

Tesis Doctoral

Estructura espacial, temporal y trófica de las comunidades acuáticas del río Santa Cruz

Tagliaferro, Marina

2014-03-06

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:

Tagliaferro, Marina. (2014-03-06). Estructura espacial, temporal y trófica de las comunidades acuáticas del río Santa Cruz. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Tagliaferro, Marina. "Estructura espacial, temporal y trófica de las comunidades acuáticas del río Santa Cruz". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2014-03-06.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Estructura espacial, temporal y trófica de las comunidades acuáticas del río Santa Cruz

Autora: Marina Tagliaferro

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Director: Miguel Alberto Pascual
Consejera: Dra. Laura López Greco

Lugar de trabajo: Centro Nacional Patagónico (CENPAT)-CONICET. Puerto Madryn, Chubut, Argentina.
Buenos Aires, 2013

ESTRUCTURA ESPACIAL, TEMPORAL Y TRÓFICA DE LAS COMUNIDADES ACUÁTICAS DEL RÍO SANTA CRUZ

Resumen

En esta tesis se presenta el primer estudio integral de las comunidades acuáticas del río Santa Cruz. Se caracterizó la hidrología del río Santa Cruz enmarcado entre los grandes ríos de la Patagonia evidenciando una condición de baja variabilidad en el régimen de descargas hídricas y térmicas. Los ensambles comunitarios, incluyendo biofilms, macroinvertebrados bentónicos y peces fueron descritos en función de la complejidad espacial y temporal del ambiente. Los peces mostraron un patrón de distribución con mayor riqueza de especies y mayor abundancia en la cuenca alta. Los macroinvertebrados no mostraron un patrón definido a gran escala y a lo largo del río. Temporalmente, se observó una menor abundancia y riqueza de los diferentes ensambles en el período de aguas altas (verano). Las tramas tróficas, estudiadas a través del contenido estomacal y los análisis de isótopos estables, exhibieron relaciones más complejas en la cuenca alta, donde la trucha arco iris, *Oncorhynchus mykiss*, tuvo un rol de presa o depredador tope según el período ontogenético. Además, en estadios tempranos presentó una gran superposición en la dieta con la especie nativa *Galaxias maculatus*, consumiendo principalmente macroinvertebrados bentónicos. La línea de base aquí encontrada podrá ser utilizada para futuras evaluaciones ante posibles cambios antropogénicos como los emprendimientos hidroeléctricos.

Palabras claves:

Comunidades acuáticas – Salmónidos – Dieta – Grandes Ríos - Represas – Patagonia.

SPATIAL, TEMPORAL AND TROPHIC STRUCTURE OF SANTA CRUZ RIVER AQUATIC COMMUNITIES

Abstract

This thesis presents the first comprehensive study of the aquatic communities of the Santa Cruz River. The Santa Cruz River hydrology was characterized within the context of the largest rivers of Patagonia, revealing a condition of extremely low variability in the discharge and thermal regime. Community assemblages, including biofilms, benthic macroinvertebrates and fish were described in terms of spatial and temporal environmental complexity. Fish showed a greater species richness and abundance in the upper basin. Macroinvertebrates showed no clear pattern at the large scale along the river. Temporarily, there was a lower abundance and richness of the different assemblages in the high water period (summer). Food webs, studied using stomach contents and stable isotope analyzes, exhibited more complex relationships in the upper basin, where rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, had a role as prey or top predator along its ontogeny. In addition, in early stages it overlapped in diet with the native *Galaxias maculatus*, consuming mainly benthic macroinvertebrates. The baseline created could be used for future analysis of antropogenic effect like the implementation of hydroelectric projects.

Key-words:

Aquatic communities – Salmoniids – Diet – Large rivers - Dams – Patagonia.

Agradecimientos

En primer instancia agradezco al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por otorgarme la beca de doctorado que me ha permitido realizar el trabajo que expongo en la presente tesis y a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires por darme la posibilidad de acceder a mi formación doctoral de manera gratuita en manos de excelentes docentes y profesionales.

También quiero agradecer a mi Consejera de estudios Dra. Laura López Greco por guiarme en los cursos para mi formación, corregirme los informes de avance y ayudarme en la cuestiones administrativas de la Facultad.

Agradezco enormemente a mi familia, especialmente a mi papá y mi hermana, por su acompañamiento en momentos difíciles de mi doctorado, por el esfuerzo económico para proveerme de insumos y permisos para el desarrollo de este proyecto, por el tiempo invertido para realizar trámites administrativos y permisos, y principalmente por comprender mi repetida frase “tengo que trabajar, no puedo viajar”.

Le doy las gracias a mi psiquiatra el Dr. Mario Sánchez y a mi psicóloga la Lic. Virginia Conci por haberme ayudado a continuar con este proyecto, sobrellevar las dificultades de incorporarme al grupo de trabajo y por haberme mostrado el camino para evitar desencuentros y ayudarme a focalizarme en esta meta de obtener mi doctorado.

Agradezco también la gran ayuda de la Dra. Laura Miserendino quien actuó como una impecable directora - guiándome en el trabajo a campo, la identificación de invertebrados, el procesamiento y el análisis de datos- y por su energía para ordenar ideas, encaminarme en otras miradas de la ecología de las comunidades e incorporarme a la intervención en talleres y jornadas relacionadas.

Agradezco a mi director Dr. Pascual y su grupo por haberme elegido para este proyecto doctoral y por las enseñanzas que he tomado del grupo. Quisiera agradecer especialmente a Julio Lancelotti por su enorme predisposición para guiarme al llegar al grupo, su ayuda en la parte comunitaria, los modelos y por haberme hecho un espacio de participación.

Quisiera agradecer a la comunidad del Centro Nacional Patagónico, a su directora la Dra. Mirtha Lewis por haberme otorgado un lugar de trabajo y haberme guiado en decisiones para mi doctorado, a Norberto De Garin por haber puesto a punto y renovado completamente la sala de óptica, así como por su predisposición para transmitir sus conocimientos.

Finalmente, quiero agradecer la compañía en diferentes etapas de este proyecto a Pablo Shmerkin, a Pablo Villarreal y a la pequeña Frida Natascha Tagliaferro Ortiz por llenarme de alegría con sus dibujos, comentarios, reclamos y exposiciones principalmente en el momento de escribir la tesis.

a Frida...

INDICE

Contenidos

Capítulo I	1
Capítulo I. Introducción	2
1.1. Introducción de los salmónidos a los ambientes fluviales Patagónicos	2
1.2. Introducción a las relaciones tróficas en ambientes acuáticos	6
1.3. Área de Estudio	9
1.4. Objetivos	11
1.5. Contenidos y estructura de la Tesis	12
Capítulo II	16
Capítulo II. Caracterización Hidrológica y Térmica del Río Santa Cruz	17
2.1. Introducción	17
2.2. Área de estudio	19
2.3. Metodología de estudio	21
2.4. Resultados	23
2.5. Discusión – La Hidrología de los Grandes Ríos de Patagonia	27
Capítulo III	31
Capítulo III. El Ensamble de Macroinvertebrados Bentónicos	32
3.1. Los macroinvertebrados bentónicos	32
3.2. Metodología del Estudio	34
3.3. Resultados	42
3.3.1. Muestreo sistemático	42
3.3.2. Muestreo espacio-temporal	60
3.4. Discusión	81
Capítulo IV	88
Capítulo IV. El Ensamble de Peces – Relaciones Tróficas	89
4.1. Introducción	89

4.2. Metodología.....	93
4.3. Resultados.....	99
4.3.1. Muestreo Sistemático.....	99
4.3.2. Muestreo espacio-temporal.....	108
4.4. Discusión	122
Capítulo V.....	129
Capítulo V. Tramas tróficas desde una aproximación isotópica	130
5.1. Introducción	130
5.2. Metodología.....	133
5.3. Resultados.....	136
5.3.1. Patrón general.....	136
5.3.2. Rol de los peces	141
5.3.3. Posición trófica.....	153
5.4. Discusión	154
Capítulo VI.....	159
Capítulo VI. Conclusiones Generales.....	160
Referencias bibliográficas	167

Figuras

Fig. 1.1. Desembarco a principios del 1900 en Tierra del Fuego con ovas provenientes de EE.UU. Pescadores capturan peces salmónidos adultos aguas adentro de la Patagonia.	2
Fig. 1.2. Densidad de invertebrados bentónicos y riqueza de especies total hallados en 29 ríos y arroyos Patagónicos. Gráfico adaptado de Miserendino (2001).	4
Fig. 1.3. Datos preliminares de peces por ecorregiones de agua dulce: riqueza de especies. El rango natural corresponde al método de optimización de Jenk. Tomado de Abell et al. (2008). 6	6
Fig. 1.4. Mapa del Río Santa Cruz. Límites Oeste y Este del área estudiada y lugar donde se ubicarán las represas.	10

Fig. 2.1. Mapa del Sur de Argentina y Chile presentando los campos de Hielo Patagónico Norte (HPN), Hielo Patagónico Sur (HPS). Imagen satelital del HPS, Lago Viedma y Lago Argentino. Tomado de Skvarca (2002).	18
Fig. 2.2. Colección de grandes ríos de Patagonia Argentina y Chilena.	19
Fig. 2.3. Mapa del Río Santa Cruz en su morfología encajonada al cruzar la meseta.....	20
Fig. 2.4. Imágenes satelitales y fotografías del Río Santa Cruz canalizado y de la vuelta del Primer. Imágenes satelitales tomadas de Google Earth (2010).	24
Fig. 2.5. Datos hidrológicos de los grandes ríos de Patagonia. a) Rango de caudales y caudal medio; b) Mes de máximo y mínimo caudal; y c) Coeficiente de variación inter e intra-anual de los caudales.	25
Fig. 2.6. Características térmicas e hidrológicas del Río Santa Cruz en la estación Charles Fuhr. Patrón diario de temperatura media. Patrón mensual de caudales.....	27
Fig. 3.1. Red de deriva armada red de pateo.	32
Fig. 3.2. Puntos de muestreo a lo largo del río para el estudio espacio-temporal. Fuente Google Earth.....	36
Fig. 3.3. Variables de hábitat estables a lo largo del río o con picos de variación.....	44
Fig.3.4. Abundancia relativa de macroinvertebrados (%), biomasa (g m^{-2}) y riqueza de especies en el eje longitudinal del río Santa Cruz.....	47
Fig. 3.5. Abundancia y biomasa relativa de grupos funcionales alimentarios a lo largo del río..	50
Fig.3.6. Análisis de redundancia canónica RDA-biplot con el ordenamiento de los taxa y las variables ambientales log-transformadas.....	52
Fig. 3.7. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los plecópteros.....	55
Fig. 3.8. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para las efímeras.....	56
Fig. 3.9. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los tricópteros.	57
Fig. 3.10. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los anfípodos.	58
Fig. 3.11. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los coleópteros.....	59
Fig. 3.12. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM el orden Diptera.	60

Fig. 3.13. Correlaciones entre las variables físico-químicas medidas.	63
Fig. 3.14. Análisis de componentes principales de los sitios de estudio en función de las condiciones ambientales.	64
Fig. 3.15. Abundancia de los macroinvertebrados a lo largo de los períodos de muestreo.	66
Fig. 3.16. Abundancia relativa de los taxa más abundantes (>1%) y porcentaje de sitios donde se encontraron.	69
Fig. 3.17. Análisis de Correspondencia Canónica CCA de los taxa y las variables ambientales log-transformadas.	71
Fig. 3.18. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los anélidos	74
Fig. 3.19. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los gasterópodos.	75
Fig. 3.20. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los anfípodos.	76
Fig. 3.21. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM de las efímeras.	77
Fig. 3.22. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM de los plecópteros.	78
Fig. 3.23. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM de los coleópteros.	79
Fig. 3.24. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM de los tricópteros.	80
Fig. 3.25. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los quironómidos.	81
Fig. 4.1. Relación de abundancia entre puyen y trucha arco iris a lo largo de los 52 sitios de muestreo separados por zonas del río (cuenca alta, media y baja).	100
Fig. 4.2. Diagrama de ordenamiento mediante el análisis de N-MDS usando métricas de distancia de Bray-Curtis entre las dietas de los peces (%Fi numérico).	103
Fig. 4.3. Diagrama de ordenamiento mediante el análisis de N-MDS usando métricas de distancia de Bray-Curtis entre las dietas de los peces (%Bi biomasa).	104
Fig. 4.4. Estrategias de alimentación de la trucha y puyen para la cuenca alta, media y baja.	106
Fig. 4.5. Índice de electividad de presas de Ilev por el puyen y por la trucha.	107
Fig. 4.6. Histograma de tallas de la trucha arco iris para los períodos de muestreo.	108

Fig. 4.7. Proporción numérica del contenido estomacal de la trucha arco iris para los estadios i, en condición de aguasy dividido por zonas de la cuenca.....	109
Fig. 4.8. Ordenamiento del análisis N-MDS a partir de datos de biomasa en la dieta para diferentes estadios de trucha arco iris correspondiente a períodos de aguas bajas (AB), medias (AM) y altas (AA). Valor de stress= 0,15.....	111
Fig. 4.9. Ordenamiento del análisis N-MDS a partir de datos de frecuencias numéricas en la dieta para diferentes estadios de trucha arco iris correspondiente a períodos de aguas bajas (AB), medias (AM) y altas (AA). Valor de stress= 0,17.	112
Fig. 4.11. Índice de electividad de Ivlev de presas por el puyen y por la trucha.	115
Fig. 4.12. Proporción de especies capturadas por período (aa: aguas bajas; am: aguas medias; ab: aguas bajas) y cuenca (caa: cuenca alta en desembocadura del río Bote; ca: cuenca alta; cm: cuenca media; cb: cuenca baja).	117
Fig. 4.13. Ordenamiento de los sitios (según período y zona de la cuenca) en relación a la abundancia de los peces capturados.	117
Fig. 4.14. Frecuencia numérica de las diferentes presas a la dieta de las especies capturadas. Contribución a los mismos grupos en biomasa.	119
Fig. 4.15. Ordenamiento del análisis N-MDS a partir de datos de frecuencias en biomasa en la dieta para diferentes especies capturadas. Valor de stress= 0,05.	120
Fig. 4.16. Esquema de la trama trófica en la cuenca alta.....	127
Fig. 4.17. Esquema de la trama trófica en la cuenca baja	127
Fig. 5.1. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de las diferentes gremios y peces en la cuenca alta del río Santa Cruz. r.	137
Fig. 5.2. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de los diferentes gremios y peces en la cuenca media del río Santa Cruz.....	138
Fig. 5.3. Clasificación de los diferentes gremios de la cuenca alta en función de los valores del isótopo de nitrógeno.....	139
Fig. 5.4. Clasificación de los diferentes gremios de la cuenca media en función de los valores del isótopo de nitrógeno.	140

Fig. 5.5. Biomasa relativa en el contenido estomacal de las truchas juveniles del primer año, segundo y mayores a los dos años. Abajo: valores isotópicos de las presas (con baja superposición) y ubicación corregida de la trucha arco iris para los diferentes estadios.	144
Fig. 5.6. Cuenca alta. Función de densidad para la proporción de las presas a la dieta de la trucha arco iris.	145
Fig. 5.7. Cuenca media. Función de densidad para la proporción de las presas a la dieta de la trucha arco iris.....	146
Fig. 5.8. Diferencias en los valores de isótopos de ^{13}C y ^{15}N entre el puyen de la cuenca alta respecto a la cuenca media y baja.	147
Fig. 5.9. Cuenca alta. Valores isotópicos corregidos del puyen y las cinco presas que evidencian un aporte a la biomasa en su dieta.....	147
Fig. 5.10. Cuenca Media. Valores isotópicos corregidos del puyen en la cuenca media y las presas que evidencian un aporte a la biomasa en su dieta.	148
Fig. 5.11. Cuenca alta. Valores isotópicos corregidos de los juveniles de salmón Chinook y las tres presas que más aportan a la biomasa en su dieta.	149
Fig. 5.12. Cuenca alta. Función de densidad para la proporción de las presas seleccionadas juveniles de salmón Chinook.	149
Fig. 5.13. Cuenca alta. Valores isotópicos corregidos de adultos de trucha marrón y las cuatro presas que más aportan a la biomasa en su dieta.....	150
Fig. 5.14. Cuenca alta. Función de densidad para la proporción de las presas a la dieta de la trucha marrón.....	150
Fig. 5.15. Valores isotópicos corregidos de adultos de trucha de lago y las tres presas que más aportan a la biomasa en su dieta.....	151
Fig. 5.16. Cuenca alta. Función de densidad para la proporción de las presas a la dieta de la trucha de lago.	151
Fig. 5.17. Cuenca alta. Valores isotópicos corregidos de percas adultas y las cinco presas que evidencian un aporte a la biomasa en su dieta.	152
Fig. 5.18. Cuenca alta. Función de densidad para la proporción de las presas a la dieta de la perca.	153

Tablas

Tabla 2.1. Ajuste polinómico del caudal medio mensual del Río Santa Cruz para una serie de 10 años.....	26
Tabla 2.2. Ajuste polinómico de la temperatura media del Río Santa Cruz.....	26
Tabla 3.1. Cantidad de muestras tomadas por lugares (por cuenca) en cada período de muestreo. La distancia de los sitios respecto al Lago Argentino se indica como “km”.	36
Tabla 3.2. Variables físico-químicas medidas en cada punto de muestreo. Se asigna valor medio, desvío estándar y rango.	43
Tabla 3.3. Matriz de correlación entre variables ambientales. En el triangulo superior derecho se observan los valores de correlación de Pearson.	45
Tabla 3.4. Abundancia relativa (individuos m ⁻² , media, desvío estándar DE y máximo % de presencia por sitios).....	48
Table 3.5. Valores eigenvalues de los ejes y peso de correlaciones intraset entre los ejes del RDA y las variables ambientales en relación a la abundancia de los diferentes taxa de macroinvertebrados.....	53
Table 3.6. Selección de modelos para los órdenes.....	54
Tabla 3.7. Variables físico-químicas medidas en cada punto de muestreo. Valor medio y desvío estándar.. ..	62
Tabla 3.8. Abundancia relativa (individuos m ⁻² , media, desvío estándar DE), % de presencia por sitios y FFG: grupos alimentarios funcionales.	67
Table 3.9. Valores eigenvalues de los ejes y peso de correlaciones intraset entre los ejes del CCA y las variables ambientales en relación a la abundancia de los diferentes taxa de macroinvertebrados.....	72
Table 3.10. Selección de modelos.....	73
Tabla 4. 1. Abundancia natural de los macroinvertebrados (%D), abundancia relativa (%A), frecuencia de ocurrencia (%Fi), abundancia de específica de la presa en individuos (Pi) y biomasa (Pi-B) de presas en los contenidos estomacales de <i>O. mykiss</i> y <i>G. maculatus</i>	101
Tabla 4.2. Análisis de N-MDS de métricas de distancia de Bray-Curtis entre las dietas de los peces (%Fi y %Bi).	104
Tabla 4.3. Análisis de N-MDS de métricas de distancia de Bray-Curtis entre las dietas de los peces (%Fi y %Bi).	111
Tabla 4.4. Análisis ANOSIM de N-MDS de métricas de distancia de Bray-Curtis entre las especies de peces capturados (%Fi y %Bi).	121
Tabla 5.1. Resultados del MANOVA. Separación de los gremios en la cuenca alta.....	140

Tabla 5.2. Resultados del MANOVA para la cuenca media.	140
Tabla 5.3. Comparaciones entre taxa dentro de un mismo gremio para la cuenca alta y baja. En caso de encontrarse diferencias entre medias ($p < 0,05$), se efectuaba la prueba de Hotelling (s= diferencias significativas; ns diferencias no significativas).....	141
Tabla 5.4. Posiciones tróficas estimadas para los diferentes taxa de las tramas tróficas de la cuenca media y alta.	154

Capítulo I

Capítulo I. Introducción

1.1. Introducción de los salmónidos a los ambientes fluviales Patagónicos

Un poco de historia. Durante el Siglo XX surgieron muchos avances tecnológicos y exploraciones en el conocimiento que acompañaron a las ciencias biológicas, directamente, como la invención del microscopio electrónico o indirectamente, como el transporte marítimo, aéreo o terrestre. Simultáneamente, las exploraciones a zonas alejadas de las grandes ciudades dieron lugar a planes políticos para el “aprovechamiento” de los sistemas naturales como fue el caso de la siembra de alevines de salmónidos para el desarrollo de la pesca y la acuicultura. Algunos administradores y entes políticos mediaron la introducción de salmónidos en Chile (Basulto, 2003), Nueva Zelanda (McDowall, 1990; Flecker y Townsend, 1994) y Argentina (Tulian, 1908; MacCrimmon, 1971, Lever, 1996). Las consecuencias de estas acciones comenzaron a ser estudiados intensivamente en los últimos 25 años, con especial atención en los efectos de salmónidos sobre las comunidades nativas (Crowl et al., 1992; Arismendi et al., 2009; Young et al., 2010), el uso de los recursos (Kusabs y Swales, 1991; Buria et al., 2007), la posible competencia y la depredación de especies nativas (McIntosh et al., 1992; Macchi et al., 1999; McDowall, 2003), y la superposición de nicho (Arismendi et al., 2012; Correa et al., 2012; McHugh et al., 2012).

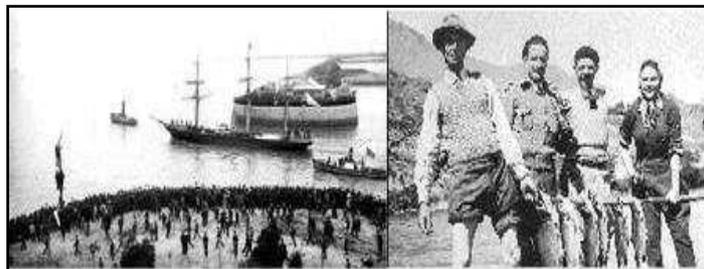


Fig. 1.1. Desembarco a principios del 1900 en Tierra del Fuego con ovas provenientes de EE.UU. A la derecha, pescadores capturan peces salmónidos adultos aguas adentro de la Patagonia. Caras y Caretas n°919 año 1916.

Podríamos considerar la introducción de especies en la Patagonia como consecuencia de los preconceptos existentes en la época respecto a la baja biodiversidad Patagónica o a la falta de valor utilitario de las especies nativas. La ubicación remota, poco poblada, de difícil acceso y clima inhóspito habrían sido algunos de los factores determinantes al momento de estudiar estas áreas (Aniya et al., 1996). Las primeras exploraciones a la Patagonia extra-Andina Argentina caracterizaron a la región como pobre con baja diversidad y con “caracteres negativos: sin viviendas, sin árboles, con plantas enanas” (Darwin, 1839) o como “áreas tristes” (Moreno, 1876).

Ríos de la Patagonia. La región Patagónica incluye ríos de diferentes órdenes, desde pequeños arroyos con pendientes marcadas y vegetación riparia boscosa hasta grandes ríos con una suave pendiente, generalmente interrumpidos por represas, atravesando algunos la estepa de Oeste a Este hasta desembocar en el Océano Atlántico. En la Patagonia Austral (al sur de los 46°S) los ríos han permanecido relativamente vírgenes hasta el presente, algo que cambiará drásticamente en los próximos años. Los tres grandes ríos de la región, el Santa Cruz ($691 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) en Argentina, y el Baker ($875 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) y Pascua ($574 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) en Chile, serán modificados en los próximos años por la construcción de megaproyectos hidroeléctricos. Los tres ríos se originan en los enormes campos de hielo austral, cuyos glaciares están sufriendo una marcada retracción como consecuencia del cambio climático (Rivera et al., 2005), con efectos hidrológicos inexplorados. Todos estos ríos, además, tienen importantes poblaciones de salmónidos exóticos (Pascual et al., 2001; Correa y Gross, 2008).

Comunidades acuáticas. La subregión extra-andina de estepa Patagónica resulta un área poco diversa y con baja riqueza de flora y fauna. Esto coincide con los grandes patrones geográficos de riqueza y composición de especies en los que varios factores climáticos como la temperatura son determinantes en la distribución de especies (Currie, 1991; Lomolino, 2001; Whittaker et al., 2001). Los ensamblajes más conspicuos

en estos sistemas acuáticos son representados por los macroinvertebrados bentónicos y los peces.

Los ensambles de macroinvertebrados bentónicos más abundantes de ríos y arroyos de la Patagonia están conformado por los órdenes Diptera, Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera, generalmente reportados en ambientes dulceacuícolas con poco efecto antrópico (Wais, 1987, 1990; Miserendino y Pizzolón, 2004; Oyanedel et al., 2008). Tanto la densidad como riqueza de especies es variable entre diferentes cuerpos de agua de la región (Fig. 1.2; Miserendino, 2001). Los patrones de riqueza en función de la temperatura, altitud y latitud son concordantes con lo predicho por otros autores en relación a la severidad del hábitat, a los que agregan el origen de las aguas (glaciarío, nival, etc.), topografía y las condiciones climáticas (Castella et al., 2001; Füreder, 2007; Jacobsen y Dangles, 2011).

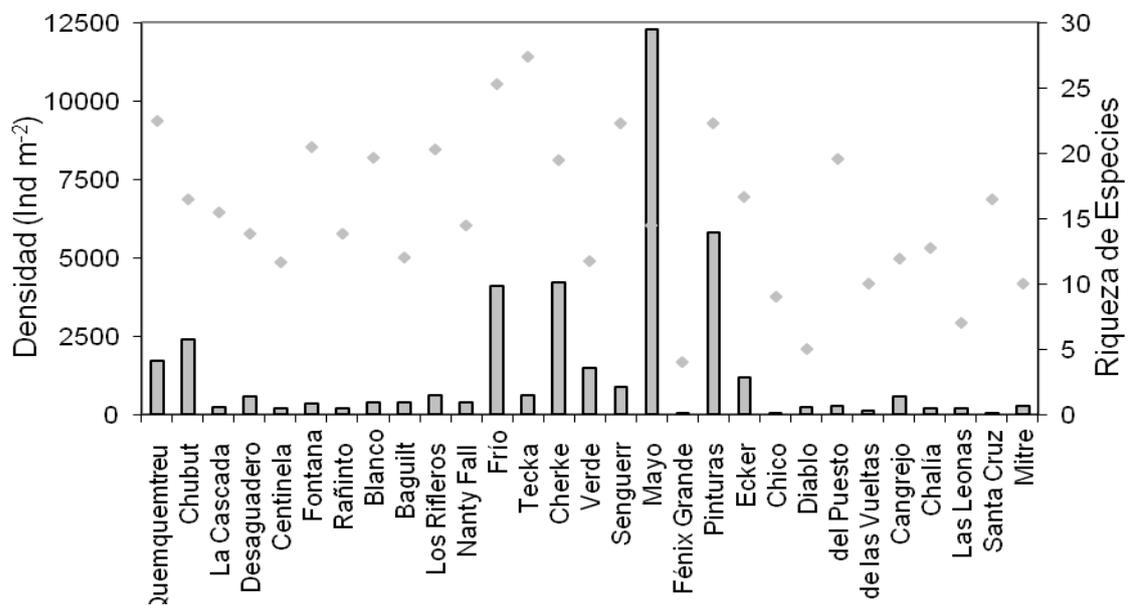


Fig. 1.2. Densidad de invertebrados bentónicos (barras) y riqueza de especies total (puntos) hallados en 29 ríos y arroyos Patagónicos. Gráfico adaptado de Miserendino (2001).

Algunos macroinvertebrados bentónicos son particularmente sensibles a cambios en las condiciones ambientales, razón por la cual son considerados buenos bioindicadores (Miserendino y Archangelsky, 2006; Dougall, 2007; Miserendino et al., 2008; Kutschker et al., 2009). Sumado a esta característica, este grupo es fundamental dentro de las tramas tróficas fluviales debido a que en él se encuentran representados todos los grupos funcionales tróficos (Vallania y Corigliano, 2007; Oyanedel et al., 2008). Por último, los macroinvertebrados bentónicos resultan la principal fuente de alimento de los peces en ríos templados a lo largo de su ontogenia, como por ejemplo los salmónidos introducidos (Power, 2001; Buria et al., 2007; Miserendino et al., 2008; Buria et al., 2009).

Otro de los ensambles fluviales conspicuos más ampliamente estudiados en los ríos es el de los peces. En Patagonia, al igual que los macroinvertebrados bentónicos, este ensamble presenta muy baja riqueza y densidad en comparación con otros ríos a latitudes menores (Fig. 1.3; Ringuelet, 1975; Abell et al., 2008) o respecto a aquellos que presentan aporte alóctono (López et al., 2005; Ibarra et al., 2011). Esta región se caracteriza por el bajo número de especies de peces presentes, que no supera las 29, entre nativas y exóticas (Baigún y Ferriz, 2003), contrastando notablemente con las más de 350 especies presentes en la vecina provincia Parano-Platense (López et al., 2005).

La baja diversidad de especies con respecto a otras ecorregiones tiene además su correlato en la abundancia, lo cual se manifiesta en diferentes taxa, como microalgas (Pizzolón et al., 1995; Parra, 2006), macrófitas (Hauenstein, 2006; San Martín et al., 2011), zooplancton (Villalobos, 2006; Modenutti, et al., 2010; Hylander et al., 2011), insectos (Miserendino, 2001; Oyanedel et al., 2008; Pessacq y Miserendino, 2008) y peces (Baigún y Ferriz, 2003; Habit et al., 2006; Junk, 2007; Pascual et al., 2007).

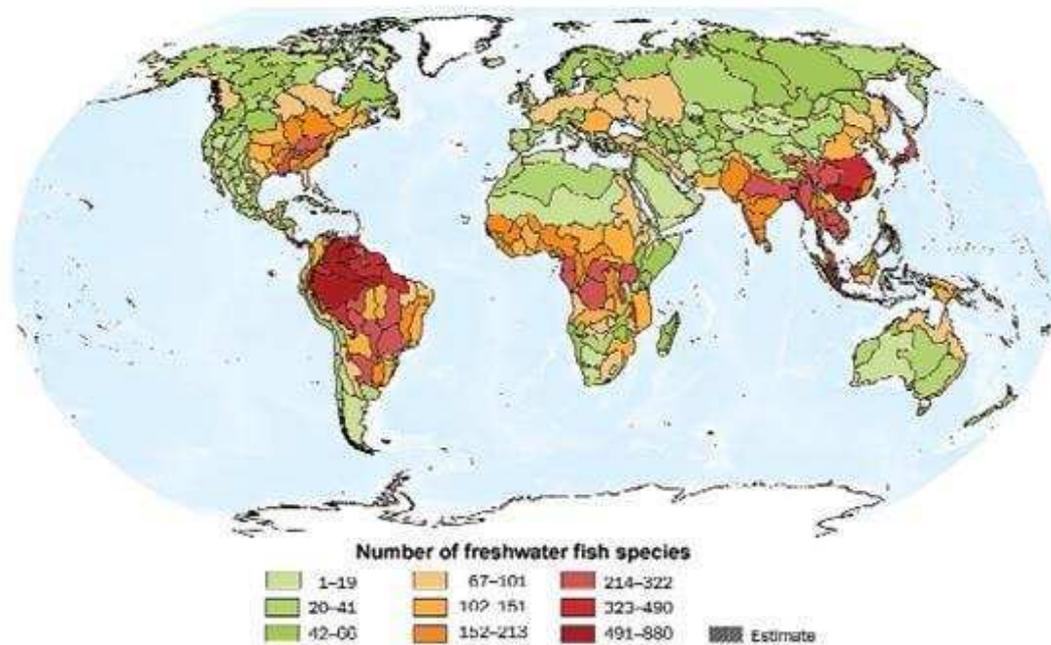


Fig. 1.3. Datos preliminares de peces por ecorregiones de agua dulce: riqueza de especies. El rango natural corresponde al método de optimización de Jenk. Tomado de Abell et al. (2008).

1.2. Introducción a las relaciones tróficas en ambientes acuáticos

Estructura Trófica. En comparación con los sistemas terrestres, los sistemas acuáticos son relativamente simples en su estructura funcional y tienden a ser tróficamente estructurados (Polis et al., 2000). Esto se debe a que las presas son relativamente pequeñas respecto a los depredadores y típicamente palatables, los hábitats son relativamente discretos y homogéneos, y la dinámica poblacional de las presas es rápida en relación a aquella de los depredadores (Power, 2000). En ríos de climas templados, la base de la cadena trófica está típicamente ocupada por organismos autotróficos (e.g., microalgas) o heterotróficos (e.g., bacterias) ligados al bentos, los cuales son consumidos por macroinvertebrados alguívoros o detritívoros (crustáceos, estadios larvales y ninfales de insectos acuáticos), consumidos a su vez por depredadores invertebrados (ídem). Estos pequeños depredadores son consumidos por peces y otros depredadores vertebrados (Power, 2001). El Concepto del Río Continuo (Vannote et al., 1980) plantea que la producción primaria autóctona

predomina en las cabeceras de los ríos donde el aporte a través de la vegetación riparia es mayor, tendiendo a condiciones más autóctonas en los cursos inferiores. La comunidad de consumidores primarios invertebrados es consecuentemente heterogénea, con especies fragmentadoras, colectores-recolectores y pastoreadoras más frecuentes en las cabeceras y herbívoros colectores-filtradores y predadores más frecuentes en los cursos inferiores.

Debido a su fuerte estructuración trófica y a la importancia funcional de los depredadores, los sistemas acuáticos en general y los ambientes lóticos en particular han provisto algunos de los mejores ejemplos de regulación "top-down", de efectos indirectos y de cascadas tróficas (Carpenter y Kitchell, 1993; Power, 2001). Tales efectos se han comprobado tanto en ambientes de cabecera como en cursos inferiores. Por ejemplo, Buria (2008) demostró que en ríos de cabecera de la Patagonia sin peces nativos, la trucha arco iris exótica, a través de la depredación preferencial de invertebrados fragmentadores y pastoreadores de gran tamaño corporal, tiene efectos en cascada demostrables en los niveles inferiores de la trama trófica, negativos sobre la vía heterotrófica (disminución de detritos) y positivos sobre la autotrófica (incremento de perifiton). Power (1992) demostró que en ríos de California, la trucha arco iris y otros peces nativos producen fuertes efectos en cascada sobre la producción primaria autotrófica, a través de la depredación preferencial de ninfas de odonatos y otros depredadores invertebrados, liberando las densidades de dípteros quironómidos alguívoros, con reducciones dramáticas de las densidades de algas.

Estos resultados resaltan el valor de estudiar las relaciones tróficas como vía para identificar principios fundamentales de estructuración y funcionamiento comunitario en ríos. Algunos temas de particular relevancia son: determinar la naturaleza de la producción primaria (auto y heterotrofía), identificar grupos funcionales, establecer el

papel trófico de los depredadores tope (nativos y exóticos), evaluando su posición trófica a lo largo de la ontogenia. Por otra parte, la significancia funcional de las especies de peces en las tramas tróficas de los ríos está profundamente afectada por la heterogeneidad de hábitat (Modenutti et al., 1998; Power, 1992). Power (1992) encontró que en ríos de California, la depredación de macroinvertebrados por parte de la trucha arco iris produce importantes efectos en cascada en hábitat de pozones, suprimiendo la producción algal, sin verificarse un efecto equivalente en hábitat de aguas más rápidas.

La significancia funcional de los peces en las tramas tróficas de los ríos también está fuertemente condicionada por la variación temporal en el caudal (Power, 1992). Por una parte, los cambios hidrológicos estacionales afectan la disponibilidad de hábitat de distintas especies, modulando la existencia de refugio ante la depredación. Por otra parte, la existencia de cambios hidrológicos bruscos, comunes en muchos ríos, tiene efectos directos sobre la abundancia de determinadas especies, e indirectos a través de los efectos sobre los gradientes físicos y la disponibilidad de recursos. Los microbios, hongos, algas, plantas, invertebrados y vertebrados que componen las tramas tróficas tienen historias de vida extremadamente distintas y, por lo tanto, vulnerabilidades y respuestas muy diferentes a las crecidas de los ríos y diferentes tasas de recuperación del disturbio. Sin embargo, los cambios en el hábitat pueden generar una secuencia de cambios a nivel de la comunidad. Esta respuesta diferencial hace que se produzcan disparidades en las abundancias a lo largo del proceso de sucesión comunitaria, intercalando períodos donde determinadas poblaciones son limitadas por los recursos (control “bottom-up”) con otros donde son limitados por los depredadores (control “top-down”). En general, las algas, plantas y los herbívoros que primero colonizan los hábitat vacantes luego de un disturbio tienden a ser más móviles, de crecimiento más rápido, más vulnerables a los depredadores, más

palatables, y de mayor calidad nutricional que aquellos que dominan las tramas tróficas más tarde, luego de largos períodos sin disturbio.

