i>	+	+	1	+	+	1	1	1	+
<i>Eleocharis interstincta</i>	.	1	1	2a	.	1	1	2a	1
<i>Eleocharis acutangula</i>	+	1	.	+	.	.	3	+	+
<i>Pontederia subovata</i>	2a	1	.	.	1	+	.	.	2a
<i>Marsilea crotophora</i>	2a	+	+	.	+	+	r	.	1
<i>Alternanthera aquatica</i>	1	+	1	+	+	1	1	.	.
<i>Eichhornia crassipes</i>	.	1	.	1	1	1	1	1	.
<i>Cyperus cf. ochraceus</i>	.	.	2a	1	2a	1	.	.	.
<i>Rhynchospora corymbosa</i>	3	2a	2b	2b	3	3	.	2b	.
<i>Rhynchospora trispicata</i>	.	+	2b	2a	2a	.	.	.	1
Especies acompañantes									
<i>Leersia hexandra</i>	2b	1	2a	2b	2b	1	1	1	1
<i>Panicum laxum</i>	3	.	2a	.	3	.	2b	2a	.
<i>Thalia geniculata</i>	r	r	+	2a	.	2b	.	2a	+
Época:	Tipo de suelo:								
H= húmeda	N= negros								
S= seca	N-A= negros y arcillosos								

ceus (Cyperaceae), que forman macollos aislados, resultado del intenso pastoreo. La excesiva carga de ganado junto a las quemadas ocasionales en este tipo de vegetación, dan lugar al desarrollo de especies leñosas y subleñosas como *Thevetia amazonica* (Apocynaceae) y “tararaque”, *Ipomoea carnea* subsp. *fistulosa* (Convolvulaceae), que forman rápidamente asociaciones de valor forrajero muy disminuido.

◆ Pastizales de *Panicum mertensii*

Los pastizales de *Panicum mertensii* son unidades vegetales que se extienden en los bajos y se desarrollan preferentemente en sabanas de suelos negros a arcillosos, con muy poca acumulación de agua. Formaciones semejantes no han sido descritas anteriormente para llanuras aluviales del

Departamento de Beni, a pesar de su presencia esporádica en las sabanas aledañas al Río Yacuma (Beck, 1983; Navarro & Gutierrez, 1995). Recientemente, Navarro (2002) combina esta unidad en un grupo de alianza fitosociológica de *Paspalum atratum* y *P. densum* (Poaceae) con los “cañuelares erguidos de cañuelas blancas”. Sin embargo, en nuestro trabajo de campo no se detectó a *Paspalum atratum*.

Los pastizales de *Panicum mertensii* (Poaceae) forman manchas homogéneas, con cobertura total promedio de 95%, predominantemente conformadas por gramíneas y ciperáceas (90%), algunas hierbas (8%) y muy pocos arbustos (2%) (Cuadro VI.6). La especie con mayor grado de cobertura y abundancia es *Panicum mertensii*, una robusta gramínea que puede alcanzar hasta 3.5 m

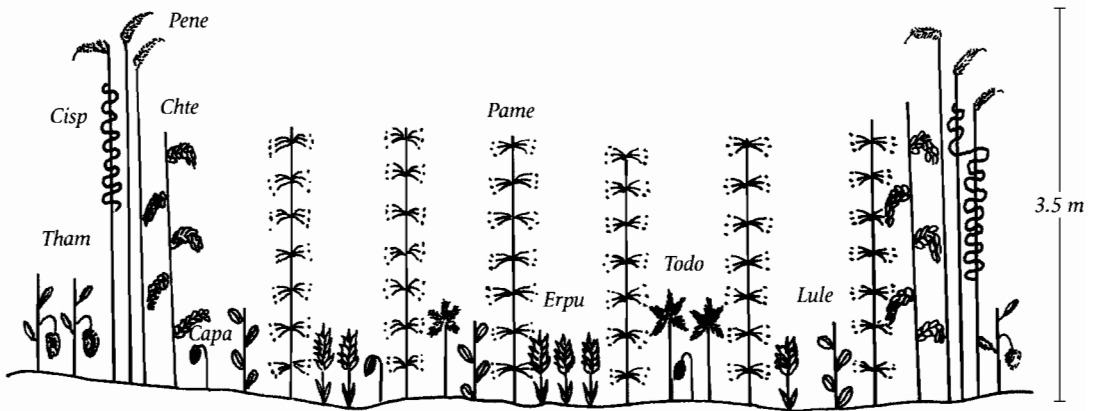


Figura VI. 6 Perfil de la unidad de pastizal de *Panicum mertensii*.

Capa= *Caperonia palustris*

Cisp= *Cissus spinosa*

Chte= *Chlorolencon tenniflorum*

Erpu= *Eriochloa punctata*

Lule= *Ludwigia leptocarpa*

Pame= *Panicum mertensii*

Pene= *Pennisetum nervosum*

Tham= *Thevetia amazonica*

Todo= *Torulinium odoratum*

de altura. Otras gramíneas como *Eriochloa punctata* y *Pennisetum nervosum*, tienen una cobertura mucho menor.

Herbáceas típicas de esta unidad son *Caperonia palustris*, *C. pubescens* (Euphorbiaceae) y *Byttneria divaricata* var. *divaricata* (Sterculiaceae), que crecen en lugares donde el suelo aún mantiene algo de humedad (Fig. VI.6). Mientras que *Malachra radiata*, *Pavonia* sp. (Malvaceae), *Zexmenia rudis* (Asteraceae) y *Gomphrena gnaphiotricha* (Amaranthaceae) crecen preferentemente en sitios más secos. Entre los sufrútices, se observa al género *Ludwigia*, con *L. leptocarpa* y *L. affinis* (Onagraceae). Entre las trepadoras dominan algunas herbáceas como *Rhabdadenia pohlii* (Apocynaceae), *Cissus* aff. *obliqua*, *C. spinosa* (Vitaceae), *Cayaponia citrullifolia* y *Melothria candolleana* (Cucurbitaceae).

Durante 1999 y 2000, que fueron años sin inundación, se observaron especies palustres en los límites de la unidad. Es común encontrar manchones de *Eleocharis confervoides* (pelillo) alternando con grandes macollos de otras ciperáceas como *Scirpus cubensis* (sinónimo *Oxycaryum cubensis*) y *Torulium odoratum* (Cyperaceae). Los arbustos son muy escasos, pero pueden llegar a medir hasta 2.5 m en el caso de *Chloroleucon tenuiflorum* (Fabaceae-Mimosoideae), *Bergeronia sericea* (Fabaceae) y *Banara* cf. *arguta* (Flacourtiaceae), mientras que no se registran alturas mayores a 1 m en los individuos de *Thevetia amazonica* (Apocynaceae) (Fig. VI.6). El valor forrajero de estas formaciones vegetales es bajo, por lo que son poco utilizadas para pastoreo de ganado.

Cuadro VI. 6 Extracto de la tabla fitosociológica de la unidad de pastizal de *Panicum mertensii*.

Época	Levantamientos							
	H	S	H	H	H	H	H	S
	----- % -----							
Cobertura total	97	99	95	95	99	95	95	80
Cobertura gramíneas	95	99	90	95	90	95	90	99
Cobertura hierbas	4	1	10	3	5	3	20	1
Cobertura arbustos	1	1	1	3	2	2	2	0
	----- cm -----							
Altura gramíneas	60	150	200	200	130	200	120	350
Altura hierbas	10	100	150	100	150	170	10	10
Altura arbustos	25	250	100	200	200	250	400	.
Profundidad de agua	4	.	.	.	1	.	2	27
Tipo de suelo	N	N	N	N	A	N	N-A	N
Especies características								
<i>Panicum mertensii</i>	4	3	3	3	2b	2b	2b	r
<i>Rhabdadenia pohlii</i>	.	1	1	.	1	+	+	1
<i>Thevetia amazonica</i>	+	.	+	+	+	1	+	1
<i>Cissus spinosa</i>	.	2b	+	.	+	.	.	.
<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>	+	+	.	.
<i>Torulium odoratum</i>	.	.	1	.	+	+	1	.
<i>Eriochloa punctata</i>	1	2a	.	1
<i>Ludwigia leptocarpa</i>	1	.	.	1
<i>Zexmenia rudis</i>	1	r	r	.
<i>Banisteriopsis cf. muricata</i>	r	+	.	.
<i>Polygonum acuminatum</i>	.	.	2a	r	1	+	.	+
<i>Caperonia palustris</i>	.	.	+	.	+	+	.	.
<i>Malachra radiata</i>	.	.	r	+	1	r	.	.
<i>Pennisetum nervosum</i>	.	.	+	1
Época:	Tipo de suelo:							
H= húmeda	N= negros							
S= seca	A= arcillosos							
	N-A= negros y arcillosos							

♦ Pastizales de *Paspalum fasciculatum* (camalote)

Los pastizales de *Paspalum fasciculatum* se constituyen en sabanas abiertas; durante el trabajo de campo, éstos fueron encontrados sin agua. En otros años, esta unidad forma un cañuelar inmenso con sus tallos flotando erguidos sobre el agua. Crece también en el borde del Río Mamoré (Maldonado, 2001) y en el borde de algunas lagunas en el área de estudio (Sanjinés, 2002). Navarro (2002) incluye esta unidad en la alianza con *Paspalum atratum* y *P. densum*.

Donde se desarrollan los pastizales de *Paspalum fasciculatum*, los suelos son generalmente negros, algunos de textura arcillosa en horizontes superiores. El pastizal es denso, con una cobertura total promedio del 95%, dominado casi en su totalidad por gramíneas y graminoides (95%), algunas

hierbas (5%) y muy pocos arbustos (1%), que pueden alcanzar hasta 3 m de alto. Casi nunca se registran árboles ni palmeras.

La especie de pasto dominante y característica es *Paspalum fasciculatum* (camalote), que forma céspedes altos que llegan a medir hasta 1.5 m de alto. En el estrato más bajo, se incorpora otra gramínea *Acroceras zizanioides*, con menor cobertura pero muy frecuente (Cuadro VI.7). En los lugares más húmedos y de suelos arcillosos, se encuentran *Cyperus luzulae* y arbustos de *Byttneria rhamnifolia* (Sterculiaceae). Por otro lado, entre las especies que prefieren menor humedad se tiene a *Hemarthria altissima* (Gramineae), *Melochia arenosa* (Sterculiaceae), *Phyllanthus stipulatus* (Euphorbiaceae) e *Hyptis brevipes* (Labiatae) y algunas leñosas de pequeño porte, como *Aeschynomene scabra* (Fabaceae) y *Laetia americana* (Flacourtiaceae) (Fig. VI.7).

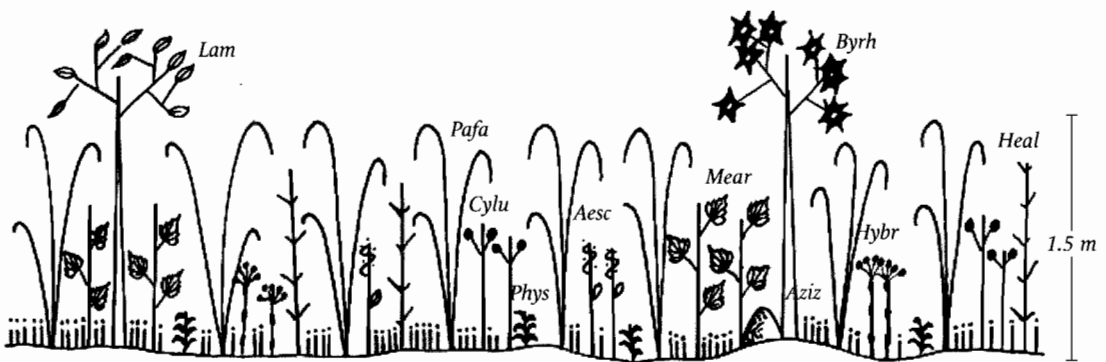


Figura VI.7 Perfil de la unidad de pastizal de *Paspalum fasciculatum* (camalote).

Aesc= *Aeschynomene scabra*
Aziz= *Acroceras zizanioides*
Byrh= *Byttneria rhamnifolia*
Cylu= *Cyperus luzulae*

Heal= *Hemarthria altissima*
Hybr= *Hyptis brevipes*
Lam= *Laetia americana*
Mear= *Melochia arenosa*

Pafa= *Paspalum fasciculatum*
Phys= *Phyllanthus stipulatus*

A pesar de constituirse en la unidad fitosociológica más difundida dentro del área de estudio, no se encontraron referencias anteriores. Sin embargo, en la Amazonía central Junk (1997) reporta la presencia de *Paspalum fasciculatum* en bancos ribereños estables, de leve erosión pero frecuen-

temente inundables. El valor ganadero de este tipo de pampa es generalmente considerado bajo y sólo ocasionalmente se encuentran especies altamente palatables como *Leersia hexandra* y *Luziola peruviana*, que además son acompañantes de la unidad.

Cuadro VI.7 Extracto de la tabla fitosociológica de la unidad de pastizal de *Paspalum fasciculatum*.

Época	Levantamientos														
	S	S	S	H	S	S	H	S	H	H	S	H	H	H	H
	----- % -----														
Cobertura total	100	90	97	85	80	85	95	95	95	80	95	80	90	95	95
Cobertura gramíneas	99	75	97	90	97	99	98	95	95	95	97	95	60	70	70
Cobertura hierbas	2	5	3	5	3	1	1	4	5	3	3	5	60	20	10
Cobertura arbustos	1	5	1	5	1	1	1	3	1	2	0	4	7	2	5
Cobertura palmeras	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	7	5	20
	----- cm -----														
Altura gramíneas	120	100	90	80	150	70	150	100	60	70	100	120	150	100	100
Altura hierbas	20	20	20	100	30	10	100	70	20	60	30	20	100	100	50
Altura arbustos	200	200	30	100	150	210	120	150	150	200	250	230	250	150	200
Altura palmeras	-	-	-	600	-	-	-	-	-	-	-	1000	700	800	800
Profundidad de agua	-	-	-	20	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-
pH	-	-	-	6.0	-	-	-	-	-	6.2	-	-	-	-	-
	----- $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ -----														
Conductividad	-	-	-	30	-	-	-	-	-	40	-	-	-	-	-
Tipo de suelo	N-A	N-A	A	N	A	N-A	N	N-A	N	N-A	N-A	N	N-A	N	N-A
Especies características															
<i>Paspalum fasciculatum</i>	5	5	5	4	4	4	4	4	4	4	3	2b	2a	2a	2a
<i>Acroceras zizanioides</i>	.	1	2a	.	3	2b	2a	2b	2a	.	3	2b	.	1	1
<i>Hypis brevipes</i>	.	.	.	+	.	.	+	r	+	+
<i>Cyperus luzulae</i>	+	.	.	+	.	.	+	.	+	.
<i>Byttneria rhamnifolia</i>	+	.	+
<i>Melochia arenosa</i>	.	.	.	+	1	+	+	.	r	1	1	+	+	r	1
<i>Aeschynomene scabra</i>	.	+	1	.	.	r	.	+	.	+	.
<i>Hemarthria altissima</i>	.	.	1	.	.	r	.	+	1	1
<i>Phyllanthus stipulatus</i>	.	.	.	+	r	+	.	+	1
<i>Laetia americana</i>	+	r	r	r	.	r	.	.	.
Época:	H= húmeda			S= seca											
Tipo de suelo:	N= negros			A= arcillosos			N-A= negros y arcillosos								

♦ **Palmares de semialtura de *Copernicia alba* (palma blanca)**

En la llanura del Río Mamoré, los palmares de *Copernicia alba* son unidades características y bastante frecuentes en las sabanas de semialtura y sin anegación la mayor parte del tiempo durante 1999 y 2000. En época húmeda, a veces se registró agua (2 - 10 cm), ligeramente ácida con valores de pH entre 6 - 6.3 y una conductividad entre 20 - 40 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$. En otros estudios (Beck, 1983; Moraes, 1991), *Copernicia alba* se relaciona con semialturas y suelos ligeramente salobres. En cambio, en las sabanas ubicadas al oeste del Río Beni, es habitual encontrar palmares de *Mauritia flexuosa* y *Mauritiella aculeata* en suelos ácidos (Haase & Beck, 1989; Haase, 1990^b).

Florísticamente, la unidad vegetal característica está compuesta por la "palma blanca", *Copernicia alba* (Arecaceae), dominante en el estrato superior con 7 m de altura y valores alrededor de 2b en la escala modificada de Braun-Blanquet y por *Paspalum virgatum*, gramínea dominante en el estrato inferior, con valores entre 3 y 4 y que crece en forma de densos macollos que llegan a medir hasta 2 m de altura (Fig. VI.8). También son importantes el "cabrestillo", *Mimosa* aff. *polycarpa* (Fabaceae-Mimosoideae), herbácea espinosa que desarrolla matas impenetrables; pequeños arbustos alrededor de las palmeras, como "guayabilla" *Psidium guineense* (Myrtaceae), *Rauwolfia ligustrina* (Apocynaceae) y "leche-leche" *Sapium longifolium* (Euphorbiaceae); además de arbolitos de *Xanthoxylum fagara* (Rutaceae). Con cobertura menor pero que también son especies comunes son *Cyperus ligularis* y *Rhynchospora* cf. *rugosa* (Cyperaceae), *Lantana trifolia* (Verbenaceae) y la

"cresta de gallo", *Heliotropium filiforme* (Boraginaceae).

Dentro de esta unidad, se distinguen pequeños subgrupos que se desarrollan en forma de mosaico en las semialturas (Cuadro VI.8). El primer subgrupo es el producto del pastoreo por ganado, ya que muestra a *Melochia villosa* (Sterculiaceae) que es una maleza (Beck, 1984; Navarro & Gutierrez, 1995), *Sorghastrum setosum* (Poaceae) que no es palatable, al igual que *Ludwigia rigida* (Onagraceae) de hojas coriáceas y solanáceas conocidas por sus sustancias tóxicas para el ganado. Sin embargo, al no presentarse tucuarales de *Panicum tricholaenoides* (Poaceae) descritos para las llanuras del Río Yacuma como unidades indicadoras de pastoreo intensivo en el área de estudio (Beck, 1983 y 1984), el efecto del pastoreo probablemente sea leve.

El segundo subgrupo está dominado por pastos como *Axonopus* cf. *leptostachyus*, que puede alcanzar hasta 2 m de alto; el "gramalote", *Paspalum plicatulum* (Poaceae), muy apreciado por el ganado; el "sujo", *Paspalum densum* (Poaceae) y *Axonopus canescens* (Poaceae). También son comunes los arbustos espinosos de *Mimosa xanthocentra* y *M. pellita*. Según Beck (1984), *Paspalum plicatulum* muestra conexiones con comunidades menos influenciadas por el agua. Este grupo, al igual que en la llanura de influencia del Río Yacuma, aparece a manera de manchas en las formaciones de semialturas, aspecto que concuerda con Bauer & Galdo (1987).

El tercer grupo aparece en los límites con las alturas. Está compuesto por la "cola de ciervo", *Andropogon bicornis* (Poaceae) y

especies resistentes al fuego (*Curatella americana*, *Tabebuia aurea* y *T. heptaphylla*) (Beard, 1953; Haase, 1990^a, 1990^b; Beck, 1983). También está presente el “tusequi”, *Machaerium hirtum* (Fabaceae - Papilionioideae), que se relaciona a suelos con acumulación de sales (Beck, 1983), especialmente carbonatos, pero no forma comunidades como las descritas para las sabanas del Río Yacuma, que son mucho más densas y cuya asociación a las sales está comprobada. En este mismo subgrupo, otro elemento de importancia es el “motacuchi”, *Allagoptera leucocalyx* (Arecaceae), una pequeña palmera sin tallo visible que generalmente crece de manera densa y homogénea en los bordes de los palmares de *Copernicia alba*. Sin

embargo, está comprobado que *Copernicia alba* resiste a niveles de inundación durante algunos meses (Moraes, 1991), mientras que *Allagoptera leucocalyx* está mayormente adaptada a áreas libres de inundación durante todo el año (Moraes, 1996).

En general, se observa que el número de especies arbóreas es bajo. Según Haase (1990^a), la combinación de la deficiencia de agua en la época seca y la inundación en la época húmeda, además del lento drenaje del suelo y de los frecuentes incendios, favorecen a las sabanas de pastizales y restringen el crecimiento de bosque.

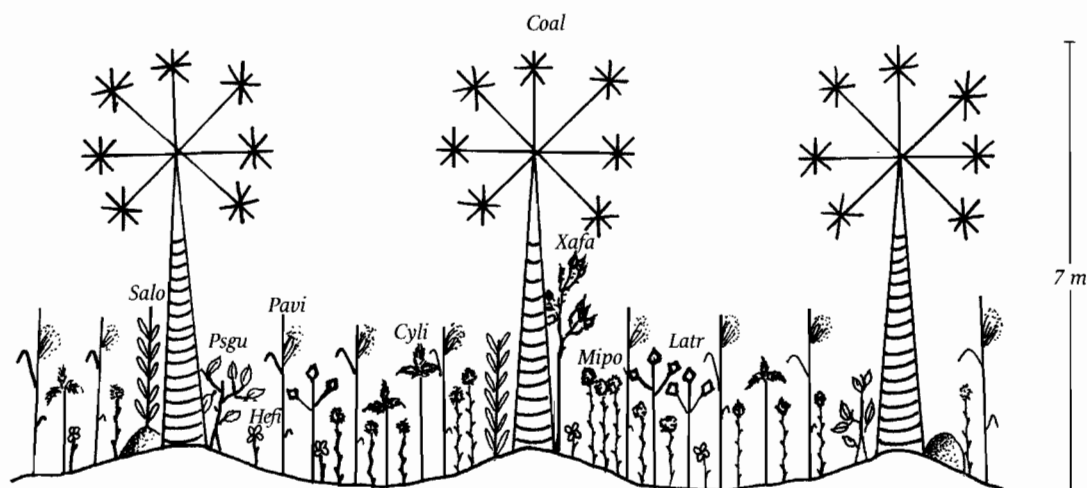


Figura VI. 8 Perfil de la unidad de *Copernicia alba* (palma blanca).

Coal= *Copernicia alba*
 Cyli= *Cyperus ligularis*
 Hefi= *Heliotropium filiforme*

Latr= *Lantana trifolia*
 Mipo= *Mimosa aff. polycarpa*
 Pavi= *Paspalum virgatum*

Psqu= *Psidium guineense*
 Salo= *Sapium longifolium*
 Xafa= *Xanthoxylum fagara*

CAPÍTULO VI • UNIDADES MAYORES DE VEGETACIÓN DE LAS SABANAS

Cuadro VI. 8 Extracto de la tabla fitosociológica de la unidad de palmar de *Copernicia alba*.

Época	Levantamientos																
	S	H	H	S	H	H	H	H	H	S	H	S	H	S	H	H	S
Cobertura total	70	90	95	70	95	90	85	85	95	98	90	85	85	85	85	98	95
Cobertura gramíneas	40	60	70	70	70	85	80	75	90	80	75	30	75	70	90	99	90
Cobertura hierbas	20	60	20	1	10	10	3	10	10	5	20	5	8	10	8	1	8
Cobertura arbustos	-	7	2	2	5	-	1	10	5	1	25	2	2	1	5	-	2
Cobertura palmeras	60	7	5	40	20	15	10	20	1	30	-	65	15	20	1	-	5
Cobertura arbórea	-	-	-	-	-	15	2	-	10	-	2	5	3	2	-	-	-
	cm																
Altura gramíneas	40	150	100	120	100	250	150	60	200	80	100	120	100	70	100	100	80
Altura hierbas	80	100	100	100	50	100	50	30	30	60	100	100	50	100	300	120	20
Altura arbustos	-	250	150	200	200	-	50	150	150	120	150	160	150	140	150	-	100
Altura palmeras	800	700	800	700	800	600	700	700	1000	800	-	800	150	800	700	-	150
Altura árboles	-	-	-	-	-	800	800	-	2000	-	1000	250	800	120	-	-	-
Profundidad de agua	-	-	-	-	-	2	-	-	5	-	5	-	5	-	10	-	-
pH	-	-	-	-	-	6.2	-	-	-	-	-	-	6.0	-	-	-	-
	$\mu S \cdot cm^{-1}$																
Conductividad	-	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-	40	-	-	-	-
Tipo de suelo	N-A	N-A	N	A	N-A	N-A	N	N-A	N	N-A	N	N-A	N	N-A	N-A	N-A	N-A
Especies características																	
<i>Paspalum virgatum</i>	2b	3	3	3	4	1	1	3	3	3	3	2a	3	2b	3	3	3
<i>Copernicia alba</i>	4	2a	2a	3	2a	2a	2a	2b	1	3	+	2a	2a	2a	1	+	+
<i>Mimosa aff. polycarpa</i>	2b	3	2b	2b	+	2a	1	2a	2a	2a	1	2a	+	2a	1	+	1
<i>Psidium guineense</i>	.	.	1	1	+	+	1	1	+	1	.	.
<i>Cyperus ligularis</i>	.	+	.	.	1	.	r	+	1	.	+	.	.	.	1	.	.
<i>Lantana trifolia</i>	+	r	1	+	.	.	.	1
<i>Heliotropium filiforme</i>	.	1	.	.	r	1	.	1	.	.	.
<i>Sapium longifolium</i>	.	.	1	1	+	.
<i>Xanthoxylum fagara</i>	1	.	.	1
<i>Melochia villosa</i> var. <i>villosa</i>	.	.	.	+	r	1	r	r	+	1	1	1	1
<i>Scleria microcarpa</i>	+	.	.	1	2a	2a	+	.	1	.	.	.	1	+	.	.	.
<i>Sorghastrum setosum</i>	2a	.	.	.	1	.	2b	3	3	.	.	.
<i>Cipura paludosa</i>	r	.	+	1
<i>Tabebuia heptaphylla</i>	.	+	.	.	.	1	+	.	2b	.	r	.	r	r	.	.	.
<i>Chamaecrista nictitans</i>	.	1	.	+	r	+	1	1	1	1	1	.	r	+	.	.	.
<i>Tabebuia aurea</i>	1	1	.	+	.	+	2a	+	1	.	.	.
cf. <i>Reimarochloa</i> sp.	2a	.	.	.	2a	3	.
<i>Ludwigia rigida</i>	1	1	.	.	1	r
<i>Macropitilium lathyroides</i>	.	.	1	+	.	+	r	r
<i>Paspalum plicatulum</i>	2a	4
<i>Crotalaria sagittalis</i>	+	r	+	.	+	1
<i>Axonopus</i> cf. <i>leptostachyus</i>	2a	3	2a	.	2a	3
<i>Axonopus canescens</i>	2a	.	1	+
<i>Scleria hirtella</i>	+	.	+	+	+	.
<i>Myrcia myrtilifolia</i>	1	+	1
<i>Mimosa xanthocentra</i>	1	1
<i>Mimosa pellita</i>	1
<i>Paspalum densum</i>	1	.	.	1
<i>Andropogon bicornis</i>	1	+	1	+	.	.	2a	+	1	.	1
<i>Curatella americana</i>	1	1	1	+	.	1
<i>Rhynchospora emaciata</i>	+	.	.	1	.	+
<i>Cordia tetrandra</i>	1	.	+	2b	1	2a	2a	.	+
<i>Allagoptera leucocalyx</i>	+	.	.	2b	.	2a	2a	.	2a
<i>Otachyrium versicolor</i>	r	.	.	1	.	.	.	2b	.	2a	2a
<i>Machaerium hirtum</i>	+	+	+	+	.	.	.

Época: H= húmeda S= seca
 Tipo de suelo: N= negros A= arcillosos N-A= negros y arcillosos

◆ Tajibales de *Tabebuia heptaphylla*

Los tajibales de *Tabebuia heptaphylla* son formaciones menos representadas en toda el área de estudio. Se desarrollan en los bordes de las alturas, localmente denominadas "altíos". El suelo es arcilloso y duro con una muy delgada capa de tierra negra superficial.

Florísticamente, los tajibales se caracterizan por la presencia del "tajibo morado", *Tabebuia heptaphylla* (Bignoniaceae), un árbol caducifolio que alcanza los 20 m de altura en un estrato superior ralo, al que se añaden algunos individuos de la "palma blanca" y el "alcornoque", *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae). La cobertura total se incrementa hasta un 95% por la presencia de un estrato inferior dominado por gramíneas, tales como la "paja toruna", *Paspalum virgatum* (Poaceae) y por la "cortadera", *Rhynchospora viridi-lutea* (Cyperaceae), que forman matas densas. Debido a una similitud en la distribución ecológica y para el ordenamiento de la tabla fitosociológica (Cuadro VI. 8), se incluye a los tajibales en los palmares de *Copernicia alba* de semialtura, como también fue propuesto por Navarro (2002). Beck (1983) incluye a esta unidad en los bosques arbustivos de *Machaerium hirtum*, que en nuestro estudio se encuentran pobremente representados (ver el último subgrupo descrito para la unidad de *Copernicia alba*).

Remanentes de islas de bosque

Langstroth (1996) presenta un análisis amplio sobre el origen de los diferentes tipos de islas de bosque en la sabana cerca a Trinidad. Los

remanentes de islas de bosque se mantienen en las alturas a manera de parches dispersos y están fuertemente alterados por la extracción de madera y leña, así como por el pastoreo del ganado. Esta unidad no fue incluida en la tabla fitosociológica, debido al insuficiente número de levantamientos y por su alta heterogeneidad y complejidad.

Entre las especies vegetales arbóreas más frecuentes de los bosques originales están *Sterculia apetala* (Sterculiaceae); "ambaibo", *Cecropia concolor* (Cecropiaceae); *Spondias lutea* (Anacardiaceae); "pacay", *Inga stenoptera* (Fabaceae - Mimosoideae); "huevo de perro", *Tabernaemontana cymosa* (Apocynaceae); *Celtis* sp. (Ulmaceae); *Rhamnidium elaeocarpum* (Rhamnaceae), *Genipa americana* (Rubiaceae), *Triplaris americana* (Polygonaceae), *Nectandra amazonum* (Lauraceae), *Coccoloba cujabensis* (Polygonaceae), *C. paraguariensis* y *C. cf. mollis*. En las islas, entre las especies resistentes a quemas periódicas se encuentran sobretodo aquellas de corteza corchosa como: *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae) y *Samanea tubulosa* (Fabaceae - Mimosoideae). Resulta también común observar a especies de palmeras (*Attalea phalerata*, *Acrocomia aculeata* y *Copernicia alba*), además de numerosos arbustos, hierbas, lianas y epífitas.

Relación con la hidrología

La dinámica hidrológica y de inundación de una determinada región marca importantes características de composición, cobertura y distribución en las unidades de vegetación. Las inundaciones no solamente rigen la variación de las características físico-químicas del agua, también las variaciones del nivel de agua controlan la duración de la estación de crecimiento vegetal y la disponibilidad de agua

en los meses secos, determinando la composición de muchas comunidades vegetales de sabanas de Bolivia y de otros países (Haase, 1990a, 1990b; Gutierrez, 1996).

Como se explica en el capítulo V, los cambios en las condiciones físico-químicas de las aguas son influenciados en gran parte por la dinámica fluvial hidrológica (Corbin *et al.*, 1988). Los ciclos hidrológicos observados durante el tiempo de estudio indican que 1999 y 2000 fueron años secos, sin inundación. Según Bourrel *et al.* (2001), el régimen hidrometeorológico fue afectado por la discontinuidad del fenómeno climático de El Niño-Southern Oscillation (ENSO), cuya ocurrencia está directamente relacionada con las inundaciones en la zona de estudio (Hanagarth, 1993).

Las características de las aguas registradas en las distintas formaciones vegetales señalan medios acuáticos lénticos, de pH ácido y valores de conductividad poco relevantes, correspondientes a aguas claras o negras (Cap. V). Si bien, la calidad de las aguas en la llanura de inundación no permitió realizar posteriores comparaciones con la vegetación (por la falta de datos y la variación de ellos), el parámetro de profundidad de agua genera un gradiente de humedad. La importancia del nivel de agua se manifiesta al ordenar la tabla fitosociológica en que resalta que es el factor ambiental más significativo al discriminar los grupos de plantas.

Un análisis de correspondencia canónica (CCA) aplicado a todos los levantamientos, indica que el ordenamiento fitosociológico tiene una estructura que no es aleatoria. Este análisis se resume gráficamente en dos mapas factoriales (Fig. VI.9). El primer mapa contiene los parámetros ambientales (Fig. VI.9A) y presenta la contribución de los distintos

parámetros generales de descripción considerados para la determinación de las unidades vegetales. De las 11 categorías de parámetros (profundidad de agua, altura de gramíneas, hierbas, arbustos, árboles y palmeras; cobertura de los mismos grupos), el análisis demuestra que el factor ambiental decisivo para el ordenamiento de los levantamientos en la tabla fitosociológica, es la profundidad de agua que marca un gradiente de humedad y se representa en el primer cuadrante (I).

En el segundo mapa factorial, que es el de los levantamientos (Fig. VI.9B), se verifica el ordenamiento de la tabla fitosociológica mediante los métodos de Braun-Blanquet. El análisis muestra seis unidades diferenciadas, que son: yomomos de junquillo (Y) y de patujú (J) en el cuadrante I, bajo (B) en los cuadrantes I y IV, pastizal (Z) en el cuadrante IV, palmar (P) y tajibal (T) en el cuadrante II. La formación del pastizal aparece como una sola unidad. Sin embargo, analizando la distribución de los levantamientos a lo largo del eje 2, se observa que se forman dos grupos a partir del pastizal (Z) en el cuadrante IV. El grupo inferior corresponde a la unidad de pastizal seco y el superior a la del pastizal húmedo con tendencia al bajo, siguiendo al gradiente de humedad.

CONCLUSIÓN

Durante 1999 y 2000, no se registraron inundaciones importantes en las sabanas de la llanura de inundación del Río Mamoré, por lo que las condiciones físico-químicas del agua permanecieron estables. Sin embargo, se registraron fluctuaciones en la profundidad de agua. Estas fluctuaciones manifestaron un gradiente de humedad decreciente que permite

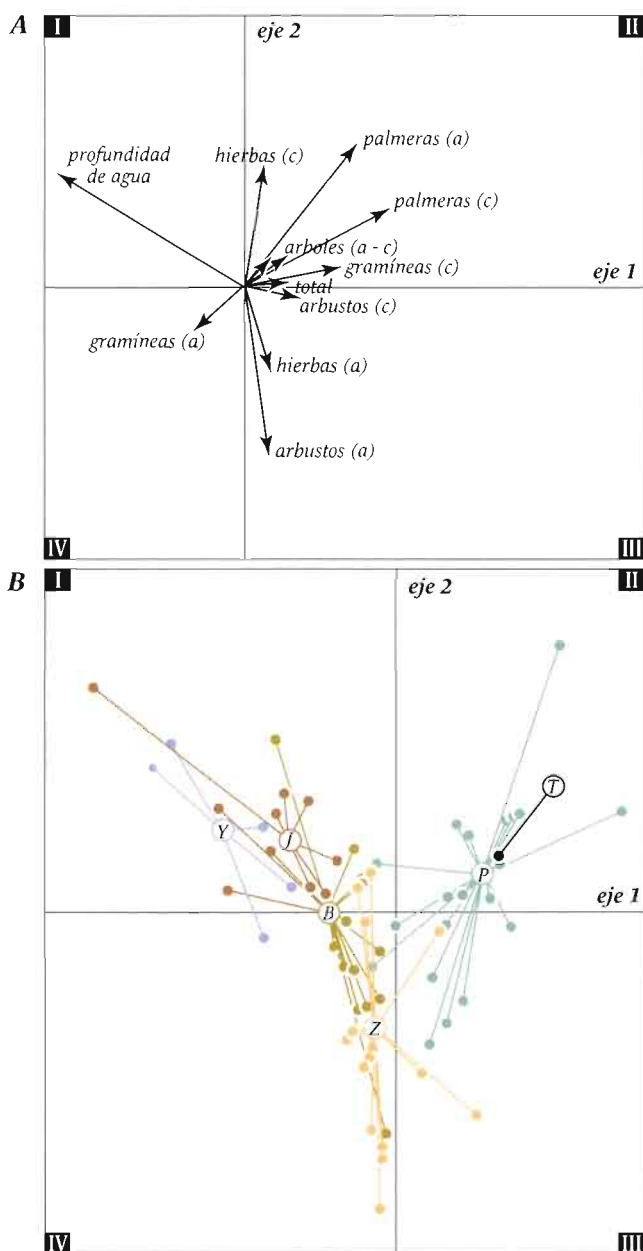


Figura VI. 9 Mapa factorial del análisis de correspondencia canónica (CCA).
A. Posición de los parámetros generales de descripción de las unidades.
B. Posición de los levantamientos agrupados por tipo de unidad vegetal.
 (c)= cobertura del grupo (a)= altura de la vegetación del grupo
 Y= yomomo de junquillo B= bajo P= palmar
 J= yomomo de patujú Z= pastizal T= tajibal

discriminar, mediante el método de Braun-Blanquet, siete formaciones vegetales mayores. De acuerdo a la disminución del nivel de agua, las distintas unidades se distribuyen de la siguiente forma:

- Yomomos de *Cyperus giganteus*
- Yomomos de *Thalia geniculata*
- Bajío de *Hymenachne amplexicaulis*
- Pastizales de *Panicum mertensii*
- Pastizales de *Paspalum fasciculatum*
- Palmares de semialtura de *Copernicia alba*
- Tajibales de *Tabebuia heptaphylla*

BIBLIOGRAFÍA

- Barkman, J.J., J. Moravec & S. Rauschert. 1986.** Code of the phytosociological nomenclature. 2^{nda} edition. Vegetatio 67: 145-195.
- Bauer, B. & B.E. Galdo. 1987.** Manejo de sabanas inundables en el Beni. Primera Reunión Nacional de Praderas Nativas de Bolivia. CIAT, IBTA. Oruro, Bolivia. 25 p.
- Beard, J.S. 1953.** The savanna vegetation of northern tropical America. Ecological Monographs 23: 149-215.
- Beck, S.G. 1983.** Vegetationsökologische Grundlagen der Viehwirtschaft in den Überschwemmungs-Savannen des Río Yacuma (Departamento Beni, Bolivia). Dissertationes Botanicae 80: 1-186.
- Beck, S.G. 1984.** Comunidades vegetales de las sabanas inundadizas en el NE de Bolivia. Phytocoenologia 12(2/3): 321-350.
- Bourrel, L., S. Moreau & L. Phillips. 1999.** Dinámica de las inundaciones en la Cuenca Amazónica boliviana. Revista Boliviana de Ecología y Conservación 6: 5-17.
- Bourrel, L., J. Ronchail, J.L. Guyot & M. Molinier. 2001.** Sobre la correlación entre el fenómeno ENSO y las inundaciones en la Cuenca Amazónica boliviana. En: First Scientific Conference LBA, Belém, Brasil, June 26-30, 2000.
- Braun-Blanquet, J. 1979.** Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales. Blume, Madrid, España, 3^{era} edición. 820 p.
- Corbin, D., J.L. Guyot, H. Calle & J. Quintanilla. 1988.** Datos fisicoquímicos de los medios acuáticos de la zona del Mamoré central. Informe técnico N°8, ORSTOM, La Paz, Bolivia. 58 p.
- Ellenberg, J. 1956.** Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Ulmer, Stuttgart, Germany. 136 p.
- Encarnación, F. 1985.** Introducción a la flora y vegetación de la Amazonía peruana: estado actual de los estudios, medio natural y ensayo de una clave de determinación de las formaciones vegetales en la llanura amazónica. Candollea 40: 237-252.
- Guaglianone, E.R. 1996.** Cyperaceae. En: Zuloaga, O. & O. Morrone (eds.) Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. I. Monographs in Systematic Botany, Vol. 60, Missouri Botanical Garden, St. Louis, USA. 152 p.
- Gutiérrez, E. 1996.** Caracterización de la composición florística y estructural del sector meridional de las pampas de Moxos (Beni, Bolivia). Informe técnico, CIDDEBENI, Santa Cruz, Bolivia. 49 p.

- Haase, R. 1990^a.** Community composition and soil properties in northern Bolivian savanna vegetation. *Journal of Vegetation Science* 1: 345-352.
- Haase, R. 1990^b.** Plant Communities of a savanna in northern Bolivia. II- Palm swamps, dry grassland and shrubland. *Phytocoenologia* 18: 343-370.
- Haase, R. & S.G. Beck. 1989.** Structure and composition of savanna vegetation in northern Bolivia: a preliminary report. *Brittonia* 41: 80-100.
- Hanagarth, W. 1993.** Acerca de la Geoecología de las Sabanas del Beni en el Noreste de Bolivia. Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia. 186 p.
- Junk, W.J. 1997.** Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. *En:* Junk, W.J. (ed). *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System.* Springer-Verlag. 147-185 pp.
- Junk, W.J. & M. Piedade. 1993.** Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amazoniana* 12: 467-484.
- Kalliola, R. & M. Puhakka. 1993.** La vegetación en áreas de inundación en la selva baja de la Amazonía peruana. *En:* Kalliola, R., M. Puhakka, & W. Danjoy (eds). *Amazonía Peruana Vegetación Húmeda Tropical en el Llano Subandino.* Proyecto Amazonía, Universidad de Turku, Finlandia. ONERN, Lima, Perú. 113-138 p.
- Langstroth, R.P. 1996.** Forest islands in an Amazonian savanna of northeastern Bolivia. PhD Thesis, University of Wisconsin, Madison, USA. 434 p.
- Loubens, G., L. Lauzanne & B. Le Guennec. 1992.** Les milieux aquatiques de la région de Trinidad (Béni, Amazonie bolivienne). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 25 (1): 3-21.
- Maldonado, C. 2001.** Análisis de la sucesión de meandros causados por la migración del Río Mamoré en el Departamento del Beni. Tesis de Licenciatura en Biología. FCPN-UMSA, La Paz, Bolivia. 88 p.
- Moraes R., M. 1991.** Contribución al conocimiento del ciclo biológico de la palma *Copernicia alba* en un área ganadera (Beni, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 18: 1-20.
- Moraes R., M. 1996.** The genus *Allagoptera* (Palmae). *Flora Neotropical Monographs* 73: 1-34.
- Navarro, G. 2002.** Provincias Biogeográficas del Beni y del Pantanal. *En:* Navarro, G. & M. Maldonado (eds). *Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y Ambientes Acuáticos.* Centro de Ecología Simón I. Patiño, Bolivia. 159-193 p.
- Navarro, G. & E. Gutierrez. 1995.** Tipificación, Caracterización Ecológica y Valor Ganadero del Sector Meridional de las Pampas de Moxos (Dpto. Beni, Bolivia). Informe técnico, CIDDEBENI, Santa Cruz, Bolivia. 29 p.
- Orellana, M.R. 2001.** Relaciones entre las unidades de vegetación y la dinámica hidrológica de las sabanas en la llanura de inundación del Río Mamoré. Departamento Beni, Bolivia. Tesis de Licenciatura en Biología. FCPN-UMSA, La Paz, Bolivia. 96 p.
- Reichelt, G. & O. Wilmanns. 1973.** Vegetations geographie. Westermann, Braun-schweig, Germany. 210 p.
- Roig, F.A. 1973.** El cuadro fitosociológico en el estudio de la vegetación. *Deserta* 4: 45-67.
- Salati, E., W.J. Junk, O. Shubert & A. Oliveira. 1983.** Amazonia: Desenvolvimento, Integração y Ecología. Brasiliense, Brasil. 327 p.

Sanjinés, A. 2002. Caracterización de la vegetación acuática y ribereña de las lagunas de la zona central del Río Mamoré, Beni-Bolivia. Tesis de Licenciatura en Biología. FCPN-UMSA, La Paz, Bolivia. 96 p.

Sioli, H. 1984. The Amazon and its main affluents: hydrography, morphology of river courses and river types. *En:* Sioli, H. (ed.) The Amazon. 127-165 pp.

Thioulouse, J., S. Dolédec, D. Chessel & J.M. Olivier. 1995. ADE software: multivariate analysis and graphical display of environmental data. *En:* Guariso, G. & A. Rizzoli (eds.). Software per l'ambiente, Patron. 57-62 pp.

Thioulouse, J., D. Chessel, S. Dolédec & J.M. Olivier. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7: 75-83.

CAPÍTULO
VIII

Comunidades sucesionales a orillas del Río Mamoré

CARLA MALDONADO & STEPHAN G. BECK

INTRODUCCIÓN

A lo largo de los ríos meándricos en las tierras bajas tropicales, los depósitos sucesivos derivados de la inundación anual crean complejos de playas en la orilla que pueden extenderse hasta varios kilómetros detrás del margen actual del río, desarrollándose así la vegetación sucesional en secuencias bastante amplias (Puhakka & Kalliola, 1993). Los procesos erosivos y de deposición, asociados con la migración de los cursos del río, crean lugares abiertos para la colonización y la sucesión, que junto con la influencia de la inundación, tienden a conservar o destruir la vegetación ribereña en todas las etapas sucesionales (Jensen & Salixbury, 1988).

El proceso sucesional se define como la evolución de la vegetación en tres principales etapas: pionera (conformada por especies herbáceas), intermedia o media (especies herbáceas y arbustivas) y madura (especies arbustivas y arbóreas).

La dinámica fluvial, entendida como la determinación de todos los factores que tienen su origen en la erosión causada por el río o sus inundaciones, ocasiona ciertos fenómenos como los meandros, su migración y la deposición de los sedimentos en las riberas (Kalliola *et al.*, 1987). La tasa de erosión lateral del curso meándrico ejerce una influencia directa sobre la vegetación circundante. De acuerdo con el reconocimiento basado en la geomorfología, el Río Mamoré parece particularmente inestable ya que existen varios cauces abandonados a su alrededor (Fig. VII.1).

Por ejemplo, a una escala local, el cauce del Río Mamoré ha cambiado intensamente alrededor del área de estudio en una franja de diez kilómetros de amplitud en casi 30 años. Sin embargo y aunque parezca contradictorio, a una escala topográfica menor (1: 400 000) el río ha mantenido su posición en la llanura, ya que ésta sigue una depresión alargada, que se extiende desde su inicio hasta su desembocadura en el Río Madeira (Hanagarth, 1993). Este mantenimiento de posición diferencia al Río Mamoré de los otros ríos amazónicos.

El Río Mamoré corresponde al tipo de ríos meándricos (Cap. III). Como indica el término corre en meandros y cambia su curso continuamente por los fenómenos de erosión y sedimentación: el material liberado por la erosión se deposita en forma de playas arenosas. Los factores principales que determinan la vegetación son la erosión de las riberas y la formación de las playas desnudas, adaptadas para la sucesión primaria (Fig. VII.2).

Este capítulo en base al trabajo de Maldonado (2001), compila el conocimiento sobre las formaciones vegetales que se desarrollan en las riberas de la parte central del Río Mamoré en la Región Amazónica de Bolivia. Se identificó el patrón con que aparecen las comunidades sucesionales que ocupan los diferentes ambientes de las riberas del río y las especies vegetales que caracterizan un ambiente determinado.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se basó en la descripción e interpretación de las características generales de las comunidades sucesionales ribereñas del Río Mamoré, al oeste de Trinidad (Fig. VII.3). Se realizó el trabajo de campo durante los meses de noviembre y diciembre de 1998, diciembre de 1999 y abril del 2000.

Los lugares de muestreo fueron escogidos en base a la presencia de formaciones vegetales en sucesión a lo largo de los diferentes meandros del Río Mamoré. Los meandros fueron escogidos en base a mapas preliminares de cobertura vegetal realizados a partir de fotografías tomadas durante un sobrevuelo (diciembre 1999) y de fotografías aéreas, obtenidas por el Servicio Nacional de Aereofotogrametría. Estas fotos pertenecen al proyecto "Carretera JICA, San Borja - Trinidad" a escala 1:25 000 del año 1985 (Faja 4, N° 4586-4589) y al Proyecto "Cuenca Río Mamoré" a escala 1:40 000 del año 1979 (Faja 6, N° 3383-3385 y Faja 5, N° 3400-3401).

En cada meandro se realizó sólo un transecto (Fig. VII.3), puesto que la dificultad de ingreso al bosque y el tiempo limitado para el trabajo de campo dificultaron los muestreos. El diseño para los transectos fue el aplicado por Puhakka & Kalliola (1993) en varios ríos de la Amazonía peruana, es decir transectos desde la orilla hacia los bosques ribereños. La amplitud de éstos fue de 4 m con una longitud entre 100 - 300 m, dependiendo de la extensión de las comunidades sucesionales presentes y de su accesibilidad. Cada transecto fue diferenciado con un prefijo T, seguido de un número ordinal (Fig. VII.3). De igual manera, las comunidades sucesionales identificadas en cada transecto fueron representadas por un prefijo (en

este caso C) seguido por un número (del 1 al 6), que representa su ubicación dentro del transecto (Fig. VII.4). Así, el número 1 representa a la comunidad más cercana al caudal del río y el 6, a la más alejada.

En cada transecto, se determinó la composición florística de cada comunidad, estimando su cobertura en porcentaje (Braun-Blanquet, 1979), dominancia, distancia al borde del río y otros datos que fueron importantes, tanto en la descripción de la estructura de las formaciones vegetales como en la identificación taxonómica de los especímenes.

Se elaboraron cuadros por comunidades donde se ordenó en forma decreciente a las especies según su porcentaje estimado de cobertura. Además se anotó la fecha, altitud sobre el nivel del río, cobertura total, distancia al río, altura del estrato dominante y la superficie estudiada, con el fin de evaluar de forma general la estructura de cada comunidad sucesional.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Mapas de vegetación

Para este tipo de estudio se aconseja trabajar con fotografías aéreas a escala 1:8000 (Braun-Blanquet, 1979), para reconocer claramente las comunidades vegetales. En este caso, al contar con fotografías de escala mucho menor (1:40 000 y 1:25 000), sólo se pudieron reconocer tres formaciones mayores que por su estado sucesional las denominamos como etapas: pionera, media y madura.

En la figura VII.5, se compara el desarrollo de un meandro del Río Mamoré entre los años



Figura VII.1 Laguna formada por un cauce abandonado del Río Mamoré. | *Marc Pouilly*



Figura VII.2 **A.** Erosión de una ribera del Río Mamoré. **B.** Formación de playas arenosas a orillas del Río Mamoré, cerca de Trinidad. | *Marc Pouilly*

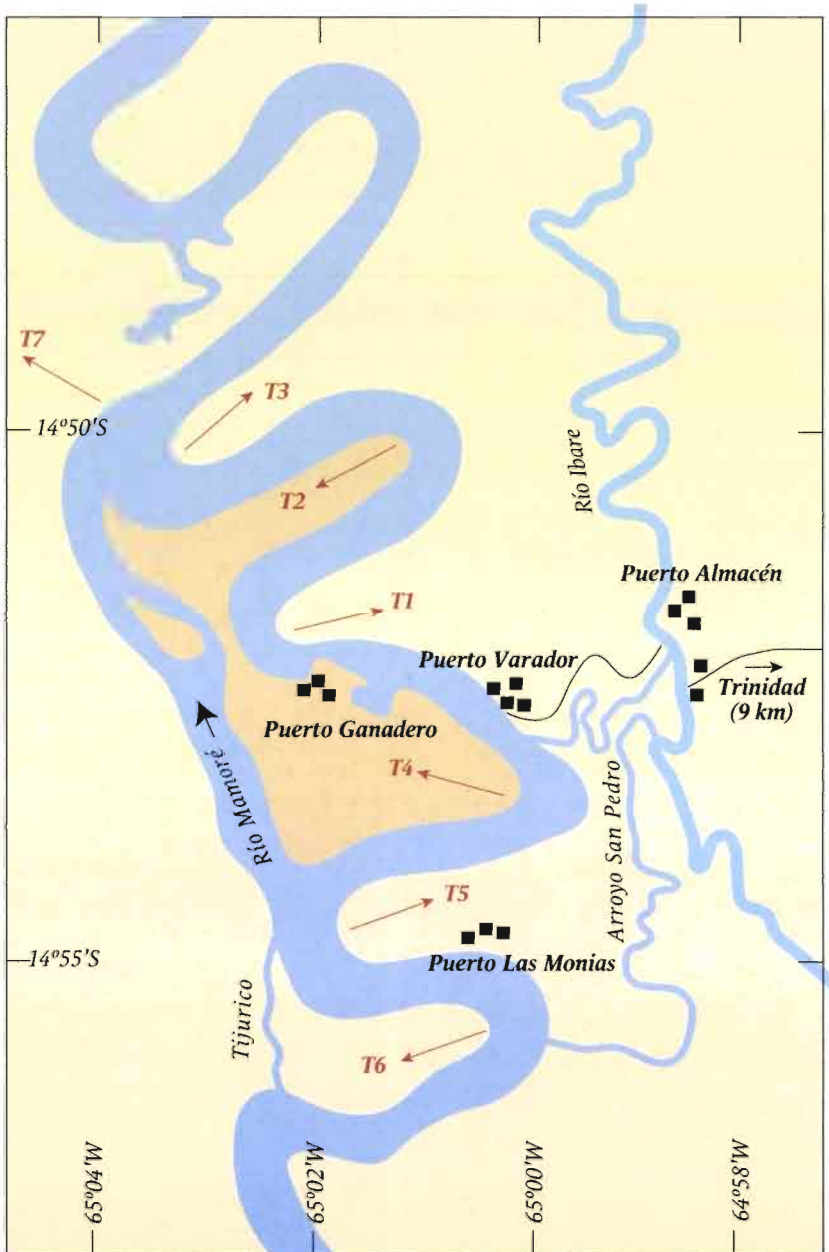


Figura VII.3 Mapa de un sector del Río Mamoré cercano a Trinidad, donde se ubican los siete transectos muestreados (T= Transecto), realizado en base a un mapa del SEMENA. Escala 1:10 000.

1979 y 1985. Se puede observar una correspondencia de las etapas sucesionales en distintas épocas y posiciones de los meandros. Se observó claramente el movimiento del río, especialmente en el sector de Puerto Varador (punto A), donde existe un desplazamiento hacia el oeste de más de 500 m entre ambas fechas. Además, se observa que lugares anteriormente ocupados por agua están totalmente cubiertos por vegetación sucesional temprana después de seis años. Actualmente, aunque no se cuenta con un mapa de cobertura vegetal reciente, nuestras observaciones y la secuencia en que ocurre la vegetación indican que la vegetación registrada en el punto A se encuentra ya en una etapa sucesional madura.

Los resultados de la comparación de los puntos A, B y C de la figura VII.5 se presentan en el cuadro VII.1, donde se observa una secuencia

sucesional muy marcada. Por ejemplo, el punto A, donde se situaba el Puerto Varador en 1979, en 1985 fue ocupado por el río. En el año 2000 (observaciones de campo) mediante mediciones de GPS, se pudo verificar que aunque el Río Mamoré corre aún por este punto A, sigue desplazándose hacia el este (aunque a menor velocidad) y muy pronto será reemplazado por sedimentos y colonizado nuevamente por vegetación ribereña.

Comunidades vegetales sucesionales en un meandro típico del Río Mamoré

La secuencia de las diferentes comunidades sucesionales en cada uno de los meandros estudiados permite revelar la imagen general de

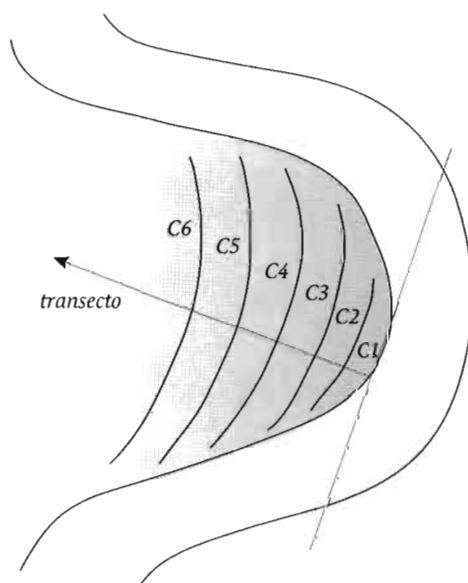


Figura VII.4 Numeración de las comunidades en cada meandro (C= Comunidad).

un meandro del Río Mamoré. Cabe mencionar que el concepto “comunidad sucesional” es un término usado con el fin de describir y explicar la variación en la composición florística (Vickery, 1991). Esta secuencia es el resultado de diferencias del estado sucesional de la composición florística. Todas las especies dominantes de las primeras etapas sucesionales son componentes importantes de la flora de las playas abiertas que anualmente son inundadas (Kalliola *et al.*, 1987) y la altura de su estrato dominante no sobrepasa los 5 m pero va aumentando hacia los estadios sucesionales más viejos.

En el borde del Río Mamoré a menudo se observan grandes áreas aparentemente homogéneas, que son limitadas por zonas donde las características florísticas y ambientales cambian rápidamente en cortas distancias. En tales casos es apropiado hablar de comunidades sucesionales diferentes. Pero muchas veces los cambios pasan gradualmente y sin límites obvios, de manera que los tipos definidos no son más que secciones de un gradiente continuo y donde fácilmente se encuentran lugares intermedios entre los tipos definidos, por lo tanto resultan difíciles de clasificar.

El número de comunidades sucesionales que se pudo diferenciar en la mayoría de los transectos de los meandros del Río Mamoré justi-

fica el agrupamiento en cinco comunidades sucesionales. Sin embargo, se identificaron también meandros, como el del transecto 3, con una secuencia que salía del esquema sucesional definido, debido a la existencia de depresiones muy marcadas dentro del meandro, posiblemente causadas por períodos de inundación severos (Salo *et al.*, 1986).

El análisis basado en la descripción de las etapas sucesionales muestra que las especies exhiben una zonificación de comunidades a lo largo de los transectos (Maldonado, 2001). Cada una de estas comunidades en forma general se diferencia por la presencia de una especie dominante en cuanto a su cobertura. En este estudio, las comunidades fueron denominadas con el nombre de la especie dominante y característica (excepto en la etapa madura en que no se discriminó la clara dominancia de ninguna especie), aspecto también aplicado por Navarro (2002).

Se registraron cinco comunidades sucesionales repartidas en tres etapas (Figs. VII.6, VII.7, VII.8):

- Una etapa pionera dominada por especies colonizadoras de hábito mayormente herbáceo y que forman comunidades relativamente inestables por las condiciones del lugar.

Cuadro VII.1 Comparación de algunos puntos de referencia (ver Fig. VII.5) en un meandro del Río Mamoré en tres diferentes años.

Año	Puntos de referencia		
	A	B	C
1979	Puerto Varador	Río Mamoré	Etapla pionera
1985	Río Mamoré	Etapla pionera y media	Etapla media
2000	Río Mamoré	Etapla madura	Etapla madura



Figura VII.5 Comparación de la cobertura vegetal (1979 y 1985) en tres puntos (A, B y C) de un meandro del Río Mamoré, frente al Puerto Varador.

- I. Realizado sobre la base de fotografías aéreas del proyecto Cuenca Río Mamoré, escala 1:40 000 del año 1979, reducido a escala 1:50 000.
- II. Realizado sobre la base de fotografías aéreas del proyecto JICA San Borja - Trinidad, escala 1:25 000 del año 1985, reducido a escala 1:50 000.

- Una etapa media que presenta una mayor estabilidad, pero todavía se dan cambios en la composición de especies.
- Finalmente, una etapa madura todavía más estable que las anteriores y donde la diversidad de especies vegetales aumenta considerablemente, en especial las especies arbóreas.

A medida que aumenta la distancia al agua, disminuye la probabilidad de inundación de las comunidades vegetales. Por lo tanto, la primera etapa está conformada por especies pioneras como *Echinochloa polystachya* y *Tessaria integrifolia*, que se inunda fácilmente, seguidas de la comunidad de *Gynerium sagittatum*, la de *Cecropia membranacea* y finalmente la

vegetación del bosque maduro, que sufre inundaciones sólo casuales y está dominada por *Ficus insipida*, *Hura crepitans* y varias especies de *Inga* (Fig. VII.6). En base a esta secuencia, se elaboró un perfil de vegetación con estas comunidades (Fig. VII.7), que es muy semejante a la descrita por Kalliola *et al.* (1987) en el Río Manu (Perú).

Los cuadros fitosociológicos para cada una de estas comunidades no pudieron ser incluidos en este capítulo, debido a su extendido formato, pero pueden ser consultados en Maldonado (2001). Sin embargo, se incluye una lista de especies identificadas en este sector y su ubicación en los tres hábitats: sabana, laguna y río (Cap. II, Anexo II.1).

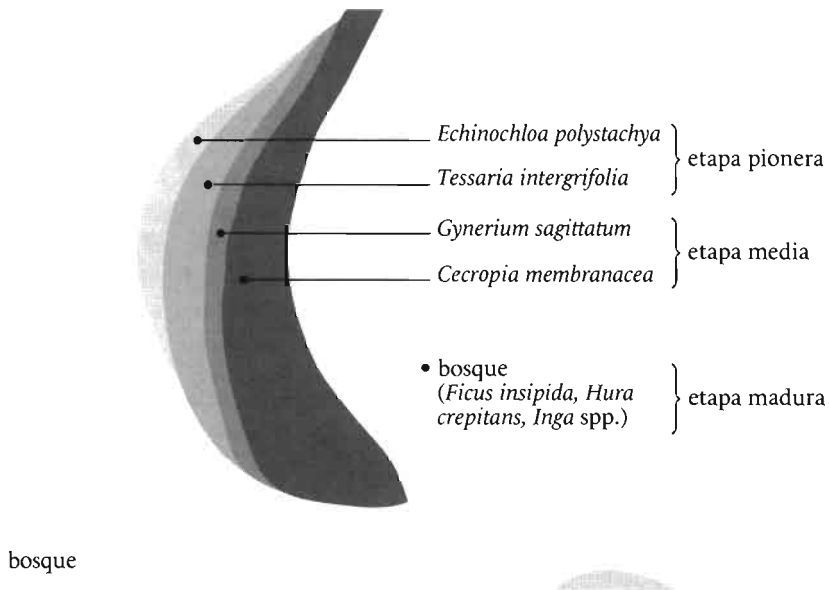


Figura VII.6 Esquema de zonas sucesionales y sus diferentes comunidades vegetales en un meandro típico del Río Mamoré, cerca de Trinidad.

A continuación, se detallan las diferentes etapas sucesionales identificadas:

Etapa pionera

La etapa pionera es la más cercana a la corriente del río y se caracteriza por la presencia de especies vegetales que crecen en las playas, cubiertas de aguas en los meses de noviembre a mayo (Fig. VII.8A) y que después se secan lentamente durante los meses restantes. Por lo tanto, las plantas de la etapa pionera sucesional deben resistir tanto las inundaciones temporales como el depósito de arena sobre ellas.

Como es de suponer, las condiciones de crecimiento son muy diferentes a las de los bosques circundantes y las comunidades tienen un tiempo de vida menor. Por otro lado, las condiciones de crecimiento tan extremas de esta zona limitan la diversidad de especies, determinando la formación de comunidades homogéneas, dominadas generalmente por una sola especie, que va acompañada de otras casuales o tienen porcentaje de cobertura muy reducido como por ejemplo plántulas de comunidades sucesionales más viejas o más tempranas.

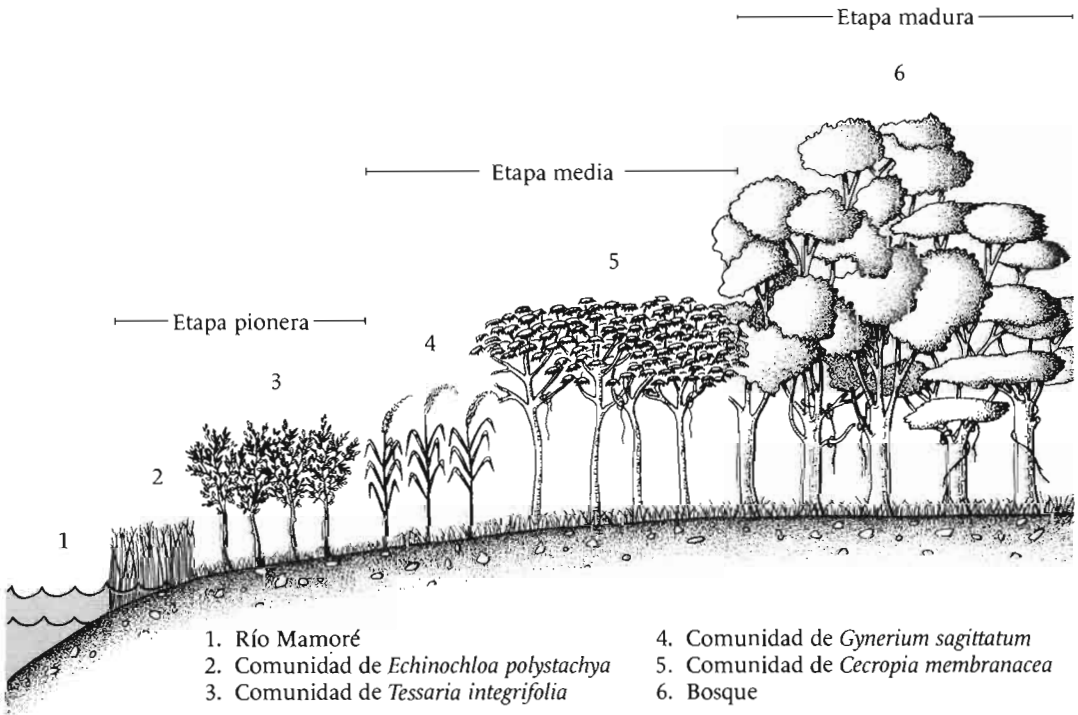


Figura VII.7 Esquema de un perfil de vegetación y las comunidades sucesionales registradas en las diferentes etapas en un meandro típico del Río Mamoré, cerca de Trinidad.

Las especies más importantes registradas en el área de estudio fueron: *Tessaria integrifolia* (Asteraceae) y *Echinochloa polystachya* con *Hymenachne donacifolia* (Poaceae). Además de estas especies en la etapa pionera, se identificaron también comunidades de *Salix humboldtiana* (Salicaceae) y *Alchornea castaneifolia* (Euphorbiaceae), pero son poco relevantes en cuanto a su cobertura. Estas especies resisten severos daños, causados por las inundaciones y la alta deposición sedimentaria características de esta etapa.

En casi todas las riberas del Río Mamoré, se encontró la siguiente secuencia de vegetación pionera:

♦ **Pajonal de *Echinochloa polystachya* con *Hymenachne donacifolia***

El pajonal de *Echinochloa polystachya* con *Hymenachne donacifolia* crece en los márgenes del curso de agua o en depresiones situadas en la concavidad del meandro, en zonas de sedimentación de partículas gruesas, es decir de suelos arenosos. Estas áreas sufren inundaciones muy frecuentes y existe agua disponible a muy poca profundidad. Navarro (2002) denomina a esta comunidad como “cañuelares ribereños”. Crece extensivamente, tanto durante el período de aguas altas en que florece, como durante las aguas bajas, donde se da su máximo crecimiento vegetativo. Su extensión puede alcanzar hasta más de 30 m, desde que empieza hasta la siguiente comunidad sucesional.

El pajonal de *Echinochloa polystachya* con *Hymenachne donacifolia* tiene un estrato de hasta 2 m de altura y está dominado por dos gramíneas: *Echinochloa* e *Hymenachne*, aunque también se encontró *Paspalum fascicula-*

tum como componente importante. Estas especies son casi permanentes en las orillas del Río Mamoré, puesto que cuando la superficie del terreno se encuentra libre de inundación, los tallos de estas gramíneas (de más de 5 m de largo) se secan, pero luego brotan de sus nudos nuevos retoños, creando así un nuevo estrato. Además, el sustrato queda siempre cubierto por una densa capa de cañas y hojas secas, llegando a un espesor de hasta 60 cm.

La presencia de lianas como *Merremia umbellata* (Convolvulaceae), *Mikania congesta*, *M. micrantha* (Asteraceae) y *Vigna longifolium* (Fabaceae) entre otras, fue casi constante. *Polygonum hispidum* (Polygonaceae) es otra especie de esta comunidad, aunque su presencia no es tan relevante como la de las otras especies mencionadas.

Los árboles son escasos en esta primera comunidad sucesional, se encuentran mayormente como pequeños vástagos. En el caso de árboles adultos son individuos solitarios de *Cecropia membranacea* (Cecropiaceae), *Alchornea castaneifolia* o *Salix humboldtiana*, que quedaron de riadas anteriores o que se encontraron en el intermedio de los cauces temporales. El porcentaje de cobertura de estas especies se incrementa hacia la zona de transición con la próxima comunidad sucesional.

La cobertura total promedio de esta secuencia es del 92% y la riqueza varía de 25 hasta 30 especies. Sin embargo, en todos los meandros estudiados fue registrado en esta comunidad un total de 42 especies distribuidas en 17 familias. Las familias con mayor número de especies y en orden decreciente son: Poaceae, Fabaceae, Convolvulaceae, Asclepiadaceae y Asteraceae. Existen otras especies

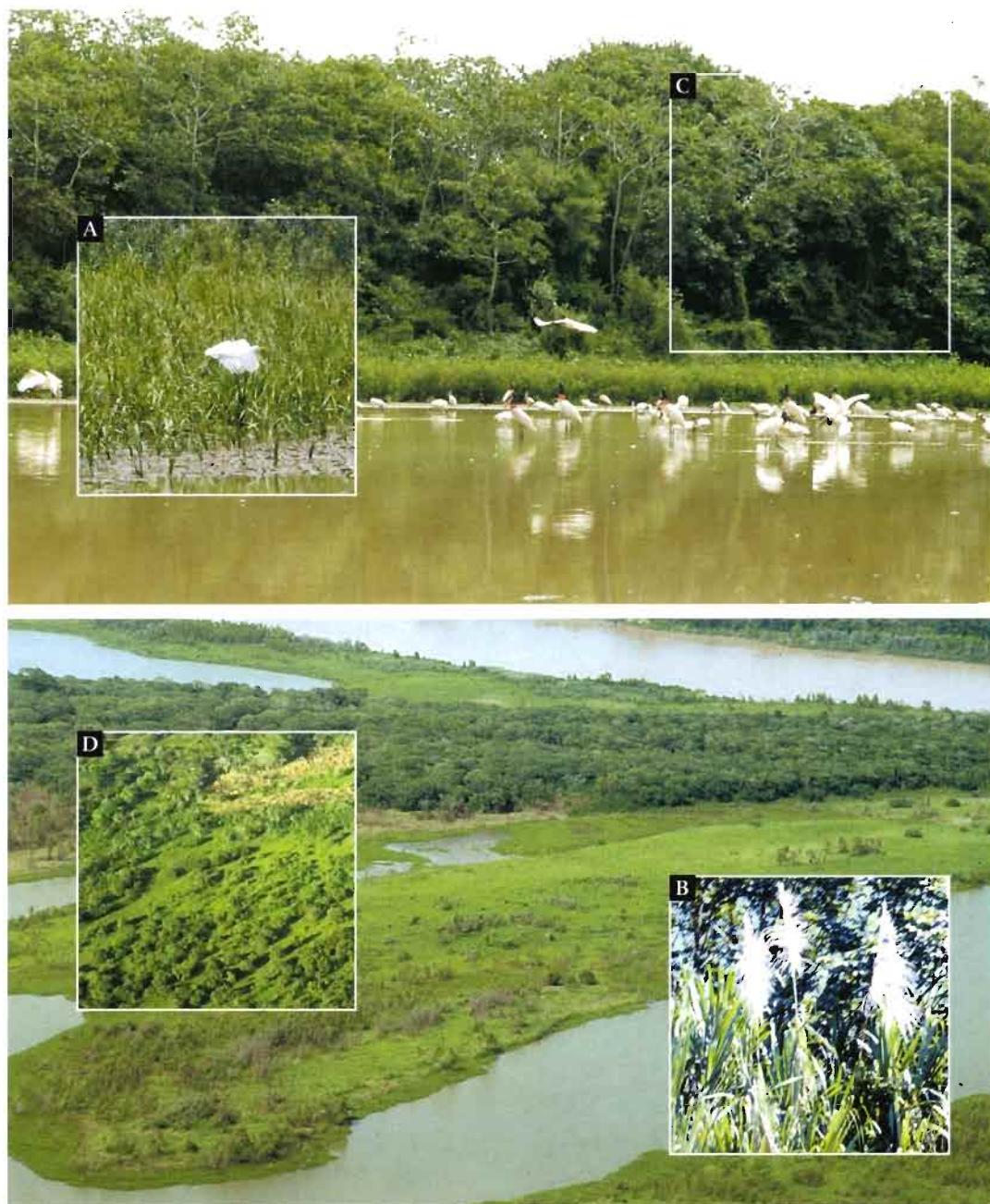


Figura VII.8 Etapas sucesionales, **A.** Etapa pionera, comunidad de *Echinochloa polystachya*; **B.** y **C.** Etapa media, *Gynerium sagittatum* y *Cecropia membranacea*, respectivamente y **D.** Etapa madura.
| Marc Pouilly y Adriana Sanjinés

casuales o de reducido porcentaje en esta comunidad, como *Ludwigia erecta* (Onagraceae), *Rhabdadenia pohlii* (Apocynaceae) y *Oplismenus burmannii* (Poaceae) que logran germinar dentro de esta etapa.

♦ Comunidad de *Tessaria integrifolia*

La comunidad de *Tessaria integrifolia* (Asteraceae) se encuentra generalmente durante la época de aguas bajas y a continuación de la comunidad de *Echinochloa polystachya* o en las playas de arena del borde de los meandros. Estas áreas también sufren inundaciones periódicas y existe agua disponible a poca profundidad. El estrato de vegetación alcanza a los 10 m de altura y está dominado por árboles de *Tessaria integrifolia*, cubiertos por especies trepadoras dominadas por *Centrosema grandifolium*, *Vigna longifolium* (Fabaceae) e *Ipomoea phyllomega* (Convolvulaceae).

El estrato arbóreo de *Tessaria integrifolia*, que ocasionalmente se encuentra acompañado por algunos individuos de *Salix humboldtiana* (Salicaceae), también está presente en los bordes de algunas lagunas (Cap. VIII). Entre los arbustos se hallan individuos solitarios de *Aeschynomene sensitiva* y *Mimosa pellita* (Fabaceae) y en el caso de las hierbas, aunque no son muy comunes, encontramos manchones de Poaceae de *Hymenachne amplexicaule*, individuos solitarios de *Panicum stramineum* y de *Setaria parviflora*, entre otros.

La cobertura total promedio es del 56% y la riqueza varía de 3 hasta 50 especies, aunque se registraron en total 94 especies en todas las comunidades de *Tessaria integrifolia* de los meandros estudiados. Estas especies están repartidas en 33 familias de las cuales

las más diversas son Poaceae, Asteraceae, Fabaceae - Papilionoideae y Convolvulaceae. En la comunidad de *Tessaria integrifolia* se observa nuevamente dominancia de lianas.

Generalmente estas comunidades se desarrollan en los complejos de orillas de arena, que se caracterizan por ser extremadamente pobres en nutrientes. Estas manchas de arena son fácilmente distinguibles en las fotografías aéreas, a escalas 1: 25 000 y 1: 40 000.

La extensión de las manchas de arena desde la orilla y en forma perpendicular al río puede variar de unos 20 - 100 m. Los individuos de *Tessaria integrifolia* que allí se encuentran son típicamente delgados y con diámetros de 10 - 20 cm, sus copas son muy pequeñas y el sotobosque es abierto, lo que permite que llegue luz hasta el suelo. La altura de esta comunidad varía entre 0.7 y 10 m y llega a tener una cobertura mayor al 50% en la mayoría de los transectos estudiados.

♦ Otras comunidades pioneras

Además de las dos comunidades ya mencionadas, se identificaron otras dos comunidades pioneras en las orillas del Río Mamoré y aunque su presencia no es común en los meandros, es también importante mencionarlas.

- La comunidad de *Alchornea castaneifolia* (Euphorbiaceae) se encuentra en varios sectores a lo largo del Río Mamoré. No fue común en los meandros que fueron objeto de estudio y sólo aparece en uno de ellos (T5, Fig. VII.3). La comunidad de *Alchornea castaneifolia* se distribuye en las

orillas del río y también en las riberas de algunas lagunas (Cap. VIII).

- Otra comunidad pionera es la dominada por árboles de *Salix humboldtiana* (Salicaceae), comúnmente denominada sauce. Esta especie es común en las orillas de algunas lagunas del Río Mamoré (Cap. VIII). Aunque a lo largo del río se evidenció la presencia de varios sectores de bosques de *Salix humboldtiana*, sólo dos de los meandros estudiados (T3 y T6) presentaban manchones y su extensión fue la misma en ambos casos, abarcando aproximadamente 20 m desde la orilla.

Esta comunidad, cuyo estrato alcanza los 10 m de altura se encuentra generalmente a continuación de la comunidad de *Echinochloa polystachya* a una altura de aproximadamente 3 - 4 m sobre el nivel del río. Por lo tanto, esta comunidad sufre los efectos de las inundaciones con menor frecuencia que las anteriores.

En estas dos últimas comunidades pioneras mencionadas se encontraron también, aunque en menor porcentaje, árboles juveniles de *Cecropia membranacea* (Cecropiaceae) y *Erythrina fusca* (Fabaceae), cubiertos por especies de lianas, como *Mikania congesta*, *M. micrantha* (Asteraceae) y *Cissus verticillata* (Vitaceae). Tanto *Tessaria integrifolia* como *Echinochloa polystachya* se encontraron en estas comunidades, pero en reducido porcentaje de cobertura.

En la descripción de la provincia biogeográfica del Beni y del Pantanal, Navarro (2002) incluye a las comunidades de *Salix humboldtiana*-*Tessaria integrifolia* y de *Alchornea castaneifolia* en una unidad de "microbosques y arbustadas ribereños" como "parajobales". Esta expresión local debe referirse solamente a la comunidad de *Tessaria integrifolia*.

