



Institut de recherche
pour le développement

T E S I S
a presentar en
UNIVERSIDAD NACIONAL DE TUCUMAN

para la obtención del
DIPLOMA DE DOCTORADO EN
CIENCIAS BIOLÓGICAS

Por

Giovanna Blanca Rocabado Castro

ECOLOGIA Y DISTRIBUCION
DE INVERTEBRADOS
ACUATICOS EN RIOS ANDINOS
DE LA CUENCA
AMAZONICA BOLIVIANA

Año 2003

Agradecimientos

.... agradezco profundamente al Dr. Jean Gabriel Wasson por ser un gran amigo, por transmitirme sus conocimientos con tanta paciencia y por confiar en mi

... al Dr. Gibon por ser tan comprensivo y amable

.... a la Dra. Odile Fossati, por ayudarme en el procesamiento de datos y por ser una buena amiga

.... a mis papas y a mis hermanos por apoyarme siempre

.... a todos mis amigos en Tucumán

....a Pablo por haberme brindado siempre su apoyo

....a todas aquellas personas que directa o indirectamente me ayudaron en la elaboración del presente documento

...al Instituto de Ecología, Unidad de Limnología

... a los invertebrados

*.....a mi papi René por ser tan lindo conmigo,
a mi mami Blanca por su paciencia, comprensión
a mis hermanos Yarmila y Javier
a Pablo por todo su apoyo
a mis sobrinos.*

Indice	i
Indice de figuras.....	ii
Indice de tablas.....	iii
Resumen.....	iv
1. Introducción.....	1
1.1. Objetivos.....	2
1.1.1. Objetivo General.....	2
1.1.2. Objetivos Especificos.....	2
2. Fundamento teórico.....	3
2.1. Trabajos referidos a la zonación longitudinal de los hidrosistemas.....	3
2.2. Teorías de perturbación.....	5
2.3. Modelos recientes con relación a los rasgos biológicos.....	7
2.3.1. El concepto de parches dinámicos	7
2.3.2. El ambiente del hábitat fluvial	8
2.4. Fundamento teórico para la regionalización	10
2.4.1. Concepto del hidrosistema fluvial.....	11
2.5. Control jerárquico de los hidrosistemas.....	12
2.5.1 Funcionamiento ecológico.....	13
2.5.1.2 Escala puntual.....	15
2.5.1.2. Escala local del tramo	16
2.5.1.3. Escala regional.....	16
2.6. Fundamentos de regionalización: Factores a escala regional.....	18
2.6.1. Regionalización en Bolivia	19
2.6.2. Hidro-ecoregiones en la cuenca amazónica boliviana.....	19
2.7. Los macroinvertebrados bentónicos.....	20
2.8. Los micro-hábitats acuáticos.....	21
2.9. Los rasgos biológicos y ecológicos.....	21
2.9.1. Rasgos ligados a la biología.....	23
2.9.2. Rasgo ligado a la ecología.....	23
3. Área de estudio.....	24
3.1 Descripción de la cuenca amazónica boliviana.....	25
3.1.1 Subcuenca hidrográfica del río Beni.....	25
3.1.2 Subcuenca hidrográfica del río Mamoré (río Grande).....	26
3.1.3 Subcuenca del río Iténez	28
3.1.4. Regionalización de la cuenca amazónica boliviana	28
3.1.4.1 Descripción de las hidro-ecoregiones.....	30
3.2 Ubicación de las estaciones de muestreo.....	24
4. Materiales y métodos.....	37
4.1 Protocolo de muestreo.....	37
4.2 Hábitat físico.....	38
4.2.1 Índice de inestabilidad de Pfankuch.....	40
4.2.2 Inestabilidad del sustrato.....	40
4.3 Parámetros químicos.....	41
4.4 Parámetros biológicos.....	42
4.4.1 Rasgos biológicos.....	43

4.5	Tratamiento de datos.....	44
4.5.1	Matriz de correlación de Pearson.....	44
4.5.2.	Análisis de regresión simple.....	44
4.5.3	Análisis de varianza.....	44
4.5.4	Análisis multifactorial.....	45
4.5.4.1	Análisis de componentes principales (ACP).....	46
4.5.4.2.	Análisis factorial de correspondencia (AFC).....	47
4.5.4.3.	Análisis factorial discriminante.....	47
4.5.4.4.	Análisis de coinerencia.....	48
5.	Resultados.....	50
5.1	Parámetros abióticos.....	50
5.1.1	Correlación de Pearson.....	56
5.1.2	Análisis de componentes principales normalizado (ACPn) con 25 parámetros físicos y químicos.....	56
5.1.3	Análisis de componentes principales normalizado (ACPn) con 12 parámetros físicos y químicos.....	61
5.1.4	Clasificación regional.....	63
5.2	Parámetros bióticos. Fauna nivel de familia.....	71
5.2.1	Riqueza y abundancia promedio por hidro-ecoregión.....	76
5.2.2	Distribución regional por grupos taxonómicos.....	78
5.2.3	Distribución regional cualitativa por familias.....	80
5.2.4	Distribución faunística en la región de los Andes húmedos.....	84
5.3	Distribución de los ordenes Ephemeroptera y Plecoptera.....	89
5.3.1	Análisis cuantitativo – Riqueza y densidad (HERN1).....	89
5.3.2	Análisis cualitativo (30+1).....	91
5.3.3	Análisis en la región de los Andes.....	94
5.3.4	Estructura cuantitativa.....	97
5.4	Distribución faunística de los géneros del orden Trichoptera.....	99
5.4.1	Análisis cualitativo.....	102
5.5	Distribución regional de los rasgos biológicos y ecológicos.....	107
5.5.1	Diversidad biológica = Diversidad de rasgos.....	112
6.	Discusión.....	113
6.1	Parámetros abióticos.....	113
6.2	Parámetros bióticos.....	118
6.2.1	¿Existe una distribución cualitativa y cuantitativa regional por grupos taxonómicos?.....	119
6.2.2	¿Existe un patrón de distribución faunística regional?.....	121
6.2.3.	Validación regional.....	123
6.2.4.	Fauna de referencia para la bioindicación entre los Yungas de Bolivia y Tucumán.....	124
6.3	Distribución de las comunidades de Ephemeroptera y Plecoptera.....	125
6.3.1	Estructura cuantitativa de la fauna de Ephemeroptera y Plecoptera.....	129
6.4	Distribución de las comunidades del orden Trichoptera.....	131
6.4.1	Distribución regional del orden Trichoptera.....	131
6.5	Estructura faunística en relación a los rasgos biológicos y ecológicos.....	133
6.5.1	Rasgos en relación con las teorías de perturbaciones.....	137
7.	Conclusiones.....	138

8. Referencias bibliográficas.....141

9. ANEXOS

Fig. 1. Mini sucesión hipotética en un espacio vacío.....	6
Fig. 2. Relación teórica entre al diversidad biótica y varios medios de perturbación.....	6
Fig. 3. Esquema del modelo de Parche Dinámico.....	7
Fig. 4. Presentación conceptual de las relaciones entre especies y los ejes temporales y espaciales.	9
Fig. 5. Predicción de la teoría del ambiente del hábitat fluvial (River Habitat Templet). ...	10
Fig. 6. Conceptualización de las 4 dimensiones en un ecosistema de río natural	12
Fig. 7. Marco conceptual para la regionalización.....	13
Fig. 8. Ciclo biodegradación biosíntesis sobre un gradiente longitudinal arriba hasta río abajo.....	14
Fig. 9. Modelo conceptual del ecosistema de agua corriente.....	15
Fig. 10. Escala física y función biológica. Sectorización morfológica de los cursos de agua.....	17
Fig. 11. Mapa hidrográfico en de la cuenca amazónica boliviana.....	27
Fig. 12. Dominios geoclimáticos de la cuenca amazónica	29
Fig. 13. Mapa de la ubicación de las estaciones de muestreo y de las hidro-ecoregiones (nivel1) en la cuenca Amazónica.	35
Fig. 14. Tamaño de la estación dada según la relación entre la geometría del lecho y el largo del cauce lleno.....	36
Fig. 15. Distribución del tamaño de las partículas de manera general.....	39
Fig. 16. Ejemplo de los elementos simples en una ordenación lineal procesada con el programa ADE4.....	46
Fig. 17. Esquema del Principio del análisis discriminante.....	48
Fig. 18. Esquema del análisis de coinerencia.....	49
Fig. 19. Gráfico de 9 parámetros químicos registrados por estación y promedios por hidro-ecoregiones.	52
Fig. 20. Gráfico de 6 parámetros físicos registrados por estación y promedios por hidro-ecoregiones.	55

Fig. 21 Análisis de componentes principales normalizado (ACPn) de 25 parámetros físicos y químicos.	60
Fig. 22. Análisis de componentes principales normalizado (ACPn) de 12 parámetros físicos y químicos.	62
Fig. 23. Test de simulaciones aleatorias para el dominio geoclimático.	65
Fig. 24. Test de Monte Carlo de simulaciones aleatorias para la categoría de hidro-ecoregión nivel 1.....	66
Fig. 25. Test de Monte Carlo de simulaciones aleatorias para la categoría de pendiente.....	68
Fig. 26. Test de Monte Carlo de simulaciones aleatorias para categoría de altura.....	69
Fig. 27. Test de Monte Carlo de simulaciones aleatorias para la categoría de cuenca.	70
Fig. 28. Gráfico de barras apiladas del porcentaje de los principales órdenes.....	74
Fig. 29. Distribución cuantitativa de la fauna de invertebrados en 8 hidro-ecoregiones nivel 1.....	76
Fig. 30. Gráfico del porcentaje promedio al nivel de orden por hidro-ecoregión.....	79
Fig. 31. Análisis factorial de correspondencia de la densidad de las familias de la fauna de invertebrados acuáticos	82
Fig. 32. Análisis factorial de correspondencia de la fauna en la región de los Andes húmedos.....	85
Fig. 33. Análisis factorial de correspondencia (AFC) de 43 taxa en la región de los Andes húmedos sobre los ejes F2 * F3.....	86
Fig. 34. Proyección de las 22 estaciones en los Andes húmedos sobre los ejes F2 y F3 según las categorías, altitud, pendiente, cuenca, dominio, hidro-ecoregión nivel 1 y hidro-ecoregión nivel 2.....	88
Fig. 35. Distribución cuantitativa del orden Ephemeroptera y Plecoptera en 8 hidro-ecoregiones nivel 1.....	91
Fig. 36. Análisis factorial de correspondencia de la fauna de Ephemeroptera y Plecoptera sobre el eje F1.....	93
Fig. 37. Análisis factorial de correspondencia de la fauna de Ephemeroptera y Plecoptera sobre los ejes F1*F2.....	94
Fig. 38. Análisis factorial de correspondencia de la densidad en log (x+1) de 28 géneros de Ephemeroptera y Plecoptera en 23 estaciones de los Andes húmedos.....	96

Fig. 39. Modelos de regresión lineal significativos de Ephemeroptera y Plecoptera, presentes en el sub-andino y del Escudo (30+1 estaciones vs. Sd84, altura, inestabilidad, potasio, pendiente promedio).....	98
Fig. 40. Modelos de regresión lineal significativos de Ephemeroptera y Plecoptera, presentes en las hidro-ecoregiones del sub-andino y del Escudo (22 estaciones porcentaje de unidades lénticas y pH).....	99
Fig. 41. Distribución cuantitativa del orden Trichoptera en 8 hidro-ecoregiones nivel 1...	101
Fig. 42. Gráfico de la distribución cuantitativa de los géneros del orden Trichoptera en 8 hidro-ecoregiones (nivel 1).....	102
Fig. 43. Análisis factorial de correspondencia (AFC) de la fauna de Trichoptera sobre los ejes F1 x F2.....	104
Fig. 44. Análisis factorial de correspondencia (AFC) de la fauna de Trichoptera sobre los ejes F1 x F3.....	106
Fig. 45. Análisis de coinerchia con 33 grupos taxonómicos a nivel de familia y 26 rasgos biológicos.....	108
Fig. 46. Disposición de los 26 rasgos biológicos y ecológicos de la fauna de invertebrados en seis categorías, sobre los ejes F1 y F2 en base al análisis de coinerchia en las 30 estaciones y sobre 33 grupos taxonómicos.....	109
Fig.47. Proyección de las estaciones en tres categorías según los 26 rasgos biológicos y ecológicos de la fauna de invertebrados, sobre los ejes F1 x F2 en base al análisis de coinerchia.....	111
Fig. 48. Histogramas de la diversidad promedio (Índice de Shannon) por hidro-ecoregiones.....	112
Fig. 49. Regresiones entre el índice de Pfanckuch, la riqueza y abundancia.....	119
Fig. 50. Regresiones entre la riqueza total de Ephemeroptera y el porcentaje de unidades lénticas.	130

Tabla 1. Descripción de los 4 dominios geoclimáticos.....	30
Tabla 2. Breve descripción de las características de las hidro-ecoregiones consideradas en el presente trabajo.....	31
Tabla 3. Ubicación geográfica de los ríos estudiados.....	36
Tabla 4. Parámetros morfológicos medidos a nivel de las estaciones y unidades en las que son expresados.....	39
Tabla 5. Parámetros químicos medidos en las estaciones de campo y laboratorio, el método analítico utilizado en el laboratorio de calidad ambiental.....	41
Tabla 6. Estandarización de métodos según el Laboratorio de Calidad Ambiental.....	42
Tabla 7. Rasgos biológicos y ecológicos para las familias de invertebrados.....	43
Tabla 8. 25 parámetros físicos y químicos.....	51
Tabla 9. Correlaciones de Pearson.....	57
Tabla 10. Parámetros que participan en el análisis factorial de correspondencia (ACP), 6 parámetros activos y 19 suplementarios.....	58
Tabla 11. Matriz de contribuciones relativas de 6 parámetros físicos y químicos a los ejes F1 y F2.....	59
Tabla 12. Categorías y clases utilizadas la clasificación regional.....	64
Tabla 13. Tabla síntesis de la inercia intraclase a partir del test de permutaciones de Monte Carlo.....	71
Tabla 14. Abundancia y riqueza de invertebrados en 30 estaciones.....	72
Tabla 15. Comparación entre hidro-ecoregiones en base a la A) riqueza y B) abundancia usando el test no paramétrico de Mann-Whitney.....	77
Tabla 16. Taxa que no participa en el análisis factorial de correspondencia por estar presente en 1 y 2 hidro-ecoregiones.....	81
Tabla 17. Contribuciones relativas a los ejes F1 y F2 de la fauna común presente en al menos 20 estaciones en los Andes húmedos, según el análisis factorial de correspondencia (AFC).....	84
Tabla 18. Abundancia y riqueza de los ordenes Ephemeroptera y Plecoptera.....	90
Tabla 19. Abundancia y riqueza de Trichoptera.....	100
Tabla 20. Matriz de contribuciones relativas de los géneros de Trichoptera a los ejes F1, F2 y F3.....	103

1. Introducción

Bolivia es un país que por su posición en el continente sudamericano, su altitud y su configuración le proporcionan enormes recursos hídricos. La cuenca amazónica boliviana, la más extensa del país que cubre el 65% del territorio nacional, presenta la mayor diversidad de ecosistemas acuáticos, constituyéndose en una zona con potencial para desarrollar proyectos científicos en diferentes aéreas por su gran diversidad biológica. No obstante, en la cuenca amazónica se pueden identificar problemas relacionados a la contaminación de la biodiversidad acuática, con la ejecución de proyectos de minería, construcción de caminos, represas, hidro-eléctricas, que causan daños en el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos. En éste sentido la regionalización de los tipos ecológicos de los ríos constituyen una herramienta útil para plantear programas de desarrollo sostenible por los actores del gobierno (Wasson & Barrère 1999).

Sin embargo, en sur América son escasos los trabajos que consideran las relaciones jerárquicas entre las ecoregiones y los factores de control a nivel local, teniendo como base de referencia la fauna acuática especialmente a las comunidades de invertebrados bentónicos.

En el proyecto Biodiversidad Acuática de la Cuenca Amazónica Boliviana (BIOCAB), fueron identificadas las hidro-ecoregiones (HER) a partir de factores geofísicos (geomorfología, geología) y climáticos (precipitación, temperatura, balance hídrico reflejado en los mapas de vegetación). En base a la identificación previa de éstas hidro-ecoregiones, se planteó la siguiente hipótesis de trabajo: Se espera un patrón de distribución regional de los parámetros abióticos y bióticos en los ríos de similar tamaño, con poca o ninguna contaminación antrópica, en función a las características regionales. Los invertebrados bentónicos por ser organismos de amplia distribución, además de

formar parte de la cadena trófica en el ecosistema acuático, pueden ser utilizados como descriptores biológicos de las hidro-ecoregiones.

Con lo anteriormente expuesto las preguntas que surgen son: ¿Existe alguna relación entre los parámetros abióticos medidos a nivel local y los determinantes primarios al nivel regional?, ¿Cuál es la importancia de los parámetros físicos y químicos en la distribución de la fauna de invertebrados y en el funcionamiento ecológico de los ríos de la cuenca Amazónica boliviana?, ¿Pueden algunos rasgos biológicos (tamaño, flexibilidad, forma, respiración) y ecológicos (movilidad, hábitos alimenticios) de la fauna de invertebrados, explicar una distribución regional?

Este proyecto de tesis se encuentra incluido en el programa BIOCAB, ejecutado durante el período 1996 y el 2001 a cargo del Instituto para el desarrollo (IRD ex ORSTOM), el Instituto de Ecología (IE) de la Universidad Mayor de San Andrés (UMSA) a través de la Unidad de Limnología en la ciudad de La Paz – Bolivia.

1.1. Objetivos

1.1.1. Objetivo General

Analizar la relación entre la biodiversidad acuática al nivel de los invertebrados bentónicos y los factores naturales de control a diferentes escalas (regional y local) en 30 ríos de la cuenca amazónica boliviana.

1.1.2. Objetivos Específicos

- Analizar la composición faunística en 30 ríos naturales de la cuenca Amazónica boliviana.
- Analizar la distribución taxonómica regional cualitativa y cuantitativa de la fauna de invertebrados bentónicos.

- Interpretar la distribución de las poblaciones de invertebrados bentónicos en base a los factores regionales y locales.
- Analizar la distribución regional de algunos rasgos biológicos y ecológicos de la fauna de invertebrados bentónicos.

2. Fundamento teórico

El conocimiento de la estructura biológica y ecológica de los ríos se basa en varios conceptos y teorías. Los primeros conceptos se refieren a la zonación longitudinal de la fauna acuática y de las características físicas y químicas. Pero estudios más recientes ofrecen una distribución faunística regional considerando factores geológicos, climáticos y de relieve (ej. Ecoregiones: Omernik 1987, Fermanella 2000, Hawkins *et al.* 2000, hidroecoregiones: Wasson & Barrère 1999, Wasson *et al. en prensa*).

Algunos mecanismos propuestos de control en la estructura de las comunidades, son las interacciones entre las especies (ej. predación, competencia) y también factores ambientales como las perturbaciones. Sobre esta base se han desarrollado numerosas teorías relacionadas a la variabilidad espacio temporal en los ecosistemas acuáticos como el "Concepto de parche dinámico" (Townsend 1989) y el "Ambiente del hábitat fluvial" (Townsend & Hildrew 1994).

La restauración del funcionamiento del ecosistema acuático pasa por la evaluación de la estructura y de la dinámica de las comunidades donde viven. Es así, que los invertebrados acuáticos se constituyen en una herramienta para poder aplicar los conceptos y teorías que se presentan a continuación.

2.1. Trabajos referidos a la zonación longitudinal de los hidrosistemas

Desde hace varios años, los biólogos han comenzado a desarrollar un sistema de clasificación de los ríos en base a las especies de peces dominantes, subsecuentemente, después se han ido caracterizando las diferentes zonas más precisas en términos fisiográficos, físico – químicos y bióticos (Hawkes 1975). El conocimiento clásico de los geomorfólogos, hidrólogos y biólogos de los cursos de agua se fundamentan sobre el fenómeno del gradiente longitudinal: el caudal, la profundidad y el ancho del curso que va en aumento hacia los planos aluviales, mientras que disminuye correlativamente la pendiente del curso, la velocidad de la corriente y la granulometría de los sedimentos (Horton 1945, cit. en Amoros & Petts 1993)

Los trabajos pioneros en biología fluvial buscaron definir las zonas en base a biotopos y realizar una zonación longitudinal de las especies piscícolas, de los invertebrados bentónicos y de las algas (Amoros & Petts 1993). La zonación faunística de los cursos de agua empezó con autores europeos, quienes comenzaron a definir una sucesión de zonas relativamente homogéneas caracterizadas por sus poblaciones y delimitadas por parámetros abióticos simples (Wasson 1989a).

Illies y Botosaneanu (1963, cit. en Wasson 1989) plantearon la "Zonación universal", en base a un análisis de las poblaciones de invertebrados bentónicos, particularmente de insectos. La afinidad faunística entre las diferentes estaciones de la red hidrográfica, revelaron que existen zonas de abrigo para las diferentes poblaciones. Analizando muchas redes hidrográficas, los autores identificaron tres zonas universales: el crenon (zona de origen), rhitron (curso superior rápido) y potamon (curso inferior lento). En los límites de las subdivisiones de las zonas tomaron en cuenta los factores fisiográficos (velocidad de la corriente, amplitud de la temperatura, aspecto de sedimentos), y las confluencias principales para definir zonas a lo largo de la red hidrográfica, con un sistema similar al de Strahler (1952).

Vannote *et al.* (1980) basado en la geomorfología plantean otra teoría, el "Concepto del río continuo" (RCC), en el que se da una relación estrecha entre el gradiente continuo de los factores físicos, esencialmente de las condiciones de la morfología e hidrología y de la dinámica de la materia orgánica en término del aporte, transporte, depósito y de su utilización por los grupos funcionales de invertebrados.

A estas teorías, se añaden las relacionadas a la estructuración de la biodiversidad, producto de la variabilidad física (perturbaciones), de la dinámica hidrológica (Hipótesis de la perturbación intermedia) y de la heterogeneidad espacial (Parche dinámico) (Ward & Stanford 1983, Townsend 1989).

2.2. Teorías de perturbación

Las comunidades ecológicas no son uniformes, continuamente están sujetas a cambios aleatorios, pero la perturbación es un acontecimiento inhabitual. El efecto de la perturbación consiste en devolver a la comunidad a un estado anterior de sucesión, donde el espacio abierto es colonizado por una o más especies oportunistas (p_1, p_2 etc., en la figura 1), en las primeras etapas de sucesión. A medida que pasa el tiempo el espacio es invadido por más especies y cuando éstas alcanzan la madurez, dominando en las etapas centrales de la sucesión (m_1, m_2, \dots, m_x) son empujadas hasta la extinción. Más adelante, la comunidad recupera el estado clímax en la que las competidoras más eficaces (c_1, c_2, \dots, c_x) desalojan a las especies vecinas. En ésta secuencia, la diversidad empieza con un nivel bajo, aumenta hacia las etapas intermedias de la sucesión y disminuye en el clímax (Begon *et al.* 1988) (Fig. 1).

Townsend (1989) define a las perturbaciones como algún evento relativo discreto en un tiempo, que remueve a los organismos abriendo nuevos espacios que pueden ser colonizados por las mismas o diferentes especies.

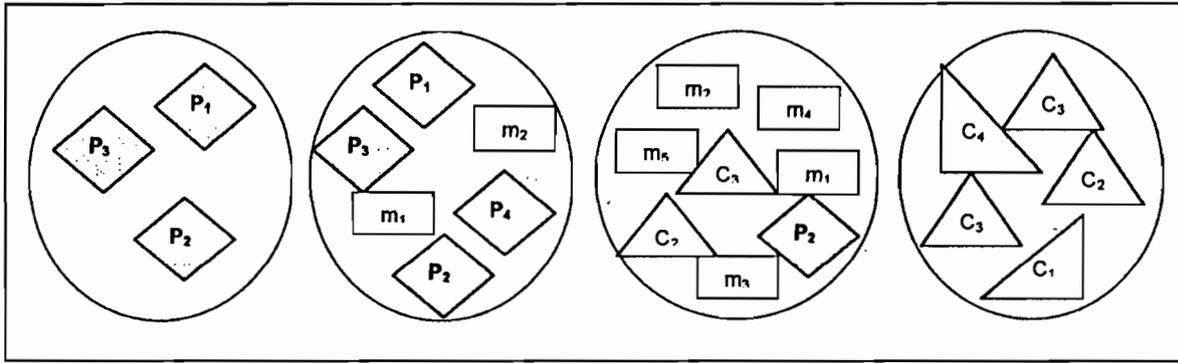


Fig. 1. Mini sucesión hipotética en un espacio vacío. La diversidad empieza con un nivel bajo cuando llegan pocas especies pioneras, p_i ; alcanza un valor máximo hacia la mitad de la sucesión, cuando se presentan conjuntamente especies pioneras, especies de las etapas medias de la sucesión m_i ; y especies del climax, c_i ; y disminuye de nuevo cuando se produce la exclusión competitiva ejercida por las especies (Begon *et al.* 1988).

La hipótesis de la perturbación intermedia propuesta por Connell (1978) (cit. en Ward & Stanford 1983) plantea que la alta diversidad biótica resulta de cierto nivel de perturbación. Es decir, la diversidad más elevada es mantenida por los niveles intermedios de perturbación y se incrementará si existe el tiempo necesario para que otras especies invadan el espacio (Fig. 2).

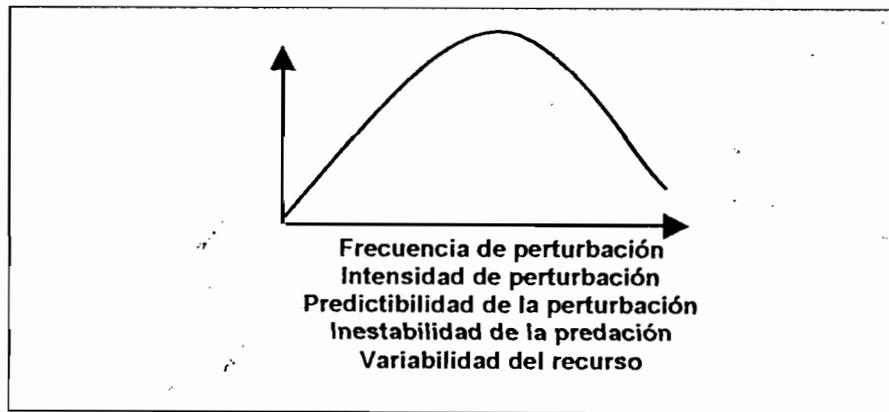


Fig. 2. Relación teórica entre la diversidad biótica y varios medios de perturbación (modificado de Ward & Stanford 1983).

Esta teoría sugiere que la diversidad natural está controlada por las perturbaciones. La creación de espacios vacíos (a través de las perturbaciones), las nuevas sucesiones y los

mosaicos dentro de las comunidades constituyen las herramientas más poderosas para generar y mantener la diversidad.

2.3. Modelos recientes con relación a los rasgos biológicos

2.3.1. El concepto de parches dinámicos

El concepto de parches dinámicos (Townsend 1989) se basa en las interacciones biológicas, los "parches" están conectados y presentan dinámicas inter-dependientes. Según este concepto, la riqueza específica máxima de los sistemas biológicos debería estar dada por los niveles intermedios de variación temporal y debería aumentar con la heterogeneidad espacial (Fig.3).

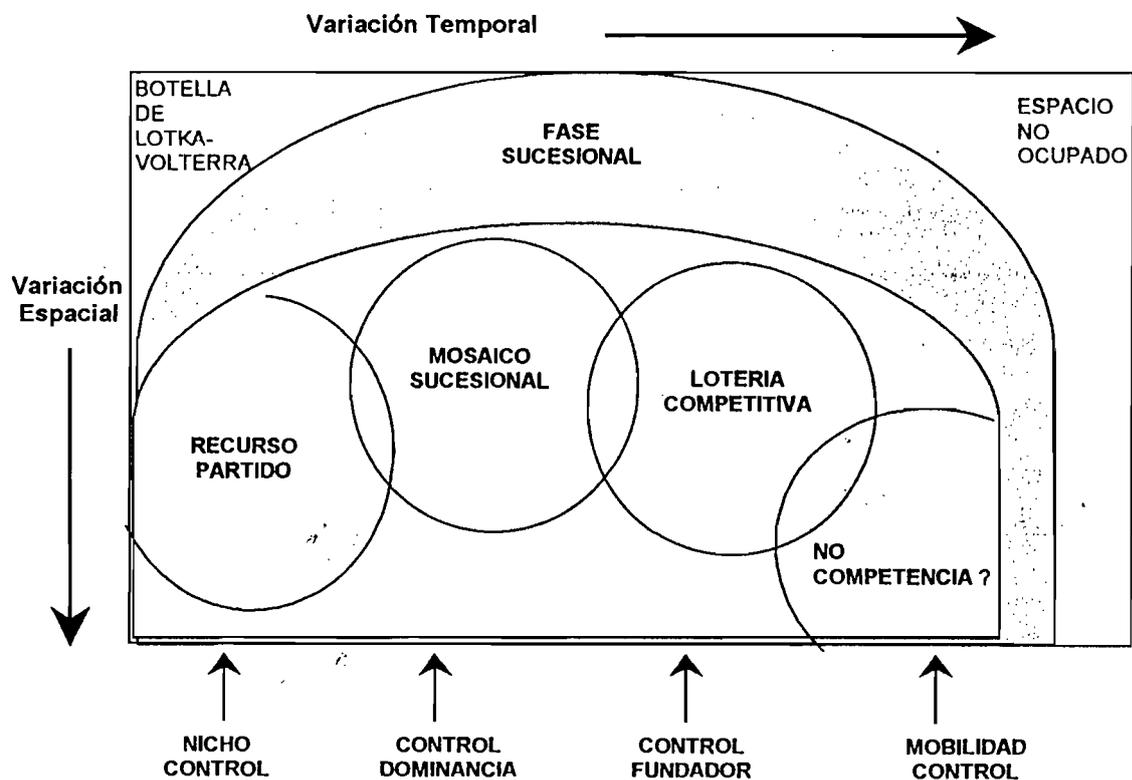


Fig. 3. Esquema del modelo de Parche Dinámico, según Townsend (1989).

En un ambiente uniforme y constante, todas las especies competidoras, excepto una, se extinguirá. La coexistencia sólo es posible cuando cada una de estas especies ejerce un efecto competitivo menor sobre las otras especies que sobre ella misma (modelo de Lotka-Volterra). Cuando la variación temporal de las perturbaciones es muy frecuente, muchas especies no sobreviven. Sin embargo, la heterogeneidad espacial proporciona microhábitats y oportunidades para ser colonizados por especies capaces de coexistir con una repartición de los recursos (Townsend 1989).

En un gradiente de variación temporal, se da un restablecimiento lento pero previsible de la comunidad (nicho control); para una heterogeneidad temporal mediana el restablecimiento es rápido y predecible, para una variabilidad temporal fuerte, el restablecimiento de la comunidad es más rápido pero imprevisible (Townsend 1989).

Las variaciones espaciales y temporales intermedias dan como resultado una alta riqueza de especies a causa de un mosaico de células o parches a diferentes estados de sucesión (dominancia control) o por una lotería competitiva (control fundador). Un nivel intermedio de variación temporal en un ambiente espacial homogéneo está asociado con un nivel intermedio de riqueza de especies (Townsend 1989).

2.3.2. El ambiente del hábitat fluvial

La teoría del ambiente del hábitat fluvial (River Habitat Templet) establecida por Townsend & Hildrew (1994), se base en la suposición de que los rasgos de las especies están determinadas por las interacciones autoecológicas entre los organismos y su medio ambiente abiótico. Los rasgos de vida son todas las características morfológicas, fisiológicas, etológicas, ecológicas y biológicas de un ser vivo que pueden ser utilizados para las clasificaciones funcionales de los invertebrados bentónicos con una visión hacia

la predicción de los efectos de las perturbaciones naturales o antrópicas (Fossati *et al.* *En prensa*).

La predicción de la teoría del ambiente del hábitat fluvial, se basan en dos ejes: el eje temporal y el eje espacial, donde A representa una variabilidad temporal débil y B una variabilidad fuerte y es la heterogeneidad espacial la que modifica la transición entre estos dos ejes. Los hábitats con una alta variabilidad tendrán especies con rasgos que permitirán el éxito en relación a la perturbación, mientras que los hábitats mas estables tendrán especies con una amplia variedad de rasgos incluyendo las características de los hábitats perturbados (Townsend & Hildrew 1994). Fig.4.

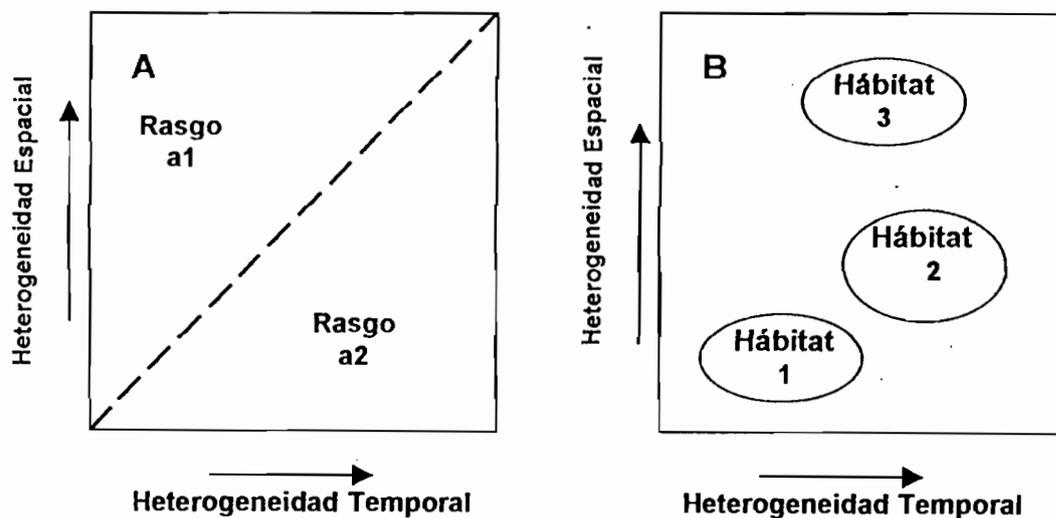


Fig. 4. Presentación conceptual de las relaciones entre especies y los ejes temporales y espaciales. A) Predicción a escala de los rasgos a_1 , a_2 , B) Proyección de los tipos de hábitats en relación a los rasgos observados de las especies en cada hábitat (según Townsend & Hildrew 1994).

La heterogeneidad temporal representa la frecuencia de perturbaciones y la heterogeneidad espacial proporciona los refugios en el espacio (Fig. 5). En aquellos hábitats heterogéneos que son frecuentemente perturbados, se espera encontrar organismos de vida corta, mientras que organismos con una mezcla de vida corta y larga

están predichas en hábitats más estables (Townsend & Hildrew 1994). Por ejemplo, especies de vida larga como los peces son perturbados en una pequeña fracción de tiempo y solo temporalmente, tiempo insuficiente para afectar los rasgos de las especies. En especies de vida corta, como las algas, son perturbadas por una fracción alta de eventos afectando los rasgos de las especies.

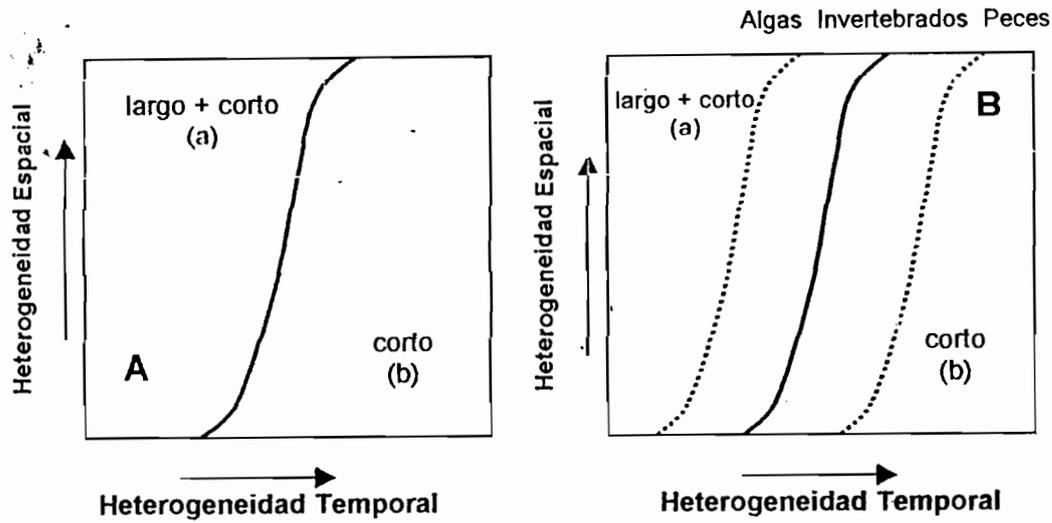


Fig. 5. Predicción de la teoría del ambiente del hábitat fluvial (River Habitat Templet). A) Predicción de un rasgo longevo, B) transición de las modalidades (según Townsend & Hildrew 1994).

2.4. Fundamento teórico para la regionalización

Existen muchos trabajos relacionados a la fauna acuática y a las características físicas, químicas de los ríos de acuerdo a un gradiente longitudinal (desde río arriba hasta río abajo) (Hawkes 1975), pero eran muy pocos los estudios que toman en cuenta las características regionales de las cuencas. A continuación se presentan algunos trabajos que ayudarán a entender la problemática regional.

2.4.1. Concepto del hidrosistema fluvial

El agua superficial y subterránea y los diferentes elementos del plano aluvial presentan relaciones (intercambios de materia, de energía y de información) entre ellos y con los cursos de agua (Roux 1982, cit. en Amoros & Petts 1993). El origen de los ríos, su funcionamiento y su desarrollo pueden depender directa o indirectamente de la dinámica fluvial. A este ensamble de interacciones entre los elementos del agua corriente, como un sistema, se denomina hidrosistema fluvial (Amoros & Petts 1993).

La comprensión de los ecosistemas fluviales integran tres dimensiones espaciales y una temporal (Fig. 6). En la dimensión longitudinal, se producen grandes cambios y se refiere fenómenos resultantes del flujo unidireccional que van desde las cabeceras de los ríos hasta su desembocadura. La dimensión transversal, incluye las interacciones entre el canal y la vegetación riparia y los planos de inundación, considera también las interacciones con los flujos bidireccionales horizontales. La dimensión vertical se refiere al intercambio de los ecosistemas acuáticos superficiales y con los acuíferos subterráneos.

Las características y las interacciones de los hábitats definidas en éstas 3 dimensiones espaciales varían en el tiempo en función al régimen hidrológico, que puede ser considerado como una cuarta dimensión, temporal, del hábitat acuático (Ward 1992, Amoros & Petts 1993, Wasson *et al.* 1998).

Los ecosistemas en los ríos están caracterizados por las interacciones dinámicas que ocurren sobre un rango de escalas espaciales y temporales. Los ciclos de vida y otros atributos de los organismos que habitan en los ríos se desarrollan como una respuesta a la heterogeneidad espacio - temporal (Ward 1992).

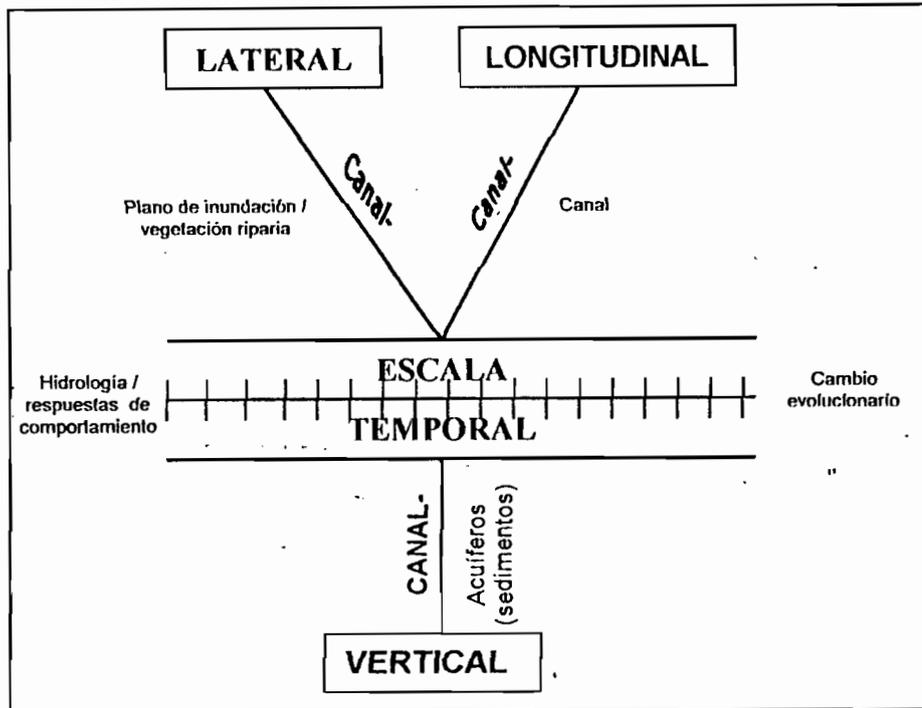


Fig. 6. Conceptualización de las 4 dimensiones (longitudinal, transversal, vertical temporal) en un ecosistema de río natural (Modificado de Ward 1992).

2.5. Control jerárquico de los hidrosistemas

Los factores de control en los hidrosistemas se pueden analizar en diferentes niveles de jerarquización. Lotspeich (1980) considera que es más pertinente clasificar las causas que las consecuencias y a nivel global que a niveles locales. Siguiendo esta idea, Frissell *et al.* (1986) y Naiman *et al.* (1992) plantean que el nivel más alto de control del funcionamiento de los ecosistemas acuáticos es la estructura geológica (naturaleza de las rocas, forma del relieve) y el clima (temperatura, precipitación).

Los procesos físicos son los que rigen la dinámica fluvial, por consiguiente la morfología de los cursos de agua que junto con su evolución espacio - temporal rigen de manera directa o indirecta la dinámica de los ecosistemas acuáticos (Malavoi & Souchon 1996). Todos estos trabajos no han llegado realmente a un método de regionalización, pero todos estos autores reconocen como determinantes primarios del funcionamiento

ecológico de los ríos, a la escala de la cuenca, la geología, el relieve y el clima (Wasson y Barrère 1999).

Los compartimentos de control externo como la hidrología, la geomorfología, la vegetación ribereña y la morfología representan los factores claves para describir la heterogeneidad espacial y permiten el cambio de escala desde la cuenca hasta el menor nivel donde habitan los organismos acuáticos (Fig. 7) (Wasson *et al.* 1995).

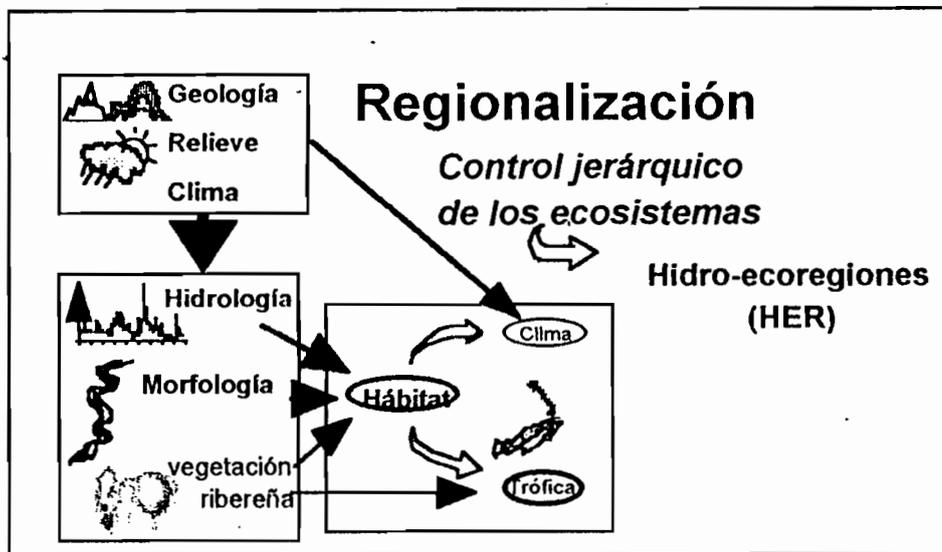


Fig. 7. Marco conceptual para la regionalización (Wasson & Barrère 1999)

2.5.1 Funcionamiento ecológico

El curso de agua de una cuenca hidrográfica lleva consigo materiales de erosión de la cuenca y recursos bióticos necesarios para el funcionamiento de los sistemas como ser gases disueltos, sales minerales y productos orgánicos de la parte biótica del ecosistema (Angelier 2000). El funcionamiento longitudinal de los ecosistemas lóticos, se desarrolla siguiendo un gradiente en el eje longitudinal, constituyéndose básicamente en un sistema de transporte río arriba hacia río abajo (Fig. 8).

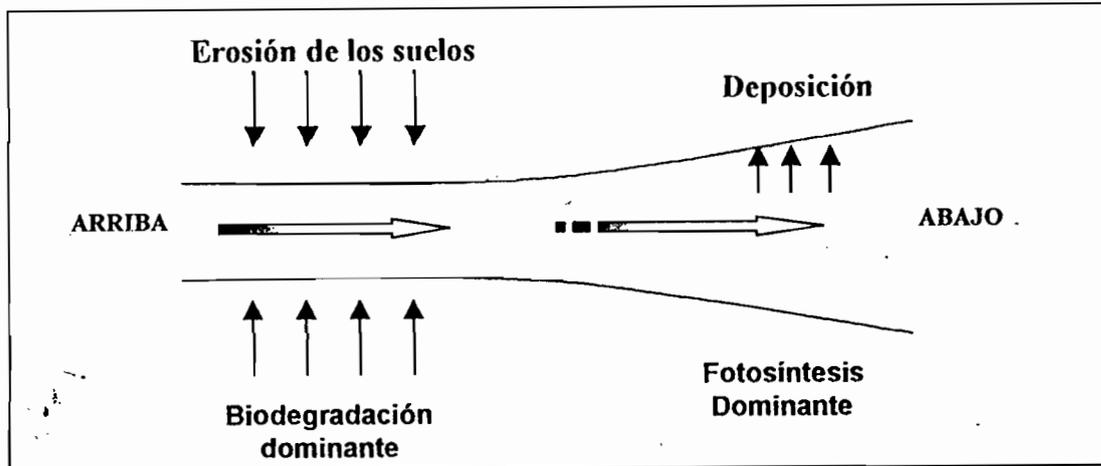


Fig. 8. Ciclo biodegradación biosíntesis sobre un gradiente longitudinal arriba hasta río abajo (Angelier 2000)

El funcionamiento ecológico en los ríos se define como la combinación de las interacciones de naturaleza física y biológica entre los factores del medio y de las poblaciones, que rigen a la vez, la estructura, la productividad y la biodiversidad del ecosistema (Wasson *et al.* 1998a). Para poder entender el funcionamiento ecológico en los sistemas de agua corriente Wasson *et al.* (1995) agrupan los factores que influyen en composición de las poblaciones de organismos acuáticos de la siguiente manera: el clima relacionado a la química y temperatura del agua (Fig. 9). Las características físicas relacionadas a la escala donde habitan los organismos, se refiere más que todo a los factores morfo-dinámicos (sustrato, velocidad de la corriente, profundidad).

Los recursos tróficos como la calidad, cantidad y naturaleza nutricional que requiere cada tipo de organismo, y los factores bióticos, o las interacciones directas de los organismos en el medio en el que se desarrollan. Estos cuatro factores a la vez dependen del régimen hidrológico, de la morfología de los cursos de agua y de la vegetación ribereña.

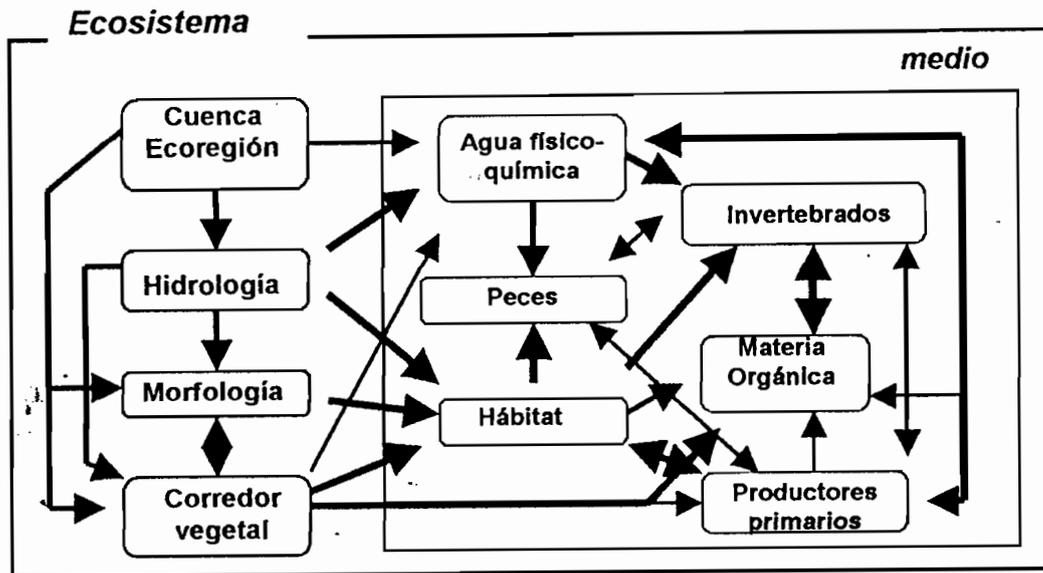


Fig. 9. Modelo conceptual del ecosistema de agua corriente (Wasson *et al.* 1995).

Wasson (1998a), distingue una serie de escalas espaciales, que van desde las estructuras más gruesas hasta las más finas. Son procesos en tres escalas que generan la diversificación de las estructuras morfológicas en los ríos. A continuación se describe cada una de ellas.

2.5.1.2 Escala puntual

Es la escala más fina y corresponde al microhábitat (Fig. 10), donde se ubica el individuo para reposar o alimentarse. La estructura granulométrica del sustrato, velocidad de la corriente y altura del agua son determinantes a esta escala. El microhábitat es el ambiente ocupado por el organismo y que está en relación a su tamaño. El ambiente es el espacio físico donde se realizan las funciones biológicas que integran una diversidad de microhábitats y con ella la presencia de estructuras de abrigo.

A esta escala, el medio acuático la biodiversidad y la productividad primaria de las comunidades acuáticas responden a los factores claves del hábitat físico (condiciones

hidráulicas, sustrato), del clima acuático (luz, temperatura, gases disueltos, hidroquímica) y de los recursos tróficos (producción primaria y aportes de materia orgánica).

2.5.1.2. Escala local del tramo

El tramo es un conjunto de segmentos repetidos con características homogéneas, donde su discontinuidad está dada por la variabilidad geomorfológica. Los límites del tramo están establecidos sobre las bases de parámetros geológicos e hidrológicos. El tramo presenta condiciones morfo-dinámicas que originan una secuencia de facies distintas del tramo o segmento.

Un segmento es una parte del tramo; se caracteriza por la sucesión repetida de facies relativamente homogéneas dentro de un plano morfológico. La disposición de la carga sólida influye en la dinámica del segmento (Malavoi 1989).

La escala de secuencia de facies (e.j. pozas / rápidos) son muy importante para la comprensión del funcionamiento ecológico de los ríos y están definidas como una unidad morfodinámica y homogénea que se presenta sobre una porción del lecho sobre la pendiente del río. A la escala del tramo la distribución espacial y la variabilidad temporal de los factores claves dependen del régimen hidrológico y de la geomorfología del valle. Estos factores de control según Wasson *et al.* (1998a), determinan la morfo-dinámica fluvial, la estructura de la vegetación ribereña y la conectividad del río, es decir, las interacciones con la zona de inundación o plano aluvial.