Estos resultados indican la importancia de contemplar la heterogeneidad espacial y temporal en los patrones hidrológicos y de hábitat para interpretar las relaciones tróficas en ríos y determinar la importancia funcional de determinadas especies. En este contexto, las represas tienen importantes efectos sobre las tramas tróficas de los ríos a través de las profundas modificaciones hidrológicas y geomórficas que producen (Power et al., 1996). Los efectos no se limitan a la obvia transformación de ambientes lóticos en ambientes lénticos generada por los embalses, sino también a aquellos que se producen a través de la modificación del régimen hidrológico y de la calidad del agua (temperatura, nutrientes, sedimentos) en las secciones de río aguas abajo de las represas.

1.3. Área de Estudio

El ambiente de estudio de este proyecto, el río Santa Cruz (51° S, 70° O), se ubica en la subregión Este o Patagonia extra-andina (Fig. 1.4.), lugar de las mesetas, clima frío y seco, y un bioma de estepa (Del Valle et al., 1995; Del Valle, 1998). Esta subregión corresponde a una transición entre la estepa arbustiva-graminosa con áreas semidesérticas (Del Valle et al., 1995), con escasas lluvias, fuertes vientos del Oeste (Jobbágy et al., 1995, Paruelo y Lauenroth, 1995; Paruelo et al., 1998), donde los ríos se abren camino entre mesetas sedimentarias (Oliva et al., 2001) generalmente con lechos que entremezclan gravas finas y medias (Rial, 2001). Este río reúne algunas características particulares que podrían determinar de forma significativa la estructura y funcionamiento de sus comunidades acuáticas. Se trata de un gran río, con escaso desarrollo de la vegetación riparia y, por lo tanto, poco aporte alóctono de nutrientes.

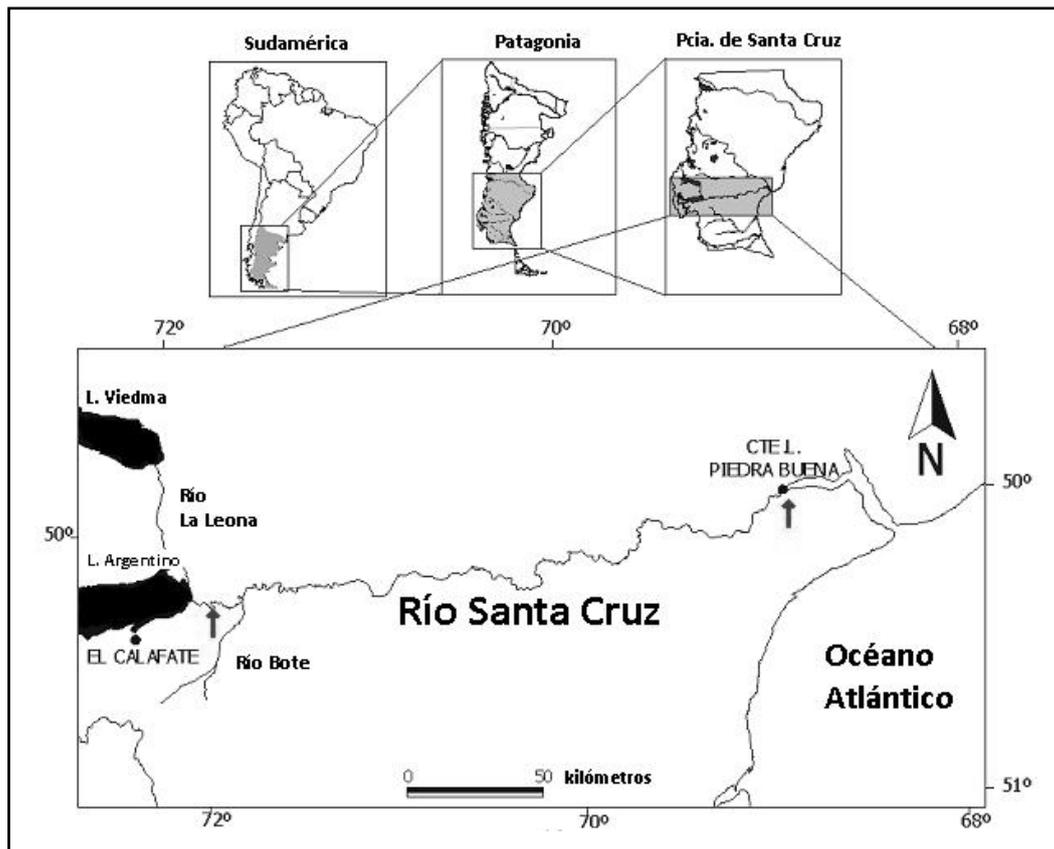


Fig. 1.4. Mapa del Río Santa Cruz. Las flechas indican los límites Oeste y Este del área estudiada.

El río Santa Cruz es el último gran río no interrumpido de la Patagonia Argentina, aunque con avanzados proyectos de construcción de dos mega-represas hidroeléctricas. Por estas características, sumado al bajo efecto antrópico, con espacios con baja densidad poblacional (1,12 habitantes/km²; INDEC, 2010), y escaso a nulo uso de sus aguas, excepto por la introducción de la trucha arco iris, *Oncorhynchus mykiss* (Pascual et al., 2001), el río Santa Cruz es considerado un sistema “prístino”. La represa Presidente Kirchner (ex Cónдор Cliff, 50.206°S, 70.785°O) se localizará en el km 132 del río y mientras que la represa Gobernador Cepernic (ex Barrancosa, 50.185°S, 70.177°O) se ubicará en el km 197 del río. En conjunto, las mismas mantendrán bajo regulación 197 km del río, dejando el 51 % del largo restante regulado. La construcción de infraestructura (rutas y accesos) ya se encuentra encaminada y se espera que las obras sobre el río comiencen dentro de los próximos años. En conjunto, ambas represas proveerían el 16% de la energía

hidroeléctrica de Argentina (Quiroga, 2008). De manera similar, en Chile se programaron las represas de HydroAysen en el Río Pascua y Baker. A diferencia del proyecto en el río Santa Cruz, los proyectos en Chile fueron acompañados de líneas de base sobre aspectos hidrológicos, biológicos, físicos y sociales (Salas Contreras, 2007).

En particular la cuenca del río Santa Cruz está habitada por un conjunto reducido de especies nativas de peces, entre las cuales las más abundantes son el puyen chico (*Galaxias maculatus*), la perca criolla (*Percichthys trucha*) y la lamprea (*Geotria australis*). Al igual que la mayoría de los grandes ríos de la Patagonia, el río Santa Cruz tiene importantes poblaciones de salmónidos exóticos (Pascual et al., 2001), siendo la trucha arco iris la especie exótica más abundantes. Otros salmónidos que se encuentran en menor densidad son la trucha de lago (*Salvelinus namaykush*) y la trucha marrón (*Salmo trutta*). Si bien se sabe que en lagos de la Patagonia Norte el puyen chico constituye una presa muy importante de la trucha arco iris y que la perca criolla y la trucha arco iris tienen una fuerte superposición espacial y trófica (Macchi et al., 1999), el uso de hábitat y los hábitos tróficos de las distintas especies de peces en ríos de la Patagonia Austral en general y en el río Santa Cruz en particular son prácticamente desconocidos.

1.4. Objetivos

La presente tesis constituye el primer estudio de escala comunitaria de una cuenca de la Patagonia Austral y uno de los primeros en ambientes lóticos de la región. Se plantea estudiar la estructura trófica de las comunidades en función de la matriz ambiental como etapa primaria para la evaluación del funcionamiento comunitario y la salud ambiental, en relación a la presencia de especies exóticas y al desarrollo de emprendimientos hidroeléctricos. En este proyecto planteamos generar una línea de

base de abundancia (frecuencia y densidad), biomasa y grupos funcionales a nivel de las comunidades acuáticas, con énfasis en los macroinvertebrados bentónicos, los peces y las características ambientales físicoquímicas y geomorfológicas del río.

Objetivos particulares

- I. Describir la hidrología del río Santa Cruz y situarlo en el marco de los grandes ríos de Patagonia según su variación intra e inter-anual, rango en caudales y época de cotas máxima y mínima.
- II. Caracterizar los ensamblajes comunitarios del río Santa Cruz según la abundancia y biomasa, incluyendo biofilms, macrozoobentos y peces, en función de la complejidad espacial y temporal del ambiente.
- III. Estudiar las relaciones tróficas mediante el estudio del contenido estomacal, piezas bucales e isótopos estables entre las principales especies, definir grupos funcionales y caracterizar la variación en las tramas tróficas en relación a la heterogeneidad ambiental del río
- IV. Caracterizar el papel ecológico de la principal especie exótica en la cuenca, la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*), en la trama trófica fluvial a lo largo de su ontogenia en relación a la heterogeneidad ambiental del río y establecer su potencial significancia funcional en relación a aquella de los depredadores nativos.

1.5. Contenidos y estructura de la Tesis

La presente tesis presenta estudios ambientales y biológicos a diferentes escalas, espaciales y temporales. A escala regional para una serie de 30 a 50 años, se realiza un análisis de las características hidrológicas del río Santa Cruz en forma comparada

con los otros grandes ríos de la región. Los ensambles comunitarios y su relación con las variables ambientales se estudian a escala espacial a lo largo de 306 km de río. Los enfoques sobre las relaciones tróficas a lo largo de las estaciones del año se realizan en áreas de pocos kilómetros en zonas específicas del río. Con el propósito de caracterizar las relaciones tróficas y el papel de la trucha arco iris a lo largo de su ontogenia, las capturas de esta especie se realizaron en épocas post-desove para obtener ejemplares que comenzaban la alimentación exógena y en diferentes épocas de su desarrollo. Debido a la disparidad en la distribución espacial de las especies, se realizó también una caracterización espacial de los ensambles tróficos para identificar posibles protagonistas de las mismas. Finalmente, a partir de la información generada se proponen diferentes escenarios sobre el efecto de las represas sobre los ensambles comunitarios y las relaciones tróficas entre los mismos. Los capítulos de esta tesis están ordenados de forma de comprender las características hidrológicas de este río, los ensambles de macroinvertebrados y peces en relación al ambiente, para finalizar con la evaluación de las relaciones tróficas.

Capítulo II. Caracterización hidrológica y térmica del Río Santa Cruz.

Este capítulo consiste en una caracterización general del Río Santa Cruz en el contexto de los grandes ríos de la Patagonia, con énfasis en la variabilidad hidrológica. También en este capítulo se estudia el patrón térmico del río Santa Cruz. Cerrando el capítulo se identifican posibles modificaciones en el régimen hidrológico y térmico del río Santa Cruz luego de la construcción de las represas hidroeléctricas Presidente Kirchner y Gobernador Cepernic.

Capítulo III. El ensamble de macroinvertebrados bentónicos.

Se realiza una línea de base de densidad, biomasa y grupos funcionales de los invertebrados bentónicos a lo largo del río Santa Cruz. Se presenta información fundamental referida a la estructura comunitaria en función de las condiciones

ambientales y a los grupos funcionales alimentarios. Se incluye un estudio extensivo para la época de aguas bajas, complementados por estudios focalizados puntuales en zonas de la cuenca alta, media y baja para diferentes períodos del año.

Capítulo IV. El ensamble de peces – Relaciones tróficas.

Se analizan y describen los ensambles comunitarios a lo largo del río. Se contempla el papel trófico de las truchas a lo largo de la ontogenia y de las especies nativas. Se estudia también la superposición trófica de los juveniles de salmónidos (menores a 1 año) y la especie nativa *G. maculatus* a lo largo de 306km del río. El análisis de la estructura comunitaria y de la dieta de los peces permite ahondar en el uso de los recursos nativos por parte de las especies exóticas, la selectividad trófica y posibles esquemas de competencia y depredación entre especies como procesos moduladores de las tramas tróficas.

Capítulo V. Tramas tróficas desde una aproximación isotópica.

En esta sección se complementa la información sobre la dieta de los ensambles de peces y los grupos funcionales alimentarios de macroinvertebrados para dos zonas del río: un área donde el río presenta ensanchamientos e islotes y puntos de alta productividad (Primer Laberinto – a 60 km del Lago Argentino) y otra área de río más encajonado. Estos análisis permiten una refinación de la estructura trófica del río delineada en el capítulo anterior, evaluando además la base de la fuente de carbono de la trama trófica y las posiciones tróficas de los diferentes integrantes de la misma.

Capítulo VI. Conclusiones generales.

En este capítulo se analiza de modo integrado la información presentada en los distintos capítulos referida a los ensambles de peces y macroinvertebrados bentónicos en función de la variabilidad espacial y relaciones tróficas. En función de esta

información se proyectan las perspectivas de cambios en respuesta a la construcción de represas.

Capítulo II

Capítulo II. Caracterización Hidrológica y Térmica del Río Santa Cruz

2.1. Introducción

Los Campos de Hielos Patagónicos (CHP) en la Cordillera de los Andes, las mayores masas de hielo en las latitudes medias de la Tierra, dominan la descarga hídrica de los ríos de América del Sur al sur de los 45°S (Barnett et al., 2005; Rivera et al., 2005). Tres grandes ríos tienen sus cabeceras en los Campos de Hielo: Santa Cruz, en Argentina, y Baker y Pascua, en Chile (Fig. 2.1). Entre las características particulares de los ríos glaciares alrededor del mundo se reconocen una fuerte regulación de la descarga hídrica, la amortiguación de los cambios en la temperatura debido a los altos volúmenes de agua, y la alta turbidez que puede restringir la producción primaria (Johnson et al., 1995). Estas características pueden proyectarse a las funciones de los ecosistemas fluviales (Puckridge et al., 1998). Además de su origen glacial, estos tres ríos tienen lagos de cabecera y grandes volúmenes de descarga hidrológica.

Los grandes ríos son considerados más complejos que los de menor tamaño pues sus cuencas generalmente cubren distintas zonas climáticas y los cambios en el caudal pueden ocurrir a diferentes escalas (Puckridge et al., 1998). Por otro lado, una de las características hidrológicas más sobresalientes de los ríos glaciares es su fluctuación del caudal temporal (Milner et al., 2009). Estas fluctuaciones pueden ser diarias, mensuales o anuales, dependiendo de la magnitud de la masa de hielo que da origen al cuerpo de agua (Malard et al., 2006). Steffan (1971) sostiene que “los ríos de alimentación glacial son suficientemente diferentes de otros ambientes acuáticos como para ser considerados un biotopo de agua dulce distinto”. Debido a que los grandes ríos glaciares presentan un pulso de inundación predecible, permiten a los organismos acuáticos y terrestres adaptarse al mismo (Milner et al., 2009; Sparks, 1995). El escaso conocimiento del papel biológico de los regímenes de flujo naturales

y la reducción de la integridad de los grandes ríos inalterados del mundo han llevado a muchos investigadores a enfatizar la importancia del estudio de los pocos ríos no regulados aun existentes (Glova y Duncan, 1985; Sparks, 1995; Welcomme, 1995; Puckrigde et al., 1998; Biggs et al., 2005) y las modificaciones producidas por las represas (Glova y Duncan, 1985; Poff y Ward, 1989; Sparks, 1995; Bunn y Arthington, 2002).

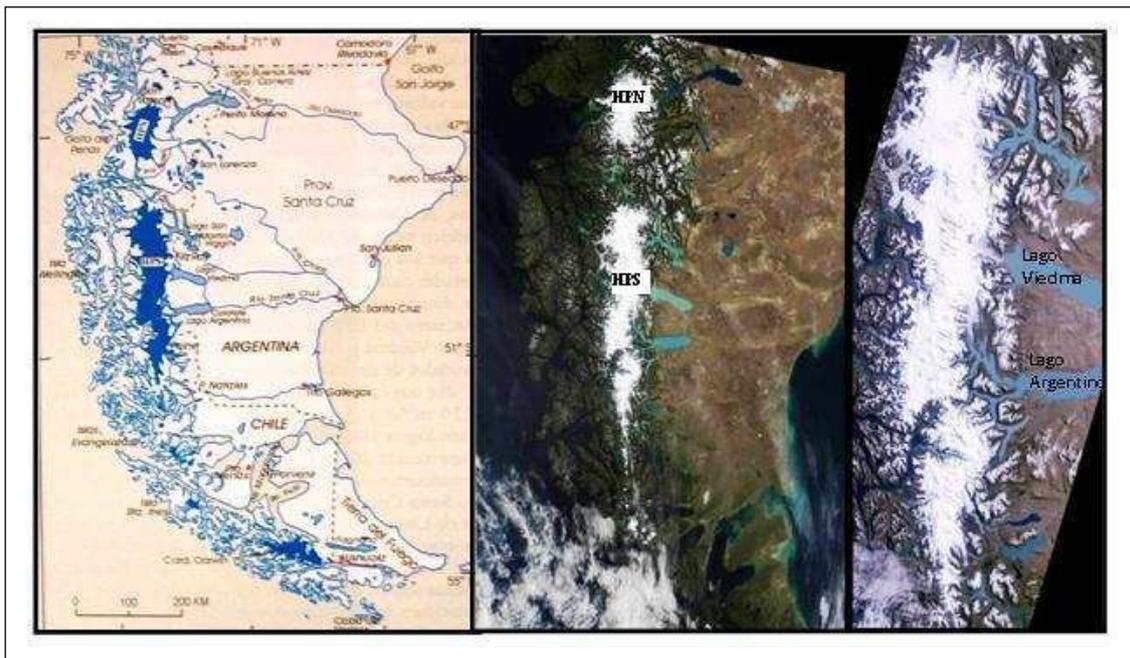


Fig. 2.1. Mapa del Sur de Argentina y Chile presentando los campos de Hielo Patagónico Norte (HPN), Hielo Patagónico Sur (HPS). A la derecha, imagen satelital del HPS, Lago Viedma y Lago Argentino. Tomado de Skvarca (2002).

Algunas de las preguntas que motivaron los análisis de este capítulo fueron: ¿Cuáles son las características particulares del Río Santa Cruz y los otros dos ríos glaciares asociados con los Campos de Hielo Patagónicos, en comparación con el resto de los grandes ríos de la Patagonia? En particular, ¿Cuán típico es el Río Santa Cruz en relación a los otros ríos de la región? ¿Cómo es el perfil de temperaturas del agua del río a lo largo del año? En base a la información publicada referida a los proyectos hidroeléctricos, ¿qué escenarios de cambio son esperables?

2.2. Área de estudio

Para situar hidrológicamente al Río Santa Cruz entre los principales ríos de la Patagonia, se escogieron otros ocho ríos de referencia en la región (Fig. 2.2.): Chubut, Gallegos, Negro y Neuquén de vertiente Atlántica, y Baker, Carrenleufú, Futaleufú y Pascua con vertiente al Océano Pacífico.

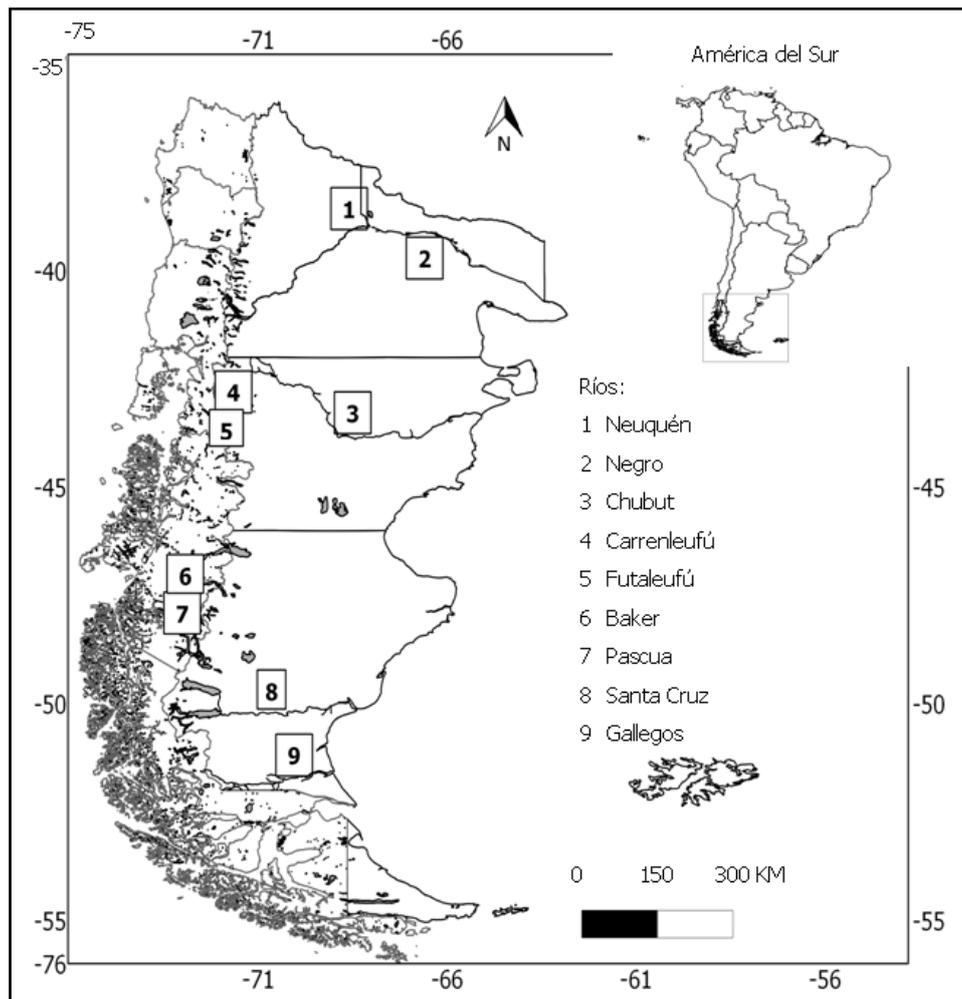


Fig. 2.2. Colección de grandes ríos de Patagonia Argentina y Chilena.

El Río Santa Cruz pertenece a la cuenca homónima que comprende 24.541 km², de los cuales 5.000 km² se encuentran en la zona de nieves permanentes (SRH, 2013). El curso principal del río se origina en dos grandes lagos glaciares oligotróficos a ultra-oligotróficos (Brunet et al., 2005), Lago Viedma y Lago Argentino, y fluye por 382 km a través de la Meseta Patagónica hasta drenar en el Océano Atlántico (Fig. 2.3). Este flujo in-interrumpido cambiará en los próximos años con las construcción de dos

represas hidroeléctricas, Néstor Kirchner (ex Cóndor Cliff) y Jorge Cepernic (ex La Barrancosa), proyectadas en los kilómetros 132 y 195 de río (medidos aguas abajo desde la embocadura en el Lago Argentino). El complejo Presidente Kirchner-Gobernador Cepernic se ubica en el valle superior y medio del Río Santa Cruz. Ambos sitios fueron seleccionados por constituir estrechamientos naturales destacados del valle del Río Santa Cruz (Capdevila et al., 2007). El emprendimiento generará una potencia eléctrica de 1740 megavatios, los cuales permitirán producir 5.246 Gwh/año (SOP, 2013). Se estima que la altura será de 75,5 (en la represa Kirchner) y 43,5 metros (en la represa Cepernic), generando 2 embalses con una superficie total de 47 mil hectáreas, con un ancho de cierre de 2.780 y 2.900 m respectivamente (Reyna et al., 2010).

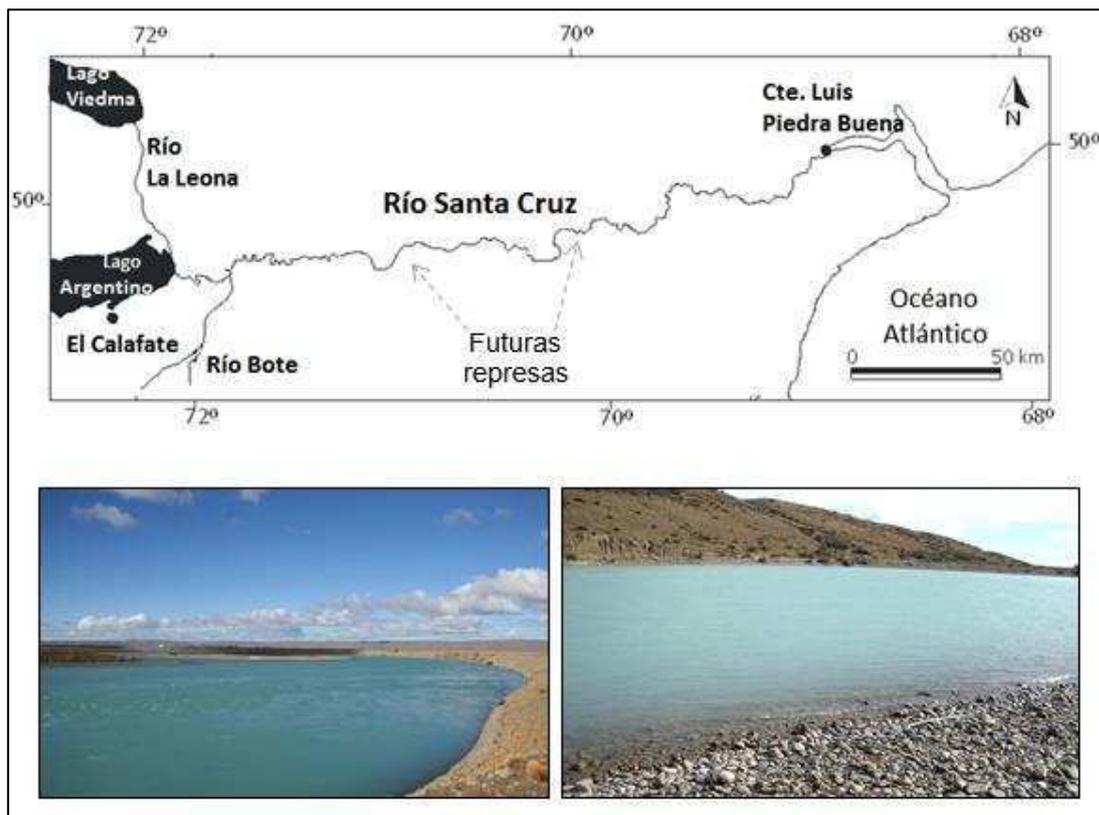


Fig. 2.3. Mapa del Río Santa Cruz. Abajo izquierda: foto del Río Santa Cruz en la cuenca media. Abajo a la derecha se muestra la coloración del agua.

El caudal actual del río deriva primariamente del derretimiento de nieve y ablación glaciaria, procesos que son gobernados por la compleja interacción entre las

condiciones climáticas y la dinámica del Campo de Hielo Patagónico Sur (Pasquini y Depetris, 2011). El caudal medio del río es de $691 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, con una media mínima de $278,1 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ en Septiembre y una media máxima de $1.278 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Marzo). La temperatura media anual del agua es de 9°C con un máximo registrado en Enero (15°C) y una mínima en Julio (3°C).

El curso principal tiene una pendiente media moderada ($0,53 \text{ m km}^{-1}$), con una primera parte rápida, encajonada, márgenes desnudas y lecho rocoso (SRH, 2013). A los 26 km desde la naciente (Lago Argentino), recibe al río Bote, único afluente de relativa importancia (Mazza, 1961). A partir de esa confluencia el Río Santa Cruz efectúa un meandro pronunciado hacia el oeste, conocido como Vuelta del Segundo Laberinto. El cauce avanza luego, sinuosamente hacia el oeste hasta describir la Vuelta del Primer Laberinto, donde el río experimenta un marcado ensanchamiento (Mazza, 1961).

En 2009, Riva Rossi y colegas caracterizaron cinco áreas de aproximadamente 1 km de largo del Río Santa Cruz, distanciadas aproximadamente a 60 km unas de otras; describiendo las márgenes del río como una alternancia entre correderas y pozones y amplias bahías que se forman en asociación a curvas pronunciadas del curso, puntas y bancos de grava (Riva Rossi et al., 2009a,b). Las correderas presentan un lecho cubierto de grava de aguas rápidas y escasa profundidad, mientras que los pozones y bahías presentan un sustrato más fino compuesto de grava y arena y sus aguas son más calmas y profundas (Riva Rossi et al., 2009a,b). Como resultado de su alto caudal, los sólidos totales disueltos (TDS) y nutrientes disueltos se encuentran entre los más bajos de los grandes ríos patagónicos (Depetris et al., 2005). Sin embargo, las partículas en suspensión de origen glaciario dominadas por limos y arcillas, dan al río una alta turbidez y su color lechoso característico (Borgen, 1980; Gippel, 1995).

2.3. Metodología de estudio

Con el fin de conocer la geomorfología del valle del Río Santa Cruz, en septiembre de 2010 (período de aguas bajas) se realizó una expedición en dos botes y un equipo de soporte terrestre, recorriendo un total de 306 km del río. El fin de esta expedición fue identificar sectores diferentes del río (a nivel de tramo), generando un censo integral y detallado del hábitat y sus comunidades biológicas enfocado en los macroinvertebrados bentónicos, insectos terrestres, vegetación riparia y peces.

Para caracterizar el régimen hidrológico de los nueve grandes ríos seleccionados, se ajustó una función polinómica cúbica media (Ecuación 1) a una colección de diez series temporales mensuales de caudal seleccionadas al azar de las series disponibles para cada río (entre 20 y 50 años desde). Los caudales utilizados para los cálculos correspondieron a los años 1953-1972, 1997 a 2005, 2007 y 2010; En base a este ajuste, se calculó el “rango” de caudal ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) como la diferencia entre el valor máximo y el mínimo de la función general de caudal, dividido por el promedio de caudal. Los meses de flujo Máximo y Mínimo también fueron determinados a partir de la función general del caudal. Luego, se ajustaron funciones polinómicas cúbicas a cada una de las diez series mensuales de cada río. El coeficiente de variación intra-anual (CV_{intra}), el cual mide el nivel de impredecibilidad de un mes al otro, fue calculado como el desvío estándar entre los ajustes, dividido por el caudal medio anual. El coeficiente de variación entre años (CV_{inter}), el cual mide la variación interanual en el patrón de caudal, se calculó como el desvío estándar de los ajustes de los diez años respecto a la función general de caudales, dividido por el promedio de caudales (Zar, 1984). Todos los datos de caudal utilizados se obtuvieron de la base de datos de la Secretaría de Recursos Hídricos con central en el Charles Fuhr a 10 km del Lago Argentino (SRH, 2013) y de la Dirección General de Aguas de Chile (DGA, 2011).

De manera similar, los datos de temperatura del agua para el Río Santa Cruz fueron obtenidos a partir de la base de datos provista por la Secretaría de Recursos Hídricos (2013) en la estación meteorológica Charles Fuhr (a 10 km del Lago Argentino). A partir de la serie de datos de temperatura diaria, se realizaron las curvas medias sobre una serie de datos de 50 años que luego fueron ajustados a través de una función polinómica (Ecuación 2). A partir de esta curva fue posible calcular el rango de variación y la temperatura del agua en períodos de aguas altas y bajas.

2.4. Resultados

En toda la longitud recorrida del Río Santa Cruz, desde el Puente Charles Fuhr hasta la localidad de Comandante Piedra Buena, la forma del río se mantuvo encajonada, generalmente con una de las orillas de socavación, con mayor inclinación, y la otra orilla con una menor pendiente, formada principalmente guijarros, bloques y gravas. Para esta condición de bajo caudal, el ancho mojado medio del río fue de 138 metros a excepción de las áreas de los laberintos (áreas ubicadas a 40 hasta 60 km del Lago Argentino). Estos últimos se caracterizaron por ser zonas de aproximadamente 5 km de longitud y 2 km de ancho, donde el río se ramifica en canales de diferente magnitud, generando islotes de guijarros y grava (Fig. 2.4).

Los ríos Negro, Baker, Pascua y Santa Cruz son los mayores ríos de en la región Patagónica, todos con caudal medio mayor a los $600 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Fig. 2.5a). El resto de los ríos analizados poseen caudales de $300 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ o menos. En general, y cuando se excluye a los dos ríos regulados (Negro y Futaleufú), los ríos con mayor caudal presentaron menor estacionalidad en la descarga hídrica (rango). El Río Santa Cruz, sin embargo, posee un mayor rango de caudales que sus dos contrapartes del Pacífico del sistema del Campo de Hielo Patagónico (CHP), los ríos Baker y Pascua. Estos tres ríos, por otra parte, comparten un perfil de caudal común distintivo en

comparación con los otros ríos de la región (Fig 2.5.b); los ríos no originados en los CHP, presentan un régimen dominado por la lluvia y el derretimiento de la nieve, motivo por el cual tienen alto caudal durante la primavera y bajo durante el verano. Los tres ríos de los CHP, con un caudal dominado por la ablación del hielo, tienen un patrón inverso, con caudales bajos durante la primavera y altos caudales retrasados en el verano (o verano tardío en el caso del Santa Cruz y Pascua). Estos tres ríos también se agrupan en lo que respecta a su baja variabilidad en el caudal (Fig. 2.5.c), tanto dentro como entre años.

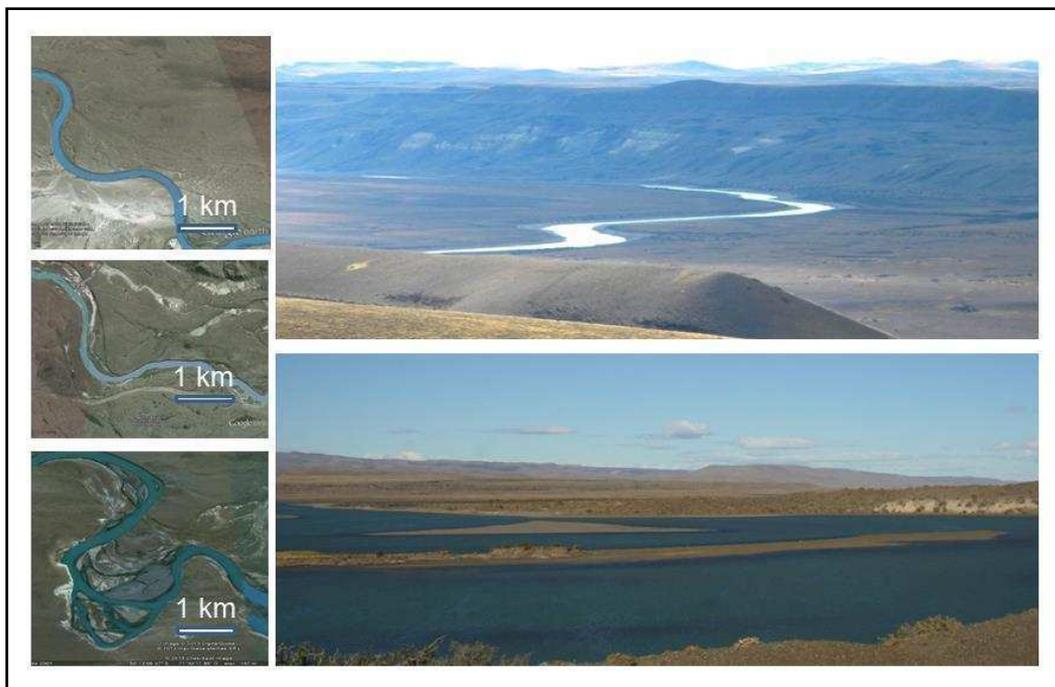


Fig. 2.4. Imágenes satelitales (izquierda) y fotografías del Río Santa Cruz canalizado (arriba) y de la vuelta del Primer (abajo) formado por islotes de grava y guijarros. Imágenes satelitales tomadas de Google Earth (2010).

Los patrones de variación térmica anual así como caudal del Río Santa Cruz, mostraron un patrón estable a lo largo de las estaciones del año para sets de decenas de años, sin sufrir grandes alteraciones por esporádicos desprendimientos del glaciar (Fig. 2.6, Tabla 2.1). Dado que el ajuste de las curvas presentaron altos valores de R^2 , y teniendo en cuenta el día juliano del año o el mes, se puede hacer un cálculo

aproximado de los valores de temperatura y caudal respectivamente con un error asociado menor al 3% (Tabla 2.2).

