

Tesis Doctoral

Influencia de la heterogeneidad ambiental de los lechos de macrófitas en los organismos acompañantes en un arroyo pampeano

Ferreiro, Nicolás Andrés

2012

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Ferreiro, Nicolás Andrés. (2012). Influencia de la heterogeneidad ambiental de los lechos de macrófitas en los organismos acompañantes en un arroyo pampeano. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Ferreiro, Nicolás Andrés. "Influencia de la heterogeneidad ambiental de los lechos de macrófitas en los organismos acompañantes en un arroyo pampeano". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2012.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Influencia de la heterogeneidad ambiental de los lechos de macrófitas en los organismos acompañantes en un arroyo pampeano

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área Ciencias Biológicas

Nicolás Andrés Ferreiro

Director de tesis: Dra. Claudia Silvina Feijoó
Director Asistente: Dr. Adonis David Nazareno Giorgi
Consejero de Estudios: Dr. Demetrio Boltovskoy

Lugar de trabajo: Instituto de Ecología y Desarrollo Sustentables (INEDES), Laboratorio de Ecología, Universidad Nacional de Luján, B6700APJ, Ruta 5 y Avenida Constitución, Ciudad de Luján, Buenos Aires, Argentina

Buenos Aires, 2012

Influencia de la heterogeneidad ambiental de los lechos de macrófitas en los organismos acompañantes en un arroyo pampeano

En los arroyos pampeanos, las abundantes y diversas plantas acuáticas constituyen la principal fuente de heterogeneidad ambiental. La hipótesis de trabajo fue que la heterogeneidad de diferentes especies de macrófitas, cuantificada por la dimensión fractal (DF), tiene un efecto positivo sobre la abundancia y diversidad de macroinvertebrados que viven sobre ellas, debido a la influencia positiva de la complejidad sobre el espacio habitable por organismos pequeños y la heterogeneidad del hábitat. Se realizaron tres muestreos estacionales de seis parches mixtos con distintas macrófitas sumergidas (*Ceratophyllum demersum*, *Egeria densa*, *Elodea ernstae*, *Stuckenia striata*) en un tramo del arroyo Las Flores (NE de pcia. Buenos Aires). En cada ocasión, se estimaron las DF de las macrófitas, la biomasa de algas epífitas, así como la abundancia, biomasa, diversidad y tamaño de los invertebrados asociados. La DF de las macrófitas se encontró relacionada positivamente con la densidad de macroinvertebrados pero no con su biomasa, riqueza o diversidad. La relación entre la DF y la abundancia relativa de invertebrados por clase de tamaño, fue positiva para los organismos pequeños y negativa para los organismos grandes. Se realizaron varios experimentos de campo y laboratorio con *E. densa*, *E. ernstae* y análogos plásticos, encontrándose una correlación significativa y positiva entre la DF y la densidad de macroinvertebrados, independientemente del tamaño de los organismos. En los arroyos pampeanos, la complejidad de la arquitectura de las macrófitas afecta positivamente a la abundancia de invertebrados pero no a su biomasa ni diversidad.

Palabras clave: macrófitas, invertebrados, epifiton, heterogeneidad, complejidad, dimensión fractal, abundancia, riqueza, diversidad, arroyos

Influence of macrophyte patch environmental heterogeneity on associated organisms in a Pampean stream

Dense and diverse communities of macrophytes are the main source of environmental heterogeneity in Pampean streams. The hypothesis was that heterogeneity caused by different macrophyte species, measured as fractal dimension (FD), has a positive effect on associated macroinvertebrate density and diversity due to a positive effect of complexity on available space for small organisms and habitat heterogeneity. Field work consisted in three sampling dates when six macrophyte patches with several submerged species (*Ceratophyllum demersum*, *Egeria densa*, *Elodea ernstae*, *Stuckenia striata*) were sampled in a reach of Las Flores stream (NE of Buenos Aires province). Macrophyte FD, epiphytic algae biomass, and macroinvertebrate density, biomass, richness, diversity and size were estimated each time. Macrophyte FD was positively associated to macroinvertebrate density but not to macroinvertebrate biomass, richness or diversity. FD and macroinvertebrate relative abundance were positively related for small organisms and negatively related for big invertebrates. Several field and laboratory experiments were conducted with *E. densa*, *E. ernstae* and plastic analogs. Macroinvertebrate density was positively affected by FD but no effect of invertebrate size on this relationship was detected. According to this, in Pampean streams macrophyte architecture complexity has a positive effect on associated macroinvertebrate abundance but not on its biomass or diversity.

Key words: macrophytes, invertebrates, epiphyton, heterogeneity, fractal dimension, abundance, richness, diversity, streams

Agradecimientos

A mis directores Claudia Feijoó y Adonis Giorgi por abrirme las puertas de la Universidad Nacional de Luján para realizar este trabajo de tesis que me permitió comenzar a entender de qué va la investigación científica.

A mis colegas Leonardo Leggieri y Patricia Aoki por sus colaboración en los muestreos realizados en el arroyo Las Flores.

A Juan José Rosso por realizar un muestreo de peces en los parches de macrófitas del arroyo Las Flores que facilitó la interpretación de los resultados de los muestreos y experimentos.

A mis compañeros de la UNLU. Los senior: Carlos Coviella, Liliana Falco, Patricia Gantes, María Andrea Casset, María Eugenia García, César Di Ciocco, Aníbal Sánchez Caro, Leonardo Malacalza; y los junior: Leonardo Leggieri, Laura Rigacci, Carolina Vilches, Luciana Rocha, María Constanza Ranieri, Nadia Codugnello, Rosana Sandler, Carolina Rodríguez Castro, Ricardo Castro Huerta, Marina Santadino, Victoria García, por hacerme sentir cómodo en todo momento a lo largo de los últimos cinco años de mi vida.

A mis amigos. Los de la vida: Daniel Da Costa Rosa, Javier Mancinelli, Diego Rebollo, Javier Barber; y los de la biología: Mariana Haedo, Stella Maris García, Patricia Aoki, Jonhatan Gomez, Agustín Somma, por acompañarme, soportando mis delirios y lamentos durante años.

La realización de esta tesis fue posible gracias a las becas internas de postgrado Tipo I (3 años) y Tipo II del Consejo de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la República Argentina (CONICET), y al equipamiento y recursos económicos aportados por la Universidad Nacional de Luján.

Dedicatoria

A mi familia...

A la familia chica: mis hermanos Raúl y Santiago, mamá, papá, mi tía Mónica y mi primo Angelito; a la familia grande: mis tíos Claudia, Elda y Gustavo, y mis nueve primos “de Pergamino”; y a los que ya no están: la abuela Emilce, el abuelo Freddie, el abuelo Tomasito y la abuela Xenia.

Porque todos y cada uno de ellos contribuyeron con sus acciones y palabras a darle forma a mi persona, es decir, al autor de esta tesis...

Contenidos

Capítulo 1 – Introducción	1
Capítulo 2 – Descripción del ambiente de estudio	7
Capítulo 3 – La influencia de la arquitectura de las macrófitas sobre los invertebrados	14
Capítulo 4 – Materiales y Métodos	21
Estimación de la dimensión fractal de las macrófitas	21
Estimación del área superficial de las macrófitas	25
Estimación de la abundancia, biomasa, riqueza y diversidad de la comunidad de invertebrados	27
Estimación de la abundancia, biomasa, riqueza y diversidad de la comunidad de algas epífitas	29
Capítulo 5 – Efecto de la complejidad de las macrófitas sobre parámetros estructurales de la comunidad de macroinvertebrados en un arroyo pampeano	32
<i>Análisis de la relación entre la complejidad de la arquitectura y el área en macrófitas de arroyos pampeanos</i>	33
Introducción	33
Materiales y métodos	33
Resultados y discusión	34
<i>Efecto de la complejidad de las macrófitas sobre la comunidad de macroinvertebrados en un arroyo pampeano</i>	36
Introducción	36
Materiales y métodos	37
Resultados	40
Discusión	58
Capítulo 6 – Efecto de la complejidad de las macrófitas sobre los parámetros estructurales de la comunidad de macroinvertebrados: Una aproximación experimental	64
<i>Experimentos de selección activa de hábitat realizados en el laboratorio</i>	65
Experimento 1: Selección entre análogos plásticos de baja y alta DF	66
Experimento 2: Selección entre <i>Egeria</i> y <i>Elodea</i>	69

Experimento 3: Selección entre <i>Elodea</i> intacta y <i>Elodea</i> recortada	73
<i>Experimentos realizados en el arroyo Las Flores</i>	78
Experimento 1: La complejidad de análogos plásticos afecta positivamente a la densidad de Oligochaeta	79
Experimento 2: Cambios en la complejidad de <i>Elodea</i> afectan la densidad de invertebrados	85
Experimento 3: La densidad de invertebrados de <i>Egeria</i> y <i>Elodea</i> es afectada positivamente por la complejidad de la arquitectura pero no por el riesgo de depredación	98
<i>Influencia de la complejidad de análogos plásticos sobre la abundancia de perifiton (experimento en mesocosmos)</i>	113
Capítulo 7 – Discusión general	118
Referencias	124
Anexo 1	136
Anexo 2	148
Anexo 3	157

Capítulo 1 – Introducción

El estudio de las diferencias en la distribución y abundancia de los organismos, en el espacio y en el tiempo, es una de las tareas más clásicas de la Ecología (Andrewartha 1961); y la búsqueda de explicaciones a tales diferencias constituye aún hoy el objetivo de gran parte de los ecólogos (Krebs 1986). Por otro lado, la identificación de los patrones y mecanismos que favorecen el mantenimiento de la diversidad de especies ocupa actualmente un rol central en la investigación ecológica, debido a la identificación de un agudo incremento en las extinciones locales y globales (Balian et al. 2008), y al importante papel de la diversidad para la estabilidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Engelhardt & Ritchie 2002).

Desde el punto de vista de las poblaciones, si los organismos de una especie no ocupan un determinado lugar en un determinado momento, es necesario verificar primero las limitaciones impuestas por los factores químicos y físicos, y luego la existencia de medios adecuados para alcanzar ese lugar. Sólo si los individuos pueden potencialmente alcanzar y sobrevivir en nuevas áreas pero no lo hacen, es necesario estudiar respecto a ellos la existencia de una selección de hábitat (Krebs 1986). En general, las comunidades biológicas no son unidades discretas separadas por transiciones abruptas sino ensambles de especies que tienden a estar distribuidas a lo largo de gradientes de condiciones ecológicas. Por lo tanto, resulta difícil caracterizar la estructura de estas comunidades abiertas de manera precisa e inequívoca. Una aproximación ha sido limitar los estudios a áreas pequeñas que puedan pensarse como ecológicamente homogéneas dentro de las cuales los individuos llevan a cabo sus actividades diarias. Dentro de estas áreas locales, los ecólogos han caracterizado a las comunidades por el número de especies presentes, sus abundancias relativas y sus relaciones ecológicas (ej.: alimenticias) (Smith & Smith 2006). La composición de especies de una comunidad determinada, refleja tanto la habilidad de las especies componentes para sobrevivir y crecer en las condiciones ambientales predominantes, como las interacciones directas e indirectas que existen entre ellas. Este marco general ha permitido explicar, por ejemplo, los cambios en la estructura

biológica de las comunidades a medida que nos movemos desde una montaña hasta la costa. Sin embargo, las condiciones ambientales no son homogéneas dentro de una determinada comunidad (Smith & Smith 2006).

La hipótesis de la heterogeneidad de hábitat es una de las piedras fundamentales de la ecología (MacArthur & Wilson 1967). De acuerdo con esta, hábitats estructuralmente complejos proveerían un mayor número de nichos y variedad de formas de explotar los recursos que permitirían sostener una mayor diversidad de especies (Bazzaz 1975). Ahora bien, ¿qué entendemos por heterogeneidad? El término heterogeneidad es claro cuando se lo contrasta con la homogeneidad, la ausencia de variación. A su vez, dada la existencia de una variación en las condiciones ambientales, la misma puede ser observada desde diferentes perspectivas. Surgen así los conceptos de heterogeneidad espacial y temporal, según la variación se produzca en el espacio o en el tiempo, y los de heterogeneidad continua y discreta, de acuerdo a qué tan gradual sea la variación (Kolasa & Rollo 1991). En la práctica, el significado de la heterogeneidad del hábitat varía considerablemente en distintos estudios. Dependiendo del grupo taxonómico y de la resolución espacial de la investigación la escala de observación puede ir desde la arquitectura de una determinada especie de planta hasta patrones de paisaje (Tews et al. 2004). Incluso dentro de un cierto grupo de especies, por ejemplo los artrópodos, la heterogeneidad de hábitat puede referirse a una escala pequeña, como la complejidad de bordes de un mosaico o parche (Haslett 1997), o a una escala continental, como la heterogeneidad topográfica (Kerr & Packer 1997). Por otro lado, un gran número de términos han sido usados para referirse a la heterogeneidad del hábitat. En un relevamiento de artículos acerca de la hipótesis de la heterogeneidad del hábitat, Tews et al. (2004) encontraron que “heterogeneidad de hábitat” (22 %) junto con “diversidad de hábitat” (20 %) cubrieron la mayoría de los sinónimos utilizados (**Figura 1**). El uso de ambos términos ha cambiado con el tiempo, siendo “diversidad de hábitat” más ampliamente utilizado en los '60 y '70, y “heterogeneidad de hábitat” en los '80 y '90. Una mención aparte merece el término “complejidad de hábitat”, que registró un uso intermedio en el análisis de Tews et al. (2004) pero es frecuentemente utilizado en artículos que han estudiado el efecto de la

heterogeneidad generada por plantas acuáticas sobre sus organismos acompañantes (Taniguchi et al. 2003, Hauser et al. 2006, Warfe & Barmuta 2006).

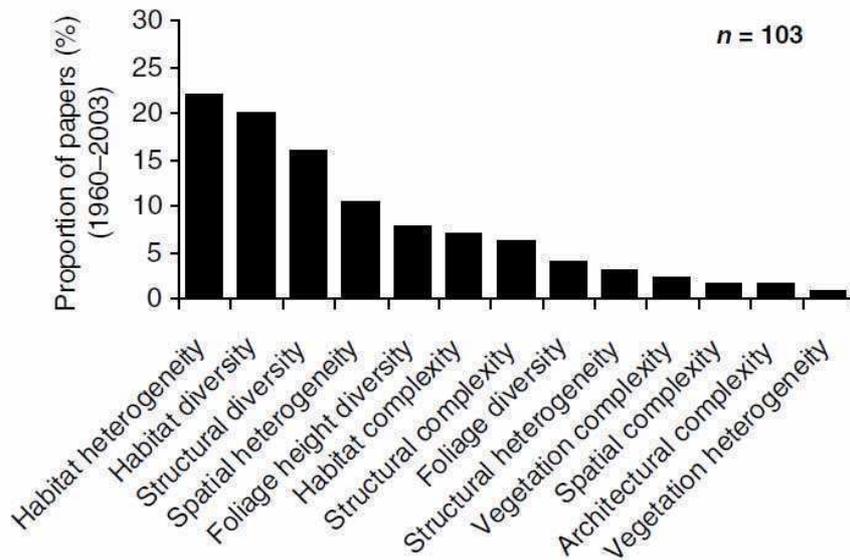


Figura 1. Proporción de términos utilizados para describir la heterogeneidad de hábitat (extraída de Tews et al. 2004).

La complejidad de hábitat se ha definido como la heterogeneidad parcheada vertical (Kolasa & Rollo 1991), como un descriptor cualitativo de la heterogeneidad que permite construir mapas categóricos (Li & Reynolds 1995), como el número y arreglo de los distintos tipos de parches (Dodson 2000), y como la abundancia absoluta de los componentes estructurales individuales del hábitat (MacCoy & Bell 1991). Los tres primeros artículos la consideran un componente de la heterogeneidad, mientras que en el último tendría el mismo status que la heterogeneidad (a la que definen como la abundancia relativa de los componentes estructurales individuales). Finalmente, Cadenasso et al. (2006) propusieron que la heterogeneidad de hábitat se considere como un componente de la complejidad ecológica, que incluiría además las relaciones de conectividad y de contingencia temporal. Por otro lado, Pimm (1991) señala que la complejidad, considerada como un aspecto de la estructura de la comunidad, se ha tomado como sinónimo del número de especies, del grado de interconexión de la red trófica o de la abundancia relativa de una especie en

la comunidad. Por lo tanto, el término “complejidad de hábitat” no sería el ideal para señalar la existencia de diferencias en las condiciones ambientales, ya que “complejidad” tiene otros significados más útiles en ecología (Kolasa & Rollo 1991).

El concepto de dimensión fractal, rescatado por Mandelbrot (1988) ha tenido una amplia aceptación dentro de la ecología porque muchos objetos naturales tienen, al igual que los fractales, características relevantes a diferentes escalas. Según Mandelbrot (1988) la longitud de una costa depende de la longitud de la unidad de medición utilizada para medirla, y su forma presenta un patrón básico que se repite de manera independiente a la escala que estemos considerando. El cálculo empírico de la magnitud conocida como la dimensión fractal de homotecia, nos permitiría comparar cuantitativamente el grado de irregularidad de diferentes cuerpos, y serviría así para cuantificar la complejidad de una estructura a distintas escalas (MacAbendroth et al. 2005). Una mayor complejidad estructural se correspondería con una mayor heterogeneidad del hábitat, y con un mayor valor de dimensión fractal.

Los sistemas lóticos son ambientes naturalmente heterogéneos en todas sus escalas espaciales y temporales. Típicamente, presentan numerosos parches en cuanto a condiciones ambientales tales como velocidad de corriente, tipo de sustrato, temperatura, acumulación de materia orgánica, presencia de biofilms, etc. Además, los ambientes fluviales se encuentran sujetos a un considerable grado de inestabilidad temporal, particularmente debido a las perturbaciones hidrológicas, que determina que el tiempo de las poblaciones y ensambles en los parches sea relativamente corto (Allan & Castillo 2007). En los arroyos pampeanos las diversas plantas vasculares acuáticas o macrófitas cumplen un papel importante en la estructuración del hábitat (Giorgi et al. 2005), no sólo porque al disminuir la velocidad de la corriente facilitan la deposición de sedimentos (Sand-Jensen 1998), sino porque brindan una superficie y subdivisión de hábitat que permiten el asentamiento de otros organismos (Dvořák & Best 1982).

Esta tesis estudia las comunidades de macroinvertebrados y algas asociadas a macrófitas con diferente complejidad de arquitectura/heterogeneidad de hábitat, en un arroyo pampeano. El crecimiento contiguo de macrófitas sumergidas con arquitecturas contrastantes, permitiría descartar el efecto de las condiciones ambientales y la capacidad de dispersión sobre la distribución y abundancia de los organismos acompañantes, e investigar la existencia de una selección de hábitat.

El estudio de la distribución de invertebrados y algas epífitas se llevó a cabo mediante dos aproximaciones:

- a) Muestreos estacionales para caracterizar la complejidad de arquitectura de diferentes especies de macrófitas, y sus asociaciones de invertebrados y algas epífitas.
- b) Experimentos de campo, mesocosmos y laboratorio para poner a prueba la existencia de un efecto de la complejidad de arquitectura sobre las asociaciones de invertebrados y algas epífitas, descartando el efecto de otros factores (ej.: disponibilidad de alimento, sustancias alelopáticas, rugosidad, etc.).

Objetivos generales

- 1) Analizar la relación entre la arquitectura de las macrófitas sumergidas y los atributos estructurales de las algas del perifiton y macroinvertebrados asociados a ellas en los arroyos pampeanos.
- 2) Analizar la importancia de las macrófitas en el mantenimiento de la abundancia y diversidad de los organismos asociados en los arroyos pampeanos.

Objetivos específicos

- 1) Caracterizar las comunidades de macroinvertebrados y algas del perifiton asociadas a distintas especies de macrófitas, en cuanto a su abundancia y diversidad.
- 2) Estimar el grado de heterogeneidad ambiental producido por diferentes especies de macrófitas a diferentes escalas.
- 3) Analizar la relación entre la heterogeneidad ambiental de distintas especies de macrófitas y:

- a) el número, biomasa, diversidad y grupos funcionales alimenticios de los macroinvertebrados.
- b) la distribución de tamaño de los macroinvertebrados.
- c) el número, biomasa y diversidad de algas del biofilm.

Las hipótesis de trabajo fueron:

- 1) Macrófitas con arquitectura compleja (mayor dimensión fractal) sostienen comunidades de macroinvertebrados con mayor abundancia, biomasa y diversidad, que macrófitas con arquitectura simple.
- 2) Existe una relación negativa entre la complejidad de las plantas y el tamaño de los organismos (plantas con mayor dimensión fractal sostienen un mayor porcentaje de organismos pequeños).
- 3) Macrófitas con arquitectura más compleja presentan biofilms con mayor abundancia, biomasa y diversidad de algas.

Capítulo 2 – Descripción del ambiente de estudio

El estudio se realizó en el arroyo Las Flores, perteneciente a la cuenca del río Luján, ubicado en el noreste de la Provincia de Buenos Aires (**Figura 2.1**), y considerado representativo de los arroyos de la Región Pampeana por sus características físico-químicas y biológicas.

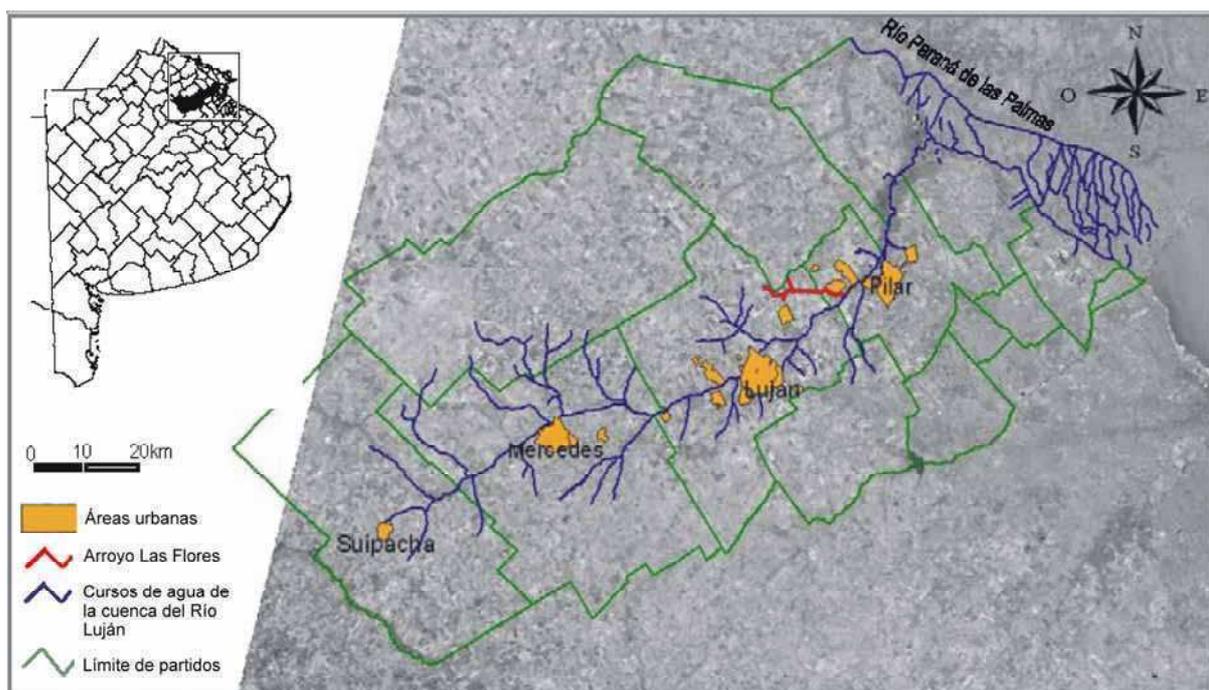


Figura 2.1. Cuenca alta y media del río Luján. Se excluyen las cuencas de los arroyos Escobar, Garín, Claro, de las Tunas y del río Reconquista (Reyna et al. 2007, modificado)

El río Luján y sus afluentes se hallan asentados sobre un relieve predominantemente uniforme, una llanura del tipo sedimentario pampeano en el sector bonaerense y una llanura aluvial aún en proceso de formación del delta del Paraná (Andrade 1986).

Respecto a la geología superficial de la zona, el basamento se encuentra constituido por sedimentos Pampeanos, de edad Plioceno y Pleistoceno, y sedimentos Postpampeanos, de edad Pleistoceno y Holoceno (Fidalgo 1983). El Pampeano se encuentra dividido a su vez en dos pisos: el Ensenadense y el Bonaerense. El Ensenadense, más antiguo, está integrado esencialmente por limos en parte arcillosos, pardo rojizos, que presentan

abundante tosca en forma de bancos y concreciones nodulares, visibles en las secciones medias de los cauces mayores. El Bonaerense, formado por loess arenoso pardo claro, friable, menos calcáreo y más poroso que el Ensenadense, ocupa las partes elevadas y culmina en las divisorias de aguas. Los sedimentos Postpampeanos son arenosos, limosos, arcillosos, calcáreos o conchiles. Granulométricamente arenas, arenas limosas o limoarenosos, sin una estratificación clara (Sala et al. 1983).

En cuanto a los suelos, predominan en la cuenca argiudoles típicos, con perfiles profundos, de moderadamente bien a bien drenados, neutros, con secuencia de horizontes bien diferenciados. El horizonte superficial alcanza espesores de entre 25 y 35 cm, textura franco-limosa, estructura granular, está bien provisto de materia orgánica, y tiene alta capacidad de intercambio catiónico (Hurtado et al. 2005).

El clima es de tipo templado subhúmedo, con un carácter moderado por efecto de las grandes masas atlánticas y del río de la Plata, como también por el tapiz vegetal continuo (Andrade 1986). En general, presenta la época más seca en el invierno aunque las lluvias estén desplazadas hacia el otoño, con temperatura media del mes más caluroso superior a 22 °C (Fidalgo 1983).

Según datos de la Estación Meteorológica de la Universidad Nacional de Luján, correspondientes a la localidad de Luján, en el período 1988-2008 las precipitaciones anuales oscilaron entre 810 y 1680 mm, con un promedio de 1084 mm. Las precipitaciones mayores se produjeron en el mes de marzo, con medias de aproximadamente 150 mm, y las menores se dieron en el mes de julio con valores medios que rondan los 39 mm. De acuerdo con los balances hídricos disponibles, el área no presenta déficit de agua en ningún momento del año (Andrade 1986). Durante el período 1988-2008 la temperatura media anual se encontró entre los 13 y 17 °C, correspondiendo las temperaturas más elevadas a los meses de diciembre, enero y febrero, con medias de 21,4 °C, 23,1 °C y 21,9 °C, respectivamente. Las temperaturas mínimas se registraron en los meses de junio y julio, con medias de 10,5 °C y 9,5 °C, respectivamente.

La Cuenca del río Luján abarca una superficie de 3295 km², siendo sus límites hidrográficos la cuenca del arroyo de la Cruz y la cuenca del río Areco

(al NO), la cuenca del Salado (al S) y la cuenca del Reconquista (al SO). La longitud del río es de 128 km siendo la longitud total de cauces de la cuenca de 450 km (Andrade 1986) (**Figura 2.1**).

El curso superior del río Luján tiene una longitud aproximada de 40 km, desde su nacimiento en Suipacha, en la confluencia de los arroyos Durazno y Los Leones ($59^{\circ} 37' O$ y $34^{\circ} 43' 54'' S$), hasta Jáuregui. Presenta un drenaje de escasa difusión, y recorre un área de escasa pendiente (pendiente media de 0,40 m/km). El curso medio, de aproximadamente 30 km de longitud, se extiende desde Jáuregui hasta las proximidades del cruce con la ruta nacional N° 8, sobre un relieve más acentuado que el resto del área, observándose una pendiente media de 0,83 m/km. El drenaje en esta área es muy activo, presentándose una red de cursos secundarios, en general intermitentes, que drena a través del curso principal. El curso inferior se extiende desde las inmediaciones del cruce con la ruta nacional N° 8 hasta la desembocadura en el Río de La Plata, atravesando unos 60 km de longitud aproximadamente. La pendiente media de este tramo va de 0,16 a 0,05 m/km. A la altura del cruce con la ruta nacional N° 9, el río tuerce de un rumbo SO-NE hacia el SE, haciéndose paralelo al Paraná de Las Palmas y confundiendo con el delta del Paraná (Andrade 1986).

La agricultura y la ganadería extensivas son las actividades tradicionales de la zona. Sin embargo, gran parte de las cuencas media y baja del río Luján se ubica en partidos del tercer cordón del Conurbano Bonaerense (Pilar, Escobar), donde la actividad industrial y la densidad poblacional han experimentado un importante crecimiento durante los últimos años.

El arroyo Las Flores, es un arroyo de segundo orden perteneciente al curso medio de la cuenca del río Luján (**Figura 2.1**), cuya cuenca se encuentra destinada principalmente al uso agrícola (alrededor del 77 % del área) (Amuchastegui 2006). Se caracteriza, al igual que muchos arroyos de la llanura pampeana, por sus aguas con elevadas conductividad y concentraciones de nutrientes, pH levemente alcalino y baja profundidad. Sin embargo, la mayoría de las variables físicas y químicas presentan un amplio rango de variación

debido a la ocurrencia de inundaciones y cambios estacionales en el caudal (Giorgi et al. 2005) (**Tabla 2.1**).

Variables	Promedio	Mediana	Mínimo	Máximo
Velocidad del agua (cm/s)	20,1	13,50	0,0	101,0
Oxígeno disuelto (mg/l)	8,1	7,53	3,5	16,0
Fósforo reactivo soluble (mg P-PO₄⁻/l)	0,77	0,65	0,1	2,1
Nitratos (mg N-NO₃⁻/l)	4,14	3,98	0,06	8,5
Amonio (mg N-NH₄⁺/l)	0,03	0,01	0,0	0,02
Silicatos (mg Si-SiO₃⁻/l)	0,64	0,65	0,12	2,58
pH	7,9	7,82	6,6	9
Calcio (mg/l)	23,4	22,8	11,20	40
Magnesio (mg/l)	18,9	18,5	4,86	34
Reserva alcalina (mg CO₃⁻/l)	0,1	0,06	0,0	0,5
Alcalinidad (mg CO₃⁻/l)	0,5	0,42	0,18	1,0
Conductividad (µS/cm)	1067	1409	102	1458

Tabla 2.1. Características físico-químicas del arroyo Las Flores (Giorgi et al. 2005, modificado).

En el arroyo Las Flores, las bajas velocidades de corriente sumadas a las naturalmente elevadas concentraciones de nutrientes y a la falta de vegetación ripariana, permiten el desarrollo de una diversa y densa comunidad de macrófitas, durante primavera y verano (Giorgi et al. 2005) (**Figura 2.2**).



Figura 2.2. Arroyo Las Flores: Denso parche de *Egeria densa*.

La comunidad de macrófitas incluye especies de macrófitas de hábito flotante (*Lemna gibba*), emergente (*Eleocharis dunensis*, *Hydrocotyle ranunculoides*), y sumergido (*Ceratophyllum demersum*, *Egeria densa*) (Gantes & Tur 1995). La comunidad de macrófitas sumergidas es particularmente densa (hasta 300 g peso seco/m²) (Giorgi et al. 2005), e incluye especies con hojas laminares alargadas (*Stuckenia striata*) o no alargadas (*Egeria densa*, *Elodea ernstae*), y otras con hojas aciculares (*Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum aquaticum*). Como el número de ramificaciones por tallo y de hojas por verticilo difiere entre especies, se encuentra en esta comunidad una gran diversidad morfológica. Debido a la naturaleza lótica del ambiente estas macrófitas sumergidas presentan en los parches una disposición alargada paralela al cauce del arroyo (**Figura 2.3**). Finalmente, la variación anual en la biomasa de macrófitas depende de las diferencias en las variables físico-químicas (temperatura, oxígeno disuelto, concentraciones de nutrientes), pero resulta muy afectada por fuertes precipitaciones ocasionales (hasta 200 mm/día) que

pueden elevar el caudal hasta provocar el desprendimiento y deriva de las macrófitas aguas abajo (Feijóo et al. 1996, Giorgi et al. 2005).



Figura 2.3. Arroyo Las Flores: Detalle de un parche mixto (*Ceratophyllum demersum*, *Egeria densa* y *Stuckenia striata*)

En cuanto a la comunidad de invertebrados, anfípodos (Hyalellidae), caracoles (Ampulariidae, Chilinidae) y larvas de insectos (Ephemeroptera, Odonata) se encuentran entre los principales grupos asociados a las plantas (Ferreiro et al. 2011), mientras que copépodos (*Acanthocyclops robustus*, *Metacyclops mendocinus*, *Paracyclops fimbriatus*) y cladoceros (*Alona*, *Chydorus*, *Macrotrix*, *Pleuroxus*) constituyen una parte importante del zooplancton (Casset et al. 1992). Por otro lado, las principales algas encontradas en Las Flores pertenecen a varios géneros de diatomeas epífitas (*Achnanthes*, *Cocconeis*, *Cymbella*, *Fragilaria*, *Gomphonema*, *Melosira*, *Navicula*, *Pinnularia*, *Rhoicosphenia*), mientras que dos géneros de macroalgas verdes (*Cladophora*, *Spirogyra*) pueden volverse extremadamente comunes en

ciertos períodos del año (Giorgi et al. 2005). Finalmente, este arroyo presenta una diversa comunidad de peces que resulta comparable con la de estudios realizados en lagunas de la provincia, e incluye 13 especies del Orden Cypriniformes, 7 especies del orden Siluriformes y 3 especies del orden Atheriniformes (Di Marzio et al. 2003).

Diversos autores han comprobado que la presencia de plantas acuáticas tiene un efecto positivo sobre la diversidad y la abundancia de organismos que puede sostener el ecosistema (Gregg & Rose 1985, Suren 1991, Hornung & Foote 2006, Ali et al. 2007), y resultados similares han sido obtenidos para los macroinvertebrados del arroyo Las Flores (Casset et al. 2001, Giorgi et al. 2005). Dada la relativa homogeneidad del sustrato (tosca, sedimento fino) y de la velocidad de corriente (0-100 cm/s), en los arroyos pampeanos el papel de las macrófitas en la estructuración del hábitat sería particularmente importante (Giorgi et al. 2005).

El tramo estudiado (59°3'56" O, 34°27'25" S), ubicado en un campo poco explotado, presenta regularmente parches mixtos con especies de plantas acuáticas sumergidas de arquitectura contrastante (*Egeria densa* Planch., *Elodea ernstae* St. John, *Ceratophyllum demersum* L., y *Stuckenia striata* (Ruiz et Pav.) Holub) (**Figura 2.3**). Por lo tanto, constituyó un lugar ideal para estudiar el efecto de diferencias en la complejidad de la arquitectura de las macrófitas sobre la diversidad y abundancia de los organismos asociados.

Capítulo 3 – La influencia de la arquitectura de las macrófitas sobre los invertebrados

La relación entre la arquitectura de las plantas acuáticas y la estructura de la comunidad de invertebrados asociada a ellas ha sido frecuentemente estudiada desde los comienzos de la limnología, sin embargo, aún hoy resulta difícil realizar generalizaciones válidas para todos los sistemas acuáticos.

Ya en 1939, Kreckler encontró claras diferencias en la abundancia y riqueza de invertebrados de algunas especies de macrófitas sumergidas de arquitectura diversa, que crecían en el mismo agrupamiento. Desde entonces, muchos autores han corroborado que las asociaciones de invertebrados epífitos cambian de una especie a otra de planta (Tokeshi & Pinder 1985, Cyr & Downing 1988a, Chilton 1990, Cheruvilil et al. 2002). En general, la abundancia y riqueza de invertebrados se ha asociado positivamente a la complejidad de la arquitectura de las macrófitas (Rosine 1955, Taniguchi et al. 2003, MacAbendroth et al. 2005, Warfe & Barmuta 2006, Thomaz et al. 2008) (**Tabla 3.1**).

OBSERVACIONAL (macrófitas reales)	Abundancia			Diversidad	
	N/ Fragmento	N/g	N/cm ²	S	Shannon- Wiener
Krecker 1939	+			+	
Tokeshi & Pinder 1985		+		-	
Cyr & Downing 1988b	+	NS			
Cherovelil et al. 2000		+			
Taniguchi et al. 2003			NS	NS	
MacAbendroth et al. 2005			+	NS	
Tessier et al. 2008		+		NS	
Thomaz et al. 2008			+	+	
Rosine 1955*			+ ó -		
Gerrish & Bristow 1979*			+	NS	
Chilton 1990*		+ ó -			+ ó -
Cherovelil et al. 2002*		+ ó NS			
Balci & Kennedy 2003*			+ ó NS	NS	
EXPERIMENTAL (imitaciones plásticas)					
Jeffries 1993			+	+	
Taniguchi et al. 2003			+	+	
Hauser et al. 2006			+	+	
Warfe & Barmuta 2006			+	+	
Becerra-Muñoz & Schramm 2007			+		
Lucena-Moya & Duggan 2011			+	+	
Mormul et al. 2011			+	+	+

Tabla 3.1. Efecto de la complejidad de la macrófita sobre la abundancia y la riqueza. N (número de individuos), + (efecto positivo), - (efecto negativo), NS (efecto no significativo), sombreado gris (sin datos). * Autores que analizaron varias ocasiones de muestreo.

Sin embargo, a diferencia de Krecker (1939), en general los autores subestiman la importancia de que las plantas a comparar se encuentren creciendo bajo idénticas condiciones (en el mismo parche), por lo que son comunes las comparaciones entre plantas de diferentes especies pertenecientes a diferentes parches (Taniguchi et al. 2003), entre especies de macrófitas riparianas y de aguas abiertas (Rosine 1955) o entre especies

sumergidas y emergentes (MacAbendroth et al. 2005, Tessier et al. 2008). También se han comparado, con cuestionable criterio, los invertebrados asociados con macrófitas y aquellos asociados con macroalgas (Rosine 1955, Hanson 1990, Tessier et al. 2008).

La estacionalidad es otro importante factor que suele subestimarse, ya que en general se trabaja con datos provenientes de un único muestreo (Krecker 1939, Cyr & Downing 1988b, Cheruvellil et al. 2000, Taniguchi et al. 2003, Rennie & Jackson 2005, MacAbendroth et al. 2005, Thomaz et al. 2008). En los estudios donde se realizaron varios muestreos a lo largo del año, los resultados han sido contradictorios. Para el mismo sistema, varios autores encontraron que relaciones positivas de la complejidad de la macrófita con la abundancia y riqueza de invertebrados se volvieron negativas o no significativas en meses subsiguientes (Rosine 1955, Chilton 1990, Cheruvellil et al. 2002, Balci & Kennedy 2003) (**Tabla 3.1**).

Finalmente, el efecto de factores tales como la rugosidad o la liberación de sustancias alelopáticas, que difieren entre especies de macrófitas, sólo ha podido ser controlado en experimentos con análogos plásticos (Jeffries 1993, Taniguchi et al. 2003, Becerra-Muñoz & Schramm 2007, Lucena-Moya & Duggan 2011). A pesar de las dificultades metodológicas mencionadas, la bibliografía indica que ni la dispersión ni las limitaciones químicas y físicas serían las responsables de las diferencias encontradas entre especies de macrófitas, sino que los invertebrados se encontrarían seleccionando el sustrato, en función de su complejidad.

Teorías sobre la selección de hábitat

Existen dos tipos de factores que se deben considerar por separado respecto de la selección de hábitat: 1) los conductuales y 2) los evolutivos (Krebs 1986). Los factores conductuales, vinculados a la selección de áreas, constituyen una selección activa, mientras que los factores evolutivos, vinculados a la supervivencia, representan una selección pasiva.

Actualmente, la mayoría de los autores atribuyen las diferencias en la abundancia y riqueza de los invertebrados entre distintas especies de

macrófitas a factores conductuales, vinculados a diferencias en la arquitectura de las plantas. Sin embargo, existen evidencias según las cuales los invertebrados no estarían seleccionando activamente el sustrato en función de su complejidad (Russo 1987, Hansen et al. 2011), sino siendo depredados diferencialmente de acuerdo a las características del mismo (Russo 1987). Esto, sumado a que la protección de los depredadores es prácticamente el único efecto demostrado de la complejidad (Coull & Wells 1983, Russo 1987, Warfe & Barmuta 2004), nos señala la importancia de considerar la existencia de factores de selección evolutivos. Los peces y algas epífitas asociados a las macrófitas, depredadores y alimento de los macroinvertebrados, respectivamente, también serían afectados por la arquitectura y condicionarían la supervivencia de los macroinvertebrados.

Un análisis detallado de la arquitectura de diferentes especies de macrófitas sumado al estudio de las comunidades de invertebrados, algas y peces asociadas permitiría obtener elementos a favor de uno u otro tipo de selección de hábitat. En cuanto a la arquitectura de las plantas, Lawton (1983) señala entre sus componentes más evidentes el tamaño y la forma.

El tamaño de las plantas

El tamaño, representado por el área de la planta, afectaría directamente a la abundancia de invertebrados (N) simplemente porque al incrementarse permitiría el asentamiento de un mayor número de organismos. De esta manera, las diferencias encontradas entre macrófitas para la abundancia expresada como número de individuos por fragmento de planta (Krecker 1939) o por biomasa de macrófita (Cyr & Downing 1988a, Chilton 1990, Cheruvilil et al. 2002), podrían deberse simplemente a la existencia de diferencias en la relación área-peso de las plantas. Sin embargo, cuando las abundancias de invertebrados se refieren por unidad de superficie (Taniguchi et al. 2003, McAbendroth et al. 2005, Thomaz et al. 2008), las diferencias encontradas entre macrófitas con diferente arquitectura requieren de una explicación alternativa.

La riqueza también se incrementaría junto con el tamaño del hábitat, debido a las hipótesis de la diversidad de hábitat y del tamaño *per se*. Estas hipótesis son mencionadas por Connor & MacCoy (1979) como las principales razones para explicar la correlación significativa entre el número de especies observadas y el área. La hipótesis de la diversidad de hábitat fue desarrollada por Williams (1964) quien propuso que a medida que la cantidad de área muestreada se incrementa, se suman nuevos hábitats con sus especies asociadas, por lo que el número de especies se incrementa con el área. La hipótesis del área *per se* fue desarrollada por Preston (1960, 1962) y MacArthur y Wilson (1963), y se deriva de la predicción de la teoría del equilibrio de la biogeografía de islas. Esta hipótesis desestima la importancia de la diversidad de hábitat y explica el número de especies como una función de las tasas de inmigración y extinción. Las tasas de inmigración se asumen dependientes de la distancia al área en cuestión desde el pool de especies, pero independientes del tamaño de la isla; las tasas de extinción se asumen inversamente proporcionales a los tamaños de las poblaciones, que a su vez se asumen directamente proporcionales al área. Connor & MacCoy (1979) agregaron una alternativa simple a estas dos hipótesis, al proponer que la inmigración de individuos a un sistema nuevo (ej.: isla volcánica) se vería acompañada por un incremento en la riqueza, debido al arribo de especies nuevas desde el pool externo de especies (ej.: continente). Sistemas más grandes serían capaces de recibir una mayor cantidad de individuos y, consecuentemente, una mayor cantidad de especies nuevas. A diferencia de la hipótesis del área *per se*, la hipótesis del muestreo pasivo de Connor & MacCoy (1979) no necesita hacer referencia a las tasas de inmigración y extinción.

Por otro lado, Lawton (1983) señala que efectos menores de la arquitectura sobre los invertebrados debido a la forma de la hoja se deberían a la facilidad con la que ciertos organismos podrían explotar ciertos tipos de hojas. Según Lawton (1983), “la influencia de la forma de la hoja no se encontraría lo suficientemente estudiada, pero podría ser importante”. Actualmente, la mayoría de los autores atribuyen las diferencias en los invertebrados a diferencias en la morfología foliar (hojas enteras vs. hojas divididas ≈ arquitectura simple vs. arquitectura compleja) (Rosine 1955, Gerrish

& Bristow 1979, Cheruvilil et al. 2002, Taniguchi et al. 2003, Lucena-Moya & Duggan 2011).

La forma de las plantas

En ausencia de diferencias en el área, la forma (es decir, la manera cómo se distribuye el área) afectaría a la abundancia de los invertebrados debido a su efecto sobre el espacio habitable. Se han planteado diferentes hipótesis para explicar este efecto: La **hipótesis de los microhábitats** sugiere que las plantas de arquitectura más compleja (medida a través de la dimensión fractal), presentan un mayor espacio para el asentamiento de los organismos pequeños (Morse et al. 1985, Williamson & Lawton 1991). La **hipótesis del refugio** postula que las arquitecturas complejas dificultan la actividad depredadora de los peces (Russo 1987, Coull & Wells 1983, Beukers & Jones 1998, Warfe & Barmuta 2004) o reducen el impacto de factores de stress físicos como la corriente (Gregg & Rose 1982, Dodds & Biggs 2002), permitiendo el incremento en la abundancia de los invertebrados. Finalmente, la **hipótesis del alimento** postula que las arquitecturas complejas presentan una mayor disponibilidad de alimento (algas epífitas, detritos) (Cattaneo & Kalff 1980, Taniguchi et al. 2003, Gosselain et al. 2005, Warfe & Barmuta 2006), afectando positivamente a la abundancia de los invertebrados.

En realidad, estas hipótesis no hacen más que apuntar nuevamente a la existencia de diferencias en el tamaño, no ya en el área total sino en el área habitable. Un incremento en la complejidad de la arquitectura se asociaría con una disminución en el tamaño de los espacios intersticiales (Warfe et al. 2008) que impediría el acceso a organismos de mayor tamaño, incrementando la abundancia total de invertebrados al favorecer la supervivencia de los organismos más pequeños. Este efecto sería directo cuando la complejidad impidiera el asentamiento de invertebrados grandes capaces de desplazar a invertebrados más pequeños (hipótesis de los microhábitats), o indirecto cuando la complejidad dificultara el acceso de depredadores y factores físicos de stress a los intersticios (hipótesis del refugio). Por otro lado, un efecto positivo de la complejidad sobre la penetración de la luz (Dibble et al. 1996)

provocaría un incremento en el espacio habitable para el perifiton, aumentando la disponibilidad de alimento y la abundancia total de invertebrados (independientemente de su tamaño).

Recapitulando, las principales hipótesis propuestas para explicar las diferencias existentes en la abundancia y riqueza de los invertebrados han asumido la existencia de diferencias entre las macrófitas en el área o en la forma (**Tabla 3.2**).

	Diferencias en área	Diferencias en forma
Abundancia	hipótesis del muestreo pasivo hipótesis del alimento dependiente del área	hipótesis de los microhábitats hipótesis del refugio hipótesis del alimento dependiente de la forma
Riqueza	hipótesis de la heterogeneidad de hábitat hipótesis del área <i>per se</i> hipótesis del muestreo pasivo	

Tabla 3.2. Hipótesis que explican las diferencias en abundancia y riqueza de invertebrados encontradas entre especies de macrófitas.

Se debe mencionar en este punto que todas las hipótesis propuestas son difíciles de poner a prueba, ya que requieren la estimación del espacio habitable en función de la escala, de las tasas de asentamiento, depredación, migración y deriva, del número y tamaño de los refugios o del grado de circunvolución del hábitat a una escala muy reducida. Por otro lado, el diseño de muestreos y experimentos que permitan distinguir entre las distintas hipótesis, no excluyentes, y simultáneamente aislar los factores que no son de interés resulta una tarea muy difícil. Debido a estas limitaciones, hasta el momento, ninguna de las explicaciones ha sido lo suficientemente estudiada o puesta a prueba.

Capítulo 4 – Materiales y Métodos

En esta sección se describen los materiales y métodos utilizados rutinariamente para el cálculo de los estimadores de la forma, área y biomasa de las macrófitas, y de los parámetros de las comunidades de invertebrados y algas epífitas, tanto en los muestreos como en los experimentos de campo. Los diseños de los muestreos y de los experimentos, así como los procedimientos empleados en casos particulares se describen en las secciones correspondientes de los **Capítulos 5 y 6**.

Estimación de la dimensión fractal de las macrófitas

En los diversos estudios realizados para analizar la influencia de la arquitectura de las macrófitas sobre las comunidades de organismos acompañantes que fueron reseñados en el **Capítulo 3**, se han utilizado diferentes criterios para cuantificar la complejidad estructural de las plantas. En general se ha usado un criterio cualitativo, que es distinguir entre plantas con hojas divididas y con hojas no divididas (Cattaneo & Kalff 1980, Gregg & Rose 1982, Cheruvilil et al. 2000, 2002, Taniguchi et al. 2003, Cremona et al. 2008), pero otros autores han aplicado índices cuantitativos basados en características estructurales de los tallos (Lillie & Budd 1992, Dibble et al. 1996) o en relaciones entre área y biomasa (Stoner 1980, Dvořak & Best 1982, Russo 1990).

