

ESTRUCTURA DE MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS EN UN RÍO ALTOANDINO DE LA CORDILLERA REAL, BOLIVIA: VARIACIÓN ANUAL Y LONGITUDINAL EN RELACIÓN A FACTORES AMBIENTALES

AQUATIC MACROINVERTEBRATE STRUCTURE IN A HIGH-ANDEAN STREAM OF THE CORDILLERA REAL, BOLIVIA: ANNUAL AND LONGITUDINAL VARIATIONS IN RELATION TO ENVIRONMENTAL FACTORS

Carlos I. Molina^{1,2}, François-Marie Gibon³, Julio Pinto¹ y Claudio Rosales^{1,2}

Resumen

Este trabajo describe la estructura de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en un río altoandino de la cuenca amazónica boliviana. Se describe la variación anual y longitudinal en relación a factores ambientales. Este río libre de influencias antropogénicas, presenta una baja heterogeneidad longitudinal pero importantes variaciones de flujo. Además, como muchos ríos altoandinos, está alimentado y consecuentemente regulado por un glaciar (Mururata). Este fenómeno decrece y está amenazado por la desaparición de los glaciales tropicales a causa del calentamiento global. Los efectos de la fauna podrían ser drásticos. Nuestros resultados muestran una baja riqueza de taxa de macroinvertebrados que sin embargo son abundantes, especialmente aquellas poblaciones que son permanentes: Baetidae (*Andesiops peruvianus*), Leptophlebiidae (*Meridialaris tintinnabula*), Gripopterygidae (*Claudioperla tigrina*), Simuliidae, Chironomidae y Oligochaeta. Mediante herramientas estadísticas de análisis multivariado, demostramos que la densidad y la riqueza de las poblaciones de macroinvertebrados están influenciadas por las variaciones de descarga hidráulica.

Palabras clave: macroinvertebrados acuáticos, retroceso de glaciales, descarga hidráulica

Abstract

This work describes the structure of a macro invertebrate community in a high Andean stream of the Bolivian Amazon basin. Annual and longitudinal variations in relation to environmental factors are described. This stream has a low longitudinal heterogeneity, high flow variations, and is free of anthropogenic influences. In addition, this river as many other high-Andean waterways, is fed and consequently regulated by a glacier (Mururata). This is a diminishing phenomenon, so the river is threatened by the disappearance of tropical glaciers due the global climatic warming. The effects on the aquatic fauna could be drastic. Our results show low taxa richness, which are nevertheless abundant, especially those macro invertebrates whose populations are permanent: Baetidae (*Andesiops peruvianus*), Leptophlebiidae (*Meridialaris tintinnabula*), Gripopterygidae (*Claudioperla tigrina*), Simuliidae, Chironomidae and Oligochaeta. Using Multivariate Analysis, we demonstrate that the densities and richness of the benthic populations are under the influence of hydrological discharge variations.

Key words: Aquatic macroinvertebrates, hydrological discharge, Andes, Bolivia

Introducción.

Los ríos altoandinos son importantes precursores de grandes ríos, cuyo estudio contribuye al conocimiento de la sumatoria de procesos que tiene lugar en las regiones bajas de la cuenca Amazónica (Allan *et al.*, 2006). Por otro lado, muchos de estos ríos altoandinos poseen un origen proveniente del deshielo de los glaciares, que en la actualidad están desapareciendo por su acelerado retroceso, por efecto del calentamiento global (Francou *et al.*, 2000; Gallaire *et al.*, 2000). Pese a esta realidad son pocos los estudios que se han realizado en los ríos de la

región altoandina, respecto a sus características faunísticas y medioambientales.

Los macroinvertebrados constituyen importantes comunidades biológicas que caracterizan los cursos de aguas corrientes -sistemas lóticos- en las regiones altoandinas. A pesar de esta importancia, están escasamente estudiados (Jacobsen *et al.*, 1997), y la poca información que existe al respecto, continúa fragmentada en diferentes publicaciones europeas o norteamericanas (Roldán, 2001).

La estructura de las comunidades lóticas, en general están controladas por muchos factores, como: interacciones abióticas entre especies (depredación,

competencia, parasitismo, etc.), como también por factores abióticos (temperatura, velocidad del agua, descarga, etc.) (Townsend, 1989; Poff, 1992; Death & Winterbourn, 1995; Ramírez & Pringle, 1998; Miserendino, 2001). En general la descarga hidráulica de un río, es considerada como un factor importante de perturbación ambiental que gobierna la estructura (Townsend, 1989; Ramírez & Pringle, 1998) y la zonación de macroinvertebrados (Statzner & Higler, 1986). Sin embargo poco se sabe sobre la relevancia de este parámetro hidráulico, en relación a las comunidades de macroinvertebrados en ríos altoandinos.

Según estudios realizados por Wasson & Marín (1988) y Wasson *et al.* (1997) en ríos ubicados en la región de la Cordillera Real de Bolivia y otros estudios llevados a cabo en la región de los Andes venezolanos por Flecker & Feifarek (1994), evidenciaron que altas descargas provenientes de las precipitaciones, conducen a una disminución en la densidad de las comunidades de invertebrados acuáticos. Sin embargo estos trabajos no llegaron a dilucidar la relación existente entre los factores ambientales que controlan la estructura de las comunidades de macroinvertebrados y las respuestas de las comunidades frente a eventos de perturbación, a pesar que estos ríos están caracterizados por su baja diversidad (Jacobsen *et al.*, 1997).

La mayoría de los ríos altoandinos en la región de la ciudad de La Paz, tienen su origen en los deshielos de los glaciares de la Cordillera Real. Algunos ríos han sido perturbados con la construcción de represas o embalses, en beneficio del aprovisionamiento de agua (ríos Chuquiaguillo e Irpavi) y aprovechamiento de hidroeléctricas (Ríos Zongo y Takesi) de las ciudades de La Paz y El Alto. En la actualidad se tiene previsto aprovechar de la misma manera los recursos hídricos de pocos ríos de referencia ("naturales") que aun quedan en la misma región.

Por otro lado, ahora debemos encarar la problemática del agotamiento gradual del agua en ríos de origen glaciar a causa del retroceso de los glaciares, debido al acelerado calentamiento global. Esta sumatoria de efectos negativos, podría llevar a la extinción local de las especies acuáticas que se adaptaron a la vida en medios extremos, como son los cursos de agua de elevadas altitudes.

Este trabajo tiene el objetivo de evaluar la estructura espacio-temporal de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos, respecto a su densidad y número de taxa, relacionadas a variables ambientales en un río altoandino de referencia, considerado como modelo para el estudio de la organización de las comunidades de macroinvertebrados frente a perturbaciones naturales.

Área de estudio.

Este trabajo fue desarrollado en el río principal del valle de Choquecota, ubicado aproximadamente a 36 km al sudeste de la ciudad de La Paz, cuyos orígenes están dados en las altitudes de los nevados de la Cordillera Real, específicamente en la vertiente occidental del nevado Mururata (Figura 1). El sitio 1 fue ubicado próximo al glaciar en un área cubierta por bofedales de altura; los sitios 2 y 3 estuvieron ubicados río abajo del primero, a lo largo del valle. En la Tabla 1 están descritas las principales características morfológicas de los sitios estudiados.

Tabla 1: Características físicas de los sitios estudiados.