2.5.1.3. Escala regional

A esta escala, los factores dependen de determinantes primarios como son la geología (naturaleza de las rocas), el relieve (geomorfología) y el clima (precipitaciones y

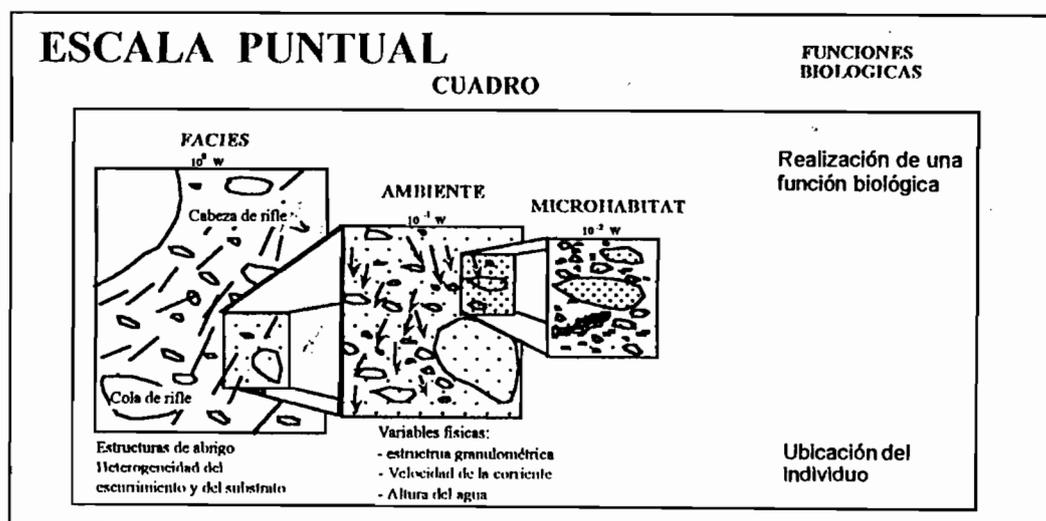
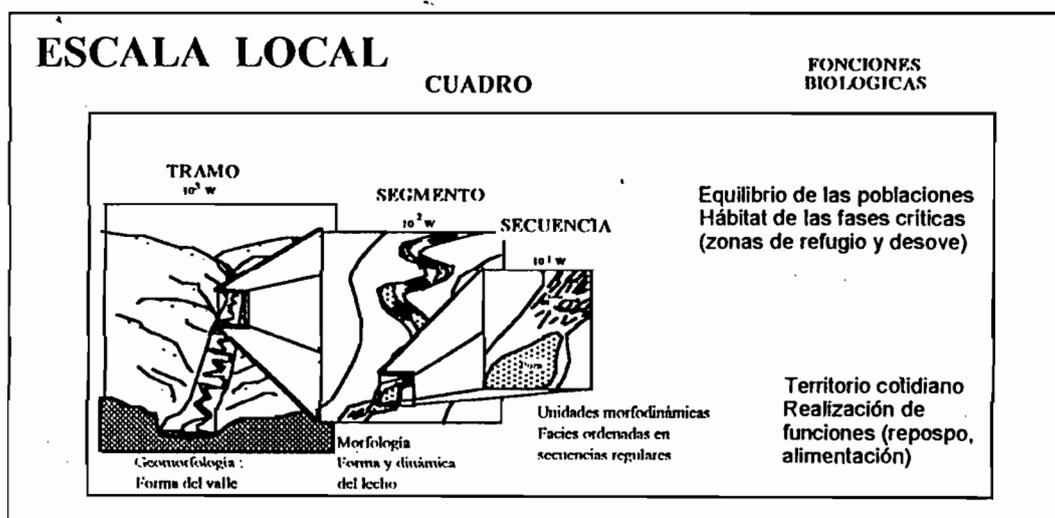
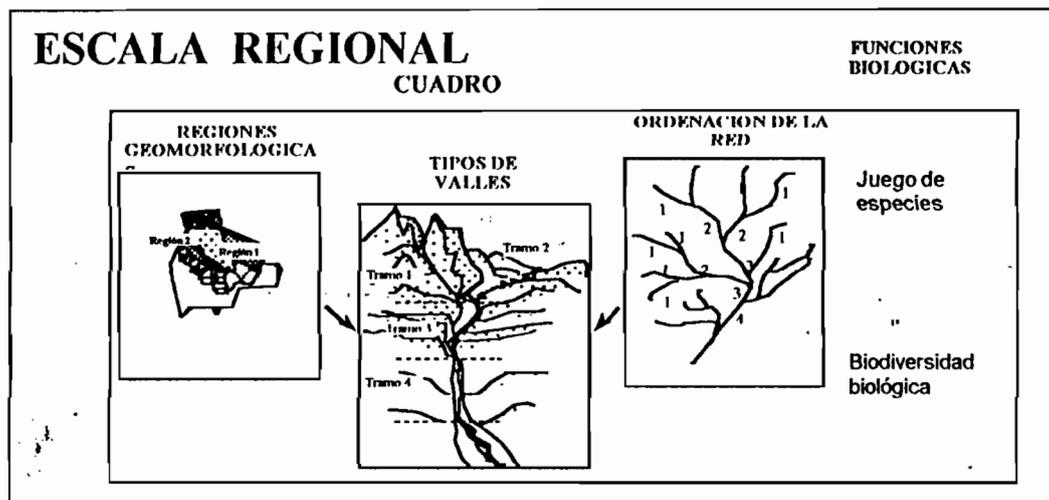


Fig. 10. Escala física y función biológica. Sectorización morfológica de los cursos de agua, modificado de Ivol *et al.* (1996) y Wasson *et al.* (1998a).

temperatura). Estos determinantes primarios constituyen el nivel más alto en jerarquía de los factores que controlan el funcionamiento físico y ecológico de los ríos.

Los diferentes tipos de valles son generados por las grandes formas geológicas de la red hidrográfica. Los valles se diferencian por la pendiente, la naturaleza de los materiales del lecho y el régimen hidrológico definiendo una cuenca. La diferente naturaleza geológica, la dimensión de la cuenca y los procesos geomorfológicos pasados y climáticos, generan diferentes formas de valles con una dinámica propia (Wasson *et al.* 1998a), interviniendo también la dimensión de la cuenca o el orden de Strahler.

2.6. Fundamentos de regionalización: Factores a escala regional

La regionalización de las estructuras naturales permite describir las comunidades en cada región para obtener una visión global de la repartición de la diversidad en los ambientes acuáticos (Wasson 1994). La delimitación de las diferentes hidro-ecoregiones se basa en factores determinantes primarios como la geología, la geomorfología y el clima, además de tomarse en cuenta la vegetación natural como un descriptor de las condiciones ecológicas (Ivol *et al.* 1996), ver figuras 8 y 10.

Como ejemplos de regionalización en los Estados Unidos, se identificó un mapa de las regiones naturales ecológicas sobre la base de mapas existentes de tipo potencial de suelo, vegetación natural y uso de la tierra (Omernik 1987). Estas cuatro variables son importantes para determinar los atributos de los ecosistemas acuáticos como la calidad del agua, régimen del flujo, estructura del hábitat, fuente alimenticia y barreras de migración. La identificación de las regiones fue evaluada en tres estados: Arkansas, Ohio y Oregon, donde se obtuvieron datos regionales, químicos y biológicos. Mediante análisis estadísticos, Hughes & Larsen (1988) concluyeron que existen diferencias regionales, según los parámetros seleccionados.

En la cuenca de la Loire – Francia, se identificaron hidro-ecoregiones, tomándose factores como el clima, geología e hidrología. La verificación de esta regionalización se hizo en seis hidro-ecoregiones, tomando en cuenta datos químicos y biológicos (invertebrados y peces), (Ivol *et al.* 1996).

2.6.1. Regionalización en Bolivia

En Bolivia, los estudios para una clasificación y caracterización ecológica son recientes. Ellenberg (1981) presentó un mapa simplificado de las ecoregiones de Bolivia, mostrando las grandes unidades fitogeográficas correspondientes a las principales regiones ecológicas. Beck (1988), basado en el trabajo de Ellenberg, describió cada región integrando el clima y la vegetación.

Ribera (1992) integró la mayor parte de la información ecológica del territorio boliviano, al nivel de ecoregiones utilizando criterios como clima, vegetación y geomorfología, además de recurrir a criterios biogeográficos para la delimitación de las ecoregiones. El mapa elaborado por Ribera (1992) posteriormente fue corregido en Rivera *et al.* (1996) dando una adecuada modificación de las ecoregiones y las subunidades de vegetación, detalles de los componentes florísticos y faunísticos.

2.6.2. Hidro-ecoregiones en la cuenca amazónica boliviana

El término de hidro-ecoregión además de tomar en cuenta factores geológicos, climáticos y de relieve, también toma en cuenta los factores hidrogeológicos, además de integrarse con mapas vegetacionales como descriptores del clima, comunes a la escala de la cuenca (Wasson *et al.* 1993, Wasson 1994).

La regionalización en la parte andina va desde la Cordillera Oriental hasta el pie de monte Andino (300 m). En la cuenca amazónica boliviana, las hidro-ecoregiones fueron identificadas bajo la hipótesis que al interior de cada hidro-ecoregión, los cursos de agua

presentan características comunes en término de funcionamiento físico y de dinámica biológica (ver anexo 1 para las hidro-ecoregiones identificadas). Debido a que las cartas climáticas con las que se cuentan (temperatura y precipitación promedio anual) en la cuenca Amazónica no son precisas y no tienen la misma escala, se integraron también las cartas de vegetación como descriptores del clima, porque este es un factor determinante para la formación de las diferentes unidades fitogeográficas.

Más adelante se realiza una descripción de las hidro-ecoregiones consideradas en el presente estudio.

2.7. Los macroinvertebrados bentónicos

El término bentónico significa 'viviendo en el fondo' e indica que estos organismos habitan generalmente sobre o entre el sustrato durante todo o en algún momento en su ciclo de vida. (Rosemberg & Resh 1998). El prefijo macro indica que estos organismos pueden ser retenidos por una malla de tamaño aproximado de 200 a 500 μm (Williams & Felmate 1992).

Entre los macroinvertebrados están los insectos, acaros, moluscos, oligoquetos, hirudíneos y otros. Los invertebrados bentónicos han adquirido estrategias adaptativas y de comportamiento de acuerdo a su hábitat (lótico o léntico), por ejemplo, los insectos que habitan en zonas lénticas tendrán adaptaciones fisiológicas en cuanto a la respiración, mientras que los insectos que habitan en ambientes lóticos tendrán adaptaciones más de tipo morfológico por ejemplo de resistencia a la corriente y de comportamiento (Schäfer 1985).

Según Merrit & Cummins (1983), la velocidad y el movimiento del agua influyen en el tamaño de las partículas del sustrato (desde rocas hasta arena fina) creando una gran diversidad de ambientes. Muchos invertebrados están adaptados a los diferentes rangos de velocidad, poseen el cuerpo aplanado y liso así como una línea dorsal hidrodinámica

típica en muchos insectos reofilicos ej., en Perlidae (Plecoptera). Otras especies poseen ganchos, ventosas y uñas para adherirse al sustrato (Tachet *et al.* 2000) o producen una secreción que les permite fijarse a las rocas como en el caso de Hydropsychidae y Philopotamidae (Trichoptera). Las larvas de Simuliidae (Diptera) usan una combinación de garfios y seda para adherirse al sustrato (Schäfer 1985).

2.8. Los micro-hábitats acuáticos

Los microhábitats bentónicos de las aguas corrientes dependen de los parámetros morfodinámicos, pendiente, velocidad de la corriente, profundidad de lecho, granulometría del sustrato (Malavoi 1989, Tachet *et al.* 2000).

Según Tachet *et al.* (2000), se pueden distinguir diferentes tipos de microhábitats:

- **Microhábitats minerales:** Compuestos por minerales de diferentes tamaños.
- **Microhábitats orgánicos:** Compuesto por todos los sustratos, donde los detritos orgánicos son dominantes, puede incluir los árboles y troncos caídos en el agua así como las hojas acumuladas sobre el fondo.
- **Microhábitats vegetales:** Comprende todos los vegetales vivientes sumergidos, esencialmente las plantas vasculares.

En el anexo 1, se hace una breve descripción de los diferentes tipos de hábitat en los ríos según el tipo de sustrato, la velocidad de la corriente y la profundidad según Malavoi (1989) y Angelier (2000).

2.9. Los rasgos biológicos y ecológicos

Los rasgos de vida son las características principales del ciclo de vida de un organismo. Los rasgos de vida describen todas las etapas de la vida de los individuos de una población, ellos contienen todas las características morfológicas, fisiológicas,

ecológicas, etológicas de un ser vivo definiendo las estrategias de vida de los taxones (Fossati *et al. en prensa*).

A continuación se presenta una breve descripción de los rasgos ecológicos y biológicos considerados en el presente estudio, a partir de la bibliografía consultada de Merritt & Cummins (1983), Charvet (1999), Tachet *et al.* (2000).

2.9.1. Rasgos ligados a la biología

Rasgo 1. Tamaño: Se refiere al tamaño máximo del invertebrado.

Rasgo 2. Flexibilidad del cuerpo: El movimiento de los organismos es posible gracias a la flexibilidad.

Rasgo 3. Forma del cuerpo: Está relacionada a la forma del cuerpo del organismo, que puede ser hidrodinámico, aplanado, cilíndrico o esférico.

Rasgo 4. Forma de respiración: La forma de respiración de los invertebrados es muy diversa, esta se puede dar de tres maneras:

- **Directamente a través del tegumento:** El intercambio gaseoso se realiza por difusión a través de la superficie del cuerpo (ej., Hidracarina).
- **Agallas o branquias:** Las traqueas penetran y se extienden en las branquias, la difusión de los gases se efectúa a través de la epidermis entre los filamentos traqueales y el agua (ej., Ephemeroptera).
- **Plastron respiratorio:** Estructura formada por la expansión de la cutícula formando un verdadero saco donde se acumula una burbuja de aire gaseoso ej., Elmidae - Coleoptera- y en Hemiptera).

Rasgo 5. Hábitos alimenticios:

- **Colectores:** Este es el caso de Oligochaeta, la boca es grande y con un reforzamiento de la musculatura faríngea.
- **Filtradores:** Que se alimentan de finas partículas orgánicas que son depositadas en la superficie de los sedimentos, por lo general, se trata de organismos sedentarios que disponen de mecanismos especiales con los que remueven el agua. En el caso de algunos Trichoptera, la filtración la realiza con una estructura filtrante de hilo de seda entrecruzada.
- **Depredadores:** La nutrición esta constituida por un animal (micro o macro invertebrado) que es comido por otro. Los insectos depredadores presentan modificaciones anatómicas en su aparato bucal (ej., el orden Odonata presentan una modificación de su labium en un órgano prensil, también existen hidracáridos predadores desde deutoninfas hasta adultos).
- **Raspadores:** Los detritos orgánicos finos, los micrófitos y los micro invertebrados pueden formar depósitos muy finos en la superficie del agua (neuston), sobre los sustratos duros (periliton) o sobre las macrófitas (perifiton). Los macroinvertebrados que utilizan este recurso son los raspadores (ej., Gasteropoda) o sus piezas bucales transformadas para raspar o cepillar el sustrato (ej., Glossosomatidae, Trichoptera).
- **Detritívoros:** Micrófagos, que se alimentan de restos orgánicos (detritos), por ejemplo los Oligoquetos.
- **Herbívoros:** Fitófagos, consumidores primarios de perifiton (ej., Elmidae, Coleoptera).

2.9.2. Rasgo ligado a la ecología

Rasgo 6. Modo de locomoción con relación al sustrato

- **Nadador:** Organismo que se desplaza sobre el agua (ej., Gerridae, Odonata) o por debajo de la superficie, está adaptado para nadar en ambientes lénticos o en pozas lólicas.
- **Epibéntico:** Organismo que pasa la mayor parte de su vida entre los sedimentos a algunos centímetros de profundidad (ej., Tabanidae, Diptera).
- **Fijados:** Organismo que posee adaptaciones de comportamiento y morfológicas (ejemplo uña tarsal curvada).
- **Móvil + Casa:** Organismo que utiliza fragmentos de arena y vegetales para la construcción de sus casas portables esencialmente tubulares. Las larvas se desplazan con sus casas para poder conseguir el alimento. Generalmente habitan en aguas corrientes (ej., Glossosomatidae, Trichoptera).
- **Fijo + Red:** Organismo que permanece fijo al sustrato y que construye redes con diferente tipo de materiales para filtrar el agua (ej., Hydropsychidae, Trichoptera).
- **Endobéntico:** Organismo intersticial que vive en el interior de pequeñas cavidades excavadas por ellos mismos tras disolver el sustrato.
- **Trepador:** Adaptados para vivir sobre plantas vasculares o entre detritos, con modificaciones para un movimiento vertical (ej., Aeshnidae, Odonata).

3. Área de estudio

Bolivia es un país que cuenta con inmensos recursos hídricos. El sistema hidrográfico superficial se origina a partir de la cordillera de los Andes que atraviesa el territorio boliviano de Norte a Sur. Se pueden diferenciar tres cuencas fluviales: el sistema amazónico (cuena norte) con una extensión de 724.000 km, el sistema del río de la Plata

(cuenca sur) con 229.000 km y el sistema altiplánico (cuenca lacustre del centro-oeste) con 145.081 km (Jordán 2001).

3.1 Descripción de la cuenca amazónica boliviana

El sistema amazónico comprende dos terceras partes del territorio boliviano y forma parte de una de las mayores redes fluviales del mundo, se origina en la Cordillera Oriental de los Andes y por ella fluyen ríos importantes ya sea por su caudal, su navegabilidad o su aprovechamiento potencial (Montes de Oca 1997). Sus afluentes atraviesan diferentes gradientes altitudinales que van desde los 4.500 m en el límite nival de la cuenca hasta menor a los 300 m en la parte de la llanura beniana - pandina (Sarmiento 1992).

La cuenca amazónica boliviana comprende cuatro subcuencas fluviales (Fig. 11) que son: del Mamoré (222.100 Km.), del Iténez (303.300 Km.), del Madre de Dios (2.715 Km.) y del Beni (122.400 Km.). De la confluencia de los ríos Beni, Mamoré, Madre de Dios e Iténez nace el río Madera, uno de los principales afluentes del Amazonas. Los ríos pertenecientes ésta cuenca, se caracterizan por transportar sedimentos finos en suspensión (arcillas y arenas), que se depositan en el lecho creando en los llanos frecuentes meandros y cambios sistemáticos en su curso, dificultando la navegabilidad.

A continuación se hace una descripción solamente de las subcuencas donde se tienen estaciones de muestreo.

3.1.1 Subcuenca hidrográfica del río Beni

El Beni es la arteria fluvial en el tercio occidental de la cuenca amazónica. Reúne a las aguas del sub-andino norte, a partir de la divisoria de aguas con la cuenca altiplánica y las transporta hasta su desembocadura con el Iténez y Madera, en la frontera brasileña. La cuenca del río Beni ocupa un 25 por ciento de la llanura amazónica (Jordán 2001).

El río Beni nace con el nombre de Choqueyapu en las cimas del cerro Chacaltaya, en la Cordillera Central de los Andes. En su transcurso el río adopta diferentes nombres como el río de La Paz, Bopi, Alto Beni y Beni. La subcuenca del Beni se encuentra surcada por más de 120 ríos, los principales ríos que la conforman son: Alto Beni, Mapiri, Kaka, Quiquibey, Tuichi, Emero, Madidi y Orthon (Montes de Oca 1997). Las condiciones climáticas de la cuenca dependen fundamentalmente de la latitud, altitud, sombra de lluvia que influye en las precipitaciones en determinadas regiones (cuando los vientos húmedos del noreste chocan contra los primeros contrafuertes de la cordillera, se producen abundantes precipitaciones) y en algunos años por el fenómeno del Niño (variación multianual).

3.1.2 Subcuenca hidrográfica del río Mamoré (río Grande)

Los casi 2.000 km de su curso principal lo definen como el río más largo de Bolivia. La cuenca del río Mamoré nace cerca del cerro Cumpu (alturas de Sacaba) en la vertiente meridional de la cordillera de la Herradura, con el nombre de Tuti Mayo, que muda poco a poco después a río Rocha. A la altura de la ciudad de Cochabamba se llama Caine, al que se le van uniendo los ríos San Pedro, Chayanta, Chico, Chorobamba, desde donde se denomina Río Grande (Montes de Oca, 1997).

El río Grande o Guapay articula el curso alto del sistema Mamoré, forma una subcuenca de 59.800 km², con 750 mm de pluviosidad media anual. Se caracteriza por cambiar radicalmente de orientación de sur a norte y reunir considerables tributarios en una gran cubeta con subafluentes como Loma larga, La Cañada y Potrero, Piraymiri, La pesca, La Fría, Masicuri, Rositas, Zudañez, Tomina, Mizque y otros.

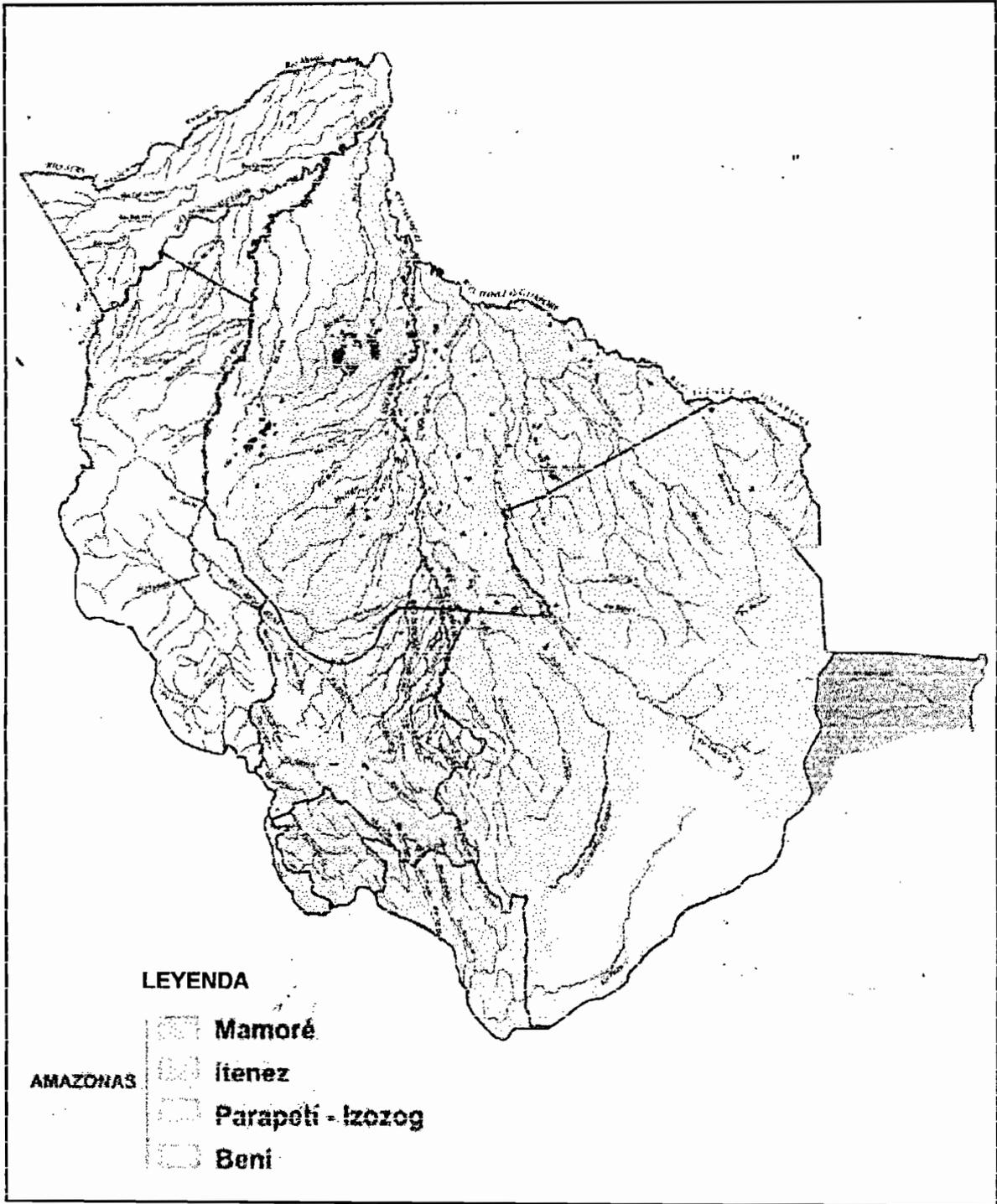


Fig. 11 Mapa hidrográfico de la cuenca amazónica boliviana

3.1.3 Subcuenca del río Iténez

Al igual que los ríos Beni y Mamoré el Iténez forma parte del sistema amazónico. Su cauce separa a Bolivia de Brasil a lo largo de 600 km, a partir del punto de confluencia del río Verde que transcurre por las faldas de los montes de Huanchaca o Caparús (Jordán 2001).

A lo largo de la frontera con el Brasil, existe una zona con afloramientos de rocas muy antiguas, principalmente de granito y basaltos que la erosión ha formado un pie de plano designado como escudo brasileño, que se extiende desde el extremo noreste hasta el este y sureste del territorio boliviano, constituye el límite oriental de la estructura hidrogeológica de la llanura Chaco Beniana.

Los principales afluentes de esta cuenca son los ríos Paragua, Blanco o Baures e Itomas. El río Paragua nace en Santa Anita (San Ignacio de Velasco) y se une al Iténez en puerto Engaño y recoge las aguas del extremo oriental de la cuenca Amazónica, abasteciéndose de los humedales de las llanuras centrales Chiquitanas y de las vertientes de la serranía de Huanchaca, drenadas por el Tarvo. El río Baures es un curso fluvial de los llanos húmedos que desagua una alargada y extensa subcuenca de las llanuras chiquitanas, vertebradas por los ríos San Martín, San Joaquín y Blanco. Al noreste se une con el Mamoré siguiendo con este nombre hacia el Brasil (Jordán 2001).

3.1.4. Regionalización de la cuenca amazónica boliviana

En el marco del proyecto "Biodiversidad de la Cuenca Amazónica Boliviana" (Wasson & Equipo BIOCAB 2001), se realizó la descripción de las hidro-ecoregiones en la cuenca Amazónica Boliviana. A continuación se hace una breve descripción de los dominios geoclimáticos y de las hidro-ecoregiones de la cuenca amazónica boliviana (Gourdin 1997, Binet 1998, Wasson & Barrère 1999, Wasson *et al. en prensa*).

Dominios geo-climáticos – A un primer análisis, de las grandes estructuras geomorfológicas y climáticas se han identificado nueve grandes dominios (Fig. 12, tabla 1 y anexo 1). La cordillera de los andes se divide en una zona andina interna y el sub-andino externo. La zona interna (AH) montañosa principalmente está formada por rocas primarias, con un eje de granito intrusivo al norte, depósitos volcánicos y algunos macizos calcáreos muy localizados al sud. La zona del sub-andino (SH) está formada por una sucesión de serranías paralelos al eje principal, formados por rocas secundarias seguidas por calcáreos. A ésta estructura geomorfológica se superpone una frontera climática que separa un dominio muy húmedo al norte de un dominio semi-árido al sud del eje principal de la cordillera que bloquean las masa de aire húmedo que proviene de la amazonía central. Los llanos (LB), inmensa planicie relleno de sedimentos calcáreos, se divide en

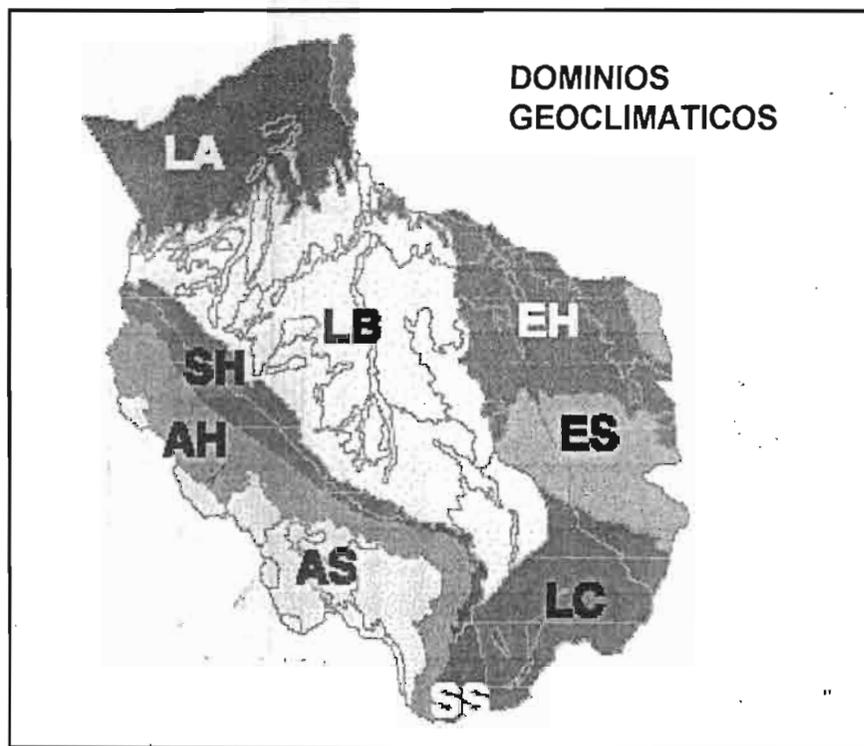


Fig. 12. Dominios geoclimáticos de la cuenca amazónica boliviana (Wasson & Equipo BIOBAB 2001, Wasson *et al. en prensa*). Abreviaciones: LA = Llanos amazónicos, LB = Llanos del Beni, LC = Llanura del Chaco, AH = Andes húmedos, AS = Andes secos, SH = Sub-andino húmedo, SS = Sub-andino seco, ES = Escudo subhúmedo, EH = Escudo húmedo.

un dominio amazónico (LA) muy húmedo sobre los suelos lateríticos ondulados al norte, una zona central húmeda e inundada al centro (Beni) e y una zona xérica al sud, el Chaco (LC). El escudo brasileiro, formado por rocas hercyniennes, presenta una inclinación sud-norte, se divisa una zona muy accidentada y seca al sud (ES) y una zona de pede plano entrecortada de depresiones cuaternarias y más húmeda al norte (EH).

Tabla 1. Descripción de los 4 dominios geoclimáticos (Wasson & Barrère 1999, Wasson, *et al. en prensa*).

DOMINIO	DESCRIPCIÓN
Andes Húmedos (AH) Andes Secos (AS)	<ul style="list-style-type: none"> - Presencia de rocas primarias más o menos consolidadas - Eje de granito intrusivo hacia el norte - Depósitos volcánicos y formaciones calcáreas en el sur - Valles en V perpendiculares al eje de la cordillera
Sub-andino Húmedo (SH)	<ul style="list-style-type: none"> - Conformada por serranias paralelas al eje de la Cordillera - Constituye la zona más pobre en rocas consolidadas después del calcáreo
Escudo Sub-húmedo (ES)	<ul style="list-style-type: none"> - Tierras bajas: Las pendientes de los valles se distinguen del escudo Brasileño, y al interior las regiones meridionales (Ea) desde el pie de plano septentrional y las depresiones (Eb-ph, Eb-da).

3.1.4.1. Descripción de las hidro-ecoregiones estudiadas

Al interior de los dominios geoclimáticos, el primer nivel de regionalización es el de hidro-ecoregión nivel 1 (HER1), A continuación se presenta la descripción de las hidro-ecoregiones consideradas, en la presente tesis.

Andes (HER1) - Dentro de la zona de los andes húmedos se encuentra la zona interandina de montañas tropicales húmedas llamada Yungas que se separa en los Yungas amazónicos del norte (Ya), muy húmedo y los Yungas del chaco (Yc) al sud, menos húmedos por la influencia de las masas de aire provenientes del Argentina.

Esta misma dicotomía presenta la región del sub-andino (Sa). Dentro el dominio de los Andes secos al norte se distingue la región de los valles secos (Vs) abrigados de

las masas de aire amazónicas, muy recortados en las rocas no consolidadas con tasas de erosión enorme. Los valles áridos (Va) se encuentran encerrados por montañas de formaciones calcáreas y volcánicas bien disectados, también con elevadas tasas de erosión.

Escudo (HER1) – Dentro el escudo, se encuentran las hidro-ecoregiones del Escudo alto (Ea) y del Escudo bajo (Eb), correspondiente a los dominios geo-climáticos Escudo húmedo y Escudo seco respectivamente. En ésta región, también se considera a la hidro-ecoregión de la cuenca alta del Plata (CP).

Como al interior de las Hidro-ecoregiones nivel 1 existe una fuerte heterogeneidad geomorfológica y climática es que ha justificado un segundo nivel de regionalización hidro-ecoregiones nivel 2 (HER 2). Ver tabla 2 y anexo 2, (Wasson & Barrère 1999, Wasson *et al. en prensa*).

Andes (HER2) - La región de los Yungas amazónicas, se subdivide en la zona alta (Ya-a), correspondiente a valles perpendiculares angostos perpendiculares al eje cordillerano, esta región rodea a una región más baja (Ya-b) y caliente, limitada al noreste por la primera serranía que delimita la zona del sub-andino. El relieve es menos acentuado y los valles más abiertos.

Tabla 2. Breve descripción de las características de las hidro-ecoregiones consideradas en el presente trabajo (Wasson *et al. en prensa*)

DOMINIO	HER -1	HER – 2	DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA HIDRO-ECOREGIÓN
AH ANDINO HUMEDO	Ya Yungas peri- amazónicas	Ya-a Ya – altos	<ul style="list-style-type: none"> - Serranías altas sub-paralelas entre ellas y perpendiculares al eje de la cordillera - Valles profundos en V - Pendiente: muy escarpadas (60%) - Altura: comprendidas entre 3.500 y 1.500 m - Temperatura promedio anual: 15 °C - Precipitación promedio: 2.000 a 3.500 mm anual (región muy húmeda) - Vegetación: bosque denso siempre verde

DOMINIO	HER -1	HER - 2	DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA HIDRO-ECOREGIÓN
AH ANDINO HUMEDO	Ya Yungas peri- amazónicas	Ya-b Ya – bajos	<ul style="list-style-type: none"> - Valles profundos, con la presencia de pequeñas terrazas aluviales - Pendiente: medianas (30%). - Altura: comprendidas entre los 500 y 1.500 m - Temperatura promedio anual: 20 °C - Precipitación promedio: 1.500 a 2.500 mm anual - Vegetación: bosque denso siempre verde muy rico en especies
	Yc Yungas Peri- chaqueños	Yc Yungas Peri- chaqueños	<ul style="list-style-type: none"> - Valles angostos - Limita a los valles áridos - Interceptan casi toda la humedad proveniente del sudeste - Pendiente: fuertes (40%) - Temperatura promedio anual: 20°C - Precipitación promedio: 700 a 1500 mm anual - Vegetación: bosques sub-húmedos, caudifolios abiertos y espaciosos, a veces estacional
AS ANDINO SECO	Vs Valles secos Intra-andino	Vs Valles secos Intra-andino	<ul style="list-style-type: none"> - Valles estrechos y secos - Pendiente: fuertemente inclinadas como el Cotacajes con 65% y Consata con 60%. - Altura: 1.500 y 4.500 m - Temperatura promedio anual: 5 y 15 °C - Precipitación promedio: 500 y 1.000 mm anual - Vegetación: arbustos, gramíneas con Abundancia de cactus
	Va Valles semi áridos	Va-b Valles semiáridos bajos	<ul style="list-style-type: none"> - Valles profundos, disectados dentro de un conjunto de rocas erosionables orientadas según el rumbo norte sur de ambos del eje principal del río Grande - Altura: entre 1.500 y 3.000 m - Temperatura promedio anual: 5 y 15 °C - Vegetación: pajonal, en las alturas cambia a un matorral espinoso, determinando una fuerte erosión de los valles semiáridos bajos (Va-b)
SH SUBANDINO HUMEDO	Sa Subandino peri- amazónico	Sa-a Subhúmedo alto	<ul style="list-style-type: none"> - Depresión de origen geológico - Altura: 400 y 2000 - Temperatura promedio anual: 20 y 26 °C - Precipitación promedio: 1.300 y 1.700 mm - Vegetación: bosque húmedo denso, rico en especies

DOMINIO	HER -1	HER - 2	DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA HIDRO-ECOREGIÓN
SH SUBANDINO HUMEDO	Sa Subandino peri- amazónico	Sa-b Subhúmedo Bajo	<ul style="list-style-type: none"> - Presenta una alternancia de serranías y depresiones - Altura: 300 y 1500 - Temperatura promedio anual: 22 y 26 °C - Precipitación promedio: 2.000 y 2.500 mm - Vegetación: bosque denso pluvial, rico en especies y sabanas sobre los suelos graníticos
ES ESCUDO SUBHUMEDO	Ea Escudo subhúmedo alto	Ea-ss Serranías subhúmedas	<ul style="list-style-type: none"> - Valles estrechos y paralelos - Altura: Las cimas alcanzan los 900 metros - Temperatura promedio anual: 24°C - Precipitación promedio: 1200 mm anual - Vegetación: De sabana arbórea a bosques semi-caducifolios arbustivos
		Ea-pe Penillanura subhúmeda estacional	<ul style="list-style-type: none"> - Valles dendríticos medianamente largos y bastante marcados región de relieve bajo - Altura: colinas que no exceden los 300 m - Pendientes: de las colinas débiles constituidas principalmente de granito son <i>atravesadas por ríos poco o medianamente importantes</i> - La vegetación: principalmente de bosque húmedo
ES ESCUDO HUMEDO	Eb Escudo húmedo bajo	Eb-ph Penillanura húmeda boscosa	<ul style="list-style-type: none"> - Región de relieve bajo - Las pendientes de las colinas constituidas principalmente por granito son bien delimitadas por los ríos poco o medianamente importantes - Las colinas exceden raramente los 300 - Clima: menos caliente y húmedo que en los planos aluviales - AL vegetación es principalmente bosque subhúmedo
CP CUENCA DEL PLATA	CP Cuenca del Plata	CP Cuenca del Plata	<ul style="list-style-type: none"> - Casi frontera con el Brasil (San Matías), es una región está ocupada por sabanas sobre terrenos aluviales provenientes del acarreo de materiales del Escudo - Es una zona muy poco estudiada donde información es escasa

La región del sub-andino se subdivide en la región alta (Sa-a) constituida por un alto sinclinal con laderas de pendiente moderada limitando largos valles abiertos. La región baja (Sa-b) está formada por amplias depresiones ocupadas por colinas terciaria, enmarcadas por serranías bajas con laderas abruptas.

Escudo (HER2) – La región del escudo se subdivide en serranías subhúmedas (Ea-ss) y en penillanuras subhúmedas estacionales (Ea-pe).

3.2 Ubicación de las estaciones de muestreo

La elección de las estaciones se realizó siguiendo los criterios del proyecto global BIOCAB, se tomaron muestras en 30 ríos representativos de cada hidro-ecoregión, pequeños de 15 a 25 metros de ancho, sin perturbaciones antrópicas. La figura 13 presenta un mapa de la ubicación de las estaciones de muestreo y las hidro-ecoregiones a las que pertenecen (ver anexo 3, fotos de algunas estaciones).

El tamaño de la estación (en longitud) corresponde a 12 veces el ancho del cauce lleno (capacidad de transporte máxima de energía del río), que incluye 2 secuencias de facies: rifle – poza, obteniéndose una variedad del hábitat representativa para la descripción física (Fig. 14) (Wasson *et al.* 1995).

Las facies están definidas como unidades morfoestructurales y homogéneas presentada sobre una porción del lecho en término de pendiente local. Se definen en base a la altura del agua, tipo de sustrato y velocidad de la corriente (Malavoi 1989). (Ver anexo 1 para la descripción de las facies tipo rifle y poza).

La toma de muestras se realizó en época seca durante los meses de junio a octubre (1997 a 2000), una campaña por estación. Los muestreos fueron realizados en época seca ya que las condiciones hidráulicas permiten muestrear con mayor eficiencia, obteniéndose una imagen representativa de la composición faunística, caso contrario, en época húmeda los organismos son removidos de su hábitat natural río abajo.

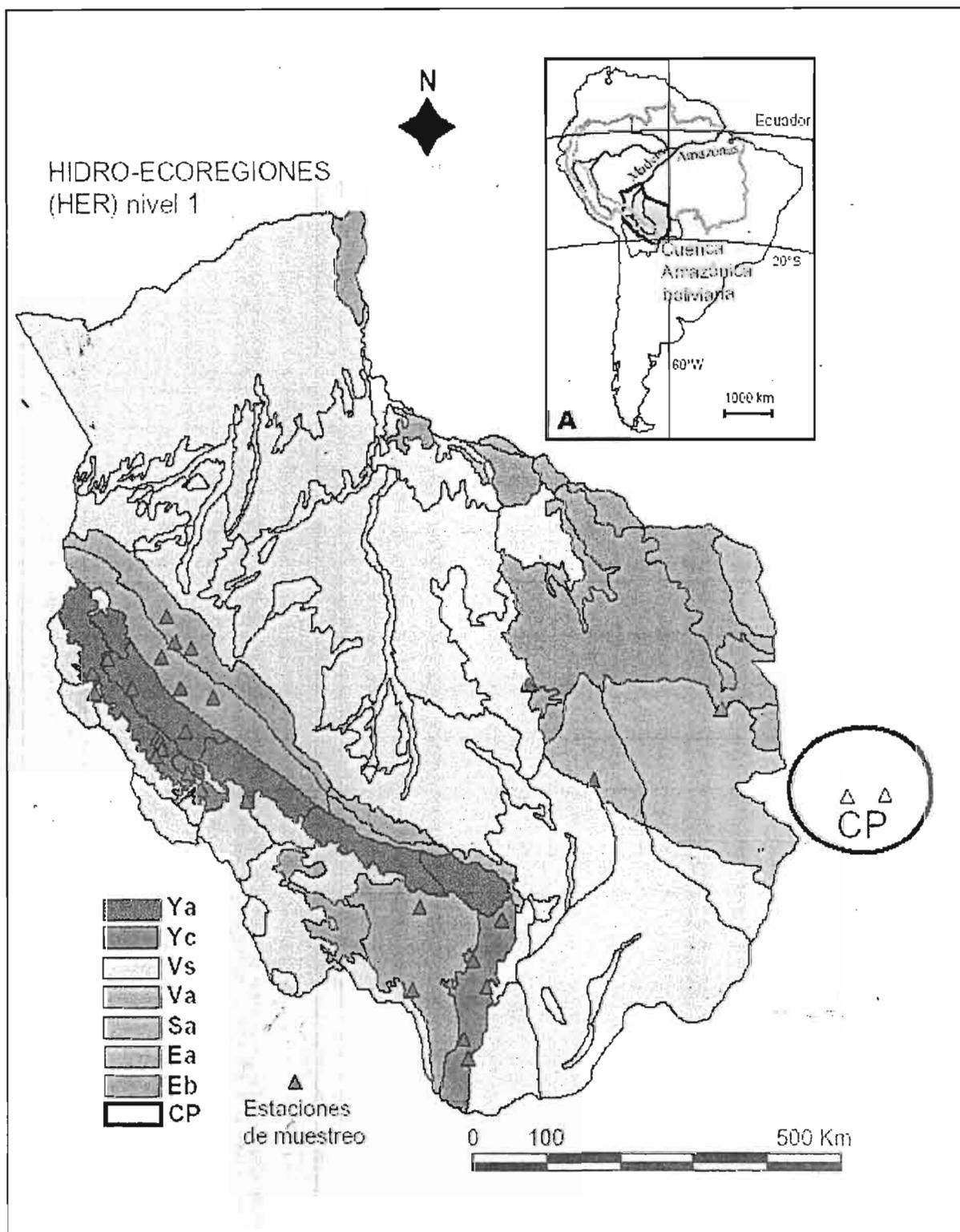


Fig. 13. Mapa de la ubicación de las estaciones de muestreo y de las hidro-ecoregiones (nivel1) en la cuenca Amazónica. A. Ubicación geográfica de la cuenca Amazónica en Sur América. Abreviaciones: Ya = Yungas amazónicas, Yc = Yungas chaqueños, Vs: = valles secos, Va = valles áridos, Sa = sub-andino amazónico, Ea = Escudo alto, Eb = Escudo bajo, CP = Cuenca del Plata.

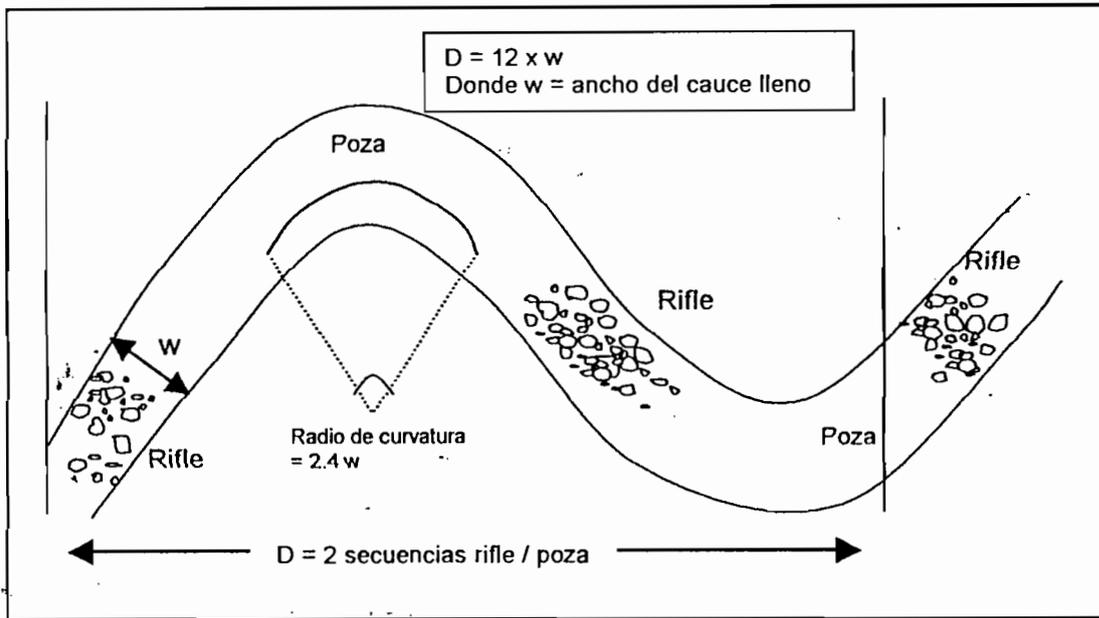


Fig. 14. Tamaño de la estación dada según la relación entre la geometría del lecho y el largo del cauce lleno (Modificado de Wasson *et al.* 1998a)

A continuación se presentan la ubicación geográfica, la pendiente calculada a partir de mapas 1: 50.000 (expresada en porcentaje), la fecha, los códigos y las hidro-ecoregiones a las que pertenecen las 30 estaciones muestreadas (tabla 3).

Tabla 3. Ubicación geográfica de los ríos estudiados. Abreviaciones: HER = Hidro-ecoregión, Ya = Yungas amazónicas, Vs = Valles secos, Sa = Sub-andino amazónico, Yc = Yungas peri-chaqueños, Va = Valles semiáridos, Ea = Escudo alto, Eb = Escudo bajo, CP= Cuenca del Plata.

RÍO	CODIGO RÍO	COD HER-1	COD HER-2	FECHA	PENDI ENTE %	LATITUD (S) (grado decimal)	LONGITUD (W) (grado decimal)
Agua Clara	ACL	Sa	Sa-b	11/10/97	0.29	14.920	67.424
Bermejo	BER	Yc	Yc	14/09/98	0.86	18.158	63.603
Blanco	BLA	Eb	Eb-ph	14/06/00	0.01	15.356	63.288
Bugres	BUG	CP	CP	20/06/00	0.03	16.368	58.709
Camata	CAM	Ya	Ya-a	22/09/97	1.28	15.217	68.641
Chapi	CAP	Sa	Sa-a	19/08/98	0.59	15.020	67.784
Chamaleo	CHA	Sa	Sa-a	25/08/97	0.27	15.409	67.574
Chimate	CHI	Ya	Ya-b	28/08/97	0.61	15.404	68.152
Comarapa	COM	Va	Va-b	15/09/98	0.57	18.005	64.621
Consata	COS	Vs	Vs	26/08/99	1.00	15.458	68.618

Cotacajes	COT	Vs	Vs	10/09/97	0.93	16.742	66.737
Eslabón	ESL	Sa	Sa-b	21/08/98	0.21	14.537	67.754
Heredia	HED	Yc	Yc	12/09/98	0.95	19.793	64.024
Húarinilla	HUA	Ya	Ya-a	05/09/97	1.8	16.202	67.837
Inicua	INI	Sa	Sa-a	23/08/97	0.76	15.504	67.168
Kellkhata	KHL	Ya	Ya-a	30/08/99	2.85	16.001	67.836
Kilo kilo	KIL	Ya	Ya-a	06/10/98	2.88	16.024	67.821
Limón	LIM	Yc	Yc	10/09/98	0.99	19.571	64.091
Masicuri	MAS	Yc	Yc	04/09/99	0.86	18.936	63.717
Miguillas	MIG	Ya	Ya-a	27/06/97	1.33	16.589	67.322
Paragua	PAR	Ea	Ea-pe	18/06/00	0.00	15.656	60.926
Petas	PET	CP	CP	19/06/00	0.02	16.370	59.167
Piraymiji	PIR	Yc	Yc	02/09/99	0.93	18.637	63.971
Quizer	QUI	Ea	Ea-ss	15/06/00	0.01	16.484	62.473
Solacama	SOL	Ya	Ya-s	25/06/97	2.01	16.392	67.468
Suapi Yungas	SUA	Ya	Ya-a	30/06/97	2.86	16.107	67.785
Suapi Subandino	SUS	Sa	Sa-b	13/10/97	0.25	14.834	67.620
Taipiplaya	TAI	Ya	Ya-b	06/08/97	0.55	15.908	67.504
Yuyo	YUY	Ya	Ya-b	23/09/97	0.73	15.039	68.455
Zudañez	ZUD	Va	Va-b	10/09/02	1.20	19.021	64.736

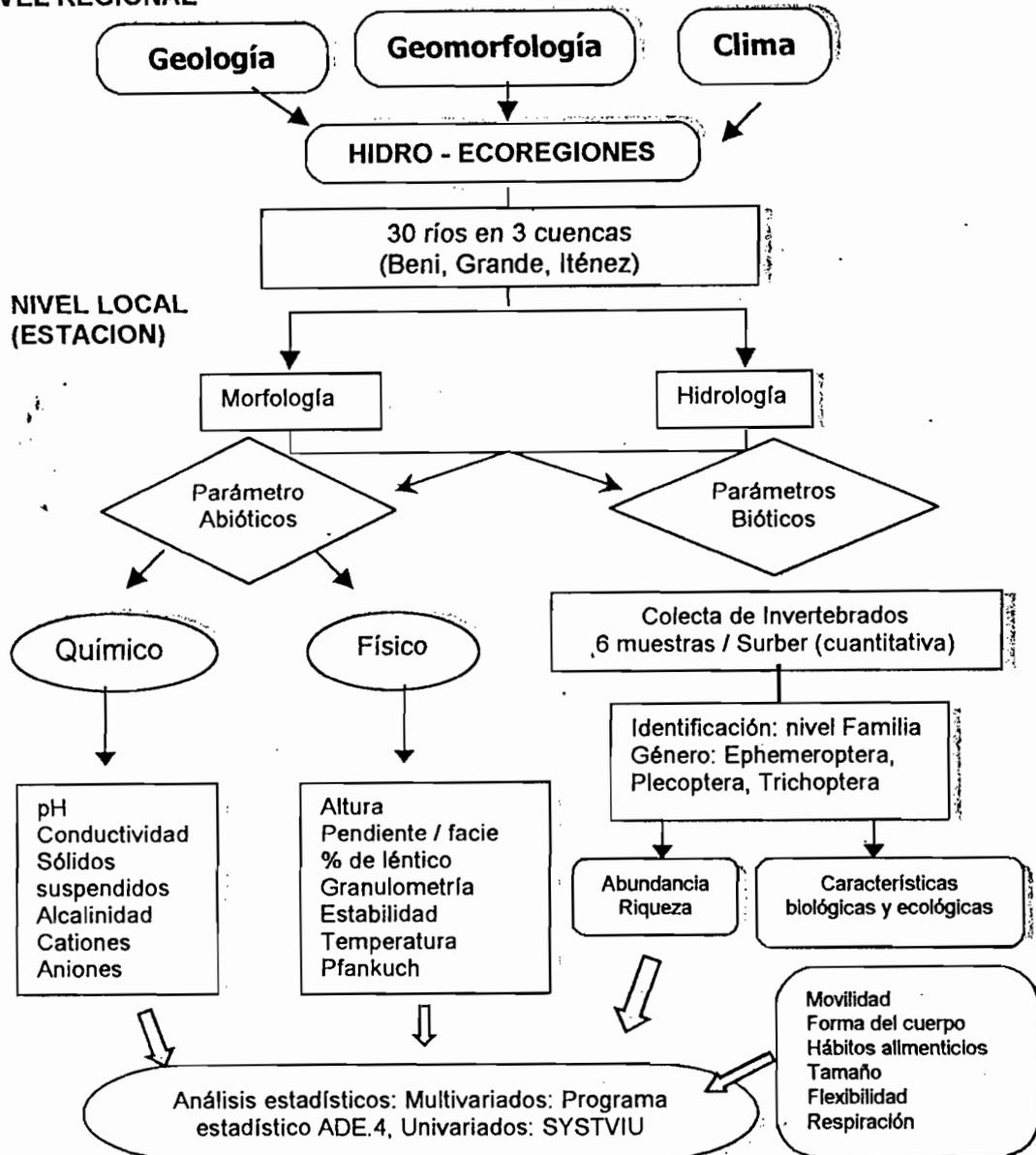
4. Materiales y métodos

A continuación se presenta un protocolo de muestreo resumen que incluye los parámetros considerados para identificar las hidro-ecoregiones y los parámetros medidos a nivel local de la estación.