En esta etapa, las especies más características son las gramíneas *Echinochloa polystachya*, *Hymenachne donacifolia* y también *Paspalum repens* y *P. fasciculatum*, mencionadas por Kalliola *et al.* (1987). Estas especies fueron consideradas en el estudio de Salo *et al.* (1986) y en el de Junk (1970), quienes la incluyen junto con *Paspalum repens* (especie no registrada en ninguno de los meandros estudiados, pero sí en los alrededores) como especie típica de comunidades flotantes que no pertenecen a la sucesión terrestre, sino a la acuática. La comunidad de *Echinochloa polystachya* es casi constante en todos los meandros del Río Mamoré y no necesariamente se halla restringida a lugares de aguas estancadas, sino más bien resiste a ciertas fluctuaciones del río. Por lo tanto, aquí se la describe como parte de la sucesión ribereña terrestre.

A lo largo de los ríos de la Amazonía peruana, la zona exterior de la vegetación perenne está conformada por vegetación arbórea y arbustiva compuesta por especies como *Alchornea castaneifolia* (Euphorbiaceae), *Cecropia membranacea* (Cecropiaceae), *Gynerium sagittatum* (Poaceae), *Salix humboldtiana* (Salicaceae) y *Tessaria integrifolia* (Asteraceae) (Puhakka & Kalliola, 1993). En el Río Mamoré, se registraron las mismas especies pero se tomó en cuenta a *Tessaria integrifolia*, *Alchornea castaneifolia* y *Salix humboldtiana* como parte de una etapa pionera, por sus características de reproducción y colonización. Otros autores (Salo *et al.*, 1986) afirman que especies como *Baccharis salicifolia* (Asteraceae), *Senna reticulata* (Fabaceae) y *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae), que no fueron encontradas en ninguna de las etapas sucesionales del Río Mamoré central, son también especies pioneras importantes. Estas especies se registraron en ambientes similares externos al área de estudio. Como característica propia de algunos de los meandros

estudiados, se registraron especies casuales como *Rhabdadenia pohlii* (Apocynaceae), *Oplismenus burmannii* (Poaceae) y *Sarcostemma clausum* (Asclepiadaceae), que no son mencionadas en ningún estudio realizado en ríos de la Amazonía de Perú y de Brasil y que crecen en comunidades pioneras. La diferencia en la ubicación geográfica de cada área de estudio y la dispersión casual de algunas semillas desde los Andes pueden explicar esta diferencia (Kalliola *et al.*, 1987).

Etapa media

La etapa media se caracteriza por la presencia de un estrato arbóreo más desarrollado y denso, en comparación con la etapa pionera. La altura de los estratos dominantes también fue un factor determinante para su reconocimiento.

♦ Comunidad de *Gynerium sagittatum*

La comunidad de *Gynerium sagittatum* (Poaceae) se caracteriza por la abundancia de sus cañas (Fig. VII.8B), localmente denominada como “chuchío”. La comunidad se desarrolla en franjas muy estrechas que se intercalan a veces con algunas comunidades de *Echinochloa polystachya*. Es típico también encontrar algunos individuos de *Polygonum hispidum* (Polygonaceae) y especies de ejucos como *Ipomoea phyllomega* (Convolvulaceae), *Mendoncia glabra* (Acanthaceae), *Mikania micrantha* (Asteraceae) y *Sarcostemma clausum* (Asclepiadaceae), entre otras.

Los árboles más comunes de esta comunidad son *Cecropia membranacea*, *C. polystachya* (Cecropiaceae), *Inga vera* (Fabaceae - Mimosoideae) y algunas especies de las etapas pioneras. De las 26 familias registradas, las más diversas son Asteraceae, Cecro-

piaceae, Convolvulaceae, Poaceae y Fabaceae - Papilionoideae; siendo dominantes las lianas.

Las franjas de *Gynerium sagittatum* se encuentran en la mayoría de los meandros del Río Mamoré, generalmente delante de los bosques de *Cecropia*. Aunque a menudo las franjas de *Gynerium sagittatum* pueden también estar presentes en otros lugares, desde la orilla del río hasta partes muy internas del bosque en las etapas sucesionales más viejas de los meandros, donde ha ocurrido algún disturbio como la entrada temporal de un cauce que dejó depresiones y cañadas.

Navarro (2002), al igual que nosotros, sitúa a esta comunidad entre la de *Tessaria integrifolia* y la siguiente, denominándola “cañaveral o chuchial”.

♦ Comunidad de *Cecropia membranacea*

Esta siguiente etapa sucesional se presenta a unos 50 - 150 m de la orilla. Se caracteriza por un bosque con un dosel ralo de unos 15 m de altura y con la predominancia de *Cecropia membranacea* (Cecropiaceae), localmente llamada “ambaibo” (Fig. VII.8C). También se encuentran otras especies como *Cecropia polystachya* y *C. concolor*. *Cecropia membranacea* es la especie más común en los bosques sucesionales del Río Mamoré, siendo una de las más conspicuas en ambas riberas y se encuentra a orillas de algunas lagunas (Cap. VIII). Navarro (2002) menciona a esta comunidad dentro de las provincias biogeográficas del Beni y del Pantanal en la “serie provisional de *Inga marginata*” y en la provincia biogeográfica del Acre-Madre de Dios como “macroserie con *Ochroma pyramidale* y con *Tessaria integrifolia*”.

Delante de esta comunidad crece generalmente *Gynerium sagittatum* y aunque es homogénea, es característico encontrar otros árboles como *Erythrina fusca* y *Hura crepitans*, especies también presentes en la comunidad de *Gynerium sagittatum*, facilitando así su clasificación dentro de la etapa sucesional media. Las lianas están presentes pero son menos abundantes que en la etapa pionera. Dominan especies como *Cissus verticillata* (Vitaceae), *Merremia umbellata* (Convolvulaceae), *Mikania congesta* (Asteraceae), *Mendoncia glabra* (Acanthaceae) y otras. En el estrato herbáceo se pueden identificar algunas gramíneas como *Panicum stoloniferum*, *Paspalum* spp. y algunas especies de rubiáceas y urticáceas.

La diversidad de especies es muy alta, llegando a 143 especies repartidas en 36 familias, siendo las más diversas Fabaceae Mimosoideae, Asteraceae, Euphorbiaceae, Cucurbitaceae y Convolvulaceae.

En la etapa media, *Gynerium sagittatum* y *Cecropia membranacea* fueron las especies más importantes, aunque Kalliola *et al.* (1987) sostienen que además de éstas, *Cedrela odorata* (Meliaceae) y *Ficus insipida* (Moraceae) forman comunidades también importantes y bien diferenciadas dentro de la sucesión ribereña. *Cedrela odorata* (Meliaceae) y *Ficus insipida* (Moraceae), aunque también fueron registradas en los muestreos y facilitan la categorización de las comunidades de *Gynerium sagittatum* y *Cecropia membranacea* dentro de la etapa media, no presentaron una comunidad sucesional homogénea, más bien fueron abundantes en la etapa madura de la sucesión.

La clasificación de *Gynerium sagittatum* en la etapa media fue algo difícil de discriminar,

puesto que tanto la altura de su estrato como la cantidad de especies registradas en esta comunidad, indicaba más su pertenencia a la etapa pionera. Pero se corroboró que esta comunidad pertenece a la etapa media por la presencia de árboles como *Erythrina fusca* (Fabaceae) y *Hura crepitans* (Euphorbiaceae), mezcladas con *Cecropia membranacea* (Cecropiaceae).

Etapa madura

♦ Bosque maduro

La dificultad de ingreso en formaciones de etapas sucesionales más viejas en los meandros del Río Mamoré obligó a tomar datos también de bosques del río en erosión, que se encontraban al frente de los meandros estudiados. Según el mapa de cobertura vegetal y los movimientos observados en el curso del río, éstos correspondían a bosques ribereños sucesionales y no así a uno estable de tierra firme.

Esta etapa sucesional es la más antigua de las que se estudiaron en los meandros (Fig. VII.8D). El bosque maduro se caracteriza por una mayor complejidad y heterogeneidad en cuanto a la diversidad de especies. Las diferentes especies de árboles forman un dosel de 25 a 30 m de altura. Entre las especies más frecuentes se puede mencionar a *Hura crepitans* (Euphorbiaceae), *Erythrina fusca* (Fabaceae), *Ficus insipida* (Moraceae), *Cecropia membranacea* (Cecropiaceae), *Zygia latifolia* y *Inga* spp. (Fabaceae). Las palmeras como *Attalea phalerata* son también importantes para diferenciar a un bosque maduro, aunque su presencia es escasa y sólo se registraron individuos aislados.

Entre las lianas más comunes se pueden nombrar a *Serjania rubricaulis*, *Paullinia* spp. (Sapindaceae), *Cissus verticillata* (Vitaceae) y otras. La mayoría de las lianas es leñosa, contrariamente a las identificadas en las etapas sucesionales tempranas.

Finalmente, en el estrato arbustivo, se encontraron *Piper aduncum* (Piperaceae) y *Urera caracasana* (Urticaceae), además de otras menos importantes en cobertura. El estrato herbáceo consiste de gramíneas como *Panicum laxum*, *P. stoloniferum* y *Acroceras zizanioides* en lugares abiertos.

La cobertura total del área alcanza al 95%, con 202 especies identificadas y distribuidas en 61 familias. Las familias más diversas son Fabaceae Mimosoideae, Euphorbiaceae, Fabaceae - Papilionoideae, Moraceae y Rubiaceae, dominando el hábito arbóreo que diferencia claramente a la etapa madura del resto de las comunidades sucesionales.

La etapa madura se caracterizó por la abundancia de árboles como *Hura crepitans*, *Ficus insípida* y varias especies de *Inga*. La presencia de individuos característicos de las etapas pioneras fue casi nula y los pocos individuos que pudieran estar potencialmente presentes fueron muy esporádicos.

Principales causas de la sucesión

En el Río Manu (Perú), también de curso meándrico y de dimensión media, se registraron 5 a 15 m de erosión anual en sus mean-

dros (Kalliola *et al.*, 1987). Por otro lado, en los ríos peruanos Ucayali y Marañón (Kalliola *et al.*, 1992 cit. en Puhakka & Kalliola, 1993) se evidenciaron variaciones considerables tanto en la tasa como en el patrón de migración del curso. Por ello no fue extraño observar que se ha dado un desplazamiento mayor a los 500 m en el Río Mamoré durante los últimos años (Fig. VII.5). Esta migración, al igual que en otros ríos amazónicos, influyó en la historia vegetacional, observándose la formación de diferentes comunidades sucesionales en forma de abanicos a medida que el río recorre su curso.

Los cambios en el curso del Río Mamoré generan áreas con sedimentos de diferentes orígenes que conforman manchas distintas. Esta diferencia entre zonas puede darse, tanto en relación a la composición mineralógica, como en las concentraciones de nutrientes (Puhakka & Kalliola, 1993). Además puede influir en la cantidad de sedimentación (Dahlskog, 1966; Nanson & Beach, 1977 cit. en Tuomisto, 1993) y calidad de los sedimentos junto con las inundaciones (Sigafoos, 1953; Lindsey *et al.*, 1961; Bell, 1974; Chambless & Nixon, 1975; Teversham & Slaymaker, 1976; Robertson *et al.*, 1978; Hupp, 1982; Yanosky, 1982; Hupp & Oestercamp, 1985 cit. en Puhakka & Kalliola, 1993). Estos factores afectan a la vegetación sucesional en orillas del río, actuando con los procesos de erosión, arrastre y sedimentación. Las diferencias en la vegetación pueden a su vez originar otros procesos, como el drenaje, combinación de sedimentos y edad de la vegetación (Foster *et al.*, 1986), lo que se manifiesta en la secuencia de la vegetación sucesional identificada en este estudio. Sin embargo, se conoce muy poco sobre estas variaciones.

Por otra parte, las continuas alteraciones en el curso de los ríos aseguran que una cierta proporción de las plantas pioneras inicie una nueva sucesión. En un principio, la formación de una pequeña playa determina el futuro desarrollo de la comunidad primaria de plantas (Kalliola *et al.*, 1992 cit. en Puhakka & Kalliola, 1993). Cada año la deposición de sedimentos eleva el nivel del suelo hasta alcanzar el mínimo donde las plántulas son capaces de sobrevivir. Entonces en el curso de la sucesión aparecen otras especies. La elevación del nivel del suelo hacia el interior del meandro origina el orden de la vegetación por comunidades. Esto sugiere una relación proporcional entre la elevación del suelo y la edad de la comunidad, es decir a mayor elevación del suelo sobre el nivel del río corresponde una mayor edad de la comunidad.

En la Amazonía central, Anderson (1981 cit. en Tuomisto, 1993) observó que más de la mitad de las plantas vasculares terrestres que se encuentran en las áreas de las comunidades pioneras no crecen sobre otros sustratos. El presente estudio corrobora esta aseveración, puesto que se han encontrado varias especies como *Tessaria integrifolia*, *Salix humboldtiana* y *Alchornea castaneifolia* que son limitadas a las áreas pioneras y que, por lo tanto, están adaptadas a los sedimentos de arena recién depositados y además requieren de un elevado grado de luz para su desarrollo. La transición del suelo arenoso a arcilloso está acompañada por un cambio drástico en las especies de estos grupos de plantas.

Otro factor que puede estar afectando en la composición de las comunidades es la profundidad de la capa freática, que evidentemente aumenta al alejarse del río (Ruokolainen & Tuomisto, 1998). No se logró comprobar en este estudio la profundidad de la capa freática

en las diferentes etapas sucesionales ni el alcance de las raíces, pero se pudo observar que el ordenamiento de las comunidades sucesionales está claramente afectado por la profundidad de la capa freática, puesto que, a medida que las comunidades sucesionales van siendo más viejas, la altura del nivel del suelo es más elevada sobre el del río (Figs. VII.6 y 7).

El factor de competencia puede ser importante, puesto que esas relaciones son manifiestas y muy características a lo largo de toda sucesión (Margalef, 1977). La sustitución de unas especies por otras en grupos de especies que desempeñan la misma función (pero con diferentes propiedades) en el ecosistema es uno de los acontecimientos esenciales de la sucesión y a la vez es un proceso típico de competencia. Especies oportunistas o pioneras propias de la primera etapa pionera de la sucesión en el Río Mamoré son sustituidas por otras especies de la etapa media, que mayormente son más especializadas. Estas especies que se intercambian en el proceso de sucesión tienen propiedades diferentes. Las especies de la etapa pionera tienden a tener tasas de reproducción elevadas y aprovechan rápidamente el espacio vacío dejado por los movimientos del curso del río. Además están adaptadas a condiciones cambiantes en el tiempo y en el espacio. Por lo tanto, podemos clasificarlas dentro de las especies que practican la estrategia *r* (Pianka, 1970), ya que su poder de competencia se basa en su capacidad de multiplicación, ligada a una vida corta. Estas comunidades con especies de estrategia *r* serán reemplazadas por otras de estrategia *K*, que son las especies adaptadas a medios más estables y menos alterados.

Walker *et al.* (1986 cit. en Kalliola *et al.*, 1987) demostraron la característica de la sucesión en una fuerte competencia entre especies. El concepto de que las plantas de la franja externa de

transición entre etapas, siempre formarían las condiciones apropiadas para la próxima zona, es esquemático y no es necesariamente real. Por ejemplo, la posición dominante de *Tessaria integrifolia* en la región del Río Mamoré y también en la Amazonía peruana (Kalliola *et al.*, 1987), podría ser interpretada como que esa planta ha podido distribuirse y llegar a crecer efectivamente en las playas. Como las condiciones de crecimiento son muy extremas, no es probable que las plántulas del bosque con sus adaptaciones y requerimientos de germinación hayan podido sobrevivir en las fases tempranas de la sucesión, aunque algunas están presentes pero no sobrevivan.

La composición de especies de cualquier comunidad es un atributo afectado por factores bióticos y abióticos, igual que la composición de especies depende de las características de los organismos que conforman la comunidad. La variación se da por cambios en la presencia de especies (número de especies) o en su abundancia (número de individuos por especie) y puede darse en el tiempo o espacio (Foster *et al.*, 1986). En el Río Mamoré, la variación en el tiempo es claramente observable en comunidades en las que se da la sucesión por algunas especies que son reemplazadas durante el progreso hacia un estado maduro. La variación a nivel espacial es igualmente fácil de identificar y está estrechamente asociada con la diversificación del hábitat y su heterogeneidad controlados por la dinámica hidrológica temporal (Cap. III). Podemos entonces atribuir nuestros resultados a que intervienen también muchos factores, como la distancia al río, disponibilidad de agua, estabilidad del lugar, entre otros, que causan marcadas diferencias en el número de especies entre las diversas etapas sucesionales.

Diversidad vegetal

La inestabilidad de los ríos genera una composición heterogénea en la vegetación ribereña, por lo que la diversidad de especies en esta zona es alta. El número total de especies identificadas en este estudio es de 304 especies distribuidas en 71 familias y representa un valor alto en comparación con otros registros de ríos en el oeste de la Cuenca Amazónica de riqueza local de especies vegetales (Renner *et al.*, 1990; Brako & Zarucchi, 1993; Puhakka & Kalliola, 1993). El número total de especies registradas, a lo largo de los ríos Ucayali, Manu y el Alto Madre de Dios, fue de 117 especies distribuidas en 38 familias (Puhakka & Kalliola, 1993). En la Amazonía ecuatoriana se han registrado 3 100 especies y 7 000 plantas vasculares fueron registradas en la Amazonía peruana (Brako & Zarucchi, 1993). Comparando estos resultados, se puede afirmar que la Amazonía boliviana presenta comunidades altamente diversas, aunque son necesarios más estudios para completar el inventario.

Las familias más diversas fueron Poaceae, Fabaceae (Mimosoideae y Papilionoideae), Rubiaceae, Euphorbiaceae, Asteraceae, Sapindaceae y Cecropiaceae. Las diez especies más comunes fueron *Echinochloa polystachya*, *Cecropia membranacea*, *Gynerium sagittatum*, *Tessaria integrifolia*, *Salix humboldtiana*, *Panicum stoloniferum*, *Erythrina fusca*, *Hura crepitans*, *Mikania congesta* y *Cecropia polystachya*. El número de especies en cada comunidad varía desde 42 en la primera etapa pionera hasta 202 en la última fase sucesional.

En los meandros estudiados, la vegetación sucesional más joven estuvo caracterizada por la presencia de poblaciones densas y homogéneas de especies pioneras, donde la diversidad

de especies era muy baja. Sin embargo tanto la densidad como la heterogeneidad estructural de las comunidades aumentan hacia el interior de los meandros (Cuadro VII.2).

En las riberas del Río Mamoré, el número de especies en cada comunidad se incrementa desde las etapas pioneras hacia las más maduras, que se encuentran alejadas del río (Cuadro VII.2). Similares resultados fueron obtenidos por Kalliola *et al.* (1987) en la Amazonía peruana. En este estudio, se indica el rápido incremento de especies en las primeras etapas sucesionales, aunque Balslev *et al.* (1987) no reportan diferencias en la Amazonía ecuatoriana en relación a la riqueza de especies en las planicies de inundación y las áreas adyacentes de tierra firme. Sin embargo, estos autores

señalan una marcada diferencia de la estructura (altura de cada comunidad y número de especies dominantes) de la flora de estos dos lugares. Otros trabajos indican que el mayor número de especies se registra en terrenos no inundables (Dumont *et al.*, 1990 en Puhakka & Kalliola, 1993), lo que concuerda con nuestros resultados.

En las comunidades de la etapa pionera domina el hábito herbáceo y el de las lianas, contrariamente a lo que ocurre en la etapa madura, donde domina el hábitat arbóreo (Cuadro VII.2). Esta diferencia se explica por el grado de madurez de las comunidades de cada etapa. Las etapas pioneras cercanas al lecho del río están sometidas a las frecuentes variaciones hidrológicas que limitan el establecimiento de

Cuadro VII.2 Datos generales de las cinco comunidades sucesionales determinadas en los meandros del Río Mamoré.

Características	Etapa pionera		Etapa media		Etapa madura
	<i>Echinochloa polystachya</i>	<i>Tessaria integrifolia</i>	<i>Gynerium sagittatum</i>	<i>Cecropia membranacea</i>	bosque maduro
Amplitud de la franja de la comunidad sucesional (m)	30	50	80	100	> 100
Nº de especies	42	94	64	143	202
Nº de familias	17	33	26	36	61
Altura promedio del estrato dominante (m)	1.5	8.0	8.0	15.0	25.0
Hábitos más comunes	Hierbas y Lianas	Lianas y Hierbas	Lianas y Árboles	Lianas y Árboles	Árboles y Lianas leñosas
Especies acompañantes más comunes	<i>Hymenachne donacifolia</i> , <i>Merremia umbellata</i> , <i>Mikania congesta</i> , <i>M. micrantha</i> , <i>Desmodium axillare</i>	<i>Salix humboldtiana</i> , <i>Centrosema grandiflorum</i> , <i>Gynerium sagittatum</i> , <i>Vigna longifolium</i>	<i>Echinochloa polystachya</i> , <i>Ipomoea phyllomega</i> , <i>Mendoncia glabra</i> , <i>Cecropia membranacea</i> , <i>Erythrina fusca</i>	<i>Panicum stoloniferum</i> , <i>Cecropia polystachya</i> , <i>Erythrina fusca</i> , <i>Cecropia concolor</i> , <i>Hura crepitans</i>	<i>Hura crepitans</i> , <i>Erythrina fusca</i> , <i>Ficus insipida</i> , <i>Cecropia membranacea</i> , <i>Inga</i> spp.

las especies con un largo proceso de desarrollo (como los árboles). En cambio, las etapas maduras presentan condiciones ambientales más estables favorables a las especies que necesitan un largo tiempo para lograr su madurez.

Existen varias alternativas para explicar la baja diversidad en la etapa pionera. Se puede suponer que el sustrato en el que crecen estas especies es tan extremo que la misma existencia del bosque ya está en su límite y por eso no existen tantas especies que hayan podido adaptarse a estas condiciones (Seidenschwarz, 1986; Villagra & Roig, 1999). Además, es posible que el número de especies especializadas a un cierto tipo de sustrato dependa de la superficie total disponible. Si es así, el bajo número de especies en la etapa pionera puede deberse a que las áreas de colonización son relativamente pequeñas y que el espacio es restringido para la sobrevivencia de árboles especializados, como en otros tipos de suelo (Mac Arthur & Wilson, 1967 cit. en Ruokolainen & Tuomisto, 1998). Finalmente, la causa más evidente del bajo número de especies es la fuerte dinámica del Río Mamoré, es decir el movimiento constante del río y las constantes inundaciones que no dejan desarrollar a las plántulas que allí se depositan.

Colonización

El establecimiento de la vegetación en sitios recién formados no se da en una base anual ni en intervalos de tiempo iguales (Puhakka & Kalliola, 1993). Este hecho impide una predicción exacta de los cambios futuros en las riberas, no sólo del Río Mamoré, sino de toda la Cuenca Amazónica. Si se considera sólo a la vegetación colonizadora, se observa que la cre-

ciente, la inmersión y la sedimentación alteran estos sitios. Por lo tanto, las especies que son pioneras deben completar sus ciclos de desarrollo antes de estos procesos. Sin embargo, otras plantas no sobreviven o mueren antes de reproducirse. La mayor parte de la germinación ocurre en lugares húmedos y en las márgenes bajas de las playas, donde el agua retrocede (Kalliola *et al.*, 1987). Por lo tanto, como la sequía es un factor de mortalidad para las plántulas, las especies pioneras de las riberas del río deberán desarrollar un sistema de raíces profundas.

Las semillas de las especies que pertenecen a las comunidades de las etapas maduras están limitadas en las áreas recién descubiertas por el río y frecuentemente sumergidas por las aguas, porque generalmente son inhibidas por la luz y requieren un importante período de germinación. Por el contrario, la germinación de las semillas de las especies que pertenecen a las comunidades de las etapas pioneras puede ser fomentada por la luz y las fluctuaciones de temperatura, pero a la vez puede ser inhibida por la influencia de la luz roja y por la alta concentración de CO₂ (Margalef, 1977).

La contribución de un banco de semillas en la colonización de un nuevo espacio a orillas del río se considera insignificante porque los sitios son nuevas formaciones deposicionales (Puhakka & Kalliola, 1993). En consecuencia, la colonización, no sólo en el Río Mamoré sino en los ríos de la Amazonía, depende de la llegada de propágulos disponibles cuando el agua retrocede. La colonización efectiva de la mayor parte de las especies pioneras está basada en su dispersión por el viento y el agua, así como en la producción efectiva de semillas (Foster *et al.*, 1986). En la planicie de inundación del Río Mamoré, las plantas podrían dispersarse tam-

bién por agua, inclusive si la semilla fue originalmente traída al río por otros medios, puesto que los propágulos pueden provenir incluso desde los Andes.

Una gran proporción de especies colonizadoras posee propágulos dispersados por el viento (*Tessaria integrifolia*, *Salix humboldtiana* y *Gynerium sagittatum*) o el agua (*Alchornea castaneifolia*) y en muchos casos por aves (Foster *et al.*, 1986). Además, muchas gramíneas (*Echinochloa polystachya*, *Gynerium sagittatum*, *Hymenachne donacifolia* y *Paspalum* spp.) también se propagan vegetativamente y pueden retoñar a partir de fragmentos de plantas depositadas por el río. Las especies como *Desmodium axillare*, *Panicum frondescens* y *P. laxum* presentan un crecimiento rastrero y una proliferación vegetativa rápida que posibilita la ocupación vegetativa de un área con pocas plántulas.

Según Tuomisto (1993), estudios zoológicos revelan la importancia de los hábitats inundables para la abundancia y el comportamiento de los animales. Por ejemplo, el 15% de la avifauna no acuática de la Cuenca Amazónica está restringida a los hábitats creados por los ríos (Remsen & Parker, 1983 cit. en Puhakka & Kalliola, 1993). La disponibilidad de frutos, flores e insectos durante todo el año asegura que los hábitats ribereños sean utilizados también por muchas especies de aves (Orians, 1969 cit. en Tuomisto, 1993) que participan en la dispersión de muchas semillas.

La estructura de un hábitat no es constante sino que cambia, a veces de manera ligera y otras veces significativamente. Por estos cambios, las comunidades sucesionales varían durante y después de cada período de crecida (Puhakka & Kalliola, 1993). En el Río Mamoré, la dinámica de cada comunidad afecta a la distribución de las especies, contribuyendo de

esta forma en la heterogeneidad espacial y temporal de la vegetación.

CONCLUSIÓN

Este estudio nos lleva a concluir lo siguiente:

Se determinaron tres etapas sucesionales en las riberas del Río Mamoré: pionera, media y madura, caracterizadas por el aumento progresivo en número de especies de vegetación y de su grado de madurez.

El patrón de zonificación de la vegetación es básicamente similar en la mayoría de los meandros del Río Mamoré. Se caracteriza por la presencia de una vegetación sucesional con una etapa pionera, formada por las comunidades de *Echinochloa polystachya* con *Hymenachne donacifolia* y la de *Tessaria integrifolia*; una etapa media, formada por las comunidades de *Gynerium sagittatum* y *Cecropia membranacea*, y finalmente, una etapa madura formada por bosque.

Las comunidades vegetales descritas forman parte de un ciclo dinámico, regulado por las fluctuaciones en el caudal, movimientos del curso del río, inundaciones temporales de distinta magnitud y frecuencia, sedimentación constante y procesos erosivos.

El número de especies en los bosques sucesionales jóvenes es relativamente bajo en todos los meandros estudiados.

Las especies pioneras más importantes son plantas arbóreas que sobreviven a los períodos de inundación, de sequía y sedimentación, creciendo sobre sedimentos nuevamente depositados. Debido a su corto período de vida, las

especies sucesionales pioneras son reemplazadas por otras de la etapa media y/o madura. La presencia de especies nuevas produce así un incremento en la diversidad de especies hacia el interior del meandro.

La sucesión en la planicie de inundación sigue a la migración del curso del río que constituye un mecanismo importante de la regeneración natural del bosque en el Río Mamoré.

Los ambientes de la planicie de inundación contienen también vegetación originada en cauces abandonados cuando forman lagunas que se van secando con el tiempo.


La frecuencia y la extensión de las inundaciones determinan la composición florística, estructura y función de las comunidades vegetales, regulando su dinamismo en un amplio sector del Río Mamoré. Por este motivo, la presencia de una secuencia sucesional como la descrita puede ayudar a interpretar la dinámica del río y de los hábitats asociados. Por lo tanto, el conocimiento de esta dinámica puede aportar en la toma de decisiones sobre el manejo de grandes áreas naturales y para identificar áreas potenciales de colonización humana y de cultivos.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, A.B. 1981.** White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13: 199-210.
- Balslev, H., J. Luteyn, B. Ollgaard & L.B. Holm-Nielsen. 1987.** Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Botanica* 92: 37-57.
- Bell, D.T. 1974.** Tree stratum composition and distribution in the streamside forest. *American Midland Naturalist* 92 (1): 35-46.
- Brako, L. & J.L. Zarucchi. 1993.** Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 45: 1-1186.
- Braun-Blanquet, J. 1979.** Fitosociología: Bases para el estudio de las comunidades vegetales. H. Blume. Rosario, Madrid, España. 820 p.
- Chambless, L.F. & E.S. Nixon. 1975.** Woody vegetation-soil relations in a bottomland forest of east Texas. *Texas Journal of Science* 26 (3-4): 407-416.
- Dahlskog, S. 1966.** Sedimentation and vegetation in a Lapland mountain delta. *Geog. Annaler* 48(A2): 86-101.
- Dumont, J.F., S. Lamotte & F. Kahn. 1990.** Wetland and upland forest ecosystems in Peruvian Amazonia: plant species diversity in the light of some geological and botanical evidence. *Forest Ecology and Management* 33(34): 125-139.
- Foster, R.B., B.J. Arce & T.S. Wachter. 1986.** Dispersal and the sequential plant communities in Amazonian Peru floodplain. *En: Estrada, A. & T.H. Fleming (eds.) Frugivores and seed dispersal.* Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Germany. 96-105 pp.
- Hanagarth, W. 1993.** Acerca de la Geoecología de las sabanas del Beni en el noreste de Bolivia. Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia. 186 p.
- Hupp, C.R. 1982.** Stream-grade variation and riparian-forest ecology along Passage Creek, Northeast British Columbia, Canada. *Geological Society American Bulletin* 86: 487-494.
- Hupp, C.R. & W.R. Oestercamp. 1985.** Bottomland vegetation distribution along Passage

- Creek, Virginia, in relation to fluvial landforms. *Ecology* 66(3): 670-681.
- Jensen, W. & F. Salixbury. 1988.** Botánica. 2ª edición. McGraw-Hill. México, D.F. 750 p.
- Junk, W.J. 1970.** Investigations on the ecology and production-biology of the "floating meadows" (*Paspalo-Echinochloetum*) on the middle Amazon. *Amazoniana* 2(4): 449-495.
- Kalliola, R., J. Salo, T. Häme, M. Räsänen, R. Neller, M. Puhakka, M. Rajasilta, & W.A. Danjoy Arias. 1992.** Upper Amazon channel migration: implications for vegetation perturbation and succession using bitemporal Landsat MSS images. *Naturwissenschaften* 79: 75-79.
- Kalliola, R., J. Salo & Y. Mäkinen. 1987.** Regeneración natural de selvas en la Amazonía peruana 1: Dinámica fluvial y sucesión ribereña. *Memorias del Museo Natural 'Javier Prado' (Lima, Perú)* 19A: 1-102.
- Lindsey, A.A., R.O. Petty, D.K. Sterling, & V.W. Van Asdall. 1961.** Vegetation and environment along the Wabash and Tippecanoe rivers. *Ecological Monographs* 31(2): 105-156.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967.** The Theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, USA. 150-162 pp.
- Maldonado, C.B. 2001.** Análisis de la sucesión vegetal en meandros causados por cambios en el curso del Río Mamoré, Departamento Beni, Bolivia. Tesis de Licenciatura, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 88 p.
- Margalef, R. 1977.** Ecología. 2ª edición. Ediciones Omega S.A. Barcelona, España. 951 p.
- Nanson, G.C. & H.B. Beach. 1977.** Forest succession and sedimentation on a meandering-river floodplain, Northeast British Columbia, Canada. *Journal of Biogeography* 32: 229-251.
- Navarro, G. 2002.** Vegetación y unidades biogeográficas. Primera parte. *En: Navarro, G. & M. Maldonado. Geografía Ecológica de Bolivia. Vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Simón I. Patiño, Cochabamba, Bolivia. 1-500 p.*
- Orians, G.H. 1969.** The number of bird species in some tropical forests. *Ecology* 50: 783-801.
- Pianka, E.R. 1970.** On r and K selection. *American Naturalist* 104: 592-597.
- Puhakka, M. & R. Kalliola. 1993.** La vegetación en áreas de inundación en la selva baja de la Amazonía Peruana. *En: Kalliola, R., M. Puhakka & W. Danjoy (eds.). Amazonía Peruana: Vegetación Húmeda tropical en el Llano Subandino. Proyecto Amazonía, Universidad de Turku, Finlandia, ONERN, Lima, Perú. 113-138 pp.*
- Remsen, J.V. Jr. & T.A. Parker. 1983.** Contribution of river created habitats to bird species richness in Amazonia. *Biotropica* 15(3): 223-231.
- Renner, S.S., H. Balslev, & L.B. Holm-Nielsen. 1990.** Flowering plants of Amazonian Ecuador - a checklist. *AAU Reports* 24: 1-241.
- Robertson, P.A., G.T. Weaver, & J.A. Cavanaugh. 1978.** Vegetation and tree species patterns near the northern terminus of the southern floodplain forest. *Ecological Monographs* 48: 249-267.
- Ruokolainen, K. & H. Tuomisto. 1998.** Vegetación natural de la zona de Iquitos. *En: Kalliola, R. & S. Flores Paitán (eds.). Geoecología y Desarrollo Amazónico: Estudio Integrado en la Zona de Iquitos, Perú. Annales Universitatis Turkuensis, Sarja - Ser. A II. OSA - Tom. 114. Turku, Finlandia, 253-365 pp.*
- Salo, J., R. Kalliola, I. Hakkinen, Y. Mäkinen, P. Niemela, M. Puhakka, & P. Coley. 1986.** River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322: 254-258.

- Salo, J. & R. Kalliola. 1991.** River dynamics and natural forest regeneration in the Peruvian Amazon. *En: Gomez-Pompa, A., T.C. Whitmore & M. Hadley (eds.). Rain Forest Regeneration and Management, UNESCO Man and Biosphere Series 6.* 245-256 pp.
- Seidenschwarz, F. 1986.** Vergleich von Flussuferkrautgesellschaften mit Wildkrautvegetation im tropischen Tiefland von Peru. *Amazoniana* 10: 79-111.
- Sigafoos, R.S. 1953.** Vegetation in relation to flood frequency near Washington D.C. *U.S. Geological Survey Professional Papers 424-C:* 248-249.
- Teversham, J.M. & O. Slaymaker. 1976.** Vegetation in relation to flood frequency in Lilloet river valley, British Columbia. *Catena* 3: 191-201.
- Tuomisto, H. 1993.** Clasificación de la vegetación en la selva baja peruana. *En: Kalliola, R., M. Puhakka & W. Danjoy (eds.) Amazonía Peruana: vegetación húmeda tropical en el llano subandino. Proyecto Amazonía, Universidad de Turku, Finlandia, ONERN, Lima, Perú,* 103-112 pp.
- Vickery, M.L. 1991.** Ecología de plantas tropicales. LIMUSA S.A., México, DF. 364 p.
- Villagra, P.E. & E.A. Roig. 1999.** Vegetación de las márgenes del Río Mendoza. *Kurtziana* 27(2): 309-317.
- Walker, L.R., J.C. Zasada & F.S. Chapin III. 1986.** The role of life history processes in primary succession on an Alaskan floodplain. *Ecology* 67(5): 1143-1153.
- Yanosky, T.M. 1982.** Effects of flooding upon woody vegetation along parts of the Potomac river flood plain. *U. S. Geological Survey Professional Papers 1(106):* 1-21.

CAPÍTULO 

Vegetación acuática
y ribereña de las lagunas

ADRIANA SANJINÉS & STEPHAN G. BECK

INTRODUCCIÓN

El cauce del Río Mamoré está rodeado por un bosque de galería de aproximadamente 10 km de amplitud (Cap. V). Dentro de esta banda activa, el lecho principal va dejando a su paso meandros que con el tiempo forman lagunas más o menos independientes y aisladas en época de aguas bajas, pero conectadas cada año durante la época de inundación. Las características morfológicas y físico-químicas de estas lagunas evolucionan en el tiempo desde el corte, así mismo varían con la distancia y el tipo de conexión al lecho principal.

A pesar de la reducida complejidad florística de la vegetación acuática, existen pocos trabajos sobre este tema. Ritter (2000) reportó la contribución más reciente y extensa sobre la biodiversidad y fitogeografía de la flora de los humedales del país. Navarro (2002) describió varias comunidades acuáticas y una clasificación general y realista de siete unidades de vegetación acuática para la Laguna Suárez en el Pantanal, que se asemeja a la que presentamos para algunas lagunas benianas.

En este estudio, se presenta una caracterización florística y ecológica de las comunidades acuáticas, palustres y ribereñas relacionadas con los parámetros físicos e hidrológicos de las lagunas permanentes de las sabanas y del bosque de galería de la zona central del Río Mamoré. Los resultados obtenidos mediante el análisis fitosociológico de las comunidades vegetales de las lagunas contribuirán a profundizar el conocimiento de la flora y vegetación de los ambientes acuáticos de Bolivia, para proponer planes de manejo dirigidos a la conservación de los recursos acuáticos.

MÉTODOS

Levantamiento y clasificación de la vegetación

El estudio de la vegetación fue planificado en función a la accesibilidad de las lagunas durante la época seca o húmeda. Se realizaron tres salidas al campo en mayo y diciembre de 1999 y en mayo - junio de 2000, en las mismas ocho lagunas antes mencionadas (Cap. V).

A partir de los 205 levantamientos fitosociológicos realizados y de las colecciones libres alrededor de los levantamientos, se elaboró una lista de las especies encontradas agrupadas por familias, géneros y número de colección. Se hace también referencia al número de especies por familia.

El método de Braun-Blanquet (1979), ampliamente descrito por Dierschke (1994), se utilizó para el estudio de la vegetación, ya que permite reconocer y definir comunidades vegetales, de acuerdo con sus semejanzas florísticas y ecológicas (Cap. VI). Todos los levantamientos se efectuaron en una comunidad homogénea en el sentido fisionómico, florístico y ecológico. El número de levantamientos realizado en cada comunidad fue de al menos cinco, pues con este número se alcanza una información básica para la elaboración de las tablas fitosociológicas.

El tamaño del área de levantamiento depende del tipo de comunidad que se censa y de su accesibilidad. Así, el área mínima para los levantamientos de plantas acuáticas fue de hasta 25 m², aunque generalmente los estudios similares utilizan superficies más reducidas.

Según Roig (1973), la forma del área de levantamiento para la vegetación marginal de un curso de agua puede ser rectangular, por lo tanto la vegetación ribereña fue relevada en un área mínima de forma rectangular que variaba de 50 a 200 m².

En cada levantamiento se anotaron todas las especies encontradas y se colectaron las especies desconocidas, asignándoles un código (ASA). Paralelamente, se hizo una estimación visual de las condiciones cuantitativas de cada especie, combinando la abundancia y la dominancia (cobertura) según los índices dados por Braun-Blanquet (1964) y modificados por Reichelt & Wilmanns (1973) (Cuadro VI.1). Los parámetros de relieve de la ribera y profundidad de agua fueron medidos para cada levantamiento. El relieve de la vegetación ribereña fue medido con un clinómetro y la profundidad de agua con una regla limnométrica.

Análisis fitosociológico

Los levantamientos fueron ordenados en una tabla fitosociológica general, según sus semejanzas ecológicas y florísticas, siguiendo un gradiente de humedad respecto al río. El movimiento de filas y columnas permite el agrupamiento de conjunto de índices de abundancia-dominancia en forma de “grupos de especies” que resaltan a simple vista, permitiendo evidenciar aquellas comunidades observadas en el campo.

Estas comunidades vegetales son designadas con nombres no formales, ya que según Kessler & Hensen (2001), una designación formal de unidades de vegetación en Bolivia es prematura y problemática. Primero, porque el

conocimiento de la flora boliviana es aún inadecuado y segundo, porque los reglamentos internacionales recomiendan que la designación de asociaciones fitosociológicas se base en al menos diez levantamientos de diferentes localidades (Barkman *et al.*, 1986 cit. en Kessler & Hensen, 2001), asegurando que las unidades respectivas tengan cierto grado de representatividad. En estudios fitosociológicos realizados en Bolivia, un muestreo tan exhaustivo todavía no se da.

Análisis estadístico

Se buscó determinar la influencia de los parámetros ambientales sobre la distribución de las especies mediante el Análisis de Correspondencia Canónica que describe mediante un mapa factorial las correlaciones entre la presencia de una especie y las características ambientales en los levantamientos. Este análisis fue realizado mediante el programa estadístico ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Diversidad florística

De un total de 205 levantamientos realizados en las ocho lagunas, se colectaron 854 especímenes y se identificó un total de 311 especies, 173 géneros y 76 familias. El listado total de las especies de las lagunas se incluye en el Anexo II.1 (Cap. II), junto al de la llanura de inundación y de las orillas del Río Mamoré. La mayoría de las 311 especies encontradas es terrestre e incluye árboles, arbustos, lianas, hierbas, gramíneas y gramínoideas. Las especies acuáticas y palustres que caracterizan algunas de las

comunidades de vegetación están incluidas dentro de las formas de vida siguientes: hierba, gramínea y graminoide.

Las familias mejor representadas (Fig. VIII.1) en las lagunas de la zona central del Río Mamoré son: Fabaceae (con 42 especies); Poaceae (20); Cyperaceae (15) y Euphorbiaceae (14). Según Gentry (1988), la familia Fabaceae es la más diversa en especies en tierras bajas neotropicales, mientras que las familias Poaceae, Cyperaceae y Fabaceae son también las mejor representadas en las sabanas de la llanura de inundación del Río Mamoré (Orellana, 2001) y en la llanura de inundación del Río Amazonas (Junk & Piedade, 1993).

Muchas de las especies acuáticas encontradas son de naturaleza efímera y están sujetas a

cambios estacionales del nivel de agua. Algunas como *Salvinia minima*, *Pistia stratiotes* y especialmente *Eichhornia crassipes* son consideradas como malas hierbas neotropicales hasta pantropicales, ampliamente distribuidas, que cubren las lagunas y lagos y perjudican el tráfico acuático. Producen una biomasa enorme utilizada en algunos países para el engorde de porcinos y la producción de metano (Mabberley, 1987).

Comunidades vegetales de las lagunas y sus riberas

En la zona central del Río Mamoré, el análisis fitosociológico ha permitido diferenciar, caracterizar y analizar 16 comunidades de vegeta-

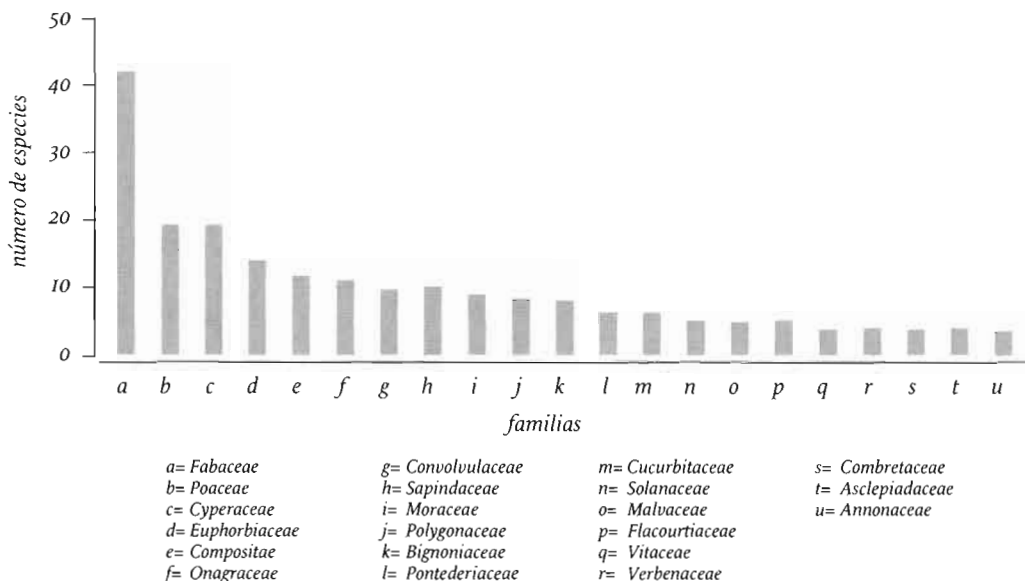


Figura VIII.1 Número de especies registradas por familia. Las familias con menos de tres especies no son representadas.

ción acuática, palustre y ribereña presentes en las lagunas. La extensa tabla fitosociológica general que presenta a las comunidades vegetales de las lagunas se encuentra en Sanjinés (2002). En el presente trabajo figura una serie de extractos de diferentes tablas fitosociológicas, ordenadas desde los ambientes permanentemente inundados hasta riberas mayormente secas. No se incluyen las especies acompañantes.

La vegetación acuática y palustre caracteriza a las lagunas Suárez, Coitarama, Florida y Potrero, ubicadas en la sabana y límite entre sabana y bosque de galería. La vegetación ribereña caracteriza a las lagunas Florida, Potrero, Siquero II, Verdun II, Tiuco y Verdun I (Cuadro VIII.1).

Cuadro VIII.1 Sinopsis de las comunidades vegetales de las lagunas y las especies más características de la zona central del Río Mamoré.

Laguna*	Su	C	F	P	S2	V2	T	V1
Tipo de laguna**	S	S	L	L	B	B	M	M
Tipo de agua***	ap	ap	ap/ai	ai	ai	ai	ab	ab
Edad aproximada (años)	100	100	100	100	>20	>20	<20	<20
Vegetación acuática y palustre								
<i>Eichhornia crassipes</i>	•	.	•	•	.	.	.	•
<i>Panicum elephantipes</i>	•
<i>Eichhornia azurea</i>	.	.	.	•
<i>Marsilea crotophora</i>	.	.	•	•
<i>Polygonum densiflorum</i>	.	.	.	•
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	.	.	.	•
<i>Thalia geniculata</i>	•
<i>Cyperus giganteus</i>	•	•
<i>Tabebuia insignis</i>	.	•
<i>Heliconia marginata</i>	.	•
Vegetación ribereña								
<i>Paspalum fasciculatum</i>	.	.	•	.	.	.	•	•
<i>Alchornea castaneifolia</i>	•	.	•	•
<i>Tessaria integrifolia</i>	•
<i>Salix humboldtiana</i>	•	•
<i>Cecropia membranacea</i>	•	•
<i>Croton sampatik</i>	.	.	•	•	.	•	.	.
* Su= Suárez C= Coitarama	P= Potrero F= Florida	S2= Siquero V2= Verdún II	T= Tiuco V1= Verdún I					
** S= Sabana	L= Límite	B= Bosque	M= Mamoré					
*** ap= aguas de planicie	ai= aguas intermedias	ab= aguas blancas						

Vegetación acuática y palustre

Varias comunidades acuáticas y palustres se desarrollan en los márgenes de las lagunas formando extensas colchas de vegetación flotante libre o arraigada, llamadas localmente taropales, cañuelares, yomomos, patujuzales, junquillares o tajibillares según sea la especie dominante. Muchas especies de plantas, especialmente aquellas que forman una vegetación flotante, tales como *Pistia* y *Salvinia* y también algunas especies de *Eichhornia*, son plantas nativas de sucesión acuática adaptadas a cubrir lagunas y canales. Otros pueden enraizar sobre el terreno en aguas poco profundas.

Según Junk & Howard-Williams (1984), la mayoría de las especies amazónicas que flotan libremente al igual que los pastos acuáticos está adaptada a aguas ricas en nutrientes y no aparece en condiciones ácidas ni pobres en nutrientes. Cuando los niveles de nutrientes son suficientes, como sucede en los ríos de aguas blancas, gran cantidad de macrófitas pueden establecerse en los canales de los ríos y lagunas. Este fenómeno se hace evidente en la Laguna Verdun I, directamente conectada al Río Mamoré, en que se desarrollan comunidades flotantes dominadas por *Eichhornia crassipes* en áreas donde la velocidad de la corriente es baja.

En las lagunas del bosque (Siquero y Verdun II), atravesadas por un río de drenaje de la sabana (Fig. V.1, Cap. V), las comunidades acuáticas parecen estar completamente ausentes. Es muy probable que la velocidad de la corriente y la profundidad del agua en estas lagunas sean los factores más influyentes para impedir el establecimiento de macrófitas acuáticas, más que el nivel de nutrientes que sus aguas puedan presentar.

Junk & Howard-Williams (1984) indican también que en áreas donde los niveles de nutrientes son bajos, las comunidades de plantas acuáticas son pobres en composición y abundancia de especies. Esto se observa en la Laguna Florida donde las comunidades de plantas acuáticas son muy escasas, como resultado de la acidez y deficiencia de nutrientes que caracterizan este tipo de aguas de planicie (Cap. V). Esta laguna se encuentra aislada y no está influenciada por aguas blancas provenientes del Río Mamoré. Por lo tanto, no recibe ningún tipo de aporte de nutrientes que favorezca al desarrollo de comunidades acuáticas más diversas.

Por el contrario, en la Laguna Potrero el aporte de nutrientes provenientes de las aguas blancas del Río Mamoré durante la época de inundación, favorece al desarrollo de comunidades más diversas de plantas acuáticas (Fig. VIII.2), aumentando la cantidad total de materia vegetal.

En la Laguna Coitarama las comunidades de macrófitas acuáticas flotantes están totalmente ausentes, pudiendo atribuirse este hecho principalmente a los bajos niveles de nutrientes de sus aguas típicamente de planicie (Cap. V), sumado al constante oleaje que no da lugar a zonas de aguas más tranquilas para el establecimiento de vegetación flotante. En la Laguna Suárez las comunidades de plantas acuáticas están mejor representadas, a pesar que sus aguas están clasificadas como aguas de planicie (Pouilly *et al.*, 1999) y consecuentemente son pobres en nutrientes. Sin embargo, durante el presente estudio se ha observado, al igual que Ritter (2000), que el agua de esta laguna presenta más bien un color café opaco, con una gran cantidad de sedimentos en suspensión y por lo tanto, mayor cantidad de nutrientes. Este hecho favorecería el desarrollo

de diversidad de plantas acuáticas flotantes y enraizadas, a diferencia de la Laguna Coitarama. Ambas lagunas presentan a su vez, extensas superficies cubiertas por junquillares y patujuzales característicos de los pantanos neotropicales y que se desarrollan sobre suelos inundados la mayor parte del año.

A pesar que aún no se cuenta con información cuantitativa sobre los requerimientos nutricionales de las especies de macrófitas acuáticas, no hay duda que su presencia y tasas de crecimiento están fuertemente influenciadas por el régimen nutricional (Junk & Howard-Williams, 1984).

En las lagunas inundadas por aguas blancas se pueden presentar cambios estacionales en la vegetación. Durante las crecidas, las condiciones ecológicas favorecen al desarrollo de la vegetación flotante. En un período de vaciante, las plantas acuáticas mueren y las especies terrestres invaden estos lugares. Cuando el nivel de las aguas asciende, las plantas acuáticas comienzan a desarrollarse a partir de semillas o individuos que han sobrevivido a la época seca. Muchas de estas especies muestran una gran capacidad para la reproducción vegetativa y tolerancia a las fluctuaciones en el nivel del agua (Puhakka & Kalliola, 1993).

♦ Comunidad de *Eichhornia crassipes*

Esta comunidad se caracteriza por la presencia dominante de *Eichhornia crassipes*, conocida localmente como “tarope”, que forma hasta el 95% de la cobertura total (Cuadro VIII.2). Esta especie flota libremente durante la época de aguas altas, arraigándose al sustrato cuando baja el nivel del agua. Junto a ella están presentes pequeñas plantas flotantes como *Pistia stratiotes*, *Salvinia minima* y con menor grado de

cobertura, *Lemna aequinoctialis* (y otras Lemnaceae como *Wolffia* y *Wolffiella*, no diferenciadas) y *Ceratopteris pteridoides*, siendo esta última típica de los lagos de várzea (Junk & Piedade, 1993). Es común encontrar en la comunidad dos especies de gramíneas conocidas localmente como “cañuelas moradas”: *Hymenachne amplexicaulis* y *Paspalum repens*; esta última puede llegar a formar colchas flotantes puras que no han sido observadas en las lagunas estudiadas.

Esta comunidad forma extensas colchas flotantes en antiguos taponés, bahías y orillas de la Laguna Verdun I (Fig. VIII.3). En la Laguna Potrero forma parte del cinturón de vegetación flotante que bordea sus orillas. Está poco representada en la Laguna Florida, donde aparece como pequeños manchones. Por último, se encuentra ampliamente representada al sur de la cubeta de la Laguna Suárez donde el efecto del viento mantiene agrupadas a extensas colchas que flotan sobre aguas con 0.3 - 1.2 m de profundidad.

Esta comunidad de plantas acuáticas está constituida principalmente por pleustohelófitas o plantas habitualmente flotantes, pero que de forma temporal pueden enraizar en el fondo cuando las aguas presentan un nivel bajo al final de la época seca, como es el caso de *Eichhornia crassipes*, *Pistia stratiotes*, *Ceratopteris pteridoides*, *Limnobium laevigatum* y *Pontederia subovata*; y por pleustófitas o plantas acuáticas siempre flotantes como *Salvinia minima*, *Azolla filiculoides*, *Phyllanthus fluitans*, *Ludwigia helminthorrhiza* y diversas especies de Lemnaceae como *Lemna aequinoctialis*, *Spirodela intermedia*, *Wolffia brasiliensis* y *Wolffiella lingulata* (Landolt & Beck, com. pers. 2002).



Figura VIII.2 Cinturón de vegetación acuática de la Laguna Potrero. En primer plano se distinguen las comunidades de *Eichhornia azurea* y *Polygonum densiflorum* y en segundo plano manchones de *Marsilea crotophora*. | Adriana Sanjinés



Figura VIII.3 Comunidad de *Eichhornia crassipes* en floración, formando extensas colchas flotantes que cubren los antiguos canales que conectan a la Laguna Verdún I con el Río Mamoré. | Adriana Sanjinés

CAPÍTULO VIII • VEGETACIÓN ACUÁTICA Y RIBEREÑA DE LAS LAGUNAS

En el presente trabajo siguiendo el criterio de Beck (1983, 1984), tanto las pleustófitas como las pleusto-helófitas son agrupadas en la comunidad de plantas flotantes, caracte-

rizada en las lagunas estudiadas por *Eichhornia crassipes*, ya que se desarrollan compartiendo físicamente el mismo espacio aunque no presenten las mismas condicio-

Cuadro VIII.2 Extracto de la tabla fitosociológica de la comunidad de *Eichhornia crassipes*.

Laguna*	Levantamientos														
	V1	V1	V1	V1	V1	V1	P	P	P	P	P	F	P	P	Su
Época**	S9	S9	S9	S9	S9	S9	S0	S0	S9	S9	S9	S0	S0	S0	H9
Profundidad del agua (cm)	130	210	250	130	300	300	19	20	50	45	60	5	0	25	45
Cobertura total (%)	60	65	85	95	95	95	80	85	75	80	70	70	80	75	80
Especies características															
<i>Eichhornia crassipes</i>	2a	2a	4	4	5	5	4	4	2b	4	3	4	4	2b	2a
<i>Pistia stratiotes</i>	2a	2b	2a	2a	+	2a	.	+	+	+	1	.	.	+	2a
<i>Salvinia minima</i>	2a	2a	2a	2a	2a	1	+	1	2b	2b	2a	+	2a	2b	2a
<i>Paspalum repens</i>	1	3	1	1	+	1	2a	.	+	.	.	1	.	+	2a
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	2a	1	1	1	+	.	2b	1	.	1	.	.	1	+	.
<i>Ceratopteris pteridioides</i>	1	.	+	+	.	.	r	.	+	+	.	.	+	.	.
Lemnaceae indet.	.	.	+	.	+	+	+
<i>Marsilea crotophora</i>	2b	1	1	+	2a	.	1
<i>Azolla filiculoides</i>	.	.	.	+	.	.	3	2b	.	.	+	+	2a	2b	+
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>	1	1	+	+	+	+	+
<i>Pontederia subovata</i>	2a	2b	.
<i>Alternanthera aquatica</i>	+
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	2a
<i>Limnobium laevigatum</i>	+	.	+	.	.	.	+
<i>Phyllanthus fluitans</i>	+	1	.
<i>Panicum elephantipes</i>	.	+
<i>Scirpus cubensis</i>	+
<i>Gymnocoronis spilanthoides</i>
<i>Polygonum punctatum</i>
<i>Sesbania exasperata</i>	r	+	.	.
<i>Limnocharis flava</i>
<i>Torulinium odoratum</i>
<i>Echinodorus grandiflorus</i>
<i>Ludwigia nervosa</i>
<i>Leersia hexandra</i>
<i>Rhynchospora cf. gigantea</i>
<i>Eleocharis acutangula</i>

* Su= Suárez
C= Coitarama

P= Potrero
F= Florida

S2= Siquero
V2= Verdún II

T= Tiuco
V1= Verdún I

nes fisiológicas. Sin embargo, Navarro (2002) clasifica a las comunidades de vegetación del Beni y del Pantanal en función a los biotipos de las plantas acuáticas que en

ellas predominan. Es así, que se diferencia un tipo de comunidad de plantas acuáticas constituidas por pleusto-helófitas dominadas por *Eichhornia crassipes* y un tipo de

Cuadro VIII.2 (Cont.)

Levantamientos														Laguna*
Su	Su	Su	P	Su	Su	Su	Su	Su	Su	Su	P	Su	Su	Época**
H9	H9	H9	S9	H9	H9	S9	S9	S9	H9	H9	S0	H9	H9	Profundidad del agua (cm)
32	72	67	52	63	67	70	70	120	69	69	50	53	69	Cobertura total (%)
80	95	80	80	85	70	80	55	80	85	85	100	50	90	Especies características
2a	3	2a	4	2b	2a	2a	1	3	.	1	.	r	.	<i>Eichhornia crassipes</i>
2a	2a	2a	+	1	.	1	+	1	1	<i>Pistia stratiotes</i>
2a	2a	2a	2a	1	1	1	+	2a	1	.	+	+	.	<i>Salvinia minima</i>
.	<i>Paspalum repens</i>
.	<i>Hymenachne amplexicaulis</i>
.	<i>Ceratopteris pteridioides</i>
.	.	+	+	.	.	<i>Lemnaceae</i> indet.
2a	2a	2a	.	3	2a	2a	1	.	1	1	1	.	1	<i>Marsilea crotophora</i>
+	+	.	.	+	+	+	.	+	.	.	+	.	.	<i>Azolla filiculoides</i>
1	1	2b	1	2b	2b	.	.	.	2a	+	.	.	.	<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>
.	.	2a	1	.	+	1	.	<i>Pontederia subovata</i>
1	1	1	r	1	+	1	1	1	1	<i>Alternanthera aquatica</i>
2a	1	1	+	1	1	2a	1	2a	2a	1	1	.	1	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>
1	+	1	1	.	.	.	1	.	<i>Limnobium laevigatum</i>
.	<i>Phyllanthus fluitans</i>
.	+	1	.	.	.	+	.	1	<i>Panicum elephantipes</i>
.	.	.	2a	r	+	2b	2a	2a	4	4	5	3	+	<i>Scirpus cubensis</i>
r	.	.	.	+	+	.	.	.	+	+	.	r	+	<i>Gymnocoronis spilanthoides</i>
.	.	1	.	.	1	+	.	.	1	2a	.	.	1	<i>Polygonum punctatum</i>
.	+	+	.	.	1	<i>Sesbania exasperata</i>
.	+	.	.	.	2a	<i>Limnocharis flava</i>
.	2a	<i>Torulinium odoratum</i>
.	3	3	<i>Echinodorus grandiflorus</i>
.	1	2a	3	<i>Ludwigia nervosa</i>
1	.	+	2a	2b	<i>Leersia hexandra</i>
.	2b	3	<i>Rhynchospora</i> cf. <i>gigantea</i>
.	1	2a	<i>Eleocharis acutangula</i>

** S9= Época seca de 1999

H9= Época húmeda de 1999

S0= Época seca de 2000

comunidad de plantas acuáticas constituida por pleustófitas y dominada generalmente por helechos acuáticos de los géneros *Salvinia* y *Azolla*.

Los levantamientos realizados para esta comunidad han permitido diferenciar tres subunidades:

- La primera está constituida por especies acuáticas que tienden a aparecer en aguas estancadas poco profundas, como *Marsilea crotophora*, *Azolla filiculoides*, *Ludwigia helminthorrhiza*. También aparecen *Pontederia subovata*, *Alternanthera aquatica*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Limnobium laevigatum* y muy raramente *Phyllanthus fluitans* y *Panicum elephantipes*.
- La segunda se caracteriza por la presencia de *Scirpus cubensis* (sinónimo de *Oxycaryum cubense*) que forma manchones a veces monotípicos o acompañados por *Polygonum punctatum*, *Sesbania exasperata* y *Gymnocoronis spilanthoides* (Fig. VIII.4). Esta subunidad se desarrolla en los márgenes o sobre las colchas flotantes constituidas por especies acuáticas.
- La tercera forma grandes manchones que se intercalan con las colchas flotantes. Fisionómicamente es un matorral arbustivo de más de 2 m de altura, denso, con una cobertura total de hasta 90% y compuesto típicamente por hierbas de porte alto, como *Ludwigia nervosa*, *Echinodorus grandiflorus* y *Rhynchospora* cf. *gigantea*. Junto a estas especies se desarrollan también *Eleocharis acutangula* y *Leersia hexandra*, que están bien representadas en la comunidad y, en menor grado, *Torulinium odoratum* y *Limnocharis flava*.

♦ Comunidad de *Panicum elephantipes*

Es una comunidad densa y está caracterizada por la especie dominante *Panicum elephantipes* (Cuadro VIII.3), gramínea de tallos robustos que llega a medir más de 1.5 m de altura. Forma extensas colchas de varios cientos de metros a lo largo de los bordes norte y este de la cubeta de la Laguna Suárez. Durante el trabajo de campo, se encontró arraigada al sustrato, sumergida parcialmente en aproximadamente 1 m de agua, mientras que sus tallos y hojas permanecen flotando. Navarro (2002) la incluye en una “alianza” (comunidad) fitosociológica provisional de colchas flotantes emergentes de *Oxycaryum cubense* – *Paspalum repens*. Junto a esta especie se encuentran algunas macrófitas flotantes como *Salvinia minima* y *Pistia stratiotes* (Fig. VIII.5).

Durante la época seca, cuando el nivel del agua empieza a disminuir, aparece un grupo de macrófitas que se desarrolla por lo general en aguas poco profundas con especies como *Marsilea crotophora*, *Limnobium laevigatum*, *Alternanthera aquatica*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Eichhornia crassipes* y *Pontederia subovata*. Algunas lianas como *Vigna longifolia* y *Vigna* sp.2 (ASA 432, Herbario Nacional de Bolivia, La Paz) son también típicas dentro de esta comunidad.

♦ Comunidad de *Eichhornia azurea*

Florísticamente esta comunidad está dominada por *Eichhornia azurea* (Cuadro VIII.4), conocida localmente como “tarope de hoja grande”, que cubre hasta el 85% de la superficie. Esta macrófita acuática forma colonias extensas que flotan arraigadas al sustrato

durante todo el año. Sin embargo, cuando son arrastradas por el viento a orillas donde el nivel de agua es muy bajo pueden sobrevivir enraizadas al sustrato fangoso durante bastante tiempo. Esta comunidad es representada únicamente en la Laguna Potrero, donde forma el cinturón más externo de la colcha de vegetación flotante arraigada. Se desarrolla en aguas que no superan los 50 cm de profundidad durante la época seca (Figs. VIII.3 y VIII.6).

Comúnmente se encuentran asociadas a esta especie *Pistia stratiotes*, *Marsilea crotophora* y dos gramíneas acuáticas: *Paspalum repens* e *Hymenachne amplexicaulis*, esta última es acompañante típica de la comunidad (Beck, 1983). También se desarrollan varias especies pleustófitas como *Salvinia minima*,

Azolla filiculoides, *Phyllanthus fluitans*, Lemnaceae, *Ludwigia helminthorrhiza*, *Utricularia foliosa* y *Ricciocarpus natans*. Excepcionalmente, pueden encontrarse algunas especies con bajo índice de cobertura, como *Eichhornia crassipes*, *Pontederia subovata*, *Polygonum densiflorum* y *Bacopa* sp.

Esta comunidad ha sido también estudiada por Beck (1983, 1984) en sabanas inundables del noreste de Bolivia, donde *Eichhornia azurea* predomina en cañadas que llevan algo de agua corriente durante todo el año y forma colonias extensas que flotan durante la época de aguas altas. Según Navarro (2002), esta especie podría estar asociada a aguas pobres en sedimentos y sales minerales disueltas.

Cuadro VIII.3 Extracto de la tabla fitosociológica de la comunidad de *Panicum elephantipes*.

	Levantamientos				
	Su	Su	Su	Su	Su
Laguna*					
Época*	H9	H9	H9	S9	S9
Profundidad del agua (cm)	80	80	61	60	60
Cobertura total (%)	90	95	99	90	90
Especies características					
<i>Panicum elephantipes</i>	5	4	5	3	4
<i>Pistia stratiotes</i>	+	.	+	+	.
<i>Salvinia minima</i>	+	+	+	.	.
<i>Vigna</i> sp. 2	+	2b	+	.	.
<i>Marsilea crotophora</i>	.	.	+	+	.
<i>Limnobium laevigatum</i>	.	.	+	+	.
<i>Alternanthera aquatica</i>	.	.	.	2a	2a
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	.	.	+	2a	.
<i>Vigna longifolia</i>	.	.	.	2b	2a
<i>Eichhornia crassipes</i>	.	.	+	.	.
<i>Pontederia subovata</i>	1

* Ver abreviaciones en cuadro VIII.2

◆ Comunidad de *Marsilea crotophora*

Esta comunidad se caracteriza por la especie dominante *Marsilea crotophora*, con una cobertura total de hasta 95% (Cuadro VIII.5), que se desarrolla con *Salvinia minima* y *Pistia stratiotes*. Le acompañan también *Paspalum repens*, *Hymenachne amplexicaulis*, *Ceratopteris pteridioides*, *Eichhornia crassipes*, *E. azurea* y *Limnobium laevigatum*, además de pequeñas plantas flotantes que aparecen ocasionalmente refugiándose en medio del “trébol de agua” y del “tarope”, como *Ludwigia helminthorrhiza*, *Lemna aequinoctia-*

lis, *Ricciocarpus natans*, *Utricularia foliosa*, *Bacopa* sp., *Phyllanthus fluitans* y *Azolla filiculoides*. Estas dos últimas aparentemente se presentan sólo en las comunidades de *Marsilea crotophora* de la Laguna Potrero.

En las lagunas Potrero y Florida esta comunidad se encuentra bien representada formando parte del cinturón de vegetación flotante que bordea sus orillas. Durante la época seca, el nivel del agua en los bordes no supera a los 50 cm, permitiendo el establecimiento de plantas típicas de aguas poco profundas.

Cuadro VIII.4 Extracto de la tabla fitosociológica de la comunidad de *Eichhornia azurea*.

	Levantamientos				
	P	P	P	P	P
Laguna*	S0	S0	S0	S0	S9
Época*	32	31	25	35	25
Profundidad del agua (cm)	85	80	85	85	70
Cobertura total (%)					
Especies características					
<i>Eichhornia azurea</i>	4	4	4	4	3
<i>Salvinia minima</i>	2a	2a	1	1	2a
<i>Pistia stratiotes</i>	1	+	2a	2a	+
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	+	.	+	+	+
<i>Marsilea crotophora</i>	.	1	1	1	1
<i>Azolla filiculoides</i>	1	1	+	1	.
<i>Paspalum repens</i>	+	.	1	1	.
<i>Phyllanthus fluitans</i>	+	1	+	+	.
Lemnaceae indet.	.	r	+	+	.
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>	+	.	.	.	+
<i>Limnobium laevigatum</i>	+
<i>Utricularia foliosa</i>	.	+	.	.	.
<i>Ricciocarpus natans</i>	.	r	.	.	.
<i>Pontederia subovata</i>	1
<i>Eichhornia crassipes</i>	2a
<i>Polygonum densiflorum</i>	+
<i>Bacopa</i> sp. 1	r

* Ver abreviaciones en cuadro VIII.2



Figura VIII.4 Comunidad de plantas acuáticas flotantes, caracterizada por *Eichhornia crassipes*, *Ludwigia helminthorrhiza*, *Salvinia minima* y *Alternanthera aquatica*, entre otras. Por detrás, se notan manchones de *Scirpus cubensis* en la Laguna Suárez. | *Adriana Sanjinés*



Figura VIII.5 Comunidad de *Panicum elephantipes*, formando una colcha que bordea los márgenes de la Laguna Suárez. | *Adriana Sanjinés*

Las comunidades de *Marsilea crotophora* se distinguen como grandes manchones de color verde claro a amarillo, típico de las hojas de este helecho anfibio que se caracteriza por tener hojas emergentes divididas en cuatro segmentos, por lo que es denominado localmente “trébol de agua” (Figs. VIII.2 y VIII.7).

Beck (1983) describe dos comunidades con las especies características *Marsilea polycarpa*, *Neptunia prostrata* y *Ceratopteris pteridoides*, en los estanques y pozos con aguas poco profundas y cálidas de las sabanas inundadas del Río Yacuma en el noreste de Bolivia. En la revisión de Johnson (1986) para el género *Marsilea*, no se encuentra

registrada esta especie para el Departamento del Beni, sino la nueva especie *Marsilea crotophora*. Este helecho permanece durante la época de lluvias, pudiendo desaparecer completamente durante la época seca.

♦ **Comunidad de *Polygonum densiflorum***

Esta comunidad está dominada por *Polygonum densiflorum* (Cuadro VIII.6), herbácea que alcanza más de 1.5 m de altura y que compone hasta un 95% de la cobertura total (Fig. VIII.8). Flotando dentro de la comunidad se encuentran varias macrófitas como *Salvinia minima*, *Pistia stratiotes*, *Lemna aequinoctialis*, *Marsilea crotophora*, *Cerato-*

Cuadro VIII.5 Extracto de la tabla fitosociológica de la comunidad de *Marsilea crotophora*.

	Levantamientos										
	F	F	F	F	P	P	P	P	P	F	P
Laguna*											
Época*	S0	S0	S0	S0	S9	S0	S0	S0	S9	S9	S9
Profundidad del agua (cm)	32	28	30	18	40	30	35	35	15	20	50
Cobertura total (%)	95	95	80	80	95	95	90	90	85	80	95
Especies características											
<i>Marsilea crotophora</i>	5	5	4	4	5	4	4	4	4	4	5
<i>Salvinia minima</i>	+	+	+	+	2b	2b	2a	2a	3	2a	2a
<i>Pistia stratiotes</i>	+	+	.	+	+	+	2a	2a	.	.	+
<i>Paspalum repens</i>	+	.	+	.	.	+	2a	2a	.	.	.
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	.	+	.	+	.	.	+	+	+	.	.
<i>Eichhornia azurea</i>	1	1	.	2b	.	1	1	1	.	.	.
<i>Lemna aequinoctialis</i>	+	+	.	+	.	.	+	+	.	.	.
<i>Ceratopteris pteridioides</i>	.	1	1	1	.	r
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>	.	.	1	.	1	+	+
<i>Eichhornia crassipes</i>	.	1	1	.	1	+
<i>Phyllanthus fluitans</i>	1	+	.	r	.	.
<i>Azolla filiculoides</i>	2a	1	1	.	1	.
<i>Ricciocarpus natans</i>	+
<i>Limnobium laevigatum</i>	+	.	.	.	+	.	.
<i>Utricularia foliosa</i>	.	.	+
<i>Bacopa</i> sp. 1	+	+

* Ver abreviaciones en cuadro VIII.2

pteris pteridioides, *Pontederia subovata* y *Limnobium laevigatum*. Otras especies poco frecuentes como *Eichhornia crassipes*, *E. azurea*, *Paspalum repens* e *Hymenachne amplexicaulis* están presentes, pero con bajos índices de cobertura.

Se desarrolla como un gran manchón en un extremo de la Laguna Potrero, donde el agua se mantiene estancada con 50 cm de profundidad. El sustrato es bastante fangoso con gran cantidad de materia orgánica, poco descompuesta debido a la permanente saturación de agua. Cuando se remueven las capas superficiales, se desprende un olor fétido como consecuencia de la descomposición en condiciones anaeróbicas.

♦ Comunidad de *Hymenachne amplexicaulis*

Florísticamente está caracterizada por dos gramíneas: *Hymenachne amplexicaulis*, que alcanza hasta 1 m de altura y presenta los índices más altos de cobertura (Cuadro VIII.7) y *Paspalum repens*, gramínea robusta que enraiza en el sustrato, mientras que sus tallos gruesos se postran flotando y creciendo en la superficie del agua. Ambas gramíneas conocidas localmente como “cañuelas moradas” son forrajeras de buena palatabilidad para el ganado del lugar.

Se desarrolla en orillas algo más alejadas del agua libre de la Laguna Potrero, donde

Cuadro VIII.6 Extracto de la tabla fitosociológica de la comunidad de *Polygonum densiflorum*.

	Levantamientos			
	P	P	P	P
Laguna*	S0	S0	S9	S9
Época*	30	32	50	5
Profundidad del agua (cm)	95	95	85	75
Cobertura total (%)				
Especies características				
<i>Polygonum densiflorum</i>	5	5	5	4
<i>Salvinia minima</i>	4	3	+	1
<i>Pistia stratiotes</i>	4	3	+	.
<i>Lemna aequinoctialis</i>	1	1	+	.
<i>Marsilea crotophora</i>	1	1	+	.
<i>Ceratopteris pteridioides</i>	+	+	.	.
<i>Pontederia subovata</i>	1	1	.	.
<i>Limnobium laevigatum</i>	1	1	.	.
<i>Eichhornia crassipes</i>	.	.	+	.
<i>Paspalum repens</i>	.	.	+	.
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	.	.	.	1
<i>Eichhornia azurea</i>	+	.	.	.

* Ver abreviaciones en cuadro VIII.2

forma extensos pastizales rizomatosos densos, que alcanzan en promedio 1 m de altura, llamados "cañuelares". Durante la época seca, el pastizal presenta poca agua encontrándose casi seco. Sin embargo, durante la época húmeda el nivel del agua puede superar los 1.5 m, permitiendo el rebrote y el crecimiento en longitud de las gramíneas que se arraigan al sustrato, mientras sus partes superiores crecen fuera del agua. Esto ha sido observado también en las sabanas de Espíritu (Beck, 1983, 1984), donde esta comunidad se desarrolla en aguas con poco movimiento o estancadas, creciendo rápidamente cuando el agua empieza a subir para formar densos pajonales flotantes.

En lugares con mayor acumulación de agua, se desarrollan también especies acuáticas como *Salvinia minima*, *Eichhornia crassipes*, *Pontederia subovata* y algunas veces *Pistia stratiotes*, *Azolla filiculoides*, *Ludwigia helminthorrhiza*, *Ceratopteris pteridioides*, *Phyllanthus fluitans* y *Utricularia foliosa*, las mismas que probablemente se perderán cuando el sustrato se seque completamente. Algunas herbáceas como *Polygonum densiflorum*, *Sesbania exasperata* y *Scirpus cubensis* crecen ocasionalmente dentro de la comunidad.

Cuadro VIII.7 Extracto de la tabla fitosociológica de la comunidad de *Hymenachne amplexicaulis*.

	Levantamientos							
Laguna*	P	P	P	P	P	P	P	P
Época*	S0	S0	S0	S0	S0	S9	S0	S0
Profundidad del agua (cm)	12	16	16	30	0	25	0	0
Cobertura total (%)	65	60	60	85	70	90	75	95
Especies características								
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	4	2b	2b	3	4	4	4	5
<i>Paspalum repens</i>	.	3	3	1
<i>Eichhornia crassipes</i>	2a	1	1	2b	2b	.	.	.
<i>Salvinia minima</i>	1	+	+	1	+	2a	.	.
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>	.	.	+	2a	+	1	.	.
<i>Pistia stratiotes</i>	.	.	+	.	.	+	.	.
<i>Ceratopteris pteridioides</i>	.	.	+	.	+	.	.	.
<i>Azolla filiculoides</i>	+	.	.	1	+	.	.	.
<i>Utricularia foliosa</i>	.	.	.	+
<i>Marsilea crotophora</i>	+	.	.	.
<i>Polygonum densiflorum</i>	.	+
<i>Scirpus cubensis</i>	2a	.	.
<i>Sesbania exasperata</i>	.	.	.	+
<i>Pontederia subovata</i>	.	.	.	1	+	.	.	.
<i>Phyllanthus fluitans</i>	+
<i>Limnobium laevigatum</i>	+
Lemnaceae indet.	.	r

* Ver abreviaciones en cuadro VIII.2



Figura VIII.6 Comunidad de *Eichhornia azurea*, formando el cinturón más externo de la colcha flotante que bordea los márgenes de la Laguna Potrero. | *Adriana Sanjinés*



Figura VIII.7 Comunidad de *Marsilea crotophora*, especie conocida como “trébol de agua”. Se desarrolla en aguas estancadas de poca profundidad junto con otras especies como *Salvinia minima*. | *Adriana Sanjinés*



Figura VIII.8 Comunidad de *Polygonum densiflorum*, formando un denso manchón de hasta 1.5 m de altura que se desarrolla en aguas estancadas. Por delante, se establecen comunidades de *Marsilea crotophora* y *Eichhornia azurea*. | Adriana Sanjinés



Figura VIII.9 Comunidad de *Thalia geniculata* (patujuzal), formando manchones que bordean la Laguna Suárez. | Adriana Sanjinés

♦ Comunidad de *Thalia geniculata*

Conocida localmente como patujuzal o patujú de yomomo, esta comunidad se desarrolla en aguas estancadas y débilmente ácidas, típicas de la Laguna Suárez. Forma extensos manchones homogéneos que bordean las orillas con 40 a 50 cm de profundidad (Fig. VIII.9, Cuadro VI.4). En la Laguna Coitarama, estos manchones se desarrollan alternando con las comunidades de *Cyperus giganteus*.