Parámetro	S - 1	S - 2	S - 3
Ubicación geográfica	67°53'26.7"W 16°28'41.6"S	67°54'07.1"W 17°01'21.2"S	67°54'33.8"W 17°01'28.2"S
Altura (msnm)	4400	4217	4100
Distancia al glaciar (km)	0.457	2 150	3 625
Pendiente (%)	12	4	6
Sustrato dominante	Turba 93%	Cascajo grande 40%	Grava grande 25%
	Cascajo grande 7%	Piedra fina 35%	Piedra fina 15%
	Otros 0%	Otros 25%	Otros 60%
Forma del perfil transversal			
	Canal superficial	Cubeta cerrada	Cubeta abierta
Forma longitudinal			
	Trenzado	Poco sinuoso	Casi recto

El relieve está caracterizado por altas montañas de pronunciada pendiente, con una variación altitudinal de 3500 m hasta los picos más altos de 5800 msnm como el nevado Mururata. La cabecera de la montaña está representado por un típico valle glaciar, es decir con una sección trasversal en forma de "U" y un perfil longitudinal con una estructura en forma de gradas, originada por la ablación de la nieve. Geológicamente el Mururata en sus flancos oriental y occidental, corresponde a remanescentes de la tercera etapa de la glaciación del Pleistoceno, y descansa sobre una gran estructura denominada Batolito (masa ígnea de carácter intrusivo con gran profundidad), de estructura anticlinal, intercaladas por diaclasas, circundadas por rocas graníticas y con algunos afloramientos de rocas Ordovísicas (Suárez, 1967; Mercado, 1969).

En general la región está caracterizada por un clima tropical de alta montaña. La presencia de glaciares condiciona la mayor parte del año el aporte de agua de los ríos y arroyos permanentes. El régimen

pluviométrico está dado principalmente por las masas de aire y vientos de origen atlántico (Ronchail, 1986; Lorini, 1991). Según datos pluviométricos de años pasados en estaciones meteorológicas de la ciudad de La Paz y del nevado Huayna-Potosi (misma cordillera del nevado Mururata), el ciclo de precipitaciones muestran un comportamiento unimodal, las cuales son de corta duración y elevada intensidad.

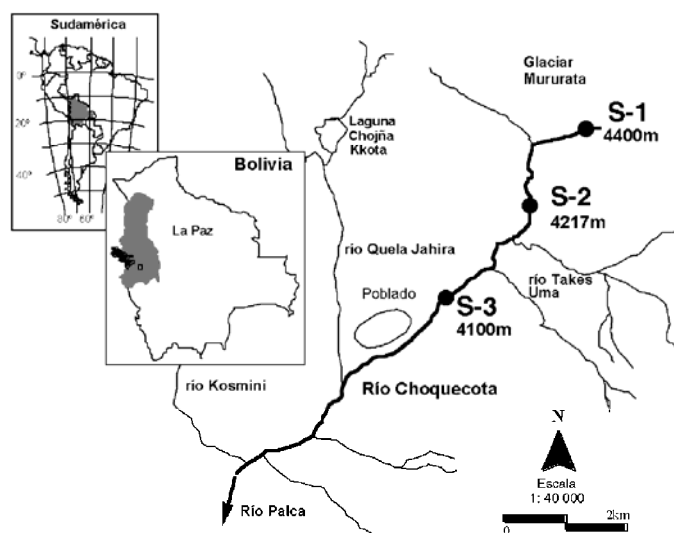


Figura 1: Ubicación del río Choquecota y los sitios de estudio

La temperatura media mensual, muestra un comportamiento relativamente similar a las precipitaciones: empieza con un incremento en los meses de Octubre a Noviembre, registrándose las máximas en los meses de Enero a Marzo, en cambio las mínimas están restringidas a los meses de Junio y Julio (Ronchail, 1986; Lorini, 1991; Soruco *et al.*, 2003) (Figura 2).

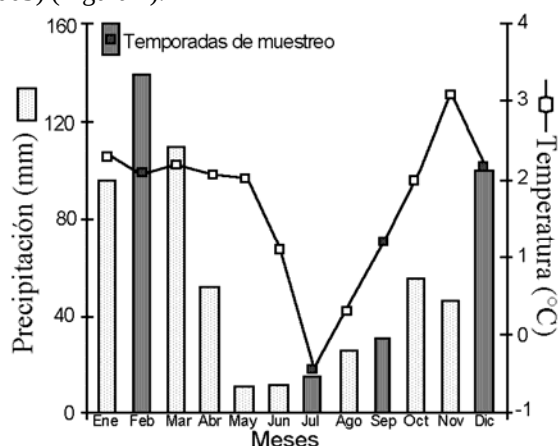


Figura 2: Comportamiento de la precipitación y temperatura promedio mensual (Estación meteorológica ubicado en el nevado Huayna-Potosi, según; Soruco *et al.*, 2003).

Entre el límite inferior del glaciar y el límite superior del valle, existe un área compuesta por

vegetación rastrera del tipo bofedal dominada por *Distichia muscoisdes* y *Oxychloe andina*. En la porción intermedia del valle, existe una vegetación abierta de gramíneas y otras hierbas de bajo porte, cuya dominancia está dada principalmente por *Festuca cf. andicola*, *Calamagrostis spp.*, y algunos pastos duros de *Stipa spp.* (paja brava).

Materiales y Métodos

Las temporadas de muestreo fueron establecidas según el ciclo de precipitaciones de la región (Figura 2). Se realizaron muestreos en los meses de Febrero (temporada húmeda), Julio (temporada seca), septiembre y diciembre (temporadas de transición). En cada sitio establecido se definieron segmentos del río de aproximadamente de 10 a 15 metros de longitud, lugar donde inicialmente se procedió a la medición *in-situ* de parámetros físico-químicos y colecta de agua para el análisis químico. Luego se realizó el muestreo biológico, para terminar con las mediciones hidráulicas y caracterización física de cada uno de los sitios estudiados.

Muestreo y toma de datos físico-químicos.

Se realizaron mediciones de temperatura, pH, conductividad, sólidos disueltos y oxígeno disuelto, por medio de equipos electrónicos portátiles. Adicionalmente, por cada sitio y temporada de muestreo se tomó un litro de agua en frascos de polietileno, el cual fue refrigerado y transportado al laboratorio de Calidad Ambiental del Instituto de Ecología, para análisis de alcalinidad (bicarbonato y carbonatos), fosfatos, cloruro, calcio, magnesio, potasio y sodio.

Muestreo de macroinvertebrados acuáticos.

Para obtener una medida semi-cuantitativa de las densidades de macroinvertebrados, se muestreó según el método denominado "Kick Sampling" (Abel, 1989), en un área de 1.5 m² (longitud 5 m), y con una red de mano de 250 μ m de malla de apertura. Este método permite recolectar invertebrados en los diferentes hábitats que componen los sitios muestreados (entre rápidos, radier y pozas), y de esta manera minimizar el posible sesgo que condiciona la evaluación de hábitat puntual en una gradiente longitudinal. El material colectado fue depositado a frascos de 500 ml, y conservado con etanol al 70 a 80% (por la disolución del alcohol en el agua de colecta). Posteriormente, las muestras fueron trasladadas al Laboratorio de Invertebrados de la Unidad de Limnología del Instituto de Ecología en La Paz.

En el laboratorio, con la ayuda de un estéreo microscopio fueron separados y cuantificadas las muestras de macroinvertebrados. Para su identificación se emplearon claves y descripciones de macroinvertebrados Sudamericanos: Roldán (1988), Fernández & Domínguez (2001) y Lopreto & Tell (1995).

Estimación de los parámetros hidráulicos.

El segmento de muestreo definido, se dividió en tres porciones equivalentes (0. 5 y 10 metros), donde se realizaron medidas en la sección transversal del cauce del río, como: ancho promedio ($\bar{W}$) y la profundidad promedio ($\bar{P}$), que permitieron la determinación del área trasversal (A) del cauce (Roldán, 1992). Los valores de velocidad de la corriente de agua, se obtuvo según el método de Wasson & Marín (1988), empleando un micromolinete (SEBA, 2000). Los datos obtenidos sobre el área transversal y la velocidad de la corriente de agua, más el coeficiente de rugosidad (a) (0.8 si el cauce es rugoso a 0.9 si es liso), contribuyeron a calcular la descarga de agua total (Q), en base a la fórmulas de Roldán (1992) y Angelier (2000), que fueron modificada de acuerdo a datos y unidades empleadas.