Actualmente, la medición de la dimensión fractal (Jeffries 1993, MacAbendroth et al. 2005, Thomaz et al. 2008) es una aproximación que puede aplicarse de manera sencilla mediante el análisis computacional de fotografías de las plantas, permitiendo obtener una cuantificación objetiva de la forma que puede ser comparada entre diversas especies de macrófitas y fácilmente estandarizada entre estudios.

Los fractales son objetos matemáticos ideales como los planos y las esferas pero que poseen la particularidad de ser autosimilares; es decir, que

pueden ser contruidos a partir de la repetición de una unidad fundamental con determinada forma (**Figura 4.1**).

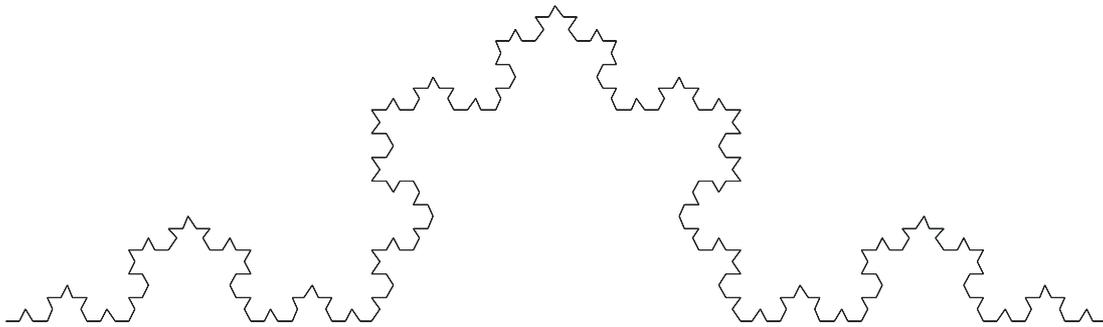


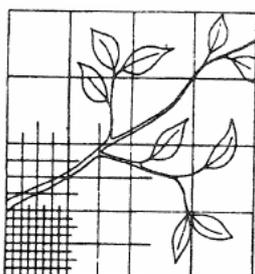
Figura 4.1. Curva de von Koch (objeto fractal).

La dimensión fractal de homotecia (D), rescatada por Mandelbrot (1988), puede ser definida matemáticamente como:

$$D = \log N / \log (1/r)$$

donde N es el número total de unidades que constituyen el objeto y r corresponde a la razón de homotecia. La razón de homotecia representa el valor por el cual se debe multiplicar a la extensión del objeto para obtener la longitud de la unidad que, repetida N veces, es capaz de abarcarlo completamente (Mandelbrot 1988). La existencia de r implica la existencia de una autosimilitud del objeto con cada una de sus partes, que le permite ser abarcado en su totalidad por fragmentos de una forma determinada. El hecho de que el valor de la dimensión fractal crezca junto con el grado de irregularidad del objeto fractal (Mandelbrot 1988), sumado a que los objetos reales habitualmente se comportan como fractales dentro de cierta escala (Halley et al. 2004), brindan a la D su valor como cuantificador de la complejidad de la arquitectura de las macrófitas.

El método más utilizado para hallar la D de imágenes bidimensionales se conoce como la estimación por “*box-counting*”, y es descrito en la **Figura 4.2**.



- 1) Se cubre al objeto con grillas con diferente tamaño de cuadrado (ej.: 10 grillas, cada una con un tamaño de cuadrado distinto).
- 2) Se cuenta el número de cuadrados que cubren al objeto en cada grilla.
- 3) Se gráfica el $\log(\text{número de cuadrados que cubren al objeto})$ en función del $\log(1/\text{tamaño de cuadrado})$, para todas las grillas.
- 4) La pendiente es la estimación de la dimensión fractal.

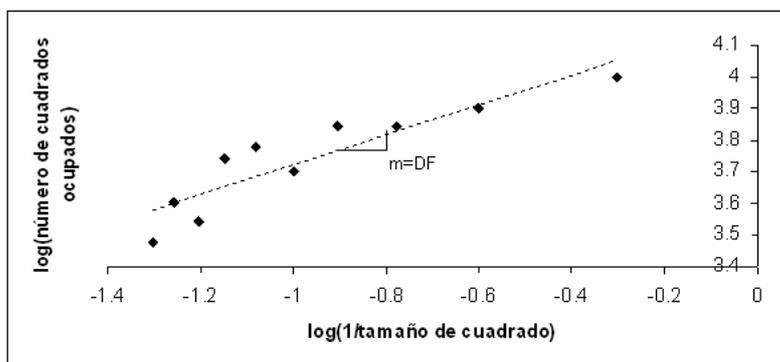


Figura 4.2. Método de estimación de la D por “*box-counting*” (Morse et al. 1985, modificado).

El método del “*box-counting*” presenta la particularidad de ser muy sensible a la cantidad de área ocupada de la imagen, que es lo que se denomina el efecto de ocupación (Halley et al. 2004). Este efecto es inevitable en el límite, dado que una superficie totalmente ocupada presenta siempre una D “*box-counting*” = 2 mientras que una superficie vacía se corresponde con una D “*box-counting*” = 0. Sin embargo, en situaciones normales esto puede controlarse analizando las dimensiones fractales en un rango de tamaños de caja adecuado y/o comparando las dimensiones fractales de imágenes con similar grado de ocupación. Es recomendable que el máximo de tamaño de caja sea menor que la mitad del diámetro del set y que el mínimo de la escala sea mucho mayor que la mínima distancia de separación entre dos píxeles (Halley et al. 2004).

Por otro lado, es importante considerar si la estimación por “*box-counting*” se realizará a partir de la imagen completa de la macrófita o a partir de la de sus bordes (**Figura 4.3**), ya que ambas brindan resultados diferentes (MacAbendroth et al. 2005). El análisis de las imágenes de bordes brindaría estimaciones de la dimensión fractal de homotecia menos sesgadas por el

efecto de ocupación, y es actualmente el más utilizado (Thomaz et al. 2008, Warfe et al. 2008, véase también el **Anexo 1**).

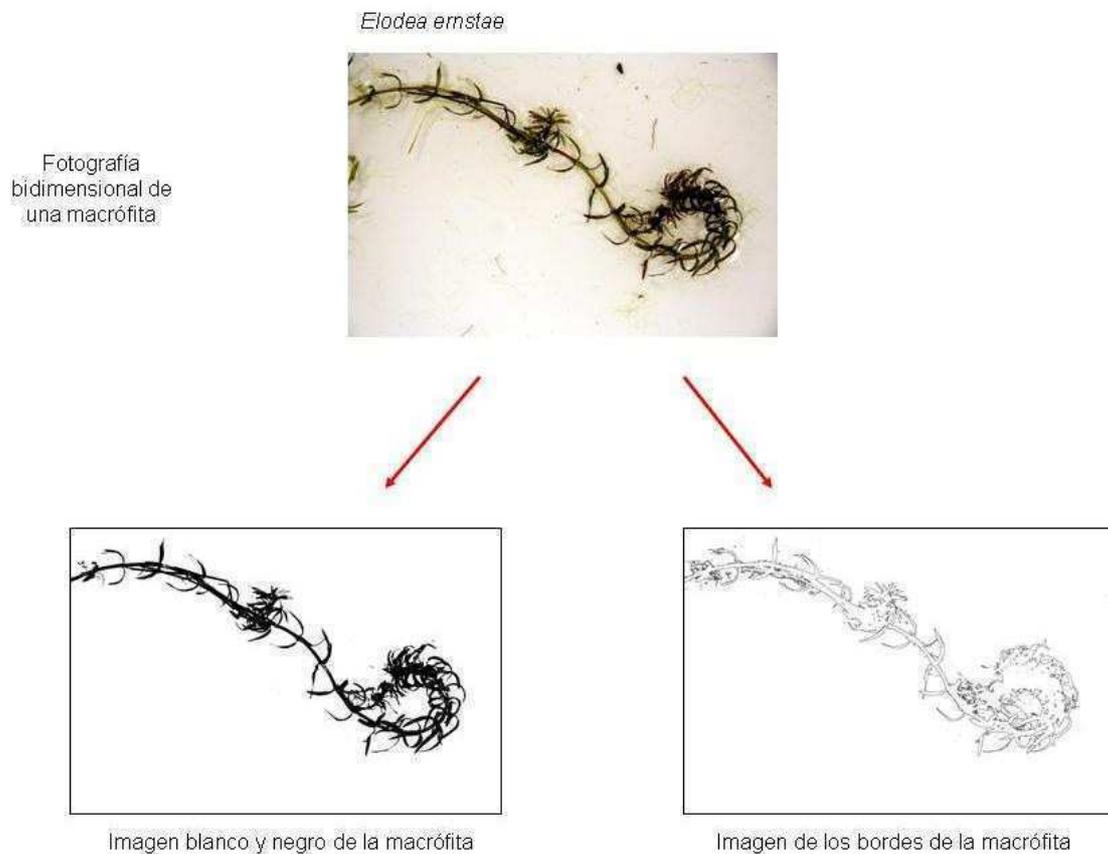


Figura 4.3. Fotografía de una macrófita e imágenes bidimensionales en blanco y negro, apropiadas para la estimación de la dimensión fractal por “*box-counting*”.

Finalmente, el método del “*box-counting*” tiene la ventaja de limitar sus análisis a ciertos tamaños de cuadrado, lo cual permite manejar la escala de trabajo. Dado que siempre es deseable analizar escalas relevantes para los organismos bajo estudio (Attrill et al. 2000), los tamaños de cuadrado se definieron dentro del rango de tamaños de los macroinvertebrados encontrados.

Considerando todos estos aspectos, se decidió estimar la D a partir de imágenes de bordes de las macrófitas. Las fotografías tuvieron un tamaño de 3456×2304 píxeles², una resolución de 220 píxeles por centímetro y un aumento de 7X, por lo que se decidió trabajar con 20 tamaños de cuadrado de

entre 10 y 110 píxeles (entre 0,45 y 5 mm) para minimizar el efecto de ocupación y trabajar dentro del rango de tamaño de los invertebrados.

En el **Anexo 1** se encuentra una descripción detallada de los análisis realizados y criterios seguidos para la elección de los parámetros del “*box-counting*” y del tipo de imagen a analizar.

Procedimiento general para la estimación de la dimensión fractal

En el laboratorio, los invertebrados se separaron de las plantas y se colocaron en una bandeja plástica blanca con agua, representando su disposición natural en el arroyo; es decir, alineada en la dirección de la corriente. Las plantas se fotografiaron con una cámara digital Canon EOS 350D obteniendo imágenes de idéntico formato, tamaño y resolución (JPEG, 3456 x 2304 píxeles y 220 píxeles/cm, respectivamente). Las imágenes se modificaron, eliminando las sombras y reflejos con el programa Adobe Photoshop 5.5. Utilizando el programa ImageJ 1.37 (Rasband, 1997–2008) las fotografías se convirtieron en imágenes en blanco y negro con la función “*Threshold*” en modo automático. A partir de estas imágenes en blanco y negro se obtuvieron las imágenes de bordes, utilizando la función “*Find Edges*” del mismo programa. Finalmente, el ImageJ fue utilizado para obtener las estimaciones de la D “*box-counting*” de cada imagen utilizando 20 tamaños de caja (10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60, 65, 70, 75, 80, 85, 90, 95, 100 y 110 píxeles).

Estimación del área superficial de las macrófitas

Si bien los métodos para estimar el largo y el peso seco de un fragmento de macrófita se encuentran estandarizados (calibre y balanza analítica, respectivamente), no ocurre lo mismo en cuanto a la estimación de su área. Entre los métodos más utilizados se pueden mencionar la medición bajo microscopio y aproximación de las hojas a formas geométricas (Cattaneo & Kalf 1980, Stoner 1980, Sher-Kaul et al. 1995, Sand-Jensen 2003), y el escaneo y medición digital, aproximando las hojas a superficies planas (Taniguchi et al. 2003, Sand-Jensen 2003, Thomaz et al. 2008).

En esta tesis se decidió estimar el área superficial de las macrófitas mediante el método del escaneo, llevando a cabo una cuidadosa separación y

escaneo de todas las hojas y tallos de cada muestra de macrófita (**Figura 4.4**). Si bien este método presenta el inconveniente de aproximar las formas cilíndricas a planos, subestimando en cierto grado su superficie, tiene la ventaja de permitir estimar de forma sencilla la superficie de una planta entera, sin necesidad de recurrir a rectas de regresión área-peso seco obtenidas a partir de unos pocos ejemplares las cuales pueden dar lugar a estimas erróneas.

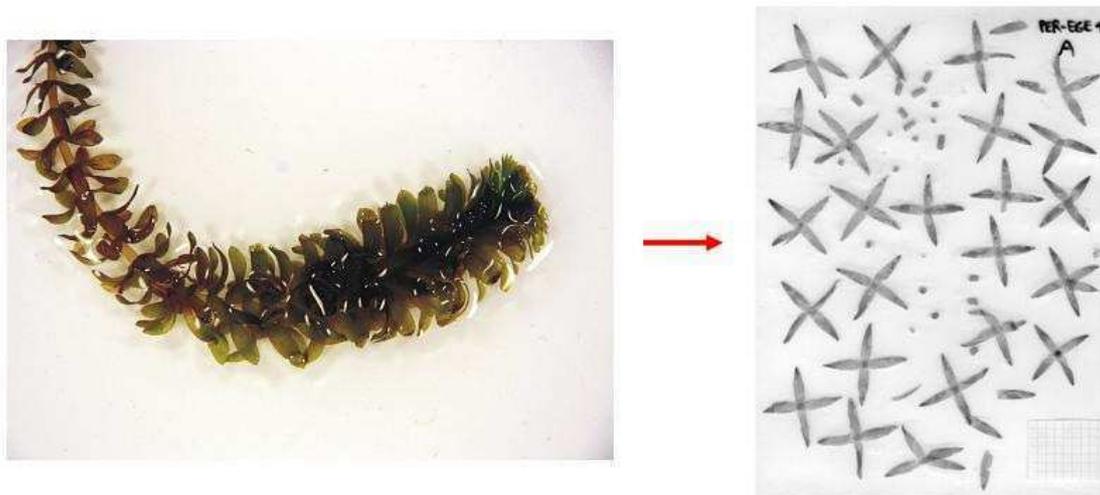


Figura 4.4. Fotografía de *Egeria densa* entera y una imagen escaneada de parte de sus hojas y tallo.

La biomasa de las macrófitas se estimó como el peso de muestras secadas en estufa a 60 °C hasta peso constante (variación menor al 5 % luego de 24 hs.) (Feijoó & Menéndez 2009).

Procedimiento general para la estimación del área superficial y la biomasa de macrófitas

Una vez separados los invertebrados y las algas epífitas de las macrófitas y obtenidas las fotografías necesarias para estimar la dimensión fractal, se separaron las hojas y tallos de las plantas, se las ubicó sobre una plancha de goma eva blanca y se las introdujo en folios plásticos que fueron escaneados junto con una escala de referencia por un escáner AGFA modelo SnapScan 1212 (escala de grises, 150 dpi). Estas imágenes se pasaron a blanco y negro con la función “*Threshold*” en modo automático del ImageJ. Luego, el mismo programa fue utilizado para fijar la escala (1cm = 60 pixeles),

seleccionar las imágenes de hojas y tallos con la función “*Create Selection*” y llevar a cabo el cálculo de superficie de la imagen con la función “*Measure*”. El área superficial disponible fue estimada como el doble del área calculada a partir de las imágenes escaneadas. En general, una misma planta debió ser escaneada en numerosos folios por lo que el área superficial de cada planta fue estimada como la suma de las de los folios correspondientes. Finalmente, se recuperaron de los folios las hojas y tallos de las macrófitas y se secaron en estufa para la estimación de su biomasa.

Estimación de la abundancia, biomasa, riqueza y diversidad de la comunidad de invertebrados

En cuanto a la abundancia de invertebrados, la práctica más común ha sido trabajar con el número de individuos referido a la biomasa de la macrófita estimada como peso seco (densidad relativa al peso seco) (Cyr & Downing 1988a, Cheruvilil et al. 2000, 2002). Sin embargo, ya en 1955 Rosine señaló la importancia del área de la planta para los invertebrados epífitos y decidió trabajar con fragmentos de 10 cm (medidos desde el ápice) a los que además del peso seco les estimó el área (esto les permitió calcular la densidad de invertebrados en relación al área). Está demostrado que existe una fuerte correlación entre el área y el peso de las macrófitas, pero también que la pendiente de esa relación puede variar de una especie a otra de planta (Sher-Kaul et al. 1995). Así, diferencias en una densidad referida al peso seco podrían desaparecer o incluso invertirse al referirlas al área, si las diferencias en la relación área-peso entre las macrófitas fueran muy grandes. Por esta razón, la utilización de la abundancia referida al área de la macrófita parece ser la más adecuada, especialmente si se desconocen las relaciones área-peso, y es actualmente la variable más usada (Taniguchi et al. 2003, MacAbendroth et al. 2005, Thomaz et al. 2008).

En cuanto a la biomasa, también sería necesario trabajar con una densidad referida al área, debido a la potencial existencia de diferencias en el área por unidad de biomasa entre especies de macrófitas. En general la

biomasa ha sido cuantificada como peso seco de los invertebrados (Cheruvellil et al. 2000, Taniguchi et al. 2003, MacAbendroth et al. 2005, Becerra-Muñoz & Schramm 2007), sin embargo, cuando las muestras presentan una abundancia importante de caracoles sería mejor trabajar con el peso orgánico (peso seco libre de cenizas), eliminando el efecto de sus caparazones. Finalmente, la medición bajo lupa y la estimación de la biomasa a partir de rectas de regresión biomasa-longitud o de la estimación de los biovolúmenes, también constituye una práctica frecuente (Cheruvellil et al. 2002, Tessier et al. 2008).

En cuanto a la diversidad de la comunidad de invertebrados, existe un problema generalizado concerniente al nivel de identificación alcanzado. Kreckler (1939) encontró diferencias en el número de géneros de invertebrados entre distintas especies de macrófitas, pero en general la identificación se realiza hasta el menor nivel taxonómico posible y luego se trabaja con riquezas y diversidades en las que se mezclan el número de especies, géneros, tribus y familias (Cheruvellil et al. 2002, Taniguchi et al. 2003, MacAbendroth et al. 2005, Thomaz et al. 2008). Como mencionan Thomaz et al. (2008), sería preferible trabajar con el número de taxa en lugar del número de especies básicamente porque: 1) la resolución taxonómica difiere entre grupos; 2) muchos insectos acuáticos son larvas, de identificación dificultosa.

De acuerdo con estas consideraciones, se decidió estimar la abundancia y biomasa de invertebrados por biomasa y por área de macrófita. La riqueza y diversidad fueron calculadas a partir del número de organismos y de las abundancias relativas de los taxa, respectivamente.

Procedimiento general para la estimación de la riqueza, abundancia y biomasa de invertebrados

Luego de la cuidadosa remoción de los invertebrados asociados a las macrófitas, los mismos fueron identificados, contados y secados en estufa a 60 °C hasta peso constante para estimar riqueza, abundancia y biomasa, respectivamente. El número y biomasa de invertebrados fue relativizado por gramo de peso seco y por centímetro cuadrado de planta.

Las identificaciones taxonómicas fueron realizadas bajo lupa binocular con claves dicotómicas de invertebrados acuáticos de la República Argentina (Fernández & Domínguez 2001, Lopretto & Tell 1995). La diversidad de taxa fue estimada con el índice de diversidad de Shannon-Wiener (calculado con el logaritmo decimal).

Estimación de la abundancia, biomasa, riqueza y diversidad de la comunidad de algas epífitas

En cuanto a los parámetros de esta comunidad, los estudios del biofilm de las macrófitas típicamente se limitan a las estimaciones de la biomasa fotosintética (concentración de clorofila *a*, *Cl-a*) y biomasa total (peso orgánico seco, POS) (Gregg & Rose 1982, Cattaneo & Kalff 1980, Gosselain et al. 2005, Tessier et al. 2008). Ocasionalmente, la observación de muestras cuantitativas del biofilm bajo el microscopio ha permitido la cuantificación de las abundancias de ciertos grupos o especies de algas en diferentes especies de macrófitas (Gregg & Rose 1982, Jones et al. 2000). Sin embargo, dado que para los invertebrados la complejidad de las macrófitas ha mostrado sus efectos más claros sobre las densidades y la riqueza, sería deseable contar con estimadores equivalentes de estos parámetros para la comunidad de algas. Estos permitirían estudiar apropiadamente si el efecto positivo de la complejidad de las macrófitas sobre los invertebrados se encuentra mediado por un efecto positivo sobre la comunidad fotosintética (hipótesis del alimento), o puede ser totalmente explicado por las hipótesis de los microhábitats y del refugio.

El trabajo con muestras cuantitativas de la comunidad algal y su conteo bajo microscopio invertido permite obtener estimaciones apropiadas de la densidad algal (número de individuos por masa o superficie de macrófita) (Jones et al. 2000). En cuanto a la riqueza, se presentan en los arroyos pampeanos problemas análogos a los descriptos para la identificación de los invertebrados; es decir, una taxonomía difícil y una elevada riqueza que hacen necesario trabajar a una baja resolución (género). Finalmente, el índice de autotrofia (cociente entre POS y *Cl-a*) (APHA 1995), que se incrementa con el

porcentaje de organismos heterótrofos presentes en el biofilm (Azim & Asaeda 2005), permitiría detectar la existencia de un efecto de sombreado asociado a la complejidad de la macrófita (Dibble et al. 1996).

La biomasa de perifiton total (POS) y de perifiton autotrófico (Cl-*a*), y la abundancia de algas fueron expresadas por gramo de peso seco y por centímetro cuadrado de fragmento de macrófita, y a partir de estos datos se calculó el índice de autotrofia. La riqueza y diversidad fueron estimadas a partir del número de organismos y de las abundancias relativas de los taxa, respectivamente.

Procedimiento general para la estimación de la riqueza, abundancia y biomasa de algas

Los fragmentos de macrófita destinados al análisis de las algas epífitas fueron agitados vigorosamente dentro de sus recipientes plásticos, introducidos en vasos de precipitado junto con agua del recipiente en cantidad suficiente para taparlos completamente, y sonicados a baja velocidad en una lavadora ultrasónica de mesa Cleanson (3 sesiones de 3 minutos separadas por intervalos de 1 min) (Romaní & Sabater 2001). La observación microscópica de los fragmentos sonicados reveló que este procedimiento removió la mayoría de las algas epífitas y no dañó las células vegetales.

Se filtraron aproximadamente 200 ml de cada muestra sonicada con un filtro de fibra de vidrio Munktell MGF pre-pesado (tamaño de poro $\approx 2 \mu\text{m}$). Los filtros se secaron en estufa a 60 °C hasta peso constante y calcinados en mufla a 500 °C durante 4 horas para estimar la biomasa de perifiton como peso orgánico seco (POS), a partir de la diferencia entre peso seco y peso seco libre de cenizas. Otros 100 ml de cada muestra se filtraron con un filtro Munktell MGF al que se agregó 10 ml de acetona 90 % y se mantuvo a 4 °C durante 24 hs en oscuridad para la extracción de pigmentos fotosintéticos. El extracto fue centrifugado a baja velocidad (3500 rpm durante 20 min) y su absorbancia fue determinada en un espectrofotómetro Hitachi U-2001 a 750 y 665 nm antes (Abs_b) y después de acidificar con HCl 0,3 M (Abs_a). La concentración de clorofila *a* en $\mu\text{g/ml}$ fue determinada a partir de:

$$[\text{cl } a] = 26,7 \cdot P \cdot [(\text{Abs}_b665 - \text{Abs}_b750) - (\text{Abs}_a665 - \text{Abs}_a750)]. \text{ av} \cdot V/v$$

donde 26,7 es una constante vinculada a la absorbancia de la acetona, P es la longitud que recorre el haz del espectro en la cubeta (1 cm), Abs_b es la absorbancia basal, Abs_a es la absorbancia acidificada, av el volumen de acetona utilizado para la extracción, V el volumen de la muestra original y v el volumen filtrado (APHA 1995). Luego de la estimación del volumen total de cada muestra ($V =$ filtrado para POS + filtrado para CI- a + no filtrado) se estimó la CI- a correspondiente a cada fragmento.

Finalmente, unos 100 ml de cada muestra con algas en suspensión fueron fijados con formaldehído al 2 % para su posterior recuento e identificación taxonómica. Los recuentos fueron realizados bajo microscopio invertido a 40 aumentos, a partir de una submuestra de unos 40 ml con 36hs de sedimentación. Se trabajó a lo largo de dos transectas perpendiculares, contando e identificando las algas presentes en un número de campos suficiente para que las estimaciones de abundancia de los grupos mayoritarios presentaran un error estándar menor al 30 % (alrededor de 80 campos por muestra). Las identificaciones taxonómicas fueron realizadas con claves dicotómicas de algas epífitas de la República Argentina (Lopretto & Tell 1995) y cuando fue necesario se utilizó bibliografía específica para cada grupo algal. La diversidad de taxa fue estimada con el índice de Shannon-Wiener (calculado con el logaritmo decimal).

Capítulo 5 – Efecto de la complejidad de las macrófitas sobre parámetros estructurales de la comunidad de macroinvertebrados en un arroyo pampeano

La cuantificación de la heterogeneidad ambiental de los ecosistemas naturales resulta de vital importancia debido a su capacidad de afectar a la dinámica poblacional, la estructura de la comunidad, y el funcionamiento de todo el ecosistema (Cooper et al. 1997). Sustratos más complejos presentarían un mayor número de nichos y mayor abundancia y diversidad de recursos ambientales, los que afectarían positivamente al número y diversidad de los organismos, influyendo en las interacciones bióticas (MacArthur & MacArthur 1961, Stewart et al. 2003). En los ecosistemas acuáticos, las macrófitas de arquitectura compleja brindarían una mayor heterogeneidad ambiental y número de microhábitats, que daría lugar a mayor riqueza y abundancia de organismos pequeños (Taniguchi et al. 2003, MacAbendroth et al. 2005, Kovalenko et al. 2012).

Un considerable número de estudios apoyan este efecto positivo de la complejidad sobre la abundancia y riqueza de macroinvertebrados (Krecker 1939, Tokeshi & Pinder 1985, Cheruvelil et al. 2000, MacAbendroth et al. 2005, Thomaz et al. 2008); sin embargo, pocos han logrado medir objetivamente la complejidad para poner a prueba dicha hipótesis en estudios de campo (Taniguchi et al. 2003, MacAbendroth et al. 2005, Thomaz et al. 2008). La estimación de la dimensión fractal de las macrófitas permitiría cuantificar objetivamente la complejidad (MacAbendroth et al. 2005), mientras que la estimación del área superficial de las macrófitas y la biomasa de perifiton asociada permitirían separar los efectos de la superficie del sustrato y del alimento disponible, estudiando el efecto de la complejidad *per se* (Taniguchi et al. 2003).

Análisis de la relación entre la complejidad de la arquitectura y el área en macrófitas de arroyos pampeanos

El espacio disponible es un factor de gran importancia para la distribución de los organismos, ya que determina directamente el número máximo de individuos que pueden ocupar un ambiente, y afecta positivamente a la riqueza (Williams 1964, Connor & MacCoy 1979). Ocasionalmente, el área se ha utilizado como estimador de la complejidad de la arquitectura (Brown et al. 1988, Russo 1990); sin embargo, se ha sugerido que área y forma de las macrófitas constituyen dos factores que se deben estudiar por separado (Taniguchi et al. 2003, Kovalenko et al. 2012). La importancia del área para las comunidades asociadas ha llevado a algunos autores a proponer que las diferencias en abundancia y riqueza de invertebrados entre macrófitas con arquitecturas contrastantes, podrían deberse simplemente a la existencia de una relación positiva entre complejidad y área por unidad de biomasa (Dvořák & Best 1982, Cheruvellil et al. 2002, Papas 2007). Si bien existen evidencias en contra de tal hipótesis (Sher-Kaul et al. 1995, Warfe et al. 2008), se decidió llevar a cabo estimaciones de la complejidad, área superficial y biomasa de varias especies de macrófitas sumergidas comunes en los arroyos pampeanos para testear la existencia de una relación entre la complejidad y el área.

Materiales y métodos

Los muestreos fueron realizados en noviembre de 2007 (primavera), en tramos de los arroyos Juan Blanco (57°26'26" O, 35°8'27" S), La Choza (59°8'29" O, 34°46'38" S), Larena (59°0'35" O, 34°24'25" S) y Chaña (57°27'43" O, 35°7'1" S). En cada arroyo, cinco fragmentos de unos 20 cm de cada especie de macrófita sumergida presente fueron muestreados con un pote plástico de 1000 ml (**Tabla 5.1**).

Fecha	Arroyo	Macrófitas
2 de noviembre de 2007	Juan Blanco	<i>Potamogeton ferrugineus</i> Hagstr.
	Chaña	<i>Stuckenia striata</i> (Ruiz & Pav.) Holub, <i>Ceratophyllum demersum</i> L.
23 de noviembre de 2007	La Choza	<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vell.) Verdc.
	Larena	<i>Egeria densa</i> Planch.

Tabla 5.1. Especies de macrófitas muestreadas en cada arroyo y fecha de muestreo

En el laboratorio las plantas se limpiaron manualmente de sus invertebrados, algas y sedimento. Los fragmentos de macrófita fueron fotografiados a 7 aumentos, desarmados, escaneados y secados para llevar a cabo las estimaciones de su dimensión fractal (DF), área y biomasa según los métodos descritos en el **Capítulo 4**. El área de cada fragmento se relativizó a su peso para obtener la relación área-peso seco (A/PS), utilizada como estimador del área por unidad de biomasa.

Se evaluó la existencia de diferencias significativas entre especies para las variables A/PS y DF, mediante análisis de la varianza (ANOVA) de un factor y contrastes a posteriori de Tukey (comparaciones múltiples, subgrupos homogéneos) (Zar 1999). Se analizó la existencia de una relación positiva entre la complejidad y el área por unidad de biomasa, calculando el coeficiente de correlación de Pearson (R) entre la DF y A/PS. Todas las variables cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedacea. Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa SPSS 11.5.1.

Resultados y discusión

Tanto las relaciones área-peso seco como las dimensiones fractales presentaron importantes diferencias entre las especies muestreadas (**Figura 5.1**). Un ANOVA reveló la existencia de diferencias significativas entre especies, tanto para A/PS ($F_{4,20} = 9,000$ y $p < 0,001$) como para la DF ($F_{4,20} = 25,056$ y $p < 0,001$). El análisis de subgrupos homogéneos de Tukey mostró que *P. ferrugineus* presentó una A/PS significativamente menor a la del resto de las macrófitas consideradas ($p < 0,05$). Finalmente, el mismo análisis estadístico permitió establecer el siguiente ordenamiento de las macrófitas, de

acuerdo a su DF: *P. ferrugineus* < *E. densa* = *S. striata* < *C. demersum* = *M. aquaticum* ($p < 0,05$).

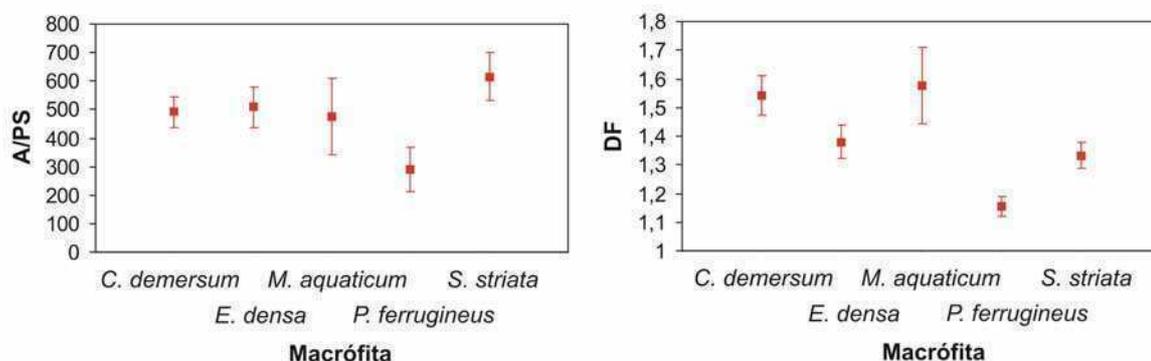


Figura 5.1. Promedios de la relación A/PS (cm^2/g) y la DF para las especies de macrófitas muestreadas. Las barras indican el desvío estándar.

En cuanto a la relación entre A/PS y DF, *P. ferrugineus* presentó simultáneamente la menor cantidad de área por unidad de biomasa y complejidad. Además, algunos de los mayores valores de A/PS correspondieron a ejemplares de las especies con mayor DF, *M. aquaticum* y *C. demersum* (**Figura 5.2**). De acuerdo con esto, se encontró una correlación positiva significativa entre A/PS y DF ($R = 0,441$ y $p = 0,027$) al considerar todas las macrófitas en conjunto.

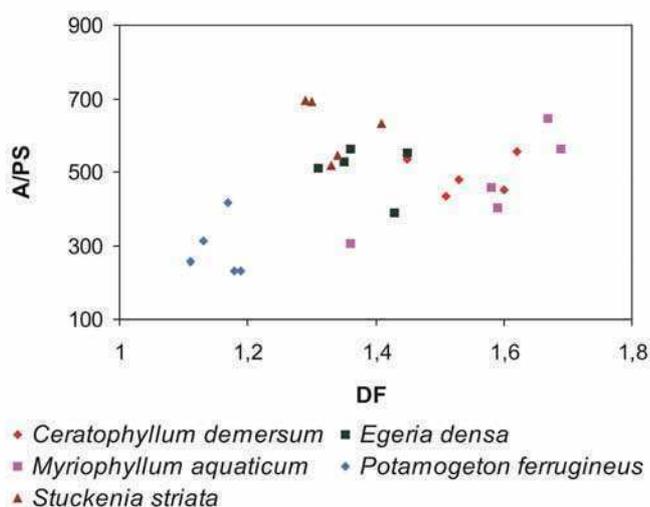


Figura 5.2. Relación A/PS (cm^2/g) en función de la DF para las especies de macrófitas muestreadas.

La existencia de una relación positiva entre el área por unidad de biomasa y la complejidad indica que sería importante estimar el área de las muestras de macrófitas, para analizar apropiadamente el efecto de la complejidad sobre los parámetros poblacionales de los invertebrados. En caso contrario, la posible existencia de diferencias en el área por unidad de biomasa entre especies de macrófitas dificultaría estudiar apropiadamente del efecto de su arquitectura sobre la comunidad de invertebrados.

Efecto de la complejidad de las macrófitas sobre la comunidad de macroinvertebrados en un arroyo pampeano

La abundancia y riqueza de macroinvertebrados ha sido asociada positivamente con la complejidad de las macrófitas por varios autores (Krecker 1939, Tokeshi & Pinder 1985, Cheruvilil et al. 2000, MacAbendroth et al. 2005, Thomaz et al. 2008); sin embargo, pocas veces se ha cuantificado objetivamente la complejidad, separándola de factores como el área superficial y la disponibilidad de alimento, que pueden variar entre especies de macrófitas (Taniguchi et al. 2003, MacAbendroth et al. 2005, Thomaz et al. 2008). Actualmente, la dimensión fractal constituye una manera relativamente sencilla de cuantificar objetivamente al menos parte de la complejidad de la forma de las macrófitas (MacAbendroth et al. 2005, Thomaz et al. 2008, Tokeshi & Arakaki 2012). Como los fractales presentan mucho más espacio habitable para organismos pequeños que para organismos grandes (Morse et al. 1985), estructuras análogas a fractales con diferente complejidad deberían presentar diferencias en el tamaño de los individuos; estas explicarían, a su vez, las diferencias en abundancia (MacAbendroth et al. 2005). La estimación de los parámetros estructurales de la comunidad de perifiton de manera simultánea a la biomasa, densidad, riqueza y diversidad de invertebrados, permitiría analizar si existe un efecto positivo de la complejidad sobre el biofilm, que podría beneficiar a la comunidad de invertebrados. Sin embargo, dado que las macrófitas no son verdaderos fractales, su dimensión fractal depende de la escala (MacAbendroth et al. 2005), lo que sumado a las grandes diferencias de tamaño entre las comunidades de invertebrados y de biofilm, hace necesario

que la dimensión fractal sea cuantificada a distintas escalas dependiendo de la comunidad bajo estudio.

Materiales y métodos

Los muestreos se realizaron en un tramo del arroyo Las Flores con abundantes parches mixtos de macrófitas sumergidas, cuyas características fueron descritas en el **Capítulo 2**. Las especies de macrófitas sumergidas más comunes del tramo (*Egeria densa* Planch., *Elodea ernstae* St. John, *Ceratophyllum demersum* L., y *Stuckenia striata* (Ruiz & Pav.) Holub, referidas de ahora en más por los nombres de sus géneros) se muestrearon el 26 de diciembre de 2007 (primavera tardía), el 12 de febrero de 2008 (verano), y el 1 de abril de 2008 (otoño).

Los parches a muestrear se eligieron de manera de tener acceso al sitio sin provocar daños ni perturbaciones sobre las comunidades en el momento de muestreo, y que las cuatro especies a comparar estuvieran presentes en cada parche (se descartaron los parches con sólo dos especies). El muestreo se realizó colectando las muestras desde aguas abajo hacia aguas arriba para minimizar el disturbio. Las macrófitas y sus organismos asociados se recolectaron con una red cilíndrica de 69 cm de largo y 20 cm de diámetro (460 μ m de tamaño de malla), provista de anillos plásticos externos que le permitieron mantener su forma y de una cuerda en su abertura que permitió cerrarla para evitar el escape de invertebrados nadadores (Cheruvilil et al. 2000) (**Figura 5.3**).

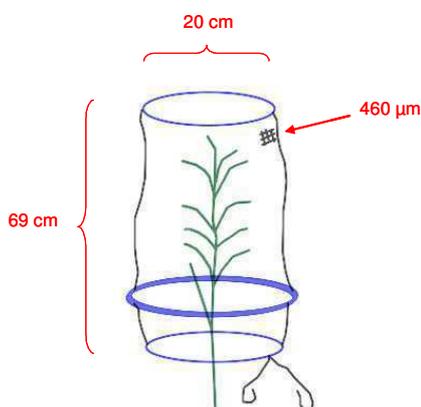


Figura 5.3. Esquema del tipo de red empleada para el muestreo de las macrófitas.

El muestreador fue suavemente desplazado hacia aguas arriba hasta que 30 cm de planta estuvieron en su interior, y luego fue cerrado cortando los tallos de las plantas. Todas las muestras de macrófitas se recolectaron cerca de la superficie del agua (0-15 cm de profundidad), evitando coleccionar tallos senescentes. Una vez que las plantas fueron extraídas, el muestreador fue invertido sobre una bandeja plástica blanca y lavado con agua del arroyo filtrada con red de fitoplancton. Las plantas e invertebrados se introdujeron con el agua filtrada en recipientes plásticos de 1000 ml. Además, se recolectaron fragmentos de 15 cm de largo (medidos desde el ápice) de cada especie de macrófita presente en el parche en recipientes plásticos de 500 ml, destinado al estudio de las algas epífitas. Las muestras fueron guardadas en conservadora hasta su posterior procesamiento en el laboratorio. En cada ocasión de muestreo, seis parches con las 4 especies de macrófitas fueron muestreados, a excepción de diciembre de 2007 en que *Ceratophyllum* no fue colectada debido a su baja abundancia.

Una vez en el laboratorio, los fragmentos de 30 cm fueron limpiados de sus invertebrados, fotografiados a 7 aumentos, desarmados, escaneados y secados para la obtención de las muestras de invertebrados y la estimación de la dimensión fractal (DF 7X), área y peso seco de las macrófitas, respectivamente según las técnicas ya descritas en el **Capítulo 4**.

Los invertebrados separados de las macrófitas fueron divididos en dos partes con un submuestreador Folsom (MacEwen et al. 1954, Tessier et al. 2008). Una submuestra (75 % de la muestra original) se tamizó con un juego de tamices con tamaño decreciente de malla, separando a los organismos en clases de tamaños (clase 1: 250–500 μm , clase 2: 500–1000 μm , clase 3: 1000–2830 μm , clase 4: 2830–5000 μm , clase 5: 5000–10000 μm ; clase 6: > 10000 μm). Como el tamaño de malla del tamiz más chico (250 μm) fue menor al tamaño de malla de la red (460 μm), no se esperó encontrar gran cantidad de invertebrados en la clase de tamaño 1 (250–500 μm). Los invertebrados de cada clase fueron identificados en grandes grupos (suborden, familia), contados y secados en estufa a 60 °C hasta peso constante para estimar abundancia y biomasa por clase de tamaño, respectivamente. La submuestra restante (25 % de la muestra original) fue fijada con alcohol 70 % para realizar

una identificación taxonómica más detallada (familia, género). La eficiencia del submuestreador Folsom fue chequeada a partir de la comparación del número de invertebrados pertenecientes a ambas submuestras. Las biomásas totales de cada muestra se estimaron agregando un 25 % a los valores de peso seco obtenidos a partir de las submuestras 75 %. Se estimó la biomasa de invertebrados a partir de muestras no fijadas porque la fijación provocaría una subestimación de la biomasa, que dependería del tiempo de exposición al fijador y de la especie de invertebrado (Gaston et al. 1996, Wetzel et al. 2005). En diciembre de 2007, la abundancia de invertebrados fue baja, por lo que no se utilizó el submuestreador Folsom sino que la muestra se tamizó, identificó detalladamente, contó y secó en su totalidad.

Dada la existencia de importantes diferencias en la abundancia de invertebrados entre especies de macrófitas, se llevó a cabo un análisis de curvas de rarefacción basadas en muestras (Gotelli & Colwell 2001). Para cada muestra de invertebrados se llevaron a cabo 50 submuestreos aleatorios sin reemplazo (5 a 15 individuos por submuestra). El programa EstimateS Win 8.0 se utilizó para obtener las curvas de rarefacción que permitieron estimar la riqueza rarificada de cada muestra (Gotelli & Colwell 2001). Estas curvas se ajustaron de acuerdo a la ecuación de Clench (1979). Los grupos funcionales fueron determinados a partir del estudio de Barbour et al. (1999), realizado en el hemisferio norte, dada la razonable correspondencia en los hábitos alimenticios de los grandes grupos y la falta de estudios similares para el hemisferio sur.

Los fragmentos de 15 cm fueron separados de su perifiton, fotografiados a 7 aumentos, desarmados, escaneados y secados para la obtención de las muestras de algas y la estimación de la DF, área y peso seco de las macrófitas. Además, se retiraron de cada fragmento tres hojas (provenientes de la base, parte intermedia y ápice del fragmento) que fueron fotografiadas bajo lupa a 220 aumentos para estimar la DF a una escala muy baja (DF 220X: imágenes de bordes, cajas de 10-110 píxeles, 20 tamaños de caja, 4 ubicaciones de grilla). Finalmente, algunas de estas hojas fueron conservadas en freezer y posteriormente fotografiadas bajo microscopio electrónico de barrido (MEB), para llevar a cabo una observación cualitativa de su superficie.

Luego de la sonicación de los fragmentos de macrófita y la filtración de las fracciones utilizadas para la estimación del peso orgánico seco (POS) y la masa de clorofila *a* (Cl-*a*), unos 100 ml de cada muestra con algas en suspensión fueron fijados con formaldehído al 2 % para su posterior recuento e identificación taxonómica. El índice de autotrofia fue calculado como el cociente entre POS y Cl-*a* (APHA 1995).

Se evaluó la existencia de diferencias significativas entre especies para la variable DF, y para los parámetros de las comunidades de invertebrados y algas mediante ANOVAs para los factores especie y mes de muestreo, y contrastes a posteriori de Tukey (comparaciones múltiples, subgrupos homogéneos) (Zar 1999). Se analizó la existencia de una relación entre la complejidad y la abundancia, biomasa y diversidad de invertebrados y algas, calculando el coeficiente de correlación de Pearson. Las variables que no cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedacea fueron transformadas aplicando el logaritmo decimal (Conover & Iman 1981). Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa SPSS 11.5.1.

Los resultados obtenidos para las abundancias y biomásas de invertebrados y algas generalmente arrojaron idénticas conclusiones al expresarlas por unidad de área o de biomasa de macrófita. Consecuentemente, en el cuerpo de esta tesis sólo se presentarán resultados correspondientes al número de individuos y biomasa por área de macrófita (los resultados de las abundancias y biomásas referidas a la biomasa de macrófita se detallan en el **Anexo 2**).

Resultados

Macrófitas

La A/PS no se correlacionó de manera significativa con la DF 7X ($R = -0,201$ y $p = 0,108$), para las especies muestreadas en el arroyo Las Flores (**Figura 5.4**).

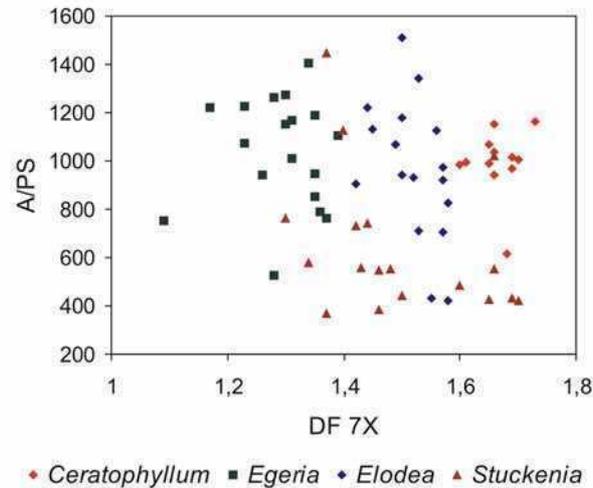


Figura 5.4. Relación A/PS (cm²/g) en función de la DF 7X para las especies de macrófitas muestreadas en el arroyo Las Flores.

La DF fue significativamente diferente entre las especies de macrófitas ($F_{3,55} = 86,352$ y $p < 0,001$) pero no entre los muestreos para una misma especie ($F_{2,55} = 2,561$ y $p = 0,086$) (ANOVA de dos factores, interacción no significativa). El análisis de subgrupos homogéneos de Tukey permitió ordenar a las macrófitas de acuerdo con su DF 7X de la siguiente manera: *Egeria* < *Stuckenia* < *Elodea* < *Ceratophyllum* ($p < 0,05$) (**Tabla 5.2**).

Macrófita	Fecha	DF 7X
<i>Ceratophyllum</i>	Febrero	1,60 (±0,05)
	Abril	1,65 (±0,06)
	Promedio	1,62 (±0,06)
<i>Egeria</i>	Diciembre	1,24 (±0,08)
	Febrero	1,31 (±0,04)
	Abril	1,31 (±0,07)
Promedio	1,29 (±0,07)	
<i>Elodea</i>	Diciembre	1,52 (±0,05)
	Febrero	1,47 (±0,06)
	Abril	1,51 (±0,05)
Promedio	1,50 (±0,05)	
<i>Stuckenia</i>	Diciembre	1,37 (±0,04)
	Febrero	1,41 (±0,06)
	Abril	1,42 (±0,05)
Promedio	1,40 (±0,05)	

Tabla 5.2. DF 7X promedio por muestreo y por especie de macrófita. (± desvío estándar).

Las dimensiones fractales de las hojas cuantificadas a muy baja escala (DF 220X), también presentaron diferencias entre especies de macrófitas ($F_{3,61} = 13,252$ y $p < 0,001$) y entre muestreos ($F_{2,62} = 3,207$ y $p = 0,047$) (ANOVAs de un factor, interacción significativa) (**Tabla 5.3**). Las DF 220X de *Ceratophyllum* y *Elodea* fueron significativamente mayores a las de *Egeria* y *Stuckenia*, mientras que a escala temporal, la DF 220X en abril fue significativamente mayor a la de febrero para todas las especies (subgrupos homogéneos de Tukey, $p < 0,05$).

Macrófita	Fecha	DF 220X	
<i>Ceratophyllum</i>	Febrero	1,22 ($\pm 0,02$)	
	Abril	1,23 ($\pm 0,03$)	
	Promedio	1,22 ($\pm 0,01$)	
<i>Egeria</i>	Diciembre	1,20 ($\pm 0,02$)	
	Febrero	1,16 ($\pm 0,04$)	
	Abril	1,20 ($\pm 0,05$)	
	Promedio	1,19 ($\pm 0,03$)	
<i>Elodea</i>	Diciembre	1,26 ($\pm 0,04$)	
	Febrero	1,20 ($\pm 0,03$)	
	Abril	1,29 ($\pm 0,04$)	
	Promedio	1,25 ($\pm 0,03$)	
<i>Stuckenia</i>	Diciembre	1,17 ($\pm 0,03$)	
	Febrero	1,19 ($\pm 0,04$)	
	Abril	1,18 ($\pm 0,02$)	
	Promedio	1,19 ($\pm 0,01$)	

Tabla 5.3. DF 220X promedio por muestreo y por especie de macrófita. \pm desvío estándar.

El análisis cualitativo de las fotografías de las hojas realizadas bajo microscopio electrónico de barrido (MEB) no reveló la existencia de diferencias importantes en el grado de rugosidad de la superficie de las especies de macrófitas estudiadas (**Figura 5.5**).