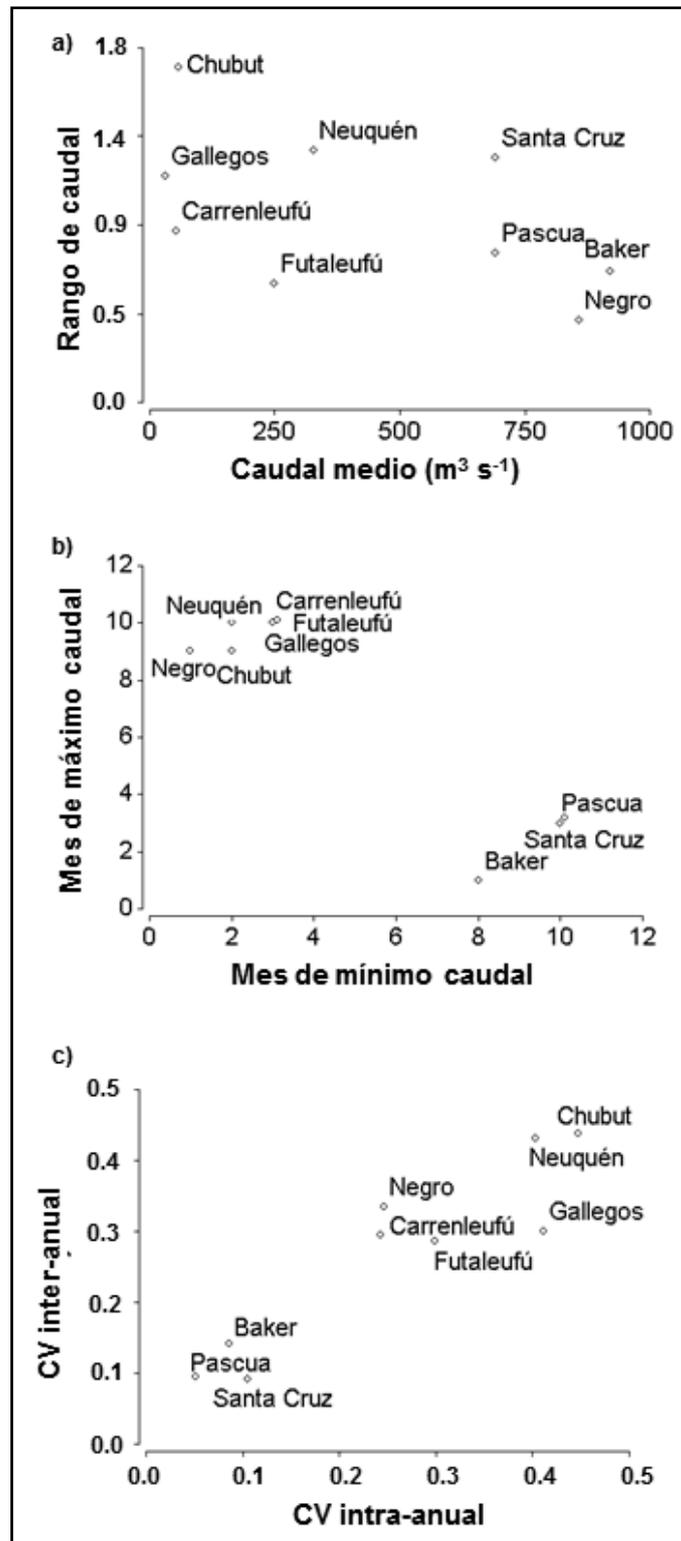


Fig. 2.5. Datos hidrológicos de los grandes ríos de Patagonia. a) Rango de caudal y caudal medio; b) Mes de máximo y mínimo caudal; y c) Coeficiente de variación inter e intra-anual de los caudales.

El ajuste de la curva de temperaturas medias diarias (Ecuación 1) permite observar que el rango anual en el agua tiene un valor mínimo en los meses de Junio y Julio, de 4°C, y su máximo se observa entre los meses de Noviembre y Febrero donde la temperatura alcanza valores de aproximadamente 18°C, coincidiendo este período con el correspondiente al mayor nivel de aguas del río (Ecuación 2). Los ajustes son significativos para ambos estudios como puede observarse en la Tabla 2.1 y Tabla 2.2.

Ecuación 1.

$$Temperatura = -2,2 \cdot 10^{-8} \cdot Mes^4 + 1,7 \cdot 10^{-5} \cdot Mes^3 - 3,7 \cdot 10^{-3} \cdot Mes^2 + 0,2 \cdot Mes + 15,4$$

Ecuación 2.

$$Caudal = 4,33 \cdot Mes^3 - 81,08 \cdot Mes^2 + 356,65 \cdot Mes + 539,72$$

Tabla 2.1. Ajuste polinómico del caudal medio mensual del Río Santa Cruz para una serie de 10 años.

Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC	BIC			
Caudal	12	0,99	0,99	2411,1	118,8	121,25			
Coeficientes de regresión y estadísticos asociados									
Coeficiente	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows	VIF	
Constante	539,72	45,18	435,54	643,91	11,95	<0,0001			
mes	356,65	28,89	290,03	423,26	12,35	<0,0001	138,58	156,52	
mes^2	-81,08	5,06	-92,75	-69,42	-16,02	<0,0001	231,37	856,28	
mes^3	4,33	0,26	3,74	4,92	16,87	<0,0001	255,97	315,23	

Tabla 2.2. Ajuste polinómico de la temperatura media del Río Santa Cruz.

Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP	AIC	BIC			
T media	365	0,95	0,95	1,32	1132,2	1155,6			
Coeficientes de regresión y estadísticos asociados									
Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows	VIF	
const	15,41	0,3	14,81	16	51,2	<0,0001			
día	0,17	0,01	0,15	0,2	15,2	<0,0001	234,8	408,8	
día^2	-3,6E-03	1,3E-04	-3,8E-03	-3,3E-03	-28,3	<0,0001	800,6	7180,6	
día^3	1,6E-05	5,2E-07	1,5E-05	1,7E-05	31,6	<0,0001	1002,5	14604,6	
día^4	-2,2E-08	7,0E-10	-2,3E-08	-2,0E-08	-31,0	<0,0001	960,0	3173,1	

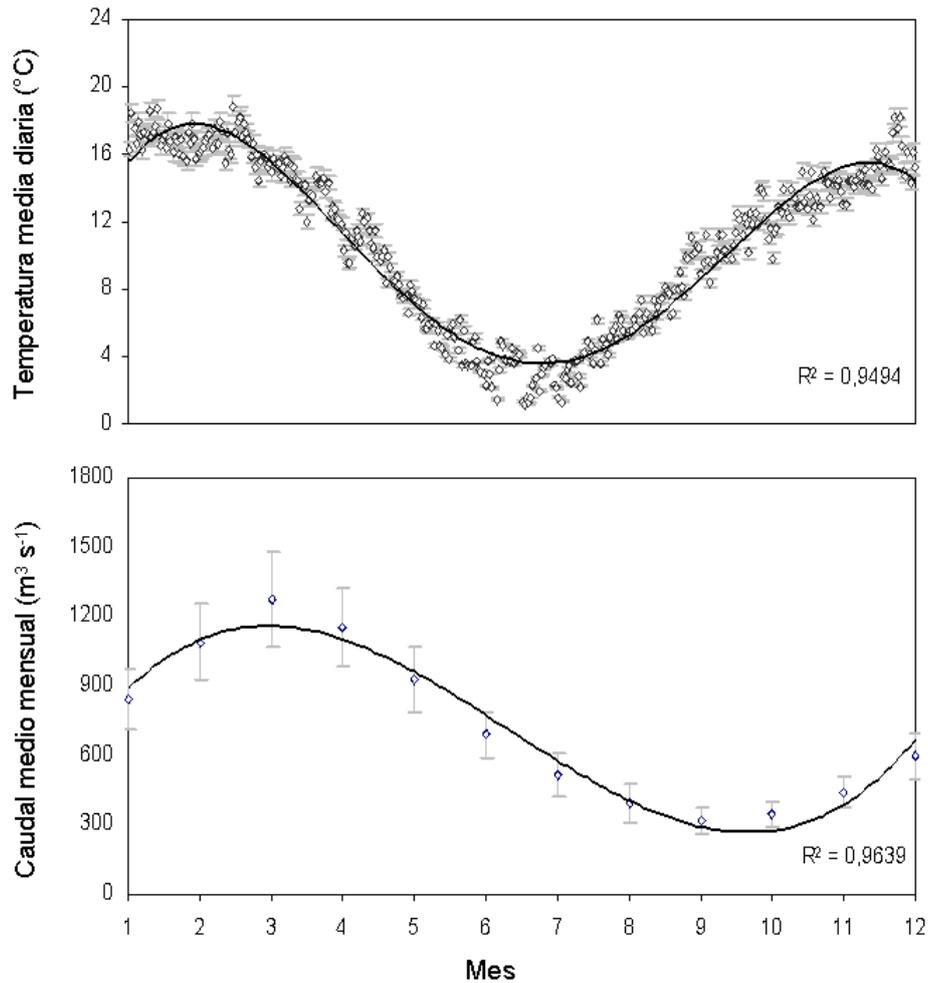


Fig. 2.6. Características térmicas e hidrológicas del Río Santa Cruz en la estación Charles Fuhr. Arriba: Patrón diario de temperatura media. Abajo: Patrón mensual de caudales.

2.5. Discusión – La Hidrología de los Grandes Ríos de Patagonia

Los tres grandes ríos del sur asociados a los Campos de Hielo Patagónicos, Baker, Pascua y Santa Cruz, tienen características propias que los diferencian de los otros ríos de la Patagonia, así como de la mayoría de los grandes ríos en ecorregiones templadas del mundo (Milner y Petts, 1994; Carrasco et al., 2002). El caudal fuertemente dominado por la ablación del hielo glaciar proporciona: a) un ciclo estacional distintivo con picos y bajo caudal retrasados hasta seis meses respecto a los demás ríos dominados por derretimiento de nieve y aporte de las lluvias; b) un caudal extremadamente estable con mucha menor variabilidad que los demás ríos,

tanto dentro como entre años, y c) una alta carga de sedimentos (Brown et al., 2006; Milner y Petts, 1994; Depetris et al., 2005;). Esta regulación natural en el Río Santa Cruz también se evidencia en la alta estabilidad inter-anual y el regulado perfil estacional de la temperatura del agua en los últimos 50 años.

Debido a que el Río Santa Cruz es homogéneo, en su mayor extensión canalizado entre barrancos naturales que contienen el flujo natural, sin tributarios, con escasa vegetación riparia, y de gran tamaño y recambio hídrico, no es posible enmarcar su dinámica estrictamente en alguna de las grandes teorías de la dinámica de ríos como son el Concepto del Río Continuo (RCC; Vannote et al., 1980), el Concepto de la Discontinuidad Serial (SDC; Ward y Stanford, 1983a; Stanford y Ward, 2001), la Hipótesis del Disturbio Intermedio (Ward y Stanford, 1983b) y el Concepto del Pulso de Inundación (Junk et al., 1989). Algunas de las razones tienen relación con la ausencia de pulsos de inundación extremos en un río que se encuentra confinado en su canal, en ausencia de tributarios, rodeado de un área riparia poco productiva de pastos bajos y la gran tasa de recambio de aguas que no favorece la ocurrencia de bolsones locales de alta productividad debido al arrastre del agua. En este marco, Johnson et al. (1995) sugieren que el RCC respaldaría la dinámica de los grandes ríos confinados en sus canales como es el río en estudio, pero no grandes río de llanuras de inundación. En lo que respecta a la condición de tamaño de las partículas del sustrato, podríamos considerar esta propuesta, debido a que a partir del km 300 desde el Lago Argentino, es notable el cambio de bloques y guijarros a gravas y arena. Sin embargo, debido a la gran escorrentía del Río Santa Cruz, los asentamientos y recambios de ensambles comunitarios poco se ajustarían a los propuestos por las teorías antes nombradas. Del mismo modo, el efecto de las represas hidroeléctricas sobre el caudal difícilmente se ajuste al esquema presentado por algunas de las teorías generales. Sin embargo, se conoce que las represas pueden reducir o eliminar el pulso de inundación aguas arriba mediante el control de la elevación del agua embalsada (Sparks, 1995) y que por

debajo de las mismas, la variación de caudal puede aumentar rápidamente como sucede para el uso hidroeléctrico (Gore et al., 1989).

El resultado de la implementación de las represas para uso hidroeléctrico dependerá de aspectos específicos del diseño y la operación del proyecto que aún no han sido revelados públicamente. Los impactos hidrológicos típicos de las represas alrededor del mundo consisten en una transformación del ambiente lótico a léntico aguas arriba de la represa, en la reducción de la cantidad y la variación del flujo aguas abajo y la frecuencia de socavado del lecho del río por la erosión hídrica (Bunn y Arthington, 2002; Poff et al., 1997; Sparks, 1995). En vista de los datos provistos, y con el fin de atenuar los cambios hidrológicos y consecuencias asociados a la construcción de las represas, Reyna y colegas (2010) sugieren una serie de medidas a tener en cuenta entre las que incluyen: a) que el nivel máximo extraordinario del embalse Kirchner no supere la cota máxima de oscilación del Lago Argentino y que el nivel de este embalse acompañe las oscilaciones naturales; b) que el nivel máximo a evacuar desde el embalse Cepernic no supere el valor máximo de los últimos 25 años y c) que los niveles mínimos de caudal estén por encima de los valores mínimos históricos ($180\text{m}^3\text{s}^{-1}$). Estas medidas permitirían que las comunidades biológicas no queden expuestas a inundaciones ni sequías por fuera de los límites naturales que han experimentado en las últimas décadas. Por otro lado, la regulación del caudal debe acompañar los proyectos de pasajes o elevadores para peces de manera de generar un intercambio entre las dos áreas separadas por el paredón del embalse de la represa. La regulación del caudal, paralelamente, estaría regulando la temperatura del agua y sedimentos, condiciones de gran importancia en las comunidades bentónicas que presentan un ciclo de vida adaptado a cambios en estas condiciones. Agregado a estas recomendaciones, un factor a considerar es la velocidad de liberación del agua a través de las turbinas y amortiguación de la salida de la misma por los posibles cambios en la turbidez que pueden modificar la dinámica de nutrientes, la producción

primaria y consecuentemente los siguientes niveles tróficos. Finalmente, otra característica que debería considerarse es el cambio hidrológico y físico sobre el lecho del río que se generará durante la construcción del embalse y el tiempo a emplearse en este proceso. La construcción de las represas depende entre otros factores del tamaño del paredón y el tipo de sustrato, condicionando así los años necesarios desde el comienzo de la construcción hasta su funcionamiento. De esta manera, será necesario evaluar las pautas de manejo del flujo de agua durante el período de remoción de materiales y construcción de la represa.

Capítulo III

Capítulo III. El Ensamble de Macroinvertebrados Bentónicos

3.1. Los macroinvertebrados bentónicos

Los macroinvertebrados bentónicos se identifican como la fauna de invertebrados visibles a ojo desnudo, asociados a los fondos acuáticos. Algunos autores identifican a este grupo por la metodología de captura, generalmente con redes o tamices con tamaño de malla de 500 μm (Hauer y Resh, 1996; Brandimarte et al., 2004). El método de captura difiere según el tipo de cuerpo de agua, tamaño de partículas de sustrato, velocidad de la corriente, caudal y acceso. Para el presente estudio se utilizaron dos métodos de muestreo: red de pateo (o kick-net) y red de deriva (Fig 3.1).



Fig. 3.1. A la izquierda red de deriva armada; a la derecha red de pateo.

Los taxa más comúnmente representados en este grupo incluyen a los artrópodos, moluscos, anélidos, nematodos y platelmintos (Merritt y Cummins, 1984). Entre los artrópodos, los órdenes más representados en los sistemas lóticos de Patagonia corresponden al orden Ephemeroptera (efímeras), Plecoptera (mosca de las piedras), Trichoptera (conocidas en Chile como polillas de agua), Diptera (moscas, mosquitos, tábanos), Coleoptera (escarabajos acuáticos) y Amphipoda (Miserendino, 2001; Fresia-Rojas, 2006; Domínguez y Fernández, 2009) .

La distribución espacial de los macroinvertebrados es influenciada por: (1) limitaciones fisiológicas (e.g. adquisición de oxígeno, efectos de la temperatura, osmorregulación); (2) consideraciones tróficas (e.g. adquisición de alimentos); (3) limitaciones físicas (e.g. sobrellevar cambios en el hábitat); (4) interacciones bióticas (e.g. predación, competencia), estando todas estas categorías interrelacionadas (Anderson y Wallace, 1984). En los ambientes lóticos, el movimiento continuo del agua y posible turbulencia genera que el oxígeno no sea limitante; la velocidad de la corriente influye además en el tamaño de partículas del sustrato desde bloques a sedimentos finos, generando un amplio rango de microhábitats (Anderson y Wallace, 1984). Dadas estas características que influyen en su distribución, varios estudios han demostrado que los macroinvertebrados son buenos bioindicadores por su afinidad a ciertas condiciones de hábitat (Hooda et al., 2000; Figueroa et al., 2003; Miserendino, 2009) y sensibilidad a los cambios en las condiciones ambientales como temperatura del agua o concentración de nutrientes (Milner y Petts, 1994; Brittain y Milner, 2001).

En el capítulo anterior se expusieron las características hidrológicas y térmicas del Río Santa Cruz que lo clasificarían con propiedades únicas, entre las cuales se destacaron la estabilidad en las variaciones de caudal y de temperatura entre años. Para el presente capítulo se proponen las siguientes preguntas generales ¿En qué medida y de qué modo responde la estructura del ensamble de macroinvertebrados a características específicas del ambiente? ¿Existe un patrón de distribución y riqueza de macroinvertebrados a lo largo del río, a pesar de la homogeneidad general del ambiente (Capítulo II)? De esta manera, los objetivos de este capítulo son crear una línea de base taxonómica de los invertebrados bentónicos a lo largo del Río Santa Cruz y caracterizar los ensambles de macroinvertebrados en función de la complejidad espacial (a lo largo del 300km del cauce principal del río) y temporal (en diferentes períodos de descarga hídricas) del ambiente a nivel físicoquímico y geomorfológico. En este Capítulo se presenta información elemental referida a la estructura

comunitaria en función de las condiciones ambientales y de los grupos funcionales alimentarios, elementos mínimos en una línea de base en vistas a los cambios que producirían las dos presas hidroeléctricas programadas para la cuenca.

Hasta el momento se contaba solamente con un estudio que reportaba a la densidad de macroinvertebrados y a la riqueza de taxa en este río como unas de las más bajas en comparación con otros 28 ríos de la Patagonia en base a muestreos puntuales en el contexto de un estudio extensivo de una amplia colección de ríos de la Patagonia (Miserendino, 2001). En este Capítulo se presenta el primer estudio intensivo y específico de la fauna de macroinvertebrados del Río Santa Cruz, a través de dos tipos de estudios alternativos (sistemático y espacio-temporal) y complementarios, los cuales en conjunto brindan un panorama detallado a lo largo del río y un panorama general de la variación estacional en zonas determinadas. En base a estos resultados, se proyectan los efectos que las represas tendrían sobre la configuración de hábitat del río y sobre los ensambles de macroinvertebrados. Por otra parte, y dado que los macroinvertebrados representan las principales presas en la dieta de las truchas y peces nativos, otra motivación para este estudio es generar información clave para interpretar el escenario trófico a lo largo del río y la proyección de efectos producto de las especies exóticas y las nuevas obras de ingeniería a los peces (Capítulos siguientes).

3.2. Metodología del Estudio

Estrategia general de muestreo.

Se combinaron dos metodologías de muestreo para estudiar el hábitat acuático-ripario, los ensambles de macroinvertebrados bentónicos. La primera, a la cual se denominó **muestreo sistemático**, consistió en realizar muestreos geográficamente regulares en un momento determinado del año. Entre el 20 y el 29 de septiembre de 2010 se

muestrearon un total de 52 sitios o estaciones de muestreo, separados 6 km uno de otro, a lo largo de 306 km de río, desde la localidad de Charles Fuhr (9,8 km de río aguas abajo del Lago Argentino), hasta la localidad de Comandante Luis Piedra Buena, cercana al estuario (315,8 km de río aguas abajo del Lago Argentino). Dos equipos navegaron por el cauce principal río abajo, uno tomando medidas continuas de profundidad y ancho de río, y el otro realizando paradas para caracterizar el hábitat (velocidad de corriente, temperatura, ph, profundidad, tamaño de las partículas de sustrato, ancho del río) y toma de muestras biológicas (del bentos y de deriva). En cada estación de muestreo se tomó una única muestra integrada de invertebrados.

La segunda metodología, a la cual se denominó **muestreo espacio-temporal**, se concentró en seis localidades del río (Fig. 3.2), visitadas en diferentes épocas del año en seis ocasiones entre 2009 y 2011 que incluyeron momentos de mínimo caudal (Agosto y Septiembre), caudal intermedio (Abril-Mayo-Junio) así como condición de aguas altas o máximo caudal (Enero) (Tabla 3.1). Las localidades se ubicaron en cada una de las tres grandes divisiones del río, cuenca alta, media y baja (SRH, 2013). En la cuenca alta, se diferenciaron dos zonas distintas: (a) el Río Santa Cruz en cercanías de la desembocadura del río Bote a 26 km del Lago Argentino y (b) zonas con influencia del Primer Laberinto (Primer Laberinto y La Porteña, ubicadas a 60-75 km del lago Argentino). En la cuenca media los sitios de muestreo se ubicaron en las inmediaciones de la Estancia San Ramón (margen Sur) y La Marina (margen Norte) en un rango aproximado de 10 km (ubicados a una distancia del nacimiento de aproximadamente 200km). En la cuenca baja los sitios de muestreo se ubicaron en las inmediaciones de la Estancia Chikorik-Aike (a 270-285 km del Lago Argentino). Por cada una de estas grandes zonas de muestreo, la cantidad de muestras de invertebrados tomadas varió entre 3 a 12 réplicas dependiendo de las condiciones de accesibilidad.



Fig. 3.2. Puntos de muestreo en verde a lo largo del río para el estudio espacio-temporal. Fuente Google Earth.

Tabla 3.1. Cantidad de muestras tomadas por lugares (por cuenca) en cada período de muestreo. La distancia de los sitios respecto al Lago Argentino se indica como “km”.

Cuenca	Lugares	km	Período					
			Mayo 2009	Septiembre 2009	Abril 2010	Agosto 2010	Enero 2011	Septiembre 2011
Alta	Río Bote (RSC)	26	3	2	2	2	2	2
Alta	1° Laberinto (1L)	60-64	3	3	7	5	6	7
Alta	La Porteña (LP)	66-69	3	3	9	7	5	3
Media	San Ramón (SR)	211-218	3	6	6	2	6	6
Media	La Marina (LM)	221-223	-	2	2	2	2	-
Baja	Chikorik-Aike (CB)	273-277	3	2	3	4	7	6

La combinación de las dos modalidades de muestreo tuvo por objetivo complementar el panorama geográfico expeditivo con un panorama estacional localmente más intensivo. Los muestreos de macroinvertebrados y de variables ambientales puntuales fue esencialmente el mismo en las dos metodologías, tomándose las muestras de macroinvertebrados en sitios costeros, junto a las variables ambientales asociadas. En el caso del **muestreo sistemático**, se registraron además algunas variables ambientales a la escala de la localidad.

Variables ambientales puntuales.

El ancho mojado, ancho total del río y barra de grava se midieron desde la costa con un distanciómetro láser (TruPulse 200). Las variables puntuales (oxígeno disuelto, velocidad de corriente local, profundidad local, tamaño de partículas de sustrato, materia en suspensión, concentración de clorofila-a epilítica) se midieron dentro de un radio de 15-50 metros del punto de muestreo de macroinvertebrados y peces

siguiendo a Gordon et al. (2004). La temperatura, conductividad y oxígeno disuelto se midieron usando una sonda multiparámetro YSI 85. La velocidad de corriente superficial se obtuvo cronometrando el tiempo de deriva de un pote plástico semi-sumergido en una distancia de 5 metros. La profundidad local se calculó como la media a partir de 3 mediciones en cada sitio dentro del área de muestreo utilizando una cinta métrica metálica. El caudal medio se calculó como el producto de la 0,8 veces la velocidad superficial por la profundidad media del río (Hynes, 1970). El tamaño de las partículas de sustrato se estimó siguiendo el procedimiento de Wolman (1954), caminando río arriba a lo largo de una línea imaginaria en zig-zag en un área de 100 metros de largo y de 2 a 5 metros de ancho contados desde la orilla, midiendo el ancho (segundo eje mayor) de 100 piezas del sustrato elegidas de manera aleatoria. Para estimar la concentración de clorofila-a y feofitinas, se raspó un área de 11 cm² del epilíton sobre las rocas (rango de ancho de 5 a 30 cm) elegidas al azar. Las rocas seleccionadas se ubicaron a una distancia menor a 2 metros de la orilla del río sumergidas subsuperficialmente hasta 30 cm de profundidad. La selección de rocas fue tomada al azar sin considerar la disposición en el río a excepción de la profundidad y distancia a la orilla. El contenido que fue almacenado en un filtro congelado para su posterior determinación en el laboratorio (APHA, 1994). También se tomaron muestras de 500 ml de agua, que se filtraron usando filtros GF/F Munktell de 47 mm de diámetro y preservaron a -10°C para estimar sólidos en suspensión totales. En el laboratorio, estas muestras se secaron a 60°C por 24 horas, se pesaron y luego se colocaron en una mufla a 500°C por 4 horas para evaluar la materia orgánica e inorgánica en suspensión.

Variables ambientales de localidad.

En el caso del muestreo sistemático, se asignó a cada una de las 52 estaciones de muestreo una medida de altitud a partir de un mapa de elevación digital, SRTM, de 90m de píxel, y un coeficiente de sinuosidad del río (proporción entre la distancia

geográfica y la distancia en el río entre un par de puntos separados a 500m). La pendiente del río se estimó mediante el uso de la posición geográfica a nivel del mar, la posición geográfica de un punto dado y su altitud, a partir del cual, luego de recorrer 500 metros sobre el río, se volvió a hacer una medición que generaba una diferencia de altitud referida a la distancia recorrida. La velocidad de corriente máxima del río se estimó en base a la velocidad de deriva del bote en la zona de mayor correntada en la vecindad de la estación. Las profundidades del río se midieron a partir de un registro continuo de la batimetría del río mediante una ecosonda Lowrance LCX-15MT, estimándose la profundidad máxima correspondiente a cada una de las 52 estaciones de muestreo en base al registro de máxima profundidad en un área buffer de 300m de radio alrededor de la estación con una proyección UTM, para asegurarse de tomar todo el ancho del canal muestreado por la embarcación. Dicha embarcación recorrió el río en forma de zigzag, registrándose el ancho seco y ancho mojado a intervalos de 900m. Los datos recopilados de máxima profundidad fueron vinculados utilizando la extensión spatial analysis del programa ArcGIS 9.3. (ESRI, 2011).

Muestreo de macroinvertebrados.

Dos tipos de muestras de macroinvertebrados fueron tomadas: de deriva y bentónicas. Para el primer caso, se utilizó una red de deriva confeccionada con una malla de 250 μm y un área de boca de 0,16 m^2 , siendo empleada principalmente para la mejor identificación de individuos mediante la captura de adultos o estadios avanzados. Esta red se dejó actuar por 24 horas enfrentada a la corriente del río, dispuesta a 2m de distancia de la orilla. Las muestras de macroinvertebrados bentónicos se tomaron mediante el uso de una red de pateo con una malla de 450 μm y un área de 0,25 m^2 . La implementación de la misma implicó la selección de un cuadrante de muestreo al azar cercano a la orilla del río a una profundidad menor a los 50 cm. Una vez colocado el cuadrante y se dispuso la red con la boca abierta contra la corriente del río. Una persona sostuvo la red mientras la otra removía el sustrato y los macroinvertebrados.

Las muestras se separaron con un tamiz de misma apertura de malla y se preservaron en etanol 70% o congeladas (a -12°C) y se llevaron al laboratorio para la separación e identificación de organismos al menor nivel taxonómico posible (género o especie dependiendo de las referencias locales). Para la identificación se utilizó una lupa estereoscópica Zeiss y un microscopio Zeiss STD 18. Los diferentes taxa fueron identificados siguiendo a Lopretto y Tell (1995) y Domínguez y Fernández (2009). Las identificaciones fueron realizadas utilizando el servicio de óptica del Centro Nacional Patagónico y en el Laboratorio de Investigaciones en Ecología y Sistemática Animal (LIESA-Esquel) bajo la supervisión de los Dres. Pessacq, Archangelski y Miserendino.

Las muestras de macroinvertebrados fueron analizadas en términos de riqueza de especies, densidad (ind. m^{-2}), y biomasa (g m^{-2}) por taxón. Para calcular la masa húmeda, se asignaron los individuos a un taxón, se eliminó el exceso de agua mediante el uso de papel absorbente, y los individuos se pesaron en una balanza analítica Shimadzu AUW-220 (rango: 220g – 10 mg, error: 1 mg). De manera similar, algunos individuos de tallas similares fueron secados hasta peso constante a 60°C para luego ser pesados y estimar la masa seca promedio. Finalmente, se asignaron a cada taxón un grupo funcional alimentario (Functional feeding groups, FFGs) siguiendo la bibliografía disponible (Merritt y Cummins, 1996), por el propio conocimiento de los modos de alimentación (morfología de las partes de la boca y comportamiento) y por los análisis de contenido estomacal (Merritt y Cummins, 1996; Domínguez y Fernández, 2009).

Análisis de datos.

Muestreo sistemático. El análisis estadístico de los datos biológicos incluyó métodos de clasificación como ordenamiento para evaluar la asociación de taxa de macroinvertebrados y la relación con las variables ambientales. Para estos análisis multivariados los datos de la abundancia de macroinvertebrados fueron transformados

usando el $\log(x+1)$, recomendada cuando el ordenamiento es de base Euclidea y para datos con muchos ceros (Legendre y Gallagher, 2001). Se realizó un análisis de redundancia (RDA) basado en los datos originales de taxa (transformados) para evaluar la relación con las variables explicativas. Todas las variables, salvo el pH y la concentración de clorofila-a fueron transformadas usando $\log(x+1)$. El análisis de RDA se condujo en el programa CANOCO (Ter Braak y Smilauer, 1999) y mediante el software libre R (2010). La significancia total y de los ejes se pusieron a prueba mediante un test de permutación de Monte Carlo ($n=1000$). Las variables redundantes se redujeron a nueve, y la bondad de ajuste se condujo usando la función `vif.cca`, la cual devuelve el valor del factor de inflación de la varianza para cada factor o contraste con otros factores, extrayendo las variables correlacionadas. Por último se ajustó un modelo por etapas (“stepwise”) ajustado bajo el criterio de información de Akaike (AIC; Akaike, 1974) con el objetivo de retener las variables ambientales que afectan el ordenamiento de los taxa. El test de concordancia de Kendall (Legendre, 2005) fue realizado con el conjunto de datos biológicos para medir la fuerza de asociación entre taxa.

En una segunda etapa de este estudio, se confeccionaron modelos de tipo regresión para la abundancia (conteo de individuos en la muestra) de los grandes grupos hallados entre los macroinvertebrados en función de las variables ambientales. Con el fin de identificar la correlación entre variables y colinealidad múltiple, se realizaron los análisis correspondientes utilizando el software libre R, paquete “stats”. Debido a que generalmente este tipo de datos presentan respuestas no lineales respecto a las variables explicativas, las técnicas de regresiones lineales múltiples no resultan eficientes, por lo tanto, se recomiendan los modelos aditivos generalizados (GAM) y lineales generalizados (GLM) (Hastie y Tibshirani, 1990). Los modelos aditivos generalizados (GAM) y los modelos lineales generalizados (GLMs) utilizan una función de enlace que transforma la media no lineal de la variable respuesta en un predictor

lineal. Mientras que los GLMs utilizan un modelo paramétrico para plasmar las respuestas medias no lineales de los datos, los GAMs utilizan una “suavización” (“smoother”) no paramétrica, haciéndolos una herramienta flexible para explorar la forma de la variable respuesta (Wood, 2004). Una vez que la forma general de la variable respuesta fue identificada para cada variable explicativa a través de modelos GAMs (paquete “mgcv”), se realizaron los GLMs que proporcionan una técnica más directa y robusta para evaluar la bondad de ajuste y para interpretar los resultados (Guisan y Zimmermann, 2000). Dado que se espera que este tipo de datos de conteos biológicos se distribuyan según una distribución de Poisson, tal condición fue especificada al ajustar el modelo. Así mismo, en caso de observarse sobredispersión de los datos, los análisis pueden ajustarse mediante la especificación “quasi-poisson” o realizar un ajuste de distribución binomial negativa. Para obtener el modelo mínimo adecuado (es decir, el modelo donde todos los términos sean significativos para cada conjunto de datos) se siguió un procedimiento de múltiples comparaciones que realiza selecciones paso a paso sacando y agregando variables. Para esto se utilizó el paquete “MuMIn” (del inglés multi-model inference) desarrollado por Kamil Barton (2013) que se basa en criterios de información.

Muestreo espacio-temporal. Los datos de abundancia, riqueza y de biomasa seca de los macroinvertebrados bentónicos se organizaron por período de muestreo y lugares. Debido a que los sitios y zonas de muestreo no coinciden exactamente y por la dificultad de obtener una medida repetida real, los análisis de varianza aplicados implicaron a zona y período como factores contemplando la posible interacción. Con el fin de evaluar la relación entre las abundancias de macroinvertebrados con las características ambientales, se realizó un ordenamiento mediante un Análisis de Correspondencia Canónico (CCA) ponderando las especies raras utilizando el programa CANOCO (Ter Braak y Smilauer, 1999) y el software libre R. La significancia total y de los ejes se puso a prueba mediante un test de permutación de Monte Carlo

(n=9999) y las variables redundantes se redujeron según el valor del factor de inflación de la varianza para cada factor o contraste con otros factores (FIV >20; quedando fuera del análisis el ancho total del río). Por último se ajustó un modelo por etapas (“stepwise”) ajustado bajo el criterio de información de Akaike (AIC; Akaike, 1974) utilizando el Software R y mediante una prueba de selección de variables por el método de permutaciones de Monte Carlo, reteniendo aquellas con valor de $p < 0,1$: ancho mojado, ancho de barra de grava, conductividad, pH, velocidad de corriente y concentración de clorofila-a.

Se ajustaron modelos de regresión de la abundancia de los órdenes de macroinvertebrados mejor representados (en densidad o biomasa) en función de las variables ambientales y los factores tiempo y zona. Los análisis fueron realizados mediante los paquetes “mgcv” para visualizar la relación gráfica con las variables, “stats” para realizar los modelos lineales, y “MuMin” para identificar variables de relevancia en el modelo. Todos los modelos fueron programados utilizando el software libre R complementado con las sugerencias de Zuur et al. (2009). Al igual que en el caso del muestreo sistemático, se verificó la correlación y múltiple colinealidad entre las variables explicatorias. Tanto GLMs como GAMs fueron utilizados para evaluar la respuesta general de los taxa y la bondad de ajuste.

3.3. Resultados

3.3.1. Muestreo sistemático

Las características ambientales del Río Santa Cruz se resumen en la Tabla 3.2. La profundidad máxima tuvo un rango de entre 2,3 y 19,8m. Los valores de conductividad, concentración de clorofila-a epilítica y temperatura fueron los más bajos en comparación con el conjunto del resto de los ríos Patagónicos analizados por Miserendino (2001).

Tabla 3.2. Variables físico-químicas medidas en cada punto de muestreo. Se asigna valor medio, desvío estándar y rango.

Variable	Media	Desvío estándar	Rango
Altitud (m)			0 - 179
Ancho total (m)	188,6	40	110-281
Concentración de clorofila-a epilítica ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	5,6	7,4	0,2-33,8
Conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	26,6	1,9	22,8-31
Velocidad de corriente (m s^{-1})	0,3	0,2	0-0,9
Oxígeno disuelto (mg L^{-1})	12,3	0,7	10,6-15,4
Barra de grava (m)	48	28	6-158
Profundidad máxima (m)	5,7	3	2,3-19,8
pH	5,8	0,3	5,0-6,5
Ancho mojado (m)	139,4	34,1	80-216
Sinuosidad	1,3	0,2	1,1-2,0
Pendiente (m km^{-1})	0,6	0,2	0,1-0,9
tamaño de partículas del sustrato (mm)	78,1	25,5	15,5-147,5
Materia inorgánica en suspensión (mg L^{-1})	22,2	19	5,2-117,0
Materia orgánica en suspensión (mg L^{-1})	3,1	2,2	0,6-12,8
Temperatura	6,9	1,4	4,7-11,0
Caudal medio ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$)	244	123	109-407

La concentración de clorofila-a resultó muy baja a lo largo de todo el río con valores de 0,2 a 33,8 $\mu\text{g cm}^{-2}$. Basándose en su estructura longitudinal, el Río Santa Cruz podría ser descrito como un río muy homogéneo, con una leve estructura a escala de tramos de 6-15 km (Fig. 3.3). Algunas variables ambientales se mantuvieron aproximadamente invariables a lo largo del río (pendiente y oxígeno disuelto), otras mostraron un suave gradiente (temperatura y conductividad), mientras que otras exhibieron variabilidad a escalas locales (e.g. clorofila-a, materia inorgánica, tamaño de partículas de sustrato o profundidad). No se identificaron patrones que pudiesen determinar diferentes secciones o tramos (“reaches”; de 6 a 30km) sobre la base de estas variables ambientales.