4.1 Protocolo de muestreo

- Selección de las hidro-ecoregiones estudiadas (Gourdin 1997, Wasson & Barrère 1999, Wasson *et al.* *En prensa*)
- Ubicación de las estaciones en los ríos naturales, de similar ancho, accesibles y representativos de cada hidro-ecoregión.

NIVEL REGIONAL



4.2 Hábitat físico

El hábitat físico está caracterizado por la pendiente promedio, la pendiente máxima y mínima de la estación, medida con instrumentos topográficos. El porcentaje de unidades lénticas que fue evaluado tomando en cuenta el tamaño de la facie tipo poza, que considera el canal lóxico, la poza y el canal léntico- dividido entre el tamaño global de la estación.

La granulometría superficial fue evaluada en dos unidades morfodinámicas (rápido y plano) midiendo el eje B de 50 elementos seleccionados al azar. El tamaño de las partículas del sedimento fue descrito tomando en cuenta el diámetro del sustrato para los valores Sd16, Sd50, Sd84 que son fácilmente interpretados en una curva de frecuencia acumulativa. El diámetro del sustrato Sd50 corresponde al valor de la mediana, medido a la mitad de la muestra. Por encima del Sd84 y debajo de Sd16 se encuentran las partículas con una menor significancia. Los valores de este rango representan 2/3 partes de las piedras recolectadas, desde ellas representan una desviación estándar de la media en una distribución normal (Fig. 15) (Gordon *et al.* 1992).

Para obtener valores positivos, se utiliza el phi negativo ($-\phi = \text{Log}^2$ del diámetro de los elementos seleccionados en milímetros).

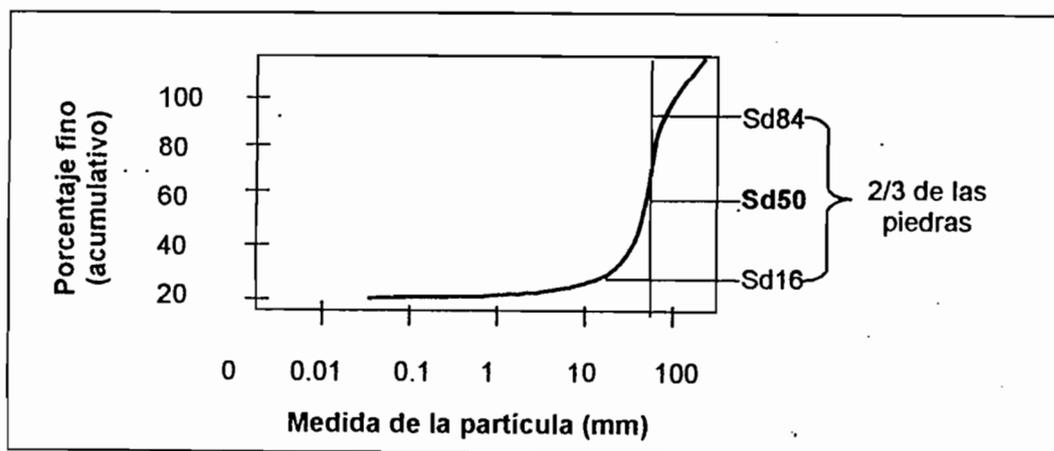


Fig. 15. Distribución del tamaño de las partículas de manera general (Gordon *et al.* 1992).

Los códigos de los parámetros físicos considerados en el análisis se presentan en la tabla 4.

Tabla 4. Parámetros morfológicos medidos a nivel de las estaciones y unidades en las que son expresados.

PARAMETRO	CODIGO	UNIDAD
Altitud	Alt	m.s.n.m
Pendiente promedio	Pend	Porcentaje
Pendiente máxima	PenMax	Porcentaje
Pendiente mínima	PenMin	Porcentaje
Porcentaje de léntico	%len	Porcentaje

Diámetro del sustrato	Sd16- Sd50- Sd84	- (p)
Inestabilidad	Sulns	Adimensional

4.2.1 Índice de inestabilidad de Pfankuch

Para la evaluación cuantitativa de la inestabilidad del lecho de la cuenca, se utilizó el índice de Pfankuch, adaptado para ríos andinos (Binet 1998). El índice de Pfankuch (1975) se basa en la descripción de las características ambientales de los cursos de los ríos en un tramo fijo. Dos o tres personas evalúan 15 parámetros visualmente otorgándose una nota entre 1 y 4. Cada parámetro es afectado por un coeficiente. La suma de las notas ponderadas da el índice de inestabilidad de Pfankuch.

En el anexo 4, se da la determinación del índice de inestabilidad de los ríos por el método de Pfankuch.

4.2.2 Inestabilidad del sustrato

La inestabilidad potencial del sustrato (Sulns) fue evaluada en el campo tomando en cuenta la estructura del sustrato (armadura, suelto), la forma de las piedras (intermedio, aplanado), la angulosidad de la piedra (intermedia o angulosa) y la inestabilidad del sustrato dominante por facie (ver anexo 5), según la fórmula:

INESTABILIDAD 2 (Insta2)	= (Estabilidad + Estructura)*2 + Forma + Angulosidad+2 * BR% donde : BR = porcentaje de Bloque + Roca
---------------------------------	---

También se calculó la Inestabilidad 1 (INST1) sin BR y la inestabilidad 3 (INST3) que además del BR incluye el porcentaje de grava y arena. Por lo tanto, existen correlaciones significativas entre la INST2 y la INST1 (r: 0.942) y la INST3 (r: 0.979).

La sumatoria de los datos de las dos facies permite obtener el resultado para el total de la estación.

4.3 Parámetros químicos

La temperatura del agua, la conductividad y el pH, fueron medidos en el campo con equipos electrométricos portátiles de marca WTW. Para la determinación de los parámetros de turbidez, sólidos suspendidos, alcalinidad, nitratos, cloruros, sulfatos, fósforo e iones Na^+ , K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} se tomaron muestras de agua preservadas con 1 ml de ácido sulfúrico y 1 ml ácido nítrico para su posterior análisis en el Laboratorio de Calidad Ambiental (LCA) del Instituto de Ecología (La Paz), siguiendo métodos estandarizados (tabla 5).

Tabla 5. Parámetros químicos medidos en las estaciones de campo y en laboratorio, unidades en las que son expresados y el método analítico utilizado en el laboratorio de calidad ambiental.

PARAMETRO	CODIGO	UNIDAD	METODO DE ANALISIS
C A M P O			
PH	pH	pH	Potenciómetro (equipo portátil WTW)
Conductividad eléctrica	Cond	$\mu\text{S}/\text{cm}$	Conductímetro (equipo portátil WTW)
Temperatura	T°C	°C	Sensor de temperatura (equipo portátil WTW)
L A B O R A T O R I O			
Sólidos suspendidos	SS	mg/l	Evaporación hasta peso constante de 100 ml, muestra pasada por filtro W-42
Alcalinidad	Alc	meq/l	Titulación con HCl 0.1 N. pH > a 8.2 determinación de carbonatos, de pH 8.2 a 4.3 determinación de bicarbonatos
Cloruros	Cl^-	mg/l	Titulación con nitrato de plata 0.01M.
Sulfatos	SO_4^{--}	mg/l	Determinación de absorbancia de muestras tratadas con cloruro de bario (Ba Cl_2) Buffer A
Fósforo	Posf _P	mg/l	Método colorimétrico
Nitratos	NO_3	mg/l	Método colorimétrico
Cationes	$\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{Ca}^{++}/\text{Mg}^{++}$	mg/l	Lectura por absorción atómica

Los valores de todos los parámetros químicos proporcionados por el Laboratorio de Calidad Ambiental, están de acuerdo a sus propios métodos (tabla 6).

Tabla 6. Estandarización de métodos según el Laboratorio de Calidad Ambiental.

PARAMETRO	METODO	UNIDAD	LIMITE DE DETERMINACION
Alcalinidad	EPA 310.1	meq/l	0.1
OH-		mg/l	2.0
Fósforo soluble	EPA 365.2	mg/l	0.04
Fósforo total	EPA 365.3	mg/l	0.07
Nitratos	SM 4500 NO3B	mg/l	0.01
Nitratos	HCH Rango bajo Nitriver 3	mg/l	0.02
Sulfatos	SM 4500-SO4E	mg/l	0.3
Turbidez	EPA 180.1	UTN	0.1

4.4 Parámetros biológicos

Con la red Surber (área: 0.1 m² y 0.250 mm de malla) se colectaron, en cada estación, seis muestras de invertebrados en los hábitats lóticos y lénticos para obtener de ésta manera un relevamiento cuantitativo de la fauna bentónica. Las muestras obtenidas fueron preservadas en formol al 10%. En el laboratorio, el material colectado fue lavado con agua con ayuda de tamices y preservados en alcohol al 75%. La malla del tamiz más pequeño utilizado fue de 0.630 mm.

Posteriormente, los invertebrados fueron contados e identificados por taxa, utilizando las claves taxonómicas de Merrit & Cummins (1983), Roldán (1985,1988), Flowers & Domínguez (1992), Domínguez *et al.* (1992) Rojas *et al.* (1993), Angrisano (1995b), Domínguez *et al.* (1994) y Zúñiga & Rojas (1995). En la identificación de la fauna de invertebrados también se utilizaron los apuntes y las claves dadas por los especialistas taxónomos en el "Curso Sudamericano de Artrópodos Bentónicos" dictado en Tucumán – Argentina (1999). Además de ésta bibliografía, se utilizaron claves específicas para las identificaciones al nivel más bajo posible en cada grupo.

4.4.1 Rasgos biológicos

La descripción de la estructura funcional de la comunidad, se realizó según los criterios de Tachet *et al.* (2000). Se utilizaron cinco rasgos biológicos (tamaño, flexibilidad y forma del cuerpo, tipo de respiración, hábitos alimenticios) y un rasgo ecológico (modo de locomoción con relación al sustrato), con un total de 26 modalidades. En la identificación de los rasgos se utilizó el libro "Insectos acuáticos de Norte América" de Merrit & Cummins (1983), tabla 7.

Tabla 7. Rasgos biológicos y ecológicos para las familias de invertebrados.

CARACTERISTICAS BIOLOGICAS		
Nº DE VARIABLE	Nº	Naturaleza de la modalidad
1 Tamaño	1	≤ 5 mm
	2	>5-10 mm
	3	>10- mm
2 Flexibilidad del cuerpo	1	Alta (>45°)
	2	Baja (>10-45°)
	3	Ninguna (<10°)
3 Forma del cuerpo	1	Hidrodinámico
	2	Aplanado
	3	Cilíndrico
	4	Esférico
4. Forma de respiración	1	Tegumento
	2	Agallas
	3	Plastron
5 Hábitos alimenticios (larva)	1	Colector
	2	Predador
	3	Raspador
	4	Detritívoro
	5	Herbívoro
	6	Filtrador
CARACTERISTICAS ECOLOGICAS		
6 Modo de locomoción con relación al sustrato	1	Nadadores
	2	Epibéntico
	3	Agarrador
	4	Móvil+casa
	5	Fijo+Red
	6	Endobéntico
	7	Trepador

4.5 Tratamiento de datos

4.5.1 Matriz de correlación de Pearson

El coeficiente de correlación de Pearson, describe las asociaciones entre variables activas, da un número abstracto que representa una medida cuantitativa para ver cuan correlacionados están dos valores, además de estimar el significado estadístico de la correlación aparente. Cuando el coeficiente de correlación tiene un valor de cero, indica la carencia absoluta de correlación, mientras que los valores límites de -1 y +1 indican una correlación perfecta, negativa o positiva, según sea el caso (Lewis 1979).

4.5.2. Análisis de regresión simple

Esta herramienta realiza un análisis de regresión lineal, utilizando el método de los "mínimos cuadrados" para ajustar una línea a una serie de observaciones. Analiza la forma en que los valores de una o más variables independientes afectan a una variable dependiente basándose en un conjunto de datos, la regresión determina la incidencia de cada uno de los factores (Miton & Tsokos 1987).

4.5.3 Análisis de varianza

El análisis de varianza se define como una técnica en la que la varianza total de un conjunto de datos se divide en varios componentes y cada uno de ellos se asocia a una fuente específica de variación, de manera que durante el análisis es posible encontrar la magnitud con la que contribuye cada una de esas fuentes en la variación total. El análisis de varianza es un procedimiento poderoso para probar la homogeneidad de un conjunto de *medias*. Sin embargo, si se rechaza la hipótesis nula y se acepta la alternativa planteada - lo que significa que no todas son iguales – aún no se sabe cuáles de las medias poblacionales son iguales y cuáles diferentes (Walpole & Myers 1989).

El modelo que origina una prueba o análisis de varianza con más de dos clases o grupos es la prueba no paramétrica de Mann – Whitney. La hipótesis nula es que las dos muestras proceden de poblaciones que tienen la misma distribución (Sokal & Rohlf 1986). La prueba de Mann-Whitney puede utilizarse para evaluar si dos grupos independientes fueron extraídos de la misma población, si de las variables en estudio se han obtenido datos en, al menos, escala ordinal.

Los resultados obtenidos en el programa estadístico STATVIEW (Haycok *et al.* 1993) son indicados en una matriz de diferencia entre las medias y corresponde a la matriz de probabilidades para todas las posibles comparaciones de las medias pareadas. Para determinar la diferencia significativa se ven los pares con probabilidades debajo del valor crítico (0.05) (Wilkinson *et al.* 1992).

4.5.4 Análisis multifactorial

El análisis multivariado de los datos, se realizó en el programa de multivariados y representación gráfica de datos ecológicos ADE.4 (Chessel & Doledec 1996). Este programa es utilizado en estudios de ecología y para análisis de la estructura funcional de las comunidades biológicas. La figura 16, presenta un resumen de los análisis estadísticos y la presentación de los archivos que son procesados por este programa.

La densidad de la fauna fue transformada en $\log(x+1)$ para su posterior análisis factorial de correspondencia (AFC), y en los análisis de los parámetros físicos y químicos se utilizó el análisis de componentes principales normalizado (ACP).

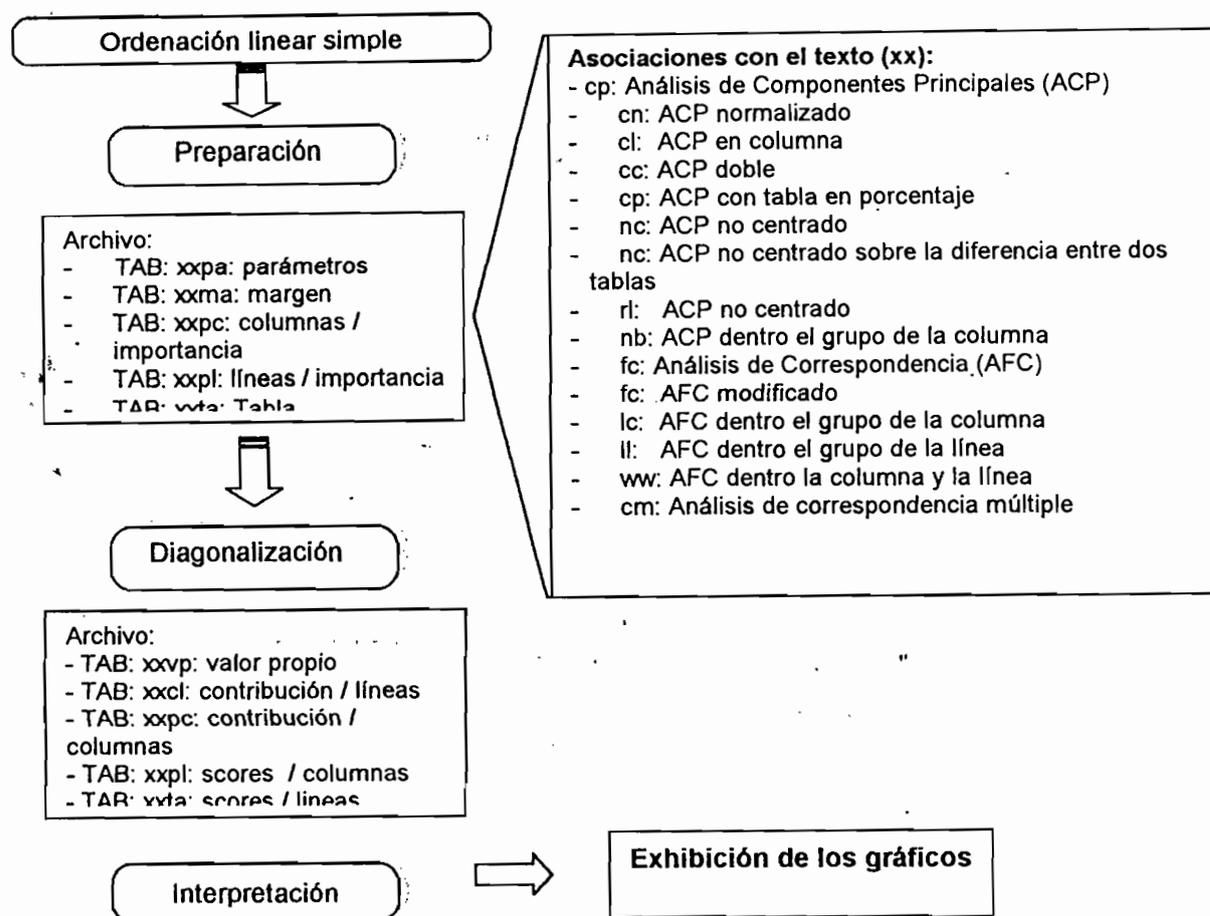


Fig. 16. Ejemplo de los elementos simples en una ordenación linear procesada con el programa ADE (según Chevenet *et al.* 1994).

4.5.4.1 Análisis de componentes principales (ACP)

El análisis de componentes principales, que toma en cuenta variables cuantitativas, es muy utilizado en estudios ecológicos, ya que proporciona una interpretación global de las variables a través de una matriz de correlación. Reduce el número de dimensiones - (en dos o más ejes o componentes principales)- del espacio en el cual se proyectan los puntos u observaciones (Daget 1979). El análisis de componentes principales normalizado (ACPn), toma en cuenta variables que pueden ser muy heterogéneas en cuanto a sus medidas, pero igualmente lo pueden ser en cuanto a la dispersión (Lebart *et al.* 1985), como es el caso de las variables físicas y químicas. En este análisis los valores

diagonales en la matriz de correlación es de 1, ya que las nuevas variables estandarizadas poseen varianza unitaria y promedio igual a 0. Esto significa que en el conjunto de datos, a partir del cual, se generarán los componentes principales, otorga la misma importancia a todas las variables observadas independientemente de los valores relativos de sus varianzas (Pla 1986).

4.5.4.2. Análisis factorial de correspondencia (AFC)

Este análisis permite la interpretación de datos a partir de un pequeño número de factores comunes y específicos, donde las correlaciones se dan entre las variables (Daget 1979).

Está adaptado a las tablas de contingencia, permitiendo estudiar las relaciones existentes entre las variables nominales. El análisis de correspondencia permite describir las proximidades existentes entre las variables ubicadas en las filas (estaciones) y las columnas (fauna), teniendo en cuenta la diferencia de efectivos existente. Las contribuciones relativas, o correlaciones entre elemento - factor, expresan la contribución de un factor en la "explicación" de la dispersión de un elemento.

4.5.4.3. Análisis factorial discriminante

Se designa el nombre de análisis discriminante o análisis lineal discriminante a una familia de técnicas destinadas a clasificar a los individuos caracterizados por un número de variables numéricas o nominales. Es un método descriptivo y predictivo que puede ser considerado como una extensión de la regresión múltiple (Lebart *et al.* 1997).

Principio del análisis discriminante:

Si se dispone de n individuos u observaciones descritas por un conjunto de p variables

(x_1, x_2, \dots, x_p) y repartidas en q clases definidas a priori por la variable nominal q modalidades.

El análisis discriminante se propone separar al nivel de clases q con la ayuda de p variables explicativas. Además de resolver el problema de la afectación de los individuos nuevos caracterizados por las p variables (Fig. 17) (Lebart *et al.* 1997).

En orden descriptivo podemos decir:

- Buscar las funciones lineares discriminantes sobre el muestreo de tamaño n , que son las combinaciones lineales de las variables explicativas (x_1, x_2, \dots, x_p) donde los valores se separan a nivel de q clases.
- Conocer la clase de afectación de n nuevos individuos descritos por las variables explicativas (x_1, x_2, \dots, x_p) . Ellos se agitan en un problema de clasificación en las clases preexistentes, en oposición a un problema de clasificación que consiste en construir las clases más homogéneas posibles dentro de una muestra.

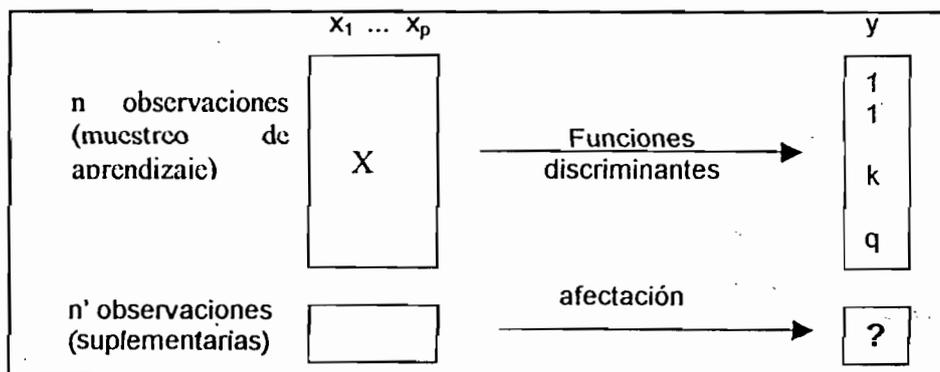


Fig. 17. Esquema del Principio del análisis discriminante (Lebart *et al.* 1997).

4.5.4.4. Análisis de coinerchia

El análisis de coinerchia es un análisis de correspondencia múltiple que trabaja con una matriz de covarianza (especies x ambiente), en lugar de una matriz de correlación (Dolédec & Chessel 1994). Este análisis permite describir 2 tablas que portan las mismas

unidades estadísticas además de proporcionar las relaciones que existen entre estas dos tablas que pueden ser de fauna (especies, géneros) con su medio ambiente.

Principio de la coinerencia:

La tabla X contiene los datos ambientales y la Y la tabla de taxa (Fig. 18). El análisis separadamente da los datos de cada tabla presentando un eje principal (eje F1 Fig. 18), que es la máxima dirección del vector proyectada por la variabilidad o (inerencia) en cada orden independiente.

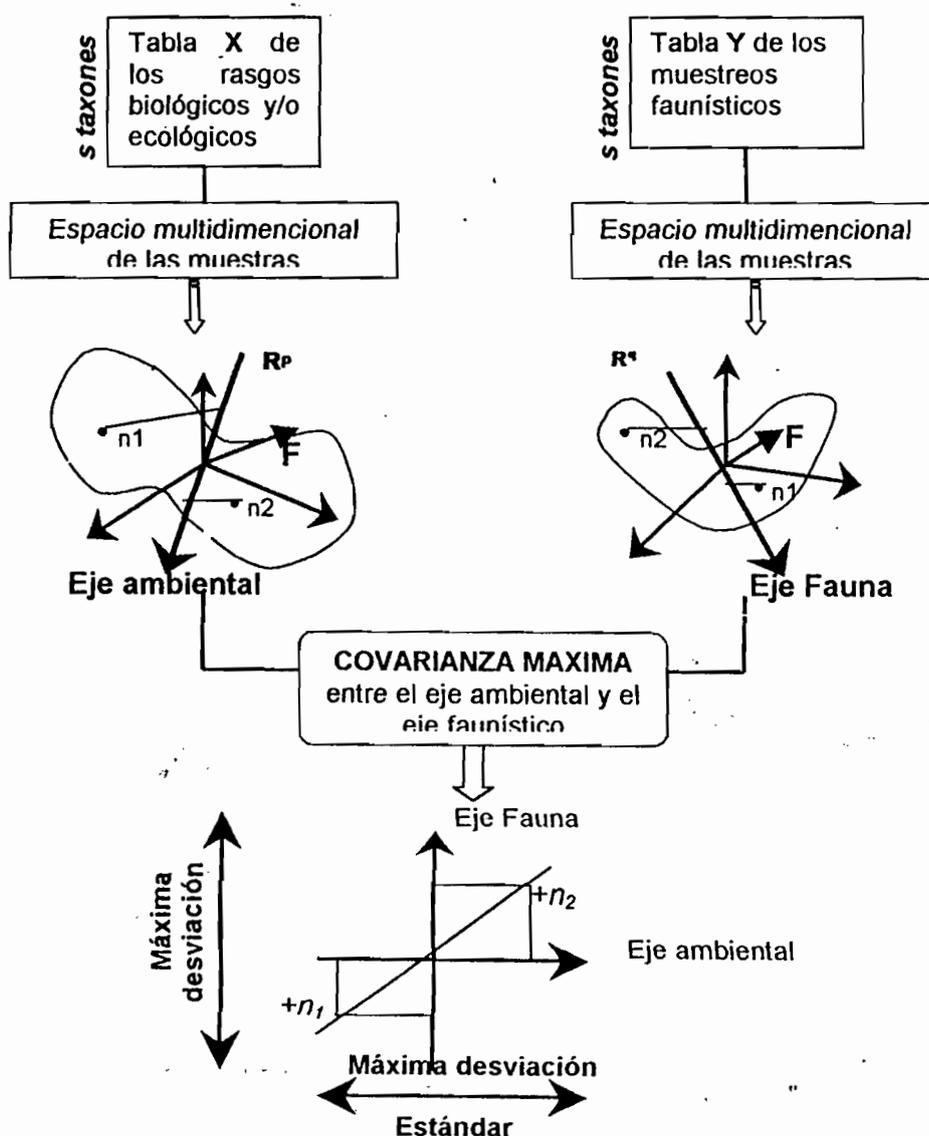


Fig. 18. Esquema del análisis de coinerencia, la X representa la tabla faunística y la Y la tabla ambiental: n_1 y n_2 son los puntos dados por la proyección de los ejes ambiental y faunístico en el análisis de coinerencia. Dos nuevos valores tienen una correlación y una desviación estándar máxima (Dolédéc & Chessel 1994).

Las unidades de muestreo van a ser ordenadas a lo largo de los ejes resultantes en un análisis estándar (e.j. ACP, AFC). Esto da origen a un nuevo eje aislado en un espacio mutidimensional (Fig.18 eje ambiental) y un nuevo eje en otro espacio mutidimensional (Fig. 18 eje faunístico), siendo la covariación de los dos nuevos conjuntos de datos la máxima. Esta covariación significa una máxima correlación y simultáneamente una máxima desviación estándar de ambos datos (faunística y ambiental) (Dolédec & Chessel 1994).

5. Resultados

5.1 Parámetros abióticos

Fueron 25 los parámetros físicos y químicos registrados en las 30 estaciones (tabla 8). A continuación, se presenta una breve descripción de cada uno de ellos en 8 hidro-ecoregiones nivel 1 (Yungas amazónicas, Yungas chaqueños, sub-andino amazónico, valles secos, valles áridos, Escudo bajo, Escudo alto, cuenca del Plata).

La figura 19 presenta el valor promedio por hidro-ecoregión y los valores registrados por estación de 9 parámetros químicos.

- **pH.** De manera general los promedios de pH en las 8 hidro-ecoregiones tienen una tendencia básica (7 – 8.5). Sin embargo, en la hidro-ecoregión de los Yungas amazónicas los valores de pH tienden a ser ácidos, el río Yuyo perteneciente a ésta hidro-ecoregión tiene pH más ácido (4.75). La hidro-ecoregión con el pH más básico es los valles secos (8.47).
- **Conductividad.** Los valores promedios de conductividad se encuentran por debajo de los 250 $\mu\text{s}/\text{cm}$. Sin embargo la hidro-ecoregión de los valles secos sobrepasa este valor con una conductividad elevada de (917 $\mu\text{s}/\text{cm}$). Las hidro-ecoregiones con los

Tabla 8. Parámetros físicos y químicos. Abreviaciones = Sd16-Sd50-Sd84 = diámetro del substrato, PFK = índice de Pfankuch, Alt = altura PenMax = pendiente máxima, PenMin = pendiente mínima, PenProm = pendiente promedio, %Len = porcentaje de unidades lénticas, INSTA (1-2 3) = inestabilidad de substrato, T° C = temperatura, pH = potencial de hidrogeniones, TURB = turbidez, SS = sólidos suspendidos, Bic = bicarbonatos, Cl = Cloro, SO4 = sulfatos, Na = sodio, Ca = calcio, Mg = magnesio, Cond = conductividad, Alc = alcalinidad, K = potasio.

COD	Sd16	Sd50	Sd84	PFK	Alt	Pen Max	Pen Min	Pend Prom	% Lem	INSTA = 1	INSTA 2	INSTA 3	T°C	pH	TURB	SS	Bic	CL	SO4	Na	Ca	Mg	Cond	Alc	K
ACL	4.5	5.3	6.1	45.5	250	1.5	0	0.3	60	14	38	38	34	7.8	5.2	26	42.7	0.30	4.4	1.6	2.4	0.5	66	0.7	2.55
BER	-4.9	6.5	7.9	63	840	2.03	0.07	0.71	10	7	15	20	22.3	8.28	14	37	137	5.0	28	18	28	7.1	278	2.25	3.2
BLA	-7	-4.5	-1	62	250	0.01	0.04	0.016	0	16	40	50	28	7.26	12	5	70	0.97	2.5	4.4	10	3.8	140	1.2	3.6
BUG	-7	-4.1	-2.2	59	100	0.05	0.02	0.033	24	16	40	50	17.5	7.15	11	5	60	2	3.2	3.5	4.3	1.7	87.9	1.2	5.3
CAM	4.7	6.4	7.2	54.8	1100	2.3	0.1	1.3	0	5	15	17	18.7	6.16	4	5	12.2	5.0	38.2	20.0	12.5	7.5	134	0.2	0.71
CAP	5.4	6.4	7.6	63	280	1.86	0.01	0.59	27	6	16	16	26.35	8.14	3.8	55	64	0.30	40	2.1	28	4.3	207.5	1.05	1.4
CHA	4.6	5.5	6.2	51.8	370	2.4	0	0.3	46	13	36	36	27.4	8.15	15	8	82.4	0.7	17.7	1.6	30.0	7.5	156	1.35	1.51
CHI	4	6	7.6	32.8	580	2.3	0	0.6	34	10	25	28	23.2	5.97	2	5	6.00	0.9	4.7	1.2	0.8	1.1	22.5	0.1	0.32
COM	3.8	5.6	6.7	71	1440	2.8	0	0.57	45	6	21	24	21.37	7.93	7.2	31	174	5.9	272	48	67	44	830.5	2.85	3.3
COS	5.3	6.6	7.3	92	1100	1.87	0.6	1.0	0	4	14	15	21.65	8.35	470	538	125	105	331	55.9	105	41.3	1035	2.05	4.16
COT	5	6.6	7.6	88	1100	2.5	0.2	0.9	8	6	14	15	19.5	8.6	365	61	160.2	7.4	272.3	43.8	0.6	0.6	799	2.6	3.68
ESL	5.4	6.5	7.1	57	260	2.24	0	0.21	28	14	36	36	27.95	7.46	10	63	70	0.66	39	3.0	16	7.1	135.3	1.15	2.3
HED	4.6	6.8	7.9	53.5	1160	3.08	0.02	0.95	39	1	3	5	23.2	8.14	3.0	32	125	5.9	66	14	44	5.4	313	2.05	2.7
HUA	5.1	6.75	9.4	24.5	1280	3.4	0	1.8	11	6	10	10	16.1	6.44	1.2	8	6.0	0.71	6.2	1.8	1.9	0.2	17	0.05	0.37
INI	-4	4.5	7.1	52	530	3	0	0.8	73	14	31	36	22.3	7.28	93	12	54.9	0.7	6.7	3.5	23.2	3.0	124	0.9	3.59
KHL	4.9	6.9	7.8	24	860	5.43	0.95	2.88	2	8	15	15	19.8	6.29	0.8	11	6.00	0.3	9.4	1.49	1.11	0.93	20.8	0.1	0.18
KIL	4	6	8	41.4	960	5.43	0.95	2.88	2	8	14	16	21.3	8.3	1.2	17	6.0	0.8	6.1	1.6	1.1	1.3	29.4	0.1	0.2
LIM	6	7.6	8.7	21.5	1140	4.42	0.03	0.99	24	6	9	11	21.35	7.96	2.1	41	76	1.7	69	11	17	7.9	231	1.25	2.0
MAS	3.9	5.75	7.2	56	580	0.85	0.02	0.85	15	11	32	34	20.15	7.21	4.4	30	64.1	0.3	20.7	9.7	14.0	4.4	184	1.05	2.1
MIG	3.25	5.2	6.4	46	1160	1.9	0.3	1.3	16	11	30	33	16.9	6.59	1.5	14	9.2	0.88	15.5	3.4	5.5	3.2	62	0.15	0.47
PAR	-7	-3.5	-2	63	180	0.01	0.00	0.0017	18	16	40	50	19.9	6.95	14	5	43	2.9	3.7	3.6	4.7	1.7	88.2	0.75	4.6
PET	-3	-0.7	4.2	44.5	120	0.04	0.00	0.02	50	16	40	50	17.95	6.47	1.5	5	28	0.97	1.9	1.4	2.1	1.4	47.05	0.55	2.2
PIR	4	7.1	10	21.3	1580	6.12	0.03	0.93	30	3	3	7	23.05	7.53	2.4	21	39.7	0.3	26.4	9.5	8.3	4.1	180	0.65	1.8
QUI	-6.1	-3.1	-2	45	290	0.01	0.00	0.01	0	16	40	50	24.4	8.14	2.6	5	180	3.9	2.2	11	22	14	3.14	2	4.8
SOL	4.5	5.6	6.6	56.5	1269	3.6	-0.4	2	0	3	13	14	18.6	6.6	6.3	21	6.1	0.71	32.7	3.2	5.7	7.8	97	0.1	0.56
SUA	5.3	7.25	8.4	29.1	1160	5.6	0	2.9	0	5	6	8	18	5.93	5.0	28	6.0	1.7	4.8	2.0	1.3	0.9	21	0.1	0.2
SUS	3.25	4.75	5.6	56	250	1.5	0.02	0.23	24	13	36	40	33.7	8.6	6.2	27	101.3	0.30	22.7	3.2	1.7	0.6	147	1.66	2.44
TAI	3	4.6	6.1	62	760	1.7	0.2	0.6	21	7	26	32	19.5	5.6	1	5	6.00	1.0	25.0	5.0	4.1	3.5	61	0.1	0.46
YUY	5.2	6.25	7.5	48	720	3.5	0.1	0.7	0	9	26	26	25.8	4.75	3	5	6.00	1.2	10.0	0.7	1.0	1.3	38	0.1	0.23
ZUD	2.4	4.7	7.5	74	2300	3.2	0	1.20	6	6	19	25	11.8	7.1	2.0	33	131	4.2	52	14	31	14	354	2.15	1.8

QUIMICA

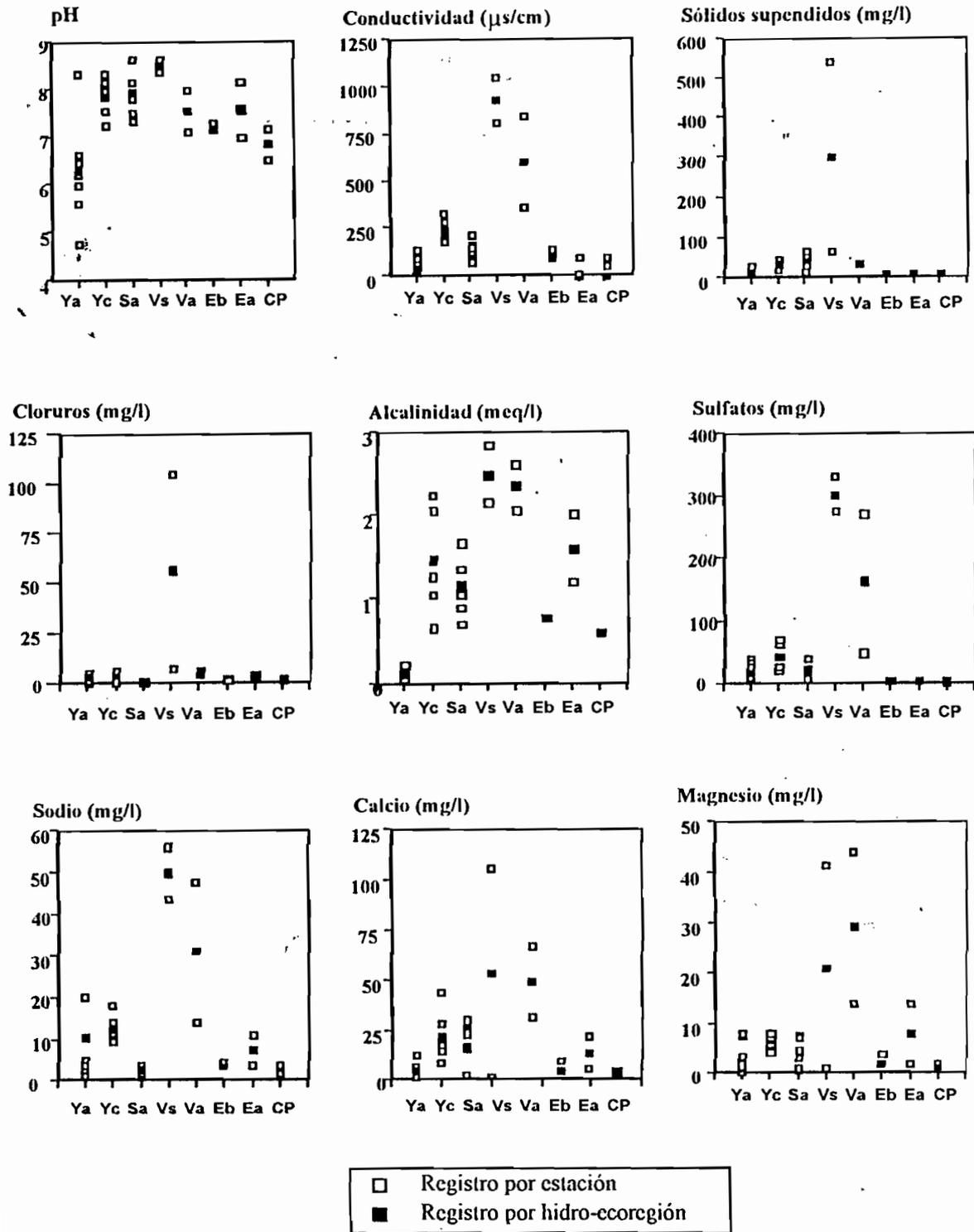


Fig.19. Gráfico de 9 parámetros químicos registrados por estación y promedios por hidro-ecoregiones. Abreviaciones: Ya = Yungas amazónico, Yc = Yungas chaqueño, Sa = Subandino amazónico, Vs= Valles secos, Va = Valles áridos, Eb = Escudo bajo, Ea = Escudo alto, CP = Cuenca del Plata.

valores más bajos son la cuenca del Plata ($67.5 \mu\text{s/cm}$), el Escudo alto ($88.2 \mu\text{s/cm}$) y los Yungas amazónicos ($45.5 \mu\text{s/cm}$).

- **Sólidos suspendidos.** La hidro-ecoregión de los valles secos tiene la mayor concentración de sólidos suspendidos (300 mg/l), siendo el río Consata mayor valor (538 mg/l). Las hidro-ecoregiones con las concentraciones más bajas de sólidos suspendidos son el Escudo alto, el Escudo bajo y la cuenca del Plata, todas con un promedio de 5 mg/l .
- **Cloruros.** La mayor concentración de cloruros ésta registrada en el río Consata (105 mg/l) perteneciente a la hidro-ecoregión de los valles secos (301.6 mg/l). En las otras 7 hidro-ecoregiones los promedios disminuyen por debajo de los 5 mg/l . La región con la menor concentración de cloruros es el sub-andino amazónico con 0.49 mg/l .
- **Alcalinidad.** Las hidro-ecoregiones con los mayores valores de alcalinidad son los valles áridos (2.5 meq/l) y los valles secos (2.3 meq/l). Las hidro-ecoregiones con los menores valores son los Yungas amazónicos (0.1 meq/l) y la cuenca del Plata (0.9 meq/l).
- **Sulfatos.** Las hidro-ecoregiones con los valores más altos de sulfatos son los valles secos (301.6 mg/l) y los valles áridos (162.05 mg/l). Las hidro-ecoregiones con las concentraciones más bajas son el Escudo alto (2.95 mg/l), el Escudo bajo (2.95 mg/l) y la cuenca del Plata (2.55 mg/l).
- **Sodio.** La hidro-ecoregión con la mayor concentración de sodio son los valles secos (49.85 mg/l). El Escudo bajo y la cuenca del Plata son las hidro-ecoregiones con las concentraciones más bajas 4.4 mg/l y 2.45 mg/l respectivamente.
- **Calcio.** Al igual que el sodio, las hidro-ecoregiones con las mayores concentraciones de calcio son los valles secos (52.9 mg/l) y los valles áridos (49.05 mg/l). Con las

menores concentraciones se encuentran los Yungas amazónicas (3.48 mg/l) y la cuenca del Plata (3.20 mg/l).

- **Magnesio.** Las hidro-ecoregiones con las concentraciones más elevadas de magnesio son los valles áridos (29.20 mg/l) y los valles secos (20.97 mg/l). Las regiones con los valores más bajos son el Escudo bajo (3.8 mg/l) y la cuenca del Plata (1.55 mg/l).

La figura 20 presenta el valor promedio por hidro-ecoregión y los valores registrados por estación de 6 parámetros físicos:

- **Altura.** La hidro-ecoregión de los valles áridos, es la que se encuentra a mayor altura (1870 m). Las hidro-ecoregiones del sub-andino amazónico, el Escudo alto, el Escudo bajo y de la cuenca del Plata se encuentra a una altura inferior a los 400 metros.
- **Pendiente promedio.** La hidro-ecoregión con la mayor pendiente promedio son los Yungas amazónicas (0.2 %), y las hidro-ecoregiones con las menores pendientes son el Escudo alto (0.005 %), el Escudo bajo (0.016 %) y la cuenca del Plata (0.027 %).
- **Porcentaje de unidades lénticas.** Las hidro-ecoregiones con el mayor porcentaje de unidades lénticas de tipo poza, son el sub-andino amazónico con el 43 % y la cuenca del Plata con el 37 %. En las 6 hidro-ecoregiones restantes los promedios de unidades lénticas se encuentran por debajo del 25 %. La hidro-ecoregión del escudo bajo no presenta ninguna facie tipo poza.
- **Sustrato (Sd50).** Las hidro-ecoregiones del Escudo alto, Escudo bajo y la cuenca del Plata presentan el sustrato más fino, conformado únicamente por arena gruesa (-5) y arena fina (-4). El sustrato de las 5 hidro-ecoregiones restantes (Yungas amazónico, Yungas chaqueños, sub-andino amazónico, valles secos, valles áridos) está conformado por un sustrato tipo piedra gruesa (7) piedra fina (6) y cascajo grueso (-5). (Los códigos aquí presentes, están en función a la tabla de sustrato presentada en el proyecto BIOCAB).

- **Índice de Pfankuch.** Este es un índice que mide la inestabilidad del lecho del río, mientras más alto es el índice, más inestable es el lecho del río. La nota máxima según éste índice es de 152, Entonces las hidro-ecoregiones más inestables son los valles secos (90) y los valles áridos (72.5). La hidro-ecoregión con la menor inestabilidad del lecho del río, son los Yungas amazónicas (41.9).
- **Inestabilidad del sustrato.** Las hidro-ecoregiones con el sustrato más inestable son el sub-andino amazónico, el Escudo alto, Escudo bajo, la cuenca del Plata. La hidro-ecoregión con el sustrato más estable son los Yungas chaqueños, los valles secos, y los Yungas amazónicas.

5.1.1 Correlación de Pearson

A continuación se presenta la matriz de correlación de Pearson con los 25 parámetros registrados (13 físicos y 12 químicos). Las correlaciones más significativas están dadas entre el sustrato Sd84 y el Sd50 ($r = 0.96$). El cloro con los sólidos suspendidos ($r = 0.98$), el sodio con el sulfato ($r = 0.954$). La conductividad con el sulfato ($r = 0.97$) y el sodio ($r = 0.95$) y por último como la alcalinidad es calculada a partir de la los bicarbonatos la correlación es altamente significativa ($r = 0.98$), (ver tabla 9).

A continuación se presentará el análisis de componentes principales (ACP) con los 25 parámetros, la matriz de correlación de Pearson ayudará a entender la estructura de éste análisis.

5.1.2 Análisis de componentes principales normalizado (ACPn) con 25 parámetros físicos y químicos

A partir de un primer análisis de componentes principales normalizada (ACPn) con los 25 parámetros activos se destacaron 6 como los más importantes, ya que forman la

Tabla 9. Matriz de correlación de Pearson de 25 parámetros físicos y químicos. Abreviaciones: Sd16-Sd50-Sd84 = diámetro del sustrato, PFK = índice de Pfankuch, Alt = altura, PenMax = pendiente máxima, PenMin = pendiente mínima, PenProm = pendiente promedio, %Len = porcentaje de unidades lénticas, INSTA (1-2-3) = inestabilidad de sustrato, T° C = temperatura, pH = potencial de hidrogeniones, TURB = turbidez, SS = sólidos suspendidos, Bic = bicarbonatos, Cl = Cloro, SO4 = sulfatos, Na = sodio, Ca = calcio, Mg = magnesio, Cond = conductividad, Alc = alcalinidad, K = potasio.

	Sd16	Sd50	Sd84	PFK	Alt	PenM	PenMi	PenPro	% len	INSTA	INSTA2	INSTA3	T°C	pH	TURB	SS	Bic	CL	SO4	Na	Ca	Mg	Cond	Alc	K	
Sd16	1.00																									
Sd50	0.87	1.00																								
Sd84	0.82	0.97	1.00																							
PFK	-0.16	-0.17	-0.23	1.00																						
Alt	0.46	0.54	0.58	-0.01	1.00																					
PenMx	0.61	0.71	0.74	-0.49	0.64	1.00																				
PenMi	0.25	0.23	0.20	-0.03	0.19	0.41	1.00																			
PenPro	0.49	0.54	0.55	-0.37	0.55	0.79	0.66	1.00																		
% len	-0.07	0.02	0.07	-0.09	-0.30	-0.14	-0.43	-0.44	1.00																	
INSTA1	-0.65	-0.73	-0.72	0.01	-0.79	-0.67	-0.26	-0.58	0.29	1.00																
INSTA2	-0.56	-0.71	-0.73	0.20	-0.75	-0.78	-0.29	-0.68	0.29	0.95	1.00															
INSTA3	-0.71	-0.82	-0.81	0.20	-0.71	-0.81	-0.32	-0.70	0.26	0.94	0.98	1.00														
T°C	0.05	0.00	-0.09	-0.01	-0.58	-0.18	-0.18	-0.43	0.33	0.34	0.36	0.26	1.00													
pH	-0.07	0.01	-0.04	0.35	-0.07	-0.12	0.01	-0.23	0.20	0.01	-0.02	-0.03	0.37	1.00												
TURB	0.13	0.14	0.10	0.60	0.12	-0.06	0.27	-0.01	-0.15	-0.21	-0.17	-0.19	-0.06	0.34	1.00											
SS	0.21	0.19	0.14	0.47	0.14	-0.03	0.31	0.02	-0.18	-0.27	-0.20	-0.22	0.01	0.30	0.81	1.00										
Bic	-0.21	-0.12	-0.18	0.57	0.10	-0.29	-0.25	-0.42	0.06	-0.01	0.05	0.08	0.14	0.72	0.38	0.29	1.00									
CL	0.12	0.11	0.06	0.48	0.15	-0.08	0.32	0.01	-0.21	-0.25	-0.17	-0.18	-0.05	0.24	0.80	0.98	0.28	1.00								
SO4	0.29	0.26	0.20	0.63	0.37	0.03	0.17	-0.03	-0.07	-0.41	-0.30	-0.32	-0.10	0.41	0.80	0.69	0.58	0.68	1.00							
Na	0.15	0.19	0.14	0.63	0.40	-0.03	0.11	-0.06	-0.13	-0.40	-0.30	-0.28	-0.16	0.42	0.75	0.65	0.66	0.67	0.95	1.00						
Ca	0.10	0.16	0.11	0.53	0.26	-0.07	0.05	-0.13	0.07	-0.31	-0.20	-0.20	0.00	0.44	0.52	0.76	0.60	0.77	0.71	0.74	1.00					
Mg	0.10	0.09	0.03	0.48	0.34	-0.05	0.08	-0.10	-0.03	-0.27	-0.13	-0.12	-0.08	0.33	0.43	0.64	0.57	0.66	0.76	0.79	0.89	1.00				
Cond	0.20	0.23	0.19	0.69	0.37	-0.02	0.09	-0.10	-0.03	-0.39	-0.28	-0.28	-0.08	0.50	0.78	0.70	0.67	0.68	0.97	0.95	0.78	0.77	1.00			
Alc	-0.18	-0.09	-0.14	0.62	0.12	-0.27	-0.26	-0.42	0.11	-0.04	0.02	0.06	0.13	0.73	0.41	0.31	0.98	0.30	0.63	0.69	0.66	0.57	0.73	1.00		
K	-0.67	-0.61	-0.65	0.51	-0.34	-0.60	-0.31	-0.64	0.20	0.43	0.42	0.50	0.16	0.56	0.37	0.27	0.70	0.29	0.33	0.41	0.39	0.33	0.42	0.70	1.00	

estructura del análisis. Los otros 19 parámetros restantes deliberadamente fueron considerados como suplementarios.

Según los valores propios calculados por la matriz de covarianza del análisis, los dos primeros ejes tienen una inercia total del 83.8 %, por lo tanto se tiene dos ejes importantes (Fig. 21A). La figura 20B presenta el mapa factorial con los 25 parámetros físicos y químicos.

En trazo fuerte se encuentran los 6 parámetros que forman la estructura del análisis y en trazo en trazo débil los 19 parámetros considerados suplementarios o inactivos (Tabla 10)

Tabla 10. Parámetros que participan en el análisis factorial de correspondencia (ACP), 6 parámetros activos y 19 suplementarios.

6 PARÁMETROS	CÓDIGO	19 PARÁMETROS	CÓDIGO
Pendiente promedio	PenPro	Pendiente máxima	PenMax:
Diámetro del sustrato 84	Sd84	Pendiente mínima	PenMin:
Conductividad	Cond	Sulfatos	SO4
Alcalinidad	Alc	Altura	Alt
Potasio	K	Turbidez	TURB
Inestabilidad del sustrato 2	INST2	Diámetro del sustrato 16 y 50	Sd16 - Sd50
		Sólidos suspendidos	SS
		Sodio	Na:
		Calcio	Ca
		Magnesio	Mg
		Cloro	Cl
		Potencial de hidrogeniones	pH
		Bicarbonatos	Bic
		Índice de Pfanckuch	PFK
		Porcentaje de unidades lénticas	%Len
		Temperatura	T°C
		Inestabilidad de sustrato	INSTA (1-3)

La razón de considerar solamente 6 parámetros activos, es para eliminar la información redundante entre los parámetros correlacionados según la matriz de correlación de Pearson, como se ve a continuación:

- La inestabilidad 2 (INSTA2), presenta correlaciones muy significativas con inestabilidad 1 ($r=0.942$) y con la inestabilidad 3 ($r = 0.979$).

- La alcalinidad (Alc), presenta correlaciones con el pH ($r = 0.731$), el índice de Pfankuch ($r = 0.624$) y los bicarbonatos ($r = 0.981$).
- La conductividad (Cond), se encuentra correlacionada con el sulfato ($r = 0.973$), el sodio ($r = 0.954$), el calcio ($r = 0.775$), el magnesio ($r = 0.767$), la turbidez ($r = 0.775$), los sólidos suspendidos ($r = 0.696$) y el cloro ($r = 0.882$).
- El sustrato (Sd84), está correlacionado con el sustrato Sd16 ($r = 0.815$) y el sustrato Sd50 ($r = 0.965$).
- El potasio (K), no tiene ninguna correlación significativa pero tiene una participación fuerte en el análisis.

Según las contribuciones relativas - es decir con cuanto aporta cada parámetro a la construcción de los ejes- los parámetros que intervienen en la construcción del eje F1 son el potasio, la pendiente promedio y el diámetro del sustrato más grueso Sd84. Los parámetros que intervienen en la construcción del eje F2 son la conductividad y la alcalinidad. La inestabilidad del sustrato participa en la construcción de ambos ejes pero con una correlación mayor al eje F1 (Tabla 11 y Fig. 21B).

Tabla 11. Matriz de contribuciones relativas de 6 parámetros físicos y químicos a los ejes F1 y F2.

