



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ecología, Fisiología y Evolución

Estructura y función de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de ríos de la provincia de Tierra del Fuego

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

Autor: Lic. Amanda Paola Villatarco Vazquez

Director de tesis: Dr. Daniel Alfredo Fernández
Dr. Ricardo Javier Albariño
Consejero de Estudios: Dr. Javier López de Casenave

Lugar de trabajo: Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET) - Ushuaia, Tierra del Fuego.

Buenos Aires, 2017

Estructura y función de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de ríos de la Provincia de Tierra del Fuego

Resumen

Los macroinvertebrados bentónicos cumplen importantes roles ecológicos en los sistemas fluviales, sin embargo se encuentran pobremente estudiados en los ríos de Tierra del Fuego. Esta tesis analiza la variación espacial y temporal de diferentes atributos ecológicos de la comunidad de macroinvertebrados procurando dilucidar la existencia de patrones de distribución a escala de segmento del río, río y ecorregión. Se eligieron sistemas fluviales pertenecientes a las cuatro ecorregiones de Tierra del Fuego (Estepa, Transición, Cordillera y Turbales) y en cada uno de ellos se establecieron tres segmentos o tramos de estudio ubicados en la cabecera (alto), en la parte media (medio) y cercano a la desembocadura (bajo). Se muestreó en las cuatro estaciones del año.

Las características taxonómicas de las comunidades en los tramos altos los distinguieron de los tramos medios y bajos. Por otra parte, la composición funcional no mostró un patrón de variación claro en los ríos de Cordillera, mientras que en los ríos de Transición se observó un aumento de los raspadores aguas abajo. Diferentes ríos mostraron comunidades con cierto grado de similitud independientemente de la ecorregión, sugiriendo que las diferencias ambientales entre las ecorregiones no se reflejan necesariamente en las características de las comunidades de invertebrados fluviales. Las metacomunidades de invertebrados analizadas en diferentes escalas fueron estructuradas mayormente por el ordenamiento de especies. Esto sugiere la prevalencia de las condiciones ambientales como filtro de las especies que conforman la comunidad. En los ríos de Transición y Cordillera se observó variación estacional en la composición taxonómica y funcional de las comunidades. El único grupo funcional que no mostró variaciones estacionales fue el de los predadores.

Algunas variables ambientales (la conductividad, color del agua, la materia orgánica particulada fina y la concentración de clorofila *a*) fueron importantes “descriptoras” de la estructura comunitaria. Por otra parte, la biomasa y la abundancia de peces introducidos tuvieron poca contribución, sugiriendo un mayor control “desde abajo” de la abundancia y biomasa totales de las comunidades estudiadas.

Palabras Clave: Macroinvertebrados bentónicos, sistemas fluviales, Tierra del Fuego.

*Structure and function of the benthic macroinvertebrate community in
fluvial systems of Tierra del Fuego*

Abstract

Benthic macroinvertebrates play key ecological roles in fluvial systems, yet they remain poorly studied in rivers of Tierra del Fuego. This thesis analyzes the spatial and temporal variation of different ecological attributes of the macroinvertebrate community attempting to elucidate the existence of patterns at reach, basin and ecoregion scale. Fluvial systems belonging to the four ecoregions of Tierra del Fuego (Steppe, Transition, Mountain Range and Peat Bogs) were chosen. Within each fluvial system we established three reaches: upper, middle and lower reaches, and sampled two sites on each with a seasonal frequency.

The taxonomic attributes of communities in the upper reaches were different from those in the middle and lower sections. Trophic structure based on FFGs showed no longitudinal pattern within Mountain Range rivers, while in Transition rivers scrapers increased toward lower reaches. The studied rivers showed communities with some degree of similarity regardless of the ecoregions they belong to, indicating that the environmental differences among ecoregions are less evident on the invertebrate communities. The metacommunities analyzed at different scales were mostly structured by species sorting. This suggest the environmental conditions prevail as filtering mechanism for the species. Rivers from Transition and Mountain Range ecoregions showed seasonal differences in their taxonomic and functional composition. Predators were the only FFG with no seasonal variation.

In multivariate analyses, conductivity, water color, fine particulate organic matter and chlorophyll *a* concentration in periphyton significantly explained community structure. However, fish abundance and biomass had less contribution, suggesting bottom-up control of total community abundance and biomass.

Key words: Benthic macroinvertebrates, fluvial systems, Tierra del Fuego

Agradecimientos

Ha sido un largo camino para llegar hasta aquí, un camino que no hubiera podido recorrer sola.

Voy a comenzar por agradecer a todos los integrantes del LEFE (incluyendo a Claudia y a Mariela, que ya no forman parte del equipo y a Mayra que fue pasante del laboratorio). Ellos me han ayudado de todas las formas posibles y me han probado que no solamente son grandes profesionales, sino que también son excelentes personas. No queda más que decir que gracias por todo, incluyendo todos los mates (los ricos y los feos), todas las risas, todas las picadas y todos los momentos que compartimos.

Durante estos años recibí ayuda de muchas otras personas ajenas a mi grupo de trabajo. Quisiera agradecer a la Dirección de Recursos Hídricos de la Provincia de Tierra del Fuego, en particular a José Pacho y a Sergio Camargo quienes en el campo me ayudaron en la selección de los sitios y me acompañaron en algunos muestreos. También quisiera agradecer que me facilitaran el flujómetro e información sobre los ríos. A Santiago Favoretti que me proporcionó mapas. A Rodrigo Iturraspe (Dirección de Recursos Hídricos) y Mariana Liberman (UNTdF) quienes me ayudaron con la delimitación de cuencas hidrográficas.

En numerosas oportunidades he recibido ayuda de otros integrantes de CADIC. Debo agradecer a Julio Escobar, quien me mostró caminos alternativos y me indicó el límite de las cuencas en imágenes (cuando aún buscaba los sitios de muestreo). Además, él me asesoró numerosas veces en relación con la presencia y el impacto de Castores. También quisiera agradecer a Alicia Moretto, Natasha Schvezov, a Romina Mansilla y Clara Iachetti, todas ellas en algún momento me instruyeron en el uso de algún equipo en particular. Finalmente extendiendo estos agradecimientos al personal en general de CADIC, espero que la institución siga creciendo.

Particularmente quisiera agradecer a María Laura Flotron y a Alejandra Iannone, ellas también me asistieron en el campo en calidad de pasantes del laboratorio.

Gracias por el buen humor, el compañerismo y por todos los buenos recuerdos. No podría haber hecho todo lo que tenía que hacer en esos primeros meses de muestreo si no hubiera contado con ustedes. También fueron pasantes del laboratorio Ivana Robledo, Maximiliano Rubel y Víctor Visñuc (estudiantes de Ingeniería Pesquera), quienes colaboraron durante varios meses con el procesamiento de las muestras. Espero que les haya servido esta experiencia tanto como a mí.

Al laboratorio de Fotobiología del INIBIOMA en Bariloche. No solamente me hicieron un espacio para que pudiera trabajar allá, sino que también me ayudaron y aconsejaron. Gracias por haberme hecho sentir tan cómoda durante los meses que pasé con ustedes, me quedo con los mejores recuerdos de esa época. Además quisiera agradecer a Verónica Flores (INBIOMA) por la identificación de moluscos.

Gracias a mis compañeros de casa, esto incluye a todos los Comarqueños (también a los cuasicomarqueños) y a mis compañeros de Bariloche. Gracias por hacer amenos todos los largos días de trabajo.

A mis directores de tesis, Daniel y Ricardo: siento que he crecido mucho aprendiendo de ustedes, muchas gracias por ello. No solo debo agradecerles desde lo académico, también debo agradecerles desde lo personal: si estoy escribiendo estos agradecimientos ahora es porque no me han dejado bajar los brazos en ningún momento.

Para terminar, quiero agradecer a mi familia y a mis amigos (a los nuevos y a los de siempre). Espero que sepan cuanto los quiero y aprecio. Les debo demasiadas cosas, demasiadas para ser nombradas en una tesis. Estoy en deuda con cada uno de ustedes.

*A la vida....
que me ha dado tanto.*

Tabla de contenido

Resumen	2
Abstract	3
Agradecimientos	4
Tabla de contenido	7
Capítulo 1: Introducción General	9
1.1. Los sistemas fluviales	10
1.2. Los macroinvertebrados.....	14
1.3. Contexto Geográfico.....	17
1.4. Fundamentos del estudio	18
1.5. Objetivos.....	20
Capítulo 2: Materiales y Métodos Generales	22
2.1. Área de estudio	23
2.2. Diseño de muestreo.....	40
2.3. Variables abióticas	42
2.4. Variables ambientales	46
2.5. Macroinvertebrados	51
Capítulo 3: Diversidad comunitaria ecorregional de los invertebrados bentónicos en ecosistemas fluviales	54
3.1. Introducción	55
3.2. Materiales y Métodos.....	60
3.3. Análisis	62
3.4. Resultados	69
3.5. Discusión	84
Capítulo 4. Estructura fluvial longitudinal y comparación de los ríos de Transición y Cordillera	96
4.1. Introducción	97
4.2. Materiales y Métodos.....	101
4.3. Análisis de datos	103
4.4. Resultados	109
4.5. Discusión	133
Capítulo 5: Variación temporal en la comunidad de macroinvertebrados	

.....	149
5.1. Introducción	150
5.2. Materiales y Métodos.....	153
5.3. Análisis de datos	154
5.4. Resultados	156
5.5. Discusión	165
Capítulo 6: Comunidad de peces y su efecto sobre los macroinvertebrados	174
6.1. Introducción	175
6.2. Materiales y Métodos.....	177
6.3. Análisis de datos	178
6.4. Resultados	180
6.5. Discusión	182
Conclusiones generales	188
Bibliografía.....	192
Anexo 1	217
Anexo 2	220
Anexo 3	223

Capítulo 1: Introducción General

1.1. Los sistemas fluviales

Los ríos representan una pequeña fracción del agua de la tierra (0,0001%) y, no obstante el pequeño porcentaje, son fuente de una gran diversidad de bienes y servicios incluyendo a la variedad de ambientes y la biota que sostienen, proveen (directa o indirectamente) de agua potable y alimentos al ser humano y son usados para la producción de energía eléctrica. Desde una perspectiva ecológica, cumplen el importante rol de conectar la atmósfera, el ambiente terrestre y los océanos (Allan y Castillo 2007). Es necesario resaltar que no sólo funcionan como vías de transporte de agua sino que reciben, reciclan y mineralizan materia orgánica transportando sedimentos y nutrientes aguas abajo (Vannote et al. 1980; Gomi et al. 2002; Mulholland et al. 2008) y en última instancia, determinan la producción marina costera (Dodds et al. 2015).

Los ríos son sistemas dinámicos en los que se producen interacciones de cuatro tipos básicos: longitudinales, laterales, verticales y temporales (Vannote et al. 1980; Stanford y Ward 1993; Hauer y Lamberti 2006; Allan y Castillo 2007). La conexión longitudinal es la que se da mayormente de manera unidireccional desde aguas arriba hasta su desembocadura. El río y sus márgenes, por ejemplo la planicie aluvial, se conectan en lo que se denomina la dimensión lateral. La interacción entre el agua superficial y el agua subterránea representa la dimensión vertical. Estas interacciones se producen a través de los movimientos del agua, de los materiales sólidos y en suspensión que transporta y de los de la biota (Hauer y Lamberti 2006). Finalmente, estos procesos varían en la dimensión temporal en la escala de horas a siglos.

Claramente el hombre y sus actividades no son ajenos al funcionamiento y estructura de los sistemas fluviales: la necesidad de explotar bienes y servicios de la naturaleza genera fuertes impactos sobre las cuencas y sus redes de drenaje. En este sentido, el aprovechamiento de ciertos bienes y servicios se contrapone afectando

negativamente a otros componentes de los sistemas (Jackson et al. 2005; Auerbach et al. 2014; Andersson et al. 2016).

Existen diversos componentes que afectan al funcionamiento de los ríos, fuera del sistema fluvial propiamente dicho. Factores como el clima, la topografía, la geología y el tipo de vegetación son variables que condicionan a los ríos, por lo que estos y las unidades de paisaje que drenan forman una jerarquía dendrítica y anidada (Frissell et al. 1986; Wiens 2002; Allan y Castillo 2007; Dodds et al. 2015). Como en todo sistema jerárquico, esta perspectiva en los sistemas fluviales enfatiza el hecho de que los procesos actuantes en los niveles altos de la jerarquía controlan los niveles bajos (Frissell et al. 1986; Allan y Castillo 2007; Sponseller et al. 2013).

La estructura de los ríos puede ser descripta estableciendo el orden de los mismos (Strahler 1957). Los arroyos más pequeños (permanentes o temporarios) son conocidos como arroyos de primer orden. La unión de dos arroyos de primer orden forma uno de segundo orden. Siguiendo esta lógica, la unión de dos arroyos de un orden determinado forma otro de un orden mayor. El orden de un arroyo es una medida aproximada de su tamaño en términos de ancho, superficie drenada y volumen de agua transportado. Considerando que la mayor longitud y superficie acumulada de las cuencas se encuentra en los arroyos pequeños, es en los arroyos de orden bajo donde se lleva a cabo la mayor interacción entre los sistemas fluviales y el ambiente terrestre (Allan y Castillo 2007).

1.1.1. Diferentes conceptualizaciones de los sistemas fluviales

Desde el punto de vista ecológico, el funcionamiento de los ríos ha sido sintetizado numerosas veces (Vannote et al. 1980; Ward y Stanford 1983; Pringle et al. 1988; Stanford y Ward 2001; Poole 2002; Ellis y Jones 2013; Dodds et al. 2015; entre otros). Sin embargo, no debe entenderse que estos puntos de vista son incompletos o

incompatibles, sino que el uso conjunto de estas hipótesis y conceptualizaciones mejora nuestro conocimiento de los sistemas fluviales (Pringle et al. 1988).

Uno de los modelos aún vigentes fue propuesto en 1980 por Vannote *et al.* (1980): “The River Continuum Concept” (el Concepto del Río Continuo). Para estos autores en los sistemas fluviales existe un cambio gradual y predecible de las variables físicas desde las cabeceras hasta las desembocaduras y este gradiente se relaciona fuertemente con una interacción cambiante con las riberas (Vannote et al. 1980). Adicionalmente, propusieron que dicho cambio en las variables determina la estructura funcional del ecosistema (ej. cociente entre producción primaria autóctona y respiración) y también la estructura de su biota (ej. grupos funcionales de alimentación) a lo largo del eje longitudinal. El modelo expresa una generalización a escala de cuenca para los sistemas fluviales de zonas boscosas templadas, aunque existen evidencias de regiones templadas que se apartan de la propuesta (ej. Nueva Zelanda donde ciertos organismos acuáticos se encuentran pobremente representados, Winterbourn et al. 1981). Contrariamente a este concepto, centrado en el cauce principal y con una visión unidireccional, otras propuestas consideran la estructura de la red de drenaje como un factor importante en la dinámica fluvial (Benda et al. 2004; Benstead y Leigh 2012; Grönroos et al. 2013; Mineau et al. 2015).

Alternativamente otros autores, basándose en los grandes sistemas fluviales tropicales, propusieron el Concepto del Pulso de Inundación, poniendo énfasis en la relevancia de las inundaciones estacionales que ocurren en la cuenca baja de grandes ríos (Junk y Wantzen 2004; Thorp et al. 2006). Nuevamente se remarca la importante vinculación lateral con el ecosistema terrestre circundante pero puntualizando la estacionalidad de las crecidas y el intercambio lateral (u horizontal) de agua, sustancias químicas, sedimentos, biota y materia orgánica. Otros investigadores, vinculando la

Teoría de Dinámica de Parches y la Hipótesis del Disturbio Intermedio, se enfocaron en explicar cómo la heterogeneidad espacial del lecho de los ríos y arroyos determina un mosaico de variados hábitats con consecuentes cambios en su biota (Forman 1983; Pringle et al. 1988; Townsend 1989). En esta teoría se ve a los ríos como un mosaico de parches cuyas características particulares afectan a los procesos que ocurren en el río (Pringle et al. 1988; Ward et al. 2002).

Otra propuesta de gran relevancia es conocida como el Concepto de las Discontinuidades Seriadas (Ward y Stanford 1983). Este concepto analiza como diferentes parámetros se desvían de las predicciones del concepto del Río Continuo debido a algún tipo de manejo en los sistemas fluviales (presencia de represas y embalses) (Ward y Stanford 1983; Stanford y Ward 2001; Ellis y Jones 2013) o debido a interrupciones naturales del continuo fluvial al unir ecosistemas lénticos (lagos y lagunas) (Stanford y Ward 2001). Cabe destacar que, en este concepto, los cambios (grado y alcance) en los parámetros dependen del tamaño y la posición del ambiente léntico a lo largo del continuo (Stanford y Ward 2001).

El Espiral de Nutrientes describe la dinámica de los nutrientes en los ecosistemas fluviales. El concepto vincula la tasa de transporte de una sustancia disuelta con la tasa de transformación mediada por factores abióticos y biológicos mayormente asociada a la actividad de microorganismos bentónicos. Las tasas de fijación, transformación y transporte de una sustancia pueden ser visualizadas como un espiral más o menos compacto dependiendo de la velocidad de esos procesos (Newbold et al. 1981).

En la conceptualización propuesta por Frissell *et al.* (1986), los sistemas fluviales son analizados a partir de una clasificación jerárquica, priorizando la influencia de los factores actuantes a escalas mayores sobre escalas menores. Este tipo de análisis permite simplificar la complejidad de los sistemas fluviales ya que la desglosa en un número

reducido de niveles jerárquicos, cada uno con un conjunto pequeño de variables importantes a ser consideradas.

Recientemente, el concepto del Gradiente del Bioma Fluvial (“Stream Biome Gradient Concept”) fue propuesto como un modelo integrador de otros conceptos y analiza los sistemas fluviales fundamentalmente a macroescala (Dodds et al. 2015). El énfasis en este concepto está puesto en el clima, el cual a través de la temperatura y las precipitaciones ejerce control directo sobre el paisaje e indirectamente sobre la estructura y funcionamiento de los sistemas fluviales.

1.2. Los macroinvertebrados

Los macroinvertebrados son, por convención, los organismos retenidos en el tamiz de 500 μm , aunque los estadios tempranos de estos organismos comúnmente atraviesan este tamiz (Hauer y Lamberti 2006). En términos generales, muestran una alta diversidad taxonómica, mecanismos de dispersión, riqueza de especies y endemismos (Lancaster y Downes 2013). Generalmente los ríos y arroyos se caracterizan por una dominancia de especies de macroinvertebrados acuáticos pertenecientes a la clase Insecta (en general constituyen el 70 a 90% de esta comunidad) (Cushing y Allan 2001; Allan y Castillo 2007). Además, estas especies son principalmente de hábito bentónico (Hauer y Lamberti 2006), es decir que se encuentran asociadas al fondo (rocas, arena, detrito, macrófitas, etc.; Hauer y Lamberti 2006).

Gran parte de los fenómenos que se producen en los sistemas fluviales, como el reciclado y mineralización de la materia orgánica muerta, o el transporte de sedimentos y nutrientes (Vannote et al. 1980; Gomi et al. 2002), están asociados con la biota acuática, cuyos organismos participan de, y son afectados por, esos procesos ecológicos. Como ya se ha mencionado, los invertebrados bentónicos representan un componente clave de los ecosistemas fluviales aportando una importante diversidad de especies, densidad y

biomasa (Resh y Rosenberg 1984; Allan y Castillo 2007). Un papel ecológico fundamental de esta comunidad es actuar como nexo entre la base de la trama trófica, productores primarios y detrito orgánico, y los niveles superiores mayormente representados por peces depredadores, otros vertebrados acuáticos y también por depredadores ribereños (Wipfli y Gregovich 2002; Baxter et al. 2005; Richardson y Danehy 2007). Por estos motivos, la preservación del funcionamiento de los sistemas fluviales depende de la conservación de este grupo de organismos. En este contexto, el estudio de las comunidades a nivel regional (i.e. de la metacomunidad de macroinvertebrados) es necesario para desarrollar planes de conservación adecuados.

Los macroinvertebrados son organismos sensibles a la polución (Rosenberg y Resh 1993) y a la modificación del hábitat (Allan y Castillo 2007; Simanonok et al. 2011; Miserendino et al. 2011). Debido a su alta diversidad y a su sensibilidad a diferentes variables ambientales son valiosos como indicadores biológicos (i.e. organismos ampliamente dispersos, de gran riqueza taxonómica, naturaleza sedentaria, ciclos de vida largo, muestreo de bajo costo y además factibles para experimentación; Bonada et al. 2006).