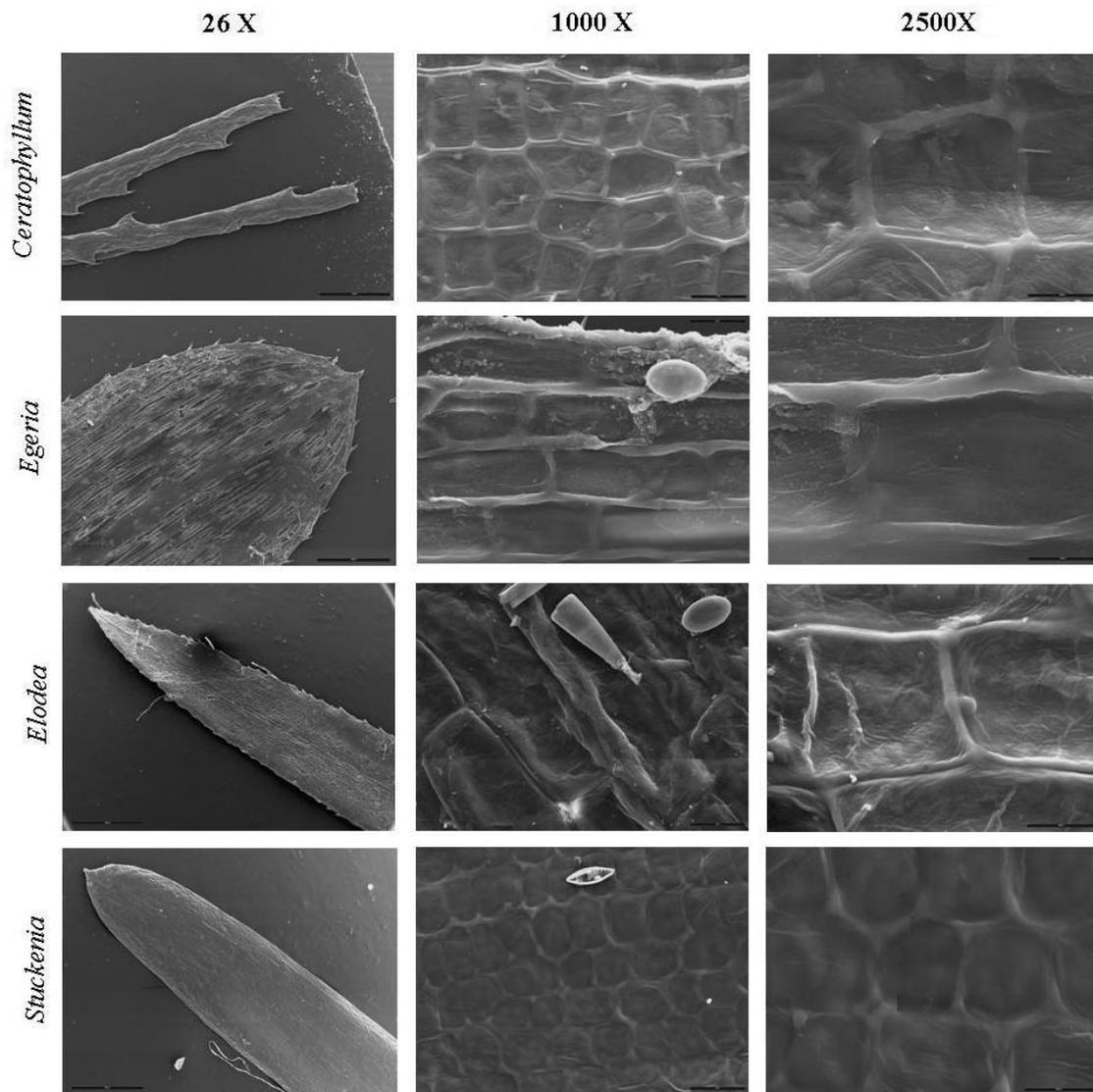


Figura 5.5. Fotografías a 26, 1000 y 2500 aumentos obtenidas con el MEB por especie de macrófita.

Invertebrados asociados

La comunidad de invertebrados incluyó 19 taxa representados por 9 géneros, 7 familias y 3 grandes grupos. La comunidad estuvo dominada por Amphipoda (49 % del total de individuos muestreados en las tres ocasiones) y Gastropoda (27 %). Otros grupos como Odonata (8 %), Hirudinea (4 %), Chironomidae (4 %) y Ephemeroptera (3 %) también estuvieron presentes en cantidades importantes (**Figura 5.6, Tabla 5.4**).

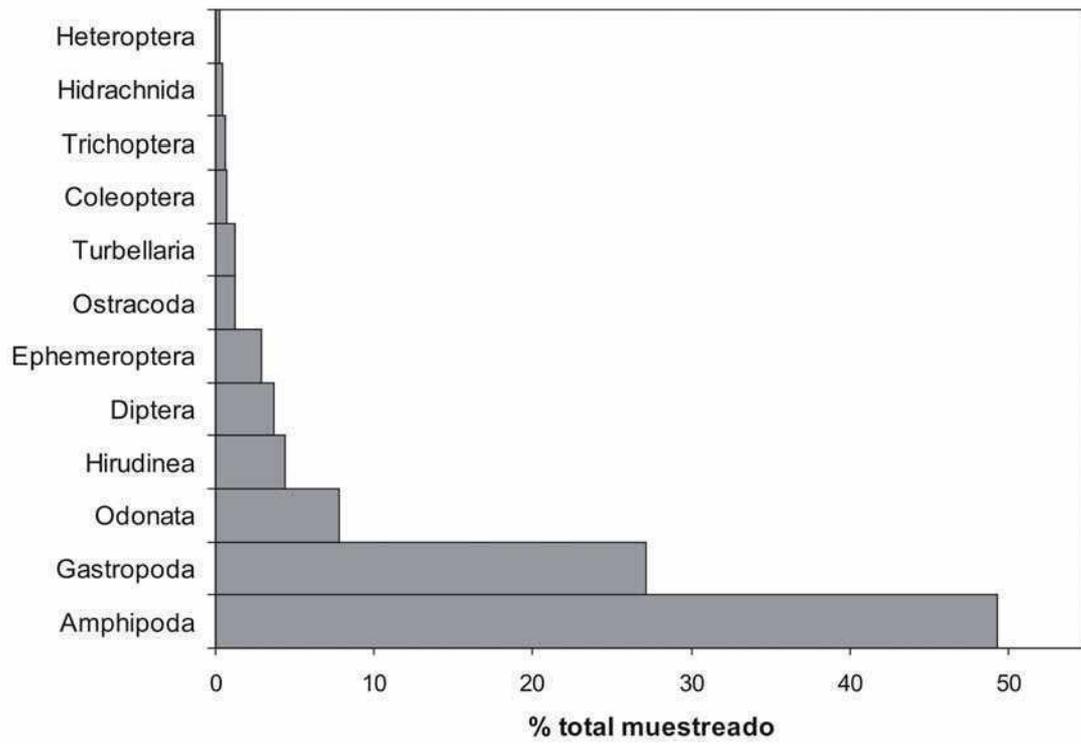


Figura 5.6. Porcentaje de representación de cada grupo en el total de individuos muestreados para los principales grupos de macroinvertebrados.

Taxón	1 250-500 µm	2 500-1000 µm	3 1000- 2830 µm	4 2830- 5000 µm	5 5000- 10000 µm	6 >10000 µm	Todos los tamaños
Turbellaria							
Planariidae	-	11 (±11)	14 (±14)	1 (±1)	1 (±1)	-	25 (±25)
Mollusca							
Gastropoda							
Chiliniidae, <i>Chilina</i> sp.	2 (±4)	30 (±46)	103 (±83)	25 (±27)	1 (±1)	-	161 (±130)
Planorbidae	-	0,3 (±0,6)	2 (±2)	3 (±5)	1 (±2)	-	6 (±8)
Hydrobiidae, <i>Heleobia</i> sp.	-	2 (±4)	36 (±8)	6 (±3)	0,3 (±0,6)	-	44 (±12)
Ampullaridae	-	3 (±5)	70 (±75)	5 (±9)	-	0,3 (±0,6)	79 (±84)
Ancylidae, <i>Uncancylus</i> sp.	-	1 (±1)	22 (±19)	2 (±3)	0,3 (±0,6)	-	25 (±23)
Annelida							
Hirudinea	-	4 (±4)	28 (±18)	9 (±8)	1 (±1)	0,3 (±0,6)	42 (±24)
Hidrachnida	0,3 (±0,6)	3 (±4)	2 (±2)	-	-	-	5 (±4)
Crustacea							
Amphipoda							
Hyalellidae, <i>Hyallela</i> sp.	1 (±2)	270 (±259)	530 (±402)	12 (±4)	-	-	813 (±661)
Ostracoda	-	1 (±2)	13 (±11)	-	-	-	14 (±12)
Insecta							
Coleoptera							
Hydrophilidae, <i>Berosus</i> sp.	-	1 (±1)	5 (±4)	1 (±1)	1 (±2)	-	8 (±5)
Diptera							
Chironomidae	1 (±1)	26 (±17)	30 (±26)	1 (±1)	-	-	59 (±41)
Culicidae	-	-	0,3 (±0,6)	1 (±1)	1 (±1)	-	2 (±2)
Ephemeroptera							
Baetidae, <i>Americabaetis</i> sp.	2 (±3)	7 (±7)	12 (±5)	1 (±1)	0,3 (±0,6)	-	22 (±13)
Baetidae, <i>Callibaetis</i> sp.	-	2 (±2)	1 (±2)	0,6 (±1)	-	-	3 (±3)
Caenidae, <i>Caenis</i> sp.	-	2 (±2)	8 (±3)	1 (±1)	-	-	11 (±3)
Hemiptera							
Belostomatidae, <i>Belostoma</i> sp.	-	-	2 (±2)	2 (±2)	0,3 (±0,6)	-	4 (±5)
Odonata							
Coenagrionidae	-	0,3 (±0,6)	45 (±13)	38 (±8)	14 (±5)	3 (±2)	100 (±21)
Trichoptera							
Hydroptilidae	-	1 (±1)	7 (±10)	2 (±3)	1 (±1)	-	9 (±14)
Todos los taxa	7 (±5)	361 (±287)	931 (±426)	109 (±26)	21 (±9)	4 (±2)	1432 (±679)

Tabla 5.4. Promedio del número total de individuos encontrados por especie de macrófita y clase de tamaño en las tres ocasiones de muestreo. ± desvío estándar.

Las densidades de macroinvertebrados presentaron diferencias entre las especies de macrófitas ($F_{3,55} = 2,824$ y $p = 0,047$) y entre los muestreos ($F_{2,55} =$

10,686 y $p < 0,001$) (ANOVA de dos factores, interacción no significativa) (**Figura 5.7**). Los contrastes a posteriori de Tukey revelaron que la abundancia de invertebrados en febrero y abril fue significativamente mayor que la de diciembre ($p < 0,05$). Por otro lado, las abundancias en *Ceratophyllum* fueron significativamente mayores a las de *Egeria*, *Elodea* y *Stuckenia* ($p < 0,05$).

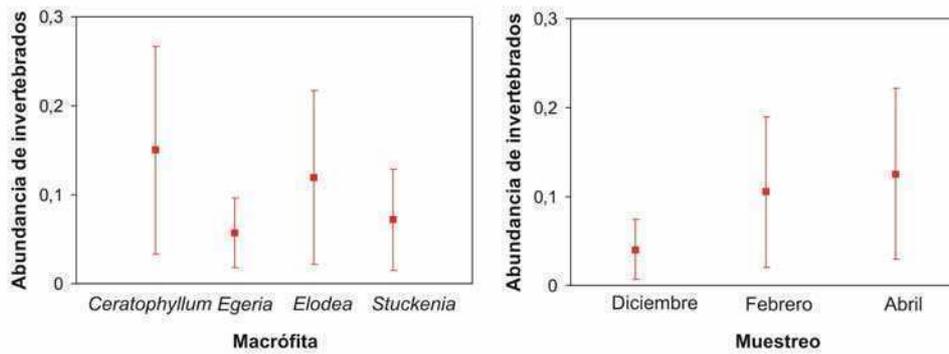


Figura 5.7. Densidad promedio de macroinvertebrados (N/cm^2) por especie de macrófita y muestreo. Las barras indican el desvío estándar.

Por otra parte, se encontró una correlación positiva significativa entre la densidad de invertebrados y la DF 7X ($R = 0,430$ y $p < 0,001$) (**Figura 5.8**).

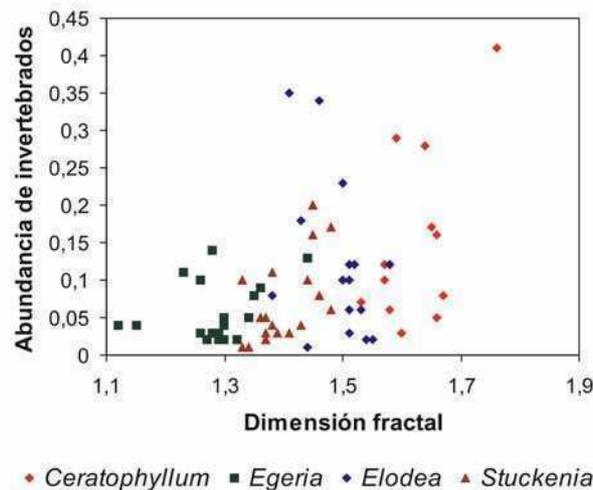


Figura 5.8. Relación entre la densidad de macroinvertebrados (N/cm^2) y la DF 7X para las especies de macrófitas muestreadas en el arroyo Las Flores.

Un ANOVA de la biomasa de invertebrados por unidad de superficie, mostró la existencia de diferencias significativas para el factor especie ($F_{3,54} =$

3,113 y $p = 0,034$) pero no para el factor muestreo ($F_{2,54} = 1,116$ y $p = 0,335$) (ANOVA de dos factores, interacción no significativa) (**Figura 5.9**). Los contrastes a posteriori sólo encontraron diferencias significativas en la biomasa de invertebrados entre *Egeria* y *Elodea* ($p = 0,033$).

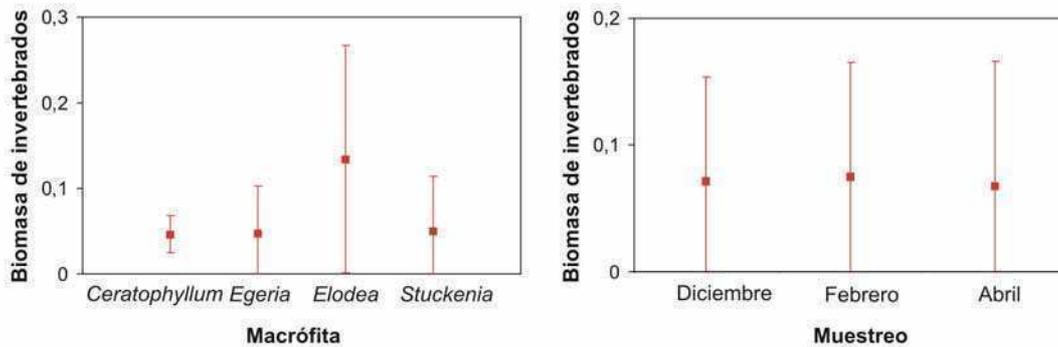


Figura 5.9. Biomasa promedio de macroinvertebrados (g/cm^2) por especie de macrófita y oportunidad de muestreo. Las barras indican el desvío estándar.

La biomasa de macroinvertebrados y la DF 7X no se asociaron significativamente ($R = 0,123$ y $p = 0,330$).

En cuanto al espectro de tamaños, el mayor número de macroinvertebrados fue encontrado en la clase de tamaño 3 (1000–2830 μm) para todas las especies de macrófitas y meses de muestreo, mientras que las clases 1 (250–500 μm) y 6 (>10000 μm) estuvieron siempre pobremente representadas. Las clases 5 a 6 (más de 5000 μm) se encontraron principalmente constituidas por Odonata, mientras que Amphipoda y Gastropoda fueron predominantes en las clases 2 a 4 (500 a 5000 μm) (**Tabla 5.4**).

La DF 7X correlacionó positivamente con la abundancia relativa de invertebrados de la clase 2 (500–1000 μm) ($R = 0,308$ y $p < 0,05$) (principalmente Amphipoda), y negativamente con la de la clase 4 (2830–5000 μm) ($R = - 0,394$ y $p < 0,01$) (principalmente Gastropoda y Odonata). La clase de tamaño 3, que incluyó a la mayor parte de los organismos muestreados, no mostró una relación significativa con la DF ($R = - 0,063$ y $p = 0,615$) (**Figura 5.10**).

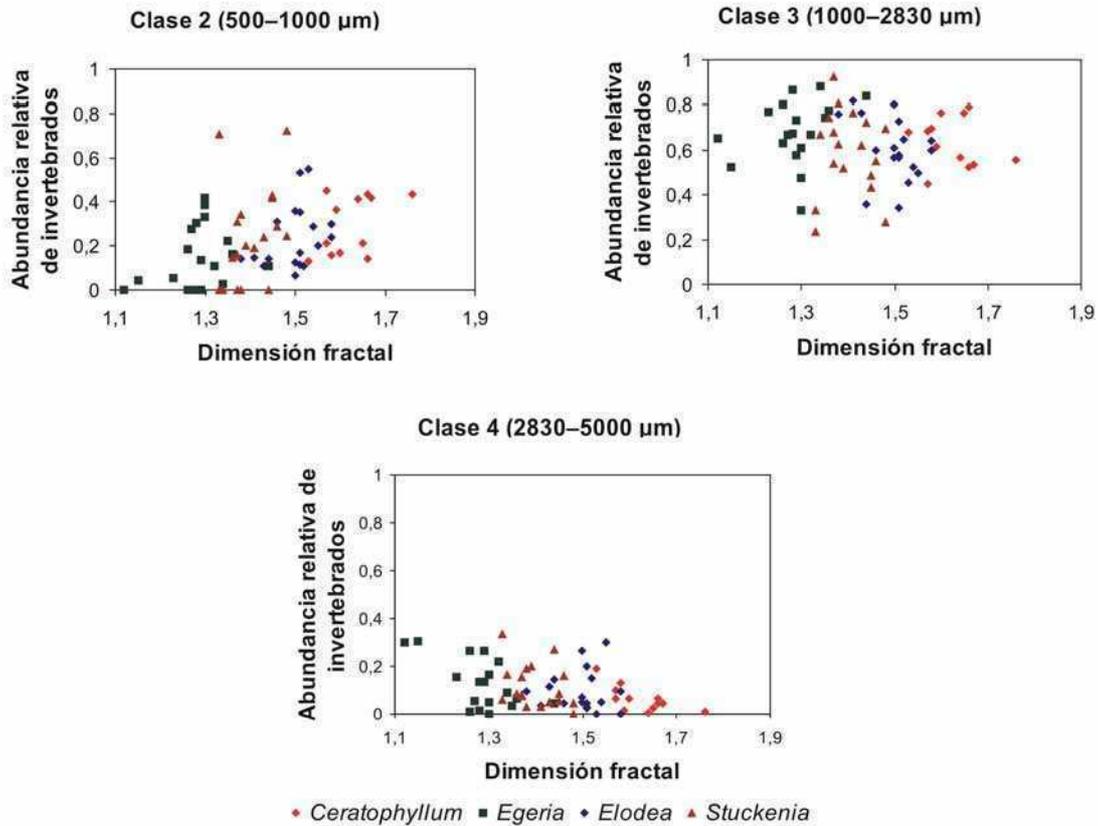


Figura 5.10. Relación entre las abundancias relativas y la DF 7X de las clases de tamaño 2, 3 y 4.

Finalmente, el 88 % de los individuos pertenecieron a los grupos funcionales colector/recolector (principalmente Amphipoda) y raspador (principalmente Gastropoda), que se alimentan en gran parte de las algas epífitas. Sin embargo, entre todos los grupos funcionales sólo la abundancia de colectores/recolectores se encontró correlacionada con la DF ($R = 0,492$ y $p < 0,001$) (**Figura 5.11**).

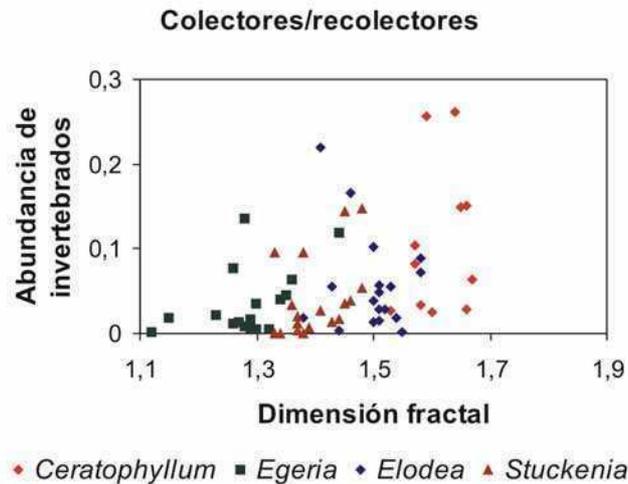


Figura 5.11. Relación entre la densidad (N/cm^2) y la DF 7X para el principal grupo funcional de macroinvertebrados encontrado.

No se observaron diferencias claras entre macrófitas en cuanto a la riqueza de invertebrados, la riqueza rarificada o al índice de diversidad de Shannon–Wiener de la comunidad de invertebrados (**Tabla 5.5**). Además, no hubo una correlación significativa de la DF 7X con la riqueza ($R = 0,171$ y $p = 0,171$), la riqueza rarificada ($R = 0,033$ y $p = 0,791$) o la diversidad ($R = -0,182$ y $p = 0,144$).

	Riqueza	Riqueza rarificada	Índice de Shannon–Wiener
<i>Ceratophyllum</i>	8 ± 2	11 ± 4	$0,4 \pm 0,3$
<i>Egeria</i>	7 ± 2	10 ± 4	$0,5 \pm 0,2$
<i>Elodea</i>	8 ± 3	10 ± 3	$0,6 \pm 0,2$
<i>Stuckenia</i>	7 ± 3	9 ± 4	$0,5 \pm 0,2$

Tabla 5.5. Promedio de la riqueza, riqueza rarificada e índice de diversidad de Shannon–Wiener de invertebrados, por especie de macrófita para las tres ocasiones de muestreo. \pm desvío estándar.

La riqueza de macroinvertebrados correlacionó positivamente con el área ($R = 0,356$ y $p < 0,01$) y la biomasa totales de la macrófita ($R = 0,275$ y $p < 0,05$). Sin embargo, no se observaron relaciones significativas del área y la biomasa totales de la macrófita con la riqueza rarificada ($R = 0,196$ y $p = 0,114$ para área; $R = 0,162$ y $p = 0,194$ para biomasa), o el índice de Shannon–

Wiener ($R = -0,049$ y $p = 0,697$ para área; $R = -0,004$ y $p = 0,972$ para biomasa).

Algas epifitas

La comunidad de algas asociada a las macrófitas incluyó 40 taxa (**Tabla 5.6**), encontrándose dominada por las diatomeas *Nitzschia amphibia* (20 % del total de individuos muestreados en las tres ocasiones) y *Cocconeis* sp. (18 %). Otras algas como *Melosira varians* (14 %), *Gomphonema* sp. (12 %), *Navicula* spp. (12 %), *Fragilaria* spp. (8 %) y *Gomphonema parvulum* (8 %) también estuvieron presentes en cantidades importantes (**Figura 5.12**).

Taxón	<i>Ceratophyllum</i>	<i>Egeria</i>	<i>Elodea</i>	<i>Stuckenia</i>	Todas
Bacillariophyceae					
<i>Amphora minutissima</i>	24 (±59)	8 (±20)	11 (±23)	38 (±97)	20 (±14)
<i>Biddulphia</i> sp.	1 (±2)	2 (±4)	5 (±11)	9 (±38)	4 (±4)
<i>Cocconeis</i> sp.	114 (±109)	205 (±227)	453 (±512)	713 (±787)	371 (±269)
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	1 (±1)	3 (±4)	6 (±8)	30 (±113)	10 (±13)
<i>Cymbella</i> sp.	8 (±12)	20 (±36)	73 (±86)	29 (±27)	32 (±28)
<i>Eunotia</i> sp.	6 (±6)	12 (±36)	21 (±32)	17 (±45)	14 (±7)
<i>Fragilaria</i> sp. 1	61 (±100)	55 (±53)	338 (±317)	185 (±272)	160 (±133)
<i>Fragilaria</i> sp. 2	8 (±11)	10 (±9)	41 (±32)	41 (±41)	25 (±18)
<i>Fragilaria</i> sp. 3	0,3 (±0,4)	0,3 (±0,5)	1 (±1)	0,4 (±0,9)	0,4 (±0,1)
<i>Gomphonema affina</i>	11 (±31)	9 (±21)	34 (±38)	13 (±31)	17 (±12)
<i>Gomphonema acuminatum</i>	0,2 (±0,3)	0,3 (±0,7)	0,3 (±0,9)	0,2 (±0,8)	0,25 (±0,06)
<i>Gomphonema parvulum</i>	24 (±28)	165 (±424)	361 (±614)	109 (±135)	164 (±143)
<i>Gomphonema</i> sp.	61 (±90)	94 (±96)	605 (±1024)	174 (±238)	233 (±252)
<i>Gyrosigma</i> sp.	0,2 (±0,6)	0,1 (±0,4)	0,2 (±0,8)	0,03 (±0,11)	0,15 (±0,09)
<i>Melosira varians</i>	11 (±15)	60 (±98)	408 (±1095)	610 (±1237)	275 (±293)
<i>Navicula peregrina</i>	0,1 (±0,3)	0,4 (±0,7)	1 (±3)	1 (±3)	0,6 (±0,4)
<i>Navicula</i> sp. 1	289 (±440)	79 (±168)	474 (±581)	133 (±137)	244 (±178)
<i>Navicula</i> sp. 2	1 (±1)	2 (±4)	5 (±10)	8 (±17)	4 (±3)
<i>Navicula</i> sp. 3	0,3 (±0,5)	0,2 (±0,3)	0,3 (±1,2)	5 (±16)	1 (±2)
<i>Neidium</i> sp.	0,02 (±0,08)	0,05 (±0,21)	-	6 (±24)	1 (±3)
<i>Nitzschia amphibia</i>	55 (±46)	247 (±330)	1059 (±1249)	281 (±308)	410 (±443)
<i>Nitzschia lacunarum/commutata</i>	2 (±7)	0,4 (±0,9)	3 (±6)	4 (±9)	2 (±2)
<i>Nitzschia paleacea</i>	4 (±9)	2 (±3)	18 (±29)	10 (±18)	8 (±7)
<i>Nitzschia</i> sp.	0,2 (±0,4)	0,2 (±0,4)	1 (±1)	0,3 (±0,8)	0,3 (±0,2)
<i>Pinnularia</i> sp.	3 (±3)	2 (±2)	15 (±21)	5 (±9)	6 (±6)
<i>Rhoicosphenia</i> sp.	1 (±1)	1 (±2)	6 (±12)	1 (±2)	2 (±2)

<i>Surirella</i> sp. 1	1 (±1)	0,6 (±0,7)	1 (±1)	1 (±4)	0,8 (±0,4)
<i>Surirella</i> sp. 2	1 (±1)	0,2 (±0,4)	1 (±2)	-	0,4 (±0,3)
<i>Terpsinoe</i> sp.	0,2 (±0,5)	2 (±5)	1 (±1)	1 (±3)	1 (±1)
Chlorophyta					
<i>Bulbochaete</i> sp.	-	0,1 (±0,5)	0,06 (±0,26)	-	0,05 (±0,06)
<i>Chroococcus</i> sp.	0,1 (±0,2)	0,4 (±0,6)	2 (±4)	2 (±4)	1 (±1)
<i>Cosmarium</i> sp.	0,02 (±0,08)	0,1 (±0,4)	1 (±2)	1 (±1)	0,4 (±0,4)
<i>Cladophora</i> sp.	1 (±1)	15 (±25)	10 (±11)	5 (±8)	8 (±6)
<i>Closterium</i> sp.	1 (±1)	1 (±2)	1 (±2)	2 (±2)	1,3 (±0,3)
<i>Gomphosphaeria</i> sp.	-	0,1 (±0,3)	0,4 (±1,8)	-	0,1 (±0,2)
<i>Scenedesmus</i> sp.	-	0,05 (±0,20)	0,2 (±0,7)	0,1 (±0,6)	0,09 (±0,08)
<i>Spirogyra</i> sp.	3 (±5)	1 (±2)	16 (±37)	2 (±4)	5 (±7)
<i>Stigeoclonium</i> sp.	9 (±20)	6 (±15)	17 (±27)	10 (±24)	10 (±5)
<i>Zygnema</i> sp.	2 (±2)	3 (±4)	41 (±55)	9 (±15)	14 (±18)
Cyanobacteria					
<i>Oscillatoria</i> sp.	11 (±21)	2 (±4)	12 (±22)	12 (±21)	9 (±5)
Todos los taxa	714 (±647)	1010 (±820)	4043 (±3709)	2475 (±2742)	2154 (±2724)

Tabla 5.6. Promedio de las densidades de algas (N/cm²) por especie de macrófita para las tres ocasiones de muestreo. ± desvío estándar.

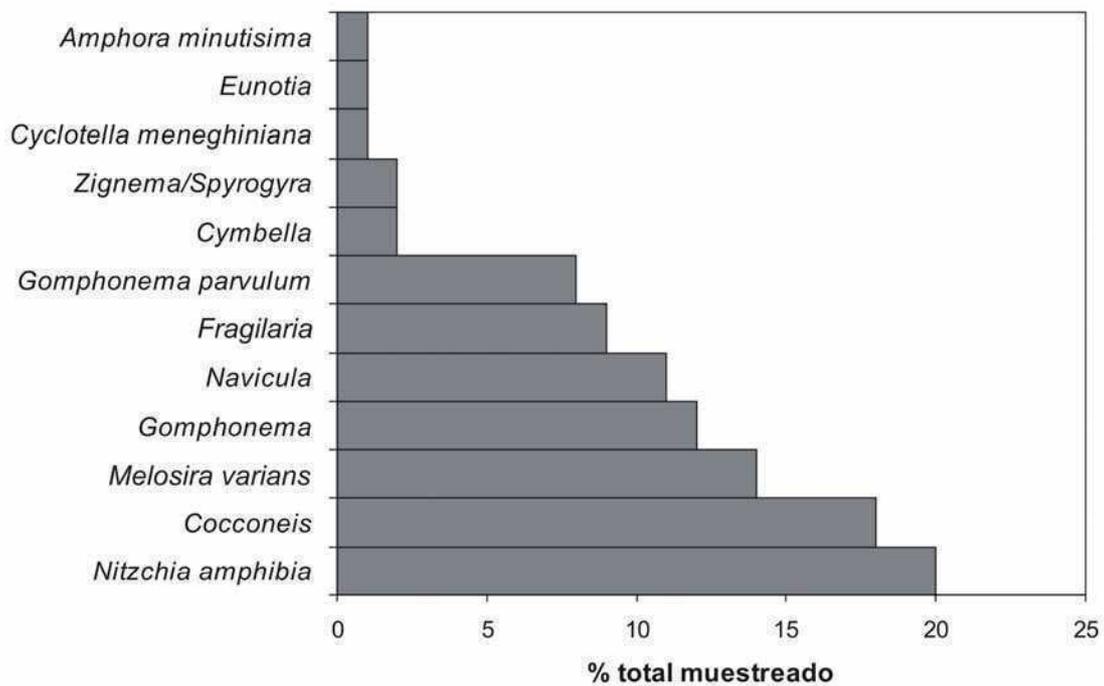


Figura 5.12. Porcentaje del total de individuos muestreados para los principales taxa de algas.

Las densidades de algas presentaron diferencias entre las especies de macrófitas ($F_{3,54} = 9,982$ y $p < 0,001$) y entre los muestreos ($F_{2,54} = 13,651$ y $p < 0,001$) (ANOVA de dos factores, interacción no significativa) (**Figura 5.13**). Los tratamientos se ordenaron de acuerdo a su abundancia de algas epífitas de la siguiente manera: *Ceratophyllum* = *Egeria* < *Elodea* = *Stuckenia*, y Febrero = Abril < Diciembre (subgrupos homogéneos de Tukey, $p < 0,05$).

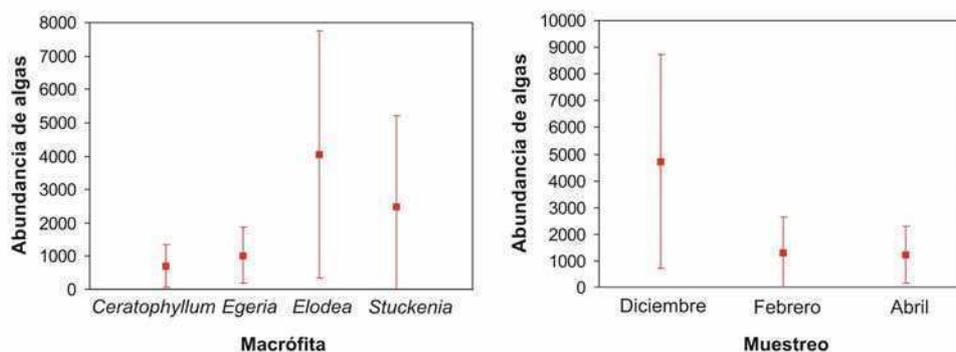


Figura 5.13. Densidad de algas promedio (N/cm^2) por especie de macrófita y por muestreo. Las barras indican el desvío estándar.

Las densidades de *Nitzschia* sp., *Navicula* spp., *Gomphonema* sp. y *Fragilaria* spp. fueron significativamente mayores en *Elodea* que en el resto de las macrófitas (ANOVAs y contrastes a posteriori de Tukey, $p < 0,05$), sin embargo, *Cocconeis* sp. resultó más abundante en *Stuckenia* ($F_{3,61} = 4,482$ y $p = 0,007$, subgrupos homogéneos de Tukey $p < 0,05$).

Se encontraron diferencias significativas en la Cl-a entre especies ($F_{3,54} = 6,977$ y $p < 0,001$) y entre muestreos ($F_{2,54} = 20,392$ y $p < 0,001$) (ANOVA de dos factores, interacción no significativa). Los contrastes a posteriori, mostraron que la Cl-a fue mayor en *Elodea* que en el resto de las macrófitas ($p < 0,05$), mientras que a escala temporal los muestreos se ordenaron de la siguiente manera: febrero < abril < diciembre ($p < 0,05$) (**Figura 5.14**). El POS mostró una tendencia similar, difiriendo entre especies ($F_{3,54} = 12,850$ y $p < 0,001$) y entre muestreos ($F_{2,54} = 14,127$ y $p < 0,001$), siendo significativamente menor en febrero que en diciembre y abril ($p < 0,05$), y significativamente mayor en *Elodea* que en el resto de las especies ($p < 0,05$) (**Figura 5.15**).

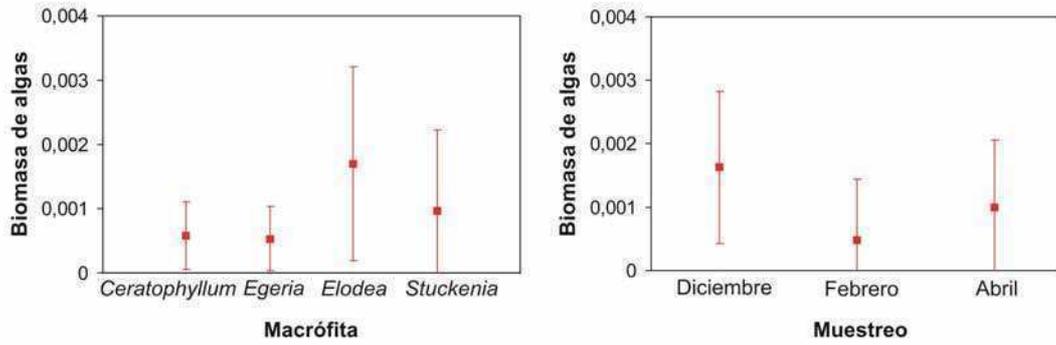


Figura 5.14. Biomasa promedio de algas epifitas (mg Cl-a/cm²) por especie de macrófita y por muestreo. Las barras indican el desvío estándar.

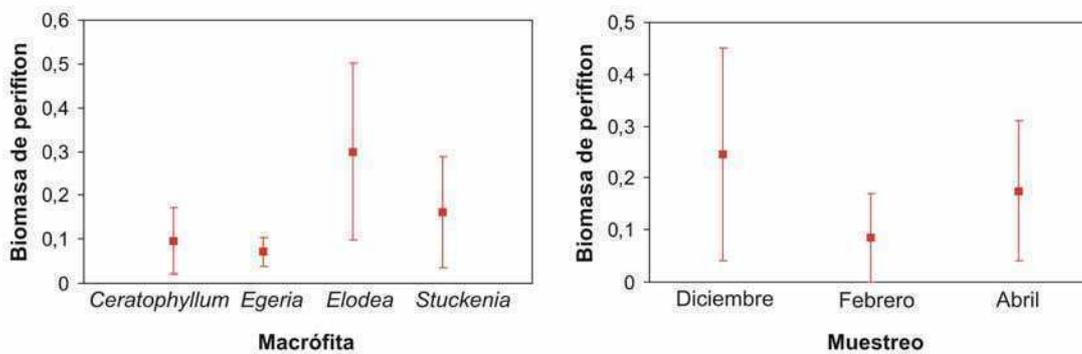


Figura 5.15. Biomasa promedio de perifiton (mg POS/cm²) por especie de macrófita y por muestreo. Las barras indican el desvío estándar.

La DF 7X no se encontró relacionada con la densidad de algas ($R = -0,025$ y $p = 0,846$) y el POS ($R = 0,235$ y $p = 0,059$). En cuanto a la biomasa de algas cuantificada por la clorofila, se encontró una correlación significativa con la DF 7X al relativizar la clorofila por unidad de superficie de planta ($R = 0,246$ y $p = 0,048$) pero no al relativizarla por la biomasa de macrófita ($R = 0,198$ y $p = 0,114$) (**Figura 5.16**) (**Anexo 2**).

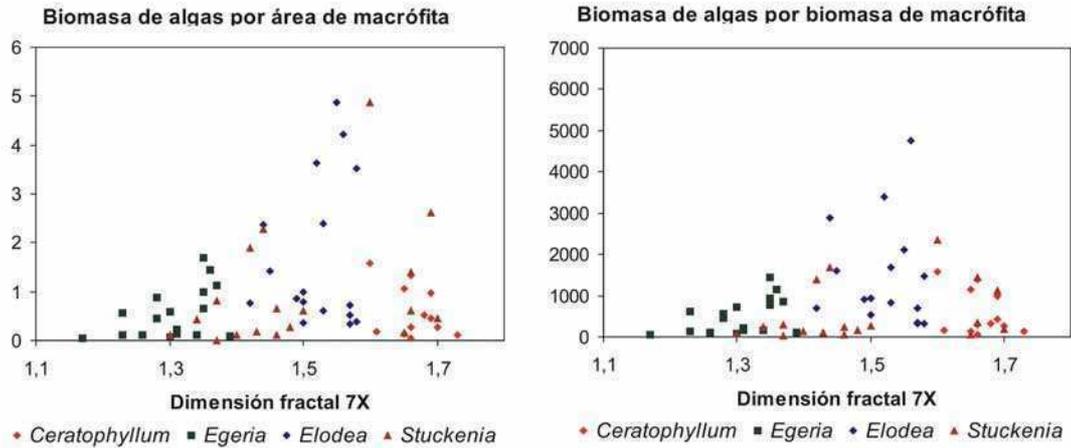


Figura 5.16. Biomasa de algas por área ($\mu\text{g Cl-a}/\text{cm}^2$) o por biomasa de macrófita ($\mu\text{g Cl-a}/\text{g}$) en función de la DF 7X.

La DF 220X de las hojas se asoció positivamente con el POS ($R = 0,432$ y $p < 0,001$) y con la Cl-a ($R = 0,309$ y $p = 0,012$) (**Figura 5.17**), pero no con la densidad algal ($R = 0,131$ y $p = 0,300$).

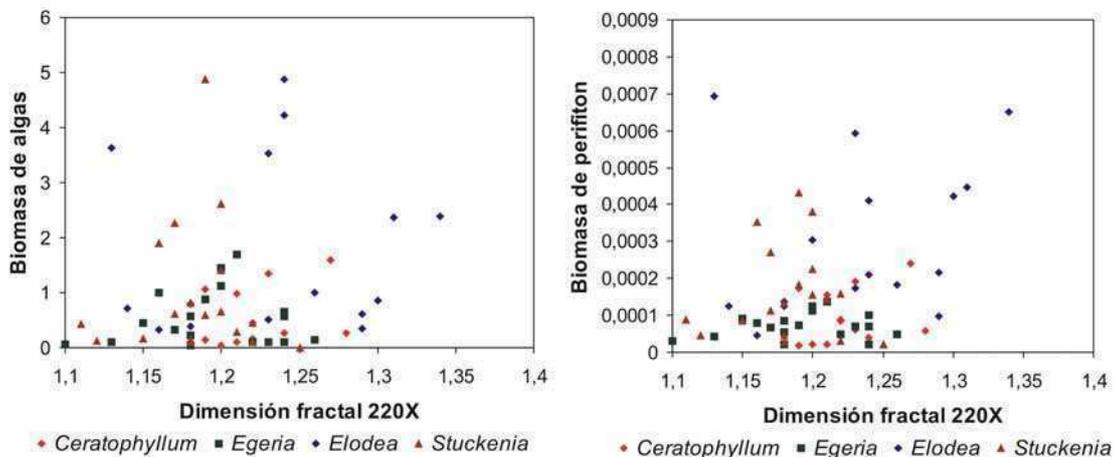


Figura 5.17. Biomasa de algas ($\mu\text{g Cl-a}/\text{cm}^2$) y de perifiton ($\text{g POS}/\text{cm}^2$) en función de la DF 220X de la macrófita.

No se observaron diferencias claras entre macrófitas en cuanto a la riqueza de taxa, o al índice de diversidad de Shannon–Wiener de la comunidad algal (**Tabla 5.7**). Asimismo, no hubo una correlación significativa entre ninguna de las DF estimadas y la riqueza (DF 7X: $R = 0,145$ y $p = 0,250$; DF 220X: $R = 0,045$ y $p = 0,721$) o la diversidad algal (DF 7X: $R = 0,106$ y $p = 0,400$; DF 220X: $R = 0,230$ y $p = 0,065$).

	Riqueza	Índice de Shannon–Wiener
<i>Ceratophyllum</i>	24 ± 2	0,8 ± 0,2
<i>Egeria</i>	22 ± 4	0,8 ± 0,2
<i>Elodea</i>	22 ± 4	0,9 ± 0,2
<i>Stuckenia</i>	21 ± 3	0,8 ± 0,2

Tabla 5.7. Promedio de la riqueza y del índice de diversidad de Shannon–Wiener de algas, por especie de macrófita para las tres ocasiones de muestreo. ± desvío estándar.

Los valores estimados para el índice de autotrofia fueron comparables entre las especies de macrófitas consideradas (*Ceratophyllum* = 212 ± 122; *Egeria* = 249 ± 171; *Elodea* = 232 ± 110; *Stuckenia* = 361 ± 442; Promedio ± desvío estándar). No se encontró una correlación significativa entre el índice de autotrofia y los valores de DF (DF 7X: R = - 0,160 y p = 0,203; DF 220X: R = 0,017 y p = 0,891).

Relaciones entre los parámetros de las comunidades de invertebrados y algas

La densidad de macroinvertebrados no correlacionó significativamente con la biomasa de algas (POS: R = - 0,027 y p = 0,833; Cl-a: R = - 0,104 y p = 0,408). La abundancia de invertebrados correlacionó negativamente con la abundancia de algas al referir ambas variables al área de planta (R = - 0,249 y p = 0,045) (**Figura 5.18**), pero no al relativizarlas por el peso seco de macrófita (R = - 0,086 y p = 0,494) (**Anexo 2**).

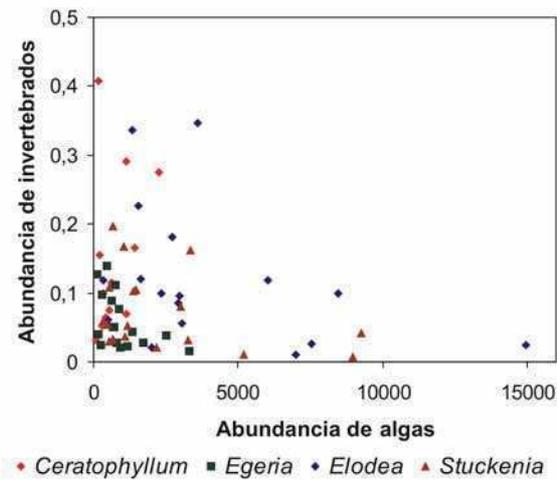


Figura 5.18. Relación entre la densidad de macroinvertebrados (N/cm^2) y la densidad de las algas epífitas (N/cm^2).

La biomasa de macroinvertebrados se asoció de manera significativa y positiva con la densidad de algas ($R = 0,316$ y $p = 0,011$), el POS ($R = 0,304$ y $p = 0,014$) y la Cl- a ($R = 0,245$ y $p = 0,052$) (**Figura 5.19**).

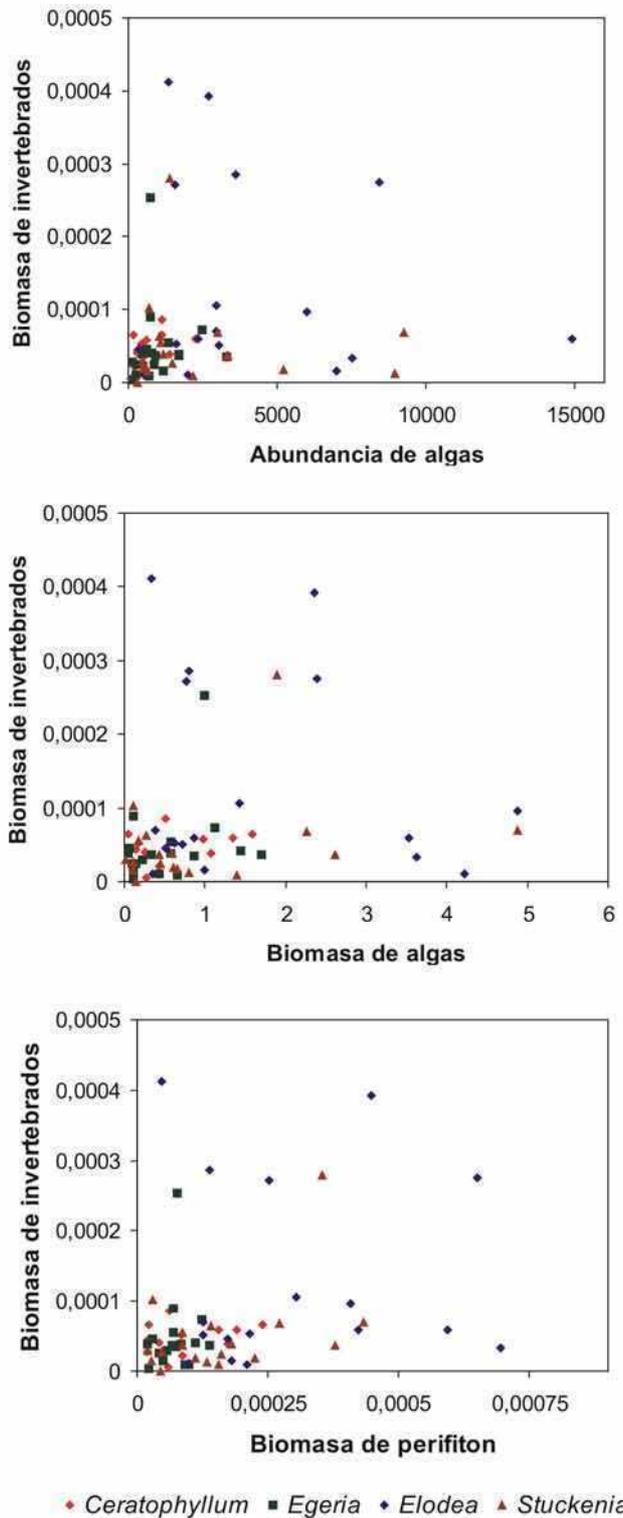


Figura 5.19. Relación de la biomasa de macroinvertebrados (g/cm^2) con la densidad de algas (N/cm^2), la biomasa de algas epífitas ($\mu\text{g Cl-a}/\text{cm}^2$) y la biomasa de perifiton ($\text{g POS}/\text{cm}^2$).

Discusión

La dimensión fractal como una medida de la complejidad de las macrófitas

En este estudio, las grandes diferencias estructurales existentes entre diferentes especies de macrófitas pudieron distinguirse apropiadamente con la dimensión fractal, estimada con el método del “*box-counting*” a partir de imágenes de perímetro a 7 aumentos. La constancia de los valores de la DF entre muestreos para cada especie indica que las marcadas diferencias en la heterogeneidad ambiental generada por las macrófitas se mantendrían durante el año.