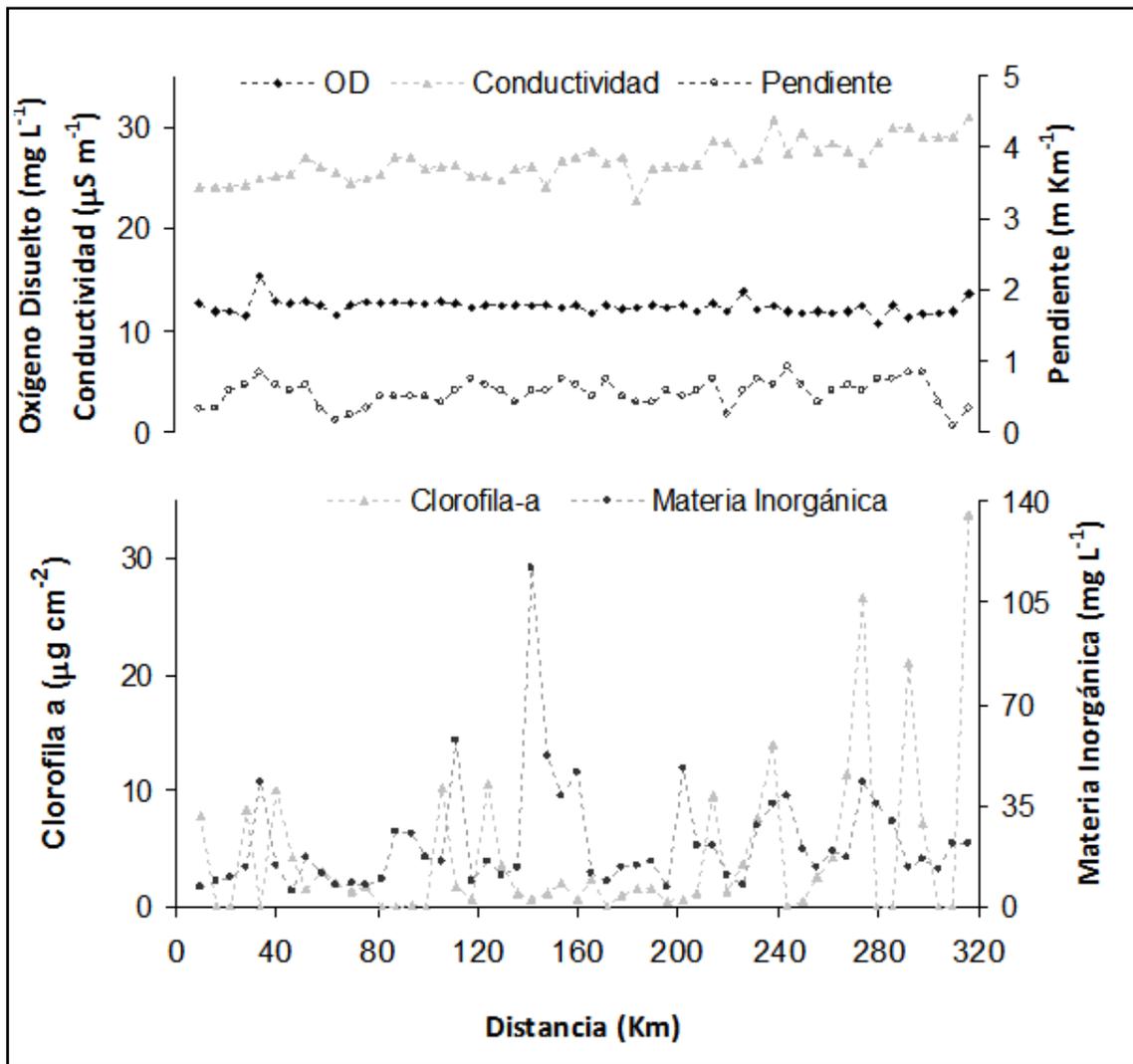


Fig. 3.3. Variables de hábitat estables a lo largo del río (arriba) o con picos de variación (abajo).

Es importante destacar que estas variables están altamente correlacionadas con otras de las 17 variables medidas. Por ejemplo, la correlación de Pearson mostró valores de correlación entre temperatura y distancia al Lago Argentino, mayores a 0,8 (Tabla 3.3). De forma similar, la sinusidad presenta múltiple colinealidad con otras variables medidas, lo cual indica la conveniencia y necesidad de utilizar modelos reducidos.

Tabla 3.3. Matriz de correlación entre variables ambientales. En el triángulo superior derecho se observan los valores de correlación de Pearson. En el triángulo inferior izquierdo se observan los valores de probabilidad asociados.

	Ancho mojado	Ancho total	Barra de grava	Profundidad máxima	Temperatura	pH	Conductividad	Oxígeno disuelto	Velocidad local superficial	Profundidad local	Tamaño de partículas del sustrato	Concentración clorofila-a epilítica	Materia inorgánica en suspensión	Materia orgánica en suspensión	Sinuosidad
Ancho mojado	1	0,71	-0,16	-0,43	0,34	0,11	0,14	-0,1	0,2	0,15	-0,5	0,33	-0,14	0,05	0,16
Ancho total	<0,0001	1	0,54	-0,45	0,18	-0,07	0,09	-0,11	0,36	0,11	-0,33	0,31	-0,11	-0,03	0,03
Barra de grava	0,2637	<0,0001	1	-0,09	-0,16	-0,21	-0,04	-0,07	0,23	-0,01	0,05	0,07	-0,1	-0,18	-0,12
Profundidad máxima	0,0014	0,0009	0,5173	1	0,02	0,16	0,03	-0,11	-0,29	-0,06	0,18	-0,19	0,06	-0,07	-0,14
Temperatura	0,0147	0,2124	0,246	0,8723	1	0,19	0,44	-0,38	0,09	0,12	-0,04	0,39	-0,01	-0,08	-0,32
pH	0,4202	0,6358	0,1339	0,2625	0,1731	1	0,06	-0,11	0,06	0,21	-0,18	0,14	-0,25	-0,29	-0,02
Conductividad	0,3285	0,5268	0,7923	0,8511	0,0011	0,6814	1	0,26	0,12	0,08	-0,06	0,2	0,14	0,05	-0,17
Oxígeno disuelto	0,4898	0,453	0,636	0,4342	0,0053	0,4268	0,0638	1	-0,08	-0,03	-0,06	0,08	0,13	0,15	0,1
Velocidad local superficial	0,1577	0,0089	0,1011	0,0363	0,5392	0,6586	0,4075	0,5789	1	0,1	0,02	0,17	-0,25	-0,01	0,29
Profundidad local	0,2791	0,4343	0,9443	0,6654	0,413	0,1294	0,5739	0,8315	0,5027	1	-0,17	0,25	-0,03	-0,03	-0,09
Tamaño de partículas del sustrato	0,0001	0,0167	0,7195	0,1987	0,7857	0,2055	0,6959	0,6839	0,8779	0,2301	1	-0,23	0,16	-0,03	-0,18
Concentración clorofila-a epilítica	0,0153	0,0242	0,6257	0,1714	0,0039	0,3142	0,1634	0,5553	0,2376	0,069	0,1025	1	-0,02	-0,03	-0,06
Materia inorgánica en suspensión	0,3323	0,4362	0,4777	0,6574	0,9207	0,0796	0,3234	0,3495	0,069	0,8487	0,2596	0,8951	1	0,44	-0,3
Materia orgánica en suspensión	0,7315	0,8417	0,1898	0,6408	0,572	0,0351	0,7019	0,2891	0,9714	0,8284	0,8216	0,8384	0,0012	1	0,07
Sinuosidad	0,2493	0,8314	0,4133	0,3238	0,0223	0,8852	0,2423	0,4675	0,0404	0,5404	0,2024	0,6566	0,0316	0,6452	1

Cuarenta taxa de macroinvertebrados fueron identificados, dos de los cuales fueron capturas incidentales terrestres (*Lumbricidae* y *Trichoptera* adulto) por lo que se excluyeron del análisis (Tabla 3.4). Se contaron e identificaron un total de 4.456 individuos, de los cuales 1.378 correspondieron a anfípodos del género *Hyalella* sp. y 1.404 al coleóptero de *Luchoelmis cekalovici*. Las especies fueron conspicuas a lo largo del río, estando presente en el 92,3% y 90,4% de los sitios de muestreo, respectivamente. Otros taxa ampliamente distribuidos fueron las efímeras *Meridialaris chiloeensis*, el gasterópodo *Lymnaea* sp., las larvas y pupas del quironómido *Paratrichocladius* sp., y las moscas de las rocas *Limnoperla jaffuelli*. La riqueza de especies, abundancia y masa húmeda fluctuaron significativamente a lo largo del río, pero sin ningún patrón ni conglomerado aparente por secciones ni tramos (Fig. 3.4). La densidad media del total de macroinvertebrados varió entre 4 ind m⁻² a 2.056 ind m⁻² (Fig. 3.4). La biomasa húmeda también mostró un amplio rango, de 1 a 5.648 mg m⁻².

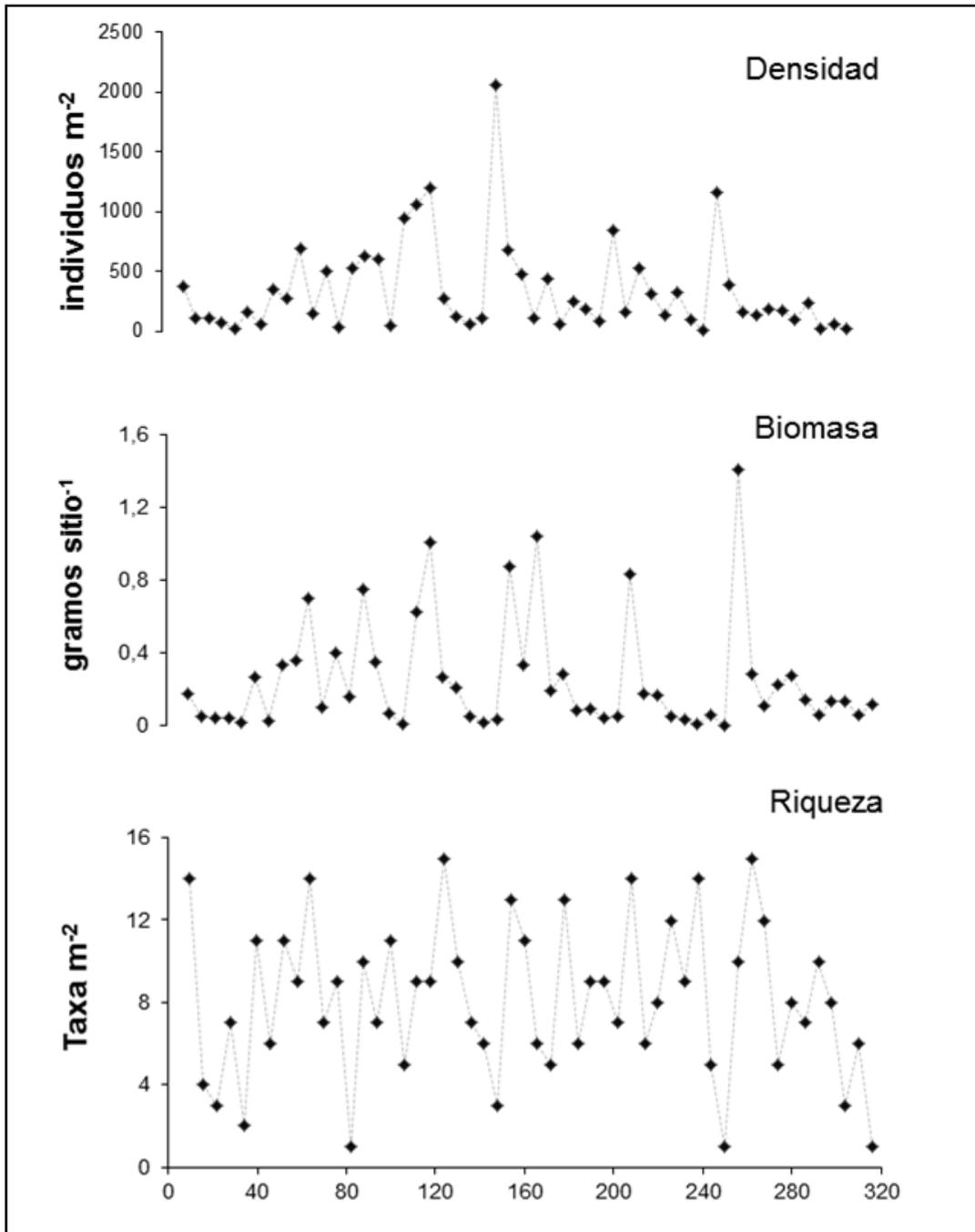


Fig.3.4. Abundancia relativa de macroinvertebrados (%), biomasa (g m⁻²) y riqueza de especies en el eje longitudinal del Río Santa Cruz. Los rombos representan los sitios de muestreo (n =52). El eje-x indica la distancia en km desde la cabecera.

Tabla 3.4. Abundancia relativa (individuos m⁻², media, desvío estándar DE y máximo % de presencia por sitios). FFG: grupos alimentarios funcionales: SH fragmentador; SC/GR raspador/pastoreador; CG colector-recolector; CF colector-filtrador; PR predador.

Taxa	FFG	Abundancia Relativa (%)	% sitios presente	% max presencia	Abundancia x sitio Media	D.E.	Máximo
Mollusca							
<i>Chilina</i> sp. (Chl)	SC/GR	0,4	11,5	14,9	0,3	1,1	7
<i>Heleobia</i> sp. (He)	SC/GR	0,1	5,8	4,8	0,1	0,4	2
<i>Lymnaea</i> sp. (Ly)	SC/GR	6,5	63,5	78,6	5,6	8,1	33
Annelida							
Glossiphoniidae sp1 (Gl)	PR	0,4	28,8	7,1	0,4	0,7	3
Glossiphoniidae sp2 (Gl2)	PR	0,1	1,9	7,3	0,1	0,4	3
Haplotaxidae (Hp)	CG	<0,1	1,9	1,1	0	0,1	1
Lumbriculidae (Lb)	CG	0,1	3,8	2,4	0,1	0,1	2
Naididae sp1 (N1)	CG	0,8	26,9	60	0,7	1,8	10
Naididae sp2 (N2)	CG	0,1	7,7	20	0,1	0,3	1
Naididae sp3 (N3)	CG	<0,1	1,9	1,3	0	0,1	1
Acari							
Acari spp. (Ac)	SR/GR	2,2	28,8	22,9	1,9	4,6	25
Crustacea							
<i>Hyalella araucana</i> (Ha)	CG	30,9	92,3	100	26,5	54,5	298
<i>Hyalella curvispina</i> (Hc)							
Ephemeroptera							
<i>Andesiops</i> sp. (Ad)	SC/GR	0,4	15,4	13	0,4	1,5	10
<i>Meridialaris chiloeensis</i> Demoulin (Mc)	SC/GR	8,1	78,8	33,3	6,9	8,5	44
Plecoptera							
<i>Aubertoperla illiesi</i> (Au)	SH	0,3	13,5	12,2	0,3	0,9	5
<i>Antarctoperla michaelsoni</i> Klapálek (Am)	SH	0,5	21,2	14,6	0,4	1,1	6
<i>Araucanioperla</i> sp. (Au)	SH	<0,1	1,9	2,1	0,2	0	1
<i>Klapopteryx kuscheli</i> Illies (Kk)	SH	0,5	25	6,3	0,4	1	6
<i>Limnoperla jaffueli</i> Navás (Lj)	SC/GR	2,4	61,5	21,4	2,1	2,6	11
Coleoptera							
<i>Luchoelmis</i> sp. (Lu)	SC/GR	31,5	90,4	64,4	27	34,5	156
Trichoptera							
<i>Mastigoptila</i> sp. (M)	SC/GR	0,1	7,7	20,0	0,1	0,4	2
<i>Mastigoptila longicornuta</i> (Ml)	SC/GR	1,1	38,5	16,1	0,9	2,1	14

<i>Atopsyche</i> sp. (At)	PR	<0,1	17,3	5,2	0,9	0	2
<i>Rheochorema</i> sp. (Rh)	PR	0,3	9,6	4,3	0,3	1	6
<i>Cailloma</i> sp. (C)	PR	0,2	9,6	7,1	0,1	0,5	3
<i>Smicridea dithyra</i> (Sd)	CF	0,6	23,1	9,5	0,5	1,1	5
<i>Oxyethira</i> sp. (O)	PR	<0,1	1,9	1,1	0	0,1	1
Diptera							
<i>Eukiefferiella</i> sp. (Eu)	CG	0,3	28,8	23	2,7	2	6
<i>Paratrichocladius</i> sp. (Pcl)	CG	8,6	63,5	100	8,1	16,2	76
<i>Endotribelos</i> sp. (En)	CG	0,2	7,7	2	0,3	0,1	3
<i>Parachironomus</i> sp. (Pch)	CG	0,2	13,4	3,1	0,2	0	3
<i>Alotanipus</i> sp. (Al)	PR	0,1	1,9	1,2	0,1	0,1	1
Pelecorhynchidae (Pe)	PR	<0,1	3,8	1,2	0,1	0,1	1
Empididae sp. (Em)	PR	0,1	3,8	1,3	0,1	0,3	2
Muscidae sp. (Mu)	PR	0,3	13,5	2,6	0,3	0,9	6
<i>Cnesia</i> sp. (Cn)	CF	1,9	42,3	16,2	1,6	6,6	47
<i>Hexatoma</i> sp. (Hx)	PR	0,4	11,5	11,3	0,3	1,4	9

Los cinco grupos funcionales encontrados entre los macroinvertebrados del bentos a lo largo del Río Santa Cruz fueron los raspadores-pastoreadores, colectores-recolectores, fragmentadores, colectores-filtradores y predadores. Los dos primeros mostraron los mayores valores de abundancia absoluta y relativa a lo largo del río con valores promedios del orden de 35 y 46 individuos respectivamente (Fig. 3.5). Estos resultados coinciden con el patrón de abundancias relativos encontrados donde el anfípodo *Hyalella* sp. y la larva del coleóptero *L. cekalovici*, conformaban el 62% repartidos en proporciones similares donde el primero representa a los colectores-recolectores y el segundo a los raspadores-pastoreadores.

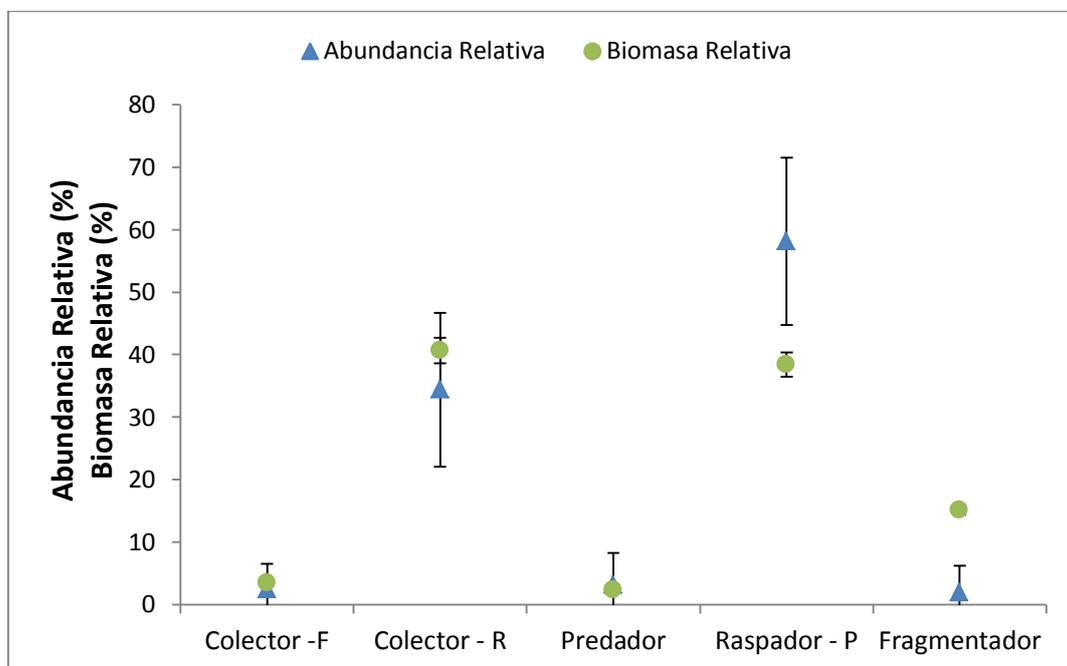


Fig. 3.5. Abundancia y biomasa relativa (%) de grupos funcionales alimentarios a lo largo del río. Las barras de error marcan los desvíos estándar.

Aun siendo débil, se encontró una asociación entre taxa de macroinvertebrados. Tres grupos o ensambles diferentes se pudieron identificar a través del análisis de RDA (Fig. 3.6, Tabla 3.5). La asociación de especies dentro de cada grupo fue estadísticamente significativa y el agrupamiento fue apoyado por la prueba de concordancia de Kendall. La prueba de concordancia total mostró un resultado significativo entre taxa de cada grupo ($p=0,004$, $p=0,002$ y $p<0,01$, respectivamente).

Para determinar qué taxón individual aportaba a la concordancia de los grupos, se condujo un test a posteriori para cada ensamble. Dentro del primer grupo, solamente los herbívoros *Limnoperla jaffueli*, *Antarctoperla michaelsoni* y *Lymnaea* sp. tuvieron una contribución significativa a la identidad del ensamble. Las larvas de dípteros *Paratrichocladius* sp., *Hexatoma* sp., de tricópteros *Rheochorema* sp. y *Mastigoptila longicornuta*, así como los Acaros contribuyeron a la concordancia del segundo grupo; mientras que *K. kuscheli* y *M. chiloeensis* lo hicieron en relación al tercer grupo.

Los resultados del ordenamiento mediante el RDA de los 38 taxa considerando 9 variables ambientales (Fig. 3.6, Tabla 3.5) proveyeron de resultados estadísticamente significativos ($F=1,656$, $df_{\text{residuales}}=41$, $gl_{\text{modelo}}=10$, $p=0,001$). En total, un 23,3 % de la varianza en la abundancia de los taxa pudo ser explicada por los tres primeros ejes de ordenamiento. Las correlaciones taxa-ambiente fueron de 0,61, 0,69, y 0,74 para el primero, segundo y tercer eje respectivamente, y el porcentaje de varianza explicado por esta relación fue del 86,6%, indicando una relación robusta con las variables ambientales seleccionadas. Los tres ejes de ordenamiento fueron estadísticamente significativos de acuerdo a una prueba de permutación no restrictiva de Monte Carlo. El primer eje explicó el 12,6%, el segundo el 8,1%, y el tercero el 2,6% del ordenamiento. El primer eje estuvo determinado por la velocidad del agua y la sinuosidad; las variables secundarias se asociaron a la composición del sustrato (tamaño de las partículas), materia inorgánica disuelta y biomasa algal (concentración de clorofila-a). El segundo eje reflejó a la temperatura, oxígeno disuelto y gradiente de sinuosidad; mientras que el tercer eje estuvo fuertemente asociado a la concentración de clorofila-a y composición del sustrato. El criterio de información de Akaike (AIC) así como la prueba por permutaciones de a pares redujeron el ordenamiento a un modelo con la inclusión de la temperatura, composición del sustrato y sinuosidad.

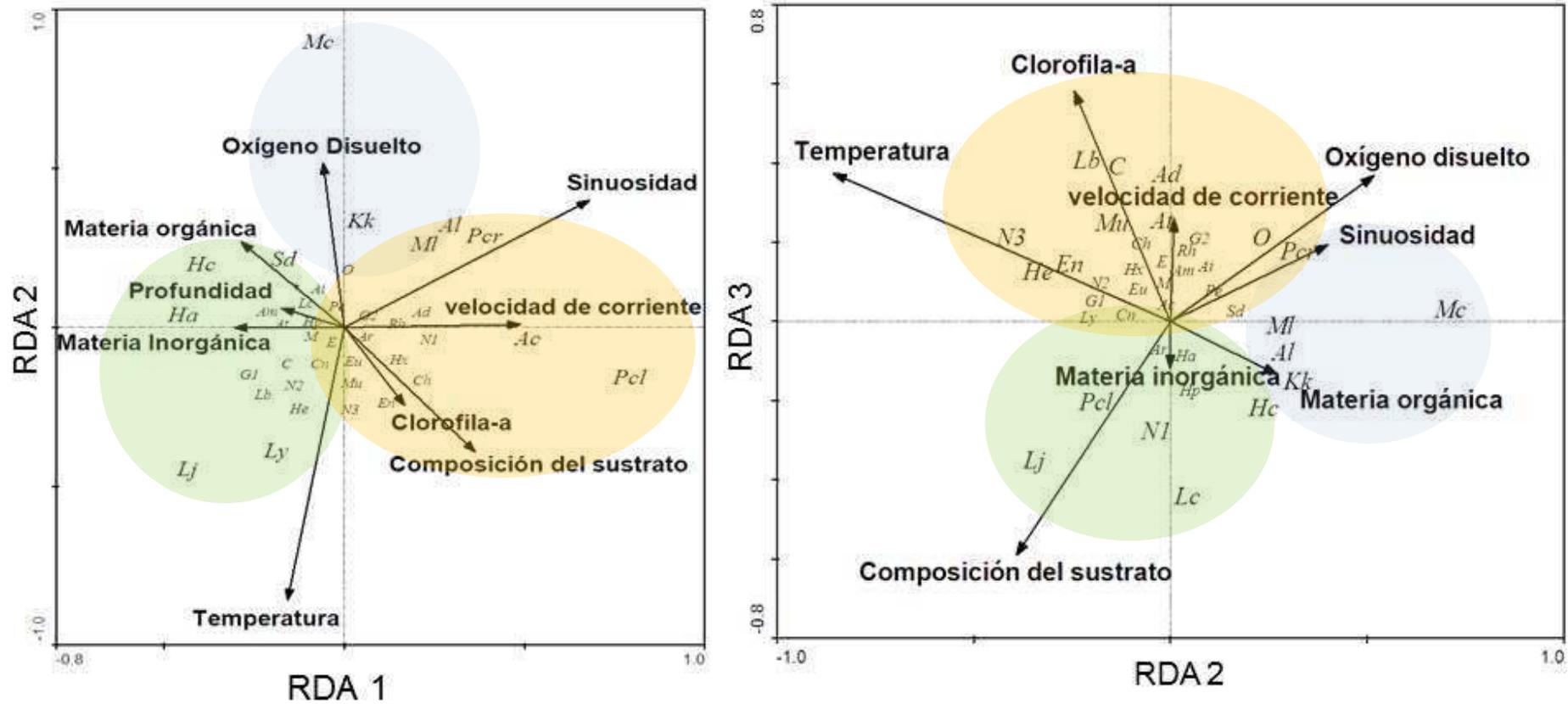


Fig. 3.6. Análisis de redundancia canónica RDA-biplot con el ordenamiento de los taxa y las variables ambientales log-transformadas. Las correlaciones de los ejes del RDA y las variables ambientales se hallan en la Tabla 3.4. Códigos de los taxa: *Chilina* sp. (Ch), *Heleobia* sp. (He), *Lymnaea* sp. (Ly), *Glossiphoniidae* sp1 (G1), sp2 (G2), *Haplotaixidae* (Hp), *Lumbriculidae* (Lb), *Nadidae* sp1 (N1), sp2 (N2), sp3 (N3), *Acari* (Ac), *Hyalella araucana* (Ha), *H. curvispina* (Hc), *Andesiops* sp. (Ad), *Meridialaris chiloeensis* (Mc), *Aubertoperla illiesi* (Au), *Antarctoperla michaelsoni* (Am), *Araucanioperla* sp. (Ar), *Klapopteryx kuscheli* (Kk), *Limnoperla jaffueli* (Lj), *Luchoelmis cekalovici* (Lc), *Mastigoptila* sp. (M), *M. longicornuta* (MI), *Atopsyche* sp. (At), *Rheochorema* sp. (Rh), *Cailloma* sp. (C), *Smicridea dithyra* (Sd), *Oxyethira* sp. (O), *Eukifferiella* sp. (Eu), *Paratrichoclaudius* sp. (Pcl), *Endotribelos* sp. (En), *Parachironomus* sp. (Pch), *Alotanipus* sp. (Al), *Pelecchinchidae* (Pe), *Empididae* sp. (Em), *Muscidae* spp. (Mu), *Cnesia* sp. (Cn), *Hexatoma* sp. (Hx).

Table 3.5. Valores eigenvalues de los ejes y peso de correlaciones intraset entre los ejes del RDA y las variables ambientales en relación a la abundancia de los diferentes taxa de macroinvertebrados. La significancia de los ejes del test de Monte Carlo se exhibe debajo.

	RDA 1	RDA 2	RDA 3
Eigenvalues	0,12	0,09	0,03
Correlación especies-ambientales	0,61	0,69	0,74
% varianza de especies explicado por los datos	12,6	8,1	2,6
Correlación con los ejes:			
Clorofila-a	0,17	-0,25	0,58
Velocidad de corriente	0,49	0,01	0,26
Profundidad	-0,17	0,06	-0,07
Oxígeno disuelto	-0,06	0,52	0,37
Materia inorgánica	-0,30	-0,01	-0,12
Materia orgánica	-0,29	0,27	-0,13
Sinuosidad	0,68	0,40	0,19
Composición del sustrato	0,36	-0,39	-0,59
Temperatura	-0,16	-0,86	0,37
Valor – p por la prueba de permutación Monte Carlo			
Eje 1: F=4,25, p< 0,01			
Todos los ejes canónicos: F=1,66, p= 0,001			

Los anfípodos *Hyaella* sp. y moscas de las piedras *A. michaelsoni*, por ejemplo, se asociaron a sitios con baja sinuosidad, velocidad de corriente y biomasa algal (concentración de clorofila-a), y altos valores de materia orgánica en suspensión. En el otro extremo, las especies de quironómidos, particularmente *Paratrichocladius* sp. y los ácaros se asociaron a sitios más sinuosos con mayores tamaños de partículas de sustrato, mayor velocidad de corriente, concentración de clorofila-a y menores profundidades. Un tercer grupo se pudo distinguir en el bi-plot de ordenamiento compuesto por las efímeras *Meridialaris chiloeensis* y las moscas de las piedras *K. kuscheli* que aparecieron en aguas frías, de baja profundidad y con alto nivel de oxígeno disuelto. También cabe destacar que el gasterópodo *Lymnaea* sp. y la mosca de las piedras *L. jaffueli* se relacionaron positivamente con las aguas de mayor temperatura y baja sinuosidad.

Modelos. El análisis de correlaciones y multi-colinealidad entre las variables permitió reducir las mismas a: distancia al lago (km), oxígeno disuelto (OD), concentración de clorofila (Cl-a), velocidad de corriente (Vc), Sustrato (Ss), Profundidad local (Pr), materia orgánica (MO), ancho mojado del río (Am). La selección de modelos por comparaciones múltiples fue utilizada como una herramienta complementaria a la selección paso a paso. Debido a la sobredispersión de los datos de los órdenes Plecoptera, Ephemeroptera y Trichoptera, los modelos se ajustaron utilizando una aproximación de quasipoisson (en reemplazo de una distribución de Poisson). La tabla de selección de modelos resume las variables y valores de varianza debida a los residuales en el modelo nulo, modelo completo y el modelo considerado óptimo (Tabla 3.6).

Table 3.6. Selección de modelos para los órdenes. Todas incluye a las variables: distancia a la naciente (km), velocidad de corriente (Vc), concentración de clorofila (Cl-a), composición del sustrato (Ss), ancho mojado del río (Am), materia orgánica (MO), oxígeno disuelto (OD) y profundidad (Pr).

Grupo	Modelo	polinomio 2	Lineal	gl	Resid.Dev	AIC	p	% expl.	Ajuste
Anfípodos	Nulo	-	-	51		420,1			
	Mejor	km, Vc	-	46	59,9	411	0,002	26,5	Bi.neg
	Full	Todas	-	35	55,9	412,7	0,050	49,6	Bi.neg
Efímeras	Nulo	-	-	51	459,8				
	Mejor	Vc	km	48	342,5		0,003	25,5	Quasi
	Full	Todas	-	35	268,7		0,611	41,5	Quasi
Plecopteros	Nulo	-	-	51	192,6				
	Mejor	Vc	Cl-a	48	164,0		0,003	14,9	Quasi
	Full	Todas	-	35	131,7		0,700	31,5	Quasi
Coleopteros	Nulo	-	-	51	61,9	446,9			
	Mejor	Km	OD	48	60,6	433	<0,001	27,9	Bi.neg
	Full	Todas	-	35	59,4	449,1	0,690	39,4	Bi.neg
Tricopteros	Nulo	-	-	51	176,1				
	Mejor	-	MO, Vc	49	127,2		<0,001	27,7	Quasi
	Full	Todas	-	35	91,3		0,65	48,2	Quasi
Dipteros	Nulo	-	-	51	59,1	338,6			
	Mejor	Am, Cl-a	Ss	46	56,3	314,8	<0,001	45,7	Bi.neg
	Full	Todas	-	35	55,9	331,7	0,92	50,1	Bi.neg

Los plecópteros mostraron una relación en forma de domo con la velocidad de corriente y una tendencia lineal negativa con la concentración de clorofila (Fig. 3.7). La relación con la velocidad indica que la abundancia de este grupo es máxima a valores de velocidad de corriente intermedia y baja en condiciones de aguas quietas o corriente muy fuerte. La relación con la concentración de clorofila es no significativa, sin embargo se puede observar que los plecópteros tienden a disminuir su abundancia en sitios con mayor concentración de clorofila-a.

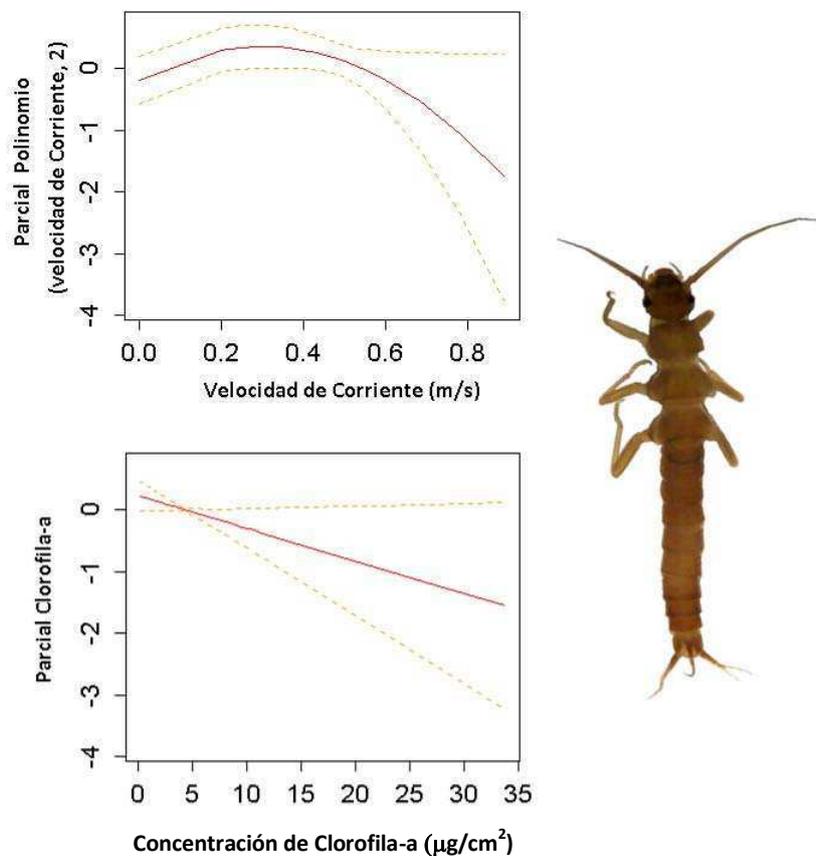


Fig. 3.7. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los plecópteros. Las líneas discontinuas representan 2 x error-estándar de cada punto de la curva.

Los modelos más sencillos de ajuste de las efímeras en función de las variables ambientales incluyeron las variables distancia al Lago Argentino (km) y velocidad de la corriente. Mientras que la abundancia de efímeras disminuyó significativamente con la distancia al Lago Argentino, la relación con la velocidad de corriente mostró una tendencia de domo, con valores máximos de abundancia en sitios donde el agua presentaba velocidad de corriente entre 0,2 y 0,7 m s^{-1} (Fig. 3.8.).