1.2.1. Grupos Funcionales Alimentarios

La base energética de los ecosistemas fluviales tiene esencialmente dos orígenes: i) la materia alóctona producida predominantemente en el ecosistema terrestre circundante y que ingresa como detrito y ii) la producción primaria autóctona que es mayormente dominada por organismos adheridos a los sustratos del fondo o eventualmente se desarrolla en la columna de agua en sistemas fluviales con escasa pendiente (Minshall 1978; Vannote et al. 1980). Las categorías básicas de alimento para macroinvertebrados en ecosistemas fluviales pueden agruparse según el tamaño y el origen en:

1. Materia orgánica particulada gruesa (MOPG, ≥ 1 mm), incluye detrito en forma de hojas, ramas y corteza, y macrófitas senescentes;
2. Materia orgánica particulada fina (MOPF, <1 mm), compuesta por detrito fino producido por fragmentación física o biológica a partir de MOPG;
3. Perifiton, predominantemente algas microscópicas desarrollando biofilms asociados a rocas, madera o superficies de plantas;
4. Presas, invertebrados de pequeño tamaño o estadios tempranos de especies más grandes.

Cabe destacar que la MOP incluye hongos y bacterias (principalmente) que utilizan el detrito como sustrato para establecerse y que cumplen el rol de “acondicionar” el mismo aumentando su calidad y palatabilidad (Albariño et al. 2008). De igual manera, el perifiton se compone principalmente de algas, las cuales se encuentran en una matriz mucilaginosa y amorfa de polisacáridos junto con bacterias, protozoarios y hongos (Hauer y Lamberti 2006).

Las fuentes energéticas anteriormente mencionadas constituyen las distintas opciones de alimento de los macroinvertebrados, los cuales explotan de manera preferente una de estas categorías obteniéndola mediante diversas estrategias. La categorización de los invertebrados acuáticos en Grupos Funcionales de Alimentación, GFA (Cummins 1973) es una metodología vigente ampliamente extendida (Heino 2005; Wantzen y Wagner 2006; Simanonok et al. 2011; Brand y Miserendino 2012; Ramírez y Gutiérrez-Fonseca 2014; Cummins 2016). Esta clasificación está basada en la fuente de alimentación y el mecanismo de adquisición del alimento mayormente determinado por el tipo de piezas bucales o sistema buco faríngeo de una determinada especie (Cummins 1973; Hauer y Lamberti 2006; Lancaster y Downes 2013). Las categorías de GFA más comúnmente empleadas se listan a continuación:

1. Los fragmentadores se alimentan de MOPG, especialmente de hojarasca proveniente de la vegetación ribereña que es consumida cortando y consecuentemente fragmentando el material;
2. Los colectores se especializan en consumir MOPF y se subclasifican en colectores recolectores (colectores en el resto de la tesis) y los colectores filtradores (filtradores en el resto de la tesis). Los colectores consumen MOPF depositada en el fondo o bentónica (MOPFB), mientras que los filtradores consumen MOPF en suspensión (MOPFS) mediante adaptaciones que le permiten filtrar el agua (ej. piezas bucales modificadas o redes tejidas).
3. Los raspadores consumen la biomasa de productores primarios asociados al biofilm raspando la superficie de diferentes sustratos y particularmente de las rocas del lecho fluvial.
4. Los predadores se alimentan, principalmente, de otros invertebrados mediante dos mecanismos: ingieren presas completas (la mayoría de los grupos) o succionan fluidos (principalmente los hemípteros).

Los mecanismos con los cuales se realiza la manipulación e ingestión de alimento (morfología de las piezas bucales, morfología de otras piezas involucradas en la alimentación, etc.) han sido modelados evolutivamente. Esta correspondencia entre alimento y su mecanismo de adquisición hace que se produzcan pocos cambios (estacionales o asociados al estadio en el ciclo de vida) respecto al tipo de recurso trófico que es explotado (Hauer y Lamberti 2006).

1.3. Contexto Geográfico

El archipiélago fueguino se ubica en el sector más austral del hemisferio sur y se compone de numerosas islas e islotes de los cuales la isla Grande de Tierra del Fuego es la mayor. Desde el punto de vista político, aproximadamente la mitad de la superficie de la isla

pertenece a Argentina y conforma la provincia de Tierra del Fuego. Se trata de una de las áreas habitadas permanentemente por el hombre en la latitud más extrema del hemisferio Sur.

La isla Grande de Tierra del Fuego posee un clima y una geomorfología que permite el desarrollo dos regiones fitogeográficas muy contrastantes: el bosque andino patagónico y la estepa patagónica (Cabrera 1971). Estas regiones son también encontradas en la Patagonia continental y ocurren debido a un efecto orográfico en las precipitaciones. El bosque andino patagónico constituye una de las últimas reservas de bosque templado a nivel mundial con poca alteración antrópica (Résico y Burghi 2003). En la Argentina, se extiende de norte a sur desde Mendoza a Tierra del Fuego en una franja angosta (hasta 75 km de ancho). La estepa patagónica es una región de la Argentina que se extiende desde el centro de Mendoza hacia el sur, ensanchándose paulatinamente hasta llegar a cubrir casi toda la provincia de Santa Cruz. Una descripción más detallada de las regiones en el sector argentino de la isla identifica cuatro subdivisiones, establecidas teniendo en cuenta las particularidades de vegetación, de topografía y de clima, denominadas: Estepa, Transición (ecotono entre las regiones descriptas anteriormente), Cordillera y Turbales (Agüero et al. 2002).

1.4. Fundamentos del estudio

Los macroinvertebrados habitualmente presentes en la Patagonia incluyen artrópodos (insectos, crustáceos, ácaros), moluscos (bivalvos y caracoles), anélidos, nemátodos y turbelarios (gusanos planos) (Miserendino 2001; Miserendino y Pizzolon 2003; Tagliaferro y Pascual 2017). Los estudios de esta comunidad bentónica en la Patagonia continental han abordado diferentes aspectos descriptivos y/o experimentales enfocados, por ejemplo, en analizar patrones de distribución en relación con factores ambientales de los ríos y sus cuencas (Wais 1990; Miserendino y Brand 2007), en el rol que cumplen en

diferentes procesos ecológicos (Albariño y Balseiro 2002; Buria et al. 2010), en el impacto de especies invasoras sobre estos organismos (Buria et al. 2007; Albariño y Buria 2011), en el impacto de las últimas erupciones volcánicas (Miserendino et al. 2012; Brand y Miserendino 2014), en el efecto de usos de la tierra (Brand y Miserendino 2010; Miserendino et al. 2011) y el efecto de usos del sistema fluvial (Tagliaferro et al. 2013).

En Patagonia insular se han realizado estudios de estas comunidades pero, en comparación con Patagonia norte, han sido escasos y mayormente acotados a la porción chilena del archipiélago. Estas investigaciones se realizaron enfocadas en el efecto de la invasión de castores (*Castor canadensis*) sobre el funcionamiento ecológico de las comunidades (Anderson y Rosemond 2007; Anderson y Rosemond 2010) o bien sobre aspectos descriptivos de esta comunidad (Moorman et al. 2006). En la porción argentina de la Isla hay tres estudios recientes sobre macroinvertebrados que abordaron el impacto de las actividades humanas. Uno de ellos se centró en el efecto del castor canadiense sobre la comunidad de invertebrados acuáticos (Simanonok et al. 2011). Otro se enfocó en la introducción de salmónidos y el impacto sobre las características físicas y químicas del agua (O'Neal y Stanford 2011), incluyendo a los invertebrados debido a su importancia en la dieta de los salmónidos. Más recientemente, se analizó el efecto de la urbanización sobre los invertebrados bentónicos (Zagarola et al. 2017).

El bosque andino Patagónico en el archipiélago fueguino es considerado uno de los últimos ecosistemas prístinos del mundo (Mittermeier et al. 2003) a pesar de que recibe numerosos impactos que amenazan tanto su funcionamiento como la diversidad que sustenta. Particularmente los ríos y arroyos de la Isla reciben el impacto de numerosas especies introducidas voluntariamente o no, y que por sus características biológicas y ecológicas pueden considerarse especies invasoras (Coronato et al. 2003; Moorman et al. 2009; Fernández et al. 2010; Simanonok et al. 2011). Además, el territorio presenta

aprovechamientos forestales, fundamentalmente mediante la corta de protección, explotación de turba para combustible y fertilizante, cría de ganado extensivo (mayormente ovino desarrollado desde fines del siglo XIX) y ocasionalmente se producen incendios (con mayor riesgo durante verano). La población humana es relativamente baja y concentrada en tres urbanizaciones donde los impactos humanos sobre los ecosistemas fluviales son evidentes (Zagarola et al. 2017).

Dada la trascendencia socio-ecológica de los ecosistemas fluviales, considerando los importantes impactos que reciben estos sistemas sumado a la escasa información que aún tenemos al respecto en la isla Grande de Tierra del Fuego, esta tesis intenta conocer su relevancia ecológica en relación con la diversidad de factores ambientales presentes en la región y su diversidad biológica (con énfasis en la comunidad de macroinvertebrados), en relación con otros ecosistemas fluviales templados del mundo y de la Patagonia.

1.5. Objetivos

1.5.1. Objetivo general

Caracterizar a la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de sistemas fluviales de la isla Grande de Tierra del Fuego, comparando las variaciones en sus atributos comunitarios (estructurales y funcionales) en relación con factores ambientales abióticos y bióticos.

1.5.2. Objetivos específicos

Objetivo 1: Caracterizar los parámetros físicos, químicos y las características del ecosistema terrestre circundante (incluyendo el uso de la tierra) de ríos y segmentos dentro de ríos pertenecientes a las cuatro ecorregiones presentes en la isla Grande de Tierra del Fuego (Estepa, Transición, Cordillera y Turbales).

Objetivo 2: Caracterizar y comparar la estructura taxonómica de las comunidades de invertebrados bentónicos de ríos y de segmentos dentro de ríos pertenecientes a las distintas ecorregiones descritas para la isla Grande de Tierra del Fuego (Estepa, Transición, Cordillera y Turbales). Establecer la relación entre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos y las condiciones ambientales presentes en los diferentes sitios de estudio.

Objetivo 3: Caracterizar y comparar la estructura trófica funcional de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de diferentes ríos y segmentos dentro de ríos de la isla Grande de Tierra del Fuego.

Objetivo 4: Caracterizar la dinámica estacional en las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en ríos de las ecorregiones de Transición y Cordillerana.

Objetivo 5: Explorar la relación entre las comunidades bentónicas y los ensamblajes de peces existentes en cada río.

Objetivo 6: Estudiar la importancia de diferentes mecanismos en la estructuración de las metacomunidades de macroinvertebrados bentónicos de la provincia de Tierra del Fuego, con enfoque en los patrones de diversidad β a tres escalas espaciales: río, ecorregión y provincia.

Capítulo 2: Materiales y Métodos Generales

2.1. Área de estudio

2.1.1. Descripción general

La isla Grande de Tierra del Fuego se ubica en el extremo sur del continente Sudamericano entre los 52°5' y 55°03' S y los 65°05' y 72°04' O. El clima en la región es templado frío en el sur y templado oceánico en el norte con una media anual de 5°C (Tuhkanen 1992). Las precipitaciones están fuertemente condicionadas por la orografía que determina un marcado gradiente suroeste (600 mm anuales) a noreste (300 mm anuales) (Tuhkanen 1992). Durante el invierno se registran frecuentes e intensas nevadas, fundamentalmente en las zonas elevadas. Los vientos dominantes provienen del oeste y sudoeste, los cuales incrementan en velocidad de sur a norte (Rabassa et al. 2000; Coronato et al. 2003). La cantidad de horas diarias de luz varía considerablemente a lo largo del año, de 7 horas de luz en invierno a 17 horas en verano¹.

En la isla grande de Tierra del fuego se han producido varios eventos de glaciación, cuyos principales flujos fueron de oeste a este. Esa acción ha modelado marcadamente el relieve actual con valles glaciares, glacifluviales, morenas laterales y frontales, y otras geformas glaciarias. La isla Grande de Tierra del Fuego presenta la última estribación importante de la Cordillera de los Andes, caracterizada por el cordón montañoso de los Andes Fueguinos. Esta zona ha sido intensamente erosionada por glaciares del Cenozoico tardío, los cuales formaron valles profundos y montañas con una topografía muy acentuada (Rabassa et al. 2000).

Los ambientes dulceacuícolas típicos de la Isla incluyen numerosos arroyos, ríos, lagunas (incluyendo algunas de altura asociadas a circos glaciarios), lagos, mallines y turbales. En estos sistemas se puede encontrar aves, mamíferos y varias especies de peces. La fauna nativa de peces es muy reducida en comparación con otras zonas del país

¹ <http://www.hidro.gov.ar/observatorio/sol.asp> (visitado en agosto 2016).

(Cussac et al. 2009), pero semejante a la de Patagonia norte (Baigún y Ferriz 2003) y comprende cuatro especies de galáxidos: *Galaxias platei*, *G. maculatus*, *Aplocheilichthys zebra* y *A. taeniatus* (Cussac et al. 2004; Milano et al. 2006; Cussac et al. 2009).

Iturraspe y Urciolo (2000) han definido cuatro regiones hídricas en la isla Grande de Tierra del Fuego (Figura 2-1), que coinciden con las ecorregiones descriptas: las cuencas de Estepa en el norte, las de Transición en el centro, las de Cordillera en el sur y las de Turbales en el sudeste de la Isla. Cabe destacar que el sector chileno de la Isla cuenta con una quinta ecorregión que comprende la Cordillera Darwin (Figura 2-1). En dicha zona la mayor precipitación y altitud favorecen la permanencia de glaciares en importantes áreas, los cuales regulan el escurrimiento (Iturraspe y Urciolo 2000).

En la zona de Estepa las precipitaciones anuales varían entre 300 y 350 mm decreciendo hacia el norte. El relieve de esa zona está compuesto por lomadas y planicies (geoformas glaciarias). Domina la vegetación el coirón fueguino (*Festuca gracillima*), una gramínea característica del sur del continente americano y de la isla de Tierra del Fuego (desde los 49°30' S hasta los 55° S). Existen áreas donde alterna con arbustos como la mata negra (*Chilliostrichium diffusum*) y la murtila (*Empetrum rubrum*), también se pueden encontrar praderas de pastos cortos que alternan con los coironales (Oliva et al. 2001). En depresiones y fondos de valles pueden presentarse vegas o mallines (zonas de mucha humedad e inundables). Las cuencas de la estepa presentan ríos de vertiente Atlántica y de escaso caudal (el curso del río más grande de la Estepa, el río Chico, tiene un caudal medio anual de 2,9 m³/s y un área de drenaje de 1500 km²). Los reservorios de agua son limitados, no se encuentran glaciares y la cubierta de nieve estacional es escasa. La zona es económicamente importante para la industria petrolera y para la actividad ganadera. Cabe destacar que debido al límite político establecido entre Argentina y Chile, la mayoría de las cuencas de la ecorregión poseen las nacientes en el sector chileno de la

isla Grande de Tierra del Fuego.



Figura 2-1. Las cuencas hídricas de la isla grande de Tierra del Fuego definidas por sus características hidrológicas, climáticas y biogeográficas. El nombre actualmente aceptado para el lago Fagnano es lago Khami. Escala: 1:1.000.000. Fuente (visitado en diciembre 2015): http://recursoshidricos.tierradelfuego.gov.ar/?page_id=54.

En Transición las precipitaciones anuales fluctúan entre 370 mm en el norte y 500 mm en el sur. En contraste con la estepa el clima favorece el balance hídrico, siendo la evapotranspiración menor a las precipitación (Iturraspe y Urciolo 2000). El terreno es predominantemente ondulado y con terrazas glacifluviales. Se pueden encontrar bosques de ñire (*Nothofagus antarctica*) y lenga (*Nothofagus pumilio*) que se localizan típicamente en las zonas altas. Estos alternan con áreas de estepa húmeda de coirón fueguino (*Festuca gracillima*) y mallines o vegas de ciperáceas que en las zonas más deprimidas dan lugar a turbales (Oliva et al. 2001). Las cuencas de transición presentan ríos con baja pendiente y muy meandriformes, significativo desarrollo longitudinal y gran

dimensión de área de drenaje. Las crecidas se producen en la primavera temprana y el estiaje ocurre entre fines de febrero y abril. Sin embargo, debido al congelamiento del suelo en esas cuencas es común un segundo estiaje en junio-julio (Iturraspe y Urciolo 2000).

En la ecorregión de Cordillera precipitan 600 mm anuales en el canal Beagle, los que se incrementan hacia el norte por el efecto orográfico y alcanzan los 800 a 1000 mm anuales en el límite altitudinal de la vegetación. Por debajo de los 700 m s.n.m. y de acuerdo a la humedad de la zona se forman bosques de diferentes especies del género *Nothofagus*: *N. antarctica* (especie descidua) *N. betuloides* (especie perenne) y *N. pumilio* (especie descidua). En los valles también se pueden encontrar turbales cuya composición es dominada por el musgo *Sphagnum magellanicum* (Premoli et al. 2006). En los sectores altos (por sobre el límite del bosque) se desarrolla la vegetación “Alto Andina” (Cabrera 1971) caracterizada por pajonales (*Cortaderia pilosa*), vegas (*Deueixia*, *Deschampsia* y *Poa*) o estepas (*Poa obvallata*, *Festuca weberbaueri*, *F. monticola*), aunque también puede encontrarse suelo desnudo. Las cuencas poseen una red de drenaje muy densa con ríos de corto recorrido, pendientes fuertes y caudal moderado. El escurrimiento se regula en gran medida por el derretimiento estacional de la nieve acumulada y por los aportes glaciarios y lacustres. Las crecidas se extienden hasta diciembre debido a la persistencia de la nieve estacional (debido a mayores alturas, hay mayor precipitación en forma de nieve y menores temperaturas), con picos de caudal acoplados a las precipitaciones (Iturraspe y Urciolo 2000).

En la ecorregión de Turbales las precipitaciones rondan los 500 mm anuales y aumentan hacia el este. Predominan los turbales y bosques (siempre que haya buen drenaje), y otras comunidades vegetales adaptadas a ambientes húmedos. Los turbales son de *Astelia pumilia* y *Donatia fascicularis*, de *Sphagnum magellanicum* o de juncáceas

(*Marsippospermum grandiflorum* y *Rostkovia magellanica*). Los cursos de agua escurren por amplios valles y planicies. Las mayores crecidas se producen con frecuencia en primavera, asociadas al estado de saturación de la turba (por nieves) y al derretimiento en las cabeceras.

Los turbales son un importante reservorio de agua y a escala global constituyen más del 50 % de los humedales del mundo (Blanco y Balze 2004; Iturraspe 2010). En estos ambientes el drenaje es escaso, y las bajas temperaturas y el bajo contenido de oxígeno se determina una baja tasa de descomposición. En última instancia, esto le confiere otra de sus principales características: gran acumulación de materia orgánica. El proceso de descomposición de la materia orgánica en la turba produce ácidos húmicos, un grupo de moléculas orgánicas caracterizadas por tener un alto peso molecular y por formar complejos de ácidos. Los ácidos húmicos que se generan en la turba afectan fuertemente la coloración del agua y determinan un pH por debajo de 5.

Tabla 2-1. Porcentajes de tipos de cobertura en las cuatro ecorregiones de la provincia de Tierra del Fuego. Fuente: Henn et al. (2016).

Ecorregión	Bosque	Pastizal	Turbal	Alto andino	Cuerpos de agua
Estepa	1,6	89,8	0	0	8,6
Transición	50	42,7	3,4	3	0,9
Cordillera	52,9	6,1	8,7	23,5	8,8
Turbales	41,3	18,7	36,1	0,3	3,6

En la Tabla 2-1 se resumen los porcentajes de los principales tipos de cobertura en las cuatro ecorregiones de la provincia de Tierra del Fuego. Cabe destacar que se bien las ecorregiones de Transición, Cordillera y Turbales poseen porcentaje de cobertura de bosque semejante, se diferencian en los porcentajes de otros tipos de cobertura. En Transición si bien el bosque y los pastizales tienen porcentajes semejantes, la parte baja de los cursos de agua poseen una cobertura mayor de pastizal que en Cordillera. En Cordillera el pastizal alcanza casi el 25 % de la cobertura, y se encuentra en las altas

cumbres (vegetación Alto andina). En Turbales las coberturas de bosque y turbal son semejantes.

2.1.2. Impactos antrópicos

Existen tres asentamientos urbanos en la provincia que en conjunto suman 127.224 habitantes: Ushuaia en el sur (56.093 habitantes), Tolhuin en el centro (2.362 habitantes) y Río Grande en el norte (68.769 habitantes)². Algunos cursos de agua se ven afectados por los efluentes cloacales de estas ciudades y el impacto afecta especialmente a la cuenca baja debido a la posición de esos asentamientos en las cuencas (Diodato 2013; Zagarola et al. 2017). Además, los ríos cercanos a las ciudades son a menudo los más usados con fines de recreación y en ellos suele encontrarse áreas de acampe ocupando las riberas, a menudo con la vegetación alterada por dicho uso. Asimismo, la provincia Tierra del Fuego, y en particular la ciudad de Ushuaia, atrae a turistas de todas partes del mundo aumentando considerablemente el número de personas que utilizan estos ambientes. Tanto en invierno como en verano se practica senderismo (en invierno con raquetas de nieve o esquís de travesía) y en invierno se practica esquí alpino y de fondo, este último en los valles. Una pista de esquí de fondo (de las dos que hay en la provincia) se ubica en la cuenca del río Lasifashaj, al igual que la pista de esquí alpino más importante.