Análisis estadístico de la información.

Con la finalidad de comparar la composición y la abundancia relativa de macroinvertebrados respecto a su distribución espacial (sitios) y temporal (épocas), cuyos datos fueron sometidos a una prueba estadística *T-test*, con alfa igual a 0.10 (por bajo tamaño de muestra) y para muestras pareadas (igual varianza). Este tipo de test, permite comparar pequeñas muestras tomadas al azar que aparentemente no muestran una distribución normal (Spiegel & Castellan, 1995; Zar, 1999). Estos tests fueron realizado mediante el software estadístico R v.2.3.1 (2004-2006) (Ihaka & Gentleman, 1996), disponible libremente por internet (<http://www.R-project.org>).

Para evaluar la asociación entre los parámetros ambientales (físico-químicos) y los biológicos (macroinvertebrados), se empleó al Análisis de Correlación Multivariable de Co-inercia (Dolédéc & Chessel, 1994). Este análisis permite analizar la co-estructura entre las variables ambientales relacionadas a las faunísticas, mediante la maximización de la covarianza de las variables cuando se asocian variables de bajo tamaño muestral (Dolédéc & Chessel, 1994; Legendre & Legendre, 1998). Como

las variables física-químicas y faunísticas no mostraban una distribución normal, estas fueron convertidas a logaritmo natural ($\ln+1$), y para las variables faunísticas se consideraron taxa frecuentes (presentes más de una vez) y densidades superior a 1. Posteriormente este análisis de Co-inercia, fue validado por el test de permutaciones de Monte Carlo, prueba que permite evaluar el grado de significancia del análisis, para inferir si las relaciones hallada son al azar u obedecen a una clara estructura de relación de las variables de la co-estructura existente (Legendre & Legendre, 1998). Con el fin de resumir y ordenar la distribución espacio-temporal de macroinvertebrados acuáticos, se empleó un análisis de agrupamiento jerárquico (Cluster), construido a partir de la medida de distancia euclidiana y agrupamiento de ligamiento aritmético UPGMA. Todo este análisis multivariable fue realizado por medio del software estadístico ADE-4 v. X (1990-2003) (Thioulouse *et al.*, 1997; <http://pbil.univ-lyon1.fr>).

ResultadosCondiciones físico-químicas del agua.

En general las concentraciones de aniones, cationes y sólidos totales disueltos (mayor proporción en concentración), muestran menores concentraciones en sitios ubicados ríos abajo. Las concentraciones son mayores en la temporada seca (Julio), intermedias en la temporada de transición (Septiembre y Diciembre) y bajas en la húmeda (Febrero). Este mismo comportamiento lo muestran el pH y la conductividad. Entre los aniones, los sulfatos y en menor grado los bicarbonatos están presentes en mayor concentración respecto al resto de los aniones y cationes. Los cloruros, únicamente fueron registrados en la temporada seca ($S2=0.10$ mg/l, $S3=1$ mg/l). Para el caso de los cationes, el calcio está presente en mayor concentración, seguido por el magnesio, sodio y potasio (Tabla 2).

Tabla 2. Valores de los análisis físico químicos del agua en los temporadas y sitios.

Parámetro	Febrero			Julio			Septiembre			Diciembre		
	S1	S2	S3	S1	S2	S3	S1	S2	S3	S1	S2	S3
SólidosDisueltosTotales (mg/l)	31	42	45	90	50	50	75	48	49	61	46	48
SO ₄ ⁻ (mg/l)	15	28	23	46	42	30	38	39	28	31	35	27
HCO ₃ ⁻ (mg/l)	6.1	6.1	6.1	52	35	21	41	28	17	29	21	14
K ⁺ (mg/l)	0.22	0.12	0.28	0.3	0.29	0.44	0.28	0.25	0.4	0.26	0.21	0.36
Na ⁺ (mg/l)	0.65	0.70	1.30	2.40	1.40	1.70	2.00	1.23	1.60	1.50	1.00	1.50
Ca ⁺⁺ (mg/l)	10	12	10	28	21	11	24	19	11	19	17	11
Mg ⁺⁺ (mg/l)	0.62	1.20	1.80	2.10	1.40	1.80	1.73	1.35	1.80	1.36	1.30	1.80
Oxígeno (mg/l)	8.33	7.62	7.16	5.93	5.68	5.52	6.53	6.17	5.93	7.13	6.65	6.34
pH	6.8	6.7	6.3	7.8	7.3	7.1	7.6	7.2	6.9	7.3	7	6.7
Conductividad(mS/cm ²)	0.07	0.08	0.08	0.18	0.11	0.10	0.15	0.10	0.10	0.13	0.09	0.09
Temperatura (°C)	7.54	8.14	8.53	4.80	5.35	5.70	6.87	7.42	7.76	8.10	8.65	9.00
Velocidad (m/s)	1.92	1.85	2.43	0.56	1.45	1.78	0.90	1.55	1.94	1.24	1.65	2.11
Descarga (m ³ /s)	0.014	1.045	2.351	0.001	0.916	1.133	0.004	0.948	1.438	0.008	0.981	1.742

El oxígeno, presenta un comportamiento contrario a los iones, es decir se observó un decremento de la concentración río abajo. Las mayores concentraciones fueron halladas en el mes de Febrero y las menores en Julio. La temperatura del agua presentó poca variación entre los diferentes sitios, pero los mayores valores se observaron en el mes de Febrero y las menores en el mes de Julio. La velocidad y la descarga del agua muestran una misma relación, es decir incrementan sus valores río abajo y decrecen en la temporada del mes de Julio.

Distribución de la composición y densidad espacio-temporal de macroinvertebrados.

De un total de 16 678 individuos de macroinvertebrados evaluados y distribuidos en 30 taxa, la mayor densidad estuvo representada por insectos con 13 930 individuos comprendidas en 21 taxa, cuya densidad estuvo dominada por Baetidae (*Andesiops peruvianus* - Ephemeroptera), Leptophlebiidae (*Meridalaris tintinnabula* - Ephemeroptera), Gripopterygidae (*Claudioperla tigrina* - Plecoptera), Simuliidae, Chironomidae (Diptera). Los grupos restantes correspondieron a otras taxa (no insectos). La mayor densidad de macroinvertebrados estuvo concentrada en el mes de Julio (43%), decreció hacia Septiembre (31%) y Diciembre (15%), registrándose la menor densidad en el mes de Febrero (11%). Respecto a la riqueza, el mayor número de taxa también fue evidenciada en el mes de Julio (35 taxa), Septiembre (34 taxa), y menores en Diciembre (30 taxa), y Febrero (29 taxa). (Figura 3 y Tabla 3).

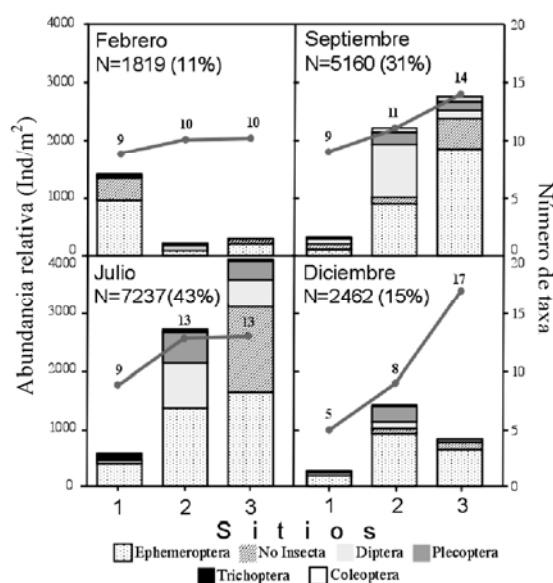


Figura 3: Distribuciones de la densidad y número de taxa de macroinvertebrados evaluadas en las temporadas y sitios de estudio.