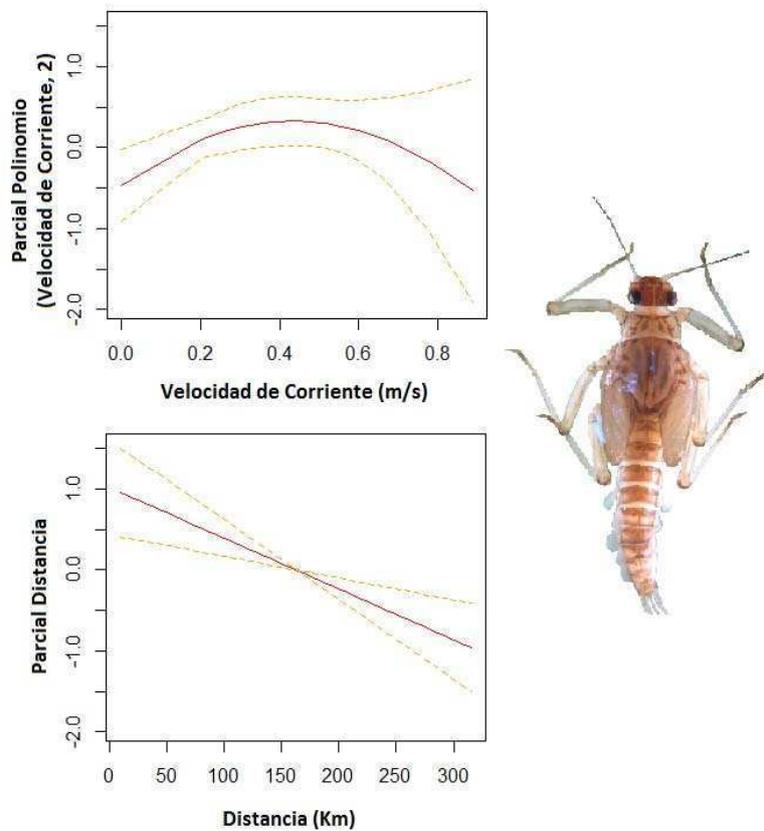


Fig. 3.8. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para las efímeras. Las líneas discontinuas representan 2 x error-estándar de cada punto de la curva.

Los tricópteros mostraron asociación a una serie de variables que incluyen a la materia orgánica, la velocidad de corriente, la profundidad y la concentración de clorofila con una explicación del 38,8%. Sin embargo, el modelo más simple solamente incluye a los términos significativos velocidad de corriente y materia orgánica en suspensión,

explicando el 27,8%. Ambas variables presentan una relación lineal positiva significativa con la abundancia de larvas de tricópteros (Fig. 3.9).

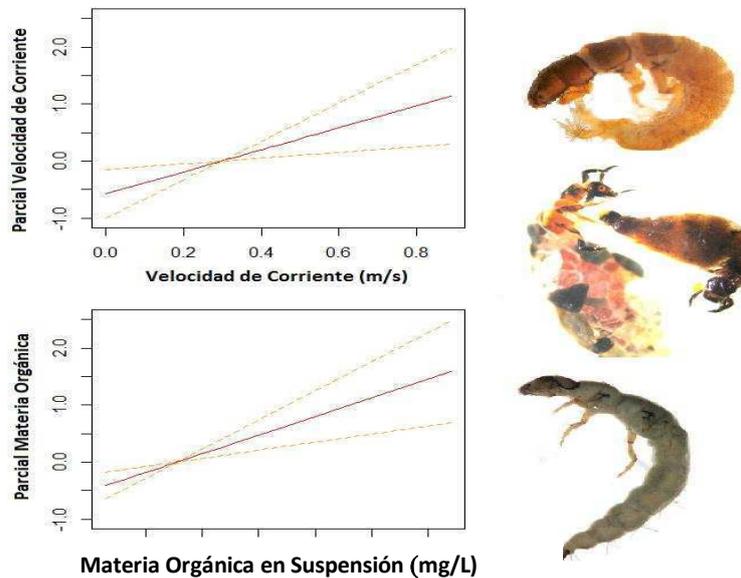


Fig. 3.9. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los tricópteros. Las líneas discontinuas representan 2 x error-estándar de cada punto de la curva.

Los anfípodos, coleópteros y dípteros exhibieron sobredispersión. Debido a que en estos casos, el valor excedía la capacidad de una aproximación por quasi-poisson, se optó por una distribución binomial negativa. En el caso de los anfípodos, varias variables en conjunto explicarían la abundancia a lo largo del río, pero con fines prácticos, se redujo el número de variables a aquellas con efecto significativo. La relación con la distancia al Lago Argentino tomó forma de domo, con valores de abundancia máximos en la cuenca media del río (Fig. 3.10). También se obtuvo una relación de polinomio de orden dos con la clorofila. Sin embargo, se puede observar que la abundancia de anfípodos aumenta a mayores valores de esta variable. Por último, se obtuvo una relación lineal negativa con el oxígeno, esto podría tener relación con otras condiciones, por ejemplo, la ausencia de otros taxa en sitios con oxígeno disuelto menor.

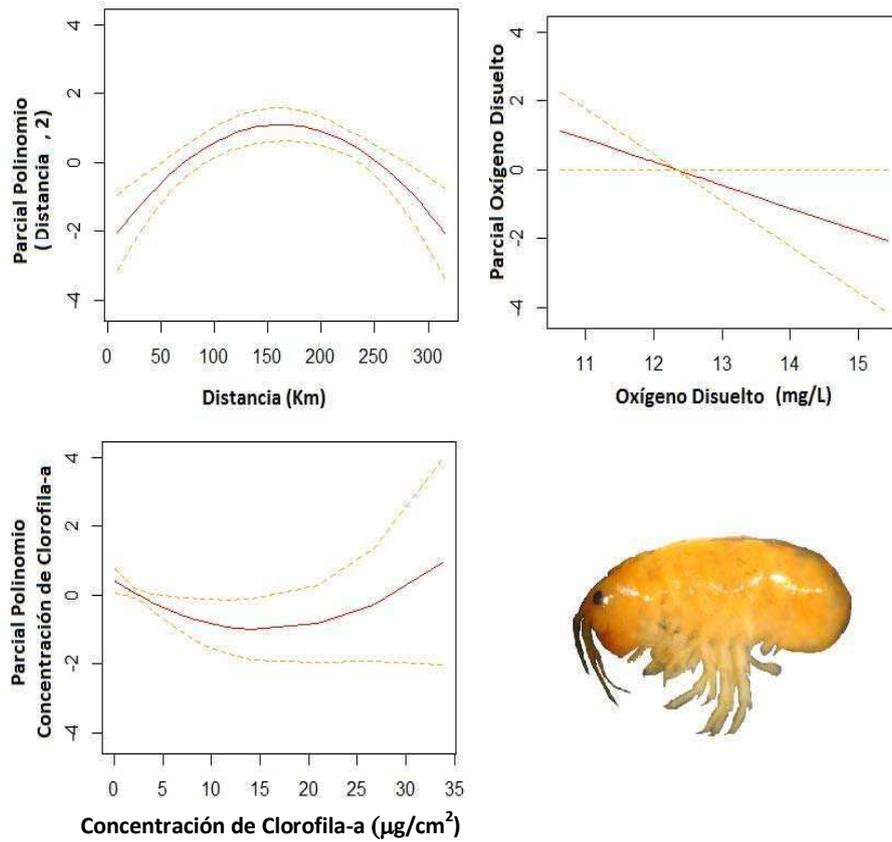


Fig. 3.10. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los anfípodos. Las líneas discontinuas representan 2 x error-estándar de cada punto de la curva.

De manera similar, los coleópteros, principalmente representados por la especie *L. cekalovici*, exhibieron una respuesta a las variables ambientales similar a la de los anfípodos en relación a la distancia a la naciente, en forma de domo, mostrando los mayores valores de abundancia en los sitios correspondientes a la cuenca media del río. (Fig. 3.11) Así también se observó una relación lineal negativa con el oxígeno disuelto.

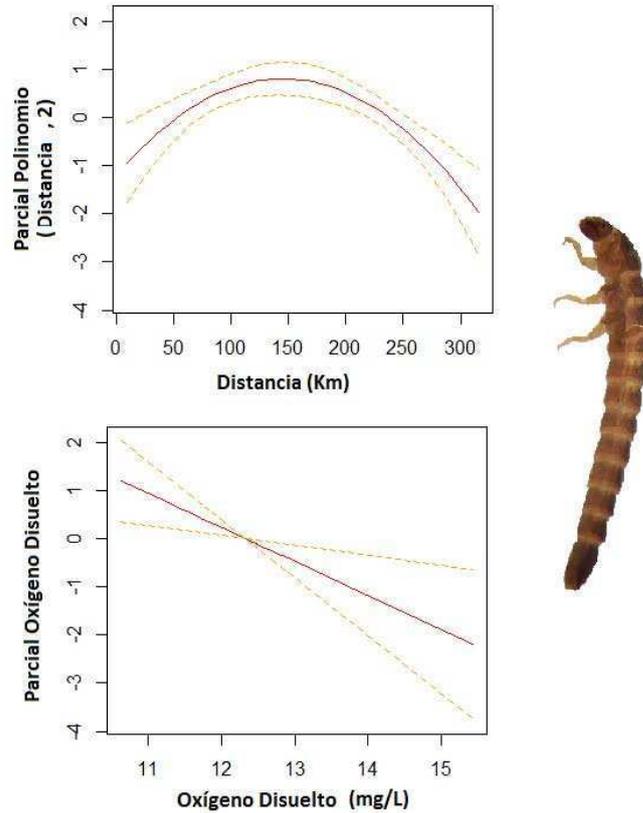


Fig. 3.11. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los coleópteros. Las líneas discontinuas representan 2 x error-estándar de cada punto de la curva.

Los dípteros, también mediante un modelo con ajuste por una distribución binomial negativa, mostraron una asociación con las variables ambientales diferente a aquellas con del resto de los grupos, incluyendo variables como la composición del sustrato y el ancho mojado del río (Fig. 3.12). La abundancia de dípteros presentó una relación lineal positiva con el tamaño de las partículas de sustrato, y una respuesta cuadrática con el ancho mojado y la concentración de clorofila. Estas tres variables explicaron el 45.6% de la variación observada en la abundancia de larvas de dípteros en el total de los sitios de estudio.

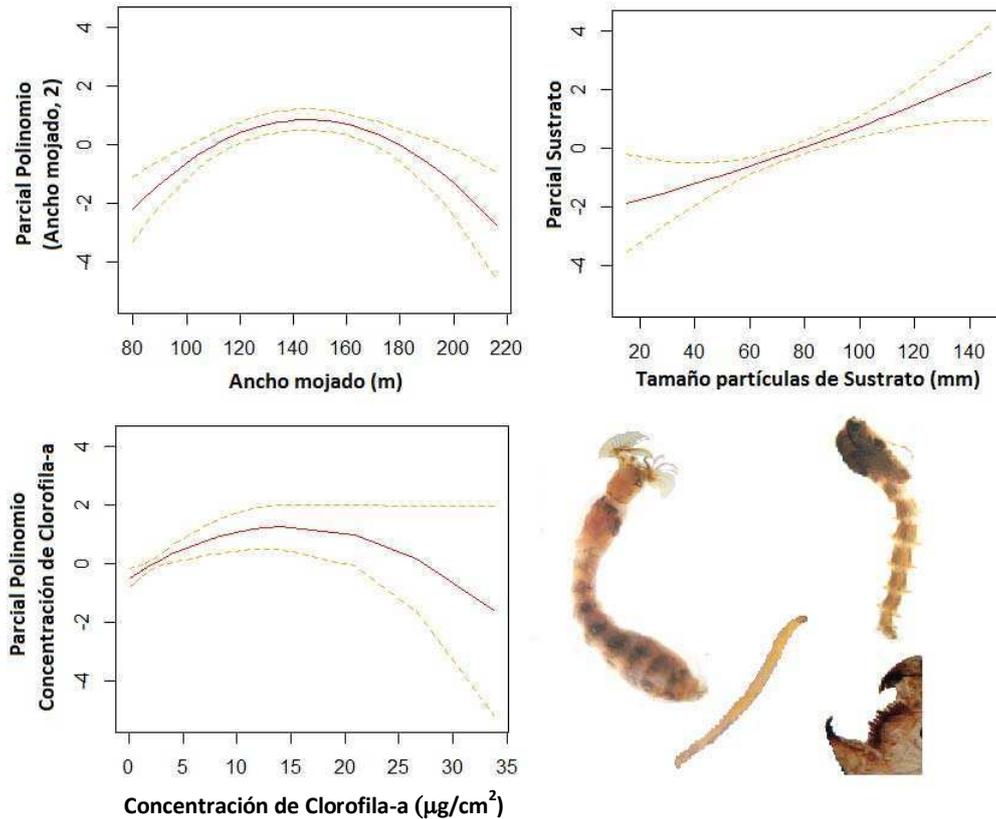


Fig. 3.12. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM el orden Diptera. Las líneas discontinuas representan 2 x error-estándar de cada punto de la curva.

3.3.2. Muestreo espacio-temporal

Se analizó un total de 132 muestras de macroinvertebrados bentónicos y 20 muestras de deriva. Estas últimas fueron de utilidad para la identificación más certera de los individuos bentónicos, ya que la mayoría de las identificaciones de insectos requiere de los adultos machos. Las muestras de deriva además presentaron gran cantidad de exuvias de quironómidos que permitieron corroborar el género de las larvas asumiendo que las mismas correspondían a individuos de la misma zona (rango de 10-15km).

Variables ambientales. Las características ambientales del Río Santa Cruz para las diferentes campañas y zonas estudiadas se sintetizan en la Tabla 3.7. Las variables con menor rango de variabilidad fueron la temperatura, el pH, el oxígeno disuelto y la conductividad, mientras que las condiciones de ancho mojado, ancho total y barra de

grava del río exhibieron coeficientes de variación intermedios en función de la zona y el período de muestreo. Fue destacada la gran variabilidad en la concentración de clorofila a epilítica, coincidente con el patrón hallado en el muestreo sistemático. Los valores de esta última variaron entre 0,01 a 14,7 $\mu\text{g cm}^{-2}$, sin un patrón definido por zonas o períodos del año. Sin embargo, los mayores valores de clorofila-a hallados correspondieron al área del Primer Laberinto (a 60-70 km del Lago Argentino) en las campañas de Septiembre (aguas bajas).

Es importante subrayar que algunas de estas variables están altamente correlacionadas como se observa en la Figura 3.13. Por ejemplo, el ancho total del río y el ancho mojado presentan una correlación (método de Pearson) de 0,94. También resulta importante explicar que los valores extremos de materia orgánica en suspensión hallados son valores reales que no corresponden a errores o “outliers”, sino a sitios que presentaron alta cantidad de materia orgánica en suspensión respecto de los valores normalmente encontrados en el río.

Los diferentes puntos de muestreo pudieron ordenarse en función de estas variables ambientales no correlacionadas ni colineales entre sí, obteniendo de esta manera la separación entre las zonas estudiadas (Fig. 3.14). Las condiciones de alta materia orgánica en suspensión, oxígeno disuelto, y conductividad caracterizan principalmente a los sitios de la cuenca alta, particularmente sitios del Primer Laberinto y La Porteña (60 a 70 km del Lago Argentino). Por otro lado, la cuenca media y baja se caracterizó por presentar menor cantidad de materia orgánica en suspensión. La cuenca media presenta condiciones de variada velocidad de corriente, y el oxígeno disuelto disminuye hacia la cuenca baja y la temperatura aumenta sus valores al alejarse del Lago Argentino hacia la cuenca baja.

Tabla 3.7. Variables físico-químicas medidas en cada punto de muestreo. Valor medio y desvío estándar. Variables y unidades: velocidad de corriente (Vc, m s⁻¹), profundidad local (Pr., m), temperatura del agua (T, °C), tamaño de partículas del sustrato (Sustrato,mm), oxígeno disuelto (OD, mg L⁻¹); pH; conductividad (µS cm⁻¹), materia inorgánica en suspensión (MI, mg L⁻¹), materia orgánica en suspensión (MO, mg L⁻¹), ancho total del río (Ab; m), ancho mojado (Am, m), barra de grava (Ag, m) y concentración de clorofila-a (Cl-a, µg cm⁻²). Códigos de sitios en Tabla 3.1.

Período	Sitio	Vc	Pr	T	Sustrato	OD	pH	Cond.	MI	MO	Ab	Am	Ag	Cl-a
Jun_09	RSC	0,3±0	0,5±0	6±0	82±0	15,8±0	6±0	25,3±0	9,4±0	23,8±0	256±0	233±0	23±0	1,1±0
	1L	0,6±0,5	0,3±0,1	6,0±0,5	48±13	15,5±1,2	6,3±0,5	26,8±3,4	52,1±24,4	75,0±102,0	84±31	50±25	34±39	0,5±0,2
	LP	0,5±0,4	0,5±0,2	6,2±0,2	60±6	14,3±0,6	6±0	28,4±4,5	72,5±1,6	24,0±11,0	256±91	230±109	26±21	0,4±0
	SR	0,3±0,3	0,3±0,2	6,3±0,4	61±22	12,6±0,6	6±0	26,0±0,6	28,6±4,9	18,0±28,0	244±49	210±37	32±30	0,6±0,3
	CB	0,3±0,2	0,4±0,2	6,2±1,0	73±28	12,4±0,5	6±0	24,5±3,6	11,1±1,8	1,1±0,2	192±23	166±22	25±24	0,6±0,7
Sep_09	RSC	0,6±0,3	0,5±0,2	6,0±0,6	109±41	14,3±3,5	6,3±0,3	26,3±0,9	16±0	43,3±0,3	178±60	152±47	24±17	0,57±0
	1L	0,5±0,2	0,4±0,1	5,4±0,1	30±5	13,9±0,1	6±0	31,7±1,3	18,8±0,2	70,2±2,9	216±37	157±44	59±6	2,2±0
	LP	0,2±0,1	0,4±0,1	6,0±0,5	55±12	13,4±1,9	5,9±0,2	32,5±3,8	15,0±0,9	15,9±1,5	268±14	230±10	56±40	0,8±0
	SR	0,4±0,3	0,5±0,2	6,4±0,5	68±24	12,6±0,9	6,1±0,2	26,0±4,3	6,5±0,5	1,4±0,7	209±70	169±68	27±16	0,4±1,1
	CB	0,3±0,3	0,6±0,3	7,1±0,4	89±12	12,8±0,4	6±0	22,6±2,3	14±0,9	1,2±0,8	178±24	161±20	18±10	0,9±0,5
Abr_10	RSC	0,5±0	0,3±0	8,2±0	132±0	11,6±0	6±0	29±0	7,0±6,4	9,9±5,4	159±0	143±0	16±0	0,2±0,1
	1L	0,5±0,2	0,4±0,2	7,9±0,1	56±7	11,6±0,3	6,3±0,3	28,1±0,3	13,5±6,7	7,0±5,0	215±137	163±134	51±32	0,5±0,1
	LP	0,6±0,2	0,3±0,1	8,2±0,2	49±15	12,1±0,4	6,3±0,3	33,7±5,3	39,3±16,4	9,4±6,8	303±170	297±172	10±7	0,4±0,2
	SR	0,6±0,1	0,4±0,1	7,5±0,2	53±11	11,9±0,4	6±0	28,0±1,2	6,9±3,6	7,8±7,4	237±30	203±12	29±17	1,8±4,0
	CB	0,6±0,1	0,4±0,1	8,3±0,3	57±3	11,6±0,4	6±0	29,7±1,5	9,8±2,2	3,0±1,7	217±18	182±20	34±14	0,2±0,1
Ago_10	RSC	0,2±0	0,2±0	4±0	116±0	12,7±0	6±0	24,5±0	7,3±0	1,1±0	151±0	117±0	34±0	1,42±0
	1L	0,2±0,2	0,2±0,1	3,4±0,2	39±17	12,5±0,1	5,7±0,3	23,2±0,3	3,2±2,5	3,2±0,8	322±52	247±86	74±34	0,4±0,5
	LP	0,5±0,3	0,4±0,3	3,9±0,3	79±16	12,7±0,1	6±0	22,8±0,2	6,9±1,8	2,2±0,9	235±33	187±25	44±12	0,8±0,3
	SR	0,5±0,3	0,4±0,2	3,9±0,3	66±7	12,5±0,48	6±0	24,1±0,2	6,8±2,1	4,4±3,3	243±35	193±31	50±18	0,4±0,2
	CB	0,2±0,2	0,6±0,5	4,1±0,2	67±20	12,3±0,4	6±0	24,0±0,1	3,0±1,6	2±1,8	174±18	125±24	48±25	0,7±0,3
Ene_11	RSC	0,6±0	0,2±0	11,8±0	62±0	11,5±0	5,5±0	33±0	29,2±0	40,5±0	230±0	214±0	16±0	4,5±0
	1L	0,8±0,2	0,4±0,3	13,1±1,1	56±10	11,4±0,1	5,7±0,3	31,3±2,8	27,7±14,0	10,4±16,8	332±29	305±26	26±12	1,8±0,2
	LP	0,9±0,3	0,5±0,1	12,4±1,9	39±23	12,4±0,1	6±0	30,1±3,8	8,0±0,6	1,3±0,4	326±76	256±48	70±28	0,9±0,1
	SR	0,6±0,1	0,4±0,2	13,8±1,0	66±26	11,2±0,6	6±0	28,2±8,1	10,0±4,5	1,3±0,3	272±36	193±24	42±10	3,5±4,0
	CB	0,7±0,2	0,4±0,2	15,9±0,7	55±14	10,5±0	6±0	30,1±3,3	13,8±1,3	2,0±0,6	218±36	182±23	35±20	0,7±0,4
Sep_11	RSC	1±0	0,3±0	4,8±0	120±0	13,7±0	6±0	25,7±0	8,5±0	3,4±0	156,5±0	116±0	40±0	0,9±0
	1L	0,5±0,3	0,3±0,1	5,8±0,4	48±5	10,9±0,4	5,8±0,3	26,4±0,5	9,6±1,1	1,9±0,3	240±10	151±22	88±28	11,0±3,3
	LP	0,4±0	0,4±0	6±0	81±0	12,9±0	6±0	25±0	9,4±0	2±0	300±0	260±0	40±0	4,0±0
	SR	0,8±0,3	0,4±0,1	6,5±0,6	78±4	11±0,7	6±0	27,4±2,3	10,8±1,6	2,1±0,4	201±57	156±45	45±36	2,6±2,3
	CB	0,6±0,2	0,4±0,2	5,8±0	98±15	12,5±0,1	5,8±0,3	29,4±0,8	14,6±1,4	2,0±0,4	179±8	142±19	36±24	2,7±3,1

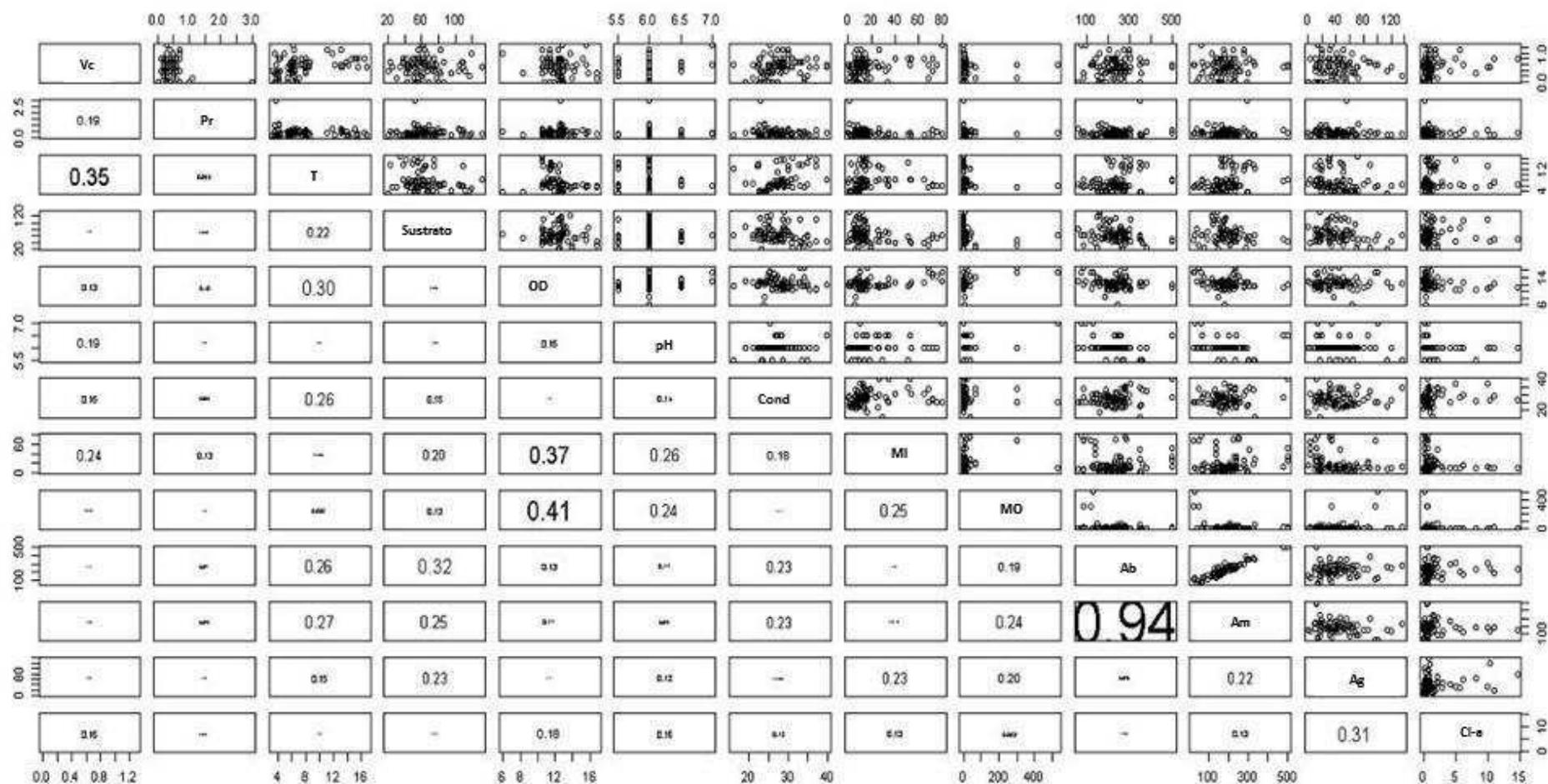


Fig. 3.13. Correlaciones entre las variables físico-químicas medidas. En el panel izquierdo se detallan los valores de la correlación de Pearson entre variables; mientras que el panel derecho se muestra forma de estas relaciones. Códigos de variables: velocidad de corriente (Vc); Profundidad media (Pr.); Temperatura del agua (T); tamaño de partículas del sustrato (Sustrato), oxígeno disuelto (OD); pH; Conductividad (Cond); materia inorgánica en suspensión (MI); materia orgánica en suspensión (MO); ancho total del río (Ab); ancho mojado (Am); barra de grava (Ag); y concentración de clorofila-a (Cl-a).

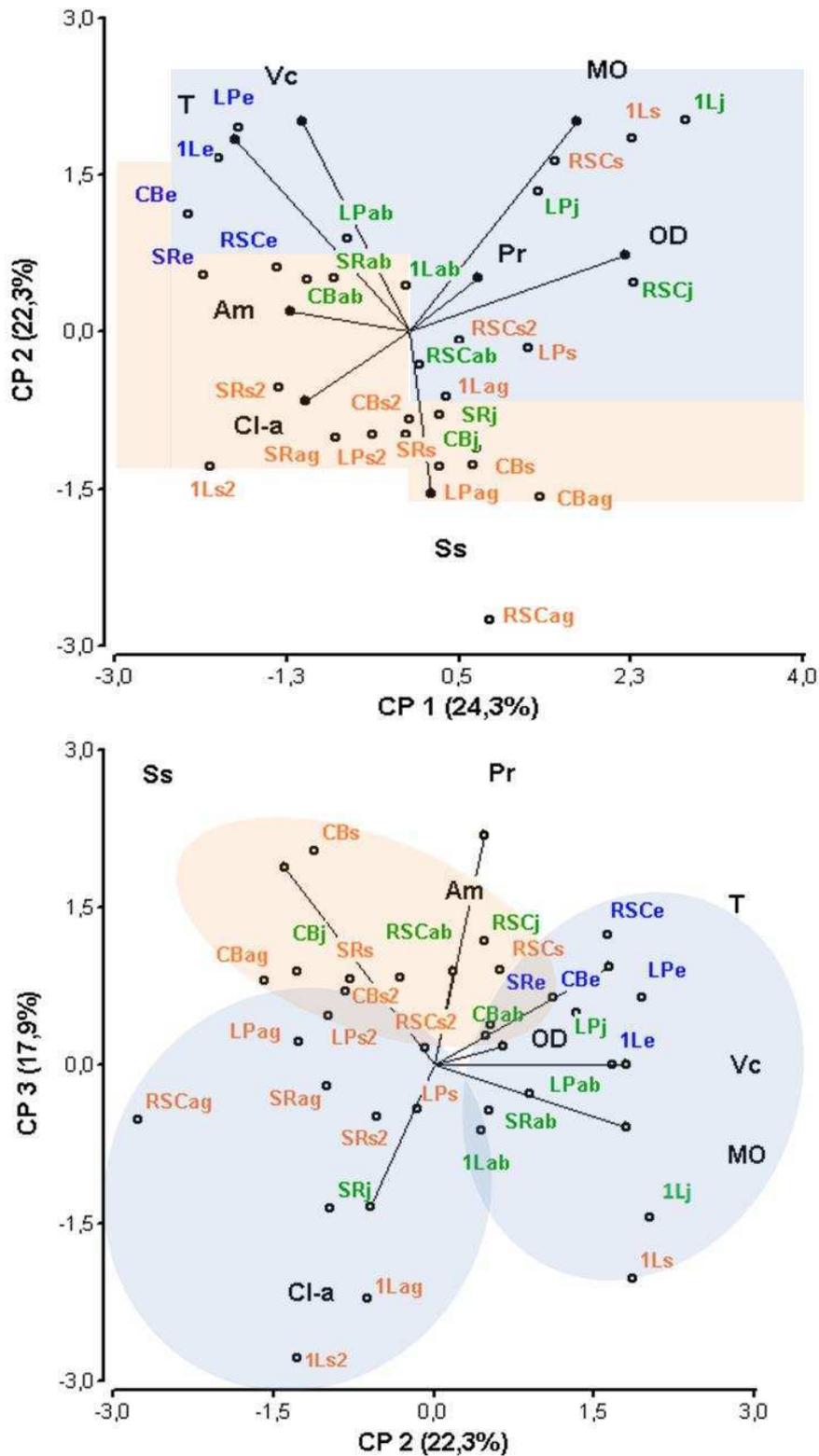


Fig. 3.14. Análisis de componentes principales de los sitios de estudio en función de las condiciones ambientales. Los códigos de los sitios se hallan en la Tabla 3.1. El subíndice indica el período de muestreo: junio (j), septiembre 2009 (s), Abril (ab), Agosto (ag), Enero (e) y Septiembre de 2011 (s2). Los códigos de las variables son los mismos que los de la Fig. 3.13.

Macroinvertebrados. En total 60 taxa se pudieron identificar entre las muestras de las cinco zonas y los seis períodos estudiados (Tabla 3.8). Los grupos más ampliamente representados fueron principalmente larvas de insectos Diptera (18), Trichoptera (8) y Plecoptera (6). Siete taxa fueron capturados incidentalmente y correspondieron a estadios adultos de hábitos terrestres, adultos de efímeras, tricópteros, dípteros (quironómidos, múscidos y simúlidos), arañas (aracnidae) y hormigas (formicidae). De los 53 macroinvertebrados bentónicos, tan solo 8 taxa representaron el 80% de la abundancia: el gasterópodo *Lymnaea* sp., el anfípodo *Hyaella araucana*, la efímera *Meridialaris chiloeensis*, el plecóptero *Klapopteryx kuscheli*, el coleóptero *Luchoelmis cekalovici* y los dípteros *Paratrichocladus* sp (larvas y pupas) y *Cnesia* sp. El análisis de abundancia de los 53 macroinvertebrados bentónicos evidenció diferencias significativas entre los períodos estudiados ($p = 0,0007$, $F = 4,66$, $gl = 5$), sin embargo no hubo diferencias entre las zonas en los períodos estudiado. La abundancia en la campaña de aguas bajas de Septiembre de 2010 resultó significativamente mayor a la encontrada en el resto de las campañas (Fig. 3.15). Además se encontraron diferencias significativas entre las abundancias de abril y Agosto de 2010 ($p = 0,01$), así como entre las correspondientes a Agosto y Enero de 2011 ($p = 0,02$). Por su parte, la riqueza de especies mostró una relación dependiente del período y el sitio.

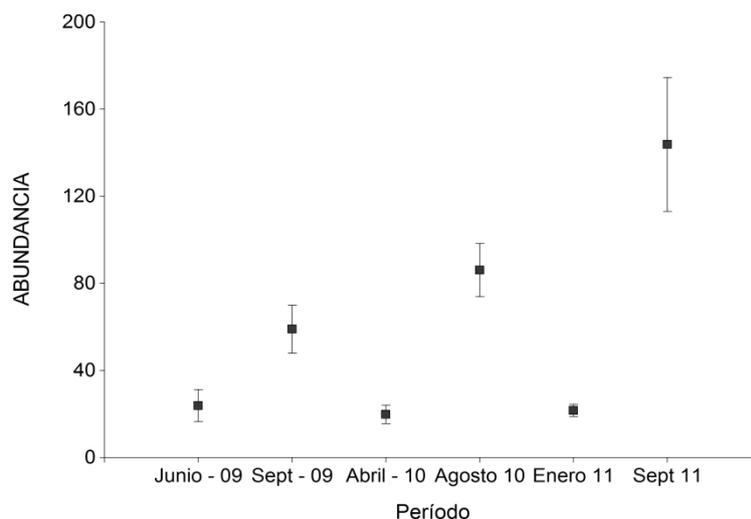


Fig. 3.15. Abundancia de los macroinvertebrados a lo largo de los períodos de muestreo.

De manera similar, la biomasa de macroinvertebrados fue significativamente mayor en los períodos de aguas bajas (Agosto de 2010 y Septiembre de 2009 y 2011) ($p < 0,0001$, $F = 8,07$, $gl = 5$). También se encontraron diferencias entre zonas, sin embargo, al hacer las comparaciones a posteriori mediante un test de Tukey, las mismas no fueron estadísticamente congruentes. La interacción entre las zonas y períodos de estudio resultó no significativa.

Por su parte, la riqueza de especies evidenció interacción significativa entre zonas y períodos. De esta forma, se realizaron análisis de componentes simples. Para todos los casos, la riqueza resultó mayor en los tres períodos de aguas bajas. En la época de aguas altas e intermedias (Enero, Abril, Junio) la riqueza de especies tiende a ser mayor en la zona del Primer Laberinto, La Porteña y en la Chikorik Aike, mostrando una riqueza menor en la zona de San Ramón y RSC (en cercanías de la desembocadura del río Bote). En condiciones de aguas bajas (Agosto-Septiembre) las diferentes zonas no mostraron diferencias significativas en la riqueza, sin embargo se evidenció una tendencia con mayores valores en la zona de La Porteña.

En total se contaron e identificaron 7.948 individuos, de los cuales 1.047 correspondieron a anfípodos del género *Hyalella* spp., 1.077 al coleóptero de *Luchoelmis cekalovici*, 1.084 a la efímera *Meridialaris chiloeensis*, y 1.380 a larvas y pupas de los quironómidos del género *Paratrichocladius*. Las especies *H. araucana* y *L. cekalovici* fueron los taxa más conspicuos, estando presentes en el 78% y 71,2% de los sitios de muestreo a lo largo de las diferentes campañas (Fig. 3.16). Siguiendo a estas dos especies, *M. chiloeensis*, *Lymnaea* sp., *Andesiops* sp., y *K. kuscheli*, estuvieron presentes en el 62%, 48,5%, 47%, 46,9% y 44,7% de los sitios, respectivamente (Fig. 3.16). Nuevamente, se observa que un reducido número de taxa (8) se encuentran en más de del 40% de los sitios. La densidad media total de macroinvertebrados por sitio de muestreo varió entre 12 ind m⁻² a 2.188 ind m⁻². La biomasa seca evidenció un rango que fue desde los 7,5 mg m⁻² a 9,7 g m⁻².

Tabla 3.8. Abundancia relativa (individuos m⁻², media, desvío estándar DE), % de presencia por sitios y FFG: grupos alimentarios funcionales: SH fragmentador; SC/GR raspador/pastoreador; CG colector-recolector; CF colector-filtrador; PR predador.