Parámetros	EJE 1	EJE 2
Alcalinidad		4.983
Conductividad		8.003
Inestabilidad 2	4.827	3.675
Pendiente promedio	7.154	
Potasio	8.208	
Sustrato Sd84	5.819	

A continuación se presenta la distribución regional de las 30 estaciones en relación a los parámetros físicos y químicos, la regionalización sobre los dos primeros ejes, el eje F1 físico y el eje F2 químico muestra lo siguiente:

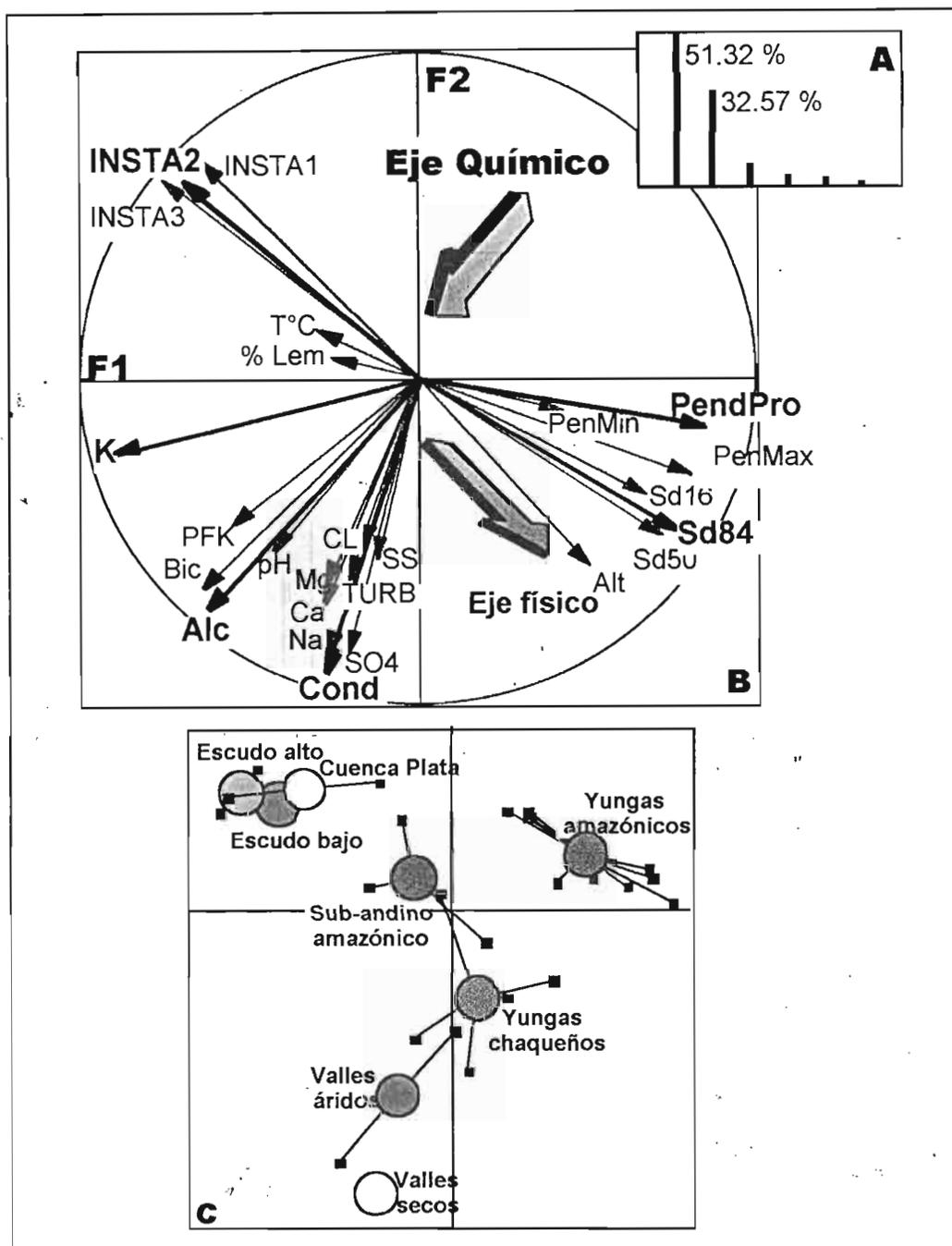


Fig. 21 Análisis de componentes principales normalizado (ACPn) de 25 parámetros físicos y químicos. A) Valor propio que indica la importancia de los ejes, B) En trazo fuerte los 6 parámetros que forman la estructura del análisis y en trazo débil, los 19 parámetros complementarios, C) Agrupación de las 30 estaciones por hidro-ecoregiones (nivel 1) según el análisis. Abreviaciones: INSTA1 - 2 - 3 = medida de la movilidad del sustrato, T°C = temperatura en grados centígrados, % Lem = porcentaje de unidades lénticas, PendPro = pendiente promedio, PenMin = pendiente mínima, PenMax = pendiente máxima, Sd16 - Sd50 - Sd84 = diámetro del sustrato, Alt = altura, PFK = estabilidad según el método de Pfrankuch, Bic = bicarbonatos, Alc = alcalinidad, Cl = cloruros, SS = sólidos suspendidos, Mg = magnesio, TURB = turbidez, Ca = calcio, Na = sodio, SO4 = sulfatos, Cond = conductividad, pH.

Las estaciones agrupadas por hidro-ecoregiones a nivel 1 (HER1) indican una buena discriminación (Fig. 21C). Sobre el eje F1 positivo, se ubican las hidro-ecoregiones de los Yungas amazónicas (Ya) con las mayores pendientes y el sustrato más grueso y con los niveles más bajos de sales por ende bajas concentraciones de sólidos suspendidos y turbidez. Hacia el lado negativo del eje F1, se separa la región del Escudo (Ea, Eb) y la región de la cuenca del Plata (CP) con un sustrato más fino, es decir, un sustrato muy móvil y con pendientes poco elevadas. Sobre el eje F2, se separan las hidro-ecoregiones de los Yungas chaqueños (Yc), los valles áridos (Va) y los valles secos (Vs) por presentar las mayores concentraciones de sólidos suspendidos y conductividad.

Próximos al origen, como dos hidro-ecoregiones de transición se separan el subandino (Sa) y de los Yungas chaqueños (ver figura 20C).

5.1.3 Análisis de componentes principales normalizado (ACPn) con 12 parámetros físicos y químicos

Si bien son 6 los parámetros físicos y químicos que forman la estructura del análisis, ahora consideramos 12 parámetros, ya que éstos son los que pueden proporcionar una explicación ecológica del funcionamiento en éstos 30 ríos. Los 6 parámetros químicos analizados son el potasio, el pH, la alcalinidad, el calcio, los sólidos suspendidos, la conductividad y los 6 parámetros físicos son la inestabilidad 2, el porcentaje de unidades lénticas, la pendiente, el sustrato grueso Sd84, la altitud y el índice de Pfankuch.

El gráfico de los valores propios de la ACPn muestra dos ejes importantes con una inercia total de 66.69% (Fig. 22A). El eje F1 se encuentra estructurado por los parámetros como el índice de Pfankuch, conductividad, alcalinidad, potasio, calcio, pH y los sólidos suspendidos, orientados en sentido positivo dentro del círculo de correlaciones. El eje F2 está construido por la altura, el sustrato grueso (Sd84) y la pendiente promedio. Sobre

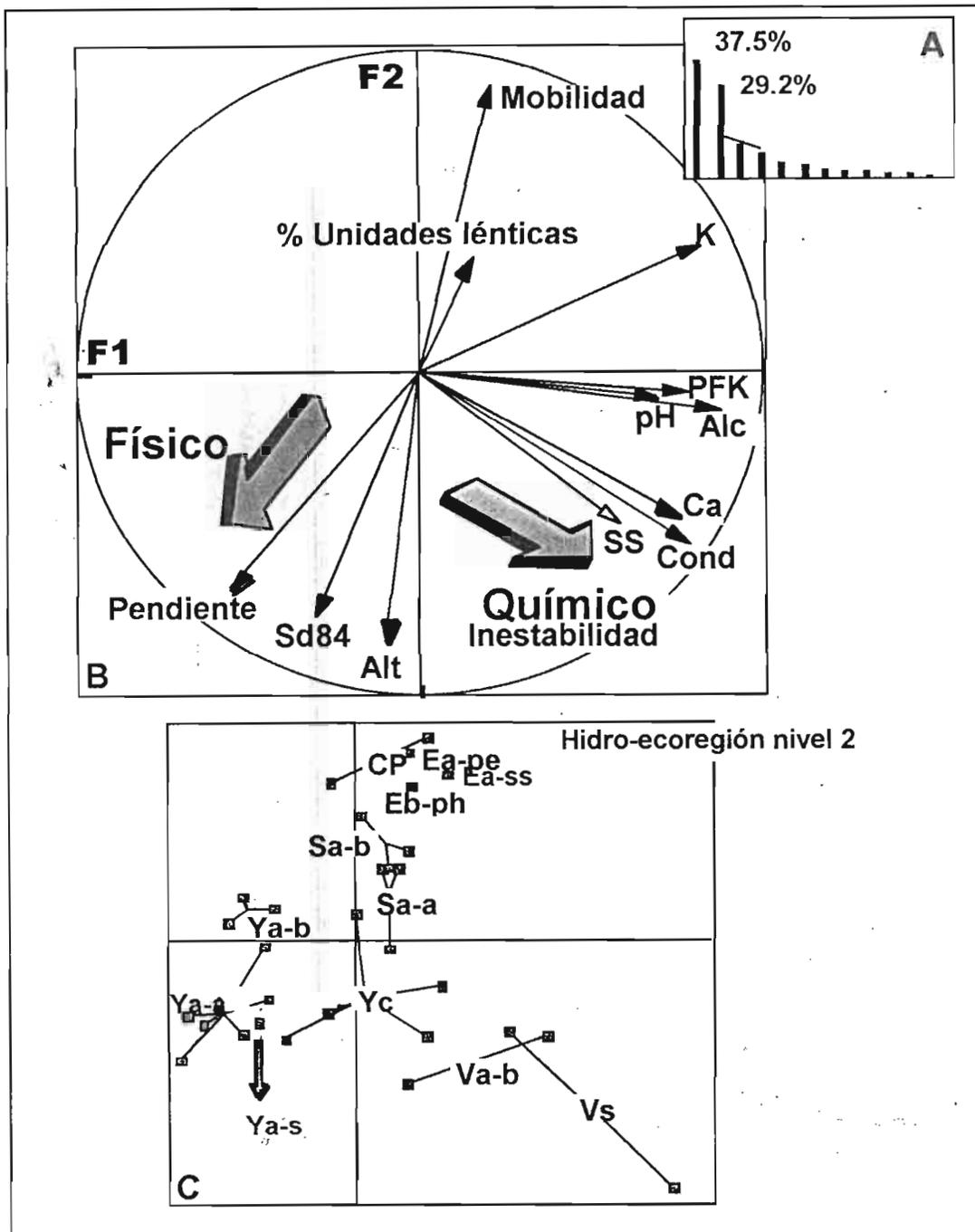


Fig. 22. Análisis de componentes principales normalizado (ACPn) de 12 parámetros físicos y químicos. A) Valor propio que indica la importancia de los ejes, B) Mapa factorial de los 12 parámetros, C) Agrupación de las 30 estaciones por hidro-ecoregiones nivel 2 según el análisis. Abreviaciones: pH, Sd84 = diámetro del sustrato, Alt = altura, PFK = estabilidad según el método de Pfanckuch, Alc = alcalinidad, SS = sólidos suspendidos, Ca = calcio, Cond = conductividad, K = potasio, Ya-a = Yungas amazónico alto, Ya-b = Yungas amazónico bajo, Ya-s = Yungas amazónico seco, Yc = Yungas chaqueños, Sa-a = Subandino amazónico alto, Sa-b = Sub-andino amazónico bajo, Va-b = Valles áridos bajos, Vs = Valles secos, Eb-ph = Penillanura húmeda boscosa, Ea-ss = Serranías subhúmedas, Ea-pe = Penillanura subhúmeda estacional, CP = Cuenca del Plata.

este mismo eje pero en sentido opuesto, se encuentra el sustrato más móvil y el mayor porcentaje de unidades lénticas, este último con una participación menos fuerte (Fig. 22B).

La agrupación de las estaciones según las hidro-ecoregiones nivel 2, se separan de la siguiente manera: Hacia el lado negativo del eje 1 se separan las hidro-ecoregiones de los Yungas peri-amazónicas altos (Ya-a) y los Yungas peri-amazónicos subhúmedos (Ya-s), caracterizados por contar con la mayor pendiente y el sustrato más grueso. Los Yungas peri-amazónicos bajos (Ya-b) se separan por tener el pH más ácido (Fig. 22C).

Entre el eje F1 positivo y el eje F2 negativo, se separan las hidro-ecoregiones de los Yungas peri-chaqueños (Yc), los valles semiáridos bajos (Va-b) y los valles secos interandinos (Vs), estas dos últimas hidro-ecoregiones se caracterizadas por tener la mayor concentración de sólidos suspendidos, la mayor conductividad y la mayor inestabilidad del lecho según el índice de Pfankuch.

Sobre el eje F2 positivo, se separan las hidro-ecoregiones con las estaciones de menor altura como son las del sub-andino peri-amazónico húmedo alto (Sa-a) y bajo (Sa-b). Finalmente agrupadas hacia el extremo, se encuentran las hidro-ecoregiones del Escudo húmedo bajo (penillanura húmeda boscosa), (Eb-ph), Escudo subhúmedo alto (Serranías subhúmedas y penillanura subhúmeda estacional), (Ea-ss y Ea-pe) y los ríos pertenecientes a la cuenca alta del Plata con la mayor inestabilidad, ya que el sustrato está compuesto por arena y presenta el mayor porcentaje de unidades lénticas (Fig. 22C).

5.1.4 Clasificación regional

La clasificación regional se realizó con el análisis discriminante, ésta es una técnica que permite clasificar un grupo de parámetros según cierto número de variables nominales o numéricas, como ya se mencionó anteriormente.

La interpretación se realiza clasificando las 30 estaciones en función a 6 categorías, que por razones matemáticas, y para poder realizar la comparación entre cada categoría se considera el mismo número de clases. Es decir, 4 categorías (dominio geoclimático, pendiente, altura y cuenca) cada una con 4 clases y 3 categorías (altura, pendiente, hidroecoregión) cada una con 8 clases (tabla 12).

Tabla 12. Categorías y clases utilizadas la clasificación regional.

CATEGORÍA	4 CLASES	8 CLASES	
DOMINIO GEOCLIMÁTICO	Yungas Húmedos Sub-andino húmedo Yungas secos Escudo sub-húmedo		
CUENCA	Beni Grande Chiquitania Cuenca del Plata		
ALTURA (m)	100 – 300 300 - 800 800 – 1200 > 1200	0 – 200 200 – 300 300 – 600 600 – 800 800 – 1000 1000 – 1200 1200 – 1600 1600 > "	
PENDIENTE (%)	0 - 0.3 0.3 - 0.8 0.8 - 1.5 > 1.5	0-0.1 0.2-0.34 0.5-0.65 0.65-0.80 0.80-1.10 1.10-1.50 1.50-2.20 >2.5	
HIDRO-ECOREGIÓN NIVEL 1		Ya Yc Sa Vs Va Eb Ea CP	Yungas amazónico Yungas chaqueños Sub-andino amazónico Valles secos Valles áridos Escudo bajo Escudo alto Cuenca del Plata

Los porcentajes de inercia dados por el análisis de permutación, fueron comparados entre los análisis de componentes principales (ACP) con 6 y 12 parámetros activos.

La figura 23A, representa las proyecciones de las 30 estaciones sobre el plano factorial (F1 x F2) en función a la categoría de dominio geoclimático.

La inercia interclase según el test de permutaciones aleatorias, es de 64.3 % para el análisis factorial (ACP) con 6 parámetros (Fig. 23B) y de 53.3 % para el análisis factorial (ACP) con 12 parámetros (Fig.23C) ambos con probabilidades muy significativas ($P < 0.001$).

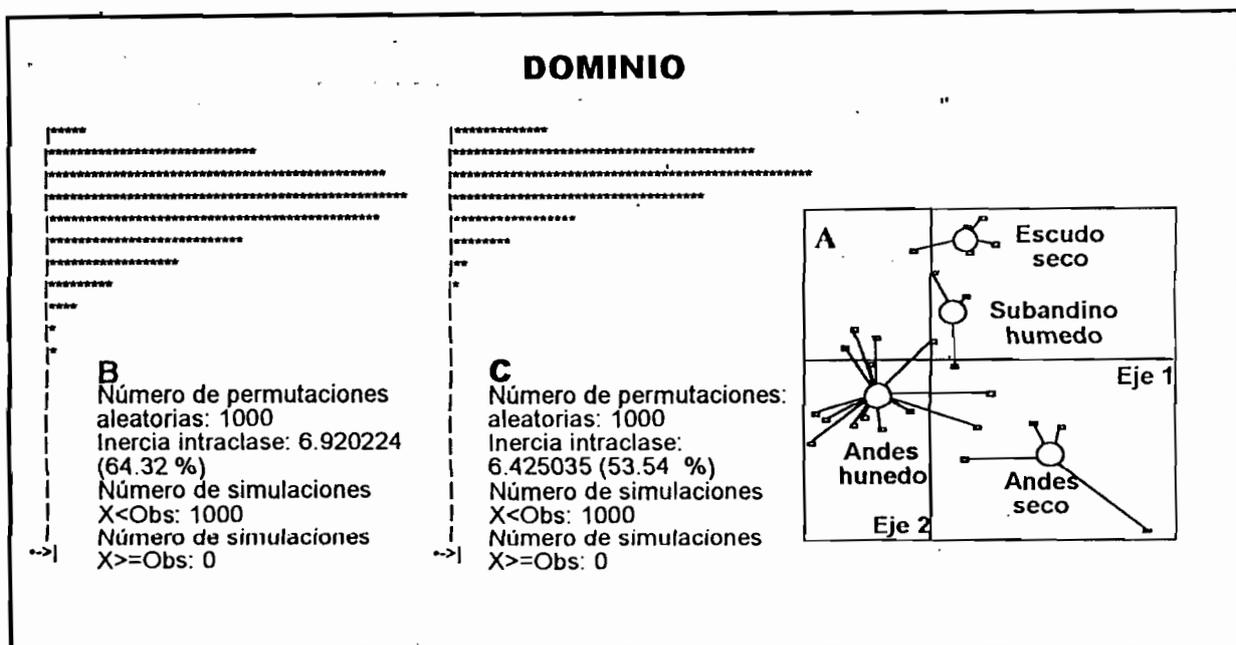


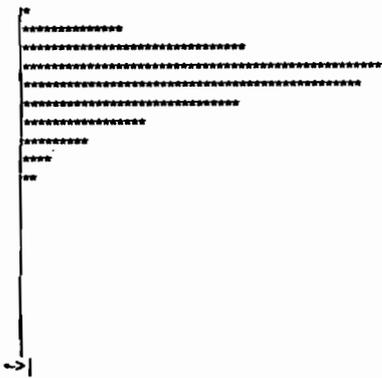
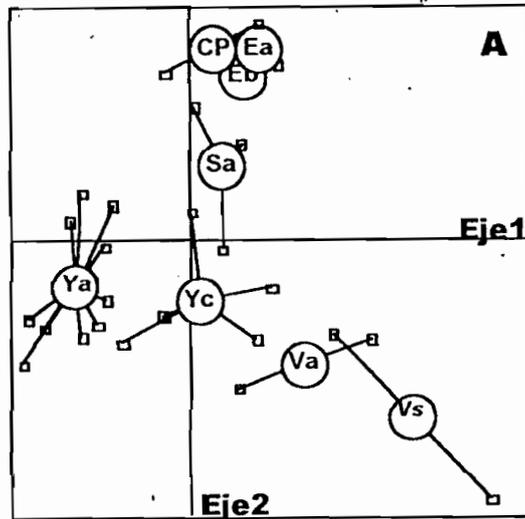
Fig. 23. Test de simulaciones aleatorias. A) Estaciones agrupadas según el dominio geoclimático. B) Análisis a partir de los 6 parámetros físicos y químicos activo. C) Análisis a partir de los 12 parámetros físicos y químicos activo.

La figura 24 presenta las proyecciones de las 30 estaciones en función a la categoría de hidro-ecoregión nivel 1, (ejes F1y F2). La inercia interclase dada por el test de permutaciones aleatorias es de 78 % para la ACP con 6 parámetros y de 69 % para la ACP con 12 parámetros, con probabilidades también muy significativas ($P < 0.001$).

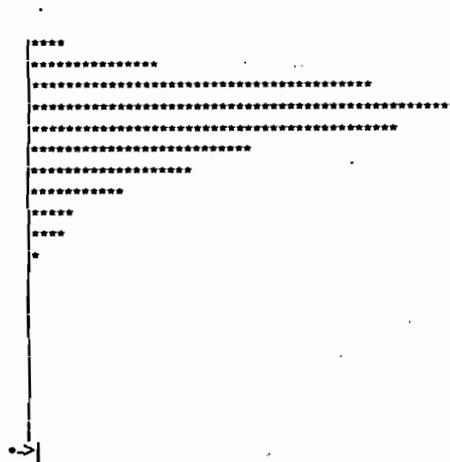
Hidro-ecoregión (8 categorías)

Hidro-ecoregiones nivel 1

Ya: Yungas amazónico
 Yc: Yungas chaqueño
 Sa: Subandino amazónico
 Vs: Valles secos
 Va: Valles áridos
 Eb: Escudo bajo
 Ea: Escudo alto
 CP: Cuenca Plata



B
 Número de combinaciones aleatorias: 1000
 Inercia intraclase 9.583e+00 (78.12 %)
 Número de simulaciones $X < \text{Obs}$: 999
 Número de simulaciones $X \geq \text{Obs}$: 1



C
 Número de combinaciones aleatorias: 1000
 Inercia intraclase 8.283e+00 (69.02 %)
 Número de simulaciones $X < \text{Obs}$: 999
 Número de simulaciones $X \geq \text{Obs}$: 1

Fig. 24. Test de Monte Carlo de simulaciones aleatorias. A) Estaciones agrupadas según la categoría de hidro-ecoregión nivel 1. B) Análisis a partir de los 6 parámetros físicos y químicos activos, C) Análisis a partir de los 12 parámetros físico y químicos.

A la clasificación regional, le sigue la clasificación dada por la pendiente. Las figuras 25A y 25D presentan proyecciones de las estaciones sobre el plano factorial (F1 x F2), en función a la categoría de pendiente. En ambos casos los baricentros están alineados sobre el eje F2 y se disponen de menor a mayor pendiente. La inercia interclase para la categoría de pendiente (4 clases) está comprendida con el 52.2 % para el análisis factorial con 6 parámetros (Fig. 25B) y 38.7 % para el análisis factorial con 12 parámetros (Fig. 25C).

Para la categoría de pendiente (8 clases), la inercia interclase según el test de simulaciones aleatorias, es de 65 % para el ACP con 6 parámetros (Fig. 25E) y de 48.9 % para el ACP con 12 parámetros (Fig. 25F), en ambos casos con probabilidades significativas ($P < 0.001$).

La figura 26A y 26D presentan las proyecciones de las estaciones, en el plano factorial sobre los eje F1 x F2 en función a la categoría de altitud. De la misma manera que en la categoría de pendiente los baricentros de las clases están alineados sobre el eje F2 y se disponen de menor a mayor altura. La inercia interclase para la categoría altitud 4 clases, está comprendida entre el 36.8 % para el ACP con 6 parámetros (Fig. 26B) y 30 % para el ACP con 12 parámetros (Fig. 26C).

En la categoría de altitud 8 clases, la inercia interclase es de 43.30 % para el ACP con 6 parámetros (Fig. 26E) y de 47.4% para el ACP con 12 parámetros (Fig. 26F). En ambas categorías también se dan probabilidades significativas ($P < 0.001$).

En la figura 27, se puede observar las proyecciones de las 30 estaciones según la categoría de cuenca (F1 x F2), ésta categoría es la que tiene la menor inercia interclase, 40% para el ACP con 6 parámetros (Fig. 27B) y 27% para el ACP con 12 parámetros (Fig. 27C), con probabilidades también significativas ($P = 0.003$).

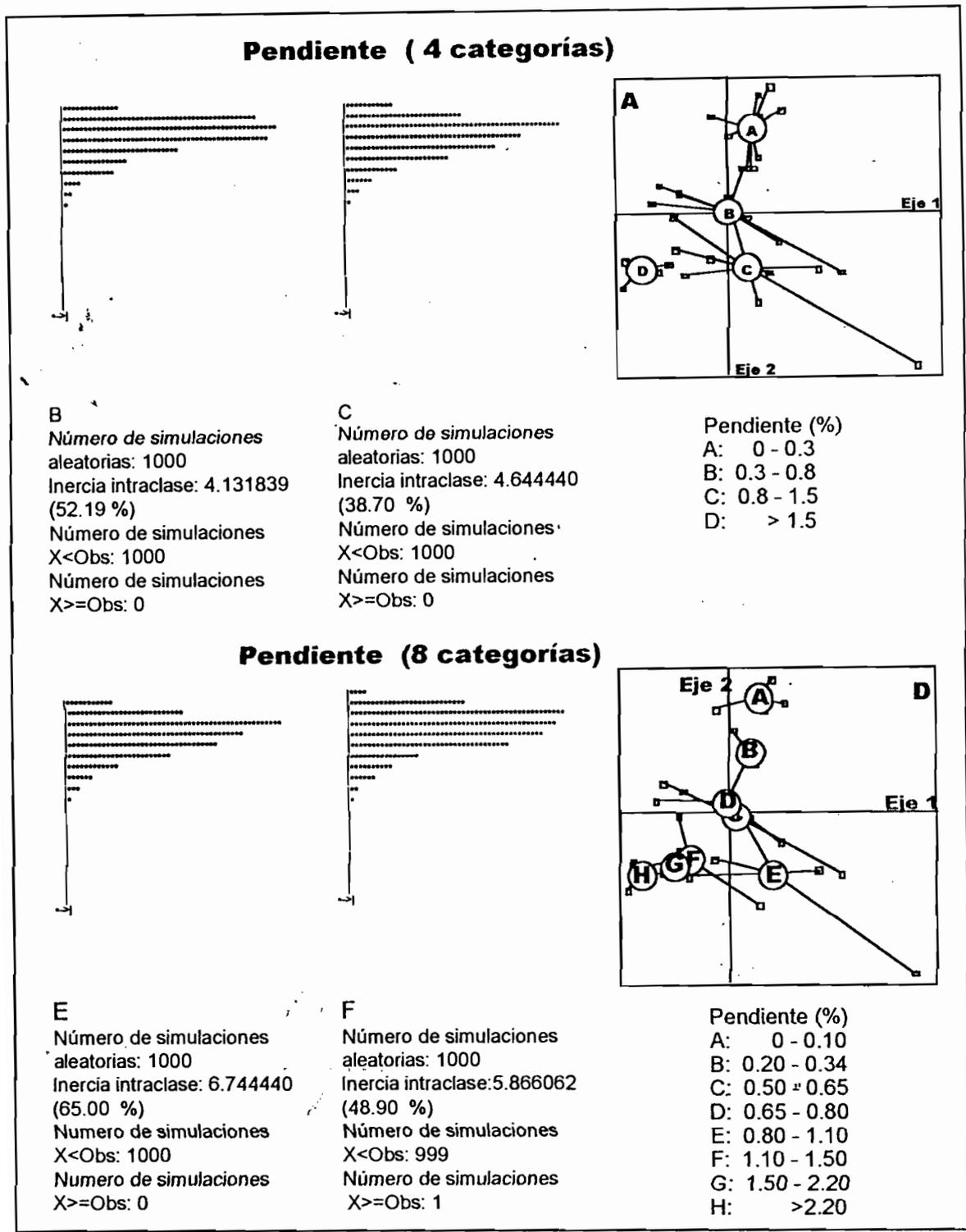


Fig. 25. Test de Monte Carlo de simulaciones aleatorias para la categoría. A) Estaciones agrupadas según la categoría de pendiente (4 categorías). B) Análisis a partir de los 6 parámetros físicos y químicos activos, C) Análisis a partir de los 12 parámetros físico y químicos. D) Estaciones agrupadas según la categoría de pendiente (8 categorías), E) Análisis a partir de los 6 parámetros físicos y químicos activo. F) Análisis a partir de los 12 parámetros físico y químicos.

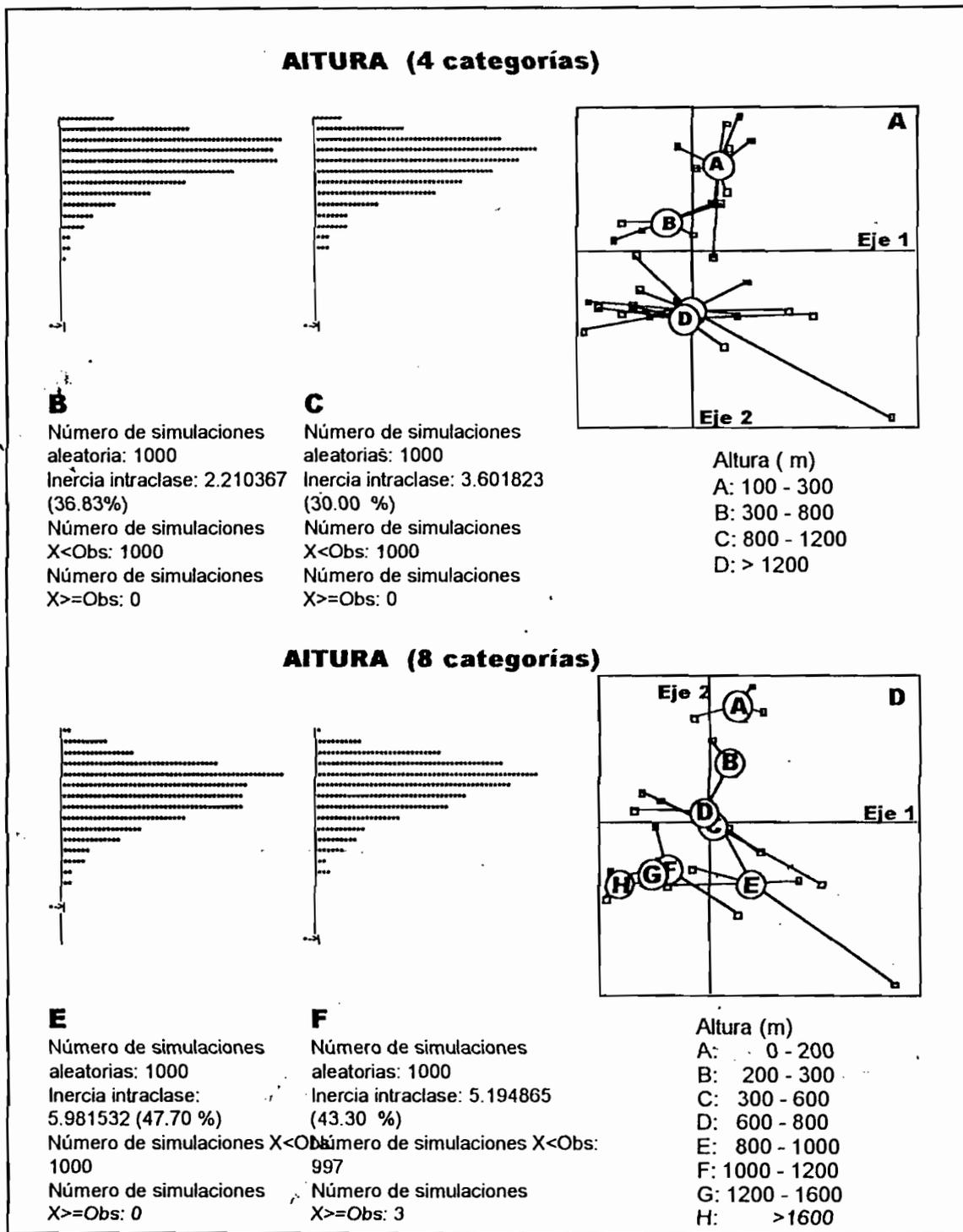


Fig. 26. Test de Monte Carlo de simulaciones aleatorias. A) Estaciones agrupadas según la categoría de altura (4 categorías). B) Análisis a partir de los 6 parámetros físicos y químicos activos, C) Análisis a partir de los 12 parámetros físico y químicos. D) Estaciones agrupadas según la categoría de altura (8 categorías), E) Análisis a partir de los 6 parámetros físicos y químicos activo. F) Análisis a partir de los 12 parámetros físico y químicos.

Entre el análisis de componentes principales con 6 y 12 parámetros, es el análisis discriminante con 6 parámetros el que tiene los valores más altos. Estadísticamente, realizar el análisis con pocos parámetros, dan resultados con probabilidades muy significativas, sin embargo, un análisis con varios parámetros proporciona una explicación más ecológica, acercándose a una interpretación más real. En éste análisis, se debe considerar que la clasificación regional (dominio e hidro-ecoregión 1) integra indirectamente otros factores como los geomorfológicos y climáticos. Al contrario la pendiente, la altura y la cuenca son categorías que engloban un único parámetro.

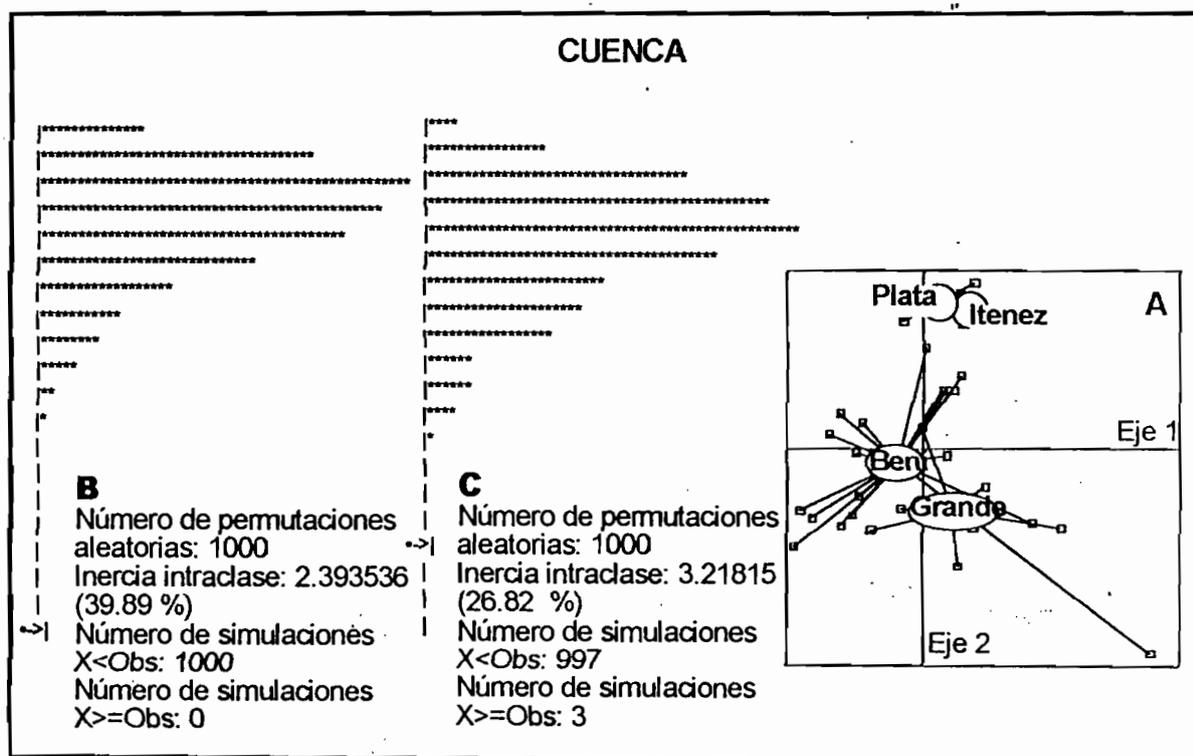


Fig. 27. Test de Montecarlo de simulaciones aleatorias. A) Estaciones agrupadas según la categoría de cuenca. B) Análisis a partir de 6 parámetros físicos y químicos, C) Análisis a partir de 12 parámetros físicos y químicos.

A manera de resumen la tabla 13, presenta una síntesis de la inercia interclase de todos los resultados significativos.

Tabla 13. Tabla síntesis de la inercia intraclase a partir del test de permutaciones de Monte Carlo.

PARAMETRO	6 parámetros físicos y químicos	12 parámetros físicos y químicos
DOMINIO	64.32 %	53.54 %
HIDRO-ECOREGIÓN 1	78.12 %	69.02 %
PENDIENTE (4 categorías)	52.19 %	38.70 %
PENDIENTE (8 categorías)	65.00 %	48.90 %
ALTURA (4 categorías)	36.83 %	30.00 %
ALTURA (8 categorías)	43.30 %	47.70 %
CUENCA	39.89 %	26.82 %

Si bien todos los resultados son significativos, la clasificación regional es la que tiene la mayor probabilidad significativa, ya sea considerando los 6 o 12 parámetros activos. Se debe considerar que las hidro-ecoregiones integran a la vez la geomorfología y el clima, en cambio las probabilidades son menores para aquellos parámetros que solo integran un factor como la cuenca.

5.2 Parámetros bióticos. Fauna nivel de familia.

En las 30 estaciones (dos épocas de muestreo para el río Suapi del sub-andino) se ha identificado un total de 52.038 individuos repartidos en 78 familias y 4 clases (Oligochaeta, Tricladida, Nematoda, Conchstraca, Gastropoda) (tabla 14). En la figura 28 se presenta el gráfico del porcentaje de las familias, en los órdenes más importantes.

Tabla 14. Abundancia y riqueza de invertebrados en 30 estaciones.

TAXA	ACL	BER	BLA	BUG	CAM	CAP	CHA	CHI	COM	COS	COT	ESL	HED	HUA	INI	KHL
Baetidae	8	184	80	10	10	105	36	8	205		7	170	57	221		64
Caenidae	2		1	2	1		1			1			7			
Euthylociidae							1								8	
Leptohyphidae	37	142	40	143	5	218	231		106			138	291	278	1	135
Leptophlebiidae	88	28	1		34	102	20	10	13		2	179	52	145	1	100
Perlidae	12	10			10	29	12	4				126	33	36	3	17
Calamoceratidae							1									
Glossosomatidae	1	11	4		1	65	3					3	6	6		314
Helicopsychidae	8		2												1	
Hydrobiosidae	3										1		5	30		11
Hydropsychidae	2	236	6	10	111	194	14	3	863	119	46	391	521	74	1	41
Hydroptilidae	24	5	3	2	3	36			4		5	8	7	213		88
Leptoceridae	266			2	3			21						24	7	29
Odontoceridae	135					3	111				1	1			9	
Philopotamidae						327						320	2	23		6
Polycentropodidae				4		16		1				5		3	1	3
Xiphocentronidae						1										
Blepharocendae																6
Ceratopogonidae	5	8	2	5	1	9	7	27	24			10	11	12	5	4
Corynoneurinae			26	140												
Chironominae	106	7	188	200	4	766	95	310	7671		14	116	385	298	31	467
Dixidae																
Dolichopodidae													1			
Empididae			3		1			1			1	1	2	23		18
Limnoceridae							2									
Orthocladinae	58	25	51	12	19	80		27	219	15	15	36	39	177	4	39
Podonominae					1											
Psychodidae									2			1		2	1	
Psychomyiidae														2		
Simuliidae				2	1	6					1	1		3		34
Stratiomyidae													1			
Tabanidae																
Tanypodinae	69	29	38	5	2	148	31	54	395			3	49	21	18	41
Tipulidae	5	7	3			13	9	1				3	3	16	3	10
Dryopidae							1	2						4		
Dytiscidae				1												
Elmidae	177	28	1	15	14	90	386	23	39		3	73	166	188	72	107
Hydrophilidae			7			1	13	1	1							
Psephenidae	45	1				9	22					58	42	64	9	2
Ptilodactylidae	1															
Staphylinidae														6		1
Belostomatidae			1													
Corixidae		8		1				1	1	1		14	89			
Gelastocoridae																
Gerridae						1								10		
Naucoridae	3	1	9	2		7	3					7	10		1	2
Notonectidae															2	
Pleidae										1						
Velidae												1				
Calopterygidae				1												
Coenagrionidae	2			2		2							2			
Gomphidae			4	29		4	10							5	2	
Libellulidae	1						9	1								
Acanthocyclops	2			1	1		1	1				1	1	2		2
Hydrodromidae																
Hydrobiidae	3		2				2									
Hygrobatidae							8							2		
Krenowskidae							2							8		
Limnoidae							1							2		
Neocalonyx sp														1		
Rhynchocyrtidae																
Sperchonidae																
Torrenticolidae																
Corylidae	3	1			1	5	1		2			10	1	1		1
Pyralidae	4			2		25						12	1	26	2	
Glossiphoniidae	13						12									
Hirudinae									237							
Ampullariidae																
Ancylidae																
Hyriidae	3						1									
Planorbidae																
Sphaeriidae	6						1									1
Collembola					1	1								1		
OLIGOCHAETA	5		9	45		27	113		2981			7			16	2
TRICLADIDA							2									
NEMATODA				2												
CONCHOSTRACA									7							
ABUNDANCIA	1097	731	481	638	224	2290	1163	496	12763	136	96	1688	1791	1930	197	1543
RIQUEZA	31	17	22	24	20	28	34	18	16	4	11	26	27	36	21	26

(Continuación de la tabla 14).

TAXA	KIL	LIM	MAS	MIG	PAR	PET	PIR	QUI	SOL	SUA	SUI	SUII	TAI	YUY	ZUD
Baelidae	53	16	401	162	1	10	25	153	168	156	17	157	11		47
Caenidae			1		35	3	79	141		1					8
Euthyocidae			2									2			
Leptohyphidae	71	16	614	101		264	355	304	47	129	23	199	42		194
Leplophlebiidae	65	9	55	22		8	170	33	2	146	39	193	44	15	65
Perlidae	39	5	114	71			16		45	73	12	27	11	17	2
Calamoceratidae	4									1					
Glossosomatidae		2	200	6			1	4		21	1	10	1	3	
Helicopsychidae			142				5		17	15	39	32			
Hydrobiosidae		3	20	2			47		2	7			15		2
Hydropsychidae	15	13	153	128		6	21	5	48	37	18	24	39	2	82
Hydroptilidae	4	7	9	10		1		6	30	62	74	7	2	1	75
Leptoceridae	3		2				7	14		1038			41	39	
Odontoceridae			24	45			294			103	35	239			
Philopotamidae			1							1	6	33			74
Polycentropodidae		1					5	3		1	3	36	16		
Xiphocentronidae			7								1	1			
Glepharoceridae															
Ceratopogonidae	1	13	18	3	5	2	29	16	12	3	5	4	14		573
Corynoneurinae						2		105							
Chironominae	309	445	711	18	1663	81	1244	1170	8	89	122	290	103	8	837
Dixidae			1												
Dolichopodidae										1					
Empididae	3		14	3	4		6		31	8	1	1	1	1	
Limnochandae															
Orthocladinae	17	42	30	944	2	19	435	214	750	134	154	50	10	5	79
Podonominae									2				3		7
Psychodidae		1	5	31						3		3			13
Psychomyiidae															
Simuliidae	4	69	10	15			343		35	3	1		2		36
Stratiomyidae															2
Tabanidae															1
Tanypodinae	18	59	79	5	37	32	74	480	10	29	32	56	34	5	174
Tipulidae	9	3	41	24			26		17	35	2	9	16		56
Dryopidae			4							1					2
Dytiscidae	1					3									
Elmidae	66	43	81	128	6	3	221	22	76	482	220	72	27	25	215
Hydrophilidae				1				18							1
Psephenidae	1	10	81	13			38		19	11	67	48	9		12
Ptilodactylidae											5				
Staphylinidae	1			3						242					
Belastomatidae															
Corixidae		6			4		22	2							
Gelastocoridae				1											
Gerridae			1			1									
Naucoridae	1	1	19			8	16	16		1	3	14	2	1	11
Notonectidae															
Pleidae					5										
Veliidae							1				1				
Calopterygidae							1	3							
Coenagrionidae		3	7				2	1			2		1		
Gomphidae			1			2		36			1	1	5		
Libellulidae	1		1		25	10		10	1	1		2		1	
Acari-Indeterminado	1	2	51			3	18	43	4	4	1	6			2
Hidrodruma			1												
Hydrobiidae					9										
Hygrobatidae	1		1												
Krendowskidae										3					
Limnysiidae										8					
Neocalonyx sp								1		1		4			
Rhynchohydracarinae										2					
Sperchionidae	1							1							
Torrenticolidae	1						1			2					
Coryadidae		2	3	4			2		8	2	2	6	4		
Pyridae		3	1							59	20	12			1
Glossiphoniidae					11	3		2							
Hidridea															
Ampullandae					2	1		2							
Ancylidae						1		6							
Hyriidae															
Planorbidae					7			5							
Sphaeridae		6			4										
Collembola															
OLIGOCHAETA	18		1	2	73	21	37	16	1		1	5	1		25
TRICLADIDA										3					
NEMATODA				3											
CONCHOSTRACA															
Indeterminado									1						
ABUNDANCIA	708	780	2907	1745	1893	464	3543	2630	1333	2920	913	1539	456	123	2593
RIQUEZA	26	25	36	25	17	22	32	28	22	40	31	30	26	13	25

El orden con el mayor número de familias en porcentaje total de la fauna es Diptera con el 22%. Las familias que incluye este orden son: Blepharoceridae, Ceratopogonidae, Corynoneurinae, Dixidae, Dolichopodidae, Empididae, Limnocharidae, Tipulidae, Psychodidae, Psychomiidae, Simulidae, Stratiomidae y Tabanidae además de las subfamilias Chironominae, Orthoclaadiinae, Podonominae y Corinoneurinae de la familia Chironomidae.

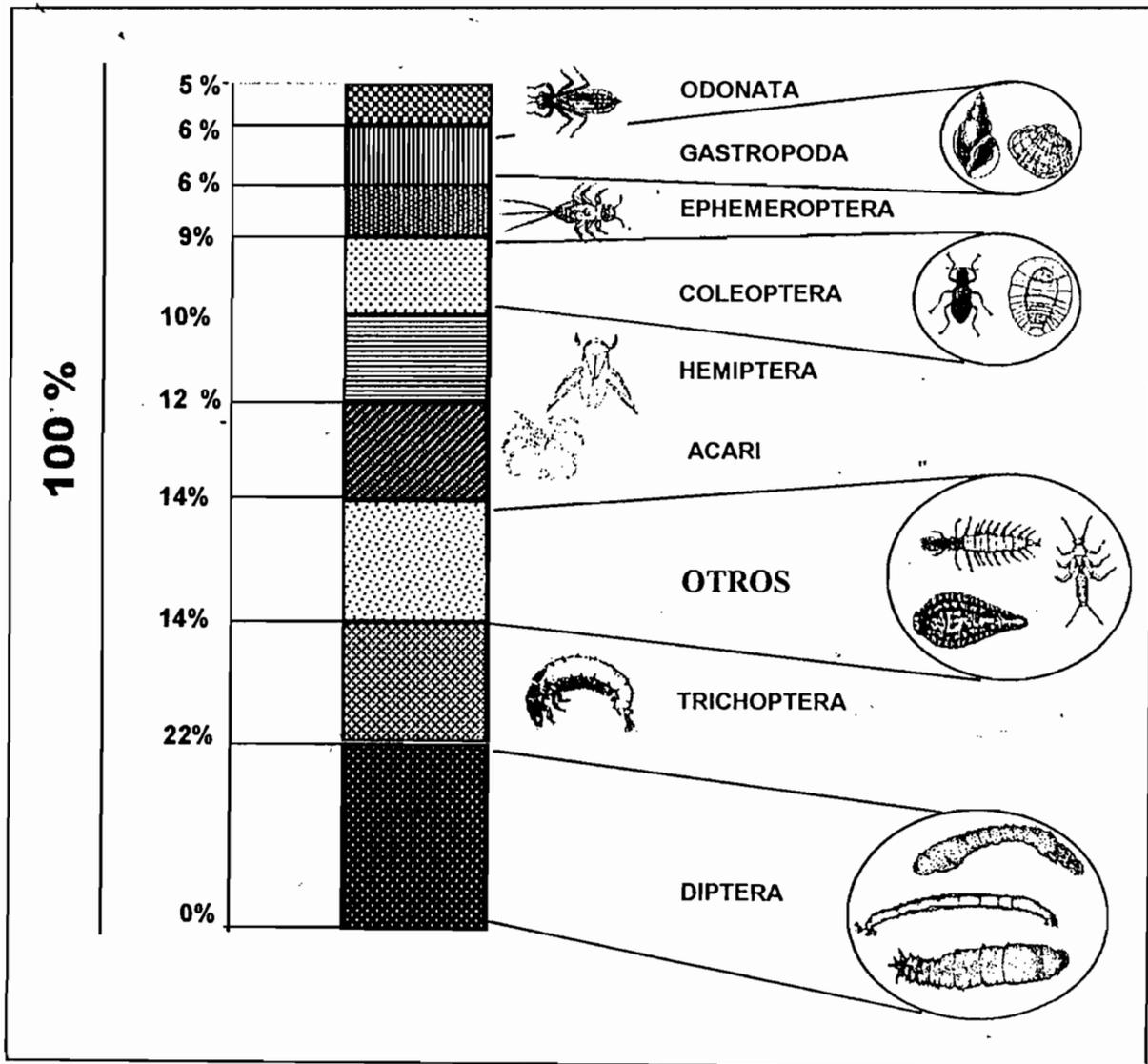


Fig. 28. Gráfico de barras apiladas del porcentaje de los principales órdenes.

El segundo orden con el 14% es Trichoptera, con las familias Calamoceratidae, Glossosomatidae, Helicopsychidae, Hydrobiosidae, Hydropsychidae, Hydroptilidae, Leptoceridae, Odontoceridae, Philopotamidae, Polycentropodidae, Xiphocentronidae. Un alto porcentaje (14%), está conformado por un grupo de órdenes con una sola familia (Plecoptera, Neuroptera, Lepidoptera, Glossiphoniiformes, Collembola, Hidroidea) y con aquellos individuos identificados al nivel de clase (Oligochaeta, Tricladida, Nematoda, Conchastraca).

El orden Acari representa el 12%, incluidas dentro éste orden, están las familias Hidrodromidae, Hydrobiidae, Hygrobatidae, Krendowskiidae, Limnesiidae, Rhynchohydracaridae, Sperchonidae y Torrenticolidae, constituyéndose en el primer registro para la zona de estudio.

El orden Hemiptera representa el 10%, se han identificado 8 familias (Belastomatidae, Corixidae, Gelastocoridae, Gerridae, Naucoridae, Notonectidae, Pleidae, Vellidae). El orden Coleoptera representa el 9%, identificadas 7 familias (Dryopidae, Dytiscidae, Elmidae, Hydrophilidae, Psephenidae, Ptilodactilidae, Staphylinidae).

El orden Ephemeroptera representa el 6%, con las familias Baetidae, Caenidae, Euthyplociidae, Leptohiphidae y Leptophlebiidae. En la clase Gastropoda que representa el 6%, se han identificado las familias Ampullaridae, Ancyliidae, Hyriidae, Planorbidae y Sphaeridae. El orden Odonata que representa el 5%, se han identificado las familias Calopterygidae, Coenagrionidae, Gomphidae, Libellulidae.

5.2.1 Riqueza y abundancia promedio por hidro-ecoregión

El sub-andino amazónico (Sa) y los Yungas chaqueños (Yc) son las hidro-ecoregiones (HER-1) que tienen la mayor riqueza con 29 y 28 grupos taxonómicos respectivamente, le siguen los Yungas amazónicos (Ya) con 25 taxas, siendo el río Suapi de los Yungas la estación con la mayor riqueza (40 taxas).

Sin embargo, al interior de la hidro-ecoregión de los Yungas amazónicos (HER-2), existen diferencias significativas de riqueza, por ejemplo en los Yungas amazónicos altos (Ya-a) se encontraron 29 grupos taxonómicos, en los Yungas amazónicos bajos (Ya-b) descende a 19, en los Yungas amazónicos secos (Ya-s) se encontraron 23 taxas, ver anexo 5.

Las hidro-ecoregiones (HER-1) del Escudo alto y bajo (Ea, Eb) y de la cuenca del Plata (CP), tienen una riqueza que varía entre los 22 y 23 taxas. Las hidro-ecoregión que tiene la menor riqueza son los valles secos con un promedio de 7 grupos taxonómicos (Fig. 29A).