Las comparaciones estadística espacio-temporales de la densidad y el número de taxa, mediante la prueba

T-test únicamente constató diferencias estadísticas significativas, entre los meses de menor y mayor densidad (Febrero vs. Julio; $t = 1.72$; g.l. = 3, $P=0.09$) como también entre el número de taxa entre el sitio 1 y 3. ($S-1$ vs. $S-3$; $t = 2.94$; g.l. = 4, $P=0.03$) (Figura 4).

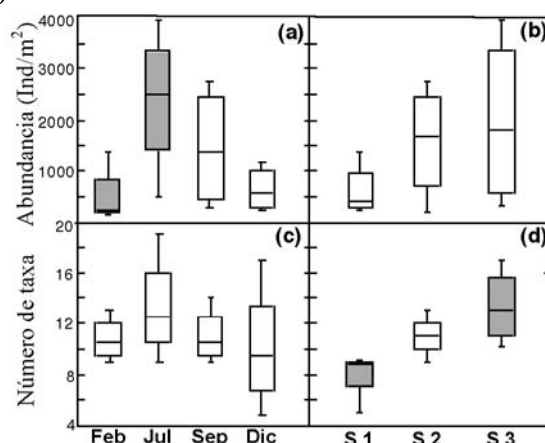


Figura 4: Mediana, intercuartiles, máxima y mínima de las comparaciones estadísticas; (a) densidad temporal, (b) densidad espacial, (c) número de taxa temporal y (d) número de taxa espacial. Las barras de color gris, muestras las diferencias estadísticas entre las comparaciones.

Relaciones de las variables físico-químicas con respecto a la distribución espacio-temporal de macroinvertebrados.

El Análisis Multivariable de Co-inercia, muestra que la información está principalmente resumida por dos ejes. El primero (F1), explica un 71% de la variabilidad y el segundo (F2) un 26%; con una correlación de $r = 0.91$. En F1, las variables físicas y químicas que muestran una significativa contribución son: la conductividad, seguida por los TDS y en menor grado el pH, relacionadas también con los taxa que más contribuyen a este eje, como Tipulidae, Empididae y Ceratopogonidae. Todas estas variables muestran una relación al sitio 1 en los meses de Diciembre, Septiembre y sobre todo Julio. Opuesto en este primer eje F1, las variables velocidad y descarga de la corriente del agua, muestran una importante contribución relacionado, a los taxa Turbellaria, Oligochaeta y Elmidae, con preferencia a los sitios 2 y 3, en la época con mayor precipitación de los meses de Febrero y Diciembre. Para el eje F2, el oxígeno muestra una importante contribución a Limnephilidae en el sitio 1 durante los meses de Febrero y Diciembre. Opuesto al F2, la misma variable descarga y en menor grado los TDS, continúan ejerciendo importante contribución relacionada a los taxa; Athericidae, Chironomidae, Turbellaria y Blepharoceridae, del sitio 3 en los meses de Diciembre, Septiembre y Julio (Figura 5). El análisis de Co-inercia, fue validado por el test de

MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS DE UN RÍO ALTOANDINO

Enero - Diciembre 2008

permutaciones de Monte Carlo, el cual permite inferir que la relación de las variables abióticas y biológicas obedecen a un claro patrón de asociación con significancia estadística ($P < 0.05$).

Tabla 3. Composición y densidad abundancia relativa de macroinvertebrados acuáticos evaluados en las diferentes temporadas y sitios de estudio.

Taxa	Febrero			Julio			Septiembre			Diciembre		
No insectos	S1	S2	S3	S1	S2	S3	S1	S2	S3	S1	S2	S3
Turbellaria	-	3	2	-	2	19	-	31	41	-	30	8
Nemathelminthes	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Oligochaeta	56	13	14	-	2	1478	80	75	480	-	45	38
Hirudinea	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Gastropoda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Hydracarina	-	2	-	1	3	-	-	4	4	-	-	1
Amphipoda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Ostracoda	105	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Copepoda	205	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Insectos												
Collembola												
Hypogasturidae	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Poduridae	-	-	1	-	3	-	-	-	2	-	-	-
Plecoptera												
Gripopterygidae												
<i>Claudioperla tigrina</i>	4	4	23	12	547	323	8	228	136	30	292	68
Ephemeroptera												
Baetidae												
<i>Andesiops peruvianus</i>	929	27	134	338	1220	1424	95	628	1236	144	716	320
Leptophlebiidae												
<i>Meridialaris tintinnabula</i>	10	30	72	24	137	211	24	252	604	33	212	288
Hemiptera												
Notonectidae	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Coleoptera												
Elmidae	6	-	-	-	10	28	-	1	67	-	-	17
Dytiscidae	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Trichoptera												
Limnephilidae												
<i>Antartoecia nordenskiöldi</i>	10	5	-	35	-	-	24	-	-	43	-	-
Hydrobiosidae												
<i>Cailloma rubemarini</i>	-	62	-	77	18	25	-	-	6	-	-	14
Hydroptilidae												
<i>Hydroptila sp.?</i>	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
Diptera												
Athericidae	-	-	-	-	25	40	-	5	15	-	7	4
Blepharoceridae	-	-	-	-	-	3	-	-	2	-	-	2
Ceratopogonidae	-	-	-	1	-	-	12	-	-	-	-	-
Chironomidae	-	9	18	-	91	111	54	41	64	-	84	18
Empididae	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-
Simuliidae	45	11	13	48	669	294	-	865	66	1	28	13
Tabanidae	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
Tipulidae	-	-	-	14	-	-	5	1	-	-	-	-
Nro. Taxa	9	10	10	9	13	13	9	11	14	5	8	17
Total (Ind./m ²)	1370	166	283	550	2728	3959	305	2131	2724	251	1414	797