En general se acepta que cuanto más complejo el hábitat, existe una mayor cantidad de superficie disponible para la colonización de invertebrados y algas epífitas (Cyr & Downing 1988a, Cheruvilil et al. 2002, Hauser et al. 2006). Sin embargo, un índice de heterogeneidad de hábitat debería ser independiente del área del sustrato, ya que ambos parámetros representan diferentes características ambientales (Taniguchi et al. 2003). Estudios previos encontraron una covariación de la DF con el área superficial de las macrófitas (MacAbendroth et al. 2005, Thomaz et al. 2008), pero esto no se observó para las macrófitas del arroyo Las Flores, en tres ocasiones de muestreo independientes. Esta discrepancia sería atribuible a los diferentes métodos utilizados para el cálculo del área superficial. MacAbendroth et al. (2005) estimaron la DF y el área a partir de las mismas fotografías, mientras Thomaz et al. (2008) calcularon la DF a partir de un set de muestras de macrófitas y obtuvieron el área a partir de una regresión entre el peso seco y el área de muestras independientes. Otra posible explicación a dichas relaciones significativas entre área y DF, es que las mismas dependieran de los sets de especies de macrófitas bajo estudio. En el muestreo de noviembre de 2007, la correlación entre DF y A/PS se debe en gran parte a la inclusión en el análisis de una especie de macrófita con baja DF y A/PS ausente en el arroyo Las Flores (*Potamogeton ferrugineus*). Dado el hábito de crecimiento arraigado con lámina flotante de *P. ferrugineus*, sus hojas son mucho más grandes y robustas que las de las macrófitas sumergidas del arroyo Las Flores, y esto dificultaría la comparación de los efectos de la arquitectura entre ambos tipos de macrófita.

En esta tesis, se trabajó exclusivamente con macrófitas sumergidas cuyas DF y área fueron estimadas a partir de la misma planta: una fotografía del fragmento de macrófita entero se utilizó para estimar la DF, mientras que una imagen escaneada de las hojas y los tallos separados dentro de un folio se utilizó para estimar el área. El supuesto general de que la complejidad incrementa el área superficial de la macrófitas no es apoyado por los resultados, ya que la DF no correlacionó con el área por gramo de planta.

La comunidad de macroinvertebrados y su relación con la complejidad de la arquitectura de las macrófitas

Los principales grupos de invertebrados asociados a las macrófitas del arroyo Las Flores (Amphipoda, Gastropoda, Odonata, Ephemeroptera) fueron los reportados habitualmente sobre plantas acuáticas de otros sistemas lóticos y lénticos (Krecker 1939, Balci & Kennedy 2003, Hauser et al. 2006, Thomaz et al. 2008). Los valores de riqueza estimados también son comparables con los encontrados por otros autores (Krecker 1939, Taniguchi et al. 2003, Thomaz et al. 2008) pero constituirían una subestimación, ya que la resolución taxonómica de trabajo fue relativamente baja (generalmente familia).

Los resultados indican que la abundancia de los invertebrados fue afectada positivamente por la complejidad de la arquitectura de la macrófitas, mientras que la biomasa se relacionó con la disponibilidad de alimento (estimada como biomasa de perifiton por biomasa o superficie de planta). Otros autores también han observado relaciones positivas entre la complejidad de las macrófitas y la densidad de macroinvertebrados (Cheruvellil et al. 2000, Cheruvellil et al. 2002; Thomaz et al. 2008, Dibble & Thomaz 2009). En los muestreos de esta tesis, además, un incremento de la DF se asoció positivamente con la abundancia relativa de organismos “pequeños” y negativamente con la abundancia relativa de organismos “grandes”. Una característica importante de una curva o superficie fractal es que su longitud o área, respectivamente, se vuelven desproporcionadamente grandes a medida que la unidad de medida disminuye. Por lo tanto, para los organismos que habitan sobre una superficie fractal, mientras menor es el tamaño del individuo mayor es el área disponible, tanto en términos absolutos como relativos (Morse

et al. 1985, Williamson & Lawton 1991). Esta hipótesis también es apoyada por los resultados de MacAbendroth et al. (2005), quienes encontraron un mayor número de macroinvertebrados pequeños en los parches de macrófitas con mayor dimensión fractal.

Existe un consenso general acerca del efecto negativo de la complejidad de las hojas sobre la depredación (Heck & Crowder 1991); sin embargo, las evidencias provenientes de estudios realizados en ambientes de agua dulce son controversiales. Algunos autores (Dionne & Folt 1991, Warfe & Barmuta 2004) han encontrado menores tasas de depredación en plantas acuáticas con forma más compleja, mientras que lo contrario fue observado por Warfe & Barmuta (2006). Warfe et al. (2008), al intentar resolver esta cuestión, señalaron que el rol potencial de la vegetación como refugio dependería del valor absoluto del espacio intersticial disponible para los invertebrados presa e inaccesible para los peces depredadores. En macrófitas de hojas finamente divididas, el espacio intersticial se encontraría más fraccionado y sería menos accesible para los organismos de mayor tamaño reduciendo el riesgo de depredación. No existen estudios previos acerca de la depredación en el arroyo Las Flores, pero las especies de peces más abundantes del arroyo (*Cnesterodon decemmaculatus*, *Phallocerus caudimaculatus*, *Astyanax eigenmanniorum*, y *Bryconamericus iheringi*) (Di Marzio et al. 2003) se alimentan de algas e invertebrados. Aunque son peces pequeños (1-10 cm de largo), su rango de tamaño corporal es mayor que el de los invertebrados que potencialmente depredarían. Por lo tanto, el mayor número de individuos pequeños encontrados en esta tesis sobre las macrófitas más complejas podría explicarse no solamente por una mayor disponibilidad de espacio habitable sino también por el refugio de la depredación provisto a los invertebrados (hipótesis de la depredación).

Llamativamente, la biomasa de invertebrados por planta no se relacionó con la DF sino con la biomasa de epífitas, que representa la cantidad de recursos alimenticios potenciales para los macroinvertebrados. Los estudios que han analizado la relación entre la complejidad de las macrófitas y la biomasa de invertebrados han encontrado evidencia contradictoria: Cheruvellil et al. (2000), Cheruvellil et al. (2002), y MacAbendroth et al. (2005) han reportado relaciones positivas, mientras que la ausencia de asociación fue

observada por Taniguchi et al. (2003) y Cremona et al. (2008). La correlación entre la biomasa de invertebrados y la biomasa de epífitas en este estudio no es sorprendente ya que la mayoría de los individuos fueron pastoreadores y colectores que se alimentarían de algas epífitas.

La heterogeneidad del hábitat tendría un efecto positivo sobre el número de especies, debido a la presencia de una mayor variedad de nichos (MacArthur 1965). Sin embargo, en los muestreos del arroyo Las Flores no se encontraron relaciones entre la DF y la riqueza y la diversidad de invertebrados. La riqueza no corregida por rarefacción correlacionó positivamente con el área superficial total de la planta y su biomasa, sugiriendo la existencia de una relación área-especie producida por el muestreo pasivo (Connor & MacCoy 1979). Es decir, cuando aumentan el área o la biomasa una mayor proporción del total de invertebrados del arroyo llegan aleatoriamente a la macrófita, incrementando el número de especies raras a medida que se incrementa el número de individuos (Attrill et al. 2000). La falta de una relación significativa entre la riqueza rarificada (que corrige la influencia de la densidad de individuos sobre el número de especies) y el área y biomasa de la planta también apoyan a esta hipótesis del muestreo pasivo. Aunque algunos autores han encontrado un efecto positivo de la complejidad de la arquitectura de la macrófita sobre la riqueza de macroinvertebrados, en estos estudios el área no fue considerada como un factor separado de la heterogeneidad del hábitat (Cremona et al. 2008) o mostró relaciones significativas con la complejidad (Thomaz et al. 2008). MacAbendroth et al. (2008), quienes explícitamente discriminaron el efecto del área superficial de la macrófita del resultante de la heterogeneidad de hábitat, tampoco encontraron una relación entre la complejidad y la riqueza de especies. Esta tesis, al analizar separadamente ambos aspectos brinda evidencia a favor de la idea de que la complejidad de la macrófita influiría en la abundancia de organismos pero no en el número de especies de invertebrados.

La comunidad de algas epífitas y su relación con la complejidad de las macrófitas

El predominio de las diatomeas y los principales géneros encontrados (*Nitzschia*, *Cocconeis*) se corresponden con lo previamente descrito para el perifiton del arroyo Las Flores (Giorgi et al. 2005). Asimismo, los valores de riqueza estimados también son comparables con los hallados para el perifiton de sistemas similares (Blindow 1987, Jones et al. 2000), aunque al igual que para los macroinvertebrados serían una subestimación debido a la baja resolución taxonómica de trabajo (generalmente género).

Cuando se han comparado macrófitas con diferentes arquitecturas, algunos investigadores encontraron una mayor biomasa de algas epífitas sobre las plantas de forma compleja (Cattaneo & Kalff 1980, Gregg & Rose 1982, Tessier et al. 2008). Sin embargo, en el arroyo Las Flores la cantidad de recursos alimenticios potenciales (expresada como POS o CI-*a*) no siempre se relacionó con la complejidad de la macrófita estimada por la DF 7X. La mayor biomasa de epífitas se encontró sobre la especie de mayor DF 7X (*Elodea*); sin embargo, la biomasa de epífitas sobre otra de las especies complejas (*Ceratophyllum*) no fue significativamente diferente a la de las especies más simples (*Stuckenia* y *Egeria*). Existen evidencias de liberación de sustancias alelopáticas por parte de *Ceratophyllum* (Gross et al. 2003) que explicarían la baja abundancia de epífitas encontrada sobre esta especie de alta DF. Al llevar a cabo correlaciones entre la DF 7X y los parámetros poblacionales del perifiton excluyendo a *Ceratophyllum* del análisis, se encontraron correlaciones significativas positivas para el POS ($R = 0,533$ y $p < 0,001$), la CI-*a* ($R = 0,438$ y $p = 0,001$) y la densidad de algas ($R = 0,298$ y $p = 0,030$). Las fotografías tomadas al microscopio electrónico no mostraron diferencias importantes en la rugosidad de las hojas entre especies de macrófitas, que diferirían sobre todo en la forma y presencia y número de espinas en sus bordes. Estas estructuras servirían como punto de anclaje para las algas epífitas, y permitirían explicar al menos parte de las diferencias en la biomasa de epífitas entre *Elodea* (con muchas espinas) y *Egeria* (pocas espinas) y *Stuckenia* (sin espinas). La capacidad de la DF220X para cuantificar la complejidad aportada por las espinas explicaría las correlaciones significativas encontradas entre la DF 220X y el POS y la CI-*a*. Estos resultados indican que la complejidad a menor escala tendría un efecto positivo sobre la abundancia y biomasa de organismos del biofilm.

Consideraciones finales

Los resultados indican que las macrófitas de arquitectura compleja permiten el desarrollo de comunidades de macroinvertebrados más densas que las macrófitas simples, gracias a un efecto positivo de la complejidad sobre el asentamiento de individuos pequeños. La biomasa de invertebrados asociados a las macrófitas sería independiente de su complejidad, y dependería de la biomasa de biofilm.

La DF “*box-counting*” constituyó una herramienta simple y útil para la estimación y comparación de la complejidad de la arquitectura de las macrófitas. La DF de las macrófitas determinaría el número de individuos y la distribución de tamaños de los invertebrados, mientras que los recursos alimenticios algales sostenidos por las plantas afectarían a la biomasa de invertebrados. En los arroyos pampeanos, la heterogeneidad del hábitat es generada principalmente por la vegetación acuática, un sustrato que varía a lo largo del año y puede ser removido fácilmente por las inundaciones. Cambios estacionales o inesperados en la composición taxonómica y las abundancias relativas de las especies de macrófitas modificarían la abundancia y biomasa de macroinvertebrados, afectando la cadena trófica completa en estos arroyos. Esta parte de la tesis confirma la bien sabida influencia de la vegetación acuática sobre los invertebrados acompañantes en ecosistemas de agua dulce, y sugiere que en los arroyos pampeanos la disponibilidad de alimento y el refugio de los depredadores afectan a la biomasa y abundancia de invertebrados, respectivamente.

Capítulo 6 – Efecto de la complejidad de las macrófitas sobre los parámetros estructurales de la comunidad de macroinvertebrados: Una aproximación experimental

Las principales evidencias a favor del efecto positivo de la complejidad de las macrófitas sobre la abundancia y riqueza de invertebrados encontradas tanto por otros autores como por este estudio, han sido obtenidas a partir de muestreos de campo (Krecker 1939, Tokeshi & Pinder 1985, Cheruvilil et al. 2000, MacAbendroth et al. 2005, Thomaz et al. 2008). Si bien dichos estudios son necesarios y muy valiosos porque analizan la condición *in situ* de la comunidad de macrófitas e invertebrados, en general presentan dificultades para separar a los distintos factores capaces de afectar a los parámetros estructurales. Una aproximación experimental permitiría aislar al factor complejidad (Taniguchi et al. 2003, Warfe & Barmuta 2006, Becerra-Muñoz & Schramm 2007, Lucena-Moya & Duggan 2011), y poner a prueba algunas de las hipótesis formuladas para explicar las diferencias en los parámetros estructurales de la comunidad de invertebrados, entre macrófitas con diferente complejidad.

Las diferencias en abundancia de invertebrados entre macrófitas podrían explicarse por la existencia de más espacio disponible para el asentamiento de organismos pequeños en sustratos complejos que en simples (Williamson & Lawton 1991, MacAbendroth et al. 2005). Además, un efecto negativo de la complejidad sobre los organismos grandes afectaría también a la posibilidad de captura por parte de los peces, originando diferencias en las tasas de depredación entre sustratos de diferente complejidad (Russo 1987, Warfe & Barmuta 2004). Finalmente, no debe descartarse la existencia de un efecto de la complejidad de forma de la macrófita sobre el perifiton, el cual podría tener una colonización mayor con formas más complejas afectando la disponibilidad de alimento de la comunidad de invertebrados (Gregg & Rose 1982, Tessier et al. 2008).

En los muestreos del **Capítulo 5**, la cuantificación de la dimensión fractal y el área disponible de las macrófitas, así como de la biomasa de perifiton y de los rangos de tamaño de los invertebrados, permitieron relacionar hasta cierto

punto algunas de estas explicaciones con las diferencias en abundancia entre macrófitas. Sin embargo, la liberación de sustancias alelopáticas, la rugosidad de las hojas y otros factores no identificados que dependen de la especie de planta resultaron más difíciles de controlar. Por esta razón, se decidió llevar a cabo una serie de experimentos de campo, mesocosmos y laboratorio que permitieran aislar los efectos del factor de interés; es decir, la complejidad de la arquitectura. Como en el **Capítulo 5**, todas las variables fueron expresadas por área y por biomasa de macrófita, obteniendo resultados idénticos. Consecuentemente, en el cuerpo de este capítulo sólo se presentarán resultados correspondientes a biomasa y número de individuos por área de macrófita (los resultados de las abundancias y biomásas referidas a la biomasa de macrófita pueden consultarse en el **Anexo 3**).

Experimentos de selección activa de hábitat realizados en el laboratorio

Una explicación para las diferencias en abundancia de invertebrados entre macrófitas puesta a prueba pocas veces, es la de la existencia de una selección activa por parte de ciertos taxa. Por un lado, Russo (1987) estudió la selección entre análogos artificiales simples y complejos por parte de una especie de Amphipoda, y no encontró una preferencia de los invertebrados por ciertos sustratos sino una selección pasiva debido a la depredación diferencial por parte de un pez. Por otro lado, Hansen et al. (2011) analizaron la selección entre plantas reales con arquitectura contrastante, y observaron una preferencia de una especie de Amphipoda por las macrófitas con arquitectura más compleja y ninguna preferencia por parte de una especie de Gastropoda. Dado que Amphipoda fue el grupo dominante en los muestreos de campo y la evidencia contradictoria de estos estudios, se decidió llevar a cabo una serie de experimentos de selección para poner a prueba la hipótesis de que *Hyalella* sp. (Amphipoda, grupo funcional alimenticio herbívoro) presenta una preferencia por arquitecturas complejas, siendo potencialmente capaz de llevar a cabo una selección activa entre distintas especies de macrófitas.

Los experimentos fueron realizados en bandejas plásticas con unos 10 l de agua de canilla, en cuyos extremos se ubicaron paquetes de macrófitas o análogos plásticos de complejidad contrastante. Ambos estaban libres de perifiton y depredadores. Los anfípodos fueron liberados en el centro de cada bandeja y recuperados luego de 24hs. Todos los experimentos transcurrieron en ausencia de espectadores y en un ciclo normal de luz-oscuridad. Cada bandeja contó con un aireador para suplementar el oxígeno presente en el agua. Se realizaron 3 experimentos que se presentan numerados en forma consecutiva: 1) Selección entre análogos plásticos de baja y alta DF; 2) Selección entre *Egeria* y *Elodea*; y 3) Selección entre *Elodea* intacta y recortada.

Experimento 1: Selección entre análogos plásticos de baja y alta DF

En este experimento se analizó la capacidad de *Hyaella* sp. para seleccionar activamente entre análogos plásticos con diferente arquitectura, realizando un experimento similar al planteado por Russo (1987) al estudiar la selección entre análogos artificiales simples y complejos.

Análogos plásticos de macrófitas (marca “Aquatic Plant”) con dos arquitecturas contrastantes fueron recortados para obtener fragmentos con diferente DF pero idéntica área superficial (**Figura 6.1**). La DF de los análogos plásticos se calculó a partir de fotografías 7X, procediendo según el **Capítulo 4**. El área superficial total se estimó multiplicando el área de una hoja (obtenida por el método del escáner, **Capítulo 4**) por el número de hojas por verticilos y el número de verticilos por fragmento, para cada tipo de análogo.

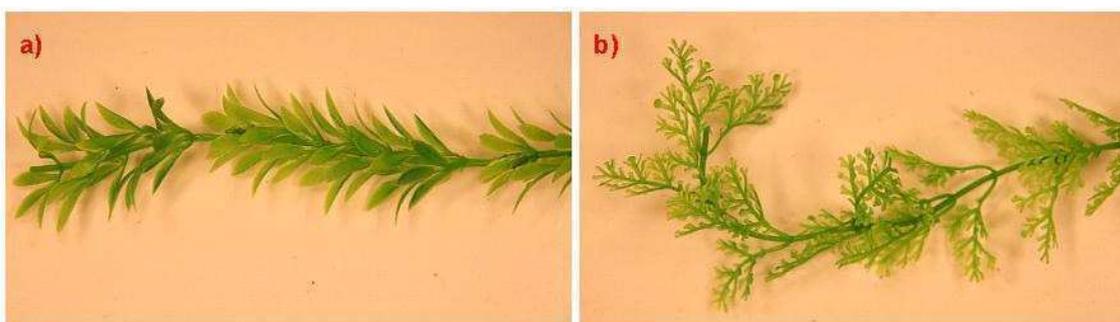


Figura 6.1. Fotografías de análogos plásticos de macrófitas a) simple y b) complejo.

Se separaron al azar 12 análogos de cada tipo (simple, complejo) en 3 grupos que se ataron entre sí con hilo poliamídico (4 fragmentos por paquete). El 24 de febrero se obtuvieron muestras de *Elodea* del arroyo Las Flores y, una vez en el laboratorio, sus anfípodos se separaron manualmente. Los anfípodos se dividieron en tres grupos de 60 individuos, conservando en cada uno la variedad de tamaños encontrada al coleccionar las macrófitas. Tres bandejas plásticas blancas se llenaron con 10 l de agua de canilla. Un paquete de cada tratamiento se asignó al azar a cada una de las bandejas de acuerdo con un diseño en bloque (simple, compleja), siendo cada paquete sujetado a un peso muerto que le permitió quedar sumergido (**Figura 6.2**).



Figura 6.2. Fotografía de las bandejas con los tres bloques con análogos simples y complejos

A las 9am del 27 de febrero, los tres grupos de 60 anfípodos se liberaron en el centro de cada una de las bandejas. A las 9am del 28 de febrero los paquetes de cada tipo de análogo se retiraron de las bandejas y se introdujeron en potes plásticos de 1000ml. Los anfípodos asociados a cada paquete se separaron y contaron.

Los datos se analizaron estadísticamente con ANOVAs (factor = nivel de complejidad, 3 réplicas) para las variables DF promedio del paquete, biomasa de perifiton y densidad de anfípodos. Todas las variables cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedacea. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS 11.5.1.

Resultados

De acuerdo con lo esperado, la DF 7X estimada para los paquetes de análogos complejos fue significativamente mayor a la encontrada para los simples ($F_{1,4} = 155,962$ y $p < 0,001$) (**Figura 6.3**).

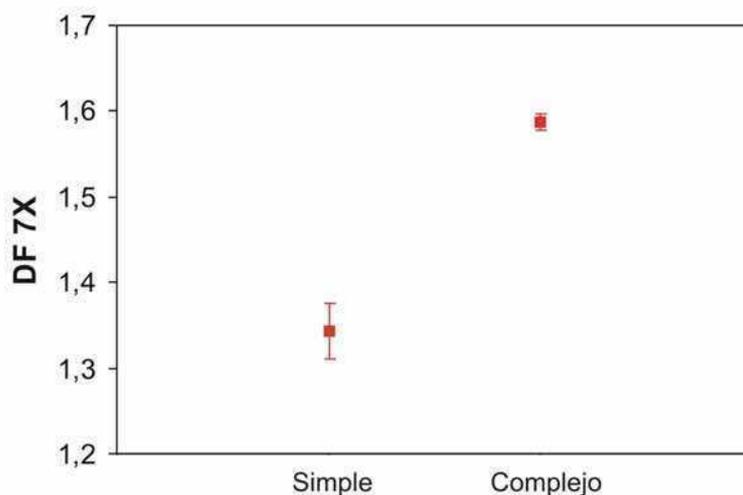


Figura 6.3. DF 7X promedio por tipo de análogo. Las barras indican el desvío estándar.

La densidad de anfípodos fue significativamente mayor sobre los análogos complejos que sobre los análogos simples ($F_{1,4} = 12,086$ y $p = 0,025$) (**Figura 6.4**).

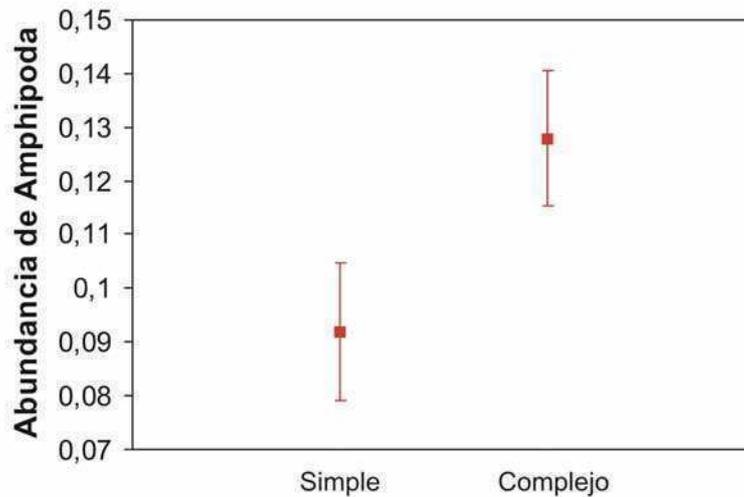


Figura 6.4. Densidad promedio de anfípodos (N/cm²) por tipo de análogo. Las barras indican el desvío estándar.

Discusión

Los análogos plásticos simples y complejos difirieron significativamente en su DF, lo cual permitiría evaluar apropiadamente el efecto de la complejidad sobre la preferencia de *Hyaella* sp. La selección de los análogos complejos por sobre los simples, se opone a los resultados de Russo (1987) pero se encuentra de acuerdo con lo esperado a partir de los muestreos, y el estudio de Hansen et al. (2011). Como los análogos plásticos sólo difirieron en su complejidad, la preferencia sólo sería explicable por una selección activa en función de la arquitectura.

Experimento 2: Selección entre *Egeria* y *Elodea*

El 4 de marzo de 2011, se recolectaron muestras de *Egeria* y *Elodea* en el arroyo Las Flores. Una vez en el laboratorio, se limpiaron fragmentos de unos 30 cm de ambas especies extrayendo sus invertebrados y perifiton, y se fotografiaron para determinar su DF, siguiendo la metodología descrita en el **Capítulo 4**. Se separaron al azar los fragmentos de cada especie en 3 grupos que se ataron entre sí con hilo poliamídico (2 fragmentos por paquete de *Egeria*

y cuatro fragmentos por paquete de *Elodea*). Por otro lado, unos 200 anfípodos fueron obtenidos de las muestras de *Egeria* (especie más abundante en las muestras). Los anfípodos se dividieron en tres grupos de 60 individuos, conservando en cada uno la variedad de tamaños encontrada en las macrófitas. Tres bandejas plásticas blancas de 15 l de volumen se llenaron con 10 l de agua de canilla, y un paquete de cada especie se asignó a cada una de las bandejas, sujetándolo a un peso muerto que le permitió quedar sumergido y paralelo a la superficie del agua (**Figura 6.5**).



Figura 6.5. Fotografía de las bandejas con los tres paquetes de *Egeria* y *Elodea*

A las 8 am del 8 de marzo, los tres grupos de 60 anfípodos se liberaron en el centro de cada una de las bandejas. A las 8 am del 9 de marzo los paquetes de cada especie se retiraron de las bandejas con pots plásticos de 1000ml. Los anfípodos asociados a cada paquete fueron separados y contados, para la estimación de la abundancia por paquete. Las macrófitas fueron desarmadas, escaneadas y llevadas a estufa para la estimación de su área superficial y biomasa, como se menciona en el **Capítulo 4**.

Los datos se analizaron estadísticamente con ANOVAs (factor = especie de macrófita, 3 réplicas) para las variables DF, biomasa de perifiton y densidad de anfípodos. Las variables que no cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedacea (Cl-a) se transformaron aplicando el logaritmo decimal. Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa SPSS 11.5.1.

Resultados

Tal como se observó en el trabajo de campo, *Egeria* presentó una DF 7X significativamente menor a la de *Elodea* ($F_{1,4} = 43,148$ y $p = 0,003$) (**Figura 6.6**).

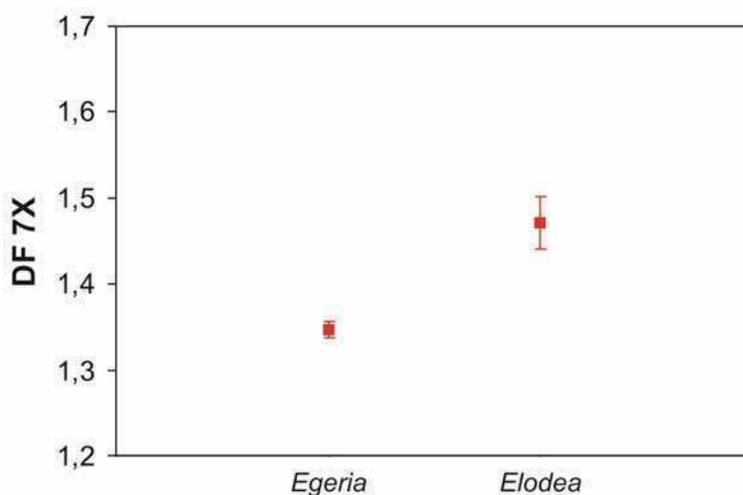


Figura 6.6. DF 7X promedio por especie, al finalizar el experimento. Las barras indican el desvío estándar.

No hubo diferencias significativas entre tratamientos para la biomasa de perifiton autotrófico (Cl-a: $F_{1,4} = 3,393$ y $p = 0,139$), pero sí para la biomasa de perifiton total (POS: $F_{1,4} = 12,831$ y $p = 0,023$) (**Figura 6.7**).

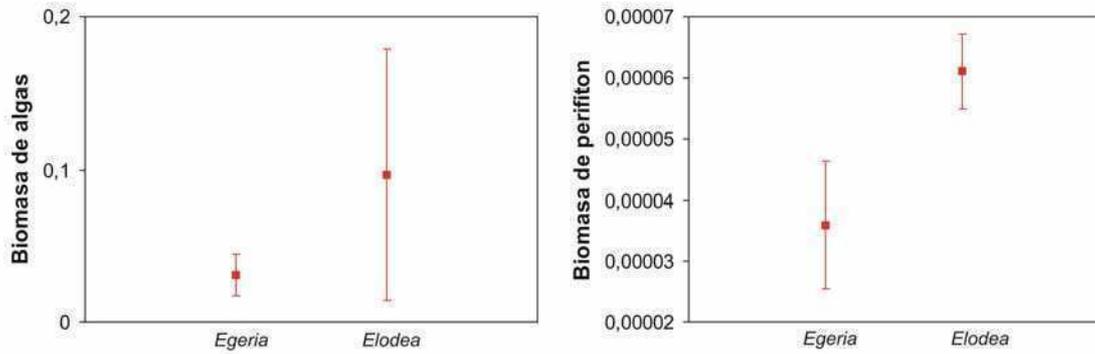


Figura 6.7. Promedio de la biomasa de algas ($\mu\text{g Cl-a/cm}^2$) y de perifiton (g POS/cm^2) por especie de macrófita. Las barras indican el desvío estándar.

La abundancia de anfípodos fue significativamente mayor sobre *Elodea* que sobre *Egeria* ($F_{1,4} = 24,803$ y $p = 0,008$) (**Figura 6.8**).

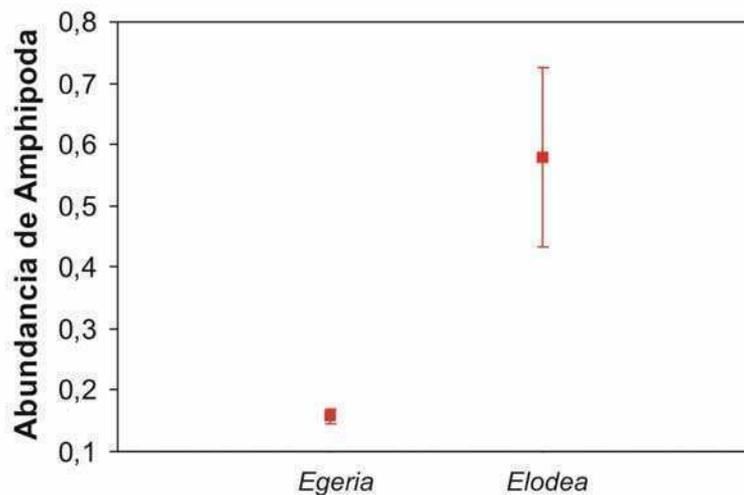


Figura 6.8. Densidad promedio de anfípodos (N/cm^2) por especie de macrófita. Las barras indican el desvío estándar.

Discusión

La diferencia entre la DF de *Egeria* y *Elodea* fue importante y comparable a la encontrada en los muestreos y experimentos previos, por lo que permitiría analizar apropiadamente el efecto de la complejidad sobre la preferencia de *Hyalella* sp.

La mayor preferencia de *Hyalella* sp. por *Elodea* apoya los resultados de Hansen et al. (2011), y se encuentra de acuerdo con las diferencias de abundancia encontradas en el campo. Esto indica que parte de las diferencias en densidad de macroinvertebrados entre especies de macrófitas podría deberse a una selección activa por parte de los anfípodos. Si bien la selección activa se vería dificultada en el campo por la velocidad de corriente y la presencia de depredadores, sería esperable en distancias cortas como las existentes entre las plantas de *Egeria* y *Elodea* de los parches mixtos.

La limpieza de las macrófitas consiguió eliminar las diferencias naturales que existen entre *Egeria* y *Elodea* en la biomasa de perifiton expresada como CI-*a* (biomasa de algas), pero no aquellas existentes en el POS (biomasa de autótrofos y heterótrofos). Por lo tanto, este experimento no permitiría evaluar a la complejidad de la arquitectura de manera completamente independiente a la disponibilidad de alimento. Sin embargo, debe notarse que gracias a la extracción del perifiton los valores de CI-*a* y POS se encontraron un orden de magnitud por debajo de los encontrados en el campo al final del experimento de las canastas, por lo que la disponibilidad de alimento durante el experimento fue muy baja.

Experimento 3: Selección entre *Elodea* intacta y *Elodea* recortada

Dado que en el experimento de selección entre *Egeria* y *Elodea* no se controlaron factores que podrían diferir entre ambas especies de macrófitas, como la rugosidad de las hojas y la liberación de sustancias alelopáticas, se decidió llevar a cabo un experimento de selección utilizando *Elodea* intacta y *Elodea* con su arquitectura modificada.

El 24 de febrero de 2011, se recolectaron muestras de *Elodea* en el arroyo Las Flores. Una vez en el laboratorio, 12 fragmentos de unos 30cm se limpiaron de sus invertebrados y perifiton. La mitad de los fragmentos se asignaron al azar al grupo control y la otra mitad a un tratamiento que consistió en el recorte de las hojas de dos verticilos consecutivos, con el objeto de disminuir la complejidad de la arquitectura y la DF (**Figura 6.9**).

INTACTA

RECORTADA



Figura 6.9. Fotografías de *Elodea* mostrando la modificación realizada por el tratamiento.

Los fragmentos se fotografiaron para determinar su DF (**Capítulo 4**) y se separaron al azar en tres grupos control y tres tratamientos, atándose entre sí con hilo poliamídico (2 fragmentos por paquete). Por otro lado, unos 200 anfípodos obtenidos de las muestras de *Elodea* se dividieron en tres grupos de 60 individuos, conservando en cada uno la variedad de tamaños encontrada en las macrófitas. Se llenaron tres bandejas plásticas blancas con 10 l de agua de canilla, y un paquete de cada tipo se asignó a cada una de las bandejas, de acuerdo con un diseño en bloque (*Elodea* intacta, *Elodea* recortada) (**Figura 6.10**).



Figura 6.10. Fotografías de a) las bandejas en el laboratorio, b) los grupos de 60 anfípodos y c) la liberación de los anfípodos en una bandeja.

A las 8 am del 26 de febrero, los tres grupos de 60 anfípodos se liberaron en el centro de cada una de las bandejas. Los paquetes se retiraron a las 8 am del 27 de febrero de las bandejas con potes plásticos de 1000ml. Los anfípodos asociados a cada paquete fueron separados y contados para la estimación de la abundancia por paquete. Los fragmentos de *Elodea* fueron

desarmados, escaneados y llevados a estufa para la estimación de su área superficial y biomasa, de acuerdo a lo señalado en el **Capítulo 4**.

Los datos fueron analizados estadísticamente con ANOVAs (factor = nivel de complejidad, 3 réplicas) para las variables DF, biomasa de perifiton y densidad de anfípodos. La variable densidad de anfípodos no pudo ser normalizada para el nivel del factor *Elodea* intacta, por lo que también se le aplicó un test no paramétrico (U de Mann-Whitney). Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa SPSS 11.5.1.

Resultados

Las *Elodea* intactas tuvieron una DF 7X significativamente mayor a la de las *Elodea* recortadas ($F_{1,4} = 43,148$ y $p = 0,003$) (**Figura 6.11**).

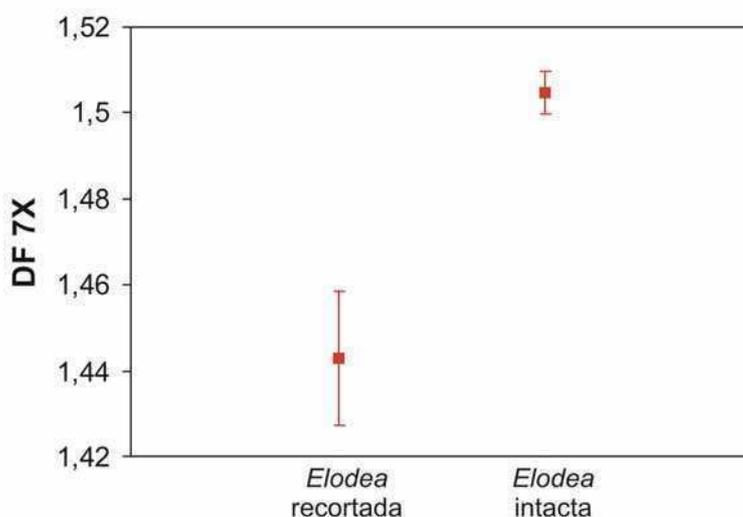


Figura 6.11. DF 7X promedio por tratamiento. Las barras indican el desvío estándar.

La biomasa de perifiton no difirió significativamente entre tratamientos (CI- α : $F_{1,4} = 0,084$ y $p = 0,787$; POS: $F_{1,4} = 0,704$ y $p = 0,449$).

El tratamiento *Elodea* recortada presentó una densidad de anfípodos mayor que el control con *Elodea* intacta (ANOVA: $F_{1,4} = 11,236$ y $p = 0,029$; U de Mann-Whitney: $p = 0,05$) (**Figura 6.12**).

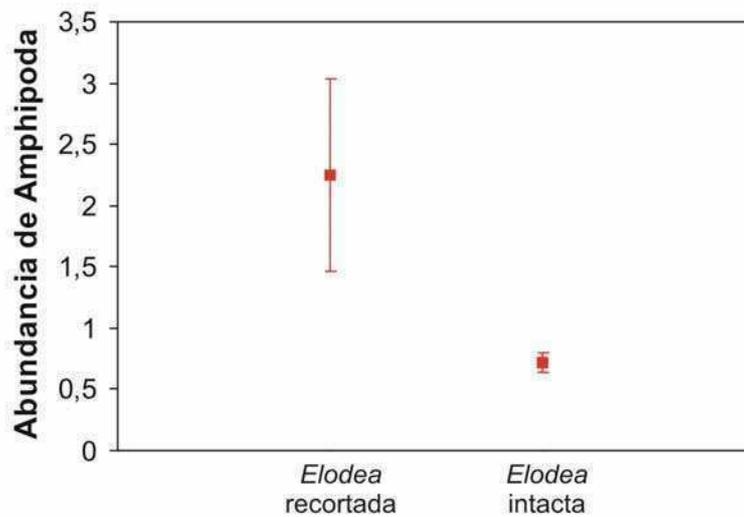


Figura 6.12. Densidad promedio de anfípodos (N/cm²) por tratamiento. Las barras indican el desvío estándar.

Discusión

La gran diferencia en las DF entre *Elodea* recortada y *Elodea* intacta permitiría analizar apropiadamente el efecto de la complejidad sobre la preferencia de *Hyaella* sp. Además, los valores muy bajos y comparables de biomasa de perifiton (CI-*a* y POS) estimados en los tratamientos, permitirían analizar el efecto de la complejidad de la forma independientemente de la disponibilidad de alimento.

La selección de *Elodea* recortada (simple) por sobre *Elodea* intacta (compleja) realizada por los anfípodos, se opone a lo esperado de acuerdo a las diferencias en la complejidad de la arquitectura. Estas diferencias sólo serían explicables por la liberación de sustancias químicas por parte de las *Elodea* recortadas, las cuales serían capaces de atraer a los anfípodos (hasta 24hs luego de producido el daño celular). De acuerdo con esto, *Hyaella* sp. sería potencialmente capaz de llevar a cabo la selección activa de macrófitas con daño tisular.

Experimentos realizados en el arroyo Las Flores

Los experimentos realizados para poner a prueba hipótesis que expliquen las diferencias en los parámetros estructurales de las comunidades de invertebrados asociados a distintas especies de macrófitas, han sido frecuentemente estudios de laboratorio con macrófitas reales (Dionne & Folt 1991, Stoner 1980) o análogos plásticos (Gerrish & Bristow 1979, Rooke 1986). Por otro lado, quienes llevaron a cabo una aproximación experimental en el campo, se han limitado a trabajar con análogos artificiales (Hacker & Steneck 1990, Jeffries 1993, Taniguchi et al. 2003, Warfe & Barmuta 2006, Becerra-Muñoz & Schramm 2007, Lucena-Moya & Duggan 2011). En el primer caso, los experimentos serían cuestionables en función de la artificialidad de la situación de laboratorio; en el segundo caso, es la utilización de análogos plásticos de macrófitas con distinta arquitectura la que arroja dudas sobre la representatividad de los resultados.

Dado que ciertas especies de macrófitas presentan una arquitectura potencialmente modificable, se decidió utilizar una aproximación experimental de campo, utilizando macrófitas reales con su nivel de complejidad modificado artificialmente (Experimento 2). Asimismo, se realizaron experimentos de campo para comparar la comunidad de invertebrados desarrollada sobre análogos artificiales (Experimento 1) y especies de macrófitas (Experimento 3) con arquitecturas contrastantes.

Los experimentos de campo fueron realizados en un tramo del arroyo Las Flores cercano al de los muestreos (**Capítulo 5**) pero con mejores condiciones de acceso y seguridad (59°3'17" O, 34°7'30" S).

Experimento 1: La complejidad de análogos plásticos afecta positivamente a la densidad de Oligochaeta

Si bien la utilización de análogos plásticos de macrófitas en experimentos de campo resulta cuestionable debido al desarrollo de comunidades de invertebrados no representativas de las naturales (Jeffries 1993), presenta la ventaja de brindar una mayor libertad para la elección de los niveles de complejidad. Además, permite eliminar completamente las diferencias en el área superficial y grado de senescencia que existen entre individuos de la misma especie de macrófita. Por esta razón, se decidió llevar a cabo un experimento de colonización de análogos plásticos con arquitectura contrastante, para poner a prueba el efecto positivo de la DF sobre la abundancia y diversidad de los macroinvertebrados, complementando los resultados de la primer sección de este capítulo.

Se pusieron a colonizar en el arroyo Las Flores análogos plásticos como los utilizados en el experimento de selección activa (**Figura 6.1**) Los 24 análogos de cada tipo (simple y complejo) se separaron al azar en 6 paquetes de arquitectura simple y 6 paquetes de arquitectura compleja (4 análogos por paquete atados entre sí con hilo de coser poliamídico). El 23 de noviembre de 2010, los 12 paquetes se ataron en bloques (simple y complejo) a estacas clavadas a lo largo de un tramo de unos 5 m del arroyo Las Flores. Luego de 13 días de colonización, el 4 de diciembre de 2010, los paquetes se muestrearon con potes plásticos de 1000ml.

En el laboratorio, los análogos se separaron de sus invertebrados, que fueron fijados en alcohol 70 % para su posterior recuento e identificación bajo lupa. Un fragmento de cada paquete se utilizó para la estimación de la biomasa de perifiton al final de la colonización. La DF 7X promedio de los paquetes de análogos volvió a calcularse, ya que el número de análogos por paquete varió respecto al experimento de selección activa realizado con Amphipoda.

Los datos se analizaron estadísticamente con una ANOVA (factor = nivel de complejidad, 6 réplicas) para las variables DF promedio del paquete, abundancia y diversidad de invertebrados, y biomasa final de algas. La variable

abundancia de Oligochaeta no cumplió con los supuestos de normalidad y homocedacea, por lo que fue transformada aplicando el logaritmo decimal. Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa SPSS 11.5.1.

Resultados

Los dos tipos de análogo presentaron diferencias significativas en su DF 7X ($F_{1,10} = 539,378$ y $p < 0,001$) (**Figura 6.13**).

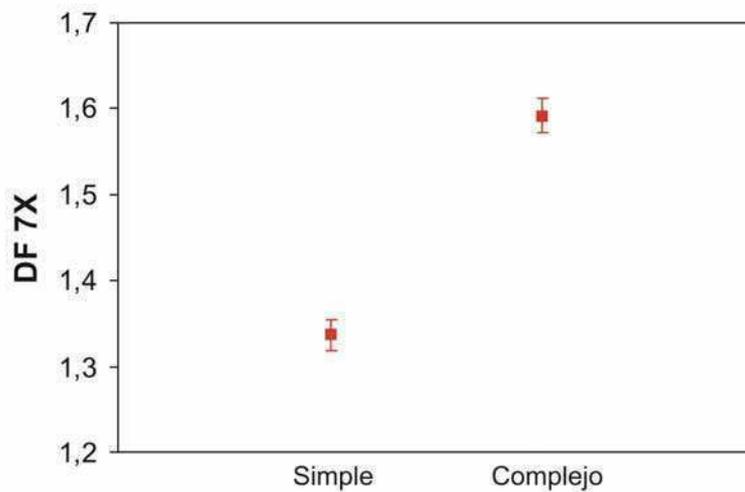


Figura 6.13. DF 7X promedio por tipo de análogo, al finalizar el experimento. Las barras indican el desvío estándar.

Se recolectaron 1665 invertebrados pertenecientes a 14 taxa. La comunidad de invertebrados estuvo dominada por Oligochaeta, que representó el 56 % del total de individuos muestreados (**Figura 6.14**).

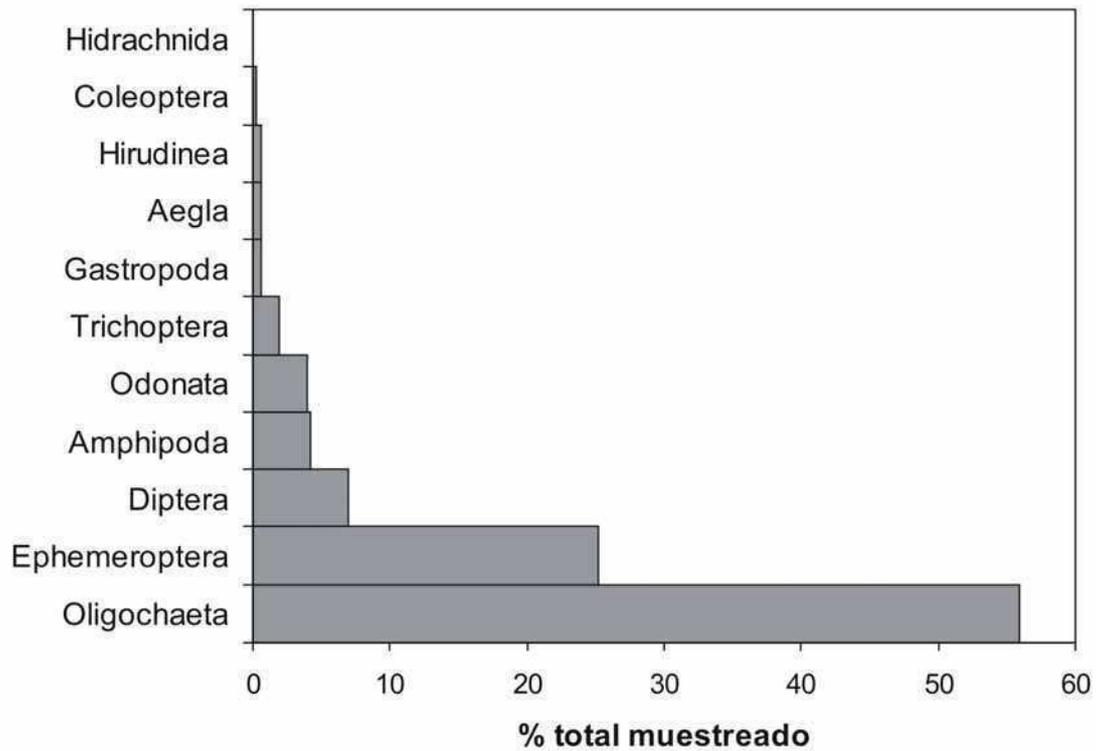


Figura 6.14. Porcentaje del total de individuos muestreados para los principales grupos de macroinvertebrados.

La densidad y biomasa de todos los macroinvertebrados, así como la biomasa de algas y perifiton fueron similares en ambos tipos de análogo al finalizar el experimento (**Tabla 6.1**).

	Densidad de invertebrados (N/cm ²)	Biomasa de invertebrados (mg/cm ²)	Biomasa de algas (ug Cl-a/cm ²)	Biomasa de perifiton (mgPOS/cm ²)
Simple	0,4 ± 0,2	0,7 ± 0,4	4 ± 2	0,6 ± 0,2
Complejo	0,6 ± 0,3	1 ± 1	5 ± 3	0,5 ± 0,3

Tabla 6.1. Promedio de la densidad de invertebrados, biomasa de algas y biomasa de perifiton por tipo de análogo. ± desvío estándar.

Sin embargo, la densidad del grupo dominante (Oligochaeta) fue significativamente mayor en los análogos complejos que en los simples ($F_{1,10} = 8,126$ y $p = 0,017$) (**Figura 6.15**).