La cobertura de esta comunidad es variable y va de 20 a 85%. Florísticamente está dominada por *Thalia geniculata*, hierba que puede alcanzar fácilmente los 3 m de altura.

Al igual que lo observado por Orellana (2001), los yomomos de *Thalia geniculata* son poco diversos y la mayor parte del año permanecen en aguas estancadas. Las especies acuáticas flotantes como *Pistia stratiotes* y *Salvinia minima*, así como algunas gramíneas, herbáceas y ciperáceas, pueden desarrollarse dentro de la comunidad. En los bordes, donde el nivel del agua es menor, es usual encontrar manchones de *Eleocharis insterincta* (totorá), ciperácea que enraiza en el fondo del agua con las partes superiores emergentes. Según Beck (1983), esta especie es característica de las comunidades herbáceas de bajíos y aparece al final de la época de inundación.

♦ Comunidad de *Cyperus giganteus*

Florísticamente, esta comunidad está caracterizada por *Cyperus giganteus*, conocida localmente como “junquillo”, una ciperácea de gran porte ampliamente distribuida en los pantanos neotropicales de tierras bajas (Beck, 1984; Navarro, 2002).

Esta comunidad vegetal se encuentra descrita en el Cap. VI (Fig. VI.3). Los junquillares de *Cyperus giganteus*, al igual que los yomomales de *Thalia geniculata*, constituyen importantes refugios para la fauna silvestre como lagartos, capibaras y sicuríes, entre otros. Es conocida localmente como “junquillar” o “yomomo de junquillo” y es típica de pantanos que se inundan durante casi todo el año (Fig. VIII.10). En el Beni, los junquillares llegan a ocupar considerables extensiones principalmente en los Llanos de Moxos, al este del Río Mamoré (Hanagarth, 1993).

En la Laguna Coitarama, los junquillares se encuentran ocupando grandes extensiones en sus márgenes. En la época húmeda, el nivel de agua puede llegar a 1 m. El sustrato del junquillo es de tipo histosol fibrico, se caracteriza por presentar en la parte superior un grueso horizonte de materia orgánica formada por cañas y hojas en descomposición, la parte media está constituida por fibras con pocas estructuras vegetales reconocibles macroscópicamente y la parte inferior está formada por una mezcla de fibras y fango amorfo que se apoya directamente sobre fangos arcillosos de color gris uniforme (Navarro, 2002).

♦ Comunidad de *Tabebuia insignis*

Los bosquecillos de tajibillos llamados “tajibillares” ocupan una larga franja que bordea la orilla este de la Laguna Coitarama, donde se desarrollan alternando con yomomales de *Cyperus giganteus* y *Thalia geniculata*. La comunidad se caracteriza por la especie dominante *Tabebuia insignis*, árbol de hasta 5 m de altura con raíces zancudas que se establece sobre montículos de turba rodeados de zanjas de 0.5 a 0.8 m

de profundidad (Fig. VIII.11, Cuadro VIII.8).

Por delante de este bosquesillo, se establece una extensa franja de un césped alto flotante monoespecífico de *Panicum mertensii*, que ocupa de 3 - 5 m de ancho (Cap. VI). Se desarrolla en aguas con 1 - 1.5 m de profundidad y bordea gran parte de los márgenes de las comunidades de *Tabebuia insignis* y *Cyperus giganteus*.

Los bosquesillos de *Tabebuia insignis* han sido descritos por Hanagarth (1993) en el Arroyo Capiguara al sureste de Espiritu, donde son de gran importancia como lugar de reproducción de cigüeñas y garzas y son mencionados también por Navarro (1993)

para las lagunas Pajalal y Taborga de la Reserva de Vida Silvestre Ríos Blanco y Negro de Santa Cruz.

• Comunidad de *Heliconia marginata*

Forma manchones densos de patujú que se desarrollan en los márgenes relativamente planos, menos inundados y en contacto con los bosques de inundación temporal de la Laguna Coitarama. Esta comunidad está dominada por *Heliconia marginata* y aunque es prácticamente monoespecífica, sobre sus tallos y hojas se pueden encontrar varias plantas trepadoras como *Passiflora* sp., *Ipomoea sobrevoluta*, *Tassadia* cf. *aristata*, *Merremia umbellata*, *Rhabdadenia pohlii*,

Cuadro VIII.8 Extracto de la tabla fitosociológica de la comunidad de *Tabebuia insignis*.

Laguna*	Levantamientos					
	C	C	C	C	C	C
Época*	S9	H9	H9	H9	H9	H9
Profundidad del agua (cm)	50	55	55	55	78	55
Cobertura total (%)	75	70	75	80	80	55
Especies características						
<i>Tabebuia insignis</i>	4	3	3	3	3	2b
<i>Thelypteris interrupta</i>	1	2a	2a	2a	2a	2a
<i>Blechnum serrulatum</i>	1	2a	.	2b	2a	2a
<i>Ludwigia rigida</i>	2a	1	2a	1	1	.
<i>Echinodorus grandiflorus</i>	.	2a	r	1	1	.
<i>Cyperus giganteus</i>	.	2a	1	.	2a	1
<i>Torulinium odoratum</i>	.	1	2a	2a	.	.
<i>Ipomoea</i> sp. 1	1	1	+	+	.	.
<i>Panicum mertensii</i>	2b	.	2a	2a	1	1
<i>Hibiscus</i> sp.	.	.	.	+	+	+
<i>Begonia fischeri</i>	.	.	.	1	+	+
<i>Panicum stoloniferum</i>	.	.	.	2a	1	.
<i>Sarcostemma clausum</i>	+	+
<i>Cissus spinosa</i>	+	+
<i>Vigna longifolia</i>	.	.	.	+	+	.

* Ver abreviaciones en cuadro VIII.2



Figura VIII.10 Extensos y densos junquillares dominados por *Cyperus giganteus* que se desarrollan en los márgenes de la Laguna Coitarama. En algunos lugares manchones de *Thalia geniculata* pueden intercalarse junto con el junquillo. | Adriana Sanjinés



Figura VIII.11 Tajibillar de *Tabebuia insignis*, formando extensas franjas que bordean la orilla este de la Laguna Coitarama. Por delante se establece un césped flotante de *Panicum mertensii*. | Adriana Sanjinés

Ipomoea sp. y *Vigna longifolia*. Algunos individuos de *Aeschynomene fluminensis* var. *fluminensis*, *Malachra radiata*, *Gymnocroronis spilanthoides*, *Limnocharis flava* y *Polygonum punctatum* crecen alrededor del patujú. Según Navarro (2002), los patujuzales de *Heliconia marginata* están distribuidos preferentemente en las inmediaciones de ríos de aguas blancas, incluso formando partes topográficamente más deprimidas de los bosques de várzea.

Vegetación ribereña

Un conjunto de comunidades vegetales coloniza las playas y riberas de río y lagunas de aguas blancas, dando lugar a fajas sucesionales de cañuelares, bosquecillos y bosques dominados por especies pioneras. Los cañuelares ribereños, que forman extensas colchas flotantes o arraigadas constituyen los primeros estados sucesionales de vegetación (Cap. VII). En los lagos de origen fluvial, la sucesión está dirigida por procesos como la sedimentación y la acumulación de turba. En este caso, la sucesión comienza en aguas abiertas y pasa por varias etapas hasta el bosque (Puhakka & Kalliola, 1993). En las lagunas del Río Mamoré, la sucesión empieza también en aguas abiertas, con las comunidades flotantes y arraigadas de *Eichornia crassipes* y *Paspalum fasciculatum*, respectivamente.

Las comunidades sucesionales siguientes se caracterizan por árboles pioneros de rápido crecimiento que no toleran sombra, tales como *Alchornea castaneifolia*, *Tessaria integrifolia*, *Salix humboldtiana* y *Cecropia membranacea*, que colonizan sitios inundados por aguas blancas ricas en material en suspensión (Cap. VII). Posteriormente son reemplazadas por otras hasta llegar a consolidar el bosque madu-

ro (Kalliola *et al.*, 1987; Puhakka & Kalliola, 1993). Los mismos autores indican que estas especies resisten severos daños causados por las inundaciones y la alta deposición sedimentaria. Algunas pueden retoñar después de haber sido cubiertas completamente, formando nuevas raíces laterales cerca de la superficie del suelo.

Este tipo de vegetación ribereña sucesional es típico de las playas de ríos de aguas blancas, donde forman fajas o cinturones que van desde la orilla hacia el interior de la playa. Esta vegetación ribereña ha sido descrita para el Río Mamoré (Maldonado, 2001; Cap. VII), varios ríos de la Amazonía boliviana (Navarro, 2002) y ríos de la Amazonía peruana (Puhakka & Kalliola, 1993).

♦ Comunidad de *Paspalum fasciculatum*

Conocidas en el Beni como “cañuelares” o “camalotes” y se caracterizan por la especie dominante *Paspalum fasciculatum*, denominada localmente “cañuela blanca”. Esta graminéa perenne se desarrolla arraigada al sustrato inclusive en aguas profundas donde puede sobrevivir sumergida parcialmente bajo el agua por largos períodos. Sus tallos son robustos, huecos o esponjosos, más o menos erguidos y pueden alcanzar hasta 4 m de altura. Enraiza desde los nudos inferiores y puede propagarse de forma vegetativa mediante estolones.

En la Laguna Tiuco estos cañuelares ocupan grandes extensiones en los tapones de la laguna, en bordes más exteriores de las playas y bancos de arena planos o de suave declive temporalmente inundables, pero siempre húmedos. Durante la época húmeda, esta comunidad comienza a florecer y se

caracteriza por tener la apariencia de una extensa alfombra verde flotante que se desarrolla arraigada al sustrato, pero que puede llegar a extenderse por varios metros hacia aguas profundas. En época seca, cuando baja el nivel de las aguas, el aspecto de esta comunidad cambia; los individuos se secan parcialmente y el color verde desaparece, quedando solamente las partes basales estoloníferas aún vivas, dispuestas a retoñar cuando el nivel de las aguas suba nuevamente (Figs VIII.12 y VIII.13). Para establecerse en las playas arenosas, estas gramíneas necesitan de un período seco de varios meses, además de la reducción de la velocidad de la corriente, para que durante la época de aguas altas logren su óptimo crecimiento (Junk & Piedade, 1997).

En la Laguna Verdun I, esta comunidad se presenta en franjas angostas, que se establecen sobre playas temporalmente inundadas por delante de los bosquecillos de *Alchornea castaneifolia*. En la Laguna Florida estos cañuelares bordean las orillas de menor pendiente formando un extenso y denso pastizal en franja por delante del bosque. En esta laguna, durante la época seca en que se realizó el estudio, el sustrato del pastizal se encontraba sin agua y las gramíneas comenzaban a secarse. Sin embargo, en la época húmeda el nivel del agua llega a subir hasta 4 m, permitiendo el rebrote de las gramíneas y convirtiéndose el pastizal en una colcha flotante arraigada al sustrato.

Con una cobertura total que llega inclusive al 100% (Cuadro VIII.9), estos cañuelares están dominados por *Paspalum fasciculatum*, que se desarrolla junto a algunos arbustos de *Mimosa pellita* y otros arbolitos que pertenecen a otras comunidades como *Alchornea castaneifolia*, *Salix humboldtiana* (ambas

especies ausentes en la Laguna Florida), *Sapium* cf. *glandulosum* y *Albizia subdimidiata* var. *subdimidiata*. También se encuentran algunas hierbas altas y lianas como *Aeschynomene sensitiva*, *Lippia alba*, *Ipomoea rubens* y *Cissus verticillata*.

Parte de la comunidad forma una subunidad que es característica de la Laguna Verdun I y que está dominada por *Polygonum hispidum* y varias lianas como *Mesochites trifida*, *Cissus palmata*, *Cynanchum montevidense* e *Ipomoea* sp. 2.

Como mencionamos anteriormente, *Paspalum fasciculatum* se desarrolla en áreas sujetas a inundación temporal con intensa sedimentación, como las playas y riberas de lagunas del Mamoré. Sin embargo, está ampliamente difundido en las sabanas de la llanura de inundación del Río Mamoré, formando sobre todo parte de los pastizales junto con otras especies diferenciales (Cap. VI). El desarrollo de esta gramínea ha sido observado también por Junk & Piedade (1993) en la llanura de inundación del Río Amazonas cerca de Manaus, donde *Paspalum fasciculatum* es considerada como una especie terrestre, pero que puede sobrevivir parcialmente sumergida por largos períodos, por lo que se la considera como una especie adaptada a las fluctuaciones del nivel de agua.

Según Puhakka & Kalliola (1993) y Navarro (2002), se desarrollan también extensos cañuelares caracterizados por *Echinochloa polystachya*, *Hymenachne amplexicaulis* y *Paspalum repens* en áreas influenciadas por las aguas blancas. Estos cañuelares no han sido observados en las lagunas anexas al río, pero son comunes en las playas de los meandros del Río Mamoré (Cap. VII).



Figura VIII.12 Cañuelares de *Paspalum fasciculatum* que se desarrollan arraigados al sustrato, inclusive en aguas profundas, de la Laguna Tiuco. Por detrás se encuentran árboles de *Salix humboldtiana*. | Adriana Sanjinés



Figura VIII.13 Cañuelar seco de *Paspalum fasciculatum* durante la época seca, cuando el nivel de las aguas baja en la Laguna Florida. | Adriana Sanjinés

♦ Comunidad de *Alchornea castaneifolia*

A lo largo del Río Mamoré se ven frecuentemente franjas de bosquecillos de *Alchornea castaneifolia* (Cap. VII), que también se encuentran ampliamente representados en las lagunas Tiuco, Verdun I y Siquero II y casualmente en la Laguna Potrero (Cuadro VIII.10).

Esta comunidad se establece en riberas de deposición y en playas que se inundan la

mayor parte del año, donde constituye bosquecillos que forman franjas discontinuas ralas o más o menos densas, con una cobertura total que varía del 20-80%. La especie característica y dominante es *Alchornea castaneifolia*, árbol de hasta 8 m de altura y conocida como especie pionera de rápido crecimiento que no tolera la sombra. Crece parcialmente sumergida en aguas de hasta más de 2 m de profundidad, pudiendo soportar largos períodos de inundación, ya que es capaz de desarrollar nuevas raíces en

Cuadro VIII.9 Extracto de la tabla fitosociológica de la comunidad de *Paspalum fasciculatum*.

Laguna*	Levantamientos																	
	F S0	F S0	F S0	F S0	F S9	T S9	T S9	T S9	T S9	T H9	T H9	T H9	T H9	T H9	T S9	V1 S0	V1 S0	
Profundidad del agua (cm)	0	0	0	0	0	5	0	0	108	220	185	115	200	139	0	0	0	
Relieve (°)	0	0	3	3	0	5	3	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	
Cobertura total (%)	100	85	80	80	70	85	80	60	85	80	80	80	80	80	65	80	85	85
Especies características																		
<i>Paspalum fasciculatum</i>	5	5	4	4	4	4	5	4	4	4	5	5	4	5	3	5	3	3
<i>Mimosa pellita</i>	.	.	.	2a	1	.	.	.	+	.	.	.	+	.	1	+	+	2a
<i>Alchornea castaneifolia</i>	+	1	1	2a	.	+	+	+	3	1	2a	3
<i>Salix humboldtiana</i>	2a	.	.	1	2a	.	.	.	1	.	+	.	.
<i>Sapium cf. glandulosum</i>	1	.	.	r	r
<i>Aeschynomene sensitiva</i>	+	+	+	2a	.	+	.	.	.
<i>Albizia subdimidiata</i> var. <i>subdimidiata</i>	.	.	1	+	r	.	.
<i>Lippia alba</i>	+	.	+	.	.	.	r	.	.
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	+	+	1
<i>Polygonum hispidum</i>	.	+	.	.	+	.	.	.	1	3	3
<i>Mesochites trifida</i>	.	.	+	.	.	+	1	+
<i>Cissus palmata</i>	1	+
<i>Cynanchum montevidense</i>	1	.
<i>Ipomoea</i> sp. 2	2a	2a
<i>Cissus spinosa</i>	.	.	.	1
<i>Ipomoea rubens</i>	+
<i>Cissus verticillata</i>	1	r	.	.

* Ver abreviaciones en cuadro VIII.2

CAPÍTULO VIII • VEGETACIÓN ACUÁTICA Y RIBEREÑA DE LAS LAGUNAS

el sustrato. Junto a esta especie se desarrollan las leñosas *Sapium cf. glandulosum* y *Mimosa pellita* var. *dehiscens*, mientras que en el estrato herbáceo de estos bosquecillos, pueden establecerse cañuelares de *Paspalum fasciculatum*.

Dentro de la comunidad se diferencian tres subunidades, las dos primeras están presentes sólo en la Laguna Siquero II y forman un bosque bajo, sujeto a inundaciones temporales, que se establece muy cerca de las orillas:

Cuadro VIII.10 Extracto de la tabla fitosociológica de la comunidad de *Alchornea castaneifolia*.

	Levantamientos																				
Laguna*	S2	T	S2	S2	V1	V1	V1	P	V1	V1	V1	T	V1	V1	V1	V1	V1	V1			
Época*	S0	H9	S0	S0	S9	S9	S0	S9	S0	S0	S0	S9	S0	S0	S0	S0	S9	S9	S9		
Profundidad del agua (cm)	175	220	190	150	200	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0		
Relieve (°)	0	0	0	0	0	0	7	0	6	7	10	15	8	3	3	0	0	0	2		
Cobertura total (%)	75	60	70	70	60	20	70	60	75	75	50	55	55	80	80	40	60	50			
Especies características																					
<i>Alchornea castaneifolia</i>	4	3	4	4	4	2a	4	3	4	4	4	3	3	4	4	3	3	3	3		
<i>Mimosa pellita</i>	.	.	.	2a	1	2a	3	2b	2b	3	3	.	1	2b	3	.	1	.	.		
<i>Sapium cf. glandulosum</i>	1	1	2b	1	1	1		
<i>Paspalum fasciculatum</i>	+	.	1	.	.	2a	3	.	+	1	.	.	1	.	.		
<i>Phyllanthus</i> sp. 1	+		
<i>Laetia americana</i>		
<i>Cardiospermum halicacabum</i>		
<i>Albizia subdimidiata</i> var. <i>subdimidiata</i>	+	1	
<i>Inga stenoptera</i>	
<i>Trichilia singularis</i>	
<i>Banara arguta</i>	
<i>Croton sampatik</i>	1	
<i>Byttneria coriacea</i>	1	
<i>Ficus insipida</i>	1	
<i>Alchornea schomburgkii</i>	
<i>Mesechites trifida</i>	1	1	+	1	1
<i>Ipomoea rubens</i>	+	2a
<i>Cissus verticillata</i>	1	.	.	.	+	2a
<i>Cymbosema roseum</i>	.	.	.	1	1	+
<i>Cayaponia citrullifolia</i>	+	.	+	1
<i>Sarcostemma clausum</i>	1	2a
<i>Cissus palmata</i>	1	1	1
<i>Cynanchum montevidense</i>	2a	1	.	1

* Ver abreviaciones en cuadro VIII.2

- La primera se caracteriza por árboles de bajo porte como *Laetia americana* y *Phyllanthus* sp. (ASA 548) y lianas de la especie *Cardiospermum halicacabum*, que cubren densamente el estrato herbáceo durante la época seca.
- La segunda está compuesta por árboles que se establecen un tanto más alejados de las orillas, siendo las especies características las siguientes: *Albizia subdimidiata* var. *subdimidiata*, *Inga stenoptera*, *Trichilia singularis*, *Banara arguta*, *Croton sampatik*, *Byttneria coriacea*, *Ficus insipida* y *Alchornea schomburgkii*.

Cuadro VIII.10 (Cont.)

Levantamientos																	
T	T	V1	T	V1	V1	V1	S2	S2	S2	S2	S2	S2	S2	S2	S2	S2	
S9	H9	S9	S9	S9	S9	S0	S0	S0	S0	S0	S0	S0	S0	S0	S0	S0	Laguna*
0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Época*
4	0	8	8	15	5	6	5	0	0	8	10	2	8	8	9	8	Profundidad del agua (cm)
20	70	50	50	80	85	75	80	75	60	80	90	60	60	45	40	65	Relieve (°)
																	Cobertura total (%)
2b	3	3	2a	4	2a	4	4	3	3	4	3	3	3	2b	3	2a	Especies características
1	1	.	2a	2b	2a	2a	3	3	2b	1	1	2a	2b	.	.	+	<i>Alchornea castaneifolia</i>
+	1	2a	1	.	1	2b	2a	2a	2a	2a	.	.	2a	.	.	2a	<i>Mimosa pellita</i>
1	.	.	1	2a	1	<i>Sapium cf. glandulosum</i>
.	1	2a	2a	.	2a	1	2a	.	+	2b	.	<i>Paspalum fasciculatum</i>
.	1	2a	2b	2a	1	1	.	.	+	.	.	<i>Phyllanthus</i> sp. 1
.	1	1	1	3	2a	.	.	.	2a	<i>Laetia americana</i>
.	.	.	+	.	1	1	2a	2a	2a	2b	.	2b	<i>Cardiospermum halicacabum</i>
.	<i>Albizia subdimidiata</i> var. <i>subdimidiata</i>
.	1	.	1	2b	2b	2a	<i>Inga stenoptera</i>
.	1	+	.	2a	1	.	<i>Trichilia singularis</i>
.	+	.	4	1	.	1	.	1	<i>Banara arguta</i>
.	r	.	.	.	+	<i>Croton sampatik</i>
.	+	+	.	.	.	1	<i>Byttneria coriacea</i>
.	1	.	.	3	<i>Ficus insipida</i>
.	1	.	.	1	.	.	<i>Alchornea schomburgkii</i>
.	2a	.	2b	.	+	.	.	1	+	.	+	<i>Mesechites trifida</i>
.	2a	2a	.	.	2b	r	<i>Ipomoea rubens</i>
.	.	1	1	2a	2b	<i>Cissus verticillata</i>
+	1	1	+	.	+	.	.	1	+	<i>Cymbosema roseum</i>
.	.	.	+	2a	1	1	<i>Cayaponia citrullifolia</i>
.	.	.	.	1	<i>Sarcostemma clausum</i>
.	1	+	<i>Cissus palmata</i>
.	<i>Cynanchum montevidense</i>

* Ver abreviaciones en cuadro VIII.2

• La tercera es más representativa de las lagunas Verdun I y Tiuco y está compuesta por varias lianas como *Mesochites trifida*, *Ipomoea rubens*, *Cissus verticillata*, *C. palmata*, *Cymbosema roseum*, *Cayaponia citrullifolia*, *Sarcostemma clausum* y *Cynanchum montevidense* que pueden llegar a cubrir densamente a los árboles y arbustos, dándole a la comunidad una apariencia de “velo verde”.

♦ Comunidad de *Tessaria integrifolia*

Comunidad sucesional que está dominada casi exclusivamente por un arbolito de la familia Asteraceae, *Tessaria integrifolia* (“pajarobobo”) (Cuadro VIII.11; Cap. VII). En la Laguna Verdun I, la comunidad está reducida a pequeños fragmentos de bosquecillos que se establecen esporádicamente en

Cuadro VIII.11 Extracto de la tabla fitosociológica de la comunidad de *Tessaria integrifolia* y *Salix humboldtiana*.

	Levantamientos					
	V1	V1	V1	V1	T	T
Laguna*	V1	V1	V1	V1	T	T
Época*	S9	S9	S9	S0	H9	S9
Profundidad del agua (cm)	220	5	0	0	0	0
Relieve (°)	0	0	0	0	4	5
Especies características						
<i>Tessaria integrifolia</i>	4	4
<i>Salix humboldtiana</i>	.	2a	3	4	4	2b
<i>Paspalum fasciculatum</i>	2a	2b
<i>Alchornea castaneifolia</i>	.	.	.	2b	.	1
<i>Mimosa pellita</i> var. <i>dehiscens</i>	1	.	.	+	.	+
<i>Cymbosema roseum</i>	+	.	+	.	.	+
<i>Sarcostema clausum</i>	.	.	+	+	.	+
<i>Ipomoea rubens</i>	1	1
<i>Cissus verticillata</i>	.	.	1	.	.	+
<i>Cayaponia citrullifolia</i>	.	.	.	1	.	.
<i>Mesochites trifida</i>	.	.	+	.	.	.
<i>Cynanchum montevidense</i>	.	.	.	+	.	.
<i>Passiflora</i> sp.	r
<i>Sarcostema</i> sp.	.	.	.	+	.	.
<i>Ipomoea</i> sp. 1	.	.	1	.	.	.
<i>Vigna</i> sp. 2	.	.	+	.	.	.
<i>Cissus palmata</i>	.	.	1	.	.	.
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	.	.	.	2b	.	+
<i>Panicum elephantipes</i>	.	.	.	2b	.	.
<i>Paspalum repens</i>	.	.	.	2b	.	.
<i>Mikania congesta</i>	.	1	1	.	.	+

* Ver abreviaciones en cuadro VIII.2

las playas del antiguo canal de conexión con el río. Su composición florística es muy similar a las comunidades de *Tessaria integrifolia* del Río Mamoré, donde también ocasionalmente se encuentran fajas de individuos de *Salix humboldtiana* y *Mimosa pellita*, además de algunas lianas (Cap. VII).

♦ Comunidad de *Salix humboldtiana*

Corresponde a la comunidad sucesional caracterizada por los “sauces”, árboles delgados que pueden alcanzar 12 m de altura (Cap. VII). Se desarrolla sobre riberas con mayor pendiente, sujetas a inundaciones temporales, en sustrato arenoso y arcilloso típico de las riberas del Río Mamoré.

En las lagunas Verdún I y Tiuco, esta comunidad se desarrolla formando franjas estrechas y ralas entre los cañuelares de *Paspalum fasciculatum* y los bosquecillos de *Alchornea castaneifolia*. Florísticamente está compuesta por *Salix humboldtiana* que, aunque presenta índices relativamente bajos de cobertura, es la especie característica. Pueden encontrarse algunos individuos de *Alchornea castaneifolia* y *Mimosa pellita* y gran diversidad de lianas, siendo las más comunes *Cymbosema roseum*, *Sarcostemma clausum*, *Ipomoea rubens*, *Cissus verticillata* y *Mikania congesta*. El estrato herbáceo está a veces cubierto por gramíneas, como *Paspalum fasciculatum*, *Hymenachne amplexicaulis* y *Panicum elephantipes* (Cuadro VIII.11).

♦ Comunidad de *Cecropia membranacea*

En las lagunas Verdún I y Tiuco esta comunidad forma un bosque ribereño sucesional con un dosel abierto de 14 - 20 m de alto. Se establece sobre riberas de antigua erosión

con pendientes bastante pronunciadas (Fig. VIII.14). El estrato arbóreo está dominado por *Cecropia membranacea* (“ambaibo”), una de las especies más comunes de los bosques ribereños del Río Mamoré (Maldonado, 2001; Cap. VII), que se desarrolla junto con otras especies arbóreas como *Ficus insipida*, *Erythrina fusca*, *Calophyllum brasiliense*, *Albizia subdimidiata* var. *subdimidiata*, *Sapium* cf. *marmieri* y *Hura crepitans* (Cuadro VIII.12).

El sotobosque es abierto y se caracteriza por árboles pequeños como *Maclura tinctoria*, *Bergeronia cericera*, *Xylopia ligustrifolia* y *Croton sampatik*. En el estrato herbáceo se pueden encontrar *Urera aurantica*, *Lippia alba* y *Aspilia lucidula*, entre otras. Varias especies de lianas crecen también dentro de la comunidad.

Inmediatamente después de los cañuelares de *Paspalum fasciculatum* y hacia el interior de las playas y bancos de arena muy húmedos, con mayor pendiente y siempre por delante del bosque de *Cecropia membranacea*, se desarrollan manchones de *Gynerium sagittatum*, especie localmente conocida como “chuchío”, cuyas cañas semi-leñosas y sólidas pueden alcanzar hasta 8 m de altura. Esta comunidad ha sido descrita por Maldonado (2001) (Cap. VII), como etapa media sucesional para las riberas del Río Mamoré, donde se establece de igual forma por delante de los bosques de “ambaibo”. Según Tovar (1993), *Gynerium sagittatum* por ser rizomatosa es considerada como buena retenedora de suelos contra la erosión.

Varios individuos de *Salix humboldtiana* se desarrollan en los bordes de la comunidad de “ambaibo”, por lo general intercalando con los manchones de *Gynerium sagittatum*.

◊ *Franja de Croton sampatik*

Forma un bosquecillo en franja irregular y más o menos abierto, característico de las lagunas Verdún II, Potrero y Florida (Cuadro VIII.13), donde se establece en riberas de ligera pendiente, influenciadas temporalmente por aguas de lluvia y por inundaciones con aguas blancas provenientes del Río Mamoré. Durante la época húmeda, esta comunidad se inunda con más de 2 m de agua.

De manera general, presenta un estrato de árboles emergentes de hasta 20 m, con algunos individuos de *Hura crepitans*, *Albizia subdimidiata* var. *subdimidiata* y *Calycophyllum* cf. *spruceanum*, árbol característico de los bosques de várzea de aguas blancas

(Navarro, 2002). Luego tiene un estrato de árboles de mediano porte con *Croton sampatik*, como la especie característica, *Sapium* cf. *glandulosum*, *Alchornea castaneifolia*, *A. schomburgkii*, *Laetia americana*, *Banara arguta*, *Phyllanthus* sp., *Buchenavia oxycarpa*, *Calophyllum brasiliense*, *Xylopia ligustriifolia*, *Maclura tinctoria* ssp. *tinctoria*, *Sapium pallidum*, *Machaerium* cf. *aristolatum*, *Luehea candicans*, *Coccoloba* cf. *peruviana*, *Mouriri guianensis*, *Crataeva tapia* y un pequeño árbol de la familia Myrtaceae (Indet. ASA 563).

Muchos arbustos como *Mimosa pellita*, *Bauhinia* sp. y *Byttneria coriacea*, están cubiertos densamente por bejucos y trepadoras, como *Serjania* sp., *Paullinia alata*, *Cissus spinosa*, *Hippocratea volubilis*, *Mesechites trifida* e *Iseia luxurians*. Son abundantes en el



Figura VIII.14 Vegetación ribereña sucesional en las riberas de la Laguna Tiuco. La zona de vegetación más externa en contacto con el agua está formada por *Alchornea castaneifolia*, seguida por *Salix humboldtiana* y finalmente por bosques dominados por *Cecropia membranacea*. |

Adriana Sanjinés

Cuadro VIII.12 Extracto de la tabla fitosociológica de la comunidad de *Cecropia membranacea*.

	Levantamientos						
	T	T	V1	V1	V1	V1	V1
Laguna*	S9	H9	S0	S0	S9	S0	S0
Época*	0	0	0	0	0	0	0
Profundidad del agua (cm)	15	15	15	15	10	15	15
Relieve (°)	75	75	75	90	70	80	90
Cobertura total (%)							
Especies características							
<i>Cecropia membranacea</i>	4	4	4	4	3	4	4
<i>Ficus insipida</i>	2a	2a	2a	.	2a	2b	2a
<i>Salix humboldtiana</i>	2b	2a	.	.	.	2b	.
<i>Gynerium sagittatum</i>	2b	.	.	.	1	+	.
<i>Urera aurantica</i>	+	1	+	.	.	+	3
<i>Heliconia</i> sp.	1	.	.	+	r	.	+
<i>Lippia alba</i>	+	.	+	.	+	.	.
<i>Psychotria</i> sp.	1	.	+	1	.	+	+
<i>Albizia subdimidiata</i> var. <i>subdimidiata</i>	2a	.	1
<i>Erythrina fusca</i>	.	.	1	.	1	.	2b
<i>Serjania rubricaulis</i>	.	.	.	+	1	.	+
<i>Senna herzogii</i>	.	.	.	+	.	+	r
<i>Maclura tinctoria</i> ssp. <i>tinctoria</i>	.	.	.	1	1	.	.
<i>Calophyllum brasiliense</i>	+	.	1
<i>Hura crepitans</i>	.	.	1	.	.	2a	.
<i>Iseia luxurians</i>	.	.	.	1	.	1	.
<i>Xylopia ligustrifolia</i>	.	.	+	+	.	.	.
<i>Aspilia lucidula</i>	.	+	+
<i>Rhynchosia melanocarpa</i>	+	+
<i>Sapium</i> cf. <i>marmieri</i>	1	2a
<i>Senna pendula</i>	+	.	.
<i>Croton sampatik</i>	.	.	2a
<i>Bergeronia sericea</i>	1	.	.
<i>Ipomoea rubens</i>	1	.	.	.	+	.	.
<i>Cissus verticillata</i>	.	.	+	.	1	.	.
<i>Cayaponia citrullifolia</i>	+	.	1	1	.	.	.
<i>Mesechites trifida</i>	.	.	+	+	.	.	.
<i>Paullinia alata</i>	1	+

* Ver abreviaciones en cuadro VIII.2

CAPÍTULO VIII • VEGETACIÓN ACUÁTICA Y RIBEREÑA DE LAS LAGUNAS

Cuadro VIII.13 Extracto de la tabla fitosociológica de la comunidad de *Croton sampatik*.

Laguna*	Levantamientos																
	V2	V2	F	P	P	F	F	F	F	F	V2	V2	V2	V2	V2	V2	P
Época*	S0	S0	S0	S9	S9	S0	S0	S0	S0	S0	S0	S0	S0	S0	S0	S0	S0
Profundidad del agua (cm)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Relieve (°)	3	3	3	0	0	0	3	3	0	3	3	5	5	8	5	6	0
Cobertura total (%)	75	75	75	55	55	55	75	75	70	75	70	70	70	70	80	70	70
Especies características																	
<i>Croton sampatik</i>	1	2b	2a	2b	2b	2b	2b	2b	3	2b	2a	+	3	3	2a	2a	2a
<i>Mimosa pellita</i> var. <i>dehiscens</i>	2b	3	+	1	+	.	1	.	.	+	2b	2a	2a	2b	.	.	1
<i>Alchornea schomburgkii</i>	.	1	1	.	2b	2b	+	.	1	.	.	.	+
<i>Alchornea castaneifolia</i>	4	3	3	1	3	2a	1
<i>Bauhinia</i> sp. 2	2b	1	2a	2a	2b	2b	2a	2a	2a	+	.
<i>Laetia americana</i>	.	+	2a	2a	.	2b	.	.	2b	.	2a	.	.
<i>Sapium</i> cf. <i>glandulosum</i>	3	2b	3	1
<i>Albizia subdimidiata</i> var. <i>subdimidiata</i>	.	.	.	2a	2a	1	.	3	+	.	2a	.	.
<i>Buchenavia oxycarpa</i>	1	2a	1	2a	2b	+	.
<i>Calycophyllum</i> cf. <i>spruceanum</i>	2b	.	1	2b	.	2b	.
<i>Guadua</i> sp.	1	2a	1	.	1	.	2a	.
<i>Serjania</i> sp.	+	1	+	2a	.	.	3	+	.
<i>Phyllanthus</i> sp. 1	+	.	.	.	+	+	.	.	.	+	.
<i>Paullinia alata</i>	1	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.
<i>Cissus spinosa</i>	.	.	+	.	.	+	1	+	1	.	.	+	.	+	2a	.	1
<i>Byttneria coriacea</i>	+	+	+	.	.	.	1	.	.	.	+
<i>Hippocratea volubilis</i>	+	.	1	.	+	.	1	.	1	.
<i>Mesechites trifida</i>	1	.	.	.	1	.	+
<i>Banara arguta</i>	.	.	+	.	.	.	2a	2b
<i>Iseia luxurians</i>	.	.	.	+	.	+	.	.	2a	+	+
<i>Mouriri guianensis</i>	+	1	.	.	1	.	.	.
<i>Cecropia membranacea</i>	.	.	.	1	1	.
<i>Calophyllum brasiliense</i>	2b	.
<i>Crataeva tapia</i>	2b
Indet (ASA 563)	2a	1	.
<i>Coccoloba</i> cf. <i>peruviana</i>	r	.	2a
<i>Luehea candicans</i>	2b	+	.
<i>Macherium</i> cf. <i>aristolatum</i>	2a
<i>Sapium pallidum</i>	.	.	.	1	2a	4
<i>Senna pendula</i>	2b
<i>Hura crepitans</i>	2a	.
<i>Xylopia ligustrifolia</i>	1	.
<i>Maclura tinctoria</i> ssp. <i>tinctoria</i>	1	.	.	1	.
<i>Psychotria</i> sp.	2b	.

* Ver abreviaciones en cuadro VIII.2

estrato herbáceo *Senna pendula* y una especie de *Psychotria*.

Bosques ribereños de lagunas de sabana

En las lagunas Suárez y Coitarama, los bosques ribereños se establecen en orillas de ligera pendiente en la parte noreste de ambas lagunas. Generalmente, estos bosques permanecen sin agua la mayor parte del año, pero pueden inundarse hasta con 20 cm de agua durante la época húmeda. Debido al reducido número de levantamientos realizados en esta formación, se presenta solamente una descripción general de su estructura y composición florística.

Estructuralmente se caracterizan por ser bosques bajos, más o menos abiertos, que forman una franja delgada de árboles mayores a 10 m de altura. Las especies arbóreas más frecuentes son *Erythrina fusca*, *Ficus insipida*, *Cecropia membranacea*, *Nectandra* aff. *amazonum*, *Triplaris americana*, *Andira multistipula*, *Albizia subdimidiata* var. *subdimidiata*, *Salacia impressifolia*, *Ficus* sp. 1 y *Calophyllum brasiliensis*. Muchas lianas y bejucos se establecen también dentro de esta formación, siendo las más comunes *Sarcostemma clausum*, *Paullinia alata*, *Tassadia* cf. *aristata*, *Passiflora misera*, *Cissus spinosa*, *Vigna* sp., *Rhynchosia melanocarpa* y *Smilax fluminensis*.

Manchones de diferentes especies del género *Heliconia* son comunes en el sotobosque, mientras que en los claros del bosque con influencia de ganado el estrato herbáceo está compuesto mayormente por *Hymenachne amplexicaulis*, *H. donacifolia*, *Urera aurantica*, *Senna alata*, *Hyptis* cf. *recurvata* y otras pequeñas herbáceas.

La Laguna Suárez está sujeta a ciertos niveles de perturbación antropogénica, donde algunas porciones de los márgenes están siendo usadas como áreas de recreación para nadar y pescar. La vegetación de la laguna está directamente impactada por los ganaderos que periódicamente rozan y amplían áreas de pastoreo a lo largo de los márgenes del bosque de galería (Ritter, 2000).

Relación entre los parámetros ambientales y la vegetación

Con el Análisis de Correspondencia Canónica se elaboraron mapas factoriales (Figs. VIII.15 y VIII.16), que son el resultado de la combinación de las variables ambientales y de la composición florística en cada levantamiento. Estructuralmente los mapas factoriales están formados por los ejes 1 y 2 y por vectores en forma de estrellas. El centro de las estrellas actúa como “centro de gravedad”, a partir del cual se disparan los levantamientos, que a su vez, en función de sus semejanzas florísticas, pueden estar desplazados hacia uno o más centros. En los mapas factoriales puede notarse que los parámetros ambientales responden a un gradiente de distancia respecto al Río Mamoré. Por ello las estrellas que están desplazadas hacia el extremo izquierdo del mapa están más cercanas al Río Mamoré, que las que están desplazadas hacia el extremo derecho.

Finalmente, se elaboró un mapa factorial (Fig. VIII.16) de posición de 91 especies. Para esto, se excluyeron de la tabla fitosociológica general a aquellas especies con frecuencias menores a seis y se tomaron en cuenta solamente las especies presentes en más del 5% de los levanta-

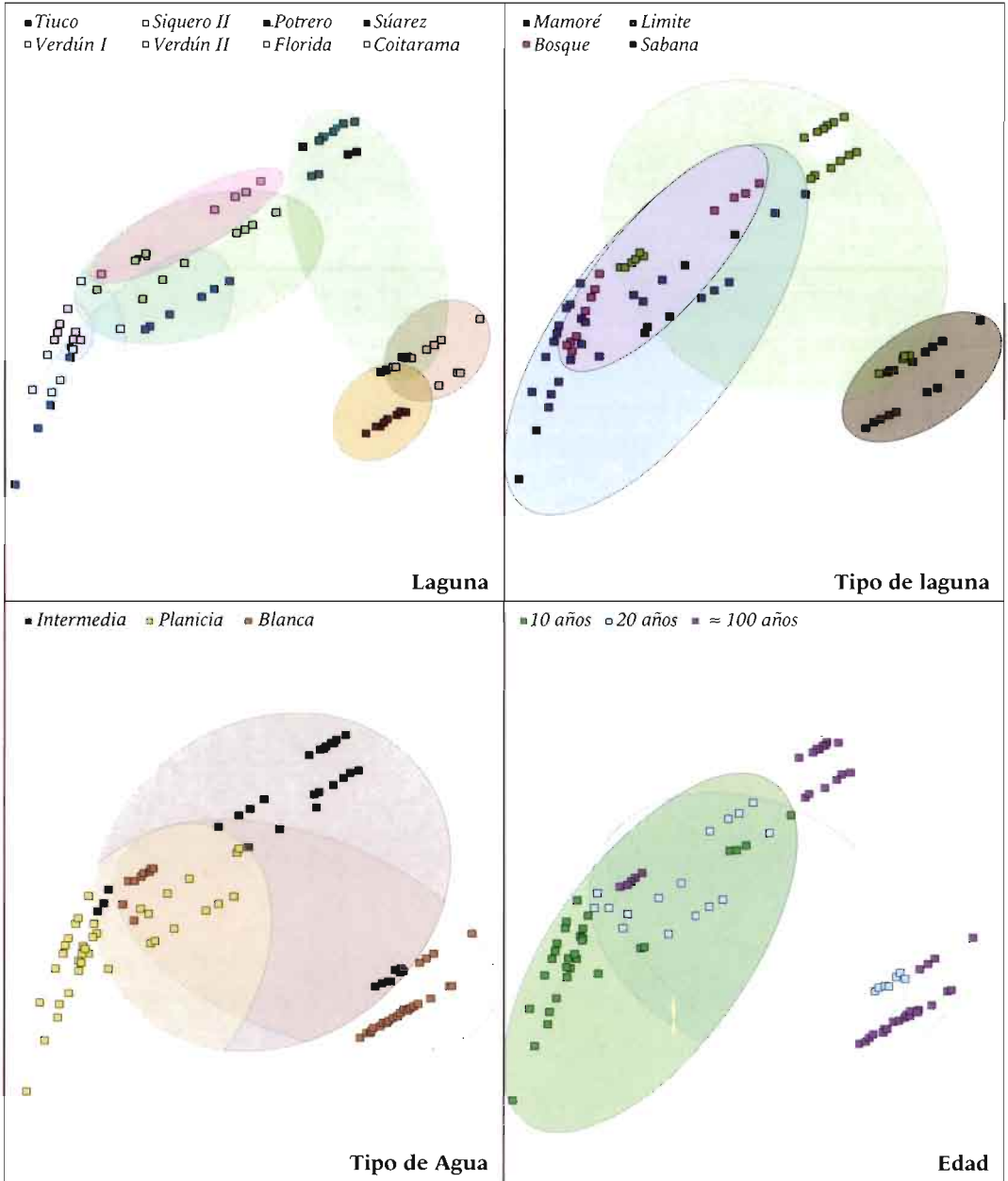


Figura VIII.15 Análisis de Correspondencia Canónica combinando variables ambientales y composición florística de 205 levantamientos, realizados en 8 lagunas de llanura de inundación del Río Mamoré. Mapas factoriales de los levantamientos de cada laguna agrupado en función de los parámetros ambientales, tipo de laguna, tipo de agua y edad.

VEGETACIÓN ACUÁTICA Y RIBEREÑA DE LAS LAGUNAS • CAPÍTULO VIII

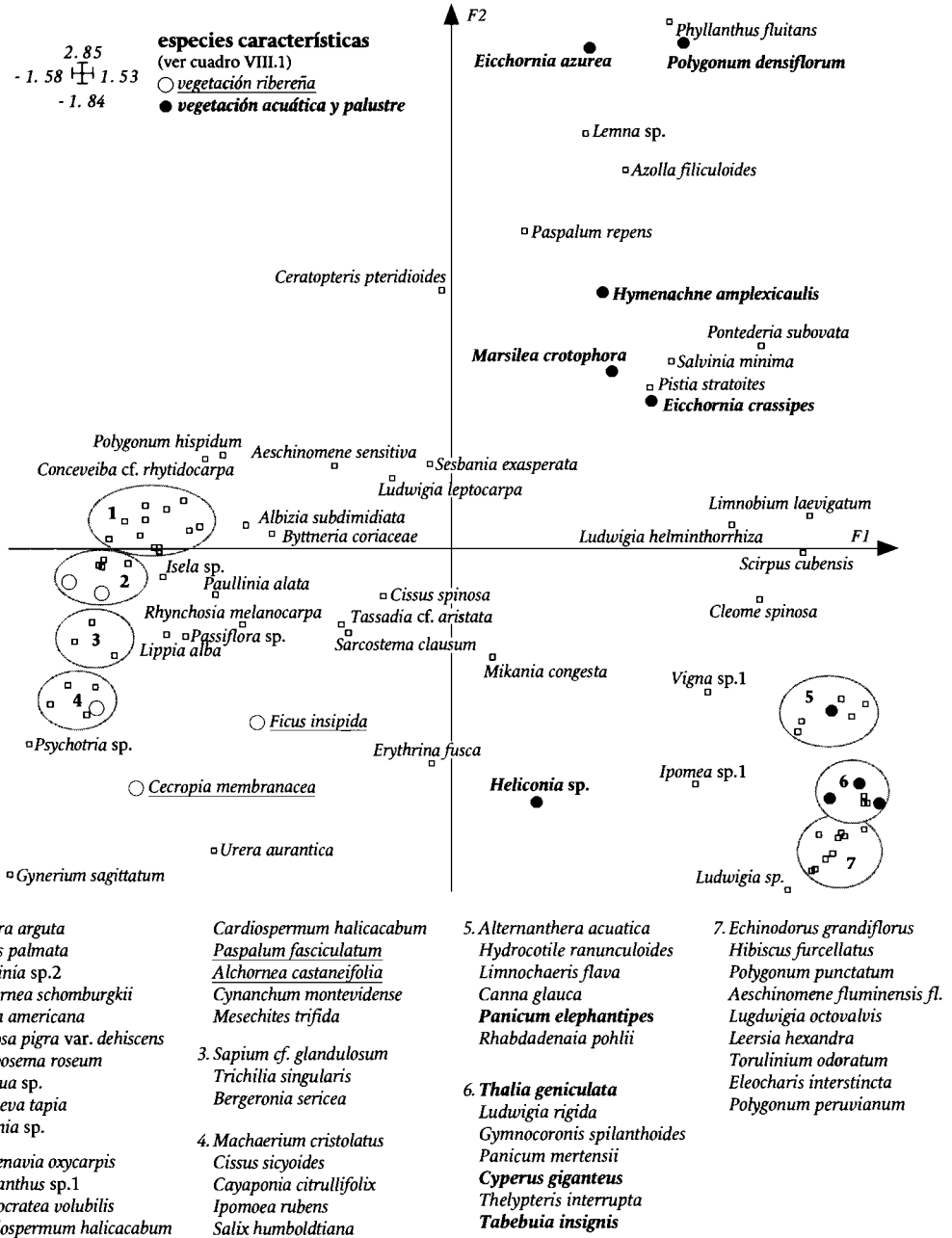


Figura VIII.16 Análisis de Correspondencia Canónica, combinando variables ambientales y composición florística de 205 levantamientos, realizados en 8 lagunas de llanura de inundación del Río Mamoré. Mapa factorial de 91 especies presentes en más de seis levantamientos.

tamientos, que significan seis levantamientos o más.

Los mapas factoriales (Figs. VIII.15 y VIII.16) permiten distinguir la vegetación acuática y ribereña que ha sido descrita en los párrafos precedentes. En estos mapas, ambos tipos de vegetación se agrupan en función a los parámetros tipo de laguna, tipo de agua y edad de las lagunas.

La vegetación acuática y palustre caracteriza a las lagunas de aguas de planicie de la sabana, cuya edad aproximada es de 100 años. La vegetación en estas lagunas está constituida por comunidades acuáticas y palustres típicas de ambientes acuáticos pobremente drenados. En el lado derecho inferior del mapa factorial (Fig. VIII.16) se distribuyen aquellas especies propias de estas comunidades, como *Panicum elephantipes*, *Thalia geniculata*, *Cyperus giganteus*, *Tabebuia insignis*, *Scirpus cubensis*, *Eleocharis interstincta*, *Panicum mertensii*, *Alternanthera aquatica*, *Hydrocotyle ranunculoides*, entre otras.

En el lado superior derecho, se distribuyen las especies que son características de las comunidades acuáticas de las lagunas de aguas intermedias como *Eichhornia crassipes*, *E. azurea*, *Marsilea crotophora*, *Polygonum densiflorum* e *Hymenachne amplexicaulis*.

La vegetación ribereña característica de las lagunas anexas al Río Mamoré está constituida por comunidades ribereñas sucesionales tempranas, típicas de las playas y riberas recientemente formadas de los ríos de aguas blancas, como es el caso del Río Mamoré. La composición de especies de este tipo de vegetación presenta en el mapa factorial de la Fig. VIII.16, donde las especies características como *Paspalum fasciculatum*, *Alchornea castaneifolia*,

Salix humboldtiana, *Gynerium sagittatum* y *Cecropia membranacea* se distribuyen del lado izquierdo del mapa. En la parte superior izquierda del mapa factorial de la figura VIII.16, se distribuyen algunas de las especies ribereñas características de las lagunas de aguas intermedias, como *Croton sampatik*, *Mimosa pellita* var. *dehiscens*, *Alchornea schomburgkii*, *Laetia americana* y *Albizia subdimidiata* var. *subdimidiata*, entre otras.

CONCLUSIÓN

El análisis fitosociológico realizado mediante el método de Braun-Blanquet es muy útil para la descripción de la vegetación acuática y ribereña, permitiendo de manera preliminar, diferenciar y caracterizar florística y ecológicamente a las comunidades vegetales de las lagunas de la zona central del Río Mamoré. Mediante este método, se da una designación no formal de nombres a las unidades de vegetación.

Fitosociológicamente se han diferenciado 16 comunidades vegetales que se agrupan en dos tipos de vegetación: vegetación acuática y palustre y vegetación ribereña.

La vegetación acuática y palustre es característica de las lagunas de sabana y límite con aguas negras de planicie y aguas intermedias, donde las comunidades forman extensas colchas flotantes, junquillares y yomomales. Las especies características más comunes son *Eichhornia azurea*, *E. crassipes*, *Panicum elephantipes*, *Marsilea crotophora*, *Polygonum densiflorum*, *Hymenachne amplexicaulis*, *Thalia geniculata*, *Cyperus giganteus* y *Tabebuia insignis*.

La mayoría de las comunidades de plantas acuáticas está adaptada a aguas ricas en nutrientes como la de las lagunas Potrero, Suárez y Verdun I y no se presentan o son pobres en composición y abundancia de especies, en condiciones ácidas y pobres en nutrientes, como es el caso de las lagunas Florida y Coitarama. Otros factores como la profundidad del agua y la velocidad de la corriente, pueden también influir en el establecimiento y desarrollo de la vegetación acuática.

Las lagunas conectadas al Río Mamoré, relativamente jóvenes e influenciadas por aguas blancas, se caracterizan por tener vegetación ribereña sucesional adaptada a soportar elevadas tasas de sedimentación e inundaciones temporales. Las comunidades vegetales en conjunto dan lugar a fajas sucesionales de bosques y bosques dominados por especies pioneras de rápido crecimiento, como *Alchornea castaneifolia*, *Tessaria integrifolia*, *Salix humboldtiana* y *Cecropia membranacea*, las que también son características de las comunidades sucesionales descritas por Maldonado (2001) para el Río Mamoré.

En las lagunas de aguas blancas, las comunidades acuáticas están dominadas por especies flotantes como *Eichhornia crassipes*, *Pistia stratiotes* y *Salvinia minima* y gramíneas como *Paspalum fasciculatum*, que se desarrollan arraigadas al sustrato formando extensos cañuetales.

Los análisis fitosociológico y multivariado sugieren que los parámetros ambientales más influyentes sobre la vegetación de las lagunas son el tipo de laguna, tipo de agua y edad.

Las comunidades acuáticas y ribereñas muestran similitud en composición florística y características ecológicas con las comunidades vegetales descritas por Orellana (2001) en las

sabanas de la llanura de inundación del Río Mamoré, Maldonado (2001) en el Río Mamoré y Beck (1983, 1984) en las sabanas del Río Yacuma.

BIBLIOGRAFÍA

- Barkman, J.J., J. Moravec & S. Rauchert. 1986.** Code of phytosociological nomenclature. 2nd edition. Vegetatio 67: 145-195.
- Beck, S.G. 1983.** Vegetationökologische Grundlagen der Viehwirtschaft in den Überschwemmungs Savannen des Río Yacuma (Departamento Beni, Bolivien). Dissertationes Botanicae 80: 1-186.
- Beck, S.G. 1984.** Comunidades vegetales de las sabanas inundadizas en el NE de Bolivia. Phytocoenologia 12 (2/3): 321-350.
- Braun-Blanquet, J. 1964.** Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3^{ra} edición. Springer. Berlin, Germany.
- Braun-Blanquet, J. 1979.** Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales. 3^{ra} edición. Blume, Madrid, España. 820 p.
- Dierschke, H. 1994.** Pflanzensoziologie. Ulmer, Stuttgart, Germany.
- Gentry, A.H. 1988.** Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Annals of the Missouri Botanical Garden 75: 1-34.
- Hanagarth, W. 1993.** Acerca de la geoeología de las sabanas del Beni en el Noreste de Bolivia. Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia. 186 p.

- Johnson, D.M. 1986.** Systematics of the New World. Species of *Marsilea* (Marsileaceae). Systematic Botany Monographs 11: 1-87.
- Junk, W.J. & C. Howard-Williams. 1984.** Ecology of aquatic macrophytes in Amazonia. *En:* Sioli, H. (ed). The Amazon: limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Junk Publ., Dordrecht, Germany. 269-293 pp.
- Junk, W.J. & M. Piedade. 1993.** Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amazoniana* 12(3/4): 467-484.
- Junk, W.J. & M. Piedade. 1997.** Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. *En:* Junk W.J. (ed.). The Central Amazon Floodplain. Springer, Berlin, Germany, Ecology Studies 126. 147-185 pp.
- Kalliola, R., J. Salo & Y. Mäkinen. 1987.** Regeneración natural de selvas en la Amazonía peruana I: Dinámica fluvial y sucesión ribereña. Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado" N° 19 A. Universidad Mayor de San Marcos. Lima, Perú. 102 p.
- Kessler, M. & I. Hensen. 2001.** ¿Es hoy en día la designación formal de unidades fitosociológicas de vegetación un método adecuado en Bolivia? *Ecología en Bolivia* 36: 71-72.
- Mabberley, D.J. 1987.** The plant book. A portable dictionary of the higher plants. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 706 p.
- Maldonado, C. 2001.** Análisis de la sucesión en meandros causados por la migración del Río Mamoré en el Departamento del Beni. Tesis de Licenciatura en Biología. FCPN-UMSA, La Paz, Bolivia. 88 p.
- Navarro, G. 1993.** Tipificación de ambientes acuáticos y clasificación de la vegetación de la Reserva de Vida Silvestre Ríos Blanco y Negro (Dpto. Santa Cruz, Bolivia). Universidad Complutense, Madrid, España. 21 p.
- Navarro, G. 2002.** Vegetación y Unidades Biogeográficas de Bolivia. *En:* Navarro, G. & M. Maldonado. Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y Ambientes Acuáticos. Centro de Ecología Simón I. Patiño, Cochabamba, Bolivia. 1-500 pp.
- Orellana, M.R. 2001.** Relaciones entre las unidades de vegetación y la dinámica hidrológica de las sabanas en la llanura de inundación del Río Mamoré. Departamento Beni, Bolivia. Tesis de Licenciatura en Biología, FCPN-UMSA, La Paz, Bolivia. 96 p.
- Pouilly, M., C. Ibañez, M. Gutierrez & T. Yunoki. 1999.** Funcionamiento ecológico de las lagunas de la zona de inundación del Río Mamoré. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 6: 41-54.
- Puhakka, M. & R. Kalliola. 1993.** La vegetación en áreas de inundación en la selva baja de la amazonía peruana. *En:* Kalliola, R., M. Puhakka & W. Danjoy (eds.). Amazonía Peruana: vegetación húmeda tropical en el llano subandino. Proyecto Amazonía, Universidad de Turku, Finlandia, ONERN, Lima, Perú. 113-138 pp.
- Reichelt, G. & O. Wilmanns. 1973.** Vegetationsgeographie. Westermann, Braunschweig, Germany. 210 p.
- Ritter, N.P. 2000.** Biodiversity and Phytogeography of Bolivia's Wetland Flora. Dissertation Doctor of Philosophy in Natural Resources, University of New Hampshire, USA. 410 p.

Roig, F. A. 1973. El cuadro fitosociológico en el estudio de la vegetación. *Deserta* 4: 45-67.

Sanjinés, A. 2002. Caracterización de la vegetación acuática y ribereña de las lagunas de la zona central del Río Mamoré, Beni - Bolivia. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 92 p.

Thioulouse, J., D. Chessel, S. Dolédec & J.M. Olivier. 1997. ADE-4 a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7 (1): 75-83.

Tovar, O. 1993. Las gramíneas acuáticas de la amazonia peruana. *En: Kahn, E, B. Leon & K.R. Young (eds.). Las plantas vasculares en las aguas continentales del Perú.* IFEA Lima, Perú. 249-285 pp.

CAPÍTULO
IX

Fitoplancton del Río Mamoré central

MARTHA GUTIÉRREZ & MIRTHA CADIMA

INTRODUCCIÓN

La comunidad fitoplanctónica está constituida por algas microscópicas que flotan libremente en la columna de agua. Forman también parte del fitoplancton las algas provenientes de otros compartimentos, como el bentos y las epífitas, que se desprenden de sus sustratos, principalmente por la corriente o las turbulencias del agua. Todo cuerpo de agua alberga a especies fitoplanctónicas. La composición y la estructura de las comunidades de fitoplancton están determinadas por factores limnológicos, en particular la calidad química de las aguas (Margalef, 1983).

Las algas son fotoautótrofas, utilizan la luz solar para producir su propia energía, mediante el proceso de la fotosíntesis. Para mantenerse en la zona fótica, las algas presentan adaptaciones como el incremento en la fracción superficie/volumen, desarrollo de brazos, setas, flagelos, cápsulas de mucílago, vacuolas de gas, tamaños reducidos, formación de colonias y cenobios, entre otros que favorecen su flotabilidad (Margalef, 1983; Gonzáles, 1988; Boltouskov, 1990).

Las algas desempeñan roles importantes en el metabolismo de los ecosistemas acuáticos, transformando la energía radiante en energía biológicamente aprovechable y participando activamente en la circulación de nutrientes minerales. Actúan como buenos indicadores de cambios físico-químicos del agua y sostienen a las comunidades animales, constituyéndose en la base de la pirámide trófica. Por otra

parte, debe destacarse que desde tiempos remotos algunas culturas emplean algas en alimentación, medicina, agricultura y agropecuaria.

El estudio de la composición de las comunidades del fitoplancton en tiempo y espacio proporciona una de las bases necesarias para elaborar modelos de flujo de energía, clasificar los ecosistemas desde el punto de vista trófico, tipificar hidroecoregiones, catalogar recursos biológicos potenciales y diagnosticar alteraciones en los ecosistemas. Todos estos aspectos resaltan la importancia de estudiar el fitoplancton.

La primera referencia encontrada sobre estudios de fitoplancton en Bolivia data del año 1906, cuando Borge presentó un listado de especies de algas de Argentina y Bolivia (Laguna Colorada de Potosí y lagunas Taxara y Gran Chaco de Tarija). Estudios posteriores proporcionan predominantemente datos descriptivos de la taxonomía de las algas de ecosistemas lénticos de diferentes regiones, especialmente de la parte altoandina (Lago Titicaca y lagunas de altura, Iltis & Couté, 1986; Iltis, 1991). Los trabajos que corresponden a la zona amazónica son pocos en comparación a los de la zona andina y generalmente consideran aspectos taxonómicos, identificando los organismos capturados principalmente a nivel de género (Couté & Thérézien, 1985; Thérézien, 1986^a, 1986^b, 1989; Cadima, 1986, 1990; Cadima *et al.*, 1994; Dalence, 1998). Maldonado *et al.* (1996)

realizaron un estudio en la llanura de inundación del Río Ichilo y mencionaron los factores bióticos y abióticos que influyen en la composición y abundancia relativa del plancton durante un ciclo hidrológico.

El propósito principal de este capítulo es el de proporcionar datos cualitativos y cuantitativos sobre la comunidad del fitoplancton en ocho lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré, en base al trabajo de Gutiérrez (1999). Se describe la diversidad taxonómica del fitoplancton al nivel de especie, comparándola con la diversidad de diferentes regiones ecológicas bolivianas. Se caracteriza la distribución de los géneros más abundantes y sus variaciones de densidad en el marco espacio-temporal (Cap. V).

TAXONOMÍA DEL FITOPLANCTON

Las características diagnósticas más importantes para clasificar las algas son: morfología, pigmentos y material de reserva (Cuadro IX.1). En base a estos criterios, Bourrelly (1981, 1985, 1990) indica siete divisiones ducleacuólicas: Chlorophyta, Euglenophyta, Cyanophyta, Pyrrophyta, Chromophyta o Chrysophyta (las más representadas), Rodophyta y Phaeophyta (con la menor representación genérica). Parra y Bicudo (1995) destacan 29 géneros de Rodophyta y cinco géneros de Phaeophyta exclusivos de las aguas continentales. La morfología de los organismos de estas divisiones es muy diversa, desde formas unicelulares coccales, monadales hasta formas talosas.

Dentro del grupo de las algas planctónicas de Bolivia, se han reportado cinco de las siete

divisiones existentes: Chlorophyta, Euglenophyta, Cyanophyta, Pyrrophyta y Chromophyta (Maldonado, 2000).

División Cyanophyta

Las algas azules se desarrollan en ambientes acuáticos alterados o de condiciones extremas de temperatura y salinidad, colonizando aguas alcalinas y termales con temperaturas entre 60 y 80°C. Por otra parte, son capaces de fijar nitrógeno ambiental, lo cual les permite competir exitosamente con otros organismos en ecosistemas pobres en nitrógeno. Las algas azules son empleadas en agricultura, medicina y alimentación desde tiempos inmemoriales (Aldave, 1989).

Las cianofitas predominan en cuerpos de aguas eutróficas, produciendo floraciones algales que causan problemas en suministros de agua, como mal olor y sabor, produciendo a veces intoxicaciones al hombre, ganado y los animales acuáticos, como peces. Por ejemplo, el género *Anabaena* contiene una toxina que en cantidades superiores a 120 mg · kg⁻¹ de peso vivo provoca problemas gastrointestinales, dificultades respiratorias y destruye el tejido hepático humano.

División Chromophyta

Se subdivide en tres clases:

- Clase Xantophyceae, que se encuentra en grandes cantidades, principalmente en aguas continentales estancadas (lagos, lagunas)

FITOPLANCTON DEL RÍO MAMORÉ CENTRAL • CAPÍTULO IX

Cuadro IX. 1 Principales características de las divisiones de algas presentes en la llanura de inundación del Río Mamoré [en base a Grassi (1972), Margalef (1983), Bourrelly (1981, 1985 y 1990), Aldave (1989) y Parra & Bicudo (1995)].

División Clase	Color	Pigmentos	Material de reserva	Célula	Formación	Hábitat preferencial
Cyanophyta	verde azul	clorofila a, c-ficocianina, c-ficoeritrina, carotenoides, xantófilas (mixoxantina y osciloxantina)	Carbohidratos, fosfatos, glucano, cianoficina, lípidos,	procarionte, pared celular compuesta por azúcares simples, ácidos muránicos, glutánicos y otros	unicelulares cenobios filamentosas no tienen formas monadales	cosmopolitas, aguas eutróficas
Chromophyta Xanthophyceae	verde amarillo	clorofila a, e, B caroteno, xantófilas (diadinoxantina, diatoxantina, heteroxantina y neoxantina)	Crisolaminarina, leucocina, lípidos	eucarionte, pared celular de celulosa y compuestos pécticos	unicelulares sifonales, filamentosas coloniales	cosmopolitas, dominantes en aguas dulces, raras en aguas salobres
Crysophyceae	amarillo	clorofila a, c, B caroteno, xantófilas (fucoxantina, diadinoxantina y echinenona)	Crisolaminarina, leucocina, lípidos	eucarionte, exoesqueleto de escama silíceas o calcáreas o lórica silíceas	unicelulares monadales, unicelulares sesiles, coloniales monadales	riachuelos, lagunas, lagos, con aguas frías
Diatomophyceae	pardo verdoso o dorado	clorofila a, c, B caroteno, xantófilas (diadinoxantina, diatoxantina, heteroxantina neoxantina y focoxantina)	Crisolaminarina, leucocina, lípidos	eucarionte, pared celular silícea rodeada por capas de materia orgánica	unicelulares, coloniales no monadales de diversas formas	cosmopolitas con amplia distribución, dominantes en aguas ricas en sílice
Euglenophyta	verde o incolor	clorofila a, b, B caroteno, xantófilas (asta xantina, antera xantina, diadinoxantina y neoxantina)	Paramilon	eucarionte, sin pared celular con película proteica o rodeada de lórica mucilaginosas	unicelulares monadales con 2 a 7 flagelos, raras coloniales	pequeñas lagunas, charcos con aguas ricas en materia orgánica
Chlorophyta	verde	clorofila a, b, B caroteno, xantófilas (luteína, violaxantina, zeaxantina, ante- raxantina, neoxantina, sifonoxantina y sifoneína)	Almidón	eucarionte, pared celular celulósica semejante al de los vegetales superiores	unicelulares monadales, filamentosas sifonales cenobiales, coloniales monadales, talos	cosmopolitas, predominantemente dulceacuólicas (90%)
Pyrrophyta	pardo verdoso o dorado	clorofila a, c, B caroteno, xantófilas (peridina y dinoxantina)	Almidón	eucarionte, pared celulósica en forma de plaquetas, algunas son desnudas	unicelulares monadales, algunas no flageladas y otras sésiles	dominantes en lagunas, estanques, charcos, rodeados de abundante vegetación

durante la época fría; son raras en aguas salobres.

- Clase Chrysophyceae, que es predominantemente dulceacuícola y se desarrolla a temperaturas relativamente bajas.
- Clase Diatomophyceae, que presenta una pared celular silíceica formada por dos piezas que llegan a constituir hasta el 90% de su peso total. Su abundancia está determinada principalmente por el grado de radiación solar. Constituye uno de los grupos más importantes para la evaluación de la calidad del agua como bioindicadora. Se encuentran preferentemente en aguas corrientes y frías de los ríos de montaña, en fuentes, estanques y charcos sombreados. Una vez concluido su ciclo de vida, estas algas se depositan en el fondo del lago, formando grandes depósitos de un material blando que se disgrega con facilidad. Este material tiene diversos usos: para diferentes tipos de filtración, refinado de azúcar, como constituyente de la pasta dentífrica, de pinturas y como indicador de los estratos que pueden contener petróleo o gas natural.

División Euglenophyta

Un gran número de los géneros de esta división vive en aguas continentales, especialmente ricas en materia orgánica descompuesta. El género *Euglena* es uno de los más tolerantes y se encuentra en condiciones de contaminación más fuerte. Son importantes como productores primarios de compuestos carbonados y como fuente de alimento para herbívoros. Algunos euglenofitos han sido

empleados como organismos para ensayos biológicos, especialmente en relación a la cobalamina o vitamina B₁₂. Otros géneros se encuentran en condiciones aerobias en depósitos de aguas residuales, donde probablemente desempeñan cierto papel en la degradación general de las sustancias orgánicas complejas.

División Chlorophyta

Su distribución es cosmopolita y se la encuentra tanto en aguas continentales como marinas. Pocos grupos de estas algas tienen una distribución marcada pero se encuentran en diversos hábitats. Algunos órdenes como Sifonocladales y Dasacladales son estrictamente marinos, mientras que Zignematales y Oedogoniales se encuentran solamente en aguas continentales. Estas algas se encuentran también en lugares donde existe reducida humedad y luz, así como en aguas cálidas y pueden extenderse a profundidades superiores a 100 m.

Esta división tiene la mayor similitud con las plantas superiores por su estructura celular, variedad de ciclos vitales, formas de reproducción y pigmentos. Como productor primario, las clorofíceas tienen más importancia en aguas continentales que en las marinas. Algunas especies pueden actuar como contaminantes en aguas potables, a la cual confieren un olor desagradable. Estas algas verdes se utilizan con frecuencia en tanques de oxidación para instalaciones de aguas residuales. En tal caso, estas algas pueden producir una gran cantidad de oxígeno, resultado de su actividad fotosintética, que es indispensable en las bacterias para llevar a cabo una rápida descomposición de la materia orgánica.

División Pyrrophyta

La mayoría de las especies de esta división es marina y en menor proporción dulceacuícola, su característica flagelada las mantiene en la superficie para producir la fotosíntesis.

INFLUENCIA DE LOS FACTORES ABIÓTICOS Y BIÓTICOS

La composición y distribución del fitoplancton en los ecosistemas lénticos (lagunas, lagos, charcos) dependen de varios factores abióticos y bióticos. En una laguna, la luz, los nutrientes y la disponibilidad de gases, en especial del CO₂, son los principales factores abióticos que influyen sobre la distribución y dinámica del fitoplancton. La luz posibilita el proceso de la fotosíntesis bajo el control de temperatura, transparencia del agua y concentración de oxígeno (Scagel, 1987). La distribución de nutrientes depende de la turbulencia de las aguas (debido a la corriente del agua y la presencia de vientos) y del aporte de material alóctono, controlado por el ciclo hidrológico y la procedencia de las aguas (aguas blancas cargadas de sedimentos o aguas de planicie pobres en nutrientes).

Las respuestas del plancton a los cambios ambientales que ocurren en el transcurso de un año son rápidas y evidentes. En latitudes tropicales donde la luz y la temperatura son relativamente constantes durante el año, las variaciones estacionales del fitoplancton dependen del efecto de las lluvias, de la sequía y especialmente del régimen anual de vientos.

La coincidencia entre un ligero descenso de la temperatura, el aumento de la intensidad y duración de los vientos causa la circulación del agua en la profundidad de las lagunas (González, 1988).

Los lagos y lagunas presentan gradientes físico-químicos y de hábitat debido a cambios temporales anuales, estacionales y diarios. Las características biológicas de las especies de algas, como la movilidad de los individuos, la velocidad de multiplicación y los factores bióticos (como depredación y competencia) determinan una distribución heterogénea de las poblaciones acuáticas. En efecto, el plancton tiende a agruparse en nubes o manchas, hecho a considerar en los muestreos que se efectúan para determinar su abundancia y distribución (González, 1988).

La composición de la comunidad fitoplanctónica depende de muchos factores, siendo los más importantes las características tróficas y físico-químicas del agua: transparencia, turbulencia, temperatura y la participación de otros organismos que incorporan otros factores como: competencia, predación y efectos alelopáticos (en el caso de las macrófitas) (Margalef, 1983; Wetzel, 1991). En el caso específico de los ríos con llanura de inundación, el desborde de las aguas es uno de los principales factores abióticos que influye en la composición de la comunidad fitoplanctónica (Goulding, 1980; Machado, 1992).

En las lagunas como en otros ecosistemas, el flujo de materia y energía se realiza a través de tres niveles principales: los productores (macrófitas, perifiton y fitoplancton), consumidores (zooplancton, zoobentos, larvas y peces) y descomponedores (bacterias y hongos).

Los productores sintetizan la materia orgánica a partir de sustancias inorgánicas disueltas en el agua y de la energía lumínica (fotoautótrofos) o química (quimioautótrofos). Posteriormente, los consumidores obtienen su energía mediante la transformación de la materia orgánica, especialmente proveniente de organismos vivos. Finalmente, los descomponedores convierten la materia orgánica muerta en sus constituyentes inorgánicos, obteniendo de ese proceso la energía que necesitan (Lázaro, 1981; González, 1988).

Otras formas importantes de interacción alga-biota son la competencia, predación, parasitismo y los efectos alelopáticos que ejercen las macrófitas sobre comunidades algales. Estos factores influyen principalmente en la distribución espacial y dinámica de las poblaciones fitoplanctónicas.

MÉTODOS

Según la clasificación de regiones ecológicas presentadas por Maldonado (2002), el área de estudio corresponde a la región de las llanuras aluviales de tierras bajas del sector del Beni. Las lagunas estudiadas corresponden a sistemas lénticos, originadas de meandros abandonados (Cap. V), donde el pulso de inundación es la principal fuerza que determina su dinámica y elevada biodiversidad.

Se analizaron muestras colectadas en ocho lagunas durante cuatro campañas en marzo, julio y octubre de 1998 y marzo de 1999 (Cap. V). Marzo de 1998 y de 1999 son consideradas como épocas de aguas altas, mientras que julio y octubre de 1998 corresponden a épocas de aguas bajas.

En cada una de las ocho lagunas (Cap. V), se definieron tres estaciones de muestreo en la zona pelágica, dos situadas a los extremos y una al medio de la laguna. Las muestras se tomaron por la mañana (8:00 - 9:00), al mediodía (11:00 - 12:00) y por la tarde (16:00 - 17:00). Las estaciones fueron posicionadas con una precisión de 10 - 15 m por un GPS (Garmin, 12XL). *In situ* se midieron el pH, conductividad, transparencia, turbidez, oxígeno disuelto, temperatura y profundidad de las lagunas (Cap. V).

Para el estudio taxonómico y de composición del fitoplancton, se tomaron muestras empleando una red de arrastre de 25 micras de abertura durante cinco minutos en cada laguna. Para la estimación cuantitativa del fitoplancton, se utilizó una botella Ruttner de dos litros a una profundidad de 30 cm. El material colectado fue inmediatamente fijado con lugol (cinco gotas por cada 100 ml). Las determinaciones taxonómicas se realizaron hasta el nivel de especie, en base a claves y diagnosis presentadas por Prescott (1962), Patrick & Reimer (1966, 1975), Bicudo & Bicudo (1970), Pascher (1976, 1986), Bourrelly (1981, 1985, 1990), Komárek & Fott (1983) y Tracanna (1985).

Para el análisis cuantitativo del fitoplancton, se consideraron la riqueza (número de taxa), densidad y diversidad. La densidad fue estimada por el número de células por volumen de agua (150 ml), empleando un microscopio invertido LEITZ según el método Ultermöhl (Gutiérrez, 1999). La diversidad fue estimada por el índice estandarizado de diversidad de Shannon $H' = (-\sum p_i * \ln * p_i) / \ln(n)$, con p_i correspondiendo al número de individuos del género dividido entre el número total de individuos y n correspondiendo al número encontrado de taxa.

Un Análisis de Componentes Principales (ACP) fue utilizado para la interpretación global de la distribución y densidad de los géneros más abundantes en la totalidad de las muestras obtenidas (ocho lagunas y cuatro campañas). El ACP busca ordenar gráficamente a las muestras en base a similitudes de composición cuantitativa de la flora fitoplanctónica. Cuanto más estrecha sea la disposición entre dos muestras, mayor será la similitud en su composición. Por el contrario, si dos muestras se sitúan más alejadas, la similitud en su composición fitoplanctónica será diferente. Al mismo tiempo, se elaboró una gráfica similar ubicando a los géneros de la misma manera. El detalle del análisis está presentado por Gutiérrez (1999). Este análisis permite destacar al mismo tiempo los grandes rasgos de las variaciones temporales y espaciales de la densidad de los géneros más abundantes.

RESULTADOS

Composición cualitativa

Se identificaron 229 especies agrupadas en 86 géneros, 32 familias y cinco divisiones: Cyanophyta con 21 especies (9.2%), Pyrrophyta con dos (0.9%), Euglenophyta con 42 (18.3%), Chromophyta con 46 (20.1%) y Chlorophyta con 118 (51.5%) (Anexo IX.1, Fig. IX.1). Las familias con mayor riqueza específica fueron Desmidiaceae con 65 especies y Eugleniaceae con 42 especies. Los géneros con mayor diversidad específica fueron *Cosmarium* con 17 especies, *Staurastrum* y *Trachelomonas* con 13, *Phacus* y *Closterium* con 10, *Pinnularia* con nueve y *Strombomonas* con ocho.

En las muestras cuantitativas no fueron recolectados 26 géneros poco abundantes que estuvieron presentes en las muestras cualitativas (*Xanthidium*, *Eudorina*, *Staurodesmus*, *Actinastrum*, *Phormidium*, *Euastrum*, *Aphanothece*, *Spirulina*, *Lepocinclis*, *Mallomonas*, *Amphipleura*, *Rhopalodia*, *Denticula*, *Spondylosium*, *Phymatodocis*, *Gonatozygon*, *Chamydomonas*, *Pandorina*, *Gonium*, *Schroederia*, *Poloidion*, *Sorastrum*, *Dimorphococcus*, *Coenochloris*, *Coenocystis* y *Microspora*).