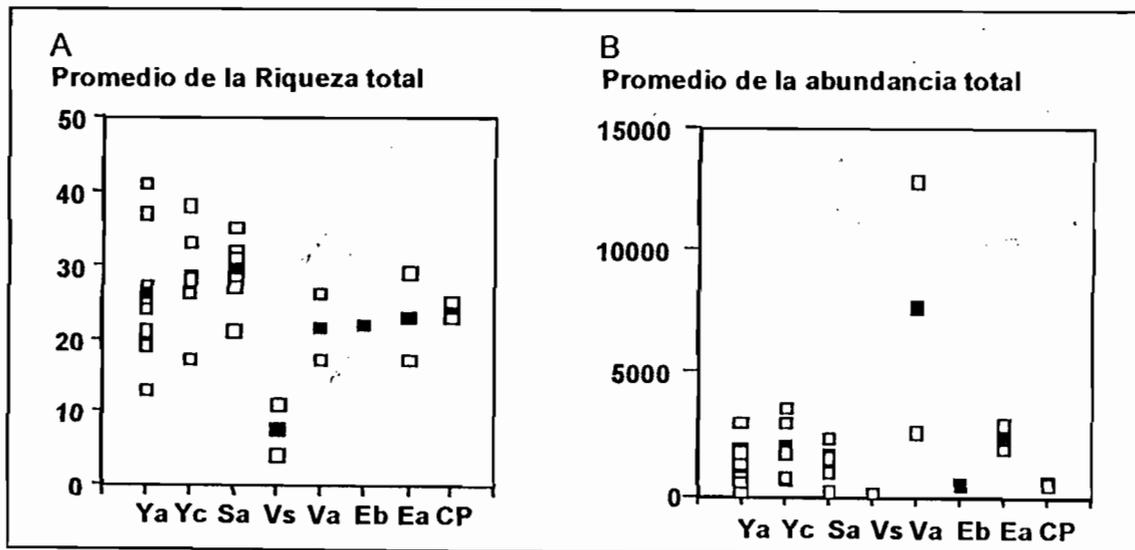


Fig. 29. Distribución cuantitativa de la fauna de invertebrados en 8 hidro-ecoregiones nivel 1. A) Riqueza promedio por hidro-ecoregión y riqueza por estación, B) Abundancia promedio por hidro-ecoregión y densidad por estación. Abreviaciones: Ya = Yungas amazónico, Yc = Yungas chaqueños, Sa = sub-andino amazónico, Vs = valles secos, Va = valles áridos, Eb = Escudo bajo, Ea = Escudo alto, CP = Cuenca del Plata, □ = registro por estación, v = promedio por hidro-ecoregión.

A pesar de contar solo con 21 grupos taxonómicos, la hidro-ecoregión de los valles áridos (Va) es la que tiene la mayor abundancia promedio en época seca (7.682 Ind/0.6m²), Con gran diferencia le siguen las hidro-ecoregiones del Escudo alto (2.362 Ind/0.6m²) y los Yungas chaqueños (1.950 Ind/0.6m²) (Fig. 29B). Pero también existen diferencias significativas al interior de una misma hidro-ecoregión (nivel 2). Por ejemplo, en las regiones de los Yungas amazónicos altos (Ya-a) y Yungas amazónicos secos (Ya-s) la densidad está entre los 1512 y 1334 Ind/0.6m², pero desciende hasta los 358 Ind/0.6m² en los Yungas amazónicos bajos (Ya-b), (ver anexo 6).

Las diferencias estadísticas de riqueza y densidad calculada al nivel de Surber, entre las diferentes hidro-ecoregiones, fueron medidas con el test no paramétrico Mann-Whitney (comparación de dos muestras independientes), a un nivel de significancia del 0.05 (tabla 15).

A) Riqueza promedio por hidro-ecoregión							
	Ya	Yc	Sa	Vs	Va	Eb	Ea
Yc	0.33						
Sa	0.21	0.95					
Vs	<.0001	<.0001	<.0001				
Va	0.4	0.1	0.06	<.0001			
Eb	0.05	0.03	0.011	0.021	0.16		
Ea	0.4	0.22	0.64	<.0001	0.71	0.1	
CP	0.04	0.018	0.002	<.0005	0.29	-0.54	0.15

B) Abundancia promedio por hidro-ecoregión							
	Ya	Yc	Sa	Vs	Va	Eb	Ea
Yc	0.02						
Sa	0.21	0.12					
Vs	<.0001	<.0001	<.0001				
Va	<.0001	0.005	0.0002	<.0001			
Eb	0.23	0.027	0.041	0.022	0.004		
Ea	0.006	0.42	0.013	<.0001	0.049	0.005	
CP	0.27	0.005	0.028	0.004	0.0003	0.71	0.001

Tabla 15. Comparación entre hidro-ecoregiones en base a la A) riqueza y B) abundancia usando el test no paramétrico de Mann-Whitney. Las probabilidades significativas se encuentran en negrillas. Abreviaciones: Ya = Yungas amazónicas, Yc = Yungas chaqueños, Sa = sub-andino amazónico, Vs = valles secos, Va = valles áridos, Eb = Escudo bajo, Ea = Escudo alto.

Según la riqueza, los resultados indican que 43% de los casos son significativos. Los valles secos (Vs), difieren estadísticamente del resto de las hidro-ecoregiones, con probabilidades altamente significativas (25%), siendo ésta la hidro-ecoregión más pobre en relación las otras, como ya se menciono anteriormente (ver tabla 15A).

En cuanto a la densidad, el 78% de los casos comparados son significativos. Las hidro-ecoregión que varían estadísticamente de las otras regiones, son los valles secos y los valles áridos (25%).

También podemos encontrar diferencias significativas entre los Yungas amazónicos (Ya) y el Escudo alto (Ea). Los Yungas chaqueños (Yc) difiere del Escudo bajo (Eb) y la cuenca del Plata (CP). El sub-andino amazónico (Sa) difiere estadísticamente del Escudo alto (Ea), el Escudo bajo (Eb) y de la cuenca del Plata (CP) (tabla 15B).

5.2.2 Distribución regional por grupos taxonómicos

La figura 30 resume la composición faunística de invertebrados -(nivel orden, incluida las subfamilias de Chironomidae)- promedio por hidro-ecoregión (nivel 1) expresado en porcentaje. La hidro-ecoregión, con el porcentaje más alto del orden Ephemeroptera corresponde a la cuenca del Plata (39%), la familia que se encuentra en mayor abundancia es Leptohyphidae. Al contrario, la hidro-ecoregión que tienen el menor porcentaje son los valles secos (4.3%).

El orden Plecoptera con la familia Perlidae, se encuentra solamente en 4 hidro-ecoregiones y en muy poca abundancia ya que no superan el 3% de la fauna total (Yungas amazónicos: 2.8%, Yungas chaqueños: 1.8%, sub-andino amazónico: 2.5%, Valles áridos: 0.01%) (ver figura 30).

La hidro-ecoregión con el mayor porcentaje de Trichoptera corresponde a los valles secos, el 74% de su fauna total por hidro-ecoregión, está conformada por la familia

Hydropsychidae. La región del escudo (Ea, Eb, CP) tienen un porcentaje de Trichoptera inferior al 2%, siendo también la familia más abundante Hydropsychidae.

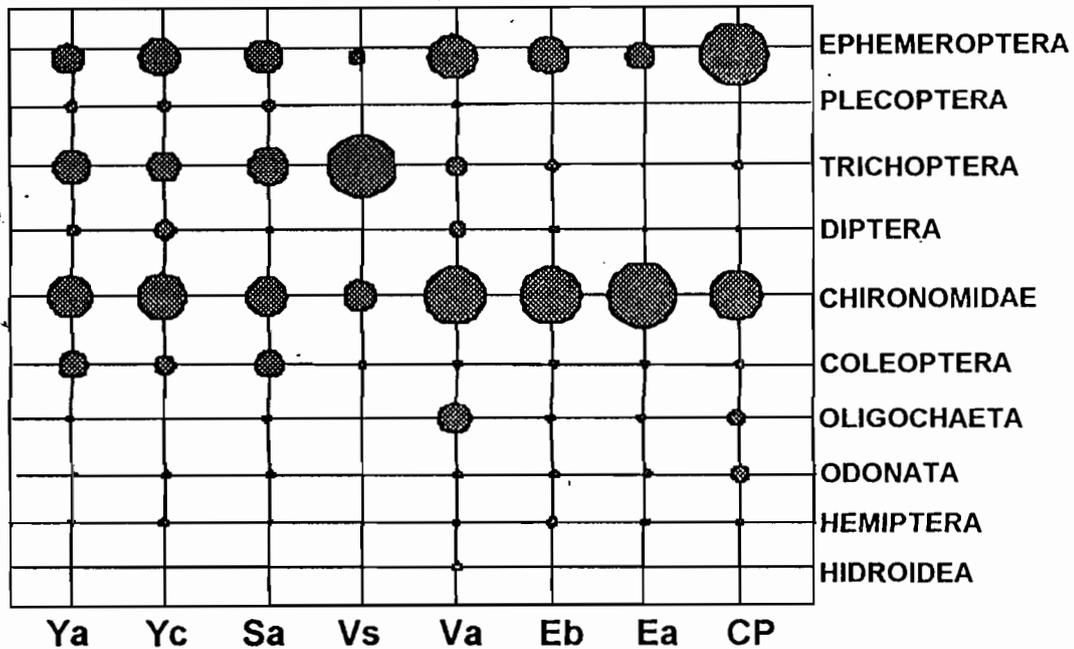


Fig. 30. Gráfico del porcentaje promedio al nivel de orden por hidro-ecoregión, no se considera la fauna inferior al 1% (Hirudinea, Neuroptera, Hidracarina, Nematoda, Collembola, Tricladida, Conchostraca). Abreviaciones: Ya = Yungas amazónicas, Yc = Yungas chaqueños, Sa = sub-andino amazónico, Vs = valles secos, Va = valles áridos, Eb = Escudo bajo, Ea = Escudo alto, CP = Cuenca del Plata.

En relación al orden Diptera, consideramos a la familia Chironomidae aparte ya que representa el mayor porcentaje de la fauna total. El orden Diptera sin Chironomidae no supera el 7%, siendo el porcentaje más alto en los Yungas chaqueños (6.3%). Las hidro-ecoregiones con el porcentaje más elevado de Chironomidae son el Escudo alto (78%), Escudo bajo (63%) y los valles áridos (61%). Con el menor porcentaje están los valles secos (19%).

El orden Coleoptera se encuentra en mayor porcentaje en el sub-andino amazónico (15.3%), en los Yungas amazónicos (13%) y en los Yungas chaqueños (11%). En las hidro-ecoregiones de los valles secos, valles áridos y de la Chiquitania (Ea, Eb, CP), el porcentaje es inferior al 2%.

El porcentaje más alto de Oligochaeta aparece en la hidro-ecoregión de los valles áridos 20% y disminuye hasta menos del 6% en las demás hidro-ecoregiones. No se encontró Oligochaeta en la región de los valles secos.

El porcentaje del orden Odonata es muy bajo, la hidro-ecoregión con el mayor porcentaje (4%) está dado en los ríos de la cuenca del Plata (CP) la familia más abundante es Gomphidae.

El orden Hemiptera también se encuentran en porcentajes muy bajos, inferiores al 3%, son abundantes en la región del Escudo bajo (2.1%) y en los Yungas chaqueños (1.8%). En los Yungas amazónicos, el sub-andino amazónico, el Escudo alto y en los ríos de la cuenca del Plata se encuentran en porcentajes inferiores al 0.7%.

Debido a que Hidroida, está presente únicamente en la región de los valles áridos y en mayor abundancia a otros taxa (1.54%), es que se está incluida en el gráfico.

5.2.3 Distribución regional cualitativa por familias

De los 77 taxones identificados en las 30 estaciones, 22 no fueron considerados en el análisis, por estar presentes solamente en una o dos hidro-ecoregiones, con una abundancia muy baja inferior a los 7 individuos (tabla 16).

El análisis factorial de correspondencia (AFC) muestra un eje principal con una inercia del 20% de explicación (Fig. 31A). En la carta factorial de una sola dimensión F1, el río Paragua se posiciona muy aparte del resto los ríos. Esta ordenación está dada por la presencia en mayor abundancia de dos familias de moluscos (Ampullaridae del orden Mesogastropoda, Planorbidae del orden Basommatophora) y por la ausencia de las familias del orden Trichoptera y por Tipulidae, Gerridae, Simulidae, Perlidae, Limnesiidae, Corydalidae, Dryopidae, Podonominae, Torrenticolidae, Pyralidae, Vellidae, Psychodidae, Krendowskiidae, Staphylinidae y Collembola (Fig. 31B).

Tabla 16. Fauna presente en una o dos estaciones, que no participa en el análisis factorial de correspondencia (AFC). Abreviaciones: ACL = Agua Clara, BER = Bermejo, BLA = Blanco, BUG = Bugres, CAM = Camata, CAP = Chapi, CHA = Chamaleo, CHI: Chimate, COM = Comarapa, COS = Consata, COT = Cotacajes, ÉSL = Eslabón, HED = Heredia, HUA = Huarinilla, INI = Inicua, KHL = Kelkhata, KIL = Kilo Kilo, LIM = Limón, MAS = Masicuri, MIG = Miguillas, PAR = Paragua, PET= Petas, PIR = Piraymiri, QUI = Quizer, SOL = Solacama, SUA = Suapi de los Yungas, SUS = Suapi del sub-andino, TAI = Taipiplaya, YUY = Yuyo, ZUD = Zudañez.

TAXA	ACL	BLA	BUG	CHA	COM	COS	HED	HUA	INI	KHL	KIL	MAS	MIG	PAR	PET	PIR	QUI	SOL	SUA	SUI	TAI	ZUD	Total Ind.	
Belastomatidae		1																					1	
Blepharoceridae										6														1
Conchostraca					7																			1
Dixidae											1													1
Gelastocoridae													1											1
Hydra					237																			1
Indeterminado																		1						1
Limnocharidae				2																				1
Notonectidae									2															1
Psychomyiidae								2																1
Rhynchohydracarinae																			2					1
Tabanidae																					1			1
Ancylidae															1		6							2
Dolichopodidae							1												1					2
Hidrodroma								2				1												2
Hyriidae	3			1																				2
Nematoda			2										3											2
Pleidae						1								5										2
Ptilodactylidae	1																					5		2
Sperchonidae											1					1								2
Stratiomyidae							1																2	2
Tricladida				2															3					2
RIQUEZA	2	1	1	2	2	1	2	2	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	32

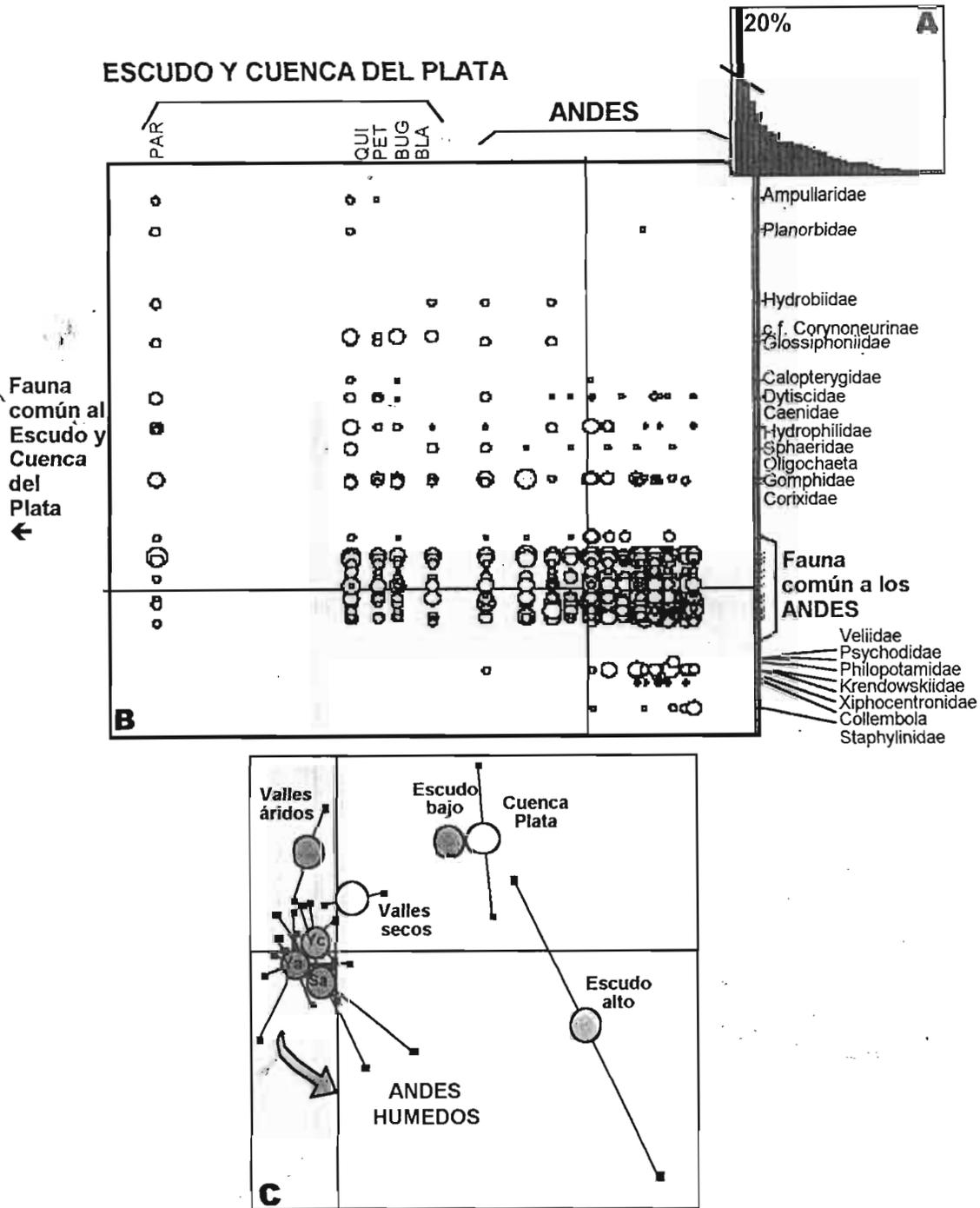


Fig. 31. Análisis factorial de correspondencia de la densidad de las familias de la fauna de invertebrados acuáticos expresada en $\log(x + 1)$ en 30 estaciones (dos épocas de muestreo para el río Suapi del sub-andino. A) Valor propio que indica la importancia del primer eje, B) Mapa factorial de la fauna sobre el eje F1, C) Estaciones agrupadas por hidro-ecoregiones sobre los ejes F1 y F2. Abreviaciones : Ya = Yungas amazónico, Yc = Yungas chaqueños, Sa = sub-andino amazónico.

A continuación del río Paragua, salen los 4 ríos de la región de la Chiquitania (Quizer, Petas, Bugres, Blanco). Esta ordenación está dada también por la presencia de las familias Ampullaridae, Planorbidae y principalmente por ser en las únicas estaciones donde se encontraron individuos de la subfamilia Corynoneurinae del orden Diptera. Esta separación también se da por la ausencia de las familias Psychodidae, Philopotamidae, Krendowskiidae, Xiphocentronidae, Staphylinidae y Collembola.

De acuerdo a esta distribución faunística, se puede observar la clara diferenciación de las hidro-ecoregiones del Escudo alto (Ea), Escudo bajo (Eb) y las estaciones de la cuenca del Plata (CP) sobre el lado derecho del eje F1 en la figura 31C.

Al lado izquierdo del eje F1, se ubican las hidro-ecoregiones de los Andes (Yungas chaqueños, Yungas amazónicos, sub-andino amazónico) con una distribución confusa ya que se encuentran superpuestas entre sí, es decir que tienen una fauna similar.

Dispuestas sobre el eje F2 positivo, se ubican dos hidro-ecoregiones: Los valles secos se diferencian del resto por presentar los valores de riqueza y abundancia más bajos, y los valles áridos, se separan por presentar una riqueza promedio de 21 taxas, pero con la mayor abundancia promedio (7682 individuos). La fauna de ésta hidro-ecoregión se encuentra formada principalmente por la familia Chironomidae y la clase Oligochaeta.

Tomando en cuenta la variabilidad total del juego de datos las hidro-ecoregiones de los Andes húmedos (Yungas amazónicos, Yungas chaqueños, sub-andino amazónico), se diferencian poco, por lo tanto se vio conveniente realizar un nuevo análisis a detalle de éstas regiones excluyéndose a las estaciones: Consata y Cotacajes de la hidro-ecoregión de los valles secos, Zudañez y Comarapa de la hidro-ecoregión de los valles áridos, Paragua, Quizer, Bugres, Blanco, y Petas pertenecientes a las hidro-ecoregiones del Escudo alto, bajo y de la cuenca del Plata.

5.2.1 Distribución faunística en la región de los Andes húmedos

El análisis de la distribución faunística, en la región de los Andes húmedos se realizó con 22 estaciones pertenecientes a tres hidro-ecoregiones nivel 1: Yungas húmedos, Yungas chaqueños y sub-andino húmedo. El análisis factorial de correspondencia (AFC) considera a la fauna típica, siendo eliminada la fauna común presente en al menos 20 estaciones (Ceratopogonidae, Tipulidae, Chironominae, Tanypodinae, Orthocladinae, Leptohyphidae, Baetidae, Perlidae, Hydropsychidae) (tabla 17) y la fauna rara presente solamente en dos estaciones con una abundancia inferior a los 3 individuos (Dixidae, Tabanidae, Gelastocoridae, Stratiomyidae, Planorbidae, Rhynchohydracaridae, Limnocharidae, Notonectidae, Psychomyiidae, Spermophoridae, Dolichopodidae, Hidrodromidae, Nematoda). Se considera una fuerte participación en el análisis cuando la contribución relativa está por encima de los 3000.

Tabla 17. Contribuciones relativas a los ejes F1 y F2 de la fauna común presente en al menos 20 estaciones en los Andes húmedos, según el análisis factorial de correspondencia (AFC).

Orden	Familia	Contribuciones relativas	
		Eje 1	Eje 2
Diptera	Ceratopogonidae	95	1155
	Tipulidae	4	554
	Chironominae	0	549
	Tanypodinae	218	663
	Orthocladinae	2792	1
Ephemeroptera	Leptohyphidae	330	520
	Baetidae	358	452
Plecoptera	Perlidae	923	223
Trichoptera	Hydropsychidae	328	321

La carta factorial del análisis de correspondencia (AFC), con 43 taxas muestra tres ejes importantes, con una inercia total del 36% (Fig. 32A). Sobre el eje F1 se puede observar un gradiente faunístico, es decir, al lado negativo del eje F1 se encuentran los insectos y al lado positivo se ubican preferentemente los no insectos (Oligochaeta, Sphaeriidae, Hyriidae, Hydrobiidae, Glossiphoniidae, Tricladida) (Fig. 32B).

El eje F2, es un eje que separa a la región de los Yungas amazónicos (Ya) de los Yungas chaqueños (Yc) más sub-andino amazónico (Sa). Esta separación esta dada por las contribuciones relativas más elevadas según las familias Leptoceridae (4353), Psephenidae (4161), Empididae (4145), Staphylinidae (4170), Naucoridae (3906), Kremdowskiidae (2261) y Corixidae (2118).

Debido a que el eje F3 también es importante (con una inercia del 10%), la figura 33 muestra la carta factorial de la distribución faunística con 43 taxas en la región de los Andes húmedos sobre los ejes F2 y F3.

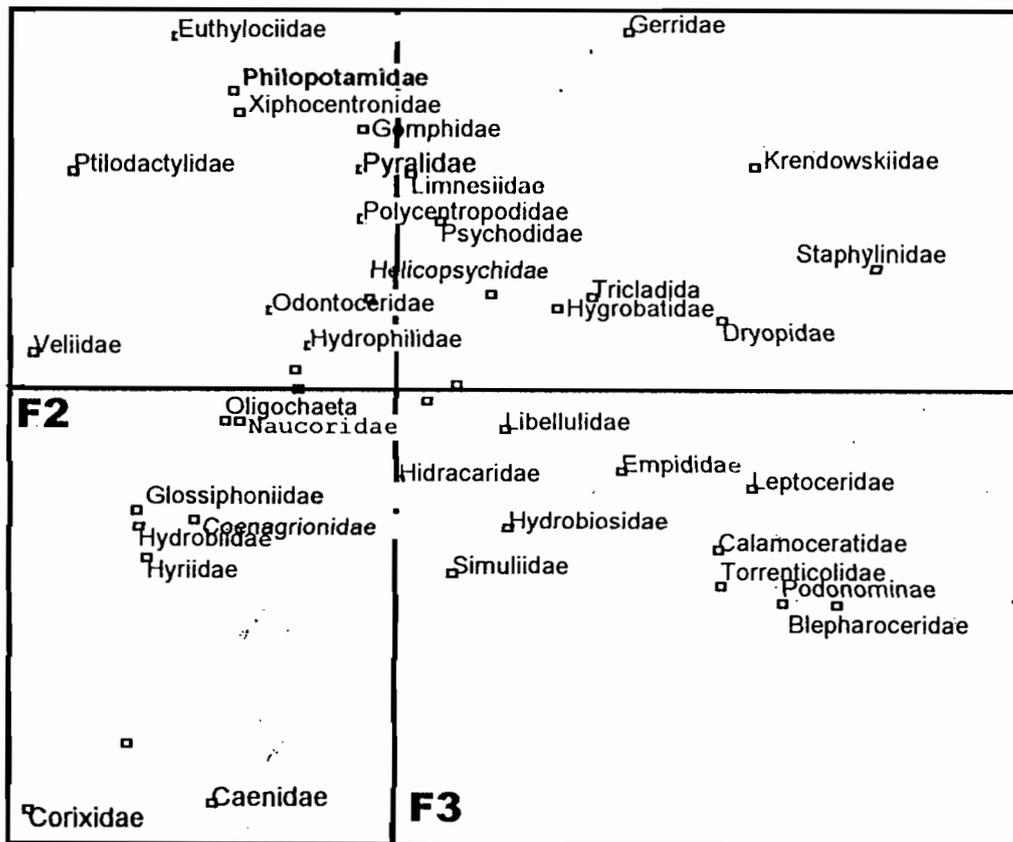


Fig. 33. Análisis factorial de correspondencia (AFC) de 43 taxa en la región de los Andes húmedos sobre los ejes F2 * F3. En letra más grande se indica la fauna que hace la construcción del eje F3.

Las familias que tienen la mayor participación en la construcción del eje F3, con las mayores contribuciones relativas son Pyralidae (3432), Philoptamidae (3074), Corixidae (3005) y Caenidae (3939).

En base a la distribución faunística presentada en la figura 33 a continuación se presenta la descripción según las categorías de altura, pendiente, cuenca, dominio regional e hidro-ecoregión niveles 1 y 2.

Según la categoría de altura, la mayor discriminación está dada entre las estaciones que se encuentran a una altura inferior a los 300 metros del resto. Las otras tres categorías se encuentran superpuestas entre sí (Fig. 34A). Al igual que la categoría de altura, las cuatro categorías de pendiente se encuentran superpuestas entre sí, pero se puede apreciar, que la disposición de los baricentros de las estrellas según el análisis, no sigue un orden, no existe un efecto de gradiente (Fig. 34B).

En la categoría de cuenca, el río Masicuri es la única estación que se integra a la cuenca del río Beni, perteneciendo a la cuenca del río Grande (Fig. 34C). Esto significaría que la fauna de ésta estación tiene mayor afinidad a la fauna de los ríos de la cuenca del Beni.

Las estaciones agrupadas según la categoría de dominio, se separan claramente en las regiones de sub-andino húmedo (SH) y Andes húmedos (AH). Es decir, existe una clara discriminación regional según la fauna presente en estas dos regiones (Fig. 34D).

La mejor discriminación está dada por la clasificación regional (hidro-ecoregión nivel 1), ya que solo dos estaciones no fueron ubicadas según lo esperado. Es decir, el río Masicuri que pertenece a la hidro-ecoregión de los Yungas chaqueños sale más próximo al sub-andino Amazónico, y el río Agua Clara perteneciente el sub-andino Amazónico sale próximo a los Yungas Chaqueños. Entonces, 20 estaciones de las 22 están agrupadas según las tres hidro-ecoregiones nivel 1 consideradas (Fig. 34E).

Mejor discriminación regional (ejes F2 * F3)

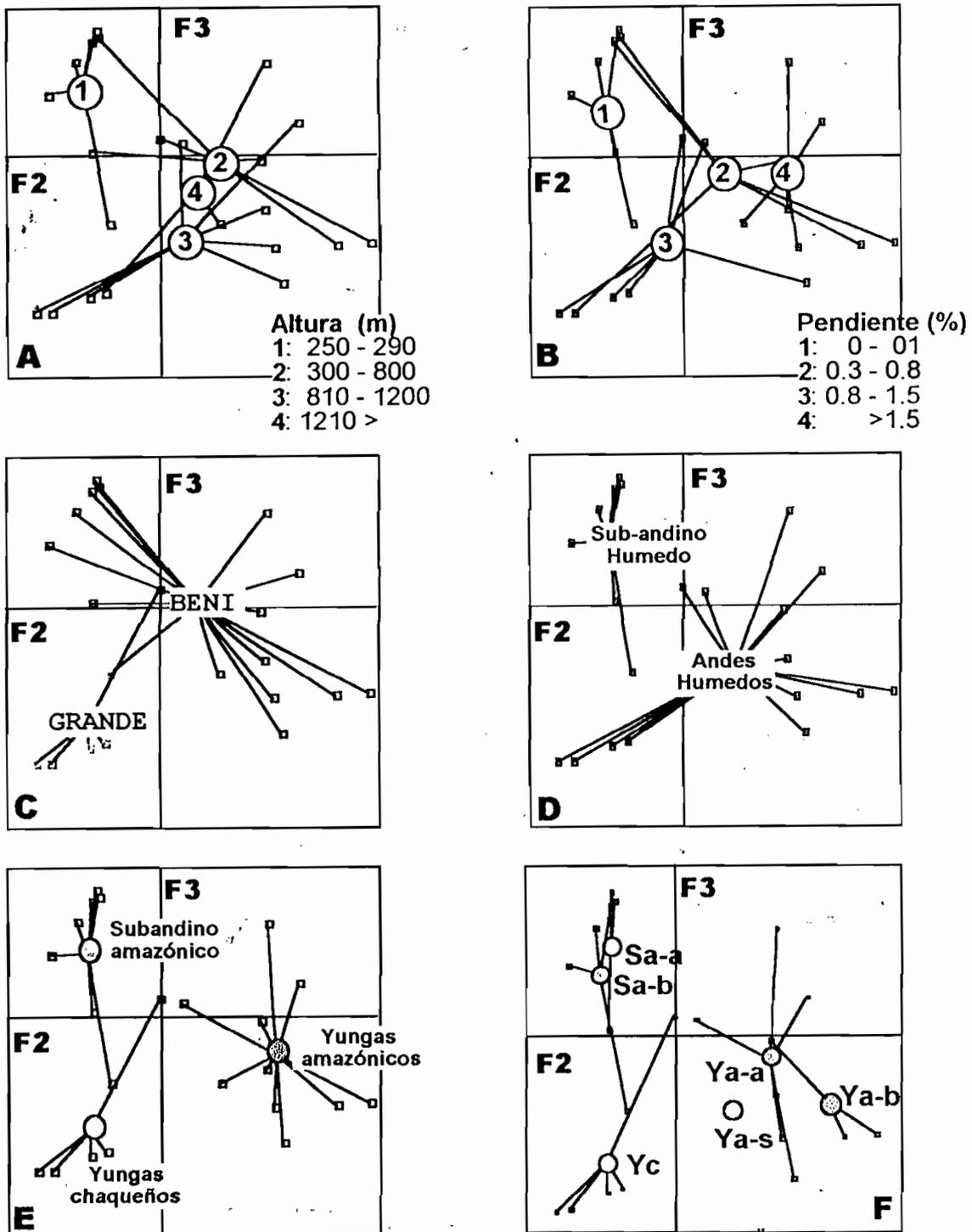


Fig. 34. Proyección de las 22 estaciones en los Andes húmedos sobre los ejes F2 y F3 según seis categorías: A) altitud, B) pendiente, C) cuenca, D) dominio, E) hidro-ecoregión nivel 1, F) hidro-ecoregión nivel 2.

La clasificación de la hidro-ecoregión al nivel 2, también muestra una buena discriminación regional, en este caso son tres las estaciones que se entrecruzan (ríos Chapi, Chamaleo y Taipiplaya), siendo un total de 19 de 22 estaciones discriminadas por la clasificación regional. (Fig. 34F).

5.3 Distribución de los ordenes Ephemeroptera y Plecoptera

En las 30 estaciones (30+1 muestreos) se ha colectado 9.039 individuos repartidos en cinco familias del orden Ephemeroptera (Euthyplociidae, Baetidae, Leptophlebidae, Leptohyphidae, Caenidae) y una familia del orden Plecoptera (Perlidae), con un único género *Anacroneuria* (tabla 18). En total, se han identificado 35 géneros, de los cuales 3 son posibles nuevos géneros (C. Molineri com. pers, 2001) de las familias Baetidae y Leptohyphidae, que se encuentran en proceso de descripción por especialistas taxónomos en la Universidad Nacional de Tucumán - Argentina.

5.3.1 Análisis cuantitativo – Riqueza y densidad (HERN1)

Las hidro-ecoregiones que tienen la mayor riqueza promedio, son los Yungas chaqueños (15 géneros y 539 individuos) y el sub-andino (13 géneros y 350 individuos). En esta hidro-ecoregión se puede observar una fuerte variabilidad interna probablemente por efecto estacional del cual se hablará más adelante. La región de los valles secos tiene la menor riqueza y la menor abundancia (1 a 2 géneros con 5 individuos) (Fig. 35).

Tabla 18. Abundancia (Ind/0.6 m²) y riqueza de los órdenes Ephemeroptera y Plecoptera en 30 + 1 estaciones. ACL= Agua Clara, BER= Bermejo, BLA= Blanco, BUG= Bugres, CAM= Camata, CAP= Chapi, CHA= Chamaleo, CHI= Chimate, COM= Comarapa, CON= Consata, COT= Cotacajes, ESL= Eslabón, HED= Heredia, HUA= Huarinilla, INI= Inicua, KHL= Kelkhata, KIL= Kilo Kilo, LIM= Limón, MAS= Masicuri, MIG= Miguillas, PAR= Paragua, PET= Petas, PIR= Piraymiri, QUI= Quizer, SOL= Solacama, SUA= Suapi de los Yungas, SUS= Suapi del sub-andino, TAI= Taipiplaya, YUY= Yuyo, ZUD= Zudañez.

TAXA	ACL	BER	BLA	BUG	CAM	CAP	CHA	CHI	COM	COS	COT	ESL	HED	HUA	INI	KHL	KIL	LIM	MAS	MIG	PAR	PET	PIR	QUI	SOL	SUA	SU1	SU2	TAI	YUY	ZUD
Euthyplociidae																															
<i>Euthyplocia</i>							1								8				2												
<i>Campylocia</i>																											2				
Leptohyphidae																															
<i>Haplohyphes</i>												3						1	11				10								
<i>Leptohyphes</i>	29	141	1	6	7	67	90		114			33	192	272	1	137	65	13	566	92		5	39	4	47	185	19	72	24	1	
<i>Tricorythodes</i>	2	12	15	51		91	125		5			2	68	2				9	34			30	290	246		34	6	91	2		
<i>Traverhyphes</i>	1	17		15		41	4						2						8			34		25		12	40	1		124	
<i>Tricorythopsis</i>	1		23	70		3													1			185		9		7	39				
<i>Yaurma</i>						1	3						6	6					2						3		16			2	
<i>Gen 4</i>	5		1	1			7														10		20								
Leptophlebiidae																															
<i>Thraulodes</i>	60	30			35	87	21	8	8		1	79	35	77	1	73	38	35	49	19			91	2	1	149	15	136	27	15	57
<i>Traverella</i>							1					48									1		3								
<i>Terpdes</i>																3								27				1	6		
<i>Uimeritus</i>			1														2			1		7									
<i>Farrdes</i>														1			8						22						12		
<i>Nousa</i>	19					5									1		1						19					14			
<i>Simulothraulopsis</i>	9																					1		4			2				
<i>Hydrosmilodon</i>						1							13						2				2								2
<i>Nesochamella</i>																							1								
Baetidae																															
<i>Apobaetis</i>				9		10	5					12	3					5	41		1	1	1	72				1			
<i>Guajrolus</i>						5	3					32	2															8			
<i>Baetodes</i>		50			13	50	6		8		7	2	10	160		55	18	87	21	115					161	149		42	1		24
<i>Morbaetis</i>																				2								0			
<i>Cbaetodes</i>												26					20	12	30				1	3				38			1
<i>Camelobaetis</i>	1	61			5	23	5	16				55	1	9			6	4	155	31			2		8		1	50		13	
<i>cf. Paracbaetis</i>	1																			1								0			
<i>Americabaetis</i>		9	79	1		1	18		194			1		24		4		4	56	2		9	18	77	1			16	1		16
<i>Calibaetis</i>												1							7					1							
<i>Varipes</i>		53				3							5	9					9									6			
<i>Gen 2</i>		6				1							23	13					1									1			
<i>Gen 3</i>			1														4		17												
Caenidae									1																						
<i>Caenis</i>	1			2			2						1									3									
<i>Brasiocaenis</i>			1										6					6	1		35		76	141		1					5
<i>Brachycercus</i>																							2								
Perlidae																															
<i>Anacraoneura</i>	12	10			10	29	12	4				126	33	36	3	17	39	5	114	71			16		45	73	12	27	11	17	2
RIQUEZA	12	10	8	8	5	16	15	3	5	1	2	12	16	11	4	7	9	12	20	10	2	10	16	13	6	7	8	10	9	10	

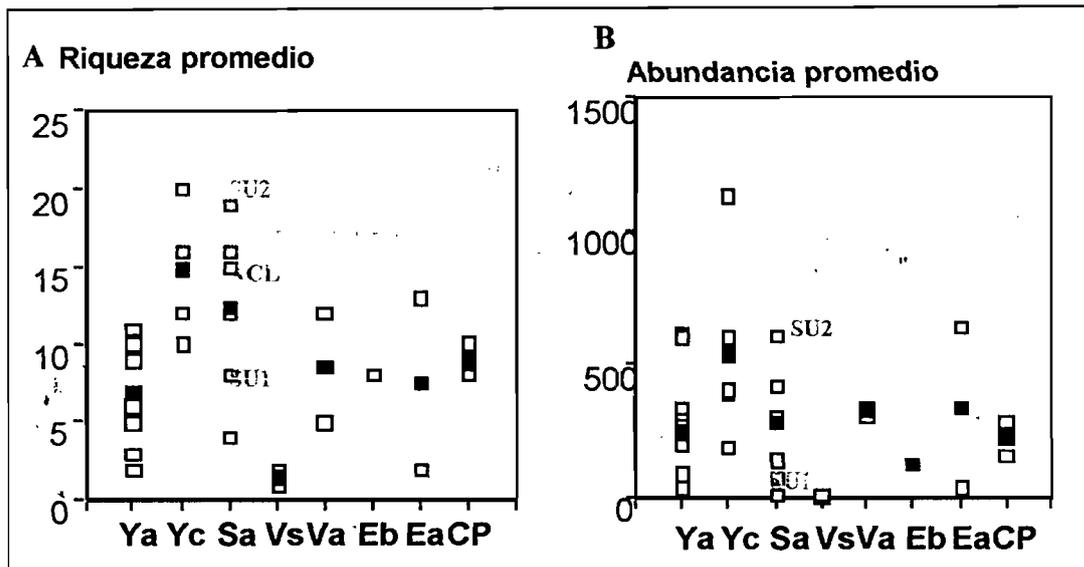


Fig. 35. Distribución cuantitativa del orden Ephemeroptera y Plecoptera en 8 hidro-ecoregiones nivel 1. A) Riqueza promedio por hidro-ecoregión y riqueza por estación (30+1 muestras), B) Abundancia promedio por hidro-ecoregión y densidad por estación. Abreviaciones: Ya = Yungas amazónico, Yc = Yungas chaqueños, Sa = subandino amazónico, Vs = valles secos, Va = valles áridos, Eb = Escudo bajo, Ea = Escudo alto, CP = Cuenca del Plata, □ = registro por estación, v = promedio por hidro-ecoregión, SU1, ACL = ríos muestreados en octubre, SU2= río muestreado en agosto.

La riqueza y la abundancia de los ríos pertenecientes a la cuenca del Plata (9 géneros con 220 individuos) son similares a la de los ríos del Escudo (8 a 7 géneros y de 122 a 333 individuos promedio).

5.3.2 Análisis cualitativo (30+1)

El análisis factorial de correspondencia (AFC), se efectuó en base a una matriz con 30 estaciones (30+1 muestras) y 29 géneros, excluyéndose, a los géneros con menos de dos individuos *Campylocia*, *Needhamella*, cf. *Paracleodes*, *Moribaetis* y *Brachycercus*.

Según este, el eje F1 puede ser interpretado solo ya que representa un 35 % de la varianza total (Fig. 36A). Razón por la cual, se presenta el análisis en una sola dimensión. En la figura 36B, se pueden observar la densidad de los 29 géneros de los

órdenes Ephemeroptera y Plecoptera en las 30 estaciones (30+1 muestras) sobre el eje F1. Inicialmente se distinguen dos grupos: La región del Escudo y de los Andes, esta última con una clara separación de la primera.

Por la estructura dada en el análisis, se puede hablar de una variación estacional: los ríos Suapi (SU1) y Agua Clara (ACL) ubicados en la hidro-ecoregión del sub-andino fueron muestreados el mes de octubre a fines de la época seca donde los ríos, con muy poca corriente alcanzan temperaturas que sobrepasan los 30 °C. Estos dos elementos podrían tener un efecto negativo en la abundancia y riqueza de Ephemeroptera haciendo que desaparezcan progresivamente en ésta época, es así que en el mes de agosto se encuentra una mayor riqueza y abundancia.

Sin embargo, este efecto parece no darse en la región de los Yungas amazónicas, ya que el río Kilo Kilo también muestreado el mes de octubre no presenta una variación en cuanto a la abundancia y riqueza de Ephemeroptera en comparación a los otros ríos muestreados en época seca.

De acuerdo a lo anteriormente expuesto, la hipótesis es que la variación estacional afecta más a la población de Ephemeroptera en la región del sub-andino que en la región de los Yungas amazónicas donde la temperatura y el caudal es más constante en época seca.

La densidad promedio del río Suapi sub-andino (SU2) está comprendida alrededor de los 601 (Ind/0.6 m²) y la riqueza de los 19 grupos taxonómicos, en cambio el río SU1 tiene una abundancia de 74 (Ind/0.6 m²) y una riqueza de 8 taxas. Hacia el lado derecho en la figura 35B se puede diferenciar el río Inicua, esta estación presenta una particularidad local ya que el sustrato del río está formado por bloques enormes y arena. De los 4 géneros presentes en ésta estación, el género *Euthyplocia* es el más abundante, género presente en ambientes conformados por arena.

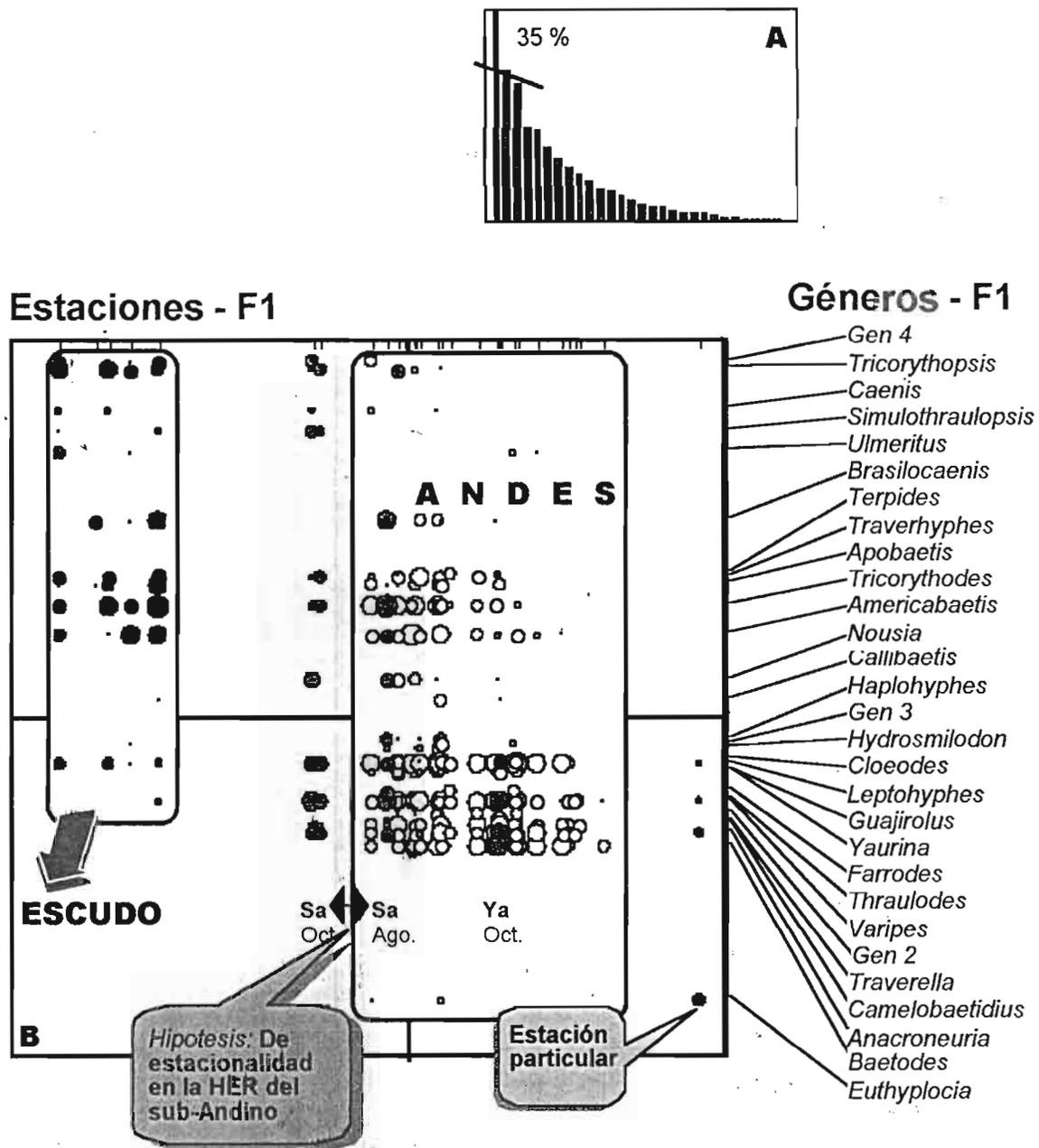


Fig. 36. Análisis factorial de correspondencia (AFC) de la fauna de Ephemeroptera y Plecoptera ($\log x+1$). A) Valor propio que indica la importancia del eje F1 con una inercia del 35 %. B) Densidad de los 29 géneros en las 30 estaciones sobre el eje F1. Dos épocas de muestreo para el río Suapi del sub-andino (Sa). El tamaño de las esperas es proporcional a la densidad de cada género, entonces las esferas en azul, hacen referencia la hipótesis de estacionalidad en los meses de octubre (Oct) y agosto (Ago) en el río Suapi del sud-andino. Abreviaciones: Ya = Yungas amazónico, HER = hidro-ecoregión.

5.3.3 Análisis en la región de los Andes

A partir de estos resultados, se realizó un nuevo análisis considerando 23 estaciones, excluyendo los 5 ríos de la región del Escudo y de la cuenca del Plata (Blanco, Quizer, Petas, Bugres, Paragua), los dos ríos muestreados a finales de la época seca (Suapi del sub-andino, Agua Clara) y el río Inicua con su particularidad local.

Según el nuevo análisis factorial de correspondencia, la figura 37 muestra la proyección de las 23 estaciones sobre los ejes F1x F2. Las hidro-ecoregiones (HER1), de los Yungas amazónicos (Ya) se separan sobre el eje F1 negativo y las hidro-ecoregiones de los Yungas chaqueños y sub-andino amazónico (Yc+Sa) sobre el eje F1 positivo. Sobre el eje F2 negativo, se separan las hidro-ecoregiones de los valles áridos (Va) y los valles secos (Vs). La separación de los valles secos se debe a que está formada por una fauna reducida de los géneros presentes en de los Yungas amazónicos (Ya) y la separación de los valles áridos se debe a la fauna reducida presente en las hidro-ecoregiones de los Yungas chaqueños (Yc) y sub-andino amazónico (Sa).

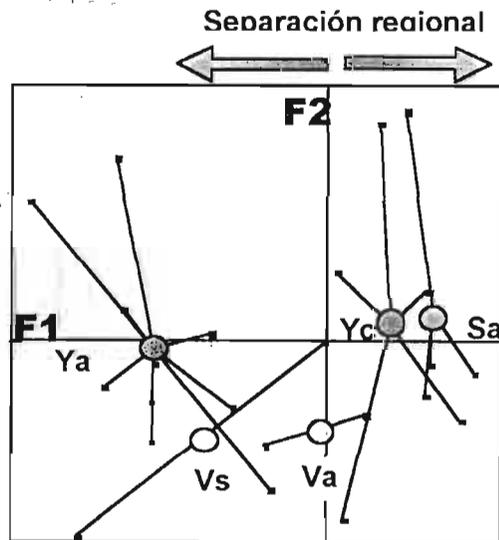


Fig. 37. Análisis factorial de correspondencia de la fauna de Ephemeroptera y Plecoptera en 23 estaciones en la región de los Andes húmedos. Abreviaciones: Ya = Yungas amazónicos, Vs = Valles secos, Va = Valles áridos, Yc = Yungas chaqueños, Sa = Sub-andino amazónico.

Como la inercia del primer eje es del 19.3%, se hace la descripción de la composición faunística de Ephemeroptera y Plecoptera en una sola dimensión (Fig. 38A). El análisis factorial de correspondencia sobre el eje F1, muestra una clara diferenciación entre las hidro-ecoregiones de los Yungas amazónicas (Ya) y los Yungas chaqueños más sub-andino amazónico (Yc+Sa), (ver figura 37).

En la figura 38B se pueden distinguir 5 grupos de fauna, el primer grupo con una distribución aleatoria pero con una baja densidad (*Terpides*, *Ulmeritus* y *Farrodes*). El segundo grupo corresponde a una fauna común a los Andes húmedos: Yungas amazónicas (Ya), Yungas chaqueños (Yc) y sub-andino amazónico (Sa), (*Baetodes*, *Anacroneuria*, *Thraulodes*, *Leptohyphes*, *Camelobaetidius*, *Americabaetis*, *Cloeodes*, *Gen1*).

El tercer grupo se encuentra formado por la fauna con mayor densidad en los Yungas chaqueños y subandino (*Brasilocaenis* y *Gen 2*), la distribución de los géneros *Noussia*, *Tricorythodes* y *Traverella* alcanza hasta los Yungas amazónicos. El cuarto grupo está formado por una fauna exclusiva a los Yc + Sa y el Escudo (*Varipes*, *Yaurina*, *Traverhyphes*, *Haplohyphes*, *Apobaetis*, *Callibaetis*, *Hydrosmilodon*, *Tricorythopsis*, *Guajirolus*). Por último, el quinto grupo está formada por una fauna reducida y con una distribución más particular, ya que los géneros *Euthyplocia*, *Caenis* y *Gen1* prefieren ambientes lénticos y el sustrato formado principalmente por arena.

La estructura cuantitativa de los géneros de los órdenes Ephemeroptera y Plecoptera fue investigada utilizando modelos de regresión simple, entre el porcentaje de los géneros que habitan en ambientes preferentemente lóticos en las 30 + 1 estaciones y en 23 estaciones excluyéndose a los ríos del Escudo (Blanco, Bugres, Paragua), los dos de la cuenca del Plata (Petás, Quizer) y los dos ríos muestreados a principios de la época húmeda (Suapi sub-andino y Agua Clara).