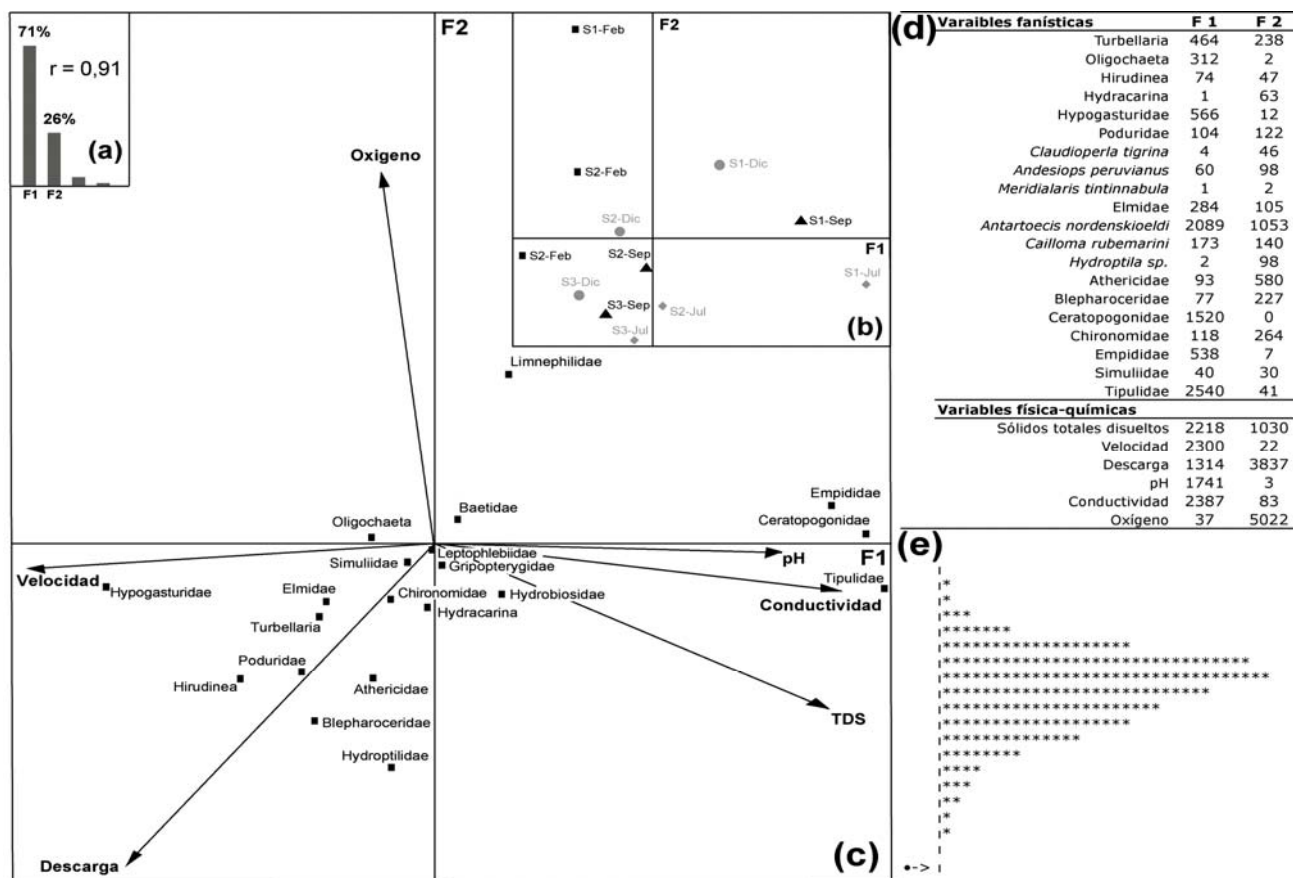


Figura 5: Mapa factorial de correlación del análisis de Co-inercia; (a) Valores propios de contribuciones de los ejes factoriales (F1 y F2) y correlación del análisis, (b) Distribución y relación de las variables física-químicas y de macroinvertebrados, respecto a los ejes factoriales, (c) Distribución espacio-temporal de los sitios de estudio, en función a los factores del análisis, (d) Contribuciones absolutas de las variables, (e) Histograma del test de Monte Carlo, 1000 permutaciones, $P < 0.05$.

Mediante el análisis de conglomerados (Figura 6), se puede observar claramente el agrupamiento de cuatro conjuntos, el primer grupo caracterizado por aquellos taxa abundantes espacio-temporalmente, resaltando la familia Baetidae, seguido por Leptophlebiidae, Gripopterygidae, Simuliidae, Chironomidae y Oligochaeta. En segundo lugar por aquellos taxa que mostraron menores densidades y presencia limitada en todos los sitios de estudio, como los taxa Limnephilidae y en menor grado Copepoda y Ostracoda característicos del sitio 1, los demás taxa de este segundo conglomerado tuvieron una presencia eventual en los sitio 2 y 3. El tercer compuesto por familias de densidades intermedias y característicos del sitio 3: Hydrobiosidae, Elmidae, Athericidae y Turbellaria.

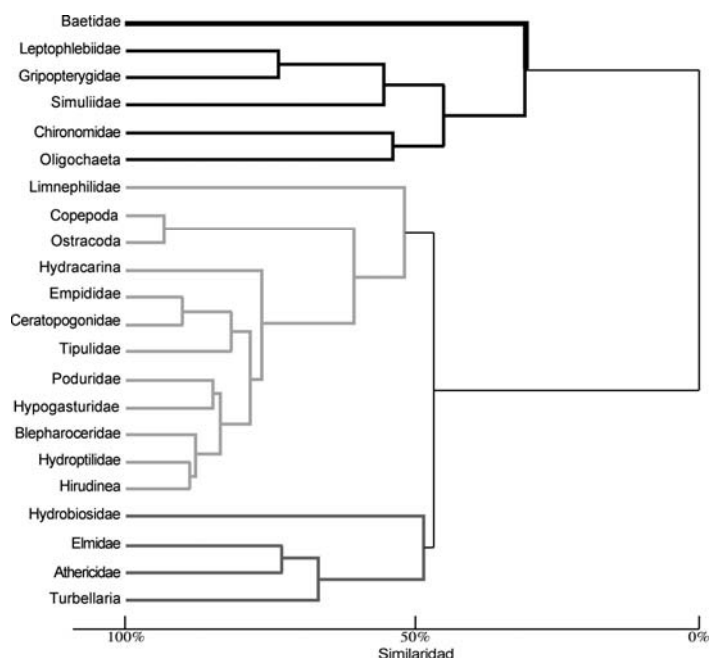


Figura 6: Dendrograma del análisis de Cluster (distancia euclidiana y ligamiento aritmético UPGMA). Distribución espacio-temporal de macroinvertebrados acuáticos en el río Choquecota.

Discusiones y conclusión

Condiciones físico-químicas del agua.

Los resultados físico químicos obtenidos en la época húmeda, están relacionados a descripciones e interpretaciones de Guyot (1986), Wasson & Marín (1988) y Franken & Sivila (1992), para la región de la cordillera correspondiente a la vertiente occidental. La composición química del agua refleja la naturaleza geológica, caracterizada por baja conductividad, pH ligeramente ácido llegando a alcanzar la neutralidad en algunos casos y baja concentración de cationes y aniones. En la época húmeda según la información hidráulica que se obtuvo, se registraron los mayores valores de descarga y bajas concentraciones de cationes, aniones, pH y conductividad, efecto atribuido a la dilución, identificado para la región de los Andes por Guyot (1986) e Iltis (1988). En cambio, en la época seca la descarga fue menor. Los cationes y aniones estuvieron presentes en mayor concentración, pero con variaciones entre sitio de muestreo. Las concentraciones de los bicarbonatos, calcio y sólidos suspendidos, son mayores en el sitio 1 con respecto a los otros dos, especialmente en los meses de Julio, Septiembre y Diciembre, que posiblemente esté reflejando la naturaleza geológica del medio. En cambio en los sitios 2 y 3 fueron inferiores, posible efecto atribuido a la dilución del agua por los aportes de tributarios, (debajo del sitio 1 aguas del cerro negro y debajo del sitio 2 el río Takes-Uma). Simultáneamente, sólo en los sitios 2 y 3 se registraron concentraciones de cloruros, aunque en bajas concentraciones y posiblemente atribuidas a la influencia de excreciones de ganado ovino y camélido que forrajea en estos lugares, fenómeno corroborado con elevada concentración en cationes de sodio.

Composición y densidad espacial-temporal.