Taxa	FFG	Abundancia relativa (%)	% sitios presente
Mollusca			
<i>Chilina</i> sp. (Ch)	SC/GR	0,2	6,8
<i>Heleobia</i> sp. (He)	SC/GR	0,8	6,1
<i>Lymnaea</i> sp. (Ly)	SC/GR	8,7	48,5
Annelida			
Glossiphoniidae sp1 (Gl)	PR	0,1	5,3
Glossiphoniidae sp2 (Gl2)	PR	<0,1	0,8
Haplotaxidae (Hp)	CG	< 0,1	0,8
Lumbriculidae (Lb)	CG	0,2	11
Naididae sp1 (N1)	CG	0,3	6,1
Naididae sp2 (N2)	CG	<0,1	2,3
Naididae sp3 (N3)	CG	0,1	3
Acari			
Acari spp. (Ac)	SR/GR	1,2	12,1
Crustacea			
Copepoda (Co)	CF	<0,1	0,8
Ostracoda(Os)	CF	<0,1	0,8
<i>Hyalella araucana</i> (Ha)	CG	12,4	78
<i>Hyalella curvispina</i> (Hc)	CG	0,7	18,2
Ephemeroptera			
<i>Baetes</i> sp. (B)	SC/GR	0,1	3,8
<i>Andesiops</i> sp. (Ad)	SC/GR	3,7	47

<i>Meridialaris chiloensis</i> (Mc)	SC/GR	13,6	62,1
Plecoptera			
<i>Aubertoperla illiesi</i> (Ai)	SH	0,2	2,3
<i>Antarctoperla michaelsoni</i> (Am)	SH	1,6	15,1
<i>Araucanioperla</i> sp. (Ar)	SH	< 0,1	1,5
<i>Klapopteryx kuscheli</i> (Kk)	SH	4,9	44,7
<i>Limnoperla jaffueli</i> (Lj)	SC/GR	2,4	23,5
Coleoptera			
<i>Luchoelmis cekalovici</i> (Lc)	SC/GR	13,6	71,2
<i>Luchoelmis cekalovici</i> (El) - adulto	SH	0,1	3,8
<i>Berosus</i> sp. (Be)	PR	<0,1	0,8
<i>Lancetes</i> sp. (La)	PR	<0,1	1,5
Trichoptera			
<i>Mastigoptila</i> sp. (M)	SC/GR	0,3	5,3
<i>Mastigoptila longicornuta</i> (Ml)	SC/GR	2,2	18,9
<i>Atopsyche</i> sp. (At)	PR	0,1	3
<i>Rheochorema</i> sp. (Rh)	PR	1,4	32,6
<i>Cailloma</i> sp. (C)	PR	0,4	10,6
<i>Iguazu</i> (Ig)	PR	<0,1	1,5
<i>Smicridea dithyra</i> (Sd)	CF	1,9	14,4
<i>Oxyethira</i> sp. (Ox)	CG	0,3	4,5
Diptera			
<i>Eukiefferiella</i> sp. (Eu)	CG	2,4	20,5
<i>Paratrichocladius</i> sp. (Pcl)	CG	17,4	47
<i>Parametriocnemus</i> (Pmt)	CG	0,2	1,5
<i>Chironomus</i> sp. (Chr)	CG	0,1	7
<i>Parachironomus</i> sp. (Pch)	CG	1	7
<i>Tribelos</i> sp. (Tri)	CG	<0,1	1,5
<i>Endotribelos</i> sp. (En)	CG	0,1	2
Tanypodinae (Tan)	PR	<0,1	0,8
<i>Alotanypus</i> sp. (Al)	PR	<0,1	2,3
Pelecorhynchidae (Pe)	PR	< 0,1	1,5
Empididae sp. (Em)	PR	<0,1	1,5
Muscidae sp. (Mu)	PR	0,3	11,4
Rhagionidae (Rha)	PR	<0,1	0,8
<i>Cnesia</i> sp. (Cn)	CF	5,6	40,9
<i>Simulium</i> (Si)	CF	0,2	3
<i>Pedrowygomia</i> (Pe)	CF	<0,1	0,8
Tipulidae (Ti)	PR	0,1	4,5
<i>Hexatoma</i> sp. (Hex)	PR	<0,1	0,8

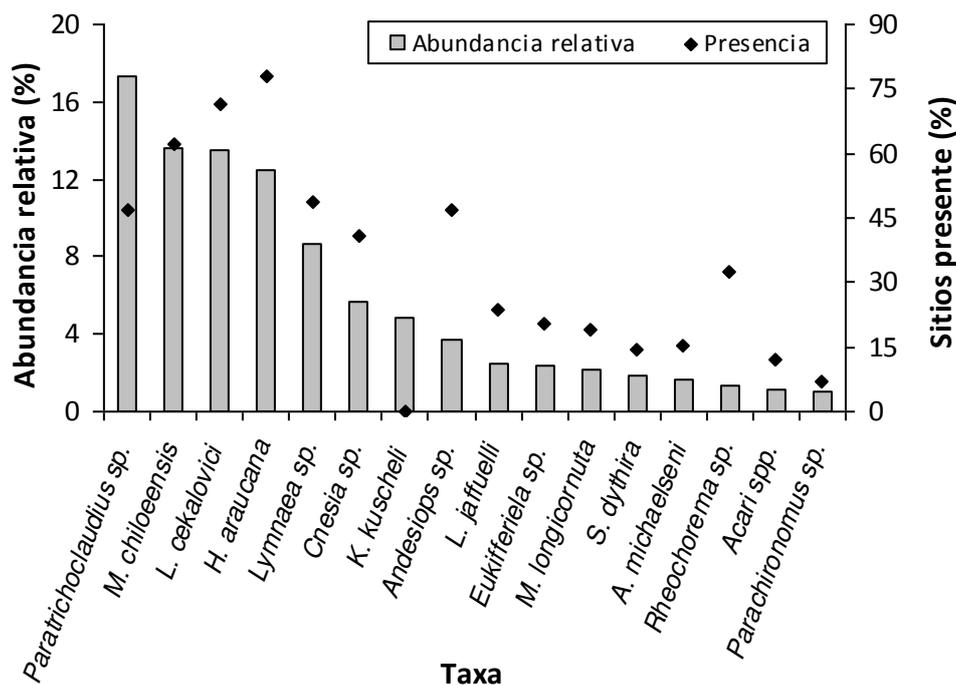


Fig. 3.16. En barras grises abundancia relativa de los taxa más abundantes (>1%) y porcentaje de sitios donde se encontraron (rombos negros).

El resultado del ordenamiento de los 53 taxa de macroinvertebrados considerando 5 variables ambientales mediante el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) controlando el peso de las especies raras (Fig. 3.17, Tabla 3.9) exhibió resultados estadísticamente significativos (para el primer eje: $F=3,158$, $p=0,0002$). En total, un 28,1 % de la varianza en la abundancia de los taxa pudo ser explicada por los tres primeros ejes de ordenamiento. Las correlaciones taxa-variables ambientes fueron de 0,87, 0,86, y 0,84 para el primero, segundo y tercer eje respectivamente, y el porcentaje de varianza explicado por esta relación fue del 81,9%, indicando una relación robusta con las variables ambientales seleccionadas. Los tres ejes de ordenamiento fueron estadísticamente significativos de acuerdo a una prueba de permutación no restrictiva de Monte Carlo (significancia de todos los ejes canónicos: $F=1,969$, $p=0,0001$). El primer eje explicó el 11,2%, el segundo el 8%, y el tercero el 3,9% del ordenamiento. El primer eje estuvo determinado por el tamaño de las partículas del sustrato, y la materia orgánica en suspensión; el segundo eje reflejó a la

temperatura, profundidad, tamaño de las partículas del sustrato y secundariamente a la materia inorgánica en suspensión; mientras que el tercer eje estuvo fuertemente asociado a la profundidad, la temperatura del agua y el material en suspensión (Tabla 3.8).

En la figura 3.17 se observan los patrones generales del ordenamiento conjunto de los taxa en función de las variables ambientales. Anélidos y anfípodos tienen una relación positiva con la materia orgánica en suspensión. La mayoría de los quironómidos se asociaron a condiciones de baja temperatura al igual que las efímeras. Los predadores de los diferentes órdenes (coleópteros, tricópteros, dípteros y anélidos) se distribuyeron de manera aleatoria no mostrando un patrón de asociación consistente con las condiciones generales, sino particulares de cada especie. Las condiciones de alta cantidad de materia inorgánica en suspensión solamente fueron aceptadas por el género *Chironomus* y el tricóptero *Iguazú*, estos dos grupos poco abundantes, se

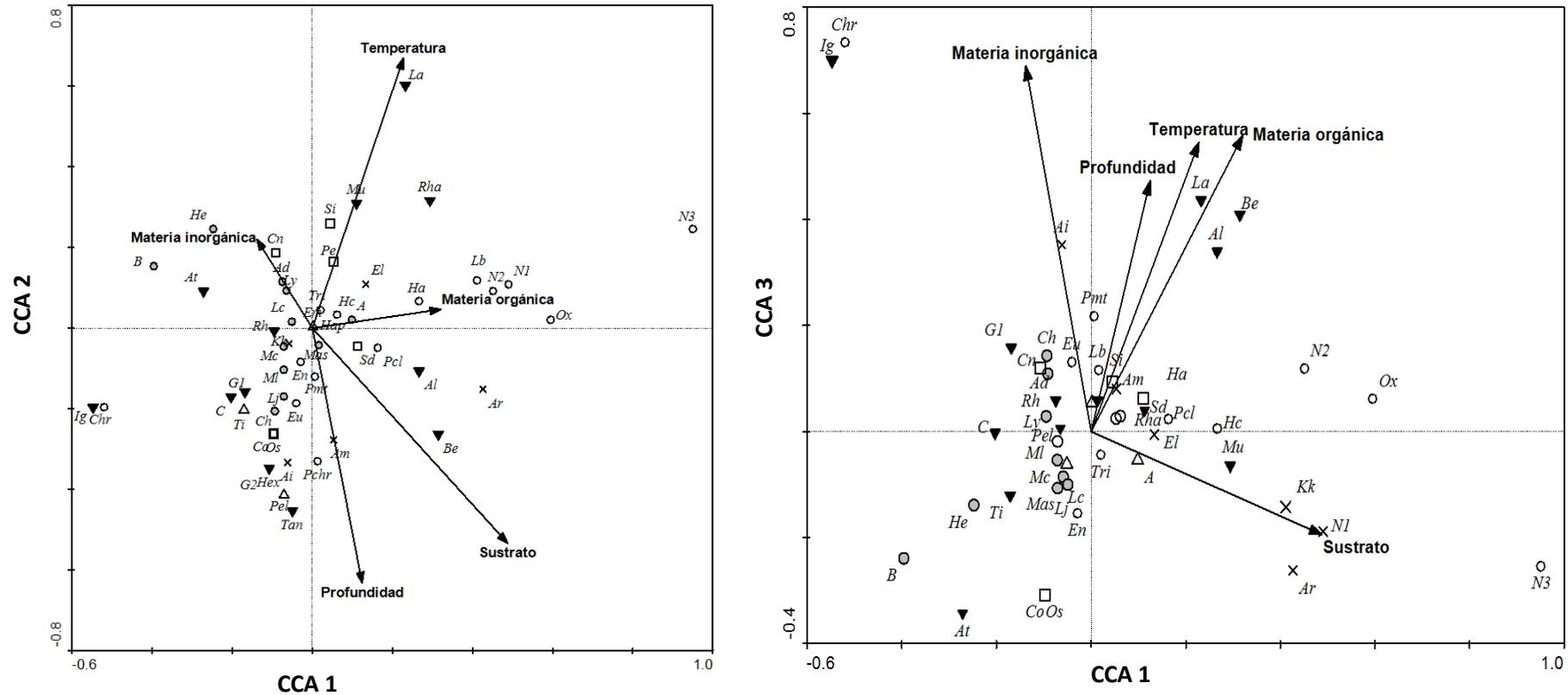


Fig. 3.17. Análisis de Correspondencia Canónica CCA de los taxa y las variables ambientales log-transformadas. Los códigos de los taxa se encuentran en la Tabla 3.3. Las correlaciones de los ejes del RDA y las variables ambientales se hallan en la Tabla 3.7. A la izquierda, el ordenamiento en los ejes CCA1 y CCA2; A la derecha los ejes CCA1 y CCA3. Los triángulos invertidos llenos indican a los predadores, los círculos vacíos indican a los colectores recolectores, los círculos llenos a los raspadores, los cuadrados a los colectores filtradores, y las x a los fragmentadores.

Códigos de los taxa: *Chilina* sp. (Ch), *Heleobia* sp. (He), *Lymnaea* sp. (Ly), Glossiphoniidae sp1 (G1), sp2 (G2), Haplotoxidae (Hp), Lumbriculidae (Lb), Nadidae sp1 (N1), sp2 (N2), sp3 (N3), Acari (Ac), *Hyalella araucana* (Ha), *H. curvispina* (Hc), *Andesiops* sp. (Ad), *Meridialaris chiloeensis* (Mc), *Baetes* sp. (B), *Aubertoperla illiesi* (Au), *Antarctoperla michaelsoni* (Am), *Araucanioperla* sp. (Ar), *Klapopteryx kuscheli* (Kk), *Limnoperla jaffueli* (Lj), *Luchoelmis cekalovici* (Lc), *Mastigoptila* sp. (M), *M. longicornuta* (Mi), *Atopsyche* sp. (At), *Rheochorema* sp. (Rh), *Cailloma* sp. (C), *Iguazu* sp. (Ig), *Smicridea dithyra* (Sd), *Oxyethira* sp. (O), *Eukifferiella* sp. (Eu), *Paratrichoclaudius* sp. (Pcl), *Endotribelos* sp. (En), *Chironomus* sp. (Chr), *Parachironomus* sp. (Pchr), *Parametricnemus* sp. (Pmt), *Alotanipus* sp. (Al), Pelecorhynchidae (Pe), Empididae sp. (Em), Muscidae spp. (Mu), *Cnesia* sp. (Cn), *Simulium* sp. (Si), *Pedrowygomia* sp. (Pe), *Hexatoma* sp. (Hx), Rhagionidae (Rha), Tanyptodinae (Tan).

ubicaron en zonas cercanas al Lago Argentino, por lo que esta asociación podría estar correlacionada con otra condición no evaluada en este estudio. Finalmente, salvo los quironómidos, la mayor parte de los taxa exhibió una relación negativa con la profundidad.

Table 3.9. Valores eigenvalues de los ejes y peso de correlaciones intraset entre los ejes del CCA y las variables ambientales en relación a la abundancia de los diferentes taxa de macroinvertebrados. La significancia de los ejes del test de Monte Carlo se exhibe abajo.

	CCA 1	CCA 2	CCA 3
Eigenvalues	0,12	0,09	0,03
Correlación especies-ambientales	0,87	0,86	0,84
% varianza de especies explicado por los datos	11,2	8,0	3,9
% acumulados de explicación por la relación con ambientales	39,7	68,1	81,9
Correlación con los ejes:			
Profundidad	0,12	-0,63	0,47
Temperatura	0,23	0,67	0,55
Composición del sustrato	0,48	-0,53	-0,19
Materia inorgánica	-0,14	0,22	0,69
Materia orgánica	0,32	0,05	0,56
Valor – p por la prueba de permutación Monte Carlo			
Eje 1: F=3,158, p< 0.0002			
Todos los ejes canónicos: F=1,969, p= 0.0001			

Modelos. Los análisis de correlaciones y multi-colinealidad entre las variables realizados previos a enunciar los modelos identificaron una alta correlación entre el ancho total del cauce y el ancho mojado del río, de manera similar a lo obtenido mediante el CCA. Los modelos ajustados de forma individual para cada Orden permitieron una mejor explicación de las posibles variables que determinan la abundancia de los mismos. Para todos los modelos, se observó sobredispersión que se ajustó mediante una aproximación de quasi-poisson (en reemplazo de una distribución de Poisson) con valores de dispersión menor a 15, o mediante el ajuste de una distribución binomial negativa cuando se superaba tal valor. La Tabla 3.10 resume la selección de los modelos resultantes.

Table 3.10. Selección de modelos. Todas incluye a las variables: velocidad de corriente (Vc), ancho del río (Am), concentración de clorofila (Cl-a), composición del sustrato (Ss), oxígeno disuelto (OD), materia en suspensión (MO, MI), temperatura (T), profundidad (Pr) y conductividad (cond).

Grupo	Modelo	polinomio en 2	Lineal	gl	Resid.Dev.	AIC	p	% expl.	Ajuste
Gasterópoda	Nulo	-	-	131	228,25	607,0			bin.neg
	Mejor	Ss, OD	Vc, Pr, sitio, Tiempo	116	118,6	565,9	2,8 E-09	48	bin.neg
	Full	Todas	Sitio, Tiempo	102	114,22	577,7	0,6	49,9	bin.neg
Annelida	Nulo	-	-	131	209,3				quassi
	Mejor	T	Ss	128	178		0,015	14,9	quassi
	Full	Todas	Sitio, Tiempo	102	110,3		0,06	47,3	quassi
Amphipoda	Nulo	-	-	131	242,9	789,0			bin.neg
	Mejor	Cl-a, T	Tiempo	124	145,5	758,0	7,7 E-08	40,1	bin.neg
	Full	Todas -Am	Sitio, Tiempo	104	144,6	767,0	0,2	40,1	bin.neg
Ephemeroptera	Nulo	-	-	131	460	846,0			bin.neg
	Mejor	Ss, T, Pr	Vc, Am, Cond, Sitio, Tiempo	113	155,17	752,0		66,3	bin.neg
	Full	Todas	Sitio, Tiempo	102	154,6	759,0		66,6	bin.neg
Plecoptera	Nulo	-	-	131	130,58	644,0			bin.neg
	Mejor	Ss, Cl-a, Vc, Pr	Cond, Sitio, Tiempo	113	121,39	546,3		7	bin.neg
	Full	Todas	Sitio, Tiempo	102	119,5	556,8		8,5	bin.neg
Coleoptera	Nulo	-	-	131	2006				quassi
	Mejor	T, Vc, Pr	Ss, Sitio, Tiempo	120	1155		6,7 E-12	42,4	quassi
	Full	Todas- Am	Sitio, Tiempo	104	806,5		0,06	59	quassi
Trichoptera	Nulo	-	-	131	1400				quassi
	Mejor	Pr, Vc, Am, Cond	Ss, Sitio, Tiempo	113	452,7		1,3 E-10	67,6	quassi
	Full	Todas	Sitio, Tiempo	102	400		0,6	71,4	quassi
Chironomidae	Nulo	-	-	131	235,2	664,7			bin.neg
	Mejor		Cl-a, Pr, Sitio, Tiempo	120	120,4	621,9	1,2 E-09	48,8	bin.neg
	Full	Todas - Cond	Sitio, Tiempo	104	122	631,7	0,41	48,1	bin.neg

Los anélidos mostraron un patrón de variación simple en comparación con el resto de los grupos. La relación con el tamaño de las partículas de sustrato fue lineal positiva, mientras que con la temperatura fue de tipo cuadrática, mostrando una forma de domo, donde las condiciones de temperatura intermedias son las óptimas en relación al número de individuos presentes (Fig. 3.18). No se encontraron patrones de abundancia en relación a la zona de río ni período de muestreo.

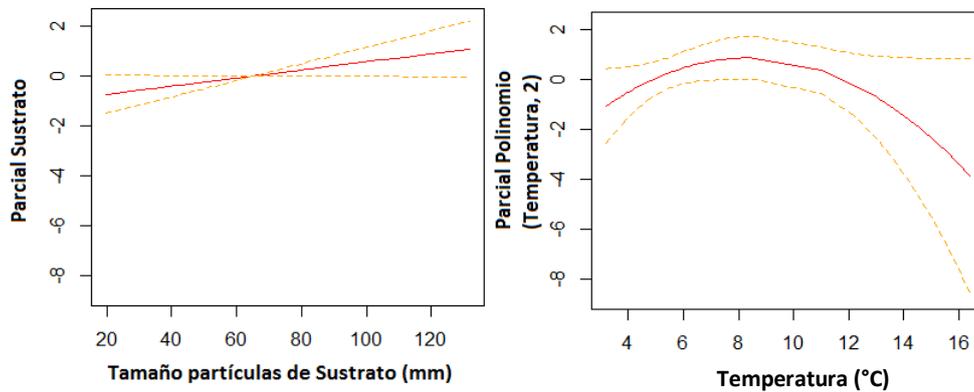


Fig. 3.18. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los anélidos. Las líneas discontinuas representan 2 x error-estándar de cada punto de la curva.

Los gasterópodos, por su parte, exhibieron diferencias significativas entre zonas del río y períodos de muestreo (Fig. 3.19). La relación de la abundancia con la composición del sustrato y el oxígeno disuelto mostró una relación tipo domo, con sitios con valores de estas variables exhibiendo las máximas abundancias. Por otro lado, la relación con la velocidad de corriente fue lineal positiva en el rango estudiado, mientras que con la profundidad esta relación fue negativa.

En el caso de los anfípodos, todas las relaciones encontradas fueron de tipo lineal, positiva con la temperatura y negativa la concentración de clorofila. Además este grupo evidenció diferencias entre períodos de estudio (con abundancia más baja en enero) y una tendencia entre sitios no significativa con abundancias tendientes a ser más altas en San Ramón (Fig. 3.20).

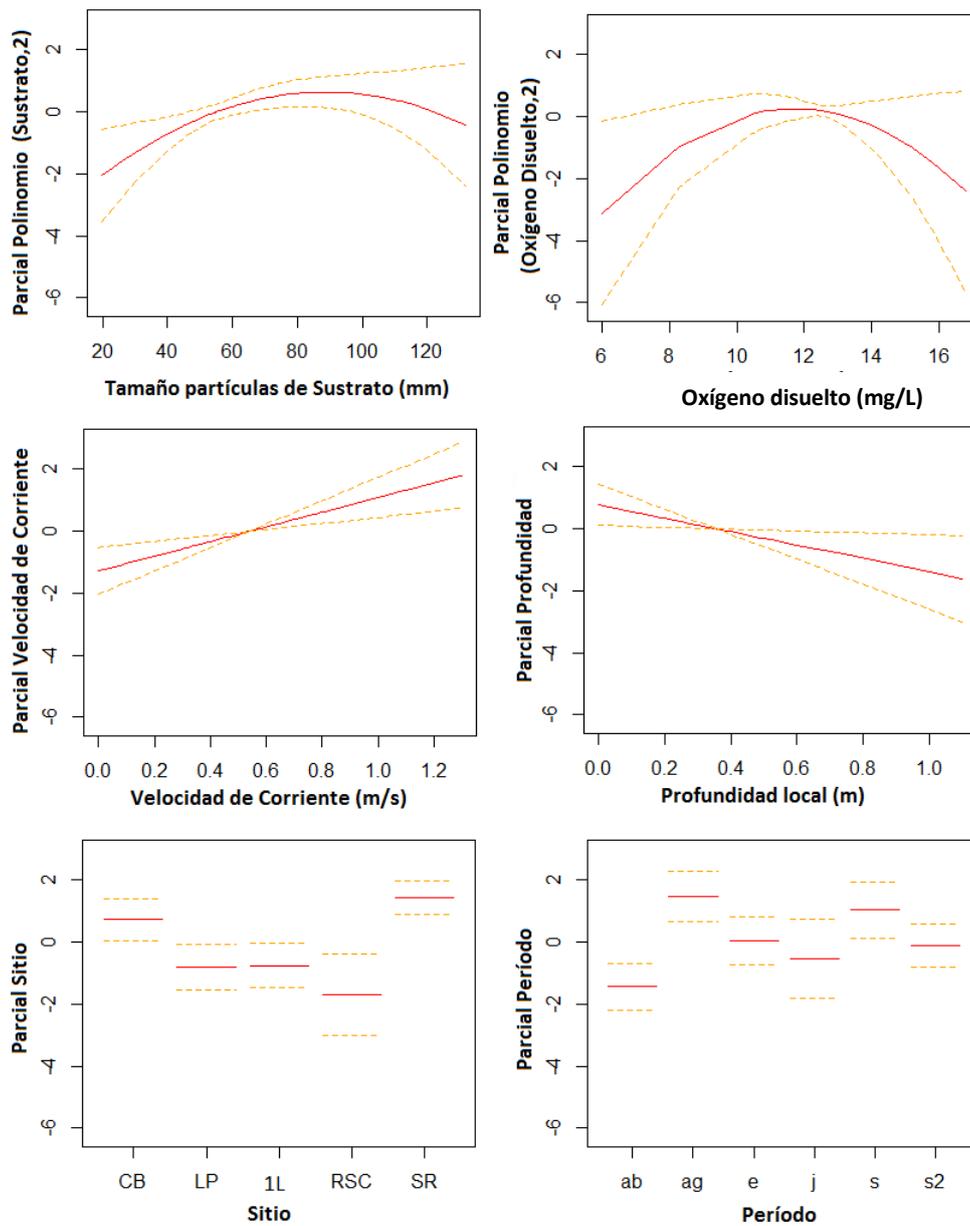


Fig. 3.19. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los gasterópodos. Las líneas discontinuas representan 2 x error-estándar de cada punto de la curva. Sitio: cuenca baja (CB), La Porteña (LP), Primer Laberinto (1L), Río Bote (RSC), San Ramón (SR). Período: Abril de 2010 (ab), Agosto de 2010 (ag), Enero de 2011(e), Junio de 2009 (j), Septiembre de 2009 (s), Septiembre de 2011 (s2).

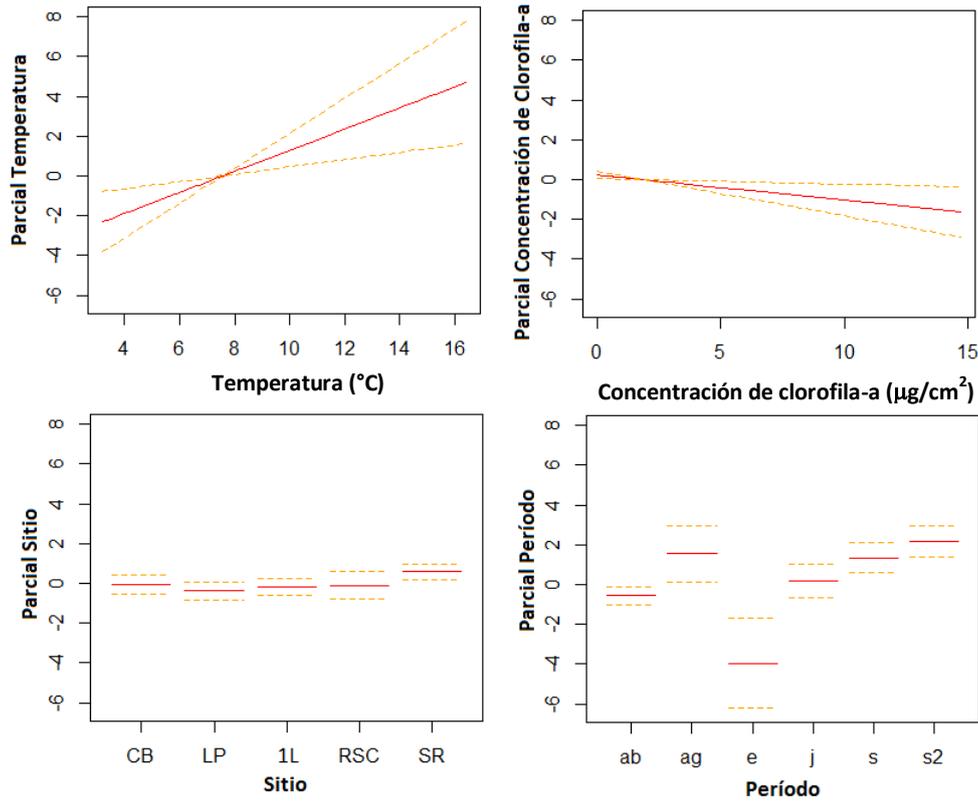


Fig. 3.20. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los anfípodos. Las líneas discontinuas representan 2 x error-estándar de cada punto de la curva. Sitio: cuenca baja (CB), La Porteña (LP), Primer Laberinto (1L), Río Bote (RSC), San Ramón (SR). Período: Abril de 2010 (ab), Agosto de 2010 (ag), Enero de 2011(e), Junio de 2009 (j), Septiembre de 2009 (s), Septiembre de 2011 (s2).

Los modelos de ajuste de las efímeras en función de las variables ambientales, fueron más complejos en la cantidad de variables significativas que aportaron explicación: relación cuadrática con la composición del sustrato, temperatura y profundidad; mientras que la relación fue lineal positiva con la velocidad de corriente y conductividad, y negativa con el ancho mojado del río (Fig. 3.21). Estas condiciones se relacionan directamente con los sitios donde las efímeras fueron más abundantes (Primer Laberinto y La Porteña). En relación al período del año, las mayores abundancias fueron halladas en condiciones de aguas bajas.

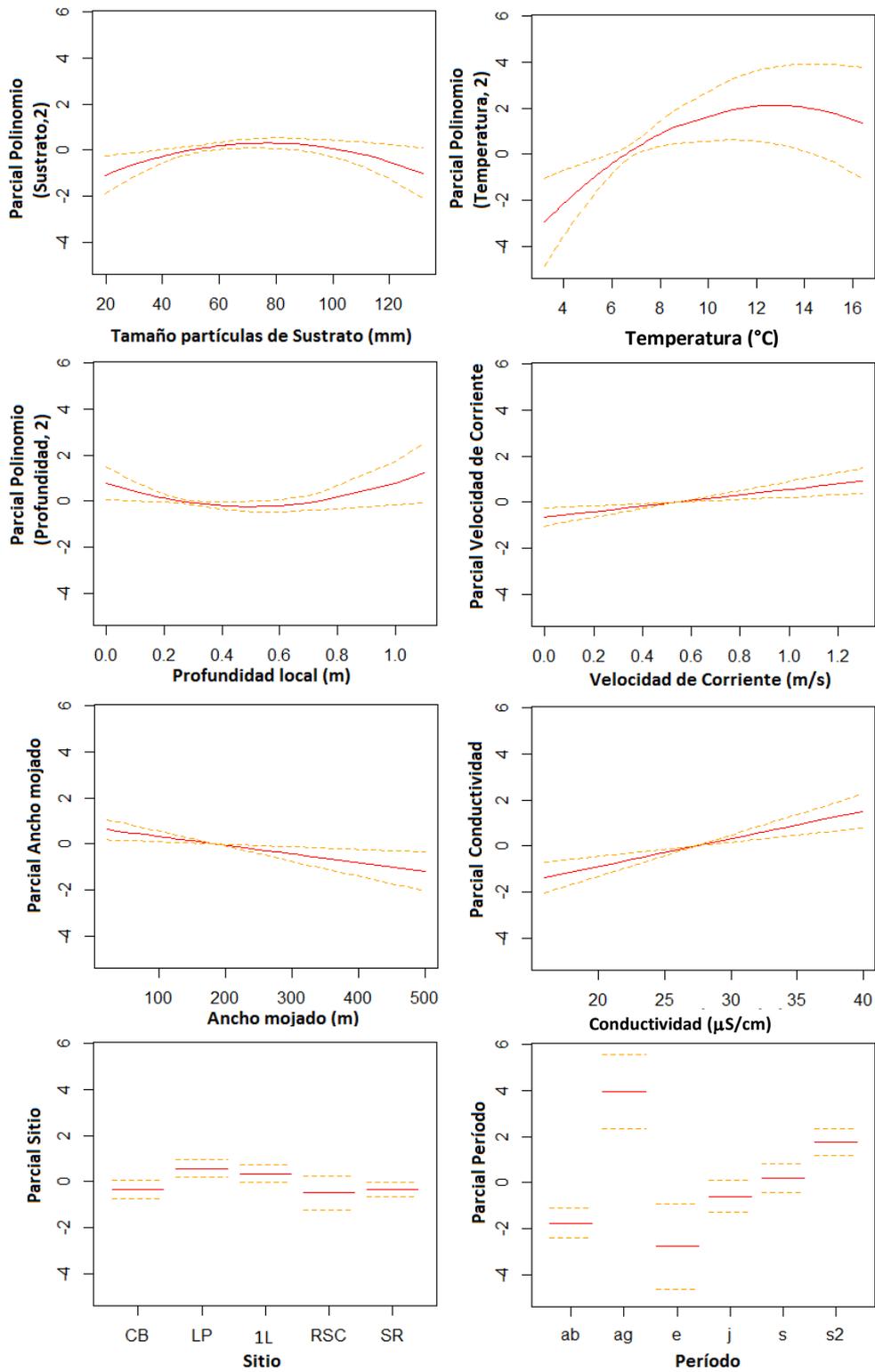


Fig. 3.21. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM de las efímeras. Las líneas discontinuas representan 2 x error-estándar de cada punto de la curva. Sitio: cuenca baja (CB), La Porteña (LP), Primer Laberinto (1L), Río Bote (RSC), San Ramón (SR). Período: Abril de 2010 (ab), Agosto de 2010 (ag), Enero de 2011(e), Junio de 2009 (j), Septiembre de 2009 (s), Septiembre de 2011 (s2).

De manera similar, los plec6pteros mostraron mayor abundancia en condiciones de aguas bajas y exhibieron diferencias entre zonas del r6o. Nuevamente, un gran n6mero de variables influyen sobre la abundancia de este grupo: positivamente (la conductividad), en relaci6n cuadr6tica con la profundidad y concentraci6n de clorofila y en forma de domo (la velocidad de corriente y composici6n del sustrato) (Fig. 3.22).

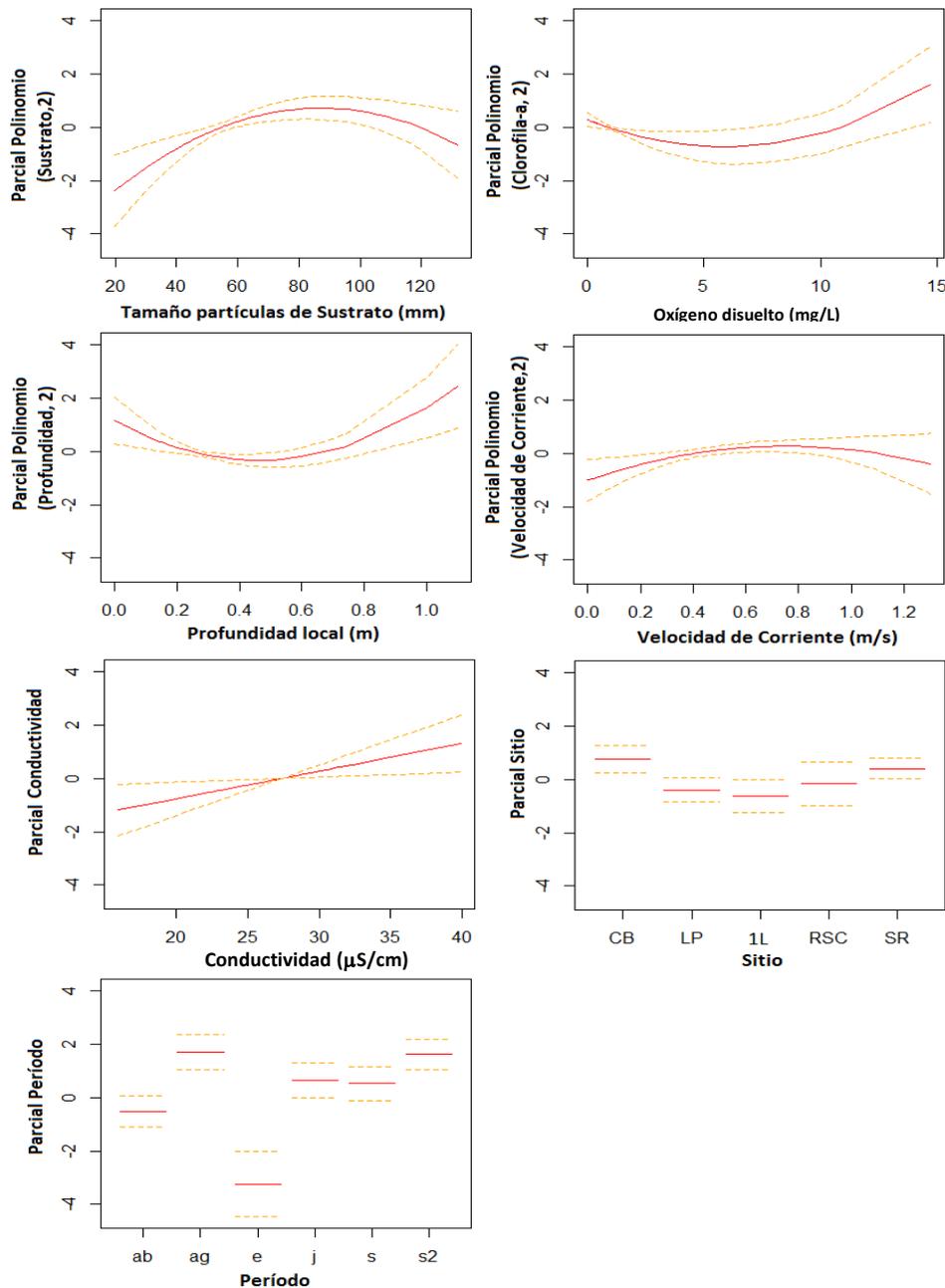


Fig. 3.22. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM de los plec6pteros. Las l6neas discontinuas representan 2 x error-est6ndar de cada punto de la curva. Sitio: cuenca baja (CB), La Porte1a (LP), Primer Laberinto (1L), R6o Bote (RSC), San Ram6n (SR). Per6odo: Abril de 2010 (ab), Agosto de 2010 (ag), Enero de 2011(e), Junio de 2009 (j), Septiembre de 2009 (s), Septiembre de 2011 (s2).