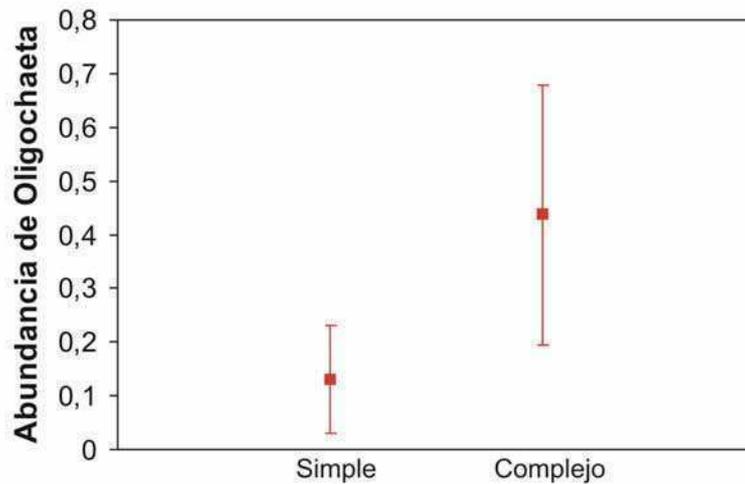


Figura 6.15. Densidad promedio de Oligochaeta (N/cm^2) por tipo de análogo. Las barras indican el desvío estándar.

La riqueza no difirió significativamente entre análogos simples y complejos ($F_{1,10} = 3,347$ y $p = 0,080$), pero el índice de Shannon-Wiener fue significativamente mayor en los análogos de arquitectura simple ($F_{1,10} = 13,134$ y $p = 0,005$) (**Figura 6.16**).

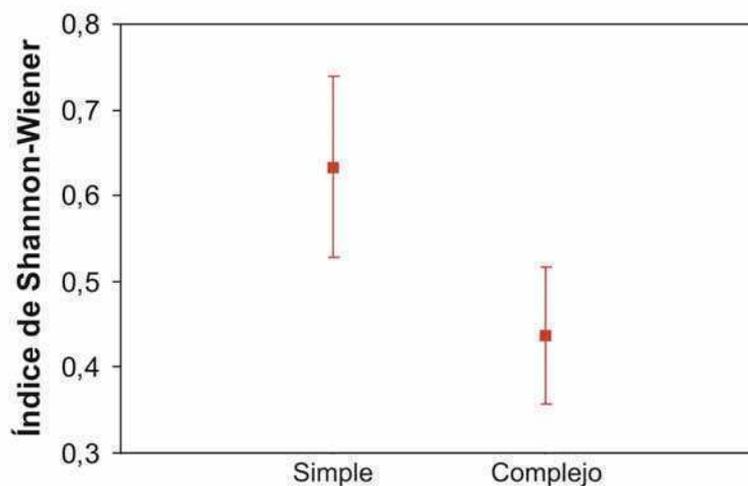


Figura 6.16. Índice de Shannon–Wiener promedio por tratamiento. Las barras indican el desvío estándar.

La biomasa de invertebrados no correlacionó significativamente con la DF ($R = 0,391$ y $p = 0,209$) y el POS ($R = 0,460$ y $p = 0,132$), pero sí con la Cl- α ($R = 0,618$ y $p = 0,032$).

Discusión

La diferencia en la DF de los análogos fue importante, por lo que permitiría analizar apropiadamente el efecto de la complejidad de un sustrato inerte sobre los invertebrados. Además, la falta de diferencias en la biomasa de perifiton observada entre análogos permitiría analizar el efecto de la complejidad de manera independiente a la disponibilidad de alimento. La comunidad de invertebrados de los análogos plásticos no se correspondió con la encontrada en los muestreos 2007-2008 (**Capítulo 5**) y los experimentos de campo realizados con macrófitas reales. Los grupos más importantes encontrados sobre las macrófitas reales, Amphipoda y Gastropoda, representaron un porcentaje muy pequeño de los individuos presentes sobre los análogos, que estuvieron dominados por Oligochaeta y Ephemeroptera.

La falta de un efecto del tipo de análogo sobre la abundancia de los macroinvertebrados, se opone a lo esperado según la bibliografía y los muestreos. La **Tabla 6.1** muestra una tendencia del análogo complejo a tener más individuos, por lo que el bajo número de réplicas podría explicar que el ANOVA no detectara un efecto del tratamiento. Al analizar sólo la abundancia del grupo dominante (Oligochaeta), la dispersión de los datos se redujo y el ANOVA para el factor complejidad arrojó diferencias significativas (**Figura 6.15**). En este caso particular, las diferencias en la abundancia serían claramente explicables por las diferencias en la arquitectura y la capacidad de Oligochaeta para enrollarse alrededor de estructuras cilíndricas como las hojas de *Ceratophyllum* (**Figura 6.17**) o las ramificaciones del análogo complejo (**Figura 6.1**).



Figura 6.17. Fotografía mostrando la capacidad de Oligochaeta para enrollarse alrededor de una hoja de *Ceratophyllum*.

Una vez más, la falta de efecto del factor complejidad sobre la riqueza no concuerda con lo reportado por la bibliografía, pero sí con los resultados de nuestros muestreos y experimentos realizados con macrófitas reales. Resulta llamativo el efecto contrario al esperado de la complejidad sobre la diversidad, mayor en el análogo simple. Un análisis de los taxa muestreados revela que las diferencias se deberían a la presencia y abundancia de varias especies de caracoles sobre el análogo simple, completamente ausentes en el análogo complejo. Estos caracoles sólo serían capaces de desplazarse apropiadamente sobre las superficies planas del análogo simple (**Figura 6.1**). Este resultado es importante porque indica que la utilización de la DF como estimador de la complejidad debe realizarse con cuidado, ya que tal como lo plantearon Tokeshi & Arakaki (2012) la DF sólo cuantifica el grado de circunvolución de los bordes y no aporta información sobre la estructura de la superficie. Además, la arquitectura del análogo complejo no fue elegida aleatoriamente sino que es comparable a la de algunas especies de macrófitas muy abundantes (*Ceratophyllum*, *Myriophyllum*), donde Gastropoda y otros invertebrados podrían estar encontrando dificultades estructurales para prosperar.

La falta de relación entre la complejidad y la biomasa de invertebrados coincide con los resultados de los muestreos y experimentos con macrófitas de

esta tesis. El efecto positivo de la CI-*a* sobre la biomasa de invertebrados, sugiere que la biomasa de algas sería en este caso más importante en la determinación de la biomasa de invertebrados que la complejidad del sustrato. Esto coincide con la importante relación encontrada entre las biomásas de ambas comunidades en nuestros muestreos y en el experimento de campo con *Egeria* y *Elodea*, y se debe a que los grupos dominantes de invertebrados en las macrófitas han sido siempre herbívoros/detrítivoros.

Al trabajar con análogos plásticos, este experimento permitió analizar el efecto de la complejidad de la arquitectura de manera independiente a factores tales como el área superficial, la disponibilidad de alimento y la rugosidad (idénticas en ambos tipos de análogo), o las sustancias alelopáticas (ausentes). Sin embargo, la comunidad de invertebrados desarrollada no fue comparable a la encontrada sobre las macrófitas. Los resultados indican que dependiendo de las arquitecturas bajo estudio, el efecto de un incremento de la DF sobre la abundancia de los invertebrados podría depender del taxón analizado (positivo para Oligochaeta y negativo para Gastropoda según este experimento).

Experimento 2: Cambios en la complejidad de *Elodea* afectan la densidad de invertebrados

La modificación de la arquitectura de ejemplares de una especie de macrófita, permitiría poner a prueba el efecto positivo de la complejidad sobre la abundancia, biomasa, riqueza y diversidad de los macroinvertebrados, de manera independiente a otros factores que pueden diferir entre especies de macrófitas (disponibilidad de alimento, la rugosidad de las hojas, la liberación de sustancias alelopáticas). Dado que la dimensión fractal de *Elodea* puede reducirse artificialmente, recortando algunas de sus hojas, esta especie resultó ideal para analizar el efecto de la complejidad de la forma comparando macrófitas intactas y modificadas. Plantas intactas, más complejas, albergarían una mayor densidad de invertebrados debido al efecto positivo de la complejidad sobre el espacio disponible para los organismos pequeños, los refugios de la depredación y/o la disponibilidad de alimento. En este

experimento, la estimación de la longitud de los invertebrados permitiría analizar sus espectros de tamaño (Morse et al. 1985, Williamson & Lawton 1991), y poner a prueba la existencia de un efecto negativo de la complejidad sobre el tamaño de los individuos.

El 21 de enero de 2011 se recolectaron unos 150 fragmentos de *Elodea* de unos 25 cm de longitud medidos desde el ápice en el arroyo Las Flores. Los mismos se llevaron al laboratorio donde fueron separados de sus invertebrados y asignados al azar a 8 grupos de 18 fragmentos cada uno, 4 controles y 4 tratamientos. Mientras que las *Elodea* de los controles quedaron intactas, las *Elodea* de los tratamientos sufrieron un recorte sistemático de las hojas de dos verticilos consecutivos para modificar de manera significativa su dimensión fractal a 7 aumentos (DF 7X) (**Figura 6.9**).

Una vez aplicado el tratamiento, 5 fragmentos al azar de cada grupo se fotografiaron para la estimación de la DF 7X al inicio del experimento, siguiendo los procedimientos descritos en el **Capítulo 4**. Una vez fotografiados los fragmentos, se eligió al azar un fragmento de *Elodea* de cada grupo (control y tratamiento) para llevar a cabo la estimación de la biomasa inicial de perifiton, como peso orgánico seco (POS) y masa de clorofila *a* (Cl-*a*). Dichos fragmentos fueron desarmados, escaneados y secados en estufa para referir la biomasa de algas a la biomasa y área de macrófita, como se indica en el **Capítulo 4**.

Los 17 fragmentos restantes en cada grupo se ataron entre sí en su base con hilo de coser poliamídico y conservaron en heladera hasta el 24 de enero de 2011, cuando se devolvieron al arroyo para iniciar la colonización por parte de los invertebrados. En el campo, la base de cada paquete se sujetó a una canasta plástica negra rotulada (tamaño de malla: romboidal = 1,5x1,5 cm²). Las canastas se ataron con hilo de embalar a estacas clavadas en el fondo del arroyo Las Flores, quedando dispuestas en cuatro bloques (control y tratamiento) separados por unos 5 m (**Figura 6.18**).



Figura 6.18. Fotografías de a) un paquete de *Elodea* armado en el laboratorio, b) un paquete de *Elodea* sujeto a una canasta y c) un bloque con dos canastas de *Elodea* (control y tratamiento) puestas a colonizar en el arroyo.

El 18 de febrero de 2011, 25 días luego del inicio de la colonización, se retiraron las canastas procediendo de manera análoga a los muestreos de 2008-2009 del **Capítulo 5**. Las canastas se recolectaron yendo desde aguas abajo hacia aguas arriba con una red cilíndrica de 460 μm de tamaño de malla. Una vez en la ribera el muestreador fue invertido y lavado con agua del arroyo filtrada con red de fitoplancton sobre una bandeja plástica blanca. Las plantas e invertebrados se introdujeron con el agua filtrada en recipientes plásticos de 1000 ml, que fueron llevados al laboratorio.

En el laboratorio, las plantas se separaron de sus invertebrados y los mismos se conservaron en alcohol 70 % para su posterior recuento, identificación, medición y estimación de biomasa. Procediendo de acuerdo con lo indicado en el **Capítulo 4**, cinco fragmentos de cada grupo se fotografiaron para la estimación de la DF 7X al final de la colonización, y un fragmento al azar de cada grupo se utilizó para la estimación de la biomasa de algas final (POS y Cl-a). Siguiendo los procedimientos del **Capítulo 4**, todas las *Elodea* fueron desarmadas y secadas en estufa para relativizar los parámetros poblacionales de invertebrados y algas a la biomasa y área de las macrófitas.

La medición de la longitud máxima de los invertebrados se realizó bajo lupa binocular a 100 aumentos al 0,05 mm, siguiendo métodos diferentes dependiendo del taxón:

a) Amphipoda: Se midió la longitud desde el extremo proximal del primer segmento torácico hasta el extremo distal del tercero (l) y luego se obtuvo la longitud total (L) con rectas de regresión de L en función de l, construidas a partir de la medición digital de fotografías de unos 30 individuos de tamaño diverso (provenientes de una muestra independiente) (Hacker & Steneck 1990). La medición de L en las fotografías se realizó con el programa ImageJ (Rasband 1997–2008). La regresión obtenida fue $L(\text{mm}) = 4,80 \cdot l + 0,7$ y el $R^2 = 0,9243$.

b) Ephemeroptera y Odonata: Se incluyó dentro de la longitud total (L) a los cercos y las laminillas caudales, respectivamente. Cuando cercos o laminillas se encontraron rotos, total o parcialmente, se midió en la lupa la longitud sin cercos/laminillas (l), y luego se obtuvo la longitud total utilizando rectas de regresión de L en función de l.

$$\text{Ephemeroptera: } L_{\text{Caenidae}}(\text{mm}) = 1,65 \cdot l + 0,15 \text{ y } R^2 = 0,9449$$

$$L_{\text{Baetidae}}(\text{mm}) = 1,57 \cdot l + 0,28 \text{ y } R^2 = 0,9653$$

$$\text{Odonata: } L_{\text{Coenagrionidae}}(\text{mm}) = 1,33 \cdot l + 0,55 \text{ y } R^2 = 0,9748$$

c) Oligochaeta y Chironomidae: Se midió la longitud total a partir de fotografías utilizando el programa ImageJ.

d) Gastropoda: Se midió la altura de la concha.

Se construyeron los espectros de tamaño graficando log N vs. log longitud (Morse et al. 1985, Williamson & Lawton 1991). Finalmente, se estimó

la biomasa de los invertebrados, secando a los individuos en sobres prepesados en estufa a 60 ° C hasta peso constante.

Los datos se analizaron estadísticamente con ANOVAs (factor = nivel de complejidad, 4 réplicas) para las variables abundancia, biomasa, riqueza, diversidad y longitud promedio de invertebrados, biomasa inicial y final de algas. Cuando el factor aleatorio bloque resultó significativo, se llevaron a cabo ANOVAs en bloques (abundancia, riqueza y diversidad). Además, estas variables se correlacionaron con la variable DF 7X. El espectro de tamaño de Amphipoda presentó una región del espectro linealizable, valores de longitud superiores a la moda (Gunnarson 1992), que se comparó entre tratamientos mediante la construcción de intervalos de confianza al 95 % para la pendiente de la regresión lineal $\log(N)$ vs. $\log(\text{longitud})$. Todas las variables cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedacea. Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa SPSS 11.5.1.

Resultados

Macrófitas

El recortado de las hojas logró establecer una diferencia significativa en la DF entre tratamientos al inicio del experimento ($F_{1,6} = 30,500$ y $p = 0,001$). La mayor complejidad de la planta intacta respecto a la recortada se mantuvo hasta el final del experimento, aunque la diferencia entre ambas se redujo y se volvió no significativa ($F_{1,6} = 5,565$ y $p = 0,077$) (**Figura 6.19**).

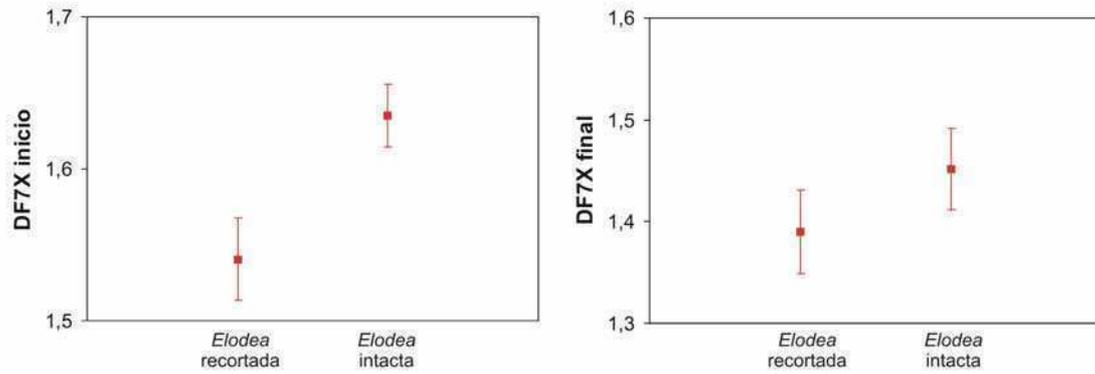


Figura 6.19. DF 7X promedio por tratamiento, al inicio y al final del experimento. Las barras indican el desvío estándar.

Algas

La Cl-*a* no mostró diferencias significativas entre tratamientos ni al inicio ($F_{1,6} = 0,097$ y $p = 0,765$) ni al final del experimento ($F_{1,6} = 0,479$ y $p = 0,515$). El POS mostró diferencias significativas entre tratamientos sólo al inicio del experimento ($F_{1,6} = 7,073$ y $p = 0,038$), siendo los valores promedio bajos comparados con los registrados en los muestreos (*Elodea recortada*: $0,19 \pm 0,04$ mg/cm² y *Elodea intacta*: $0,13 \pm 0,01$ mg/cm²; Promedio \pm desvío estándar).

Invertebrados

Se encontraron 3350 individuos pertenecientes a 18 taxa diferentes. La comunidad estuvo dominada por Amphipoda (52 % del total de individuos muestreados), Gastropoda (20 %) y Oligochaeta (13 %) (**Figura 6.20**).

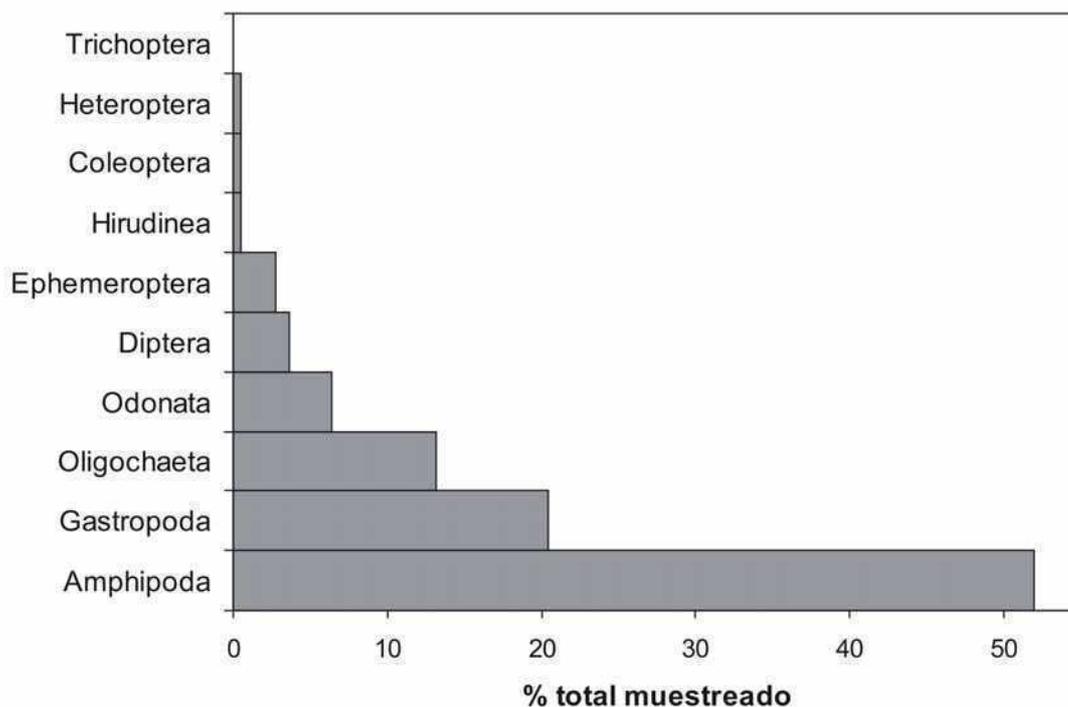


Figura 6.20. Porcentaje del total de individuos muestreados para los principales grupos de macroinvertebrados.

La densidad de macroinvertebrados no mostró diferencias significativas entre tratamientos ($F_{1,6} = 1,933$ y $p = 0,214$), pero correlacionó positivamente con la DF al final del experimento ($R = 0,845$ y $p = 0,008$) (**Figura 6.21**). La biomasa de macroinvertebrados no fue afectada por el tratamiento (*Elodea* intacta = $0,5 \pm 0,5$ mg/cm², *Elodea* recortada = $0,6 \pm 0,8$ mg/cm²; Promedio \pm desvío estándar) ni correlacionó significativamente con la DF ($R = 0,592$ y $p = 0,161$), la Cl-a ($R = -0,428$ y $p = 0,338$) o el POS ($R = -0,436$ y $p = 0,328$).

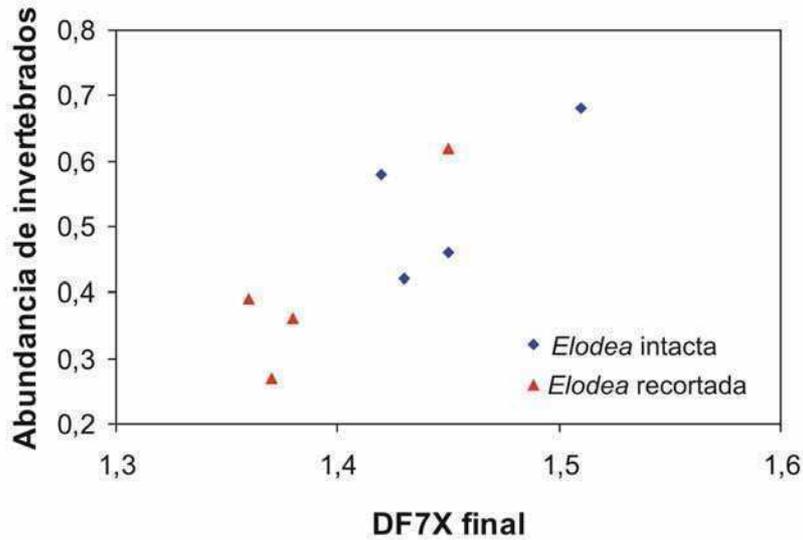


Figura 6.21. Densidad de macroinvertebrados (N/cm^2) por tratamiento en función de la DF 7X al final del experimento.

La longitud de los invertebrados no fue afectada por el recorte de las hojas (*Elodea* recortada = $3,8 \pm 0,7$ y *Elodea* intacta = 5 ± 1 mm; Promedio \pm desvío estándar), y no correlacionó con la DF ($R = 0,209$ y $p = 0,619$). El espectro de tamaños de los invertebrados fue multimodal como resultado de la superposición de espectros de diferentes taxa. Entre los grupos de invertebrados mayoritarios, Amphipoda y Ampullaridae (Gastropoda) presentaron distribuciones bimodales, mientras que *Heleobia* (Gastropoda) presentó una distribución unimodal (**Figura 6.22**).

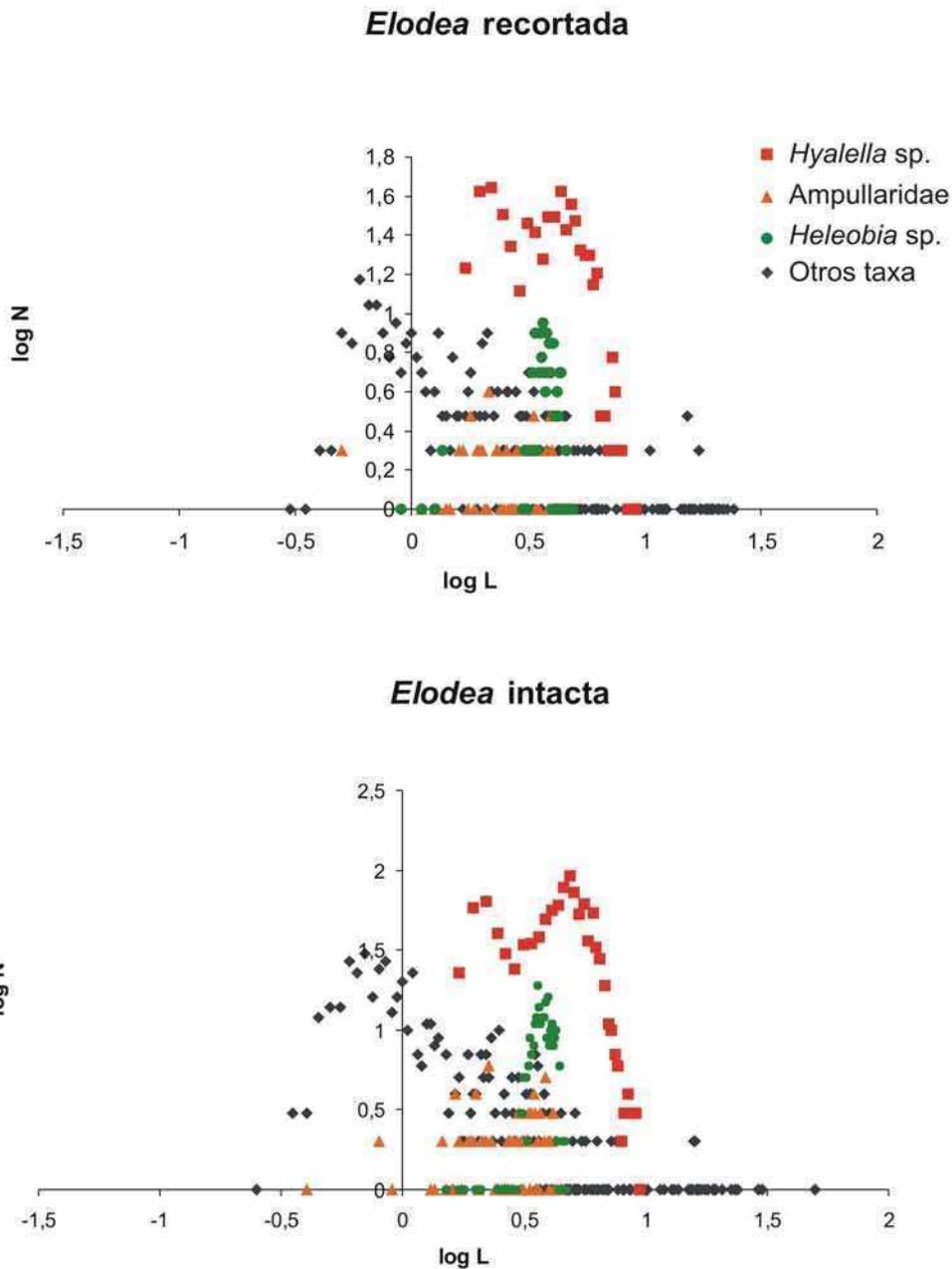


Figura 6.22. Abundancia de macroinvertebrados (log N) en función del logaritmo de la longitud de los invertebrados, en *Elodea* recortada e intacta.

La región lineal del espectro de tamaño de Amphipoda se comparó entre tratamientos, no encontrándose diferencias significativas entre las pendientes ($p > 0,05$) (**Figura 6.23, Tabla 6.2**).

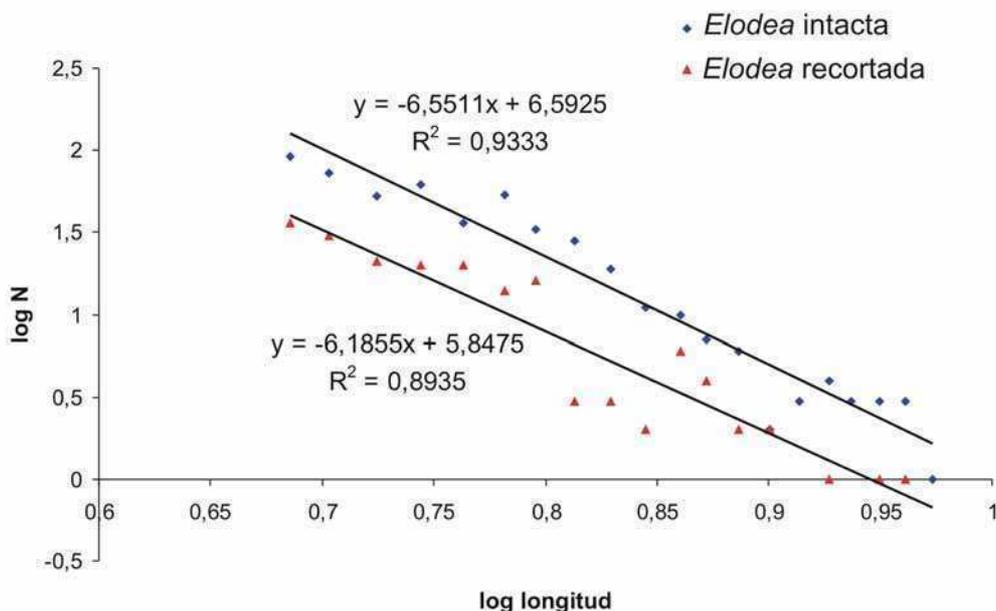


Figura 6.23. Espectro de tamaño de Amphipoda para las longitudes superiores a la moda, por tratamiento. Se indican en el gráfico las ecuaciones de regresión y coeficientes de determinación por tratamiento.

	IC pendiente	IC ordenada al origen
<i>Elodea intacta</i>	- (7,42 – 5,68)	5,85 – 7,32
<i>Elodea recortada</i>	- (7,36 – 5,01)	4,87 – 6,82

Tabla 6.2. Intervalos de confianza al 95 % (IC) para la pendiente y la ordenada al origen de las regresiones lineales de N en función de L, para ambos tratamientos.

No hubo diferencias entre los tratamientos en cuanto a la riqueza (*Elodea recortada* = 12 ± 2 y *Elodea intacta* = 13 ± 1 ; Promedio \pm desvío estándar) o a la diversidad (*Elodea recortada* = $0,6 \pm 0,1$ y *Elodea intacta* = $0,59 \pm 0,07$; Promedio \pm desvío estándar). Tampoco se registró una correlación significativa de la DF 7X con la riqueza ($R = 0,634$ y $p = 0,091$) o la diversidad ($R = 0,326$ y $p = 0,431$).

Discusión

En este experimento, el recorte de *Elodea* permitió establecer una importante diferencia en la DF entre los tratamientos al inicio del experimento.

Sin embargo, luego de los 25 días en el arroyo las diferencias en la complejidad entre las macrófitas se redujeron considerablemente. Esto se debería al natural crecimiento de las plantas, ya que la adición de ramas con una arquitectura intacta provocaría una disminución en la magnitud del efecto del recorte sobre la complejidad de la arquitectura (**Figura 6.24**).



Figura 6.24. Fotografía de una *Elodea* recortada recuperada del arroyo. El óvalo rojo destaca una ramificación intacta, crecida durante los 25 días de colonización.

La fuerte correlación encontrada entre la densidad de invertebrados y la DF al final del experimento, contrasta con la falta de diferencias significativas en la densidad de macroinvertebrados entre tratamientos. Esto se explicaría por los cambios en la arquitectura ocurridos por el crecimiento de los ápices de *Elodea* durante el transcurso del experimento. El análisis de la correlación entre abundancia y DF final permitió descartar el sesgo causado por el crecimiento de las ramificaciones. Es de destacar que pese a que no se mantuvo una diferencia significativa en la DF durante todo el experimento, volvió a aparecer el patrón de incremento de la densidad de los invertebrados con la complejidad de la arquitectura de las plantas. Los otros parámetros estructurales de la comunidad de invertebrados (biomasa, riqueza, diversidad, tamaño) no se vieron afectados por cambios en la DF independientes del área disponible, la disponibilidad de alimento, la rugosidad de la hoja y la liberación de sustancias alelopáticas, factores frecuentemente no considerados que pudieron ser controlados por el diseño experimental utilizado.

El efecto positivo de la DF sobre la abundancia de los invertebrados se encuentra de acuerdo con lo observado en nuestro trabajo de campo y con lo encontrado por otros autores (Jeffries 1993, Taniguchi et al. 2003, Thomaz et al. 2008). Frecuentemente, este efecto de la complejidad sobre la abundancia ha sido atribuido a la existencia de una mayor área disponible, sin embargo, este no sería el caso ya que el área fue controlada al expresar la abundancia como número de individuos por unidad de superficie de macrófita (Taniguchi et al. 2003). La explicación según la cual una mayor complejidad se asocia a una mayor disponibilidad de alimento, tampoco se aplicaría en este caso, porque la biomasa de perifiton fue idéntica en ambos tratamientos. Finalmente, es posible que la *Elodea* intacta ofrezca una mejor protección de la depredación que la *Elodea* recortada. Si bien este podría ser el caso, resulta llamativa la falta de diferencias en el tamaño de los invertebrados entre los tratamientos, ya que se esperaría que los invertebrados que escapan de la depredación al refugiarse en la macrófita más compleja fueran más pequeños. Probablemente, el menor tamaño de los intersticios en la *Elodea* intacta impediría el ingreso de los peces, pero no el de los macroinvertebrados.

La dominancia de Amphipoda y Gastropoda coincide con lo encontrado en los muestreos de campo (**Capítulo 5**), e indica que los invertebrados que colonizaron a *Elodea* durante el experimento dieron lugar a una comunidad de invertebrados representativa de la que se encuentra naturalmente sobre las macrófitas. La distribución de tamaños de los invertebrados no siguió una distribución normal como la usualmente observada en ciertos grupos de artrópodos (Mittelbach 1981, Armstrong & Nudds 1985, Gunnarson 1992), sino multimodal como la reportada por Stead et al. (2005). Esta multimodalidad puede ser explicada parcialmente por la superposición de los espectros de diferentes taxa (**Figura 6.22**). En el caso del espectro de Amphipoda, la bimodalidad podría ser explicada por la coexistencia de dos especies en el arroyo (Casset & Momo 1999, Freitas Dos Santos et al. 2008). En el caso de Ampullariidae, la existencia de una reproducción continua (Estebenet & Martín 2002) permite la coexistencia de dos grupos de tamaño. En cambio, el espectro unimodal y estrecho encontrado en *Heleobia* señala la existencia de escasa variación en el tamaño de este taxón. La declinación en la abundancia

observada para los organismos de mayor tamaño en Amphipoda, es comparable a los espectros de tamaño lineales encontrados por algunos autores (Morse et al. 1985, Gee & Warwick 1994, Zimmer et al. 2001), y podrían ser el resultado de una depredación dependiente del tamaño (Mittelbach 1981). La estimación de la pendiente de la recta ha sido propuesta como un método para analizar el efecto de la complejidad sobre la abundancia en función del tamaño de los invertebrados bajo estudio (Morse et al. 1985). En el caso de los Amphipoda del experimento, dicho análisis no permitió discernir entre ambientes con diferente DF, por lo que ésta no tendría un efecto significativo sobre el tamaño de este grupo de invertebrados. Esto coincide con la falta de relación entre la DF y la longitud máxima promedio de los invertebrados, e indica que bajo estas condiciones experimentales la complejidad no tuvo un efecto sobre el tamaño de los invertebrados.

Si bien los muestreos de campo indicaron que la biomasa de invertebrados no se relacionaría con la DF sino con la biomasa de perifiton, en este experimento no se encontró una correlación significativa de la biomasa de invertebrados con la DF ni tampoco con la $CI-a$ o el POS. Esto podría deberse al bajo número de unidades experimentales del experimento (8) en comparación con el muestreo (66), lo cual daría lugar a importantes diferencias en la potencia del análisis de correlación. La falta de efecto de la complejidad de la macrófita sobre la riqueza y diversidad se opone a los resultados de ciertos autores (Krecker 1939, Taniguchi et al. 2003, Thomaz et al. 2008), pero se encuentra de acuerdo con lo encontrado en los muestreos y puede atribuirse a la capacidad del diseño para controlar el efecto área-especie y/o a la baja resolución taxonómica empleada (generalmente familia).

Al trabajar con una sola especie de macrófita con su arquitectura modificada, este experimento permitió analizar el efecto de la complejidad sobre la abundancia de invertebrados de manera independiente a factores tales como la disponibilidad de alimento, la rugosidad y las sustancias alelopáticas, que fueron idénticas en ambos tratamientos, o el área superficial, que fue controlada al expresar la abundancia por unidad de superficie. La complejidad de la arquitectura afectó positivamente a la abundancia de invertebrados, pero

no tuvo ningún efecto sobre la riqueza y diversidad de la comunidad. Por lo tanto, los resultados de este experimento sugieren que las diferencias en abundancia pueden atribuirse a depredaciones diferenciales, independientes del tamaño de los invertebrados. Este aspecto se analizará en el siguiente experimento.

Experimento 3: La densidad de invertebrados de *Egeria* y *Elodea* es afectada positivamente por la complejidad de la arquitectura pero no por el riesgo de depredación

Los efectos positivos de la complejidad de las macrófitas sobre la abundancia de los invertebrados han sido frecuentemente atribuidos a la existencia de impedimentos físicos para el ingreso de los peces a las arquitecturas más complejas, que disminuyen el riesgo de depredación. Esta hipótesis en particular, ha sido bastante testeada por experimentos de laboratorio con sustratos artificiales (Russo 1987) y naturales (Coull & Wells 1983, Beukers & Jones 1998, Finke & Denno 2002, Warfe & Barmuta 2004); sin embargo, sólo ocasionalmente se la ha puesto a prueba con experimentos de campo (Crowder & Cooper 1982, Coull & Wells 1983). Por otro lado, los diseños de tales experimentos aislaron a las macrófitas e invertebrados del resto del ecosistema, y sólo analizaron el efecto de la depredación por parte de una especie de pez. No existirían hasta la fecha, estudios experimentales de campo que hayan estudiado el efecto de la complejidad de las macrófitas sobre los invertebrados, en función de la depredación por parte de toda la comunidad de peces.

La utilización de canastas plásticas con diferentes tamaños de malla permitiría aprovechar las grandes diferencias existentes en las tallas de invertebrados y peces, para llevar a cabo clausuras de campo (impidiendo el ingreso de peces). De esta manera, es posible analizar si la supresión de la depredación por peces ejerce un efecto positivo sobre la abundancia de invertebrados de las macrófitas. Además, si la complejidad es capaz de disminuir el riesgo de depredación, se esperaría que el efecto positivo de la clausura sobre los invertebrados fuera mayor en las plantas de menor

complejidad. Finalmente, el efecto negativo de la complejidad sobre la depredación suele atribuirse a la existencia de un mayor número de refugios en las plantas más complejas. Si dichos refugios adicionales fueran espacios intersticiales más pequeños, se esperaría encontrar en las plantas más complejas organismos más pequeños, especialmente en presencia de depredación. Estos aspectos (presencia/ausencia de depredación, efecto de refugio de las plantas) han sido analizados en el presente experimento.

El 4 de marzo de 2011, se recolectaron del arroyo Las Flores unos 100 fragmentos de *Elodea* y unos 50 fragmentos de *Egeria* de unos 25 cm de longitud medidos desde el ápice. Los mismos se llevaron al laboratorio donde fueron separados de sus invertebrados, y limpiados de sus algas con ultrasonido (**Capítulo 4**) y mecánicamente (con una piseta con agua de canilla y pincel). Luego, los fragmentos se asignaron al azar a 8 grupos de *Egeria* (5 fragmentos cada uno), y 8 grupos de *Elodea* (9 fragmentos cada uno). Un fragmento al azar de cada grupo se utilizó para la estimación de la biomasa inicial de algas como peso orgánico seco (POS) y masa de clorofila *a* (Cl-*a*), de acuerdo con lo señalado en el **Capítulo 4**. Los fragmentos restantes de *Egeria* y *Elodea* en cada grupo fueron atados entre sí en su base con hilo de coser poliamídico y conservados en heladera hasta el 8 de marzo de 2011, cuando se devolvieron al arroyo para iniciar la colonización por parte de los invertebrados. En el campo, la base de cada paquete fue sujeta con una tanza a una canasta plástica verde rotulada.

Los paquetes de *Egeria* y *Elodea* se asignaron al azar a dos tratamientos, según la canasta a la cual fueron atados. Las canastas utilizadas en este experimento presentaron dos tipos de malla (pequeña: rectangular = 1,2x1 cm² y grande: romboidal = 2,5x2,5 cm²), que determinaron dos tratamientos y niveles de depredación: depredación baja vs. depredación alta. Las canastas para depredación baja se armaron con una malla externa grande y una malla interna pequeña, mientras que las canastas para depredación alta presentaron la malla externa pequeña y la malla interna grande. Por lo tanto, al inicio de la colonización ambos tipos de canastas tuvieron el mismo tamaño de malla efectivo (superposición de malla chica y grande) y nivel de depredación. Sin embargo, el 31 de marzo de 2011, a los 24 días del inicio de la

colonización, la malla externa de todas las canastas se recortó, determinando que la mitad de las *Egeria* y *Elodea* conservaran una malla chica (depredación baja) y la otra mitad conservara una malla grande (depredación alta). Todas las canastas se ataron con hilo de embalar a estacas clavadas en el fondo de un tramo de 20 m del arroyo Las Flores, siguiendo un diseño en bloques (*Egeria* depredación alta, *Elodea* depredación alta, *Egeria* depredación baja, *Elodea* depredación baja) (**Figura 6.25**).



Figura 6.25. Fotografías de a) cuatro canastas dobles (EGE1 y ELO1 = alta depredación, EGE2 y ELO2 = baja depredación), b) canasta con su tapa y c) disposición de dos bloques de cuatro canastas puestos a colonizar en el arroyo.

Luego de una semana, el 7 de abril de 2011, las canastas fueron retiradas del arroyo procediendo de manera análoga al experimento realizado con *Elodea* recortada en la sección anterior. Macrófitas e invertebrados fueron recolectados con una red cilíndrica (460 μm de tamaño de malla) y llevados al laboratorio en envases plásticos con agua filtrada del arroyo.

En el laboratorio, las plantas fueron separadas de sus invertebrados y los mismos fueron conservados en alcohol 70 % para su posterior recuento, identificación, medición y estimación de biomasa. Tres fragmentos provenientes de cada canasta fueron fotografiados para la estimación de la DF 7X, y un fragmento al azar de cada grupo fue utilizado para la estimación de la biomasa final de algas (POS y Cl-a). Luego, las macrófitas fueron desarmadas y secadas en estufa para relativizar los parámetros poblacionales de invertebrados y algas a la biomasa y área de macrófitas (**Capítulo 4**). La medición de la longitud máxima de los invertebrados se realizó bajo lupa binocular a 100 aumentos al 0,05 mm, de manera análoga al experimento de la sección anterior. La biomasa de los invertebrados fue estimada a partir del secado en estufa a 60° C hasta peso constante.

Adicionalmente, el 5 y 6 de abril de 2011 se llevaron a cabo en el arroyo muestreos de la comunidad de peces en parches de macrófitas ubicados unos 20 m aguas abajo del tramo de las canastas. Este muestreo tuvo como objetivo registrar la presencia de especies depredadoras y sus tamaños corporales, a fin de determinar la capacidad de los peces para ingresar en las canastas del tratamiento de baja depredación. El 5 de abril se muestreó mediante un arte de pesca diurno, utilizando una red de arrastre de baja selectividad (5mm red, 15mm alas) para peinar dos parches de macrófitas (*Egeria*, *Lemna*) ubicados a lo largo de ambas márgenes en un tramo de unos 5 m. Además, un trasmallo de baja selectividad (15 cm malla gruesa, 15 mm malla fina) fue utilizado para encerrar el parche más grande durante la noche del 5 al 6 para capturar peces de hábito nocturno. La totalidad de los peces muestreados fue contada e identificada a nivel de género. Además, se llevaron a cabo mediciones del largo total y del “*body depth*” (distancia máxima medida perpendicular al eje cabeza-cola) de los individuos de cada taxa, y se determinaron los grupos funcionales alimenticios consultando bibliografía de la región (Rosso 2007). El muestreo,

medición e identificación de los peces fueron realizados con la asistencia del especialista Dr. Juan José Rosso.

Los datos fueron analizados estadísticamente con una ANOVA de dos factores en bloques (factor 1 = especie, factor 2 = nivel de depredación, 4 réplicas) para las variables abundancia, biomasa, riqueza, diversidad y longitud promedio de invertebrados, biomasa inicial y final de algas. Además, estas variables se correlacionaron con la variable DF 7X. La parte lineal de los espectros de tamaño de Amphipoda fue comparada entre tratamientos construyendo los intervalos de confianza de las pendientes. La variable densidad de invertebrados no cumplió con el supuesto de normalidad, por lo que fue transformada con el logaritmo decimal. Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa SPSS 11.5.1.

Resultados

Macrófitas y algas

Tal como se había observado en el estudio de campo, la DF 7X de *Elodea* fue significativamente mayor que la de *Egeria* ($F_{1,3} = 30,500$ y $p = 0,008$) (Figura 6.26).

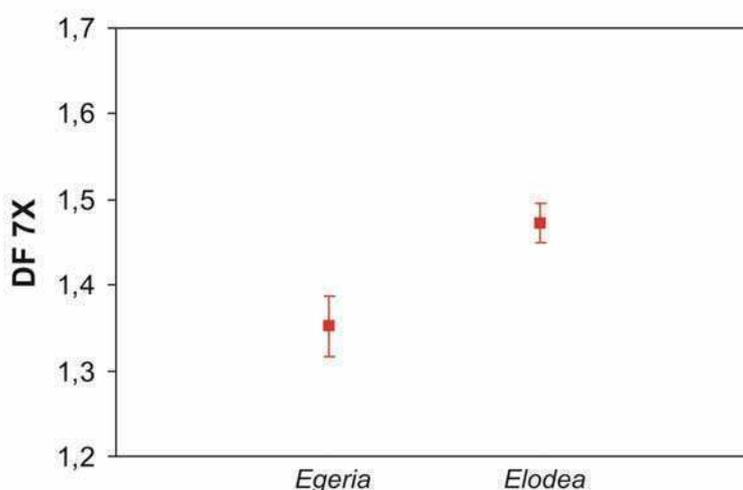


Figura 6.26. DF 7X promedio por especie, al final del experimento. Las barras indican el desvío estándar.

No hubo diferencias significativas entre macrófitas en cuanto a la Cl-*a* ($F_{1,6} = 0,007$ y $p = 0,938$) y el POS ($F_{1,6} = 3,073$ y $p = 0,130$) al inicio del experimento debido a que las plantas habían sido lavadas. Pero al finalizar el experimento, la Cl-*a* y el POS fueron significativamente mayor en *Elodea* que en *Egeria* (Cl-*a*: $F_{1,3} = 17,242$ y $p = 0,025$ y POS: $F_{1,3} = 22,758$ y $p = 0,017$) (**Figura 6.27**).

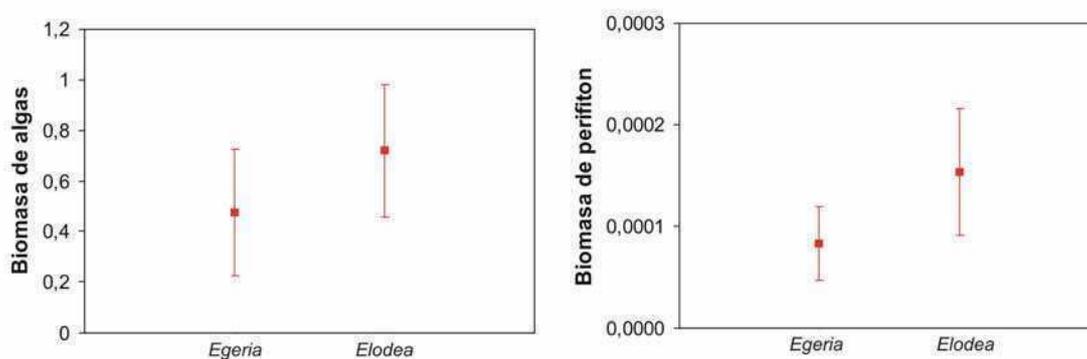


Figura 6.27. Promedio de la biomasa de algas ($\mu\text{g Cl-}a/\text{cm}^2$) y de perifiton ($\text{g POS}/\text{cm}^2$) por especie, al finalizar el experimento. Las barras indican el desvío estándar.

Peces

Se encontraron 10 taxa de peces en los parches de macrófitas, de los cuales *Astyanax eigenmanniorum*, *Pseudocorynopoma doriae*, *Australoheros facetus*, *Gymnogeophagus meridionalis*, *Oligosarcus* sp. y *Cheirodon interruptus* se alimentarían frecuentemente de macroinvertebrados (**Tabla 6.3**).

	N	largo total (cm)	body depth (cm)
MACROANIMALÍVOROS			
<u>Mojarritas</u>			
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	13	6,2 (±0,5)	1,9 (±0,2)
<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	2	6,5 (±4,2)	1,8 (±0,1)
<u>Chanchitas</u>			
<i>Australoheros facetus</i>	1	12,2	6,1
<i>Gymnogeophagus meridionalis</i>	1	7,4	2,5
<u>Dientudos</u>			
<i>Oligosarcus</i> sp. (juvenil)	1	6,5	1,4
MICROANIMALÍVOROS – ALGUIVOROS			
<i>Cheirodon interruptus</i>	34	4,6 (±0,6)	1,3 (±0,2)
<i>Bryconamericus iheringii</i>	87	5,4 (±1,3)	1,5 (±0,4)
<i>Hyphessobrycon meridionalis</i>	4	4,2 (±2,8)	1,3 (±0,1)
NO ANIMALÍVOROS			
<u>Viejas</u> (detritívoro)			
<i>Hypostomus commersoni</i>	1	11,5	2,5
<i>Rineloricaria</i> sp.	2	13,2 (±4,2)	1,1 (±1,6)

Tabla 6.3. Promedio de la abundancia (N) y las dimensiones (cm) de los peces encontrados en el arroyo Las Flores. ± desvío estándar.