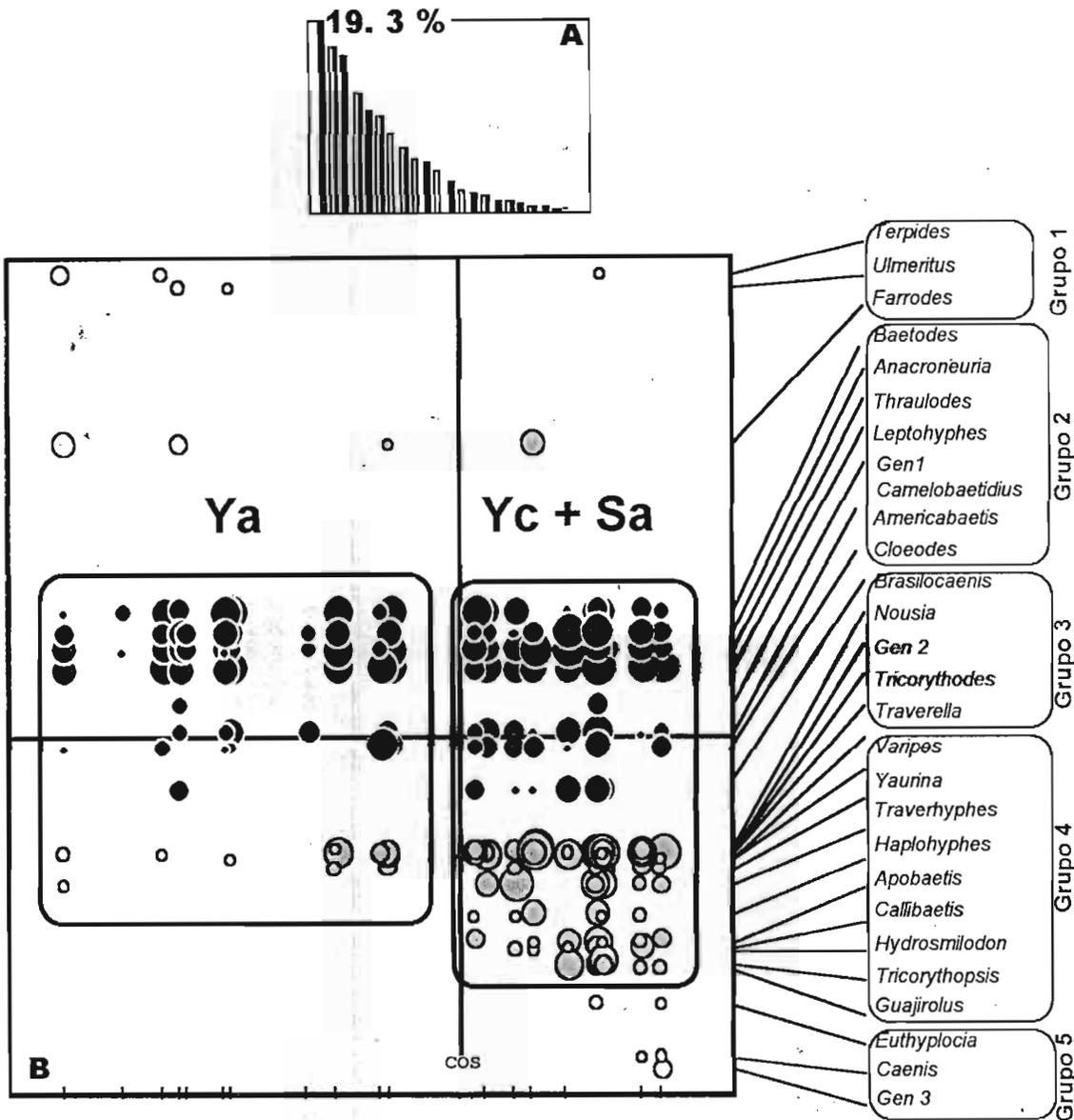


Fig. 38. Análisis factorial de correspondencia de la densidad en $\log(x+1)$ de 28 géneros de Ephemeroptera y Plecoptera en 23 estaciones de los Andes húmedos. A) Valor propio que indica la importancia del primer eje con una inercia del 19 %. B) Densidad de los géneros de Ephemeroptera y Plecoptera sobre el eje F1, el tamaño de la esferas es proporcional a la densidad de cada género. Grupo 1: amplia distribución pero baja densidad, grupo 2: fauna común a los Ya, Yc y Sa, grupo 3: fauna dominante en los Yc y Sa, grupo 4: fauna exclusiva de los Yc y Sa, grupo 5: fauna reducida y puntual. Abreviaciones: Ya: Yungas amazónico, Yc: Yungas chaqueño, Sa: sub-andino amazónico, COS: Río Consata.

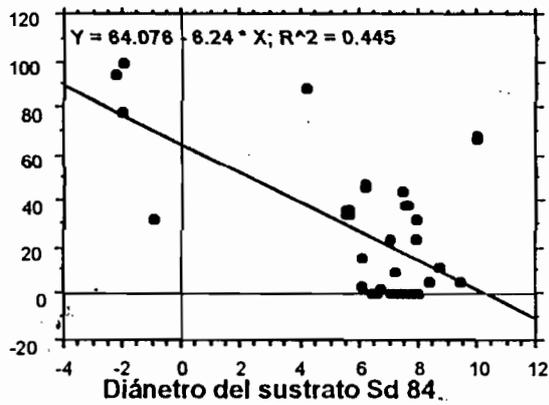
5.3.4 Estructura cuantitativa

La fauna que participa en el análisis de regresión simple, fue seleccionada a partir de la carta factorial del análisis de correspondencia con 23 estaciones (Fig. 37). Este análisis considera a la fauna que habita en ambientes lóticos encontrada en la región del sub-andino y del Escudo.

Las regresiones más significativas para la fauna encontrada en las 30 + 1 estaciones (excluyendo al río Consata por contar con un solo individuo), están dadas para el diámetro del sustrato Sd84 ($P = <0.0001$, $R^2 = 0.445$), la altura ($P = 0.0367$, $R^2 = 0.145$), la pendiente promedio ($P = 0.0014$, $R^2 = 0.311$), con regresiones negativas, la inestabilidad del sustrato ($P = 0.016$, $R^2 = 0.19$) y el potasio ($P = 0.0003$, $R^2 = 0.311$) con regresiones positivas (Fig. 39).

Sin embargo, algunas de las regresiones se ven influenciadas por el grupo de estaciones en la región del Escudo. Por esta razón, se realizó nuevamente el análisis sin considerar los ríos Blanco, Bugres, Paragua, Petas, Quizer, los ríos Agua Clara y Suapi sub-andino por el efecto estacional, el río Inicua por su particularidad local y el Consata por lo anteriormente mencionado haciendo un total de 23 estaciones. Las regresiones más significativa están dadas para el porcentaje de unidades lénticas ($P = 0.0263$, $R^2 = 0.223$) y el pH ($P = 0.0285$, $R^2 = 0.22$) (Fig. 40). De esta manera, podemos observar que en ambos análisis los parámetros que hacen las regresiones significativas no son los mismos ya que la significancia es susceptible a cambio según el número de estaciones involucrados.

% de géneros reofilicos (Sa + Es)



% de géneros reofilicos (Sa + Es)

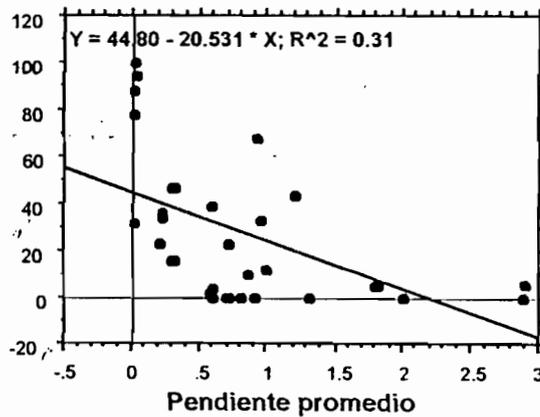
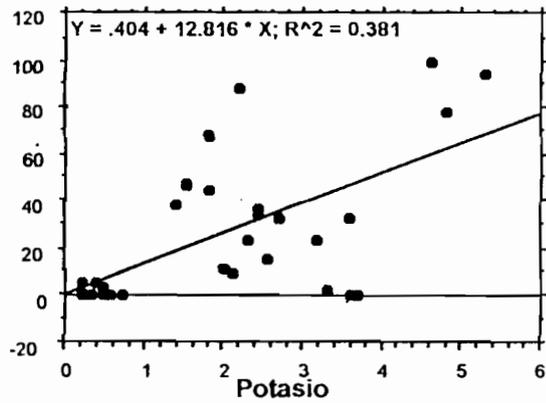
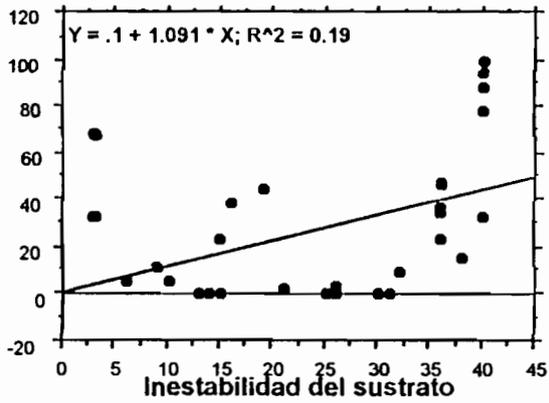
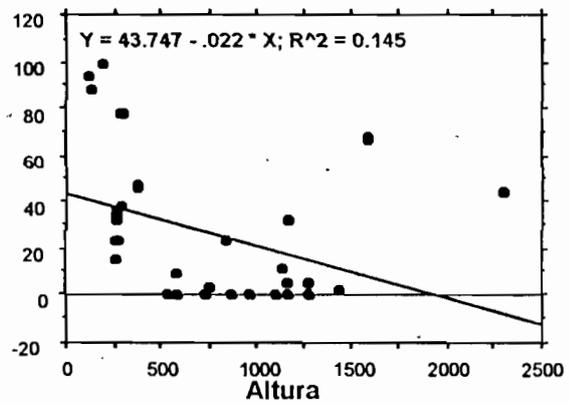
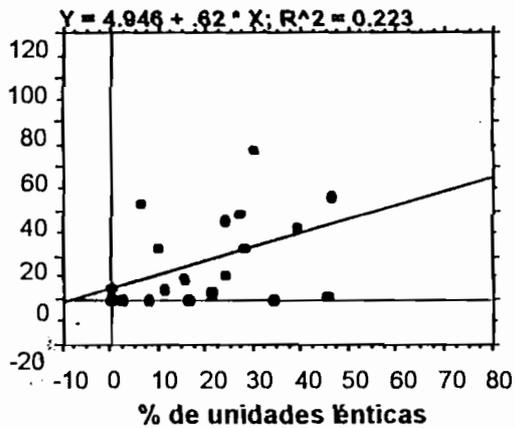


Fig. 39. Modelos de regresión lineal significativos del porcentaje de la abundancia reofilia de los géneros de Ephemeroptera y Plecoptera, presentes en las hidroecoregiones del sub-andino y del Escudo. (30+1 estaciones vs. Sd84, altura, inestabilidad, potasio, pendiente promedio).

% de géneros reofilicos (Sa + Es)



% de géneros reofilicos (Sa + Es)

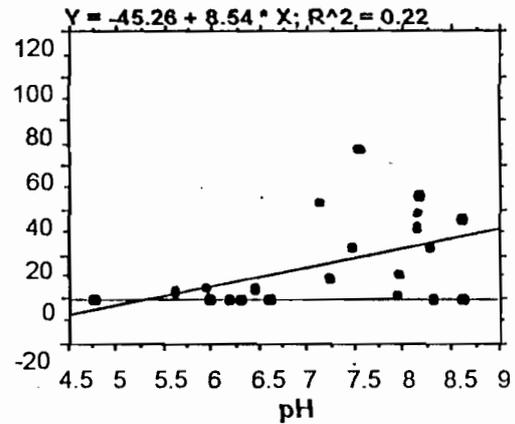


Fig. 40. Modelos de regresión lineal significativos del porcentaje de la abundancia reofilia de los géneros de Ephemeroptera y Plecoptera, presentes en las hidroecoregiones del sub-andino y del Escudo. (22 estaciones vs. porcentaje de unidades lénticas y pH).

5.4 Distribución faunística de los géneros del orden Trichoptera

En las 30 estaciones se ha identificado 25 géneros de 10 familias (Calamoceratidae, Helicopsychidae, Hydrobiosidae, Hydroptilidae, Hydropsychidae, Leptoceridae, Odontoceridae, Philopotamidae, Polycentropodidae, Xiphocentronidae) y 2 posibles nuevos géneros, uno de la familia Odontoceridae y uno de Hydropsychidae. No se encontró ningún individuo de éste orden en el río Paragua (tabla 19).

En la figura 41 se puede observar que la mayor riqueza promedio está dada en los Andes húmedos (Ya, Yc, Sa) con 8 a 9 géneros, sin embargo la abundancia es variable (383 – 86 Ind). Al interior de la hidro-ecoregión de los Yungas amazónicos, los Yungas amazónicos secos (Ya-s) y los Yungas amazónicos bajos (Ya-b) tienen la menor riqueza (6 – 7 géneros) y la menor abundancia promedio (79 – 86 Ind) (anexo 6).

Las hidro-ecoregiones de Los valles secos y valles áridos la riqueza es baja (3 géneros), pero en los valles áridos se tiene la mayor abundancia promedio siendo el género *Smicridea* el más representante (592 individuos por hidro-ecoregión).

Tabla 19. Abundancia (ind/ 0.6 m²) y riqueza del orden Trichoptera 30 + 1 estaciones. Abreviaciones: ACL= Agua Clara, BER= Bermejo, BLA= Blanco, BUG= Bugres, CAM= Camata, CAP= Chapi, CHA= Chamaleo, CHI= Chimate, COM= Comarapa, COS= Consata, COT= Cotacajes, ESL= Eslabón, HED= Heredia, HUA= Huarinilla, INI= Inicua, KHL= Kelkhata, KIL= Kilo Kilo, LIM= Limón, MAS= Masicuri, MIG= Miguillas, PAR= Paragua, PET= Petas, PIR= Piraymiri, QUI= Quizer, SOL= Solacama, SUA= Suapi de los Yungas, SUS= Suapi del sub-andino, TAI= Taipiplaya, YUY= Yuyo, ZUD= Zudañez.

TAXA	ACL	BER	BLA	BUG	CAM	CAP	CHA	CHI	COM	COS	COT	ESL	HER	HUA	INI	KHL	KIL	LIM	MAS	MIG	PET	PIR	QUI	SOL	SUA	SU1	SU2	TAI	YUY	ZUD
Calamoceratidae																														
<i>Phyllocus</i>	1																					1							7	
Glossosomatidae		11	4		1	64	2					3	6	34	309		1	200	5		1	2	10	21	1	9				
Helicopsychidae																														
<i>c. f. Helicopsyche</i>															1				1				6							
Hydropsychidae																														
<i>Leptonema</i>	3				3	9				1				3	1					1				3	5		8	4		
<i>Plectromacronema</i>				7	10																6									
<i>Smicridea</i>	1	236			95	192	11	1	1012	30	51	387	521	57	1	40	10	27	152	93		23	5	39	35	17	17	66	2	18
Hydroptilidae																														
<i>Alisotrichia</i>	1					20						1		4											4	3				
<i>c.f. Zumatrichia</i>	4					5						9	7	70		1			1						2	65	4			
<i>Hydroptila</i>	1										6			2									1							
<i>Ithytrichia</i>														2														1		
<i>Leucotrichini</i>																1														
<i>Ochrotrichia</i>		3		2	1				6		1			66			38		8			1	10	24			1		61	
<i>Oxyethira</i>			1		1									1							1	1					1		13	
Leptoceridae																														
<i>Atanotóica</i>														7	1					105							49	19		
<i>Gen 2</i>				1																										
<i>Grumichela</i>					3			8		1				16	2	12									998				37	
<i>Nectopsyche</i>								6								20								6			13	11		
<i>Oecetis</i>				1										2					1		7	3				1	1	2		
Hydrobiosidae																														
<i>Atopsyche</i>									1		5	21		11			3	19	2		43		8	10			8	3		
Odontoceridae																														
<i>Barypenthus</i>																			1											
<i>Brachysetodes?</i>																	1													
<i>Gen 1</i>	100						1								3			1			126			1	203	13				
<i>Gen 3</i>	3					6								7										4	3					
<i>Marilia</i>	6	1				3	102					1		5	2				14	42		24			107	11	17			
Philopotamidae																														
<i>Chimarra</i>	9					230						318	2		4				2						1	1	33		71	
<i>Wormakia</i>														3	1													4		
Polycentropodidae																														
<i>Cymellus</i>				4								2											2			1				
<i>Polycentropus</i>														4				1	1								1	7		
<i>Polypsectopus</i>						17	3				1				3		1					6	1			4	35	12		
Xiphocentronidae																														
<i>c.f. Xiphocentron</i>						1														6						1	1			
RIQUEZA	8	3	1	4	4	8	4	3	2	1	5	7	4	15	5	7	4	5	12	5	1	6	8	3	11	11	9	11	4	5
ABUNDANCIA	125	240	1	8	100	474	117	15	1018	30	60	719	535	267	9	91	13	70	204	250	4	200	24	57	1100	210	100	100		

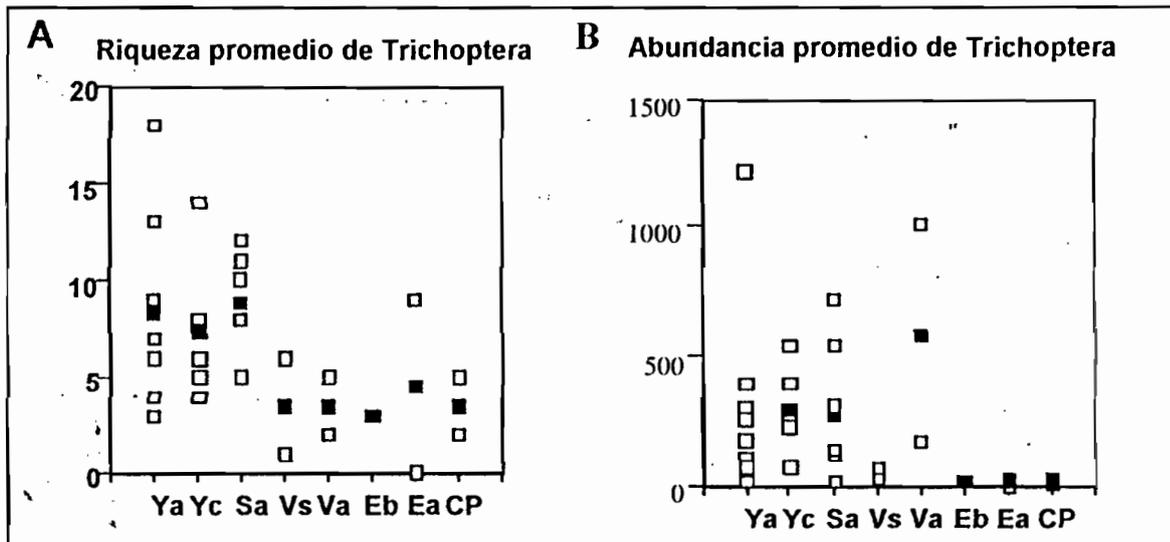


Fig. 41. Distribución cuantitativa del orden Trichoptera en 8 hidro-ecoregiones nivel 1. A) Riqueza promedio por hidro-ecoregión y riqueza por estación, B) Abundancia promedio por hidro-ecoregión y densidad por estación. Abreviaciones: Ya = Yungas amazónico, Yc = Yungas chaqueños, Sa = sub-andino amazónico, Vs = valles secos, Va = valles áridos, Eb = Escudo bajo, Ea = Escudo alto, CP = Cuenca del Plata, □ = registro por estación, v = promedio por hidro-ecoregión

En la región del Escudo (Ea, Eb, CP) la riqueza (3 géneros promedio) y la abundancia promedio es muy baja (12 individuos promedio), (Fig. 41 A y B).

La figura 42 muestra la distribución cuantitativa de los 26 géneros por hidro-ecoregión. En este gráfico se puede ver que el género en mayor abundancia promedio es *Smicridea* y se encuentra en casi todas las hidro-ecoregiones, excepto en el Escudo bajo y en la Cuenca del Plata. En la región de los Yungas amazónicos el género que se encuentra en mayor abundancia es *Grumichella* aunque algunos ejemplares también fueron encontrados en las regiones del sub-andino amazónico y los valles secos. En la región del Escudo los géneros encontrados son muy poco abundantes, *Plectromacronema* es característico de esta región.

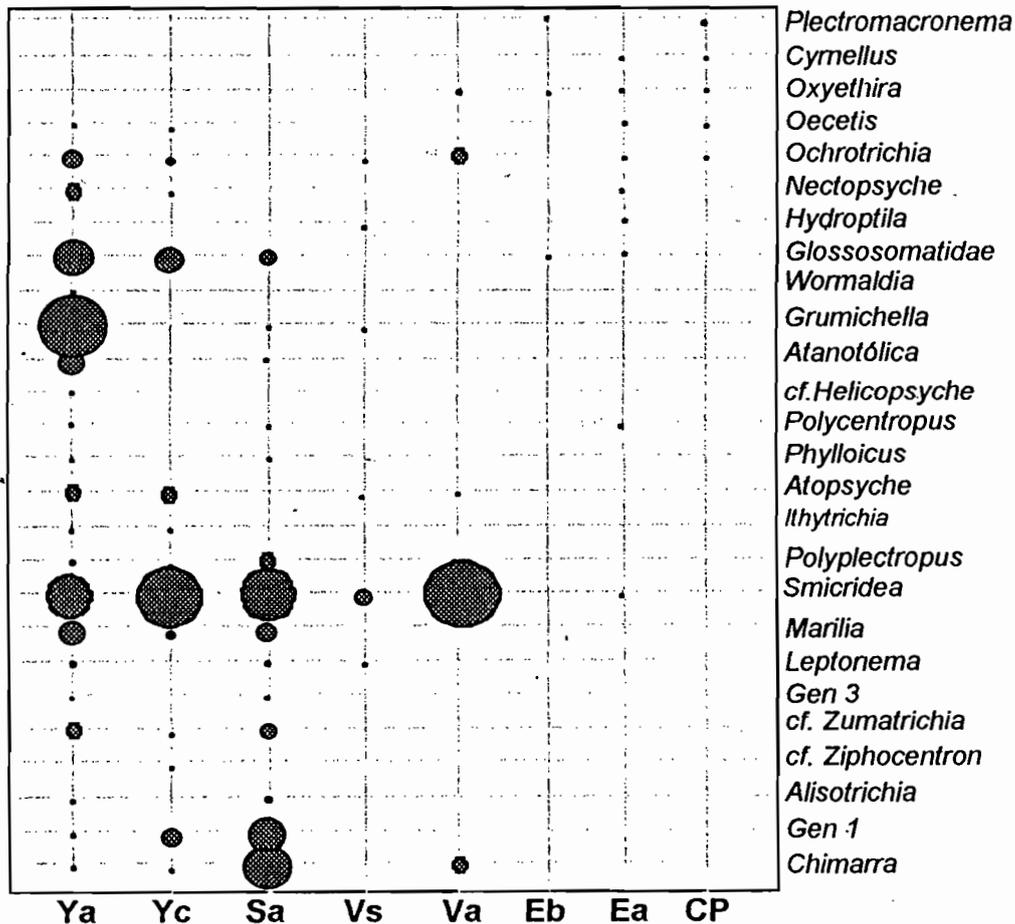


Fig. 42. Gráfico de la distribución cuantitativa de los géneros del orden Trichoptera en 8 hidro-ecoregiones (nivel 1). No se consideran a los géneros con un individuo: *Barypentus*, c.f. *Brachysetdes*, *Gen2*, *Leucotrichiini*. Abreviaciones: Ya = Yungas amazónico, Yc = Yungas chaqueños, Sa = sub-andino amazónico, Vs = valles secos, Va = valles áridos, Eb = Escudo bajo, Ea = Escudo alto, CP = Cuenca del Plata.

5.4.1 Análisis cualitativo

Al análisis factorial de correspondencia (AFC) se realizó con una matriz de 26 taxa, excluyéndose a los géneros con un individuo como ser *Barypentus*, c.f. *Brachysetodes*, *Leucotrichini*, *Gen2*. Este análisis muestra al eje F1 como el más importante con una inercia del 60 % (Fig. 43A) y está estructurado por tres géneros: *Plectromacronema*, *Cymellus* y *Oxyethira* (Fig. 43B) con las mayores contribuciones relativas (tabla 20).

Tabla 20. Matriz de contribuciones relativas de los géneros de Trichoptera a los ejes F1, F2 y F3.

Géneros	Contribuciones relativas a los ejes		
	Eje 1	Eje 2	Eje 3
<i>Smicridea</i>	390	15	4415
<i>Grumichella</i>	164	4555	1268
<i>Glossosomatidae</i>	17	2	684
<i>Chimarra</i>	43	2237	403
<i>Gen1</i>	205	3430	3528
<i>Marilia</i>	418	1142	1729
<i>Ochrotrichia</i>	124	611	3677
<i>Atanotolica</i>	111	3253	867
<i>c.f. Zunatrachia</i>	237	2884	135
<i>Atopsyche</i>	246	318	455
<i>Polyplectropus</i>	224	1314	944
<i>Nectopsyche</i>	50	5188	1407
<i>Leptonema</i>	347	13	0
<i>Alisotrachia</i>	195	1533	258
<i>Gen3</i>	233	1285	871
<i>Plectromacronema</i>	9693	0	66
<i>Oxythira</i>	2923	90	605
<i>Oecetis</i>	385	109	1075
<i>Polycentropus</i>	86	464	0
<i>Hydroptila</i>	11	25	67
<i>Cimellus</i>	2640	118	76
<i>Phylloicus</i>	72	43	1111
<i>c.f. Xiphocentron</i>	98	1152	28
<i>c.f. Helicopsyche</i>	18	36	1108
<i>Ithytrichia</i>	62	78	12
<i>Wormaldia</i>	63	1329	121

Según la estructura dada por la fauna, las hidro-ecoregiones del Escudo alto (Ea) y de la cuenca del Plata (CP) son las que se separan sobre el eje F1 (Fig. 43 C), siendo la fauna muy diferente a la región de los Andes, debido a esta clara separación a continuación se consideran a los ejes F2 y F3.

Los géneros *Grumichella*, *Chimarra*, *Gen1*, *Atanotolica*, *c.f. Zunatrachia* y *Nectopsyche*, son los que interviene en la construcción del eje F2 con las mayores contribuciones relativas y los géneros *Smicridea*, *Gen1* y *Ochrotrichia* participan en la construcción del eje F3 (tabla 20, Fig. 44A).

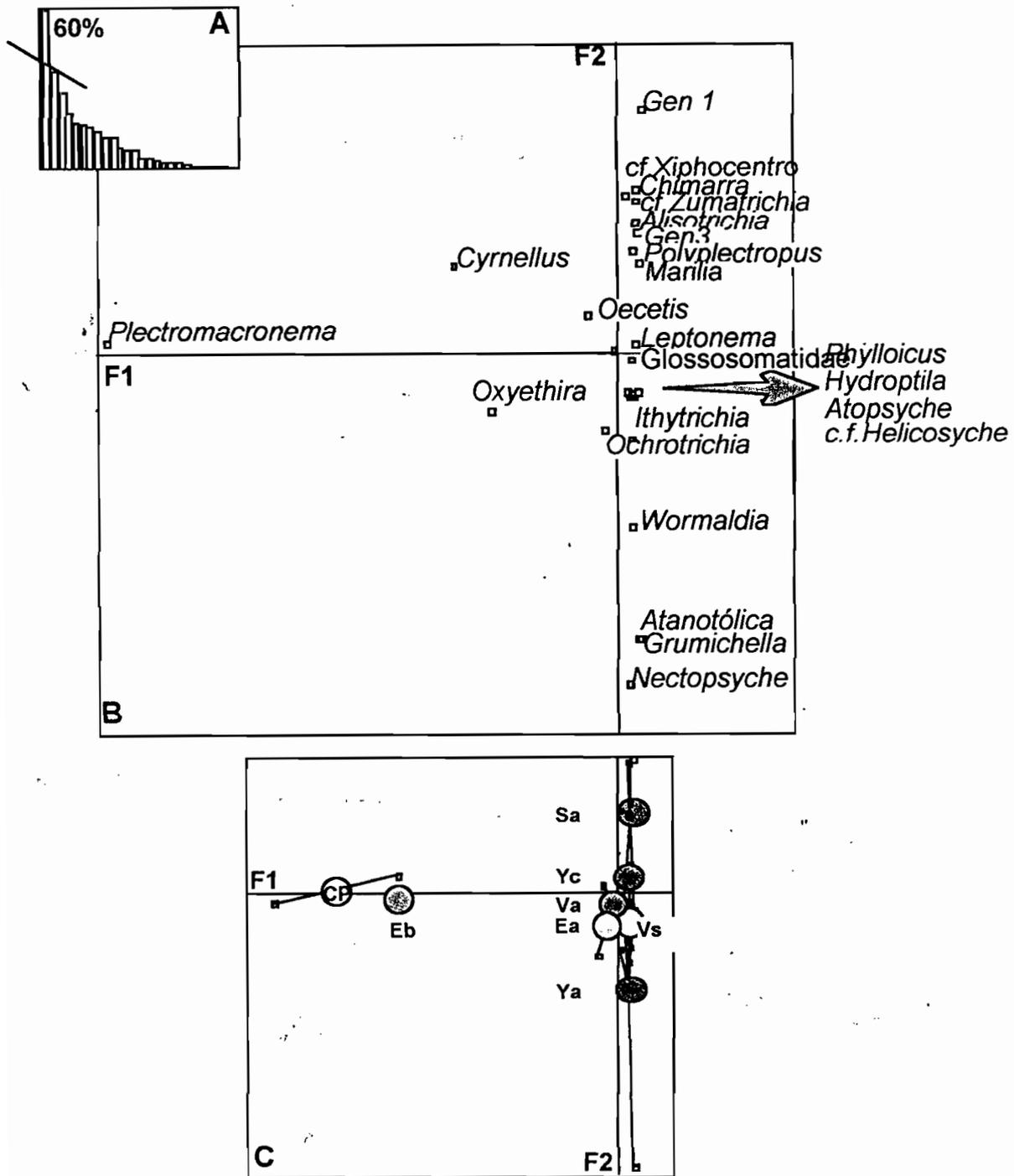


Fig. 43 Análisis factorial de correspondencia (AFC) de la fauna de Trichoptera (log x+1). A) Valor propio que indica la importancia del eje F1. B) Carta factorial de los 25 géneros. C) Estaciones agrupadas por hidro-ecoregiones nivel 1 sobre los ejes F1 y F2. Abreviaciones: CP = Cuenca del Plata, Eb = escudo bajo, Sa = Sub-andino amazónico, Yc = Yungas chaqueños, Ea = Escudo alto, Va = Valles áridos, Vs = Valles secos, Ya = Yungas amazónicos.

La proyección de la fauna según las hidro-ecoregiones (nivel 1), hace la separación de los valles secos (Va) y a los valles áridos (Va) sobre el lado positivo del eje F3 y a los Yungas amazónicas con una fuerte variabilidad (Ya) y el sub-andino amazónico (Sa) sobre el eje F2. La estación Piraymiri (PIR) de los Yungas chaqueños es la que sale más próxima a la región del sub-andino (Fig. 44B).

Sin embargo, considerando el análisis nivel hidro-ecoregión 2 se puede observar una separación regional más clara: sobre el eje F3 positivo se diferencian los Yungas amazónicos secos (Ya-s), los valles amazónicos bajos (Ya-b) y los valles secos (Vs). La fauna común a estas 3 regiones son *Scmicridea*, *Ochotrichia* y *Atposyche* (Fig. 44C). Recordando un poco, en estas 3 hidro-ecoregiones se han registrado las mayores concentraciones de sólidos suspendidos, por efecto de la erosión de la cuenca (ver tabla 8).

Entre el eje F2 y F3 (negativo) se diferencia la hidro-ecoregión de los Yungas amazónicos bajos (Ya-b), la fauna más abundante en esta región está formada por el género *Atanotolica*, *Grumichella* y *Nectopsiche*. En esta región se han registrado los valores más ácidos de pH, posiblemente por presencia de betas de pirita en la zona.

Hacia el centro de los ejes F2 y F3 se encuentran agrupadas las regiones de los Yungas amazónicos, permaneciendo más próximos las regiones del sub-andino amazónico alto (Sa-a) y bajo (Sa-b).

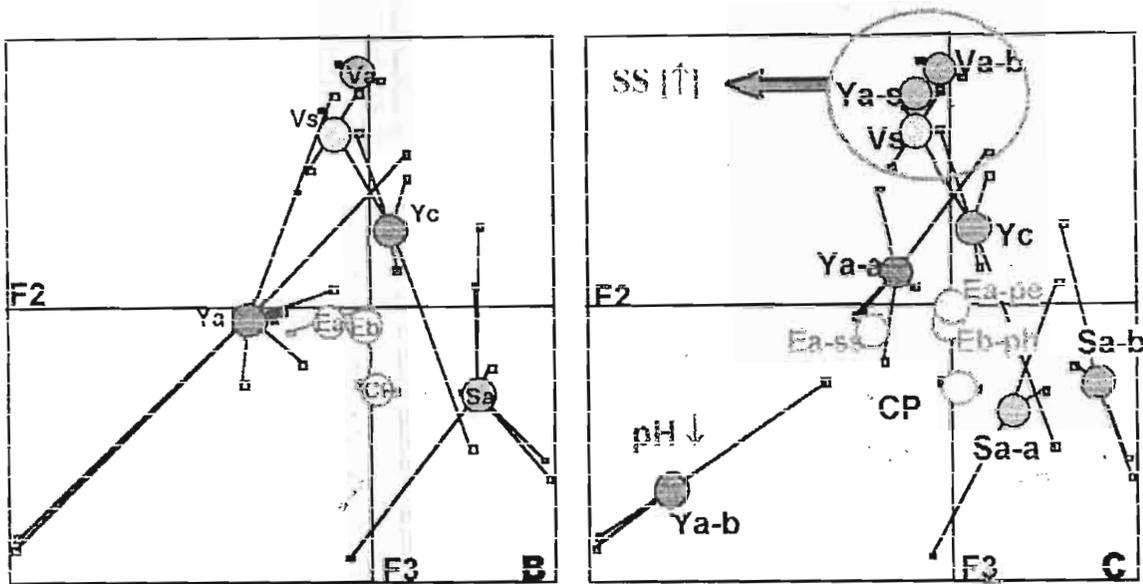
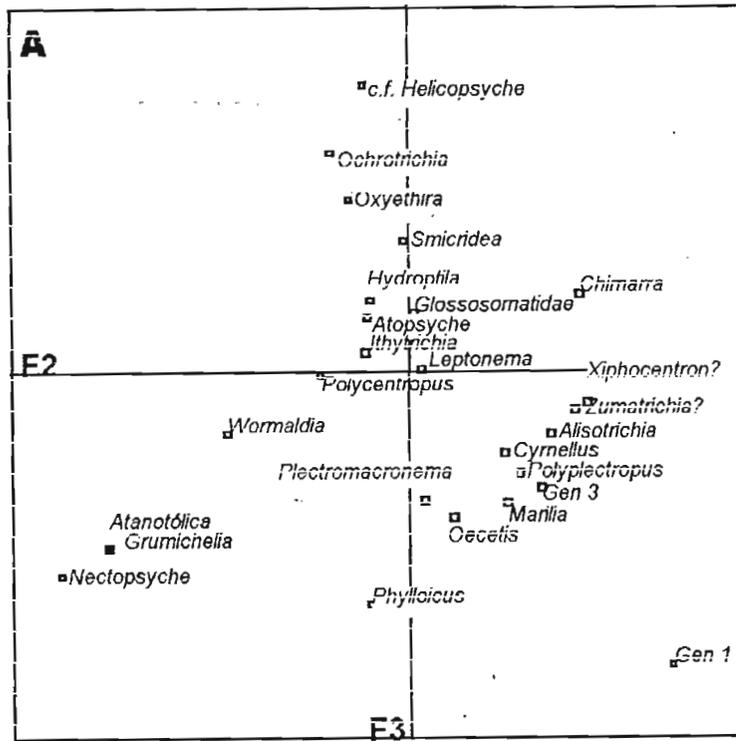


Fig. 44. Análisis factorial de correspondencia (AFC) de la fauna de Trichoptera (log x+1). A) Carta factorial de los 25 géneros sobre los ejes F2 y F3. B) Estaciones agrupadas por hidro-ecoregiones nivel 1. C) Estaciones agrupadas por hidro-ecoregiones nivel 2. Abreviaciones: CP = Cuenca del Plata, Eb = Escudo bajo, Sa = Sub-andino amazónico, Yc = Yungas chaqueños, Ea = escudo alto, Va = Valles áridos, Vs = Valles secos, Ya = Yungas amazónicos, Va-b = Valles semi-áridos bajos, Ya-s = Yungas peri-amazónicos subhúmedos, Ya-a = Yungas peri-amazónicos altos, Ya-b = Yungas peri-amazónicos bajos, Ea-pe = penillanura subhúmeda boscosa, Ea-ss = Serranías subhúmedas, Eb-ph = Penillanura subhúmeda boscosa, Sa-a = Sub-andino periamazónico húmedo alto, Sa-b = Sub-andino periamazónico alto, SS ↑ = Elevadas concentraciones de sólidos suspendidos.

En dirección al centro también se ubica la hidro-ecoregión de los Yungas chaqueños (Yc), sin embargo, esta separación poco clara puede ser interpretada por la presencia de géneros relacionados al sub-andino, a los valles secos y áridos.

5.5 Distribución regional de los rasgos biológicos y ecológicos

Los rasgos biológicos dan clasificaciones funcionales de las comunidades, es decir, proporcionan una descripción del hábitat donde no interviene la taxonomía (Com. Pers. Fossati 2002).

Con la matriz formada por las 33 familias y los 26 rasgos biológicos y ecológicos se ha podido realizar el análisis de factorial de co-inercia (tabla 21). Los resultados éste análisis pueden ser explicados en tres pasos:

1°) Análisis factorial de la distribución faunística en relación a la estaciones

2°) Análisis factorial faunístico en relación a los rasgos biológicos y ecológicos

3°) Análisis de interpretación de las estaciones agrupadas por hidro-ecoregiones en función a los rasgos biológicos y ecológicos.

1° Paso: Distribución faunística en relación a la estaciones

Se tiene dos ejes importantes (F1 x F2), (Fig. 45) El eje F1 está formado por las familias Chironominae, Oligochaeta, Tipulidae, Corynoneurinae, Tanypodinae, Orthocladinae y Perlidae. El eje F2 esta formado principalmente por las familias Hydropsychidae, Philopotamidae y Leptoceridae.

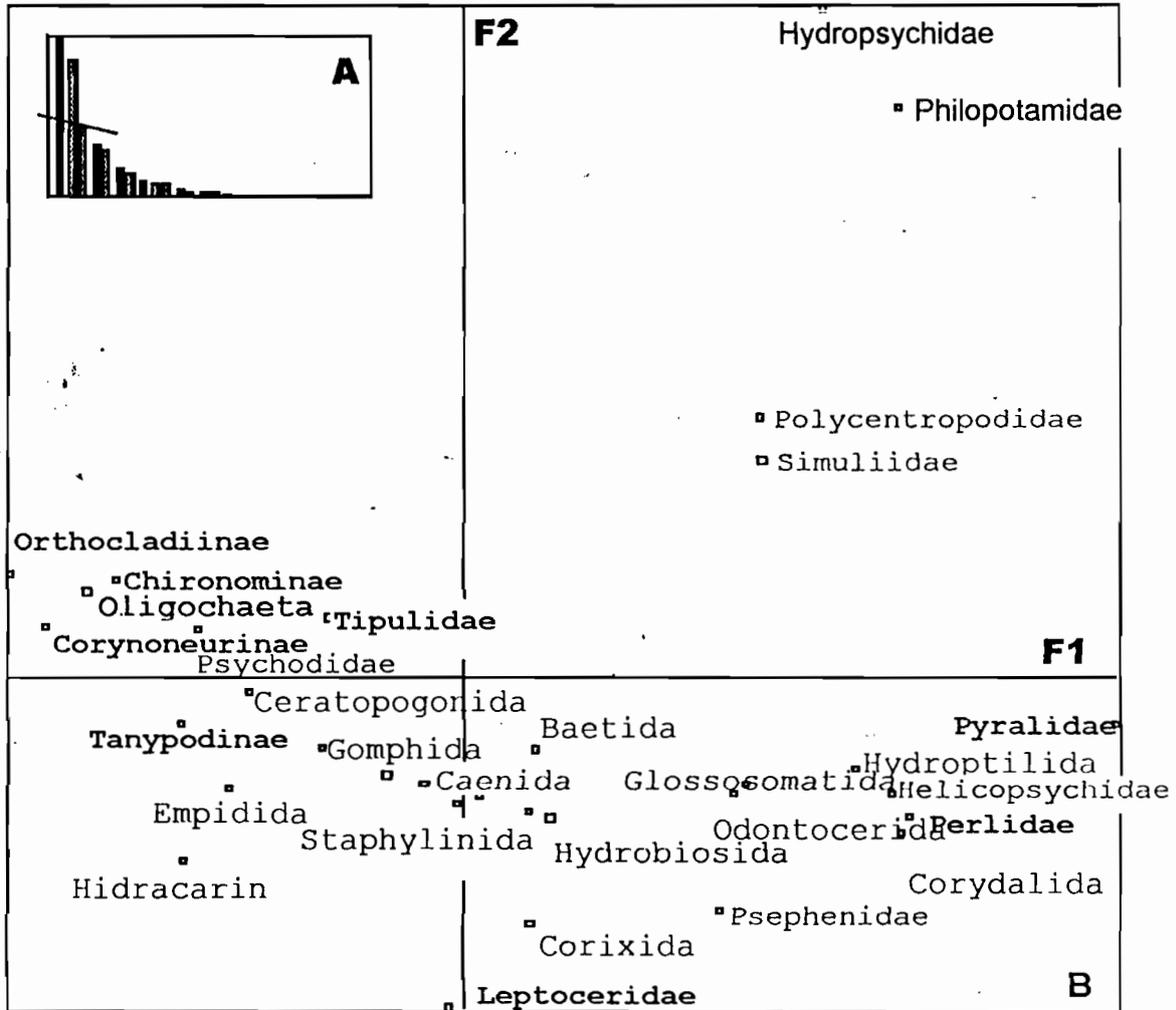


Fig. 45. Análisis de Coinercia con 33 grupos taxonómicos a nivel de familia y 26 rasgos biológicos, A) Valor propio que indica la importancia de los dos primeros ejes, B) Mapa factorial de la fauna (F1*F2). Con negrillas se remarca la fauna que participa en la construcción de los ejes.

2° Paso: Análisis faunístico en relación a los rasgos biológicos y ecológicos

En la figura 46 construida a partir del análisis de co-inercia con las 6 categorías (tamaño, flexibilidad, forma, respiración, movilidad, hábitos alimenticios) se puede observar que el eje F1 (negativo) está formado por los organismos endobénticos (principalmente Oligochaeta y Chironomidae), que son de hábitos colectores y detritívoros.

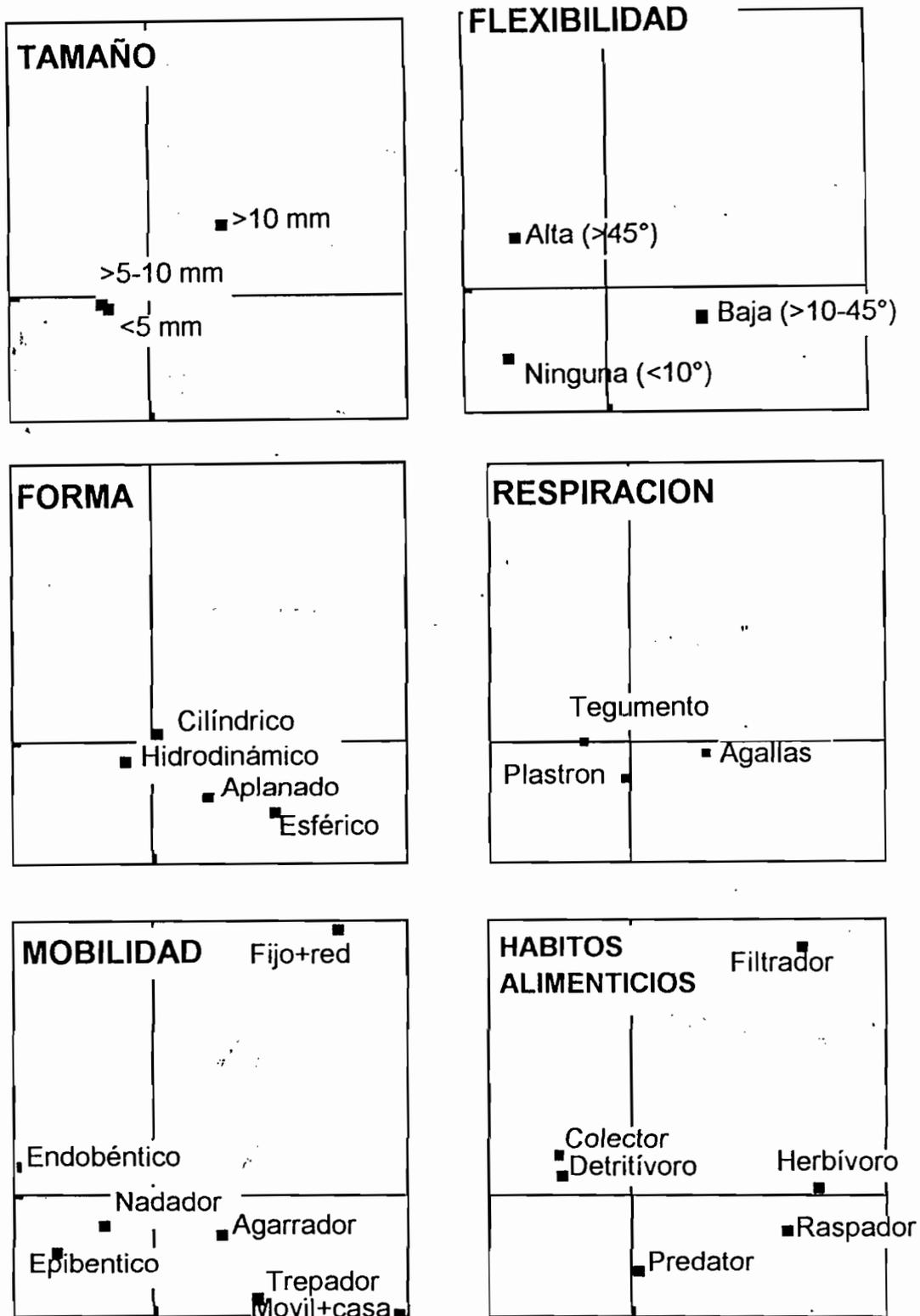


Fig. 46 Disposición de los 26 rasgos biológicos y ecológicos de la fauna de invertebrados en seis categorías, sobre los ejes F1 y F2 en base al análisis de coinerencia en las 30 estaciones y sobre 33 grupos taxonómicos.

De manera contraria al eje F1 positivo, se encuentran los organismos de baja flexibilidad y que son caminadores, es decir, que trepan y son móviles dentro de sus casas (trepador, móvil + casa), que poseen uñas para poder agarrarse al sustrato y con hábitos alimenticios herbívoros y raspadores.

Lo más sobresaliente de este análisis se da sobre el eje F2 positivo, donde se ubican los organismos de mayor tamaño (>10 mm) que permanecen fijos al sustrato, construyen redes y son filtradores como los Hydropsychidae.

3º) Paso: Estaciones agrupadas por hidro-ecoregiones sobre la base de los rasgos biológicos y ecológicos

En el análisis de las estaciones agrupadas por regiones (dominios, hidro-ecoregión 1 y 2) podemos que próximo al origen sobre el eje F1 (Fig. 47 A;B;C), se separan las regiones de los Andes húmedos y el sub-andino, puesto que su fauna posee casi todos los rasgos biológicos con una pequeña predominancia de herbívoros, raspadores, móviles + casa, de cuerpo esférico y de flexibilidad baja (ver Fig. 46).

La separación regional entre el Escudo y los valles secos está dada porque estas dos regiones son pobres desapareciendo los grupos de herbívoros, raspadores abundantes en los Andes húmedos, siendo la ausencia de la fauna típica de los Andes húmedos que hace la diferencia.

En realidad, las regiones con la fauna más diversa en relación a los rasgos biológicos y ecológicos están ubicadas cerca al origen (Ya, Ya). Aunque se puede ver una especialización en la región del Escudo (organismos de talla mediana a pequeña, endobénticos) y en los Andes secos (organismos grandes, alta flexibilidad, fijos que construyen redes y filtradores).

Como la inercia del primer eje es del 19.3%, se hace la descripción de la composición faunística de Ephemeroptera y Plecoptera en una sola dimensión (Fig. 38A). El análisis factorial de correspondencia sobre el eje F1, muestra una clara diferenciación entre las hidro-ecoregiones de los Yungas amazónicos (Ya) y los Yungas chaqueños más sub-andino amazónico (Yc+Sa), (ver figura 37).

En la figura 38B se pueden distinguir 5 grupos de fauna, el primer grupo con una distribución aleatoria pero con una baja densidad (*Terpides*, *Ulmeritus* y *Farrodes*). El segundo grupo corresponde a una fauna común a los Andes húmedos: Yungas amazónicas (Ya), Yungas chaqueños (Yc) y sub-andino amazónico (Sa), (*Baetodes*, *Anacroneuria*, *Thraulodes*, *Leptohyphes*, *Camelobaetidius*, *Americabaetis*, *Cloeodes*, *Gen1*).

El tercer grupo se encuentra formado por la fauna con mayor densidad en los Yungas chaqueños y subandino (*Brasilocaenis* y *Gen 2*), la distribución de los géneros *Noussia*, *Tricorythodes* y *Traverella* alcanza hasta los Yungas amazónicos. El cuarto grupo está formado por una fauna exclusiva a los Yc + Sa y el Escudo (*Varipes*, *Yaurina*, *Traverhyphes*, *Haplohyphes*, *Apobaetis*, *Callibaetis*, *Hydrosmilodon*, *Tricorythopsis*, *Guajirolus*). Por último, el quinto grupo está formada por una fauna reducida y con una distribución más particular, ya que los géneros *Euthyplocia*, *Caenis* y *Gen1* prefieren ambientes lénticos y el sustrato formado principalmente por arena.

La estructura cuantitativa de los géneros de los órdenes Ephemeroptera y Plecoptera fue investigada utilizando modelos de regresión simple, entre el porcentaje de los géneros que habitan en ambientes preferentemente lóticos en las 30 + 1 estaciones y en 23 estaciones excluyéndose a los ríos del Escudo (Blanco, Bugres, Paragua), los dos de la cuenca del Plata (Petas, Quizer) y los dos ríos muestreados a principios de la época húmeda (Suapi sub-andino y Agua Clara).

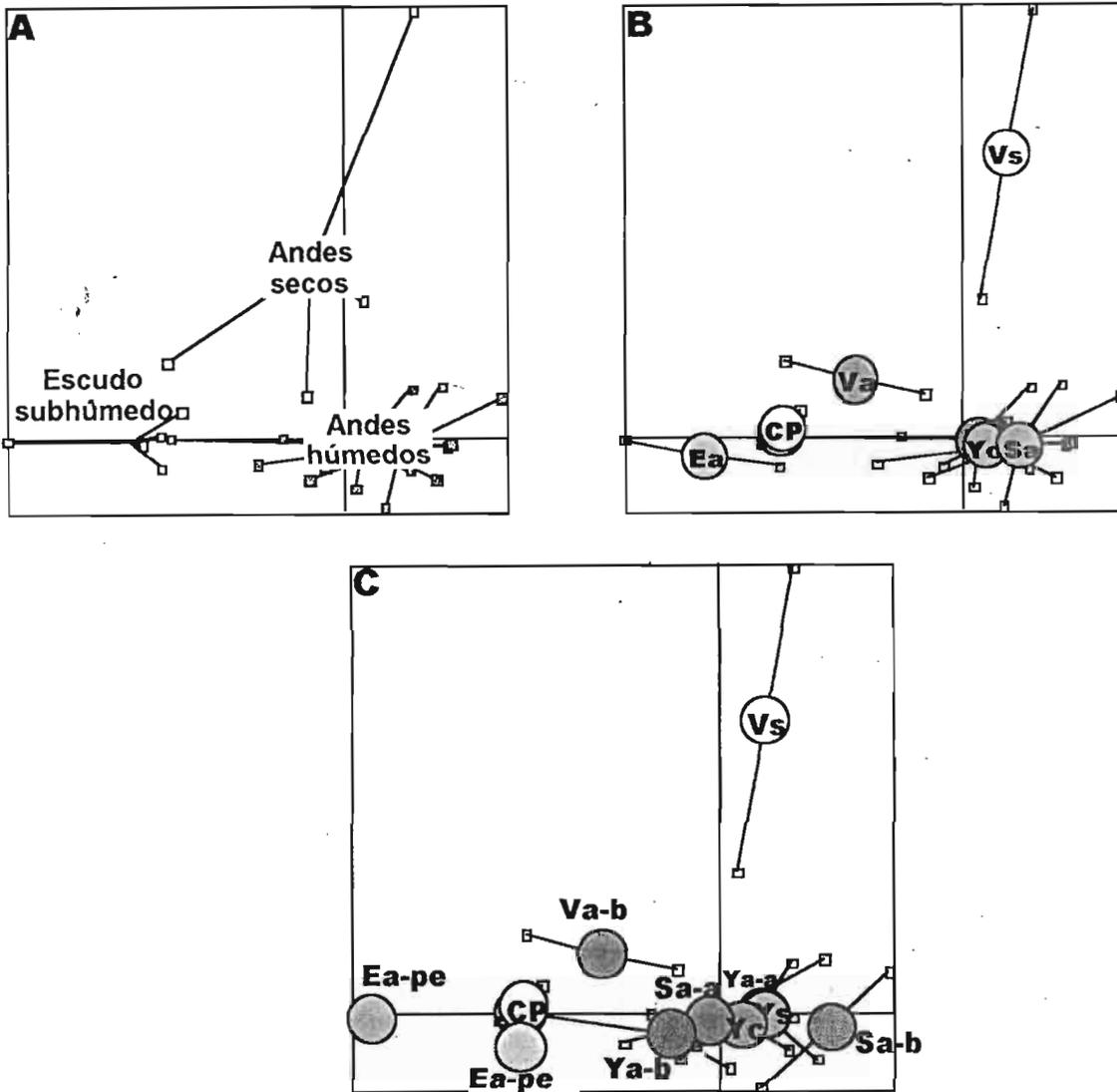


Fig.47 Proyección de las estaciones en tres categorías según los 26 rasgos biológicos y ecológicos de la fauna de invertebrados, sobre los ejes F1 x F2 en base al análisis de coinersia. A) Categoría de dominio, B) Categoría de hidro-ecoregión nivel 1, C) Categoría de hidro-ecoregión nivel 2. Abreviaciones: CP = Cuenca del Plata, Eb = Escudo bajo, Sa = Sub-andino amazónico, Yc = Yungas chaqueños, Ea: escudo alto, Va = Valles áridos, Vs = Valles secos, Ya = Yungas amazónicos, Va-b =Valles semi-áridos bajos, Ya-s = Yungas peri-amazónicos subhúmedos, Ya-a = Yungas peri-amazónicos altos, Ya-b = Yungas peri-amazónicos bajos, Ea-pe: penillanura subhúmeda boscosa, Ea-ss = Serranías subhúmedas, Eb-ph = Penillanura subhúmeda boscos, Sa-a = Sub-andino periamazónico húmedo alto, Sa-b = Sub-andino periamazónico alto.