La actividad ganadera se practica principalmente en el norte y centro de la Isla, donde se cría ganado ovino y bovino. Esta actividad, al igual que en otras partes del mundo, puede producir degradación del suelo fundamentalmente por sobrepastoreo con consecuentes cambios en las comunidades de herbáceas (Collantes et al. 1999). La ganadería obstaculiza la regeneración natural de los bosques, favorece la alteración de las zonas ribereñas al cambiar la estructura de la vegetación, favorece la erosión del suelo

² Dirección General de Estadística y Censos, Gobierno de Tierra del Fuego, 2010 http://estadisticas.tierradelfuego.gov.ar/wp-content/uploads/2013/06/Informe_Final_Ley-766.pdf (visitado en diciembre 2015).

por pisoteo y puede aumentar la concentración de nutrientes en los cursos de agua.

Respecto a las actividades extractivas en la provincia, las más importantes son las de hidrocarburos (sobre todo en el norte) y de maderas (en el centro). La turba también se extrae en diferentes lugares, pero con baja intensidad. Cabe destacar que una de las explotaciones activas de turba se encuentra en la cuenca del río Olivia, uno de los ríos estudiados en la tesis.

Por último, y al igual que en el resto de la Patagonia, en los últimos 10 años se han registrado varios incendios forestales en la provincia. Los más recientes afectaron la zona del centro en 2008 y 2012. El primero de estos incendios abarcó más de 7.000 ha, entre bosques de lenga, arbustales y turbales (Montenegro et al. 2009), y el segundo afectó alrededor de 3.000 ha. Las estadísticas muestran que el 93% de los incendios en bosques nativos ocurren por causas humanas (Montenegro et al. 2009), en particular en la provincia de Tierra del Fuego donde las causas naturales (rayos o volcanes) son poco probables.

2.1.3. Especies introducidas

Es de amplia aceptación que el efecto de las especies invasoras puede manifestarse en múltiples niveles ecológicos: individual, poblacional, comunitario y ecosistémico (Mack y D'Antonio 1998). Los ecosistemas fueguinos se ubican en una zona climática extrema que dificulta el desarrollo de muchas especies, por lo que la introducción de especies puede tener grandes efectos ecológicos a escala regional (Lizarralde et al. 2004). Algunas de las especies introducidas en la Isla son el castor canadiense, la rata almizclera (*Ondatra zibethicus*), el visón (*Neovison vison*) y cuatro especies de salmónidos (trucha marrón *Salmo trutta*, trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss*, trucha de arroyo *Salvelinus fontinalis* y salmón chinook *O. tshawytscha*). Entre estas especies invasoras asociadas a los ambientes dulceacuícolas se destacan el castor y los salmónidos.

El castor fue introducido en el sector argentino de la Isla en el año 1946 con fines peleteros. La ausencia de depredadores y competidores, así como la amplia disponibilidad de recursos favorecieron su expansión. Hacia el año 1993 ya se había registrado su presencia en el 98% de las cuencas del territorio (Lizarralde 1993). Actualmente se distribuyen en todas las cuencas con una densidad máxima de diques que se estima entre 36 y 127 diques km⁻² (el número varía según la ecorregión, Eljall et al. 2016), siendo Transición y Cordillera las ecorregiones más afectadas (Henn et al. 2016). Esta especie se distribuye tanto en los valles principales como en los valles de altura, aunque la forma de los embalses que construye difiere entre ambos sectores y por lo tanto también lo hace el grado del impacto en las riberas (Coronato et al. 2003). Las actividades del castor provocan variaciones en la forma de los cauces, alteración de las planicies de inundación por creación de represas y colmatación de sedimentos, además del deterioro, anegamiento y muerte de bosques de ribera a lo que se suman los ejemplares muertos por volteo para alimentación y confección de los diques (Lizarralde et al. 1996). Otros efectos incluyen la modificación de la estructura de las comunidades de los invertebrados bentónicos y el aumento de la producción secundaria de estos (principalmente dentro de los embalses, Anderson y Rosemond 2007) y la alteración de la estructura y el funcionamiento de las redes tróficas (Anderson y Rosemond 2010). Por otra parte, se ha encontrado que los tramos de río reestablecidos en represas inactivas poseen menor diversidad taxonómica y funcional de macroinvertebrados bentónicos (Simanonok et al. 2011).

Como se mencionara anteriormente, en la Isla se hallan varias especies de salmónidos (Fernández et al. 2010). Respecto a sus impactos, diferentes estudios han comprobado que las invasiones de salmónidos han reducido tanto la abundancia como la distribución de invertebrados y de peces nativos, un patrón ya documentado en la región biogeográfica de Australasia (ver revisión en Crowl et al. 1992).

Recientemente se ha detectado la presencia del alga *Didymosphenia geminata*, denominada moco de roca o dydimo, en al menos un importante sistema fluvial de la Isla: el Río Grande (Leone et al. 2014). Esta invasión sucedió a la ya establecida en Patagonia Norte (Sastre et al. 2013). Este alga ha sido descrita como un fuerte invasor en Nueva Zelanda (Kilroy et al. 2008), una isla de características semejantes a Tierra del Fuego. Teniendo en cuenta que muchos ríos de la isla son visitados por pescadores deportivos, la expansión del alga a nuevos ambientes puede verse facilitada como ha ocurrido en aquel país (Kilroy y Unwin 2011). Se ha reportado que *D. germinata* ha producido cambios en la comunidad de macroinvertebrados, aumentando la abundancia de determinados taxa, como oligoquetos y dípteros quironómidos a escala de tramo o hábitat, aunque no se ha observado disminución en la riqueza o diversidad de especies (Kilroy et al. 2009).

2.1.4. Actividades de importancia económica

En cuanto a las actividades económicas, se destaca el turismo en el centro sur de la Isla. La actividad agropecuaria, como se mencionara anteriormente, se reduce básicamente a la ganadería de bovinos y ovinos criados de manera extensiva. En el norte de la isla se realizan actividades de producción y explotación de petróleo y gas.

La explotación forestal se realiza sobre bosques de lenga (Martínez Pastur et al. 2000) principalmente en el centro y sur de la Isla. El marco legal actual impide la tala dentro de los 50 m desde el borde del curso de agua, aunque no siempre se cumple esta restricción (Lencinas et al. 2005). Cabe destacar que los bosques manejados adecuadamente no representan un disturbio mayor para los macroinvertebrados bentónicos (Simanonok et al. 2011).

2.1.5. Ríos estudiados

Para este trabajo se seleccionaron 8 ríos pertenecientes a las cuatro ecorregiones de la

provincia (Ver Anexo1: Mapas). Estos se eligieron en función de su importancia, tamaño y accesibilidad. Las principales características de los ríos estudiados se resumen en la Tabla 2-2. En el Anexo 2 se presenta el porcentaje de usos de la tierra (enfocado a actividades ganaderas y aprovechamiento del bosque), así como la relación de los usos con diferentes variables ambientales medidas (detalles en las secciones 2.3 y 2.4).

Además de considerar ríos pertenecientes a diferentes ecorregiones se buscó representar ríos con diferente vertiente. Los ríos seleccionados en la ecorregión de Cordillera desembocan tanto en el canal Beagle (Lasifashaj y Olivia) como en el Océano Pacífico (Claro y Valdez, a través del Lago Khami).

2.1.5.1. Estepa

Río Cullen

Nace en la República de Chile, en el norte de la Isla, sobre las laderas del cerro Rincón al norte y sobre las serranías de San Sebastián al sur. Posee dos brazos principales que reciben aportes de pequeños cursos mientras fluyen hacia la desembocadura en el océano Atlántico. Toda la cuenca se encuentra en una zona homogénea, con suaves lomadas que alternan con zonas planas cubiertas por las especies vegetales de la estepa (Figura 2-2). En la zona hay explotación de hidrocarburos y actividad ganadera (mayormente de ovinos).

2.1.5.2. Transición

Río Ewan

Se encuentra en la zona centro-este de la Isla y desemboca en el Océano Atlántico. Sus nacientes se ubican cerca del límite con la región de Cordillera, en una zona boscosa de montaña (Figura 2-3 A). Luego de dejar las nacientes y debido a la escasa pendiente del terreno el resto de su recorrido transcurre en forma de meandros a través de lomadas suaves y planicies. La vegetación es predominantemente de pastizales, con parches de

bosques de ñire y lenga (Figura 2-3 B y C). Hay actividad ganadera con cría extensiva de bovinos y ovinos. Por otra parte, el río se considera un ambiente óptimo para la pesca deportiva y es comúnmente visitado por pescadores (sobre todo locales).

Una característica particular de este río es que tiene dos brazos principales (Ewan Norte y Ewan Sur) de tamaño semejante que confluyen muy cerca de su desembocadura en el mar (a pocos kilómetros). El brazo norte en la zona cercana a la desembocadura tiene un fondo limoso, muy diferente a los sustratos de los restantes ríos, condición que se mantiene aguas abajo de la confluencia de los brazos. Para este estudio se seleccionó entonces el brazo sur del río Ewan para evitar esa particularidad del brazo norte, sumado a la mayor importancia del brazo sur para la pesca deportiva (Casalinuovo et al. 2002). A lo largo esta tesis se empleará río Ewan para referirse al brazo conocido como río Ewan Sur.

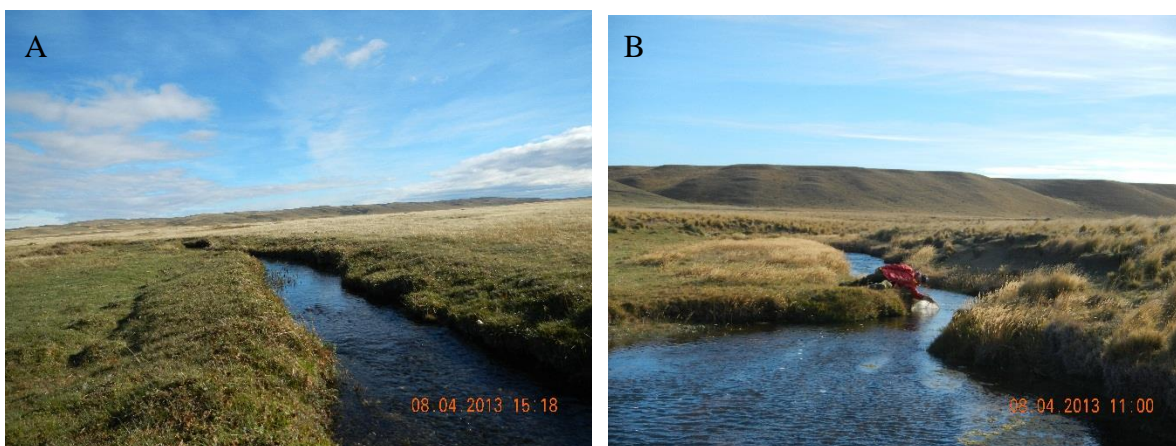


Figura 2-2 . Tramos A) medio y B) bajo del río Cullen. Fotografías tomadas en el mes de Abril 2013.

Río San Pablo

Se ubica en la zona centro este de la Isla y desemboca en el océano Atlántico. Sus nacientes se encuentran ligeramente al sudeste del Lago Khami en una zona mayormente boscosa. Predominan los bosques de ñire, turbales (particularmente en la cuenca alta) y vegas (mayormente en la cuenca baja, Figura 2-3 D, E y F). Hay actividad ganadera en la cuenca media y extracción de turba en la cuenca alta.

Tabla 2-2. Principales características de los ríos estudiados. Se reportan los rangos de ancho y velocidad media medidos en el año 2013 en el tramo bajo de cada río (ver sección 2.2.1). En el caso del caudal se reportan valores de bibliografía, cuando no se tuvo datos bibliográficos, el valor corresponde al caudal medido en primavera 2013. Ecorregiones: E: estepa, T: transición, C: cordillera, TB: turbales. Usos: e: esquí, eh: extracción de hidrocarburos, em: extracción de madera, et: extracción de Turba, g: ganadería, t: turismo.

	Cullen	Ewan	San Pablo	Lasifashaj	Olivia	Claro	Valdez	Moat
Ecorregión	E	T	T	C	C	C	C	TB
Ancho (m)	4-5	17-31	11-19	11-41	22-30	26	8-18	28
Velocidad media (m/s)	0,72	0,14-0,56	0,17-0,42	0,54-1,08	0,36-0,72	0,49	0,43-0,63	0,99
Caudal (m ³ /s)	0,5 ³	4,4	4,5 ⁴	10 ³	5,5 ³	6,5 ³	2,2	6,5 ³
Área de drenaje (km ²)	862	1023	469	420	197	503	135	435
Longitud (km)	80	100	86	85	46	79	35	57
Usos	eh, g	em, g, t	em, et, g	e, t	et, t	em, g, t	em, g, t	g, t

2.1.5.3. Cordillera

Río Claro

Se encuentra ubicado en la zona central de la provincia de Tierra del Fuego y desemboca en el océano Pacífico a través del Lago Khami. Las nacientes se ubican en una zona poco accesible de la Isla, con vegas en los valles y bosques en las laderas de los cerros, en el límite norte de los Andes Fueguinos. Se trata de un río meandriforme en gran parte de su recorrido. La cuenca posee heterogeneidad ambiental con alternancia de turbales, mallines, bosques y pastizales (Figura 2-4 A, B y C). También hay ocupación humana de baja densidad y se desarrollan actividades forestales y agropecuarias (principalmente ganado bovino), sobre todo en la cuenca media y baja (aunque en el sector alto también se encontró evidencia de ganado bovino y ovino). Es reconocido históricamente como

³ <http://www.mineria.gob.ar/estudios/irn/tierradelfuego/t-4.asp> (visitado en diciembre 2015).

⁴ http://recursoshidricos.tierradelfuego.gov.ar/?page_id=56 (visitado en diciembre 2015).

uno de los mejores “pesqueros” de la provincia, hoy en día la pesca deportiva se ha reducido por la disminución de la talla de sus peces (Casalinuovo 2011). Se encuentra emplazado en la “Reserva Corazón de la Isla” (Reserva Provincial), siendo el objetivo de la reserva conservar la biodiversidad y los ecosistemas fueguinos.

Río Lasifashaj

Se ubica en la zona sur de la Isla y desemboca en el canal Beagle. Sus nacientes se ubican a menos de 20 km de la Ciudad de Ushuaia. Corre por un valle glaciar de dirección este-sudeste, con bosques de lenga y ñire en las laderas de montaña (Figura 2-4 D, E y F), de donde recibe aportes de varios cursos de agua de bajo orden (en general de orden 2-3). En el fondo del valle predominan las turbales donde el cauce principal corre en forma meandrosa. No se observa actividad ganadera actual en la cuenca. El principal uso es la actividad turística, ya que muchos senderos e incluso la mayoría de los centros invernales de la Provincia se ubican en el área de la cuenca de drenaje del río Lasifashaj.

Río Olivia

Se ubica al oeste del río Lasifashaj, siendo cuencas lindantes y desemboca en el canal Beagle. El cauce principal es meandriforme y, al igual que el río Lasifashaj, a lo largo de su recorrido recibe aportes de numerosos cursos pequeños provenientes de valles tributarios. Corre por un valle glaciar y presenta turbales en el fondo del valle. En zonas elevadas y en las laderas hay bosques de lenga y ñire. En la cuenca del río Olivia no se desarrollan actividades agropecuarias o forestales; los usos son la extracción turba en la parte baja de la cuenca y el turismo. Figura 2-5 A, B y C. Cabe destacar que el sector bajo del río Olivia se encuentra impactado por la urbanización de la ciudad de Ushuaia (Zagarola et al. 2017). Por este motivo el sector muestreado cercano a la desembocadura (ver sección siguiente) se ubicó lo suficientemente alejado (aguas arriba) de la ciudad.

A: alto



B: medio



C: bajo



D: alto



E: medio



F: bajo



Figura 2-3. Tramos alto, medio y bajo muestreados en los ríos A, B y C) Ewan y D, E y F) San Pablo. Las fotografías fueron tomadas en primavera excepto la del tramo medio del río Ewan (tomada en verano).

A: alto



B: medio



C: bajo



D: alto



E: medio



F: bajo



Figura 2-4. Tramos alto, medio y bajo muestreados en los ríos A, B y C) Claro y D, E y F) Lasifashaj. Las fotografías fueron tomadas en verano excepto por el tramo medio del Lasifashaj (tomada en primavera).

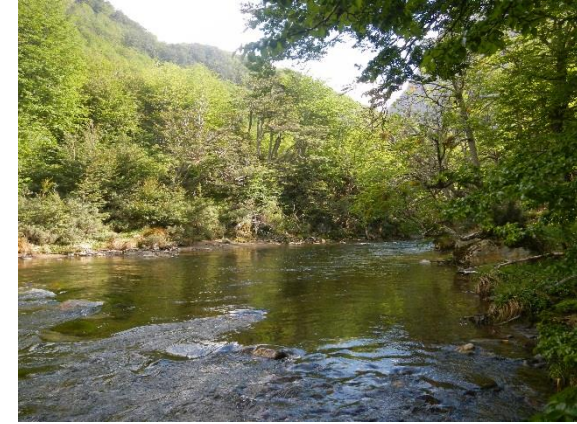
A: alto



B: medio



C: bajo



D: alto



E: medio



F: bajo



Figura 2-5. Tramos alto, medio y bajo muestreados en los ríos A, B y C) Olivia y D, E y F) Valdez. Las fotografías fueron tomadas en verano excepto las de los tramos alto del río Valdez y medio de ambos ríos (tomadas en primavera).



Figura 2-6. Tramo bajo del río Moat, fotografía tomada en Abril.

Río Valdez

Se encuentra ubicado en la zona central de la provincia y desemboca en el lago Kahmi (que tributa al océano Pacífico). Nace al suroeste de la cabecera de dicho lago y relativamente cerca de las nacientes del río San Pablo, habiendo una cuenca intermedia entre ambos. Es el río con menor desarrollo longitudinal de todos los estudiados pero, al igual que el resto de ellos, es meandriforme durante su recorrido por los valles más grandes de la cuenca. El paisaje es dominado por bosque, con algunos sectores de turberas y pastizales (Figura 2-5 D, E y F). Gran parte de su superficie se encuentra en un área natural protegida “Reserva Río Valdez”. Un sector (aguas arriba del denominado cuenca media en este estudio, ver descripción de la Sectorización de los Ríos 2.2.1) discurre por una zona de aguas termales, las que han sido explotadas turísticamente en el pasado.

2.1.5.4. Turbales

Río Moat

Se ubica en la zona sur de la provincia y desemboca en el canal Beagle. Las nacientes se encuentran en el límite este de los Andes Fueguinos. El cauce principal es meandriforme

y desde las nacientes hasta la desembocadura drena principalmente en zonas de turbales. Durante su recorrido recibe aportes de numerosas lagunas de turbales. En la cuenca también se observa bosque ribereño (Figura 2-6) de tipo mixto lenga-guindo-canelo (esta última especie se encuentra especialmente en la costa) que en oportunidades se extiende a las faldas de las lomas.

2.2. Diseño de muestreo

2.2.1. Sectorización de los ríos.

Se decidió sectorizar las cuencas en el eje longitudinal con el fin de representar adecuadamente las diferencias en la posición de cada tramo estudiado dentro de las mismas. En cada cuenca y a lo largo del eje longitudinal del sistema fluvial se establecieron tres zonas: las asociadas a las nacientes, el curso medio y la desembocadura en el mar. Mediante inspección de cartografía, fotos satelitales, conocimiento de colegas e inspección de las cuencas a campo se determinó y estableció en cada zona un tramo de muestreo: alto, medio y bajo (Figura 2-7 A). El tramo alto se definió como un arroyo de segundo-tercer orden en el tercio más alejado de la desembocadura; el tramo medio como un sector del cauce principal en el tercio intermedio de la cuenca; y el tramo bajo como un sector del cauce principal en el tercio cercano a la desembocadura (detalle de la subdivisión por sectores en el Anexo 1: Mapas). La inspección previa a campo permitió conocer particularidades locales, por ejemplo, la accesibilidad a los sitios de muestreo y factores de impacto humano puntuales no observados en la documentación gráfica, que pudieron evitarse estableciendo el sitio de trabajo aguas arriba de los mismos.

Cuando no pudo accederse a la cuenca alta, el “tramo alto” de muestreo se ubicó en un arroyo tributario del cauce principal en el tramo medio de la cuenca, respetando el tamaño comparable a los tramos altos de los otros ríos. Para evitar la influencia directa de las mareas dentro del ecosistema fluvial del tramo bajo, este se situó suficientemente

lejos de la desembocadura; las características del segmento fluvial con efecto de mareas es fácilmente distinguible por diversos indicadores incluyendo la presencia de marcas dejadas por el mar al crecer en las riberas.