Composición cuantitativa

La distribución y densidad del fitoplancton son variables en el tiempo y en relación al tipo de lagunas. Las variaciones se destacan al nivel de la comunidad en su totalidad, pero también se pueden destacar patrones en niveles de división y género. Sin embargo, las densidades y la riqueza total en cada campaña se incrementaron desde marzo de 1998 hasta marzo de 1999 (Cuadro IX.2). A nivel espacial, las lagunas de límite entre el bosque de galería y la sabana (Potrero y Florida) muestran una tendencia de mayor diversidad y de menor densidad (Cuadro IX.2). Por el contrario, las lagunas Tiuco y Verdun 1 que están conectadas al Río Mamoré presentan una tendencia de mayor densidad y riqueza específica.

Al nivel de división, los 29 géneros de Chlorophyta (31% de la abundancia total), 25 de Chrysophyta (27%) y cuatro de Euglenophyta (25%) son co-dominantes, mientras que el resto son secundarios como un género de las Pyrrophyta (10%) y ocho de las Cyanophyta (7%).

Las divisiones presentan variación de patrones específicos de su densidad en relación al efecto temporal y espacial (Fig. IX.2). A nivel temporal, las comunidades de Chlorophyta y de

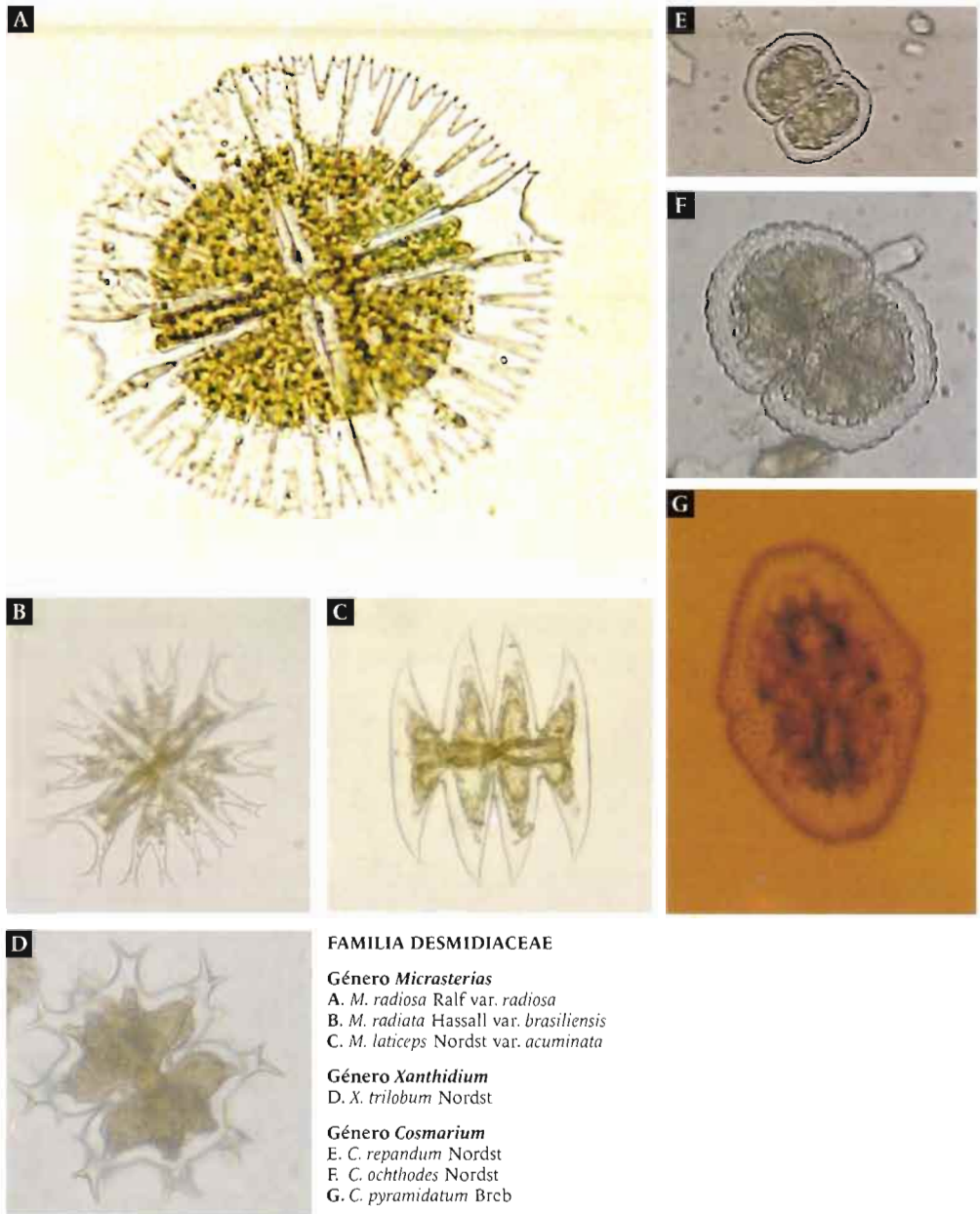
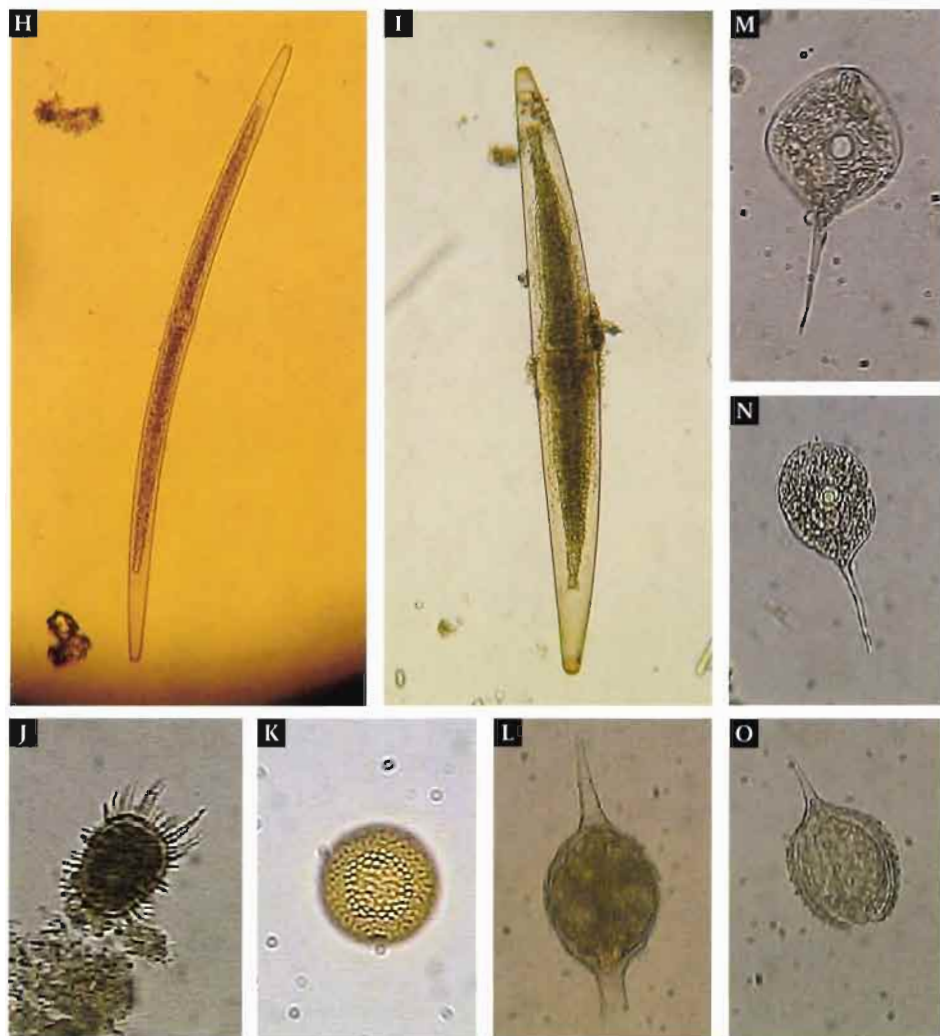


Figura IX. 1 Ilustración de la diversidad específica del fitoplancton en la planicie de inundación del Río Mamoré. | Martha Gutiérrez y Unidad de Limnología, IE La Paz



FAMILIA DESMIDIACEAE

Género *Closterium*
 H. *C.* sp.
 I. *C. didymotocum* Ralfs

FAMILIA EUGLENACEAE:

Género *Trachelomonas*
 J. *T. sculpta* Balech
 K. *T. armata* (Ehr) Stein

Género *Strombomona*
 L. *S. praeliariis* (Palmer) Def

Género *Phacusta*
 M. *P. tortus* Lemon
 N. *P. horridus* Pochm
 O. *P. longicauda* (Ehr) Dug. Skv.

Figura IX. 1 Cont.

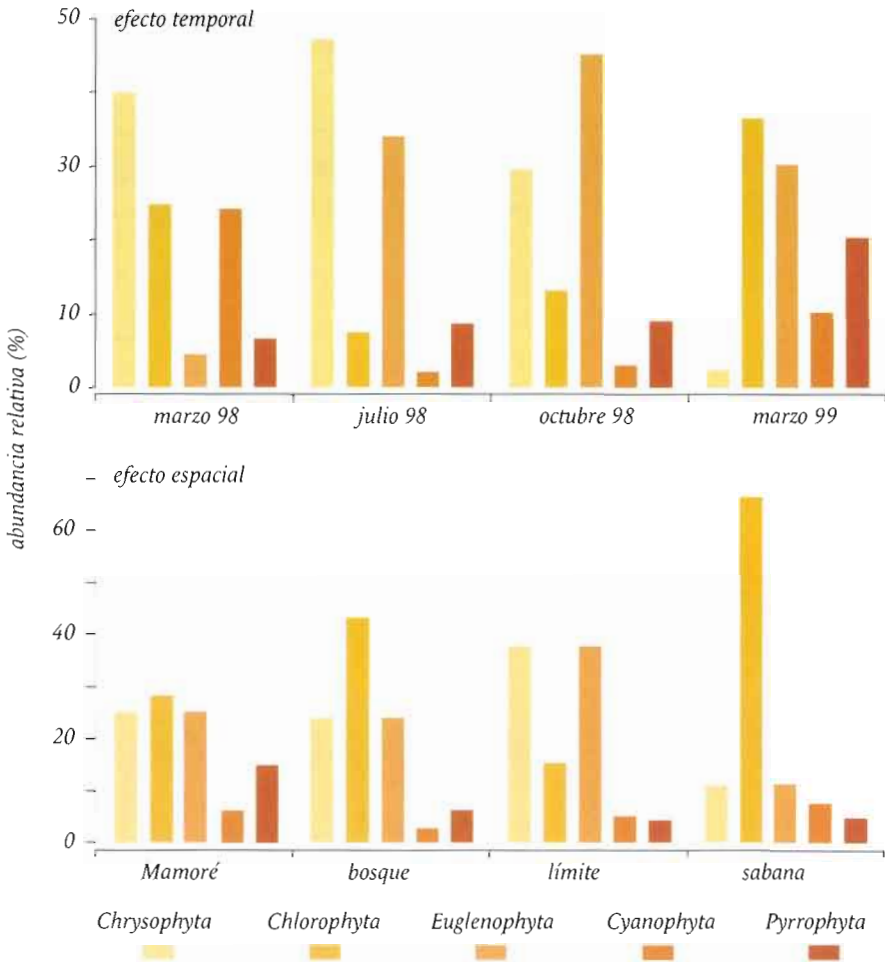


Figura IX. 2 Distribución temporal (cuatro campañas) y espacial (cuatro tipos de lagunas) de la abundancia relativa de las cinco divisiones de fitoplancton en la llanura de inundación del Río Mamoré (Cap. V).

Cyanophyta presentan mayor densidad en épocas de aguas altas (marzo de 1998 y de 1999). Por el contrario, la comunidad de Euglenophyta presenta mayor densidad en la época de aguas bajas (julio y octubre de 1998). En las comunidades de Chrysophyta y Pyrrophyta no se observó ningún patrón estacional marcado. A nivel espacial, las comunidades fitoplanctónicas de las seis lagunas del bosque de galería son co-dominadas por Chlorophyta, Chrysophyta y Euglenophyta. Las lagunas de sabana tienen una composición diferente con una fuerte dominancia de Chlorophyta.

Cuantitativamente, el género *Trachelomonas* contribuye con más del 10% de la densidad de la comunidad del fitoplancton de las ocho lagunas. El 5.9% de los géneros corresponden a una densidad mayor al 5% de la comunidad, 16.2% entre 2 - 5%, 8.8% entre 1 - 2%, 14.7% entre 0.5 - 1% y 52.9% por menos del 0.5% de la densidad total. A nivel temporal, los géneros dominantes (>10% de la comunidad) son *Navicula* (15.8%) y *Anabaena* (12.2%) en marzo de 1998; *Navicula* (17.3%, 11.6%) y *Trachelomonas* (14.4%, 18.0%) en julio y octubre de 1998, respectivamente; *Micrasterias* (15.4%), *Trachelomonas* (15.0%) y *Peridinium* (13.1%) en marzo de 1999.

Las variaciones espacio-temporales de densidad de los 32 géneros más abundantes son interpretadas de manera general mediante el Análisis de los Componentes Principales (ACP, Fig. IX.3). Los tres primeros ejes F1 (33.5%), F2 (14.1%) y F3 (8%) explican el 55.6% de la variabilidad total de los datos. Las muestras de una misma campaña aparecen agrupadas, lo cual corresponde a un efecto temporal más fuerte que el efecto espacial. El primer eje (F1) corresponde a un gradiente de densidad de organismos en las diferentes épocas. A la derecha de la gráfica, se agrupan las muestras de marzo de

1999 que presentan la mayor densidad de organismos. En la parte izquierda, se agrupan las muestras de marzo de 1998 con menor densidad. Las muestras de ambas campañas de aguas bajas se encuentran al medio de este eje, caracterizándose por densidades intermedias de organismos.

El eje dos (F2) corresponde a una diferencia de composición genérica entre épocas de aguas bajas, en la parte inferior de la gráfica y a épocas de aguas altas en la parte superior. Además de este efecto temporal, se destaca un efecto espacial que corresponde a una separación entre las lagunas del bosque de galería y las lagunas de sabana. Sin embargo, este patrón es más marcado en la época de aguas bajas. Este resultado corresponde a una diferencia de composición fitoplanctónica entre las lagunas del bosque de galería y las lagunas de sabana, pero con una mayor homogeneidad de las comunidades durante las aguas altas. Este patrón se debe principalmente a la abundancia de algunos géneros característicos de cada tipo de laguna. Los géneros *Micrasterias*, *Cosmarium*, *Surirella*, *Pseudoanabaena*, *Anabaena* y *Melosira* colonizan preferentemente las lagunas de sabana (Suárez y Coitarama), caracterizadas por aguas con gran contenido de material húmico. *Eunotia*, *Gomphonema*, *Oocystis*, *Spherozystis* y *Oscillatoria* presentan mayor densidad en las lagunas del límite (Potrero y Florida) que sufren importantes cambios medio ambientales, como la profundidad que varía de menos de 0.5 m a más de 4 metros (Cap. V). *Euglena*, *Phacus*, *Strombomonas*, *Fragilaria* y *Synedra* son géneros que se encuentran en mayor porcentaje en lagunas del bosque de galería (Verdun II y Siquero), que contienen gran cantidad de materia orgánica. *Peridinium*, *Trachelomonas*, *Cyclotella*, *Gyrosigma*, *Fragilaria*, *Scenedesmus* y *Closterium* caracterizan a las lagunas conectadas al Río

Mamoré (Tiuco y Verdun I), que presentan una mayor profundidad y aguas con buena transparencia hasta una profundidad de dos metros.

En varios géneros se han encontrado patrones de distribución claramente marcados (Gutiérrez, 1999). De los 15 géneros más abundantes, siete presentan un patrón de distribución espacial como *Melosira* con mayor densidad en lagunas alejadas del Río Mamoré o *Scenedesmus*, que más bien coloniza las lagunas cercanas. Seis géneros tienen un patrón de distribución temporal. Por ejemplo, *Oscillatoria* presenta menor densidad en las muestras de la época seca (julio y octubre 1998). Al contrario, *Euglena* se caracteriza por presentar mayor densidad en las muestras de la época seca (julio 1998).

Relación entre densidad del fitoplancton y las características físico-químicas

Un estudio de correlación entre siete parámetros físico-químicos (temperatura, profundidad, oxígeno, transparencia, pH, conductividad y sólidos suspendidos), la densidad de cada división y de los 15 géneros más abundantes destaca los parámetros más importantes que influyen sobre la distribución del fitoplancton en las lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré (ver Gutiérrez, 1999 para más detalle). A nivel de división, la comunidad del fitoplancton no presenta una correlación significativa (r de Pearson) con los parámetros físico-químicos. Sin embargo, al nivel de género, los parámetros más frecuentemente correlacionados con la densidad de organismos son pH (en base a ocho géneros), transparencia (ocho), conductividad (siete), temperatura (cuatro) y profundidad (tres) (Gutiérrez, 1999).

Cuadro IX. 2 Densidad total de organismos (número de células por volúmen de 150 ml de agua), diversidad (índice de Shannon) y riqueza (número de taxa) de la comunidad de fitoplancton en las ocho lagunas durante las cuatro épocas de muestreo.

Lagunas	Ubicación	Marzo 98			Julio 98		
		Densidad	Diversidad	Riqueza	Densidad	Diversidad	Riqueza
Tiuco	Mamoré	859	0.81	17	3 076	0.68	35
Verdun I	Mamoré	1 318	0.88	24	3 007	0.79	33
Verdun II	Bosque	769	0.77	10	5 947	0.75	38
Siquero	Bosque	829	0.88	14	2 497	0.74	28
Potrero	Límite	842	0.87	23	3 129	0.76	39
Florida	Límite	757	0.91	16	1 503	0.80	26
Suárez	Sabana	510	0.88	13	2 191	0.77	29
Coitarama	Sabana	633	0.88	18	1 245	0.80	18
<i>Promedio</i>		815	0.86	17	2 824	0.76	31

DISCUSIÓN

Varios autores (Payne, 1982; Junk *et al.*, 1989; Welcome, 1990; Junk, 1997; Dalence, 1998) coinciden en la observación que el ciclo hidrológico causa un pulso de inundación que produce cambios físico-químicos y metabólicos en los ecosistemas y comunidades. La comunidad fitoplanctónica es muy sensible a los cambios de las condiciones medioambientales. La respuesta a estos cambios es muy rápida y afecta especialmente en la densidad de organismos y estructura taxonómica.

De forma general en el área de estudio, la comunidad fitoplanctónica presenta menor abundancia y menor riqueza específica en períodos de aguas altas, mientras que ocurre lo contrario en períodos de aguas bajas. Esta variación se explica por los disturbios causados durante la inundación como cambio de pH, mayor turbidez y factor de dilución; mientras que para la época de aguas bajas, las condicio-

nes medioambientales son más estables, permitiendo el desarrollo equilibrado de las poblaciones de algas.

A nivel de las comunidades, los resultados obtenidos en las lagunas del Río Mamoré no siguen este patrón. La densidad observada en la época de aguas altas (marzo de 1999) es mayor que cuando las aguas bajan (julio-octubre de 1998). Esta alteración al modelo general puede estar relacionada con el efecto conocido como "La Niña", porque las aguas no alcanzaron el nivel de inundación durante el verano 1998-1999 (Cap. V). Por ello se puede suponer que no se produjeron cambios en los parámetros físico-químicos que se dan normalmente en la época de inundación, presentándose una situación particular. Para validar estos resultados, se recomienda coleccionar un mayor número de muestras y en diferentes años.

A nivel de división, observamos un efecto temporal en la presencia y abundancia de algas,

Cuadro IX.2 Cont.

Densidad	Octubre 98		Marzo 99			Ubicación	Lagunas
	Diversidad	Riqueza	Densidad	Diversidad	Riqueza		
5 410	0.65	26	8 894	0.64	50	Mamoré	Tiuco
6 124	0.74	38	8 101	0.67	43	Mamoré	Verdun I
4 407	0.66	41	8 877	0.74	47	Bosque	Verdun II
4 639	0.66	32	6 416	0.66	40	Bosque	Siquero
3 551	0.85	27	4 217	0.82	34	Límite	Potrero
2 369	0.86	23	3 300	0.81	31	Límite	Florida
3 126	0.80	29	7 099	0.64	41	Sabana	Suárez
3 584	0.74	35	17 893	0.49	38	Sabana	Coitarama
4 151	0.74	31	8 100	0.68	41		Promedio

que concuerda con lo descrito por diferentes autores. Scagel (1987) menciona un efecto temporal, observando que las Chrysophyta están presentes principalmente en la época de inundación, a temperaturas bajas, menor intensidad de luz y mayor cantidad de nutrientes disponibles. También observó que Euglenophyta y Pyrrophyta se encuentran con mayor abundancia en temporadas de aguas

bajas con materia orgánica en descomposición. En nuestro caso, la ausencia de inundación ha tenido un efecto diferente para cada división, pero podemos destacar que las Euglenophyta presentaron el patrón de distribución descrito por Scagel (1977).

Las divisiones Chlorophyta y Cyanophyta presentan un patrón contrario, con menor

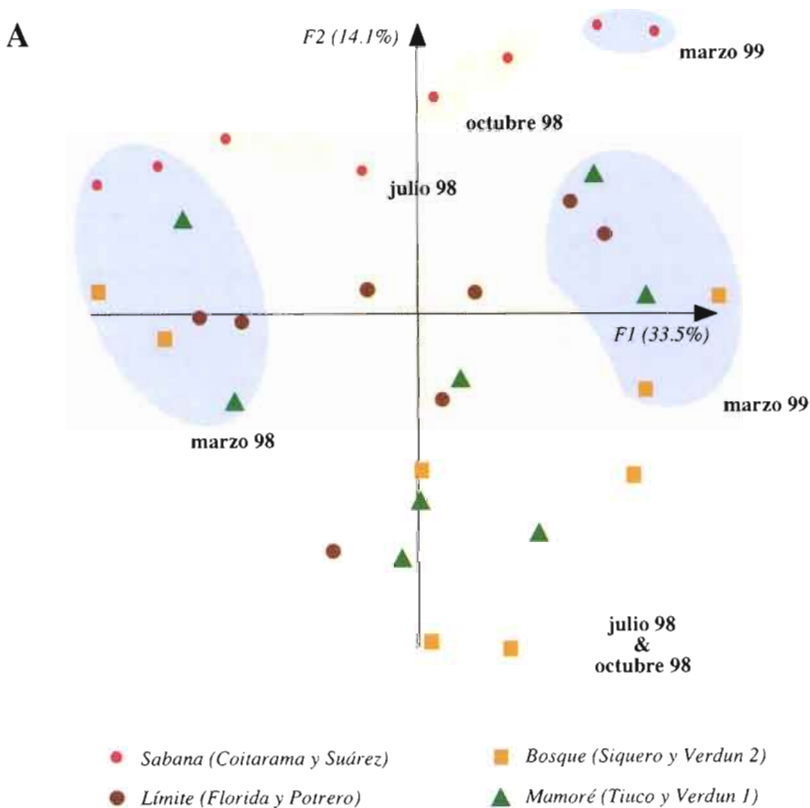


Figura IX. 3 Análisis de los Componentes Principales de la densidad en 32 géneros de fitoplancton de ocho lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré, durante cuatro épocas de muestreo.

A. Mapa factorial F1 * F2 de la posición de las muestras. Las muestras son posicionadas en función a su composición cuantitativa a nivel de género. Mientras dos muestras se encuentran más cerca, su composición es más similar.

densidad durante las aguas bajas, ya que al parecer la ausencia de inundación de 1999 no afectó su patrón estacional.

En la Amazonía brasileña, Fischer & Parsley (1979) estudiaron tres lagunas de la zona de inundación (várzea), donde la comunidad de fitoplancton varía en relación a la inundación y en que la división Chlorophyta es dominan-

te en aguas bajas (60% del volumen celular total), mientras que las Cyanophyta son dominantes (75%) durante la fase de mezcla de las aguas (aguas altas). En el Río Mamoré, ambas divisiones tienen un mismo patrón de variación con una mayor densidad de las Cyanophyta. Los cambios de dominancia que se observaron se deben a la disminución de densidad en Chlorophyta y Cyanophyta

B

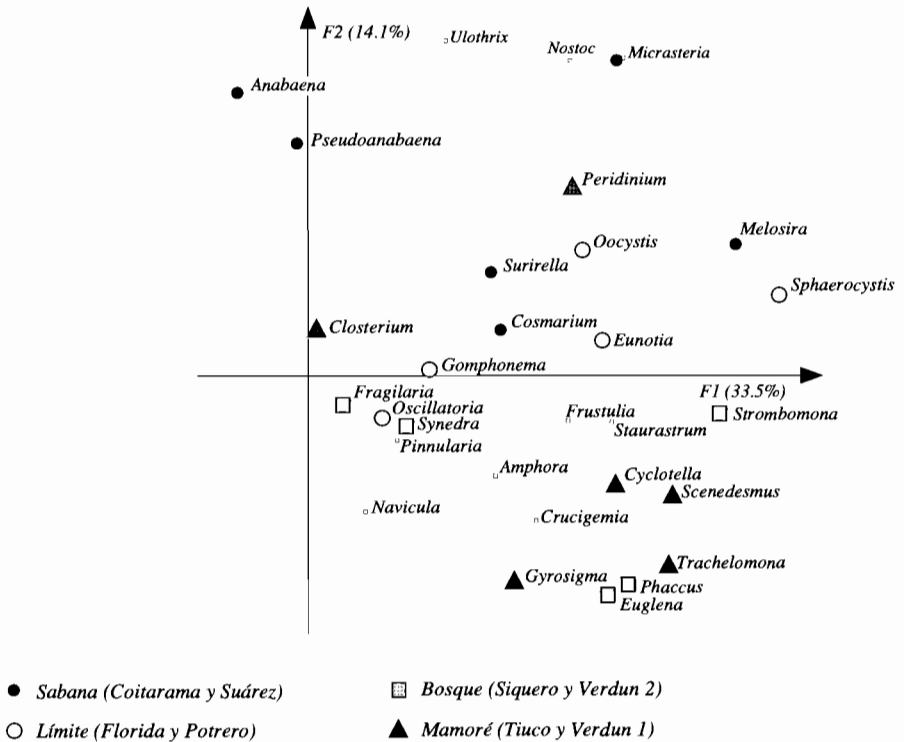


Figura IX. 3 Cont.

B. Mapa factorial F1 * F2 de la posición de los géneros. Los géneros más representativos de cada tipo de laguna son marcados con el símbolo correspondiente. Los géneros representativos de las lagunas de sabana se encuentran en la parte superior, los de las lagunas de bosque y del Río Mamoré se encuentran en la parte inferior del gráfico. Los géneros de límite se encuentran entre ambas partes del gráfico.

durante el período de aguas bajas y al aumento de la densidad de organismos de la división Euglenophyta.

A nivel de familias, otros estudios han considerado, además de los factores limnológicos, las características morfológicas de las algas para identificar y justificar la presencia de las algas en diferentes medios.

Según Margalef (1977), las Desmidiaceae de gran tamaño no se presentan en aguas oligotróficas. En la llanura de inundación del Río Mamoré, se encontraron representantes de esta familia con tamaños promedio de 82 micras, con algunas especies de gran tamaño como *Closterium didymotocum* que puede alcanzar 800 μm o especies de *Micrasterias* que miden entre 100 - 300 μm . En cambio, en ecosistemas eutróficos, Margalef (1955) estima el tamaño promedio de las Desmidiaceae en aproximadamente 30 μm , por lo que se asume que las muestras analizadas corresponden a aguas poco eutrofizadas.

La mayoría de las especies reportadas de las familias Desmidiaceae y Euglenaceae y algunas especies de Naviculaceae son indicadoras de la calidad de aguas, destacándose de esta manera grupos taxonómicos con importancia diagnóstica para caracterizar los ecosistemas desde el punto de vista físico-químico.

Margalef (1955) indica que las familias Desmidiaceae, Eunotiaceae y Euglenaceae presentan mayor riqueza específica en aguas ácidas o tendientes a la acidez (aguas limpias oligotróficas), con baja conductividad, ricas en ácidos húmicos y en hierro.

La comunidad fitoplanctónica y las características físico-químicas (Cap. V) determinadas en las lagunas estudiadas corresponden a estos

tipos de aguas, destacándose en este estudio, especies indicadoras como *Trachelomonas volvocina*, *T. intermedia*, *T. hispida*, *Euglena spirogyra*, *E. fusca*, *Phacus pleuronectes*, *Xanthidium antilopaeum*, *Euastrum ansatum*, *Micrasterias radiosa*, *M. radiata*, *Dinobryon sertularia* y *Amphipleura lindheimeri*.

Un estudio realizado en el Lago Camaleão (Manaus, Brazil) por Rodríguez (1994) proporcionó información sobre un mayor número de taxa de Euglenophyta, donde el género *Trachelomonas* era el más abundante. Este resultado se debe a que en este lago existe una gran cantidad de compuestos orgánicos disueltos (Rodríguez, 1994). Nuestros resultados obtenidos en las ocho lagunas de la zona de inundación del Río Mamoré sobre *Trachelomonas* son similares.

A la escala de Bolivia y en relación a las diferentes regiones ecológicas propuestas por Maldonado (2002), las comunidades fitoplanctónicas de las llanuras amazónicas se caracterizan por una mayor riqueza específica en las tres familias Desmidiaceae, Euglenaceae y Eunotiaceae, así como por una menor riqueza en Nitzschiaceae y Coscinodiscaceae, que son representativas de zonas de altura (Cuadro IX.3). Estudios realizados por diferentes autores (Cadima, 1988, 1990, 1993, 1996, 2001; Cadima & Morales, 1994) en el sector pluviestacional de las llanuras amazónicas de Bolivia, muestran que la riqueza de la comunidad fitoplanctónica varía entre 61 - 103 géneros. Según el número de géneros, Chlorophyta y Chromophyta son las divisiones más representadas en estos medios acuáticos. Por su parte, las lagunas del Río Mamoré tienen una riqueza intermedia de géneros (86). En las lagunas del Mamoré se reportan 17 géneros que no son mencionados en trabajos sobre el fitoplancton de esta zona (Thérézien, 1986, 1989;

Maldonado, 2002). De la misma manera, 61 géneros no fueron capturados en este estudio, pero fueron reportados en otros estudios (Cadima, 1988, 1990, 1993, 1996, 2001; Cadima & Morales, 1994). Estas diferencias preliminares pueden ser relacionadas con las condiciones ambientales de cada zona. Sin embargo, aparte de esas diferencias, existen semejanzas en la composición taxonómica, siendo las familias con mayor número de especies las Desmidiaceae con los géneros *Cosmarium*, *Staurastrum* y *Closterium*, Euglenaceae con los géneros *Trachelomonas* y *Phacus* y las Naviculaceae con el género *Pinnularia* (Cuadro IX.4). Las familias Eunotiaceae y Naviculaceae con géneros bentónicos y encontrados en charcos poco profundos presentan mayor riqueza

específica en la Estación Biológica del Beni (Cadima, 1986).

Finalmente hay que destacar la alta densidad de individuos del género *Peridinium* (Pyrrophyta), que ha sido encontrado en la mayoría de las lagunas estudiadas. Este género es considerado cosmopolita y fue registrado tanto en el Altiplano como en los llanos de Bolivia (Iltis & Couté, 1984).

CONCLUSION

Se determinaron 229 especies, agrupadas en 86 géneros, 32 familias y cinco divisiones. A nivel

Cuadro IX. 3 Número de especies reportadas en diferentes regiones ecológicas en las ocho familias de fitoplancton más representativas de Bolivia (modificado en base a datos presentados por Thérézien, 1986^a, 1986^b, 1989; Maldonado, 2002; Cadima, en prep.)

Regiones		1	1	2	2	3	3	4	4	5	5	6	6	6	7	7
Régimen de lluvia		Ps	X	Ps	X	Ps	X	X	Ps	Pl	Is	Ps	Ps	Ps	Ps	Ps
Localización												rm	ebb	ac	rp	rb
División	Familia															
Cyanophyta	Oscillatoriaceae	0	0	2	1	12	12	13	3	5	5	13	9	9	7	7
Chlorophyta	Scenedesmeceae	5	0	0	1	3	3	5	1	23	5	6	34	9	3	33
	Desmidiaceae	1	2	2	2	13	11	4	20	127	21	81	139	65	77	81
Chromophyta	Coscinodiscaceae	4	1	9	4	4	2	2	0	0	0	0	5	5	1	6
	Nitzschaceae	1	16	15	0	6	11	1	0	0	3	7	1	1	2	4
	Naviculaceae	1	25	46	8	84	39	11	0	1	33	55	28	22	16	13
	Eunotiaceae	0	0	0	0	11	2	0	0	2	0	20	7	7	1	4
Euglenophyta	Euglenaceae	0	0	1	0	4	11	4	0	12	54	15	46	42	4	45
Riqueza total		12	44	75	16	137	91	40	24	170	121	197	269	160	111	193

1. Cordillera Occidental volcánica: pluviestacional (Ps), xérica (X)
2. Llanura altiplánica pluviestacional (Ps), xérica (X)
3. Cordillera Oriental alto andina: pluviestacional (Ps), xérica (X)
4. Cordillera Oriental, Cuenca andina del Río Grande: pluviestacional (Ps), xérica (X)
5. Cordillera Oriental, Cuenca andina de los ríos Chapare e Ichilo: pluvial (Pl, Izarsama), estacional (Is)
6. Llanura Amazónica: pluviestacional (Ps), Río Mamoré (rm), Estación Biológica del Beni (ebb), Amazonía central (ac)
7. Escudo Brasileño: llanura pluviestacional (Ps), Lagunas del Río Paragá (rp), Lagunas del Río Blanco (rb)

de especie y orden de importancia son: Chlorophyta (118 especies), Chromophyta (46), Euglenophyta (42), Cyanophyta (21) y Pyrrophyta (dos).

Las familias Desmidiaceae, Euglenaceae y Naviculaceae presentaron mayor riqueza específica en la llanura de inundación del Río Mamoré. Este resultado coincide con otros estudios realizados en la misma zona, lo que permite sugerir que estos grupos son indicadores ecológicos de las llanuras aluviales del Beni.

Se encontraron especies que según la literatura son acidófilas, siderófilas y oligohalobias, indicadoras de aguas limpias y poco eutrofizadas como Desmidiaceae de gran tamaño (*Micrasterias radiata*, *M. laticeps*, *M. radiosa*, *Closterium didymotocum*, *C. Setaceum* y *Xantidium antilopaeum*), Euglenaceae (*Trachelomonas volvocina*, *T. intermedia*, *T. hispida* y *Euglena fusca*), Naviculaceae (*Gyrosigma acuminatum*), Dinobriaceae (*Dinobryon sertularia*) y varios representantes de Eunotiaceae. Estas especies permiten deducir que las lagunas estudiadas son ácidas, oligohalobias, limpias y tendientes a la oligotrofia.

La composición y abundancia fitoplanctónica presentan claras variaciones en el tiempo en respuesta a los factores externos controlados por el ciclo hidrológico. Así, en la época de aguas altas (marzo 1998) el fitoplancton presenta baja densidad y menor riqueza específica, mientras que en la época de aguas bajas (julio y octubre 1998) fueron mayores la densidad y riqueza específica. Los resultados obtenidos en marzo de 1999 no concuerdan con el patrón general, probablemente porque las aguas no alcanzaron un nivel muy alto.

Especialmente, según la caracterización del gradiente de ubicación y conexión de las lagu-

nas al cauce principal del Río Mamoré, las lagunas conectadas (Tiuco y Verdun I) con mayor transparencia y profundidad, presentaron mayor densidad y riqueza que el resto de las lagunas, destacándose la familia Naviculaceae y los géneros *Trachelomonas*, *Peridinium* y *Scenedesmus*. En las lagunas del bosque de galería (Verdun y Siquero II), ricas en materia orgánica, predomina Euglenophyceae. En las de sabana (Suárez y Coitarama), cuyas aguas contienen gran cantidad de ácidos húmicos, predomina Desmidiaceae. Las lagunas del límite (Potrero y Florida) no presentan grupos característicos.

Los parámetros físico-químicos con mayor correlación a la densidad de organismos son el pH, la transparencia y la conductividad.

BIBLIOGRAFÍA

- Aldave, P.A. 1989.** Algas. Edit. Libertad E.I.R.L. Trujillo, Perú. 427 p.
- Bicudo, C.E.M. & R.M.T. Bicudo. 1970.** Algas de aguas continentais Brasileiras. Chave ilustrada para identificação de Generos. Fundacion Brasileira para o desenvolvimiento do ensino de ciencias Sao Paulo, Brasil. 228 p.
- Boltovskoy, A. 1990.** Biología acuática. Instituto de Limnología, La Plata, Argentina: 37 p.
- Borge, O. 1906.** Algen aus Argentina und Bolivia. Archiv für Botanik 6 (4): 1-13.
- Bourrelly, P. 1981.** Les Algues d'Eau Douce. Tomo II. Les Algues jaunes et brunes. Société Nouvelle des Éditions Boubée. París, France. 399 p.
- Bourrelly, P. 1985.** Les Algues d'Eau Douce. Tomo III. Les Algues bleues et rouges. Société

Nouvelle des Éditions Boubée. París, France. 453 p.

- Bourrelly, P. 1990.** Les Algues d'Eau Douce. Tomo I. Les Algues Vertes. Société Nouvelle des Éditions Boubée, París, France. 475 p.
- Cadima, M. 1986.** Fitoplancton de diecinueve cuerpos de agua del Beni. *En: Memorias II Congreso Boliviano de Biología.* Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba, Bolivia. 48-68 pp.
- Cadima, M. 1988.** Metaphyton de seis lagunas de altura del Departamento de Cochabamba, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 12: 39-62.
- Cadima, M. 1990.** Fitoplancton de una laguna de varzea en el Valle del Sajta (Cochabamba - Bolivia). *Acta Limnológica Brasiliensia* 3: 419-437.
- Cadima, M. 1993.** Fitoplancton de un cuerpo de agua léntico en el mes de mayo de 1989 en la Siberia, límite de Cochabamba y Santa Cruz. Facultad de Ciencias y Tecnología, UMSS Cochabamba, Bolivia, Serie Científica 2(1): 39-46.
- Cadima, M. 1996.** Composición y abundancia del fitoplancton en la laguna de llanura inundable del Río Ichilo (Cochabamba Bolivia). *En: Memorias IV Congreso Nacional de Biología,* Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Facultad Ciencias Agrícolas, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Cadima, M. 2001.** Características de las algas y su importancia en los ecosistemas acuáticos. *Revista de Ciencia y Tecnología,* UMSS Cochabamba, Bolivia 1: 53-57.
- Cadima, M. & A. Morales. 1994.** Estudio cuantitativo del fitoplancton de seis estanques de la Estación Piscícola Pirahiba-valle de Sajta (Cochabamba Bolivia). *En: Memorias XI Congreso Nacional de Biología, V Simposio Nacional de Educación en Ciencias Biológicas,* Tacna, Perú.
- Cadima, M., A. Morales & S. Dalence. 1994.** Aporte al estudio de la fitoflora de Tablas Monte, Cochabamba, Bolivia. Public. Facultad de Ciencias y Tecnología, UMSS Cochabamba, Bolivia, Serie Científica 3(2): 4-16.
- Couté, A. & Y. Thérézien. 1985.** Première contribution à l'étude des Trachelomonas (Algae, Euglenophyta) de l'Amazonie bolivienne. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 18 (2): 111-131.
- Dalence, J.E. 1998.** Composición y abundancia del fitoplancton en lagunas de la várzea del Río Ichilo. Tesis de Licenciatura, Universidad Mayor de San Simón, Facultad de Ciencias y Tecnología, Carrera de Biología Cochabamba, Bolivia. 109 p.
- Fisher, T.R. & P.E. Parsly. 1979.** Amazon lakes: water storage and nutrient stripping by algae. *Limnology and Oceanography* 24: 547-553.
- González, A. 1988.** El plancton de las aguas continentales. OEA, Caracas, Venezuela: 20-73.
- Goulding, M. 1980.** The fishes and the forest. Explorations in amazonian natural history. University of California Press, USA. 280 p.
- Grassi, M. 1972.** Notas de clase. Algas. Edit. Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina. 271 p.
- Gutiérrez, M. 1999.** Composición de la comunidad de fitoplancton en ocho lagunas de la zona central del Río Mamoré. Tesis de Licenciatura en Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Técnica del Beni, Trinidad, Bolivia. 53 p.
- Iltis, A. 1991.** Algues du lac Titicaca Bolivien. *Cryptogamie et Algologie* 12 (3): 231-230.
- Iltis, A. & A. Couté. 1984.** Peridinales (Algae, Pyrrhophyta) de Bolivia. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 17 (4): 279-286.

- Junk, W.J., P.B. Bayley & R.E. Sparks. 1989.** The flood pulse concept in river-floodplain systems. *En: Dodge, P.B. (ed.). International large river symposium. Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Science.* 110-127 pp.
- Junk, W.J. 1997.** The central Amazon floodplain. Ecology of a pulsing system. Springer, Berlin, Germany, Ecological studies 126. 493 pp.
- Komárek, T. 1983.** Das Phytoplankton des Süßwassers. Tutte Druckerei GmbH, Stuttgart, Germany. 770 p.
- Lázaro, X. 1981.** Biomasses, peuplements phyto-phanctoniques et production primaire du Lac Titicaca. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 14 (4): 34 -380.
- Maldonado, M. 2002.** Hidroecoregiones y ambientes acuáticos. *En: Navarro, G. & M. Maldonado. Geografía Ecológica de Bolivia - Vegetación y Ambientes Acuáticos.* Edit. Centro de Ecología Simón I. Patiño, Cochabamba, Bolivia. 501-719 pp.
- Maldonado, M., E. Goitia, F. Acosta, M. Cadima & D. Castellón. 1996.** Caracterización limnológica de lagunas en la llanura aluvial del Río Ichilo, Cochabamba (Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación* 1(1): 29-37.
- Margalef, R. 1977.** Ecología. Ed. Omega S.A., Barcelona, España, 2ª ed. 553 p.
- Margalef, R. 1983.** Limnología. Ed. Omega S.A., Barcelona, España, 2ª ed. 1010 p.
- Parra, O. & C.E.M. Bicudo. 1995.** Introducción a la Biología y Sistemática de las Algas de Aguas Continentales. Ed. Talleres de Gráfica Andes Ltda, Santiago, Chile. 268 p.
- Pascher, A. 1976.** Die Süßwasserflora Mitteleuropas. Heft 10: Bacillariophyta (Diatomeae). Reprint Otto Koeltz Science Publishers, Jena, Germany.
- Pascher, A. 1986.** Die Süßwasserflora Mitteleuropas. Bacillariophyceae, Teil: Naviculaceae. Ed. Gustav Fischer Verlag, New York, USA.
- Patrick, R. & C. Reimer. 1966.** The Diatoms of the United State, Exclusive of Alaska & Hawai. Vol. 1: Fragilariaceae, Eunotiaceae, Achnantheaceae, Naviculaceae. Monographs of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, USA.
- Patrick, R. & C. Reimer. 1975.** The Diatoms of the United States, Exclusive of Alaska & Hawai. Vol. 12, Part 1: Entomoneidaceae, Cymbellaceae, Gomphonemaceae, Epithemiaceae. Monographs of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, USA, N° 13.
- Prescott, G.V. 1962.** Algae of the Western Great Lakes Area. W.M.C. Brown Company Publishers, USA. 977 p.
- Rodríguez, M.S. 1994.** Biomasa e produção fitoplanctónica do Lago Camaleão (Ilha de Marchantaria, Amazonas). Ph.D. Thesis, INPA, FUA, Manaus, Brasil.
- Scagel, R.F. 1987.** El reino vegetal. 2ª edición. Edición Omega, Barcelona, España.
- Thérézien, Y. 1986^a.** Nouvelle contribution à l'étude des algues d'eau douce de la partie amazonienne de la Bolivie. I- Chlorophycées. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 19(3-4): 177-188.
- Thérézien, Y. 1986^b.** Nouvelle contribution à l'étude des algues d'eau douce de la partie amazonienne de la Bolivie. II- Desmidiáles. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 19 (3-4): 189-205.
- Thérézien, Y. 1989.** Algues d'eau douce de la partie amazonienne de la Bolivie. Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia.
- Wetzel, R. 1981.** Limnología. Edición Omega S.A., España. 679 p.

FITOPLANCTON DEL RÍO MAMORÉ CENTRAL • CAPITULO IX

Cuadro IX. 4 Número de especies por géneros de fitoplancton reportados en los cuerpos de aguas de la Estación Biológica del Beni (EBB; Cadima, 1985), de la llanura de inundación del Río Ibare (Thérézien, 1989) y del Río Mamoré.

División	Familia	Género	EBB	Ibare	Mamoré	
Cyanophyta	Chroococcaceae	<i>Chroococcus</i>			2	
		<i>Microcystis</i>	1		2	
		<i>Merismopedia</i>	1	1	1	
		<i>Synechocystis</i>		2		
		<i>Aphanothece</i>		1	1	
	Stigonemataceae	<i>Hapalosiphon</i>		1		
	Oscillatoriaceae	<i>Oscillatoria</i>	7	6	4	
		<i>Spirulina</i>	1		1	
		<i>Lyngbya</i>	3	3	2	
		<i>Microcoleus</i>	1			
		<i>Phormidium</i>			1	
			<i>Pseudanabaena</i>	1		1
	Nostocaceae	<i>Anabaena</i>	7	5	5	
		<i>Nostoc</i>	1			
		<i>Nodularia</i>	2			
	Scytonemataceae	<i>Scytonema</i>		1		
	Capsosiraceae	<i>Capsosira</i>			1	
Pyrrophyta	Peridiniaceae	<i>Peridinium</i>	1	4	2	
		<i>Peridiniopsis</i>		1		
	Ptychodiscaceae	<i>Lophodinium</i>		1		
	Ceratiaceae	<i>Ceratium</i>		1		
	Phytodiniaceae	<i>Stylodinium</i>		2		
		<i>Dinastrium</i>		1		
		<i>Tetradinium</i>		1		
	Euglenophyta	Euglenaceae	<i>Euglena</i>	4	5	8
<i>Trachelomonas</i>			4	10	13	
<i>Strombomonas</i>				11	8	
<i>Phacus</i>			6	15	10	
<i>Lepocinclis</i>			1	5	3	
Chromophyta	Pleurochloridaceae	<i>Itsnochloron (Pseudostaurastrum)</i>		1		
	Characiopsidaceae	<i>Characiopsis</i>		2		
	Synuraceae	<i>Mallomonas</i>			3	
	Dinobryaceae	<i>Dinobryon</i>		1	2	
	Derepyxidaceae	<i>Rhipidodendron</i>		1		
	Phalansteriaceae	<i>Phalansterium</i>		1		
	Stylococcaceae	<i>Lagynion</i>		1		
	Crysoceccaceae	<i>Bicosoeca</i>		1		
	Coscinodiscaceae	<i>Melosira</i>			4	
		<i>Cyclotella</i>			1	

CAPÍTULO IX • FITOPLANCTON DEL RÍO MAMORÉ CENTRAL

Cuadro IX. 4 Cont.

División	Familia	Género	EBB	Ibare	Mamoré
Chromophyta	Rhizosoleniaceae	<i>Rhizosolenia</i>			1
	Diatomaceae	<i>Synedra</i>	5		1
		<i>Fragilaria</i>			3
		<i>Tabellaria</i>			2
	Eunotiaceae	<i>Eunotia</i>	26		7
	Naviculaceae	<i>Navicula</i>	7		1
		<i>Stauroneis</i>	5		1
		<i>Frustulia</i>	3		2
		<i>Diploneis</i>	2		1
		<i>Gomphonema</i>	16		4
		<i>Pinnularia</i>	16		9
		<i>Cymbella</i>	4		2
		<i>Gyrosigma</i>	1		1
		<i>Amphipleura</i>	1		1
		<i>Surirella</i>	3		7
	Surirellaceae	<i>Rhopalodia</i>			1
	Epithemiaceae	<i>Denticula</i>			1
		<i>Nitzschia</i>	7		1
	Nitzschiaceae	<i>Achnanthes</i>	4		
	Chlorophyta	Desmidiaceae	<i>Cosmarium</i>	29	38
<i>Cosmocladium</i>				1	
<i>Euastrum</i>			7	19	3
<i>Staurodesmus (Arthrodesmus)</i>			2	9	2
<i>Staurastrum</i>			12	25	13
<i>Hyalotheca</i>			2		1
<i>Closterium</i>			12	11	10
<i>Desmidium</i>			1		2
<i>Spondylosium</i>			2	4	1
<i>Penium</i>				2	
<i>Actinotaenium</i>			1	3	1
<i>Xanthidium</i>			4	5	3
<i>Micrasterias</i>			2	5	5
<i>Pleurotaenium</i>			3	7	3
<i>Phymatodocis</i>			1	2	1
<i>Gonatozigon</i>			1	1	2
<i>Sphaerososma (Onichonema)</i>			1	3	1
<i>Teilingia</i>			1	1	
<i>Groenbladia</i>				1	
<i>Bambusina</i>				1	
<i>Triploceras</i>		1			
Mesotaeniaceae	<i>Netrium</i>		1		
	<i>Cylindrocystis</i>		1		

FITOPLANCTON DEL RÍO MAMORÉ CENTRAL • CAPÍTULO IX

Cuadro IX.4 Cont.

División	Familia	Género	EBB	Ibare	Mamoré	
Chlorophyta	Mesotaeniaceae	<i>Spirotaenia</i>		1		
	Zignemataceae	<i>Spirogyra</i>	3	1	2	
		<i>Mougeotia</i>		3	1	
		<i>Zignema</i>		1	1	
		<i>Zygonium</i>		1		
		<i>Sirogonium</i>		1		
		Chlamydomonadaceae	<i>Chlamydomonas</i>			2
	Volvocaceae	<i>Pandorina</i>	1	1	1	
		<i>Eudorina</i>		3	1	
		<i>Gonium</i>		3	1	
		<i>Volvox</i>	1	2	1	
	Tetrasporaceae	<i>Apiocystis</i>			1	
		<i>Gloeochaete</i>			1	
		<i>Paulschulzia</i>			1	
	Gloeocystaceae	<i>Gloeocystis</i>				1
		<i>Asterococcus</i>	1			1
	Characiochloridaceae	<i>Chlorangiopsis</i>		1		
	Hynomonadaceae	<i>Cianoptyche</i>		1		
	Chlorococcaceae	<i>Schroederia</i>				1
		<i>Poloidion</i>				1
	Oocystaceae	<i>Kirchneriella</i>			2	1
		<i>Ankistrodesmus</i>	2	3	1	
		<i>Oocystis</i>	2	2	1	
		<i>Oonephris</i>		1		
		<i>Quadrigula</i>		1		
		<i>Chlorella</i>	1		1	
		<i>Juranyella</i>		1		
		<i>Nephrocytium</i>		5		
		<i>Monoraphidium</i>		2		
		<i>Eremosphaera</i>		1		
		<i>Glaucocystis</i>		3		
		<i>Rayssiella</i>		1		
		<i>Treubaria</i>		1		
Scenedesmaceae		<i>Scenedesmus</i>	6	22	5	
	<i>Crucigenia</i>		3	1		
	<i>Crucigeniella</i>		2			
	<i>Tetrallantos</i>		1			
	<i>Coelastrum</i>		4	1		
	<i>Actinastrum</i>		2	1		
Hydrodictyceae	<i>Pediastrum</i>	1	6	4		
	<i>Sorastrum</i>		1	1		
Dictyosphaeriaceae	<i>Dictyosphaerium</i>		1	1		

CAPÍTULO IX • FITOPLANCTON DEL RÍO MAMORÉ CENTRAL

Cuadro IX. 4 Cont.

División	Familia	Género	EBB	Ibare	Mamoré
Chlorophyta	Dictyosphaeriaceae	<i>Dimorphococcus</i>		1	1
		<i>Botryococcus</i>		1	1
		<i>Quadricoccus</i>		1	
	Palmellaceae	<i>Sphaerocystis</i>	4	1	1
	Radiococcaceae	<i>Coenochloris</i>			1
		<i>Coenocystis</i>		1	1
		<i>Eutetramorus</i>		1	
	Characiaceae	<i>Paradoxia</i>		1	
	Micractiniaceae	<i>Micractinium</i>		1	
		<i>Errerella</i>			1
	Ulothricaceae	<i>Ulothrix</i>	1	5	2
		<i>Gloeotila</i>		1	
		<i>Uronema</i>		1	
		<i>Radiofilum</i>		1	
		<i>Gloeoptilopsis</i>		1	
		<i>Microspora</i>	1	1	1
	Trentepohliaceae	<i>Leptosira</i>	1		
	Chaetophoraceae	<i>Phycopeltis</i>		1	
		<i>Stigeoclonium</i>		1	
		<i>Cloniophora</i>	1		
	Aphanochaetaceae	<i>Aphanochaete</i>		1	
Chaetosphaeridiaceae	<i>Chaetosphaeridium</i>		1		
Dichotomociphonaceae	<i>Dichotomophison</i>		1		
Oedogonaceae	<i>Oedogonium</i>	1	7	1	
	<i>Bulbochaete</i>	1			
Número total de géneros			61	103	86
Número total de especies			244	343	229*

* Este número es solamente indicativo por lo que varios géneros no fueron identificados al nivel de especie.

Anexo IX. 1 Lista taxonómica de la comunidad de fitoplancton en ocho lagunas del Río Mamoré central del Beni (Bolivia).

División	Clase	Orden	Familia	Géneros y especies				
Cyanophyta	Cyanophyceae	Chroococcales	Chroococcaceae	<i>Chroococcus</i>				
				<i>C. turgidus</i> (Kutz) Nag				
				<i>Chroococcus</i> sp.				
				<i>Microcystis</i>				
				<i>M. elachista</i> (W. et G. S. West) Star				
				<i>M. bififormis</i> Raben				
		Nostocales	Oscillatoriaceae	<i>Merismopedia</i>				
				<i>Merismopedia</i> sp.				
				<i>Aphanothece</i>				
				<i>A. pallida</i> (Kutz) Rab.				
				<i>Oscillatoria</i>				
				<i>O. brevis</i> (Kuetz) Gomont				
				<i>O. homogenea</i> (Fremy)				
Stigonematales	Nostocaceae	<i>O. princeps</i> Vaucher						
		<i>O. bonnemaisoni</i> Grouan						
		<i>Spirulina</i>						
		<i>S. major</i> Koets						
		<i>Phormidium</i>						
		<i>P. spongeliae</i> (Schulze) Gom						
		<i>Lyngbya</i>						
		<i>L. aeruginosaerulea</i> (Kuetz) Gom.						
		<i>L. martensiana</i> Menegh						
		<i>Pseudanabaena</i>						
Pyrrhophyta	Dinophyceae	Peridinales	Peridiniaceae	<i>Anabaena</i>				
				<i>A. constricta</i> (Schafer) Geitler				
				<i>A. canetula</i> (Kuetz) Bornet et Flahaut				
				<i>A. sphaerica</i> (Bornet)				
				<i>Anabaena</i> sp. (1)				
				<i>Anabaena</i> sp. (2)				
				<i>Capsosira</i>				
				<i>Capsosira</i> sp.				
				<i>Peridinium</i>				
				<i>P. wisconsinense</i> (Eddy)				
				<i>Peridinium</i> sp.				
				Euglenophyta	Euglenophyceae	Euglenales	Euglenaceae	<i>Euglena</i>
								<i>E. fusca</i> (Klebs) Lemm
<i>E. acus</i> Ehr.								
<i>E. acus</i> Ehr. var. <i>longissima</i> Defl								
				<i>E. gaumei</i> All. et Lef.				

CAPÍTULO IX • FITOPLANCTON DEL RÍO MAMORÉ CENTRAL

Anexo IX. 1 Cont.

División	Clase	Orden	Familia	Géneros y especies
Euglenophyta	Euglenophyceae	Euglenales	Euglenaceae	<p><i>E. pisciformis</i> (Klebs)</p> <p><i>Euglena</i> sp. (1)</p> <p><i>Euglena</i> sp. (2)</p> <p><i>Trachelomonas</i></p> <p><i>T. volvocina</i> Ehr.</p> <p><i>T. acanthostoma</i> Stokes</p> <p><i>T. pyramidata</i> nov. sp. (citado por Couté y Thérézien, 1985)</p> <p><i>T. sculpta</i> Balech</p> <p><i>T. similis</i> Stoks</p> <p><i>T. hispida</i> var. <i>crenulatocollis</i> (Maskel) Lem</p> <p><i>T. pseudocaudata</i> Defl.</p> <p><i>T. dastuguei</i> Balech</p> <p><i>T. acantophora</i> Stokes</p> <p><i>T. conica</i> Playf</p> <p><i>T. armata</i> (Ehr) Stein</p> <p><i>T. planctonica</i> (Swirendo)</p> <p><i>T. volvocinopsis</i> Swir.</p> <p><i>Strombomonas</i></p> <p><i>S. verrucosa</i> (Daday) Defl</p> <p><i>S. rotunda</i> Swir. et Defl</p> <p><i>S. balvayi</i> Bourr et Coute</p> <p><i>S. urceolata</i> (Stokes) Defl</p> <p><i>S. cuneata</i> (Playf) Defl</p> <p><i>S. praeliariis</i> (Palmer) Defl</p> <p><i>S. diptera</i> Zalocar et Tell</p> <p><i>S. elegans</i> Conf et Joo</p> <p><i>Phacus</i></p> <p><i>Ph. horridus</i> Pochm</p> <p><i>Ph. longicauda</i> (Ehr) Duj</p> <p><i>Ph. tortus</i> (Lemm) Skv</p> <p><i>Ph. platalea</i> Drez var. <i>major</i> de Pouques</p> <p><i>Ph. wettsteini</i> Drez</p> <p><i>Ph. pleuronectes</i> (O. F. M.) Dujardin</p> <p><i>Ph. orbicularis</i> (Hubnor)</p> <p><i>Phacus</i> sp. (1)</p> <p><i>Phacus</i> sp. (2)</p> <p><i>Phacus</i> sp. (3)</p> <p><i>Lepocinclis</i></p> <p><i>L. salina</i> Fritsch</p>

Anexo IX.1 Cont.

División	Clase	Orden	Familia	Géneros y especies		
Euglenophyta	Euglenophyceae	Euglenales	Euglenaceae	<i>L. acuta</i> Presc. <i>Lepocinclis</i> sp.		
Chromophyta	Chrysophyceae	Ochromonadales	Synuraceae	<i>Mallomonas</i> <i>Mallomonas</i> sp. (1) <i>Mallomonas</i> sp. (2) <i>Mallomonas</i> sp. (3)		
			Dinobryaceae	<i>Dinobryon</i> <i>D. sertularia</i> Ehr. <i>D. bavaricum</i> Imh		
	Diatomophyceae	Coscinodiscales	Coscinodisceae	<i>Melosira (Aulacoseira)</i> <i>M. alpigena</i> (Grun) Kram <i>M. granulata</i> (Ehr.) <i>Melosira</i> sp. (1) <i>Melosira</i> sp. (2) <i>Cyclotella</i> <i>C. stelligera</i> Cleve		
			Rhizosoleniales	Rhizosoleniaceae <i>Rhizosolenia</i> <i>Rhizosolenia</i> sp.		
		Diatomales	Diatomaceae	<i>Synedra</i> <i>S. ulna</i> <i>Tabellaria</i> <i>T. flocculosa</i> (Roth) Kutz <i>T. fenestrata</i> (Lyng) Kg <i>Fragilaria</i> <i>F. capucina</i> Desmazières <i>F. fasciculata</i> (Agardh Lange-Bortalot) <i>Fragilaria</i> sp.		
				Eunotiales	Eunotiaceae <i>Eunotia</i> <i>E. incisa</i> Gregory <i>E. rabenhorstiana</i> (Grun) Husted <i>E. formica</i> Ehr. <i>E. naegely</i> Migula <i>E. zigodon</i> Ehr. <i>Eunotia</i> sp. (1) <i>Eunotia</i> sp. (2)	
				Naviculales	Naviculaceae	<i>Stauroneis</i> <i>Stauroneis</i> sp. <i>Navicula</i> <i>Navicula</i> sp. <i>Frustulia</i> <i>F. crassipunctata</i> nov. sp. <i>F. saxonica</i> Raben

Anexo IX.1 Cont.

División	Clase	Orden	Familia	Géneros y especies
Chromophyta	Diatomophyceae	Naviculales	Naviculaceae	<i>Diploneis</i>
				<i>D. elliptica</i> (Kutz) Cleve
				<i>Gomphonema</i>
				<i>G. augur</i> Ehr.
				<i>Gomphonema</i> sp. (1)
				<i>Gomphonema</i> sp. (2)
				<i>Gomphonema</i> sp. (3)
				<i>Pinnularia</i>
				<i>P. perinstabilis</i> Metzeltin & Kramer
				<i>P. viridis</i> (Nitzsch) Ehr.
				<i>P. major</i> Kutz
				<i>P. acrosphaeria</i> Raben
				<i>P. procera</i> Metzeltin & Kramer
				<i>P. gigiformis</i> Kramer & Metzeltin
<i>Pinnularia</i> sp. (1)				
<i>Pinnularia</i> sp. (2)				
<i>Pinnularia</i> sp. (3)				
<i>Cymbella</i>				
<i>Cymbella</i> sp. (1)				
<i>Cymbella</i> sp. (2)				
<i>Gyrosigma</i>				
<i>G. acuminatum</i> (Kutz) Rabh				
<i>Amphipleura</i>				
<i>A. lindheimi</i> Grunow				
Surirellaceae	<i>Surirella</i>	<i>S. angusta</i> Kutz		
		<i>S. celebesiana</i> Hust.		
		<i>S. tenera</i> Gregory		
		<i>S. robusta</i> (Ehr.)		
		<i>S. biseriata</i>		
		<i>Surirella</i> sp. (1)		
		<i>Surirella</i> sp. (2)		
		Epithemiaceae	<i>Rhopalodia</i>	<i>R. gibba</i> (Ehr.) Muller
<i>Denticula</i>				
<i>D. lauta</i> J.W. Bailey				
Nitzschiaceae	<i>Nitzschia</i>	<i>N. intermedia</i> Hantzsch		
Chlorophyta	Zygothyceae	Zygnematales	Desmidiaceae	<i>Cosmarium</i>
				<i>C. repandum</i> Nordst
				<i>C. pyramidatum</i> Breb

Anexo IX.1 Cont.

División	Clase	Orden	Familia	Géneros y especies
Chlorophyta	Zygothryxales	Zygnematales	Desmidiaceae	<p><i>C. ochthodes</i> Nordst <i>C. furcatospermum</i> West et West <i>C. smolandicum</i> Lundell <i>C. obtusatum</i> (Schmidle) Schmidle <i>C. cymatopleurum</i> Nords <i>C. denticulatum</i> Borge <i>C. tudalense</i> Strom <i>C. pseudomagnificum</i> Hinode <i>C. lagoense</i> (Nords) Nords <i>C. moniliforme</i> (Turp) Ralfs <i>C. margaritifera</i> Keuta <i>C. galiterum</i> Nordst <i>Cosmarium</i> sp. (1) <i>Cosmarium</i> sp. (2) <i>Cosmarium</i> sp. (3) <i>Euastrum</i> <i>E. evolutum</i> (Nords) W. & G. S. West. <i>E. wollei</i> Lager <i>Euastrum</i> sp. <i>Staurodesmus</i> (<i>Arthrodesmus</i>) <i>S. validus</i> (W. & G.S. West) Thomasson <i>Staurodesmus</i> sp. <i>Staurastrum</i> <i>St. muricatum</i> (Breb) Ralfs <i>St. diptilum</i> Nords <i>St. trifidum</i> var. <i>inflexum</i> W. & G.S. West <i>St. margaritaceum</i> (Her) et Ralfs <i>St. valdiviense</i> Thomasson <i>St. rotula</i> Nords <i>St. leptakanthum</i> Nords <i>St. brebissonii</i> Archer <i>St. johnsonii</i> <i>St. cyclacathum</i> West <i>St. subophiura</i> Boege <i>Staurastrum</i> sp. (1) <i>Staurastrum</i> sp. (2) <i>Hyalotheca</i> <i>H. dissiliens</i> (Smith) Breb. <i>Closterium</i> <i>Cl. didymotocum</i> Ralfs <i>Cl. pronum</i> Breb.</p>

Anexo IX.1 Cont.

División	Clase	Orden	Familia	Géneros y especies
Chlorophyta	Zygothyceae	Zygnematales	Desmidiaceae	<i>Cl. gracile</i> de Breb <i>Cl. ehrenbergii</i> Meneg <i>Cl. setaceum</i> Ehr. <i>Cl. parvulum</i> Nagel <i>Cl. koetzingii</i> Breb <i>Closterium</i> sp. (1) <i>Closterium</i> sp. (2) <i>Closterium</i> sp. (3) <i>Desmidium</i> <i>D. coarctatum</i> Vordesth <i>Desmidium</i> sp. <i>Sphaerosozma (Onychonema)</i> <i>Sp. laeve</i> Thomasson <i>Spondylosium</i> <i>S. pulchrum</i> (Bail) Archer var. <i>pulchrum</i> <i>Actinotaenium</i> <i>A. cucurbita</i> (Breb) Teil <i>Xanthidium</i> <i>X. antilopaeum</i> (Breb) Kutz <i>X. antilopaeum</i> var. <i>cramerita</i> Croasdale <i>X. trilobum</i> Nordst <i>Micrasterias</i> <i>M. radiata</i> Hassall var. <i>brasiliensis</i> Groenblad <i>M. laticeps</i> Nordst var. <i>acuminata</i> Krieg <i>M. arcuata</i> Bail <i>M. mahabuleshwariensis</i> Hobs <i>M. radiosa</i> Ralfs <i>Pleurotaenium</i> <i>P. nodosum</i> <i>P. trabecula</i> (Ehr.) Naeg <i>P. verrucosum</i> (Bail) Lund <i>Phymatodocis</i> <i>Phymatodocis</i> sp. <i>Gonatozygon</i> <i>G. monotaenium</i> Bary <i>G. aculeatum</i> Hast. Zygnemataceae <i>Zignema</i> <i>Zignema</i> sp. <i>Mougeotia</i> <i>Mougeotia</i> sp.

Anexo IX.1 Cont.

División	Clase	Orden	Familia	Géneros y especies
Chlorophyta	Zygomyceteae	Zygnematales	Zygnemataceae	<i>Spirogyra</i> <i>Spirogyra</i> sp. (1) <i>Spirogyra</i> sp. (2)
	Euchlorophyceae	Volvocales	Chlamydomonadaceae	<i>Chlamydomonas</i> <i>Chl. glans</i> Pascher <i>Chl. monoica</i> Strehloww
			Volvocaceae	<i>Pandorina</i> <i>P. morum</i> Bory <i>Eudorina</i> <i>E. elegans</i> Ehr. <i>Gonium</i> <i>Gonium</i> sp. <i>Volvox</i> <i>Volvox</i> sp.
			Gloeocystaceae	<i>Gloeocystis</i> <i>G. baneergattensis</i> Lyeng <i>Asterococcus</i> <i>Asterococcus</i> sp.
		Chlorococcales	Chlorococcaceae	<i>Schroederia</i> <i>Sch. setigera</i> (Schrod) Lemm <i>Poloidion</i> <i>P. didymos</i> Pasch
			Micractiniaceae	<i>Errerella</i> <i>Errerella</i> sp.
			Oocystaceae	<i>Kirchneriella</i> <i>K. cornuta</i> Kors <i>Ankistrodesmus</i> <i>A. falcatus</i> (Corda) Ralfs <i>Oocystis</i> <i>O. borgei</i> Snow <i>Chlorella</i> <i>Chlorella</i> sp.
			Scenedesmaceae	<i>Scenedesmus</i> <i>Sc. ecomis</i> (Ehr.) Chod. <i>Sc. quadricauda</i> (Turp) Breb <i>Sc. magnus</i> (Chod.) <i>Sc. dimorphus</i> (Turp) Kuetzing <i>Sc. quadrispina</i> Chod. <i>Crucigenia</i> <i>Crucigenia</i> sp.

CAPÍTULO IX • FITOPLANCTON DEL RÍO MAMORÉ CENTRAL

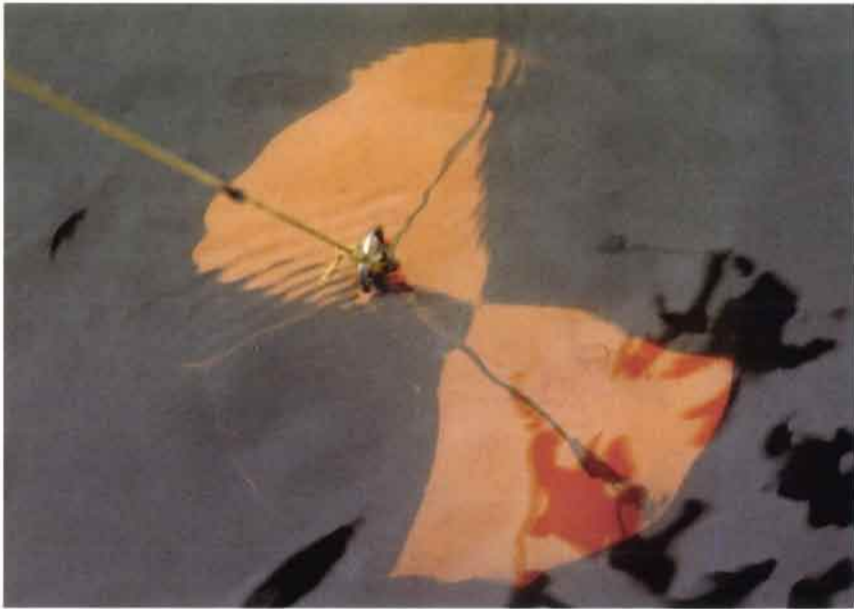
Anexo IX.1 Cont.

División	Clase	Orden	Familia	Géneros y especies			
Chlorophyta	Euchlorophyceae	Chlorococcales	Scenedesmaceae	Willea <i>W. Willeaviihelmii</i> (Fott) Kom Coelastrum <i>C. pseudomicroporum</i> Korsch Actinastrum <i>A. hantzschii</i> Lagerh			
			Hydrodictyceae	<i>Pediastrum</i> <i>P. argentinense</i> Bourr. et Tell <i>P. biradiatum</i> Meyen <i>P. boryanum</i> (Turpin) Moneg <i>P. tetras</i> (Ehr.) Ralfs <i>Sorastrum</i> <i>S. americanum</i> (Bohlin) Schmidle			
			Dictyosphaeriaceae	<i>Dictyosphaerium</i> <i>D. ehrenbergianum</i> Naegeli <i>Botryococcus</i> <i>B. braunii</i> Keuta <i>Dimorphococcus</i> <i>D. lunatus</i> A. Braun			
			Palmellaceae	<i>Sphaerocystis</i> <i>S. schroeteri</i> Chod.			
			Radiococcaceae	<i>Coenochloris</i> <i>Coenochloris</i> sp. <i>Coenocystis</i> <i>Coenocystis</i> sp.			
			Ulothricophyceae	Ulothricales	Ulothricaceae	<i>Ulothrix</i> <i>Ulothrix</i> sp. (1) <i>Ulothrix</i> sp. (2)	
					Microsporaceae	<i>Microspora</i> <i>Microspora</i> sp.	
					Oedogoniales	Oedogonaceae <i>Oedogonium</i> <i>Oedogonium</i> sp.	
			Número de géneros				86
			Número total de especies				229

Parte III

DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE LA FAUNA ACUÁTICA





Disco de Cecchi, utilizado para medir la transparencia del agua, inmerso en aguas de planicie en la región del Río Mamoré. | *Marc Pouilly*

Zooplankton de las lagunas

CARLA IBAÑEZ, JUAN CESAR PAGGI, CARLOS MOLINA, JULIO PINTO & WALTER KOSTE

INTRODUCCIÓN

Las aguas continentales (ríos, lagos, lagunas y humedales continentales) albergan una amplia variedad de formas de vida que colonizan tanto las aguas abiertas (comunidades pelágicas) como el sedimento o sustrato (comunidades bentónicas). El plancton es la comunidad animal que generalmente vive suspendida en el agua, caracterizada por su limitado movimiento y su reducido tamaño que varía de unos micrómetros hasta unos milímetros. El plancton está conformado por el fitoplancton (vegetal) y el zooplancton (animal). A su vez, el zooplancton está representado principalmente por tres grupos de animales microscópicos: rotíferos y dos subclases de crustáceos, cladóceros y copépodos (Wetzel, 1981; Infante, 1988). El desarrollo post-embrionario de los copépodos está dividido en dos partes: los estadios naupliares (cinco por los Cyclopoida y seis por los Calanoida), seguidos de cinco estadios juveniles. Estos estadios pre adultos son denominados copepoditos (Maas, 1993).

Los organismos animales de aguas continentales constituyen un grupo importante al nivel funcional dentro del ecosistema acuático, por lo cual han sido objeto de estudio para determinar la productividad de un cuerpo de agua. Si bien el fitoplancton y las macrófitas son la base de la estructura trófica en los sistemas acuáticos, el zooplancton es también un grupo fundamental para la productividad por sus relaciones tróficas con el fitoplancton y con los demás animales (Wetzel, 1981). El zooplancton constituye el principal alimento de otras especies carnívoras de invertebrados y vertebrados, en especial de los peces durante sus estadios alevino y juvenil y a veces durante toda su vida (Wetzel, 1981).

La presencia y distribución del zooplancton en un sistema acuático están determinadas por la disponibilidad de alimento (detritos, bacterias y fitoplancton), por predadores, clima y factores físico-químicos. En los lagos tropicales, las condiciones ambientales (temperatura y luz) son relativamente constantes. Además, los cambios ambientales que transcurren son eventos esporádicos y de corta duración. Sin embargo, especialmente en el caso de las llanuras sometidas a inundaciones anuales previsible, existen fluctuaciones en la densidad del zooplancton entre diferentes fases del ciclo hidrológico (Robertson & Hardy, 1984).

Las llanuras de inundación son ecosistemas dinámicos en los cuales las alteraciones de los niveles de agua están controladas por cambios ambientales estacionales (alternancia de épocas de aguas bajas y altas) a lo largo del ciclo hidrológico. Este comportamiento fue definido por Junk (1980, 1982, 1997) a través del Concepto de Pulso de Inundación (Flood Pulse Concept). En este tipo de ambientes Robertson & Hardy (1984) mencionan que la forma de un lago (profundidad y superficie), su duración (aguas temporales o permanentes) y su conectividad a un curso principal (longitud del canal que conecta el lago con un río mayor u otro lago) son parámetros que influyen en la abundancia de los organismos. Estos autores hacen también referencia a la variación interanual de las densidades máximas y mínimas del zooplancton, reportando una menor densidad para la época de lluvias y una mayor densidad en época de aguas bajas.

Otros estudios realizados en la Amazonía Central, han demostrado que la distribución

de la comunidad del zooplancton no sólo varía a consecuencia del ciclo hidrológico y de los parámetros de hábitat, sino también según la calidad físico-química de sus aguas, como por ejemplo el incremento de materia en suspensión y el aporte de nutrientes que los ríos transportan a los lagos (Hardy & Duncan, 1994). En las lagunas del Río Mamoré, estos factores afectan también a la presencia y densidad del zooplancton (Ibañez, 2000).

Los estudios realizados en la Amazonía Central (Brandorff, 1972; Brandorff & Andrade, 1978; Hardy, 1980; Robertson & Hardy, 1984; Pinto, 2000), en el Alto Paraná (Campos *et al.*, 1996) y en un tributario del Río Paraná en Mato Grosso do Sul (Lima *et al.*, 1996, 1998) permiten suponer que la distribución de los taxa varía de una región a otra. En general, la comunidad de copépodos es la más pobre (en número de taxa), seguida de los cladóceros. Los rotíferos son los organismos más diversos. Por otro lado, se observa una mayor riqueza de copépodos y cladóceros en lagunas de aguas blancas que en lagunas de aguas negras. Durante la época de aguas bajas, existe un incremento en la densidad, especialmente para copépodos (Cyclopidae). Estos estudios reportan también que en todos los tipos de sistema (aguas blancas, claras y negras) y en cada comunidad existe influencia de los factores ambientales sobre la distribución de taxa.

Los aportes científicos referidos al zooplancton en ambientes dulceacuícolas de la Cuenca Amazónica boliviana son escasos y corresponden a la taxonomía y distribución del zooplancton en algunas lagunas del Beni, con énfasis en la Laguna Suárez (Brandorff, 1975; Aranda, 1995), en que se reporta a las siguientes familias y especies de cladóceros: Sididae, Macrothricidae, Daphnidae, Moinidae, Bos-

minidae, Chydoridae e Ilicryptidae (ahora parte de la familia Macrothricidae) y dos especies, *Moina minuta* y *Ceriodaphnia cornuta*. Para los copépodos, tres familias han sido reportadas (Brandorff, 1975): Diaptomidae, Cyclopidae y Oithonidae y una especie *Notodiaptomus cf. deitersi*.

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 ambientales diferentes a las de los grandes tributarios amazónicos (Caps. IV, V y VI). En esta cuenca, las características de la red trófica y las variaciones espacio-temporales de las condiciones ambientales en el ecosistema río-planicie de inundación, desafían a la investigación y prospección ecológica relacionada a las comunidades (Ibañez, 2000). Sin embargo, es importante investigar cómo las comunidades pueden ser influidas por factores abióticos y bióticos y cómo estos factores influyen sobre los recursos hídricos y/o biológicos potencialmente aprovechables para la población humana (Ibañez, 2000).