Las probabilidades más significativas según el análisis discriminante entre las regiones y la estructura formada por el análisis de coinercia están dadas para los parámetros de cuenca ($P = 0.0001$), dominio ($P = < 0.0001$), hidro-ecoregión 1 ($P = < 0.0001$), hidro-ecoregión 2 ($P = < 0.0001$) y pendiente ($P = 0.002$).

5.5.1 Diversidad biológica = Diversidad de rasgos

La diversidad de especies hace referencia tanto al número de especies (riqueza de especies) como a la abundancia relativa de individuos entre las especies (equitatividad de especies) (Smith & Smith 2001) y cada rasgo biológico es un candidato potencial que proporciona información sobre la diversidad de la comunidad (Usseglio-Polatera *et al.* 2000). Para poder hacer una relación entre la diversidad biológica y los rasgos biológicos a continuación se calculó la diversidad promedio de Shannon por hidro-ecoregión.

En la figura 48 se puede apreciar que la hidro-ecoregión con la menor diversidad promedio son los valles secos (1.04), y con la mayor diversidad el sub-andino amazónico (2.28), los Yungas amazónicas (2.23) y los Yungas chaqueños (2.01).

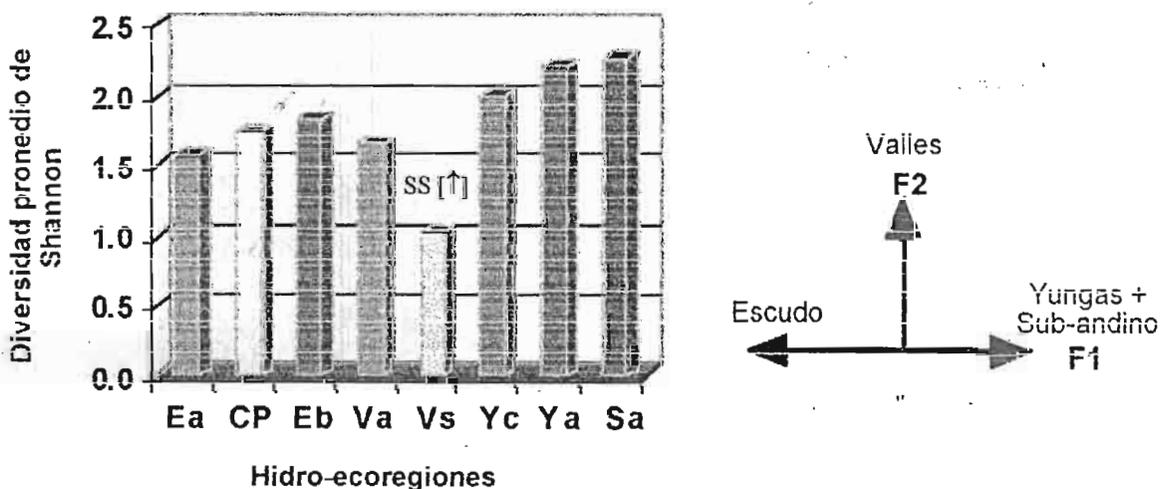


Fig. 48. Histogramas de la diversidad promedio (Índice de Shannon) por hidro-ecoregiones. La ordenación sigue el eje F1 y F2 del análisis de coinercia.

Si se hace una relación con el análisis de coinercia (Fig. 46-47), se puede apreciar que las hidro-ecoregiones con la mayor diversidad de rasgos biológicos son los Yungas amazónicas (Ya), Yungas chaqueños (Yc) y sub-andino amazónico (Sa), coincidiendo con la mayor diversidad faunística.

Por ejemplo, en la región de los Andes secos (Va, Vs) con una baja diversidad faunística, también se observa una baja diversidad de rasgos biológicos. Sin embargo, se puede hablar de una fauna con cierto grado de especialización, en este la especialización está relacionada con la elevada conductividad y a las concentraciones de sólidos suspendidos.

6. Discusión

6.1 Parámetros abióticos

La discusión de los parámetros abióticos se inicia a partir de 3 preguntas: ¿cuál es la importancia de los principales parámetros físicos y químicos en la distribución de la fauna y el funcionamiento ecológico?, ¿Cómo se relacionan los parámetros físicos y químicos a escala local con los determinantes a escala regional?, ¿Existe un patrón de distribución regional de los factores abióticos de los ríos en función a las características regionales?.

1) Importancia de los parámetros físicos y químicos en la distribución faunística

La pendiente, la velocidad de la corriente, la granulometría del sustrato, la temperatura, alcalinidad, conductividad y el pH son factores ecológicos que intervienen en la repartición de los organismos acuáticos (Angelier 2000).

El análisis de componentes principales (ACP), sin importar el número de parámetros (ya sean 6 o 12 parámetros), permite comprender la importancia de los dos primeros ejes. (Figs. 21B y 22B). El primer eje F1, es un eje físico que se encuentra estructurado por parámetros como la pendiente, la granulometría del sustrato y el índice de Pfankuch. La pendiente y la granulometría del sustrato son dos parámetros que van disminuyendo de río arriba hacia río abajo (Roldán 1992), donde la granulometría es dependiente de la pendiente (Wasson *et al.* 1998b). El tamaño de las partículas del sustrato presentes en los ríos, influyen en las comunidades de los invertebrados bentónicos (Erman & Erman 1984), Allan (1995) sugiere que la diversidad de la fauna se ve incrementada por la estabilidad del sustrato y por la presencia de detritos orgánicos como una fuente de alimentación.

El sustrato es un aspecto complejo en el ambiente físico, en los ríos de montaña se puede encontrar piedras grandes y bloques, en cambio en los ríos de tierras bajas el sustrato dominante está formado por arena y depósitos de sedimentos finos haciéndolos muy inestables (Allan 1995).

El índice de Pfankuch (1975), es un método que mide la inestabilidad física de los cursos de agua. Según al análisis de componentes principales (AFC), (Fig. 21B), las hidro-ecoregiones más inestables son los valles secos (Vs) y los valles áridos (Va), en oposición a éstas dos regiones, se encuentra la hidro-ecoregión de los Yungas amazónicas (Ya) como la más estable.

El segundo eje F2 es un eje químico, formado por parámetros como la conductividad, los sólidos suspendidos y la alcalinidad. La conductividad es una variable que se encuentra relacionada directamente con el grado de mineralización de las aguas e indirectamente con el grado de productividad (Roldán 1992). Los sólidos suspendidos y la turbidez son 2 parámetros que también se encuentran muy correlacionados entre sí, ambos dependen de la naturaleza del sustrato. A elevadas concentraciones de los

materiales en suspensión, el crecimiento de las plantas y algas se hace imposible por la reducción de la penetración de la luz, por lo tanto, no existe el alimento suficiente para los insectos con hábitos alimenticios herbívoros (Hynes 1960), que habitan en este tipo de ambientes.

2) Relación de los parámetros físicos y químicos al nivel local con los determinantes al nivel regional

Las figuras 21C y 22C, presentan las proyecciones de las 30 estaciones (sobre los ejes F1 x F2) en función a los parámetros físicos y químicos medidos a la escala local o de la estación. Según estos parámetros, existe una buena discriminación de las hidro-ecoregiones concordando con la delimitación previa de las hidro-ecoregiones (Wasson & Equipo BIO-CAB 2001). La discriminación de las hidro-ecoregiones según las características físicas, sigue la pendiente de la Vertiente Oriental andina boliviana (Yungas amazónicas, sub-andino amazónico, la región del Escudo). Esta distribución regional, se evidencia en el eje F1 del análisis de los componentes principales (Figs. 21B y 22B). Es importante recalcar, que éste gradiente geomorfológico no equivale a una zonación longitudinal o altitudinal, los ríos de similar tamaño fueron seleccionados en diferentes cuencas, sin una relación longitudinal entre ellos (Rocabado *et al.* 2001).

Las hidro-ecoregiones de los Yungas (amazónicas y chaqueños) se distribuyen a manera de una faja con orientación NNE-ESE. En esta región se han registrado pendientes elevadas del río que van desde el 2.88 al 0.61 % y por presentar el sustrato más grueso (Sd84).

La región del sub-andino amazónico se caracteriza por presentar serranías con valles amplios paralelos al rumbo mayor de la cordillera (Montes de Oca 1997). Las pendientes de los ríos están comprendidas entre 0.21 y 0.76 %. Geológicamente, esta región se encuentra compuesta por rocas sedimentarias formadas por la consolidación de fragmentos derivados de la erosión de rocas preexistentes, originando según su

granulometría a lutitas, areniscas y conglomerados (Montes de Oca 1997), por lo tanto, con la mayor cantidad de elementos finos (arena, grava).

La región del Escudo está constituida por una secuencia de conglomerados de rocas graníticas, que por descomposición originan una gran cantidad de areniscas (Montes de Oca 1997), en ésta zona también podemos encontrar cuarcitas, granulitas e igneas metamorfoseadas de origen precámbrico (Jordán 2001). El sustrato de los dos ríos pertenecientes a la cuenca alta del Plata, es de origen cuaternario, formado por acumulaciones de depósitos sedimentarios o volcánicos con poca consolidación (Montes de Oca 1997). Por el tipo de sustrato ésta región tiene la mayor inestabilidad o movilidad del sustrato.

El eje químico (F2) separa a las regiones húmedas de las áridas. Los valles secos se separan de las zonas húmedas por presentar las concentraciones más elevadas de sólidos suspendidos y sólidos disueltos. Las areniscas, lutitas y limonitas de origen Silúrico - Devónico (Montes de Oca 1997), van a dar a los ríos por el efecto de las lluvias agresivas sobre los suelos desnudos y también, por el alto grado de inclinación de las pendientes ocasionando una fuerte erosión de los suelos.

La separación de los valles áridos sobre el eje F2 también se debe a las elevadas concentraciones de los materiales en suspensión, aunque se debe considerar que éstas variarán en los ríos, según sea la época (aumentará en época lluviosa y disminuirá en época seca). En la base de datos de Guyot (1993) en ríos de la cuenca Amazónica se puede observar que la concentración promedio de los sólidos suspendidos en los valles secos es de 11.9 g.l^{-1} y en la región de los valles áridos se estima una concentración promedio de 5.9 g.l^{-1} en época lluviosa (cit. en Wasson *et al.* en prensa). Por ejemplo, en el río Zudañez perteneciente a la hidro-ecoregión de los valles áridos (Va), las concentraciones de sólidos suspendidos en época seca, pueden disminuir hasta los 7 mg.l^{-1} y la conductividad de $354 \text{ }\mu\text{S.cm}^{-1}$ a de $163 \text{ }\mu\text{S.cm}^{-1}$ (Guyot 1993).

Jacobsen & Encalada (1998), trabajaron en ríos pequeños en los Andes ecuatorianos en dos épocas (húmeda y seca), ellos sugieren que los parámetros físicos y químicos permanecen constantes en época seca, mientras que en época lluviosa se producen cambios en las concentraciones de sólidos suspendidos, por el movimiento del sustrato, a la vez que se produce la remoción en los detritos y en las algas acumuladas en el fondo del sustrato.

3) Distribución regional de los factores abióticos en función a las características hidro-ecoregionales

Las hidro-ecoregiones en la cuenca amazónica boliviana están contituídas a partir de factores geofísicos (geomorfología, geología) y climáticos (lluvia, precipitación, temperatura, balance hídrico reflejado en la vegetación). Cuando se hace un cambio de escala al nivel de la estación (escala local) se puede observar que existe una correspondencia entre las características geofísicas de las hidro-ecoregiones con las parámetros físicos y la aridez de las hidro-ecoregiones con la química de los ríos. Esto explica porque la clasificación regional es más efectiva que la clasificación basada en un solo parámetro (pendiente o altura). Por ejemplo, la categoría de cuenca integra varios factores de igual manera, las hidro-ecoregiones integran a la vez la geomorfología y el clima (ver análisis discriminante, tabla 13).

Como mencionan Frissell (1986), Naiman (1992), Wasson *et al.* (1998a), Wasson & Barrère (1999), los determinantes primarios como la geología, el clima y el relieve son los que controlan el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos (hidro-química, hábitat, red trófica) a escalas inferiores. Este cambio de escala puede ser explicado con el siguiente ejemplo: En la hidro-ecoregión de los valles secos (Vs) se han registrado elevados valores de sólidos suspendidos, conductividad, turbidez e iones, todos éstos parámetros se encuentra relacionado con la geomorfología de la zona. El clima es seco,

con una precipitación promedio anual comprendida entre los 500 y 1000 mm (Gourdin 1997). La vegetación de ésta región, se encuentra muy degradada y está compuesta por formaciones xéricas espinosas (*Acacia caven*, *Prosopis alpataco*, *Acacia aroma*, *Prosopis laevigata*) y matorrales resinosos (*Baccharis dracunculifolia*, *Eupatorium buniifolium*) (Ribera et al. 1996). Por los procesos erosivos intensos de la zona, los materiales del sustrato, principalmente areniscas (Montes de Oca 1997) van a parar al río, elevando de ésta manera, las concentraciones de los sólidos suspendidos y de la turbidez. Como una consecuencia de este proceso, el desarrollo del perifiton es muy escaso o nulo y el alimento para los invertebrados es escaso (Allan 1995), por lo tanto se espera que la abundancia y diversidad de ésta zona sea baja.

Con este ejemplo, podemos ver más claramente las relaciones que existen entre los procesos a diferentes escalas. A continuación queda ver si la fauna de invertebrados bentónicos responde a éstos factores abióticos.

6.2 Parámetros bióticos

En las últimas décadas los estudios en ecología de ríos tropicales, han ido aumentando progresivamente (Fontaine & Bertel 1983) donde la dinámica biológica y sus interacciones están íntimamente relacionada con los parámetros abióticos (Power et al. 1988) y con los cambios de escalas, de acuerdo a esto, las preguntas que se busca responder son: ¿Existe una distribución cuantitativa y cualitativa regional?, ¿Existe un patrón de distribución faunística en base a los factores regionales?, en este caso se considerara de manera independiente la fauna de Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera. ¿De acuerdo a los rasgos biológicos y ecológicos de la fauna existe alguna distribución regional?

Binet (1998) dentro el proyecto BIOCAB (Biodiversidad acuática de la cuenca amazónica), aplicó el índice de Pfankuch (adaptado a los ríos andinos) obteniendo

regresiones con la riqueza y la densidad faunística. En éste análisis fueron consideradas 25 estaciones, excluidos los ríos Bugres, Blanco, Quizer, Paragua y Petas, los resultados indicaron una regresión negativa pero significativa entre el índice de Pfankuch y la riqueza ($P = 0.004$, $R^2 = 0.311$) (Fig. 49A).

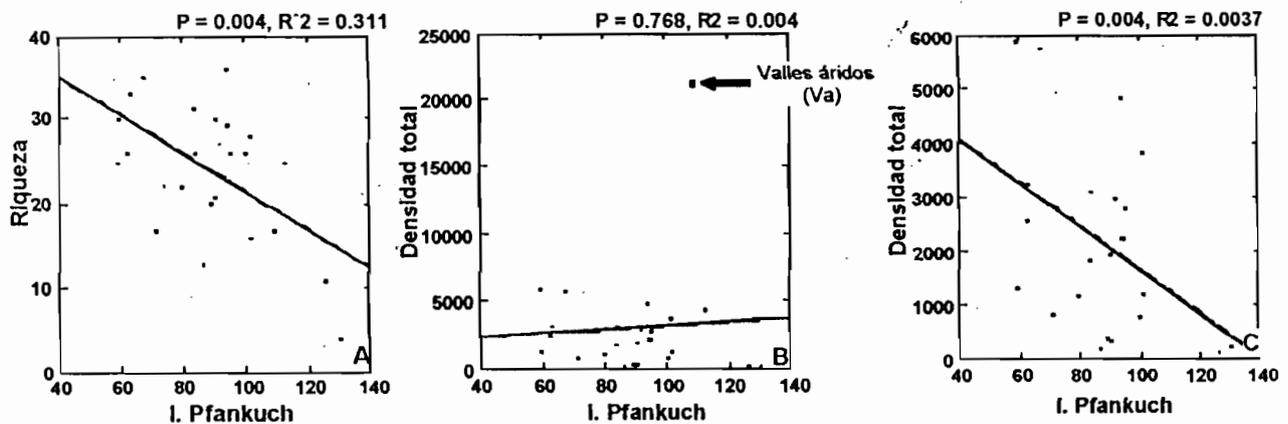


Fig. 49. Regresiones entre el índice de Pfankuch, la riqueza y abundancia (Binet 1998)

Sin embargo, la correlación con la abundancia no es significativa por el efecto de los valles áridos (Va) debido al aporte de materiales en suspensión producto de la erosión de la cuenca (Fig. 49B), pero si se elimina ésta hidro-ecoregión la correlación se vuelve negativa y significativa ($P = 0.004$, $R^2 = 0.0037$) (Fig. 49C).

6.2.1 ¿Existe una distribución cualitativa y cuantitativa regional por grupos taxonómicos?

Haciendo un análisis por grupos taxonómicos, se puede hacer una primera separación regional de la siguiente manera:

- La región de los Andes húmedos, que incluye a las hidro-ecoregiones de los Yungas amazónicas (Ya), Yungas chaqueños (Yc) y sub-andino amazónico (Sa) (Fig. 30), está dominada por cinco grupos de insectos con una abundancia similar (48 y 56

grupos taxonómicos). Los órdenes dominantes son Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera (Chironomidae) y Coleoptera, los que pueden ser utilizados para bioindicación. La familia con la mayor densidad en ésta tres regiones es Chironomidae. Turcotte & Harper (1982) realizó un estudio en río andinos ecuatorianos y observó que Chironomidae es el grupo más predominante, como ocurre en otros ríos Tropicales (Fittkau 1964 cit. en Turcotte & Harper 1982).

- La región de los valles secos (Vs), tiene la menor riqueza y abundancia con la presencia de solamente 4 órdenes: Ephemeroptera, Diptera, Coleoptera y Trichoptera dentro éste último orden el género *Smicridea* (Hydropsychidae) tiene la mayor abundancia regional. Estos bajos valores están dados por la inestabilidad de la cuenca en la región y por las elevadas concentraciones de sólidos suspendidos producto de procesos erosivos en la zona.
- En la región de los valles áridos (Va), la fauna más abundante pertenece a los órdenes Ephemeroptera, Diptera (Chironominae) y la clase Oligochaeta. La densidad de la fauna de Chironomidae y de Oligochaeta se ve incrementada cuando éstas, encuentran condiciones ambientales favorables, es decir fondos fangosos, arenosos y con abundante materia orgánica (Merritt & Cummins 1983, Roldán 1988).

Solamente en el río Comarapa perteneciente a ésta región, se han podido encontrar organismos pertenecientes al orden Hidrozoa ("hidras"). La presencia de estos organismos puede ser explicada de la siguiente manera: las Hidras son organismos carnívoros, cuya dieta alimenticia incluye larvas de insectos y principalmente oligoquetos (Tachet *et al.* 2000), habitan aguas corrientes y poco profundas, desarrollándose a temperaturas alrededor de los 20°C y a un pH de 7.0 a 8.3 (Roldán 1988). El río donde las hidras fueron colectadas, presenta las condiciones ideales para que ésta población se desarrolle, es decir, la temperatura registrada era

de 21.4°C, el pH casi neutro, con tendencia a básico (7.93) y sobre todo en ésta estación se ha podido encontrar la mayor abundancia de Oligochaeta. Según Pennak (1989), el crecimiento de la población de hidras es más densa durante los meses de calor, donde pueden encontrar los recursos alimenticios suficientes. Esta población muestra grandes fluctuaciones en relación al ciclo de vida de otras poblaciones de insectos que son más estables (Turcotte & Harper 1982).

En ésta región se puede hablar de una variación estacional, es decir la elevada abundancia principalmente de Oligochaeta y Chironomidae será baja en época de lluvia por el arrastre de sedimentos en la cuenca.

- En la región del Escudo, (alto y bajo) y de la cuenca del Plata la abundancia de los órdenes Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera y la clase Oligochaeta es similar (Fig. 30). La fauna presente en ésta región, tiene preferencias por habitar ambientes arenosos donde las pendientes de los ríos son muy débiles (0.03 % a 0.001%). Por ejemplo, la familia Gomphidae del orden Odonata, que se encuentra presente en mayor abundancia en la región de la cuenca del Plata (CP), habita en áreas de depósitos arenosos de ambientes lóticos (Carvalho & Nessimian 1998, Roldán 1988).

6.2.2 ¿Existe un patrón de distribución faunística regional?

Según el mapa factorial de la fauna (Fig. 31A), existe una separación de las hidrocoregiones (Fig. 31B) de la siguiente manera: El escudo alto (Ea), Escudo bajo (Eb) y la Cuenca del Plata (CP), esta separan por la presencia en mayor abundancia, de la subfamilia cf. Corynoneurinae (Diptera) y por la presencia de gasterópodos -Mollusca- de la familia Ampullaridae.

La región del Escudo (Ea, Eb, CP) también se diferencia por no tener en su fauna la presencia de organismos de las familias Odontoceridae, Philopotamidae, Perlidae, Hydrobiosidae, Corydalidae, Psychodidae, Psephenidae. Todas éstas familias se caracterizan por habitar ambientes lóticos, bien oxigenados en sustratos de piedras y rocas, características físicas dadas en la región de los Andes húmedos y no en el Escudo.

Entre los valles áridos (Va) y valles secos (Vs), también existe una fuerte diferenciación regional (Fig. 30C) sin embargo, ésta separación se puede atribuir a la riqueza baja encontrada en la región de los valles secos y la elevada abundancia en los valles áridos aunque la riqueza también sea baja.

En la región de los Andes húmedos podemos encontrar agrupadas las hidroecoregiones de los Yungas amazónicas (Ya), los Yungas chaqueños (Yc) y el subandino amazónico (Sa). La separación de la composición cualitativa de la fauna (Fig. 32 A-B), puede ser explicada de la siguiente manera: En la región de los Yungas amazónicas (Ya) la fauna predominante es de insectos. La estructura faunística de toda ésta región, se caracteriza por habitar ambientes lóticos, bien oxigenados con sustrato de piedras y rocas, características físicas dadas en toda ésta región (Merritt & Cummins 1983, Archangelsky 2001, Angrisano & Korob 2001, Romero 2001a, Romero 2001b). A nivel hidro-ecoregión 2, la abundancia y riqueza en los Yungas amazónicas bajos (Ya-b) está influenciada por los valores ácidos de pH (4.75 y 5.97).

La estructura faunística de la región de los Yungas chaqueños (Yc) también se encuentra formada por insectos del orden Hemiptera (Vellidae, Corixidae), Que no se encuentran en la región de los Yungas amazónicas. Estos organismos habitan ambientes lénticos en los remansos de los ríos, ya que son poco resistentes a las corrientes rápidas (Merrit & Cummis 1983, Roldán 1988).

La región del sub-andino amazónico (Sa), se diferencia por la presencia de los "no insectos", ausentes en la región de los Yungas amazónicas. La estructura faunística de ésta región se compone por Glossiphoniidae (sanguijuelas), Tricladida (planarias) y Gastropoda (moluscos). Ríos & Jacobsen (2002), compararon la riqueza de gasteropodos en un gradiente altitudinal de la cordillera de los Andes ecuatorianos y observaron que la mayor abundancia está dada en las tierras bajas de la amazonia ecuatoriana (entre los 350-500 m), ellos sugieren que la abundancia de estos organismos en esta zona, está relacionada con los altos valores iónicos registrados (alcalinidad, calcio, conductividad).

La presencia de Gasteropoda (Sphaeriidae, Hydrobiidae, Hyriidae) en el sub-andino podría estar relacionada con la presencia de rocas de edad ordovícica con depósitos calcáreos. Por lo regular, éste grupo vive en ambientes con muchas sales, especialmente de carbonatos de calcio, el cual es esencial para la construcción de su concha (Roldán 1988). En ésta zona Guyot (1993) registró elevadas concentraciones de calcio (hasta 30 mg/l) en cambio, en la región de los Yungas las concentraciones de calcio no superan los 6 mg/l.

6.2.3. Validación regional

Los trabajos de regionalización faunística están dirigidos a la definición de una fauna de referencia que pueda ser utilizada en programas de bioevaluación o en proyectos dirigidos a al uso y manejo potencial de las ecosistemas acuáticos (Hawkins 2000, Rabeni & Doisy 2000, Wasson & Equipo BIOBAB 2001). Muchos de éstos trabajos han sido desarrollados en los Estados Unidos y en Francia siendo casi nulos los estudios realizados en la región Neotropical.

Los resultados de regionalización con los invertebrados bentónicos son variados, Ivol (1998) en ríos de Francia, encontró una buena correspondencia regional entre la fauna y las seis hidro-ecoregiones consideradas, Feminella (2000) también encontró correspondencias regionales entre los invertebrados bentónicos - al nivel de géneros morfoespecies y familias - y las cuatro ecoregiones consideradas. Rabeni & Doisy (2000) en 44 ríos en el estado de Missouri (USA), observó que existen concordancias entre la fauna de invertebrados bentónicos y los sistemas de regionalización, entre las secciones ecológicas de Bailey y las ecoregiones de Omernik. Sin embargo, existen otros autores que sugieren que la clasificación regional utilizando las comunidades de invertebrados bentónicos, no es suficiente para realizar una evaluación biológica sin embargo, combinando variables como orden del río, gradiente del río y otros factores físicos de los ríos pueden ser utilizados para comprender e interpretar los sistemas acuáticos (Waite *et al.* 2000). Sandin & Johnson (2000) en Sweden han testado una clasificación geográfica utilizando los invertebrados bentónicos. Ellos observaron que la riqueza, abundancia y la densidad son parámetros que difieren entre las 6 ecoregiones consideradas. Sin embargo, sugieren que los invertebrados bentónicos utilizados en una clasificación regional para biomonitoreo no son convenientes porque se da un cambio gradual en la composición faunística de norte a sur, siendo los factores a gran escala (geográficos) y a pequeña escala los que influyen, en la estructuración de las poblaciones.

6.2.4. Fauna de referencia para la bioindicación entre los Yungas de Bolivia y Tucumán.

Según Turcotte & Harper (1982) una población formada de insectos es una población estable. Ya que la fauna de la región de los Yungas amazónicos (Ya) está formada casi exclusivamente por insectos se la puede considerar estable, entonces se

ve la posibilidad de plantear un índice biológico, inexistente hasta el momento para ésta región.

Los índices biológicos se basan en la composición y estructura de las poblaciones de organismos como repuesta integradora de todos los factores que componen o alteran el ecosistema (Goitia & Maldonado 1992). Dado que las poblaciones están en equilibrio con las características físico y químicas del sistema acuático, cualquier cambio podría causar la aparición o desaparición de algunas especies, o bien simplemente, puede dar la regulación ínter específica de las poblaciones, según las nuevas condiciones (Jalón *et al.* 1981).

El bosque de ceja yungueño, hacia el sur de Bolivia continúa hasta el bosque húmedo montano (piso superior de la formación Tucumano - Boliviana) en un rango altitudinal comprendido entre los 2000 a 3500 m. Esta formación se localiza en la porción sur de la Cordillera Oriental con una dirección de Norte a Sur (Ribera 1996).

Fernández *et al.* (2001), proporciona una lista detallada de la fauna de invertebrados bentónicos en cinco ríos de los Yungas del Nor-Este argentino, en las zonas de rápidos. La fauna taxonómica de esta región es similar en un 54% a la fauna de los Yungas amazónicos bolivianos. Sin embargo, varias de las familias que no están reportadas en el trabajo (anexo 7) estarían presentes si se muestrean todos los microhábitats (es decir incluir remansos, pozas), siendo la similitud de familias en ambas regiones mucho mayor (Fernández com. Per. 2002).

En base a este pequeño análisis se ve la posibilidad de plantear un índice en base al fondo faunístico común de referencia en la región de los Yungas (Bolivia – Argentina), y también para la región de los Andes húmedos incluido el sub-andino.

6.3 Distribución de las comunidades de Ephemeroptera y Plecoptera

La cuenca Amazónica Boliviana posee ambientes acuáticos muy diversificados y poco estudiados, en estos ambientes la fauna de invertebrados a nivel de géneros recién empieza a ser conocida (Rocabado *et al.* 2001). En toda el área de estudio se ha podido identificar un solo género del orden Plecoptera (*Anacroneuria*), aunque es muy probable que dentro de éste género se encuentren varias especies. Ya que alrededor de 280 especies han sido descritas solo para la región Neotropical (Stark 2001).

Los géneros de Ephemeroptera y Plecoptera encontrados en el área de estudio también se encuentran reportados en la Argentina y en Colombia (Dominguez *et al.* 1994, Zuñiga & Rojas 1995, Roldán 1988), y en pequeños ríos andinos ecuatorianos (Jacobsen & Encalada 1998). Sin embargo, en la región Neotropical la fauna de invertebrados aun es poco conocida. Por las publicaciones taxonómicas en Bolivia, se conoce menos del 10 % de la fauna de Ephemeroptera al nivel de género (Pescador *et al.* 2001).

En el presente trabajo fueron encontrados dos posibles nuevos géneros de la familia Baetidae que actualmente están en proceso de descripción por los especialistas taxónomos en la Universidad Nacional de Tucumán – Argentina.

En el río Blanco ubicado en la hidro-ecoregión del Escudo bajo (Eb), Nieto (2001) realizó la descripción del nuevo género *Chane* de la familia Baetidae, las ninfas de éste género presentan un inusual aparato bucal, poco característico de ésta familia.

Es claro que la región del Escudo (alto, bajo y la cuenca del Plata) se diferencia de la región de los Andes por tener una fauna característica que habita en ambientes arenosos (Fig. 36). En la región del Escudo, se ha encontrado la mayor abundancia de los géneros *Tricorythodes*, *Caenis* y *Simothraulopsis*, los dos primeros géneros están adaptados a ambientes lóticos, inestables y de deposición (Merritt & Cummins 1983, Jacobsen & Encalada 1998). Chutter (1968) indica que los individuos del género *Tricorythus* (similar a *Tricorythodes*), incrementan su densidad en zonas de los ríos

donde se puede encontrar abundante arena y sedimentos, ya que éstas ninfas poseen un cepillo peludo en sus piezas bucales posiblemente para poder extraer su alimento.

En la región de los Andes húmedos los géneros más abundante son *Baetodes*, *Camelobaetidius*, *Thraulodes* (Ephemeroptera) y *Anacroneuria* (Plecoptera). Corigliano *et al.* (2001) sugiere que éstos son géneros con una distribución a ríos de montaña o de colinas, aunque el río con la mayor altura donde tomo sus muestras está a 700 metros, en Córdoba – Argentina). *Baetodes*, *Camelobaetidius* y *Baetis* son los géneros dominantes en los ríos que provenientes de la cordillera en la cuenca del río Beni (Rocabado *et al.* 2001). La distribución de ésta fauna, puede estar relacionada con un efecto térmico.

El trabajo realizado por Wasson *et al.* (1989) mostró que en los ríos de los Yungas la temperatura puede llegar a los 18 °C, al pie de la cordillera (alrededor de los 1000 m) y a una temperatura media del aire de 20.5 °C en la población de Chulumani (Yungas peri amazónicos subhúmedos). En cambio, en la región del sub-andino el promedio de las temperaturas de 35 estaciones es de 22.4 y la máxima media alcanza a los 32.7 °C

La temperatura promedio que nosotros registramos en la región de los Yungas amazónicos fue de 19.8 y en el sub-andino de 28.6 °C. Esta diferenciación térmica, se debe a las altas pendientes extremadamente fuertes en de los valles que condicionan el traslado rápido de las masas de agua Wasson *et al.* (1989).

Según Ward (1992) la temperatura es el primer determinante de la comunidad biótica. Los ríos que provienen de la cordillera llegan a la región de los Yungas amazónicos por lo menos con dos grados centígrados menos que los ríos endógenos de la región (Wasson *et al.* 1989a).

En la región del sub-andino amazónico (Sa) se puede observar una gran diferencia de densidad y de riqueza, es así que surge la hipótesis de estacionalidad explicada de la siguiente manera: en el río Suapi del sub-andino se cuenta con dos épocas de

muestreo, el primero se realizó en el mes de octubre (fin de la época seca) donde la abundancia y riqueza es mucho menor el muestreo realizado el mes de agosto (época seca). Sin embargo, en el río Kilo Kilo de la región de los Yungas amazónicas (Ya) muestreado el mes de octubre la riqueza y la abundancia es similar a las otras estaciones de la misma hidro-ecoregión muestreadas en época seca. Entonces, se puede asumir que en la hidro-ecoregión del sub-andino se da un efecto de estacionalidad muy marcado, proceso que no parece darse en la región de los Yungas amazónicas donde la estructura de la población de Ephemeroptera parece ser mucho más estable.

La estructura de la comunidad en la hidro-ecoregión de los valles secos (Vs) corresponde a una reducción de la fauna de la región de los Yungas amazónicas (Ya). Son dos los géneros presentes en los valles secos y comunes a los Yungas amazónicos: *Thraulodes* y *Baetodes* (ver anexo 8).

La fauna en los valles áridos (Va) corresponde a la reducción faunística de los Yungas chaqueños (Yc) y del sub-andino amazónico (Sa). Los géneros comunes a las tres hidro-ecoregiones son: *Haplohyphes*, *Leptohyphes*, *Tricorythodes*, *Traverhyphes*, *Yaurina*, *Thraulodes*, *Hydrosmilodon*, *Baetodes*, *Cloeodes*, *Camelobaetidius*, *Americabaetis* y *Anacroneuria*. No obstante, los géneros que van desapareciendo hacia la región de los valles áridos son: *Euthyplocia*, *Tricorythopsis*, *Traverella*, *Nousia*, *Apobaetis*, *Guajjirolus*, *Callibaetis*, *Varipes*, *Gen 2*, *Caenis*. Solamente el género *Brasilocaenis* fue encontrado en los valles áridos y no así en las otras dos hidro-ecoregiones (Yc, Sa) (ver anexo 8).

A las regiones de los valles secos y los valles áridos, los géneros *Thraulodes* y *Baetodes* son comunes probablemente a que son "tolerantes" a las elevadas concentraciones de materiales en suspensión.

6.3.1 Estructura cuantitativa de la fauna de Ephemeroptera y Plecoptera

Debido a la alta variabilidad física a escala local, se buscó un modelo cuantitativo que explique localmente la distribución y abundancia de Ephemeroptera y Plecoptera, para esto se realizaron regresiones simples considerando la fauna presente en 30 + 1 y 23 estaciones. Los resultados mostraron que para las 30+1 estaciones las regresiones significativas están dadas para 5 parámetros y para 23 estaciones 2 parámetros (Fig. 39-40), ver cuadro resumen a continuación.

Parámetro	30 + 1 estaciones Andes + Escudo	23 estaciones Andes
FISICOS		
Diámetro del sustrato (Sd84)	***	
Indice de Pfankuch		
Altura	**	
Porcentaje de unidades lénticas		**
Inestabilidad del sustrato	***	
Pendiente promedio	***	
QUÍMICOS		
Conductividad		
PH		**
Sólidos suspendidos		
Alcalinidad		
Potasio	***	
Calcio		

II nivel de significancia de P
f = factor abiótico

Como se puede apreciar en el cuadro precedente, los parámetros no coincide con el número de estaciones involucradas en el análisis de regresión simple, el efecto que se da es más regional que local. Eso se debe a que las características regionales en el Escudo y la cuenca del Plata hacen que la regresiones sean significativas. Sin embargo,

éste efecto desaparece cuando se elimina estas regiones (ríos Bugres, Petas, Quizer, Paragua, Blanco).

Por lo tanto, no se ha podido encontrar un modelo que explique localmente la distribución de abundancia de la fauna presente en el sub-andino. Ya que para que un modelo sea estable o adecuado es necesario que este puedan proporcionar "parámetros comunes" con los que sea posible expresar cada ejemplo particular (Begon *et al.* 1988).

Con todo este análisis aún se conoce cómo y cuáles son los parámetros que intervienen en la distribución de la fauna de Ephemeroptera. Sin embargo, un análisis de regresión entre la densidad de Baetidae y 14 parámetros físicos y químicos en 13 estaciones en hidro-ecoregiones de la cuenca del río Beni, mostró regresiones significativas entre los géneros de la familia de Baetidae (*Baetodes*, *Camelobaetidius*, *Baetis*) vs. la pendiente promedio ($P = 0.002$, $R^2 = 0.610$) y la altitud ($P = 0.004$, $R^2 = 0.542$) (Rocabado *et al.* 2001), en este caso sola la pendiente promedio coincide con la distribución de la fauna en 30+1 estaciones.

En caso de considerarse el número de género, en las 30 + 1 estaciones, ningún parámetro explica la riqueza faunística, pero si se considera solamente 23 estaciones, el porcentaje de unidades lénticas es el parámetro que explicaría la riqueza ($P = 0.033$, $R^2 = 0.199$), (Fig.50).

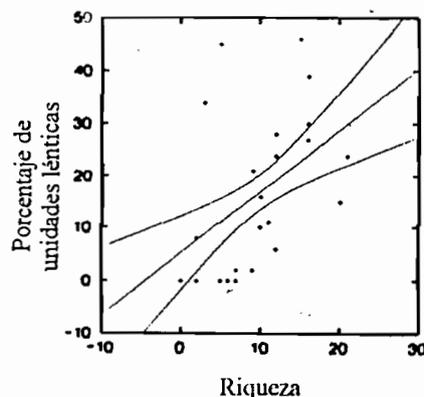


Fig. 50. Regresiones entre la riqueza total de Ephemeroptera y el porcentaje de unidades lénticas.

6.4 Distribución de las comunidades del orden Trichoptera

El orden Trichoptera está ampliamente distribuido sobre casi todo el mundo y ocupan la mayoría de los hábitats de agua dulce, lóticos y lénticos (Rincón & Pardo 1997). Al igual que la fauna de Ephemeroptera y Plecoptera, la fauna del orden Trichoptera es aun muy poco conocida especialmente en la región Neotropical. Angrisano (1995a), Angrisano & Korob (2001) presentan listas de los géneros y especies presentes en Argentina y países limítrofes, sin embargo, son muy pocos los reportes para Bolivia.

El orden Trichoptera es uno de los grupos de insectos más diversificados, existen aproximadamente 11000 especies citadas para América del Sur, Flint, en numerosos trabajo ha descrito más de 1000 especies en la región Neotropical.

Sin embargo, aun faltan claves taxonómicas para ésta zona. En el presente trabajo se reportan 3 posibles nuevos géneros, los cuales deben ser revisados por los taxónomos especialistas del orden.

6.4.1 Distribución regional del orden Trichoptera

Hidro-ecoregión nivel 1:

Las hidro-ecoregiones que se diferencian claramente son el Escudo bajo (Eb) y la cuenca del Plata (CP). Esta separación la hacen los géneros *Plectromacronema*, *Cymellus* y *Oxythira* (Fig. 43B). En el caso de *Plectromacronema* se ha visto que posee una banda longitudinal de pelos a lo largo de los segmentos abdominales 4-7 curvándose hacia el vientre en el octavo segmento abdominal (Angrisano & Kórob 2001), presumiblemente para poder desplazarse entre la arena, recordemos que en

éstas estaciones, el substrato se encuentra formado exclusivamente por arena gruesa y fina.

En las hidro-ecoregiones de los valles áridos y valles secos se ha encontrado al género *Smicridea* de la familia Hydropsychidae como el más importante, siendo muy abundante en la región de los valles áridos. En éstas dos hidro-ecoregiones se han registrado las mayores concentraciones de sólidos suspendidos y turbidez. La presencia de éste género, se la puede atribuir a que su tolerancia a éste tipo de condiciones ambientales, ya que han desarrollado adaptaciones morfológicas y de comportamiento.

Hidro-ecoregión nivel 2:

Sin embargo, una mejor separación regional está dada considerando una clasificación regional nivel 2 (Fig. 44C). La separación de los Yungas peri amazónicos subhúmedos (Ya-s), los valles semiáridos bajos (Va-b) y los valles secos (Vs) está dada por la presencia de los géneros *Smicridea*, *Ochrotrichia* y *Atopsyche*. Se puede asumir que éstos tres géneros son tolerantes a las elevadas concentraciones de sólidos suspendidos, turbidez y a los altos valores de conductividad eléctrica del agua. La región de los Yungas peri amazónicos subhúmedos (Ya-s) se separa de los Yungas peri amazónicos altos y bajos por tener las mayores concentraciones de sólidos suspendidos, producto de la erosión acentuada por los cultivos de la hoja de coca y por ser una zona de clima seco.

Los Yungas peri amazónicos bajos (Ya-b) se separa del resto por la presencia de los géneros *Nectopsyche*, *Grumichella* y *Atanotolica*. Aunque no se ha encontrado ninguna referencia bibliográfica que indique que éstos géneros habitan en ambientes ácidos, se puede asumir, que se trata de especies tolerantes a pH ácidos. El pH de las estaciones donde fueron colectados está comprendido en un rango de 4.75 a 5.97. Esta región, presenta suelos pedregosos superficiales con una considerable acumulación de materia orgánica, retardando la actividad de descomposición generando suelos ácidos

(Ribera *et al.* 1996), y también por la presencia de vetas de pirita que generan una fuerte acidez de las aguas (Guyot 1993).

A manera de resumen, se puede observar que una regionalización nivel 2 es más efectiva o evidente para los géneros del orden Trichoptera que para la distribución regional de los géneros del orden Ephemeroptera o para la fauna global al nivel de familia, donde ya se da una regionalización al nivel 1.

6.5 Estructura faunística en relación a los rasgos biológicos y ecológicos

Los rasgos de vida son todas las características morfológicas, fisiológicas, etológicas de un ser vivo, éstos rasgos, pueden ser utilizados para realizar clasificaciones funcionales de los invertebrados destinados a predecir los efectos de las perturbaciones naturales o antrópicas (Fossati *et al.* en prensa).

En éstas últimas décadas se han ido desarrollando métodos biológicos dirigidos a la evaluación de la calidad acuática y son muchos los métodos planteados. Sin embargo, en varios de éstos índices es indispensable el conocimiento taxonómico al nivel de especie. Uno de los principales problemas en la región Neotropical y principalmente en Bolivia es la falta del conocimiento taxonómico de la fauna al nivel de especie e inclusive al nivel de género en algunos órdenes. Para tener una relación, en Brasil y Argentina se conoce el 38 y 30 % respectivamente de las especies de Ephemeroptera y en Ecuador, Colombia, Venezuela, Bolivia se conoce menos del 10% (Pescador *et al.* 2001), un fenómeno parecido se da en los otros órdenes.

Sin embargo, la mayoría de los trabajos con los que se cuentan son netamente taxonómicos donde no se hace referencia a los aspectos bio-ecológicos de la fauna descrita. Por lo tanto, un método de bio-evaluación que considere los rasgos biológicos

y ecológicos permitiría solucionar de alguna manera la falta de éste conocimiento taxonómico. Este método podría consistir en la predicción del estado del medio acuático a partir de los rasgos biológicos y ecológicos de la comunidad faunística en función a la variabilidad y espacio temporal del hábitat (Frainey 1996, Fossati *et al. en prensa*) además de ser un método comparable entre regiones biogeográficas que difieren en su composición taxonómica (Statzner *et al.* 2001).

Por ejemplo Charvet (1999) en el río Chalaronne de Francia, utilizó diversos índices bióticos a fin de evidenciar el tipo de contaminación arriba y debajo de una planta de depuración. Sin embargo, ni los parámetros físico y químicos, ni los índices bióticos aplicados (IBGM, de diversidad de Margalef) dan una discriminación tan clara como la aplicación de los rasgos biológicos y ecológicos. Usseglio-Polatera *et al.* (2000) investigaron el uso potencial de los rasgos biológicos y ecológicos de los invertebrados bentónicos para medir la calidad acuática en los ecosistemas en la cuenca del río Loire (Francia), encontrando que existen diferencias en la combinación de rasgos bio-ecológicos de las comunidades en relación a la perturbación antropogénica. Ellos concluyeron que los rasgos pueden ser utilizados para evaluar el estado de los ecosistemas, siendo utilizados como una herramienta para el biomonitoreo según la diversidad funcional de las comunidades.

En el presente trabajo, el estudio de los rasgos bio-ecológicos se realizó con la fauna de invertebrados a nivel de familia, sin embargo se corre el riesgo de agrupar géneros de una misma familia con diferentes características biológicas y ecológicas, como es el caso de género *Oecetis* (Leptoceridae) que es predador, habita ambientes lóticos y se desplazan caminado, en cambio el género *Nectopsyche* de la misma familia, es desmenuzador, herbívoro, habita en ambientes más lénticos y se desplazan nadando (Meritt & Cummins 1983).

En contraste a este trabajo en Estados Unidos y principalmente en Europa se han desarrollado trabajos al nivel de especie que consideran rasgos biológicos y ecológicos detallados como por ejemplo: ciclos y periodos reproductivos por año, estado acuático, dispersión, forma de resistencia, tipo de nutrición, distribución transversal, distancia recorrida en contra corriente y muchas otras (Dolédéc & Statzner 1994, Richoux 1994, Usseglio-Polatera *et al.* 1994, Juget & Lafont 1999, Tachet *et al.* 2000).

Distribución regional

Según los 6 rasgos biológicos y ecológicos identificados existe una clasificación regional (Fig. 47 ABC) explicada de la siguiente manera:

1) La región de los Andes secos (Vs y Va) se separa por contar con la presencia de organismos que son filtradores y que construyen redes permaneciendo fijos al sustrato. La familia predominante en estas regiones es Hydropsychidae, caracterizada por construir refugios y redes de fragmentos orgánicos y minerales con una seda en forma de tamiz en la parte anterior que le sirve para filtrar las partículas que vienen en contracorriente (Wiggins 1977, Merritt & Cummins 1983, Roldán 1988). Estas larvas poseen un denso cepillo de setas a cada lado del labro que probablemente le sirve para alimentarse de algas, partículas orgánicas finas e insectos acuáticos pequeños (Wiggins 1977), habitan en ambientes lóticos y erosionados, tolerando aguas con un poco de contaminación (Merritt & Cummins 1983, Roldán 1988). Esta familia (Hydropsychidae), puede emplear sedas provenientes de las glándulas bucales, ubicadas en el labio para la construcción de redes y refugios entre piedras y palos, portando una trampa de filtración para capturar el alimento como algas, detritos orgánicos y macroinvertebrados pequeños (Rincón & Pardo 1997).

En éstas dos regiones se han registrado los valores más elevados de sólidos suspendidos y turbidez producto de la fuerte erosión de la zona, como ya se menciono anteriormente. En el trabajo de Fossati *et al.* (2001) sobre el impacto de los sedimentos

por la construcción de una carretera en el río Coroico (río Andino de los Yungas), indica que existe un efecto negativo de las concentraciones de sólidos suspendidos en la densidad de la fauna de invertebrados. En este trabajo la familia Hydropsychidae es la que tiene la mayor densidad después de las subfamilias Chironominae y Orthocladinae. Sin embargo, no existe una regresión lineal entre la densidad y los sólidos suspendidos, más bien es una regresión de segundo grado con un máximo para los valores intermedios de sólidos suspendidos. Entonces, la familia Hydropsychidae se ve favorecida por la concentración de sólidos suspendidos hasta cierto punto dado su modo de nutrición. Es decir, si no hay alimento transportado por el agua estos organismos no se pueden alimentar, pero si existe demasiado arrastre de sólidos minerales en suspensión sus redes son arrastradas y no pueden capturar su comida, siendo un efecto negativo para ellos. En cambio otro grupo de insectos se puede ver limitado por las elevadas concentraciones de sólidos suspendidos, por ejemplo los raspadores, que necesitan el crecimiento de algas endobénticas como fuente de alimentación.

3) La región del Escudo subhúmedo (Ea, Eb, CP) se separa por presentar una fauna con rasgos endobénticos, por ejemplo el género *Plectromacronema* (Hydropsychidae) posee adaptaciones morfológicas que le permiten moverse entre la arena, como ya se menciono anteriormente.

4) La región de los Andes húmedos (Ya, Yc, Sa), la fauna de referencia tiene una distribución de rasgos equilibrados, es decir varios rasgos coexisten en proporciones equilibradas. Se puede suponer que una perturbación o contaminación puede alterar este patrón, favoreciendo a unos rasgos y limitando a otros, en este sentido la predominancia de unos rasgos podría ser interpretada como bioindicador a una alteración.

6.5.1 Rasgos en relación con las teorías de perturbaciones

La hipótesis del River Habitat Templet (Townsend & Hildrew 1994), predice que en ambientes estables hay una coexistencia de los rasgos (A+B), mientras que en ambientes más variables algunos rasgos desaparecen (Fig. 4-5), este proceso parece darse en la región de estable de los Andes húmedos. Esta región se caracteriza por tener la mayor diversidad faunística y de rasgos bio-ecológicos. La fauna se caracteriza por presentar ciclos de vida largos (>a un año), con tasas de crecimiento más lentos. Son de gran tamaño por ejemplo, Corydalidae (Neuroptera), y de desarrollo lento correspondiendo un tipo de selección K. Estas estrategias son especialistas, usuarios eficientes de un ambiente determinado, sin embargo sus poblaciones pueden estar limitadas por los recursos (Smith & Smith 2001). Estas especies pueden tener presiones físicas o biológicas siendo resilientes es decir, que posee una rapidez de regreso al equilibrio después de una perturbación (Begon *et al.* 1988).

Según Townsend & Hildrew (1994) y Charvett (1999) predicen que en los habitats variables temporalmente o con algún grado de contaminación leve los invertebrados bentónicos son de vida corta, pero con poblaciones de rápido crecimiento, son de tamaño pequeño, tienen un gran número de descendientes por ciclo reproductivo. Se alimentan de detritos orgánicos o macrófitas, son colectores o filtradores y respiran con la ayuda de branquias o plastron.

En las regiones de los valles secos y valles áridos la familia representante es Hydropsychidae que son de tamaño pequeño, son filtradores y que permanecen fijos construyendo redes, por bibliografía también podemos encontrar que tienen de 1000-3000 descendientes por ciclo reproductivo, los adultos tienen duración de vida que va de una hora hasta los 30 días (Tachet *et al.* 2001). Estos organismos tienen una selección tipo r, es decir son organismos que ocupan habitats inestables o impredecibles que pueden ocasionar elevadas tasas de mortalidad independientemente a la densidad

poblacional son especies fuertes, adaptables (Smith & Smith 2001) y consideradas resistentes es decir poseen una rapidez de regreso al equilibrio después de haber sido perturbadas (Begon *et al.* 1988, Charvette 1999).

7. Conclusiones

Se ha podido evidenciar que existe una buena correspondencia entre las características geofísicas (geomorfología, geología) y clima (precipitación, temperatura, balance hídrico reflejado en la vegetación) con los parámetros físicos y químicos a nivel local, por lo tanto las hidro-ecoregiones pueden ser utilizadas para discriminar los parámetros abióticos en los ríos.

Se ha logrado establecer una extensa base de datos de macroinvertebrados en 30 ríos naturales (sin contaminación antrópica), de la cuenca amazónica boliviana, a nivel familia y a nivel de géneros en los ordenes (Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera).

Se ha visto que la región de los Andes húmedos (Yungas amazónicas, Yungas chaqueños, sub-andino amazónico), está dominada por cinco grupos de insectos: Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Chironomidae y Coleoptera. Esta estructura faunística, puede ser utilizada para plantear un índice biótico aplicable a los ríos de la región y por la semejanza con la fauna en la región del nor-este argentino, también puede ser aplicable a los ríos de los Yungas Tucumanos.

La hidro-ecoregión de los valles secos tiene la menor abundancia y riqueza, siendo Hydropsychidae la fauna dominante. En ésta región también se ha podido establecer que la fauna se encuentra negativamente influenciada por las elevadas concentraciones de los materiales en suspensión producto de los fuertes procesos erosivos de la cuenca.