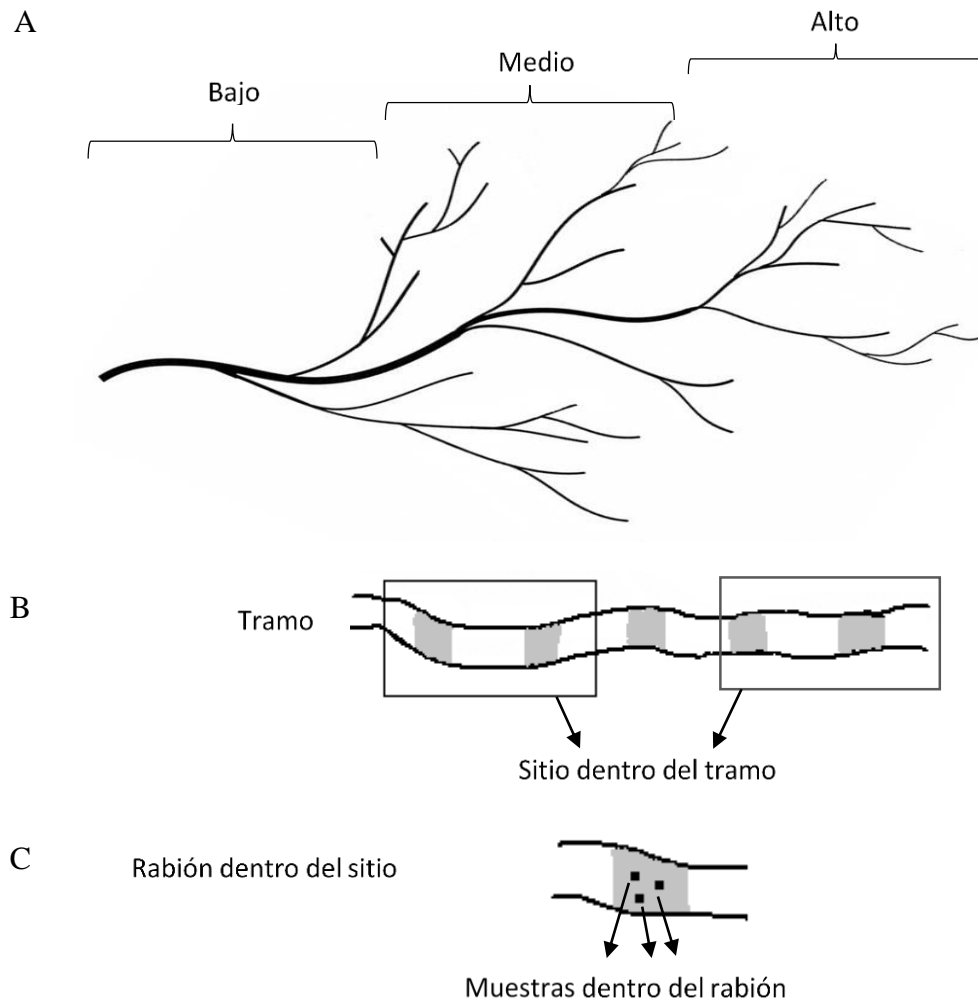


Figura 2-7. Esquema del diseño de muestreo. A) Sectorización de la cuenca en zona alta, media y baja; B) selección de un tramo en cada zona y establecimiento de dos sitios de muestreo dentro del tramo. C) ubicación al azar de los puntos de muestreo dentro del rabión en un sitio (ver sección 2.5. para más detalles). En gris se representa la superficie de un rabión (hábitat funcional erosional del sistema fluvial).

Cada tramo tuvo una longitud de al menos 20 veces el ancho del canal (Allan y Castillo 2007), de manera que se trabajó en extensiones de 60 a 600 m, excepto en los ríos Moat y Lasifashaj donde los tramos fueron 7 y 15 veces el ancho del río, respectivamente. En cualquier caso, las extensiones se consideran adecuadas para

representar al tramo en cuestión. En cada tramo se seleccionaron dos sitios de muestreo (Figura 2-7 B) de una longitud de 30 m (tramos altos) o 100 m (tramos medios y bajos) separados entre sí por una longitud semejante. El tramo fue caracterizado mediante mediciones tomadas en cada sitio ($n=2$), a excepción de los parámetros físico químicos (ver sección 2.3.1) y del caudal (2.3.4) que se tomaron en un único punto de muestreo con características adecuadas para las mediciones.

2.2.2. Diseño temporal

La caracterización de cada río (mediante muestreos en los tramos alto, medio y bajo) se llevó a cabo en el año 2013. A continuación se especifican los detalles de las fechas en las que se realizaron los muestreos para caracterizar las diferentes épocas del año:

Verano: principios de febrero a mediados de marzo

Otoño: principios de mayo a mediados de junio

Invierno: mediados de agosto a mediados de septiembre

Primavera: principios de noviembre a mediados de diciembre

Las fechas mencionadas anteriormente no incluyen a los ríos Cullen y Moat. El muestreo en los mismos, debido a razones logísticas, se llevó a cabo a principios de abril.

2.3. Variables abióticas

2.3.1. Parámetros físicos y químicos

Los parámetros físicos del agua fueron tomados *in situ* con un medidor multiparámetro Hanna HI9820 donde se registraron la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$, compensada por temperatura a 20°C), el pH y la concentración de oxígeno disuelto (% , es decir el porcentaje en relación al valor de saturación para una determinada altura s.n.m.).

En cada fecha de muestreo, se colectaron muestras de agua para diferentes análisis (color del agua, nutrientes y materia orgánica particulada fina Sección 2.4.1.) Las

muestras fueron mantenidas refrigeradas y en oscuridad hasta llegar al laboratorio, donde se filtraron empleando filtros de fibra de vidrio de 0,7 μm de poro (Munktell MF/F). El agua filtrada fue colocada en botellas lavadas con HCl 10% (v/v) y enjuagadas con agua destilada.

Se midió en espectrofotómetro la absorbancia a 440 nm de una alícuota de agua filtrada (una réplica por sitio, dos por tramo). Esta es una medición relativa del contenido de material húmico disuelto en el agua (Pace y Cole 2002) que se utilizó con el fin de evaluar la importancia de las turbales como una de las variables ambientales que determinan el hábitat de la biota acuática.

Se congeló (-20°C) el agua filtrada (aproximadamente 50 ml) de dos muestras de agua por tramo (una por sitio) para el análisis de los nutrientes inorgánicos disueltos (Butturini et al. 2009). Las muestras así conservadas fueron enviadas al Instituto Argentino de Oceanografía (IADO-CONICET), Bahía Blanca donde se determinaron los nutrientes con un analizador automático AutoAnalyzer Technicon II (Technicon Corporation, New York).

Los nutrientes determinados, el método usado y el límite de detección se listan a continuación.

- Nitritos: Hansen y Koroleff (1999). Límite de detección: 0,02 $\mu\text{mol/l}$.
- Nitratos: Treguer y Le Corre (1975). Límite de detección: 0,10 $\mu\text{mol/l}$.
- Fósforo Reactivo Soluble (PRS), como ortofosfato: Eberlein y Kattner (1987). Límite de detección: 0,01 $\mu\text{mol/l}$.

La cuantificación de amonio no se realizó debido a demoras en el procesamiento de las muestras, por lo que los datos no hubieran sido confiables.

2.3.2. Sustrato

Luego de realizar el muestreo de invertebrados bentónicos (ver abajo) se caracterizó el

sustrato del lecho en cada sitio empleando una modificación del método de relevamiento propuesto por Wolman (1954). Se seleccionaron sistemáticamente 50 partículas del lecho en verano y primavera, cada dos pasos, a las cuales se les midió su eje mayor, con excepción de las arenas las que fueron discriminadas al tacto. Las partículas muestreadas fueron clasificadas en: bloques, cantos rodados, grava gruesa, grava fina y arena (Tabla 2-3). Posteriormente se determinaron los porcentajes de cada clase de partícula, considerando las 100 partículas medidas en cada sitio de muestreo.

Tabla 2-3. Clasificación del sustrato de acuerdo a la longitud de la partícula. En este muestreo y en sentido estricto, la división entre arena y grava fina se dio en 0,5 cm ya que esta fue la mínima longitud medida.

Categoría de tamaño	Longitud de la partícula (cm)
Arena	<0,2
Grava fina	0,2-3,2
Grava gruesa	3,2-6,4
Canto rodado	6,4-25
Bloque	>25

2.3.3. Condición de la ribera

La cobertura de follaje se estimó en cada fecha de muestreo mediante el análisis digital de fotografías tomadas a lo largo de cada sitio y en el centro del cauce, orientando la cámara con el lente hacia arriba, en posición horizontal. Las fotografías se convirtieron a imágenes blanco y negro en las que se midió la cantidad de píxeles negros, correspondientes al área de cobertura vegetal (troncos, ramas y hojas). La cobertura de follaje se calculó como el porcentaje del cociente entre los píxeles negros y la cantidad de píxeles totales, promediando 8 imágenes por cada sitio. El procesamiento de las fotografías se realizó en el programa Corel PHOTO-PAINT X7⁵.

En cada tramo de muestreo se realizaron observaciones de la fisionomía de la vegetación ribereña considerando los siguientes tipos: turbera, pastizal, arbustal y bosque.

⁵ <http://www.coreldraw.com/>

En presencia de bosque, se registraron las especies de árboles presentes. Adicionalmente se registró la presencia de “huellas” de castores y de ganado en las zonas aledañas al tramo muestreado (heces, pisadas, vegetación ramoneada, madera roída, diques, etc).

2.3.4. Características hidrológicas y morfológicas del cauce

Los cauces de los ríos se caracterizaron mediante los siguientes descriptores hidrológicos y morfológicos medidos en cada sitio: ancho del lecho húmedo, profundidad media, velocidad media, caudal, altura m s.n.m. y pendiente.

El ancho húmedo del cauce se midió en una transecta por sitio con un cabo marcado. En esa transecta además se midió la profundidad del lecho a intervalos regulares, determinando perfiles de profundidad del cauce. Los intervalos se establecieron a 50 cm en tramos altos y a 1-2 m en tramos medios y bajos (según el ancho del cauce). Además, se estimó el caudal en una de dichas transectas (una por tramo), establecida en un lugar de corriente uniforme y relieve libre de obstáculos (Hauer y Lamberti 2006). Para ello, en tales transectas se midió la profundidad con el método antes descrito y en la misma ubicación se midió la velocidad media de la corriente en el eje vertical usando un flujómetro Global Water con sensor magnético, perteneciente a la Dirección General de Recursos Hídricos de la Provincia de Tierra del Fuego, Antártida e islas del Atlántico sur.

El caudal se calculó usando la siguiente fórmula:

$$Q = \sum_{i=0}^n (v_i \times p_i \times d_i),$$

donde:

Q : es el caudal de la sección; v_i : es la velocidad media entre los puntos de medición i e $i+1$; p_i : es la profundidad media entre las mediciones i e $i+1$; y d_i : es la distancia entre las mediciones i e $i+1$.

El método descrito anteriormente para la estimación de caudal se usó en los muestreos correspondientes a otoño, invierno y primavera. Durante la campaña de verano

se utilizó un procedimiento diferente para obtener la velocidad media de la corriente pues no se dispuso del flujómetro magnético. En dicha oportunidad se cronometró el tiempo de viaje en el curso de agua de un objeto esférico flotante a lo largo de 14 m de distancia. Este método permite obtener la velocidad en superficie ($V_{\text{superficie}}$) del cauce. Para calcular la velocidad media se empleó la siguiente fórmula (Gordon et al. 2004):

$$V_{\text{media}} = V_{\text{superficie}} \times 0,8$$

En tal ocasión, el caudal fue obtenido multiplicando la superficie de la sección del cauce, obtenida de la transecta correspondiente, por la velocidad media.

El índice de meandros, la altura s.n.m. y la pendiente se determinaron para cada tramo empleando imágenes satelitales usando el programa libre Google Earth.

Para determinar el índice de meandros (IM) se midió la distancia a lo largo del cauce (D_{real}) entre dos puntos A y B (A ubicado aguas arriba de B) y la distancia en línea recta (D_{lineal}) entre ambos. Los puntos se eligieron de manera tal que la distancia real fuera aproximadamente 1 km (en tramos altos) o 2-3 km (en tramos medios y bajos). El índice se calculó usando la siguiente fórmula:

$$IM = \frac{D_{\text{real}}}{D_{\text{lineal}}}$$

El índice toma valores mayores (más meandriforme) o iguales a 1 (menos meandriforme).

La pendiente (Hauer y Lamberti 2006) se determinó midiendo la altura de los puntos A y B (anteriormente mencionados) y usando la siguiente fórmula:

$$Pendiente = \frac{alturaA - alturaB}{D_{\text{lineal}}} \times 100$$

2.4. Variables ambientales

2.4.1. Materia orgánica (MO)

Se cuantificó tanto la materia orgánica particulada (MOP) en transporte como la

bentónica en cada sitio de muestreo. Las fracciones de MOP se clasificaron como: fina en suspensión (MOPFS), fina bentónica (MOPFB), gruesa bentónica total (MOPG). Además la MOPG fue clasificada según lo expuesto más abajo.

Para la determinación de la materia orgánica particulada fina en suspensión (MOPFS) se tomaron 6 muestras de agua por tramo (3 por sitio). Se filtró una muestra de agua ($Vol.f$) que varió entre 150 ml y 1500 ml según la carga de material particulado transportada por el río. Se emplearon filtros de fibra de vidrio de 0,7 μm de poro, previamente muflados a 400 °C durante 1 hora. Los filtros conteniendo la muestra se secaron en estufa a 60 °C durante 48 h y fueron pesados (PS) en balanza analítica (precisión $\pm 0,00001$ g). A continuación, se incineraron a 400 °C durante 2 horas y fueron nuevamente pesados (C). El peso seco libre de cenizas ($PSLC$) por unidad de volumen filtrado correspondiente a la MOPFS se calculó de la siguiente manera:

$$MOPFS(mg/l) = (PS - C) \times Vol.f^{-1}$$

La MOPG bentónica provino de las muestras que se tomaron mediante red Surber (6 por tramo, 3 por sitio) para colectar a los macroinvertebrados. El material de cada muestra (invertebrados, materia orgánica y sedimentos) se tamizó con una batería de tamices de 2000/1000/500/125 μm a fin de separar por tamaño invertebrados y MOP. El total de la materia orgánica (MO) retenida en los tamices de 1000 y 2000 μm se colectó usando una bandeja plástica con ayuda de pinzas metálicas. La MO de estos tamices se separó en las siguientes clases: hojas (principalmente de Nothofagaceas), material leñoso (corteza, trozos de troncos y ramas, escamas), semillas, hojas de gramíneas y miscelánea; además se colectaron las macrófitas presentes en la muestra (y fueron procesadas de igual forma que la MOP). En todos los casos se revisó con cuidado la superficie y los pliegues de la MO para descartar la presencia de invertebrados. Las fracciones fueron secadas en estufa a 70 °C durante 48 horas, pesadas (PS) con balanza (precisión: $\pm 0,00001$ g) y

luego calcinadas a 550 °C por 2 horas (*C*) para la determinación del peso seco libre de ceniza (PSLC). La MOP por clase se calculó de la siguiente manera:

$$\text{Clase de MOP}(g/m^2) = \frac{(PS - C)}{\text{superficie}}$$

donde:

Clase de MOP: es el PSLC por clase de MO separada (se calculó de igual forma para el caso de macrófitas); *superficie*: es la superficie de la red Surber (0,0625 m²)

En los casos en que se submuestreó el tamiz (detalles en la sección 2.5.1), la MO de la fracción y el resto de la muestra se separó y colectó por clases como se indicó anteriormente excepto en el caso de las misceláneas. Para tal clase, se cuantificó únicamente lo presente en la fracción. El PSLC de las misceláneas en los casos en que se fraccionó se calculó de la siguiente manera:

$$\text{Miscelánea}(g/m^2) = \frac{[(PS_f - C_f) * f]}{\text{superficie}}$$

donde:

Miscelánea: es el PSLC de la clase miscelánea total en la muestra; $PS_f - C_f$: es el PSLC de las misceláneas presentes en la fracción; *f*: es el cociente entre el volumen de fraccionamiento y el volumen total de la muestra; *superficie*: es la superficie de la red Surber (0,0625 m²)

La masa de MO particulada gruesa (MOPG) se calculó como la suma de la masa de todas las clases de MO presentes en la muestra.

La MOPFB se estimó a partir de la MO presente en los tamices de 500 y 125 μm. La fracción del tamiz de 500 μm se trató de manera semejante al tamiz de 1000 μm (detalles en la sección 2.5.1). Primero se separaron sobrenadante de precipitado; el sobrenadante se resuspendió y llevó a un volumen de 1200 ml para ser fraccionado. Luego de separar los macroinvertebrados retenidos en el tamiz, la MO presente en la submuestra

se juntó para determinar MOPFB. Por otra parte el contenido del tamiz de 125 μm se colectó en su totalidad, considerando despreciable la masa de potenciales invertebrados presentes en la fracción. La MO particulada fina bentónica (MOPFB) se calculó de la siguiente manera:

$$MOPFB(mg/m^2) = \frac{[(PS_{500} - C_{500}) * f + (PS_{125} - C_{125})]}{superficie}$$

donde:

$PS_{500} - C_{500}$: es el PSLC de la MO retenida en el tamiz de 500 μm ;

f : es el cociente entre el volumen de fraccionamiento y el volumen total de la muestra;

$PS_{125} - C_{125}$: es el PSLC de la MO retenida en el tamiz de 125 μm ; y

superficie: es la superficie de la red Surber (0,0625 m^2)

2.4.2. Abundancia del Perifiton

En cada sitio de muestreo, se colectaron al azar tres cantos rodados o guijones. En el caso que el canto rodado estuviera cubierto por sedimento fino se lo descartó y se colectó otro en su reemplazo. Los sustratos tuvieron un promedio de 112 ± 21 mm (media \pm desvío estándar o DE) de longitud de eje mayor (mínimo= 61 mm; máximo= 207 mm). Los mismos fueron conservados en bolsas herméticas individuales rotuladas y con un poco de agua. Hasta el momento del procesamiento se mantuvieron en oscuridad y frío.

En el laboratorio se removió el perifiton de cada sustrato dentro de una bandeja plástica empleando un cepillo de mano y lavando el material desprendido con agua destilada hasta limpiarlo en su totalidad (Biggs y Kilroy 2000). Se midió el volumen de líquido total obtenido ($Vol.m$) y se tomó una alícuota que fue filtrada ($Vol.f$) con filtro de fibra de vidrio de 1,2 μm de poro premuflado (siguiendo el mismo protocolo usado para estimar MOPFS). La alícuota filtrada se determinó según la cantidad de material, variando entre 1 ml (en verano) y 30 ml (en invierno). El filtro se conservó congelado (-20°C) hasta el momento de realizar la cuantificación de clorofila a (Cl a). Los ejes

perpendiculares máximos, largo (x), ancho (y) y alto (z), de cada sustrato se midieron con calibre.

La medición de la concentración de Cl *a* de cada filtro se realizó en condiciones de oscuridad y las extracciones de Cl *a* se realizaron con alcohol etílico 90% (Biggs y Kilroy 2000). Cada filtro con la submuestra de perifiton se colocó en un tubo conteniendo 10 ml de alcohol 90% (volumen de extracción: *Vol.e*). Los tubos se colocaron en baño maría con la tapa floja hasta punto de hervor (~85°C) y luego se colocaron a -20° C durante 24 h. Posteriormente, se centrifugaron durante 5 minutos a 4000 rpm para eliminar por decantación aquel material particulado que pudiera haberse desprendido del filtro. Las muestras se dejaron entibiar en oscuridad para ser leídas en espectrofotómetro a temperatura ambiente.

Para las lecturas se empleó una cubeta de 1 cm de paso óptico y alcohol 90% como blanco. Las mediciones de absorbancia se realizaron a 665 nm y 750 nm. Luego la muestra se acidificó colocando en la cubeta 0,75 µl de HCl 0,2 N, se agitó la muestra para homogeneizarla y se realizó una segunda lectura a las mismas longitudes de onda.

La cantidad de clorofila *a* (µg) de cada muestra (de cada canto rodado) se determinó con la siguiente ecuación:

$$Cl\ a(muestra) = (665_c - 665_{ac}) \times \frac{CA \times Vol.m \times Vol.e}{L \times Vol.f},$$

donde:

665_c: es la absorbancia de la muestra a 665 nm corregida por turbidez (Absorbancia₆₆₅-Absorbancia₇₅₀), medida antes de acidificar;

665_{ac}: es la absorbancia a 665 nm corregida por turbidez medida luego de acidificar;

CA: es el coeficiente de absorción de la clorofila *a* en etanol: 29,6 µg cm ml⁻¹, según Sartory y Grobbelaar (1984);

L: longitud de la cubeta (1 cm);

Vol_m , Vol_e y Vol_f : son el volumen de la muestra, volumen de extracción y el volumen de filtrado, respectivamente.