Macroinvertebrados

Se recolectaron 10595 macroinvertebrados pertenecientes a 26 taxa diferentes, principalmente Gastropoda (43 % del total de individuos muestreados), Amphipoda (30 %) y Oligochaeta (11 %) (**Figura 6.28**).

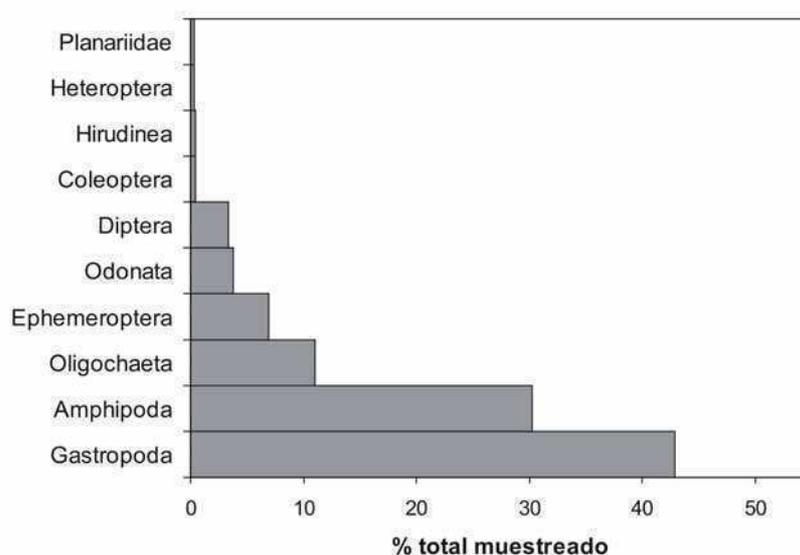


Figura 6.28. Porcentaje del total de individuos muestreados para los principales grupos de macroinvertebrados.

Un ANOVA de los factores especie y nivel de depredación para la variable densidad de macroinvertebrados encontró diferencias significativas sólo para el factor nivel de depredación (ESPECIE: $F_{1,3} = 8,249$ y $p = 0,064$ y DEPREDACIÓN: $F_{1,3} = 39,342$ y $p = 0,008$; interacción no significativa). En las canastas con *Egeria*, el tratamiento de alta depredación presentó una mayor densidad de invertebrados que el tratamiento de baja depredación ($F_{1,3} = 44,519$ y $p = 0,007$) (**Figura 6.29**).

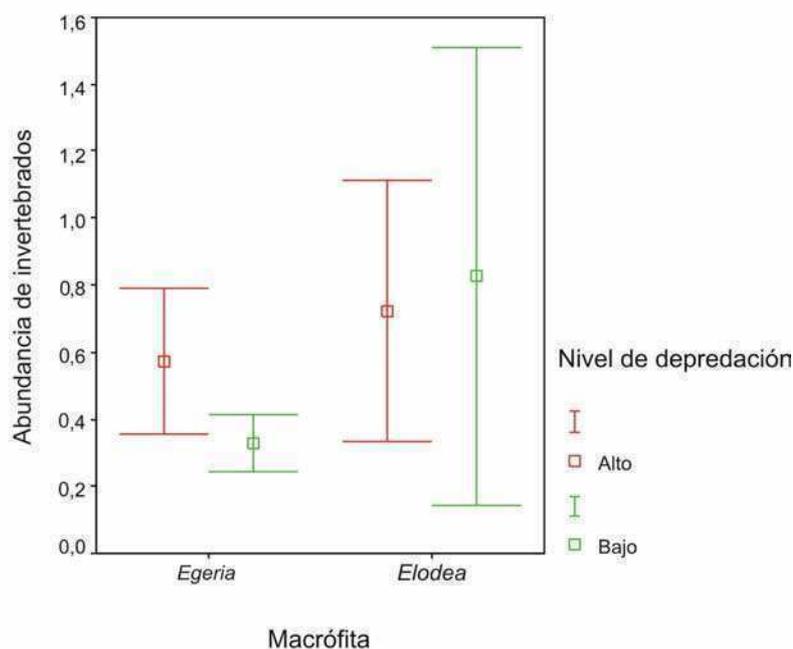


Figura 6.29. Densidad promedio de macroinvertebrados (N/cm^2) por especie de macrófitas y por nivel de depredación. Las barras indican el desvío estándar.

Los ANOVAs de los factores especie y nivel de depredación para las densidades de los principales taxa, sólo encontraron diferencias para ambos factores en Odonata (ESPECIE: $F_{1,12} = 12,036$ y $p = 0,005$ y DEPREDACIÓN: $F_{1,12} = 6,415$ y $p = 0,026$; interacción no significativa), y para el factor especie en Ephemeroptera ($F_{1,12} = 7,551$ y $p = 0,018$) y Diptera ($F_{1,12} = 7,824$ y $p = 0,016$). La densidad de Odonata, Ephemeroptera y Diptera fue mayor en *Elodea* que en *Egeria*, independientemente del tipo de canasta. Por otro lado, la densidad de Odonata fue mayor en las canastas con alta depredación que en las canastas clausuradas (**Figura 6.30**).

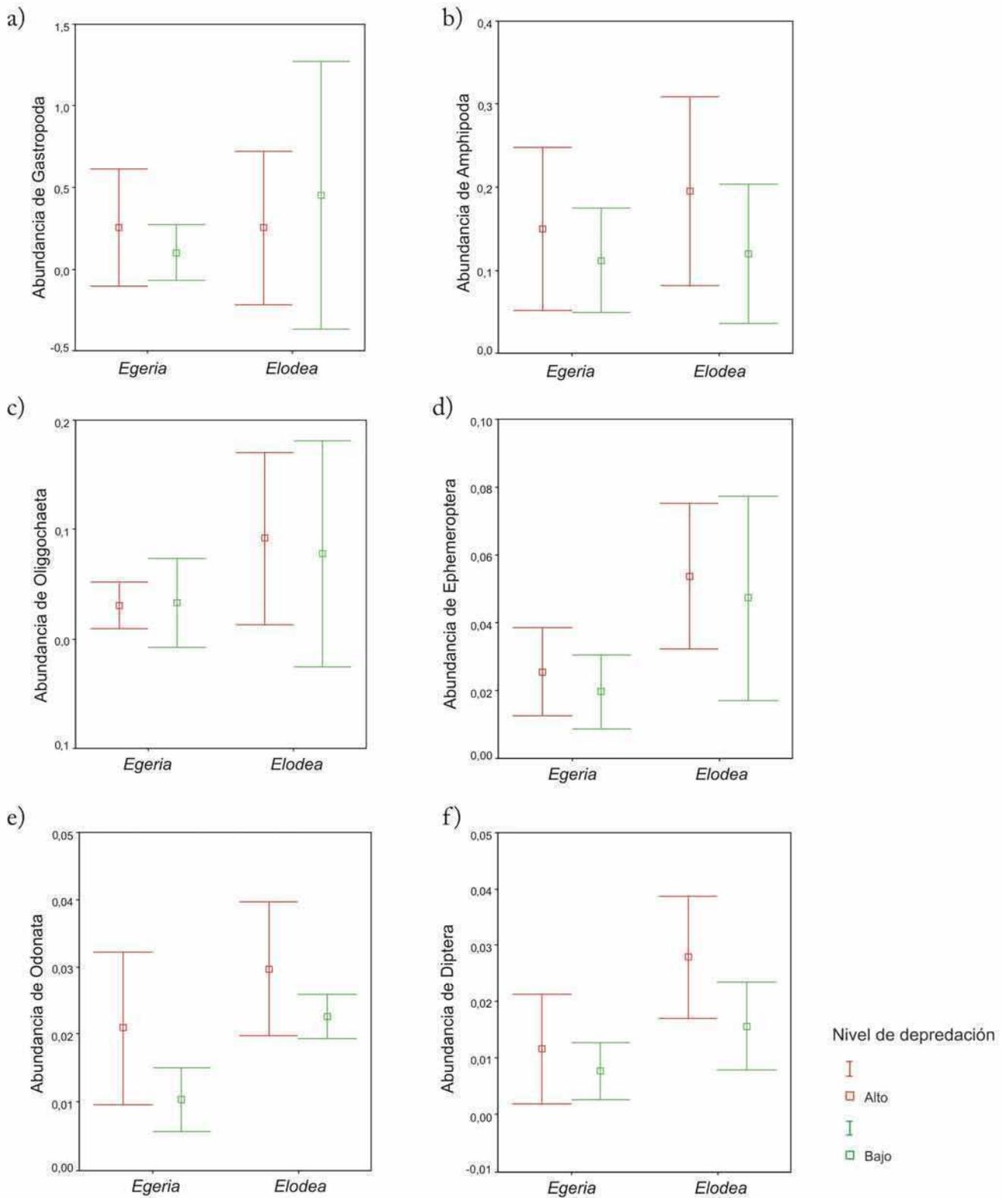


Figura 6.30. Densidad promedio (N/cm²) por especie de macrófita y por nivel de depredación, para los principales taxa de invertebrados: a) Gastropoda, b) Amphipoda, c) Oligochaeta, d) Ephemeroptera, e) Odonata y f) Diptera. Las barras indican el desvío estándar.

La densidad de macroinvertebrados correlacionó positiva y significativamente con la DF ($R = 0,546$ y $p = 0,029$) (**Figura 6.31**).

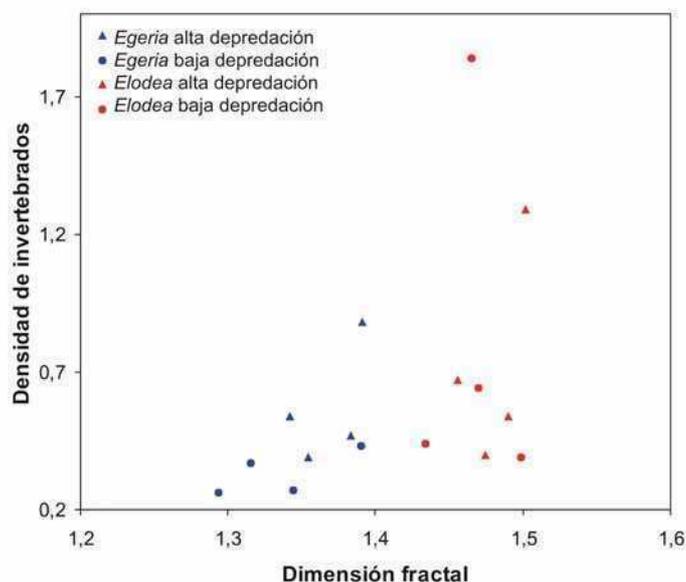


Figura 6.31. Densidad de macroinvertebrados (N/cm^2) en función de la DF.

Sin embargo, la longitud promedio de los macroinvertebrados no difirió de manera significativa entre tratamientos (ESPECIE: $F_{1,12} = 3,669$ y $p = 0,080$ y DEPREDACIÓN: $F_{1,12} = 0,431$ y $p = 0,524$; interacción no significativa), ni correlacionó con la DF ($R = 0,163$ y $p = 0,546$). Los espectros de tamaño de los invertebrados fueron multimodales y similares en los cuatro tratamientos (**Figura 6.32**). Asimismo, no se encontraron diferencias entre tratamientos para las pendientes de la porción lineal del espectro de Amphipoda (**Tabla 6.4**).

	ecuación de la recta	R^2	IC pendiente	IC ordenada al origen
<i>Egeria</i> alta depredación	$y = -1,254x + 1,618$	0,50	- (1,692 – 0,817)	1,304 – 1,931
<i>Egeria</i> baja depredación	$y = -1,418x + 1,717$	0,58	- (1,801 – 1,035)	1,439 – 1,995
<i>Elodea</i> alta depredación	$y = -1,455x + 1,670$	0,61	- (1,838 – 1,073)	1,401 – 1,939
<i>Elodea</i> baja depredación	$y = -1,423x + 1,572$	0,60	- (1,807 – 1,039)	1,298 – 1,845

Tabla 6.4. Ecuación de la recta, coeficiente de determinación (R^2) e intervalo de confianza al 95 % (IC) para la pendiente y la ordenada al origen de las regresiones lineales de N en función de L, por tratamiento.

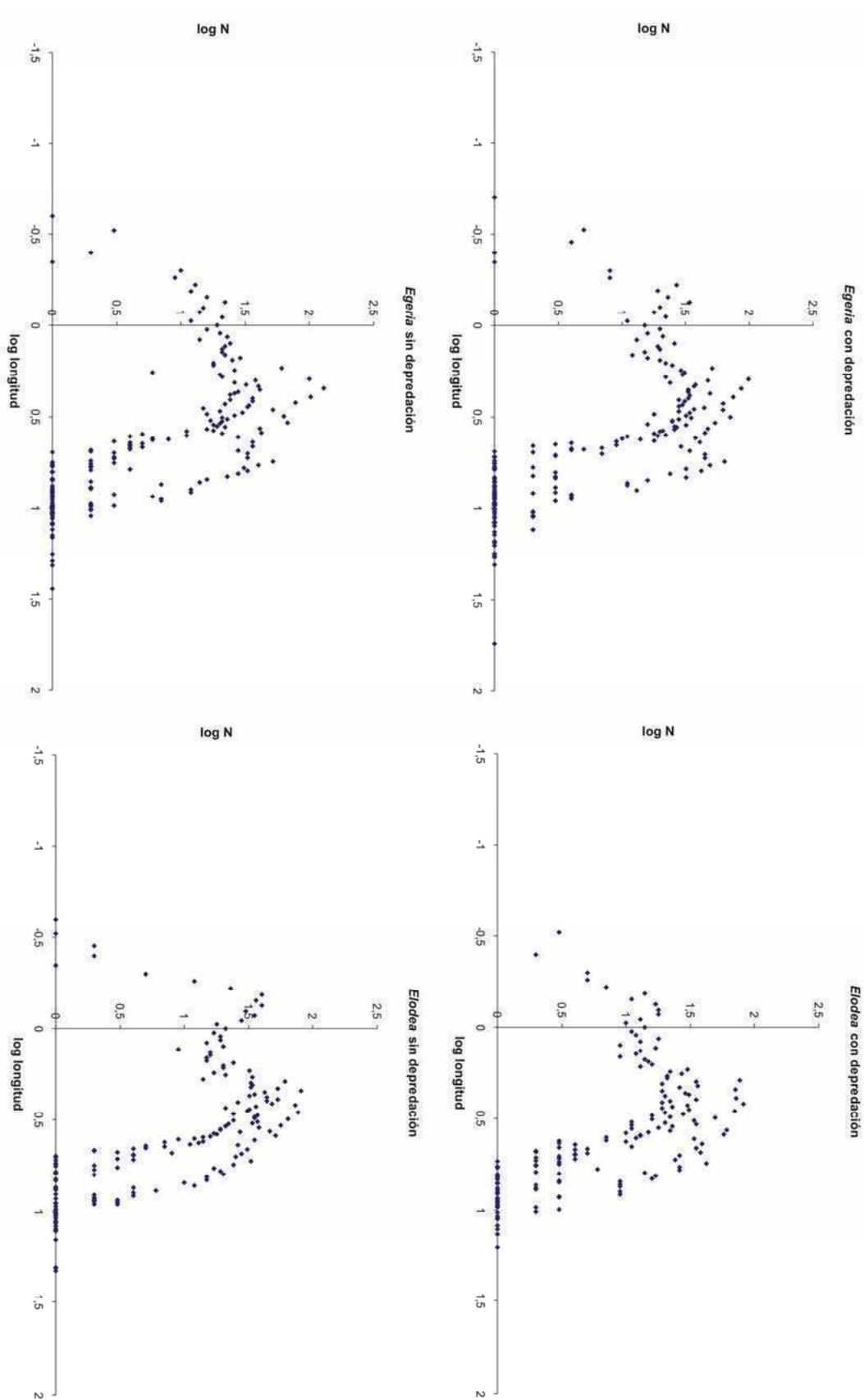


Figura 6.32. Espectros de tamaño de los macroinvertebrados (log N vs. log longitud) por tratamiento.

El ANOVA en bloques no mostró la existencia de un efecto de la especie de macrófita o del nivel de depredación sobre la biomasa de invertebrados (*Egeria* depredación baja = $0,4 \pm 0,4$ mg/cm², *Egeria* depredación alta = 1 ± 1 mg/cm², *Elodea* depredación baja = 2 ± 3 mg/cm², *Elodea* depredación alta = 1 ± 2 mg/cm²; Promedio \pm desvío estándar). La biomasa de invertebrados no se asoció significativamente a la DF ($R = -0,102$ y $p = 0,706$) pero mostró una relación negativa con la Cl-a ($R = -0,596$ y $p = 0,015$) y el POS ($R = -0,505$ y $p = 0,046$).

No hubo diferencias significativas entre los tratamientos en cuanto a lo riqueza y diversidad de invertebrados (**Tabla 6.5**).

	<i>Egeria</i>	<i>Elodea</i>
Depredación Baja	S = 14 ± 3 $I_{Sh-W} = 0,7 \pm 0,1$	S = 13 ± 2 $I_{Sh-W} = 0,7 \pm 0,2$
Depredación Alta	S = 13 ± 2 $I_{Sh-W} = 0,7 \pm 0,2$	S = 13 ± 2 $I_{Sh-W} = 0,7 \pm 0,1$

Tabla 6.5. Promedio de la riqueza (S) e índice de diversidad de Shannon-Wiener (I_{Sh-w}) por especie de macrófita y nivel de depredación. \pm desvío estándar.

Discusión

La diferencia en la DF entre *Egeria* y *Elodea* fue importante, y similar a la encontrada en los muestreos, por lo que ambas especies representarían hábitats de diferente complejidad capaces de influir en diferente grado sobre la depredación por parte de peces y el asentamiento de los invertebrados. Entre los peces muestreados, los pertenecientes a los géneros *Astyanax* y *Cheirodon* (cuya dieta incluye una proporción importante de macroinvertebrados) presentaron alturas de entre 1 y 2 cm, lo que les permitiría el ingreso a las canastas de malla grande pero no a las de malla pequeña. De acuerdo con esto, las clausuras realizadas generaron distintos riesgos de depredación sobre los macroinvertebrados.

La correlación entre la DF y la densidad de invertebrados, sugiere que plantas más complejas son capaces de sostener comunidades de

invertebrados más densas. Sin embargo, los resultados no permiten explicar tal fenómeno en función de un efecto negativo de la complejidad sobre la depredación y/o de un efecto positivo de la complejidad sobre el número de invertebrados pequeños. Las diferencias en la biomasa de perifiton entre las especies de macrófitas, registradas al final del experimento, constituirían una explicación alternativa a las diferencias encontradas en la abundancia de la comunidad de invertebrados.

Si bien no hubo diferencias significativas entre especies de macrófitas para la densidad de invertebrados, el análisis de los taxa mayoritarios de invertebrados reveló la existencia de una mayor densidad de Odonata, Ephemeroptera y Diptera sobre *Elodea*, que es la especie de arquitectura más compleja. Esto, sumado a la correlación significativa y positiva encontrada entre la densidad de invertebrados y la DF brinda sustento a la hipótesis de incremento de la abundancia en función de la complejidad, sugerida por la bibliografía (Jeffries 1993, Taniguchi et al. 2003, Thomaz et al. 2008) y por los resultados de los muestreos de esta tesis.

El efecto negativo de la clausura de los peces sobre la densidad de invertebrados de *Egeria* y la falta de efecto sobre la comunidad de invertebrados de *Elodea*, son explicables por diferentes cuestiones. Por un lado, un análisis detallado de las densidades por taxón reveló que también en *Egeria* la mayoría de los grupos de invertebrados no se vieron afectados por la clausura de los peces, siendo las diferencias significativas atribuibles a la menor abundancia de Odonata en las canastas de malla pequeña (**Figura 6.30**). Este efecto negativo de la clausura sobre Odonata se debería al gran tamaño de este taxón ($4,0 \pm 0,8$ cm; promedio \pm desvío estándar), que le habría dificultado el ingreso a las canastas de malla pequeña. En *Elodea* no hubo diferencias significativas para el tratamiento depredación, sin embargo, también se observó una tendencia hacia una menor abundancia de Odonata en las canastas clausuradas. La falta de efecto de la clausura sobre el resto de los taxa de invertebrados puede deberse a que no se haya conseguido evitar que los peces depredadores ingresen a las canastas de tamaño de malla pequeño, aunque esto es poco probable considerando que Odonata presentó dificultades para entrar. Una explicación alternativa es que los peces hayan evitado ambos

tipos de canastas y preferido depredar en parches cercanos. Finalmente, aún si los peces depredadores ingresaron en las canastas de tamaño de malla grande, no se esperaría encontrar diferencias entre los tratamientos si el efecto protector de la depredación producido por las macrófitas fuera muy grande. Por lo tanto, las diferencias en densidad entre especies de macrófitas no pudieron ser atribuidas a un efecto negativo de la complejidad sobre la depredación.

La comunidad de invertebrados en las canastas con *Elodea* y *Egeria* fue similar a la encontrada en los muestreos en cuanto a los taxa presentes y los grupos dominantes (Amphipoda y Gastropoda), lo cual indicaría que el diseño permitió el desarrollo de una comunidad comparable a la existente en condiciones naturales. Los espectros de tamaño hallados para todos los invertebrados y para cada taxón fueron similares a los del experimento con *Elodea* recortada de la sección anterior. Los espectros bimodales de Amphipoda y Ampullaridae (Gastropoda) se superpusieron al espectro unimodal de *Heleobia* (Gastropoda), y a los de los restantes taxa (menos claros debido a su menor abundancia) para dar por resultado un espectro multimodal. Además, tales espectros no mostraron un desplazamiento claro hacia tamaños más chicos en ninguno de los tratamientos (**Figura 6.32**). Esto coincide con los resultados del ANOVA para la longitud promedio, e indica que en presencia o en ausencia de depredación no existen diferencias en el tamaño de los invertebrados entre *Egeria* y *Elodea*. Considerando las importantes diferencias en la DF entre *Egeria* y *Elodea*, la falta de diferencia en los espectros de tamaño opone a la hipótesis de los microhábitats (Morse et al. 1985), según la cual ambientes más complejos ofrecerían mayor espacio habitable por organismos pequeños.

La limpieza de las macrófitas consiguió uniformar la disponibilidad de alimento en *Egeria* y *Elodea*, al inicio del experimento. Sin embargo, luego de 30 días en el arroyo las *Elodea* presentaron una mayor biomasa de perifiton que las *Egeria*. Esto coincide con las diferencias observadas en la biomasa de perifiton entre especies durante los muestreos y ofrece una explicación alternativa a la distinta abundancia de invertebrados entre *Egeria* y *Elodea*. El desarrollo de un perifiton más denso sobre *Elodea*, la especie de mayor DF,

permitiría explicar las diferencias en la abundancia de Ephemeroptera y Diptera (herbívoros), y Odonata (depredador de Ephemeroptera y Diptera) entre especies de macrófitas. Las diferencias en la disponibilidad de alimento generadas entre *Egeria* y *Elodea* hacia el final del experimento, podrían ser explicadas por cuestiones de la arquitectura vinculadas a una mejor penetración de la luz en los parches *Elodea* (Dibble et al. 1996) y/o por cuestiones químicas como la liberación de sustancias alelopáticas por parte de *Egeria*. Esta última hipótesis no es sustentada por la bibliografía, ya que se han reportado efectos alelopáticos negativos sobre el crecimiento de distintas especies de algas epífitas tanto en *Egeria* como en *Elodea* (Hilt 2006).

En este experimento la biomasa de invertebrados no correlacionó con la DF pero sí con la CI-*a* y el POS. Sin embargo, el signo de la correlación fue opuesto al encontrado en los muestreos, lo que indica que en el experimento hubo una mayor biomasa de invertebrados sobre las macrófitas con poco perifiton. Considerando que las macrófitas de las canastas se encontraban en el centro del cauce del arroyo, aisladas de los manchones naturales, es posible que los invertebrados presentaran cierta dificultad para abandonar las canastas, debido a un alto riesgo de depredación en las aguas abiertas. Si este fuera el caso, elevadas densidades de invertebrados habrían agotado el recurso alimenticio (perifiton) debido a la incapacidad de los organismos de emigrar en busca de una fuente de alimento más densa. La falta de efecto del factor especie y de la DF sobre la riqueza y diversidad no concuerda con los resultados de ciertos autores (Taniguchi et al. 2003, Thomaz et al. 2008), pero sí con lo encontrado en nuestros muestreos y en el experimento de la sección anterior.

Este experimento permitió analizar el efecto de la complejidad sobre la abundancia de invertebrados de manera independiente al área superficial (controlada al expresar la abundancia por unidad de superficie) y, hasta cierto punto, a la disponibilidad de alimento (idéntica entre tratamientos al inicio del experimento). El efecto de potenciales diferencias entre *Egeria* y *Elodea* en cuanto a la rugosidad de las hojas y la liberación de sustancias alelopáticas, no pudo ser separado del generado por las diferencias en la forma de la planta. De

acuerdo con los análisis de la complejidad cuantificada por la DF, nuevamente la complejidad de la arquitectura tendría un efecto positivo sobre la abundancia de invertebrados. Además, tal efecto sólo sería explicable por una influencia positiva de la complejidad sobre la disponibilidad de alimento. La forma de la planta no tendría ningún efecto sobre la riqueza y diversidad de la comunidad de macroinvertebrados.

Influencia de la complejidad de análogos plásticos sobre la abundancia de perifiton (experimento en mesocosmos)

Dadas las diferencias encontradas en la biomasa de perifiton entre *Egeria* y *Elodea* en el experimento de las canastas y en los muestreos de campo, y las evidencias a favor de un efecto positivo de la complejidad sobre la biomasa de algas epífitas (Cattaneo & Kalff 1980, Gregg & Rose 1982, Tessier et al. 2008), se decidió poner a prueba experimentalmente la hipótesis de incremento de la disponibilidad de alimento junto con la DF. Si bien los experimentos de campo con macrófitas reales ofrecen el reflejo más fiel de las condiciones naturales, como se vio en el experimento realizado con *Egeria* y *Elodea* para estudiar el efecto de la depredación, separar los factores para poner a prueba una hipótesis de interés puede ser muy difícil. Por esto, se decidió realizar un experimento en mesocosmos (bandejas de 50 l con agua de arroyo en un campo experimental), que permitiera el desarrollo del perifiton en ausencia de invertebrados y peces. Para poder estudiar el efecto de la complejidad del sustrato de manera independiente al área, rugosidad y liberación de sustancias se trabajó con los mismos análogos plásticos utilizados en experimentos anteriores (**Figura 6.1**).

La hipótesis a poner a prueba fue que la complejidad de la arquitectura (cuantificada por la DF) afecta positivamente a la biomasa de perifiton, en ausencia de invertebrados y peces. Se separaron al azar 18 fragmentos de cada tipo (simple y complejo) en 6 grupos que se sujetaron a canastas plásticas negras de 1 pulgada de tamaño de malla de manera de quedar paralelas a la superficie del agua (3 fragmentos por canasta). El 6 de

noviembre de 2010, seis mesocosmos de 50 l se llenaron con 20 l de agua del arroyo las Flores y 10 l de agua de canilla. El 13 de noviembre de 2010, dos canastas de cada tipo fueron introducidas en cada bandeja para dar inicio a la colonización (**Figura 6.33**). Los niveles de las bandejas se revisaron periódicamente para mantener a los análogos cubiertos de agua, hasta que se dio por finalizada la experiencia, 41 días después, el 22 de noviembre de 2010.



Figura 6.33. Fotografías de a) canastas en el laboratorio, b) canastas en bandeja con agua de arroyo y c) los seis bloques de canastas con análogos simples y complejos.

Una vez finalizada la colonización del perifiton, los paquetes se removieron de sus canastas y extrajeron del agua con potes plásticos de 500ml. Una vez en el laboratorio, los análogos se sonicaron y el agua con las algas en suspensión se filtró para llevar a cabo las estimaciones de biomasa como peso orgánico seco (POS) y masa de clorofila *a* (Cl-*a*), de acuerdo a lo indicado en el **Capítulo 4**. Las DF 7X promedio de los paquetes volvieron a

calcularse, ya que los análogos asignados a cada paquete variaron respecto a los utilizados en los anteriores experimentos.

Los datos fueron analizados estadísticamente con ANOVAs (factor = nivel de complejidad, 6 réplicas) para las variables DF promedio del paquete, POS y CI-*a*. Cuando el factor aleatorio bloque resultó significativo, se llevaron a cabo ANOVAs en bloques (CI-*a* y POS). El POS no cumplió con los supuestos de normalidad y homocedacea, por lo que se transformó aplicando el logaritmo decimal. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS 11.5.1.

Resultados

Hubo diferencias significativas en la DF 7X de los análogos ($F_{1,10} = 363,951$ y $p < 0,001$) (**Figura 6.34**).

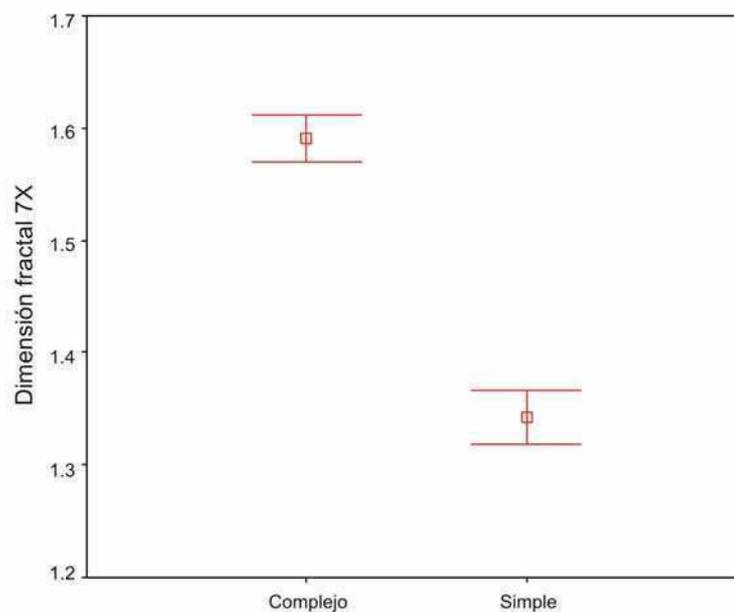


Figura 6.34. DF 7X promedio por tipo de análogo, al final del experimento. Las barras indican el desvío estándar.

La CI-*a* fue significativamente mayor en los análogos complejos que en los simples ($F_{1,5} = 24,915$ y $p = 0,004$). Por otro lado, el POS fue significativamente mayor en los análogos simples que en los complejos ($F_{1,5} = 18,417$ y $p = 0,008$) (**Figura 6.35**). De acuerdo con esto, el IA fue mayor sobre

los análogos complejos (simple: 1644 ± 744 y complejo: 737 ± 267 ; promedio \pm desvío estándar) ($F_{1,10} = 7,894$ y $p = 0,018$).

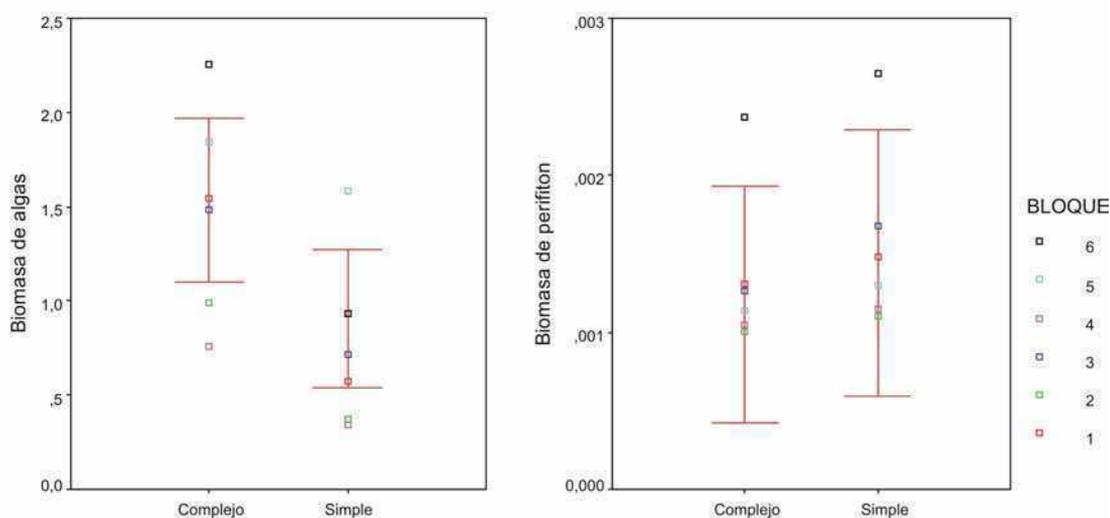


Figura 6.35. Promedio de la biomasa de algas ($\mu\text{g Cl-}a/\text{cm}^2$) y de perifiton ($\text{g POS}/\text{cm}^2$) por tipo de análogo, al finalizar el experimento. Las barras indican el desvío estándar.

Discusión

Los resultados indican la existencia de un efecto positivo de la complejidad sobre la biomasa de perifiton autotrófico (Cl-*a*) y negativo sobre la biomasa de perifiton total. Este efecto positivo sobre la biomasa de las algas se encuentra de acuerdo con los resultados de los muestreos de campo y puede explicarse en función de las diferencias en la arquitectura, ya que una mayor complejidad de la forma (ej.: hojas divididas) permitiría una mejor penetración de la luz (Dibble et al. 1996). Por otro lado, el efecto negativo de la complejidad sobre la biomasa de perifiton total (POS) se opone a los resultados de los muestreos, donde tanto la Cl-*a* como el POS fueron mayores sobre *Elodea*. Este experimento indica la existencia de una diferencia en el índice de autotrofia entre tratamientos, por el cual la complejidad se encontraría favoreciendo el desarrollo de microorganismos productores.

El uso de análogos plásticos en mesocosmos permitió analizar el efecto de la complejidad de la arquitectura sobre la biomasa del perifiton de manera independiente al área superficial y la rugosidad (idénticas en ambos tipos de

análogo), o la abundancia de invertebrados y las sustancias alelopáticas (ausentes). De acuerdo a los resultados de este experimento, la complejidad sería capaz de favorecer la disponibilidad de alimento para los macroinvertebrados herbívoros.

Capítulo 7 – Discusión general

Las diferencias en la abundancia de invertebrados entre especies de macrófitas reportadas por numerosos autores durante los últimos 100 años fueron observadas también en el arroyo Las Flores. Además, la relación entre complejidad de la arquitectura y densidad de invertebrados, sugerida por numerosos estudios, fue corroborada en esta tesis por la relación positiva entre un estimador cuantitativo de la complejidad, la dimensión fractal, y la densidad de macroinvertebrados. Por otro lado, al cuantificar el tamaño de los macroinvertebrados en los muestreos de campo, nuestro estudio arrojó evidencias a favor del efecto negativo de la complejidad sobre el tamaño de los organismos. Finalmente, se exploró la capacidad de la complejidad de la arquitectura de afectar la disponibilidad de alimento y el riesgo de depredación, encontrándose evidencias a favor de la primer hipótesis. En esta tesis no se observó la relación entre complejidad de la planta y riqueza de invertebrados sugerida por ciertos autores, debido al control efectuado sobre el área superficial, que permitió aislar el efecto área-especie, y/o a la baja resolución taxonómica empleada.

La dimensión fractal como una medida de la complejidad de las macrófitas

La dimensión fractal estimada por el método del “*box-counting*” (DF) a partir de fotografías de los bordes resultó un método adecuado para la estimación de la complejidad de la arquitectura de las macrófitas, en coincidencia con lo reportado por otros autores (MacAbendroth et al. 2005, Thomaz et al. 2008). Si bien la DF constituyó un estimador fácil de calcular por métodos computacionales, requirió de una cuidadosa determinación previa de los parámetros del método del “*box-counting*” para obtener estimaciones válidas dentro de la escala de relevancia, lo cual ya había sido señalado por Halley et al. (2004). En esta tesis, los valores de complejidad de la arquitectura (DF 7X) y de las hojas (DF 220X) variaron poco entre individuos de la misma especie y entre estaciones, señalando la capacidad de la DF para cuantificar

una característica intrínseca de la especie de planta, capaz de ejercer una presión selectiva constante sobre sus organismos asociados.

La complejidad de la arquitectura de las macrófitas y su efecto sobre los organismos acompañantes

Numerosos autores han encontrado que la abundancia de invertebrados difiere entre especies de macrófitas (Krecker 1939, Rosine 1955, Tokeshi & Pinder 1985, Cyr & Downing 1988a, Chilton 1990, Cheruvilil et al. 2002), y muchos han sugerido la existencia de una relación positiva entre la abundancia de invertebrados y la complejidad de la arquitectura medida cualitativamente (simple = hojas enteras y compleja = hojas divididas) (Rosine 1955, Taniguchi et al. 2003, Warfe & Barmuta 2006). Estos autores frecuentemente trabajaron con abundancias absolutas o densidades referidas a la biomasa de la macrófita, lo cual permitiría explicar sus resultados en base a la existencia de diferencias en el espacio disponible entre macrófitas. Sin embargo, nuestros resultados que tuvieron en cuenta el área superficial de las macrófitas arrojaron idénticas conclusiones, indicando la existencia de un efecto de la complejidad independiente del área disponible (Taniguchi et al. 2003, Hauser et al. 2006). Tanto los muestreos como los experimentos de campo realizados con *Egeria* y *Elodea*, indican la existencia de un efecto positivo de la complejidad, medida cuantitativamente por la DF, sobre la densidad de macroinvertebrados. Existen al menos tres explicaciones a estas diferencias en abundancia: 1) las macrófitas más complejas presentan más espacio disponible para organismos de tamaño pequeño (**hipótesis de los microhábitats**), 2) las macrófitas más complejas constituyen un mejor refugio de la depredación (**hipótesis del refugio**) y 3) las macrófitas más complejas albergan una mayor disponibilidad de alimento (**hipótesis del alimento**). La cuantificación del tamaño de los invertebrados mediante su separación con diferentes tamices aportó evidencias a favor de la hipótesis de los microhábitats en los muestreos de campo. Sin embargo, la medición detallada de los organismos en los experimentos de campo con *Egeria* y *Elodea* no permitió detectar diferencias en el tamaño de los invertebrados entre especies de plantas con diferente complejidad. La discrepancia entre resultados no se debería a diferencias en la metodología

empleada entre muestreos y experimentos, sino al número de réplicas y los niveles de complejidad considerados, que al ser mucho mayores para los muestreos brindaron mayor potencia a los análisis estadísticos. Resultó llamativo que los espectros de tamaño de los invertebrados no fueran lineales como sugieren Morse et al. (1985), sino uni o bimodales dependiendo del taxón. En sistemas acuáticos, los espectros de tamaño construidos a partir de sets de datos detallados arrojan con frecuencia patrones unimodales (Parry et al. 1999, Solimini et al. 2001), bimodales (Kendall et al. 1997, Saiz-Salinas & Ramos 1999) o multimodales (Raffaelli et al. 2000, Stead et al. 2005). Además, Stead et al. (2005) observaron que estos patrones son altamente variables, ya que dependerían no sólo de la heterogeneidad ambiental sino también de las fluctuaciones temporales en las condiciones ambientales y en las interacciones bióticas. Como resultado, la comparación de espectros entre sustratos con diferente complejidad no sería tan sencilla como propone Morse et al. (1985), ya que en general los patrones no serían lineales ni presentarían una forma independiente de las interacciones de los taxa con el ambiente y el resto de la comunidad.

El experimento de campo con *Egeria* y *Elodea* realizado en canastas clausuradas a la depredación permitió poner a prueba, además de la hipótesis de los microhábitats, la hipótesis del refugio. Dejando de lado los efectos que las clausuras tuvieron sobre la densidad de un grupo de macroinvertebrados de gran tamaño (Odonata), no se detectó un efecto de la ausencia de depredadores sobre la densidad ni sobre el tamaño de los macroinvertebrados. Tales resultados pueden tener un significado ecológico (ausencia de depredación dentro de los parches de macrófitas) y/o deberse a la falta de potencia estadística.

La liberación de sustancias alelopáticas por parte de *Ceratophyllum*, *Egeria* y *Elodea* (Gross et al. 2003, Hilt 2006), que puede afectar diferencialmente a las especies de algas, complicó el análisis de las correlaciones entre la biomasa de perifiton y la complejidad cuantificada por la dimensión fractal. Sin embargo, la hipótesis del alimento fue apoyada por la diferencia en la biomasa de biofilm encontrada entre análogos plásticos simples y complejos en el experimento en mesocosmos, y entre *Egeria* (baja DF) y *Elodea* (alta DF) en los muestreos y en el experimento de campo. Además, la

existencia de una correlación positiva de la biomasa de perifiton con la DF 220X, así como con la DF 7X al excluir a *Ceratophyllum* del análisis, sugiere que plantas más complejas presentan una mayor disponibilidad de alimento para los invertebrados herbívoros.

Finalmente, la selección activa realizada por *Hyalella* sp. (Amphipoda) en todos los experimentos de preferencia, señala que tanto la selección pasiva (por depredación) como la activa deberían estudiarse como hipótesis explicatorias de las diferencias de abundancia entre macrófitas. La preferencia de *Hyalella* sp. por análogos plásticos y macrófitas complejas, en ausencia de diferencias en la disponibilidad de alimento, se encuentra de acuerdo con las diferencias en la abundancia de invertebrados encontradas por otros autores y en los muestreos y experimentos de campo de este estudio. Por otro lado, el resultado contradictorio del experimento realizado con *Elodea* recortada sugiere que *Hyalella* sp., además de ser capaz de detectar las señales visuales que le permitirían elegir a un análogo plástico complejo, sería capaz de detectar señales químicas que lo llevarían a preferir a las macrófitas dañadas por sobre las intactas. Esto podría tener un significado ecológico, ya que se espera que las plantas senescentes (ej.: al final de la estación) presenten una mayor liberación de sustancias intracelulares, y un perifiton de diferente calidad que plantas más jóvenes y/o en mejor estado metabólico.

No se encontraron en los muestreos ni en los experimentos de campo realizados en esta tesis, mayor riqueza o diversidad de invertebrados sobre las especies de macrófitas más complejas, como indican algunos estudios (Krecker 1939, Taniguchi et al. 2003, Cremona et al. 2008, Thomaz et al. 2008, Mormul et al. 2011). Sin embargo, varios de estos autores no separaron los efectos del área disponible y de la complejidad (Cremona et al. 2008, Thomaz et al. 2008), y esto los habría llevado a atribuir a la complejidad las consecuencias del efecto área-especie. En los muestreos de esta tesis el área disponible no se encontró correlacionada con la complejidad, por lo que la relación positiva de la riqueza con el área, pero no con la complejidad, permitió corroborar la existencia del efecto área-especie. En cuanto al efecto de la resolución taxonómica, pocos estudios de campo encontraron una relación entre la complejidad y la riqueza (**Tabla 3.1**). Pero aquellos que lo hicieron trabajaron generalmente a nivel de género (Krecker 1939, Tokeshi & Pinder

1985, Chilton 1990). Por otro lado, gran número de estudios detectaron un efecto positivo de la complejidad en los experimentos, trabajando frecuentemente a nivel de especie (Jeffries 1993, Taniguchi et al. 2003, Hauser et al. 2006, Lucena-Moya & Duggan 2011). Esto indica que la resolución taxonómica puede ser un factor importante, y que trabajar a nivel de género o especie sería adecuado. Un análisis análogo puede realizarse para la comunidad del perifiton, con la diferencia de que en este caso sólo unos pocos autores han realizado recuentos e identificaciones de las algas, encontrando una asociación entre la abundancia y la complejidad de la macrófita sólo para ciertos grupos o especies de algas (Cattaneo & Kalff 1980, Jones et al. 2000).

La biomasa de invertebrados, raramente cuantificada en estudios sobre la arquitectura de las macrófitas, se encontró relacionada positivamente con la complejidad en los estudios de Cheruvilil et al. (2002) y MacAbendroth et al. (2005), pero no en los de Taniguchi et al. (2003) y Cremona et al. (2008). En nuestros muestreos y experimentos, la biomasa de invertebrados no se encontró nunca relacionada con la DF sino con la biomasa de epífitas, que es un indicador de la disponibilidad de alimento para los macroinvertebrados dominantes (Amphipoda y Gastropoda), pertenecientes al grupo funcional alimenticio herbívoro.

Consideraciones finales

En esta tesis la utilización de un estimador de la complejidad cuantitativo e independiente del área disponible, la dimensión fractal, permitió poner a prueba satisfactoriamente la hipótesis acerca del efecto positivo de la complejidad de las macrófitas sobre la abundancia y riqueza de los invertebrados acompañantes, tanto en los muestreos como en los experimentos. Los resultados indican que las macrófitas de arquitectura compleja permiten el desarrollo de comunidades de macroinvertebrados más densas que las macrófitas simples, gracias a un efecto positivo de la complejidad sobre el asentamiento de individuos pequeños y/o sobre el crecimiento del biofilm. La riqueza y la biomasa de macroinvertebrados

resultaron independientes de la complejidad de la planta, encontrándose la biomasa especialmente asociada a la disponibilidad de perifiton.

Las macrófitas cumplen en los arroyos pampeanos un importante papel estructurante, sosteniendo densas comunidades de invertebrados que sirven de alimento a otros invertebrados y peces (Giorgi et al. 2005). Dado que la heterogeneidad, evaluada como dimensión fractal es característica de cada especie de macrófita, el predominio de diferentes especies de macrófitas podría generar diferentes escenarios para distinto tipo de interacciones (competencia, herbivoría, depredación) promoviendo comunidades perifíticas, de macroinvertebrados y de peces con distintas especies dominantes según el tipo de hábitat ofrecido por las plantas. En sistemas fluviales pampeanos, donde el sustrato está compuesto por sedimento fino, la heterogeneidad ambiental es generada por la estructura del espacio que generan las distintas especies de plantas acuáticas. Esta estructuración espacial conlleva, además, cambios en los factores físicos y químicos (velocidad de corriente, niveles de nutrientes, oxígeno disuelto, etc.) a escala pequeña, generando una gran diversidad de microambientes para los organismos asociados a las macrófitas. Cambios en la biomasa y/o la pérdida de ciertas especies de macrófitas (especialmente las de arquitectura compleja) ocasionados por impacto de las actividades humanas, llevarían a una reducción en la abundancia de invertebrados y algas epífitas en los arroyos pampeanos, afectando la integridad estructural y funcional de estos ecosistemas.

Referencias

- Ali MM, AA Mageed & M Heikal. 2007. Importance of aquatic macrophyte for invertebrate diversity in large subtropical reservoir. *Limnologica* 37: 155–169.
- Allan JD & MM Castillo. 2007. The foundations of stream ecology: 359–372. En *Stream ecology, structure and function of running waters*. Kluwer Academic Pub. Group, Holanda, 400 pp.
- Amuchastegui G. 2006. Relación entre química del agua, características fisiográficas y uso de suelo de arroyos pampeanos. Tesis de la Licenciatura en Información Ambiental. Universidad Nacional de Luján, República Argentina.
- Andrade MI. 1986. Factores de deterioro ambiental en la cuenca del Río Luján. En: *Contribución del Instituto de Geografía. Facultad de Filosofía y Letras, UBA. Buenos Aires, República Argentina*. 224 pp.
- Andrewartha HG. 1961. *Introduction to the study of animal populations*. University of Chicago Press, Chicago, 281 pp.
- APHA. 1995. *Standard methods for the examination of water and wastewater*. American Public Health Association Inc., Washington DC, USA.
- Armstrong DP & TD Nudds. 1985. Factors influencing invertebrate size distributions in prairie potholes and implications for coexisting duck species. *Freshwater Invertebrate Biology* 4(1): 41–47.
- Attrill MJ, JA Strong & AA Rowden. 2000. Are macroinvertebrate communities influenced by seagrass structural complexity? *Ecography* 23: 114–121.
- Azim ME & T Asaeda. 2005. Periphyton structure, diversity and colonization. En: Azim ME, MCJ Verdegem, AA van Dam & MCM Beveridge (eds.), *Periphyton: Ecology, Exploitation and Management*. CABI Publishing, Wallingford, UK: 15-29.
- Balci P & JH Kennedy. 2003. Comparison of chironomids and other macroinvertebrates associated with *Myriophyllum spicatum* and *Heteranthera dubia*. *Journal of Freshwater Ecology* 18: 235–248.