Estudios realizados en ríos de la región de la Cordillera Real por Wasson & Marín (1988), Wasson *et al.* (1997) y en ríos de los Andes venezolanos (Flecker & Feifarek, 1994), evidenciaron que los niveles altos de agua condicionan una baja densidad en las comunidades de macroinvertebrados y los niveles bajos permiten la recuperación. Similar comportamiento fue observado para la comunidad de macroinvertebrados en el río Choquecota, donde los parámetros hidráulicos (descarga y velocidad del agua) muestran altos valores para la temporada del mes de Febrero (época húmeda), relacionada con la baja densidad de macroinvertebrados en especialmente los sitios ubicados ríos abajo (sitios 3) donde las condiciones hidráulicas aún son más extremas. Para la temporada del mes de Julio (época seca), se observaron bajos valores en los parámetros hidráulicos relacionado con altas densidades (en especial las poblaciones de Ephemeroptera, Oligochaeta, Plecoptera) e incremento del número de taxa, sobre todo para los sitios inferiores. Para las siguientes temporadas, durante los meses de Septiembre y

Diciembre, las densidades y el número de taxa nuevamente tienden a disminuir, cuando incrementan los valores de los parámetros hidráulicos (inicio de la época de precipitaciones). Este tipo de perturbación temporal sobre las densidades de las poblaciones, fue dilucidado para medios lóticos por Ward & Stanford (1983), Resh *et al.* (1988), Poff (1992) y Townsend *et al.* (1997) como: un evento de perturbación predecible, que después que se manifiesta con una frecuencia e intensidad intermedia, los hábitats son colonizados por diferentes especies competidoras inferiores, que en nuestro estudio podría corresponder a las especies de las familias Athericidae y Tabanidae que fueron hallados preferentemente en la época seca, incrementando de esta manera el número de taxa y abundancia de aquellas especies competidoras superiores (aquellas especies que persisten en el tiempo) (Death & Winterbourn, 1995), como las especies de las familias; Baetidae (*A. peruvianus*), Leptophlebiidae (*M. tintinnabula*), Hydrobiosidae (*C. rubemarini*) y Simuliidae (*Simulium sp.*), las cuales fueron más abundantes y encontradas en todas las temporadas y sitios de estudio en el río Choquecota.

Se pudo observar entre el sitio superior hacia el inferior, un incremento del número de taxa, pero no se ha observado un reemplazo de grupos faunísticos, fenómeno que fue observado por Gibon & Statzner (1985), en ríos que presentan una estrecha variación altitudinal. Cabe recalcar que la variación longitudinal del número de taxa varía de 9 a 14 en condiciones hidráulicas estables, pero durante el inicio de la perturbación de descarga (meses Septiembre y Diciembre), las condiciones hidráulicas de arrastre es mayor hacia los sitios inferiores donde el número de taxa incrementa hasta 17, efecto atribuido a la deriva estacional observado por Brittain & Eikeland (1988) y Reyna *et al.* (1999). Cuando la condiciones hidráulicas fueron extremas (mes de Febrero), los sitios inferiores son los más afectados con la reducción de taxa, igual a 10.

Para el presente estudio, fueron encontradas un total de 20 taxa de familias de insectos, cuyo número es un poco mayor frente a otros estudios en ríos de regiones montañosas neotropicales que presenta una aproximación altitudinal al río Choquecota: en Bolivia (misma vertiente al río Choquecota), Wasson & Marín (1988) para los ríos Hichu-Khota y Ovejuyo (4320 m), hallaron 17 familias y Franken & Marín (1992), para el río Kaluyo (4280 m) registraron 18. Para ríos de Ecuador; Jacobsen *et al.* (1997), en el río Cinto (3070 m) registró 19, y Carrera & Gunkel (2003) para el río Itambi (3800 m), 15. Comparado con estudios de ríos montañosos de la región templada podemos observar menor riqueza de familias en la región tropical, aunque cave recalcar que las alturas no son comparables. Hawkins & Sedell (1981), en ríos de la región de Oregon en Norteamérica, diferenciaron 35 taxa, mientras en ríos de los Alpes Italianos, Maiolini

& Lencioni (2001) registraron 25. De manera general se puede evidenciar la baja riqueza que existe en la región tropical, pero al parecer esta riqueza tiende a recuperarse e incrementar hacia la región templada del hemisferio sur. Miserendino (2001) reportó 26 taxa en la región Andina patagónica y Figueroa *et al.*, (2003) registraron 34 taxa en el sur de Chile a 3600 msnm.

Algunos trabajos confirman la baja riqueza de especies que presentan los ríos de montaña de la región tropical y atribuyen que la posible causa de esta diferencia con la región templada, se deba a situaciones geográficas y cambios climáticos globales causados durante la pequeña edad de hielo del Pleistoceno (Illies, 1968; Rohde, 1992; Jacobsen *et al.*, 1997; Brittain & Milner, 2001; Carrera & Gunkel, 2003), época en la cual aproximadamente el 32% de la superficie de la tierra estaba cubierta por glaciales, así los lagos y ríos de altura habrían desaparecido (Brittain & Milner, 2001), lo cual forzó a la fauna de los ríos oligostenotermos a migrar a sitios de refugio conduciéndose a bajas altitudes y latitudes. Pero este echo en la región templada, como es el caso en Europa; la disposición geográfica de las montañas que se extienden de este a oeste y de baja altitud, lo cual favoreció encontrar rápidamente sitios de refugio de aislamiento. En cambio en la región tropical, específicamente en Sudamérica, las montañas se extiende a lo largo de una cadena en dirección de norte a sur y a altitudes más elevadas que en Europa, de tal manera la fauna de estos medios oligostenotermos careció de sitios de aislamiento y posterior especiación, por lo cual pocas especies llegaron a evolucionar (Illies, 1968). En general, la cadena montañosa de Sudamérica presenta picos más elevados y por lo tanto a mayor altura las temperaturas son más bajas, comparadas con las regiones templadas donde existe menor variación. Rohde (1992), sostiene que la temperatura es el principal factor que gobierna la diversidad de especies, elevadas temperaturas conducen a altas tasas de mutación y cortas generaciones, en consecuencia el número de familias y especies que existen en la actualidad en la región templada, ha experimentado una rápida evolución y especiación.

Relaciones faunísticas y ambientales.

Como se pudo observar, las variables que mostraron una significativa contribución en el Análisis de Correlación Multivariable de Co-inercia, fueron la conductividad y la velocidad de corriente. En un estudio similar llevado a cabo en los ríos de los Andes patagónicos por Miserendino (2001), también las variables conductividad y la velocidad mostraron alta correlación en el análisis de CCA (Análisis de Correlación Canónica). En menor grado la descarga también ha mostrado una alta contribución con ambos factores (F1 y F2) del análisis (Co-inercia), relacionadas a las variables de los TDS y a los taxa

Athericidae, Chironomidae, Turbellaria, Blepharoceridae e Hirudinea. Sin embargo, la descarga, está contribuida por la sumatoria de parámetros, como profundidad de la columna de agua, ancho del cauce, tipo de sustrato y velocidad de la corriente. Por todo lo mencionado anteriormente, podríamos sugerir que la organización en la estructura de las comunidades de invertebrados acuáticos en un río de alta montaña, está controlada por la variación espacio-temporal de la descarga del agua, variable sujeta al régimen de precipitaciones de la cordillera Real en la región de La Paz, como también fue señalado en trabajos de regiones templadas por Statzner & Higler (1986), Townsend & Hildrew (1994), Death & Winterbourn (1995), Townsend *et al.* (1997), y en la región neotropical por Ramírez & Pringle (1998). Por esta razón fueron excluidos de este análisis los diferentes tipos de sustratos, porque su inclusión llevaba consigo la dispersión de la contribución de las variables y de esta manera era complicado observar algunas tendencias de relaciones de variables.

Mediante el análisis de Conglomerados, se pudo evidenciar claramente el primer agrupamiento de aquellos taxa abundantes espacio-temporalmente, resaltando la familia Baetidae, seguida por Leptophlebiidae, Gripopterygidae, Simuliidae, Chironomidae y Oligochaeta. Estos taxa no mostraron una alta significancia y contribución con los ejes factoriales del Análisis de Co-inercia (taxa ubicados en el centro del mapa factorial), en otras palabras no se evidenció cierta dependencia a las variables ambientales estudiadas y sus poblaciones persisten en el espacio y tiempo en el tipo de hábitat estudiado. Milner & Petts (1994), propuso un modelo estructural de comunidad de macroinvertebrados en ríos sujetos a la influencia de glaciales en la región de los Alpes italianos y posteriormente fue corroborado por otros autores (Petts & Bickerton, 1994; Maiolini & Lencioni, 2001; Ilg & Castella, 2006). Aquel modelo propuesto concuerda con los taxa reportados en el presente estudio y que fueron aislados en el primer grupo del análisis de Conglomerados, excepto por la familia Gripopterygidae que no existe en la región templada.