Los coleópteros, uno de los grupos más abundantes en a lo largo del río, no presentaron diferencias en sus abundancias entre los períodos de estudio. Sin embargo, sus valores resultaron significativamente mayores en la zona del Primer Laberinto (a 60 km del Lago Argentino). Este grupo se relacionó positiva y linealmente con el tamaño de las partículas del sustrato, disminuyó con el aumento de la temperatura y al igual que los Pablipecópteros y tricópteros sus abundancias fueron mayores en condiciones de velocidad de corriente intermedia (Fig. 3.23). La relación con la profundidad fue de tipo cuadrática, con sitios con valores intermedios con baja abundancia de este orden.

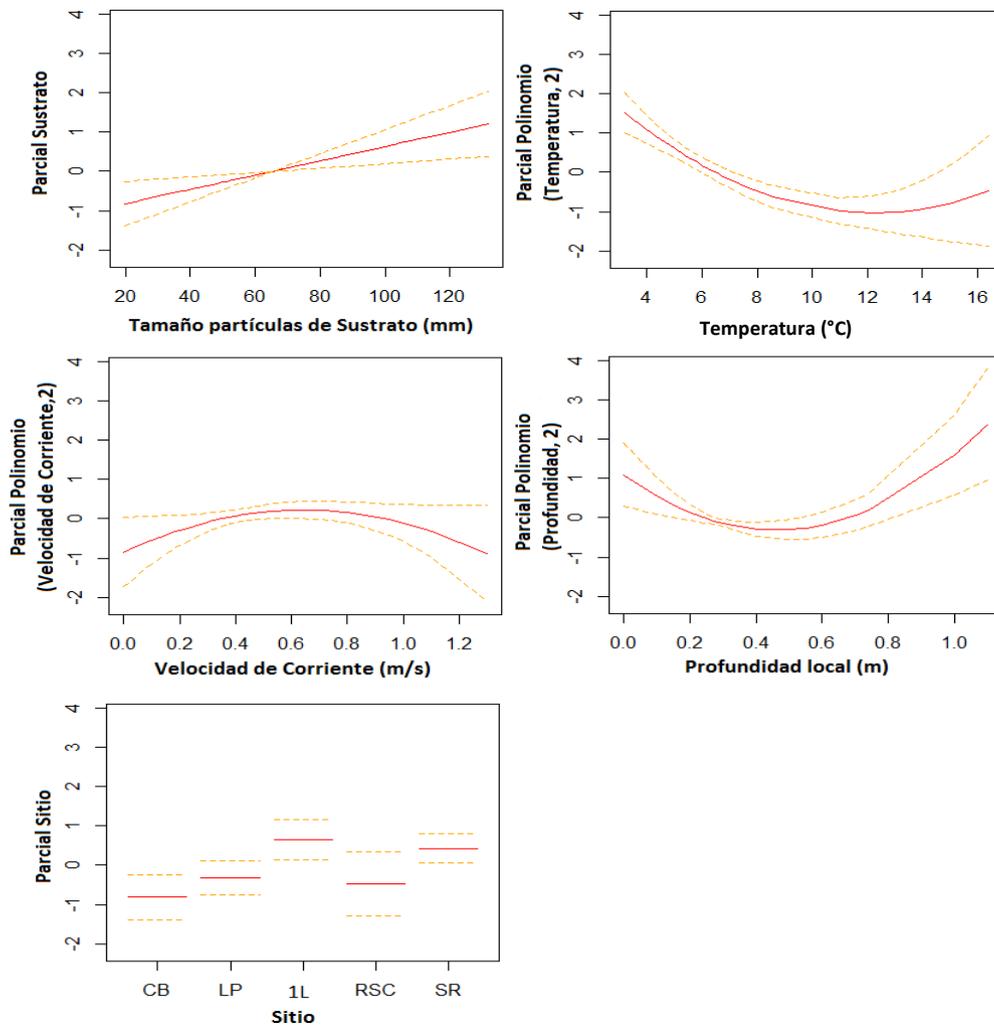


Fig. 3.23. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM de los coleópteros. Las líneas discontinuas representan 2 x error-estándar de cada punto de la curva. Sitio: cuenca baja (CB), La Porteña (LP), Primer Laberinto (1L), Río Bote (RSC), San Ramón (SR).

Los tricópteros también mostraron menores abundancias en aguas altas (enero) y diferencias entre zonas del río. Los mismos disminuyeron en condiciones de ensanchamientos del río. También se evidenció una tendencia de aumento en la abundancia a medida que aumentaba el tamaño de las partículas de sustrato, y cierta preferencia con sitios con velocidades de corrientes intermedias (Fig. 3.24). En relación a la conductividad y las profundidades, la abundancia de los tricópteros resultó más alta en condiciones extremas.

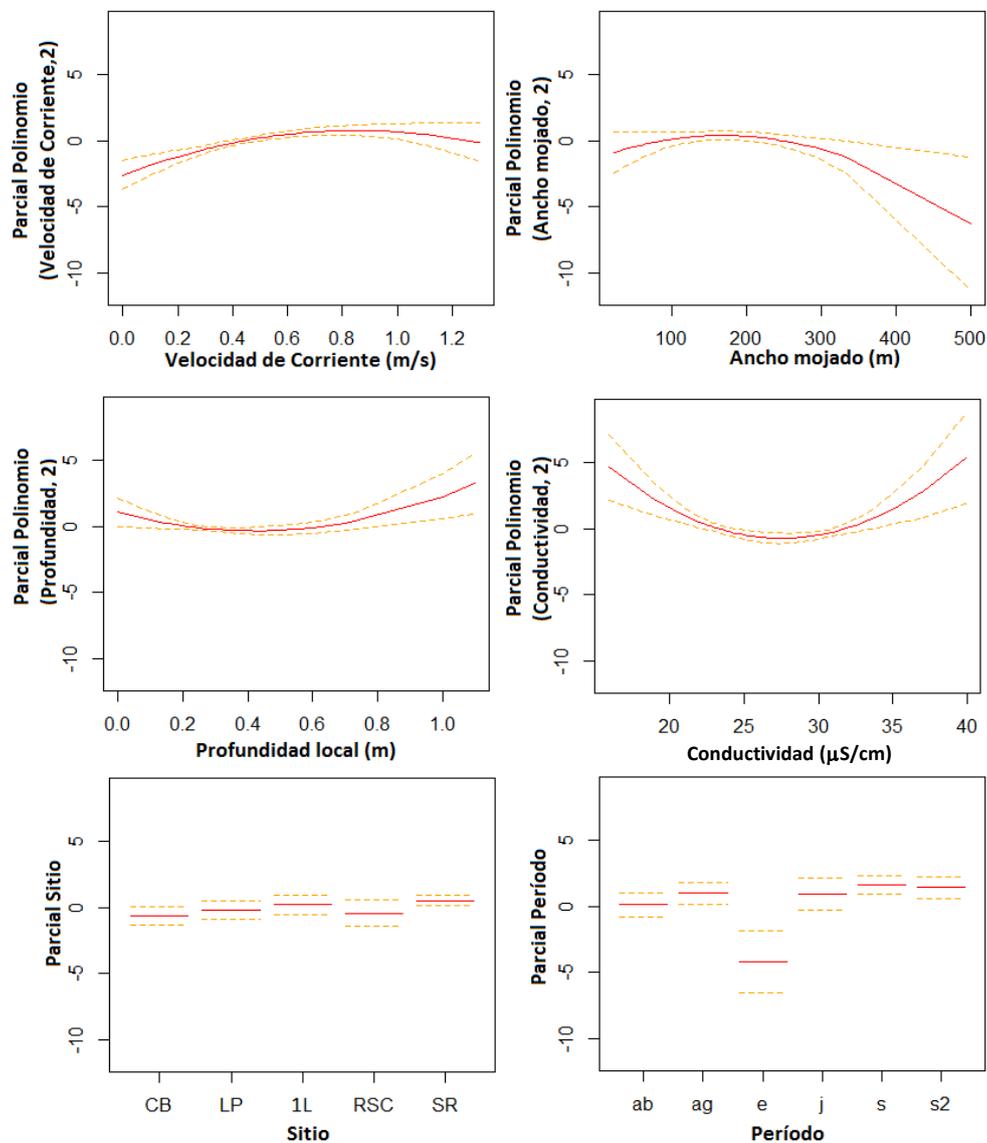


Fig. 3.24. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM de los tricópteros. Las líneas discontinuas representan 2 x error-estándar de cada punto de la curva. Sitio: cuenca baja (CB), La Porteña (LP), Primer Laberinto (1L), Río Bote (RSC), San Ramón (SR). Período: Abril de 2010 (ab), Agosto de 2010 (ag), Enero de 2011(e), Junio de 2009 (j), Septiembre de 2009 (s), Septiembre de 2011 (s2).

Los quironómidos mostraron una relación lineal positiva con la profundidad y el tamaño de las partículas de sustrato, y lineal negativa con la concentración de clorofila (Fig 3.25). Este grupo evidenció diferencias en su abundancia entre las zonas del río y períodos de tiempo en que se realizaron los muestreos.

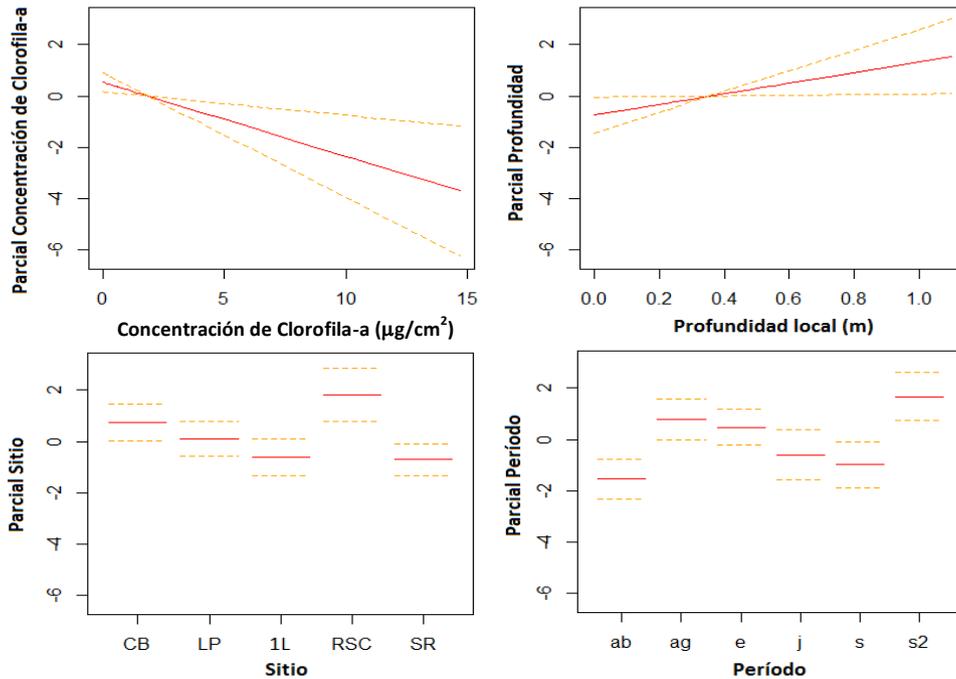


Fig. 3.25. Polinomio estimado por el ajuste mediante GLM para los quironómidos. Las líneas discontinuas representan 2 x error-estándar de cada punto de la curva. Sitio: cuenca baja (CB), La Porteña (LP), Primer Laberinto (1L), Río Bote (RSC), San Ramón (SR). Período: Abril de 2010 (ab), Agosto de 2010 (ag), Enero de 2011(e), Junio de 2009 (j), Septiembre de 2009 (s), Septiembre de 2011 (s2).

3.4. Discusión

El estudio detallado del Río Santa Cruz indica una falta de variabilidad en el caudal (Capítulo II), la cual se acompaña de una uniformidad general de la estructura de hábitat dentro del río. Es esperable que la respuesta geomorfológica del canal y de la llanura de inundación estén relacionadas funcionalmente con los regímenes hidrológicos y de transporte de sedimento (Jackson et al., 2007; Arscott et al., 2002). La heterogeneidad morfológica del lecho y de las riberas, que se asocian directamente con la existencia de fluctuaciones de corto plazo en el caudal y con los episodios de

mínimo y máximo caudal, suele ir acompañada con una gran riqueza de especies y comunidades biológicamente complejas (Smith et al., 2003; Townsend et al., 1987). El Río Santa Cruz genera la situación opuesta donde la baja riqueza de especies (comparada con otros grandes ríos de Patagonia) puede estar relacionada a la alta homogeneidad de los ciclos de descarga hídrica, la falta de flujos que socaven el lecho, los reducidos gradientes del valle y la homogeneidad de los factores ambientales.

Desde una perspectiva biológica, la falta de estructura del río y la reducida variabilidad hidrológica limitan la variabilidad en hábitats y por lo tanto, se espera un impacto sobre la estructura comunitaria y la diversidad de especies (Townsend y Hildrew, 1994; Power et al., 1996). Consecuentemente, la densidad de los macroinvertebrados en el Río Santa Cruz resultó ser una de las más bajas en comparación con otros 42 ríos de Patagonia (Miserendino, 2001, 2009). A pesar de que la abundancia y biomasa de los macroinvertebrados resultó generalmente baja, se pudieron observar algunos picos en los valores de densidad y biomasa, mayormente debidos a la alta densidad de *Hyalella araucana* y *Luchoelmis cekalovici*, asociados a sitios con altos niveles de materia orgánica en suspensión. De manera similar, los valores de riqueza de taxa encontrados en el muestreo sistemático (38) y durante el muestreo espacio-temporal (53) fueron bajos en comparación con otros ríos patagónicos. Los datos documentados de riqueza de macroinvertebrados en la época de aguas bajas en los ríos Pascua y Baker indican riquezas de 18 y 73 taxa, respectivamente (Salas Contreras, 2007). En particular, 53 taxa de macroinvertebrados fueron encontrados a lo largo de 8 campañas en el Río Santa Cruz, mientras que 95 taxa fueron identificados en el río Chubut (Miserendino, 2007 y 2009), y 112 taxa en el río Negro a lo largo de campañas estacionales (Waiss, 1987). Se prevé que la riqueza de especies aumente con la heterogeneidad espacial y temporal de caudales y hábitats (Townsend y Hildrew, 1994; Power et al., 1996), ya sea por reflejo directo de la mayor cantidad de

nichos disponibles (no necesariamente una influencia biótica) como por una reducción en la probabilidad de exclusión competitiva por la presencia de parches ambientales (influencia abiótica). La débil estructura espacial del Río Santa Cruz (Quiroga – tesis en preparación) y la falta de caudales extremos por ejemplo por la regulación natural de los ríos con glaciares en sus cabeceras podría reducir los mosaicos de hábitats disponibles para especies individuales, limitando los regímenes de perturbación y oportunidades para los grupos taxonómicos de sucesión temprana, afectando en última instancia la riqueza de especies.

La alta turbidez del Río Santa Cruz podría contribuir también al acortamiento de las tramas tróficas (Moore y Townsend, 1998; Schmid-Araya et al., 2002; Power, 2006), afectando a la producción primaria, estructura trófica general, y al conjunto de la productividad y diversidad de los macroinvertebrados. Varios ejemplos de efecto negativo de la turbidez sobre la densidad de los macroinvertebrados y la productividad fueron documentados para grandes ríos áridos o semiáridos de Patagonia y otras regiones (Shaver et al., 1997; Stevens et al., 1997; Miserendino, 2009). Entre las principales causas de estos resultados se resaltan los efectos abrasivos sobre la fauna de insectos poco tolerantes y la disminución de la producción primaria por la baja transparencia del agua, afectando también a los raspadores, fragmentadores y especies herbívoras en general (Collier, 2002; Robinson et al., 2004).

Aun resultando débil, la estructura de los ensambles de macroinvertebrados en su conjunto pudo ser explicado exitosamente por un conjunto reducido de variables tanto en una mirada espacial como temporal. De manera análoga a lo encontrado en ambientes semejantes las principales variables explicativas de la abundancia de macroinvertebrados fueron el tamaño de partículas de sustrato, la velocidad de corriente, la profundidad y la temperatura del agua (Malmqvist y Mäki, 1996; Miserendino, 2001; Miserendino y Pizzolón, 2003). Mediante el estudio espacial

podimos además encontrar agrupaciones de taxa relacionadas con los hábitos alimentarios de las especies. La asociación de taxa de macroinvertebrados fue congruente con los hábitos alimentarios. Las especies de *Chilina* sp. y *Lymnea* sp., herbívoros y raspadores, respectivamente (Miserendino, 2009; Epele et al., 2011), se asociaron a sitios con alta concentración de clorofila a. El tricóptero *Smicridea dithyra*, una especie filtradora-colectora (Miserendino y Brand, 2007), se asoció positivamente con los niveles más altos de materia orgánica en suspensión. Mediante el estudio en zonas particulares del río en épocas de aguas bajas, medias y altas, pudimos también evidenciar otras características que reúnen a los taxa con requerimientos similares. Por ejemplo, el grupo compuesto por *Klapopteryx kuscheli*, *Mastigoptila longicornuta* y *Meridialaris chiloeensis*, como se esperaba, se asociaron a hábitats bien oxigenados. El plecóptero *K. kuscheli* típicamente se encuentra en aguas rápidas con tamaño de partículas de sustrato grandes, generalmente asociado a paquetes de hojarasca, mientras que *Mastigoptila* sp. es un raspador asociado a sustratos estables con perifiton. Aunque este último grupo no incluya grupos funcionales, los taxa acoplan por requerimientos de hábitat similares. De modo general, el patrón de relación de los plecópteros y efímeras con el tamaño de partícula de sustrato fue similar, con preferencias de gravas y guijarros.

Estos ordenamientos del conjunto de especies en función de las condiciones ambientales, restringe la explicación a todos los taxa involucrados en la relación con las variables ambientales. De este modo, los modelos lineales (y aditivos) tienen la ventaja de poder explicar cada uno de estos grandes grupos en función de una serie de variables explicatorias. Así los modelos de los principales órdenes en función de las variables ambientales, fueron una herramienta importante para evaluar la variabilidad de estos grandes grupos a lo largo del río. Uno de los aspectos principales a destacar es el tipo de relación hallada. Resulta interesante destacar que los modelos aplicados en el muestreo sistemático incluyeron variables de meso y macroescala como la

sinuosidad, altitud, profundidad máxima del río. Por otro lado, en el muestreo espacio-temporal se hizo énfasis en un ajuste de los modelos con variables locales. Al igual que los resultados hallados en otros ríos glaciarios, la abundancia de macroinvertebrados tuvo una relación tipo domo con la distancia al glaciar, o lo que es equivalente, con la temperatura. Algunos autores justifican esta relación explicando que en el área cercana a la naciente, donde se encuentra el lago glaciario, o mismo glaciar, las condiciones resultan inestables, con temperaturas bajas y alto disturbio por los desprendimientos de hielo, situación que se ve amortiguada al alejarse de la cabecera con condiciones de temperatura, sustrato y oxigenación mejores (Castella et al., 2001, Milner et al., 2009). Por último, la zona de decaimiento cercano a la desembocadura es explicada por un aumento en los efectos antrópicos y de urbanización; sin embargo, estas no son las condiciones presentes en el Río Santa Cruz, y podemos suponer que esta disminución en la abundancia se debe a la acción de las mareas que comienza a tener influencia en la cuenca baja, y debido a que los sitios más productivos se encuentran en puntos con diferentes estructuras de hábitat ubicados en la cuenca media del río. Finalmente, es interesante recalcar la relación lineal negativa de algunos taxa como los anfípodos y los coleópteros (principalmente constituido por el élmid *L. cekalovic*) con el oxígeno disuelto. La primer suposición es que, a pesar de que se controlaron las correlaciones y colinealidades de las variables, algunas relaciones indirectas pueden quedar en evidencia. El oxígeno disuelto presenta una tendencia a ser menor en sitios con alta temperatura, y a aumentar con la velocidad de corriente. Por lo tanto, es posible que una relación negativa con el oxígeno disuelto, en realidad englobe selección de condiciones ambientales con baja perturbación por el flujo.

El efecto más significativo y obvio de los dos embalses en el Río Santa Cruz será la obliteración del 51% del ambiente lótico actual. Por encima de las represas, las especies con requerimientos de alta concentración de oxígeno como los plecópteros y

las efímeras podrían reducir su abundancia (Jacob y Walther, 1981; Jacobsen, 2008). Por otro lado, inmediatamente debajo de las represas (donde el golpe de salida de agua sea suficientemente extremo), se espera que sobrevivan solamente unas pocas especies capaces de sobrellevar cambios drásticos en el caudal (Poff et al., 1997). Nuestros datos de macroinvertebrados indican que las secciones con mayor biomasa de productores primarios del río quedarán inundadas por las represas. Mientras tanto, los impactos sobre la biota por debajo de los embalses resultan difíciles de predecir por los cambios que pueden generar en los regímenes de temperatura e hidrológicos, y en la carga de nutrientes y sedimentos (Ward y Stanford, 1979; Petts, 1984), variables que influyen fuertemente la abundancia y riqueza de especies del bentos, y por lo tanto, de presas disponibles para la ictiofauna del río.

Finalmente, el resultado de esta implementación dependerá de aspectos específicos y de la operación de las represas. El resultado de la manipulación de las descargas hídricas es una simplificación de la morfología del canal y un empobrecimiento de los mosaicos de hábitats que tendrían un impacto negativo sobre la composición de las comunidades y la riqueza de especies (Power et al., 1996). Al intentar extrapolar estos resultados al Río Santa Cruz, surgen una serie de preguntas que deben ser evaluadas para tener una aproximación más certera sobre el efecto de las represas sobre las comunidades acuáticas: La regulación del Río Santa Cruz ¿contribuirá a la baja variabilidad hidrológica o proveerá flujo más variable? ¿Aumentará la productividad primaria por la penetración de luz (consecuencia de la retención de sedimentos)? El río, aguas debajo de las represas, ¿será más diverso y más productivo o las represas acentuarán la baja diversidad de especies? A pesar de no tener claras las respuestas a estas preguntas, los datos de este trabajo proveen de una base de información con la cual se podrán contrastar la futura estructura de la comunidad y comprender los efectos sobre este grupo único de ríos glaciares de la Patagonia Austral. Una de las sugerencias para mantener la integridad biológica que es una pieza fundamental en el

manejo ecosistémico (Nilsson et al., 2005; Sparks, 1995) es evaluar la conectividad del sistema, la cual será máxima previa a las represas, pero podrá ser reducida río abajo por la exposición de áreas desconectadas del canal principal en condiciones de mínimo caudal (Poff et al., 2010; Sparks, 1995; Ward y Tockner, 2001). Una de las alternativas expuestas por TNC (2013) para minimizar el efecto de las represa es la creación de áreas de escape, cercanas a las zonas de alta presión de agua para evitar que las comunidades acuáticas sean barridas por el agua. Más aún, dado que el ciclo de vida de la biota acuática responde a patrones hidrológicos (Bunn y Arthington, 2002; Resh et al., 1988) la regulación del caudal debe ser ejecutada de manera que replique el ciclo de descargas hídricas estacional (Carlisle et al., 2010, 2012; Ward y Stanford, 1982). Por último, dado que el Río Santa Cruz es un río glaciario, se espera que la fauna de macroinvertebrados sea más vulnerable a cambios en la estabilidad del canal (Milner et al., 2009), temperatura del agua y aportes de materia orgánica (Milner et al., 2001).

Parte de los resultados de este capítulo fueron publicados en:

Tagliaferro, M.B., Miserendino, M.L., Liberoff, A.L., Quiroga, P., Pascual, M.A., 2013. Dams in the last large free-flowing rivers of Patagonia, the Santa Cruz River, environmental features, and macroinvertebrate community. *Limnologica* 43, 500-509. DOI: 10.1016/j.limno.2013.04.002



El capítulo IV fue retirado a pedido del autor

At author's request chapter IV has been withdrawn



El capítulo V fue retirado a pedido del autor

At author's request chapter V has been withdrawn



El capítulo VI fue retirado a pedido del autor

At author's request chapter VI has been withdrawn

Referencias bibliográficas

Abell, R., Thieme, M.L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, N., Contreras-Balderas, S., Bussing, W., Stiassny, M.L., Skelton, P., Allen, G.R., Unmack, P., Naseka, A., Ng, R., Sinforf, N., Robertson, J., Armijo, E., Higgins, J.V., Hiebel, T.J., Wikramanayake, E., Osion, E., López, H.L., Reis, R.E., Lundberg, J.G., Sabaj-Pérez, M.H., Petry, P., 2008. Freshwater Ecoregions of the World: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience* 58(5), 404-414.

Abrams, P. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology* 61, 44-49.

Akaike, H., 1974. Stochastic theory of minimal realization. *IEEE Trans. Autom. Contr.*, 19, 716-723.

Amundsen, P.A., Gabler, H.M., Staldvik, F.J. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data – modification of the Costello (1990) method. *J. Fish Biol.* 48, 607-614.

Anderson, N.H., Wallace, J.B., 1984. Habitat, life history, and behavioral adaptations of aquatic insects. En Merritt, R.W. y Cummins, K.W. [Eds.]. *An Introduction to the aquatic insects of North America.* pp 38-58.

Aniya, M., Sato, H., Naruse, R., Skvarca, P., Casassa, G., 1996. The use of satellite and airborne imagery to inventory outlet glaciers of the Southern Patagonia Icefield, South America. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing* 62(12), 1361-1369.

APHA, 1994. *Standard Methods for the examination of water and wastewater.* American Public Health Association. Hanover, Maryland, USA.

Arismendi, I., Soto, D., Penaluna, B., Jara, C., Leal, C., León-Muñoz, J., 2009. Aquaculture, non-native salmonid invasions, and associated declines of native fishes in lakes of northern Chilean Patagonia. *Freshwater Biol.* 54, 1135-1147.

Arismendi, I., González, J., Soto, D., Penaluna, B., 2012. Piscivory and diet overlap between two non-native fishes in southern Chilean streams. *Austral Ecol.* 37(3), 346–354.

Arscott, D.B., Tockner, K., Van der Nat, D., Ward, J.V., 2002. Aquatic habitat dynamics along a braided alpine river ecosystem (Tagliamento River, Northeast Italy). *Ecosystems*, 5(8), 0802–0814.

Baigún, C., Ferriz, R., 2003. Distribution patterns of native freshwater fishes in Patagonia (Argentina). *Org. Divers. Evol.* 3, 151-159.

Barnett, T.P., Adam, J.C., Lettenmaier, D.P., 2005. Potential impacts of a warming climate on water availability in snow-dominated regions. *Nature* 438, 303-309.

Barton, K., 2013. MuMIn: Multi-model inference.
<http://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>

- Basulto, S., 2003. El largo viaje de los salmons: una crónica olvidada, propagación y cultivo de especies acuáticas en Chile. [The long salmon trip: a forgotten chronicle, propagation, and cultivation of aquatic species in Chile]. Maval Limitada [Eds.], Santiago, Chile.
- Beniston, M., Díaz, H.F., Bradley, R.S., 1997. Climatic change at high-elevation sites: an overview. *Climatic change* 36, 233-251.
- Biggs, B.J., Nikora, V.I., Snelder, T.H., 2005. Linking scales of flow variability to lotic ecosystem structure and function. *River Res. Applic.* 21, 283-298.
- Bodey, T.W., Bearhop, S., McDonald, R.A., 2011. Invasions and stable isotope analysis – informing ecology and management. En *Island invasives: eradication and management*. Veitch, C.R., Clout, M.N., Towns, D.R. [Eds.]. IUCN, Gland, Switzerland. 148-151.
- Bøhn, T., Amundsen, P.A., Sparrow, A., 2008. Competitive exclusion after invasion? *Biol. Invasions* 10, 359-368.
- Bond, A.L., Diamond, A.W., 2011. Recent Bayesian stable-isotope mixing models are highly sensitive to variation in discrimination factors. *Ecol. Appl.* 21(4), 1017-1023.
- Borgen, J., 1980. The hysteresis effect of sediment transport systems. *Norsk geogr. Tidsskr.* 24, 45-54.
- Brandimarte, A.L., Shimizu, G.Y., Anaya, M., Kuhlmann, M.L., 2004. Amostragem de invertebrados bentônicos, pp. 213-230. En: Bicudo C.E.M. y Bicudo D.C. [Eds.]. Amostragem em Limnologia, RiMa Editora, Sao Paulo, Brasil.
- Brisbane Declaration (2007).
<http://www.riverfoundation.org.au/images/stories/pdfs/bnedeclaration.pdf>
- Brittain, J.E., Milner, A.M., 2001. Ecology of glacier-fed rivers: current status and concepts. *Freshwater Biol.* 46, 1571-1578.
- Brown, L.E., Hannah, D.M., Milner, A.M., Soulsby, C., Hodson, A., Brewer, M.J., 2006. Water source dynamics in an alpine glacierized river basin (Taillon-Gabiétous, French Pyrénées). *Water Resour. Res.* 42, W08404.
- Brunet, F., Gaiero, D., Probst, J.L., Depetris, P.J., Gauthier Lafaye, F., Stille, P., 2005. $\delta^{13}\text{C}$ tracing of dissolved inorganic carbon sources in Patagonian rivers (Argentina). *Hydrol. Process.* 19 (17), 3321-3344.
- Bunn, S.E., Arthington, A.H., 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environ. Manage.* 30(4), 492-507.
- Buria, L.M., 2008. Efecto de la Depredación en la Estructuración Comunitaria del Zoobentos en Ambientes Lóticos Norpatagónicos. Tesis de Doctorado en Biología. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue. 188 pp.
- Buria, L., Albariño, R., Villanueva, V.D., Modenutti, B., Balseiro, E., 2007. Impact of exotic rainbow trout on the benthic macroinvertebrate community from Andean-Patagonian headwater streams. *Fund. Appl. Limnol. - Archiv für Hydrobiologie* 168(2), 145-154.

- Buria, L.M., Modenutti, B.E., Balseiro, E.G., 2009. Temporal variations in the diet of the exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in an Andean-Patagonian canopied stream. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 82, 3–16.
- Cambray, J.A., 2003a. The global impact of alien trout species — a review; with reference to their impact in South Africa. *Afr. J. Aqua. Sci.* 28(1), 61-67
- Cambray, J.A., 2003b. Impact on indigenous species biodiversity caused by globalization of alien recreational freshwater fisheries. *Hydrobiologia* 500, 217-230
- Capdevila, E., Massabie, A., Cuesta, R., Barletta, R., Pérez, N., 2007. Estudios geológicos y geotécnicos en Cóndor Cliff y La Barrancosa y alternativas de presas. Santa Cruz Argentina. Informe técnico desarrollado por IATASA. 20pp.
- Carlisle, D.M., Falcone, J., Wolock, D.M., Norris, R.H., 2010. Predicting the natural flow regime: models for assessing hydrological alteration in streams. *River Res. Appl.* 26, 118–36.
- Carlisle, D.M., Nelson, S.M., Eng, K., 2012. Macroinvertebrate community condition associated with the severity of streamflow alteration. *River Res. Appl.* DOI: 10.1002/rra.2626
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., [Eds.], 1993. *Trophic Cascades in Lakes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp385.
- Carrasco, J., Casassa, G., Rivera, A., 2002. Meteorological and climatological aspects of the Southern Patagonia Icefield. In: *The Patagonian Icefields: A unique natural laboratory for environmental and climate change studies*. G. Casassa [Ed.]. Kluwer Academic Plenum Publishers, pp 29-41.
- Carrea, C., Cussac, V.E., Ruzzante, D.E., 2013. Genetic and phenotypic variation among *Galaxias maculatus* populations reflects contrasting landscape effects between northern and southern Patagonia. *Freshwater Biol.* 58(1), 36–49.
- Castella, E., Adalsteinsson, H., Brittain, J.E., Gislason, G.M., Lehmann, A., Lencioni, V., Lods-Crozet, B., Maiolini, B., Milner, A., Olafsson, J.S., Saltveit, S.J., Snook, D., 2001. Macroinvertebrate richness and composition along a latitudinal gradient of European glacier-fed streams. *Freshwater Biol.* 46 (12), 1811–1831.
- Caut, S., Angulo, E., Courchamp, F., 2009. Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$) the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *J. Appl. Ecol.* 49, 443-453.
- Chandra, S., Gerhardt, A., 2008. Invasive species in aquatic ecosystems: Issue of global concern. *Aquatic Invasions* 8 (1), 1-2.
- Chapin, F. S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavore, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Díaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405(6783), 234–42.
- Chipps, S.R, Garvey, J.E., 2007. Assessment of diets and feeding patterns. In C.S. Guy and M.L. Brown, editors. *Analysis and interpretation of freshwater fisheries data*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, USA.

- Ciancio, J.E., Pascual, M.A., Lancelotti, J.L., Riva-Rossi, C.M., Botto, F., 2005. Natural colonization and establishment of a chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, population in the Santa Cruz River, an Atlantic basin of Patagonia. *Environ. Biol. Fish.* 74(2), 219–227.
- Ciancio, J.E., Pascual, M.A., Botto, F., Amaya-Santi, M., O'Neill, S., Riva-Rossi, C., Iribarne, O. 2008. Stable isotope profiles of partially migratory salmonid populations in Atlantic rivers of Patagonia. *J. Fish Biol.* 72, 1708–1719.
- Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18, 117–43.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 2001. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*, 2nd ed. PRIMER-E, Plymouth.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2006. *PRIMERV6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- Clarke, L.R., Videgar, D.T., Bennett, D.H., 2005. Stable isotopes and gut content show diet overlap among native and introduced piscivores in a large oligotrophic lake. *Ecol. Freshw. Fish* 14, 267–277.
- Clavero, M., García-Berthou, E., 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol. Evol.* 20, 110.
- Collier, K.J., 2002. Effects of flow regulation and sediment flushing on instream habitat and benthic invertebrates in a New Zealand River influenced by a volcanic eruption. *River Res. Appl.* 18, 213-226.
- Colwell, R.K., Futuyma D.J., 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52, 567-576.
- Correa, C., Gross, M.R., 2008. Chinook salmon invade southern South America. *Biol. Invasions* 10(5), 615-639.
- Correa, C., Bravo, A.P., Hendry, A.P., 2012. Reciprocal trophic niche shifts in native and invasive fish: salmonids and galaxiids in Patagonian lakes. *Freshwater Biol.* 57(9), 1769-1781.
- Crowl, T.A., Townsend, C.R., McIntosh, A., 1992. The impact of introduced brown and rainbow trout on native fish: the case of Australasia. *Rev. Fish Biol. Fish.* 2, 217-241.
- Cross, W.F., Baxter, C.V., Rossi-Marshall, E. J., Hall, R.O.J., Kennedy, T.A., Donner, K.C., Wellard Kellu, H.A., Seegert, S.W.Z., Behn, K.E., Yard, M.D., 2013. Food-web dynamics in a large river discontinuum. *Ecol. Monographs* 83(3), 311–337.
- Currie, D.J., 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *Am. Nat.* 137, 27-49.
- Darwin, C., 1839. *Narrative of the surveying voyages of His Majesty's Ships Adventure and Beagle between the years 1826 and 1836, describing their examination of the southern shores of South America, and the Beagle's circumnavigation of the globe.*
- De Ruiter, P. C., Neutel, A., Moore, J. C., 1995. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science* 269, 1257–1260.

- Del Valle, H.F., 1998. Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecol. Austral* 8, 103–123.
- Del Valle, H.F., Labraga, J.C., Goergen, J., 1995. Biozonas de la región Patagónica. En: Cooperación Técnica Argentino Alemana (Eds.), Capítulo III, Buenos Aires, pp. 37-55.
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42, 495-506.
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45, 341-351.
- Depetris, P.J., Gaiero, D.M., Probst, P.L., Hartmann, J., Kempe, S., 2005. Biogeochemical output and typology of Rivers training Patagonia's Atlantic seaboard. *J. Coastal Res.* 21(4), 835-844.
- DGA, 2011. Dirección General de Aguas de Chile. www.dga.cl
- Di Prinzio, C.Y., Casaux, R.J., 2012. Dietary overlap among native and non-native fish in Patagonian low-order streams. *Ann. Limnol.-Int. J. Lim.* 48(1), 21–30.
- Di Prinzio, C.Y., Miserendino, M.L., Casaux, R., 2013. Feeding strategy of the non-native rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, in low-order Patagonian streams. *Fisheries Manag. Ecol.* doi:10.1111/fme.12028
- Didham, R.K., Tylianakis, J.M., Hutchinson, M.A., Ewers, R.M., Gemmill, N.J., 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends Ecol. Evol.* 20 (9), 470-474.
- Domínguez, E., Fernández, H.R., [Eds.], 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. *Sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.
- Dougall, J.A., 2007. Downstream effects of glaciers on stream water quality. Portland State University. Tesis de Máster. 144 pp.
- Dyer, B., 2000. Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estud. Oceanol.* 19, 77–98.
- Elton, C.S., 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Mathuen, London, UK. Leído en <http://books.google.com.ar/>
- Epele, L.B., Miserendino, M.L., Pessacq, P., 2011. Seasonal variation, life history and production of *Andesiops torrens* (Ulmer) and *Andesiops peruvianus* (Lugo-Ortiz & McCafferty) (Ephemeroptera: Baetidae) in a headwater Patagonian stream. *Limnologica* 41, 57-62.
- ESRI, 2011. ArcGIS Desktop: Release 9.3. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fausch, K.D., 1988. Tests of competition between native and introduced salmonids in streams: what have we learned? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45, 2238-2246.
- Figuroa, R., Valdovinos, C., Araya, E., Parra, O., 2003. Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de calidad de agua de ríos del sur de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 76, 275–285.