La cantidad de clorofila a se relativizó a la superficie de la roca calculándola de la siguiente manera:

$$Cl a \left(\frac{\mu g}{cm^2} \right) = \frac{Chla(muestra)}{1.59 + 0.811 \times (xy + yz + xz)},$$

en donde x , y y z son los tres ejes principales de cada guijón.

2.5. Macroinvertebrados

Los macroinvertebrados pueden ser encontrados en diferentes ambientes y suelen poseer adaptaciones particulares a cada uno de ellos (Hauer y Lamberti 2006). Dada la heterogeneidad de los ríos, es conveniente seleccionar un tipo de unidad funcional a muestrear con el objetivo de reducir la cantidad de muestras necesarias para caracterizar cada sitio. Para este estudio se decidió muestrear hábitats erosionales (rabiones) pues representan bien la diversidad de los ríos y además han sido identificados como apropiados para dar cuenta de la variabilidad espacial (Boyero 2003). Adicionalmente, las muestras dentro de un rabión fueron tomadas al azar (Figura 2-7 C) y se decidió tomar muestras en más de un rabión, cuando se trató de rabiones de superficie pequeña.

Las muestras de invertebrados y materia orgánica bentónica fueron colectadas con muestreador Surber modificado (superficie = 0,0625 m², tamaño de malla = 200 μm), totalizando 3 muestras por cada sitio. Una vez en el laboratorio, las muestras fueron fijadas y conservadas en alcohol etílico 70%. Adicionalmente, en el lugar donde se colectó cada muestra se midió la profundidad y la velocidad de corriente en el fondo, con un flujómetro Global Water con sensor magnético.

Los macroinvertebrados se separaron conjuntamente con la MOP, por lo que el protocolo de procesamiento fue parcialmente descrito en la sección Materia Orgánica (2.4.1). Se colectó el total de los macroinvertebrados retenidos en los tamices de 1000 y

2000 μm en alcohol 70 %. Una submuestra de los invertebrados del tamiz de 500 μm fue separada como parte del protocolo para la cuantificación de MOPFB (sección 2.4.1), pero no fue analizada en esta tesis.

Los invertebrados de las fracciones de 1000 y 2000 μm se identificaron al mínimo nivel taxonómico posible con ayuda de microscopio estereoscópico y óptico (Leica M205C y Leica DM 2500) empleando claves disponibles (Nieto 2004; Winterbourn et al. 2006; Mclellan et al. 2007; Domínguez y Fernández 2009; entre otros). Luego se cuantificaron los ejemplares de cada taxón a fin de expresar su abundancia como número de individuos por m^2 . Adicionalmente, los ejemplares colectados en las campañas de invierno y verano de cada taxa fueron secados (60 °C, 24 h) y pesados en balanza analítica (precisión 0,01 mg) a fin de expresar la biomasa de cada taxón y la biomasa total de invertebrados bentónicos, por m^2 . En el caso de la biomasa de los taxa pertenecientes a Mollusca, se separó las partes duras (valvas o conchilla) de las partes blandas y se pesaron únicamente estas últimas.

En todos los casos, los taxa fueron asignados a grupos funcionales de alimentación mediante la revisión de bibliografía disponible para Patagonia y Sudamérica (Albariño y Díaz Villanueva 2006; Miserendino 2007; Domínguez y Fernández 2009; Ramírez y Gutiérrez-Fonseca 2014; entre otros). Cuando fue necesario, este procedimiento fue complementado con la disección de ejemplares para inspección del contenido del tubo digestivo y de sus piezas bucales bajo microscopio estereoscópico y óptico. Algunos taxa son considerados como pertenecientes a diferentes GFA por distintos autores, por ejemplo *Hyaella* sp es considerado colector (Miserendino y Pizzolon 2003; Anderson y Rosemond 2007; Tagliaferro et al. 2013) o colector y fragmentador (Moorman et al. 2006). En tales casos se optó por asignar el GFA asignado por la mayoría de los autores (colector en el caso de *Hyaella* sp).

2.5.1. Fraccionamiento de taxa abundantes

En algunas muestras donde un taxón fue muy abundante (se tomó como criterio 5 o más individuos por grilla 4x4 cm de la bandeja), la muestra fue fraccionada. Primero se realizó la elutriación del material, consistente en separar por su diferente densidad el sedimento inorgánico del resto de la muestra (principalmente materia orgánica e invertebrados). El material de menor densidad se llevó a un volumen de 1200 ml con adición de agua y luego de ser homogeneizado por agitación se tomó un número determinado de submuestras empleando un contenedor de 36 ml. El sedimento inorgánico se volcó sobre la bandeja grillada y se inspeccionó a fin de colectar moluscos (caracoles) y larvas de tricópteros que por su densidad (caparazón o casitas con granos de arena) pudieran quedar en esta fracción. El material de menor densidad se llevó a un volumen de 1200 ml y se submuestreó. Se tomaron submuestras de volumen final de 144, 216 o 288 ml dependiendo de la abundancia de individuos del taxa que se deseó fraccionar. El resto de la muestra fue revisado en bandeja plástica para separar la totalidad de los invertebrados menos abundantes en la muestra.

Con este procedimiento la mayoría de los taxa fueron colectados en su totalidad y solamente la abundancia de aquellos taxa con gran número de individuos por muestra fue estimada mediante el método arriba detallado. Los taxa fraccionados, en al menos una muestra, fueron (en orden decreciente de frecuencia de fraccionamiento): *Oligochaeta* (fraccionado en el 21 % de las muestras), *Chironomidae* sp3 (19 %), *Rhitroperla* sp1 (16 %), *Meridialaris chiloeensis* (12 %), *Hyalella* sp (10 %), *Turbellaria* (8 %), *Simulidae* sp1 (8 %), *Oxiethira* sp (7 %), *Limnaea* sp (6 %), *Chilina* sp (6 %), *Heleobia* sp (6 %), *Empididae* sp2 (2 %) y *Andesiops torrens* sp (0,2 %). El mínimo de abundancia estimada fue 40 y el máximo de 900 (individuos por Surber), aunque generalmente se aproximó a 100-200 individuos por Surber.

Capítulo 3: Diversidad comunitaria ecorregional de los invertebrados bentónicos en ecosistemas fluviales.

3.1. Introducción

Diferentes estudios han encontrado una correspondencia entre la estructura de la comunidad y el tipo de ecorregión a la que pertenecen (ej: Feminella 2000; Rabeni y Doisy 2000; Heino et al. 2002). Al menos en el aspecto trófico de la comunidad, dicha relación se vincula con el tipo de cobertura vegetal en las riberas (ej: Miserendino 2001; Tonkin 2014), la cual determina mayormente la disponibilidad de los recursos primarios (detrito y producción primaria).

Sin embargo, en ciertos casos no se halló una vinculación entre la ecorregión y las comunidades y sus atributos (Hawkins y Vinson 2000; Heino et al. 2002; Mykrä et al. 2004; Johnson et al. 2004) debido a que otros forzantes naturales actúan a escala local o de cuenca con mayor importancia sobre sus comunidades. En el caso de la comunidad de invertebrados bentónicos se destacan la conductividad, el tamaño de sustrato, el caudal y la velocidad de corriente (Miserendino 2001; Miserendino y Pizzolon 2003), disturbios naturales (Death y Winterbourn 1995; Tonkin y Death 2012) y el uso de la tierra en la cuenca de drenaje (Allan 2004). Se ha sugerido que la combinación de las características locales junto con la clasificación por ecorregiones podrían mejorar la capacidad de predecir los atributos de las comunidades de macroinvertebrados (Heino et al. 2002).

En cuanto al estudio de la diversidad en relación con diferentes escalas espaciales, Whittaker (1960) propuso desglosar a la diversidad en tres componentes: la diversidad local o diversidad α , la diversidad a mayor escala (regional) o diversidad γ , y el grado de cambio entre las diversidades α y γ o diversidad β . La manera más simple de describir a la diversidad es expresándola como la riqueza taxonómica de una comunidad. Así la diversidad α es la riqueza taxonómica de la comunidad en un sitio o a escala local, y la diversidad γ es la riqueza taxonómica de la metacomunidad o aquella a escala regional (Whittaker 1960; Leibold et al. 2004). En esencia hay dos formas de calcular la diversidad

β : directamente a partir de una relación matemática entre las diversidades α y γ (usando modelos aditivos o multiplicativos, independientes de la identidad de las especies ver: Jost 2007; Baselga 2010a), o bien mediante medidas de similitud entre las comunidades locales. Adicionalmente, hay diferentes medidas de similitud, todas multivariadas, y cada una de ellas permite analizar diferentes aspectos de los sistemas (Anderson et al. 2011).

Llegado a este punto es necesario profundizar el concepto de metacomunidad. Como se mencionara anteriormente, una metacomunidad se define a una escala espacial mayor a la localidad y representa al conjunto de comunidades locales relacionadas por la dispersión de los individuos de sus múltiples especies. Entre las causas que explican la dinámica de las metacomunidades se destacan el control ambiental (las características ambientales determinan el establecimiento y éxito de las poblaciones) y la dispersión o capacidad de moverse de los individuos de las distintas especies (Tonkin et al. 2015a; Heino et al. 2015c).

Existen cuatro perspectivas principales para explicar la estructura de las metacomunidades (Leibold et al. 2004), entre las cuales se destacan los conceptos de ordenamiento de especies y efecto de masa. El ordenamiento de especies (*species sorting*) ha sido identificado como uno de los mecanismos más importantes en el modelado de las metacomunidades (ver revisión en Heino et al. 2015c) y está vinculado directamente con el control ambiental, a capacidades de dispersión moderadas. El ordenamiento de especies enfatiza la importancia de las características ambientales para el establecimiento de las especies, es decir que en esta perspectiva es importante el nicho de las especies. Sin embargo, cuando la conectividad o la dispersión entre diferentes ambientes es alta, resulta dominante el efecto de masa (*mass effect*) como mecanismo estructurador de las comunidades. El efecto de masa enfatiza la importancia de las migraciones, de manera que poblaciones especies fuera de su nicho (donde son malas competidoras y pueden ser

excluidas de la comunidad) se mantienen gracias al aporte de individuos desde poblaciones establecidas en sitios favorables (donde son mejores competidoras).

A partir del párrafo anterior se deduce que las diferentes capacidades dispersivas de las especies influyen en el mecanismo preponderante que estructura a las metacomunidades (Tonkin et al. 2015a; Heino et al. 2015b). En esta estructura a nivel de metacomunidad es importante la distribución espacial de los ecosistemas afectada por los gradientes ambientales (la importancia del ordenamiento de especies crece con el gradiente) y por la escala (la importancia de los procesos espaciales crece con la extensión) (Heino et al. 2015a). Una forma de evaluar los aportes de los diferentes mecanismos involucrados en la estructuración de la metacomunidad consiste en “particionar” la diversidad β (Baselga 2010b) en componentes que cuantifican los principales fenómenos que explican la diversidad β : el anidamiento y el recambio de especies. El componente de anidamiento se relaciona con la pérdida de especies y se observa cuando los sitios pobres en especies son submuestras de los sitios más ricos. Este componente tiene origen en procesos espaciales como el efecto de masa. El recambio, por su parte, se relaciona con el reemplazo de especies entre distintas comunidades y tiene origen en el ordenamiento de especies (Baselga 2010b; Tonkin et al. 2015a). En este último caso, es más importante el reemplazo que la pérdida de especies

Debido a la naturaleza dendrítica de las redes de drenaje es esperable un cambio longitudinal en el mecanismo predominante en la estructuración de las comunidades. Se ha propuesto que en las cabeceras, donde el aislamiento es mayor, prevalece el ordenamiento de especies, mientras que en los sitios ubicados aguas abajo, donde hay mayor conexión con tributarios, predomina el efecto de masa y con este el control espacial

(Tonkin et al. 2015a; Tonkin et al. 2015b). Asimismo, debido a la alta densidad de arroyos de cabecera respecto de los arroyos y ríos mayores (Gomi et al. 2002), al mayor aislamiento y a la mayor heterogeneidad ambiental (Brown et al. 2011), se espera que las metacomunidades en las cabeceras fluviales tengan en comparación mayor diversidad β que las situadas aguas abajo (Finn et al. 2011).

En este capítulo se realizó una caracterización ambiental de los ríos presentes en las diferentes ecorregiones de Tierra del Fuego, así como de las comunidades de macroinvertebrados que los habitan, incluyendo un análisis de las metacomunidades de macroinvertebrados. Tanto la ecología básica como la aplicada se benefician de los aportes realizados en el campo de las metacomunidades. Desde el punto de vista de la conservación, diferentes medidas pueden ser tomadas de acuerdo al tipo de mecanismo que prevalece para estructurar a las comunidades (Baselga 2010b; Tonkin et al. 2016). Cuando prevalece el efecto de masa sería suficiente con conservar aquellos sectores más ricos en especies, mientras que si prevalece la ordenamiento de especies es necesario un esfuerzo mayor para conservar sitios con diferentes características ambientales aunque no necesariamente más ricos en especies. Por ello es necesario generar conocimiento de los patrones de riqueza (tanto locales como regionales) y de la variación en la composición de especies en la provincia de Tierra del Fuego.

3.1.1. Objetivos e Hipótesis

En este capítulo se trataron cuatro de los objetivos específicos planteados. Cabe destacar que los objetivos 1, 2 y 3 son parcialmente evaluados en el Capítulo 4 (sección 4.1.1), donde el análisis se centra en las ecorregiones de Transición y Cordillera.

Objetivo 1: Caracterizar los parámetros físicos, químicos y ambientales del ecosistema terrestre circundante (incluyendo el uso de la tierra) de ríos pertenecientes a las distintas

ecorregiones descriptas para la isla Grande de Tierra del Fuego (Estepa, Transición, Cordillera y Turbales).

Hipótesis 1: Las diferentes condiciones que distinguen a las ecorregiones, respecto a la vegetación terrestre dominante a escala de paisaje, son reflejadas de manera distintiva en sus sistemas fluviales.

Predicción 1: Los ríos de Cordillera poseerán mayor cobertura de dosel sobre el lecho fluvial que los de Estepa.

Predicción 2: Los ríos de Estepa tendrán menor aporte alóctono (menor cantidad de materia orgánica particulada), mientras que los ríos de Cordillera tendrán mayor aporte alóctono que los de las demás ecorregiones.

Predicción 3: Los ríos de Estepa tendrán mayor concentración de clorofila *a* (más autotróficos) que los ríos de Cordillera.

Predicción 4: Debido a la presencia de extensas zonas de turbera, el río de Turbales tendrá pH más bajo y mayor concentración de materia orgánica disuelta (medida como A440nm) que el resto de los ríos.

Objetivo 2: Caracterizar y comparar la estructura taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de ríos pertenecientes a las distintas ecorregiones descriptas para la isla Grande de Tierra del Fuego (Estepa, Transición, Cordillera y Turbales).

Objetivo 3: Caracterizar y comparar la estructura trófica funcional de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de ríos pertenecientes a las distintas ecorregiones descriptas para la isla Grande de Tierra del Fuego (Estepa, Transición, Cordillera y Turbales).

Hipótesis 2: La estructura funcional de las comunidades de macroinvertebrados

bentónicos difiere en los ríos pertenecientes a las distintas ecorregiones debido a las diferencias en la disponibilidad de recursos.

Predicción 1: En los ríos de la ecorregión de Cordillera la comunidad de macroinvertebrados presentará mayor biomasa de organismos colectores y fragmentadores.

Predicción 2: En los ríos de Estepa y Transición la comunidad de macroinvertebrados presentará mayor biomasa de organismos raspadores.

Objetivo 6: Estudiar la importancia de diferentes mecanismos en la estructuración de las metacomunidades de macroinvertebrados bentónicos de la provincia de Tierra del Fuego, con enfoque en los patrones de diversidad β a tres escalas espaciales: río, ecorregión y provincia.

Hipótesis 3a: La diversidad β (total) aumenta con la heterogeneidad ambiental, independientemente de la escala espacial considerada.

Predicción 1: La diversidad β se asociará de manera positiva con la heterogeneidad ambiental (medida como distancia euclidiana).

Hipótesis 3b: La diversidad β (total y de recambio) disminuye desde las cabeceras hacia las desembocaduras.

Predicción 1: La diversidad β será mayor entre los tramos altos.

Predicción 2: La diversidad β de recambio entre tramos altos será mayor que entre los tramos medios y los tramos bajos.

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. Sitio de estudio y diseño experimental

Se seleccionaron ríos pertenecientes a las cuatro ecorregiones de la provincia: ríos Lasifashaj, Olivia, Claro y Valdez (Cordillera), Ewan y San Pablo (Transición), Moat

(Turbales) y Cullen (región de Estepa). Las ecorregiones de Turbales y Estepa son las menos accesibles de las cuatro que posee la isla y en particular en la ecorregión de Turbales no hay caminos consolidados. Dada esa condición remota solo se realizó un muestreo en un único río de cada una de estas ecorregiones.

Se establecieron tres sectores de muestreo (detalles en Sección 2.1.1 del Capítulo 2) según la posición en el eje longitudinal del río, los que se denominaron tramos alto, medio y bajo. Los ríos de las cuatro ecorregiones se muestrearon una vez durante el verano del año 2013. Adicionalmente, los ríos de las ecorregiones de Transición y Cordillera fueron muestreados en invierno del año 2013. En cada tramo de muestreo se tomaron dos sitios de estudio y en cada uno de ellos tres muestras de macroinvertebrados con la red Surber (detalles en la Sección 2.5).

3.2.2. Variables medidas

Con la metodología detallada en el Capítulo 2 se determinaron las siguientes variables en los diferentes tramos de los ríos:

- Ambientales: físicas y químicas (temperatura, conductividad, pH, color del agua, nitratos, nitritos, fósforo reactivo soluble); hidrológicas (ancho húmedo, velocidad media y área de drenaje); materia orgánica particulada (fina bentónica, fina en suspensión y gruesa); concentración de clorofila *a*; características de la ribera (porcentaje de la cobertura de follaje).
- Biológicas: taxa de macroinvertebrados (mínimo nivel taxonómico posible, abundancia, biomasa y grupos funcionales alimentarios).

Adicionalmente se calcularon las distancias entre los diferentes tramos de muestreo (variables espaciales) empleando dos criterios. Por un lado se calculó la distancia en línea recta (llamada distancia geográfica) entre los tramos y para todas las combinaciones posibles (dentro de los ríos y entre ríos). Este cálculo se realizó empleando

las coordenadas geográficas de los tramos y el paquete *geosphere* (Hijmans 2016) de R Versión 3.1.1 (R Core Team 2016). Finalmente, se midió la distancia (sobre imágenes satelitales) entre los tramos dentro de los ríos siguiendo el recorrido real del río (llamada distancia real).

3.3. Análisis

Debido a limitaciones logísticas no se pudo realizar un muestreo completo en los ríos Claro, Cullen y Moat: únicamente se tomaron muestras en el tramo alto y el bajo del río Claro, medio y bajo del río Cullen, y bajo del río Moat. Teniendo en cuenta estas limitaciones del conjunto de datos, se emplearon diferentes combinaciones de datos para probar las hipótesis mencionadas. Para realizar la caracterización ambiental y biológica más general se emplearon los tramos bajos de todos los ríos muestreados (Objetivos 1, 2 y 3). Esta elección se debió a que únicamente dicho sector contó con un muestreo en todos los ríos elegidos y, principalmente, en todas las ecorregiones de la provincia. Por otra parte, para el Objetivo 6 se trabajó con los tramos de los ríos pertenecientes a las ecorregiones de Cordillera (excluyendo al río Claro) y de Transición.

Cabe destacar que el diseño de muestreo realizado fue ajustado en función del tiempo de doctorado y con el mismo se buscó conseguir la mejor representación de los ríos y ecorregiones, con énfasis en las ecorregiones de Transición y Cordillera (las cuales representan dos tercios de la superficie de la Provincia de Tierra del Fuego, 67 %) por las razones ya mencionadas. Por lo tanto, el análisis desarrollado debe considerarse una primera aproximación al estudio de las comunidades de invertebrados en toda la Isla ya que Estepa y Turbales fueron representadas por un solo río y, como se explicó antes, por un solo tramo.

3.3.1. Caracterización ambiental

Las diferencias entre ecorregiones fueron evaluadas mediante ANOVAs de un factor

(Ecorregión de cuatro niveles) para las variables: clorofila *a* del perifiton, pH, color del agua (A440nm), cobertura de follaje ribereño y MOP (gruesa y fina). En los casos en los que no se cumplieron los requisitos del ANOVA (la normalidad se probó con el test de Shapiro-Wilks y la homocedacia se evaluó en un gráfico residuos vs. predichos), se realizó la variante no paramétrica del análisis (Kruskall-Wallis). En los casos en los que se encontraron diferencias significativas se realizaron comparaciones múltiples por el método de Tukey-Cramer para muestras desiguales (Balzarini et al. 2008). Estos análisis se realizaron en el programa estadístico Infostat (Di Rienzo et al. 2016).