Aquí presentamos los resultados de estudios ecológicos de las tres comunidades del zooplancton, Rotifera, Cladocera y Copepoda en la zona pelágica de ocho lagunas en la región de sabanas y del bosque de galería, ubicadas en un gradiente de distancia y conectividad con el Río Mamoré (Cap. V). Reportamos un levantamiento faunístico a nivel de especie de las tres comunidades. Además, para cada comunidad se determinó si existe una variación de la distribución a nivel de género con relación a la estructura espacio-temporal y la influencia de los parámetros físico-químicos.

MÉTODOS

Las muestras fueron obtenidas en los meses de noviembre de 1997 y marzo, julio y octubre de 1998. Se establecieron tres estaciones para la toma de muestras en cada laguna. Estas estaciones fueron registradas por un GPS, permitiendo un muestreo geográfico temporal con precisión de aproximadamente 10 m. Seis parámetros físico-químicos: pH, conductividad, oxígeno disuelto, transparencia, temperatura y profundidad fueron registrados *in situ* en cada estación y en cada laguna (Cap. V).

Para obtener muestras cuantitativas de la comunidad de zooplancton, se utilizó la caja de Schindler-Patalas de 16 l de agua filtrada, a través de una malla de 50 μm . Las muestras fueron preservadas con formol glicerinado al 5%. Los especímenes fueron identificados al nivel de género y especie, mediante claves y descripciones de Edmondson (1959), Koste (1972, 1978), Pontin (1978), Koste & Robertson (1983) y Robertson & Hardy (1984). Para la identificación de los cladóceros y copépodos se realizaron microdisecciones en lactofenol y tinciones con rosado de lignina principalmente de la región post abdominal en cladóceros y en apéndices y la quinta pata de individuos sexualmente maduros de copépodos. Se identificaron a los cladóceros mediante claves y descripciones de Goulden (1968), Amoros (1984), Paggi (1975, 1995), Smirnov (1974, 1992) y Elmoor-Loureiro (1997). Para los copépodos, se siguió a Ringuelet (1958), Brandorff (1972), Harding & Smith (1974), Rocha & Matsumura Tundisi (1976), Dussart (1984, 1985), Santos *et al.* (1989), Maas (1993) y Reid (1995). Una vez determinados los géneros, se realizaron conteos en una cámara cerrada de Sedgwick-Rafter. Además, se tomaron fotogra-

fías directamente del microscopio (100x) con una cámara digital.

Análisis estadístico

Por cada laguna y época de muestreo, se calculó el promedio de la densidad del zooplancton a partir de las seis muestras disponibles (tres estaciones con dos réplicas). Posteriormente, los datos fueron transformados a logaritmo neperiano [$D = \text{Ln}(d + 1)$]. Se excluyeron los géneros que presentaban porcentajes menores o iguales al 2%, para reducir el efecto conocido como "ruido".

Para detectar el patrón de distribución espacial (entre las lagunas) y temporal (entre las épocas de muestreo), se utilizó el método de clasificación jerárquica para medir la similitud de la composición poblacional entre diferentes lagunas. Los resultados fueron expresados en un dendrograma establecido mediante la técnica de agrupamiento (método de ligamento aritmético UGPMA). Se usó el programa de análisis multivariable ADE versión 4 (<http://biomserv.univ-lyon1.fr/ADE-4F.html>).

Además se comparó la distribución de los diferentes géneros en relación a los efectos espacial y temporal mediante un análisis de varianza (ANOVA). El coeficiente de correlación de Pearson fue utilizado para interpretar las variaciones de densidad de los organismos en función a la físico-química. Para las relaciones más significativas, se determinó líneas de regresión lineal entre las variables dependientes (densidad de organismos) y las explicativas (parámetros físico-químicos; Spiegel *et al.*, 1995). Estos análisis fueron realizados con el programa SYSTAT (Wilkinson, 1992).

RESULTADOS

Aspectos generales y composición del zooplancton

◆ Comunidad de rotíferos

Los rotíferos (Rotatoria) están ampliamente distribuidos en todas las aguas continentales. Aproximadamente el 75% de los rotíferos es sésil y está asociado a sustratos litorales, pero también se encuentra ampliamente distribuido en la zona pelágica de los lagos y forma una parte significativa del zooplancton en los ríos y lagos. Muestran una amplia variabilidad en sus adaptaciones y variaciones morfológicas. Es probable que en la mayoría de las circunstancias, los rotíferos y los crustáceos limnéticos constituyan los elementos dominantes de la productividad zooplanctónica (Wetzel, 1981). Los rotíferos, por su ciclo de vida corto, tamaño reducido y modo de vida oportunista, son considerados un grupo cosmopolita (Green, 1972).

En la planicie de inundación de la Amazonía boliviana han sido registradas 71 especies de rotíferos (Cuadro X.1). Sin embargo, este número probablemente se incrementará cuando se realicen futuros estudios. El género con mayor diversidad de especies es *Brachionus*, caracterizado por sus formas y estructuras ornamentales (Fig. X.1). Esta diversidad es más alta en las lagunas situadas en el bosque (Tiuco, Siquero, Verdún I y II). El género *Brachionus* es considerado a nivel de la Amazonía como un grupo representante de estos sistemas (Green, 1972). El género *Lecane* es también diverso, con ocho especies reportadas en las lagunas del Río Mamoré y presenta también una mayor

diversidad en las lagunas de bosque. Las especies que pueden ser consideradas cosmopolitas, por encontrarse en todas las lagunas muestreadas son: *Asplanchna sieboldi*, *Testudinella patina*, *Brachionus mirus angustus* y *Polyarthra vulgaris*. Sin embargo, es importante mencionar que ciertas especies, identificadas como raras (r) en el cuadro X.1, se encuentran restringidas a determinadas lagunas. La laguna con menor diversidad específica de rotíferos es la Laguna Florida, seguida de las lagunas de sabana (Coitarama y Suárez). Por otro lado, la laguna con mayor diversidad (44 especies) es la Laguna Siquero.

◆ Comunidad de cladóceros

La comunidad de cladóceros se caracteriza por su amplia gama de adaptaciones ecológicas y eficientes mecanismos de dispersión. Estos pequeños crustáceos habitan diversos ambientes acuáticos continentales, desde grandes lagos y sistemas fluviales hasta pequeños charcos y aún aguas intersticiales (Paggi, 1995).

Dentro de un cuerpo de agua, los cladóceros mantienen su amplia distribución colonizando diferentes hábitats. Todos los cladóceros tienen la capacidad para nadar en menor o en mayor grado. Las familias Bosminidae, Sididae y Daphnidae (en especial los géneros *Diaphanosoma*, *Daphnia* y *Bosmina*) son de preferencia pelágica y están adaptados a permanecer en el área limnética de los cuerpos de agua, sin contacto con la superficie o con el fondo. Por el contrario, la mayoría de los demás grupos (principalmente los representantes de las familias Macrothricidae y Chydoridae) es litoral y bentónica y vive relacionada a algún sustra-

Cuadro X.1 Composición de la comunidad de rotífera en ocho lagunas de la planicie de inundación del Río Mamoré central.

Tipos de agua Taxón	Blancas		Intermedias				Planicie	
	Ver I	Tiu	Ver II	Siq	Pot	Flo	Coi	Sua
Aplanchnidae								
<i>Asplanchna sieboldi</i> Leydig, 1854	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Asplanchnopus</i> sp.	•	•	•	•	•	.	.	•
Brachionidae								
<i>Anureopsis fissa</i> Gosse, 1851	.	•	•
<i>Brachionus bidentata bidentata</i> (Anderson)	•	•	•	•	•	.	.	.
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1766	•	.	•	•	•	.	.	.
<i>Brachionus caudatus ahlstromi</i> (Lideman)	•	•	•	•
<i>Brachionus caudatus caudatus</i> Barrois & Daday, 1884	•	•	•	•	.	•	.	.
<i>Brachionus caudatus</i> Barrois & Daday, 1884	•	•	•
<i>Brachionus dolobratatus</i> Harring, 1915	•	•	.	•	•	•	•	.
<i>Brachionus falcatus falcatus</i> Zacharias, 1898	.	•	•	.	.	•	.	.
<i>Brachionus mirus angustus</i> (Koste)	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Brachionus mirus mirus</i> Koste, 1972	.	•
<i>Brachionus mirus</i> var. <i>reductus</i> (Koste)	.	.	.	r
<i>Brachionus mirus voighti</i> Hauer, 1961	•	.	.	•	•	.	.	.
<i>Brachionus urceolaris bennini</i>	•	.	•	•
<i>Brachionus zahniseri</i> var. <i>gessneri</i> Hauer, 1956	.	.	•	.	.	.	•	•
<i>Brachionus zahniseri</i> Ahlstromi, 1934	.	.	•
<i>Keratella cochlearis cochlearis</i> Gosse, 1851	•	.	•	•	•	•	.	•
<i>Keratella cochlearis</i> var. <i>hispida</i> Lauterborn	.	.	.	r
<i>Keratella lenzi</i> Hauer, 1953	.	.	.	•	•	•	•	•
<i>Keratella micrantha</i> (Gosse)	r
<i>Platyonus patulus patulus</i> (O.F. Muller)	.	.	•	.	•	.	.	.
<i>Platyonus patulus macrancanthus</i> (Daday, 1905)	•	.	•	.	•	•	.	.
<i>Platys quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	•	•	•	•	•	.	•	.
Collothecidae								
<i>Collotheca pelagica</i>	.	.	.	r
Conochilidae								
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	.	r
Colurellidae								
<i>Lepadella acuminata</i> (Ehrenberg)	.	.	•	•	•	•	•	•
<i>Lepadella donneri</i> Koste, 1972	•	.	•	•
<i>Lepadella patella</i> O.F. Muller, 1786	.	.	.	•	.	.	.	•
<i>Lepadella quadridentata</i> Stenroos, 1898	.	.	r
<i>Lepadella rhomboides</i> Gosse, 1886	.	.	.	r
<i>Lepadella triptera</i> (Ehrenberg)	.	.	.	r
Euchlanidae								
<i>Dipleuchlanis propatula macrodactyla</i> Hauer, 1965	.	r
Filinidae								
<i>Filinia limnetica</i> (Zacharias)	•	•	•	•	.	.	•	•
<i>Filinia longiseta</i> Ehrenberg, 1834	•	•	•	•	•	.	•	•
<i>Filinia opoliensis</i> Zacharias, 1891	.	.	.	•	•	•	.	•

CAPITULO X • ZOOPLANCTON DE LAS LAGUNAS

Cuadro X.1 (Cont.)

Tipos de agua Taxón	Blancas		Intermedias				Planicie	
	Ver I	Tiu	Ver II	Siq	Pot	Flo	Coi	Sua
Gastropodidae								
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1859	•	.	•	•
<i>Ascomorpha saltans</i> Bartsch, 1870	•	•	•	•	.	.	•	•
<i>Gastropus</i> sp.	.	•	•	.	•	•	•	•
Hexarthridae								
<i>Hexarthra intermedia</i> Wiszniewski, 1929	•	•	•	•	•	.	•	•
Lecanidae								
<i>Lecane cornuta</i> O.F. Muller 1776	.	•	•	•
<i>Lecane curvicomis</i> Murray, 1913	.	.	.	†
<i>Lecane deridderi</i>	.	.	•	•	•	.	•	.
<i>Lecane ludwigi</i> Eckstein, 1883	†	.
<i>Lecane monostyla</i> Daday, 1897	•	.	•
<i>Lecane papuana</i> Murray, 1913	•	•	•	•	•	.	•	•
<i>Lecane subulata</i> Harring & Myers, 1926	.	.	•	•	.	.	•	•
<i>Lecane undulata</i> Hauer, 1938	.	.	.	†
Notommatidae								
<i>Cephaloella gibba</i>	.	•	•	•	•	.	.	•
<i>Cephaloella forficata</i>	.	†
Philodinidae								
<i>Dissotrocha macrostyla</i>	•	•	•
<i>Habrotrocha</i> sp.	•	•	•	.	.	.	•	.
<i>Macrotrocha multispinosa</i>	•	•
<i>Philodina megalotrocha</i>	.	†
<i>Philodina</i> sp.	.	•	•	.	•	.	.	.
<i>Rotaria rotatoria</i>	.	•	•	.	•	•	•	•
<i>Rotaria sordida</i>	•	•	.	•	•	•	.	.
<i>Rotaria neptunia</i>	•	•	•
Synchaetidae								
<i>Polyarthra cf. remata</i> Skorikov, 1896	•	.	.	.	•	•	.	.
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Synchaeta pectinata</i>	•	•	•	•	•	.	•	•
Testudinellidae								
<i>Testudinella mucronata</i> Gosse, 1886	.	.	.	•	•	•	•	•
<i>Testudinella patina</i> Hermann, 1783	•	•	•	•	•	•	.	•
<i>Taphrocampa selenura</i>	.	.	.	†
Trichocercidae								
<i>Trichocerca bicristata</i> Gosse, 1886	•	•	•	.	•	.	.	.
<i>Trichocerca insignis</i> Herrick, 1885	.	•	•	•	.	.	•	•
<i>Trichocerca myersi</i>	•	•	.	•	.	.	.	•
<i>Trichocerca similis grandis</i>	•	•	.	.	.	•	.	.
<i>Trichocerca tenuior</i> Gosse, 1886	.	†
Trichotridae								
<i>Trichotria tetractis</i> Ehrenberg, 1830	•	.	•	•	•	•	.	.

Ver I= Verdún I
Tiu= TiucóVer II= Verdún II
Siq= SiqueroPot= Potrero
Flo= FloridaCoi= Coitarama
Sua= Suárez

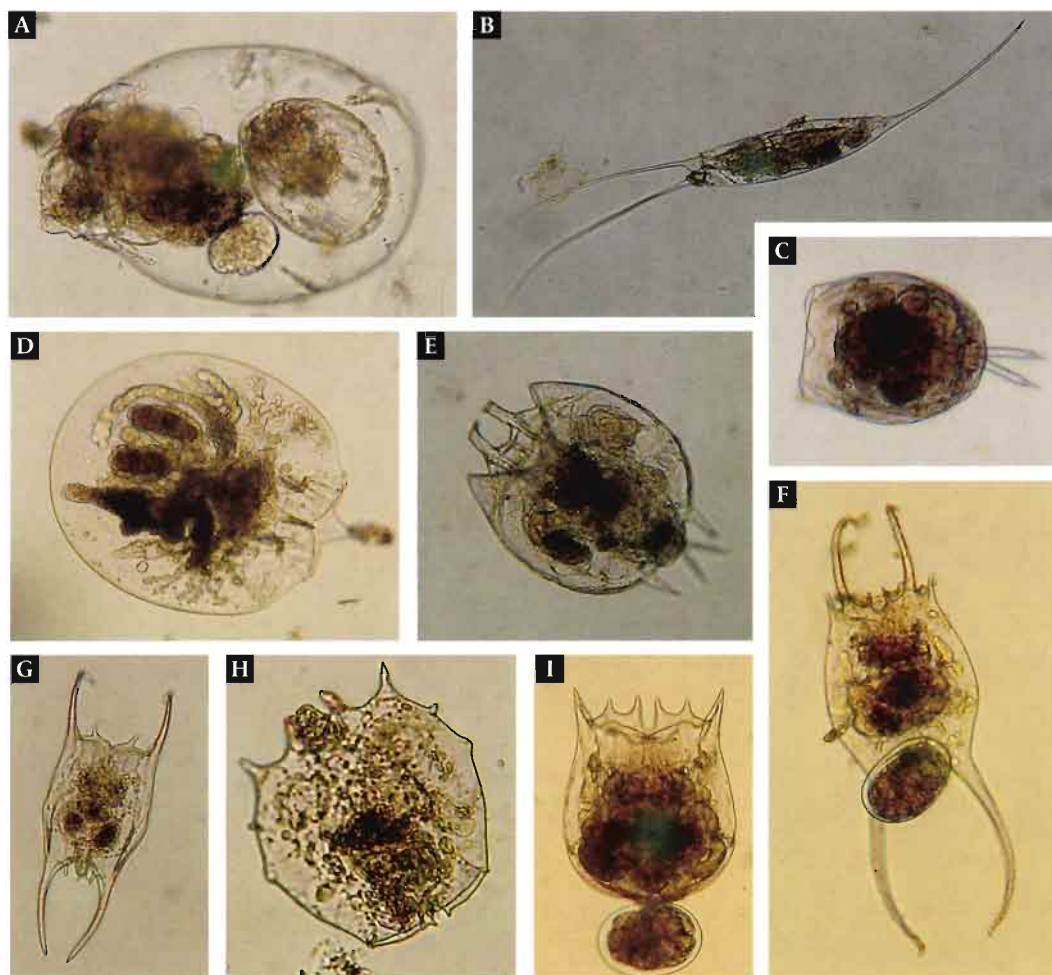


Figura X.1 Diversidad de la comunidad de rotíferos en la planicie de inundación del Río Mamoré.
| Carla Ibañez y Unidad de Limnología, IE La Paz

A. *Asplanchna sieboldi* (150 μm) **B.** *Filinia opoliensis* (100 μm) **C.** *Lecane papuana* (20 μm) **D.** *Testudinella mucronata* (90 μm) **E.** *Platyas quadricornis* (50 μm) **F.** *Brachionus falcatus falcatus* (20 μm) **G.** *Brachionus mirus angustus* (30 μm) **H.** *Brachionus dolabratus* (10 μm) **I.** *Brachionus bidentata* (20 μm).

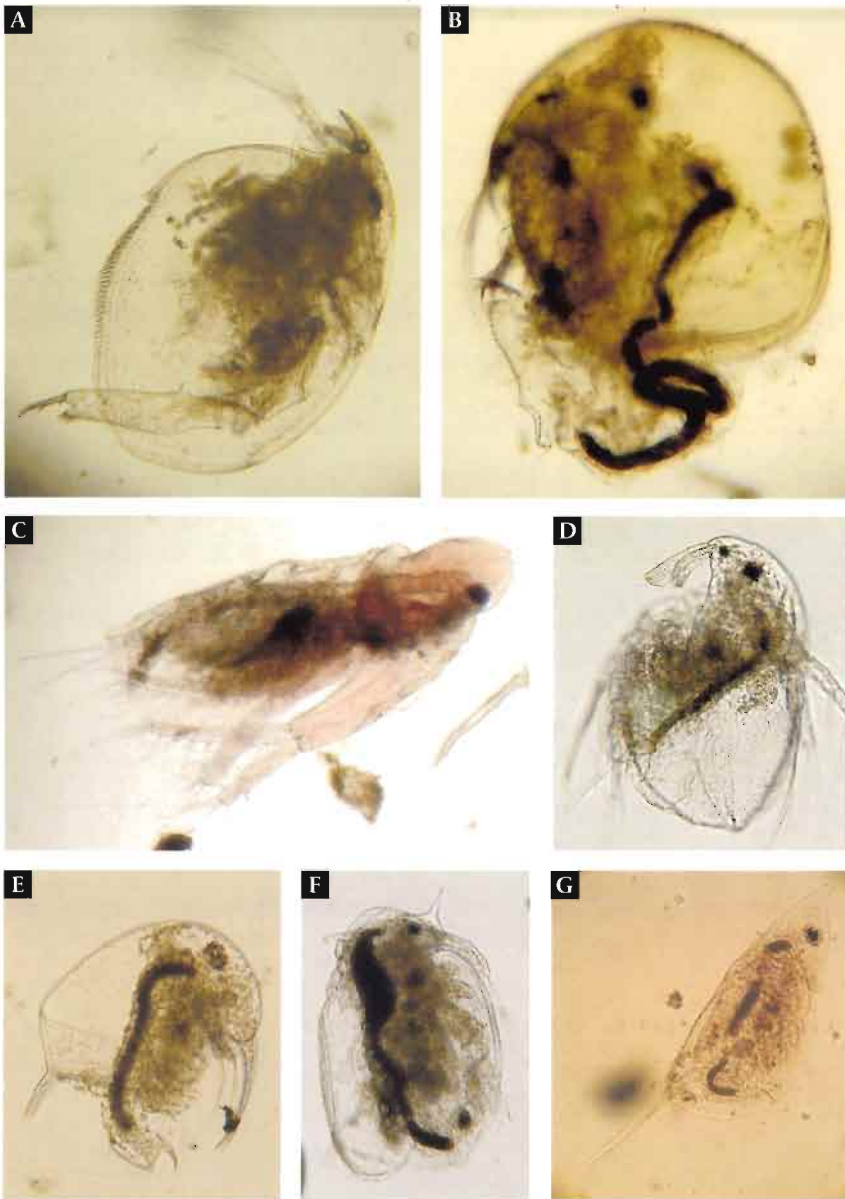


Figura X.2 Diversidad de la comunidad de cladóceros en la planicie de inundación del Río Mamoré. | Carla Ibañez y Unidad de Limnología, IE La Paz

A. *Euryalona orientalis* Daday, 1898 (150 μm) **B.** *Chydorus strictomarginatus* Paggi, 1972 (90 μm) **C.** *Diaphanosoma spinolosum* Herbst, 1975 (200 μm) **D.** *Ceriodaphnia cornuta* Sars, 1885 (150 μm) **E.** *Bosmina hagmani* Stingelin, 1940 (50 μm) **F.** *Daphnia gessneri* Herbst, 1967 (500 μm) **G.** *Macrothrix* cf. *triserialis* King, 1853 (100 μm).

to: como superficies de piedras o partes sumergidas de la vegetación de zonas litorales o en la parte superior de los sedimentos (Paggi, 1995).

En la planicie de inundación del Río Mamoré central, se han registrado 16 especies de cladóceros (Cuadro X.2). Cuatro especies están presentes en todas las lagunas: *Bosminopsis deitersi*, *Bosmina hagmani*, *Diaphanosoma spinolosum* y *Moina minuta* (Fig. X.2). Las lagunas de límite, Florida y Potrero y dos lagunas de bosque de galería Verdún I y II son las que contienen mayor diversidad con diez especies. Mientras que en la laguna del bosque de galería Tiuco y en la de sabana Coitarama son las que presentan menor diversidad con 6 y 5 especies, respectivamente.

◆ Comunidad de copépodos

La subclase Copepoda (clase Crustacea) está compuesta básicamente por tres órdenes en su mayoría de vida libre: Calanoida, Cyclopoida y Harpacticoida. Estos microcrustáceos se encuentran en casi todos los cuerpos de agua del mundo y constituyen una parte importante de la cadena alimenticia acuática. La subclase Copepoda incluye especies herbívoras (Diatomidae) y omnívoras o carnívoras (Cyclopidae) que se alimentan de detritos, fitoplancton, pequeños invertebrados u otros microorganismos. A su vez, los copépodos sirven como alimento de muchos invertebrados, peces jóvenes y planctófagos y son hospederos intermedarios en la transmisión de parásitos en peces, aves y mamíferos (Reid, 1995).

En la planicie de inundación del Río Mamoré, el orden Cyclopoida está representado en casi todas las lagunas (Cuadro

X.3), así como las especies del orden Calanoida: *Notodiptomus santafesinus* y *N. deitersi*. Por el contrario, *Dactyloidiptomus persi* está presente en las lagunas situadas en el bosque (Verdún I y II y Siquero).

Heterogeneidad espacial y temporal

La clasificación jerárquica de similitud de la comunidad de zooplancton (Fig. X.3) a nivel de género, separa en un primer nivel a las lagunas de límite (Potrero y Florida) del resto de las lagunas, aunque ambas también son diferentes entre sí. La laguna de bosque Verdún II aparece totalmente independiente. En el segundo nivel, las lagunas cercanas al Río Mamoré: Verdún I, Siquero y la Laguna Tiuco aparecen agrupadas, indicando una composición similar de zooplancton. Finalmente, las lagunas Suárez y Coitarama presentan un grado de similitud similar a las dos lagunas de límite (Ibañez, 2000).

Los estadios naupliares y juvenil de Cyclopoida y Calanoida muestran bajas densidades en los cuatro períodos de muestreo (Fig. X.4). Para los cyclopoides, se observan mayores densidades de los estadios naupliares. Los períodos de menor densidad para los tres grupos, corresponden a la época de aguas altas (noviembre-marzo), por lo que es claramente apreciable el efecto del ciclo hidrológico. Las lagunas cercanas al Río Mamoré contienen en noviembre (etapa intermedia, cuando las aguas no han alcanzado el nivel máximo de inundación) una mayor densidad de zooplancton, comparada con las lagunas de límite y de sabana.

En época de aguas altas, con el ingreso de las aguas provenientes de los Andes en las lagunas

del Río Mamoré del bosque y del límite, se observa que las densidades de zooplancton disminuyen drásticamente, a diferencia de las lagunas de sabana donde la densidad también disminuye, pero levemente.

En la época de aguas bajas, la dinámica de los grupos es variable. De tal forma que en el muestreo de julio no existe un patrón claro de distribución. Para el mes de octubre, las lagu-

nas alejadas (Potrero y Florida) al Río Mamoré son las que contienen mayores densidades, pero ocurre lo contrario para las lagunas ubicadas cerca al Río Mamoré (Tiuco y Verdún I) (Ibañez, 2000).

En la figura X.5A, se presentan las densidades de los rotíferos, cladóceros y copépodos en los diferentes tipos de lagunas y para los cuatro períodos de muestreo. Se encontraron cinco

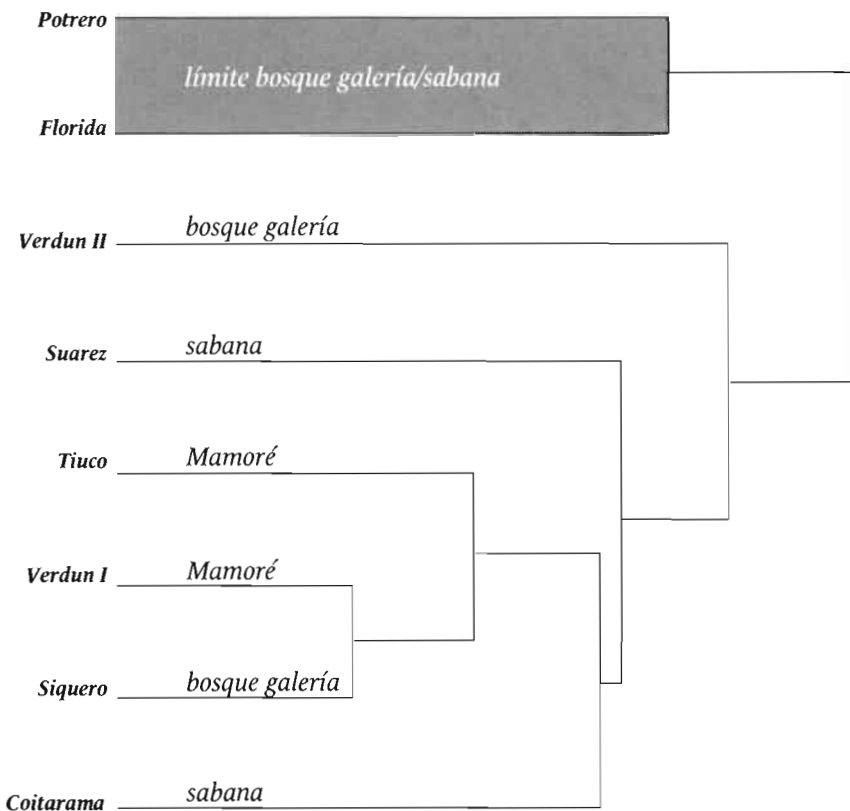


Figura X.3 Clasificación jerárquica de la composición de la comunidad de zooplancton (Ji cuadrado, algoritmo UGPMA) de ocho lagunas de la planicie de inundación del Río Mamoré central.

veces más rotíferos que cladóceros y 20 veces más rotíferos que copépodos. Además, existe un patrón similar al de los estadios de copépodos juveniles: las menores densidades en las tres comunidades corresponden a la época de aguas altas. También por la reducción significativa en las densidades de estos organismos, se hace evidente el efecto de dilución por el ingreso de las aguas en las lagunas cercanas al Río Mamoré. Sin embargo, fue observado un

comportamiento contrario en las lagunas de límite y de sabana, donde las densidades disminuyen, pero no tan drásticamente.

Para el mes de julio (época de aguas bajas), las densidades son muy variables según los diferentes ambientes y comunidades. En el caso de los rotíferos, tienen mayor densidad en las lagunas de sabana y de bosque.

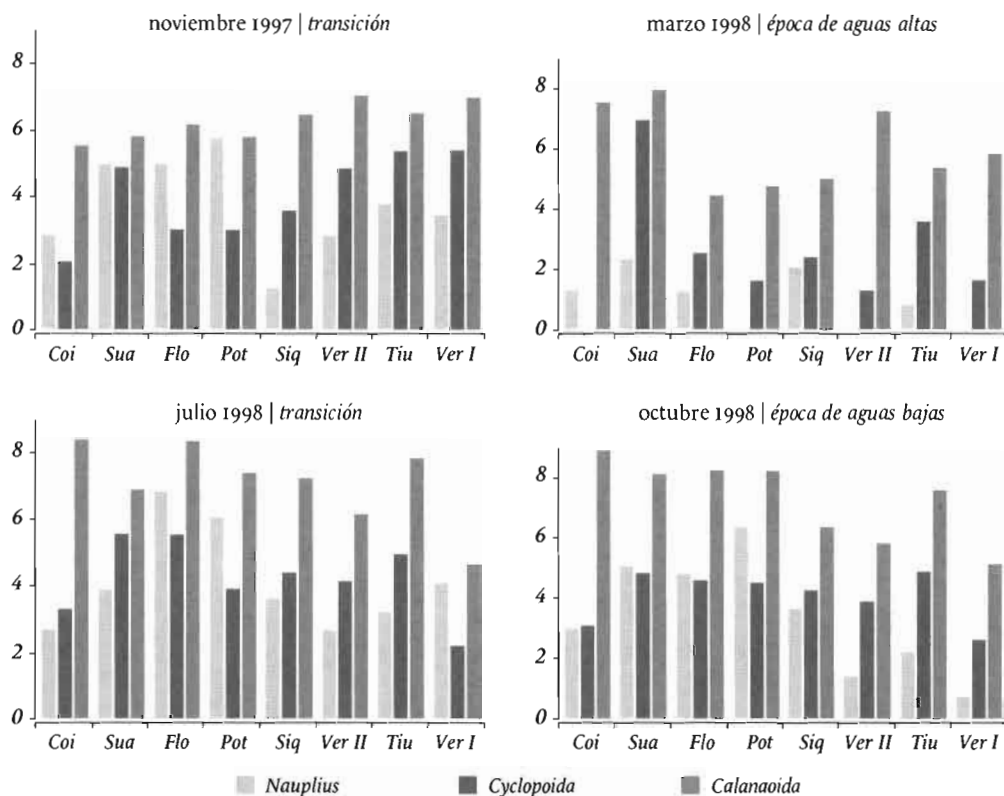


Figura X.4 Densidad (Ln) de estadios naupliares y copepoditos de calanoides y cyclopoides en ocho lagunas del Río Mamoré central y en cuatro épocas de muestreo.

Ver I= Verdún I
Tiu= Tiucó

Ver II= Verdún II
Siq= Siquero

Pot= Potrero
Flo= Florida

Coi= Coitarama
Sua= Suárez

Lo contrario sucede para el grupo de los copépodos en las lagunas de límite. Para los cladóceros, las lagunas de límite y de bosque son las que contienen una mayor densidad. Posteriormente en el mes de octubre, la comunidad de rotíferos es más homogénea, los copépodos mantienen su heterogeneidad y la densidad de los cladóceros disminuye en las lagunas de bosque y se mantiene estable en las demás lagunas (Figs. X.5 B, C y D).

La comparación (análisis de ANOVA) de las densidades de cada género entre lagunas (efecto espacial) y entre épocas de muestreo (efecto temporal) indica que de un total de 37 géneros, sólo cuatro géneros (*Filinia*, *Synchaeta*, *Lepadella* y *Notodiptomus*) y dos familias (Brachionidae y Bominidae) mostraron diferencias significativas entre las cuatro épocas. De la misma forma, cuatro géneros (*Rotaria*, *Notolca*, *Ascomorpha* y *Trichocerca*) mostraron

Cuadro X.2 Composición de la comunidad de Cladocera en ocho lagunas de la planicie de inundación del Río Mamoré central.

Tipos de agua Taxón	Blancas			Intermedias			Planicie	
	Ver I	Tiu	Ver II	Siq	Pot	Flo	Coi	Sua
Bosminidae								
<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard, 1895	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Bosmina hagmani</i> Stingelin, 1940	•	•	•	•	•	•	•	•
Chydoridae								
<i>Alona</i> sp.	•	•	•	.	•	•	.	.
<i>Alonella</i> cf. <i>dentifera</i> Sars, 1901	.	.	•	•	.	.	.	•
<i>Camptocercus</i> cf. <i>dadayi</i> Stingelin, 1913	.	.	.	•
<i>Chydorus strictomarginatus</i> Paggi, 1972	•
<i>Euryalona orientalis</i> Daday, 1898	•	•	.	.
<i>Pseudochydorus</i> cf. <i>globosus</i> Baird, 1850	•	.	.	.
Daphniidae								
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> Sars, 1885	•	.	•	.	•	•	.	•
<i>Ceriodaphnia dubia</i> Richard, 1895	•
<i>Daphnia gessneri</i> Herbst, 1967	•	•	.	•	•	•	•	•
Sididae								
<i>Diaphanosoma spinolosum</i> Herbst, 1975	•	•	•	•	•	•	•	•
Macrothricidae								
<i>Macrothrix</i> cf. <i>triserialis</i> King, 1853	.	.	•	.	•	•	.	.
<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrick, 1882	.	.	•	.	.	•	.	.
Moinidae								
<i>Moina minuta</i> Hansen, 1899	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Kurzia latissima</i> Kurz, 1875	.	.	•	•

Ver I= Verdún I
Tiu= Tiucó

Ver II= Verdún II
Siq= Siquero

Pot= Potrero
Flo= Florida

Coi= Coitarama
Sua= Suárez

diferencias de densidades significativas entre los cuatro tipos de lagunas. Algunos de los ejemplos más demostrativos son presentados en la figura X.6. Se observa que los géneros *Filinia* y *Notodiaptomus* están casi ausentes en época de aguas bajas y que la densidad de *Filinia* varió significativamente durante los cuatro períodos de muestreo. En cambio, la densidad de *Notodiaptomus* fue poco variable, mientras que la densidad de la familia Bosminidae varió durante las cuatro épocas.

Al nivel espacial son importantes los resultados del género *Argyrodiaptomus*, que coloniza con preferencia las lagunas de límite. También es importante mencionar que el género *Ascomorpha* está presente en todos los tipos de lagunas, aunque con baja densidad en las lagunas de límite (Fig. X.6).

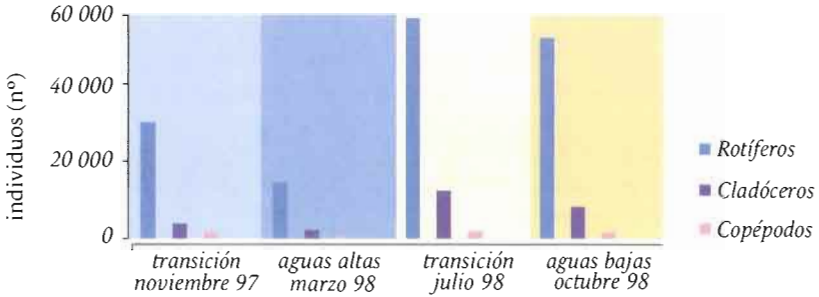
Efecto de los factores limnológicos en la comunidad de zooplancton

De acuerdo a las matrices de correlación de Pearson, al nivel de familia y género, el pH, conductividad y transparencia tienen una influencia significativa para las tres comunidades (Ibañez, 2000). La familia Diaptomidae y especialmente el género *Argyrodiaptomus* están correlacionados con varios parámetros físico-químicos como transparencia, sólidos suspendidos, pH y temperatura. Además, en la época de aguas altas los sólidos suspendidos influyen significativamente sobre tres familias: Diaptomidae, Synchaetidae y Gastropodidae (Figs. X.7 y X.8).

Cuadro X.3 Composición de la comunidad de Copepoda en ocho lagunas de la planicie de inundación del Río Mamoré central.

Tipos de agua Taxón	Blancas			Intermedias			Planicie	
	Ver I	Tiu	Ver II	Siq	Pot	Flo	Coi	Sua
Calanoida								
Diaptomidae								
<i>Argyrodiaptomus denticulatus</i> Pesta, 1927	•	.	.	•	•	•	•	•
<i>Dactyloidiaptomus pearsi</i> Wright, 1927	•	.	•	•
<i>Notodiaptomus santafesinus</i>	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Notodiaptomus deitersi</i> Kiefer, 1936	•	•	•	•	•	•	•	•
Cyclopoida								
Oithonidae								
<i>Oithona amazonica amazonica</i> Burckhardt, 1912	•	•	•	•	•	•	•	•
Cyclopidae								
<i>Thermocyclops cf. minutus</i> Lowndes, 1934	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Mesocyclops</i> sp.	•	•	•	•	•	•	.	•
Ver I= Verdún I Tiu= Tiuco	Ver II= Verdún II Siq= Siquero			Pot= Potrero Flo= Florida			Coi= Coitarama Sua= Suárez	

A. efecto temporal (4 épocas)



B. efecto espacio-temporal (4 tipos de laguna, 4 épocas)

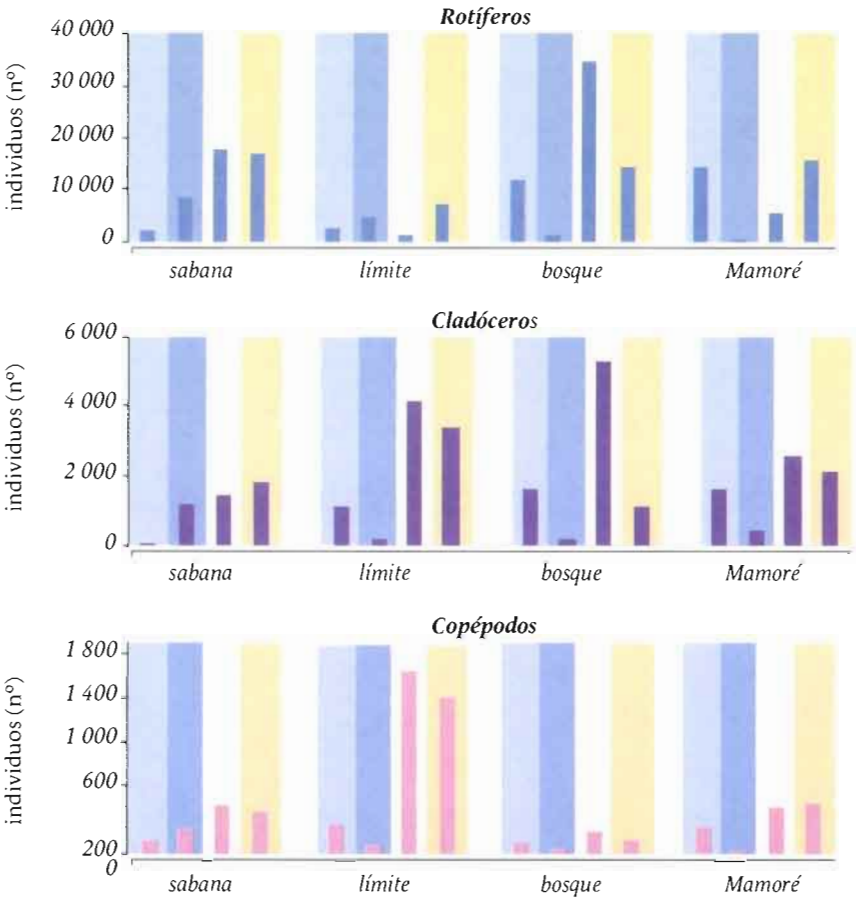


Figura X.5 Número de individuos en las tres comunidades de zooplancton de las lagunas de la planicie de inundación del Río Mamoré. **A.** efecto temporal (4 épocas) y **B.** efecto espacio-temporal (4 tipos de laguna, 4 épocas) para las comunidades de rotíferos, cladóceros y copéodos.

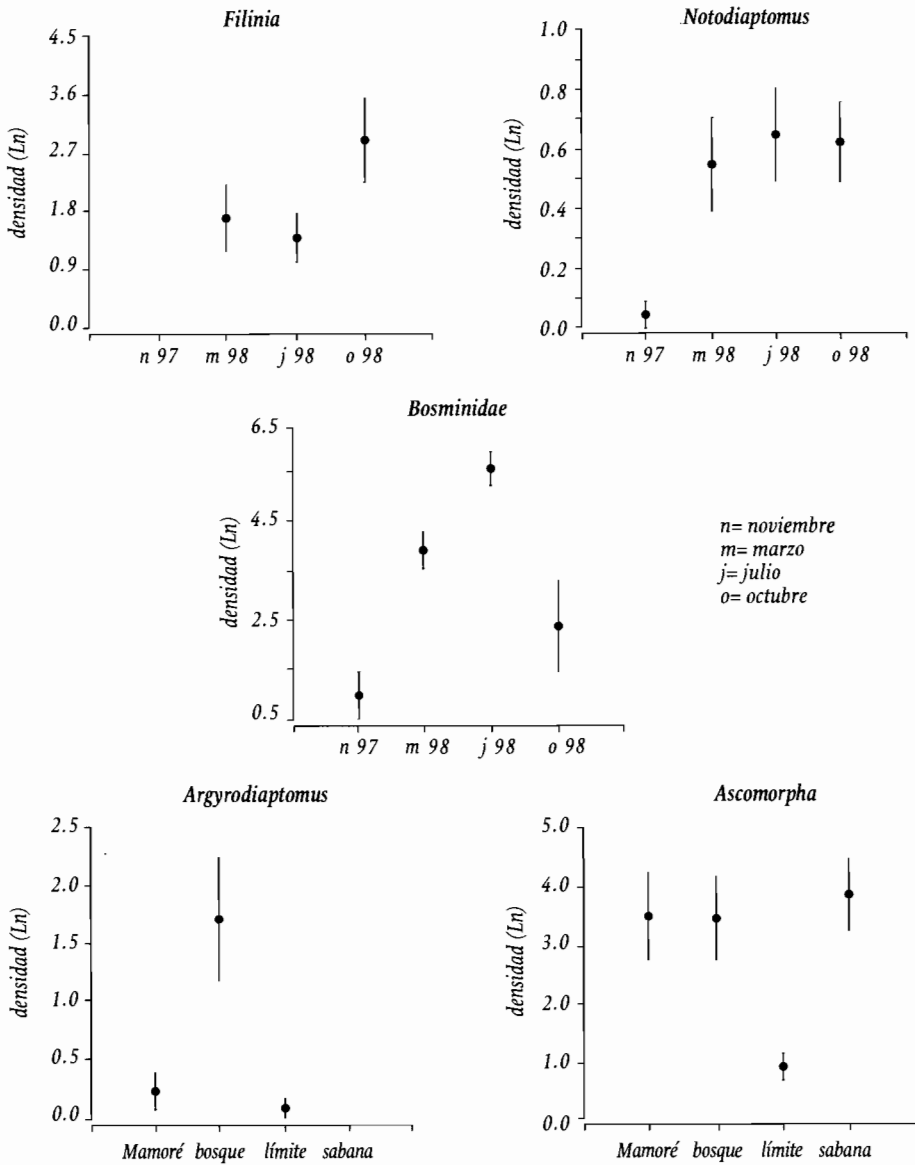


Figura X.6 Densidad de organismos (medias y desviaciones) entre lagunas (efecto espacial) y entre épocas de muestreo (efecto temporal).

Estas relaciones significativas parecen específicas para determinadas épocas y/o tipos de lagunas. Por ejemplo en época de aguas bajas, la densidad de organismos del género *Synchaeta* presenta una correlación positiva con el pH en las lagunas cercanas al Río Mamoré y en lagunas del bosque. Un efecto contrario se observó con el género *Gastropus*. En este caso, durante la época de aguas altas se detectó una correla-

ción positiva entre la cantidad de sólidos suspendidos y la densidad de organismos en las lagunas de límite y de sabana (Fig. X.7). Otro ejemplo destacable fue el comportamiento de la familia Diaptomidae, en que se mostró una correlación positiva con la temperatura y una correlación negativa con el pH en las lagunas de límite y de sabana (Fig. X.8).

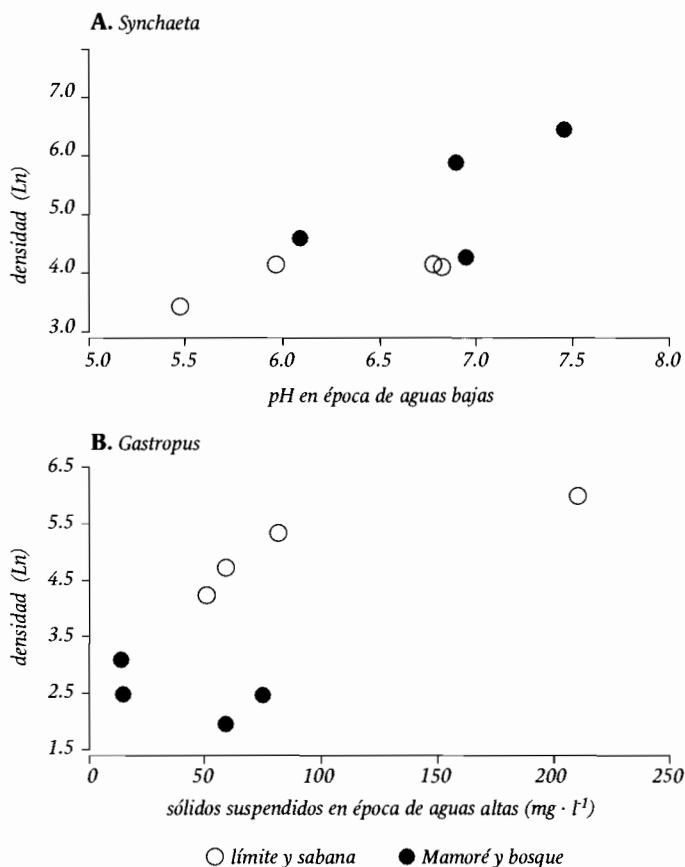


Figura X.7 Efecto de los factores limnológicos en la densidad (Ln) de **A. *Synchaeta*** y **B. *Gastropus*** en ocho lagunas de la planicie de inundación del Río Mamoré en época de aguas bajas (Octubre) y aguas altas (Marzo). Los círculos llenos corresponden a las lagunas cerca al Río Mamoré y los círculos vacíos a las lagunas alejadas del Río Mamoré.

DISCUSIÓN

Las características limnológicas de las aguas de la planicie de inundación del Río Mamoré están influidas por las variaciones estacionales del ciclo hidrológico. Esta influencia es diferente según la disposición espacial de las lagunas en el gradiente de distancia hacia el Río Mamoré (Cap. V). La comunidad de zooplanc-

ton, influida por las características limnológicas, presenta también variaciones espaciales de distribución. Por lo tanto, la riqueza específica es diferente entre los tipos de lagunas. De manera general, las lagunas más alejadas al Río Mamoré presentan una menor diversidad (Coitarama, Suárez y Florida), mientras que las lagunas cercanas tienen mayor diversidad (Siquero, Verdún I y II).

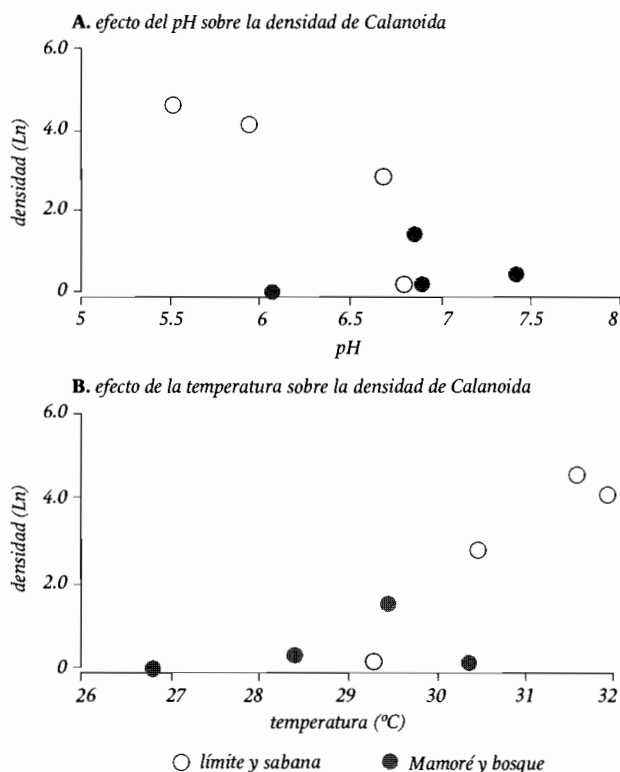


Figura X.8 Efecto de los factores limnológicos en la densidad de Calanoida (tres especies: *Argyrodiaptomus*, *Notodiaptomus santafesius* y *N. deitersi*) en ocho lagunas de la planicie de inundación del Río Mamoré para época de aguas bajas (Octubre 1999). **A.** pH; **B.** Temperatura. Los círculos llenos corresponden a las lagunas cerca al Río Mamoré y los círculos vacíos a las lagunas alejadas del Río Mamoré.

Para las tres comunidades analizadas a nivel de género e incluyendo los estadios naupliares y juveniles, se observaron variaciones espaciales y temporales en su densidad. En las lagunas de bosque y de límite, la densidad fue altamente variable entre las cuatro épocas, posiblemente como consecuencia del ingreso alternativo de aguas blancas y de aguas de planicie, así como por la inestabilidad de las condiciones ambientales (Cap. V). En cambio en las lagunas de sabana, la densidad del zooplancton se incrementa en época de aguas altas y se mantiene más estable en las demás épocas. Al parecer, las características morfológicas de las lagunas de sabana ofrecen una diversidad de hábitats más favorable al desarrollo de especies de la zona litoral (ver más adelante, p. 294).

Los factores físico-químicos no afectan de la misma forma a todos los géneros del zooplancton. Generalmente, los factores más importantes para la diversidad del zooplancton son el pH, la conductividad y la transparencia (relacionada a la cantidad de sólidos suspendidos) (Ibañez, 2000). Se observaron variaciones de densidad de la familia Diaptomidae y en especial del género *Argyrodiaptomus*. La densidad de los géneros de esta familia se incrementó a pH ligeramente ácido y a temperaturas elevadas. Lo contrario ocurrió con los demás géneros de rotíferos y cladóceros, que presentan una disminución de densidad con el pH y la temperatura. Suponemos que la familia Diaptomidae prefiere ambientes con pH ligeramente ácidos pero más estables, como en las lagunas de sabana. Apoyados en la misma hipótesis, podemos explicar la baja densidad de organismos que fue observada en las lagunas cercanas al Río Mamoré. Estas lagunas sufren disturbios periódicos por las inundaciones, favoreciendo principalmente a los grupos de rotíferos y cladóceros y eventualmente

a los cyclopoides con ciclos de vida más cortos (Hardy, 1980).

Según estudios en la Amazonía central (Brandorff, 1975; Hardy, 1980), el Río Paraná (Campos *et al.*, 1996; Lima *et al.*, 1998) y nuestro estudio del Río Mamoré central, la comunidad de zooplancton incluye un total de 34 géneros de rotíferos, 29 de cladóceros y 12 de copépodos (Cuadros X.4 y X.5). La presencia de los diferentes géneros de rotíferos varía de acuerdo a los diferentes tipos de aguas.

Los rotíferos incluyen seis géneros cosmopolitas presentes en todos los ambientes: *Brachionus*, *Lecane*, *Filinia*, *Trichocerca*, *Polyarthra* y *Keratella*. Campos *et al.* (1996) mencionan que las familias de los géneros *Brachionus* y *Lecane* han sido consideradas por varios autores como las más frecuentes y que son descritas como típicas de ambientes tropicales (Vázquez & Rey, 1989; Paggi & J. de Paggi, 1990; Bozelli, 1992; Bonecker *et al.*, 1994; Sendacz, 1997).

Por otra parte, existen géneros específicos de determinados ambientes. Por ejemplo, de un total de 34 géneros, *Epiphanes* y *Euchlanis* se mostraron específicos a las aguas claras del Río Paraná (Campos *et al.*, 1996). Sólo cuatro géneros son comunes en los ríos Paraná y Mamoré central: *Anueropsis*, *Asplanchna*, *Dipleuchlanis* y *Lepadella*, mientras que seis están registrados únicamente para la región de estudio: *Cephaloella*, *Collotheca*, *Dissitrocha*, *Habrotrocha*, *Macrotrrocha* y *Philodina*.

Tres géneros de cladóceros son cosmopolitas: *Bosmina*, *Bosminopsis* y *Moina* (Ibañez, 2000). El género *Moina*, junto a los géneros *Daphnosoma* y *Ceriodaphnia*, son los que presentan mayor densidad en los diferentes ambientes, incluyendo la planicie de inundación del

Cuadro X.4 Distribución de la comunidad de rotíferos al nivel de géneros (34) en tres principales sistemas de llanura de inundación de Sudamérica, para cinco tipos de agua (claras, blancas, negras, intermedias y de planicie) en 16 ambientes.

Ambientes Tipos de aguas Género Año	Amazonía Central (1, 2)						Paraná (3, 4)			Mamoré Central (5)							
	Blancas			Negras			Claras			Blancas			Intermedias			Planicie	
	Jac	Cas	Cas Red	Tar	Tar	Cri	Cla	Fig	Can	Ver I	Tiu	Ver II	Siq	Pot	Flo	Coi	Sua
Rotífera																	
<i>Anueropsis</i>	•	•	.	.	•	•
<i>Ascomorpha</i>	•	•	•	.	•	•	•	•
<i>Asplanchna</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Asplanchnopus</i>	•	•	•	•	•	.	.	•
<i>Brachionus</i>	•	.	•	•	.	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Cephaloella</i>	•	•
<i>Conochilus</i>	•	.	•	•	.	•	•	•	.	.	•
<i>Collotheca</i>	•
<i>Dipleuchlanis</i>	•
<i>Dissitrocha</i>	•	•	•
<i>Epiphanes</i>	•
<i>Euchlanis</i>	•	•
<i>Filinia</i>	•	.	•	•	.	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Gastropus</i>	•	•	.	.	.	•	•	.	.	•	•	•
<i>Habrotrocha</i>	•	•	•	.	.	.	•	•
<i>Hexarthra</i>	.	.	•	•	.	.	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Keratella</i>	•	.	•	•	.	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Lecane</i>	•	.	•	•	.	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Lepadella</i>	•	•	.	•	•	•	•	•	•	.	•
<i>Macrochaetus</i>	.	.	•	•	•
<i>Macrotricha</i>	•	•
<i>Monostyla</i>	•	.	•	•	.	•
<i>Mytilinia</i>	•	.	•	•	.	•	.	.	•
<i>Philodina</i>	•	•	.	•	.	.	.
<i>Plationus</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Platyas</i>	•	.	•	•	.	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Polyarthra</i>	•	.	•	•	.	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Rotaria</i>	•	•	•	•	•	•	•
<i>Synchaeta</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Taphrocampa</i>	•
<i>Testudinella</i>	•	.	•	•	.	•	.	.	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Tetramastix</i>	•	•
<i>Trichocerca</i>	•	.	•	•	.	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Trichotria</i>	.	.	•	•	•	.	.	•	•	•
Jac= Laguna Jacaretinga	Cri= Cristalino						Ver I= Verdún I			Pot= Potrero							
Cas= Castanho, 1978-1980	Cla= Clara						Tiu= Tiuco			Flo= Florida							
Red= Redondo	Fig= Figueira						Ver II= Verdún II			Coi= Coitarama							
Tar= Taruma mirin, 1978-1980	Can= Canal du Meio						Siq= Siquero			Sua= Suárez							

1. Brandorff & Andrade (1978): lagunas Castanho y Taruma mirin
2. Hardy (1980): lagunas Jacaretinga, Castanho, Redondo, Taruma mirin y Cristalino
3. Campos *et al.* (1996): lagos Clara y Figueira y el Canal de Meio (Río Alto Paraná)

4. Lima *et al.* (1996): Laguna Guarana, un canal y el Río Baía
5. Presente capítulo

CAPÍTULO X • ZOOPLANCTON DE LAS LAGUNAS

Cuadro X.5 Distribución de la comunidad de cladóceros y copépodos al nivel de géneros (29 y 12 respectivamente) en tres principales sistemas de llanura de inundación de Sudamérica, para cinco tipos de agua (claras, blancas, negras, intermedias y de planicie) en 19 ambientes.

Ambientes Tipos de aguas Género Año	Amazonía Central (1, 2)					Paraná (3, 4)					Mamoré Central (5)								
	Blancas			Negras		Claras			Negras		Blancas		Intermedias		Planicie				
	Jac	Cas	Red	Tar	Cris	Cl	Fig	Can	Gua	Cha	Baía	Ver I	Tiu	Ver II	Siq	Pot	Flo	Coi	Sua
Cladocera																			
<i>Acroperus</i>
<i>Alona</i>
<i>Alonella</i>
<i>Bosmina</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Bosminopsis</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Camptocercus</i>
<i>Ceriodaphnia</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Chydorus</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Daphnia</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Diaphanosoma</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Dunhevedia</i>
<i>Euryalona</i>
<i>Graptoleberis</i>
<i>Grimaldina</i>
<i>Holopedium</i>	.	.	.	•	•	•
<i>Ilicryptus</i>	.	.	•
<i>Kurzia</i>
<i>Latonopsis</i>	•
<i>Leydigia</i>
<i>Leydigiopsis</i>
<i>Macrotrix</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Moina</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Notoalona</i>
<i>Onchobunops</i>
<i>Oxyurella</i>
<i>Prhyxura</i>
<i>Sarsilatona</i>
<i>Scapholeberis</i>
<i>Simocephalus</i>
Copepoda																			
<i>Eucyclops</i>
<i>Mesocyclops</i>	.	•	•
<i>Microcyclops</i>
<i>Oithona</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Paracyclops</i>
<i>Thermocyclops</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Argyrodiaptomus</i>	.	•
<i>Aspinus</i>	.	.	.	•	•	•
<i>Dactyldiaptomus</i>	.	•	.	•	•	•
<i>Diaptomus</i>	.	•	.	•	•	•
<i>Notodiaptomus</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Rhacodiaptomus</i>	.	.	.	•	•	•

Jac= Laguna Jacaretinga
 Cas= Castanho, 1978-1980
 Red= Redondo
 Tar= Taruma mirin, 1978-1980
 Cris= Cristalino

Clas= Clara
 Fig= Figueira
 Can= Canal du Meio
 Gua= Guarana
 Cha= Channel (Canal)

Baía= Río Baía
 Ver I= Verdún I
 Tiu= Tiuco
 Ver II= Verdún II
 Siq= Siquero

Pot= Potrero
 Flo= Florida
 Coi= Coitarama
 Sua= Suárez

1. Brandorff & Andrade (1978): lagunas Castanho y Taruma mirin
 2. Hardy (1980): lagunas Jacaretinga, Castanho, Redondo, Taruma mirin y Cristalino
 3. Campos *et al.* (1996): Clara y Figueira y el Canal de Meio (Río Alto Paraná)
 4. Lima *et al.* (1996): Laguna Guarana, un canal y el Río Baía
 5. Presente capítulo

Río Orinoco (Saunders III & Lewis, 1988; Vasquez & Rey, 1989; Hamilton *et al.*, 1990; Lima *et al.*, 1996).

La riqueza de los cladóceros es muy variable entre regiones y tipos de aguas. Las aguas blancas del Río Mamoré central y las aguas negras de la Amazonía central contienen menor riqueza de cladóceros, mientras que se registraron máximas riquezas en las lagunas de aguas intermedias y en aguas de planicie del Río Mamoré, así como en aguas negras del Paraná. En el Río Paraná, las aguas claras contienen 16 géneros de cladóceros de un total de 29 y las aguas negras, 26 géneros. En comparación, las aguas negras de la Amazonía central solamente contienen seis géneros: *Bosmina*, *Bosminopsis*, *Ceriodaphnia*, *Diaphanosoma*, *Holopedium* y *Moina*. Únicamente cuatro géneros de cladóceros se registran tanto en el Río Paraná como en el Río Mamoré central: *Alona*, *Camptocercus*, *Chydorus* y *Euryalona*.

Los copépodos mantienen una riqueza constante en la mayoría de las regiones. El género *Thermocyclops* puede ser considerado como cosmopolita, por lo que se encuentra en todos los tipos de aguas. Especies de los géneros *Thermocyclops*, *Mesocyclops*, *Argyrodiaptomus* y *Notodiaptomus* también son considerados entre los más frecuentes en diferentes ambientes (Lima *et al.*, 1996). En el Río Paraná, tres géneros, de un total de 12, son característicos: *Eucyclops*, *Microcyclops* y *Paracyclops*, además de encontrarse en las aguas negras. Pero están ausentes los géneros *Oithona* y *Dactyloidiaptomus*. Además dos géneros son específicos de aguas negras de la Amazonía central: *Aspinus* y *Diaptomus*. Finalmente, *Dactyloidiaptomus* y *Oithona* son comunes en la Amazonía central y en el Río Mamoré, pero están ausentes en el Río Paraná.

Los diferentes ambientes de la planicie de inundación de la Amazonía central, del Río Paraná y de la planicie de inundación del Río Mamoré son influenciados por el ciclo hidrológico, su ubicación y su distancia al lecho principal del río (Thomaz *et al.*, 1991^a, 1991^b, 1994, 1997). Las lagunas Clara, Figueira y el Canal du Meio en Paraná son tipificadas como aguas claras, por su cercanía al Río Paraná y por su origen en aguas procedentes del Escudo Brasileño. Por otro lado, la Laguna Guaraná, el Canal du Meio y el Río Baía se encuentran más alejados del lecho principal y son considerados de aguas negras (Lansac-Tôha, com. pers., 2000). La composición faunística indudablemente es muy variable en los diferentes medios. Existen diferentes posibles causas para estas variaciones, una de ellas es el ciclo hidrológico.

Las lagunas cercanas al Río Mamoré son afectadas directamente por las aguas provenientes de los Andes. Los estudios de Brandorff & Andrade (1978) y Hardy (1992) demostraron que el material en suspensión proveniente de las aguas blancas en época de aguas altas, determina la calidad del alimento algal disponible, en desmedro de los organismos filtradores. Este efecto se observa en el género *Brachionus* (filtrador) (Fig. X.9), cuya densidad disminuye considerablemente durante la época de aguas altas. Sin embargo, en la época de aguas bajas, su población se recupera (Ibañez, 2000). Los organismos que no son filtradores no sufren este efecto. Por ejemplo, *Moina* es un grupo oportunista y su densidad se mantiene constante en todas las épocas y aunque disminuye en época de aguas altas por el aumento de la cantidad de agua, podría deberse más al proceso de dilución que a la calidad de alimento (Fig. X.9). El fenómeno de dilución puede provocar una reducción en la den-

sidad de los diferentes géneros de las tres comunidades e incluso provocar su casi desaparición (Brandorff & Andrade, 1978). Sin embargo, 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 la época de aguas bajas (Hardy, 1980).

La variabilidad del zooplancton también puede estar determinada en función a las características morfológicas de las lagunas. Campos *et al.* (1996) y Lima *et al.* (1998), demostraron que la presencia de macrófitas influye en la abundancia y la composición de las especies. Durante las aguas altas, junto al aumento de la superficie de las lagunas, la presencia de macrófitas incrementa el número de

hábitats que permite cambios entre la zona litoral y la región central de las lagunas.

En nuestro estudio se observó una mayor riqueza de cladóceros en las lagunas alejadas (aguas intermedias y de planicies), en que existe un cinturón vegetal (Cap. VIII) y en las cuales se registraron familias típicas de la región litoral: Chydoridae, Iliocryptidae y Macrothricidae. El hecho de haber recolectado cladóceros en la zona pelágica corresponde a un desplazamiento de los organismos de la orilla de la laguna hacia el centro, probablemente por la baja profundidad de éstas (Ibañez, 2000). Las lagunas cercanas al Río Mamoré mostraron una dinámica diferente porque tienen características morfológicas distintas a las demás lagunas, como una pendiente de orilla abrupta que no permite el desarrollo de una

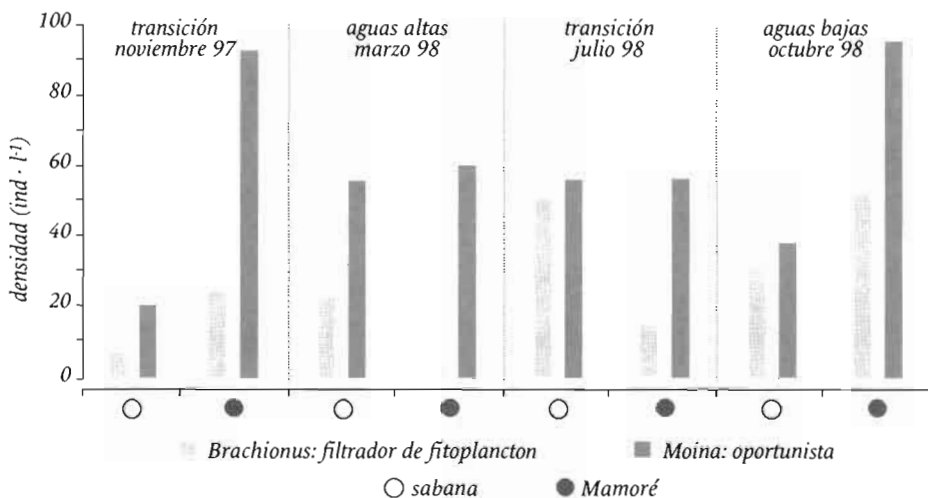


Figura X.9 Densidades de organismos de un género de Rotifera filtrador de fitoplancton (*Brachionus*) y de un género de Cladocera con una dieta oportunista (*Moina*), en dos tipos de laguna (Sabana y Mamoré) y en cuatro épocas de muestreo.

zona de transición entre hábitats acuático y terrestre adecuada para especies de preferencia litoral (Ibañez, 2000).

El hecho que los rotíferos seguidos de los cladóceros son los que presentan 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 juveniles de los copépodos (naupliares y copepoditos) y especialmente los nauplios han presentado en todos los tipos de ambientes una densidad siempre mayor a la de los adultos, incluso durante la época de aguas altas, cuando disminuye su densidad pero no tanto como la de los adultos. Son varios los factores que determinan la alta densidad de los estadios juveniles y la baja densidad de los adultos. Brandorff & Andrade (1978) y Meneses (1996) indican que existe depredación selectiva por el tamaño de los organismos. Los copépodos más grandes son presa de peces planctófagos o de otras especies de peces carnívoras en sus estadios alevinos y los más pequeños serán seleccionados por invertebrados bentónicos como *Chaoborus*, larvas de Chironomidae (Diptera) y *Notonecta* (Hemiptera). De esta manera, una forma de asegurar la sobrevivencia de 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 sólo se da en los copépodos, sino también es observada en los cladóceros (Wetzel, 1981).

Los registros del número de géneros en diferentes ambientes y años demuestran que el

número de especies de calanoides puede variar significativamente en diferentes ambientes, además de estar relacionados a las características particulares de cada ambiente (Santos *et al.*, 1989).

CONCLUSIÓN

Se ha identificado un total de 93 especies. Las 70 especies de rotíferos se agrupan en 16 familias. Además se registraron 14 especies de cladóceros, agrupadas en seis familias y siete especies de copépodos de tres familias.

El zooplancton aparece afectado por el ciclo hidrológico al nivel temporal. Se observaron bajas densidades de zooplancton en época de aguas altas y mayores densidades durante la de aguas bajas. Las comunidades no presentaron un patrón espacial general, pero fueron identificados géneros indicadores de diferentes tipos de ambientes. Por ejemplo, *Dactyloidiaptomus* fue identificado sólo en las lagunas cercanas al Río Mamoré y en el período de transición (julio).

Los factores físico-químicos que influyen en la distribución y en la densidad del zooplancton fueron principalmente el pH, la temperatura, la transparencia y la forma de las lagunas.

Se observaron variaciones de densidad entre las lagunas cercanas al Río Mamoré y las lagunas de la sabana durante todas las épocas. Aunque la densidad de organismos fue más baja en las lagunas de sabana, se mantuvo más estable durante el año. Se observó lo contrario en las lagunas cercanas al Río Mamoré, donde la densidad bajó considerablemente en la

época de aguas altas y es más variable en el año.

El pulso de inundación al parecer influye y determina la distribución del zooplancton en los diferentes hábitats acuáticos permanentes del Río Mamoré central.

Los rotíferos fueron los más abundantes y diversos representantes del zooplancton. Se observaron menos cladóceros y la diversidad de los copépodos fue la más baja. Este resultado concuerda con la composición taxonómica observada en Sudamérica.

BIBLIOGRAFÍA

- Amoros, C. 1984.** Crustacés, Cladocères. Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon, France 53(3,4): 1-63.
- Aranda, C. 1995.** Taxonomía introductiva del zooplancton en la Laguna Suárez con especial atención a los micro-crustáceos planctónicos. Tesis de Licenciatura, Universidad Técnica del Beni, Trinidad, Bolivia. 81 p.
- Bozelli, R.L. 1992.** Composition of the zooplancton of Batata and Mussurá Lakes and the Trombetas River, State of Pará, Brazil. *Amazoniana* 12(2): 239-261.
- Bonecker, C.C., F.A. Lansac-Tôha & A. Staub. 1994.** Qualitative study of rotifers in different environments of the high Paraná River floodplain (MS), Brazil. *Revista UNIMAR* 16, supl. 3: 1-16.
- Brandorff, G. 1972.** Ein Beitrag zur Calanidenfauna (Crustacea Copepoda) des Amazonasgebietes, mit einem Überblick über die Diptomiden (Crustacea Copepoda) Südamerikas. Aus dem Max-Planck-Institut für Limnologie in Plön Abteilung: Tropenökologie. Diplomarbeit. 57 p.
- Brandorff, G. 1975.** Report of a preliminary limnological study of Beni waters. Informe no publicado, a disposición en el Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia. 4 p.
- Brandorff, G. & E. Andrade. 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 on Neotropical Fauna and Environment* 13: 63-70.
- Campos, J., F.A. Lansac-Tôha, A. Nunes, P. Garcia, & R. Prado. 1996.** Composição da comunidade zooplantônica de três lagoas da Ilha Porto Rico na planície de inundação do alto rio Paraná. *Acta Limnologica Brasiliensia* 8: 183-194.
- Dussart, B. 1984.** Some Crustacea Copepoda from Venezuela. *Hydrobiologia* 113: 25-67.
- Dussart, B. 1985.** Another new diaptomid (Crustacea, Copepoda) from the Brazilian Amazon. *Amazoniana* 11(2): 275-280.
- Edmondson, W.T. 1959.** Freshwater biology. New York, USA. 1248 p.
- Elmoor-Loureiro, L. 1997.** Manual de identificação de Cladóceros Limnícolas do Brasil. Ed. Universa, Brasil. 155 p.
- Goulden, C. 1968.** The systematics and evolution of the Moinidae. *The American Philosophical Society, Philadelphia* 58(6): 101 p.
- Green, J. 1972.** Freshwater ecology in the Matto Grosso, Central Brazil. III. Associations of Rotifera in meander lakes of the Rio Suiá Missú. *En: Sioli H. (ed.). 1984. The Amazon.* Ed. Junk Publishers, Boston, USA. 229-241 pp.

- Hamilton, S.K., S.J. Sippel, J.R. Lewis & J.F. Saunders III. 1990.** Zooplankton abundance and evidence for its reduction by macrophyte mats in two Orinoco floodplain lakes. *Journal of Plankton Research* 12: 3345-3363.
- Harding, D. & W. Smith. 1974.** A key to the british freshwater Cyclopid and Calanoid Copepods. *Freshwater Biological Association* 18(2): 1-58.
- Hardy, E. 1980.** Composição do zooplâncton en cinco lagos da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 10(3): 577-609.
- Hardy, E. 1992.** Changes in species composition of Cladocera and food availability in a floodplain lake, Lago Jacaretinga, Central Amazon. *Amazoniana* 12(2): 155-168.
- Hardy, E. & A. Duncan. 1994.** Food concentration and temperature effects on life cycle characteristics of tropical Cladocera (*Daphnia gessneri* Herbst, *Diaphanosoma sarsi* Richard, *Moina reticulata* Daday). *Acta Amazonica* 24 (1/2): 119-134.
- Ibáñez, C. 2000.** Composición de la comunidad de zooplankton en ocho lagunas de la planicie de inundación del Río Mamoré. Variación espacio-temporal con relación a los parámetros físico-químicos y al ciclo hidrológico. Tesis de Licenciatura UMSA, Instituto de Ecología-IRD, La Paz, Bolivia. 85 p.
- Infante, A. 1988.** El plancton de las aguas continentales. Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C., USA. 109 p.
- Junk, W.J. 1980.** Areas inundáveis - Um desafio para limnología. *Acta Amazonica* 16(4): 775-795.
- Junk, W.J. 1982.** Amazonian floodplains: their ecology, present and potential use. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 15(4): 285-301.
- Junk, W.J. 1997.** The Central Amazon floodplains. Ecology of a pulsing system. Ed. Springer, Berlin, Germany. 493 p.
- Koste, W. 1972.** Rotatorien aus Gewässern Amazoniens. *Amazoniana* 3(3/4): 259-505.
- Koste, W. 1978.** Rotatoria. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Germany. 673 p.
- Koste, W. & B. Robertson. 1983.** Taxonomical studies of the Rotifera (Phylum Aschelminthes) from a central Amazonian varzea lake, Lago Camaleao (Ilhla de Marchantaria, Río Solimoes, Amazonas, Brasil). *Amazoniana* 8: 225-254.
- Lima, A., F.A. Lansac-Tôha & C. Bonecker. 1996.** Zooplankton in the floodplains of a tributary to the Paraná river in Mato Grosso Do Sul, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 31: 112-116.
- Lima, A., F.A. Lansac-Tôha, L. Velho & L. Bini. 1998.** Environmental influence on planktonic Cladocerans and Copepods in the floodplain of the upper river Paraná, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 33: 188-496.
- Maas, S. 1993.** Introduction to the copepoda. Training course 1992-1993. Universiteit Gent. 204 p.
- Meneses, L. 1995.** Zooplankton de la laguna Suárez (Trinidad-Beni-Bolivia). Aporte Científico al IX Congreso Nacional de Biología del Perú. Publicaciones Facultad Científica y Tecnológica. Universidad Mayor de San Simón, Serie Científica, Cochabamba, Bolivia 3(2): 38-43.
- Paggi, de J.C. 1975.** Las "Pulgas de agua" o cladóceros. *Revista Asociación Ciencias Naturales, Argentina* 6: 85-107.

- Paggi, de J.C. 1995.** Crustácea Cladocera. *En:* E. Lopretto & G. Tell (eds.). Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Ed. Sur, La Plata, Argentina. 909-951 pp.
- Paggi, de J.C. & S.J. de Paggi. 1990.** Zooplankton de ambientes loticos e lenticos do rio Paraná médio. *Acta Limnologica Brasiliensis* 3: 685-719.
- Pinto, J. 2000.** Distribuição vertical de Cladocera (Crustacea), no Lago Camaleão, um Lago de várzea da Amazônia central, Brasil. Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre. Universidade do Amazonas. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia-INPA, Manaus, Brasil. 61 p.
- Pontin, R. 1978.** A key to British freshwater planktonic Rotifera. *Freshwater Biological Association Scientific Publication*, USA 38. 178 p.
- Reid, J. 1995.** Clave de Identificação para as espécies continentais sudamericanas de vida livre da ordem cyclopoida (crustacea, copepoda). Brasil. 74 p.
- Ringuelet, R. 1958.** Los crustáceos copépodos de las aguas continentales de la República de Argentina. Ed. López, Buenos Aires, Argentina. 125 p.
- Robertson, B. & E. Hardy. 1984.** Zooplankton of Amazonian lakes and rivers. *En:* Sioli, H. (ed.). *The Amazon*. Ed. Junk Publishers. Boston, USA. 337-352 p.
- Rocha, O. & T. Matsumura-Tundisi. 1976.** Atlas do zooplankton. I- Copepoda. Universidad Federal de Sao Carlos, Centro de Ciencias e Tecnología Departamento de Ciencias Biológicas. 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. *Revista Brasileira de zoologia* 6(4): 725-758.
- Saunders III, J.F. & W.M. Lewis. 1988.** Zooplankton abundance in the Caura River, Venezuela. *Biotropica* 20: 206-214.
- Sendacz, S. 1997.** Zooplankton studies of floodplain lakes of the Upper Parana River, Sao Paulo State, Brazil. *Verhandlungen Internationale Vereinigen Limnologie* 26: 621-627.
- Smirnov, N. 1974.** Fauna of the USSR. Crustacea. Academy of Sciences of the USSR, Zoological Institute. 643 p.
- Smirnov, N. 1992.** The Macrothricidae of the world. Academic Publishing. 143 p.
- Sioli, H. 1968.** Hydrochemistry and Geology in the Brazilian Amazon region. *Amazoniana* 1: 267-277.
- Spiegel, M., R. Hernandez & L. Abellanas. 1995.** Estadística. Mc Graw-Hill, Mexico, D.F., 2ª. ed. 556 p.
- Thomaz, S., M. Roberto, F.A. Lansac-Tôha, F. Esteves & A. Lima. 1991^a.** Dinâmica temporal dos principais fatores limnológicos do rio Baía - planície de inundação do alto rio Paraná - MS, Brasil. *UNIMAR* 13(2): 299-312.
- Thomaz, S., F.A. Lansac-Tôha, M. Roberto, F. Esteves & A. Lima. 1991^b.** Seasonal variation of some limnological factors of lagoa do Guaraná, a várzea lake of the high Río Paraná state of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 25(4): 269-276.
- Thomaz, S., M. Roberto, F.A. Lansac-Tôha & S. Verfssimo. 1994.** Caracterização limnológica de uma lagoa (lagoa Figueira) da planície de

inundação do alto R o Paran . UNIMAR 16: 203-215.

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

Vasquez, E. & J. Rey. 1989. A longitudinal study of zooplankton along the lower Orinoco River and its Delta (Venezuela). *Annals of Limnology* 28(1): 3-18.