En la hidro-ecoregión de los valles áridos se ha encontrado la mayor densidad, dominada por los grupos de Chironomidae, Ephemeroptera y Oligochaeta. Sin embargo,

dadas las características geofísicas y climáticas de la región se ha planteado la hipótesis de estacionalidad, es decir, ésta densidad bajará considerablemente en época húmeda. Sería recomendable realizar muestreos en ésta época para comprobar ésta hipótesis.

Por la estructura faunística tanto al nivel de familia como al nivel de género, la región del Escudo (Escudo alto, Escudo bajo, Cuenca del Plata) se diferencia claramente de la región de los Andes (húmedos y secos). Aquí surge la pregunta ¿Será posible que exista una barrera biogeográfica que explique esta distribución?, este es un aspecto que deberá ser considerado en futuros proyectos de investigación.

- ***Ephemeroptera y Plecoptera***

En la región de los Andes existen 5 grupos de fauna: El primer grupo se encuentra formado por una fauna pobre pero de amplia distribución en las hidro-ecoregiones de los Yungas amazónicos, Yungas chaqueños y sub-andino amazónico (*Terpides*, *Ulmeritus*, *Farrodes*).

El segundo grupo, está formado por una fauna ampliamente difundida en la región de los Yungas amazónicos, Yungas chaqueños, sub-andino y muy poco en la región del Escudo (*Baetodes*, *Anacroneuria*, *Thraulodes*, *Leptohyphes*, *Camelobaetidius*, *Americabaetis*, *Cloeodes*).

En el tercer grupo, se encuentra la fauna presente en las hidro-ecoregiones de los Yungas chaqueños y sub-andino y muy poco en los Yungas amazónicos y el Escudo (*Brasilocaenis*, *Nousia*, *Tricorythodes*, *Traverella*).

El cuarto grupo, formado por la fauna abundante en las hidro-ecoregiones de los Yungas chaqueños, sub-andino amazónico y Escudo (*Varipes*, *Yaurina*, *Traverhyphes*, *Haplohyphes*, *Apobaetis*, *Callibaetis*, *Hydrosmilodon*, *Tricorythopsis*, *Guajirolus*).

En el quinto y último grupo, se encuentra la fauna poco abundante presente en las hidro-ecoregiones de los Yungas Chaqueños, Sub-andino y Escudo (*Euthyplocia*, *Caenis*).

Aparentemente la densidad y riqueza de Ephemeroptera y Plecoptera en la región del sub-andino es mucho más susceptible al cambio estacional que en la región de los Yungas amazónicos que cuenta con una estructura más estable, ésta también es otra hipótesis a ser comprobada.

No se ha podido encontrar un modelo que explique la distribución y abundancia local de la fauna de Ephemeroptera y Plecoptera.

- ***Trichoptera***

Al nivel de género la fauna de Trichoptera se diferencia mucho mejor al nivel de hidro-ecoregión nivel 2, que la fauna de Ephemeroptera y al nivel de familia, aportando una información más que todo tipológica.

El efecto del pH ácido en la región de los Yungas amazónicos bajos (Ya-b) hace que exista una clara separación regional con una fauna "tolerante". Los géneros más representantes en esta región son *Atanotolica*, *Grumichella* y *Netopsyche*.

Las hidro-ecoregiones de los Valles secos (Vs), Valles semi-áridos bajos (Va-b) y los Yungas amazónicos áridos (Ya-a) aparentemente presentan una fauna tolerante a las elevadas concentraciones de sólidos suspendidos y elevados valores de conductividad. Los géneros representantes son *Smicridea*, *Ochrotrichia*, *Atopsyche*.

- ***Rasgos Biológicos y Ecológicos***

La región de los Andes húmedos (Yungas amazónicas, Yungas chaqueños, sub-andino amazónico) presenta un fondo faunístico poco especializado, con una gran diversidad biológica y de rasgos biológicos y ecológicos. Los rasgos dominantes son la respiración por agallas, la herbivoría y el desplazamiento con su casa.

La región del Escudo (alto, bajo y la cuenca del Plata) presentan una fauna más especializada, son organismos endobénticos, colectores y detritívoros.

Los valles secos y áridos, también presentan una fauna más especializada a las elevadas concentraciones de sólidos suspendidos. Son organismos que construyen redes y de hábitos alimenticios filtradores.

8. Referencias bibliográficas

Allan J.D. 1995. Stream ecology: structure and function of running waters. Chapman & Hall. London. 388 p.

Angelier E. 2000. Écologie des eaux courantes. Librairie Tec & Doc, París. 199 p.

Angrisano E. 1995a. El orden Trichoptera en la Argentina y países limítrofes. *Physis* 50:19-25.

Angrisano E. 1995b. Contribución al conocimiento de las *Oxyethira* Neotropicales (Trichoptera, Hydroptilidae). *Physis* 50: 27-35.

Angrisano E & Korob P. 2001. Trichoptera. pp. 55-92. *En*: Guía para la determinación de los Artrópodos bentónicos Sudamericanos. Fernández H. & Domínguez E. (eds.). UNT – EUdeT. Tucumán. 282 p.

Amoros C & Petts G.E. 1993. Hydrosystèmes fluviaux. Collection d'Ecologie (24). Masson. Paris. 300 p.

Archangelsky M. 2001. Coleoptera. pp. 131-153. *En*: Guía para la determinación de los Artrópodos bentónicos Sudamericanos, Fernández H. & Domínguez E. (Ed.). UNT – EUdeT. Tucumán. 282 p.

Beck S. 1988. Las ecoregiones ecológicas y las unidades fitogeográficas de Bolivia. pp. 233-267. *En*: Morales C. (ed.). Manual de Ecología. Instituto de Ecología – UMŞA, La Paz.

Begon M. Harper J. & Townsend C. 1988. Ecología, individuos, poblaciones y comunidades Omega, Barcelona. 886 p.

Binet D. 1998. Régionalisation et caractérisation géomorphologiques des cours d'eau dans le bassin amazonien de Bolivie. Rapport de stage de fin d'études, ENGEES Strasbourg et ORSTOM. La Paz. 94 p.

Bry X. 1996. Analyses factorielles multiples. Economica, París. 110 p.

Carvalho A.L. & Nessimian J.L. 1998. Odonata do estado do Rio de Janeiro, Brasil: habitats e hábitos das larvas. pp. 3-28. *En*: Nessimian J.L. & A.L. Carvalho (eds.).

Ecología de Insectos Acuáticos. Series Oecologia Brasiliensis. vol. V. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

Charvet S. 1999. Intégration des acquis théoriques récents dans le diagnostic de la qualité écologique des cours d'eau à l'aide des bioindicateurs invertébrés. Doctoral thesis. Université de Lyon I & Cemagref, Lyon. 71pp. + anexos.

Chevenet F, Dolédec S. & Chessel D. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology* 31: 295-309.

Chessel D. & Dolédec S. 1996. Programmatèque ADE: analyses multivariées et représentations graphiques de données écologiques, v 4.0. Université de Lyon I, France.

Chuter F.M. 1968. The effects of silt and sand on the invertebrate fauna of streams and rivers. Trabajo que forma parte en la disertación para obtener el grado de doctor en la Universidad de Rhodes, Grahamstown.

Corigliano M.del C., Gualdoni M. C., Oberto M.A. & Raffaini G.B. 2001. Longitudinal distribution of the mayfly (Ephemeroptera) communities at the Chocancharava river basin (Cordoba, Argentina). pp. 89-95. *En*: E. Domínguez (ed.). Trends in research in Ephemeroptera and Plecoptera. Kluwer Academic/Plenum Publisher. N. York. 476 pp.

Daget J. 1979. Les modèles mathématiques en écologie. Collection d'Ecologie (8). Masson, Paris: 172 p.

De La Fuente J. 1994. Zoología de artrópodos. Interamericana – McGraw Hill, Madrid. 805 pp.

Domínguez E., Hubbard M. & Peters W. 1992. Clave de ninfas y adultos de las familias y géneros de Ephemeroptera (Insecta) Sudamericanos. *Biología Acuática* 16. ILPLA.UNLP. La Plata. 32 pp.

Domínguez E., Hubbard M. & Pescador M. 1994. Los Ephemeroptera en Argentina. Fauna de agua dulce de la República de Argentina. Buenos Aires. 33 (1): 1-142.

Dolédec S & Chessel D. 1994 Co-inertia analysis: an alternative method for studying species – environment relationships. *Freshwater Biology* 31: 277 – 294.

Dolédec S & Statzner B. 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: 548 plant and animal species in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31: 523-538.

Ellenberg H. 1981. Mapa simplificado de las ecoregiones de Bolivia. Desarrollar sin destruir. Instituto de Ecología, La Paz.

Erman D. & Erman N. 1984. The response of stream macroinvertebrates to substrate size and heterogeneity. *Arch. Hydrobiol.* 108: 75-82.

Feminella J. 2000. Correspondence between stream macroinvertebrate assemblages and 4 ecoregions of the southeastern USA. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 19(3): 442-461.

Fernández H., Romero F., Peralta M. & Grosó L. 2001. La diversidad del zoobentos en ríos de montaña del noreste de Argentina: comparación entre seis ríos. *Ecología Austral* 11:9-16.

Fontaine T. D. & S. M. Bartell 1983. Dynamics of lotic ecosystems. Ann Arbor Science, Ann Arbor, Michigan 35-48.

Frissell C.A., Liss W.J., Warren C.E. & Hurley M.D. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing stream in a watershed context. *Environmental Management*.10: 199-214.

Flowers R.W. & Domínguez E. 1992. New genus of Leptophlebiidae (Ephemeroptera) from Central and South America. *Entomol. Soc. Am.* 85 (6): 655-661.

Fossati O., Wasson J.G., Hery C., Salinas G & Marín R. 2001. Impact of sediment releases on water chemistry and macroinvertebrates communities in clear water Andean streams (Bolivia), *Arch. Hydrobiol.* (151) 1: 30-50.

Fossati O., Dumas P. Archaimbault V. Rocabado G., Fernández H., Wasson J.G. & Usseglio-Polatera P. *En prep.* Use of life traits for neotropical stream invertebrates. Examples from Bolivia and Argentina.

Goitia E. & Maldonado. 1992. Evaluación de la calidad del agua del río Rocha mediante organismos bentónicos. pp. 191-196. *En:* V. Ricaldi. C. Flores & L. Anaya (eds.). Los recursos hídricos y su dimensión ambiental. AGID GEOSCIENCE SERIES. N°20.

Gordon N., McMahon T. & Finlayson B. 1992. Stream hydrology. An introduction for ecologists. University of Melbourne. Wiley. UK. 526 p.

Gourdin F. 1998. Régionalisation des déterminants géomorphologiques des hydrosystèmes dans le bassin Amazonien Bolivien: cas de la zone andine. Rapport de stage de fin d'études, ENGEES Strasbourg et ORSTOM. La Paz. 78p. + anexos.

Guyot J.L. 1993. Hydrogéochimie des fleuves de l'Amazonie Bolivienne. ORSTOM, coll. Etudes et thèses, Paris. 261 pp.

Haycok K., Roth J. & Gagnon J. 1993. STATVIEW (4.02). Editado por Abacus concepts, California.

Hawkes H.A. 1975. River zonation and classification. pp. 312-374. *En:* River Ecology, Whitton B.A. (ed.). Blackwell. Colorado.

Hawkins C.P., Norris R.H., Gerritsen J., Hughes R.M., Jackson S.K., Johnson R.K & Stevenson R.J. 2000. Evaluation of the use of landscape classifications for the prediction of freshwater biota: synthesis and recommendations. *J. N. Am. Benthol. Soc* 19 (3): 541-556.

Hughes R.M. & Larsen D.P.1988. Ecoregions: an approach to surface water protection: *Journal of Water Pollution Control Federation* 60(4):486-493.

Hynes H.B. 1960. The biology of polluted waters. Liverpool University Press. 25-65p.

Ivol J.M., Philippe M., Belliard J. & Wasson J.G. 1996. Approche écosystémique du bassin de la Loire. Phase II. Thème II: Milieu aquatique, CEMAGREF. Lyon. Rapport intermédiaire. Convention n° 5 - 94 : 68 p.

Ivol J.M. 1998. Hydro-écorégions du bassin de la Loire et variabilité des communautés macrobenthiques: essai de typologie régionale et référentiel faunistique. Doctoral thesis. Université Lyon I & CEMAGREF, Lyon. 250 pp.

Jacobsen D & Encalada A. 1998. The macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highland streams in the wet and dry season. *Arch. Hydrobiol.* 142 (1): 53-70.

Jalón D., Tánago M. & Viedma M. 1981. Importancia de los insectos en los métodos biológicos para el estudio de la calidad de las aguas: Necesidad de su conocimiento taxonómico. *Graellsia* (35): 143-148.

Jordán W. 2001. Enciclopedia de Bolivia. Oceano, Barcelona. 31-238.

Juget J. & Lafont M. 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic oligochaeta in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31: 417-437.

Lebart L., Morineau A. & Fénelon JP. 1985. Tratamiento estadístico de datos. Métodos y programas. MARCOMBO, Barcelona. 593 pp.

Lebart L., Morineau A. & Piron M. 1995. Statistique exploratoire multidimensionnelle. Dunod. Paris 439 p.

Lewis A.E. 1979. Bioestadística. C.E.C.S.A. México. 107-117p.

Liberman M. 1987. Impacto ambiental de un proyecto de integración en praderas nativas de Bolivia. 78 p.

Lotspeich F.B. 1980. Watersheds as the basic ecosystem: this conceptual framework provides a basis for a natural classification system. *Water Resources Bulletin* 16 (4): 581-586.

Malavoi J.R. & Souchon Y. 1996. Dynamique fluviale et dynamique écologique. *La Houille Blanche* 6: 98-107

Malavoi J.R. 1989. Typologie des faciès d'écoulement ou unités morphodynamiques des cours d'eau à haute énergie. *Bulletin français de la pêche et la pisciculture* 15: 189 - 210.

Merritt R. & Cummins K. 1983. Aquatic insects of North America. Segunda Edición. Kendall/Hunt Pub. Co, Iowa EUA. 722p.

Montes de Oca I. 1997. Geografía y recursos naturales de Bolivia. Academia Nacional de Ciencias de Bolivia. La Paz. 614 p.

Naiman R.J., Lonzarich D.G., Beechie T.J. & Ralph S.C. 1992. General principles of classification and the assessment of conservation potential in rivers. pp. 93-123. *En*: Boon P.J. Calow P. y Petts G.E. (eds.). *River Conservation and Management*. Wiley & Sons, Chichester, UK.

Nieto C. 2001. Two new species of the genus *Guajirolus* (Ephemeroptera: Baetidae) from Bolivia and Argentina. pp. 36. *En*: memorias del X International Conference on Ephemeroptera and XIV International Symposium on Plecoptera. Perugia – Italia.

Pennak R.W. 1989. Fresh water invertebrates of the United States, John Wiley & Sons (eds.). 803 pp.

Pescador M.L., Hubbard M.D. & Zúñiga M. Del C. 2001. The status of the taxonomy of the mayfly (Ephemeroptera) fauna of South America. pp. 37-42. *En*: E. Domínguez (eds.). *Trends in Research in Ephemeroptera & Plecoptera*. Kluwer Academic/Plenum Publishers.

Pfankuch J. 1975. Stream reach inventory and channel stability evaluation – U.S.D.A. Forest Service, Region 1 Missoula, Montana. 22 p.

Pla L.E. 1986. Análisis multivariado: método de componentes principales. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos (O. E. A). Monografía (27) : 94 p.

Power M.E., Stout R.J., Colbert E.C., Harper P.P., Hauer F.R., Matthews W.J., Moyle P.B. Stutzner B. & Wais De Badgen W. 1988. Biotic and abiotic controls in river and stream communities. *J.N. Am. Benthol. Soc.*, 7 (4): 456-479.

Rabeni Ch. & Doisy. 2000. Correspondence of stream benthic invertebrate assemblages to regional classification schemes in Missouri. *J.N. Am. Benthol. Soc.*, 19 (3):419 – 428.

Ribera M. 1992. Regiones ecológicas. pp. 9 - 71. *En*: Marconi M. (ed.). Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia. Centro de datos para la conservación USAID - Bolivia, La Paz.

Ribera M., Liberman M., Beck E. & Moraes M. 1996. Vegetación de Bolivia. pp. 169 - 222. *En*: Mihotek K B. (ed.). Comunidades, territorios indígenas y biodiversidad en Bolivia. Univ. Gabriel René Moreno & CIMAR, Santa Cruz.

Richoux P. 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic Coleoptera in the in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31: 377 – 395.

Rincón M.E. & Pardo R. H. 1997. Trichoptera. pp. 85 - 99. *En*: M. E. Rincón, R.H. Pardo. R. Ospina & P. Muñoz de Hoyos (eds.). Seminario invertebrados acuáticos y su utilización en estudios ambientales, Bogotá. 211 p.

Ríos B. & Jacobsen D. 2002. Riqueza y abundancia de Gastropoda (Mollusca) con respecto a variables ambientales en ríos a diferentes altitudes en el Ecuador. 13 p. *En*: Memorias del V Seminario Colombiano de Limnología & I reunión Internacional de Limnología del Alto Amazonas, Leticia.

Rosenberg D.M. & Resh V.H. 1998. Introduction to freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. *En: Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. M. Rosenberg & V. H. Resh (eds.). Chapman Hall, New York. 488 p.

Rocabado G. & Wasson J.G. 1999. Regionalización de la fauna bentónica en la cuenca Andina del río Beni (Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 6: 121-132.

Rocabado G., Wasson J.G. & Lino F. 2001. Distribution of Ephemeroptera in the Andean part of the rio Beni drainage basin (Bolivia): regional pattern or control at the local scale?. pp. 161-172. *En: E. Domínguez (ed.). Trends in research in Ephemeroptera and Plecoptera*. Kluwer Academic / Plenum Publisher. N. York.

Roldán G. 1985. Contribución al conocimiento de las ninfas de los Efemerópteros (Clase: Insecta, Orden: Ephemeroptera) en el departamento de Antioquía, Colombia. *Actualidades Biológicas, Universidad de Antioquía* 14 (51): 3-13.

Roldán G. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del departamento de Antioquía. Universidad de Antioquía. Medellín 217 pp.

Roldán G. 1992. Fundamentos de Limnología Neotropical. Universidad de Antioquía. Medellín 529 pp.

Rojas A. M. & Zuñiga M.C. 1993. Plecoptera. pp. 101-119. *En: M.E. Rincón., R. Ospina & R.H. Pardo (eds.). Seminario invertebrados acuáticos y su utilización en estudios ambientales, Bogotá.*

Romero V.F. 2001a. Megaloptera. pp. 111-130. *En: Guía para la determinación de los Artrópodos bentónicos Sudamericanos*, H. Fernández & E. Domínguez (Eds.). UNT – EUdeT. Tucumán.

Romero V.F. 2001b. Plecoptera. pp. 93-120. *En: Guía para la determinación de los Artrópodos bentónicos Sudamericanos*, H. Fernández & E. Domínguez (Eds.). UNT – EUdeT. Tucumán.

Sandin L. & Johnson R.K. 2000. Ecoregions and benthic macroinvertebrate assemblages of Swedish streams. *J. N. Am. Benthol. Soc*, 19(3): 462-474.

Sarmiento J. 1992. Ecosistemas acuáticos y recursos hidrológicos. pp. 293-319 *En: Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia*. M. Marconi (ed.). Centro de Datos para la Conservación USAID Bolivia, La Paz.

Schäfer A. 1985. Fundamentos de ecología e biogeografía das águas continentais. Editora da Universidade. Porto Alegre 532 p.

Smith R. L. & Smith T. M. 2001. Ecología. Ediciones Addison Wesley, Madrid 642 p.

Sokal R. R. & Rohlf F.J. 1986. Introducción a la bioestadística. Serie de Biología Fundamental. Reverté S.A. Barcelona 362 p.

- Starck B.P. 2001. A synopsis of neotropical Perlidae (Plecoptera). pp. 405-422. *En*: E. Domínguez (ed.). Trends in research in Ephemeroptera and Plecoptera. Kluwer Academic/Plenum Publisher. N. York 476 p.
- Statzner B., Bis B., Dolédec S. & Usseglio-Polatera P. 2001. Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Basic Appl. Ecol.* 2: 73-85
- Tachet H., Richoux P., Bournaud M. & Usseglio-Polatera P. 2000. Invertébrés d'eau douce systématique, biologie, écologie. Ediciones CNRS, Paris 588 p.
- Townsend C. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 8 (1): 36 - 50.
- Townsend C. & Hildrew A. 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology* 30: 265 – 276.
- Turcotte P & Harper P.P. 1982. The macro-invertebrate fauna of a small Andean stream. *Freshwater Biology*. 12: 411 - 419.
- Usseglio – Polatera P. & Tachet H. 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: Plecoptera and Ephemeroptera in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31: 357 – 375.
- Usseglio-Polatera P. Bournaud M. Richoux P. & Tachet H. 2000. Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology* 43, 175-205.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* 37:130 - 137.
- Waite I., Herlihy A., Larsen D., Klemm D. 2000. Comparing strengths of geographic and nongeographic classifications of stream benthic macroinvertebrates in the Mid-Atlantic Highlands, USA. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 19 (3) :429-441.
- Ward J. & Stanford A. 1983. The intermediate - disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. pp. 347 – 356. *En*: T.D. Fontaine, & S. M. Bartell (eds.). Dynamics of lotic ecosystems, *Ann Arbor Science*, Michigan.
- Ward J.V. 1992. River Ecosystems. Colorado, pp. -1-12 *En*: Encyclopedia of Earth System Science, Vol. 4. Academic Press.
- Walpole W. & Myers B. 1989. Probabilidad y Estadística II. Reveré S.A. Barcelona 419-484 p.
- Wasson J.G 1989. Éléments pour une typologie fonctionnelle des eaux courantes: 1. Revue critique de quelques approches existantes. *Bulletin d'Ecologie*, 20 :109-107.
- Wasson J.G. Guyot J.L. Dejoux C. & Roche A. 1989a. Régimen térmico de los ríos de Bolivia. Publicación ORSTOM – PHICAB. La Paz, 35 p.

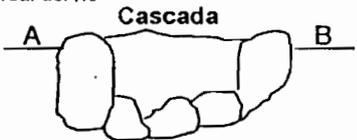
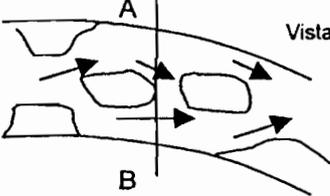
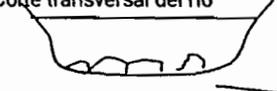
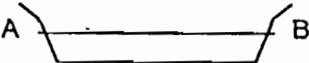
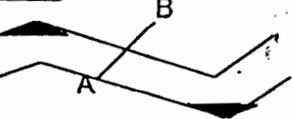
- Wasson J.G., Bethemont J, Degorce J. N., Dupuis B. & Joliveau T. 1993. Approche écosystémique du bassin de la Loire: éléments pour l'élaboration des orientations fondamentales de gestion. Phase I: Etat initial – Problématique. Rapport d'étude. Cemagref Lyon & Université de St. Etienne (CNRS 260). 120 p. + anexos.
- Wasson J.G. 1994. Ecorégions et systèmes de référence. Séminaire national du 2 et 3 novembre 1994. Les variables biologiques, des indicateurs de l'état de santé des écosystèmes aquatiques. AGTHM, Actes du Colloque 5:37 – 47.
- Wasson J.G., Bonnard R. & Maridet L. 1995. Réponses globales des invertébrés benthiques aux conditions d'habitat physique dans des cours d'eau salmonicoles: perspectives d'intégration dans des modèles habitat - poissons. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture* 337/338/339 :291-299.
- Wasson J.G., 1996. Structures régionales du bassin de la Loire. *La Houille Blanche*, 6/7-1996: 25-31.
- Wasson J.G., Malavoi J.R., Maridet L., Souchon Y. & Paulin L. 1998. Impacts écologiques de la chenalisation des rivières. Editions du Cemagref, Coll. Etudes, Gestion des Milieux aquatiques, N° 14 Paris, 158 p.
- Wasson J.G., Marín R., Guyot J.L. & Maridet L. 1998b. Hydro-morphological variability and benthic community structure in five high altitude Andean stream (Bolivia). *Verhandlungen Internationale Vereinigung fur Theoretische and Angewandte Limnologie* 26 (3): 1169-1173.
- Wasson J.G. & Barrère B. 1999. Regionalización de la cuenca Amazónica Boliviana: Las hidro-ecoregiones de la zona Andina. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 6:111-120.
- Wasson J.G & Equipe BIOCAB, 2001. *Le projet " BIOBAB " Biodiversité aquatique dans le Bassin Amazonien Bolivien : Facteurs de contrôle, Dynamique et Usages. Rapport de synthèse. Première partie : Présentation du projet et conditions de réalisation.* Rapport IRD, Paris & la Paz, CD-ROM, 67 p.
- Wasson J.G., Barrera S., Barrère B., Binet D., Collomb D., Gonzales I., Gourdin F., Guyot J.L., & Rocabado G. (in press). - Hydro-ecoregions of the Bolivian Amazon Basin – the geographical frame of running water ecosystems functioning. In : McClain M.E., (ed.), *Ecohydrology of South American Rivers and Wetlands* : IASH special publication N°6, chap 5.
- Wiggins G. 1977. Larvae of the North American caddisfly genera (Trichoptera). Universidad de Toronto, Toronto y Buffalo, 401 pp.
- Wilkinson L. 1992. SYSTAT: The system for statistics, Evanston, IL. V 5.2.
- Williams D. & Felmate B. 1992. Aquatic insects. CAB International, Oxon. 358 pp.
- Zúñiga M. & Rojas A. 1995. Contribución al conocimiento del orden Ephemeroptera en Colombia y su utilización en estudios ambientales. Actas del Seminario "Invertebrados

acuáticos y su utilización en estudios ambientales". Universidad Nacional de Colombia.
Santafé de Bogotá: 121-146

ANEXO 1

MICROHÁBITATS DE AGUAS CORRIENTES

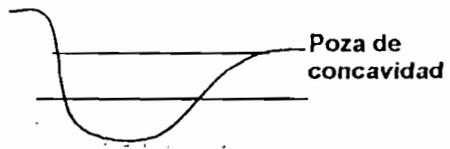
Según Malovoi (1989) y Anglier (2000)

Descripción	Esquema
<p>Caídas: Se produce cuando la roca aflora y un accidente geológico conduce a una rotura con un salto importante. El sustrato son rocas y bloques, el tamaño de la sección de la poza es reducido y la velocidad de la corriente acelerada.</p>	<p>Corte longitudinal de río</p> 
<p>Cascada: Al pie de una cascada la fuerza de la corriente excava el lecho, formándose un bañador en el que la energía almacenada por el agua es despedida, la corriente es débil y la granulometría del sustrato fina: Grava, arena y arenilla.</p>	<p>Corte transversal del río</p> 
<p>Rápidos Sobre fuertes pendiente (>4%), la corriente es rápida, turbulenta y se forman remansos. La granulometría es grande, bloques susceptibles a ser desplazados por las crecidas. La distribución de los materiales es aleatoria. Detrás de los bloques se pueden depositar materiales finos, gravas y arena.</p>	<p>Vista superior</p>  <p>Rápido</p>
<p>Rifle En el lecho que se amplia, el agua y su velocidad disminuyen (<40 cm/s), así como la turbulencia. Son las zonas de depósitos minerales.</p>	<p>Corte transversal del río</p>  <p>Rifle</p> <p>Corte longitudinal del río</p> 
<p>Planos En un lecho de poca pendiente la velocidad de la corriente es uniforme (<40 cm/s), de igual manera la profundidad (< 40 cm). La turbulencia es parcialmente nula, el sustrato más grueso son los quijarro y la grava aportada por las crecidas. En estiaje son las zonas de tránsito de materiales finos más que de las zonas de depósito o erosión</p>	<p>Corte transversal del río</p>  <p>Plano</p> <p>Vista superior del río</p> 

Pozas

Son zonas profundas (>60 cm), se han formado durante las crecidas, la granulometría del substrato es variable. Tienen orígenes diversos (obstáculos dentro el lecho menos), son de pendiente débil.

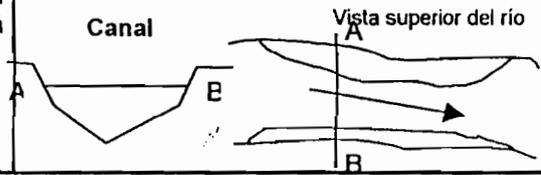
Corte longitudinal del río



Canales

Se caracterizan por perfil en cubeta y profundidad importante. Según la velocidad en de la corriente será canal lóxico o léntico.

Corte transversal del río



ANEXO 2

Nombres y códigos de las Hidro-ecoregiones identificadas en la cuenca Amazónica boliviana (Wasson *et al.* *En prensa*)

Dominio	HER nivel 1	COD	HER nivel 2	COD
AH Andino húmedo	Cordilleras glaciares	Cg	Cordilleras glaciares	Cg
	Montañas húmedas	Mh	Montañas húmedas	Mh
	Yungas peri-amazónicas	Ya	Ya – altos	Ya-a
			Ya – bajo	Ya-b
			Ya – Subhúmedos	Ya-s
			Ya – Chapare hyper-húmedo	Ya-co
Yungas peri-chaqueños	Yc	Yungas peri-chaqueños	Yc	
AS Andino seco	Valles secos intra-andinos	Vs	Valles secos intra-andinos	Vs
	Montañas secas	Ms	Ms - altas	Ms -a
	Valles semi-áridos	Va	Valles semi-áridos interno	Va-i
			Valles semi-áridos bajos	Va-b
SH Subandino húmedo	Subandino peri-amazónico	Sa	Sa – húmedo alto	Sa-a
			Sa – húmedo bajo	Sa-b
			Sa- hyper-húmedo	Sa-h
			Sa- subhúmedo	Sa-s
SS-Subandino seco	Subandino peri-chaqueño	Sc	Sc – semi-seco	Sc-s
			Sc- seco	Sc-a
LA- Llanos amazónicos	Bosque amazónico de Pando	La	Bosque amazónico de Pando	La
LB Llanos del Beni	Bosques inundables de llanos	Lb	Lb – Bosque húmedo peri-andino	Lb-bh
			Lb – Bosque subhúmedo peri-chaqueño	Lb-bs
	Sabanas lateríticas de llanos	Li	Sabanas lateríticas de llanos	Li
	Sabanas alcalinas de llanos	Ls	Ls – Sabana alcalina inundable	Ls-ai
Zona de transición Beni Chaco	Lt	Zona de transición Beni Chaco	Lt	
LC – Llanura del Chaco	Llanura seca del chaco	Lc	Lc – Llanura xérica del chaco	Lc-ll
			Lc – Serranías y mesas Chiquitanas	LC-sm
ES – Escudo Subhúmedo	Escudo subhúmedo alto	Ea	Ea – Serranías subhúmedas	Ea-ss
			Ea – Penillanura subhúmeda estacional	Ea-pe
			Ea – Meseta del Cerrado	Ea-mc
EH – Escudo húmedo	Escudo húmedo bajo	Eb	Eb – Penillanura húmeda boscosa	Eb-ph
			Eb – Depresiones aluviales	Eb-da

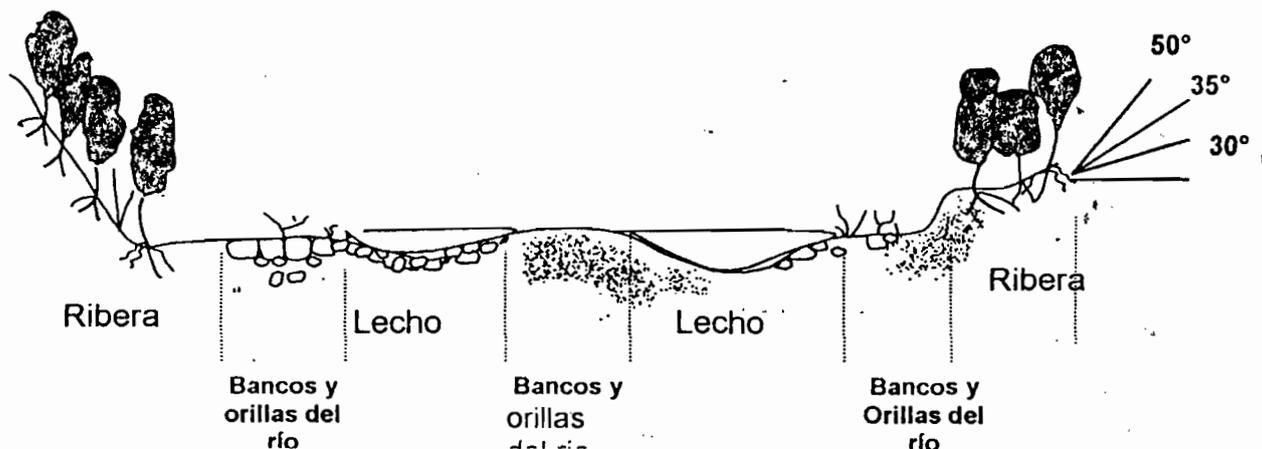
AH	Azonal – Valles secos de Yungas	Ay	Valles secos de Yungas	Ay
LA	Azonal – Bosque galería	Ab	Bosque galería Amazónicos	Ab-A
LB			Bosque galería del Beni	Ah-B
LB	Azonal - humedales	AH	Humedales del Beni	Ah-B
LC			Humedales del Chaco	AH-C
EH			Humedales del Escudo	Ah-E
LC	Azonal - Arenales	Aa	Arenales	Aa

ANEXO 4

DETERMINACIÓN DEL INDICE DE PFANKUCH ADAPTADO PARA LOS RÍOS ANDINOS

Definición de las categorías

- **RIBERAS:** Parte de la sección del valle situada entre el cauce y la pendiente de la cuenca (o el nivel del agua para las crecidas de agua excepcionales) y el nivel de la ribera en aguas altas. Zona susceptible a estar recubierta por las inundaciones excepcionales. En general, presencia de vegetación terrestre es peremne. Ocasionalmente contiene islas o islotes que son recubiertos por vegetación.
- **BANCOS Y ORILLAS:** Parte de la sección carece de agua en época seca, pero puede inundarse. Presencia de algunos arbustos, en general, se observan pequeñas plantas o hierbas sobre los bancos de grava o de tierra. Los límites son los orillas y el nivel actual (aguas bajas) del río. Los bancos de piedras, gravas o sedimentos forman islotes al medio del río y hacen parte de esta categoría.
- **LECHO:** Parte del río con agua en la estación seca. Zona de escurrimiento actual.



Riberas	Estable 1	Bastante estable 2	Inestable 3	Muy inestable 4
Pendiente de las riberas Coef:2	Pendiente <30° sobre las dos riberas	Pendiente de 30-35° sobre una o a veces las dos riberas	Pendiente frecuentemente >35-50° sobre una o las dos riberas	Pendiente > a los 50° en una o las dos riberas
Derrumbes potenciales* Coef:3	No hay signo de caídas pasadas o potenciales de bloques enteros del suelo o de residuos gruesos	Caídas raras y/o pequeñas. La mayoría son cicatrices por la vegetación. Débil potencial a futuro.	Algunos signos de uno o muchos derrumbes pasados, medianamente importantes. Pueden seguir otros derrumbes	Derrumbes frecuentes o importantes no cicatrizados. Aportan sedimentos justo a las orillas todo el año o riesgo inminente.
Troncos flotantes potenciales Coef:2	Principalmente ausentes en la rivera. Gruesos restos difícilmente elevables, bien bloqueados por la vegetación	Presentes pero la mayor parte del tiempo, no son pequeños y grandes brazos muertos	Presentes con volúmenes y tamaños considerables. A veces algunos pequeños árboles pequeños en las proximidades inmediatas de los orillas.	Cantidad mediana a importante. Predominancia de grandes troncos. Árboles muertos en suspensión sobre los orillas. Restos gruesos que causan perturbaciones.
Protección por la vegetación ribereña Coef:3	Densidad de la vegetación >90%. El vigor y la variedad de las plantas (especies y algas) indican una masa de raíces profundas, densas, consolidan el suelo.	Densidad de la vegetación entre el 70 y 90%. Pocas especies o poco vigorosas, red de raíces menos densa y profunda.	Densidad entre 50 y 70%. Plantas aun menos vigorosas, red de raíces poco profundas y discontinuas.	Densidad < 50%. Plantas poco vigorosas, poco variadas, red de raíces pobre y poco profunda y discontinua.
Bancos	Estable 1	Bastante estable 2	Inestable 3	Muy inestable 4
Capacidad del canal Coef:1	Ampliamente suficiente por el caudal actual. Crecidas continuas. Largo (borde lleno/profundidad) (borde lleno<7)	Adecuado. Desbordes raros. Larg / prof.= 8 a 15	Contiene el rigor de las crecidas actuales. Desbordes ocasionales. Larg/prof.=15 a 25	Insuficiente. Desbordes corrientes. Larg / Prof:>25
Constitución de las orillas Coef:2	> 65% de rocas. Numerosas piedras elongadas (>30cm) y angulosas.	40 a 65% de rocas. Principalmente de las pequeñas piedras y pavimentados de 15 a 30 cm	20 a 40% de rocas, la mayor parte entre 8 y 15 cm, aunque de mayor tamaño pueden estar presentes	< 20% de rocas. Fragmentos del tamaño de las gravas o menor a 8 cm.

Obstrucción, desviadores, de los sedimentos Coef:2	Rocas y viejos troncos fuertemente encajados sobre los bancos. Tramo de escurrimiento sin trancas ni depósitos	Presencia de obstrucciones que causan contracorriente. Erosiones y rampas de pequeñas pozas. Obstrucciones y desviadores más recientes y menos fuertemente encajados	Obstructores y desviadores medianamente frecuentes e inestables, se desplazan con las crecidas y provocan la delimitación de los ríos y el relleno de las pozas	Obstructores y desviadores frecuentes que provocan la erosión de los orillas durante todo el año. Mucho sedimento, canal de escurrimiento con escombros
Erosión de las orillas Coef:4	Débil o no aparentemente. orillas <u>écorchéés</u> raros y menos de 15 cm de altura.	Orillas erosionadas al exterior de las curvas y en los estrangulamientos de las orillas erosionadas sobre menos de 30 cm	Erosión significativa. Corte de las orillas sobre los 30 a 60 cm. Almohadas de raíces en suspensión. En mutación evidente.	Cortes cerca continuos, sobrepasan los 60 cm. Caídas frecuentes de las orillas en suspensión
Depósito Coef:4	Solamente algunas playas de depósitos puntuales. El lecho mediano es apenas más grande que el lecho menor	Algunas nuevas playas en formación de depósito, la mayor parte del tiempo con gravas gruesas, detrás de las obstrucciones. lecho medio/ lecho mínimo.<1.5	Depósito moderado de nuevas gravas y arena gruesa sobre las playas viejas y a veces recientes. Facies tipo rifles predominantes. 1.5<lecho medio / lecho mínimo.<2	Depósitos extendidos, constituidos principalmente por partículas finas. Desarrollo acelerado de playas de depósito Lecho medio / lecho mínimo >2
Lecho	Estable 1	Bastante estable 2	Inestable 3	Muy inestable 4
Angulosidad de las rocas Coef: 1	Esquinas agudas y angulosas. Superficies planas y rugosas	Esquinas y ángulos redondeados. Superficies dulces y planas.	Esquinas y ángulos bien redondeados en dos dimensiones	Esquinas y ángulos bien redondeados en todas las dimensiones. Superficies lisas
Brillo Coef: 1	Superficies recubiertas por algas unicelulares o minerales. Brillantes de la superficie <5%. Muy resbaladizas.	Presencia de algas o de sedimentos sobre muchas piedras. Puede haber hasta un 35% de superficie de brillantes sobre las piedras más grandes que son un poco más resbaladizas	Presencia poco abundante (sobre una pequeña parte de la piedra solamente) de perifiton o de sedimentos finos sobre las piedras más gruesas, en las zonas lentas.	Piedras brillantes. Alguna diferencia entre las dos caras de las piedras. Superficie expuesta o recubierta.

Lecho		Estable 1	Bastante estable 2	Inestable 3	Muy inestable 4
Pavimento Coef: 2		La estructura de las piedras forma un pavimento sólido. Piedras encastradas difícil o imposible de moverlas con los pies	Pavimento mediano con algunos muy encajados. Podemos desplazar las piedras con el pie. Algunas rocas pueden ser desalojadas en aguas altas	Baja diversidad en el tamaño de las piedras. Aparentemente no sobrepuestas. La mayor parte de las piedras se pueden mover con la punta de los pies.	No hay pavimento evidente. Débil variedad de tamaño. Fácilmente movibles. Muchas piedras son solamente posadas. Se desplazan al caminar por encima
Porcentaje de materiales estables Coef: 4	de	80-100% (en superficie) de materiales estables	50-80% de materiales estables	20-50 % de materiales estables	0-20 % de materiales estables
Estabilidad de las facies Coef: 4	de	No hay variabilidad inter-anual, del desplazamiento de las facies.	Poca modificación de las facies de una estación a la otra. Solamente algunos alargamientos o retrocesos de los bancos, pero estabilidad de las formas mayores.	Desplazamiento de las facies de una estación a la otra, o modificaciones importantes	Creación y desaparición de facies en el año. Modificaciones posibles en el largo del lecho. Creación eventual de nuevos brazos.
Estabilidad del substrato Coef: 2	del	Menos del 5% del largo del taño afectado por la erosión y depósitos. Substrato aparentemente bien estable, igual en las piedras pequeñas y los sedimentos. No hay lugares de depósito de sedimentos finos	De 5 a 30%. Erosión a nivel de los estrangulamientos y sobre las rampas puntuales. Algunos depósitos en las pozas y contracorrientes.	De 30 a 50%. Erosión y depósito al nivel de los estrangulamientos de los codos y de los troncos. El substrato se desplaza por las pequeñas crecidas.	Más de 50% del substrato puede estar en estado de movimiento a lo largo de todo el año. Presencia de numerosos lugares de depósito con sedimentos finos o de grava
Vegetación acuática y algas filamentosas Coef: 1		Abundante. Desarrollo principalmente de musgos, verde oscuro a lo largo de todo el año de la misma manera en los rápidos.	Frecuente. Algas y musgos en las aguas lentas y en las pozas. Musgos presentes también dentro de los rápidos	Presente. Puntualmente a menudo en las zonas de contra corriente. Producción estacionaria de algas.	Musgos y algas perennes raras o ausentes. Pueden tener una producción a corto tiempo de algas verdes jóvenes.

Hoja de campo para medir el Índice de Pfankuch (proyecto BIOCAB)

COD-RIO Nombre RIO	Observador 1 Fecha		
Parametros	Coef	NOTA a 4	Nota Final
RIBERAS			
Pendiente de las riberas	2		
Derrumbes potenciales	3		
Palizadas potenciales	2		
Vegetación ribereña	3		
Sub Total			
ORILLAS Y BANCOS			
Capacidad hidráulica	1		
Substrato de las orillas	2		
Obstrucciones, desviadores	2		
Erosión de las orillas	4		
Depósitos minerales	4		
Sub Total			
CAUCE			
Angulosidad de las rocas	1		
Brillo de las piedras	1		
Substrato pavimentado	2		
% elementos estables	4		
Estabilidad de los facies	4		
Estabilidad del substrato	2		
Vegetación macroscópica	1		
subtotal			
INDICE DE PFANKUCH			
Ancho del lecho activo			
Profundidad del lecho			
Ratio Ancho/ Prof.			
Pendiente del Valle			
Pendiente de las laderas			
Granulometria		Plano	Radier
% Bloques > 26 cm			

COD-RIO Nombre RIO	Observador 2 Fecha		
Parametros	Coef	NOTA 1 a 4	Nota Final
RIBERAS			
Pendiente de las riberas	2		
Derrumbes potenciales	3		
Palizadas potenciales	2		
Vegetación ribereña	3		
Sub Total			
ORILLAS Y BANCOS			
Capacidad hidráulica	1		
Substrato de las orillas	2		
Obstrucciones, desviadores	2		
Erosión de las orillas	4		
Depósitos minerales	4		
Sub Total			
CAUCE			
Angulosidad de las rocas	1		
Brillo de las piedras	1		
Substrato pavimentado	2		
% elementos estables	4		
Estabilidad de los facies	4		
Estabilidad del substrato	2		
Vegetación macroscópica	1		
subtotal			
INDICE DE PFANKUCH			
Ancho del lecho activo			
Profundidad del lecho			
Ratio Ancho/ Prof.			
Pendiente del Valle			
Pendiente de las laderas			
Granulometria		Plano	Radier
% Bloques > 26 cm			

HOJA DE CALCULO PARA MEDIR EL INDICE DE PFANKUCH

COD RIO: MIG	Nombre Río:	MIGUILLAS				
Fecha: 09/06/1994	Observadores.	JLM	PB	LC		
Parametros	Coef	obs1	obs2	obs3	Nota final	Nota pond.
RIBERAS						
Pendiente de las riberas	2	1			1	2
Derrumbes potenciales	3	2			2	6
Palizadas potenciales	2	1.5			2	4
Vegetación ribereña	3	1			1.5	4.5
Sub Total		5.5	0	0	6.5	16.5
ORILLAS y BANCOS						
Capacidad hidráulica	1	0.5			0.5	0.5
Substrato de las orillas	2	3			3	6
Obstrucciones, desviadores	2	1.25			1.25	2.5
Erosión de las orillas	4	2.5			2.5	10
Depositos minerales	4	3			3	12
Sub Total		10.3	0	0	10.3	31
CAUCE						
Angulosidad de las rocas	1	2			2	2
Brillo de las piedras	1	1			1	1
Substrato pavimentado	2	3			3	6
% elementos estables	4	3			3	12
Estabilidad de los facies	4	1.5			1.5	6
Estabilidad del substrato	2	3.25			3.25	6.5
Vegetación macroscopica	1	1.5			3	3
subtotal		15.3	0	0	16.8	36.5
Pfankuch %	55.26%		PFANKUCH			84
Nota maxi 152		Suma 1+2+3				

ANEXO 5

CODIGO PARA MEDIR LA MOVILIDAD DEL SUBSTRATO

Tamaño y códigos del sustrato (Fuente: Gordon et al. 1992, Proyecto BIOCAB)

SUBSTRATO	CODIGO	TAMAÑO	DIAMETRO	phi
Rocas	R	> 1024 mm	1440	-10
Rocas planas	D	> 1024 mm	1440	-10
Bloques	B	256 - 1024 mm	512	-9
Bloque grueso	BG	512 - 1024 mm	720	-9
Bloque fino	BF	256 - 512 mm	360	-8
Piedras	P	64 - 256	128	-7
Piedra gruesa	PG	128 - 256	180	-7
Piedras fina	PF	64 - 128	90	-6
Cascajos	C	16 - 64	32	-5
Cascajo grueso	CG	32 - 64	45	-5
Cascajo fino	CF	16 - 32	23	-4
Gravas	G	2 - 16 mm	8	-2
Grava gruesa	GG	8 - 16 mm	11	-3
Grava fina	GF	2 - 8 mm	4	-1
Arena	S	0.063 - 2	0.5	2
Árena gruesa	SG	0.5 - 2	1	1
Arena fina	SF	0.063 - 0.5	0.2	4
Limo	L	0.004 - 0.063	0.03	8
Arcilla	A	< 0.004	0.002	10
sin información	X			

Códigos para calcular la inestabilidad considerando el porcentaje de Bloque + Roca (%B+R) y el porcentaje de la Grava + Arena (%G+S)

% B+R	CODIGO
INESTABILIDAD	
0 - 4 %	4
5 - 8 %	3
9 - 16 %	2
17 - 32 %	1
> 32 %	0

% G + S	CODIGO
(Sin limo)	INESTABILIDAD
0 - 4 %	0
5 - 8 %	1
9 - 16 %	2
17 - 32 %	3
33 - 64 %	4
> 64 %	5

Códigos para el cálculo de la inestabilidad del Substrato

a) Estabilidad:

ESTABILIDAD CODIGO	
Estable	0
Poco estable	1
Inestable	2

b) Angulosidad:

ANGULOSIDAD CODIGO	
Anguloso	0
Intermedio	1
Redondo	2

c) Estructura:

ESTRUCTURA/CODIGO	
Pavimento Armadura	0
Tejado suelto	2

d) Forma:

FORMA	CODIGO	A/B
Aplanado	0	$A > 3B$
Intermedio	1	$A \approx 2B$
Esférico	2	$A \approx B$

ANEXO 6

Valores de densidad y riqueza por hidro-ecoregiones

Fauna total Fauna de Ephemeroptera Fauna de Trichoptera

HIDRO-ECOREGION NIVEL 1 (HER1)

TAXA	Riqueza	Abundancia	Riqueza	Aundancia	Riqueza	Aundancia
	General		Ephemeroptera		Trichoptera	
Ya	25.3	1147.9	6.9	250.6	8.3	263.2
Yc	27.6	1950.2	14.8	538.8	7.4	299.8
Sa	28.7	1269.6	12.3	281	8.7	282.3
Va	21	7681.5	8.5	317	3.5	592
Vs	7.5	116	1.5	4.5	3.5	45.5
Eb	22	481	8	122	3	12
Ea	22.5	2361.5	7.5	333.5	4.5	11.5
CP	23	561	9	220	3.5	12.5

HIDRO-ECOREGION NIVEL 2 (HER2)

TAXA	Riqueza	Abundancia	Riqueza	Aundancia	Riqueza	Aundancia
	General		Ephemeroptera		Trichoptera	
Ya-a	29	1512	8	350	10	383
Ya-s	23	1334	6	263	6	76
Ya-b	19	358	5	48	7	86
Yc	28	1950	15	539	7	300
Sa-a	28	1217	12	245	7	225
Sa-b	30	1309	13	308	10	325
Vs	8	116	2	5	4	46
Va-b	21	7682	9	317	4	592
Eb-ph	22	481	8	122	3	12
Ea-pe	17	1893	2	36	0	0
Ea-ss	28	2830	13	631	9	23
CP	23	561	9	220	4	13

ANEXO 7

Composición Faunística en los Yungas Bolivianos y Argentinos.

(Fuente: Fernández *et al.* 2001)

	BOLIVIANOS	ARGENTINOS
Anisoptera	X	
Baetidae	X	X
Belastomatidae		X
Biepharoceridae	X	X
Caenidae	X	
Calamoceratidae	X	
Ceratopogonidae	X	X
Corixidae	X	
Coryladiidae	X	X
Culicidae		X
Chironomidae	X	X
Dolichopodidae	X	X
Dryopidae	X	
Dytiscidae	X	
Elmidae	X	X
Empididae	X	X
Ephydriidae		X
Gelastocoridae	X	
Gerridae	X	
Glossosomatidae	X	X
Helicopsychidae	X	X
Heleididae		X
Hydrobiosidae	X	X
Hydrophilidae	X	X
Hydropsychidae	X	X
Hydroptilidae	X	X
Leptoceridae	X	X
Leptohyphidae	X	X
Leptophlebiidae	X	X
Nauconidae	X	
Odontoceridae	X	X
Perlidae	X	
Philopotamidae	X	
Polycentropodidae	X	X
Psephenidae	X	X
Psychodidae	X	X
Psychomyiidae	X	
Pyralidae	X	
Simuliidae	X	X
Staphylinidae	X	
Tabanidae	X	
Tipuliidae	X	X
Zygoptera	X	X
Collembola	X	
Crustacea	X	
Hidracarina	X	X
Mollusca	X	
Nematoda	X	X
Oligochaeta	X	X
Tricladida	X	
Total	46	31

Cuenca del río Beni en Bolivia y Salí, Juramento, Bermejo en Argentina

ANEXO 8

Géneros de Ephemeroptera y Plecoptera presentes en las hidro-ecoregiones de los Yungas amazónicos (Ya), valles secos (Vs), valles áridos (Va), sub-andino amazónico (Sa) y yungas chaqueños (Yc)

TAXA	Ya	Vs	Vs/Ya	Va	Sa/Yc	Sa/Va/Yc
<i>Euthyplocia</i>					X	
<i>Haplohyphes</i>				X		X
<i>Leptohyphes</i>	X			X		X
<i>Tricorythodes</i>	X			X		X
<i>Traverthyphes</i>	X			X		X
<i>Tricorythopsis</i>					X	
<i>Yaurina</i>	X			X		X
<i>Thraulodes</i>	X	X	X	X		X
<i>Traverella</i>	X				X	
<i>Terpides</i>	X					
<i>Ulmeritus</i>	X					
<i>Farrodes</i>	X					
<i>Nousia</i>	X				X	
<i>Hydrosmilodon</i>				X		X
<i>Apobaetis</i>					X	
<i>Guajirolus</i>					X	
<i>Baetodes</i>	X	X	X	X		X
<i>Moribaetis</i>	X					
<i>Cloeodes</i>	X			X		X
<i>Camelobaetidius</i>	X			X		X
<i>cf. Paracloeodes</i>	X					
<i>Americabaetis</i>	X			X		X
<i>Callibaetis</i>					X	
<i>Varipes</i>	X				X	
<i>Gen 2</i>	X				X	
<i>Gen 3</i>	X					
<i>Caenis</i>					X	
<i>Brasilocaenis</i>	X			X		
<i>Anacroneuria</i>	X			X		X