- Balian EV, Segers H, Lévèque C & K Martes. 2008. An introduction to the freshwater animal diversity assesment (FADA) project. *Hydrobiologia* 595: 3–8.
- Barbour M, J Gerritsen, B Snyder & J Stribling. 1999. Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish, 2nd edn. EPA 841–B99002. U.S. Environmental Protection Agency, Office of Water, Washington, DC.
- Bazzaz FA. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology* 56: 485–488.
- Becerra-Muñoz S & HL Schramm. 2007. On the influence of substrate morphology and surface area on phytofauna. *Hydrobiologia* 575: 117–128.
- Beukers JS & GP Jones. 1998. Habitat complexity modifies the impact of piscivores on a coral reef fish population. *Oecologia* 114: 50–59.
- Blindow I. 1987. The composition and density of epiphyton on several species of submerged macrophytes – The neutral substrate hypothesis tested. *Aquatic Botany* 29: 157–168.
- Brown C, T Poe, J French III & D Schloesser. 1988. Relationships of phytomacrofauna to surface area in naturally occurring macrophyte stands. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 129–139.
- Cadenasso MI, STA Pickett & JM Grove, 2006. Dimensions of ecosystem complexity: heterogeneity, connectivity and history. *Ecological complexity* 3: 1-12.
- Casset MA, FR Momo, A Dino & V Cela. 1992. Microcrustáceos zooplanctónicos del arroyo Las Flores (Buenos Aires, Argentina): Dominancia y explotación física. I Congreso de Ecología do Brasil. Caxambú, Minas Gerais, Brasil.
- Casset MA & F Momo. 1999. Relaciones morfométricas en anfípodos de agua dulce: diferencias entre especies y estadios. Libro de Resúmenes de las I Jornadas argentinas de carcinología: 14.
- Casset MA, FR Momo & ADN Giorgi. 2001. Dinámica poblacional de dos especies de anfípodos y su relación con la vegetación acuática en un

- microambiente de la cuenca del río Luján (Argentina). *Ecología Austral* 11: 79–85.
- Cattaneo A & J Kalff. 1980. The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds. *Limnology & Oceanography* 25: 280–289.
- Cheruvellil KS, PA Soranno & RD Serbin. 2000. Macroinvertebrates associated with submerged macrophytes: sample size and power to detect effects. *Hydrobiologia* 441: 133–139.
- Cheruvellil KS, PA Soranno, JD Madsen & MJ Roberson. 2002. Plant architecture and epiphytic macroinvertebrate communities: the role of an exotic dissected macrophyte. *Journal of the North American Benthological Society* 21: 261–277.
- Chilton W. 1990. Macroinvertebrate communities associated with three aquatic macrophytes (*Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, and *Vallisneria spiralis*) in Lake Onalaska. *Journal of Freshwater Ecology* 5: 455–466.
- Clench H. 1979. How to make regional lists of butterflies: some thoughts. *Journal Lepidopterist's Society* 33: 216–321.
- Connor EF & ED MacCoy. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist* 113: 791–833.
- Cooper S, Barmuta L, Sarnelle O, Kratz K & S Diehl. 1997. Quantifying spatial heterogeneity in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 174–188.
- Coull BC & JBJ Wells. 1983. Refuges from fish predation: experiments with phytal meiofauna from the New Zealand rocky intertidal. *Ecology* 64: 1599–1609.
- Cremona F, D Planas & M Lucotte. 2008. Biomass and composition of macroinvertebrate communities associated with different types of macrophyte architectures and habitats in a large fluvial lake. *Fundamental and Applied Limnology Archiv für Hydrobiologie* 171: 119–130.
- Crowder LB & WE Cooper. 1982. Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology* 63: 1802–1813.

- Cyr H & J Downing. 1988a. Empirical relationships of phytomacrofaunal abundance to plant biomass and macrophyte bed characteristics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 976–984.
- Cyr H & J Downing. 1988b. The abundance of phytophilous invertebrates on different species of submerged macrophytes. *Freshwater Biology* 20: 365–374.
- Di Marzio WD, MC Tortorelli & LR Freyre. 2003. Diversidad de peces en un arroyo de llanura. *Limnetica* 22: 71–76.
- Dibble ED, KJ Killgore & GO Dick. 1996. Measurement of plant architecture in seven aquatic plants. *Journal of Freshwater Ecology* 11: 311–318.
- Dibble ED & SM Thomaz. 2009. Use of fractal dimension to assess habitat complexity and its influence on dominant invertebrates inhabiting tropical and temperate macrophytes. *Journal of Freshwater Ecology* 24: 93–102.
- Dionne M & CL Folt. 1991. An experimental analysis of macrophyte growth forms as fish foraging habitat. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 123–131.
- Dodds WK & BJB Biggs. 2002. Water velocity attenuation by stream periphyton and macrophytes in relation to growth form and architecture. *Journal of the North American Benthological Society* 21:2–15.
- Dodson SI. 2000. Effects of environmental heterogeneity in aquatic ecology. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 27: 3260–3263.
- Dvořák J & EPH Best. 1982. Macro-invertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships. *Hydrobiologia* 95: 115–126.
- Engelhardt KAM & ME Ritchie. 2002. The effect of aquatic plant species richness on wetland ecosystem processes. *Ecology* 83: 2911–2924.
- Estebenet AL & PR Martín. 2002. *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae): Life-history Traits and their Plasticity. *Biocell* 26(1): 83–89.
- Feijoó CS, FR Momo, CA Bonetto & NM Tur. 1996. Factors influencing biomass and nutrient content of the submersed macrophyte *Egeria densa* Planch. in a pampasic stream. *Hydrobiologia* 341: 21–26.

- Feijoó CS & M Menéndez. 2009. La biota de los ríos: los macrófitos. En Elosegui A & S Sabater (Ed.). Conceptos y técnicas en ecología fluvial. Fundación BBVA Bilbao: 243–250.
- Fernández HR & E Domínguez. 2001. Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos. Editorial Universitaria de Tucumán, Tucumán, Argentina.
- Ferreiro NA, CS Feijoó, ADN Giorgi & LR Leggieri. 2011. Effects of macrophyte heterogeneity and food availability on structural parameters of the macroinvertebrate community in a Pampean stream. *Hydrobiologia* 664: 199–211.
- Fidalgo F. 1983. Algunas características de los sedimentos superficiales en la cuenca del río Salado y en la Pampa ondulada. Coloquio Internacional sobre Hidrología de Grandes Llanuras. Olavarría, Buenos Aires, República Argentina.
- Finke DL & RF Denno. 2002. Intraguild predation diminished in complex-structure vegetation: implications for prey suppression. *Ecology* 83: 643–652.
- Freitas Dos Santos AL, PB Araujo & G Bond-Buckup. 2008. New species and new reports of *Hyaella* (Crustacea, Amphipoda, Doglielinotidae) from Argentina. *Zootaxa* 1760: 24–36.
- Gantes HP & NM Tur. 1995. Variación temporal de la vegetación en un arroyo de llanura. *Revista Brasileira de Biologia* 55: 259–266.
- Gaston GR, JHW Bartlett, AE MacAllister & RW Heard. 1996. Biomass Variations of Estuarine Macrobenthos Preserved in Ethanol and Formalin. *Estuaries* 19: 674–679.
- Gee JM & RM Warwick. 1994. Body-size distribution in a marine metazoan community and the fractal dimensions of macroalgae. *J Exp Mar Biol* 178: 247–259 .
- Gerrish N & JM Bristow. 1979. Macroinvertebrate associations with aquatic macrophytes and artificial substrates. *Journal of Great Lakes Research* 5: 69–72.
- Giorgi ADN, CS Feijoó & G Tell. 2005. Primary producers in a Pampean stream: temporal variation and structuring role. *Biodiversity and Conservation* 14: 1699–1718.

- Gosselain V, C Hudon, A Cattaneo, P Gagnon, D Planas & D Rochefort. 2005. Physical variables driving epiphytic algal biomass in a dense macrophyte bed of the St. Lawrence River (Quebec, Canada). *Hydrobiologia* 534: 11–22.
- Gotelli NJ & RK Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379–391.
- Gregg WW & FL Rose. 1982. The effects of aquatic macrophytes on the stream microenvironment. *Aquatic Botany* 14: 309–324.
- Gregg WW & FL Rose. 1985. Influences of aquatic macrophytes on invertebrate community structure, guild structure, and microdistribution in streams. *Hydrobiologia* 128: 45–56.
- Gross EM, D Erhard & E Iványi. 2003. Allelopathic activity of *Ceratophyllum demersum* L. and *Najas marina* ssp. *intermedia* (Wolfgang) Casper. *Hydrobiologia* 506-509: 583–589.
- Gunnarsson B. 1992. Fractal dimension of plants and body size distribution in spiders. *Functional Ecology* 6(6): 636–641.
- Hacker SD & RS. Steneck. 1990. Habitat Architecture and the Abundance and Body-Size-Dependent Habitat Selection of a Phytal Amphipod. *Ecology* 71: 2269–2285.
- Halley JM., S Hartley, AS Kallimanis, WE Kunin, JJ Lennon & SP Sgardelis. 2004. Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecology Letters* 7: 254–271.
- Hansen JP, SA Wikström, H Axemar & L Kautsky. 2011. Distribution differences and active habitat choices of invertebrates between macrophytes of different morphological complexity. *Aquatic Ecology* 45: 11–22
- Hanson JM. 1990. Macroinvertebrate size-distributions of two contrasting freshwater macrophyte communities. *Freshwater Biology* 24: 481–491.
- Haslett JR. 1997. Insect communities and the spatial complexity of mountain habitats. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6: 49–56.
- Hauser A, MJ Attrill & PA Cotton. 2006. Effects of habitat complexity on the diversity and abundance of macrofauna colonizing artificial kelp holdfasts. *Marine Ecology Progress Series* 325: 93–100.

- Heck K & L Crowder. 1991. Habitat structure and predator prey interactions in vegetated aquatic systems. En Bell S, E McCoy & H Mushinsky (Eds.). *Habitat structure: the physical arrangement of the objects in space*. Chapman and Hall, London: 281–299.
- Hilt S. 2006. Allelopathic inhibition of epiphytes by submerged macrophytes. *Aquatic Botany* 85: 252–256.
- Hornung JP & AL Foote. 2006. Aquatic invertebrate responses to fish presence and vegetation complexity in Western Boreal Wetlands, with implications for waterbird productivity. *Wetlands* 26: 1–12.
- Hurtado MA, GN Moscatelli & GN Godagnone. 2005. Los suelos de la Provincia de Buenos Aires. En de Barrio RE, RO Etcheverry, MF Caballé & E Llambías (Eds.). *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. Relatorio del XVI Congreso Geológico Argentino*. La Plata, Buenos Aires, República Argentina. Cap XII: 201–218.
- Jeffries M. 1993. Invertebrate colonization of artificial pondweeds of differing fractal dimension. *Oikos* 67: 142–148.
- Jones JI, B Moss, JW Eaton & JO Young. 2000. Do submerged aquatic plants influence periphyton community composition for the benefit of invertebrate mutualists? *Freshwater Biology* 43: 591–604.
- Kendall MA, RM Warwick & PJ Somerfield. 1997. Species size distributions in Arctic benthic communities. *Polar Biology* 17: 389–392.
- Kerr JT & L Packer. 1997. Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature* 385: 252–254.
- Kolasa J & CD Rollo. 1991. Introduction: The Heterogeneity of Heterogeneity: A Glossary: 1–23. En Kolasa J & STA Peckett (Ed.). *Ecological heterogeneity*. Springer – Verlaq, New York, 332 pp.
- Kovalenko KE, Thomaz SM & Warfe DM. 2012. Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685: 1–17.
- Krebs CJ. 1986. Capítulo 4: 19–20. En Krebs CJ (Ed.). *Ecología: análisis experimental de la distribución y abundancia*. 2ª Ed. Pirámide, Madrid, 782 pp.
- Krecker FH. 1939. A comparative study of the animal populations of certain submerged plants. *Ecology* 20: 553–562.

- Lawton J. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 23–39.
- Li H & JF Reynolds. 1995. On the definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 73: 280–284.
- Lillie RA & J Budd. 1992. Habitat architecture of *Myriophyllum spicatum* L. as an index to habitat quality for fish and macroinvertebrates. *Journal of Freshwater Ecology* 7: 113–125.
- Lopretto EC & G Tell. 1995. Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Editorial Sur, La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Lucena-Moya P & IC Duggan. 2011. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. *Aquatic Ecology* 45: 279–287.
- MacAbendroth L, PM Ramsay, A Foggo, SD Rundle & DT Bilton. 2005. Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? *Oikos* 111: 279–290.
- MacArthur RH & JW Mac Arthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594–598.
- MacArthur R & EO Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373–387.
- MacArthur RH. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40: 510–533.
- MacArthur RH & EO Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, 224 pp.
- MacCoy ED & SS Bell. 1991. Habitat structure: The evolution and diversification of a complex topic: 3–27. En Bell SE, ED MacCoy & HR Mushinsky (Eds.). *Habitat structure: The physical arrangement of the objects in space*. Chapman & Hall, London, 438 pp.
- MacEwen GF, MW Johnson & TR Folsom. 1954. A statistical analysis of the performance of the Folsom plankton sample splitter, based upon test observations. *Meteorology and Atmospheric Physics* 7: 502–527.
- Mandelbrot B. 1988. ¿Cuánto mide la costa de Bretaña?: 27–50. En Mandelbrot B (Ed.). *Los objetos fractales*. 2ª Ed. Tusquets, Barcelona, 213 pp.

- Mittelbach GG. 1981. Patterns of invertebrate size and abundance in aquatic habitats. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38(8): 896–904.
- Mormul RP, Thomaz SM, Takeda AM & RD Behrend. 2011. Structural complexity and distance from source habitat determine invertebrate abundance and diversity. *Biotropica*: 1–8.
- Morse DR, JH Lawton, MM Dodson & MH Williamson. 1985. Fractal dimension of vegetation and the distributions of arthropod body lengths. *Nature* 311: 731–733.
- Papas P. 2007. Effect of macrophytes on aquatic invertebrates – a literature review. *Freshwater Ecology*, Arthur Rylah Institute for Environmental Research, Technical Report Series No. 158, Department of Sustainability and Environment, Melbourne. Melbourne Water, Melbourne, Victoria, Australia.
- Parry DM, MA Kendall, AA Rowden & S Widdicombe. 1999. Species body size distribution patterns of marine benthic macrofauna assemblages from contrasting sediment types. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 79 (5): 793–801.
- Pimm SL. 1991. Why The Balance of Nature?: 1–17. En Pimm SL (Ed.). *The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities*. The University of Chicago Press, Chicago, 417 pp.
- Preston FW. 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology* 41: 611–627.
- Preston FW. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* 43: 185–215.
- Raffaelli D, S Hall, C Emes & B Manly. 2000. Constraints on body size distributions: an experimental approach using a small-scale system. *Oecologia* 122: 389–398.
- Rasband W. 1997–2008. ImageJ. U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland. <http://rsb.info.nih.gov/ij/>
- Rennie MD & LJ Jackson. 2005. The influence of habitat complexity on littoral invertebrate distributions: patterns differ in shallow prairie lakes with and without fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 2088–2099.

- Reyna J, P Spalletti & JD Brea. 2007. Riesgo de inundaciones en el Río Luján. Tercer Simposio Regional sobre Hidráulica de Ríos. Córdoba, Córdoba, República Argentina. http://irh-fce.unse.edu.ar/Rios2007/index_archivos/D/8.pdf
- Romaní AM & S Sabater. 2001. Structure and activity of rock and sand biofilms in a Mediterranean stream. *Ecology* 82: 3232–3245.
- Rooke B. 1986. Macroinvertebrates associated with macrophytes and plastic imitations in the Eramosa River, Ontario, Canada. *Arch. Hydrobiol.* 106: 307–325.
- Rosine WN. 1955. The distribution of invertebrates on submerged aquatic plant surfaces in Muskee Lake, Colorado. *Ecology* 36: 308–314.
- Rosso JJ. 2007. Peces pampeanos : guía y ecología. Ed. Literature of Latin America.
- Russo AR. 1987. Role of habitat complexity in mediating predation by the gray damselfish *Abudefduf sordidus* on epiphytal amphipods. *Marine Ecology Progress Series* 36: 101–105.
- Russo AR. 1990. The role of seaweed complexity in structuring Hawaiian epiphytal amphipod communities. *Hydrobiologia* 194: 1–12.
- Saiz-Salinas JI & A Ramos. 1999. Biomass size spectra of macrobenthic assemblages along water depth in Antarctica. *Marine Ecology Progress Series* 178: 221–227.
- Sala JM, N González & E Kruse. 1983. Generalización hidrológica de la Provincia de Buenos Aires. Coloquio Internacional sobre Hidrología de Grandes Llanuras. Olavarría, Buenos Aires, República Argentina.
- Sand-Jensen K. 1998. Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near-bed flow in lowland streams. *Freshwater Biology* 39: 663–679.
- Sand-Jensen K. 2003. Drag and reconfiguration of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology* 48: 271–283.
- Sher-Kaul S, B Oertli, E Castella & J Lachavanne. 1995. Relationship between biomass and surface area of six submerged aquatic plant species. *Aquatic Botany* 51: 147–154.

- Smith TM & RL Smith. 2006. Chapter IV: Population Ecology. En Smith TM & RL Smith (Eds.). *Elements of Ecology*. 6th Ed. CA: Pearson Education, San Francisco, 658 pp.
- Solimini AG, A Benvenuti, R D'Olimpio, M De Cicco & G Carchini. 2001. Size Structure of Benthic Invertebrate Assemblages in a Mediterranean River. *Journal of the North American Benthological Society* 20(3) 421–431.
- Stead TK, JM Schmid-Araya, PE Schmid & AG Hildrew. 2005. The distribution of body size in a stream community: one system, many patterns. *Journal of Animal Ecology* 74 (3): 475–487.
- Stewart T, Shumaker T & T Radzio. 2003. Linear and nonlinear effects of habitat structure on composition and abundance in the macroinvertebrate community of a large river. *American Midland Naturalist* 149: 293–305.
- Stoner AW. 1980. Perception and Choice of Substratum by Epifaunal Amphipods Associated with Seagrasses. *Marine Ecology* 3: 105–111.
- Suren AM. 1991. Bryophytes as invertebrate habitat in two New Zealand alpine streams. *Freshwater Biology* 26: 399–418.
- Taniguchi H, S Nakano & M Tokeshi. 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48: 718–728.
- Tessier C, A Cattaneo, B Pinel-Alloul, C Hudon & D Borcard. 2008. Invertebrate communities and epiphytic biomass associated with metaphyton and emergent and submerged macrophytes in a large river. *Aquatic Sciences* 70: 10–20.
- Tews J, U Brose, V Grimm, K Tielbörger, MC Wichmann, M Schwager & F Jeltsch. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79–92.
- Thomaz SM, ED Dibble, LR Evangelista, J Higuti & LM Bini. 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53: 358–367.

- Tokeshi M & LCV Pinder. 1985. Microhabitats of stream invertebrates on two submersed macrophytes with contrasting leaf morphology. *Holarctic Ecology* 8: 313–319.
- Tokeshi M & S Arakaki. 2012. Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685: 27–47.
- Warfe DM & LA Barmuta. 2004. Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141: 171–178.
- Warfe DM & LA Barmuta. 2006. Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia* 150: 141–154.
- Warfe DM, LA Barmuta & S Wotherspoon. 2008. Quantifying habitat structure: surface convolution and living space for species in complex environments. *Oikos* 117: 1764–1773.
- Wetzel MA, H Leuchs & JHE Koop. 2005. Preservation effects on wet weight, dry weight, and ash-free dry weight biomass estimates of four common estuarine macro-invertebrates: no difference between ethanol and formalin. *Helgoland Marine Research* (2005) 59: 206–213
- Williams CB. 1964. Patterns in the balance of nature. *The American Naturalist* 113: 791–833. En Connor EF & ED MacCoy (Eds.). 1979. *The Statistics and Biology of the Species-Area Relationship*. Academic Press, London.
- Williamson MH & JH Lawton. 1991. Fractal geometry of ecological habitats: 69–86. En Bell SE, ED MacCoy & HR Mushinsky (Eds.). *Habitat structure: The physical arrangement of the objects in space*. Chapman & Hall, London, 438 pp.
- Zar JH. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.
- Zimmer KD, MA Hanson, MG Butler & WG Duffy. 2001. Size distribution of aquatic invertebrates in two prairie wetlands, with and without fish, with implications for community production. *Freshwater Biology* 46: 1373–1386.

Anexo 1 – Consideraciones para una adecuada estimación de la dimensión fractal

A partir de la popularización de los fractales impulsada por Mandelbrot (1988) se produjo una explosión en el interés por la aplicación de métodos fractales a todos los campos de la ciencia, incluyendo a la ecología (Halley et al. 2004). La autosimilitud de los objetos fractales vuelve al incremento y disminución de la escala algo natural, por lo que los ecólogos rápidamente los incorporaron para la descripción de patrones de distribución y explicación de leyes exponenciales (Halley et al. 2004). El método más apropiado para la estimación de cierta dimensión fractal depende de la naturaleza del objeto, del propósito del análisis y de consideraciones prácticas (ej.: facilidad del cálculo). En la mayoría de los métodos, la dimensión fractal se encuentra estimando la pendiente del $\log N(s)$ en función del $\log(1/s)$, donde s es la escala de análisis y $N(s)$ es el número de objetos observados a esa escala (Halley et al. 2004). Como ya se mencionó en el **Capítulo 4**, el método más utilizado para la cuantificación de la dimensión fractal de la arquitectura de las macrófitas es el método de estimación por “*box-counting*” (Mac Abendroth et al. 2005, Thomaz et al. 2008).

Halley et al. (2004) mencionan que existe una gran confusión acerca de si la dimensión fractal es una propiedad del objeto o de su perímetro, sin embargo, a partir de las definiciones proporcionadas por Mandelbrot (1988) se hace evidente que teóricamente es posible hallar la dimensión fractal tanto de un perímetro como de un área, así como de cualquier otra figura de dimensión entera o fraccionaria. Lo importante sería determinar claramente cuál es la dimensión fractal de nuestro interés, y escoger apropiadamente el método para estimarla, considerando las limitaciones propias de cada método. En principio, tanto la dimensión fractal de “*box-counting*” de imágenes de área o bordes serían de interés para los organismos asociados a las macrófitas (MacAbendroth et al. 2005). Para llevar a cabo la estimación de la dimensión fractal por “*box-counting*”, es necesario seleccionar adecuadamente el rango de tamaños de cuadrado, el número de cuadrados por grilla y el número de grillas a analizar (Halley et al. 2004). En este **Anexo 1**, se determinarán los parámetros óptimos

del “*box-counting*” para la estimación de la dimensión fractal (D) a partir de imágenes bidimensionales de área y borde de diferentes especies de macrófitas, considerando el efecto del aumento de la fotografía sobre los tamaños de caja.

Determinación de los parámetros del “*box-counting*”

La estimación de la D por el método del “*box-counting*” (DF) fue realizada con el ImageJ (Rasband 1997-2008), un programa gratuito de análisis de imágenes ampliamente utilizado. La idoneidad del ImageJ para la estimación de la dimensión fractal fue corroborada, calculando la dimensión fractal de la curva de van Koch ($D_{\text{teórica}} = \log 4 / \log 3 \approx 1,26$). Se utilizaron para esto 50 tamaños de caja y una ubicación de la grilla, obteniéndose una DF = 1,27 muy cercana al valor teórico.

Una parte importante de la aplicabilidad de los fractales a la ecología reside en su consideración de la escala. Ahora bien, durante el cálculo de la dimensión fractal de una imagen, la escala se encuentra involucrada a través de dos factores: 1) el aumento de las imágenes utilizadas para calcular la dimensión fractal (McAbendroth et al. 2005), y el tamaño de los cuadrados utilizados para calcular la dimensión fractal (Halley et al. 2004).

El rango de tamaños de cuadrado

La dimensión fractal estimada por el método del “*box-counting*” presenta la particularidad de ser muy sensible a la cantidad de área ocupada de la imagen. Sin embargo, en situaciones normales este sesgo puede controlarse analizando las dimensiones fractales en un rango de tamaños de caja adecuado. En un objeto fractal la curva número de cajas ocupadas (N) vs. tamaño de caja (δ) debe pasar directamente por cero para un tamaño de cuadrado máximo ($\delta = S_{\text{max}} = \text{tamaño de la arena} \rightarrow \log(N) = \log(1) = 0$). Para los fractales, el número de cajas ocupadas a la menor escala determina la pendiente de la curva y por lo tanto la dimensión fractal (**Figura A1.1.a**). En el caso de datos ecológicos reales, esto no es así necesariamente. Por ejemplo

(Figura A1.1.b), el número de cajas ocupadas puede caer lentamente a medida que aumenta el tamaño de la caja hasta que la arena se satura (área sombreada) y la continuación de esta trayectoria (línea punteada) no es posible. Al alcanzar el área sombreada, la $D = 2$. Alternativamente (Figura A1.1.c), el número de cajas ocupadas puede caer abruptamente a medida que aumenta el tamaño de la caja hasta alcanzar el límite inferior (ocupando sólo una caja). Al alcanzar el límite inferior, la $D = 0$. Si uno analizara ambos patrones a lo largo del rango completo de tamaños de caja (desde S_0 hasta S_{max}), (b) y (c) producirían idénticas pendientes (línea intermitente), para capturar las diferencias los análisis deben restringirse al rango de tamaños de caja que despliegan un patrón significativo (más de una celda ocupada y menos que la saturación completa) (Halley et al. 2004).

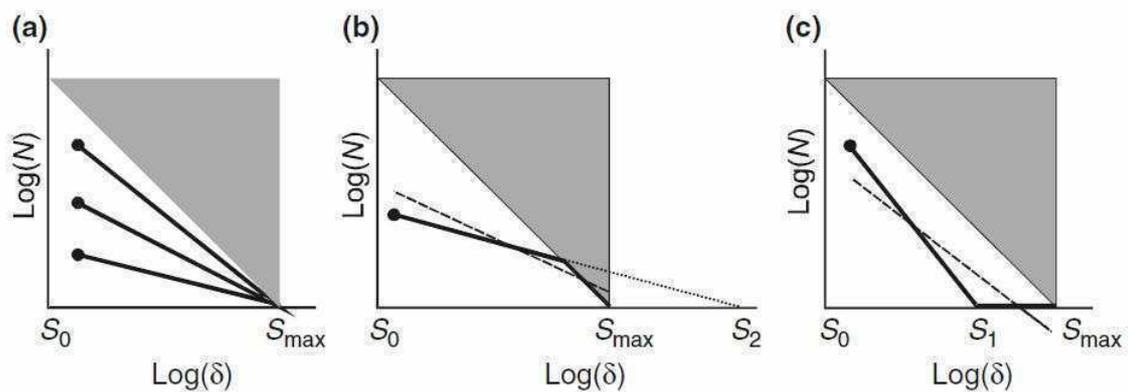


Figura A1.1. Efecto del grado de ocupación de la arena sobre la DF (Halley et al. 2004, modificado).

Los análisis de “*box-counting*” que incluyan tamaños de caja muy pequeños darán lugar a un bajo porcentaje de cajas ocupadas (tendiendo a reducir la estimación de la D), mientras que valores de tamaño de caja muy grandes elevarán el porcentaje de cajas ocupadas (tendiendo a elevar la estimación de la D). Si esto se considera o no un artefacto de la técnica, es algo que debe ser evaluado por el investigador; la recomendación de Halley et al. (2004) es que el máximo de tamaño de caja sea menor que la mitad del diámetro del set y que el mínimo de la escala sea mucho mayor que la distancia de separación entre puntos. Otra alternativa para analizar si la estimación por “*box-counting*” representa una medida adecuada de nuestro

patrón, consiste en comparar la DF bajo análisis con aquellas obtenidas para otros casos con similar grado de ocupación (ej.: otras especies) (Halley et al. 2004).

Entonces, para calcular apropiadamente las dimensiones fractales “*box-counting*” es necesario cumplir una serie de requisitos:

a) El área ocupada por la imagen a analizar debe ser mucho menor al tamaño de la imagen y mucho mayor a la mínima resolución, para que las dimensiones “*box-counting*” no se vean afectadas por el efecto de ocupación vinculado al porcentaje de la fotografía ocupada por la imagen (Halley et al. 2004). El tamaño total de la arena fue de 3456x2304 pixeles², equivalente en las imágenes 7X a 164 cm² (1cm = 220 pixeles). Las imágenes de las plantas se encontraron alrededor de los 20 cm² para *Stuckenia*, 40 cm² para *Egeria*, 10 cm² para *Elodea* y 50 cm² para *Ceratophyllum*; todas ellas mucho mayores a los 0,00002 cm² (1 pixel) y mucho menores a los 164 cm². Por lo tanto, no existirían problemas con el cumplimiento de este requisito.

b) El tamaño mínimo de cuadrado debe ser mucho mayor al mínimo de resolución y el tamaño máximo mucho menor al tamaño de la arena, para que las dimensiones “*box-counting*” no se vean afectadas por el efecto de ocupación vinculado al tamaño de las cajas (Halley et al. 2004). Para cumplir con esta recomendación, los tamaños de caja fueron limitados entre los 10 y los 100 pixeles, mucho mayores (un orden de magnitud por encima) a 1 pixel y mucho menores (un orden de magnitud por debajo) a los 2304 pixeles del lado mínimo de la imagen.

c) Se debe trabajar en una escala (rango de tamaño de cajas) en la cual la relación de los logaritmos de N y S sea lineal (Halley et al. 2004). La relación entre el log N y el log S fue lineal para tamaños de caja entre 1 y 100 pixeles aproximadamente. Dentro de ese rango las macrófitas actuaron como si fueran fractales; es decir, que serían fractales aparentes (Halley et al. 2004) (**Figura A1.2**).

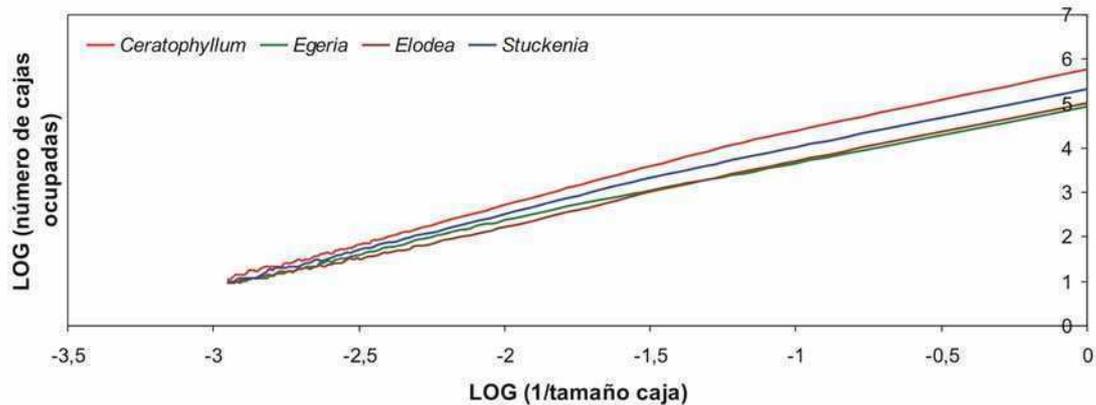


Figura A1.2. Regresión de “*box-counting*” para imágenes de las cuatro especies estudiadas correspondientes al muestreo de abril de 2008.

d) El rango de tamaños de caja debe corresponderse con el rango de tamaños de los macroinvertebrados, dado que es deseable analizar escalas relevantes para los organismos bajo estudio (Attrill et al. 2000). Los invertebrados analizados van de 0,025 a 1 cm, lo cual equivale en 7X de 5,25-210 píxeles. El rango de cajas había sido limitado entre 10 y 100 píxeles por la linealidad de la relación y el efecto de ocupación, por lo que no se pudo extender más allá de los 110 píxeles.

Entonces, el rango de cajas analizado para las imágenes 7X fue de 10 a 110 píxeles. La escala no pudo llegar a cubrir más de un orden de magnitud (como recomiendan Halley et al. 2004) debido a las limitaciones del método de “*box-counting*”. De todas maneras, el rango abarcado cubrió la mayor parte de los tamaños de los invertebrados involucrados en el análisis.

El número de cuadrados y de grillas analizados

En cuanto a los otros parámetros del “*box-counting*”, no se registró un efecto del número de cajas ni del número de grillas sobre los valores de las dimensiones fractales. Se decidió trabajar con 20 tamaños de caja y 4 ubicaciones de la grilla, para facilitar los cálculos del programa y cumplir con la recomendación de Halley et al. (2004) de utilizar más de una ubicación de la grilla.

Efecto del aumento de las fotografías sobre la DF

Para evaluar el efecto del aumento sobre la estimación por “*box-counting*” de la dimensión fractal, se tomaron fotografías de las macrófitas con dos aperturas angulares, dando lugar a distintos aumentos (calculados a partir de una regla fotografiada junto con la planta):

17mm: 1cm regla = 2cm fotografía impresa → Aumento 2 (2X)

85mm: 1cm regla = 7cm fotografía impresa → Aumento 7 (7X)

Para la realización de esta tesis, se analizó la aplicabilidad del método del “*box-counting*” (imágenes de área o borde) a imágenes de diferentes macrófitas a diferentes escalas (aumentos)

Las resoluciones para cada aumento fueron:

2X: 1cm regla = 60 pixeles

7X: 1cm regla = 220 pixeles

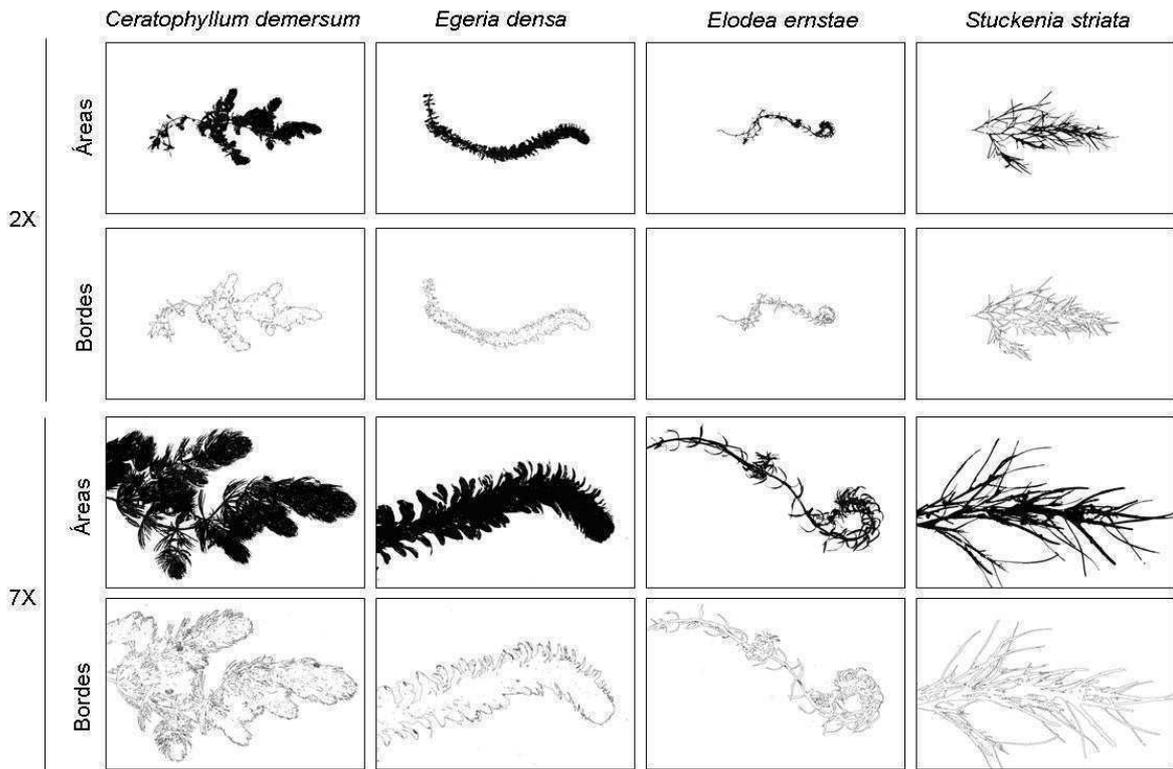


Figura A1.3. Fotografías en blanco y negro de distintas especies de macrófitas, por aumento y tipo de imagen (área o bordes).

Imágenes con mayor aumento presentan una mayor resolución, ya que cada pixel representa una menor cantidad de espacio real. Consecuentemente, analogando cada pixel con una caja del “*box-counting*”, el aumento del zoom equivaldría a disminuir el tamaño de una caja del “*box-counting*”, a disminuir la escala. De acuerdo con esto, si se fijara para la estimación por “*box-counting*” un rango de tamaños de caja en pixeles, aumentos distintos podrían dar resultados distintos. En la imagen con mayor aumento, cada pixel representaría una menor cantidad de espacio real y el tamaño real de las cajas sería menor, produciéndose un desplazamiento en el rango de tamaños de caja (**Figura A1.4**).

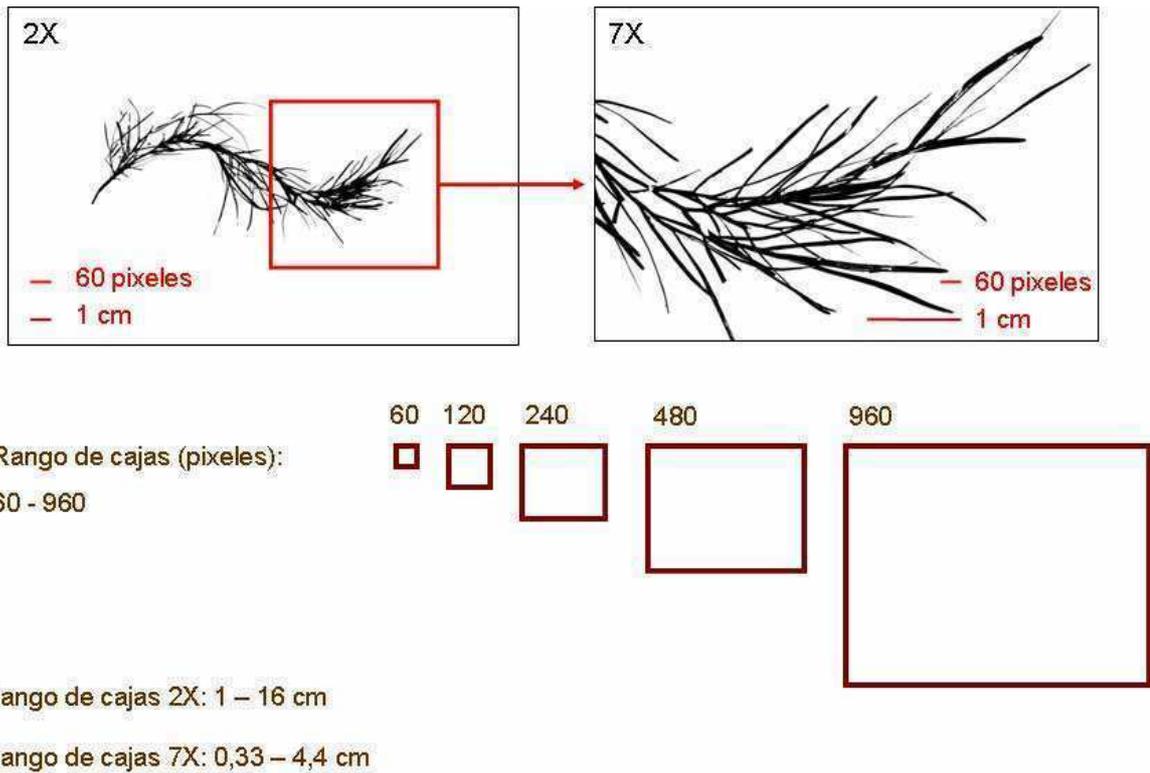


Figura A1.4. Fotografías 2X y 7X de *Stuckenia* mostrando cómo el aumento afecta al tamaño real de las cajas.

Para estudiar el efecto del aumento sobre la estimación de la dimensión fractal de “box-counting”, se estimaron las dimensiones fractales de las fotografías blanco y negro de áreas y bordes correspondientes al muestreo de abril de 2008 (**Capítulo 5**) (**Tabla A1.1**).

Macrófita	Áreas		Bordes		N
	DF 2X	DF 7X	DF 2X	DF 7X	
<i>Ceratophyllum</i>	1,77 ($\pm 0,04$)	1,85 ($\pm 0,05$)	1,56 ($\pm 0,11$)	1,65 ($\pm 0,06$)	6
<i>Egeria</i>	1,68 ($\pm 0,04$)	1,82 ($\pm 0,04$)	1,42 ($\pm 0,09$)	1,31 ($\pm 0,07$)	6
<i>Elodea</i>	1,51 ($\pm 0,08$)	1,62 ($\pm 0,07$)	1,47 ($\pm 0,08$)	1,51 ($\pm 0,05$)	6
<i>Stuckenia</i>	1,56 ($\pm 0,10$)	1,51 ($\pm 0,07$)	1,56 ($\pm 0,11$)	1,42 ($\pm 0,05$)	6

Tabla A1.1. DF promedio (\pm desvío estándar), por especie de macrófita y tipo de fotografía. Parámetros del “box-counting”: 10 a 110 pixeles, 20 tamaños de caja, 4 ubicaciones de la grilla.

Se encontraron diferencias en las estimaciones de la D entre aumentos, especialmente para *Egeria*. Esto se encuentra de acuerdo con lo esperado, al

mantener constante el rango de cajas en pixeles la estimación por “*box-counting*” depende del aumento. Para corroborar que las diferencias encontradas entre aumentos se debieran únicamente al cambio en la resolución de la imagen, se realizaron estimaciones por “*box-counting*” de la D ajustando el tamaño de caja en función del aumento (**Tabla A1.2**).

2X: 0,025-1 cm reales = 1,5-60 pixeles

7X: 0,025-1 cm reales = 5,25-210 pixeles

Macrófita	Áreas		Bordes		N
	DF 2X	DF 7X	DF 2X	DF 7X	
<i>Ceratophyllum</i>	1,82 (±0,03)	1,83 (±0,05)	1,45 (±0,09)	1,66 (±0,05)	6
<i>Egeria</i>	1,78 (±0,05)	1,80 (±0,04)	1,32 (±0,05)	1,36 (±0,07)	6
<i>Elodea</i>	1,60 (±0,08)	1,62 (±0,07)	1,44 (±0,09)	1,50 (±0,06)	6
<i>Stuckenia</i>	1,58 (±0,05)	1,52 (±0,07)	1,48 (±0,07)	1,43 (±0,06)	6

Tabla A1.2. DF promedio (± desvío estándar), por especie de macrófita y tipo de fotografía. Parámetros del “*box-counting*”: 2X - 2 a 60 pixeles y 7X - 5 a 210 pixeles, 20 tamaños de caja, 4 ubicaciones de la grilla.

Al corregir los tamaños de caja del “*box-counting*” por el aumento, las diferencias entre las estimaciones de la D se redujeron (excepto en *Ceratophyllum* imágenes de borde) indicando que las diferencias en la DF entre aumentos de la **Tabla A1.1** se deberían a diferencias en la resolución de las imágenes y no en la complejidad de la arquitectura a distintas escalas.

Por otro lado, como al incrementar el aumento el número de pixeles de la imagen se mantuvo constante (3456x2304 pixeles²), junto con el incremento en la resolución se perdió parte de la imagen real (**Figura A1.4**), quedando inutilizables algunos tamaños de caja. Tamaños de caja disponibles según el aumento: 2X: 1 a 2304 pixeles = 0,016 a 38,4 cm reales; y 7X: 1 a 2304 pixeles = 0,0045 a 10,5 cm reales

Al trabajar con un aumento 7X se perdería la posibilidad de utilizar cajas grandes, entre 10,5 y 38,4 cm. Sin embargo, como todos los macroinvertebrados tienen un tamaño menor a 10 cm, esto no sería relevante.

Menores aumentos serían importantes para el análisis de componentes de la fauna con un tamaño entre 10,5 y 38,2 cm (ej.: algunos peces).

Entonces, para comparar las dimensiones fractales de fotografías con diferentes aumentos sería necesario considerar que los tamaños de caja fijados en pixeles difieren en centímetros, entre aumentos. Por otra parte, la comparación de fotografías con distintos aumentos sería difícil de por sí, debido a que el incremento en el aumento lleva en la práctica a una reducción en la cantidad de planta fotografiada.

Finalmente, se decidió trabajar sólo con un aumento debido a las dificultades para comparar apropiadamente entre aumentos y se eligió el aumento 7X porque fue el que permitió reducir más el tamaño de caja, hasta 0,0045 cm (los invertebrados analizados fueron de 0,025 a 1 cm pantalla o reales, tamaño de los tamices).

La dimensión fractal de imágenes de área y de perímetro

La diferencia más clara entre las imágenes de área y de borde de las macrófitas consiste en el grado de ocupación de la fotografía. Mientras que para las imágenes de área los porcentajes de fotografía ocupados fueron desde un 5 hasta un 50 %, en las imágenes de borde no alcanzaron nunca el 10 %. Siguiendo los criterios de Halley et al. (2004), el área ocupada por la imagen a analizar debería ser mucho menor al tamaño de la arena para que no existiera un efecto de ocupación significativo. De acuerdo con esto, algunas de las imágenes de área podrían brindar malas estimaciones de la D. Para estimar la magnitud del efecto de ocupación para cada tipo de imagen y especie de macrófita, se realizó una correlación entre el porcentaje de fotografía ocupada y las estimaciones de la D por el método del “*box-counting*” para las fotografías de los muestreos 2007-2008 (**Capítulo V**) (**Figura A1.5**).

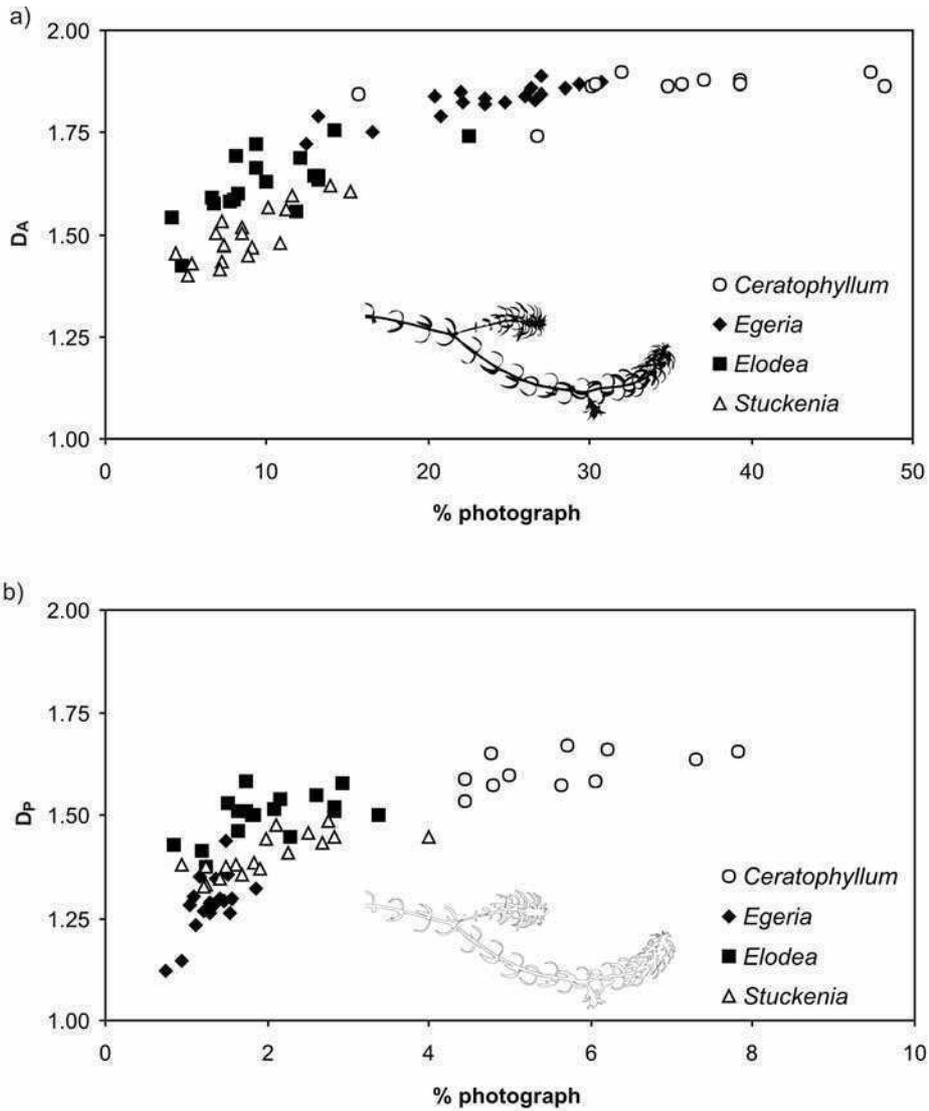


Figura A1.5. Regresión entre el porcentaje de ocupación de la fotografía ($\% \text{ photograph}$) y la estimación de la D por “*box-counting*” para imágenes de área (D_A) o de perímetro área (D_P) (extraída de Ferreiro et al. 2011).

Tanto las dimensiones fractales de “*box-counting*” de las imágenes de área como las de perímetro se mostraron claramente correlacionadas con el porcentaje de área ocupado, señalando la existencia del efecto de ocupación inherente al “*box-counting*”.