Wetzel, R. 1981. *Limnolog a*. Ed. Omega S.A., Espa a. 679 p.

Wilkinson, L. 1992. *Systat*, versi n 5.2. Evanston, Illinois, USA.

CAPÍTULO **XI**

Macroinvertebrados de las lagunas

FAVIANY LINO, ODILE FOSSATI, ROBERTO APAZA & EDGAR GOITIA

INTRODUCCIÓN

Los macroinvertebrados bénticos, también denominados “zoobentos”, son aquellos organismos que viven por lo menos parte de su ciclo de vida en el sustrato de una gran diversidad de ecosistemas acuáticos (lagos, lagunas, acuíferos intersticiales y ríos). Los macroinvertebrados pueden ser observados a simple vista (poseen dimensiones > 0.2 mm). Esta fauna se compone principalmente de anélidos (gusanos), moluscos (caracoles y almejas), crustáceos (camarones y cangrejos) y larvas de insectos. La gran mayoría de los macroinvertebrados tiene un ciclo de vida relativamente corto (generalmente inferior a un año), lo cual simplifica los estudios ecológicos para detectar patrones de distribución temporal (Cummins, 1992).

La fauna béntica coloniza diversos hábitats, desde finos sedimentos, trozos de madera, vegetación, hojarasca y algas filamentosas, hasta rocas y todo tipo de material inorgánico y orgánico que se encuentre en el medio acuático. Existe también una diferencia en la distribución y estructura de las comunidades entre las zonas litoral y profunda de los lagos y lagunas. En general, la distribución de los organismos está controlada por diversos factores como disponibilidad y calidad del alimento, tipo de sedimento, sustrato, temperatura del medio y concentración de oxígeno (Roldán, 1988).

Los invertebrados bénticos participan en procesos de descomposición de la materia orgánica y contribuyen a la liberación de nutrientes del sedimento hacia la columna de agua mediante procesos mecánicos (excavación y remoción de sedimentos). Además forman

parte de las redes tróficas en todos los ambientes acuáticos y en particular en la zona litoral de las lagunas. Son la base alimenticia para los primeros estadios de vida de los peces (Goulding, 1980, 1981; Roldán, 1988). Toleran diferentes grados de perturbación o contaminación y son considerados de gran importancia por su utilidad como bioindicadores de la calidad del agua y de alteraciones de los ambientes acuáticos (Roldán, 1988).

Las comunidades bénticas han sido objeto de varios estudios en la Amazonía central. En ambientes de “várzea” (llanura de inundación alimentada por aguas blancas), Nolte (1988) observó variaciones en la composición y estructura de la fauna en función de variables ambientales y del ciclo hidrológico. Por su parte, Irmiler (1975), Reiss (1977) y Nessimian *et al.* (1998) coinciden en que en sistemas de “igapó” (llanura de inundación alimentada por aguas negras) se notan las mismas variaciones. De igual manera, Poi de Neiff (1990) indica que en el Río Paraná los macroinvertebrados están sujetos a similares variaciones espacio-temporales.

En Bolivia existen pocos estudios relacionados a este tipo de ambientes. En la cuenca del Río Ichilo, se realizaron estudios de la estructura zoobentónica en sistemas lóticos (Maldonado *et al.*, 1996; Aguilera & Goitia, 1999). Otros estudios relacionados con las comunidades bénticas consideraron la tipología y caracterización de regiones ecológicas de Bolivia (Maldonado, 2002; Wasson *et al.*, 2002) o bioindicadores de contaminación (Solís *et al.*, 1998, Goitia *et al.*, 2001; Fossati *et al.*, 2002,

entre otros). A pesar del tamaño e importancia de los ambientes inundables en Bolivia y especialmente en la región del Beni, la información acerca de estos ecosistemas aún es incipiente (Pouilly *et al.*, 2003). Además para el norte de la Amazonía boliviana, solamente existe una evaluación rápida de las comunidades de macroinvertebrados en el Departamento de Pando (Barbosa *et al.*, 1999). Es por esto que existen todavía varias incógnitas en relación a la biología, ecología y dinámica de las poblaciones.

En este capítulo presentamos datos sobre la estructura espacio - temporal de las comunidades bénticas y la fauna asociada a la vegetación ribereña de las lagunas en la región de Trinidad. El propósito de este capítulo es presentar una aproximación a este tipo de ecosistemas que pueda servir de base para posteriores estudios en la región.

DESCRIPCIÓN DE LOS PRINCIPALES GRUPOS TAXONÓMICOS

Los macroinvertebrados acuáticos observados en las lagunas de la zona de inundación de Trinidad pertenecen a cinco clases: Cnidaria, Annelida, Crustacea, Arachnida e Insecta (Fig. XI.1). A continuación se describen algunas de las principales características ecológicas de estos grupos.

Los Cnidaria o hidras viven adheridos a la vegetación acuática u otros sustratos o flotando en la superficie del agua, donde se alimentan de pequeños invertebrados. Están muy pobremente representados en agua continental, siendo *Hydra* el género más común. Su

contribución en la productividad béntica es reducida.

Los Annelida se componen de dos grupos, Oligochaeta e Hirudinea. Se alimentan de algas y de todo tipo de detritos, sedimentos o vegetación. Los Oligochaeta están conformados por tres familias: Alturoïdae y Tubificidae que están distribuidos verticalmente en el sedimento, mientras que Naididae se encuentra en la vegetación sumergida. La nutrición y disponibilidad del alimento son también factores que influyen en la distribución y abundancia de los oligoquetos. Además son indicadores de ambientes contaminados, ya que toleran condiciones muy bajas de oxígeno y se establecen en gran abundancia en estos ambientes. Los Hirudinae representados por la familia Glossiphoniidae (sanguijuelas) viven cerca del sustrato o de la vegetación sumergida, son principalmente predadores y toleran también bajas concentraciones de oxígeno.

Entre los moluscos de agua continental (Gastropoda y Pelecypoda), los caracoles y babosas (Ancyliidae, Hydrobiidae, Physidae y Planorbidae) se encuentran generalmente dentro de la vegetación y encima del sedimento de aguas estancadas. Estos organismos se alimentan de algas y residuos vegetales, mientras que los pelecípodos se alimentan principalmente de partículas detríticas y microzooplanctónicas de los sedimentos. La mayoría de los moluscos de aguas continentales tiene una biomasa instantánea relativamente baja, pero una alta tasa de renovación (debido a un corto ciclo de vida). Los moluscos son abundantes en ambientes lóticos y lénticos asociados al Río Mamoré.

Los pequeños crustáceos bivalvos (Conchostraca y Ostracoda) son depredadores o se alimentan de detritos y viven en casi todos los

hábitats acuáticos. Los Ostracoda habitan alrededor de la vegetación acuática o encima del sedimento, donde son muy abundantes, pero poco es conocido sobre su rol en el metabolismo de sedimentos. Los Amphipoda (Orchestidae) se encuentran entre la vegetación litoral. Los Decapoda (Natantia y Trichodactylidae) pueden llegar a dimensiones grandes (camarones y cangrejos) y son detritívoros. Los crustáceos en general y los

camarones en especial, juegan un rol muy importante en los ecosistemas acuáticos, ya que participan en el flujo de energía.

Los insectos acuáticos son organismos que se desarrollan en varias fases muy distintas, siendo el cambio más importante el paso entre la última fase larval y la fase adulta que suele ser en muchos casos un cambio entre la vida acuática y la terrestre.

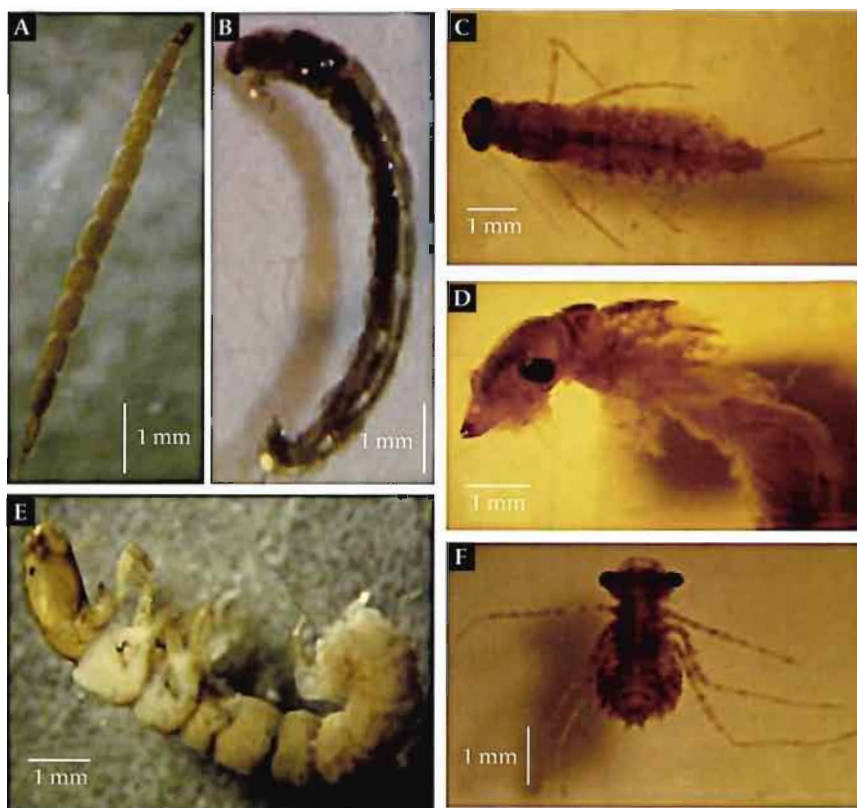


Figura XI.1 Insectos acuáticos de la llanura de inundación del Río Mamoré. | Faviany Lino y Unidad de Limnología, IE La Paz

Orden Diptera: **A.** Ceratopogonidae; **B.** Chironomidae
 Orden Ephemeroptera: **C.** Baetidae; **D.** Polymitarcyidae
 Orden Trichoptera: **E.** Polycentropodidae
 Orden Odonata: **F.** Libellulidae

Se distinguen los siguientes órdenes taxonómicos: Ephemeroptera (moscas de mayo), Odonata (libélulas y caballitos del diablo), Hemiptera (chinchas de agua), Lepidoptera (mariposas), Coleoptera (escarabajos), Orthoptera (saltamontes), Neuroptera, Trichoptera y Diptera (moscas y mosquitos, entre otros).

Las ninfas de Ephemeroptera viven en el sedimento o en la vegetación y son generalmente fitófagos. Algunas de ellas (Baetidae y Leptohyphidae, entre otros) nadan velozmente, otras (Caenidae y Polymitarcyidae) viven dentro de la capa superficial de sedimentos finos. Los Polymitarcyidae son predadores y su desarrollo puede durar hasta tres años.

Las ninfas de Odonata (Coenagrionidae) nadan velozmente y otros, como Libellulidae y Gomphidae, caminan alrededor del sustrato o se entierran. Las ninfas capturan presas, incluso pequeños peces, con su mandíbula protractil. La mayor parte de los Hemiptera ingieren materia orgánica líquida y se encuentran con mucha frecuencia en aguas quietas con abundante vegetación acuática. Algunos Hemiptera nadan con ayuda de sus patas posteriores en forma de remo (Corixidae, Naucoridae, Notonectidae y Pleidae), mientras que otros caminan sobre la superficie del agua. Los Lepidoptera (Pylalidae) tienen ninfas acuáticas que viven en aguas muy o poco oxigenadas.

Los Coleoptera pueden vivir en el agua en forma larval y/o en estado adulto. Las ninfas son predatoras o detritívoras, mientras algunos adultos como los Curculionidae son herbívoros. Los adultos viven principalmente en la zona litoral de aguas estancadas, nadando entre la vegetación (Dytiscidae, Helodidae, Hydrophilidae, Noteridae y Scirtidae) o suje-

tos al sustrato (Elmidae), los Staphylinidae son numerosos en el suelo.

Los Neuroptera tienen grandes ninfas predatoras que ocurren en la vegetación ribereña. Las ninfas de Trichoptera (Glossosomatidae, Leptoceridae, Odontoceridae y Polycentropodidae) viven en todo tipo de aguas, en lugares donde existe material vegetal acumulado del que se alimentan. Algunas de estas ninfas de Trichoptera viven libres, mientras que otras viven en estuches de madera o de sedimentos que construyen y utilizan como protección.

Los Diptera tienen ciclos de vida muy variables, adaptados a diversos ambientes, desde aguas limpias y oxigenadas hasta aquellas con abundante materia orgánica. Los Ceratopogonidae y Chironomidae se encuentran en todo tipo de ambientes acuáticos desde aguas claras hasta las más contaminadas, donde los Chironominae pueden desarrollar poblaciones muy numerosas. Los Chaoboridae no pertenecen verdaderamente al bentos, porque migran verticalmente en las aguas estancadas y se encuentran en el sedimento únicamente durante el día para escapar de los depredadores. Por otro lado, los Culicidae (mosquitos) nadan cerca de la superficie del agua, generalmente dentro de la vegetación acuática. Finalmente las ninfas de Tipulidae se encuentran en aguas rápidas o estancadas o dentro de materia orgánica en descomposición.

Todos estos grupos y algunos otros más son de mucha importancia en el flujo de energía en los ecosistemas acuáticos, por lo que conforman el nivel intermediario de los productores secundarios en la red trófica. Por eso es importante estudiar estos organismos para aclarar aún más su rol en el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos de la llanura de inundación del Río Mamoré.

MÉTODOS

Como en la mayoría de los sistemas fluviales amazónicos, la llanura beniana contiene numerosas lagunas que corresponden a antiguos meandros abandonados por el río y otras lagunas de presunto origen artificial, pero que forman parte fundamental del sistema amazónico. Estos ambientes, en función de las fluctuaciones del nivel hidrológico, están sujetos a considerables variaciones en sus características físicas, químicas y biológicas (Gutiérrez, 1999; Pouilly *et al.*, 1999; Ibañez, 2000; Orellana, 2001; Bourrel, 2002; Sanjinés, 2002; Cap. V). Además, en la planicie aluvial, se han desarrollado diversas formas de macrófitas relacionadas a diferentes biotopos formados por variaciones topográficas, duración del flujo de agua y características geomorfológicas del lugar (Caps. III y V). Se observó que las comunidades acuáticas de fitoplancton y zooplancton dependen de las características de cada laguna (Caps. IX y X), por lo tanto, algunos géneros son específicos de cada tipo de laguna. Además de éstos, se han observado también cambios cuantitativos. De la misma manera, las macrófitas varían según el tipo de laguna y según la estación (Caps. VI, VII y VIII).

Durante los años 1998 y 1999, se tomaron muestras en ocho lagunas que corresponden a cuatro tipos de ambientes, en función a la distancia al lecho principal del Río Mamoré (Cap. V). Cuatro lugares de muestreo se encuentran en el bosque de galería, dos (Verdun 1 y Tiuco) tienen una conexión directa con el río y dos (Verdun II y Siquero) se encuentran alejadas del curso principal del río, pero están conectadas indirectamente mediante otras lagunas y arroyos que provienen de la sabana. Dos lagunas están ubicadas en el límite entre el bosque

de galería y la sabana (Potrero y Florida) y otras se encuentran aisladas en la sabana (Coitarama y Suárez).

Se tomaron muestras durante cuatro épocas hidrológicas: época seca (julio 1998 y septiembre 1999), de crecida (octubre 1998), de inundación (marzo 1998 y 1999) y durante la época de drenaje (mayo 1999). Durante 1998 se produjo el fenómeno climático "El Niño" y se registró un ciclo hidrológico húmedo, caracterizado por elevados niveles de aguas durante cuatro meses. Entre febrero y mayo, la región de las llanuras orientales y sobre todo la zona noreste de Bolivia fueron afectadas por inundaciones (Cap. IV). En 1999, ocurrió el fenómeno climático inverso "La Niña", causando una época de lluvias de poca magnitud en la región oriental de Bolivia (Miranda, 1998; Ronchail, 1998; Navarro & Maldonado, 2002).

En cada laguna, el muestreo diferenció dos tipos de comunidades de invertebrados: la comunidad béntica asociada al sustrato en el centro de las lagunas y la comunidad asociada con la vegetación acuática en la zona litoral.

Las muestras de la fauna béntica fueron obtenidas mediante una draga tipo Eckman con un área de 0.025 m². En cada laguna, el muestreo se realizó en tres puntos de la parte profunda; de cada uno de estos puntos se extrajo una muestra constituida de tres dragas. Además se realizaron colectas en la zona litoral, con redes de mano durante 30 s (dos réplicas por cada punto). Este segundo muestreo permitió coleccionar la fauna asociada a la vegetación. Los resultados de cuatro lagunas muestreadas sólo en marzo 1999, son presentados posteriormente. Después de la colecta, las muestras fueron inmersas en formol al 4% y luego trasladadas al laboratorio, donde fueron limpiadas para posteriormente realizar la identificación

taxonómica de cada organismo hasta el nivel de familia.

Las diferencias de densidad de la fauna béntica (calculada en número de individuos por $m^2 \cdot 1\ 000$) y la abundancia relativa de cada grupo (en porcentaje de individuos, sin considerar a Chaoboridae) se analizaron espacialmente (comparación entre los cuatro tipos de lagunas) y temporalmente (comparación entre las cuatro épocas de muestreo y entre los dos años de estudio). Además para la fauna de la zona litoral, se compararon los resultados de cuatro lagunas en época de inundación de 1999.

RESULTADOS

Composición y riqueza de las comunidades bénticas

Se registraron 22 taxa en las comunidades bénticas (Cuadro XI.1). La riqueza específica varía entre 13 taxa en las lagunas de bosque, 14 en las de sabana y 16 en las demás lagunas. La presencia de los grupos puede variar según el tipo de laguna. Los Sphaeriidae y Polymitarcyidae se incrementan en lagunas más cercanas al río. Otros grupos como los Planorbiidae y Conchostraca únicamente se encuentran en ambientes de permanente conexión al Río Mamoré (lagunas). Los Hydrobiidae, Orchestidae, Gomphidae y Odontoceridae fueron observados en lagunas de límite y de sabana, a diferencia de los Dytiscidae que se observaron únicamente en las lagunas del bosque de galería.

La menor riqueza (número de taxa) fue registrada durante el drenaje (12 taxa), se incre-

mentaron durante la inundación y en la época seca (ambos con 13 taxa), alcanzando un máximo de 20 taxa durante la crecida. Los grupos más frecuentes durante el período de muestreo y que se encontraron en todas las lagunas fueron: Oligochaeta, Sphaeriidae, Ostracoda, Acarina, Polymitarcyidae, Ceratopogonidae, Chaoboridae y las tres subfamilias de Chironomidae. Algunos invertebrados aparecen sólo en épocas específicas, como los Hydrobiidae y Dytiscidae en época seca; los Planorbiidae, Conchostraca, Orchestidae, Libellulidae, Gomphidae y Tipulidae durante la crecida y los Baetidae durante la crecida y el drenaje. Por el contrario, los Trichoptera se registraron durante la mayor parte del muestreo, excepto en la época seca.

Patrón de distribución espacial y temporal

En las lagunas conectadas directamente al Río Mamoré (tipo Mamoré) y en las del bosque se registraron altas densidades de macroinvertebrados, debido especialmente a un alto porcentaje de Chaoboridae en las lagunas con conexión al río (Fig. XI.2). En época de crecida, la densidad de invertebrados fue mayor por el incremento rápido de Oligochaeta y Chaoboridae (51%) (Fig. XI.2). También se observó una alta densidad durante las épocas de inundación, drenaje y seca del año 1999, cuando se dio un período predominantemente seco, por lo que se observaron porcentajes elevados de Chaoboridae (Fig. XI.2).

Durante 1998, la mayor abundancia de macroinvertebrados se explica por la presencia de Oligochaeta en las lagunas con conexión (Mamoré, 62%), sin conexión directa (bosque, 65%) y de límite (40%). Estos valores disminu-

Cuadro XI.1 Fauna béntica colectada durante cuatro épocas: seca (julio 1998, septiembre 1999), crecida (octubre 1998), inundación (marzo 1998, 1999) y drenaje (mayo 1999), en cuatro tipos de lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré.

Épocas Tipos de laguna	Seca				Crecida				Inundación				Drenaje			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
Annelida																
Hirudinea																
Glossiphoniidae	•	•	.	.	•	•	•	.	.	•	•	.	.	.	•	.
Oligochaeta	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	.
Mollusca																
Gastropoda																
Hydrobiidae	.	.	.	•	•
Planorbiidae	•
Pelecypoda																
Sphaeridae	.	.	•	•	.	.	•	•	.	•	•	•	.	•	.	•
Arachnoidea																
Acarina																
	•	•	.	•	•	.	.	•	.	.	.	•	•	.	.	.
Crustacea																
Conchostraca																
	•
Ostracoda																
	.	.	.	•	•	.	.	.	•	•	•	•	.	.	•	.
Amphipoda																
Orchestidae																
	•
Insecta																
Ephemeroptera																
Baetidae																
	•	•	.	.
Polymitarcyidae																
	•	.	•	•	.	•	•	•	•	•	•	•	.	•	.	•
Odonata																
Libellulidae																
	•
Gomphidae																
	•
Coleoptera																
Dytiscidae																
	.	•	•	.	.
Trichoptera																
Leptoceridae																
	•	•	.	.
Odontoceridae																
	•	.	.	•
Diptera																
Ceratopogonidae																
	•	.	.	•	•	•	.	•	•	•	•	•
Chaoboridae																
	•	•	•	•	•	•	.	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Tipulidae																
	•
Chironomidae																
Chironominae																
	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	.	•	•	•
Orthocladiinae																
	.	.	•	•	.	•	•	•	•	•	•	•
Tanypodinae																
	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	.	.	•
Número de taxa	8	7	7	11	10	8	10	12	8	10	10	11	7	5	6	4
A= Mamoré	B= bosque				C= límite				D= sabana							

yeron en 1999. Los Diptera también fueron ampliamente representados en todas las lagunas y durante ambos años de muestreo (Fig. XI.3). Los Diptera seguidos de Oligochaeta e Insecta fueron los macroinvertebrados más abundantes, tanto en 1998 como en 1999. La densidad de los Crustacea aumentó significativamente en la época de inundación de 1999. Los demás taxa fueron observados con menor frecuencia.

Macroinvertebrados de la región litoral

Los taxa comunes en los cuatro tipos de lagunas durante el período de drenaje de 1999 fueron Conchostraca, Baetidae, Libellulidae, Corixidae, Pleidae y Chironomidae (Cuadro XI.2). Algunos grupos fueron observados únicamente en un tipo de laguna, como los Leptoceridae que se encuentran en las lagunas de sabana y los Glossosomatidae que coloni-

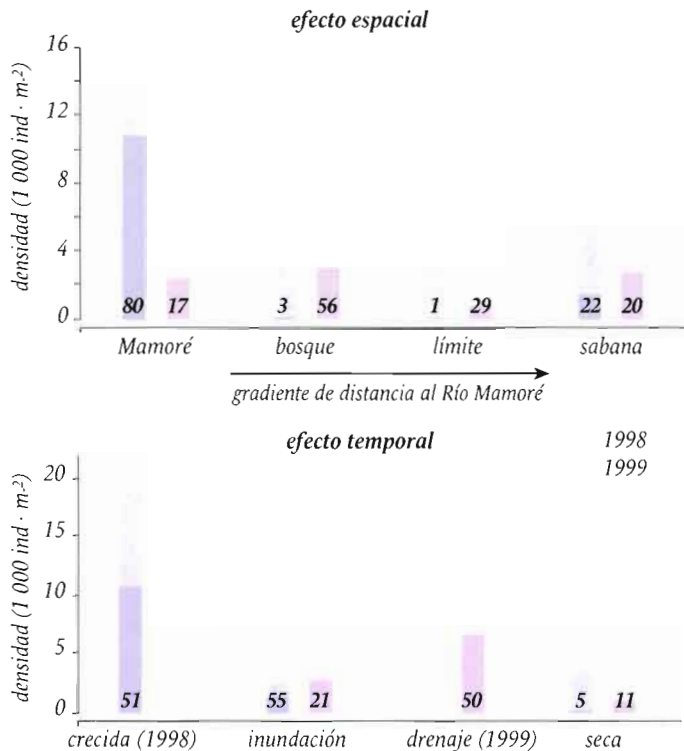


Figura XI.2 Densidades totales (en $1\ 000 \cdot m^{-2}$) de invertebrados bénticos y porcentajes de Chaoboridae (números en las barras) en cuatro tipos de lagunas y cuatro épocas hidrológicas, durante dos años de muestreo.

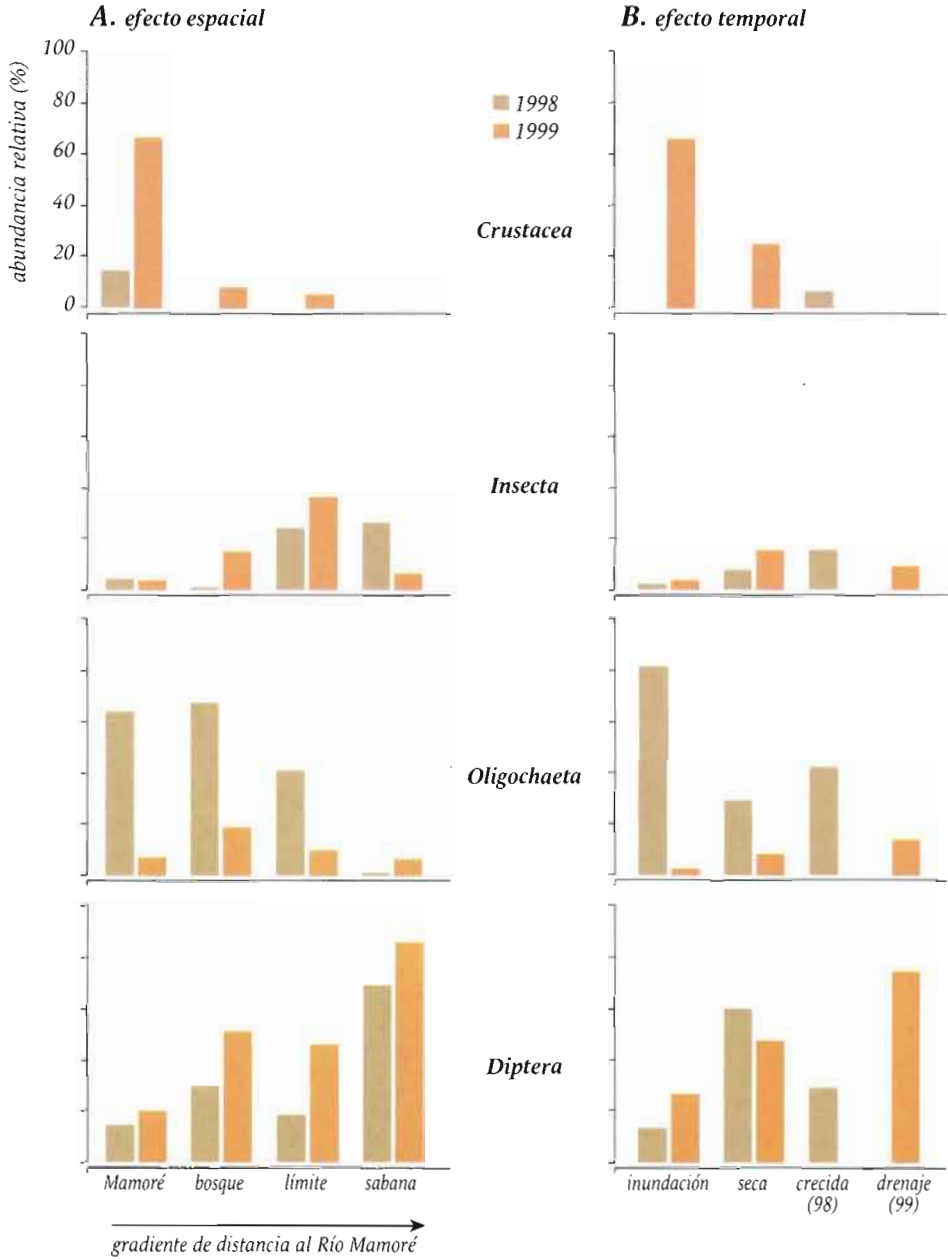


Figura XI.3 Abundancia relativa de los invertebrados bénticos en 1998 y 1999. **A.** en los cuatro tipos de lagunas y **B.** según la época hidrológica.

Cuadro XI.2 Fauna de la región litoral durante la época de drenaje de 1999 en cuatro tipos de lagunas.

Tipo de laguna		A	B	C	D
Annelida	Hirudinea				
	Glossiphoniidae	•	•	•	•
Mollusca	Oligochaeta	•	•	.	.
	Gastropoda				
Arachnoidea	Planorbiidae	.	.	•	.
	Hydracarina	.	•	•	•
Crustacea	Conchostraca	•	•	•	•
	Decapoda				
Insecta	Natantia	.	.	•	.
	Ephemeroptera				
	Baetidae	•	•	•	•
	Polymitarcyidae	.	•	.	•
	Leptohephidae	.	.	•	•
	Caenidae	.	.	•	.
Odonata	Libellulidae	•	•	•	•
	Coenagrionidae	.	.	•	.
	Aeshnidae	.	.	•	.
Hemiptera	Corixidae	•	•	•	•
	Naucoridae	.	•	•	•
	Pleidae	•	•	•	•
	Notonectidae	.	•	•	.
	Belostomatidae	.	•	•	•
	Coleoptera				
	Dytiscidae	.	•	•	.
	Hydrophilidae	.	•	•	.
	Curculionidae	.	•	•	•
	Helodidae	.	.	•	.
	Elmidae	.	.	•	.
Trichoptera	Leptoceridae	.	.	.	•
	Glossosomatidae	.	•	.	.
	Polycentropodidae	.	•	.	•
Chironomidae	Chironominae	•	•	•	•
	Orthoclaadiinae	.	.	.	•
	Tanypodinae	•	•	•	•
Ceratopogonidae	•	•	.	•	
Culicidae	.	•	•	.	
Blepharoceridae	.	.	.	•	
Pyralidae	.	.	•	.	
Número de taxa		10	21	25	19
A= Mamoré		B= bosque		C= límite	
		D= sabana			

zan las lagunas del bosque de galería. Por otro lado, las lagunas de límite contenían un gran número de invertebrados que no estaba presente en las demás lagunas: Planorbiidae, Natantia, Leptohiphidae, Caenidae, Coenagrionidae, Aeshnidae, Helodidae, Elmidae y Pyralidae (Cuadro XI.2). La mayoría de los invertebrados bénticos se encuentra también en la vegetación acuática, donde la riqueza es mayor en comparación a la fauna del sustrato. En la región litoral, se encontraron Natantia y numerosas especies de Insecta de todos los órdenes y sobre todo Ephemeroptera, Heteroptera y Coleoptera.

DISCUSIÓN

Composición y riqueza de las comunidades bénticas

La distribución espacial y temporal de los invertebrados acuáticos está determinada principalmente por factores físico-químicos, tipo de sustrato, alimento disponible y ciclo hidrológico (Welcomme, 1979; Vannote *et al.*, 1980). Numerosos organismos bénticos fueron observados en la mayoría de las lagunas, probablemente porque el fondo de las lagunas es relativamente uniforme y compuesto por sedimentos finos (limo y arcilla), comportándose como una variable constante en todos los cuerpos de agua que acogen a una fauna característica de estos sustratos. Ward (1992) menciona que en zonas profundas, el sedimento es generalmente más uniforme en comparación al de la zona litoral, generando condiciones de hábitat homogéneas para el zoobentos. Se ha observado que el fondo de los cuerpos de agua no es muy favorable para la colonización de

diversos grupos y son pocos los grupos que están asociados a estas zonas profundas (Takeda *et al.*, 1997).

Tomando en cuenta estas observaciones, la zona profunda en las lagunas estudiadas podría presentar ciertas condiciones que permitan caracterizarlas de manera espacial y temporal. Sin embargo, para determinar estas condiciones es necesario conocer algunos aspectos biológicos y ecológicos de los organismos. El estudio de la estructura de las comunidades indica que los grupos más frecuentes y abundantes son Oligochaeta, Chironomidae, característicos del bentos, y Chaoboridae. Goitia (1997^a) y Aguilera & Goitia (1999) indican que los grupos más representativos en las lagunas de las llanuras de inundación son Polymitarcyidae, Chaoboridae, Chironomidae y Oligochaeta, mencionando que Chaoboridae (*Chaoborus* sp.) muestra un comportamiento migratorio vertical y que durante el día se encuentra entre el sedimento.

Los Chaoboridae, aunque pueden corresponder a la mayor proporción de organismos en comunidades colectadas con draga, no pertenecen verdaderamente al bentos y fueron excluidos de las siguientes descripciones. Menos abundante que los Chaoboridae, pero pertenecen verdaderamente al bentos son Sphaeriidae y Polymitarcyidae. Estas observaciones concuerdan con los resultados preliminares en estas lagunas (Pouilly *et al.*, 2002) y con las descripciones en la cuenca del Río Ichilo (Goitia, 1997^a; Aguilera & Goitia, 1999).

Algunos grupos como Chironomidae y Oligochaeta son organismos tolerantes a condiciones extremas, como por ejemplo las concentraciones bajas de oxígeno, pero necesitan factores tróficos particulares. La abundancia de Chironomidae y Oligochaeta es siempre eleva-

da en las lagunas del Río Mamoré. Por lo tanto, las diferencias en abundancia de estos grupos pueden servir para detectar contrastes de funcionamiento trófico entre los diferentes tipos de lagunas. Sin embargo, ya que cada uno de estos grupos incluye numerosas especies que difieren en sus exigencias ambientales, una mejor identificación es necesaria para lograr una información más precisa sobre su rol funcional.

Patrón de distribución espacial y temporal

El régimen hídrico ejerce influencia sobre los factores físico-químicos del agua que consecuentemente afectan a las comunidades bénticas. Por ello existen grandes variaciones de densidades entre las épocas de aguas bajas y altas, lo que concuerda con los resultados de otros estudios (Reiss, 1977; Nolte, 1988; Junk & Robertson, 1997; Goitia, 1997^a) que indican que los ciclos de vida de los invertebrados están regidos por la duración de los períodos hídricos. Pouilly *et al.* (2002) indican que la fauna béntica de las lagunas del Río Mamoré en la región de Trinidad también se estructura en función a la variación estacional hídrica y que existe un aumento general de su riqueza durante la época de drenaje. Estos resultados sugieren que en estas regiones un rápido desarrollo de la fauna de macroinvertebrados puede ocurrir cuando se presentan condiciones favorables.

Luego del período de perturbación producto de la inundación, los organismos llegan a su máximo desarrollo antes del nuevo período de aguas altas, cuando son reducidos de nuevo drásticamente. De tal forma que las poblaciones de organismos con ciclos cortos de desarro-

llo y altas tasas reproductivas se incrementan rápidamente cuando el nivel de las aguas comienza a subir (Fittkau *et al.*, 1975; Irmiler, 1975; Nessimian *et al.*, 1998).

Por otro lado, en la época seca se observa mayor concentración de la fauna, pero también un desarrollo menor de algunos grupos de macroinvertebrados. Por ello, puede resultar compleja la interpretación de las densidades totales de la fauna según la época. Aunque la densidad total varió considerablemente, la riqueza de la fauna béntica se mantuvo casi constante durante el período de muestreo y únicamente en época de crecida se observó una mayor riqueza.

Como se mencionó anteriormente, la abundancia de la fauna béntica varió significativamente en función a las épocas hidrológicas (inundación, transición y época seca) y parece responder también a las fluctuaciones climáticas, como al fenómeno de "El Niño". Este fenómeno ocurrió en el verano 1997 - 1998, cuando toda la región de las llanuras orientales y sobre todo la zona noreste de Bolivia fue afectada por grandes inundaciones (Ronchail, 1998). Estas inundaciones probablemente causaron la baja densidad de la fauna béntica, detectada durante la época de inundación de 1998. Por ello, los resultados respaldan la hipótesis que al incrementarse el nivel de agua existe menor densidad de la fauna béntica y al disminuir el nivel del agua, aumenta esta densidad (Fittkau *et al.*, 1975; Irmiler, 1975; Nessimian *et al.*, 1998).

Sin embargo, en la época seca del año 1998 disminuyó la abundancia de la fauna béntica, posiblemente por el fenómeno climático de "El Niño" que inició un ciclo hidrológico húmedo con niveles elevados de agua durante más de cinco meses. Por el contrario, en 1999

cuando ocurrió el fenómeno de “La Niña” se registraron densidades mayores de la fauna béntica en épocas de inundación y seca, porque existieron condiciones de aguas bajas. Posteriormente, en la época de drenaje del 1999 disminuyeron drásticamente los niveles de agua, reduciéndose la superficie acuática y por tanto los ambientes colonizables para los invertebrados.

Macroinvertebrados de la región litoral

Existe una gran diversidad de macroinvertebrados en la zona litoral, donde se desarrolla la vegetación acuática y semiacuática, la cual favorece a las comunidades macrobénticas en la disponibilidad de diferentes tipos de alimentación y de microhábitats (Zolocar de Domitrovic, 1992; Rivero, 2000). Por otro lado, se conoce que la influencia de la vegetación sobre las comunidades bénticas difiere en cada fase del pulso hidrológico (Goitia, 1997b). Otros estudios como el de Ibañez (2000), indica que junto a la fluctuación del nivel hidrológico que incrementa la superficie acuática de las lagunas, la presencia de vegetación circundante genera un aumento en la diversidad de hábitats. Este aumento de hábitats permite intercambios entre la zona litoral y la región central de las lagunas, los cuales son aprovechados por invertebrados herbívoros y predadores (Ibañez, 2000).

Junto a la fluctuación del nivel hidrológico, que incrementa la superficie acuática de las lagunas, generalmente la presencia de vegetación circundante aumenta la diversidad de hábitats y por lo tanto también la densidad y diversidad de invertebrados. No se observó este fenómeno en nuestro estudio, porque los

datos fueron obtenidos durante un solo período hídrico (drenaje). Para explicar en detalle el comportamiento de la distribución y colonización de los invertebrados en los diferentes hábitats, son necesarios estudios más detallados que pueden diferenciar cada nicho (hábitat) de posible colonización. Este enfoque es todavía más importante, por lo que la fauna de invertebrados asociados a los macrófitos aparece más diversa que la fauna bentónica. En las lagunas de Trinidad, se registraron 27 taxa en el bentos durante 1998 y 1999 y posteriormente fueron identificados 55 taxa en la fauna asociada a los macrófitos durante marzo de 1999 (Pouilly *et al.*, 2002).

Importancia del estudio de los invertebrados

En las últimas décadas, los ecosistemas acuáticos continentales lóticos y lénticos han sido impactados por la actividad humana. De tal forma que la fauna de muchos ríos ha desaparecido o se ha reducido. Además la agricultura con el uso de abonos químicos y pesticidas ha contribuido a la eutrofización y degradación de ecosistemas acuáticos. Hoy en día, el uso de macroinvertebrados acuáticos como indicadores de la calidad del agua es cada vez más aceptado y es uno de los métodos más empleados en la evaluación de los impactos ambientales sobre ecosistemas acuáticos por la construcción de represas, minas, carreteras, entre otros (Edmund, 1984; Roldán, 1988).

Por otra parte, los macroinvertebrados acuáticos son importantes para los ecosistemas, tanto para la producción como en el transporte de energía. Los grupos que se alimentan de algas y otros microorganismos posiblemente son el alimento básico para peces y otros vertebrados,

siendo intermediarios en la cadena trófica (Waters, 1988). Sin embargo, resulta difícil estimar la importancia del macrobentos como fuente alimenticia de peces en las llanuras de inundación. En base a estudios del régimen alimenticio de 40 especies de peces de la Amazonía central, Marlier (1967) concluyó que dos son exclusivamente insectívoras. Similarmente, de las 24 especies de peces más abundantes en las lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré central, Pouilly *et al.* (2003) indican que solo *Entomocorus benjamini* es un consumidor exclusivo de invertebrados. Sin embargo sobre 102 especies clasificadas, 35 consumen mayormente invertebrados (Cap. XII; Pouilly *et al.* en prensa). Estos autores notan también que existe un número más elevado de especies omnívoras que consumen invertebrados (diez en la Amazonía central y siete en el Río Mamoré). Por lo tanto, las especies que consumen el macrobentos no son consideradas especialistas; más bien son especies omnívoras que consumen de manera oportunista el macrobentos terrestre o acuático. Por lo anteriormente descrito, los macroinvertebrados acuáticos son importantes para las redes tróficas de las lagunas de Trinidad y deberían ser estudiados más detalladamente.

CONCLUSIÓN

La abundancia relativa de cada grupo de invertebrados bénticos varía según el tipo de lagunas y épocas hidrológicas. La fauna asociada a la vegetación acuática aparece más diversa y además presenta una alta abundancia de organismos en zonas litorales, razón por la cual, estas zonas son de gran importancia para el funcionamiento ecológico de las lagunas.

En el caso de los invertebrados de la región litoral, en este estudio solamente se pudo obtener datos durante una época de drenaje. Para explicar más detalladamente el rol de los invertebrados en distintos hábitats, son necesarios estudios adicionales para aislar épocas hidrológicas contrastadas y estudiar diferentes tipos de vegetación. También para detectar los fenómenos ecológicos con mayor precisión, es necesaria una identificación taxonómica más detallada.

Para proteger la biodiversidad de Bolivia sobre la base de valoraciones económicas, son esenciales estudios acerca de recursos disponibles en diferentes ecosistemas. Por lo tanto, además de iniciar estudios taxonómicos complementarios, también se debe realizar estudios para determinar el rol ecológico de cada grupo de organismo. En especial, en el caso de la fauna de invertebrados, los estudios podrían enfocarse en aspectos tróficos.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilera, X. & E. Goitia. 1999.** Estructura de la comunidad zoobentónica de la laguna Bufeos (Cochabamba, Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 6: 55-64.
- Barbosa, F.A., F. Villarte, J.F. Guerra, G.C. Prates-Renault, P.M. Barbosa, R. Menéndez, M.C. Faria-Pereira & J. Abreu-Vianna. 1999.** Water quality, zooplankton, and macroinvertebrates of the Río Tahuamanu and the Río Nareuda. *En: Chernoff, B. & P.W. Willink (eds.). A biological assessment of the aquatic ecosystems of the upper Río Orthon basin, Pando, Bolivia. Conservation International (Washington, USA), Bulletin of Biological Assessment* 15. 27-34 pp.

- Bourel, L. 2002.** Dynamique des zones humides. Etude par télédétection de la dynamique hydrologique de la zone d'inondation centrale du Río Mamoré. *En: Projeet BIOBAB. Biodiversité du bassin amazonien bolivien: facteurs de contrôle, dynamique et usages.* IRD Edition, Paris, France. 57-76 pp. (página Web: www.ird.fr/drv).
- Cummins, K.W. 1992.** Invertebrates. *En: Callow, P. & G.E. Petts (eds.). The River Handbook. Hydrological and ecological principles.* Blackwell Scientific, Oxford, UK. 234-250 pp.
- Edmund, G.F. 1984.** Ephemeroptera. *En: Merrit, R. & K. Cummins (eds.). An introduction to the aquatic insect of North America.* Kendall Hunt, Second Edition. 94-125 pp.
- Fittkau, E., U. Irmeler, W.J. Junk, F. Reiss & W. Schmidt. 1975.** Productivity, Biomass, and Populations Dynamics in Amazonian Water Bodies. Springer-Verlag, New York, USA, 20. 289-311.
- Fossati, O., J.G. Wasson, C. Hery, G. Salinas & R. Marin 2002.** Impact of sediment releases on water chemistry and macroinvertebrates in clear water andean streams (Bolivia). *Archiv für Hydrobiologie* 151 : 33-50.
- Goitia, E. 1997^a.** Comunidad zoobentónica. *En: Bases para el manejo de los recursos hidrobiológicos en el Departamento de Cochabamba.* Informe final. FONAMA-UMSS, Cochabamba, Bolivia. 229-242 pp.
- Goitia, E. 1997^b.** Fauna asociada a la vegetación acuática. *En: Bases para el manejo de los recursos hidrobiológicos en el Departamento de Cochabamba Informe final.* FONAMA-UMSS, Cochabamba, Bolivia. 243-252 pp.
- Goitia, E., R. Ayala, M. Rossberg & A.M. Romero. 2001.** Comunidad bentónica del Río Rocha en relación a la entrada de poluentes. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 10: 3-16.
- Goulding, M. 1980.** The fishes and the forest. *Exploration in Amazonian Natural History.* University of California Press, Berkeley, USA. 280 p.
- Goulding, M. 1981.** Man and fisheries on an Amazon frontier. *Junk Publishers, Boston, USA.* 136 p.
- Gutierrez, M. 1999.** Composición de la comunidad de fitoplancton en ocho lagunas de la zona central del Río Mamoré. *Distribución espacio-temporal en relación a los parámetros físico-químicos e hidrológicos.* Tesis de licenciatura, UTB, Trinidad - IRD, La Paz, Bolivia. 55 p.
- Ibañez, C. 2000.** Composición de la comunidad de zooplancton en ocho lagunas de la planicie de inundación del Río Mamoré: variación espacio-temporal con relación a los parámetros físico-químicos y al ciclo hidrológico. *Tesis de licenciatura, UMSA - IRD, La Paz, Bolivia.* 85 p.
- Irmeler, U. 1975.** Ecological studies of the aquatic soil invertebrates in three inundation forest of Central Amazonian. *Amazoniana* 5: 337-409.
- Junk, W.J. & B. Robertson. 1997.** Aquatic Invertebrates. *En: Junk, W.J. (ed.). The Central Amazon Floodplain.* Springer, Berlin, Germany, *Ecological Studies* 126. 286-294 pp.
- Maldonado, M. 2002.** Hidroecoregiones y ambientes acuáticos. *En: Navarro, G. & M. Maldonado. Geografía Ecológica de Bolivia - Vegetación y Ambientes Acuáticos.* Centro de Ecología Simón I. Patiño, Cochabamba, Bolivia. 501-719 pp.

- Maldonado, M., E. Goitia, F. Acosta, M. Cadima & D. Castellón. 1996.** Caracterización limnológica de lagunas en la llanura aluvial del Río Ichilo de Cochabamba (Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 1: 3-20.
- Marlier, G. 1967.** Ecological studies on some lakes of the Amazon valley. *Amazoniana* 1: 91-115.
- Miranda, G. 1998.** La influencia del fenómeno "El Niño" y del índice de oscilación del sur en las precipitaciones de Cochabamba, Bolivia. *Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines (IFEA-IRD, Paris)* 27 (3): 709-720.
- Navarro, G. & M. Maldonado. 2002.** Geografía ecológica de Bolivia. Vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Simón I. Patiño, Cochabamba-Bolivia. 719 p.
- Nessimian, J.L., L.F.M. Dorvillé, A.M. Sanseverino & D.F. Baptista. 1998.** Relation between flood pulse and functional composition of the macroinvertebrate benthic fauna in the lower Rio Negro, Amazonas, Brazil. *Amazoniana* 15: 35-50.
- Nolte, U. 1988.** Small water colonizations in pulse stable (várzea) and constant (terra firme) biotopes in the Neotropics. *Archiv für Hydrobiologie* 113: 541-550.
- Orellana, M.R. 2001.** Relaciones entre las unidades de vegetación y la dinámica hidrológica de las sabanas en la llanura de inundación del río Mamoré. Departamento Beni, Bolivia. Tesis de licenciatura, UMSA, La Paz, Bolivia. 96 p.
- Poi de Neiff, A. 1990.** Caracterización funcional de los invertebrados en ríos de llanura del Chaco Oriental (Argentina). *Revista Brasileña de Biología* 50: 875-882.
- Pouilly, M., C. Ibañez, M. Gutierrez & T. Yunoki. 1999.** Funcionamiento ecológico de las lagunas de la zona de inundación del Río Mamoré (Beni-Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 6: 641-654.
- Pouilly, M., S.G. Beck, O. Fossati, J. Pinto & L. Torrez. 2002.** Fonctionnement hydrobiologique du Mamoré central dans la région de Trinidad. *En: Projet BIOBAB. Biodiversité du bassin amazonien bolivien: facteurs de contrôle, dynamique et usages.* IRD, La Paz, Bolivia. 57-76 pp. (página Web: www.ird.fr/drv).
- Pouilly, M., F. Lino, J.G. Bretenoux & C. Rosales. 2003.** Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology* 62: 1137-1158.
- Pouilly, M., T. Yunoki, C. Rosales & L. Torres. En prensa.** Trophic structure of fish assemblages from Mamoré floodplain lakes (Bolivia). *Ecology of Freshwater Fishes*.
- Reiss, F. 1977.** Qualitative and quantitative investigations on the macrobenthic fauna of Central Amazon lakes. I- Lago Tupé, a black water lake on the lower Rio Negro. *Amazoniana* 6: 203-235.
- Rivero, F. 2000.** Artropodofauna asociada a la macrofitia lacustre de la várzea del río Ichilo (Cochabamba). Tesis de licenciatura, UMSS, Cochabamba, Bolivia. 102 p.
- Roldán, G. 1988.** Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del departamento de Antioquia. Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 217 p.
- Ronchail, J. 1998.** Variabilité pluviométrique en Bolivie lors des phases extrêmes de l'oscillation australe du Pacifique (1950-1993). *Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines (IFEA-IRD, Paris)* 27(3): 687-698.

- Sanjinés, A. 2002.** Caracterización de los tipos de vegetación ribereña de las lagunas en la zona central del Río Mamoré (Beni, Bolivia). Tesis de licenciatura, UMSA, La Paz, Bolivia. 92 p.
- Solís, D., A.M. Romero, L. Bervoets, P. Van Damme & S. Mendieta. 1998.** Acumulación de metales pesados en los sedimentos y en larvas de quironómidos del Río Caine (Cochabamba, Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 3: 25-34.
- Takeda, A.M, G. Yuka & J. Higutil. 1997.** Variações espaço-temporais da comunidade zoobentica. *En: Vazzoler, A.E.A.M., A.A. Agostinho & N.S.A. Hahu (eds.). Planície de inundação do Alto Río Paraná: Aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos.* Universidade Estadual de Maringa, Brasil. 157-177 pp.
- Vannote, R.L., G.W. Minshall, K.W. Cummins, J.R. Sedell & C.E. Cushing. 1980.** The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.
- Ward, J.V. 1992.** *Aquatic insect ecology.* John Wiley & Sons, Inc. New York, USA. 438 p.
- Wasson, J.G., S. Barrera, B. Barrere, D. Binet, D. Collomb, I. Gonzales, F. Gourdin, J.L. Guyot & G. Rocabado. 2002.** Hydro-ecoregions of the Bolivian Amazonian Basin. Physical, chemical, and biological characteristics. *En: McClain, M.E. (ed.). The ecohydrology of South American rivers and wetlands.* IAHS Special Publication 6: 69-91.
- Waters, T.F. 1988.** Fish production - benthos production relationships in trout streams. *Polish Archives of Hydrobiology* 35: 548-561.
- Welcomme, R.L. 1979.** *Fisheries ecology of floodplain rivers.* Longman, London, UK. 310 p.
- Zolocar de Domitrovic, Y. 1992.** Estudio comparativo entre áreas libres y vegetadas. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 25: 177-188.

CAPÍTULO
XIII

Peces de las lagunas

MARC POUILLY, FAVIANY LINO & TAKAYUKI YUNOKI

INTRODUCCIÓN¹

Nelson (1994) estima que el número de especies de peces que viven actualmente en el mundo abarca alrededor de 28 500. Por su lado, May (1988) al considerar la biodiversidad mundial, es más conservador y estima la diversidad de peces en 19 000 especies. Ciertamente, los peces representan el grupo de vertebrados más diverso, probablemente más que los demás grupos de vertebrados juntos: anfibios, 2 800; reptiles, 6 000; aves, 4 500 y mamíferos, 4 500 (May, 1988). Esa diversidad de especies de peces se distribuye en casi todos los hábitats acuáticos, hasta los más extremos como fondos marinos profundos, pequeños ríos del desierto con largos períodos de sequía y también ríos subterráneos, como es el caso de *Trichomycterus chaberti* Durand, especie endémica de la gruta de Umajalanta en el Parque Nacional de Toro-Toro (Potosí, Bolivia) (Durand, 1968; Pouilly & Miranda, 2003).

Sin embargo, la diversidad de peces no está completamente descrita y los representantes de aguas dulces tropicales se encuentran entre las faunas más desconocidas. A nivel mundial, los peces dulceacuícolas representan alrededor de 7 000 especies actualmente clasificadas, repartidas en seis grandes regiones zoogeográficas (Nelson, 1994): Neotropical (Centroamérica y Sudamérica, con 2 600 especies), Etiópica (Africa, con 2 000 especies), Neártica (Norte América, con 950 especies), Oriental (sureste de Asia, con 700 especies), Paleártica (Europa, África del Norte y Asia del Norte, con 420 especies) y Australiana (Australia y otras

islas oceánicas, con 225 especies). La Cuenca Amazónica es considerada como el templo de la diversidad de peces, pues alberga más de 2 000 especies y, desde 1960, cada año se describen más de 35 nuevas especies (Lundberg, 2001).

Además de elaborar censos o inventarios, los ictiólogos y ecólogos buscan explicar la riqueza de especies en cada lugar y, más recientemente, como conservar y mantener esa riqueza. Una serie de estudios científicos tan numerosa como el número de especies de peces busca interpretar su distribución. Así, los patrones de estructura de las comunidades de peces son monitoreados en todas las escalas espaciales, desde el nivel continental hasta lo local como pozas de agua de los ríos; y en todas las escalas temporales, desde los cambios milenarios de distribución de las especies hasta los cambios horarios de posición de los individuos.

Al nivel general, una serie de filtros sucesivos es el mecanismo que puede explicar la composición de las comunidades locales de peces (Tonn *et al.*, 1990; Fig. XII.1). Los primeros actúan en una escala histórica, controlando la distribución de las especies en relación a los grandes eventos geológicos (p.e., tectónica de las placas) y climáticos que generan las posibilidades de dispersión de las especies e implican los fenómenos de extinción y especiación. Después de estos procesos biogeográficos, las características generales de los hábitats representan un segundo nivel de

¹ Las ilustraciones de peces presentadas en este capítulo han sido extraídas de Lauzanne & Loubens (1985), con la gentil autorización de los autores.

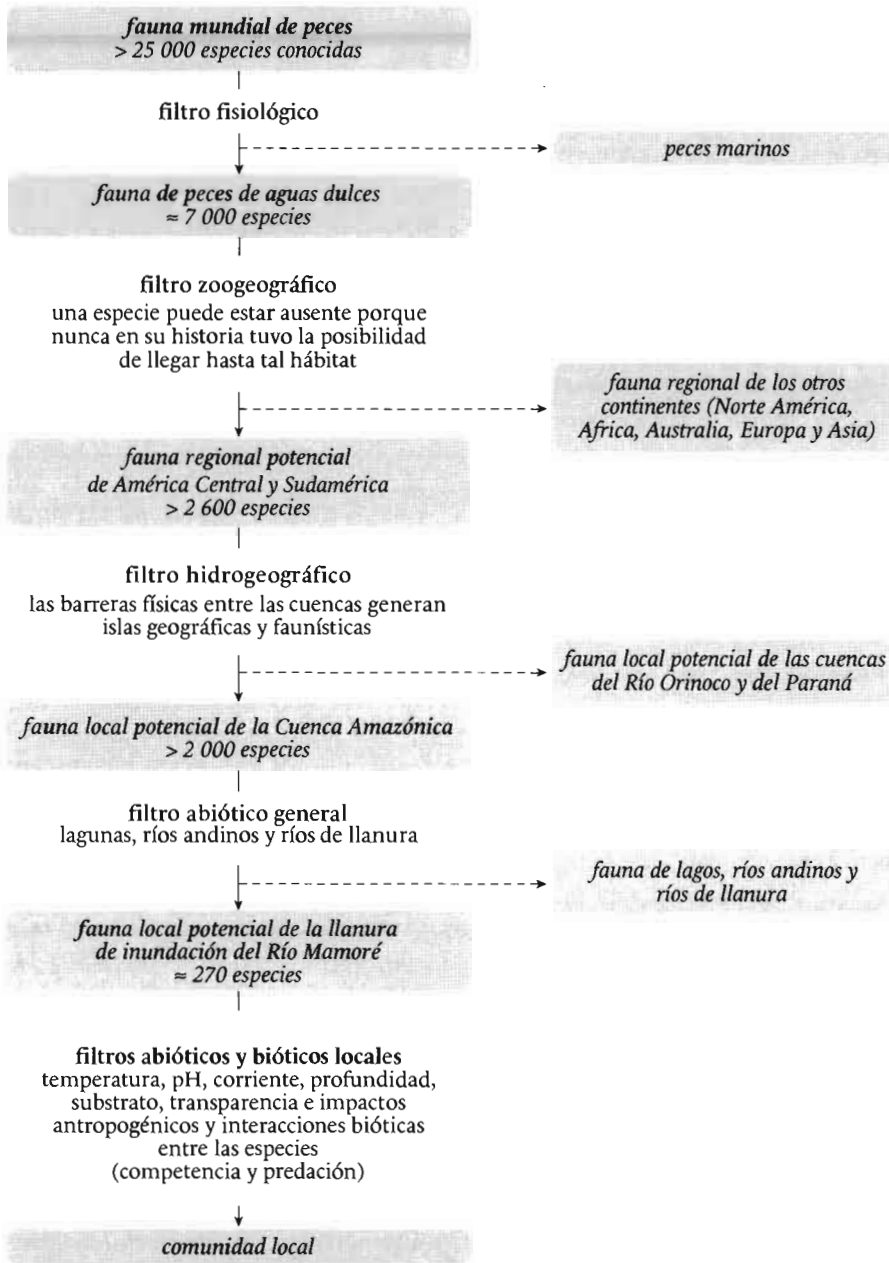


Figura XII.1 Filtros jerárquicos de presencia de los peces desde la fauna mundial hasta la comunidad local. Los filtros tienen una influencia que se imprime a una escala espacial y temporal decreciente desde tiempos geológicos al nivel de los continentes por el filtro zoogeográfico, hasta la estación y la laguna, por los filtros locales (Modificado de Tonn *et al.*, 1990 y Matthews, 1998).

filtros conformado por condiciones abióticas, disponibilidad de los recursos y grado de estabilidad de esos elementos. Finalmente, un tercer nivel de filtros locales está constituido por las condiciones abióticas finas y por las interacciones bióticas que definen la composición y estructura de la comunidad en un hábitat. En cada uno de estos filtros, las especies son seleccionadas principalmente en relación a sus estrategias de vida. La presencia de un conjunto de especies en una localidad está directamente relacionada con su capacidad de mantenerse y de realizar sus principales funciones vitales, como la reproducción y alimentación.

Para cada una de estas funciones, las especies se pueden caracterizar por un nivel de exigencia, desde las especies especializadas, que utilizan estrictamente un tipo de recurso o condición, hasta las especies generalistas, que se acomodan a varios tipos de recursos y condiciones. Mientras más especializada es una especie, más eficiente será para utilizar el recurso o para aprovechar las condiciones que le conviene; pero, por otro lado, más sensible y vulnerable será a la reducción, ausencia o degradación del recurso. Horwitz (1978) indica que en áreas templadas, las especies generalistas son dominantes en los ríos con un flujo imprevisible, por lo que la variabilidad genera incertidumbres en la disponibilidad de los recursos. Al contrario, las especies más especializadas deben estar más aventajadas en los ríos con regímenes hidrológicos previsible.

La determinación de las estrategias de vida y del grado de dependencia de una especie en relación a un recurso es una etapa primordial para entender la ecología de un sistema, así como para la evaluación de la diversidad ecológica.

En Bolivia, han sido catalogadas cerca de 550 especies y se considera que el número de especies podría alcanzar a 600 (Sarmiento & Barrera, 1997). Algunas especies ocupan medios extremos en la altitud, como los *Orestias* en el lago Titicaca, los *Trichomycterus* en el Altiplano o los *Trichomycterus* ciegos de la región de Toro-Toro, pero la mayoría de las especies ocupa ríos de la llanura amazónica. La fauna andina está menos diversificada (Lauzanne *et al.*, 1991; Sarmiento & Barrera, 1997). Sin embargo, debido al aislamiento de las cuencas, posiblemente existe un alto nivel de endemismo que todavía queda por descubrir y muy poco se conoce sobre la ecología de esos peces (Pouilly *et al.*, en prep.). La fauna de la llanura es más conocida que la andina a nivel taxonómico, pero poco se conoce sobre su ecología.

Los grandes ríos de la llanura de inundación son los más complejos y por su organización lateral (Cap. V) pueden sufrir mayormente por los cambios climáticos o ser sometidos a la presión antrópica (p.e., pesca, modificación del paisaje, uso del suelo y de caudales, contaminación, entre otros). Contar con un adecuado conocimiento sobre la ecología del sistema de llanura de inundación permitirá evaluar las consecuencias y el impacto de cualquier tipo de cambio y, entonces, permitirá proteger más adecuadamente a estos sistemas.

A continuación, presentamos información referida con la ecología, diversidad taxonómica y funcional de los peces del Río Mamoré y su distribución en los diversos hábitats de la llanura de inundación.

La taxonomía de la fauna piscícola del Río Mamoré central fue investigada detalladamente por el convenio CORDEBENI - ORSTOM - UTB, durante los años 1981 - 1987 (Lauzanne &

Loubens, 1985; Lauzanne *et al.*, 1991). Los resultados de este convenio representan una base imprescindible para la descripción de la biodiversidad. Adicionalmente, durante el proyecto BIOGAB (1998-2000) se realizó un muestreo de los peces en las ocho lagunas previamente presentadas (Cap. V). El objetivo de este muestreo fue el de aportar con los primeros elementos de ecología de las comunidades de peces en relación a sus estrategias tróficas y reproductivas, así como en la distribución de las especies y sus relaciones con los cambios de las condiciones ambientales características del gradiente de posición de las lagunas, desde el Río Mamoré hasta la sabana. Este capítulo compila sintéticamente estos trabajos.

MÉTODOS

Taxonomía

Para estudiar la diversidad taxonómica de los peces del Río Mamoré, se realizó un esfuerzo de aproximadamente 200 días de pesca, con varios tipos de aparatos de captura [(redes agalleras, redes de cerco, líneas, tarrafa (ataraya o red pollera) y rotenona], en diferentes medios acuáticos, desde Todos Santos sobre el Río Chapare (200 m de altitud) hasta unos 40 km al norte de Trinidad en el Río Mamoré e incluyendo los ríos Tijamuchi, Sécore e Ibare (Lauzanne *et al.*, 1991).

Uno de los importantes retos de los estudios ecológicos es el de reconocer los individuos de cada especie. En las áreas donde el conocimiento taxonómico está bien desarrollado, existen claves de identificación que permiten la determinación hasta el nivel de especie. En

Bolivia, este trabajo no se ha completado y existen problemas de identificación para varias especies (Anexo XII.1). Sin embargo, el libro de Lauzanne & Loubens (1985) contiene la información necesaria para determinar hasta el nivel de la familia. Para identificar a los organismos a nivel de especie, se utilizan claves de identificación desarrolladas en otras zonas y a veces no corresponden exactamente con las especies de Bolivia.

La identificación, seguimiento de las sinonimias y descripciones de las nuevas especies son tareas complicadas que justifican la participación de expertos en sistemática en proyectos de ecología, que además deben describir las nuevas especies que se descubren o que son mal clasificadas por falta de conocimiento. Varias instituciones bolivianas, en particular la Colección Boliviana de Fauna del Convenio entre el Instituto de Ecología y el Museo Nacional de Historia Natural de La Paz, cuentan con expertos competentes para asumir esta tarea y para formar a otras personas.

Distribución de las especies en la llanura de inundación

La distribución de las especies y la estructura de las comunidades fueron investigadas mediante un diseño de pesca estandarizado. Las capturas fueron realizadas por una batería de 13 redes puestas en la superficie (mallas de 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 50, 60, 70, 80, 90 y 110 mm). En cada laguna y durante una noche de pesca para cada campaña de muestreo, las redes de mallas pequeñas (<60 mm) fueron aplicadas dos horas durante la puesta del sol (17:30 - 19:30) y dos horas en la salida del sol (5:30 - 7:30). Las redes de mallas grandes (>60 mm) permanecieron en el lugar desde las

17:30 hasta 7:30 del día siguiente. Nueve campañas fueron realizadas en diferentes épocas hidrológicas (Cap. V), en cada una de las cuales se aplicó el mismo esfuerzo de pesca, permitiendo así una comparación directa de los resultados de CPUE (Captura Por Unidad de Esfuerzo), que corresponde al número de peces capturados por cada especie en cada muestreo (número que es contabilizado de todas las redes de una laguna en una fecha). Para respetar los requisitos de los análisis estadísticos, la CPUE es transformada en $\ln(\text{CPUE} + 1)$ o se expone en proporción al total de las capturas y es transformada en $\arcsin(p(\text{CPUE})^{0.5})$.

Régimen alimenticio de las especies

El estudio de la alimentación es una fase necesaria para entender la estructura de las comunidades. Sin embargo, tales estudios deben tomar en cuenta las dificultades siguientes, que complican la interpretación de los resultados:

El primer problema concierne al cambio de alimentación de una especie entre sus diferentes estadios de desarrollo. Los estadios larval (que empieza cuando el pez puede obtener sus alimentos del exterior, posterior al estadio embrionario) y juvenil (que se inicia cuando todos los órganos se han desarrollado, por lo que el individuo tiene la apariencia de un adulto en miniatura) consumen generalmente plancton (micro invertebrados o fitoplancton), pero el tamaño de las presas aumenta correlativamente con el tamaño de los individuos. En cuanto a los juveniles, al mismo tiempo que aumentan de tamaño las presas, el régimen alimenticio se diversifica mayormen-

te de forma gradual hasta llegar al régimen del adulto (estadio que empieza con la primera maduración de las gónadas).

El tamaño del individuo es siempre un parámetro predominante para la alimentación de los peces. Por ejemplo, en algunas especies, los individuos de tamaño mediano consumen mayormente invertebrados o zooplancton, aunque los individuos de tamaño mayor pueden consumir peces. En el Río Mamoré se tiene el ejemplo de *Hypophthalmus marginatus*, una especie planctófaga, por lo cual los individuos >180 mm consumen a veces peces (Pouilly, no publicado). Para resolver este problema, se necesita evaluar el régimen de cada estadio de desarrollo en vez de un solo régimen por especie, lo que implica un trabajo más detallado y la capacidad de reconocer los estadios juveniles de cada especie.

El segundo problema concierne a las modificaciones estacionales de la alimentación, por lo que ciertas especies están ligadas a un cambio estacional en la disponibilidad de los recursos. Este problema se soluciona considerando un régimen general, mezclando la alimentación en varias épocas o considerando regímenes establecidos por cada estación.

Un régimen de los adultos establecido en base a un análisis de la dieta en varias épocas es una primera aproximación que es válida en el caso de un análisis de la estructura trófica de las comunidades.

El régimen alimenticio de las principales especies de la llanura de inundación del Río Mamoré fue determinado mediante la evaluación de los contenidos estomacales. Los peces fueron abiertos y sus estómagos extraídos; los estómagos que fueron encontrados vacíos o con contenido muy digerido fueron excluidos

del análisis. En los estómagos analizados, las presas ingeridas fueron contabilizadas y clasificadas en ocho tipos de recursos: sedimentos, algas o perifiton, restos vegetales, semillas o frutas, zooplancton, invertebrados acuáticos, invertebrados terrestres y peces. La importancia de cada tipo de recurso en el régimen alimenticio de una especie fue evaluada por el cálculo de la ocurrencia ($Oc_i = n_i \cdot N^{-1}$, donde n_i es el número de estómagos con el tipo de recurso i y N es el número total de estómagos no vacíos evaluados). Esta evaluación permitió caracterizar de manera general y cualitativa las preferencias alimenticias de una especie.

Estrategia de reproducción de las especies

Existen cuatro principales parámetros que caracterizan la reproducción de los peces:

- La fecundidad, determinada por el número de huevos producidos por una hembra.
- El tamaño de los huevos.

Generalmente una fecundidad elevada corresponde a un reducido tamaño de huevos. Ambos parámetros están correlacionados con la tasa de sobrevivencia de los individuos juveniles. En un hábitat con condiciones inestables, la sobrevivencia de los juveniles es más aleatoria y los peces se adaptan para producir más huevos, pero de tamaño reducido y sin proveer ningún cuidado. Al contrario, en un medio estable, la tasa de sobrevivencia es mayor y los peces producen menos huevos pero de tamaño grande y desarrollan diversos comportamientos para cuidarlos.

- La época de reproducción puede tener diferentes modalidades para asegurar un nivel óptimo de sobrevivencia de los individuos juveniles. Coincide generalmente con condiciones favorables, pudiendo ser continua cuando las condiciones son estables o estacional cuando las condiciones son cíclicas. La reproducción es muy dependiente de los cambios hidrometeorológicos. Varios factores como la riqueza alimenticia, temperatura, calidad físico-química de las aguas y cantidad de lluvia, influyen en el proceso reproductivo.
- La primera reproducción corresponde al cambio entre el estadio juvenil y el adulto. La edad y el tamaño del pez al momento de la primera reproducción son muy variables entre las especies y también dentro de una especie, dependiendo de factores genéticos, medioambientales y demográficos. Generalmente, las especies con un tiempo de vida corto maduran rápidamente y viceversa. Esta característica describe también la relación con el medio ambiente y las especies con madurez precoz colonizan más frecuentemente los medios inestables.

Clásicamente, estos parámetros están integrados en la descripción de las estrategias de vida. Una clasificación corresponde a un gradiente de estrategia demográfica entre dos extremos "r" y "K" (Pianka, 1970). Los organismos de tipo "r", encontrados más frecuentemente en los medios ambientales variables, presentan una madurez sexual precoz, fuerte fecundidad y baja tasa de sobrevivencia. En el otro extremo, los organismos de tipo "K" están más adaptados a medios estables y previsibles, presentando una baja fecundidad, alta tasa de sobrevivencia y madurez sexual tardía. Otros tipos de estrategias de reproducción fueron determinados en relación a un gradiente

tridimensional (Winemiller, 1989; Winemiller & Rose, 1992; Fig. XII.2):

- La estrategia oportunista se acerca a la definición de la estrategia “r” y corresponde a una adaptación a los medios imprevisibles y variables.
- La estrategia equilibrada se incluye en la definición de la estrategia “K” y es una adaptación a medios estables.
- La estrategia periódica corresponde a una adaptación a los medios cíclicos con alternancia de épocas favorables y críticas. En este último caso, la fecundidad es elevada para compensar la alta mortalidad de los juveniles, debido a la época crítica. Además, la

reproducción se desarrolla al inicio o durante la época favorable.

La estrategia de reproducción de 15 especies de las lagunas del Río Mamoré fue determinada a partir de seis parámetros (Leciak, 1999): época de reproducción, fecundidad absoluta (número de huevos total por hembra), fecundidad relativa (número de huevos por unidad de peso de gónadas), tamaño de los ovocitos, tamaño de los individuos en la primera reproducción y tamaño máximo de las especies. Los cinco primeros parámetros fueron evaluados en hembras del último estadio de maduración de las gónadas (listas para la oviposición), lo que implica un importante esfuerzo de pesca para obtener un número de individuos suficiente.

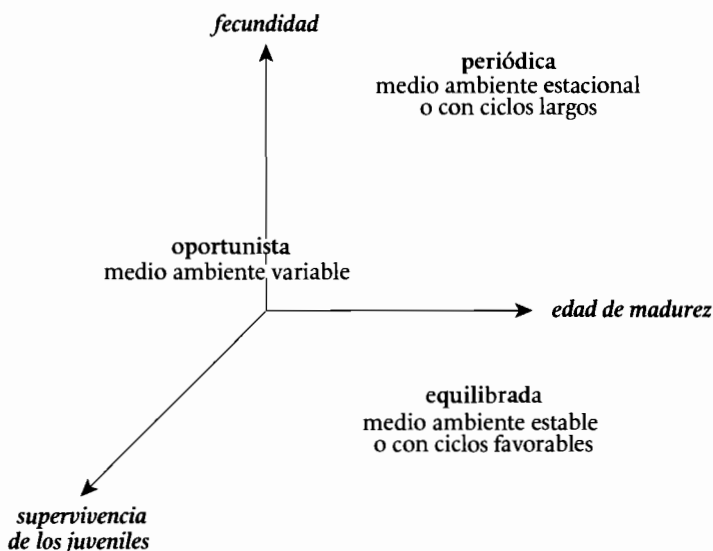


Figura XII.2 Definición de las estrategias de reproducción de los peces en base a un gradiente tridimensional (modificado de Winemiller, 1989; Winemiller & Rose 1992 y Leciak, 1999).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Diversidad taxonómica de los peces del Río Mamoré

La clasificación general de los peces es complicada y cubre un amplio rango de niveles jerárquicos (Fig. XII.3), que es el indicador de la larga historia de este grupo (los primeros peces vertebrados hicieron su aparición hace unos 500 millones de años y los mamíferos hace unos 200 millones de años) y de su amplia diversificación. La mayoría de los peces que viven actualmente pertenece a la División de los Teleostei y más específicamente a los peces dulceacuícolas, en el Super orden de los Otophysi (anteriormente Ostariophysi). El grupo de los Otophysi se compone de tres órdenes: Characiformes, Gymnotiformes y Siluriformes, que conforman entre el 80 - 90% de las especies de las aguas dulces de Sudamérica.

En Bolivia, la fauna de peces más estudiada es probablemente la del Río Mamoré. Después de seis años de pesca en varios ambientes de este sistema fluvial, Lauzanne *et al.* (1991) estimaron que cerca de 271 especies colonizan la zona del Río Mamoré central y 327 en toda la cuenca del Río Mamoré. En base a este estudio y a otras referencias de sistemática, que incluyen especies de la zona, se puede establecer una lista de peces de la cuenca (Anexo XII.1). Esta lista indica que existen numerosos problemas de identificación, así como la posibilidad de describir varias nuevas especies.

La fauna de peces de las lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré incluye a 140

especies de las 271 citadas por Lauzanne *et al.* (1991) en el Río Mamoré central. Esas especies pertenecen mayormente a los órdenes Characiformes (p.e., sardina, sábalo, cachorro, machete, bentón, pacú, tambaqui, piraña y palometa, entre otras) y Siluriformes (p.e., zapato, bagre, blanquillo, surubí, chuncuina, paleta y giro, entre otras) y de manera secundaria, a los órdenes Gymnotiformes (anguila), Perciformes (corvina y tucunaré) y Clupeiformes (sardinón). Esta asignación taxonómica es general en las aguas continentales de Sudamérica (Lowe Mc Connell, 1987; Rodríguez & Lewis, 1990; Pouilly *et al.*, 1999).

De acuerdo con la teoría de los filtros sucesivos, el número de especies disminuye pasando de más de 2 000 especies en toda la Cuenca Amazónica (Lundberg, 2001) hasta aproximadamente 330 en la Cuenca del Río Mamoré y aproximadamente 140 en las lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré central.

Sin embargo, la distribución de las especies en los principales órdenes parece bastante similar (Fig. XII.4), indicando que las especies de cada grupo han podido desarrollar estrategias de vida para sobrevivir en esos medios acuáticos y/o han tenido la oportunidad de colonizar la región del Río Mamoré y sus lagunas. En otras palabras, los principales grupos taxonómicos de la fauna piscícola amazónica han tenido un nivel de selección similar en la colonización de la zona del Río Mamoré. Sin embargo, se debe notar que esta tendencia es verificada al nivel de los grandes grupos taxonómicos, pero que existen especies con una distribución amplia (al nivel de la Amazonía) como también especies localizadas en sólo una subcuenca amazónica.

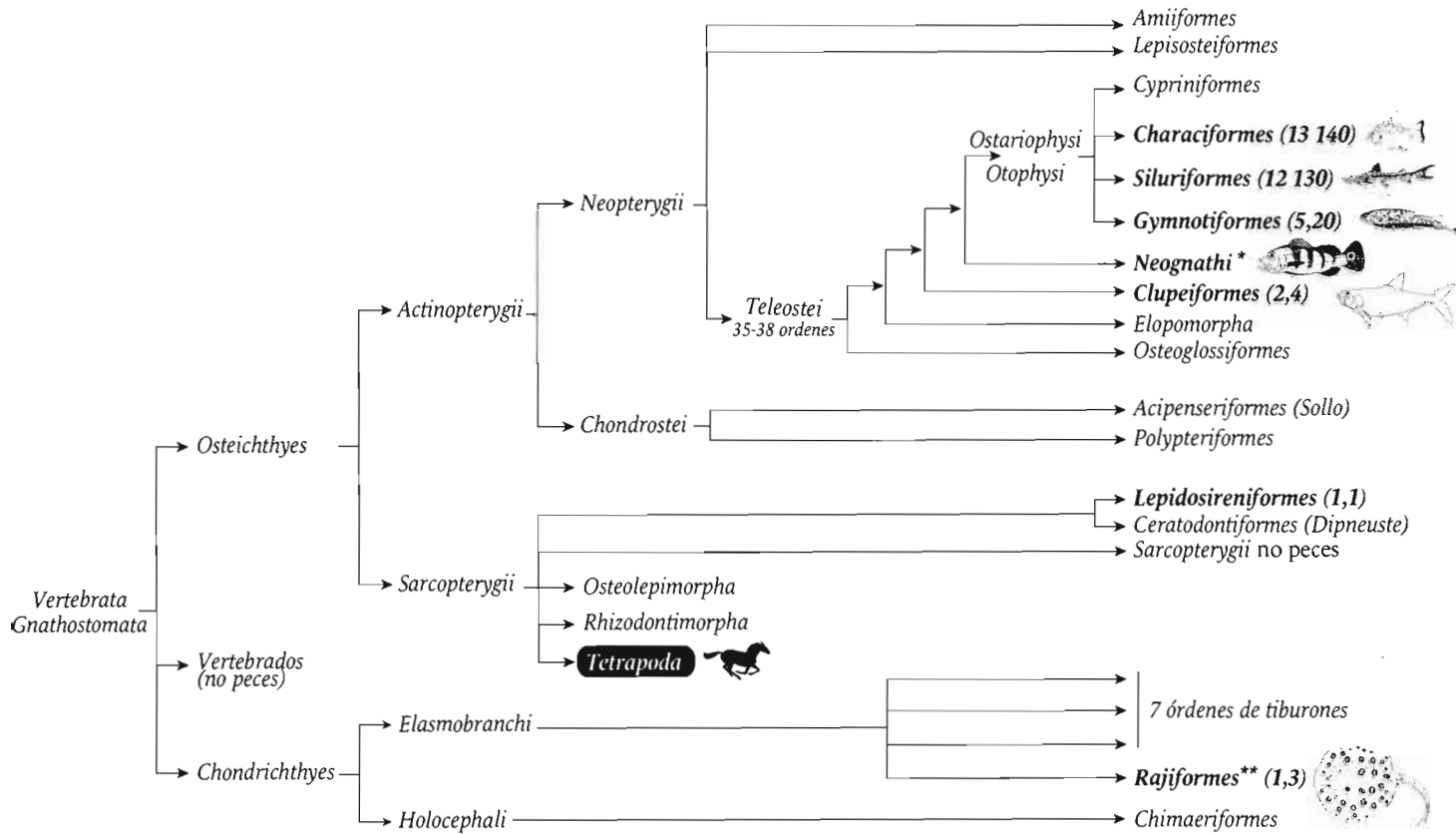


Figura XII.3 Clasificación filogenética de los mayores grupos taxonómicos de peces vivos. El grupo de peces es polifilético, pero la gran mayoría pertenece al grupo de los teleósteos (modificado de Lecointre, 1994; Moyle & Cech, 1996).