Los rasgos biológicos que presentan las poblaciones de invertebrados acuáticos, les confiere cierta resistencia y resiliencia frente a eventos de perturbación (Townsend & Hildrew, 1994), posibilitando su sobrevivencia y posterior persistencia en los hábitat que se desarrollan. Como se mencionó anteriormente, las especies de *A. peruvianus*, *M. tintinnabula*, *C. tigrina* y Simuliidae fueron hallados en todos los sitios y temporadas de estudio. Pero para la época húmeda (Febrero), sus densidades disminuyen especialmente en el sitio 2, lugar donde se incrementa la densidad de una de las especies altamente depredadoras, como es *C. rubemarini*. Las

dos poblaciones de efemerópteros; *A. peruvianus* y *M. tintinnabula*, muestran rasgos hidrodinámicos en la forma de su cuerpo. Está primera especie está caracterizada por un tamaño pequeño, la forma de su cuerpo se asemeja a un torpedo, poseen alta movilidad de nado y buena resistencia al flujo del agua. Pero esta población se vio reducida por la elevada descarga que presentaron los sitios 2 y 3 en la temporada húmeda, pero su abundancia es mayor para el sitio 1 lugar donde la descarga es menor. Como mencionamos anteriormente, el sitio 1 está ubicada en una región de bofedal donde abunda el recurso alimenticio de materia orgánica y *A. peruvianus* posiblemente dependa en gran medida de este recurso, ya que esta especie está caracterizada morfológicamente por sus piezas bucales del tipo fragmentador y hábito alimenticio herbívora. Según este comportamiento descrito, podríamos sugerir que esta población se comporta como una célula de dispersión frente a eventos de perturbación, que en este caso esta dado principalmente por el incremento de la descarga, cuando sus poblaciones se desplazan a sitios de menor descarga y en búsqueda del recurso alimenticio. Este tipo de comportamiento fue descrito en el concepto de los parches dinámicos postulados por Townsend & Hildrew (1994).

La población de *A. nordenskiöldi* (Limnephilidae), ha mostrado preferencia al sitio 1, donde hallamos mayor cantidad y eventualmente fueron encontrados pocos especímenes en el sitio 2 en la temporada del mes de Febrero, que posiblemente se deba a efectos de deriva estacional discutido anteriormente. El sitio 1 como ya mencionamos casi repetitivamente, está ubicado en una región de bofedales de altura que presenta cierto tipo de vegetación semiacuática particular, las aguas poseen baja corriente, muestran elevadas concentraciones de oxígeno (saturado) y aniones de bicarbonato, corroborado por un pH ligeramente ácido, lo que mostraría una relativa descomposición del medio. Jacobsen (1998), demostró que pese a existe elevadas concentraciones de oxígeno en el agua en las cabeceras de los ríos montañosos de la región neotropical, dadas principalmente por la baja temperatura e intercambio con la atmósfera (turbulencia). El oxígeno del agua en la región Altoandina, no muestra mas mejores condiciones de disponibilidad a los invertebrados, porque cuando declina la presión atmosférica (a mayor altura), la sedimentación del oxígeno es baja y se reduce la solubilidad del oxígeno y de cierta manera la contaminación orgánica contribuye en la reducción de los niveles de oxígeno (Jacobsen *et al.*, 2003). En nuestro estudio, mediante el Análisis de Co-inercia la variable oxígeno ha mostrado significativa correlación a la población de *A. nordenskiöldi* dados en el sitio 1. Jacobsen (2000) y Jacobsen *et al.* (2003), también mostró la preferencia en tricópteros del mismo género

a sitios elevados en ríos de montaña del Ecuador, y al mismo tiempo pudo evidenciar la adaptación fisiológica y morfológica que presenta esta especie al desarrollar grandes traqueobranquias (mayor superficie de intercambio gaseoso), relacionado al comportamiento del oxígeno en las alturas.

Bajo la perspectiva del calentamiento global de la tierra en estas últimas décadas y el retrocesos de los glaciales (Francou *et al.*, 2000), ello podría favorecer el avance de la sucesión biológica desde la regiones bajas hacia las altas, a causa del incremento de la temperatura (Petts & Bickerton, 1994). Al respecto Jacobsen (1997), sostiene que la regiones montañosas de Sudamérica, Norteamérica y Europa, se podría esperar un incremento de la riqueza en el futuro, pero en contraposición están las aseveraciones de Brittain & Milner (2001) y Ilg & Castella (2006), que el incremento acelerado de la temperatura afectaría significativamente la reducción de la diversidad de la comunidades de invertebrados acuáticos que están ubicados a pie de los glaciares. Esta situación sería aún más lamentable para región tropical montañosa, por la baja riqueza de especies que existe en esta región y la dependencia que muestran por medio de este estudio a la variación de los niveles de descarga.

Agradecimientos.

Este trabajo fue realizado bajo el apoyo y confianza del proyecto de cooperación, entre el Instituto de Investigaciones para el Desarrollo (IRD-UR131) y la Unidad de Limnología del Instituto de Ecología (IE). Agradecemos a Marc Pouilly y Carla Ibáñez por la ayuda y asesoramiento en el tratamiento de datos multivariados, como también Abdul Castillo por la ayuda proporcionada en campo en el desarrollo de esta investigación.

Literatura citada

- Abel P.D. 1989. Water pollution biology. Ellis Horwood, Chichester, U.K.
- Allan D.J., Flecker A.S., Segnini S., Taphorn D.C., Sokol E. & Kling G.W. 2006. Limnology of Andean piedmont rivers of Venezuela. Journal North American Benthological Society. 24(1): 66-81.
- Angelier E. 2000. Écologie des eaux courantes. Librairie Tec & Doc, Paris.
- Brittain J.E. & Eikeland T.J. 1988. Invertebrate drift - A review. Hydrobiologia. 166: 77-93.
- Brittain J.E. & Milner A.M. 2001. Ecology of glacier-fed rivers: current status and concepts. Freshwater Biology. 46: 1571-1578.
- Carrera P.B. & Gunkel G. 2003. Ecology of a high Andean, río Itambi, Otavalo, Ecuador. Limnologia. 33: 29-43.
- Death R.G. & Winterbourn M.J. 1995. Diversity patterns in stream benthic invertebrate community: the influence of habitat stability. Ecology. 5: 1446-1460.
- Dolédéc S. & Chessel D. 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. Freshwater Biology. 31: 277-294.