Por otra parte, se realizó un análisis de componentes principales con el objetivo de ordenar los sitios en función de las variables ambientales medidas. Para el análisis se emplearon las variables, anteriormente mencionadas, ya que *a priori* se espera que difieran entre ecorregiones. A esas variables se sumaron la conductividad (por haber sido considerada una buena predictora de invertebrados; Miserendino 2001) y los nutrientes. No se empleó la MOPG debido a que el momento de muestreo en el río Moat (verano tardío) coincidió con el comienzo de la senescencia, Del análisis final se eliminaron la concentración de Nitratos y Nitritos por baja correlación con los ejes (se mantuvieron las variables con correlación cercana o mayor que 0,4).

3.3.2. Caracterización biológica

Para los análisis estadísticos se consideró conveniente emplear la abundancia de individuos por Surber (ind. Surber⁻¹) en lugar de la densidad de individuos por metro cuadrado. De esta manera no se sobreestima a los taxa más abundantes respecto de los ausentes en una muestra o menos abundantes. Sin embargo, en las descripciones y en los gráficos se recurrió a mostrar la densidad de individuos expresada por metro cuadrado (ind. m⁻²) a fin de facilitar la comparación con otros trabajos. Por otra parte, las abundancias de las tres réplicas de Surber tomadas por sitio fueron promediadas con el

fin de obtener un mejor estimador de la abundancia por sitio muestreado, una mejor representación de la variabilidad dentro del sitio y evitar el fenómeno de pseudoreplicación en el análisis inferencial de las variables respuesta (Schank y Koehnle 2009).

Los datos de presencia/ausencia de los taxa en los sitios muestreados (dos sitios en cada tramo bajo) fueron empleados para estimar la diversidad α (por río muestreado). Debido a que dos ecorregiones estaban representadas únicamente por un río, no se calculó la diversidad γ ecorregional (Astorga et al. 2014) para comparar a las cuatro ecorregiones. La diversidad α fue rarefaccionada debido a las diferentes abundancias en los tramos muestreados (ver Figura 3-5 B). Además con los datos obtenidos de las muestras de macroinvertebrados, se determinaron por sitio: la densidad media (ind. m⁻²), la biomasa media (g m⁻²), el porcentaje de taxa EPT y las biomásas relativas de cada GFA (relativas a la biomasa total para evitar el efecto de las grandes diferencias de biomasa, ver Figura 3-6). La clasificación por taxa EPT consiste en analizar solamente a los Insectos que pertenecen a los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (EPT) que es ampliamente utilizada debido a la sensibilidad de las especies pertenecientes a estos órdenes a cambios en el ambiente (Miserendino 1995). Todas estas variables se compararon entre ecorregiones empleando ANOVAs (o la variante no paramétrica Kruskal-Wallis) de un factor “Ecorregión” de cuatro niveles, seguido de un análisis de comparaciones múltiples Tukey-Cramer para muestras desiguales.

Con el fin de indagar semejanzas y diferencias en las comunidades de macroinvertebrados de los diferentes ríos, se realizó un Análisis de Correspondencia con los datos de abundancia (se empleó el número de individuos colectados por Surber). Se retuvieron para el análisis a aquellos taxa presentes en al menos 10 % de las muestras y las abundancias fueron logaritmo (x+1) transformadas previo al análisis.

3.3.3. Mecanismos estructuradores de la metacomunidad

Partición de la varianza

Con el fin de explorar el rol de las variables ambientales y espaciales en la estructuración de la comunidad se realizaron análisis parciales de redundancia. Este método particiona la varianza explicada entre los componentes: ambiental, espacial y contribución compartida. Esta metodología se empleó para evaluar a las comunidades de las ecorregiones de Transición y Cordillera, y además evaluar los roles de las variables ambientales sobre dos grupos de macroinvertebrados con potenciales diferencias en la capacidad de dispersión. Para esto, se dividió la matriz entre macroinvertebrados exclusivamente acuáticos y aquellos que poseen un estadio alado en el ciclo de vida (es decir, insectos).

Las matrices de macroinvertebrados fueron transformadas mediante la transformación de Hellinger (Legendre y Gallagher 2001) empleando la función *decostand* del paquete *vegan* (Oksanen et al. 2016) de R. Se empleó una serie de vectores espaciales para representar la distribución de los tramos muestreados, empleando coordenadas principales de matrices de proximidad siguiendo a Tonkin *et al.* (2015a). Este método transforma la matriz de distancias en variables que pueden ser usadas en métodos de ordenamiento restringido. Las variables espaciales incluidas en este análisis fueron latitud, longitud y altitud. Con el fin de emplear variables no correlacionadas y significativas en el análisis parcial, se realizaron análisis preliminares empleando las funciones *rda* y *step* del paquete *vegan* de R. En estos análisis se incluyeron en primera instancia a todas las variables explicatorias (las ambientales y espaciales se evaluaron por separado) y, de a pasos, se seleccionan las variables significativas y con un factor de inflación de la varianza menor a 10 (lo que indica que las variables no están correlacionadas). Los porcentajes explicados por cada tipo de variable, compartidos y no

explicados fueron obtenidos siguiendo a Zuur *et al* (2007) y empleando la función *rda* del paquete *vegan* de R (Oksanen et al. 2016).

Patrones de diversidad β

Para examinar si la diversidad β a diferentes escalas se estructura más a través de anidamiento o recambio, se calculó la diversidad β siguiendo la metodología de Baselga (2010b) para calcular un índice entre múltiples sitios y particionar ese valor en los componentes de anidamiento y recambio. Estos índices se calculan en base a un índice de disimilitud (en este trabajo se eligió el de Sorensen) y de aquí en adelante se los llamará: β_{sor} (diversidad β total), β_{ani} (componente de anidamiento) y β_{rec} (componente de recambio). Para estos análisis se empleó un único valor por localidad de muestreo, de manera que todas las muestras registradas en un tramo (6 muestras, tres por sitio de muestreo, ver sección 2.2.1 del Capítulo 2) fueron empleadas para construir la tabla de presencia/ausencia de taxa.

Se calcularon los tres índices de la diversidad β para las diferentes escalas tratadas (considerando los datos obtenidos de los ríos provenientes de la ecorregión de Transición y de Cordillera): provincial (sector argentino de la isla), ecorregional y por río. Debido a que las ecorregiones de Transición y Cordillera fueron representadas por un número desigual de ríos y tramos (6 tramos en Transición y 9 en Cordillera), se realizó un remuestreo para calcular la diversidad β entre múltiples sitios en la ecorregión de Cordillera (Baselga 2010b). El remuestreo consistió en tomar 100 muestras al azar de 6 tramos de la ecorregión de Cordillera y calcular la diversidad β promedio. Este procedimiento garantiza que los índices ecorregionales sean comparables. Las estimaciones de la diversidad β se realizaron empleando el paquete *betapart* (Baselga et al. 2013) de R Version 3.1.1 (R Core Team 2016).

Para evaluar la influencia de las variables ambientales y espaciales sobre la

diversidad β se realizaron test de correlación de Mantel (Legendre et al. 2005) empleando el coeficiente de Pearson. Debido a que la correlación entre las variables ambientales y espaciales no fue significativa ($p = 0,19$ a nivel provincial; $p = 0,34$ para Cordillera y $p = 0,08$ para Transición, test de Mantel) no se empleó el test de Mantel parcial (Astorga et al. 2012). La distancia ambiental fue medida como la distancia Euclidiana entre pares de localidades (es decir, entre pares de tramos), empleando las variables ambientales estandarizadas. Estos análisis se llevaron a cabo empleando el paquete *vegan* de R Version 3.1.1 (R Core Team 2016). El número de permutaciones usadas fue el máximo posible, excepto en el caso del análisis a escala de provincia (número de permutaciones = 10000). Dentro de los ríos la diversidad beta no pudo ser analizada estadísticamente debido a dos razones: 1) como se trata de distancias entre pares de sitios estas no son independientes y no se pueden tratar por métodos clásicos de correlación; 2) para cada río se evaluaron tres tramos de muestreo, lo que equivale a 3 combinaciones posibles de distancias, lo cual es insuficiente para realizar análisis de permutaciones confiables. Sin embargo se presentan gráficamente los resultados a modo descriptivo.

Para examinar si distintos sectores dentro de los ríos son estructurados más por anidamiento que por recambio (Tonkin et al. 2015b), se calcularon los tres índices de diversidad para cada ubicación en la cuenca: sectores altos, medios y bajos. La influencia de las variables ambientales y geográficas sobre la diversidad β se evaluaron mediante análisis de Mantel. No se emplearon análisis de Mantel parcial debido a que las variables ambientales y geográficas no correlacionaron significativamente en ninguno de los sectores (alto: coeficiente = 0,37 y $p = 0,07$, medio: coeficiente = -0,02 y $p = 0,58$, y bajo: coeficiente = 0,24 y $p = 0,23$).

En el caso de los análisis de diversidad β realizados a diferentes escalas, los

análisis de Mantel se emplearon para corroborar la Hipótesis 3a. En el caso de los análisis de Mantel aplicados a la diversidad β en diferentes sectores de la cuenca, estos análisis se realizaron para complementar el análisis de las particiones de la diversidad β y así contribuir a dilucidar el rol de las variables ambientales y geográficas como estructuradoras de los ensambles de macroinvertebrados en diferentes sectores de las cuencas.

Se evaluó la estructuración temporal de la diversidad β en los diferentes sectores dentro de las cuencas se calculó la diversidad β (total y particiones) entre las estaciones de verano e invierno en cada tramo muestreado. Estos análisis se llevaron a cabo empleando el paquete *betapart* (Baselga et al. 2013) de R Version 3.1.1 (R Core Team 2016). Las diferencias entre tramos fueron analizadas mediante ANOVAs de un factor (Tramo, tres niveles) en el paquete estadístico Infostat (Di Rienzo et al. 2016). Cabe aclarar que a lo largo de la tesis se consideraron los tramos de un río independientes debido a que la distancia entre tramos (sobre el curso del río) fue mayor a 3 km.

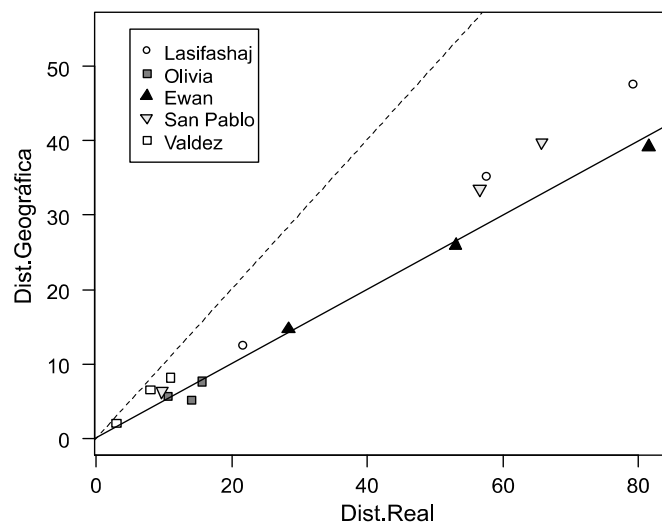


Figura 3-1. Distancia en línea recta en función de la distancia real entre sitios ubicados dentro de la misma cuenca. (A-M, A-B, B-M). Línea de puntos: ordenada cero y pendiente 1; línea continua: ordenada cero y pendiente 0,5.

Cabe destacar que al graficar la distancia geográfica (en línea recta) con la distancia real en el cauce (Figura 3-1) en cada río, se evidenció que la distancia real es

aproximadamente el doble que la distancia en línea recta (los puntos se mantienen sobre la línea de pendiente 0,5). Claramente los organismos de vida completamente acuática solo pueden dispersarse a través del cauce fluvial, salvo que ocurra zoocoria (por ejemplo, mediada por aves y mamíferos), mientras en el caso de los insectos con estado adulto terrestre, estos pueden dispersarse entre sitios sin la restricción de seguir el cauce fluvial. Sin embargo, el vuelo en muchos insectos también es limitado y cruzar cuencas a través del paisaje terrestre puede representar una barrera física. Así se decidió de manera conservativa que la mejor estimación de distancia para las comparaciones dentro de los ríos era la medida sobre el cauce.

3.4. Resultados

3.4.1. Caracterización ambiental

Características de las riberas y aportes alóctonos de materia orgánica

Los tramos bajos de los ríos analizados tuvieron cobertura de follaje nula sobre el cauce, con excepción del río Olivia (Cordillera). Cabe destacar que el río Cullen, de Estepa, fue el único que no presentó bosque en la cuenca, mientras que en muchos de los demás ríos se registró presencia de bosque a distancias menores de 60 m del cauce (excepto en el río Ewan, donde la distancia fue de aproximadamente 500 m).

La cantidad de hojarasca (Figura 3-2 A) colectada varió significativamente entre ecorregiones (Kruskal-Wallis, $p = 0,02$). El valor más alto correspondió a Turbales ($2,76 \pm 0,60 \text{ g m}^{-2}$) y difirió de las cantidades colectadas en Estepa y Transición ($<0,01 \text{ g m}^{-2}$). La cantidad de hojarasca en Cordillera tuvo un valor intermedio ($0,62 \pm 0,53 \text{ g m}^{-2}$).

La MOPG tuvo mayor valor en la ecorregión de Cordillera que en las restantes ecorregiones (Figura 3-2 B), aunque la diferencia no fue significativa (Kruskal-Wallis, $p = 0,43$). La MOPFB fue mayor en las ecorregiones de Cordillera y Turbales (Figura 3-2

C), pero no difirió significativamente entre ecorregiones (Kruskal-Wallis, $p = 0,06$).

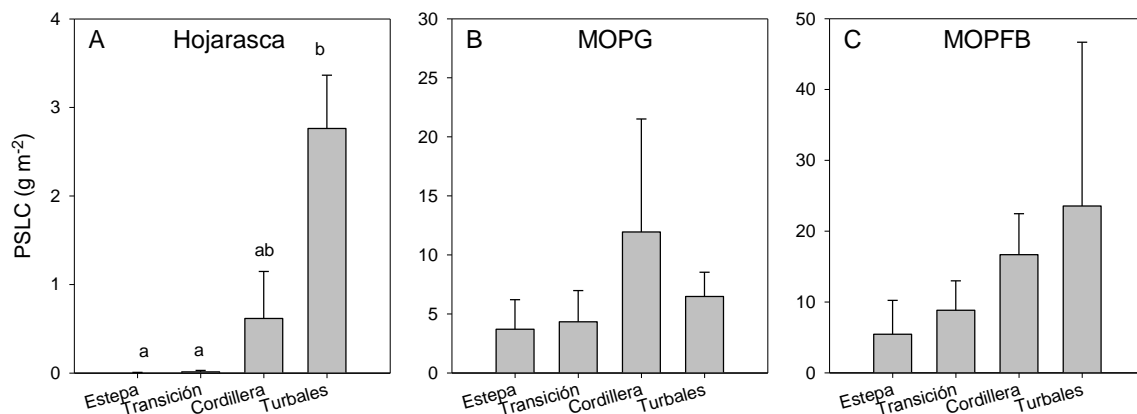


Figura 3-2. Peso seco libre de ceniza (media \pm DE) de A) Hojarasca, B) MOPG y C) MOPFB colectadas en las cuatro ecorregiones de la provincia de Tierra del Fuego.

Otras variables ambientales

Las principales variables ambientales de los ríos estudiados en cada ecorregión se presentan en la Tabla 3-1. La temperatura fue mayor en los ríos a la ecorregión de Transición y menor en el río de Estepa (Cullen). Los ríos de la ecorregión de Cordillera y Turbales (sur de la isla) tuvieron temperaturas semejantes e intermedias. La conductividad fue mayor en el río de Estepa ($\sim 500 \mu\text{S}/\text{cm}$), casi diez veces más alta que la menor registrada (Olivia, ecorregión de Cordillera). El valor más alto de pH se registró en la ecorregión de Estepa (en el río Cullen) y el menor en la de Turbales (en el río Moat) y en Cordillera (en el río Lasifashaj).

Los ríos con menor área de drenaje pertenecieron a las ecorregiones del sur de la isla, asociado a la geomorfología de la zona. A pesar de esto y en coincidencia con el gradiente de precipitaciones que disminuye hacia el noreste de la isla, se registraron los menores cauces en los ríos del norte. Por ejemplo, un gran contraste se da entre el río Cullen y el río Olivia, que siendo el área de drenaje del río Cullen más de cuatro veces mayor posee un ancho de cauce aproximadamente diez veces menor.

Tabla 3-1. Principales parámetros físicos, químicos (valor medido con el equipo HI9828) e hídricos de las cuencas estudiadas ($n=1$). * Ancho húmedo del río Olivia: debido a la fuerte

velocidad de la corriente y a la profundidad no se pudo medir el ancho, el cual fue estimado. *
Velocidad media de ríos Ewan y San Pablo: valor medido en una campaña de noviembre 2012.

	Estepa	Cordillera				Transición		Turbales
	Atlántico	Beagle		Pacífico (Fagnano)		Atlántico		Beagle
	Cullen	Lasifashaj	Olivia	Claro	Valdez	Ewan	San Pablo	Moat
Temperatura (°C)	5,79	9,81	9,62	10,70	9,58	11,38	13,02	9,53
pH	8,28	6,74	7,45	7,40	7,03	8,31	7,43	6,89
Conductividad (µS/cm)	495	103	47	118	90,5	183	102	78
Ancho húmedo (m)	2,3	30	20*	27,5	14	21	17	32
Velocidad media (m/s)	0,72	0,54	0,71	0,49	0,43	0,17*	0,56*	0,99
Área de drenaje (km ²)	862	420	197	503	135	1023	469	435

Tabla 3-2. Concentración de nutrientes en los tramos bajos de los ríos muestreados. Referencias: la mayoría de los datos: media ± DE, nitratos: datos sin DE corresponden a ríos en los cuales una de las muestras registró concentración por debajo del límite de detección; N.D.: no detectado.

Ecorregión	Río	Nitritos (µmol/L)	Nitratos (µmol/L)	Fosfatos (µmol/L)
Estepa	Cullen	1,00 ± 1,35	0,27	0,08 ± 0,02
	Lasifashaj	0,11 ± 0,01	1,67	0,07 ± 0,05
Cordillera	Olivia	0,07 ± 0,04	0,68	0,10 ± 0,02
	Claro	0,05 ± 0,03	N.D.	0,11 ± 0,02
	Valdez	0,16 ± 0,18	0,52 ± 0,11	0,06 ± 0,02
Transición	Ewan	0,12 ± 0,001	0,52 ± 0,23	0,10 ± 0,01
	San Pablo	0,21 ± 0,15	11,55	0,08 ± 0,02
Turbales	Moat	0,09 ± 0,02	0,33 ± 0,10	0,07 ± 0,04

La concentración de nitritos fue en general menor a 0,3 µmol/L, excepto en el río de Estepa (Cullen) donde fue al menos tres veces mayor que en el resto de los ríos (Tabla 3-2). La concentración de nitratos se encontró por debajo del límite de detección en la mayoría de las muestras y, en general, no superó los 2 µmol/L. La excepción se encontró en el río San Pablo donde alcanzó seis veces dicho valor, aunque tal valor no se registró en los muestreos realizados en las restantes épocas del año. Por último, la concentración de fosfatos no superó los 0,2 µmol/L y fue homogénea en todos los ríos muestreados. Cabe destacar la alta variabilidad entre las muestras pertenecientes al mismo río (observar

los DE en la Tabla 3-2).

Por otra parte, la concentración de clorofila *a* del perifiton no difirió entre las ecorregiones (Kruskal-Wallis, $p=0,25$ y Figura 3-3), pero fue considerablemente mayor y con una alta variación en la ecorregión de Turbales ($13,90 \pm 5,50 \text{ mg m}^{-2}$).

Finalmente, se analizaron el pH y el color del agua. El pH no mostró diferencias significativas entre ecorregiones (Kruskal-Wallis, $p=0,23$); mientras que el color del agua fue más intenso en las ecorregiones de Estepa y Turbales que en la de Cordillera (Kruskal-Wallis, $p=0,01$).

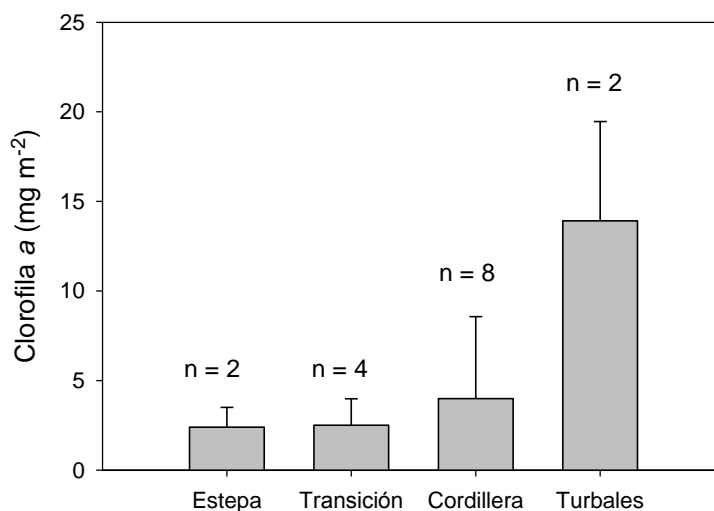


Figura 3-3. Concentración de clorofila *a* (media \pm DE) en las cuatro ecorregiones de la provincia de Tierra del Fuego.