Según Halley et al. (2004), sólo las dimensiones de imágenes con un similar grado de ocupación brindarían una medida útil del patrón. De acuerdo con esto, la comparación de las dimensiones fractales de “*box-counting*” de área y de bordes de *Elodea* y *Stuckenia* no presentaría mayores dificultades, ya que ambas ocuparon porcentajes similares en todas las fotografías (5-15 %

en las imágenes de área y de un 1-3 % en las imágenes de bordes). Sería el análisis de *Egeria* y *Ceratophyllum* (20-50 % en las imágenes de área) el que presentaría dificultades, derivadas de la imposibilidad de distinguir si el elevado valor de su dimensión “*box-counting*” de área se debe a una elevada irregularidad o a un elevado porcentaje del área ocupada. Siguiendo el criterio de Halley et al. (2004), se decidió trabajar con las estimaciones de la D a partir de las imágenes de bordes (rango de ocupación: 1-8 % para las especies muestreadas) en lugar de las de área (rango de ocupación: 5-40 %).

De acuerdo con todas estas consideraciones, en esta tesis la dimensión fractal fue estimada por el método del “*box-counting*”, con el programa ImageJ (cajas de 10-110 píxeles, 20 tamaños de caja, 4 ubicaciones de grilla) a partir de imágenes con 7 aumentos de los bordes de imágenes de las macrófitas.

Anexo 2

En el **Capítulo 5** se mostró que no existirían diferencias en la relación área-peso seco (A/PS) entre las macrófitas sumergidas estudiadas en el arroyo Las Flores, por lo que en este caso sería igual de válido trabajar con densidades referidas al área o a la biomasa de las macrófitas. De acuerdo con esto, las conclusiones obtenidas a partir de ambos tipos de densidad fueron las mismas en la gran mayoría de los casos. Los resultados para las densidades de invertebrados y algas epífitas fueron descriptos y analizados en el **Capítulo 5**. En este **Anexo 2** se presentan los resultados obtenidos al referir las abundancias y biomásas por biomasa de macrófita.

Resultados

Relación entre la complejidad de arquitectura de las macrófitas y los parámetros estructurales de los invertebrados asociados

Las densidades de macroinvertebrados (N/g) presentaron diferencias entre las especies de macrófitas ($F_{3,55} = 8,635$ y $p < 0,001$) y entre los muestreos ($F_{2,55} = 10,135$ y $p < 0,001$) (ANOVA de dos factores, interacción no significativa) (**Figura A2.1**). Los contrastes a posteriori de Tukey revelaron que la abundancia de invertebrados en febrero y abril fue significativamente mayor a la de diciembre ($p < 0,05$), y que las abundancias en *Egeria* y *Stuckenia* fueron significativamente menores a las de *Ceratophyllum* y *Elodea* ($p < 0,05$).

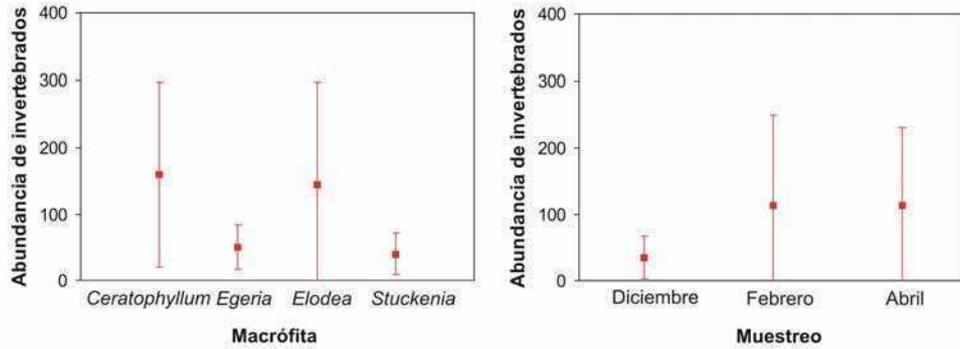


Figura A2.1. Densidad promedio de macroinvertebrados (N/g) por especie de macrófita y muestreo. Las barras indican el desvío estándar.

En cuanto a la relación entre la DF 7X y la densidad de macroinvertebrados, se encontró una correlación positiva significativa entre la densidad y la dimensión fractal ($R = 0,464$ y $p < 0,001$) (**Figura A2.2**).

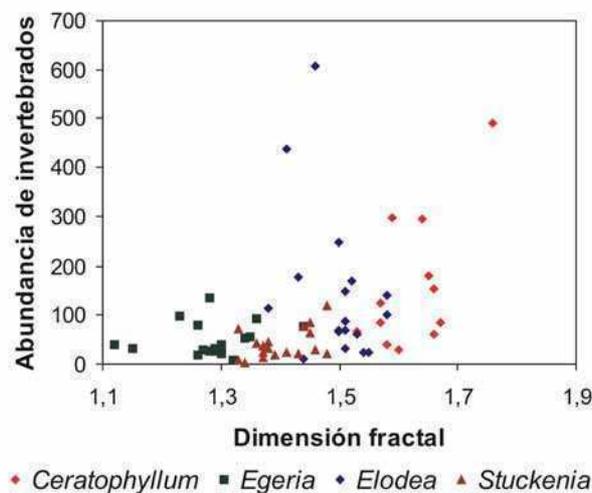


Figura A2.2. Relación entre la densidad de macroinvertebrados (N/g) y la DF 7X para las especies de macrófitas muestreadas en el arroyo Las Flores.

El ANOVA de dos factores encontró diferencias significativas para las biomásas de macroinvertebrados entre especies de macrófitas ($F_{3,54} = 7,098$ y $p < 0,001$) pero no entre muestreos ($F_{2,54} = 2,226$ y $p = 0,118$) (interacción no significativa) (**Figura A2.3**). Los subgrupos homogéneos de Tukey mostraron que la biomasa de invertebrados fue significativamente mayor en *Elodea* que en *Egeria* y *Stuckenia* ($p < 0,05$).

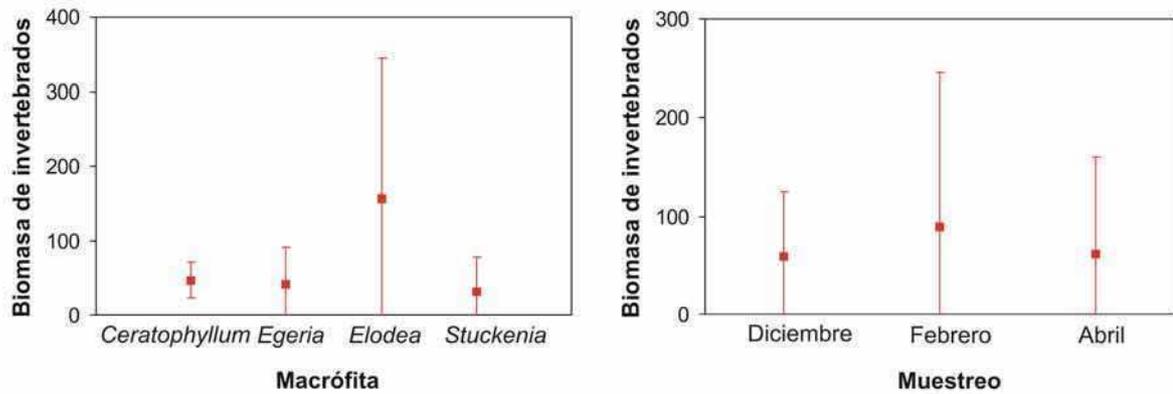


Figura A2.3. Biomasa promedio de macroinvertebrados (mg/g) por especie de macrófita y muestreo. Las barras indican el desvío estándar.

Por otro lado, no se encontró una correlación positiva significativa entre la biomasa de macroinvertebrados (g/g) y la DF 7X ($R = 0,197$ y $p = 0,143$).

La abundancia de colectores/recolectores correlacionó con la DF 7X ($R = 0,528$ y $p < 0,001$) (**Figura A2.4**).

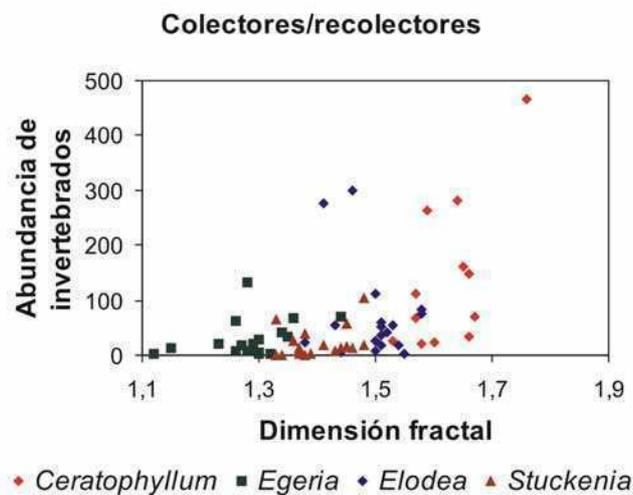


Figura A2.4. Relación entre la densidad de individuos (N/g) y la DF 7X para el principal grupo funcional de macroinvertebrados encontrado.

Algas epifitas

La comunidad de algas asociada a las macrófitas incluyó 40 taxa (**Tabla A2.1**).

Taxón	<i>Ceratophyllum</i>	<i>Egeria</i>	<i>Elodea</i>	<i>Stuckenia</i>	Todas las macrófitas
Bacillariophyceae					
<i>Amphora minutissima</i>	24084 (±61146)	8675 (±22790)	12777 (±27457)	19405 (±45896)	16235 (±6850)
<i>Biddulphia</i> sp.	1045 (±1765)	1722 (±4232)	4919 (±11037)	4118 (±16099)	2951 (±1860)
<i>Cocconeis</i> sp.	117291 (±126738)	205558 (±237154)	406746 (±456695)	389121 (±364583)	279679 (±141406)
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	1071 (±1259)	3029 (±4334)	5786 (±7347)	22227 (±84209)	8028 (±9661)
<i>Cymbella</i> sp.	6622 (±7668)	16918 (±27003)	59722 (±55658)	15556 (±11726)	24705 (±23787)
<i>Eunotia</i> sp.	5991 (±6908)	12521 (±33942)	23747 (±35034)	8091 (±19428)	12588 (±7922)
<i>Fragilaria</i> sp. 1	62415 (±101783)	56798 (±58111)	276798 (±58111)	117603 (±191512)	128403 (±102664)
<i>Fragilaria</i> sp. 2	8013 (±10824)	11211 (±11111)	44327 (±38151)	25183 (±34680)	22183 (±16538)
<i>Fragilaria</i> sp. 3	343 (±470)	359 (±554)	628 (±1352)	188 (±394)	379 (±183)
<i>Gomphonema affina</i>	8952 (±14600)	11021 (±27861)	33956 (±37514)	6647 (±14082)	15144 (±12668)
<i>Gomphonema acuminatum</i>	156 (±242)	363 (±866)	307 (±897)	95 (±402)	230 (±126)
<i>Gomphonema parvulum</i>	23595 (±28728)	109217 (±238995)	234411 (±247481)	61821 (±75502)	107261 (±91716)
<i>Gomphonema</i> sp.	51960 (±58940)	90658 (±89094)	426895 (±573606)	112891 (±178998)	170601 (±172708)
<i>Gyrosigma</i> sp.	247 (±626)	160 (±449)	238 (±982)	14 (±60)	165 (±108)
<i>Melosira varians</i>	10924 (±15173)	60438 (±100838)	253158 (±507376)	345205 (±737721)	167431 (±165433)
<i>Navicula peregrina</i>	112 (±266)	448 (±797)	1249 (±3309)	518 (±1566)	582 (±479)
<i>Navicula</i> sp. 1	281788 (±452761)	93564 (±209970)	448589 (±616773)	83821 (±86892)	226940 (±173598)
<i>Navicula</i> sp. 2	579 (±1237)	1838 (±3589)	5464 (±9304)	4971 (±1237)	3213 (±2379)
<i>Navicula</i> sp. 3	285 (±374)	210 (±360)	404 (±1666)	3222 (±11522)	1030 (±1463)
<i>Neidium</i> sp.	26 (±90)	39 (±163)	-	4100 (±17397)	1041 (±2040)
<i>Nitzschia amphibia</i>	55672 (±47742)	223358 (±304466)	863113 (±1033174)	153684 (±139440)	323957 (±365959)
<i>Nitzschia lacunarum/commutata</i>	2399 (±7387)	435 (±887)	3532 (±6950)	2125 (±4299)	2123 (±1279)
<i>Nitzschia paleacea</i>	4466 (±9294)	1843 (±2684)	14454 (±19896)	6515 (±13025)	6819 (±5437)
<i>Nitzschia</i> sp.	193 (±364)	195 (±458)	587 (±1479)	306 (±1049)	320 (±186)
<i>Pinnularia</i> sp.	2744 (±3490)	2040 (±1895)	17640 (±24958)	3085 (±5260)	6377 (±7521)
<i>Rhoicosphenia</i> sp.	831 (±1160)	936 (±2093)	6788 (±14671)	653 (±1168)	2302 (±2993)
<i>Surirella</i> sp. 1	679 (±800)	507 (±681)	820 (±1214)	702 (±1784)	677 (±129)
<i>Surirella</i> sp. 2	539 (±1283)	213 (±477)	818 (±2768)	-	392 (±360)
<i>Terpsinoe</i> sp.	233 (±545)	1414 (±4975)	537 (±1270)	275 (±1113)	615 (±549)
Chlorophyta					
<i>Bulbochaete</i> sp.	-	125 (±530)	45 (±184)	-	42 (±59)
<i>Chroococcus</i> sp.	117 (±151)	392 (±708)	1774 (±2629)	1020 (±2095)	826 (±737)
<i>Cosmarium</i> sp.	22 (±76)	161 (±468)	666 (±1805)	250 (±676)	275 (±277)
<i>Cladophora</i> sp.	1314 (±990)	13131 (±21901)	8784 (±10119)	2703 (±3968)	6483 (±5492)
<i>Closterium</i> sp.	975 (±1130)	1279 (±1989)	1476 (±2511)	1004 (±1333)	1183 (±238)

<i>Gomphosphaeria</i> sp.	-	97 (±309)	314 (±1295)	-	103 (±148)
<i>Scenedesmus</i> sp.	-	56 (±238)	192 (±790)	67 (±286)	79 (±81)
<i>Spirogyra</i> sp.	2816 (±5281)	926 (±1842)	17760 (±45298)	914 (±1786)	5604 (±8153)
<i>Stigeoclonium</i> sp.	8710 (±20626)	4876 (±9421)	18943 (±34314)	5256 (±11809)	9446 (±6562)
<i>Zygnema</i> sp.	1996 (±2306)	3013 (±3941)	37534 (±53020)	6602 (±10912)	12286 (±16947)
Cyanobacteria					
<i>Oscillatoria</i> sp.	11526 (±22254)	2046 (±3345)	11899 (±21274)	6078 (±8590)	7887 (±4716)
Todos los taxa	745225 (±692733)	1012205 (±635789)	3487463 (±2114476)	1463025 (±1618441)	1708844 (±1779719)

Tabla A2.1. Promedio de las densidades de algas (N/g) por especie de macrófita para las tres ocasiones de muestreo. ± desvío estándar.

Las densidades de algas presentaron diferencias entre las especies de macrófitas ($F_{3,54} = 9,973$ y $p < 0,001$) y entre los muestreos ($F_{2,54} = 10,550$ y $p < 0,001$) (ANOVA de dos factores, interacción no significativa). De acuerdo con el análisis de subgrupos homogéneos de Tukey, las macrófitas podrían ordenarse de acuerdo a su abundancia de algas epífitas de la siguiente manera: *Ceratophyllum* = *Egeria* = *Stuckenia* < *Elodea* ($p < 0,05$) (**Figura A2.5**).

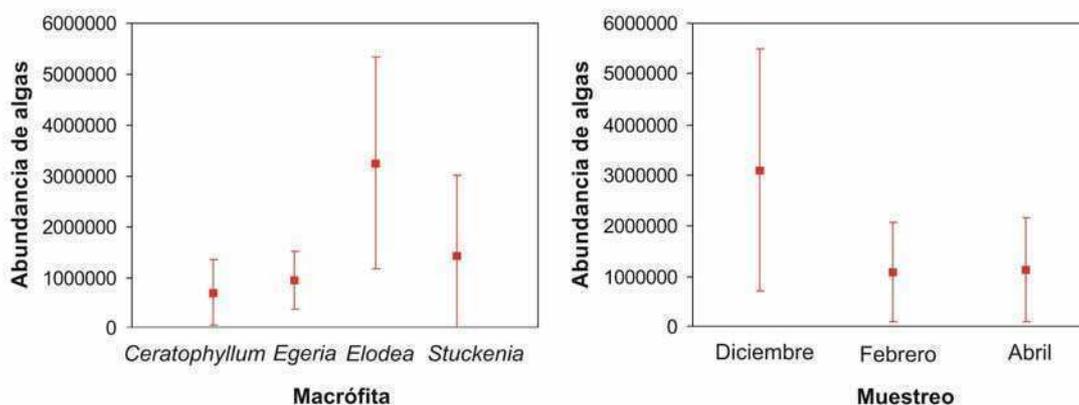


Figura A2.5. Densidad promedio de algas (N/g) por especie de macrófita y muestreo. Las barras indican el desvío estándar.

Se observaron diferencias estadísticamente significativas en la CI- α entre especies ($F_{3,54} = 9,077$ y $p < 0,001$) y entre muestreos ($F_{2,54} = 17,301$ y $p < 0,001$) (ANOVA de dos factores, interacción no significativa), siendo mayor en *Elodea* que en el resto de las macrófitas. Los subgrupos homogéneos de Tukey permitieron ordenar a los muestreos de la siguiente manera: febrero < abril =

diciembre ($p < 0,05$) (**Figura A2.6**). Respecto el peso orgánico seco, el mismo también difirió entre especies ($F_{3,54} = 13,623$ y $p < 0,001$) y entre muestreos ($F_{2,54} = 10,870$ y $p < 0,001$), siendo significativamente menor en febrero que en diciembre y abril ($p < 0,05$), y significativamente mayor en *Elodea* ($p < 0,05$) (**Figura A2.7**).

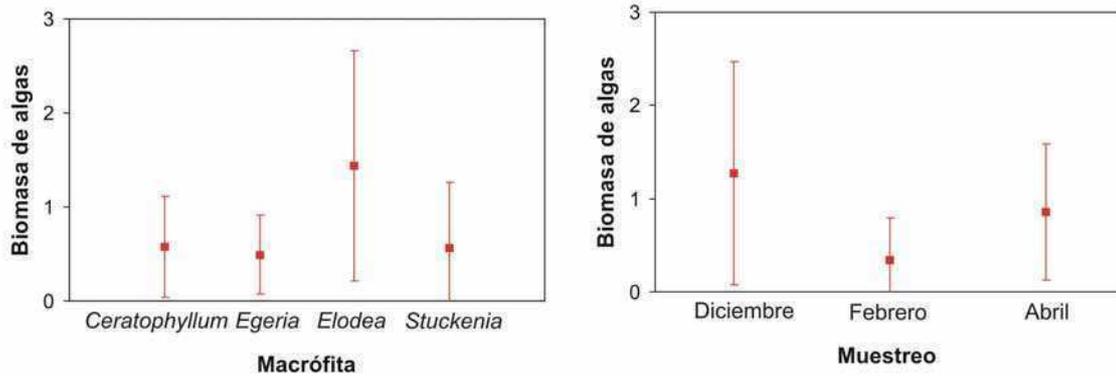


Figura A2.6. Biomasa promedio de algas epífitas (mg Cl-a/g) por especie de macrófita y muestreo. Las barras indican el desvío estándar.

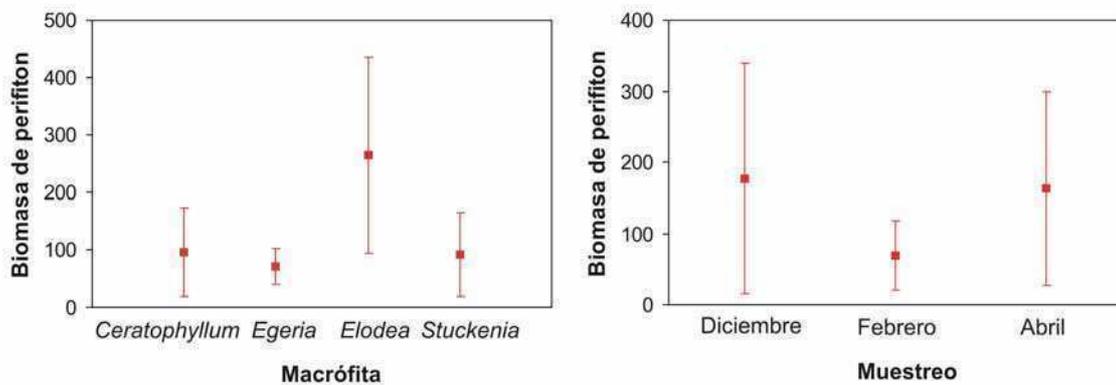


Figura A2.7. Biomasa promedio de perifiton (mg POS/g) por muestreo y por especie de macrófita. Las barras indican el desvío estándar.

No se encontraron correlaciones significativas de la dimensión fractal 7X con la densidad de algas ($R = -0,093$ y $p = 0,461$), la biomasa de algas ($R = 0,198$ y $p = 0,114$), o la biomasa de perifiton ($R = 0,165$ y $p = 0,190$).

La DF 220X correlacionó significativamente con la biomasa del biofilm expresada como POS ($R = 0,526$ y $p < 0,001$) o Cl-a ($R = 0,380$ y $p = 0,002$)

(Figura A2.8). Sin embargo, la densidad de algas no se encontró relacionada significativamente con la DF 220X ($R = 0,201$ y $P = 0,109$).

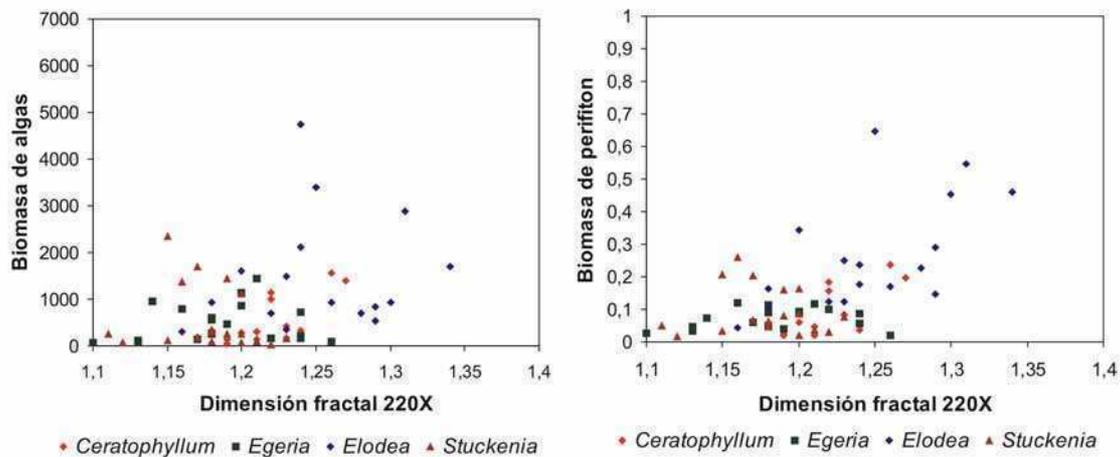


Figura A2.8. Biomasa de algas ($\mu\text{g Cl-}a/\text{g}$) y biomasa de perifiton ($\text{g POS}/\text{g}$) en función de la dimensión fractal 220X de la macrófita.

Relaciones entre los parámetros de las comunidades de invertebrados y algas

La densidad de macroinvertebrados (N/g) no correlacionó significativamente con la densidad de algas (N/g) ($R = -0,086$ y $p = 0,494$), ni con la biomasa de biofilm expresada como $\text{Cl-}a$ ($\mu\text{g}/\text{g}$) ($R = 0,047$ y $p = 0,710$) o POS (g/g) ($R = 0,142$ y $p = 0,261$).

La biomasa de macroinvertebrados (g/g) correlacionó significativamente con el POS (g/g) ($R = 0,364$ y $p < 0,001$), con la $\text{Cl-}a$ ($\mu\text{g}/\text{g}$) ($R = 0,317$ y $p < 0,001$) y con la densidad de algas (N/g) ($R = 0,355$ y $p = 0,004$) (**Figura A2.9**).

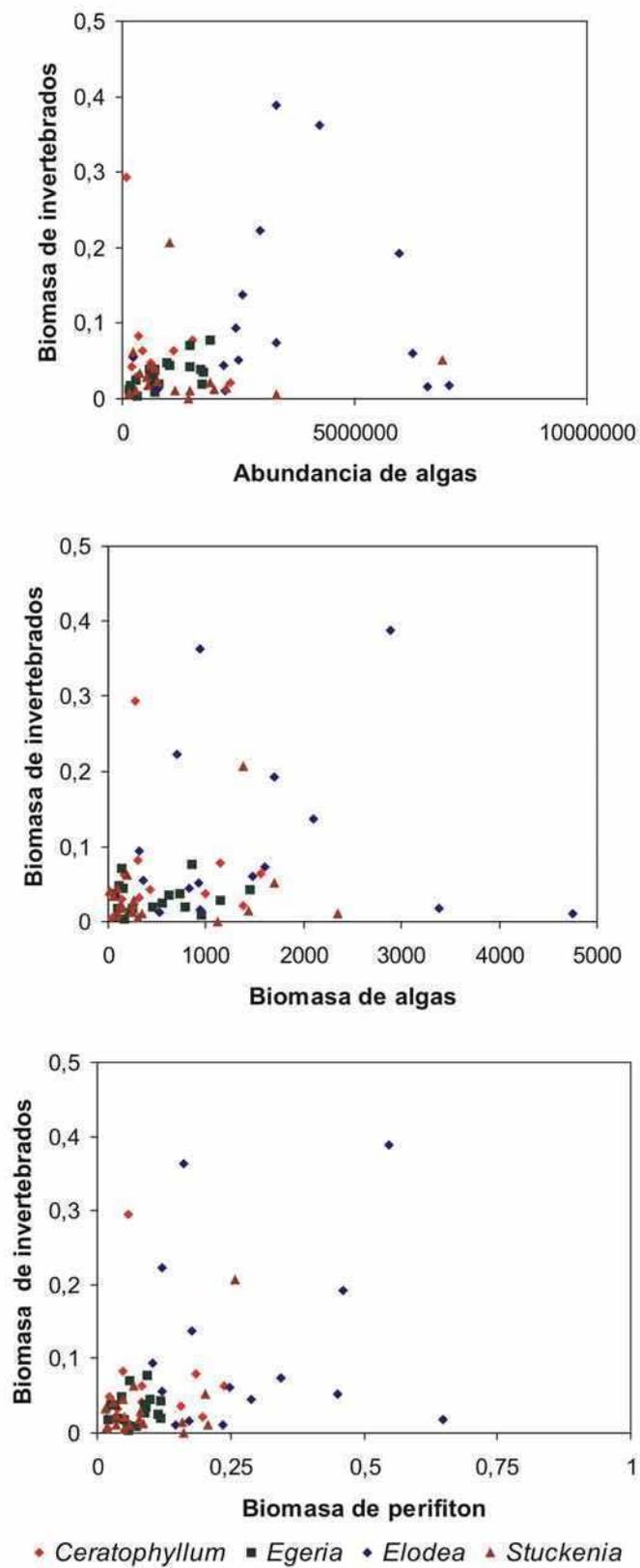


Figura A2.9. Relación de la biomasa de macroinvertebrados (g/g) con la biomasa de algas ($\mu\text{g Cl-a/g}$), la biomasa de perifiton (g POS/g) y la densidad de algas epífitas (N/g).

Discusión

Las densidades de invertebrados y algas mostraron prácticamente las mismas diferencias entre especies de macrófita y entre muestreos, al referir las abundancias por biomasa o área de macrófita. Lo mismo puede decirse para las relaciones observadas de las densidades y biomásas con las DF 7X y 220X.

Sólo en dos oportunidades las variables relativizadas por área o por biomasa de macrófita arrojaron resultados diferentes. La biomasa de algas cuantificada por la *Cl-a* relativizada por área de macrófita correlacionó significativamente con la DF 7X ($R = 0,246$ y $p = 0,048$), pero no ocurrió lo mismo al referirla por biomasa de macrófita. Por otro lado, la densidad de macroinvertebrados sólo correlacionó con la densidad de algas al referir ambas variables al área de la planta ($R = - 0,249$ y $p = 0,045$). En ambos casos la significación estadística fue cercana al límite del 5 %, y las diferencias entre estimadores podrían atribuirse a una mayor sensibilidad de las variables referidas al área de la macrófita para detectar diferencias entre tratamientos.

Anexo 3

A lo largo de esta tesis se ha mencionado que el espacio disponible determina directamente a la abundancia y afecta positivamente a la riqueza (Williams 1964, Connor & MacCoy 1979), por lo que el área y la forma de la macrófita deberían estudiarse independientemente (Taniguchi et al. 2003). Si bien se suele trabajar con abundancias absolutas o densidades referidas a la biomasa de macrófita, algunos autores han encontrado que la relación área- peso seco (A/PS) difiere entre especies de macrófitas (Sher-Kaul et al. 1995). Referir la densidad al área de la macrófita sería necesario para estudiar apropiadamente el efecto de la forma sobre los invertebrados. En esta tesis se trabajó con densidades referidas a la biomasa y densidades referidas al área de la macrófita. Según lo encontrado en el **Capítulo 5**, no existirían diferencias en la A/PS entre las macrófitas sumergidas estudiadas en el arroyo Las Flores, por lo que sería igualmente válido trabajar con densidades referidas al área o a la biomasa de las macrófitas. Por esta razón las conclusiones obtenidas a partir de ambos tipos de densidad fueron las mismas para los muestreos del **Capítulo 5** y para los experimentos del **Capítulo 6**. En este **Anexo 3** se presentan los resultados de los experimentos del **Capítulo 6** para las abundancia y biomasa de invertebrados y algas relativizadas por la biomasa de las macrófitas.

Resultados

Experimentos de selección activa de hábitat realizados en el laboratorio

Experimento 2: Selección entre *Egeria* y *Elodea*

No se encontraron diferencias entre *Egeria* y *Elodea* en cuanto a la biomasa de algas (CI-*a*: $F_{1,4} = 4,972$ y $p = 0,090$), pero la biomasa de perifiton fue mayor en *Elodea* (POS: $F_{1,4} = 30,999$ y $p = 0,005$) (**Figura A3.1**).

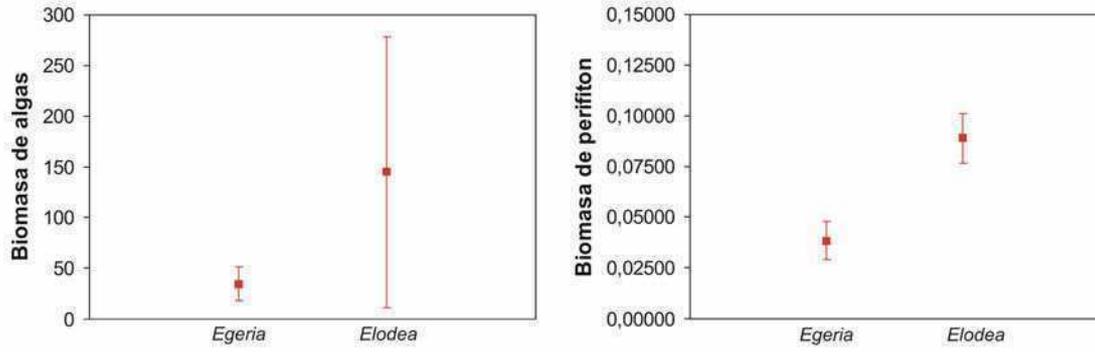


Figura A3.1. Promedio de la biomasa de algas ($\mu\text{g Cl-a/g}$) y de perifiton (g POS/g) por especie de macrófita. Las barras indican el desvío estándar.

Al final del experimento la abundancia de anfípodos fue significativamente mayor sobre *Elodea* que sobre *Egeria* ($F_{1,4} = 9,667$ y $p = 0,036$) (**Figura A3.2**).

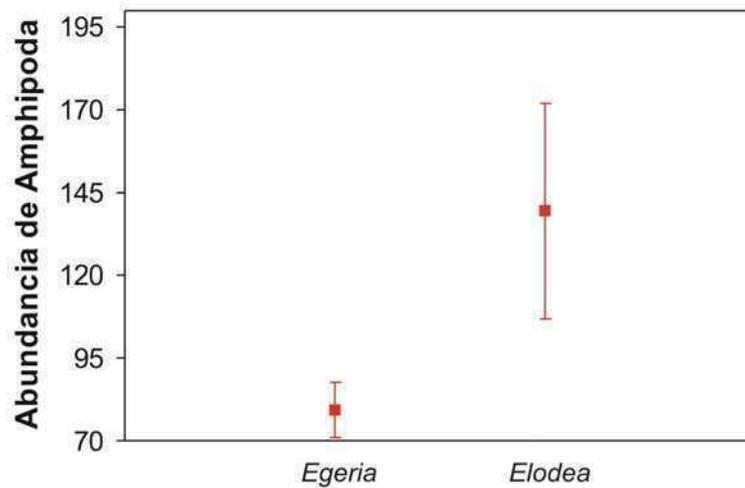


Figura A3.2. Densidad promedio de anfípodos (N/g) por especie de macrófita. Las barras indican el desvío estándar.

Experimento 3: Selección entre *Elodea* intacta y *Elodea* recortada

La biomasa de perifiton no difirió significativamente entre tratamientos (Cl-a: $F_{1,4} = 0,118$ y $p = 0,749$; POS: $F_{1,4} = 1,409$ y $p = 0,301$).

Se encontró una mayor densidad de anfípodos sobre *Elodea* recortada que sobre *Elodea* intacta (ANOVA: $F_{1,4} = 20,974$ y $p = 0,010$; U de Mann-Whitney: $p = 0,05$) (**Figura A3.3**).

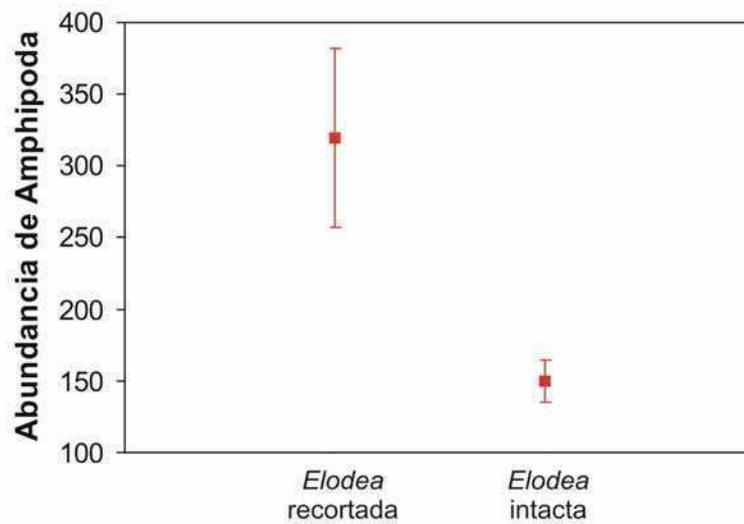


Figura A3.3. Densidad promedio de anfípodos (N/g) por tratamiento. Las barras indican el desvío estándar.

Experimentos realizados en el arroyo Las Flores

Experimento 2: Cambios en la complejidad de *Elodea* afectan la densidad de invertebrados

Algas

La Cl-*a* no mostró diferencias significativas entre tratamientos ni al inicio ($F_{1,6} = 0,062$ y $p = 0,811$) ni al final del experimento ($F_{1,6} = 0,011$ y $p = 0,921$). El POS mostró diferencias significativas entre tratamientos sólo al inicio del experimento ($F_{1,6} = 6,052$ y $p = 0,049$), siendo los valores promedio bajos comparados con los registrados en los muestreos (*Elodea* recortada: $0,10 \pm 0,01$ g/g y *Elodea* intacta: $0,0837 \pm 0,0002$ g/g; Promedio \pm desvío estándar).

Invertebrados

La densidad de macroinvertebrados no mostró diferencias significativas entre tratamientos ($F_{1,6} = 2,371$ y $p = 0,175$), pero correlacionó positivamente con la DF 7X al final del experimento ($R = 0,871$ y $p = 0,005$) (**Figura A3.4**). La biomasa de macroinvertebrados no fue afectada por el tratamiento (*Elodea* intacta = $0,4 \pm 0,4$ g/g, *Elodea* recortada = $0,5 \pm 0,7$ g/g; Promedio \pm desvío estándar) ni correlacionó con la DF 7X ($R = 0,582$ y $p = 0,170$), la Cl-*a* ($R = -0,423$ y $p = 0,345$) o el POS ($R = -0,444$ y $p = 0,318$).

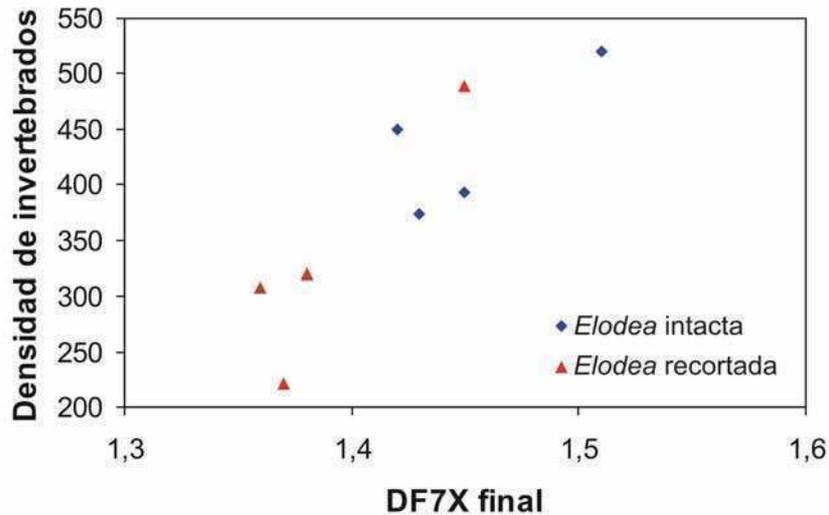


Figura A3.4. Densidad de macroinvertebrados (N/g) por tratamiento en función de la DF 7X al finalizar el experimento.

Experimento 3: La densidad de invertebrados de *Egeria* y *Elodea* es afectada positivamente por la complejidad de la arquitectura pero no por el riesgo de depredación

Al inicio no hubo diferencias significativas entre macrófitas en cuanto a la Cl-a ($F_{1,6} = 0,516$ y $p = 0,499$) y el POS ($F_{1,6} = 3,771$ y $p = 0,100$); sin embargo, al finalizar el experimento la biomasa de algas y de perifiton fueron significativamente mayor en *Elodea* que en *Egeria* (Cl-a: $F_{1,3} = 14,356$ y $p = 0,028$ y POS: $F_{1,3} = 22,286$ y $p = 0,018$) (**Figura A3.5**).

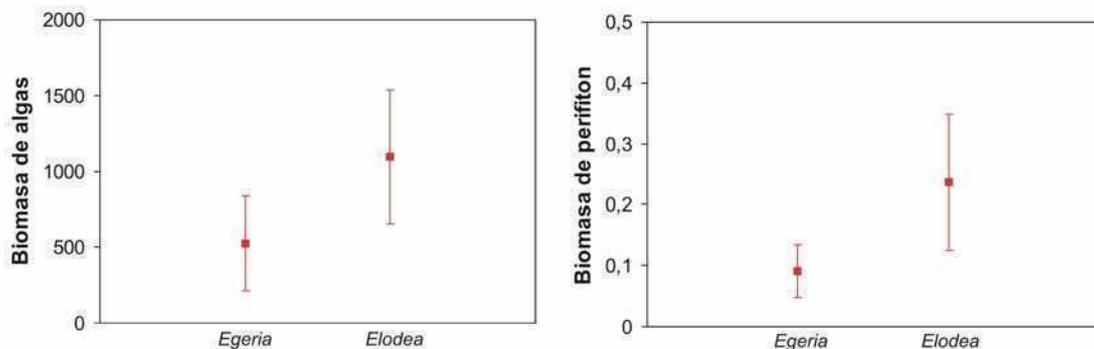


Figura A3.5. Promedio de la biomasa de algas ($\mu\text{g Cl-a/g}$) y de perifiton (g POS/g) por especie al finalizar el experimento. Las barras indican el desvío estándar.

No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos para la variable densidad de macroinvertebrados (ESPECIE: $F_{1,3} = 4,499$ y $p = 0,124$; DEPREDACIÓN: $F_{1,3} = 0,588$ y $p = 0,499$) (ANOVA de dos factores, interacción no significativa) (**Figura A3.6**).

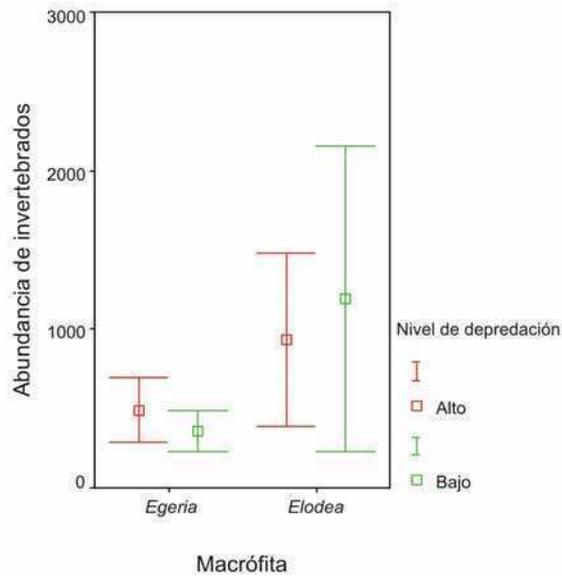


Figura A3.6. Densidad promedio de macroinvertebrados (N/g) por especie de macrófitas y por nivel de depredación. Las barras indican el desvío estándar.

Los ANOVA de los factores especie y nivel de depredación para las densidades de los principales taxa, sólo encontraron diferencias para el factor especie en Ephemeroptera ($F_{1,12} = 12,238$ y $p = 0,004$), Odonata ($F_{1,12} = 18,861$ y $p = 0,001$), y Diptera ($F_{1,12} = 16,808$ y $p = 0,001$) (interacciones no significativas) (**Figura A3.7**).

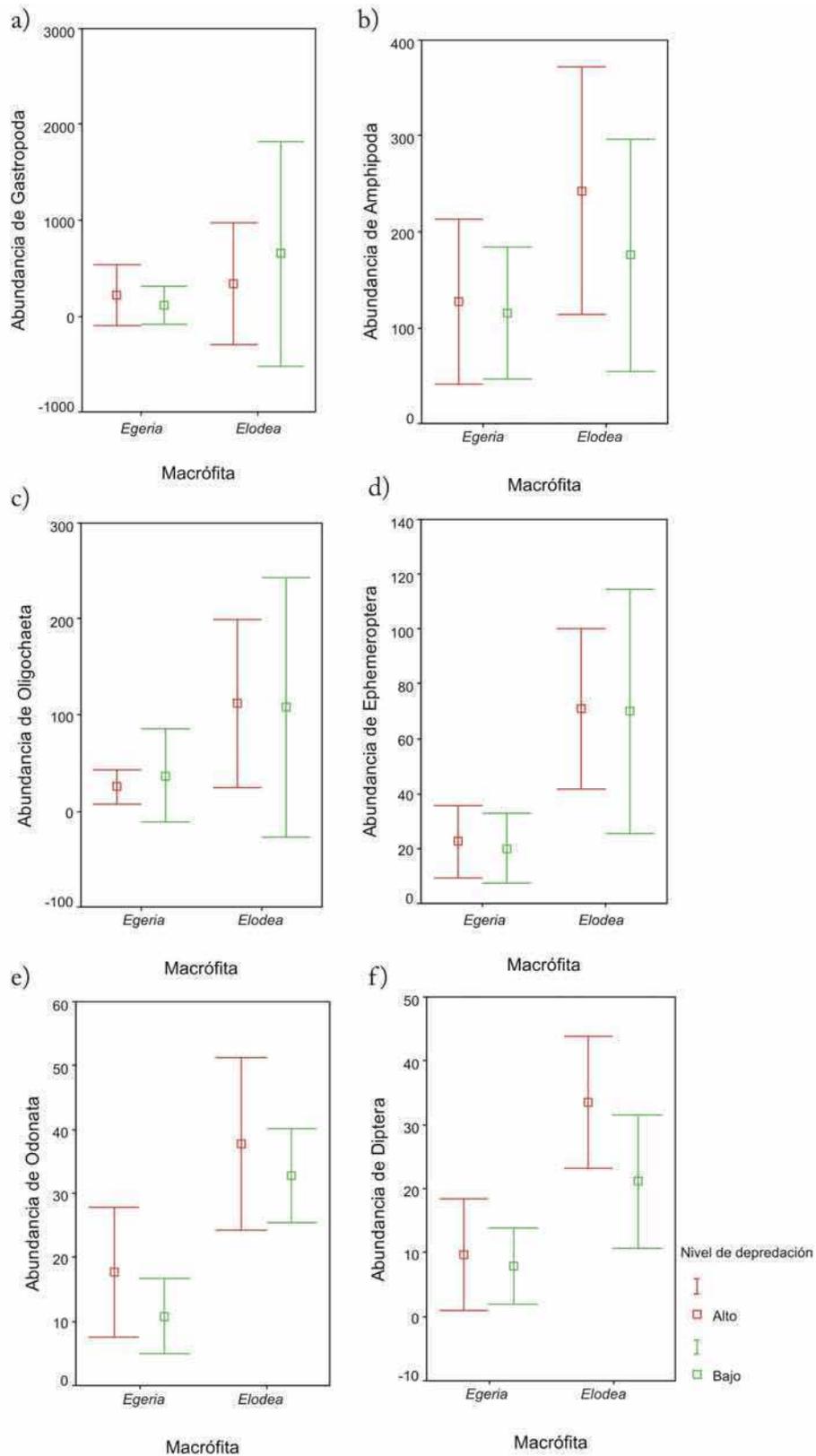


Figura A3.7. Densidad promedio (N/g) por especie de macrófita y por nivel de depredación, para los principales taxa de invertebrados: a) Gastropoda, b) Amphipoda, c) Oligochaeta, d) Ephemeroptera, e) Odonata y f) Diptera. Las barras indican el desvío estándar.

Hubo una correlación positiva significativa entre la DF 7X y la densidad de macroinvertebrados ($R = 0,726$ y $p = 0,001$) (**Figura A3.8**).

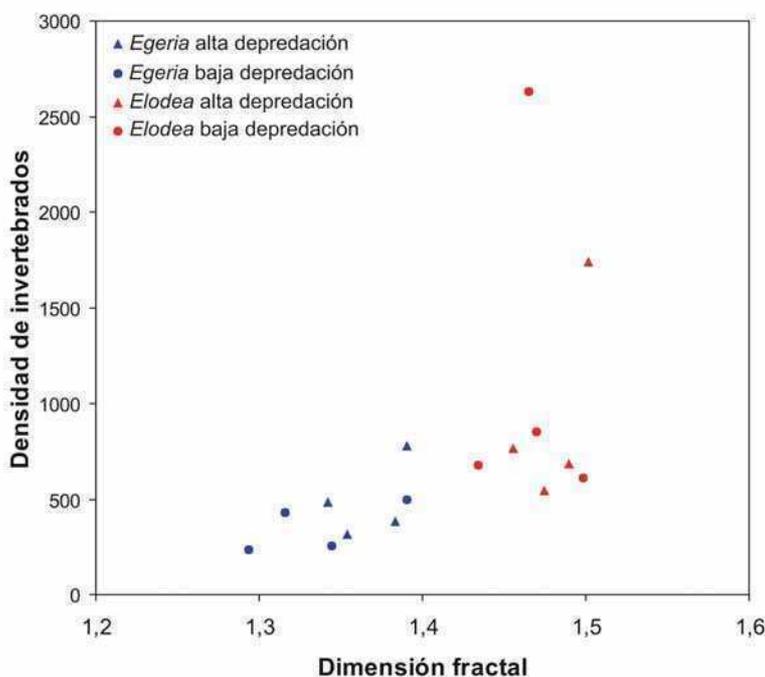


Figura A3.8. Densidad de macroinvertebrados (N/g) en función de la DF 7X.

Discusión

En los experimentos de selección activa y el experimento de colonización *Elodea* intacta vs. *Elodea* recortada del arroyo Las Flores, se obtuvieron idénticas conclusiones al expresar las densidades de invertebrados y algas por biomasa o área de macrófita. Sólo en el experimento de colonización *Egeria* vs. *Elodea* hubo algunas diferencias en los resultados al relativizar la abundancia de invertebrados por biomasa de macrófita. En particular, no pudieron encontrarse las diferencias entre tratamientos para el factor depredación señaladas en el **Capítulo 6**. Esto podría deberse a una mayor sensibilidad de las variables referidas al área de la macrófita para detectar diferencias entre tratamientos.