Los órdenes presentes en la cuenca del Río Mamoré figuran en negrilla y el número de familias y de especies son presentados entre paréntesis. Dos órdenes de peces que no pertenecen a los vertebrados no están representados.

* Neognathi: grupo taxonómico muy complejo y diversificado, incluye entre otros a los Salmoniformes (trucha) y a los cuatro órdenes presentes en el Río Mamoré: Cyprinodontiformes (1,4), Beloniformes (1,2), Synbranchiformes (1,1), Pleuronectiformes (1,1) y Perciformes (3,22).

** Las rayas pertenecen a cuatro órdenes diferentes.

Composición taxonómica de las comunidades de peces

El conocimiento de la composición taxonómica de las comunidades en cada ámbito permite destacar el rango de distribución de las especies y de los grandes grupos taxonómicos. Las escalas macro espaciales (cuencas del Río Amazonas, del Río Mamoré y de su llanura de inundación) incluyen en su estado natural a un amplio rango de tipos de hábitats. En estas escalas, la distribución de los principales grupos taxonómicos es bastante homogénea (Fig. XII.4). Por otro lado, aparece heterogénea cuando se la analiza a escala de las lagunas con diferentes condiciones medio-ambientales (Fig. XII.5 y XII.6).

Al nivel de órdenes, la abundancia relativa de individuos varía entre los tipos de laguna (Fig. XII.5). Los Characiformes son más abundantes en las comunidades de las lagunas de sabana (88.6%), que en las comunidades de las lagunas del bosque. Al contrario, los Siluriformes están sobre-representados en las comunidades de las lagunas del bosque (44.8%) y sub-representados en las comunidades de las lagunas de sabana (7.3%). Finalmente, los Clupeiformes predominan en las comunidades del bosque y los Gymnotiformes son mayormente capturados en las lagunas del límite entre sabana y bosque.

Estas diferencias también se notan al nivel de especies. Cada tipo de laguna tiene una composición en especies que es diferente de las

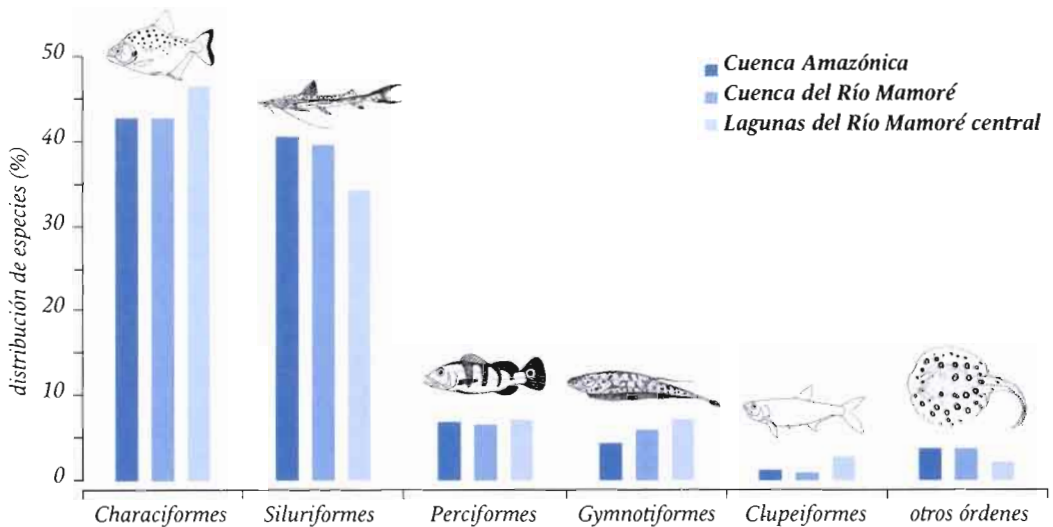


Figura XII.4 Distribución de las especies en los principales grupos taxonómicos de la Cuenca Amazónica (≈ 1 200 especies, Géry, 1984), la cuenca del Río Mamoré (≈ 327 especies, Anexo XII.1) y las lagunas del Río Mamoré Central (≈ 140 especies, Pouilly *et al.*, 2003). Las proporciones de la distribución son similares en las tres escalas espaciales.

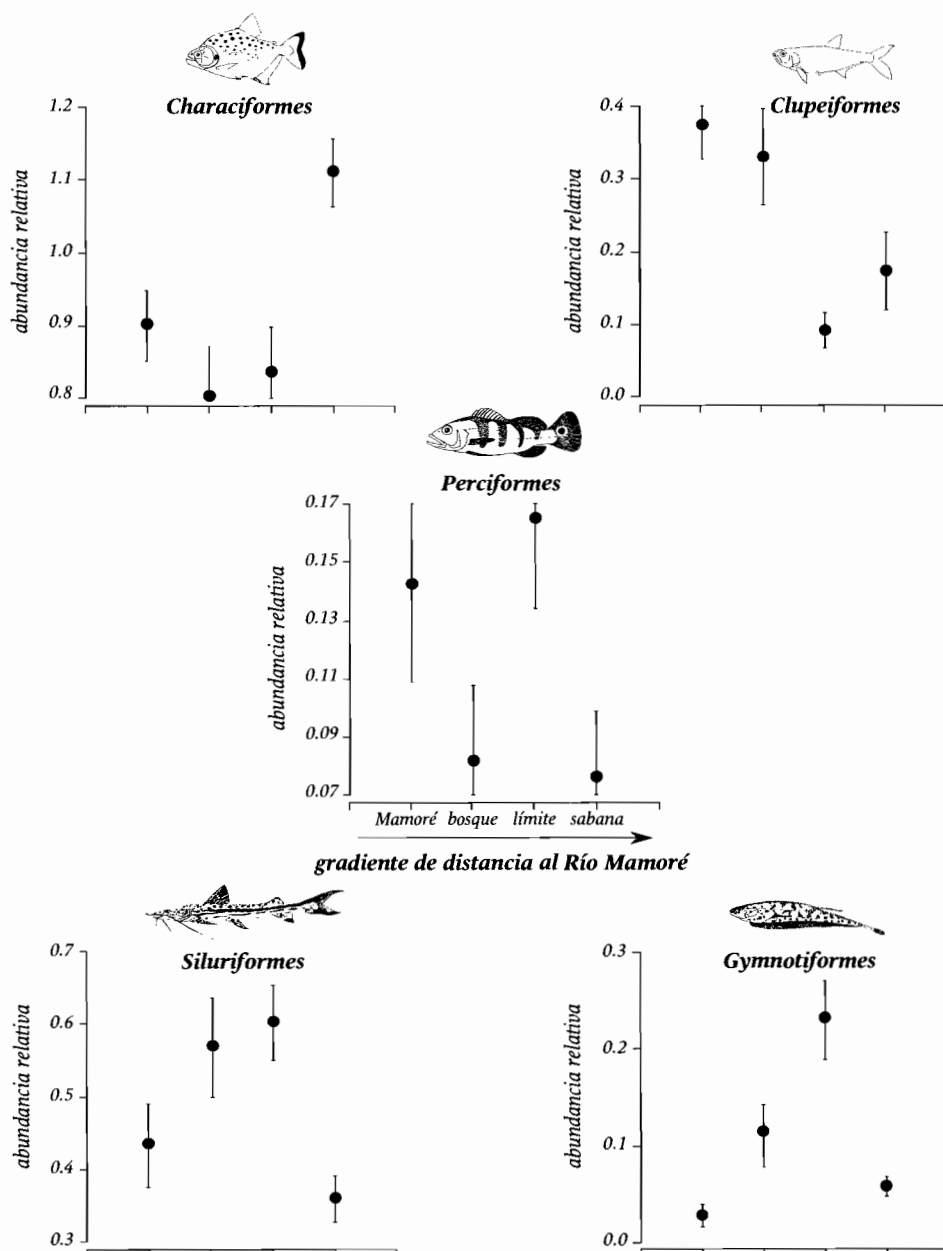


Figura XII.5 Abundancia relativa (número de individuos del orden/número de individuos totales/CPUE) de los principales órdenes de peces (Characiformes, Clupeiformes, Perciformes, Siluriformes y Gymnotiformes) en cuatro tipos de lagunas distribuidas en la llanura de inundación del Río Mamoré central.

Mamoré: 2 lagunas, n= 15 muestras; Bosque: 2 lagunas, n= 14 muestras; Límite: 2 lagunas, n= 13 muestras; Sabana: 2 lagunas, n= 15 muestras. Una muestra corresponde a una fecha de captura en una laguna.

demás lagunas (Fig. XII.6). Esta diferencia es especialmente importante en las lagunas de sabana y en las del límite entre bosque y sabana. De las 140 especies, 24 están presentes en todas las lagunas estudiadas (Pouilly *et al.*, en prensa). Cinco especies se encuentran solamente en ambas lagunas de sabana [*Metynnis maculatus* (Kner), *Apteronotus albifrons* (Linnaeus), *Crenicichla cf. semicineta* Steindachner, *Satanoperca jurupari* (Heckel) y *Platy-*

doras costatus (Linnaeus)], mientras que están ausentes cinco especies [*Parecbasis cyclolepis* (Eigenmann), *Rhaphiodon vulpinus* Spix & Agassiz, *Engraulidae* sp., *Auchenipterus nuchalis* (Spix & Agassiz) y *Epapterus dispilurus* Cope]. Una sola especie se encuentra solamente en las dos lagunas del límite entre sabana y el bosque (*Chaetobranchus flavescens* Heckel) y sólo dos especies están ausentes en esas lagunas [*Mylossoma aureum* (Agassiz) y *Pellona castel-*

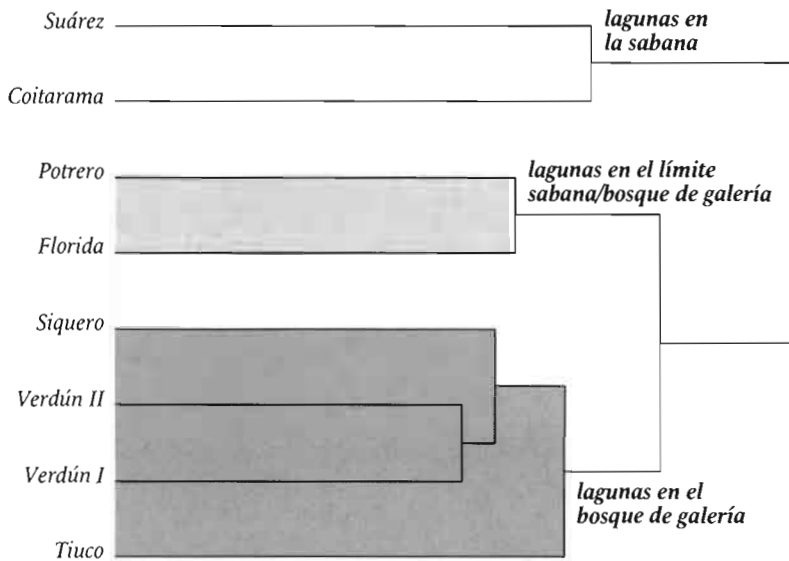


Figura XII.6 Clasificación jerárquica (método UPGMA) de las similitudes de la composición específica de las comunidades de peces (distancia de Jaccard) en ocho lagunas del Río Mamoré central, representando a cuatro ubicaciones en un gradiente de distancia al lecho principal: lagunas conectadas al Río Mamoré (Tiuco y Verdún I); lagunas al medio del bosque de galería (Siquero y Verdún II); lagunas en el límite entre el bosque y la sabana (Florida y Potrero) y lagunas en la sabana (Suárez y Coitarama).

La mayor diferencia de composición específica existe entre las comunidades de peces de las lagunas de sabana (nunca conectadas al resto del sistema) y las de la zona de influencia directa de las inundaciones (conectadas en época de aguas altas). En las lagunas conectadas en época de aguas altas, las comunidades aparecen diferentes entre las lagunas situadas en el límite sabana/bosque y las cuatro lagunas situadas en el bosque.

naeana (Valenciennes)]. Siete especies de Siluriformes se encuentran solamente en las cuatro lagunas del bosque de galería [*Age-neiosus* sp., *Centromochulus* sp., *Opsodoras* sp., *Sturisoma nigrirostrum* Fowler, *Pseudohemiodon laticeps* (Regan), *Ancistrus* sp. y *Calophysus macropterus* (Lichtenstein)].

Además de estas diferencias de presencia y ausencia, muchas especies presentan también

una variación en su abundancia relativa (Fig. XII.7). Por ejemplo, la abundancia de *Moenkhausia dichrourea* aumenta desde las lagunas cerca al Río Mamoré hasta las de sabana, mientras que ocurre lo inverso en la abundancia relativa de *Triportheus albus*, que disminuye en el mismo gradiente. Otras especies colonizan preferentemente un solo tipo de laguna, como *Aphyocharax anisisti*, que está presente casi exclusivamente en las lagu-

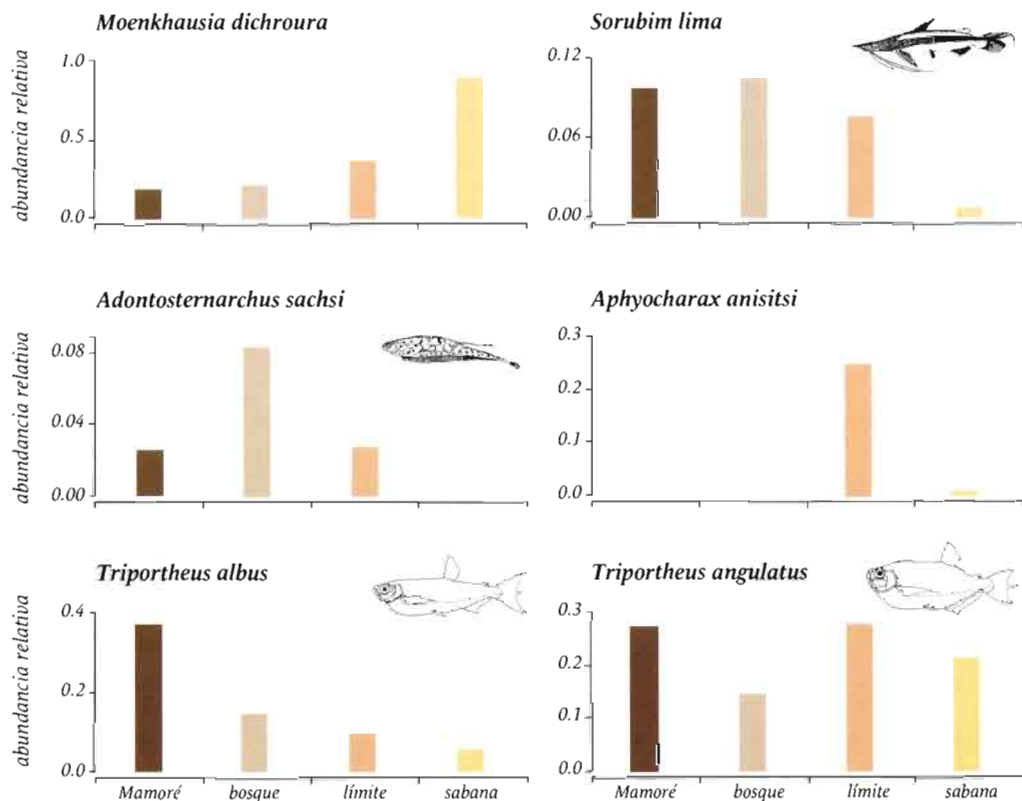


Figura XII.7 Ejemplos de patrones de distribución específica: abundancia relativa (CPUE) de seis especies en cuatro tipos de lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré. Existen varios tipos de patrones: distribución homogénea, gradual o exclusiva en un tipo de lagunas o al contrario, que excluye un solo tipo de laguna. La distribución de especies de un mismo género (*Triportheus albus* y *T. angulatus*) puede ser diferente.

nas del límite como *Sorubim lima* y *Adontosternachus sachsi*, mayormente capturadas en las lagunas del bosque o del Río Mamoré. Estos patrones de distribución pueden ser explicados en base a los requerimientos ecológicos de cada especie relacionados con las condiciones ambientales físicas (p.e. oxígeno, pH y temperatura) y biológicas (p.e. predación, competencia y densidad de individuos), junto a las estrategias biológicas de las especies. La distribución de las especies de un mismo género puede ser diferente (Fig. XII.7), correspondiendo a diferentes requerimientos ecológicos. Por esta razón, es generalmente más pertinente enfocar los estudios al nivel de especie.

A continuación, se recalcan algunos de los patrones funcionales de distribución que fueron detectados en las lagunas del Río Mamoré. Sin embargo, es imprescindible notar que estas relaciones no son exhaustivas y que falta más información para explicar de manera completa la distribución de las especies y la estructura de las comunidades en el Río Mamoré, así como en los demás sistemas de agua dulce del mundo. Sin embargo, el estudio relacionado al Río Mamoré es de mucha relevancia para los científicos, por lo que este río presenta todavía características ambientales naturales y condiciones poco degradadas por las actividades antrópicas.

Rol de las condiciones ambientales en la distribución de las especies

Considerando las variaciones de abundancia de las especies en las ocho lagunas (efecto espacial) y entre las épocas de aguas altas y bajas (efecto temporal) durante dos años de

muestreo, Pouilly & Rodríguez (en prensa) estudiaron los parámetros ambientales más pertinentes para explicar la distribución de las especies, repartidos en dos clases (Cap. V):

- Internos, que caracterizan las condiciones dentro de la laguna (p.e. transparencia, pH, conductividad, profundidad, temperatura, forma y superficie de la laguna);
- Externos, que caracterizan las condiciones que pueden influir sobre los procesos biológicos y físicos internos a la laguna, pero que están ligados a la posición de la laguna en la llanura (como distancia al Río Mamoré, tipo de conexión y variabilidad temporal de las condiciones internas).

Estos autores concluyeron que las variaciones espaciales son dominantes en relación a las temporales y están principalmente ligadas al gradiente de las condiciones ambientales entre las lagunas cercanas al Mamoré y las de sabana (Cap. V). No obstante, el efecto temporal es indirectamente determinante, por lo que el nivel de fluctuación estacional de las condiciones está ligado a la posición de la laguna en la llanura (Cap. V). La distribución de las especies está controlada por dos parámetros locales principales: la transparencia y profundidad del agua, aunque el pH, conductividad y temperatura parecen ser secundarios (Pouilly & Rodríguez, en prensa).

Rol de la visión en la distribución de las especies

Las diferencias de distribución de los órdenes en los tipos de laguna pueden ser parcialmente explicadas por la transparencia del agua (Fig. XII.8). Dos estudios recientes en el Río

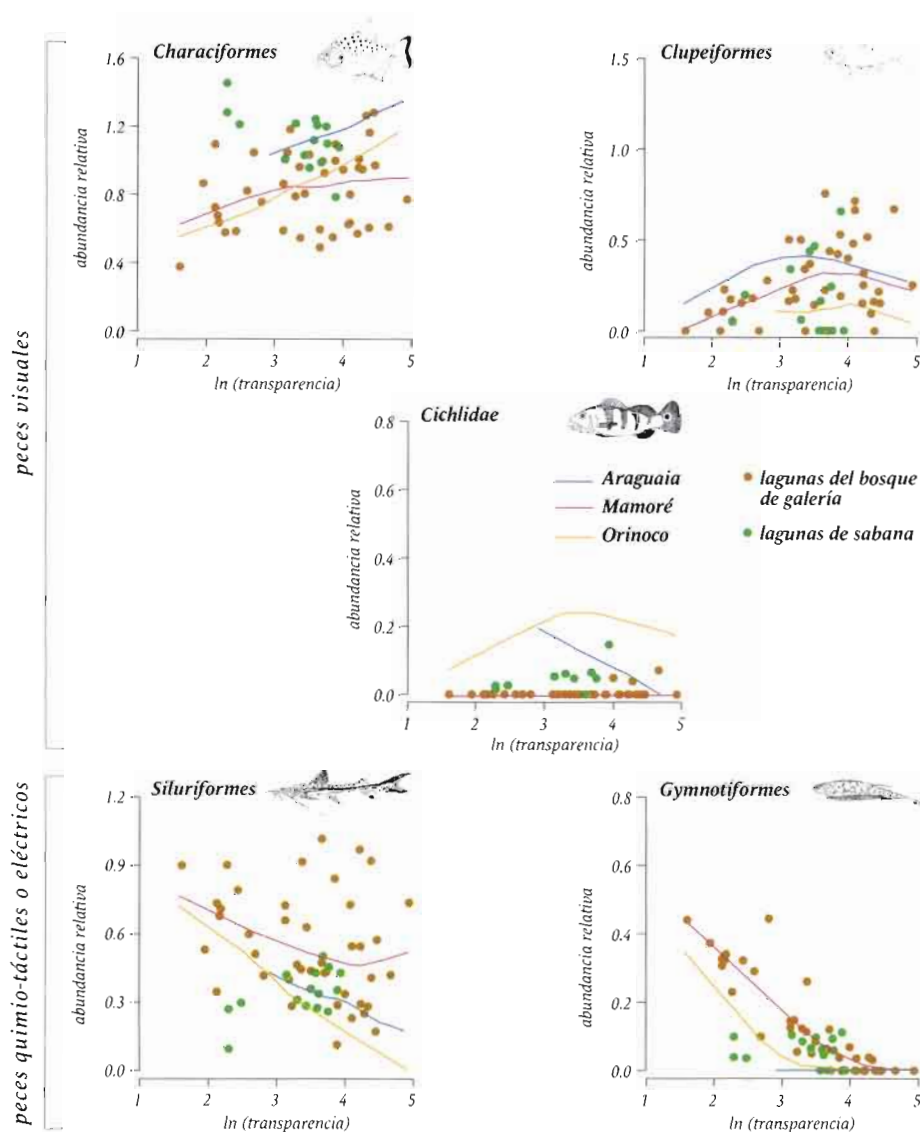


Figura XII.8 Relación entre la transparencia (transformados en Ln) y la abundancia relativa (CPUE) de captura en los cinco principales órdenes de peces que colonizan las lagunas de sabana y del bosque de galería de la llanura de inundación del Río Mamoré Central (los Perciformes son representados sólo por la familia de los Cichlidae). Las curvas son de tipo Loewess, que imprimen las tendencias de evolución de la abundancia en relación a la transparencia para los tres sistemas del Río Mamoré (Bolivia), del Río Orinoco (Venezuela) y del Río Araguaia (Brasil). Los peces que utilizan la visión (con ojos grandes) son más abundantes en las aguas claras; los peces quimio-táctiles o eléctricos (con ojos pequeños) que utilizan poco la visión son más abundantes en las aguas turbias (Pouilly & Rodríguez, en prensa).

Orinoco (Venezuela; Rodríguez & Lewis, 1997) y en el Río Araguaia (Brasil, Tejerina-Garro *et al.*, 1998) han observado este mismo fenómeno y lo han explicado en base al rol que juega la visión en la ecología de cada grupo taxonómico. Los Siluriformes y Gymnotiformes incluyen especies que mayormente utilizan poca la visión, por lo que tienen ojos pequeños y han desarrollado otros sistemas de detección (táctil y químico para los Siluriformes, eléctrico para los Gymnotiformes). Estas especies se encuentran generalmente en aguas turbias. Por el contrario, las especies de Characiformes, Perciformes y Clupeiformes tienen una alta sensibilidad óptica y se encuentran preferentemente en aguas claras. En el Río Mamoré esta diferenciación es válida en las lagunas del bosque de inundación pero no en las lagunas de sabana, donde aunque la transparencia del agua aparece intermedia (Cap. V), es reducida la abundancia de Siluriformes y Gymnotiformes (Pouilly & Rodríguez, en prensa). Este resultado puede ser explicado por la ausencia de conexión entre las lagunas de sabana y el resto del sistema, en época de inundación. Es posible que la mayoría de las especies de Siluriformes y Gymnotiformes necesita un acceso temporal al resto del sistema para permitir el proceso de colonización.

Dieta de las principales especies de peces

En los ríos de llanura y en la zona de inundación, los peces tienen amplios rangos de posibilidades tróficas y generalmente todos los tipos de regímenes están representados: ilíofago (barro, sedimentos), algívoro (algas y perifiton), detritívoro (material en descomposición), omnívoro, herbívoro (vegetación), zooplanctófono (zooplancton), invertívoro

(insectos o invertebrados en general) y piscívoro (peces). Entre las 140 especies capturadas durante el programa BIOGAB en las ocho lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré, la dieta de 102 especies fue determinada a través del análisis de los contenidos estomacales complementado por una recopilación bibliográfica (Pouilly *et al.*, en prensa). Estas especies pueden ser clasificadas en cinco grupos tróficos principales (Pouilly *et al.*, 2003, en prensa; Fig. XII. 9). Fueron identificadas 35 especies que consumen mayormente invertebrados acuáticos o terrestres (invertívoros); 30 especies tienen un régimen piscívoro; 25 especies consumen mayormente algas (algívoros), a veces mezclado con barro (ilíofagos); siete especies tienen una dieta compuesta principalmente por vegetación y algas (herbívoros), pero a veces complementada por invertebrados o peces; y cinco especies tienen una dieta dominada por el consumo de zooplancton (zooplanctívoros).

El nivel de especialización de las especies es una característica ecológica importante, porque indica las dificultades que podría confrontar una especie en el caso que ocurrieran cambios en la disponibilidad del recurso. En el caso de los grupos tróficos descritos del Río Mamoré, los piscívoros y detritívoros (correspondiente al grupo de los algívoros e ilíofagos) parecen estar bastante especializados, mientras que los herbívoros e invertívoros son más generalistas (Fig. XII.10). Se puede notar que ambos grupos más especializados utilizan recursos ampliamente distribuidos y abundantes en el río y en la llanura (sedimentos, algas y peces), por lo que es poco probable que estas especies sean afectadas por cambios ambientales o la reducción de la llanura. Por otro lado, otras especies como *Colossoma macropomum* (pacú), están muy sujetas a un solo recurso con condiciones particulares. Tales especies po-

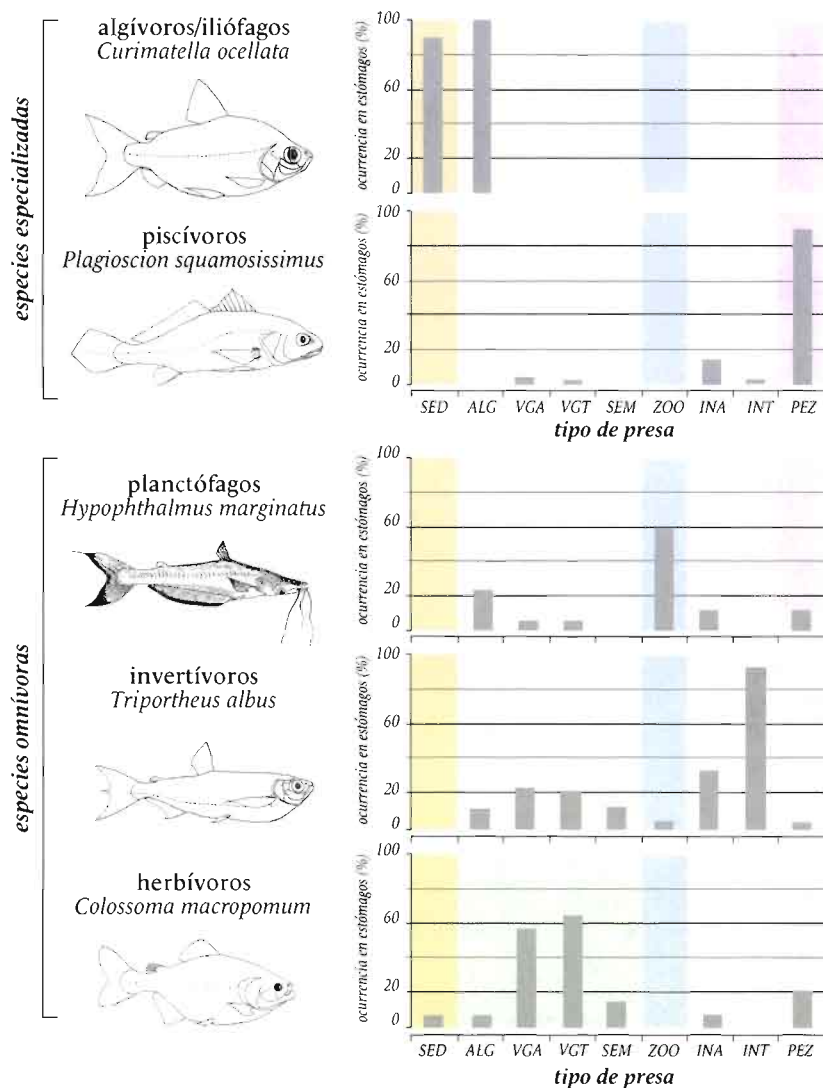


Figura XII.9 Ejemplos del perfil alimenticio de cinco especies del Río Mamoré, representando a los cinco principales grupos tróficos. El estudio de las presas contenidas en el estómago de los peces permite determinar el régimen alimenticio de cada especie, así como su nivel de especialización alimenticia. El porcentaje de presencia indica el tipo de presa que es dominante o ausente. Una fuerte dominancia de uno o dos tipos de presas indica un régimen estricto (especializado). Al contrario, la presencia de varios tipos de presas indica un régimen más omnívoro (Fig. XII.10).

SED= Sedimentos

VGT= Vegetación terrestre

INA= Invertebrados acuáticos

ALG= Algas

SEM= Semillas

INT= Invertebrados terrestres

VGA= Vegetación acuática

ZOO= Zooplancton

PEZ= Peces



Hypophthalmus sp.



Serrasalmus sp.



Loricaria sp.

Tres géneros representativos de la fauna piscícola de la llanura de inundación del Río Mamoré central. Acuarelas de France Pincon de Sel, con la gentil autorización de la artista.

drían ser afectadas por cambios en las condiciones ambientales.

Se debe precisar que los regímenes descritos son generales y pueden cubrir un amplio rango de presas como se da en el caso de los invertebrados. Además, una especie especializada puede tener una cierta flexibilidad en

caso de ser sometida a una presión ambiental o por la desaparición de un recurso. Esta flexibilidad es difícil de evaluar sin realizar estudios complementarios. Por otro lado, con el conocimiento actual, no es posible prever cuál será el comportamiento de las especies en caso de un cambio drástico del medio ambiente.

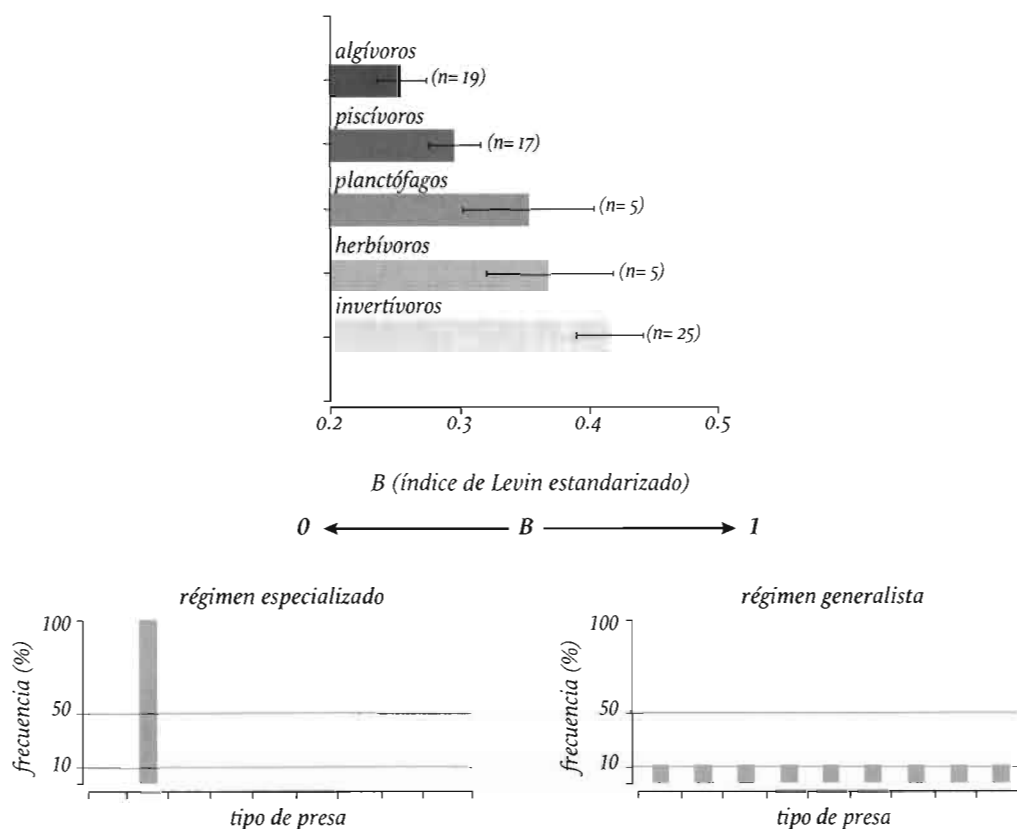


Figura XII.10 Nivel de especialización de la dieta de 71 especies de peces del Río Mamoré, agrupadas en cinco grupos tróficos (datos de Pouilly *et al.*, en prensa). El nivel de especialización de la dieta se cuantifica por el índice de diversidad estandarizado de Levin $B = 1 / [N \sum (P_i^2)]$, donde N es el número de presas y P_i es la proporción de presa de tipo i en la dieta de la especie. Este índice tiene un valor entre 0 (indicando un régimen ligado a un solo tipo de presa) y 1 (indicando un régimen donde todos los tipos de presa son consumidos en la misma proporción).

La comparación de las clasificaciones tróficas es difícil, por lo que todavía no existen categorías tróficas generales y cada autor las describe adaptadas a cada sistema estudiado. Matthews (1998) ha resumido nueve estudios que incluyen la descripción de categorías tróficas y presenta una lista de 21 categorías. Pero cada uno de estos estudios compilados determina entre 3 y 9 categorías.

Al nivel de las especies, se puede comparar las dietas de ciertas especies con una amplia distribución geográfica en toda la Amazonía. Por ejemplo, los Curimatidae tienen una dieta de micrófagos, consumiendo barro y/o perifiton y fitoplancton. Las especies del género *Hypophthalmus* son reconocidas como zooplanctófagas; *Leporinus* y *Schizodon* como herbívoros; *Acestrorhynchus*, *Hoplias malabaricus* y *Plagioscion squamosissimus* como piscívoros; *Triporthus* y *Pimelodus* como omnívoros. Para estas especies, las dietas determinadas en el Río Mamoré son similares a las observadas en otros sistemas con diferentes condiciones ambientales (Pouilly *et al.*, 2003).

Adaptación morfológica según la dieta

Para ser más eficiente en su medio ambiente la morfología de los organismos tiende a evolucionar. En general, estas modificaciones morfológicas siguen patrones similares y los organismos que utilizan un mismo recurso tienen características morfológicas similares, pero diferentes de los organismos que utilizan otros recursos. En el caso de los peces, varios estudios han observado que existe una relación entre las características morfológicas y la dieta (Pouilly *et al.*, 2003; Fig. XII.11). En el Río Mamoré, las especies que aparecen más espe-

cializadas al nivel trófico, como los detritívoros y los piscívoros, son también las que están más especializadas al nivel morfológico (Pouilly *et al.*, 2003). Las características principales son un tracto digestivo largo en los detritívoros; un mayor tamaño de cuerpo, boca y cabeza y un tracto digestivo pequeño en los piscívoros; branquioespinas alargadas y numerosas en los planctófagos. La diversificación morfológica está en relación con la riqueza específica del sistema. Además de estas relaciones, Pouilly *et al.* (2003) concluyeron que la comunidad de peces del Río Mamoré ha logrado un alto nivel de diversificación trófica y taxonómica, con la presencia de especies de regímenes y morfologías especializados.

Distribución de las especies en relación a su dieta

En todas las lagunas, las comunidades están co-dominadas por las especies detritívoras (algívoras - ilíofagas) e invertívoras, mientras que las especies piscívoras parecen ser menos abundantes. Las especies zooplanctívoras y herbívoras son poco abundantes. Además de este patrón general, la estructura trófica se modifica entre tipos de laguna, excepto por el grupo de los piscívoros que tiene una abundancia similar en todas las lagunas (Fig. XII.12). Las comunidades de las lagunas situadas cerca al Río Mamoré y en el bosque tienen mayor abundancia de detritívoros y menor densidad de herbívoros. Por lo contrario, las comunidades de las lagunas situadas al límite de la sabana y en la sabana presentan una mayor abundancia de invertívoros y una menor proporción de zooplanctívoros.

Una hipótesis relacionada al Concepto del Pulso en el Flujo (Junk *et al.*, 1989), puede ser

propuesta en relación a las características ambientales de las lagunas. Las lagunas cercanas al Río Mamoré pueden recibir aguas blancas en época de aguas altas y entonces pueden ser consideradas como ricas en nutrientes, teniendo la capacidad de soportar una gran producción primaria (fitoplancton). Además, estas lagunas cercanas al Río Mamoré son sometidas a una gran variación del nivel de aguas, que limita la influencia de los aportes terrestres, especialmente durante la época seca. En

relación a estas características, estas lagunas parecen ser más favorables a las especies micrófagas (detritívoros y zooplanctívoros), que dependen directamente de la producción primaria. En cambio las lagunas alejadas del Río Mamoré poseen una mayor abundancia de macrófagos (invertívoros, herbívoros), excepto piscívoros y características que pueden ser consideradas como favorables a estas especies (p.e. aguas pobres en nutrientes, vegetación ribereña en todo el año y

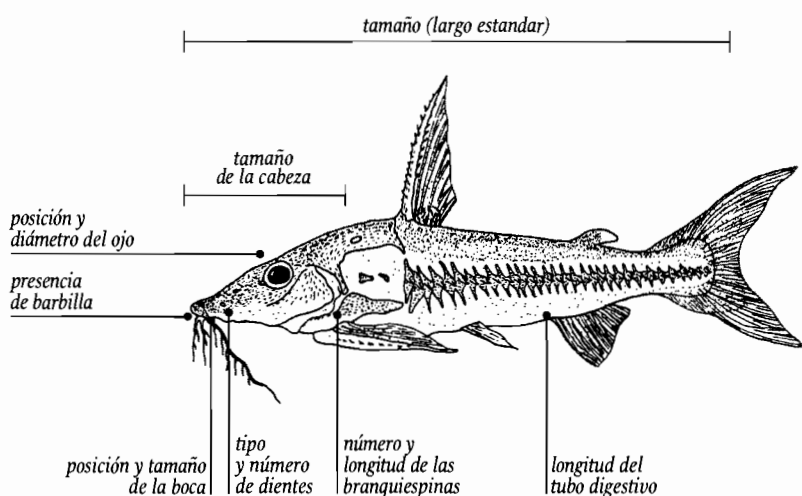


Figura XII.11 Características morfológicas de los peces relacionadas a la dieta. La longitud del tubo digestivo permite diferenciar un régimen carnívoro (corto) o herbívoro (largo). El número y la longitud de las branquiespinas es un indicador de la actividad de filtración. El tamaño del cuerpo, cabeza y boca está correlacionado con el tamaño de las presas ingeridas. Las barbillas, posición de la boca y de los ojos son indicadores del lugar donde se alimenta el pez (los peces bénticos se caracterizan por la presencia de barbillas, una boca que se abre por abajo y ojos posicionados en la parte superior de la cabeza; los peces pelágicos tienen las características inversas). Los dientes son indicadores del tipo de comida consumido (dientes molariformes indican peces herbívoros o malacófagos, que consumen moluscos con concha o bivalvos y dientes caniformes indican los peces piscívoros, entre otros).

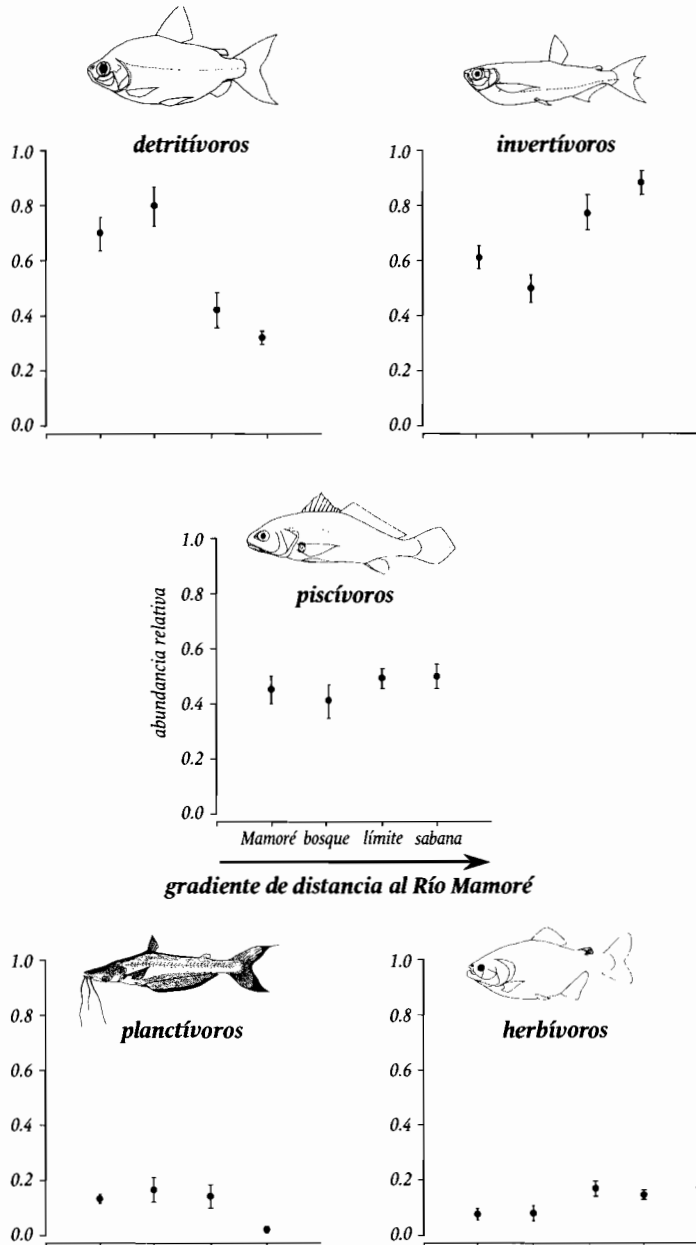


Figura XII.12 Abundancia relativa (CPUE) de los principales grupos tróficos en cuatro tipos de lagunas en la llanura de inundación del Río Mamoré central (modificado de Pouilly *et al.*, en prensa).

Mamoré: 2 lagunas, n= 15 muestras; *Bosque:* 2 lagunas, n= 14 muestras; *Límite:* 2 lagunas, n= 13 muestras; *Sabana:* 2 lagunas, n= 15 muestras; Una muestra corresponde a una fecha de captura en una laguna.

estabilidad de las condiciones). Para comprobar esta hipótesis se necesita evaluar la disponibilidad de cada recurso en el medio, lo que es bastante difícil y frecuentemente ignorado en los estudios amazónicos. Sin embargo, por la heterogeneidad que se observa en el gradiente de las lagunas del Río Mamoré se puede suponer que la estructura trófica de las comunidades está también afectada por las características ambientales.

Estos resultados concuerdan con las observaciones de Soares *et al.* (1986), realizadas en la comunidad de peces de la llanura de inundación del Río Amazonas central. Otros estudios han destacado la dominancia de los iliófagos y de los piscívoros (Lowe Mc Connell, 1964; Bonnetto *et al.*, 1969; Goulding, 1980; Goulding *et al.*, 1988; Merona *et al.*, 2001). Sin embargo, en las aguas claras del Río Machado (Goulding, 1980) y en las aguas negras del Río Negro (Goulding *et al.*, 1988) el material vegetal proveniente del bosque es también una fuente esencial para la comunidad de peces, la cual está dominada por especies herbívoras.

El patrón que surge de estos análisis sobre la estructura trófica de la comunidad indica que de un sistema al otro, las especies y sobre todo las especies especializadas mantienen una misma dieta. Sin embargo, cambia el número de especies por cada grupo trófico. Así se advierte que existe un filtro que selecciona la presencia de las especies de acuerdo a su régimen alimenticio.

Estrategia de reproducción

Los aspectos de reproducción de los peces del Río Mamoré son poco conocidos, por lo que los parámetros involucrados en la definición

de la estrategia de reproducción son varios y difícilmente obtenibles. También la reproducción es un fenómeno determinado por las condiciones hidrometeorológicas, por lo que es esencial realizar estudios detallados durante mayores períodos de tiempo y con mayor frecuencia de muestreo para obtener una evaluación confiable. En el Río Mamoré, se ha estudiado la biología con algunas indicaciones sobre su reproducción de las especies comerciales como el sábalo (Loubens & Panfili, 1995), el pacú (Loubens & Panfili, 1997), el tambaquí (Loubens & Panfili, 2001), el surubí y la chuncuina (Loubens & Panfili, 2000). Los parámetros de reproducción: fecundidad, tamaño de los huevos, época de reproducción, tamaño de la primera madurez y tamaño máximo fueron evaluados en 15 especies abundantes del Río Mamoré (Leciak, 1999). Aunque estas evaluaciones son preliminares, permiten una primera aproximación de las estrategias de vida de los peces en las lagunas del Río Mamoré. El análisis de clasificación jerárquica indica una buena adecuación con los tipos descritos por Winemiller (1989; Fig. XII.13). Sin embargo, el número de especies del Río Mamoré que fue clasificado es demasiado reducido para interpretar la estructura de las comunidades en relación a este criterio de reproducción. Queda pendiente realizar una investigación más detallada para entender y describir la distribución de los peces en la llanura de inundación.

CONCLUSIÓN

La diversidad de los peces en el Río Mamoré es importante en el contexto regional de la diversidad de la Cuenca Amazónica que alberga este río. Por los filtros sucesivos descritos por Tonn *et al.* (1990), la diversidad taxonó-

mica observada es un reflejo fiel de la diversidad potencial de esta cuenca. Todos los principales grupos taxonómicos amazónicos se encuentran en el Río Mamoré y más específicamente en su llanura de inundación. Sin embargo, la llanura de inundación es un complejo de hábitats en que las especies han logrado colonizar y aprovechar toda la diversi-

dad de condiciones. La fluctuación de las condiciones ambientales entre aguas bajas y altas produce importantes cambios en la abundancia y distribución de los peces (Lowe Mc Connell, 1987; Rodríguez & Lewis, 1994). Sin duda, se puede afirmar que esta característica controla la estructura de las comunidades de peces y mantiene su diversidad.

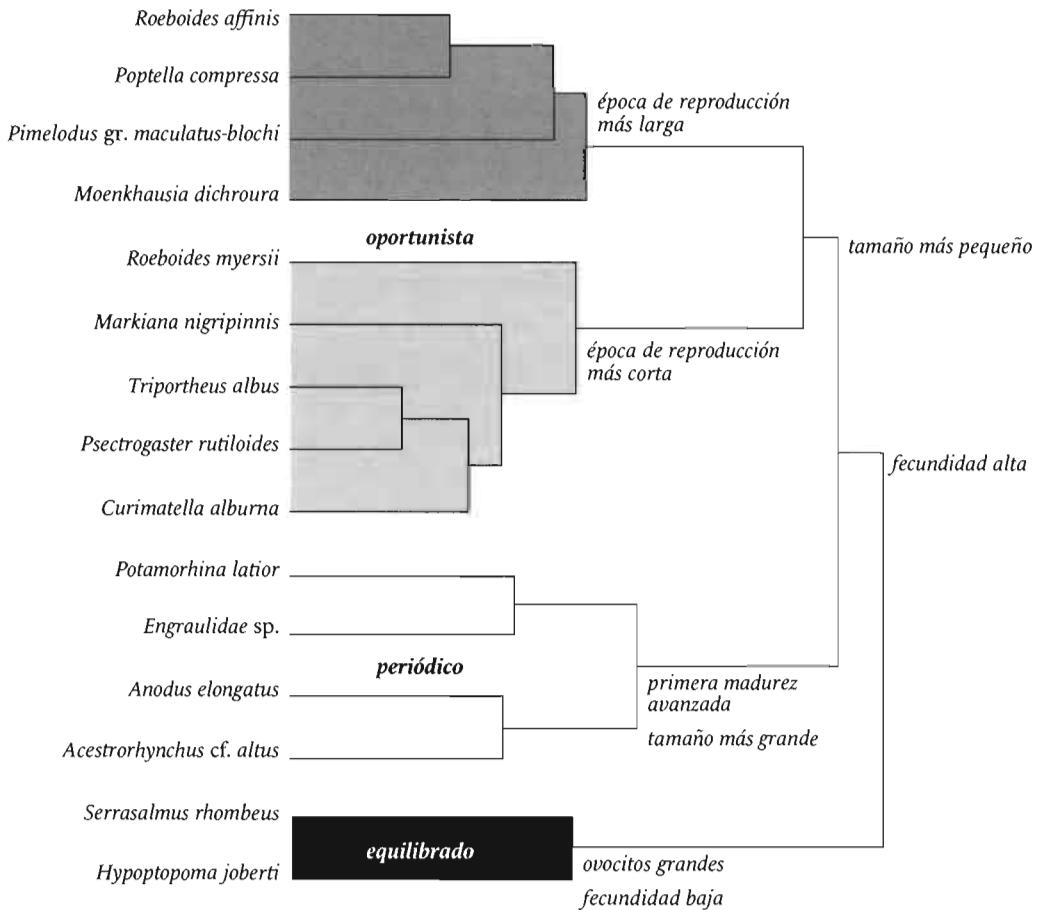


Figura XII.13 Estrategia de reproducción de 15 especies abundantes en las lagunas del Río Mamoré. El análisis de clasificación jerárquica revela tres grandes tipos de estrategias reproductivas descritas por Winemiller (1989) (modificado de Leciak, 1999).

Los resultados obtenidos en la llanura de inundación del Río Mamoré muestran que cada tipo de hábitat alberga una fauna diferenciada, compuesta por especies con determinados requerimientos ecológicos. En base a esto, la desaparición de un tipo de hábitat puede llevar a la desaparición de las especies que encuentran condiciones imprescindibles para su desarrollo solamente en este hábitat.

El patrón de distribución de las 140 especies de las lagunas del Río Mamoré está principalmente relacionado con la ubicación de las lagunas en la llanura, que influye directamente sobre los parámetros abióticos que controlan la presencia y/o abundancia de las especies, como transparencia y profundidad de las aguas. La principal diferencia ocurre entre las comunidades de las lagunas de sabana y las lagunas influenciadas por las inundaciones del Río Mamoré. En época de inundación, las lagunas del bosque de galería se interconectan, aunque las lagunas de sabana queden aisladas. La inundación provoca una homogeneización de la calidad del agua y genera las conexiones que favorecen al desplazamiento de las especies que necesitan varios tipos de hábitats para cumplir con su ciclo vital. Por otro lado, las lagunas de sabana albergan a otras especies que necesitan mayor estabilidad temporal.

Cuantitativamente, la especificidad faunística (que corresponde al número de especies exclusivas) entre las lagunas es reducida. Entre las 140 especies de peces, solo diez son exclusivas de la fauna de las lagunas de sabana o de las del bosque de galería. Finalmente, la diferencia de fauna entre los tipos de lagunas corresponde más a las variaciones de la abundancia relativa de las especies. Resultados similares fueron reportados en otros sistemas amazónicos (Machado-Allison, 1990; Henderson & Crampton, 1997). Sin embargo, no exis-

te por el momento evidencia para afirmar si estas especies son capaces de colonizar todos los ambientes o si necesitan diferentes ambientes y la conexión entre ellos, para cumplir su ciclo de vida. En este sentido, un estudio más completo sobre la reproducción y otro sobre los desplazamientos temporales de los peces en la llanura serían un importante aporte para interpretar conjuntamente los diversos patrones ligados a la taxonomía, la visión y la alimentación, que fueron descritos hasta ahora en las lagunas de la llanura de inundación del Río Mamoré central.

BIBLIOGRAFÍA

- Bonetto, A.A., W. Dioni & C. Pignalberi. 1969.** Limnological investigations on biotic communities in the middle Paraná river valley. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 17:1035-1050.
- Castelló, V. 1987.** Composición y evolución espacio-temporal de la comunidad de peces de los Llanos de Moxos, Beni, Bolivia. Tesis de Doctorado, Universidad de Córdoba, Argentina. 181 p.
- Dos Santos, G.M. 1990.** Pesca e ecologia dos peixes do Rondonia. Tesis de doctorado, INPA - Fundacao Universidad do Amazonas, Manaus, Brasil. 228 p.
- Durand, J.P. 1968.** Etude des poissons récoltés dans la grotte de Umayalanta (Bolivie), *Trichomycterus chaberti* sp. n. *Annales de Spéléologie* 23(2): 343-353.
- Fowler, H.W. 1940.** Zoological results of the second Bolivian expedition for the Academy of natural Sciences of Philadelphia, 1936-1937.

- Part I.- The Fishes. Proceedings of the Academy of natural Sciences of Philadelphia 92: 43-103
- Fowler, H.W. 1948.** Os peixes de agua doce do Brasil, 1a entrada. Arquivos de Zoologia do Estado de Sao Paulo 6: 1-204; 1950, 2a entrada : 205- 404; 1951, 3a entrada : 405-604.
- Géry, 1984.** The fishes of Amazonia. *En*: Sioli, H. (ed.). The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Junk Publishers, Dordrecht, Germany. 353-370 pp.
- Goulding, M. 1980.** The fishes and the forest. Explorations in amazonian natural history. University of California Press, USA. 280 p.
- Goulding, M., M.L. Carvalho & E.G. Ferreira. 1988.** Rio Negro. Rich life in poor water. SPB Academic Publishing, The Hague, Holand. 200 p.
- Henderson, P.A. & G.R. Crampton. 1997.** A comparison of fish diversity and abundance between nutrient-rich and nutrient-poor lakes in the Upper Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 13: 175-198.
- Horwitz, R.J. 1978.** Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecological Monographs* 48: 307-321.
- Junk, W.J., P.B. Bayley & R.E. Sparks. 1989.** The flood pulse concept in river-floodplain systems. *En*: Dodge, P.B. (ed.). International large river symposium. Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Science: 110-127.
- Lauzanne, L. & G. Loubens. 1985.** Peces del Río Mamoré. ORSTOM Paris - UTB Trinidad, Bolivia. 65 p.
- Lauzanne, L., G. Loubens & B. Le Guennec. 1991.** Liste commentée des poissons de l'Amazonie bolivienne. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 24(1): 61-76.
- Leciak, E. 1999.** Stratégie de reproduction de 15 poissons Téléostéens du rio Mamoré (Béni, Bolivie). Informe de Maestria, Université de Tours - IRD, France. 35 p.
- Lecointre, G. 1994.** Aspects historiques et heuristiques de l'ichtyologie systématique. *Cybiurn* 18(4): 339-430.
- Loubens, G., L. Lauzanne & J. Géry, 1991.** Contribution à la systématique des Prochilodus boliviens (Pisces, Characiformes, Prochilodidae). *Revue d'Hydrobiologie tropicale*, 24(3): 217-239.
- Loubens, G. & J. Panfili. 1995.** Biologie de *Prochilodus nigricans* (Teleostei: Prochilodontidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 6(1): 17-32.
- Loubens, G. & J. Panfili. 1997.** Biologie de *Colossoma macropomum* (Teleostei: Serrasalmidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 8(1): 1-22.
- Loubens, G. & J. Panfili. 2000.** Biologie de *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum* (Teleostei: Pimelodidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 11(1): 13-34.
- Loubens, G. & J. Panfili. 2001.** Biologie de *Piaractus brachypomus* (Teleostei: Serrasalmidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 12(1): 51-64.
- Low Mc Connell, R.H. 1964.** The fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana, South America. Part 1- Ecological grouping of fish species and effects of the seasonal cycle on

- the fish. *Zoological Journal of the Linnaean Society* 45: 103-144.
- Lowe Mc Connell, R.H. 1987.** Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 382 p.
- Lundberg, J. 2001.** Freshwater riches of the Amazon. *Natural History* 9/01: 36-45.
- Machado-Allison, A. 1990.** Ecología de los peces de las áreas inundables de los llanos de Venezuela. *Interciencia* 15: 411-423.
- Matthews, W.J. 1998.** Patterns in freshwater fish ecology. Chapman & Hall, New York, USA. 756 p.
- May, R.M. 1988.** How many species are there on the earth? *Science* 241: 1441-1449.
- Mérona, B. de, G. Mendes dos Santos & R. Gonçalves de Almeida. 2001.** Short term effects of Tucuruí dam (Amazonia, Brazil) on the trophic organization of fish community. *Environmental Biology of Fishes* 60: 375-392.
- Moyle, P.B. & J.J. Cech 1996.** Fishes: an introduction to ichthyology. 3rd edition, Prentice Hall, Toronto, Canada. 590 p.
- Nelson, J.S. 1994.** Fishes of the world. John Wiley & Sons, London, UK. 600 p.
- Pianka, E.R. 1970.** On r and K selection. *American Naturalist* 104: 592-597.
- Pouilly, M., C. Ibañez, M. Gutierrez & T. Yunoki. 1999.** Funcionamiento ecológico de las lagunas de la zona de inundación del Río Mamoré (Beni - Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación* 6: 41-54.
- Pouilly, M. & G. Miranda. 2003.** Morphology and reproduction of the cavefish *Trichomycterus chaberti* and the related epigeal *Trichomycterus cf. barboursi*. *Journal of Fish Biology* 63: 490-505.
- Pouilly, M., F. Lino, J.G. Bretenoux & C. Rosales. 2003.** Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology* 62: 1137-1158.
- Pouilly, M., S. Barrera & C. Rosales. (en prep.).** Taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an altitudinal gradient in the Upper-Beni watershed (Bolivia).
- Pouilly, M. & M.A. Rodríguez. En prensa.** Determinism of fish assemblage structure in Neotropical floodplain lakes: influence of whole-lake and supra-lake conditions. International large river symposium II conference proceeding, Phnom Phen, Cambodia, 2003.
- Pouilly, M., T. Yunoki, C. Rosales & L. Torres. En prensa.** Trophic structure of fish assemblages from Mamoré floodplain lakes (Bolivia). *Ecology of Freshwater Fishes*.
- Rodríguez, M.A. & W.M.J. Lewis. 1990.** Diversity and species composition of fish communities of Orinoco floodplain lakes. *National Geographic Research* 6: 319-328.
- Rodríguez, M.A. & W.M.J. Lewis. 1994.** Regulation and stability in fish assemblages of neotropical floodplain lakes. *Oecologia* 99: 166-180.
- Rodríguez, M.A. & W.M.J. Lewis. 1997.** Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco river. *Ecological Monographs* 67: 109-128.
- Sarmiento, J. & S. Barrera. 1997.** Caracterización de la ictiofauna de la vertiente oriental Andina de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación* 2: 77-100.

Soares, M.G.M., R.G. Almeida & W.J. Junk. 1986.

The trophic status of the fish fauna in Lago Camaleão, a macrophyte dominated floodplain lake in the middle Amazon. *Amazoniana* 9: 511-526.

Tejerina-Garro, E.L., R. Fortin & M.A. Rodríguez.

1998. Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia River, Amazon Basin. *Environmental Biology of Fishes* 51: 399-410.

Tonn, W.M., J.J. Magnuson, M. Rask & J.

Toivonen. 1990. Intercontinental comparison of small lake fish assemblage: the balance between local and regional process. *American Naturalist* 136: 345-375.

Winemiller, K.O. 1989. Patterns of variation in life

history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* 81: 225-241.

Winemiller, K.O. & K.A. Rose. 1992. Patterns of life

history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2196-2218.

Anexo XII.1 Lista de las especies catalogadas en la cuenca del Río Mamoré por debajo de 200 m de altitud (Llanos de Moxos).

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones		
Beloniformes	Belontiidae	<i>Potamorhaphis guianensis</i> (Jardine, 1843)	1			
		<i>Potamorhaphis</i> sp.	11	probablemente <i>Potamorhaphis</i> cf. <i>eigenmanni</i> Miranda Ribeiro, 1915		
		<i>Strongylura</i> sp.	11			
Characiformes	Anostomidae	<i>Abramites hypselonotus</i> (Günther, 1868)	11			
		<i>Acanthocharax</i> sp.	1			
		<i>Anostomus</i> cf. <i>plicatus</i> Eigenmann, 1912	11			
		<i>Leporinus fasciatus</i> (Bloch, 1794)	2			
		<i>Leporinus friderici friderici</i> (Bloch, 1795)	1;2;11			
		<i>Leporinus y-ophorus</i> Eigenmann, 1922	11			
		<i>Leporinus</i> sp.	11	nueva especie a identificar?		
		<i>Leporinus striatus</i> Kner, 1859	11			
		<i>Leporinus trifasciatus</i> Steindachner, 1876	1;2;11			
		<i>Rhytiodus argenteofuscus</i> Kner, 1859	11			
		<i>Rhytiodus lauzannei</i> Géry, 1987	11	PBI, individuos intermedios con <i>R. microlepis</i>		
		<i>Rhytiodus microlepis</i> Kner, 1859	11	PBI		
		<i>Schizodon fasciatus</i> Agassiz, 1829	1;2;11			
		Characidae: Aphyocharacinae + Paragoniinae				
				<i>Aphyocharax alburnus</i> (Günther, 1869)	11	PBI
		<i>Aphyocharax paraguayensis</i> Eigenmann, 1915	11	PBI		
		<i>Aphyocharax pusillus</i> (Günther, 1868)	4;8			
		<i>Paragoniates alburnus</i> Steindachner, 1876	11			
		<i>Prionobrama filigera</i> (Cope, 1870)	2;11			
Characidae: Bryconinae						
		<i>Brycon cephalus</i> (Günther, 1869)	11	PBI		
		<i>Brycon erythropterus</i> (Cope, 1871)	11	PBI		
		<i>Brycon melanopterus</i> (Cope, 1872)	2	PBI		
		<i>Brycon amazonicus</i> (Spix & Agassiz, 1829)	2	PBI; syn. <i>Brycon pellegrini</i> Holly, 1929		
		<i>Chalceus erythrurus</i> (Cope, 1870)	11	PBI		
		<i>Chalceus macrolepidotus</i> Cuvier, 1818	2	PBI		
		<i>Salminus affinis</i> Steindachner, 1879	11			
		<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier, 1816)	11			
		<i>Triportheus albus</i> Cope, 1872	11			
		<i>Triportheus angulatus</i> (Spix in Agassiz, 1829)	1;2;11			
		<i>Triportheus culter</i> (Cope, 1871)	11			
Characidae: Characinae						
		<i>Acestrorhynchus altus</i> Menezes, 1969	1;11	PBI		
		<i>Acestrorhynchus falcatus</i> (Bloch, 1794)	1	PBI		
		<i>Acestrorhynchus microlepis</i> (Schomburgk, 1841)	1; 11	PBI, syn. <i>A. guianensis</i> Menezes, 1969		
		<i>Acestrorhynchus heterolepis</i> (Cope, 1878)	1	PBI		
		<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)	1	PBI; confusión entre <i>A. altus</i> y <i>A. lacustris</i>		
		<i>Charax gibbosus</i> (Linnaeus, 1758)	1;11			

CAPÍTULO XII • PECES DE LAS LAGUNAS

Anexo XII.1 Cont.

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones	
Characiformes	Characidae: Characinae	<i>Cynopotamus amazonus</i> (Günther, 1868)	1;11		
		<i>Eucynopotamus</i> sp.	11	PBI, nueva especie a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)	
		<i>Galeocharax gulo</i> (Cope, 1870)	11		
		<i>Roeboides affinis</i> (Günther, 1868)	1;2;11		
		<i>Roeboides myersi</i> Gill, 1870	1;11		
		<i>Roeboides</i> sp.	11	nueva especie a identificar?	
		<i>Roestes molossus</i> (Kner, 1860)	11		
		Characidae: Cheirodontinae	<i>Aphyocheirodon</i> sp.	11	nueva especie a identificar?
			<i>Cheirodon piaba</i> Lütken, 1874	11	
			<i>Cheirodon</i> sp.	11	nueva especie a identificar?
			<i>Megalampodus</i> sp.	11	nueva especie a identificar?
			<i>Microschemibrycon hasemani</i> (Fowler, 1914)	11	
			<i>Odontostilbe dierythrura</i> Fowler, 1940	11	
	<i>Odontostilbe</i> sp.		11	nueva especie a identificar?	
	<i>Parecbasis cyclolepis</i> Eigenmann, 1915	11			
	Characidae: Cynodontinae	<i>Cynodon gibbus</i> Spix in Agassiz, 1829	1;11		
		<i>Hydrolycus scomberoides</i> (Cuvier, 1816)	1;2;11	syn. <i>H. pectoralis</i> Günther 1866, presencia de <i>H. armatus</i> (Schomburgk, 1841)?	
		<i>Rhaphiodon vulpinus</i> Agassiz, 1829	1;11		
	Characidae: Glanduloaudinae	<i>Xenobrycon polyancistrus</i> Weitzman, 1987	11		
	Characidae: Stethaprioninae	<i>Brachychalcinus copei</i> (Steindachner, 1882)	11		
		<i>Poptella compressa</i> Valenciennes in C.V., 1849	1;11		
		<i>Stethaprion crenatum</i> Eigenmann, 1916	1;11		
	Characidae: Tetragonopterinae	<i>Astyanacinus moorii</i> (Boulenger, 1892)	11		
<i>Astyanacinus multidentis</i> Pearson, 1924		11			
<i>Astyanax abramis</i> (Jenyns, 1842)		11			
<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus, 1758)		1;11			
<i>Astyanax</i> cf. <i>mucronatus</i> Eigenmann, 1909		11			
<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier, 1819)		11			
<i>Astyanax lineatus</i> Perugia, 1891		11			
<i>Bryconops alburnoides</i> Kner, 1858		11			
<i>Ctenobrycon spilurus</i> (Valenciennes in C.V., 1849)		1;2;11	syn. <i>C. hauxwellianus</i> (Cope, 1870)?		
<i>Gymnocorymbus</i> sp.		1	nueva especie a identificar?		
<i>Gymnocorymbus ternetzi</i> (Boulenger, 1895)		1;2;11			
<i>Gymnocorymbus thayeri</i> Eigenmann, 1908		11			
<i>Hemibrycon</i> sp.		11	nueva especie a identificar?		
<i>Hemigrammus</i> cf. <i>marginatus</i> Ellis, 1911		11	PBI		
<i>Hemigrammus lunatus</i> Durbin in Eigenmann, 1918		11	PBI		
<i>Hemigrammus unilineatus</i> (Gill, 1858)		11	PBI		
<i>Hemigrammus</i> sp.		11	PBI, nueva especie a identificar?		
<i>Hyphessobrycon bentosi</i> Durbin in Eigenmann, 1908	11	PBI			

Anexo XII.1 Cont.

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones
Characiformes	Characidae: Tetragonopterinae	<i>Hyphessobrycon callistus</i> (Boulenger, 1900)	1;11	PBI
		<i>Hyphessobrycon serpae</i> Durbin in Eigenmann, 1908	11	PBI
		<i>Knodus breviceps</i> Eigenmann, 1908	7	syn. <i>Bryconamericus breviceps</i>
		<i>Knodus</i> sp.	1	nueva especie a identificar?
		<i>Markiana nigripinnis</i> (Perugia, 1891)	1;11	
		<i>Moenkhausia cf. colletti</i> (Steindachner, 1882)	11	
		<i>Moenkhausia cotinho</i> Eigenmann, 1908	2;11	
		<i>Moenkhausia dichroua</i> (Kner, 1858)	1;11	
		<i>Moenkhausia jamesi</i> Eigenmann, 1908	2	
		<i>Moenkhausia oligolepis</i> (Günther, 1864)	11	
		<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i> (Steindachner, 1907)	1;11	
		<i>Phenacogaster</i> sp.	11	PBI, nueva especie a identificar?
		<i>Piabucus melanostomus</i> Holmberg, 1891	11	
		<i>Tetragonopterus argenteus</i> Cuvier, 1818	1;11	
		Characidiidae	Characidium bolivianum Pearson, 1924	
Curimatidae	<i>Steindachnerina guentheri</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)		1	
		<i>Potamorhina laticeps</i> (Valenciennes, 1850)	1	
		<i>Steindachnerina leucisca</i> (Günther, 1868)	1	
		<i>Cyphocharax microcephalus</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	1	
		<i>Psectrogaster essequibensis</i> (Günther, 1864)	1	
		<i>Curimata</i> sp.	1	
		<i>Curimatella alburna</i> (Müller & Troschel, 1845)	1	PBI, confusión con <i>C. immaculata</i> y <i>C. meyeri</i> ?
		<i>Curimatella dorsalis</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	11	PBI
		<i>Curimatella immaculata</i> (Fernandez-Yépez, 1948)	11	PBI
		<i>Curimatella meyeri</i> (Steindachner, 1882)	1;11	PBI
		<i>Cyphocharax spilurus</i> (Günther, 1864)	1;11	
		<i>Anodus elongatus</i> Agassiz, 1829	11	syn. <i>Eigenmannina melanopogon</i> Fowler, 1906
		<i>Potamorhina altamazonica</i> (Cope, 1878)	11	
		<i>Potamorhina latior</i> (Spix in Agassiz, 1829)	11	
		<i>Prochilodus nigricans</i> Agassiz, 1829	1;2;11	syn. <i>P. beni</i> Pearson 1924, <i>P. labeo</i> Loubens, Lauzanne & Géry, 1991
		<i>Psectrogaster curviventris</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	11	
		<i>Psectrogaster rutiloides</i> (Kner, 1859)	11	
		<i>Steindachnerina bimaculata</i> (Steindachner, 1876)	11	
		<i>Steindachnerina dobula</i> (Günther, 1868)	11	
Erythrinidae	<i>Erythrinus erythrinus</i> (Schneider, 1801)		11	PBI
		<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Spix in Agassiz, 1829)	1;2;11	
		<i>Hoplias aimara</i> (Valenciennes, 1847)	1	
		<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	1;2;11	
Gasteropelecidae	<i>Carnegiella myersi</i> Fernandez-Yépez, 1950		11	

CAPÍTULO XII • PECES DE LAS LAGUNAS

Anexo XII.1 Cont.

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones
Characiformes	Gasteropelecidae	<i>Gasteropelecus sternicla</i> (Linnaeus, 1758)	1;11	
		<i>Thoracocharax securis</i> (Filippi, 1853)	11	
		<i>Thoracocharax stellatus</i> (Kner, 1860)	1;2;11	
Lebiasinidae	<i>Pyrrhulina</i>	<i>Pyrrhulina australe</i> (Eigenmann & Kennedy, 1903)	11	PBI
		<i>Pyrrhulina brevis</i> Steindachner, 1876	1	PBI
		<i>Pyrrhulina vittata</i> Regan, 1912	11	
Serrasalmidae	<i>Colossoma</i>	<i>Colossoma macropomum</i> (Cuvier, 1818)	11	
		<i>Metynnis argenteus</i> Ahl, 1923	1;11	PBI
		<i>Metynnis lippincottianus</i> (Cope, 1870)	11	PBI
		<i>Metynnis hypsauchen</i> (Müller & Troschel, 1844)	1;11	PBI
		<i>Myleus cf. rubripinnis</i> (Müller & Troschel, 1844)	11	PBI
		<i>Myleus tiete</i> (Eigenmann & Norris, 1900)	11	PBI
		<i>Mylossoma aureum</i> (Spix in Agassiz, 1829)	4;11	PBI
		<i>Mylossoma duriventre</i> (Cuvier, 1818)	1;2;4;11	PBI
		<i>Piaractus brachypomus</i> (Cuvier, 1818)	2;11	
		<i>Serrasalmus compressus</i> Jégu, 1991	11	
		<i>Serrasalmus eigenmanni</i> Norman, 1929	11	
		<i>Serrasalmus elongatus</i> Kner, 1860	2;11	
		<i>Serrasalmus hollandi</i> Eigenmann, 1915	11	
		<i>Serrasalmus humeralis</i> Valenciennes, 1850	1	
		<i>Pygocentrus nattereri</i> (Kner, 1860)	1;2;11	
		<i>Serrasalmus rhombeus</i> (Linnaeus, 1766)	1;2;4;11	
<i>Serrasalmus</i> sp.	2	nueva especie a identificar?		
<i>Serrasalmus spilopleura</i> Kner, 1860	1;2;11			
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Pellona castelnaeana</i> Valenciennes in C.V., 1847	11	
		<i>Pellona flavipinnis</i> (Valenciennes, 1848)	2;11	
	Engraulidae	<i>Engraulidae</i> sp.	11	probablemente <i>Anchoviella cf. carrikeri</i> Fowler, 1940 (2 especies?)
Cyprinodontiformes				
	Cyprinodontidae			
		<i>Pterolebias</i> sp.	11	
		<i>Rivulus</i> sp.	1;11	
		<i>Trigonectes</i> sp.		T. Yunoki, no publicado
Gymnotiformes	Apteronotidae	<i>Adontosternarchus sachi</i> (Peters, 1877)	2;11	
		<i>Apteronotus albifrons</i> (Linnaeus, 1766)	11	
		<i>Apteronotus bonapartii</i> Castelnau, 1855	2;11	
		<i>Apteronotus</i> sp.	2;11	nueva especie a identificar?
		<i>Porotergus gimbeli</i> Ellis, 1912	2;11	
		<i>Porotergus cf. gymnotus</i> Ellis, 1912	11	
		<i>Sternarchogiton nattereri</i> (Steindachner, 1868)	2	
		<i>Sternarchorhynchus</i> sp.	11	nueva especie a identificar?
Gymnotidae	<i>Gymnotus</i>	<i>Gymnotus anguillaris</i> Hoedeman, 1962	11	
		<i>Gymnotus carapo</i> Linnaeus, 1758	11	
Hypopomidae	<i>Hypopomus</i>	<i>Hypopomus artedi</i> (Kaup, 1856)	2;11	
		<i>Hypopomus brevirostris</i> (Steindachner, 1868)	11	

Anexo XII.1 Cont.

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones	
Gymnotiformes	Rhamphichthyidae	<i>Gymnorhamphichthys hypostomus</i> Ellis, 1912	11		
		<i>Rhamphichthys rostratus</i> (Linnaeus, 1766)	1;11		
		<i>Rhamphichthys</i> sp.	11	nueva especie a identificar?	
	Sternopygidae	<i>Distocyclus conirostris</i> (Eigenmann & Allen, 1942)	2;11		
		<i>Eigenmannia humboldtii</i> (Steindachner, 1878)	11		
		<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes in C.V., 1847)	1;2;11		
		<i>Rabdolichops eastwardi</i> Lundberg & Mago-Leccia, 1986	2;11		
<i>Sternopygus macrurus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	1;2;11				
Lepidosireníformes	Lepidosirenidae	<i>Lepidosiren paradoxa</i> Fitzinger, 1837	11		
Perciformes	Cichlidae	<i>Bujurquina vittata</i> (Heckel, 1840)	1;11	syn. <i>Aequidens vittatus</i> ?	
		<i>Laetacara dorsigera</i> (Heckel, 1840)	11		
		<i>Apistogramma linkei</i> Kullander, 1982	11		
		<i>Astronotus crassipinnis</i> (Heckel, 1840)	1;11		
		<i>Batrachops</i> sp.	11		
		<i>Chaetobranchiopsis orbicularis</i> (Steindachner, 1875)	1;11		
		<i>Chaetobranchius flavescens</i> Heckel, 1840	11		
		<i>Cichla monoculus</i> Spix, 1831	11		
		<i>Cichla ocellaris</i> Bloch & Schneider, 1801	1		
		<i>Cichlasoma boliviense</i> Kullander, 1983	1;11		
		<i>Crenicichla saxatilis</i> (Linnaeus, 1758)	1	PBI	
		<i>Crenicichla johanna</i> Heckel, 1840	11	PBI	
		<i>Crenicichla lepidota</i> Heckel, 1840	1	PBI	
		<i>Crenicichla</i> cf. <i>semicineta</i> Steindachner, 1892	11	PBI	
	<i>Heros</i> sp.	11			
	<i>Mesonauta festivus</i> (Heckel, 1840)	1;11			
	<i>Mikrogeophagus altispinosus</i> (Haseman, 1911)	1;11	syn. <i>Papiliochromis altispinosus</i>		
	<i>Satanoperca jurupari</i> (Heckel, 1840)	1;11			
		Eleotridae	<i>Eleotridae</i> sp.	11	
		Sciaenidae	<i>Pachypops trifilis</i> (Müller & Troschel, 1849)	11	
	<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)		1;2;11		
Pleuronectiformes	Achiridae	<i>Achirus achirus</i> (Linnaeus, 1758)	11		
Rajiformes	Potamotrygonidae	<i>Potamotrygon hixrix</i> (Müller & Henle, 1841)	11	PBI	
		<i>Potamotrygon</i> cf. <i>motoro</i> (Müller & Henle, 1841)	11	PBI	
		<i>Potamotrygon</i> sp.	1;11	PBI, nueva especie a identificar?	
Siluriformes	Ageneiosidae	<i>Ageneiosus breviflis</i> Valenciennes in C.V., 1840	11		
		<i>Ageneiosus dentatus</i> Kner, 1858	2;6;10;11	syn. <i>A. ucayalensis</i> Castelnau, 1855?	
		<i>Ageneiosus madeirensis</i> Fischer, 1917	1;11		
		<i>Ageneiosus</i> sp.	11	nueva especie a identificar?	
		<i>Ageneiosus ucayalensis</i> Castelnau, 1855	1;2;11		
	Aspredinidae	<i>Tympanopleura</i> sp.	11		
		<i>Amaralia</i> sp.	11		
		<i>Bunocephalus</i> sp.	1;11	nuevas especies a identificar? (3, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)	

CAPÍTULO XII • PECES DE LAS LAGUNAS

Anexo XII.1 Cont.