Ordenamiento en función de las características ambientales

En el análisis de componentes principales explicó el 77 % de la variabilidad en los dos primeros ejes. Las variables más influyentes en la separación de los ríos fueron la conductividad, la MOPFB y el pH (en el primer eje o PC1, Tabla 3-3), y el color del agua, la concentración de clorofila *a* y PRS (en el segundo eje o PC2, Tabla 3-3).

En términos generales se observó que los ríos de la ecorregión de Cordillera mostraron tanta variación en el primer eje (asociado al pH, conductividad y MOPFB) como los ríos de Transición (por variación se entiende el grado de dispersión en el eje),

mientras que fueron más variables en el segundo eje (concentración de clorofila *a*, color del agua y PRS). También se pudo observar una diferenciación de los ríos Cullen (Estepa), Ewan (Transición) y Moat (Turbales). El río Ewan (Transición) fue más semejante al río Cullen, en términos de variables ambientales, mientras que el río San Pablo (Transición) fue más semejante a los ríos de Cordillera.

Tabla 3-3. Correlación de las variables ambientales con los dos primeros ejes del ACP. En negrita se resaltan las variables que más contribuyeron en cada eje.

Variable	PC1 (49,4%)	PC2 (27,5%)
Clorofila <i>a</i>	-0,10	-0,43
Color (A440)	0,08	-0,80
pH	0,38	0,13
Conductividad	0,79	-0,07
MOPFB	-0,46	0,01
PRS	0,07	0,38

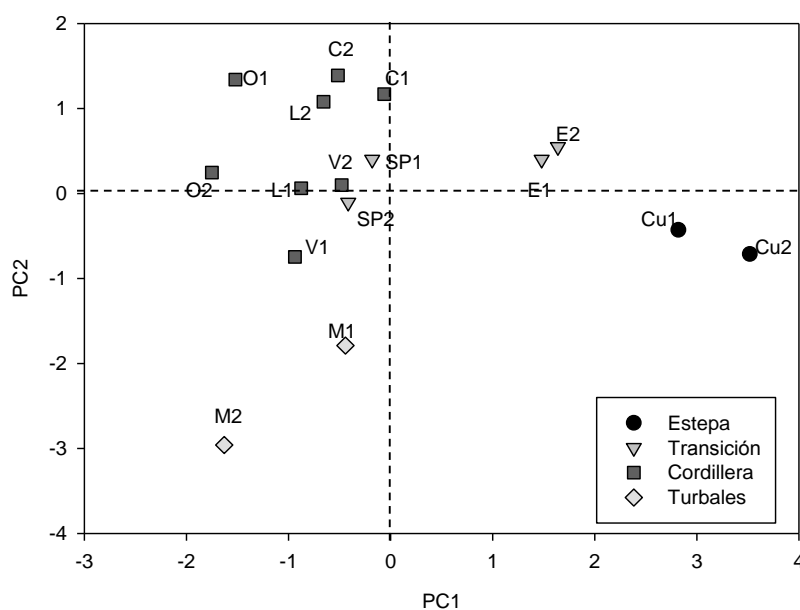


Figura 3-4. Biplot del análisis de componentes principales (ACP) realizado en base a las variables ambientales medidas en los tramos bajos (n tramo = n sitio = 2) de ríos de las cuatro ecorregiones de la provincia. Se nombraron los puntos según el río al que pertenecen: Cullen (Cu), Ewan (E), San Pablo (SP), Claro (C), Lasifashaj (L), Olivia (O), Valdez (V) y Moat (M).

De acuerdo a lo esperado, el río Moat tuvo valores más altos de A440 (mayor color de agua) y pH bajo en comparación con los ríos que no atraviesan turbales (como el Cullen y el Ewan). Al contrario de lo esperado, fue el río Moat el que mostró mayor

concentración de clorofila *a*, y no el río Cullen o los ríos de Transición. Los ríos Cullen y Ewan tuvieron los valores más bajos de MOPFB.

3.4.2. Caracterización Biológica

Se identificaron 73.663 macroinvertebrados (número total incluyendo todos los tramos y ríos) pertenecientes a 74 taxa entre los que se incluyen 14 especies, 22 géneros, 1 subfamilia, 14 familias y 4 órdenes comprendidos en 8 clases (Anexo 3). El 62 % de estos ejemplares fueron identificados a nivel de familia e inferiores. La mayoría de los individuos (50 % de abundancia y 56 % biomasa) pertenecieron a Insecta, seguidos de Annelida (35 % de abundancia y 18% de biomasa) y de Crustacea (9 % de abundancia y 11 % de biomasa). De los 74 taxa identificados en todo el estudio, 9 fueron exclusivos de los tramos bajos en la ecorregión de Cordillera, 7 de Estepa, 3 de Turbales y 1 de Transición.

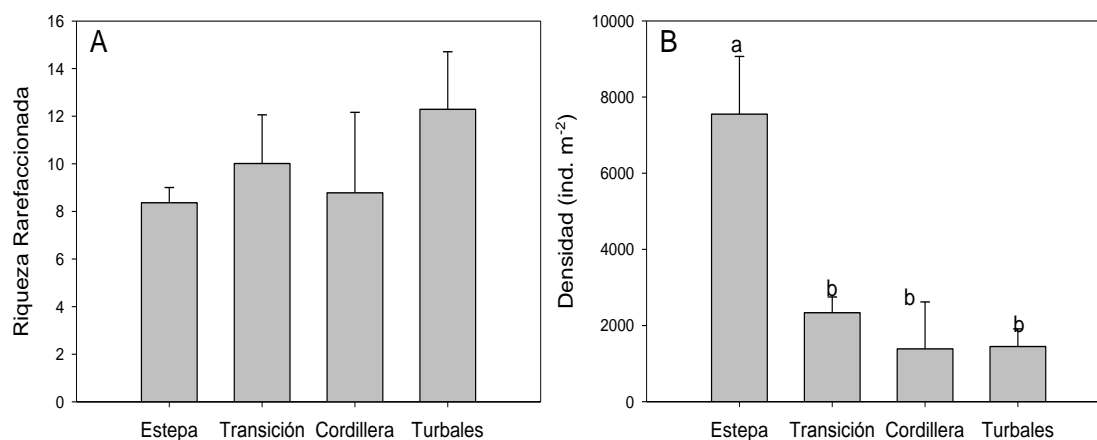


Figura 3-5. A) Riqueza rarefaccionada y B) densidad (media \pm DE) de macroinvertebrados en las cuatro ecorregiones de la provincia. Las ecorregiones de Estepa y Turbales están representadas por un único río, la de Transición por dos y la de Cordillera por cuatro. Letras diferentes indican medias diferentes.

Considerando los tramos bajos (ver sección 3.2.), la riqueza de macroinvertebrados (o diversidad α , Figura 3-5 A) fue menor en el río de la ecoregion de Estepa (Cullen) y mayor en el río de la ecoregión de Turbales (Moat), mientras que en las ecoregiones de Transición y Cordillera se registraron riquezas intermedias. Sin

embargo, no se encontraron diferencias significativas de riqueza entre las ecorregiones de la provincia (ANOVA, $p = 0,45$). Por otra parte, la mayor densidad de macroinvertebrados (Figura 3-5, B) se registró en la Estepa (representada por el río Cullen), y fue entre dos a cuatro veces superior a la del resto de los ríos agrupados por ecorregión (Figura 3-5 B, ANOVA, $p = 0,0001$).

La biomasa de macroinvertebrados fue considerablemente mayor en Estepa que en las restantes ecorregiones (ANOVA, $p < 0,0001$). Así mismo, la biomasa en Transición también fue mayor a la de Cordillera, mientras que la de Turbales no difirió respecto de estas dos ecorregiones (Figura 3-6).

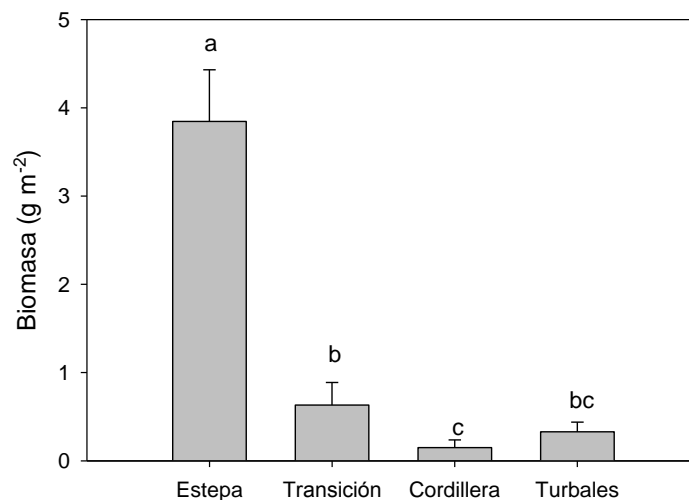


Figura 3-6. Biomasa de macroinvertebrados (media \pm DE) por ecorregión. Letras diferentes indican medias diferentes (ANOVA, $p < 0,0001$ y test Tukey post hoc $p < 0,05$).

Los taxa EPT (Figura 3-7) fueron más abundantes (respecto del total de macroinvertebrados) en Turbales que en Estepa y Cordillera, mientras que en Transición la contribución a la abundancia fue intermedia (Kruskal-Wallis, $p = 0,01$).

Los grupos funcionales de alimentación que más aportaron a la biomasa de la comunidad fueron los colectores y los raspadores. Por una parte, predadores, filtradores y fragmentadores fueron proporcionalmente más importantes en Cordillera y Turbales respecto de Estepa y Transición (aunque no significativamente, Kruskal-Wallis, $p_{\text{predadores}} = 0,09$, $p_{\text{filtradores}} = 0,44$ y $p_{\text{fragmentadores}} = 0,09$). Por otra parte, los colectores tuvieron

mayor biomasa relativa en Cordillera que en Transición y Turbales, pero no difirió de Estepa (Kruskal-Wallis, $p = 0,02$). Por último, los raspadores tuvieron biomazas superiores al 60 % en Estepa, Transición y Turbales mientras que en Cordillera la biomasa fue 41 % (± 15). La menor biomasa de raspadores en Cordillera difirió de las biomazas relativas de Transición y Turbales, pero no de la de Estepa (Figura 3-8 B).

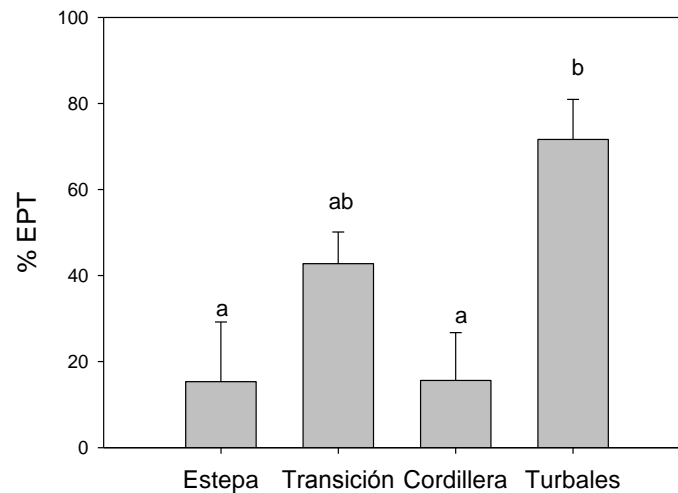


Figura 3-7. Porcentaje de abundancia (media \pm DE) de taxa EPT (expresado sobre el total) en las ecorregiones de la provincia. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medianas (Kruskal-Wallis, $p=0,01$).

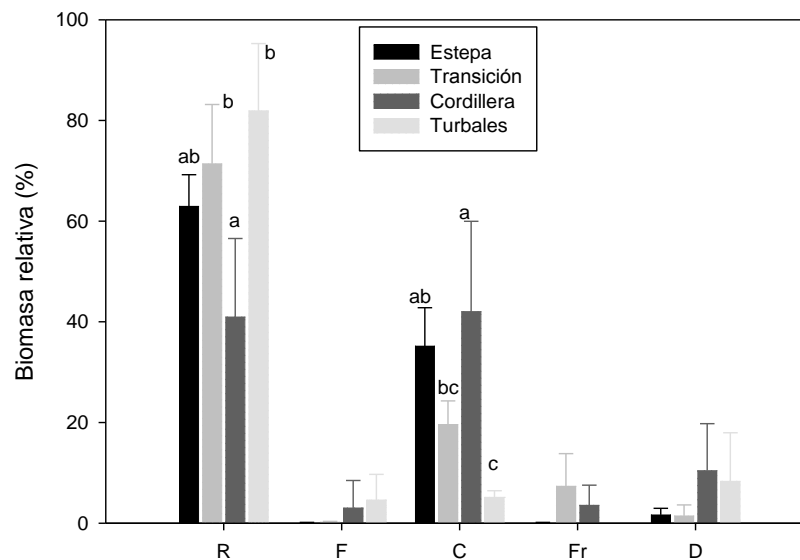


Figura 3-8. Biomasa relativa (% biomasa/biomasa total) de los GFA en cada Ecoregión (media \pm DE). R: raspadores; F: filtradores; C: colectores; Fr: fragmentadores; D: predadores. Letras diferentes indican diferencias entre las ecorregiones (Kruskal-Wallis, $p<0,05$).

Ordenamiento en función de la composición de la comunidad

El análisis de correspondencia de las abundancias de los taxa de macroinvertebrados explicó el 66 % de la variación en los tres primeros ejes. En el ordenamiento (Figura 3-9, A) AC1 (primer eje) explicó el 39,6 %, mientras que AC2 (segundo eje) el 14,3 %.

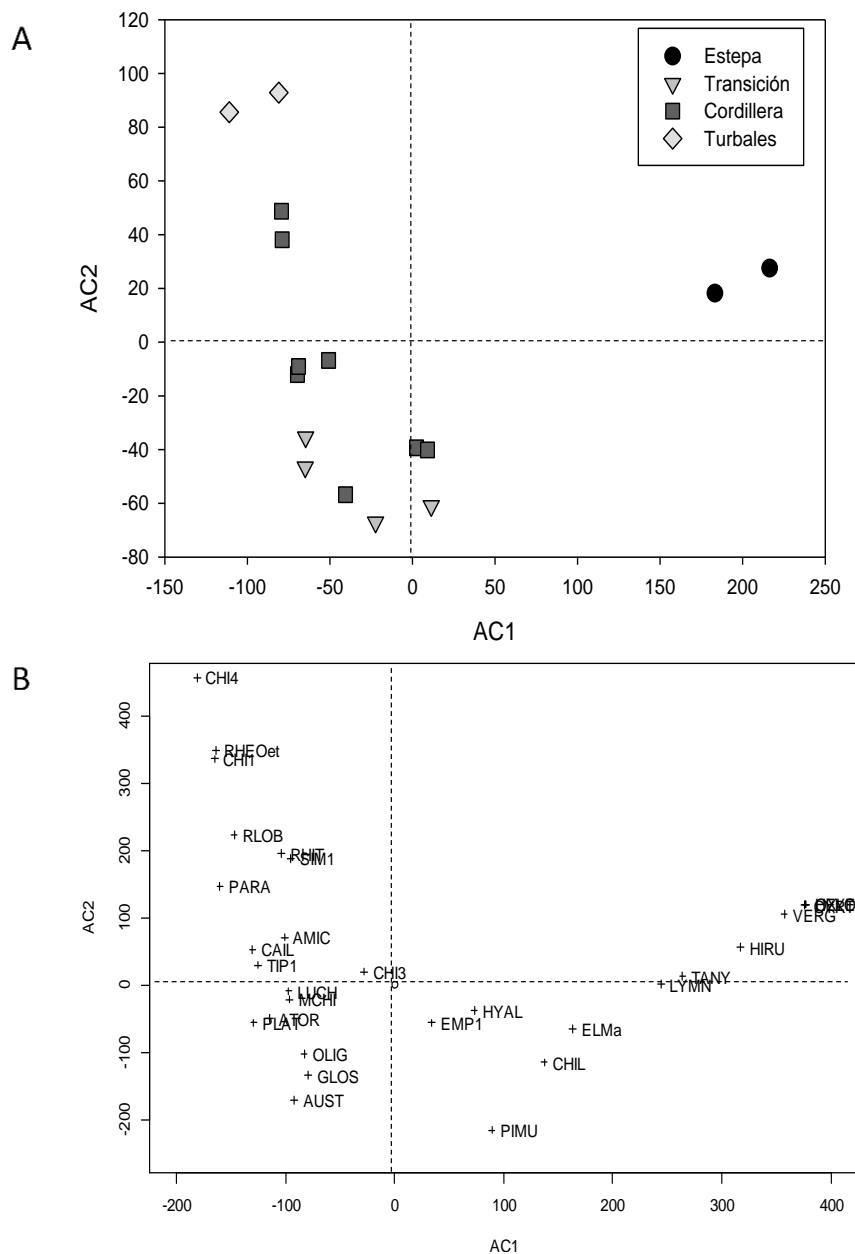


Figura 3-9. Biplot del análisis de correspondencia de las abundancias de los macroinvertebrados en ríos de las cuatro ecorregiones de la provincia de Tierra del Fuego. A) Ordenamiento de los sitios y B) ordenamiento de las especies.

En AC1 se separó el río de Estepa del resto de los ríos. Dicho río se caracterizó por una comunidad de macroinvertebrados con altas abundancias de *Lymnaea* sp,

Hirudinea, *Oxyethira* sp y Tanypodinae spp, tres taxa exclusivos (Scirtidae, *Heleobia* sp y *Verger* sp) y bajas abundancias de *A. torrens*, *Luchoelmis* sp y *M. chiloeensis* y (abundantes en la mayoría de los restantes ríos). En AC2 se observó una diferenciación del río de Turbales y, en menor medida, de un río de Cordillera (Valdez). Estos se caracterizaron por abundancias altas de *Chironomidae* sp1, *Chironomidae* sp4 y *Rheochorema* spp (estadios tempranos). Los restantes ríos, pertenecientes a las ecorregiones de Cordillera y Transición (ríos Lasifashaj, Olivia, Ewan, San Pablo y Claro), se ubicaron próximos entre sí y en términos generales tuvieron abundancias promedio en los taxa empleados en el análisis.

Partición de la varianza

La composición de la comunidad de macroinvertebrados estuvo controlada en mayor medida por variables ambientales que por variables espaciales, en los tres casos analizados (Figura 3-10). Los macroinvertebrados de dispersión exclusivamente acuática tuvieron menor aporte de las variables espaciales y ambientales que aquellos que poseen un estadio de vida terrestre y dispersión aérea.

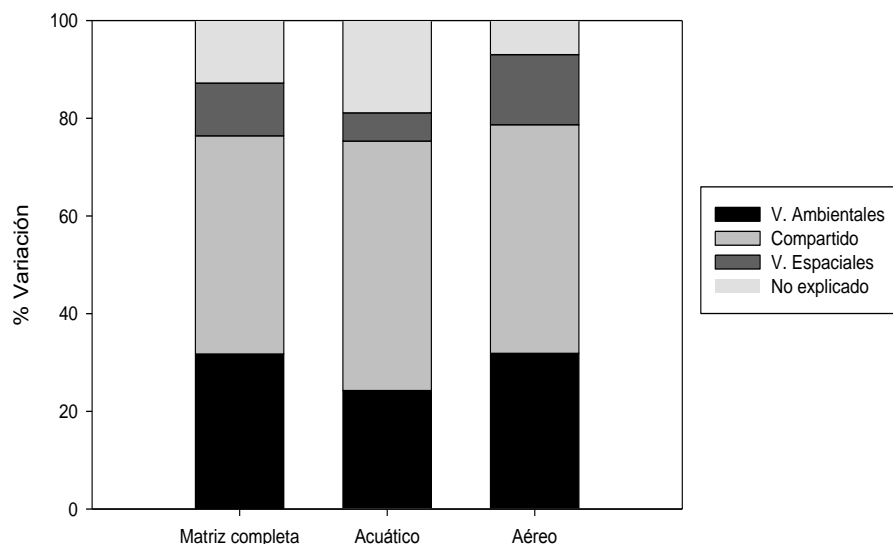


Figura 3-10. Porcentaje de variación de la comunidad de invertebrados explicada por las variables ambientales, las espaciales, compartido por variables ambientales y espaciales, y porcentaje no explicado. Se grafican los porcentajes para la matriz total de macroinvertebrados, para los invertebrados de dispersión exclusivamente acuática y para aquellos con un estadio de dispersión

aérea (insectos).