- Flecker, A.S., Townsend, C.R., 1994. Community-wide consequences of trout introductions in New Zealand streams. *Ecol. Appl.* 4, 798-807.
- Fresia-Rojas, A., 2006. Estado de conocimiento de los Trichoptera de Chile. *Gayana* 70(1), 65-71.
- Füreder, L. 2007. Life at the edge: habitat condition and bottom fauna of Alpine running waters. *Int. Rev. Hydrobiol.* 92, 492-513.
- Giller, P.S. 1984. *Community structure and the niche* – Chapman and Hall, London.
- Gippel, C. J., 1995. Potential of turbidity monitoring for measuring the transport of suspended solids in streams. *Hydrol. Process.*, 9: 83–97.
- Glova, G.J., Duncan, M.J., 1985. Potential effects of reduced flows on fish habitats in large braided river, New Zealand. *T. Am. Fish. Soc.* 114 (2), 165-181.
- Glova, G.J., Sagar, P.M., Näslund, I., 1992. Interaction for food and space between populations of *Galaxias vulgaris* Stokell and juvenile *Salmo trutta* L. in a New Zealand stream. *J. Fish Biol.* 41, 909–925.
- Google Earth, 2010. Foto de satélite de la vuelta del Primer y Segundo Laberinto sobre el Río Santa Cruz. Consulta: 10 de Junio de 2013, <http://earth.google.com>.
- Gordon, N.D., McMahon, T.A., Finlayson, B.L., Gippel, C.J., Nathan, R.J., 2004. *Stream Hydrology. An Introduction for Ecologists*, John Wiley and Sons Ltd., Sussex, England.
- Gore, J.A., Nestler, J.M., Layzer, J.B., 1989. Instream flow predictions and Management options for biota affected by peaking-power hydroelectric operations. *Reg. Rivers* 3, 35-48.
- Greig, H., McIntosh, A.R., 2006. Indirect effects of predatory trout on organic matter processing in detritus-based stream food webs. *Oikos* 112(1), 31–40.
- Grey, J., 2001. Ontogeny and dietary specialization in brown trout (*Salmo trutta* L.) from Loch Ness, Scotland, examined using stable isotopes of carbon and nitrogen. - *Ecol. Freshw. Fish* 606 (10), 168-176.
- Grey, J., Thackeray, S.J., Jones, R.I., Shine, A., 2002. Ferox Trout (*Salmo trutta*) as “Russian dolls”: complementary gut content and stable isotope analyses of the Loch Ness foodweb. *Freshwater Biol.* 47, 1235–1243.
- Grosman, M.F., 1993-1994. Interacciones tróficas entre la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*), pejerrey patagónico (*Patagonina hatcheri*) y perca (*Percichthys trucha*) en un ambiente patagónico. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 24 y 25, 15-25.
- Guerrero, R., Berlanga, M., 2000. Isótopos estables: fundamento y aplicaciones. *Actualidad SEM. Revista de la Universidad de Barcelona*. Vol. 30., 17pp.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135, 147–186.

Habit, E., Dyer, B., Vila, I., 2006. Estado del conocimiento de los peces dulceacuícolas de Chile. *Gayana zoología* 70 (1), 100-113.

Handley, L.L., Raven, J.A., 1992. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. *Plant, Cell and Environment* 15, 965-985.

Hansson, L.A., Annadotter, H., Bergman, E., Hamrin, S.F., Jeppesen, E., Kairesalo, T., Luokkanen, E., Nilsson, P.A., Sondergaard, M., Strand, J., 1998. Biomanipulation as an application of food chain theory: constraints, synthesis, and recommendations for temperate lakes. *Ecosystems* 1, 558–574.

Hastie, T., Tibshirani, R., 1990. *Generalized Additive Models*, Chapman and Hall.

Hauenstein, E., 2006. Estado de conocimiento de las macrófitas dulceacuícolas de Chile. *Gayana Zoología* 70(1), 16-23.

Hauer, F.R., Resh, V.H., 1996. *Methods in Stream Ecology*, Hauer, F.R. y Lamberti, G.A. [Eds.], Academic Press, San Diego, CA.

Hesslein, R.H., Hallard, K.A., Ramlal, P., 1993. Growing Broad Whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50, 2071–2076.

Hobbs, R.J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J.S., Bridgewater, P., Cramer, V.A., Epstein, P.R., Ewel, J.J., Klink, C.A., Lugo, A.E., Norton, D., Ojima, D., Richardson, D.M., Sanderson, E.W., Valladares, F., Vilá, M., Zamora, R., Zobel, M., 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecol. Biogeogr.* 15, 1–7.

Holt, R.D., 1987. On the relation between niche overlap and competition: the effect of incommensurable niche dimensions. *Oikos* 48(1), 110–114.

Hooda, P.S., Moynagh, M., Svoboda, I.F., Miller, A., 2000. Macroinvertebrates as bioindicators of water pollution in streams draining dairy farming catchments. *Chem. Ecol.* 17(1), 17-30.

Hylander, S., Jephson, T., Lebet, K., Von Einem, J., Fagerberg, T., Balseiro, E., Modenutti, B., Souza, M.S., Laspoumaderes, C., Jönsson, M., Ljungberg, P., Nicolle, A., Nilsson, P.A., Ranaker, L., Hansson, L.A., 2011. Climate-induced input of turbid glacial meltwater affects vertical distribution and community composition of phyto- and zooplankton. *J. Plankton Res.* 33, 1239-1248.

Hyslop, E.J., 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17, 411-429.

Ibarra, J., Habit, E., Barra, R., Solis, K., 2011. Juveniles de salmón chinook (*Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum, 1792) en ríos y lagos de la Patagonia chilena. *Gayana* 75 (1), 17-25.

INDEC, 2010. Instituto Nacional De Estadísticas y Censos. www.indec.gov.ar

Infostat, 2013. Programa estadístico desarrollado por la Universidad de Córdoba.

Ivlev, V.S., 1961. *Experimental ecology of feeding of fishes*. Yale University Press, New Haven and London.

- Jackson, H.M., Gibbins, C.N., Soulsby, C., 2007. Role of discharge and temperature variation in determining invertebrate community structure in a regulated river. *River Res. Appl.* 23, 651-669.
- Jacob, U., Walther, H., 1981. Aquatic insect larvae as indicators of limiting minimal contents of dissolved oxygen. *Aquat. Insect.* 3 (4), 219-224.
- Jacobsen, D., 2008. Low oxygen pressure as a driving factor for altitudinal decline in taxon richness of stream macroinvertebrates. *Oecologia* 154 (4), 795-807.
- Jacobsen, D., Dangles, O., 2011. Environmental harshness and global richness patterns in glacier-fed streams. *Global Ecol. Biogeogr.* DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00699.x.
- Jobbágy, E.G., Paruelo, J.M., León, R.J.C., 1995. Estimación de la precipitación y de su variabilidad interanual a partir de información geográfica en el NW de Patagonia, Argentina. *Ecol. Austral* 5, 47-53.
- Johnson, B.L., Richardson, W.B., Naimo, T.J., 1995. Past, present, and future concepts in large river ecology. *Bioscience* 45 (3), 134-141.
- Juncos, R., Beauchamp, D.A., Vigliano, P.H., 2013. Modeling prey consumption by native and nonnative piscivorous fishes: Implications for competition and impacts on shared prey in an ultraoligotrophic Lake in Patagonia. *Trans. Am. Fish. Soc.* 142, 37–41.
- Junk, W.J., 2007. Freshwater fishes of South America: Their biodiversity, fisheries, and habitats—a synthesis, *Aquat. Ecosyst. Health* 10(2), 228-242.
- Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E., 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106, 110-127.
- Kling, G.W., Fry, B., O'Brien, W.J., 1992. Stable isotopes and planktonic trophic structure in arctic lakes. *Ecology* 73, 561-566.
- Kruskal, J.B., 1964. Non-metric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika* 29: 115-129.
- Kusabs, I.A., Swales, S., 1991. Diet and food resource partitioning in koaro, *Galaxias brevipinnis* (Günther), and juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Richardson), in two Taupo streams, New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Fresh.* 25, 317-325.
- Kutschker, A., Brand, C., Miserendino, M.L., 2009. Evaluación de la calidad de los bosques de ribera en ríos del NO del Chubut sometidos a distintos usos de la tierra. *Ecol. Austral* 19, 19–34.
- Lancelotti, J.L., 2009. Caracterización limnológica de lagunas de la Provincia de Santa Cruz y efectos de la introducción de trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) sobre las comunidades receptoras. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue. 138pp.
- Lattuca, M. E., Battini, M. A., Macchi, P.J., 2008. Trophic interactions among native and introduced fishes in a northern Patagonian oligotrophic lake. *J. Fish Biol.* 72(6), 1306–1320.

- Legendre, P., 2005. Species Associations: The Kendall Coefficient of Concordance Revisited. *J. Agr. Biol. Envir. St.* 10(2), 226-245.
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecological Meaningful Transformations for Ordination of Species Data. *Oecologia* 129, 271-280.
- Lever, C., 1996. Naturalized fishes of the world. Academic Press, San Diego, California.
- Liberoff, A.L., 2013. Bases ambientales del comportamiento migratorio de la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) del río Santa Cruz. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba. 125pp.
- Liberoff, A. L., Riva-Rossi, C.M., Fogel, M.L., Ciancio, J.E., Pascual, M.A., 2013. Shifts in $\delta^{15}N$ signature following the onset of exogenous feeding in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: importance of combining length and age data. *J. fish biol.* 82(4), 1423–32.
- Ligon, F.K., Dietrich, W.E., Trush, W.J., 1995. Downstream Ecological Effects of Dams. *BioScience* 45(3), 183–192.
- Lomolino, M.V., 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecol. Biogeogr.* 10, 3-13.
- López, H.L., Miquelarena, A.M., Menni, R.C., 2003. Lista comentada de los peces continentales de la Argentina (List of continental fish of Argentina). *PROBIOTA, Serie técnica y didáctica* 5, 1-90.
- López, H.L., Miquelarena, A.M., Ponte-Gómez, J., 2005. Biodiversidad y distribución de la ictiofauna mesopotámica. *Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino. Miscelanea* 14, 311-354.
- Lopretto, E.C., Tell, G., 1995. Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Ed. Sur.
- Lowe, W.H., Likens, G.E., Power, M.E., 2006. Linking Scales in Stream Ecology. *BioScience* 56(7):591-597.
- Macchi, P.J., Cussac, V.E., Alonso, M.F., Denegri, M.A., 1999. Predation relationships between introduced salmonids and the native fish fauna in lakes and reservoirs in northern Patagonia. *Ecol. Freshw. Fish* 8, 227–236.
- Macchi, P. J., Pascual, M.A., Vigliano, P.H., 2007. Differential piscivory of the native *Percichthys trucha* and exotic salmonids upon the native forage fish *Galaxias maculatus* in Patagonian Andean lakes. *Limnologia* 37(1), 76–87.
- MacCrimmon, H.R., 1971. World distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Board Can.* 26, 1699–1725.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10, 689–710.

- Malard, F., Uehlinger, U., Zah, R., Tockner, K., 2006. Flood-pulse and riverscape dynamics in a braided glacial river. *Ecology* 87, 704-716.
- Malmqvist, B., Mäki, M., 1996. Benthic macroinvertebrate assemblages in north Swedish streams: environmental relationships. *Ecography* 17, 9-16.
- Marshall, S., Elliott, M., 1997. A comparison of univariate and multivariate numerical and graphical techniques for determining inter- and intraspecific feeding relationships in estuarine fish. *J. Fish Biol.* 51, 526–45.
- Mazza, G., 1961. Recursos hidráulicos superficiales. Serie Evaluación Recursos Naturales de Argentina. Consejo Federal de Inversiones, Buenos Aires, IV (1): 1-459.
- McCarthy, I.D, Fraser, D., Waldron, S., Adams, C.E., 2004. A stable isotope analysis of trophic polymorphism among Arctic Charr from Loch Ericht, Scotland. *J. Fish Biol.* 65, 1435–1440.
- McCutchan, J.H. Jr., Lewis, W.M. Jr., Kendall, C., McGrath, C.C., 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102, 378-390.
- McDowall, R.M., 1990. New Zealand freshwater fishes, a natural history and guide. Heinemann-Reed, Auckland, New Zealand.
- McDowall, R.M., 2003. Impacts of introduced salmonids on native galaxiids in New Zealand upland streams: a new look at an old problem. *Trans. Am. Fish. Soc.* 132, 229–238.
- McHugh, P., McIntosh, A., Howard, S., Budy, P., 2012. Niche flexibility and trout-galaxiid co-occurrence in a hydrologically diverse riverine landscape. *Biol. Invasion* 14(11), 2393-2406.
- McIntosh, A.R. 2000. Habitat-and size-related variations in exotic trout impacts on native galaxiid fishes in Zealand streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 2140–2151.
- McIntosh, A.R., Townsend C.R., Crowl, T.A., 1992. Competition for space between introduced brown trout (*Salmo trutta* L.) and common river galaxiid (*Galaxias vulgaris* Stokell) in a New Zealand stream. *J. Fish Biol.* 41, 63–81.
- McIntosh, A.R., McHugh, P.A., Dunn, N.R., Goodman, J.M., Howard, S.W., Jellyman, P.G., O'Brien, L.K., Nyström, P., Woodford, D., 2010. The impact of trout on galaxiid fishes in New Zealand. *New Zealand J. Ecol.* 34, 195–206.
- Menni, R. C., 2004. Peces y ambientes en la Argentina continental (Fishes and their habitat in continental Argentina). Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, Argentina.
- Merritt, R.W., Cummins, K.W., 1984. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall - Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa, 722 pp.
- Merritt, R.W., Cummins, K.W., 1996. Aquatic Insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. pp. 74 – 97.
- Meszéna, G., Gyllenberg, M., Pásztor, L., Metz, J., 2006. Competitive exclusion and limiting similarity: a unified theory. *Theor. Popul. Biol.* 69(1), 68–87.

- Milner, A.M, Brittain, J.E., Castella, E., 2001. Trends of macroinvertebrate community structure in glacier-fed rivers in relation to environmental conditions: a synthesis. *Freshwater Biol.* 46, 1833-1847.
- Milner, A.M., Brown, L.E., Hannah, D., 2009. Hydroecological response of river systems to shrinking glaciers. *Hydrol. Process.* 23, 62-77.
- Milner, A.M., Petts, G.E., 1994. Glacial rivers: physical habitat and ecology. *Freshwater Biol.* 32, 295-307.
- Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48, 1135-1140.
- Miserendino, M.L., 2001. Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian rivers and streams: environmental relationships. *Hydrobiologia* 444, 147-158.
- Miserendino, M.L., 2007. Macroinvertebrate functional organization and water quality in a large arid river from Patagonia (Argentina). *Ann. Limnol. – Int. J. Lim.* 43(3), 133-145.
- Miserendino, M.L., 2009. Effects of flow regulation, basin characteristics and land-use on macroinvertebrate communities in a large arid Patagonian river. *Biodivers. Conserv.* 18, 1921-1943.
- Miserendino, M.L., Archangelsky, M., 2006. Aquatic Coleoptera distribution and environmental relationships in a large Patagonian river. *Int. Rev. Hydrobiol.* 91(5), 423–437.
- Miserendino, M.L., Brand, C. Di-Prinzio, C.Y., 2008. Assessing urban impacts on water quality, benthic communities and fish in streams of the Andes mountains, Patagonia (Argentina). *Water Air Soil Poll.* 194(1-4), 91–110.
- Miserendino, M.L., Brand, C., 2007. Trichoptera assemblages and environmental features in a large arid Patagonian river. *Fundamental and Applied Limnology. Arch. Hydrobiol.* 169, 307-318.
- Miserendino, M.L., Pizzolón, L., 2004. Interactive effects of basin features and land-use change in macroinvertebrate communities of headwater streams in the Patagonian Andes. *River Res. Appl.* 20, 967-983.
- Miserendino, M.L., Pizzolon, L.A., 2003. Distribution of macroinvertebrates assemblages in the Azul-Quemquemtreu river basin, Patagonia, Argentina. *New Zeal. J. Mar. Fresh.* 37, 525-539.
- Modenutti, B., Albariño, R., Bastidas-Navarro, M., Díaz-Villanueva, V., Souza, M.S., Trochine, C., Laspoumaderes, C., Cuassolo, F., Mariluán, G., Buria, L., Balseiro, E., 2010. Structure and dynamic of food webs in Andean North Patagonian freshwater systems: organic matter, light and nutrient relationships. *Ecol. Austral* 20, 95-114.
- Modenutti, B.E., Balseiro, E., Diéguez, M.C., Queimaliños, C., Albariño, R., 1998. Heterogeneity of fresh-water Patagonian ecosystems. *Ecol. Austral* 8, 155-165.
- Moore K.M., Townsend, V.R., 1998. The interaction of temperature, dissolved oxygen and predation pressure in an aquatic predator-prey system. *Oikos* 81, 329-336.

- Moore, J.W., Semmens, B.X., 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters* 11, 470-480.
- Moreno, F.P., 1876. *Viaje a la Patagonia Austral*. 8ª reimpression. Buenos Aires, El elefante Blanco [Ed.], 2010. 488 pp.
- Moyle, P.B., Light, T., 1996. Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biol. Conserv.* 78, 149–161.
- Muñoz, I., Romani, A.M., Rodríguez-Capítulo, A., González-Esteban, J., García-Berthou, E., 2009. Relaciones tróficas en el ecosistema fluvial. En *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. Eloregi, A. y S. Sabater [Eds.]. Fundación BBVA, España.
- Muotka, T., Syrjänen, J., 2007. Changes in habitat structure, benthic invertebrate diversity, trout populations and ecosystem processes in restored forest streams: a boreal perspective. *Freshwater Biol.* 52(4), 724–737.
- Murphy, B.P., Bowman, D.J.S., 2006. Kangaroo metabolism does not cause the relationship between bone collagen $\delta^{15}\text{N}$ and water availability. *Funct. Ecol.* 20, 1062-1069.
- Newsome, S.D., Martínez del Río, C., Bearhop, S., Phillips, D.L., 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5(8), 429-436.
- Nilsson, C., Reidy, C.A., Dynesius, M., Revenga, C., 2005. Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science* 308, 405-408.
- Olden, J.D., Poff, N.L., Douglas, M.R., Douglas, M.E., Fausch, K.D., 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol. Evol.* 19, 18–24.
- Oliva, G., Gonzalez, L., Rial, P., 2001. El ambiente en la Patagonia Austral. Cap. 2 pp 17-80. En *Ganadería Sustentable en la Patagonia Austral*. Borelli, P. y G. Oliva [Eds.]. INTA Reg. Pat. Sur. 269 pp.
- Oyanedel, A., Valdovinos, C., Azócar, M., Moya, C., 2008. Patrones de distribución espacial de los macroinvertebrados bentónicos de la cuenca del río Aysén (Patagonia Chilena). *Gayana* 72(2), 241-257.
- Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S., Jackson A.L., 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE* 5, e9672.
- Parra, O., 2006. Estado del conocimiento de las microalgas dulceacuícolas de Chile (excepto diatomeas). *Gayana* 70(1), 8-15.
- Paruelo, J.M., Beltrán, A., Jobbágy, E., Sala, O.E., Golluscio, R.A., 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecol. Austral* 8, 85–101.
- Paruelo, J.M., Lauenroth, W.K., 1995. Regional patterns of NDVI in North American shrublands and grasslands. *Ecology* 76, 1888-98.
- Pascual, M.A., P. Bentzen, C. Riva Rossi, G. Mackey, M.T. Kinnison y R. Walters. 2001. First documented case of anadromy in a population of introduced rainbow trout in Patagonia, Argentina. *T. Am. Fish. Soc.* 130, 53-67.

Pascual, M.A., Macchi, P., Urbanski, J., Marcos, F., Riva-Rossi, C.M., Novara, M., DellArciprete, P., 2002. Evaluating potential effects of exotic freshwater fish from incomplete species presence – absence data. *Biol. Invasions*, 4, 101–113.

Pascual, M.A., Ciancio, J.E., 2007. Introduced anadromous salmonids in Patagonia: risks, uses, and a conservation paradox. En T.M. Bert (Ed.), *Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities*. Kluwer Publications. Pp 333-353.

Pascual, M.A., Cussac, V., Dyer, B., Soto, D., Vigliano, P.H., Ortubay, S., Macchi, P.J., 2007. Freshwater fishes of Patagonia in the 21st Century after a hundred years of human settlement, species introductions, and environmental change. *Aquat. Ecosyst. Health* 10(2), 212–227.

Pasquini, A.I., Depetris, P.J., 2011. Southern Patagonia's Perito Moreno Glacier, Lake Argentino, and Santa Cruz River hydrological system: An overview. *J. Hydrol.* 405, 48-56.

Pauly D., Christensen V., Guénette S., Pitcher T., Sumaila U.R., Walters C., Watson R., Zeller D., 2002. Toward sustainability in world fisheries. *Nature* 418:689–695.

Penaluna, B. E., Arismendi, I., Soto, D., 2009. Evidence of Interactive Segregation between introduced trout and native fishes in Northern Patagonian rivers, Chile. *T. Am. Fish. Soc.* 138(4), 839–845.

Pessacq, P., Miserendino, M.L., 2008. Ephemeroptera and Plecoptera biodiversity in central Patagonia, Chubut province, Argentina. *Zootaxa* 1817, 27-38.

Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 293-320.

Petts, G.E., 1984. *Impounded rivers. Perspectives for ecological management*. Wiley & Sons, Chichester, UK.

Phillips, D.L., Gregg, J.W., 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* 127, 171-179.

Pinnegar J.K., Polunin, N.V.C., 2000. Contributions of stable–isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. *Oecologia* 122, 399–409.

Pinnegar, J.K., Campbell, N., Polunin, V.C., 2001. Unusual stable isotope fractionation patterns observed for fish host-parasite relationships. *J. Fish. Biol.* 59, 494-503.

Pizzolón, L., Santinelli, N., Marinone, M., Menu-Marque, S., 1995. Plankton and hydrochemistry of Lake Futalaufquen (Patagonia, Argentina) during the growing season. *Hydrobiologia* 316, 63–73.

Poff, N.L., Ward, J.V., 1989. Implications of streamflow variability and predictability for lotic community structure: a regional analysis of streamflow patterns. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46, 1805-1818.

Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B., Sparks, R., Stromberg, J., 1997. The natural flow regime: a new paradigm for riverine conservation and restoration. *Bioscience* 47, 769-784.

- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E., Stromberg, J.C., 1997. The natural flow regime. *Bioscience* 47 (11), 769-784.
- Poff, N.L., Richter, B.D., Arthington, A.H., Bunn, S.E., Naiman, R.J., Kendy, E., Acreman, M., Apse, C., Bledsoe, B.P., Freeman, M.C., Henriksen, J., Jacobson, R.B., Kennen, J.G., Merritt, D.M., O'Keeffe, J.O., Olden, J.D., Rogers, K., Tharme, R.E., Warner, A., 2010. The ecological limits of hydrologic alteration (ELOHA): a new framework for developing regional environmental flow standards. *Freshwater Biol.* 55, 147-170.
- Polis, G.A., Sears, A.L.W., Huxel, G.R., Strong, D.R., Maron, J., 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends Ecol. Evol.* 15 (11), 473-475.
- Polito, M.J., Trivelpiece, W.Z., Karnovsky, N.J., Ng, E., Patterson, W.P., Emslie, S.D., 2011. Integrating stomach content and stable isotope analyses to quantify the diets of Pygoscelid penguins. *PLoS ONE* 6(10), e26642. doi:10.1371/journal.pone.0026642
- Post, D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods and assumptions. *Ecology* 83(3), 703-718.
- Post, D.M., Pace, M.L., Hairston, N.G., 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405, 1047-1049.
- Power, M.E., 1992. Habitat heterogeneity and the functional significance of fish in river food webs. *Ecology* 73, 1675-1688.
- Power, M.E., 2000. What enables trophic cascades? Commentary on Polis et al. *Trends Ecol. Evol.* 15, 443-444.
- Power, M.E., 2001. Controls on food webs in gravel-bedded rivers: the importance of the gravel-bed habitat to trophic dynamics. pp. 405-422 in Mosley, M.P. [Ed.], *Gravel-Bed Rivers V*, New Zealand Hydrological Society, Wellington, New Zealand (ISBN 0-473-07486-9).
- Power M., Power, G., Caron, F., Doucett, R.R., Guiguier, K.R.A., 2002. Growth and dietary niche in *Salvelinus alpinus* and *Salvelinus fontinalis* as revealed by stable isotope analysis. *Environ. Biol. Fish.* 64, 75-85.
- Power, M.E., 2006. Environments controls on food web regimes: A fluvial perspective. *Prog. Oceanogr.* 68, 125-133.
- Power, M.E., Dietrich, W.E., Finlay, J.C., 1996. Dams and downstream aquatic biodiversity: Potential food web consequences of hydrologic and geomorphic change. *Environ. Manage.* 20, 887-895.
- Puckridge, J.T., Sheldon, F., Walker, K.F., Boulton, A.J., 1998. Flow variability and the ecology of large rivers. *Mar. Freshwater Res.* 49, 55-72.
- Quiroga, A., 2008. Construirán dos nuevas represas en Santa Cruz. En: Clarín [Ed.], Buenos Aires. <http://edant.clarin.com/diario/2008/04/15/elpais/p-01501.htm>
- R – Development Core Team, 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.

Resh, V.H., Brown, A.V., Covich, A.P., Gurtz, M.E., Li, H.W., Minshall, G.W., Reice, S.R., Sheldon, A.L., Wallace, J.B., Wismaar, R.C., 1988. The role of disturbance in stream ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 7, 433-455.

Reyna, S., Reyna, T., Fulginitti, F., Lábaque, M., Gióvine, L., Toselli, L., 2010. Sistema Cóndor Cliff-La Barrancosa: Diseño de presas y operación de embalses ajustados por condicionantes ambientales. VI Congreso Argentino de presas y aprovechamientos hidroeléctricos. Neuquén, Argentina. 15pp.

Rial, P., 2001. Grandes unidades de paisaje. Cap. 2 pp 20-38. En *Ganadería Sustentable en la Patagonia Austral*. Borelli, P. y G. Oliva Ed. INTA Reg. Pat. Sur. 269 pp.

Ringuelet, R.A., 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur* 2(3), 122 pp.

Riva-Rossi, C. M., García-Asorey, M., Liberoff, A. L., Quiroga, P., Tagliaferro, M., 2009a. Campañas de Investigación Marzo 2009 y Mayo Río Santa Cruz (pp. 1–14). Puerto Madryn, Chubut.

Riva-Rossi, C. M., Liberoff, A. L., Quiroga, P., Tagliaferro, M., Pascual, M., 2009b. Campañas de Investigación Septiembre 2009 y Noviembre 2009 Río Santa Cruz (p. 17). Puerto Madryn, Chubut.

Rivera, A., Casassa, G., Bamber, J., Kaab, A., Thomas, R., Rignot, E., 2005. Ice elevation changes in the southern Patagonia Ice Field, using Aster DEMS, aerial photographs, laser altimeter and GPS data. *J. Glaciol.* 51(172), 105-112.

Robinson, C.T., Aebischer, S., Uehlinger, U., 2004. Immediate and habitat-specific responses of macroinvertebrates to sequential, experimental flood. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 23, 853-867.

Roots, E.F., 1989. Climatic change: high latitude regions. *Climatic change* 15, 223-253.

Rounick, J.S., Hicks, B.J., 1985. The stable carbon isotope ratios of fish and their invertebrate prey in four New Zealand rivers. *Freshwater Biol.* 15, 207-214.

Rounick, J.S., Winterbourn, M.J., 1986. Stable carbon isotopes and carbon flow in ecosystems. *BioScience* 36, 171-177.

Salas Contreras, M., 2007. Proyecto hidroeléctrico Aysén: “Línea base de flora y fauna acuática en los ríos Baker y Pascua”. Resumen Ejecutivo. CEA – HidroAysén.

San Martín, C., Pérez, Y., Montenegro, D., Alvarez, M., 2011. Diversidad, hábito y hábitat de macrófitos acuáticos en la Patagonia occidental (Región de Aysén, Chile). *Anales Instituto Patagonia* 39(1), 23-41.

Schmid-Araya, J.M., Schmid, P.E., Robertson, A., Winterbottom, J., Gjerløv, C., Hildrew, A.G., 2002. Connectance in stream food webs. *J. Anim. Ecol.* 71, 1056-1062.

Schöener, T.W., 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51, 408-418.

Shaver, M.L., Shannon, J.P., Wilson, K.O., Benenati, P.L., Blinn, D.W., 1997. Effects of suspended sediments and desiccation on the benthic tailwater community in the Colorado River USA. *Hydrobiologia* 357, 63-72.

Simon, K.S., Townsend, C.R., 2003. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biol.* 48(6), 982-994.

Skvarca, P., 2002. Importancia de los glaciares del Hielo Patagónico Sur para el desarrollo regional. XV Congreso Geológico Argentino (El Calafate), Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz - M.J. Haller [Ed.], Relatorio, V-1:1-14.

Smith, H., Wood, P.J., Gunn, J., 2003. The influence of habitat structure and flow permanence on invertebrate communities in karst spring systems. *Hydrobiologia* 510(1-3), 53-66.

SOP, 2013. Secretaría de Obras Públicas de la Nación.
http://www.obraspublicas.gov.ar/prensa_noticias.php?anio=2012&id=1808

Sparks, R.E., 1995. Need for ecosystem management of large rivers and their floodplains. *BioScience* 45, 168-182.

SRH, 2013. Subsecretaría de Recursos Hídricos de la Nación.
<http://www.hidricosargentina.gov.ar/>

Stanford, J.A., Ward, J.V., 2001. Revisiting the serial discontinuity concept. *Regul. Rivers: Res. Mgmt.*, 17: 303-310.

Steffan A.W., 1971. Chironomid (Diptera) biocoenoses in Scandinavian glacier brooks. *Canadian Entomologist* 103, 477-486.

Stevens, L.E., Shannon, J.P., Blinn, D.W., 1997. Colorado river benthic ecology in Grand Canyon Arizona, USA: dam, tributary and geomorphological influences. *Regul. River* 13, 129-149.

Tagliaferro, M.B., Miserendino, M.L., Liberoff, A.L., Quiroga, P., Pascual, M.A., 2013. Dams in the last large free-flowing rivers of Patagonia, the Santa Cruz River, environmental features, and macroinvertebrate community. *Limnologica*. 43, 500-509.

Ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 1999. CANOCO for Windows (version 4.02). A FORTRAN program for canonical community ordination – Centre for biometry Wageningen. Wageningen. The Netherlands.

Tilman, D., 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, NJ.

TNC, 2013. The Nature Conservancy. San Juan Watershed: Assessment and strategies for species of greatest conservation need and key habitats.
http://www.wildlife.state.nm.us/conservation/comp_wildlife_cons_strategy/documents/c_h5_san_juan.pdf

Townsend, C.R, Hildrew, A.G., 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biol.* 31, 265-275.

- Townsend, C.R., 2003. Individual, population, community, and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand streams. *Conserv. Biol.* 17(1), 38-47.
- Townsend, C.R., Hildrew, A.G., Schofield, K., 1987. Persistence of stream invertebrate communities in relation to environmental variability. *Animal Ecol.* 56, 597-613.
- Tulian, E.A., 1908. Acclimatization of American fishes in Argentina. *Bull. U.S. Bur. Fish.* 18(2), 957-965.
- UCD-SAF, 2013. <http://stableisotopefacility.ucdavis.edu/>
- Vallania, A., Corigliano, M.C., 2007. The effect of regulation caused by a dam on the distribution of the functional feeding groups of the benthos in the sub basin of the Grande river (San Luis, Argentina). *Environ. Monit. Assess.* 124, 201-209.
- Vander Zanden, M.J., Cabana, G., Rasmussen, J.B., 1997. Comparing trophic position of freshwater litoral fish species using Stable nitrogen isotopes ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 1142-1158.
- Vander Zanden, M.J., Shuter, B.J., Lester, N., Rasmussen, J.B., 1999. Patterns of food chain length in lakes: a stable isotope study. *Am. Nat.* 154, 406-416.
- Vander Zanden, M.J., Rasmussen, J.B., 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnol. Oceanogr.* 46, 2061-2066.
- Vander Zanden, M.J., Chandra, S., Allen, B.C., Reuter, J.E., Goldman, C.R., 2003. Historical food web structure and the restoration of native aquatic communities in the Lake Tahoe (California-Nevada) basin. *Ecosystems* 6, 274-288.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., Cushing, C.E., 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37, 130-137.
- Villalobos, L., 2006. Estado del conocimiento de los crustáceos zooplanctónicos dulceacuícolas de Chile. *Gayana Zoología* 70(1), 31-39.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmánek, M., Westerbrooks, R., 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand journal of Ecology* 21(1), 1-16.
- Wais, I., 1987. Macrozoobenthos of Negro River Basin, Argentina, Patagonia. *Stud. Neotrop. Fauna E.* 22, 73-91.
- Wais, I., 1990. A checklist of the benthic macroinvertebrates of the Negro River Basin, their functional feeding groups. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3, 829-845.
- Wallace, R.K. Jr., 1981. An assessment of diet-overlap indexes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 110, 72-76.
- Ward, J., Stanford, J., 1982. Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Ann. Rev. Entomol.* 27, 97-117.
- Ward, J.V., Stanford, J.A., [Eds.], 1979. *The ecology of regulated streams*. Plenum, New York.

- Ward, J.V., Stanford, J.A., 1983a. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In *Dynamic of Lotic Ecosystems*, Fontaine TD, Bartell SM [Eds.]. Ann Arbor Science: Ann Arbor, MI; 347-356.
- Ward, J.V., Stanford, J.A., 1983b. The intermediate-disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. En: Bartell, S. y Fontaine, T. [Eds.], *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Science, Ann Arbor, MI.
- Ward, J.V., Tockner, K., 2001. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biol.* 46, 807-819.
- Warwick, R.M., Clarke, K.R., 1993. Increased variability as a symptom of stress in marine communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 172, 215–26.
- Welcomme, R.L., 1988. International introductions of inland aquatic species. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Fisheries Technical Paper 294, 1-318. Rome, Italy.
- Welcomme, R.L., 1995. Relationships between fisheries and the integrity of river systems. *Regul. River.* 11, 121-136.
- West, J.B., Bowen, G.J., Dawson, T.E., Tu, K.P.[Eds.], 2010. *Isoscapes. Understanding movement, pattern, and process on Earth through isotope mapping*. Springer, New York.
- Wittaker, R.J., Willis, K.J., Field, R., 2001. Scale and species richness: towards a general hierarchical theory of species diversity. *J. Biogeogr.* 28, 453-470.
- Wolf, N., Carleton, S.A., Matinez del Río, C., 2009. Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Funct. Ecol.* 23, 17-26.
- Wolf, N., Newsome, S.D., Fogel, M.L., Martinez del Río, C., 2012. An experimental exploration of the incorporation of hydrogen isotopes from dietary sources into avian tissues. *J. Exp. Biol.* 215, 1915-1922.
- Wolman, M.G., 1954. A Method of Sampling Coarse River-Bed Material. *EOS T. Am. Geophys. Un.* 35(6), 951–956.
- Wood, S.N., 2004. Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. *J. Amer. Statist. Ass.* 99, 673-686.
- Woodford, D.J., Impson, N.D., 2004. A preliminary assessment of the impact of alien rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on indigenous fishes of the upper Berg River, Western Cape Province, South Africa. *Afr. J. Aqua. Sci.* 29(1), 107–111.
- Young, K.A., Dunham, J.B., Stephenson, J.F., Terreau, A., Thailly, A.F., Gajardo, G., García de leaniz, C., 2010. A trial of two trouts: comparing the impacts of rainbow and brown trout on a native galaxiid. *Anim. Conserv.* 13, 399-410.
- Zar, J.H., 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, New Jersey, 736 pp.
- Zuur, A., Iono, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York.