- Fernández H.R. & Domínguez E. (eds.). 2001. Guía para la determinación de Artrópodos Bentónicos Sudamericanos. Universidad de Tucumán, Tucumán.
- Figuerola R., Valdovinos E., Araya E. & Parra O. 2003. Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de calidad de agua de ríos del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 76: 275-285.
- Flecker A. & Feifarek Br. 1994. Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology*. 31: 131-142.
- Franco B., Ramírez E., Cáceres B. & Mendoza J. 2000. Glacier evolution in the Tropical Andes during last decades of 20th century: Chacaltaya, Bolivia and Antizana, Ecuador. *AMBIO*. 29 (7): 416-422.
- Franken M. & Marín R. 1992. Influencia de una fábrica de estuco sobre un ecosistema acuático en la ciudad de La Paz. *Ecología en Bolivia*. 19: 73-96.
- Franken M. & Sivila R. 1992. Estudio limnológico de los ríos del valle de La Paz en relación a su calidad de agua. *Ecología en Bolivia*. 19: 97-132.
- Gallaire R., Pouyaud B., Ribstein P., Caballero Y. & Baldivieso H. 2000. S.O.I. y variabilidad de los regímenes hidrológico-métricos de los valles altoandinos de Bolivia. pp. 50-55. En: Argollo, J. & Miranda, G. (eds). Academia Nacional de Ciencias, La Paz.
- Gibon F.M. & Statzner B. 1985. Longitudinal zonation of lotic insects in the Bandama River system (Ivory Coast). *Hidrobiología*. 122: 61-64.
- Guyot J.L. 1986. Evolución en el espacio y tiempo de las concentraciones de materia en solución y en suspensión, de las aguas de la cuenca Amazónica de Bolivia. pp. 48-53. En: Dejoux C. (ed). Primer symposium de la investigación francesa en Bolivia. Embajada de Francia, Ministerio de Planeamiento, Academia Nacional de Ciencias, La Paz - Bolivia.
- Hawkins C. & Sedell J. 1981. Longitudinal and seasonal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in four Oregon streams. *Ecology*. 62: 387-397.
- Ihaka R. & Gentleman R. 1996. R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics*. 5: 299-314.
- Ilg C. & Castella E. 2006. Patterns of macroinvertebrate traits along three glacial stream continuums. *Freshwater Biology*. 51: 840-853.
- Illies J. 1968. Biogeography and ecology of neotropical freshwater insects, especially those from running water. pp. 685-708. In: Fittkau E., Illies J., Klinge H., Schwabe G. & Sioli H. (eds.) *Biogeography and ecology in South America*. The Hague.
- Iltis A. 1988. Datos sobre las lagunas de altura de la región de La Paz. UMSA - ORSTON, La Paz.
- Jacobsen D. 1998. The effect of organic pollution the macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highland streams. *Hydrobiologia*. 2: 179-195.
- Jacobsen D. 2000. Gill size of trichopteran larvae and oxygen supply in streams along a 4000-m gradient of altitude. *Journal North American Benthological Society*. 19(2): 329-343.
- Jacobsen D., Schultz R. & Escalada A. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblage: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*. 38: 247-261.
- Jacobsen J., Rostgaard S. & Vásconez J.J. 2003. Are macroinvertebrate in high altitude streams affected by oxygen deficiency?. *Freshwater Biology*. 48: 2025-2032.
- Legendre P. & Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*, Second edition. Elsevier Science B.V., Québec.
- Loprete E.C. & Tell G. (Eds.). 1995. *Ecosistemas de aguas corrientes*. Hemisferio Sur, La Plata.
- Lorini J. 1991. Clima. Págs:26-46. En: Forno E. & Baudoin M.(eds). *Historia natural de un valle de los andes: La Paz*. Instituto de Ecología - UMSA, La Paz, Bolivia.
- Maiolini B. & Lencioni V. 2001. Longitudinal distribution of macroinvertebrates assemblages in a glacially influenced stream system in the Italian Alps. *Freshwater Biology*. 46: 1625-1639.
- Mercado R. 1969. Estudio geológico de la región de Palca, Bolsa Negra, Yanacaqui y Punete Villa. Tesis de licenciatura. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.
- Milner A.M. & Petts G.E. 1994. Glacier rivers: physical habitat and ecology. *Freshwater Biology*. 32: 295-307.
- Miserendino M. L. 2001. Macroinvertebrates assemblages in Andean Patagonian rivers and streams: environmental relationships. *Hydrobiologia*. 444: 147-158.
- Petts G.E. & Bickerton M.A. 1994. Influence of water abstraction on the macroinvertebrates community gradient within a glacial system La Borgne d'Arolla, Valais, Switzerland. *Freshwater Biology*. 32: 375-386.
- Poff N.L. 1992. What disturbance can be predictable: a perspective on the definition of disturbance in streams. *Journal of the North American Benthological Society*. 11(1): 86-92.
- Ramírez A. & Pringle C. 1998. Structure and production of benthic insect assemblage in a neotropical stream. *Journal North American Benthological Society*. 17(4): 443-463.
- Resh V.H., Brown A.V., Covich A.P., Gurtz, M.E., Li H.W., Minshall G. W., Reice S.R., Sheldon A.L., Wallace J. B. & Wissmar R. 1988. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*. 7: 433 - 455.
- Reyna P., Van Damme P.A., Villarreal E. & Zapata M. 1999. Deriva de macroinvertebrados en el río Caine (Cochabamba, Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología*. 6: 133-143.
- Rohde K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for primary cause. *Oikos*. 65: 514-527.
- Roldán G. (Ed.). 1988. Guía para el estudio de invertebrados acuáticos del departamento de Antioquia. Colciencias, Antioquia.
- Roldán G. 1992. Fundamentos de limnología neotropical, Primera edición. Universidad de Antioquia, Medellín.
- Roldán G. 2001. Los macroinvertebrados de agua dulce de los andes tropicales. Págs:122-123 En: Primack, R., Rozz, R., Feinsinger, P., Dorzo, R. & Nassardo, F. (Eds.) *Fundamentos de la conservación, biología y perspectivas latinoamericanas*. Fondo de la cultura económica, D.F. Mexico
- Ronchail J. 1986. Variaciones climáticas en Bolivia, método y enfoque del estudio. Pág: 33. En: C. Dejoux (ed). *Primer Symposium de la Investigación Francesa en Bolivia*. Embajada de Francia, Ministerio de Planeamiento, La Academia Nacional de Ciencias, La Paz - Bolivia.

- Soruco A., Rabatel A., Chazarin J.P., Gallaire R., Fuertes R., Ribstein P., Wagnon P. & Valdivieso H. 2003. Medidas meteorológicas, hidrológicas y glaciológicas sobre el glaciar Zongo. 18 p. Institut de Recherche pour Développement - IRD, La Paz.
- Spiegel S. & Castellán J. 1995. Estadística no paramétrica. Editorial Trillas, México, D.F.
- Suárez L. 1967. Estudio geológico de la Cordillera Real: Taquesi - Parte Oriental. Tesis de licenciatura. Universidad Mayor de San Andrés, Facultad de Ingeniería Geológica, La Paz. : 25-75.
- Statzner B. & Higler B. 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology*. 16:127-139.
- Thioulouse J.C., Dolédec S. & Olivier J.M. 1997. ADE-4: a multivariable analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*. 7: 75-83.
- Townsend C.R. 1989. The patch dynamic of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*. 1: 36-50.
- Townsend C.R. & Hildrew A.G. 1994. Species trait in relation to a habitat template for river systems. *Freshwater Biology*. 31: 265-275.
- Townsend C.R., Scarsbrook M.R. & Doledéc S. 1997. Quantifying disturbance in stream: alternative measures of disturbance in relation to macroinvertebrates species traits and species richness. *Journal of the North American Benthological Society*. 16(3): 531-544.
- Ward J.V. & Stanford J.A. 1983. The intermediate-disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. : 347-356. In: Fontaine, T. & Bartell, D. (eds.) *Dynamic of lotic ecosystems*. Ann Arbor Science, Michigan.
- Wasson J.G. & Marín R. 1988. Tipología y potencialidades biológicas de los ríos de altura en la región de La Paz (Bolivia): Metodologías y primeros resultados. *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*. XLVIII:97-122.
- Wasson J.G., Marín R., Guyot J. & Maridet L. 1997. Hydro-morphological variability and benthic community structure in five high altitude Andean streams (Bolivia). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26:1169-1173.
- Zar J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth edition. Prentice Hall, New Jersey.

¹Unidad de Limnología, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla postal #10077, La Paz, Bolivia. camoar6088@gmail.com

²Institut de Recherche pour le Développement IRD (UR-131), Casilla postal #9214, La Paz, Bolivia.

³Institut de Recherche pour le Développement IRD (UR-131), antenne MNHN, 57 rue Cuvier, 26, Casilla postal #75231 Paris, France.