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones	
Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Auchenipterichthys thoracatus</i> (Kner, 1858)	1;2;11		
		<i>Auchenipterus nigripinnis</i> (Boulenger, 1895)	1;11		
		<i>Auchenipterus nuchalis</i> (Spix in Agassiz, 1829)	11		
		<i>Auchenipterus</i> sp.	1	nueva especie a identificar?	
		<i>Centromochlus</i> sp.	11	nuevas especies a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)	
		<i>Entomocorus benjamini</i> Eigenmann, 1917	1;11		
		<i>Epapterus dispilurus</i> Cope, 1878	1;11		
		<i>Epapterus</i> sp.	1	nueva especie a identificar?	
		<i>Parauchenipterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)	1;11		
		<i>Parauchenipterus</i> sp.	1	nueva especie a identificar?	
		<i>Parauchenipterus striatulus</i> (Steindachner, 1876)	11		
		<i>Tatia aulopygia</i> (Kner, 1858)	11		
		<i>Tracheliopterus coriaceus</i> Valenciennes in C.V., 1840	1;11		
		<i>Tracheliopterus maculosus</i> Eigenmann & Eigenmann, 1888	11		
		Callichthyidae	<i>Brochis britskii</i> Nijssen & Isbrücker, 1983	11	
			<i>Brochis multiradiatus</i> (Orcés-Villagomez, 1960)	11	
			<i>Brochis splendens</i> (Castelnau, 1855)	11	
			<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	11	
			<i>Corydoras acutus</i> Cope, 1872	11	PBI
			<i>Corydoras armatus</i> (Günther, 1868)	1;11	PBI
			<i>Corydoras bolivianus</i> Nijssen & Isbrücker, 1983	11	PBI
			<i>Corydoras latus</i> Pearson, 1924	11	PBI
			<i>Corydoras geryi</i> Nijssen & Isbrücker, 1983	11	PBI
			<i>Corydoras hastatus</i> Eigenmann & Eigenmann, 1888	1;11	PBI
			<i>Corydoras punctatus</i> (Bloch, 1794)	11	PBI
			<i>Corydoras</i> sp.	11	PBI
			<i>Corydoras treitlii</i> Steindachner, 1906	1	PBI
			<i>Dianema longibarbis</i> Cope, 1872	11	
			<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828)	1;11	
<i>Megalechis thoracata</i> (Valenciennes, 1840)	1;11				
Callophysidae	<i>Callophysus macropterus</i> (Lichtenstein, 1819)	1;11			
Cetopsidae	<i>Cetopsis</i> sp.	11	nueva especie a identificar?		
	<i>Hemicetopsis candiru</i> (Spix in Agassiz, 1829)	11			
	<i>Pseudocetopsis</i> sp.	11			
Doradidae	<i>Agamyxis flavopictus</i> (Steindachner, 1908)	1;11			
	<i>Anadoras weddellii</i> (Castelnau, 1855)	1;11			
	<i>Astrodoras asterifrons</i> (Heckel, 1855)	11			
	<i>Doras eigenmanni</i> (Boulenger, 1895)	11	PBI		
	<i>Doras fimbriatus</i> Kner, 1855	11	PBI		
	<i>Doras punctatus</i> Kner, 1855	11	PBI		
	<i>Doras</i> sp.	1;2;11	PBI, nueva especie a identificar?		
	<i>Megalodoras irwini</i> Eigenmann, 1925	11			
	<i>Opsodoras humeralis</i> (Kner, 1855)	2;11	PBI		
	<i>Opsodoras</i> sp.	11	PBI, nuevas especies a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)		
	<i>Opsodoras stübeli</i> (Steindachner, 1882)	11	PBI		
	<i>Oxydoras niger</i> (Valenciennes, 1821)	1;11	syn. <i>Pseudodoras niger</i> ?		
	<i>Platydoras costatus</i> (Linnaeus, 1766)	1;11			

Anexo XII.1 Cont.

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones	
Siluriformes	Doradidae	<i>Pterodoras granulatus</i> (Valenciennes in C.V., 1833)	2;11		
		<i>Trachydoras atripes</i> Eigenmann, 1925	5;9;11		
		<i>Trachydoras paraguayensis</i> (Eigenmann & Ward, 1907)	1;11		
		<i>Trachydoras</i> sp.	2	nueva especie a identificar?	
	Hypophthalmidae		<i>Hypophthalmus edentatus</i> Spix in Agassiz, 1829	11	
			<i>Hypophthalmus marginatus</i> Valenciennes in C.V., 1840	11	
	Loricariidae: Ancistrinae		<i>Ancistrus temminckii</i> (Valenciennes in C.V., 1840)	1;11	PBI
			<i>Ancistrus</i> sp.	1;11	PBI, nueva especie a identificar?
			<i>Panaque</i> sp.	11	nuevas especie a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)
			<i>Peckoltia cf. arenaria</i> (Eigenmann & Allen, 1942)	11	
	Loricariidae: Hypoptopominae		<i>Hypoptopoma joberti</i> Regan, 1904	2	
			<i>Hypoptopoma</i> sp.	1;11	nueva especie a identificar? (Hypoptopomatinae sp. in Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)
			<i>Hypoptopoma thoracatum</i> Günther, 1868	1;11	
			<i>Otocinclus mariae</i> Fowler, 1940	11	
	Loricariidae: Hypostominae		<i>Aphanotorulus frankei</i> Isbrücker & Nijssen, 1983	11	
			<i>Cochliodon</i> sp.	11	nueva especie a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)
			<i>Hypostomus bolivianus</i> (Pearson, 1924)	11	PBI
			<i>Hypostomus chaparae</i> (Flower, 1940)	11	PBI
			<i>Hypostomus popoi</i> (Pearson, 1924)	11	PBI
<i>Hypostomus emarginatus</i> Valenciennes in C.V., 1840			11	PBI	
<i>Hypostomus</i> sp.			11	PBI, nueva especie a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)	
<i>Liposarcus disjunctivus</i> Weber, 1991			11		
<i>Glyptoperichthys lituratus</i> (Kner, 1854)			11		
<i>Glyptoperichthys gibbiceps</i> (Kner, 1854)			1;		
<i>Glyptoperichthys</i> sp.	1	nueva especie a identificar?			
Loricariidae: Loricariinae		<i>Farlowella</i> sp.	11	nueva especie a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)	
Loricariidae: Loricariinae		<i>Hemiodontichthys acipenserinus</i> Kner, 1853	1;11		
		<i>Loricaria cf. simillima</i> Regan, 1904	1;11		
		<i>Loricariichthys maculatus</i> (Bloch, 1794)	1;11		
		<i>Loricariichthys</i> sp.	1;11	nueva especie a identificar?	
		<i>Planiloricaria cryptodon</i> (Isbrücker, 1971)	11		
		<i>Pterosturisoma microps</i> (Eigenmann & Allen, 1942)	11		
		<i>Rineloricaria beni</i> (Pearson, 1924)	11		
		<i>Rineloricaria lanceolata</i> (Günther, 1868)	11		
		<i>Rineloricaria phoxocephala</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	2		

CAPÍTULO XII • PECES DE LAS LAGUNAS

Anexo XII.1 Cont.

Orden	Familia: Sub-familia	Especies	Ref.	Observaciones		
Siluriformes	Loricariidae: Loricariinae	<i>Rineloricaria</i> sp.		1;11 nueva especie a identificar?		
		<i>Sturisoma nigrirostrum</i> Fowler, 1939		2; 11		
	Loricariidae: Scoloplacinae					
		<i>Scoloplax</i> sp.		11		
Pimelodidae		<i>Brachyplatystoma filamentosum</i> (Lichteinstein, 1819)		1;11		
		<i>Brachyplatystoma flavicans</i> (Castelnau, 1855)		11		
		<i>Hemisorubim platyrhynchos</i> (Valenciennes in C.V., 1840)		6;11		
		<i>Leiarius marmoratus</i> (Gill, 1870)		11		
		<i>Megalonema platanum</i> (Günther, 1880)		11		
		<i>Microglanis</i> sp.		11		
		<i>Paulicea lutkeni</i> (Steindachner, 1875)		11		
		<i>Phractocephalus hemiliopterus</i> (Bloch & Schneider, 1801)		1;11		
		<i>Pimelodella cristata</i> (Müller & Troschel, 1848)		11	PBI	
		<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes in C.V., 1840)		11	PBI	
		<i>Pimelodella mucosa</i> Eigenmann & Ward, 1907		3;11	PBI	
		<i>Pimelodella serrata</i> Eigenmann, 1917		11		
		<i>Pimelodella</i> sp.		1	PBI	
		<i>Pimelodina flavipinnis</i> Steindachner, 1876		11		
		<i>Pimelodus</i> gr. <i>maculatus-blochi</i>		1;2;11		
		<i>Pimelodus ornatus</i> (Kner, 1857)		11		
		<i>Pinirampus pirinampu</i> (Spix in Agassiz, 1829)		11		
		<i>Platysilurus barbatus</i> Haseman, 1911		1;2;11		
		<i>Pseudopimelodus</i> sp.		11	nueva especie a identificar? (2, según Lauzanne <i>et al.</i> , 1991)	
				<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i> (Linnaeus, 1766)		1;11
				<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i> (Valenciennes in C.V., 1840)		11
				<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)		11
				<i>Rhamdia</i> sp.		11 nueva especie a identificar?
		<i>Sorubim lima</i> (Schneider, 1801)		1;2;6;10;11		
		<i>Sorubimichthys planiceps</i> (Agassiz, 1829)		6;11		
Trichomycteridae		<i>Apomatoceus</i> sp.		11		
		<i>Gyrinurus batrachostoma</i> Ribeiro, 1912		11		
		<i>Homodiatus</i> cf. <i>maculatus</i> (Steindachner, 1879)		11		
		<i>Homodiatus</i> sp.		11	nueva especie a identificar?	
		<i>Ochmacanthus</i> sp.		11	nueva especie a identificar?	
		<i>Pseudostegophilus nemurus</i> (Günther, 1868)		11		
		<i>Vandellia cirrhosa</i> Valenciennes in C.V., 1846		11		
		<i>Vandellia hasemani</i> Eigenmann, 1918		11		
		Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795		11

Las referencias corresponden a las siguientes fuentes:

1. Castello (Estación Biológica del Beni); 2. Dos Santos (Confluencia Río Mamoré y Río Itenez); 3. Eigenmann & Ward (1907) en Fowler (1940, Berlin); 4. Eigenmann (1915) en Fowler (1940, Berlin); 5. Eigenmann (1925) en Fowler (1940, Berlin); 6. Fisher (1917) en Fowler (1940, Berlin); 7. Fowler (1948, Alcoaça, Berlin); 8. Eigenmann (1915) en Fowler (1948, Alcoaça, Berlin); 9. Eigenmann (1925) en Fowler (1948, Alcoaça, Berlin); 10. Fisher (1917) en Fowler (1948, Alcoaça, Berlin); 11. Lauzanne *et al.* (1991, Trinidad, Yucumo). PBI= dificultad en la identificación.

CAPÍTULO XIII

Aspectos generales para la gestión

Importancia de los aportes científicos

MARC POUILLY, STEPHAN G. BECK, RUBEN MARÍN, LAURENT LAUZANNE & LUIS TORRES

ESTADO DEL CONOCIMIENTO ECOLÓGICO DEL RÍO MAMORÉ

La originalidad y diversidad de flora y fauna que se ha caracterizado en el ámbito de los humedales amazónicos han sido resaltadas en todas las obras referentes a la biodiversidad y son consideradas un patrimonio de importancia mundial. Los capítulos precedentes compilan la información actualmente disponible sobre la llanura de inundación del Río Mamoré para la mayoría de los grupos de animales acuáticos, así como para la vegetación. Sin embargo, el censo de la diversidad biológica de la zona de influencia del Río Mamoré no ha sido todavía completado y es preciso realizar investigaciones complementarias. Profundizar el conocimiento taxonómico de las especies debería ser una de las prioridades para resolver incertidumbres actuales, por ejemplo en el caso de los peces (Cap. XII), pero también para precisar el nivel de identificación taxonómica de invertebrados y del plancton (Caps. IX, X y XI) y para describir nuevas especies.

No solamente las comunidades de animales acuáticos merecen esa atención. El conocimiento de la flora también muestra importantes vacíos, sobre todo respecto a árboles y lianas de los bosques de galería y de los bosques periódicamente inundados (Caps. II, VI, VII y VIII). También han sido poco estudiados grupos terrestres como mamíferos, reptiles y aves, aunque paradójicamente son los más sometidos a presiones antrópicas como la caza, deforestación y ganadería (Cap. II).

Evidentemente el conocimiento taxonómico es fundamental para complementar el censo de la biodiversidad y disponer de una refe-

rencia que permite investigar con el fin de comprender el funcionamiento ecológico del sistema del Río Mamoré. Por lo tanto, se deben desarrollar de manera exhaustiva proyectos enfocados a aspectos taxonómicos que procuren conocer toda la diversidad de hábitats, aplicando diferentes técnicas de muestreo. En este contexto, la formación de especialistas bolivianos dedicados a cada comunidad de organismos es importante para desarrollar una visión clara de la biodiversidad en este complejo sistema y para entender los numerosos sistemas específicos de Bolivia (Navarro & Maldonado, 2002).

Según los estudios realizados, la información adquirida en la llanura de inundación del Río Mamoré fue presentada no solamente en términos de biodiversidad taxonómica, sino también en términos de biodiversidad funcional, relacionando la distribución de los organismos con las condiciones ambientales del sistema. Es un objetivo central de los estudios ecológicos el de identificar los patrones de distribución y organización de los organismos que permiten explicar la riqueza y presencia de especies en diferentes tipos de medio ambiente. Estos patrones son detectados especialmente en base a observaciones de comunidades biológicas junto a las condiciones abióticas, considerando dos aspectos principales: variaciones espaciales y temporales.

El conocimiento de esos patrones puede complementarse con estudios taxonómicos, considerando aspectos ecológicos y enfocándose respecto a diferentes dimensiones espaciales y

temporales. Como ejemplo, los estudios presentados en los capítulos precedentes han considerado un marco espacial, caracterizando un gradiente de lagunas localizadas desde el río hasta la sabana, así como el marco temporal en base a las diferentes estaciones durante dos ciclos hidrológicos.

Estos estudios interdisciplinarios generan la información necesaria para la comprensión del funcionamiento ecológico del sistema y consecuentemente, permiten establecer modelos predictivos, como herramienta esencial para la definición de lineamientos de gestión de los recursos naturales y para conservar el equilibrio dinámico del sistema. Para las poblaciones humanas es muy importante la conservación del equilibrio ecológico, por lo que permite mantener las funciones ecológicas favorables para las actividades de desarrollo y orienta hacia un uso sostenible de los recursos naturales.

Como fue mencionado, el objetivo central de este libro es presentar y difundir evidencias que comprueban la hipótesis que la llanura es un ecosistema dinámico con alta biodiversidad, generada y mantenida principalmente por la diversidad de situaciones y condiciones hidrológicas, geomorfológicas y físico-químicas. Dos conclusiones generales presentadas en este libro apoyan esa hipótesis:

- La primera concierne al censo de las especies en cada comunidad estudiada, que se traduce en la biodiversidad taxonómica del sistema del Río Mamoré. La composición de las comunidades se aproxima a lo registrado en otras zonas de la Cuenca Amazónica, por lo que se refiere a la riqueza pero también a la estructura cualitativa. Este resultado argumenta que el Río Mamoré es un sistema

representativo de las aguas blancas características de la parte oeste de la Cuenca Amazónica.

- La segunda conclusión es que la distribución de los organismos no es aleatoria. Aunque los resultados obtenidos se basan en dos años de observaciones, se han detectado cambios en la distribución de los organismos que primariamente parecen estar ligados a la estructura espacial de las condiciones ambientales y secundariamente responden a las modificaciones temporales de las condiciones ambientales. De tal forma que los cambios de distribución observados respaldan a la existencia de factores que estructuran al medio ambiente y a las comunidades biológicas.

Cabe recalcar que los resultados presentados en este libro corresponden mayormente a estudios desarrollados durante ciclos hidrológicos de reducido nivel hídrico. Una generalización implicaría conocer la representatividad de esos ciclos en la región, y otros resultados podrían surgir de estudios realizados en una temporada más húmeda.

En el marco actual del concepto de biodiversidad, estas conclusiones justifican el interés ecológico del sistema del Río Mamoré y de su llanura de inundación para plantear modelos predictivos de los impactos que generan los cambios abióticos sobre las comunidades biológicas. La importancia ecológica del Río Mamoré es aún más relevante, porque todavía esta zona no está sujeta a presiones antropogénicas importantes, que podrían deteriorar su integridad biológica y ecológica.

Al reconocer la fragilidad de los recursos acuáticos y su importancia para las poblaciones humanas, se ha favorecido al desarrollo de pro-

cesos reflexivos sobre los objetivos de conservación y gestión de sistemas ecológicamente importantes. A nivel internacional, los principios de gestión consideran como meta primordial el de mantener procesos y funciones ecológicas principales, para preservar la diversidad y asegurar un uso sostenible de los recursos (Convenio sobre la Diversidad Biológica, 1992, ver anexo al final del capítulo).

A continuación, se recalcan las principales funciones de la llanura de inundación, así como su importancia para las actividades humanas. Después se interpretan cuáles son los factores de control que aseguran el mantenimiento de esas funciones y que pueden orientar en la evolución del sistema. Por último, después de proporcionar ciertos principios de gestión, sustentamos la importancia de los aportes científicos en el caso del Río Matoré.

FUNCIONES DE LA LLANURA DE INUNDACIÓN

El río y su llanura de inundación no pueden ser considerados como componentes aislados. El agua, actor principal de estos sistemas, pasa del río a la llanura de manera armonizada mediante ciclos climáticos naturales, estableciendo una estrecha relación entre ambos. El agua es sin duda el recurso principal de estos sistemas y sus movimientos determinan una función ecológica fundamental. Sin agua, el sistema río-llanura de inundación no existe. De la misma manera que sin el contexto físico, el agua no brindaría beneficios ni dinámicas ecológicas que conocemos. El agua es fuente de vida, pero también puede ser destructiva (como en las inundaciones). Por lo tanto, se debe considerar al río y su llanura de inundación como un sistema que concentra y libera la

energía del agua para orientarla hacia el desarrollo de la vida.

Regulación del recurso agua

El río define un eje longitudinal permitiendo que las aguas continentales fluyan hacia el mar. La llanura de inundación sirve de regulador, almacenando temporalmente los excedentes de agua. En el Río Matoré como en otros ríos, los caudales con mayor incidencia geomorfológica no corresponden a los niveles de agua máximos, sino a los niveles de agua que están por debajo del nivel de inundación (8 - 10 m en el Río Matoré, Cap. III). El rebalse lateral disminuye entonces la energía del agua. Sin rebalse lateral, el agua conservaría su energía y la erosión lateral y/o vertical sería mayor, llegando a situaciones críticas de evolución morfológica de los ríos (Bravard & Petts, 1993) y consecuentemente generando efectos en el mundo biológico. Por ejemplo, entre 1929 - 1942 varios cortes fueron realizados para reducir la longitud del Río Mississippi (USA) hasta en un 35%. En compensación y para recuperar una pendiente de equilibrio, el río arrastraba cada año unos 900 000 m³ de terreno, lo que ha exigido importantes obras de protección en las riberas del río (Bravard & Petts, 1993). En el caso del Río Rin, entre Basilea y Estrasburgo, fueron construidos diques entre lechos para reducir los tramos de navegación y así proteger a los terrenos de las inundaciones; el resultado fue una incisión del lecho que ha llegado en algunos lugares hasta 8 m de hundimiento (Tricard & Bravard, 1991). Estas modificaciones fluviales producen una desconexión de la llanura y por consecuencia impide la función de regulación. En estos ríos modificados, el agua corre más rápidamente durante las crecidas, no se reduce la

energía del agua pero se producen inundaciones devastadoras aguas abajo (Bravard & Petts, 1993).

El rebalse permite cargar las capas freáticas vecinas al río (Keddy, 2000). Esta función de almacenamiento es todavía más importante en regiones como en el Río Matoré, donde existe una estación de lluvia marcada. Para el Río Matoré, se ha desarrollado la hipótesis que existe un fenómeno de confrontación entre las aguas del río y de la llanura (Cap. IV), de manera que probablemente el rebalse de las aguas del río bloquea el drenaje de la capa freática. El resultado es el almacenamiento parcial de las aguas de inundación en las lagunas y en la capa freática. Estas aguas son drenadas durante la época seca (aguas bajas), permitiendo que los terrenos conserven durante más tiempo un nivel de agua relativamente elevado que permite la sobrevivencia de determinados tipos de vegetación adaptados a condiciones húmedas.

En el siglo XIX fueron construidos diques en sectores trenzados de grandes ríos europeos (p.e. Ródano, Rin y Danubio) para canalizar el flujo de agua y aumentar la profundidad del lecho, favoreciendo a la navegación. En el Ródano (Francia), esas construcciones han causado después de un siglo, un aislamiento total entre el río y su llanura de inundación (Bravard & Petts, 1993). En consecuencia, la llanura de inundación se ha colmatado, porque los diques han impedido la regeneración de las unidades del mosaico de hábitats y han obstaculizado el desarrollo de nuevas comunidades pioneras, características de los primeros estadios evolutivos y de las sucesiones ecológicas (Cap. VII). La colmatación ha provocado una elevación de la llanura en relación con el río y un hundimiento relativo de la capa freática, en

consecuencia las comunidades vegetales en la llanura fueron modificadas.

Para el Río Matoré se puede suponer que una reducción del nivel de la capa freática podría, como en el caso del Ródano, modificar la cobertura vegetal que está altamente ligada al nivel de humedad de los suelos (Cap. VI). Hanagarth (1993) estudió la relación entre las variaciones del nivel de la capa freática y las condiciones del microrelieve en las sabanas del Beni en Espiritu, cerca al Río Yacuma. Mientras el nivel del agua de pozo en la vecindad de los humedales varió en más de 3 m y durante la época de lluvias llegó casi a la superficie del suelo, el nivel de agua de pozo en las zonas más altas de la planicie tuvo una variación inferior a 50 cm (Hanagarth, 1993). En nuestro estudio observamos que las lagunas poco profundas de la sabana en la llanura del Río Matoré son alimentadas por la capa freática, asegurando un nivel de agua estable durante todo el año (Cap. V). Consecuentemente, un cambio del nivel de la capa freática podría originar una reducción del nivel de agua en las lagunas y eventualmente afectar a la producción biológica.

Producción biológica

La segunda función importante del sistema río-llanura de inundación es su rol en la producción y diversidad de los recursos biológicos. La diversidad de hábitats se incrementa en las llanuras de inundación (Welcomme, 1985; Keddy, 2000; Cap. V). Por las condiciones particulares que presentan, se manifiesta un gran potencial de producción biológica, principalmente debido a la presencia de nutrientes aportados por el río (Junk *et al.*, 1989). Nues-

tros datos indican que los diferentes tipos de lagunas (Cap. V) difieren en su flora y fauna, confirmando la importancia de la diversidad de hábitats del Río Matoré.

Bonetto *et al.* (1989), al analizar los impactos de las principales represas del Río Paraná, notaron que el mayor impacto ecológico fue causado por la modificación del régimen hidráulico, porque se generaron condiciones desfavorables para la productividad biológica en la llanura de inundación. Como se ha observado en los ríos modificados citados, se produce una reducción del caudal o un hundimiento del río, lo que provoca el aislamiento de su llanura de inundación. Estos procesos se repercuten en la pérdida de hábitats, que son esenciales para el ciclo de vida de los organismos. Muchas especies están adaptadas a condiciones hidrológicas y ambientales estacionales. Por ejemplo, en aguas tropicales, donde el cambio estacional de temperatura y de duración del día no tienen mayores amplitudes, los peces inician su reproducción en relación a los cambios del nivel de agua o en función a la calidad del agua (Welcomme, 1985; Lowe-Mc Connell, 1987). Por ello en las llanuras de inundación, la mayoría de las especies se reproduce antes o durante la inundación (Lowe-Mc Connell, 1987).

Las zonas inundadas e inundables son favorables para el desove y crecimiento de alevinos y estados juveniles de peces (Goulding, 1980; Welcomme, 1985; Lowe-Mc Connell, 1987). El bajo nivel de agua cumple una función de protección contra la depredación por peces grandes. La reducida profundidad del agua y ausencia de corriente generan mayor calentamiento. Esto favorece a una alta producción primaria, condición favorable para el crecimiento rápido de los juveniles y alevinos de peces, porque gran parte de ellos siguen un régimen estricta-

mente planctóforo. El éxito de la reproducción depende de condiciones ambientales favorables. En base a estudios realizados en ríos de todos los continentes, se ha demostrado que se manifiestan relaciones positivas entre intensidad y duración de las inundaciones y la biomasa de peces (Welcomme, 1985; Bénech & Quensière, 1987; Laë, 1994).

Estas funciones de producción biológica son relevantes sólo cuando se mantienen las conexiones entre las unidades del sistema para que los peces (que hayan concluido con sus fases de crecimiento) puedan migrar hasta las lagunas permanentes o al río. Por ejemplo, en el río Volga (Rusia) la regulación del ciclo hidrológico por la construcción de una represa, ha disminuido el tiempo de inundación de las zonas favorables para los peces de 50 - 70 a 10 - 15 días por año, lo que ha reducido el tiempo de desarrollo de juveniles en aguas favorables para su crecimiento y también ha afectado desfavorablemente su capacidad de escape a la depredación por los adultos (Welcomme, 1985). El resultado fue un drástico descenso de la comunidad de peces.

Además de ambas funciones fundamentales de almacenamiento de agua y producción biológica, las llanuras de inundación cumplen otras funciones que favorecen al desarrollo de las poblaciones humanas. Si se conservaran los sistemas acuáticos en su estado natural, en general serían escenarios para actividades recreativas como ecoturismo, pesca, caza, deportes náuticos e indirectamente la acuariofilia. Keddy (2000) menciona otras funciones de regulación de los procesos físicos y biológicos, como la estabilización de sedimentos, fijación de nitrógeno y fósforo. Por el tipo de sedimentos que las conforman, las llanuras de inundación determinan la depuración del agua cuando no se acumulan los desechos, permitiendo

la salud de las poblaciones aledañas y el desarrollo de actividades agropecuarias. Afortunadamente todavía no se manifiestan efectos de contaminación en el Río Mamoré por desechos domésticos o industriales, como ocurre en la región brasileña del Pantanal, que recibe sedimentos y residuos de ciudades desarrolladas como en la región del Mato Grosso.

Sin embargo, no todos los procesos son positivos. En la Cuenca Amazónica, la tasa elevada de mercurio acumulada en algunas especies de peces es un problema importante por su relación directa con la salud humana. Esta tasa elevada de mercurio no sólo es causada por las actividades mineras (p.e. extracción de oro), sino también por el tipo de suelo amazónico que en forma natural es rico en mercurio inorgánico. Este puede transformarse en estado bioquímico accesible para los organismos mediante una fase de metilación que se desarrolla especialmente en las zonas de inundación (Davée Guimarães, 2001). La metilación genera la contaminación de sistemas respiratorios y digestivos en pobladores de asentamientos cercanos al río y que frecuentemente consumen peces (Carmouze *et al.*, 2001).

FACTORES DE CONTROL EN LA LLANURA DE INUNDACIÓN

Las funciones del sistema río-llanura de inundación son controladas mediante varios factores. En su obra sobre los humedales, Keddy (2000) identificó cuatro procesos principales que controlan el funcionamiento ecológico de estos sistemas:

- Las fluctuaciones en los niveles de agua.
- La fertilidad (alta tasa de nutrientes).
- La cadena trófica (p.e. producción primaria, depredación herbívora y carnívora, descomposición).
- Los cambios a largo plazo (p.e. cambios climáticos, evolución de la llanura hacia una colmatación total, incisión del río).

Según Keddy (2000), la variación hidrológica es el factor predominante en todos los humedales con una importancia relativa de por lo menos el 50%. A partir de la observación de los humedales de los ríos tropicales, Junk *et al.* (1989) desarrollaron el Concepto del Pulso de Inundación (Flood Pulse Concept) y concluyeron que existe una marcada alternancia entre fases acuáticas y terrestres (relacionadas a las fluctuaciones del nivel de agua) y del aporte de nutrientes (derivados por la inundación) para explicar la elevada productividad de las llanuras de inundación.

En el caso del Río Mamoré central, el régimen hidrológico es de tipo estacional. Existe una importante crecida anual previsible (Cap. III), como se presenta en muchos ríos tropicales y especialmente en los de la Cuenca Amazónica. La variación anual del nivel del agua puede alcanzar los 10 m, generando una alternancia de fases terrestres y acuáticas en las sabanas y bosques adyacentes al río, como fue descrito por Junk *et al.* (1989). Esta fluctuación cambia drásticamente las condiciones ambientales en hábitats acuáticos permanentes (ríos y lagunas) y en el bosque de galería. Por una dinámica propia en la zona del Río Mamoré y dependiendo del balance entre los aportes de aguas andinas (aguas blancas) y de la planicie, las condiciones en los hábitats acuáticos no

solo varían estacionalmente, sino de modo interanual, pudiendo ser un año influenciado por aguas blancas y otro año, por las aguas de planicie (Caps. III y V). Las aguas del Río Mamoré central provienen en gran parte de los Andes y, debido a las fuertes pendientes de las cuencas andinas, llegan con considerable energía hasta la llanura del Beni, que es muy plana y constituida por sedimentos finos y sueltos fácilmente dispersables. Este conjunto de condiciones asociadas a la concentración estacional de las aguas, genera una fuerte dinámica geomorfológica, causando el cambio del trazado fluvial por los procesos de sedimentación y erosión (Cap. III).

Esta dinámica es el motor de la diversidad en los hábitats y su área de influencia que permite el desarrollo y la regeneración de mosaicos de ambientes, tanto terrestres como acuáticos. La repetición anual de las grandes inundaciones causa la evolución constante del paisaje (Salo *et al.*, 1986). La fuerza y energía de las inundaciones pueden laminar zonas cubiertas por un bosque maduro y transformarlas en lecho. El año siguiente, estos lechos pueden ser abandonados y allí desarrollar nuevamente vegetación, pero de propiedades pioneras y juveniles. Este proceso corresponde al de la regeneración de los hábitats. En un principio, la vegetación está compuesta por plantas pioneras herbáceas y leñosas que con los años y si el agua no interrumpe el proceso, paulatinamente aumenta la cobertura vegetal de árboles hasta llegar a ser un bosque maduro mediante el proceso de sucesión secuencial, donde cada fase tiene propiedades abióticas y comunidades específicas (Cap. VII). El mismo efecto ocurre en medios acuáticos lénticos, que tienen una morfología muy similar a la del río en su fase juvenil y luego se colmatan hasta desaparecer completamente (Cap. V). Lo importante en este sistema es que mientras cier-

tos hábitats avanzan en la sucesión evolutiva o desaparecen, otros son creados continuamente.

Sin duda se puede afirmar que en el Río Mamoré, como en la mayoría de los sistemas río-llanura de inundación, la hidrología y dinámica fluvial son los principales factores que mantienen a la diversidad y riqueza biológica. Otros procesos principales como fertilidad y funcionamiento de las cadenas tróficas están controlados por la hidrología, pero también pueden diferenciar entre sistemas. La fertilidad está asociada a la distribución de los nutrientes mediante la inundación por aguas blancas (Junk *et al.*, 1989). En consecuencia, la producción primaria que es la base de la cadena trófica, deriva parcialmente de la dinámica de la comunidad del fitoplancton, que a su vez está determinada por el régimen hidrológico (Cap. IX). Sin embargo, en el Río Mamoré todavía no se ha evidenciado la importancia de esos factores, pero tampoco han sido realmente investigados a detalle.

Si se proyectara en el tiempo los cambios a largo plazo son factores que podrían predominar sobre la dinámica hidrológica. Estos cambios corresponden mayormente al clima o a fenómenos geológicos que modifican totalmente la morfología del río mediante la colmatación o modificación de su hidrología. Los mismos efectos pueden ocurrir a corto plazo a causa de la regulación de los ríos, que es una situación artificial común, especialmente en el caso de los ríos de las regiones templadas. Los cambios que han sufrido esos ríos son altamente perjudiciales para la ecología y consecuentemente para las poblaciones humanas. Por lo tanto, en muchos países que han regulado sus ríos, actualmente se buscan soluciones para la restauración y gestión adecuada de los recursos hídricos.

PRINCIPIOS GENERALES DE GESTIÓN

La voluntad expresada por los niveles más altos de decisión de nuestras sociedades para priorizar la protección y conservación de los ecosistemas (Convenio Ramsar sobre los Humedales y Convenio sobre la Diversidad Biológica) destaca la importancia de las investigaciones científicas. Estas permiten evaluar la situación actual y proponer soluciones para actuar eficientemente con el fin de conservar y gestionar los ecosistemas. El rol del científico es esencial, tanto para la definición de objetivos como para la validación de la información y su interpretación, que son bases elementales en los procesos de gestión. Los conocimientos científicos consideran a la vez aspectos generales, sintetizados a partir de experiencias internacionales y de investigaciones teóricas, como aspectos locales específicos de cada sistema, condiciones ambientales y biológicas iniciales, comunidades potenciales, factores de control, lista de las especies y estrategias ecológicas, situación social y económica de las poblaciones humanas, entre otros. La responsabilidad que asume el científico para plantear modelos eficientes de prevención es determinante, ya que los errores pueden generar inadecuadas inversiones, causar deterioros al sistema y desmotivar a actores sociales.

Los objetivos de la gestión deben estar respaldados y argumentados en función a capacidades científicas, pero también ser socializados para alcances reflexivos y de concientización social (¿qué se debe proteger o racionalizar y por qué?). Varias propuestas consensuadas al nivel internacional pueden guiar al proceso de reflexión:

Un problema de la gestión es el de asegurarse que los objetivos perseguidos para mantener

una función del sistema no pongan en peligro a otros factores. La gestión se dedica a plantear compromisos que permitirán lograr la conservación del equilibrio dinámico y uso de los recursos naturales por diferentes actores. En este contexto, el desafío más fundamental de la gestión de un ecosistema es el de pasar de un mero manejo de los recursos a una integración del sistema para lograr una auto-regulación, imitando procesos de equilibrio existentes en sistemas naturales. Estos principios derivan de la idea según la cual al proteger la composición natural de un sistema también se protegen sus funciones.

El segundo tema central de reflexión en cuanto a los objetivos de gestión es la elección entre una protección fija (definición de áreas protegidas sin manejo) y una regulación de las actividades que permitan mantener el funcionamiento e integridad ecológica del sistema. Es importante no proponer sistemáticamente un elevado nivel de protección que restrinja a todas las actividades humanas. De manera general, deben ser protegidos los ecosistemas de referencia, que sean representativos de un funcionamiento y con una biodiversidad particular. Sin embargo, se ha reconocido que las áreas protegidas más eficientes son las que tienen mayor extensión y muchas veces es más real buscar un uso sostenible que desaprovechar todos los recursos de una zona. La zona del Río Mamoré, considerada en función a la diversa gama de actividades económicas que ofrece (pesca, transporte fluvial, madera, ganadería y turismo) es sin duda un posible ejemplo de una gestión enmarcada en el uso sostenible. El desarrollar un programa basado en el uso sostenible también implica otorgar mayor responsabilidad a los actores beneficiados por el sistema, creando así un nexo entre el hombre y su medio ambiente. Sin embargo, un

alto nivel de protección puede ser eficiente como medida temporal en casos de sistemas o especies en peligro, pero esas medidas tienen que ser re-evaluadas en base a indicadores favorables mediante programas de monitoreo.

Otra reflexión es que se acepte el carácter dinámico del ecosistema. En otras palabras, comprender que, de forma natural, el sistema cambia en el largo plazo. La definición de un área protegida subraya la voluntad de conservar un sistema natural y de encontrar soluciones para que se mantenga el área en un estado beneficioso para la sociedad. La gestión debe garantizar la protección del patrimonio vivo (biodiversidad) y su productividad (economía). No existe antagonismo entre ecología y economía, porque la actividad económica a mediano plazo está ligada a un adecuado funcionamiento ecológico. Sin embargo, puede existir una paradoja entre proteger el patrimonio y dejar que la naturaleza siga su curso evolutivo. Por ejemplo, la llanura del Departamento del Beni en tiempos geológicos pasados correspondía a un lago. Si este lago existiera actualmente ¿deberíamos conservarlo como tal o deberíamos aceptar su evolución o transformación, a estados de sabana y de bosque de galería? Otro ejemplo es el Lago Poopó en el Altiplano boliviano que sufre procesos de salinización, siguiendo la misma evolución que el Salar de Uyuni o el de Coipasa. ¿Debemos conservar a este lago o dejarlo evolucionar de manera natural? En este marco, al impulsar el uso sostenible puede ser posiblemente una manera de aceptar esos cambios, pero se requiere de un desarrollo económico eficiente al mismo tiempo y por lo tanto un alto nivel de adaptación de las actividades económicas a las realidades ecológicas.

APORTES CIENTÍFICOS PARA LA GESTIÓN DEL RÍO MAMORÉ

La gestión de los sistemas naturales es un alcance fundamental de la aplicación del conocimiento ecológico, por lo que se requiere de capacidades técnicas y decisivas para identificar los objetivos que conducirán a la conservación de las comunidades y/o al uso racional de los recursos biológicos. También se destinan esfuerzos para prever los cambios en las comunidades biológicas y en los ecosistemas, así como para manipular los factores de control del sistema con el fin de orientar los cambios o mantener una determinada situación y de establecer indicadores de monitoreo (Keddy, 2000). Los resultados obtenidos de nuestra investigación en el Río Mamoré no son exhaustivos como para desarrollar un plan de gestión, pero podemos formular las siguientes conclusiones que pueden contribuir a este objetivo:

Las comunidades acuáticas son heterogéneas a lo largo de la llanura de inundación y siguen patrones de distribución que aun no son conocidos a detalle. Por lo tanto, se puede prever que una pérdida de hábitats se traducirá en la desaparición de ciertas especies. Sin embargo, los conocimientos generados hasta la fecha no permiten estimar de manera confiable cuáles serán las consecuencias de estos cambios.

Las comunidades de fitoplancton reflejan dinámicas rápidas y están directamente influenciadas por los cambios ecológicos. La ausencia de inundación en un año produce cambios significativos (Cap. IX). Sin embargo, estos sistemas tienen un nivel de resiliencia, con relación al tiempo de retorno al equilibrio después de una perturbación que puede deter-



Playa de arena en la orilla del Río Mamoré en la región de Trinidad (Septiembre 2003).
| Marc Pouilly



Pescador descargando sábalo (*Prochilodus nigricans*) del Río Mamoré en la planta de transformación y conservación Emfopescor de Trinidad (Septiembre, 2003). | Marc Pouilly



Una laguna aislada en el bosque de galería del Río Mamoré en la región de Trinidad (Septiembre, 2003). | *Marc Pouilly*



El carretón, un medio de transporte ampliamente usado y eficiente en paisajes con frecuentes inundaciones. | *Marc Pouilly*

minar o ser considerada a simple vista como un evento considerable en la variabilidad anual. Por lo tanto, los cambios observados en un año no tienen consecuencias a largo plazo si nuevamente ocurren inundaciones. Pero, se puede especular que estos cambios podrán incrementarse si continúa una situación anormal (acíclica).

Aunque nuestras observaciones no permiten todavía relacionar a todas las comunidades estudiadas entre sí, se conoce la importancia de los aspectos tróficos que sostienen al equilibrio de los ecosistemas. Se puede formular la hipótesis que los cambios observados en la comunidad de fitoplancton (que es sensible a los cambios medioambientales) se traducen en cambios que afectan a las demás comunidades. No se puede plantear por el momento predicciones cuantitativas de estos cambios, por lo que se requieren estudios más precisos sobre las relaciones tróficas en cada tipo de lagunas.

En el capítulo XI, se presenta la mayor densidad y riqueza de invertebrados en las orillas en comparación con las zonas pelágicas. Existe una distribución temporal de los invertebrados en lagunas cercanas al Río Mamoré, porque durante la época de aguas bajas sólo quedan playas y orillas sin vegetación. Por el contrario, los invertebrados están representados permanentemente en lagunas de sabana más estables, porque durante todo el año hay vegetación acuática circundante. Estas condiciones influyen en la composición trófica de la comunidad de peces. Por ejemplo, en el capítulo XII se reporta una mayor densidad de peces que se alimentan de invertebrados en las lagunas de sabana, en comparación con las del bosque de galería.

El patrón subyacente al Concepto de Pulso de Inundación implica un enriquecimiento de las

zonas más próximas al río, porque reciben mayor cantidad de nutrientes. En los resultados obtenidos de las diferentes comunidades, este patrón no parece ser generalizado. En especial, el zooplancton y los peces tienen mayor densidad en las lagunas de sabana, que representan medios más estables, aunque esos resultados tienen que ser ponderados con relación al ciclo hidrológico (Caps. X y XII). Por lo menos para ambas comunidades, el factor de estabilidad de las condiciones medioambientales parece ser el más importante en la distribución y abundancia de los organismos. La yuxtaposición de hábitats estables (en la sabana inundable) con los más inestables (en el bosque de galería) aumenta la diversidad biológica, permitiendo diferentes estrategias biológicas para mantenerse.

Siguiendo estas observaciones y los resultados de riqueza biológica reportados aquí, se puede afirmar que el Río Mamoré es un río dinámico a nivel físico y biológico con un funcionamiento ecológico poco o nada modificado por actividades antrópicas. De manera general y para conservar este funcionamiento, parece ser suficiente por lo menos actualmente el de mantener el régimen hídrico natural hasta la zona del bosque de galería, restringiendo actividades que puedan alterar su estacionalidad. La conservación de ambos procesos (estacionalidad hidráulica y dinámica fluvial) permitirá que también perduren otros procesos mayores que mantienen la diversidad biológica como aportes de aguas blancas, conectividad, diversidad y dinámica de regeneración de los hábitats. Sin embargo, es una prioridad el de realizar monitoreos de los principales procesos físicos, hidrológicos y dinámicas geomorfológicas, así como la evolución de las principales comunidades biológicas. Tales monitoreos permitirán detectar los eventuales cambios que se puedan presentar y al mismo

tiempo posibilitarán precisar las relaciones entre organismos y condiciones ambientales. Un paso importante es definir índices de monitoreo sencillos y sensibles que permitan analizar y documentar la evolución del sistema.

Las actividades humanas principales del área de influencia del Río Mamoré como pesca, transporte fluvial, explotación de madera y chaqueo deben ser monitoreadas. Un reconocimiento intenso y detallado identificó las potencialidades y limitantes para un desarrollo sostenible hacia la elaboración del plan de ordenamiento territorial del Departamento del Beni (Salm & Flores, 1994). Se consideraron aspectos socio-económicos, institucionales, infraestructurales y ambientales. Este informe indica que en razón de las propiedades de los suelos, las potencialidades agrícolas en el Beni son limitadas. Sin embargo, existe un importante potencial ganadero y de aprovechamiento forestal (productos maderables y no maderables). Además se recomienda la protección y uso sostenible pesquero y de turismo para las llanuras aluviales y los bosques de galería, a lo largo de los grandes ríos (Salm & Flores, 1994).

La pesca

Se pueden distinguir tres principales tipos de pesca en la zona del Río Mamoré cerca de Trinidad: pesca de subsistencia, deportiva y comercial.

La pesca deportiva considera a los pescadores con cañas que actúan por distracción y normalmente sin motivación comercial. No se necesita autorización administrativa para practicarla, por lo tanto no existe ningún registro

de esa actividad ni de los lugares en que se desarrolla, ni tampoco de las especies de peces afectadas. En Trinidad comprende unos 1 000 pescadores agrupados en dos principales asociaciones. Este tipo de pesca corresponde también a la pesca de turismo que por el momento se ha desarrollado más en el área del Río Iténez.

La pesca de subsistencia concierne a todas las poblaciones ribereñas de ríos, lagunas y curichis, en que la carne de pescado representa la mayor fuente de proteína (Lorini et al., 1989). Una parte de la pesca es comercializada directamente en los puertos, la otra parte sirve para la alimentación familiar. Esta pesca incluye a veces a los empleados de haciendas ganaderas que suelen pescar esporádicamente en lagunas de sabana para complementar y variar su menú. Las principales especies capturadas por liñadas y trampas son varias especies de pirañas (*Serrasalmus* spp.), bucheres (*Hoplosternum* spp.), bentones (*Hoplias malabaricus*) y yayuses (*Hoplerethrinus unitaeniatus*).

Algunas etnias indígenas (Chimane, Yuracaré, Sirionó, entre otros) tienen costumbres ancestrales de pesca muy fuertes, igual que con la caza y la agricultura. Por ejemplo los Sirionó, que viven en la pampa arboreada inundable al noreste de Trinidad, pescan esencialmente las especies que viven en los curichis (zapato, *Glyptoperichthys multiradiatus*; buchere; bentón y yayú, entre otros). Townsend (1996) estimó las capturas realizadas por los pescadores de 29 hogares de Sirionó del Ibiato durante un año, en un poco más de 6 000 kg.

Aunque no está bien estudiada todavía, se puede pensar que la pesca de subsistencia es diversa y afecta más que todo a lugares marginales

del sistema de la llanura de inundación (curichis, lagunas) y a especies diferentes de las que son generalmente comercializadas. No existen datos confiables sobre su importancia cuantitativa, pero se puede pensar que no es nada despreciable.

En la cuenca del Alto Madeira, la **pesca comercial** está concentrada en pocos lugares como Puerto Villarroel, Riberalta, Guayaramerín, Rurrenabaque y Trinidad, siendo éstos los principales puertos de desembarque en la parte boliviana.

Es la única actividad, además del transporte fluvial, que tiene un desarrollo económico importante directamente ligado al Río Mamoré. Se practica principalmente en las lagunas de meandro y en el lecho mismo del río, pero también esporádicamente en las lagunas accesibles por tierra. Tradicionalmente, la pesca se dedica a la captura de pocas especies grandes tales como el pacú (*Colossoma macropomum*), el tambaquí (*Piaractus brachypomus*), el surubí (*Pseudoplatystoma fasciatum*), la chuncuina (*P. tigrinum*) y algunas especies de menor interés (Lauzanne & Loubens, 1985). Las artes de pesca están principalmente constituidas por redes agalleras de mallas grandes (90-130 mm de nudo a nudo). Los pontones de pesca ahora en uso en Trinidad tienen una capacidad de hasta 4 000 kg de pescado. Esa dimensión es una excepción y la mayoría de los pescadores utiliza pontones de menor tamaño. El producto está comercializado parcialmente en la ciudad de Trinidad, pero sobre todo es transportado, congelado o en hielo, a Santa Cruz.

Schneider (2002), utilizando los datos de la Unidad de Desarrollo Pesquero del Servicio Departamental Agropecuario, estima la cantidad comercializada en 68 000 kg en 1996 y en

158 000 kg en 2001. Estas cifras deben ser consideradas con mucha prudencia por lo que no existen estadísticas completas ni confiables sobre la importancia cuantitativa del recurso. Sin embargo, según informaciones locales concordantes pero difíciles de averiguar, parece que el número de pontones de pesca aumentó a comienzos de la década de los 90, probablemente para responder a una demanda creciente lo que significó un crecimiento del esfuerzo de pesca. De la misma manera, los pescadores de Trinidad y Puerto Villarroel perciben un alejamiento de la zona de captura, una disminución en los rendimientos de las principales especies comerciales grandes y en el tamaño de los peces (Muñoz & Van Damme, 1998). En consecuencia, han empezado a cambiar sus estrategias de pesca, utilizando redes con mallas más pequeñas, redes de arrastre y chinchorro que les permiten alcanzar otras especies y especímenes de tamaño menor. En Trinidad, el tamaño del pescado en venta va disminuyendo cada año, hasta llegar a los 35 cm en el caso del pacú (*C. macropomum*, L. Torres, com. pers.). Estos hechos pueden hacer pensar respecto a una sobrexplotación del recurso (Muñoz & Van Damme, 1998).

En la década de los 80 (Lauzanne et al., 1990), la pesca comercial era más estacional y limitada a épocas de crecida, estiaje y drenaje. Se presentaban rendimientos muy elevados para todo tipo de malla (de 8.8 hasta 16.7 kg por 100 m² y por día). En aguas altas (que podía alcanzar hasta 5 - 6 meses), los rendimientos eran menores por la "dilución" de los peces en las inmensas zonas inundadas (cuya extensión podía abarcar hasta los 150 000 km²), obligando a los pescadores a detener temporalmente su actividad. Tampoco se cuenta con estadísticas seguidas de la producción pesquera esta época. Sin embargo y como ejemplo, se

puede citar la producción comercializada en 1986 (Mander, 1987).

Se trata de 260 000 kg con el 48% de chuncuina, 35% de pacú, 10% de surubí, 3% de tambaquí y 4% de otras especies de gran tamaño.

La producción biológica en un sistema fluvial tropical está directamente ligada a la superficie cubierta y duración de la inundación (Welcomme, 1985). Los años 80 han correspondido a un período con grandes inundaciones en el Río Mamoré y correlativamente la producción piscícola fue alta. Por el contrario, en los últimos años las inundaciones fueron de corta duración y de débil intensidad (Cap. IV), ofreciendo condiciones desfavorables tanto para el crecimiento como para la reproducción de los peces. En este caso, la presión de pesca no puede ser considerada como el único factor explicativo de la disminución de las poblaciones, pero sin duda constituye un factor de agravación de una situación natural que podría resultar preocupante para la conservación del recurso. Si entramos dentro de poco en un nuevo ciclo “húmedo”, es probable que las poblaciones de peces se recuperen en algunos años, esto implica que los pescadores se limiten a la pesca de peces adultos y respeten una veda en tiempo de desove. Al contrario, si esta época “seca” continúa durante más tiempo con una presión de pesca indiscriminada, las poblaciones de reproductores podrían ser gravemente afectadas, por lo menos en la región de Trinidad.

En base a estas contradicciones y argumentos, se puede percibir la necesidad de lograr una visión objetiva, incentivando las investigaciones dedicadas a medir la intensidad de la pesca. La gestión de esa actividad y del recurso pesquero no se puede dar de manera eficiente sin un estudio amplio que abarque la parte

biológica y comercial. Mientras tanto, una regulación empírica de la pesca puede ser desarrollada. Esa regulación debe abarcar no solamente una rebaja técnica de la pesca, sino también la diversificación de las actividades y productos de la pesca. El desarrollo de nuevas técnicas de pesca, la comercialización de nuevas especies [como la corvina (*Plagioscion squamosissimus*), el blanquillo (*Callophysus macropeters*), la piraiba (*Brachyplatystoma filamentosum*) y el muturo, (*Paulicea lutkeni*)], la piscicultura como también el desarrollo de proyectos para criaderos de peces ornamentales y del ecoturismo son las alternativas que suelen ser identificadas y propuestas para complementar las actividades de pesca [Estrategia Nacional de Biodiversidad (MDSP, 2001) y Estrategia de Biocomercio (MDSP, 2002)].

En un país como Bolivia, la situación económica limita las actividades y el funcionamiento de sistemas de inspección y de control estricto. La reglamentación de las actividades de pesca tiende a estar desactualizada. Es determinante llegar a un acuerdo entre todos los actores que aprovechan los recursos hídricos de regiones ricas como son los sistemas fluviales. En el caso de la pesca del Río Mamoré, puede ser una opción adecuada el de promover una auto-gestión o una gestión participativa del recurso, mediante las asociaciones de pescadores y bajo el asesoramiento de expertos universitarios y de instituciones gubernamentales.

La gestión de la pesca no puede ser de tratamiento meramente local sino regional, puesto que ni el río ni los peces están determinados por fronteras administrativas o políticas. Los problemas que se generan en un departamento, también se presentan en otros e inclusive en regiones que son parte del mismo sistema hidrográfico. Además existen relaciones

sinérgicas y de interdependencia entre los departamentos, por lo que la solución no puede ser unidepartamental, sino concertada. En este sentido, el marco legal e institucional del Estado debería promover que sus instituciones respondan a la realidad ecológica y económica, promoviendo estructuras de gestión que administren toda la cuenca del río. Por ejemplo, hasta ahora cada prefectura define épocas de veda para la pesca, sin considerar si determinadas comunidades de peces están o no protegidas en el Departamento del Beni y que puedan ser explotadas en el Departamento de Cochabamba o viceversa. En este caso, la veda no es un instrumento eficiente y los pescadores no confiarían en un sistema aparentemente injusto si se permite pescar a algunos pescadores y no a otros.

La ganadería

La actividad predominante del Beni es la ganadería extensiva. Este departamento constituye el principal proveedor de carne vacuna de Bolivia, además del Brasil. De los casi 3 millones de cabezas de ganado vacuno, la mayoría se concentra en seis provincias de la llanura del Río Mamoré: Mamoré, Marbán, Yacuma, Cercado, Moxos y con menor importancia, en Vaca Díez.

Nuestros estudios no consideraron el efecto de la ganadería sobre los ecosistemas y tampoco el efecto directo del pastoreo sobre los diferentes pastizales. Sin embargo, estudios anteriores resaltan la importancia del ganado y las acciones de manejo en la formación del paisaje (Bauer & Galdo, 1988 y Galdo & Beck, 1997). La llanura del Río Mamoré cambiaría su aspecto fisionómico y su composición florística sin las quemas periódicas de las sabanas e islas de bosque.

El conocedor de forrajes tropicales puede identificar en los capítulos de la vegetación del presente libro, varias especies valiosas para la alimentación del ganado vacuno, que en su mayoría también son ilustradas en un guía de aproximadamente 100 especies forrajeras de las sabanas húmedas de la región del Río Yacuma del Beni (Beck & Sanjinés, en prensa). Lamentablemente este potencial no es aprovechado adecuadamente por los ganaderos. Por ejemplo numerosos pastizales muestran signos de inadecuado manejo por la presencia masiva de plantas invasoras que son nocivas o por la pérdida de especies valiosas. En los últimos años aumentó la superficie de pastizales artificiales con cultivares de gramíneas exóticas, sobre todo del género *Brachiaria*, a pesar del elevado potencial de las especies nativas.

La asociación de ganaderos del Beni y sus miembros se alarman y piden ayuda cuando llega la inundación en época húmeda por el temor a perder su ganado. La mayoría de los ganaderos no toma previsiones contra estos fenómenos naturales, pese a la experiencia positiva de algunas estancias en el manejo del ganado durante época de altas inundaciones, por ejemplo mediante la construcción de alturas artificiales y la instalación de postes medidores para indicar con suficiente tiempo la subida del nivel de agua y así evacuar al ganado de potreros en depresiones. La falta de conocimiento sobre la dinámica de las inundaciones se dimensiona en particular en efectos negativos y no así en las consecuencias ecológicas positivas, por ejemplo la fertilización y eliminación de malezas.

El ordenamiento territorial del Departamento del Beni frecuentemente no toma en cuenta la importancia de las condiciones del microrelieve, mientras que los lugareños reconocen que se da una ganadería exitosa si una estancia

mantiene dentro de su propiedad una diversidad de formaciones vegetales en diferentes relieves, desde islas de alturas hasta los curiches y las cañadas. No se debe promover la colonización en estas áreas de la llanura, por ejemplo, los ganaderos que poseen menos de 500 hectáreas y que carezcan de gradientes de relieves no tienen posibilidades de sobrevivir económicamente. Regionalmente tampoco se reconoce el beneficio de las inundaciones y atribuyen el reducido incremento del ganado a las inundaciones y a la falta del drenaje (Euroconsult & Galindo, 1999).

Explotación de maderas y recursos no maderables del bosque

En toda la cuenca del Río Mamoré se usan los productos forestales de diferentes formaciones vegetales en que domina la explotación del bosque de galería por el fácil acceso a través del río, pero también los pobladores aprovechan los productos de las islas de bosque. En este libro, el capítulo VII solamente se refiere a épocas relativamente tempranas de la sucesión forestal en los meandros del Río Mamoré y en la descripción de la vegetación de la llanura y de su biodiversidad y casi no se incluyen referencias sobre las formaciones boscosas. Estos ecosistemas complejos exigen estudios intensos de mediano a largo plazo.

Desde hace años, la explotación indiscriminada de los bosques ribereños y aluviales ha extinguido localmente especies de árboles valiosos y típicos como el cedro (*Cedrela odorata*), el palo maría (*Calophyllum brasiliense*) y el almendrillo (*Dipteryx* spp.). Navarro & Maldonado (2002) reportan descripciones vegetacionales con diversas especies citadas

también en la Guía de Árboles de Bolivia (Killeen *et al.*, 1993). El diagnóstico de la situación forestal para el “Plan de Acción Forestal para Bolivia” (MDSyMA, 1995) incluye referencias sobre la problemática forestal del Departamento del Beni, que son válidas hasta hoy en día, como la colonización, que no afecta tanto a nuestra área de estudio, el aprovechamiento ilegal e inadecuado, la escasa reforestación, la carencia de información e investigación y la amenaza a la vida silvestre, entre otros. Sin embargo, en el “Plan de Uso del Suelo” del Departamento Beni, estas áreas son categorizadas como “Áreas de Protección y Uso Agroforestal Limitado” (Euroconsult & Galindo, 1999).

Aparte de las especies maderables, los bosques de la llanura de inundación brindan numerosos productos no maderables a los lugareños, que son comercializados en forma casual. Ejemplos típicos incluyen a varias especies de palmeras, que son aprovechadas como fuente de alimentación, de uso industrial (aceites, palmito) y son usadas para techar viviendas, entre otros. Desde hace tiempo, los lugareños extraen de estos bosques una amplia variedad de remedios que son reconocidos internacionalmente contra diversas enfermedades y molestias; algunas de éstas como la “sangre de drago” o el “chuchuhuasi”.

En el caso del Río Mamoré, la diversificación de actividades alternativas puede favorecer a la valorización de numerosos recursos y de su llanura de inundación que todavía no son aprovechados. La asignación del valor económico y consolidación de marcos institucionales que respalden las actividades socioeconómicas (cuando responden a criterios racionales), pueden asignar responsabilidades a los usuarios y generar un balance natural frente a actitudes negativas en base a la sensibilización y con-

cientización con el fin de conservar los recursos naturales. En este caso, son complementarias las disposiciones gubernamentales a nivel nacional y las iniciativas locales. Por ejemplo, la creación de cooperativas que no solamente aseguren la producción, sino que establezcan normas propias amigables con la conservación (regulando, controlando y supervisando todo el proceso de extracción, producción y fabricación) son iniciativas locales que deben contribuir a los objetivos nacionales.

CONCLUSIÓN

Nuestros datos son esenciales como referencia para estudios posteriores. Por sus particularidades y su estado casi natural, el Río Mamoré tiene un elevado interés para la conservación del patrimonio nacional e internacional, así como para el adelanto de estudios científicos. Puede ser considerado como un sistema de referencia de aguas blancas en la región alta de la Cuenca Amazónica, tanto por su riqueza biológica como por su dinámica fluvial.

El ecosistema río - llanura de inundación constituye un todo y se encuentra unido en su conjunto por el elemento agua. Las comunidades vivas son afectadas por el cambio de las condiciones ambientales y también se tienen evidencias que se influyen entre ellas, especialmente con relación a la organización dentro de la cadena trófica (aspecto que no se estudió durante nuestro proyecto). A su vez, las características del medio ambiente son afectadas por la evolución de las comunidades biológicas, especialmente los vegetales que atrapan y estabilizan el sedimento, controlando parcialmente los cambios morfológicos debido a la energía hídrica. En este marco, el estudio

holístico del funcionamiento de esos sistemas, integrando los resultados de varias disciplinas científicas y considerando varias escalas temporales y espaciales, constituye un enfoque pertinente para desarrollar una gestión eficiente (Amoros & Petts, 1993).

Aún no se ha comprobado completamente la hipótesis que el pulso de inundación es el factor principal que controla la diversidad y la productividad biológica. Sin embargo, nuestros resultados evidencian lo siguiente:

La riqueza generada por el "Pulso de Inundación" no solamente deriva de la alternancia entre condiciones acuáticas y terrestres ni de las particularidades del ecotono (Junk, 1997), sino de la formación y mantenimiento de varios gradientes medioambientales, como la sucesión de la vegetación en los meandros (Cap. VII), el gradiente del tipo de lagunas y la estabilidad (Cap. V), además todo superpuesto a una distribución de las condiciones por mancha (presencia de la vegetación diferente entre ríos, lagunas de bosque y lagunas de sabana, Cap. VIII).

La zona de sabana corresponde a un componente más en el mosaico de habitats de la llanura. La presencia de esta zona con habitats estables adyacentes a la zona donde ocurre el pulso de inundación, en el caso del Río Mamoré genera condiciones favorables para ciertas especies. Estas particularidades contribuyen a incrementar su biodiversidad.

Para la gestión, se debe llegar a un compromiso entre una protección estricta y un uso sin restricción, que permita aprovechar al sistema sin agotar los recursos y sin alterar las principales funciones ecológicas del sistema. La reflexión derivada de la búsqueda de este compromiso así como del logro de los objetivos de

una gestión sostenible, demandará una mayor voluntad y compromiso de todos los niveles científicos, sociales y políticos locales, departamentales y nacionales.

BIBLIOGRAFÍA

- Amoros, C. & G.E. Petts. 1993.** Hydrosystèmes fluviaux. Collection d'écologie 24, Masson, Paris, France. 300 p.
- Bauer, B. & E. Galdo. 1988.** Manejo de sabanas inundables en el Beni. Primera reunión nacional en praderas nativas de Bolivia, Oruro, 26 al 29 de agosto 1987. Programa de Autodesarrollo Campesino (PAC) - CEE - CORDEOR, Oruro, Bolivia. 145-157 pp.
- Beck, S.G. & A. Sanjinés. En prensa.** Guía ilustrada de los pastos nativos de la sabana húmeda del Beni. Instituto de Ecología - Estancias Espíritu. La Paz, Bolivia.
- Bénech, V. & J. Quensière. 1987.** Dynamique des peuplements ichthyologiques de la région du lac Tchad (1966-1978). Influence de la sécheresse sahélienne. Thèse de Doctorat d'Etat, Université des Sciences et Techniques, Lille-Flandre-Artois, France. 658 p.
- Bonetto, A.A., J.R. Wais & H.P. Castello. 1989.** The increasing damming of the Paraná basin and its effects on the lower reaches. *Regulated Rivers: Research & Management* 4: 333-346.
- Bravard, J.P. & G.E. Petts. 1993.** Interférences avec les interventions humaines. *En: Amoros, C. & G.E. Petts (eds). Hydrosystèmes fluviaux. Collection d'écologie 24, Masson, Paris, France. 233-254 pp.*
- Carmouze, J.P., M. Lucotte, & A. Boudou. 2001.** Le mercure en Amazonie. Rôle de l'homme et de l'environnement, risques sanitaires. IRD Editions, Paris, France. 494 p.
- Davée Guimarães, J.R. 2001.** Les processus de méthylation du mercure en milieu amazonien. *En: Carmouze J.P., M. Lucotte & A. Boudou (eds). Le mercure en Amazonie. IRD Editions, Paris, France. 273-297 pp.*
- Euroconsult & Galindo. 1999.** Zonificación agroecológica y propuesta técnica del plan de uso del suelo del departamento de Beni. Programa para el ordenamiento territorial de la Región Amazónica Boliviana en los departamentos de La Paz, Beni y Cochabamba. Gobierno de Bolivia, Ministerio de Desarrollo Sostenible y Planificación, Banco Interamericano de Desarrollo. La Paz, Bolivia. 216 p.
- Galdo, E. & S.G. Beck. 1997.** Lineamientos de un plan de manejo de las sabanas de la Estancia "El Porvenir" (Estación Biológica del Beni) utilizadas por bovinos de carne. Informe no publicado. Instituto de Ecología, UMSA, La Paz, Bolivia.
- Goulding, M. 1980.** The fishes and the forest. Explorations in amazonian natural history. University of California Press, USA. 280 p.
- Hanagarth, W. 1993.** Acerca de la geología de las sabanas del Beni en el Noreste de Bolivia. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 186 p.
- Junk, W. 1997.** The Central Amazon floodplains. Ecology of a pulsing system. Springer, Berlin, Germany, *Ecological studies* 126. 493 p.
- Junk, W.J., P.B. Bayley & R.E. Sparks. 1989.** The flood pulse concept in river-floodplain systems. *En: Dodge, P.B. (ed). International large river symposium, Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences. 110-127 p.*

- Keddy, P.A. 2000.** Wetland ecology. Principles and conservation. Cambridge studies in Ecology. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 614 p.
- Killeen, J.J., E. García E. & S.G. Beck. 1993.** Guía de árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia, Missouri Botanical Garden, La Paz, Bolivia. 958 p.
- Laë, R. 1994.** Modification des apports en eau et impact sur les captures de poisson. *En: Quensière, J. (ed). La pêche dans le Delta Central du Niger. Approche pluridisciplinaire d'un système de production halieutique.* IER-ORSTOM Edition, Paris-Karthala, France. 255-266 p.
- Lauzanne, L. & G. Loubens. 1985.** Peces del Río Mamoré. ORSTOM-UTB, Trinidad, Bolivia. 65 p.
- Lauzanne, L., G. Loubens & B. Le Guennec. 1990.** Pesca y biología pesquera en el Mamoré medio (Región de Trinidad, Bolivia). *Interciencia* 15(6): 452-460.
- Lorini, J., J. Quintanilla, J. Peña, R. Marín, & E. Salas. 1989.** Diagnóstico del estado actual de los recursos pesqueros de la Cuenca Amazónica boliviana. Centro de Estudios Ecológicos y de Desarrollo Integral, Proyecto Recursos Hidrobiológicos. La Paz, Bolivia. 148 p.
- Lowe-Mc Connell, R.H. 1987.** Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 382 p.
- Mander, B. 1987.** ODA Fisheries Project, Trinidad, Bolivia. End of contract report by TCO, Brian Mander, covering the period January 1984 to June 1987. Misión Británica, Trinidad, Bolivia. 13 p.
- MDSP (Ministerio de Desarrollo Sostenible y Planificación). 2001.** Estrategia Nacional de la Biodiversidad. La Paz, Bolivia. 193 p.
- MDSMA (Ministerio de Desarrollo Sostenible y Medio Ambiente). 1995.** Situación del sector forestal del departamento Beni. Plan de Acción Forestal para Bolivia. Ministerio de Desarrollo Sostenible y Medio Ambiente - FAO, La Paz, Bolivia. 116 p.
- Muñoz, H. & P.A. Van Damme. 1998.** Parámetros de reproducción de 4 especies de peces comerciales (*Pseudoplatystoma fasciatum*, *P. tigrinum*, *Colossoma macropomum* y *Piaractus brachypomum*) en la cuenca del Río Ichilo (Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 4: 39-54.
- Navarro, G. & M. Maldonado. 2002.** Geografía Ecológica de Bolivia. Vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Simón Patiño, Cochabamba, Bolivia. 719 p.
- Salm, H. & X. Flores. 1994.** Potencialidades y limitantes para un desarrollo sostenible del departamento del Beni como base para su plan de ordenamiento territorial. Propuesta preliminar del Plan de Ordenamiento Territorial del Beni. FUNDECO/IE/PROADE/GTZ. La Paz, Bolivia. 107 p.
- Salo, J., R. Kalliola, I. Häkkinen, Y. Mäkinen, P. Niemelä, M. Puhakka, P.D. Coley. 1986.** River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322: 254-258.
- Schneider, H. 2002.** Diagnóstico ambiental de las actividades socioeconómicas más importantes del departamento del Beni. Solziona S.A., Proyecto BID ATR 929-SE-BO, La Paz, Bolivia.
- Townsend, W.R. 1996.** Nyao itô: caza y pesca de los Sirionó. Instituto de Ecología, UMSA, La Paz, Bolivia. 144 p.
- Tricard, J. & J.P. Bravard. 1991.** Le cours péri-alpin du Rhin, du Rhône et du Danube: aménagement fluvial et dérive de l'environnement. *Annales de Géographie* 561: 668-713.

Welcomme, R.L. 1985. River fisheries. Fisheries Technical Paper 262. FAO, Roma, Italia. 330 p.

CONVENIO SOBRE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA

Disponible en internet:
<http://www.biodiv.org/>

Artículo 8. Conservación in-situ

Cada Parte Contratante, en la medida de lo posible y según proceda:

- a) Establecerá un sistema de áreas protegidas o áreas donde haya que tomar medidas especiales para conservar la diversidad biológica;
- b) Cuando sea necesario, elaborará directrices para la selección, el establecimiento y la ordenación de áreas protegidas o áreas donde haya que tomar medidas especiales para conservar la diversidad biológica;
- c) Reglamentará o administrará los recursos biológicos importantes para la conservación de la diversidad biológica, ya sea dentro o fuera de las áreas protegidas, para garantizar su conservación y utilización sostenible;
- d) Promoverá la protección de ecosistemas y hábitats naturales y el mantenimiento de poblaciones viables de especies en entornos naturales;
- e) Promoverá un desarrollo ambientalmente adecuado y sostenible en zonas adyacentes a áreas protegidas, con miras a aumentar la protección de esas zonas;
- f) Rehabilitará y restaurará ecosistemas degradados y promoverá la recuperación de especies amenazadas, entre otras cosas mediante la elaboración y la aplicación de planes u otras estrategias de ordenación;
- g) Establecerá o mantendrá medios para regular, administrar o controlar los riesgos derivados de la utilización y la liberación de organismos vivos modificados como resultado de la biotecnología que es probable tengan repercusiones ambientales adversas que puedan afectar a la conservación y a la utilización sostenible de la diversidad biológica, teniendo también en cuenta los riesgos para la salud humana;
- h) Impedirá que se introduzcan, controlará o erradicará las especies exóticas que amenazan a ecosistemas, hábitats o especies;
- i) Procurará establecer las condiciones necesarias para armonizar las utilidades actuales con la conservación de la diversidad biológica y la utilización sostenible de sus componentes;
- j) Con arreglo a su legislación nacional, respetará, preservará y mantendrá los conocimientos, las innovaciones y las prácticas de las comunidades indígenas y locales que entrañen estilos tradicionales de vida pertinentes para la conservación y la utilización sostenible de la diversidad biológica y promoverá su aplicación más amplia, con la aprobación y la participación de quienes posean esos conocimientos, innovaciones y prácticas, y fomentará que los beneficios derivados de la utilización de esos conocimientos, innovaciones y prácticas se compartan equitativamente;

- k) Establecerá o mantendrá la legislación necesaria y/u otras disposiciones de reglamentación para la protección de especies y poblaciones amenazadas;
- l) Cuando se haya determinado, de conformidad con el artículo 7, un efecto adverso importante para la diversidad biológica, reglamentará u ordenará los procesos y categorías de actividades pertinentes; y
- m) Cooperará en el suministro de apoyo financiero y de otra naturaleza para la conservación in situ a que se refieren los apartados a) a l) de este artículo, particularmente a países en desarrollo.



Bosque inundado en la llanura de inundación del Río Mamoré, marzo 1999. | *Marc Pouilly*

LISTA DE AUTORES Y COAUTORES

James Aparicio	<i>Colección Boliviana de Fauna (MNHN, UMSA La Paz)</i>
Roberto Apaza	<i>Instituto de Ecología, Unidad de Limnología (UMSA, La Paz)</i>
Stephan G. Beck	<i>Instituto de Ecología, Herbario Nacional de Bolivia (UMSA, La Paz)</i>
Luc Bourrel	<i>Institut de Recherche pour le Développement (La Paz, Paris - France)</i>
Mirtha Cadima	<i>Unidad de Limnología Recursos Acuáticos (UMSS, Cochabamba)</i>
Mario Charriere	<i>Institut de Recherche pour le Développement (La Paz, Paris - France)</i>
Odile Fossati	<i>Institut de Recherche pour le Développement (La Paz, Paris - France)</i>
Emmanuelle Gautier	<i>Laboratoire de Géographie physique (CNRS, Paris-Meudon - France)</i>
Edgar Goitia	<i>Unidad de Limnología Recursos Acuáticos (UMSS, Cochabamba)</i>
Martha Gutiérrez	<i>Centro de Investigación de los Recursos Acuáticos (UTB, Trinidad)</i>
Carla Ibañez	<i>Instituto de Ecología, Unidad de Limnología (UMSA, La Paz)</i>
Walter Koste	<i>Instituto de Ecología, Unidad de Limnología (UMSA, La Paz)</i>
Laurent Lauzanne	<i>Institut de Recherche pour le Développement (La Paz, Paris - France)</i>
Faviany Lino	<i>Instituto de Ecología, Unidad de Limnología (UMSA, La Paz)</i>
Carla Maldonado	<i>Instituto de Ecología, Herbario Nacional de Bolivia (UMSA, La Paz)</i>
Rubén Marín	<i>Instituto de Ecología, Unidad de Limnología (UMSA, La Paz)</i>
Carlos Molina	<i>Instituto de Ecología, Unidad de Limnología (UMSA, La Paz)</i>
Mónica Moraes R.	<i>Instituto de Ecología, Herbario Nacional de Bolivia (UMSA, La Paz)</i>
Maria René Orellana	<i>Instituto de Ecología, Herbario Nacional de Bolivia (UMSA, La Paz)</i>
Juan Cesar Paggi	<i>Instituto Nacional de Limnología (Santa Fe - Argentina)</i>
Julio Pinto	<i>Instituto de Ecología, Unidad de Limnología (UMSA, La Paz)</i>
Marc Pouilly	<i>Institut de Recherche pour le Développement (La Paz, Paris - France)</i>
Carmen Quiroga	<i>Colección Boliviana de Fauna (MNHN, UMSA La Paz)</i>
Adriana Sanjinés	<i>Instituto de Ecología, Herbario Nacional de Bolivia (UMSA, La Paz)</i>
Luis Torres	<i>Centro de Investigación de los Recursos Acuáticos (UTB, Trinidad)</i>
Julieta Vargas	<i>Colección Boliviana de Fauna (MNHN, UMSA La Paz)</i>
Takayuki Yunoki	<i>Centro de Investigación de los Recursos Acuáticos (UTB, Trinidad)</i>

Contactos

Marc Pouilly	<i>pouilly@ird.fr - IRD, Av. Hernando Siles n°5290 - esquina calle 7 de obrajes, CP 9214 La Paz - Bolivia</i>
Mónica Moraes R.	<i>monicamoraes@accelerate.com - Instituto de Ecología, Herbario Nacional de Bolivia Campus Universitario UMSA de Cota Cota, CP. 10077 Correo Central. La Paz - Bolivia</i>

Se terminó de imprimir en Septiembre de 2004
en los Talleres de **Industrias Gráficas Sirena color**
Calle Manuel Ignacio Salvatierra N° 240
Teléfono: 336-6030 • Fax 334-7774
E-mail: imprentasirena@cotas.com.bo
Santa Cruz de la Sierra - Bolivia



Esta obra presenta los estudios realizados en la llanura de inundación del Río Mamoré cerca de Trinidad durante los años 1997 a 2000, a cargo del Instituto de Ecología de la Universidad Mayor de San Andrés en La Paz, del Centro de Investigación sobre los Recursos Acuáticos de la Universidad Técnica del Beni

en Trinidad y del Institut de Recherche pour le Développement (Cooperación Científica Francesa).

Por sus particularidades y su estado casi natural, el Río Mamoré tiene un elevado interés para la conservación del patrimonio nacional e internacional, así como para el adelanto de estudios científicos. Puede ser considerado como un sistema de referencia de aguas blancas en la región alta de la cuenca amazónica, tanto por su riqueza biológica como por su dinámica fluvial. Aunque a veces los estudios presentados han sido respaldados por reportes taxonómicos previos, casi en su totalidad son pioneros en la descripción e interpretación ecológica de las comunidades en relación a los parámetros medioambientales.

El objetivo central del libro es presentar y difundir evidencias que sostienen la idea que la llanura de inundación es un ecosistema dinámico que no puede ser considerado homogéneo, que nace y se mantiene gracias a la diversidad de las situaciones y condiciones hidrológicas, geomorfológicas y físico-químicas, así como por la diversidad de los organismos vegetales y animales que alberga. Los datos presentados en este libro son esenciales como referencia para estudios posteriores.

ESTE VOLUMEN INCLUYE:

- 39 fotografías a colores
- 13 mapas e imágenes satelitales
- 69 ilustraciones y figuras