3.4.3. Patrones de diversidad β

Diversidad β provincial

Considerando los ríos muestreados en las ecorregiones de Transición y Cordillera, con representación en los tres tramos estudiados, el análisis de diversidad β entre múltiples sitios arrojó un valor de $\beta_{sor} = 0,78$. La partición de dicho índice en las componentes de anidamiento y recambio indicó un mayor aporte (diez veces mayor) del componente $\beta_{rec} = 0,71$ que el de $\beta_{ani} = 0,07$. Por otra parte, se halló que la diversidad β_{sor} se correlacionó positivamente (coeficiente de correlación = 0,42) con la distancia ambiental entre los pares de sitios (test de Mantel, $p = 0,003$). También se halló una correlación positiva (coeficiente de correlación = 0,49) entre la β_{sor} y la distancia geográfica (test de Mantel, $p = 0,0002$).

Diversidad β por ecorregiones (transición y cordillera)

El análisis mostró valores similares de diversidad β para las ecorregiones de Transición ($\beta_{sor} = 0,58$) y Cordillera ($\beta_{sor} = 0,59$). Sin embargo, la partición de la diversidad β_{sor} en sus componentes reveló que el anidamiento en la región de Transición ($\beta_{ani} = 0,14$) fue el doble que en la región de Cordillera ($\beta_{ani} = 0,07$). De todas formas, el componente de recambio fue importante en ambas ecorregiones (Transición: $\beta_{rec} = 0,44$ y Cordillera: $\beta_{rec} = 0,52$).

La β_{sor} se correlacionó positiva y significativamente (test de Mantel, $p < 0,05$) con las distancias ambientales y geográficas en ambas ecorregiones (Tabla 3-4). Se pudo observar que la distancia ambiental tuvo en ambas ecorregiones coeficientes parecidos, pero la distancia geográfica tuvo menor coeficiente en la ecorregión de Cordillera (Tabla 3-4).

Tabla 3-4. Resultados del test de Mantel para la correlación entre la matriz de β sor y las matrices de distancia ambiental y geográfica analizadas por Ecorregión.

	Coefficiente	Significancia	Permutaciones
Ambiental			
Transición	0,67	0,002	720
Cordillerana	0,62	0,002	999
Geográfica			
Transición	0,72	0,004	720
Cordillerana	0,30	0,028	999

Diversidad β en cada río

La diagonal inferior del gráfico de distancia ambiental (distancia euclidiana) en función de la distancia geográfica real (Figura 3-11) se encontró libre de datos, lo que indica que los pares de tramos ubicados a mayores distancias tienden a ser más diferentes en base a sus características ambientales. Además, cuando las distancias son relativamente cortas (menores a 40 km siguiendo el curso del río) la diferencia ambiental entre pares de tramos ubicados en el mismo río puede tomar valores tanto bajos como altos.

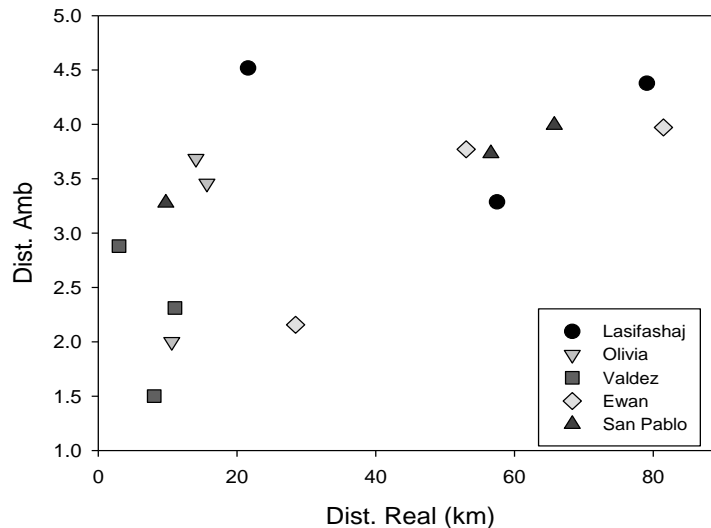


Figura 3-11. Diversidad β sor en función de la distancia ambiental en función de la distancia real. Estas relaciones no se analizaron por el test de Mantel.

La diversidad β sor entre pares de tramos pertenecientes al mismo río mostró una tendencia a variar función de la distancia ambiental (Figura 3-12 A), principalmente en la región de Cordillera. Sin embargo esta tendencia fue débil y no mostró un patrón claro para cada río (datos no mostrados).

La diversidad β por río (Figura 3-12 A) fue más homogénea en los ríos de Transición que entre los ríos de Cordillera, en coincidencia con las menores diferencias entre las distancias ambiental y real (Figura 3-12 B y C). El componente de anidamiento, en cambio, fue mayor en el río Ewan y relativamente homogéneo en los restantes ríos (Figura 3-12 A). Cabe destacar que la distancia real fue mucho menor en los ríos Olivia y Valdez que en los restantes ríos (Figura 3-12 B) y que el río Valdez mostró tanto la menor distancia real como ambiental (Figura 3-12 B y C) entre todos los ríos.

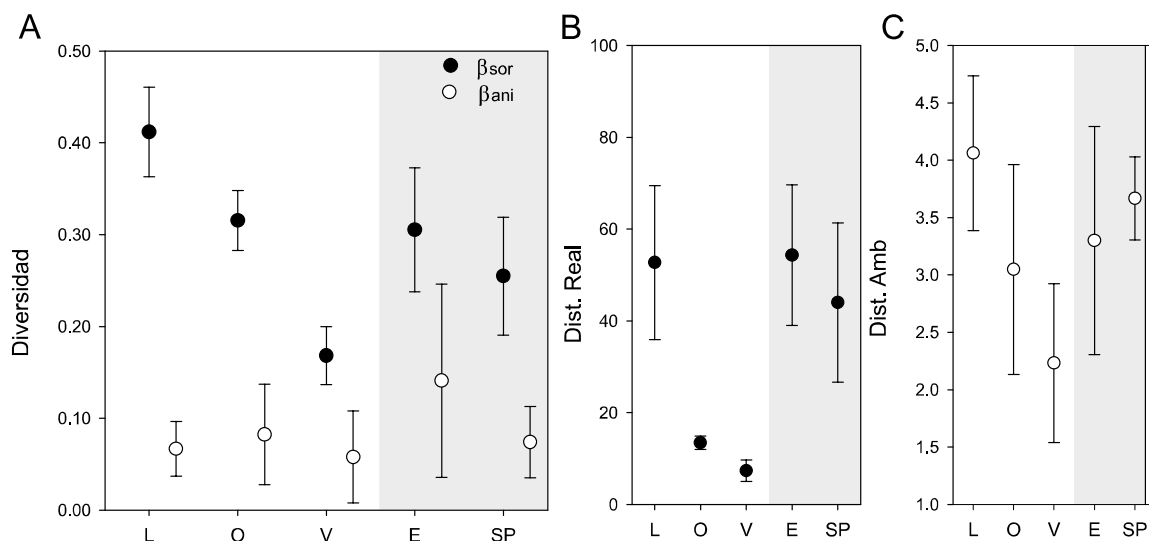


Figura 3-12. Para cada río se muestra el promedio (media \pm DE) de A) la diversidad β por y β ani; B) la distancia real (Dist. Real); y C) la distancia ambiental (Dist. Amb). Los ríos se ordenaron en orden decreciente de diversidad β por. Los puntos de los ríos de Transición se encuentran con fondo sombreado.

Diversidad β por tramos

La diversidad β por fue semejante entre los tres tramos estudiados (Tabla 3-5), aunque fue levemente mayor en los tramos altos. La contribución relativa de diversidad β ani decreció mientras que la diversidad β rec aumentó desde los tramos altos a los bajos.

Tabla 3-5. Diversidad β por (total), β ani (componente de anidamiento), β rec (componente de recambio) por tramos de los ríos. Entre paréntesis se indican los porcentajes de las componentes respecto de la diversidad total.

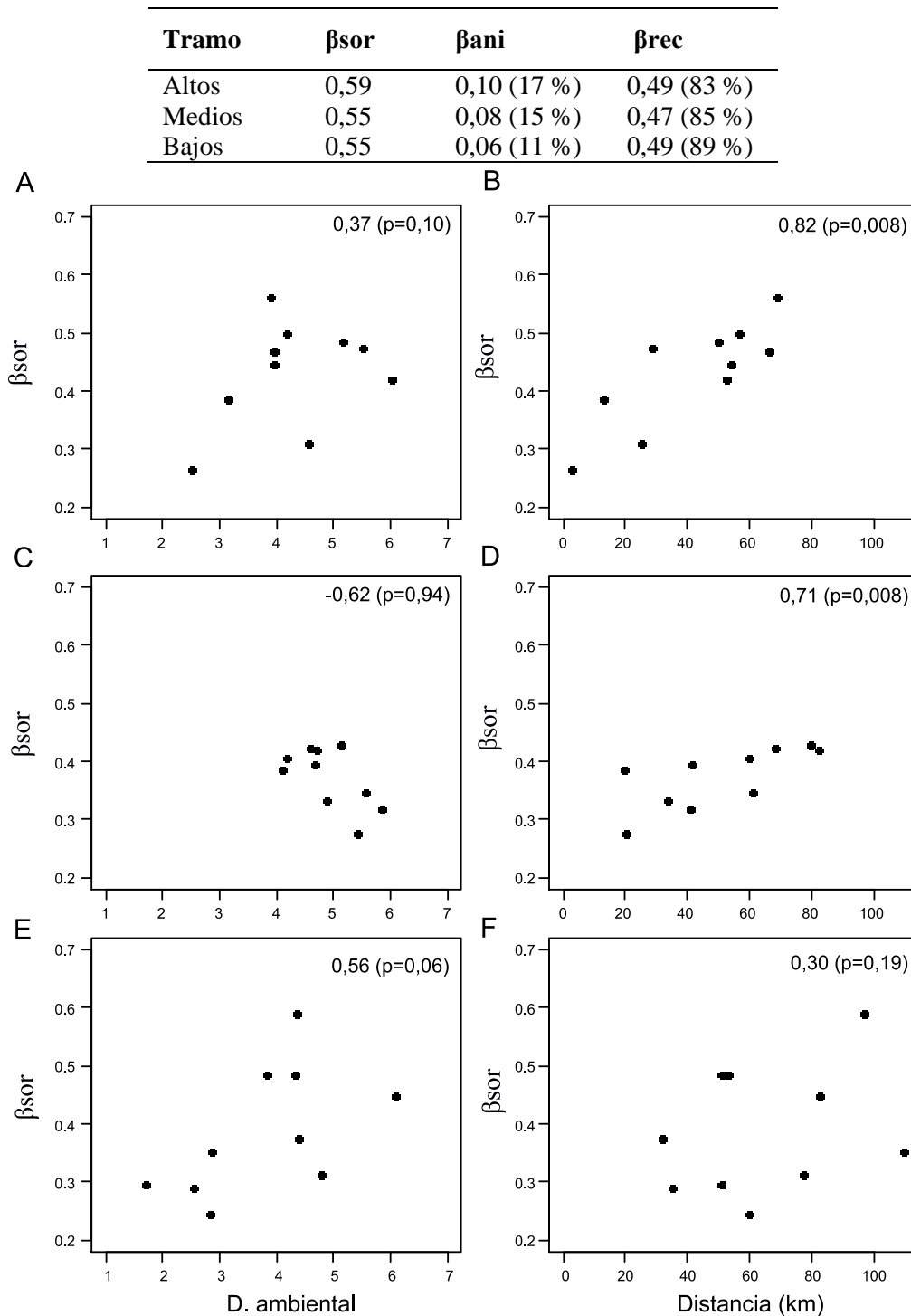


Figura 3-13. Diversidad β (β_{sor}), en los tramos altos (A y B), medios (C y D) y bajos (E y F), en función de: A), C) y E) la distancia ambiental (medida como la distancia Euclidiana entre pares de sitios); B), D) y F) la distancia geográfica. En la esquina superior derecha de cada gráfico se encuentra el coeficiente de correlación y entre paréntesis su significancia (test de Mantel).

La diversidad β_{sor} y la distancia ambiental no mostraron una relación significativa al ser evaluadas dentro de los tramos (test de Mantel, $p > 0,05$; Figura 3-13); solo en el

caso de los tramos bajos hubo una relación positiva marginalmente significativa con la distancia ambiental (coeficiente = 0,56, test de Mantel $p = 0,06$). En contraste, se halló una relación positiva y significativa entre β_{sor} y la distancia geográfica (Figura 3-13, B y D) para los tramos altos (coeficiente = 0,82, test de Mantel $p = 0,008$) y medios (coeficiente = 0,71, test de Mantel $p = 0,008$). Cabe destacar que, en términos ambientales, los tramos medios fueron más homogéneos entre sí (evidenciado por el agrupamiento de los puntos en el eje x de la Figura 3-13 C).

Es necesario mencionar que no se halló correlación significativa entre la distancia ambiental y la distancia geográfica en ninguno de los tres tramos analizados (test de Mantel, $p=0,07$, $p=0,58$ y $p=0,23$ para los tramos altos, medios y bajos respectivamente).

Diversidad β temporal

Al analizar la diversidad β_{sor} temporal en cada uno de los tramos se observó que el tramo de mayor β es el medio (Tabla 3-6), aunque la diferencia fue baja y no significativa (ANOVA, $p=0,42$). Las contribuciones de anidamiento y recambio a la diversidad β fueron semejantes en los tramos medios y bajos (ligeramente superior a 50 % cada una, Tabla 3-6), mientras que en los tramos altos tuvo mayor contribución la componente de recambio (72 %) que la de anidamiento (28 %). A pesar de estas observaciones, no se encontraron diferencias significativas entre las componentes al comparar entre tramos (ANOVAs, $p_{ani}=0,51$ y $p_{rec}=0,55$).

Tabla 3-6. Diversidad β temporal en cada uno de los tramos muestreados. Se incluyeron la diversidad β_{sor} (total) así como sus particiones, β_{ani} (componente de anidamiento) y β_{rec} (componente de recambio). Entre paréntesis se muestra el porcentaje del componente respecto de la diversidad total.

Tramo	β_{sor}	β_{ani}	β_{rec}
Altos	0,17	0,05 (28 %)	0,12 (72 %)
Medios	0,22	0,09 (40 %)	0,13 (60 %)
Bajos	0,17	0,08 (45 %)	0,09 (55 %)

3.5. Discusión

3.5.1. Caracterización Ambiental y Biológica

En términos generales, las variables ambientales registradas en los ecosistemas fluviales, y analizadas de manera individual, mostraron pocas diferencias entre ecorregiones. Sin embargo, el análisis conjunto de esas variables mediante componentes principales (ACP) permitió diferenciar fundamentalmente a los ríos Cullen (Estepa) y Moat (Turbales) de los ríos de las ecorregiones de Cordillera y Transición. En estas últimas dos ecorregiones las diferencias en las variables cuantificadas separaron a los ríos Olivia, Lasifashaj y Valdez (Cordillera) junto con el río San Pablo (Transición) del río Ewan (Transición).

Entre las diferentes ecorregiones, se esperaban variaciones asociadas (directa o indirectamente) al tipo de vegetación ribereña (Dodds et al. 2015) como por ejemplo, la cobertura de follaje, la cantidad de materia vegetal alóctona y la abundancia de perifiton (asociado a la disponibilidad de luz) en el lecho. En este sentido, fue notoria la mayor cantidad de hojarasca acumulada en el lecho del río de Turbales respecto de los ríos de Estepa y Transición, reflejando riberas densamente vegetadas con árboles, al igual que en los ríos de Cordillera, aunque en franjas angostas que se alternan con segmentos donde la vegetación dominante es herbácea y arbustiva. Por su parte la MOPG fue similar entre ecorregiones pero con una tendencia a ser mayor en Cordillera. La cantidad de perifiton (medida como concentración de clorofila *a*) fue considerablemente mayor en la ecorregión de Turbales, no en la de Estepa como era de esperar (Hipótesis 1, Predicción 3). Sin embargo, es plausible que la baja abundancia de perifiton observada en el río Cullen (Estepa) sea consecuencia de una alta presión de herbivoría (asociada a la alta biomasa de raspadores), característica que ha sido descrita en diversos ecosistemas fluviales (Díaz Villanueva et al. 2010; Principe et al. 2015). Por el contrario, en Turbales

la baja biomasa de los raspadores junto con la menor cantidad de sólidos inorgánicos en suspensión en comparación con los restantes ríos (Moat: $1,18 \pm 0,01 \text{ mg l}^{-1}$, restantes ríos: $3,72 \pm 1,98 \text{ mg l}^{-1}$, media \pm DE) favoreció el desarrollo del perifiton. Las aguas que drenan los ríos que atraviesan turbales suponen un pH comparativamente más bajo (Iturraspe y Urciolo 2000), lo que pudo observarse en los ríos Moat y Lasifashaj (aunque el pH fue circum-neutral). Sumado a esto, el río Moat tuvo valores más altos de A440 (mayor color de agua) y pH bajo en comparación con los ríos Cullen y Ewan en vinculación con el drenaje de áreas dominadas por turbales. Debido a los contrastes y también a las similitudes entre las ecorregiones, la hipótesis 1 se sustenta solo parcialmente.

Al igual que en el análisis multivariado de variables ambientales, las diferencias entre las ecorregiones se plasmaron en la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados. El río Cullen (Estepa) y el río Moat (Turbales) se diferenciaron claramente de los ríos pertenecientes a las ecorregiones de Cordillera y Transición. Además, el Moat registró una levemente mayor riqueza taxonómica y particularmente una mayor riqueza relativa de taxa EPT. Notablemente las comunidades de invertebrados de las regiones de Cordillera y Transición tuvieron menores diferencias en su composición taxonómica, pero se diferenciaron en base a las características funcionales de alimentación.

El río Cullen (ecorregión de Estepa) presentó una comunidad de macroinvertebrados claramente diferente a la del resto de los ríos con presencia de especies exclusivas así como de especies con marcadas diferencias de abundancia o ausencia respecto a otras ecorregiones; por ejemplo, *M. chiloeensis*, que fue abundante en las demás ecorregiones, estuvo ausente en Cullen. *M. chiloeensis* se encuentra en otros ríos de Estepa de la Patagonia continental (Miserendino 2009; Tagliaferro et al. 2013) y es además una especie común y abundante en muchos ríos y arroyos patagónicos, por lo

que su ausencia en el río Cullen es un hallazgo curioso. Además, fue muy abundante *Hyaella* sp y se encontraron ejemplares *Heleobia* sp, en consistencia con sus preferencias por ambientes con alta conductividad (Miserendino 2001). Finalmente, no se reportaron especies de la familia Hydrobiosidae entre los macroinvertebrados colectados en el río Cullen. La mayoría de los géneros pertenecientes a dicha familia son endémicos del bosque Andino-Patagónico (Angrisano y Sganga 2009), lo cual explica su baja riqueza o ausencia en el centro y este de Patagonia norte (Miserendino y Brand 2007; Miserendino 2007; Tagliaferro y Pascual 2017) y, probablemente en la Estepa Fueguina.

Una observación destacable fue que el registro de taxa exclusivos se modificó considerablemente con el conjunto de tramos considerados (tramos bajos vs. todos los tramos). Esto resalta la importancia de considerar en los diseños de muestreo y monitoreo numerosas localidades. Asimismo, la baja cantidad de taxa exclusivos en Transición hace evidente que esta ecorregión comparte gran parte de la fauna con el resto de las ecorregiones y particularmente con Cordillera con la que se solapó tanto en sus características ambientales como comunitarias.

La correspondencia entre la composición funcional y la ecorregión han sido reportadas con anterioridad (Johnson et al. 2004; Heino 2005). Esta vinculación se debe, en parte, a diferencias en el tipo de cobertura vegetal dominante, la cual condiciona el tipo, la cantidad y la calidad de los recursos tróficos (Tolonen et al. 2016), siendo particularmente determinantes las características de la zona ribereña (Compin y Céréghino 2007; Boyero et al. 2016; Chauvet et al. 2016). En este estudio se esperaba encontrar una marcada diferencia en la dominancia de los diferentes GFA entre las ecorregiones, inferidas a partir de las potenciales diferencias en la oferta de recursos alimenticios. Sin embargo, la composición trófica funcional de las comunidades fue mayormente dominada por invertebrados raspadores (herbívoros) en las cuatro

ecorregiones y codominada por invertebrados colectores (detritívoros) fundamentalmente en Estepa y Cordillera. En el mismo sentido, es notable la baja representación en biomasa de los fragmentadores, especialmente en la ecorregión de Cordillera donde no superó el 5%. Estos resultados pueden relacionarse con el tamaño de los ecosistemas fluviales estudiados (probablemente mayores a orden 3) lo que posiblemente favorece una menor incidencia de la vegetación ribereña sobre el sistema fluvial (Johnson et al. 2004). Por consiguiente, los resultados obtenidos no corroboraron las predicciones realizadas (o lo hacen sólo de manera parcial), de manera que no se acepta la Hipótesis 2. Por otra parte, la débil correspondencia entre la composición funcional y la ecorregión puede ser atribuida, al menos en parte, a la plasticidad trófica de sus taxa. La condición de consumidores oportunistas (o facultativos) y omnívoros ocurre en taxa presentes en ecosistemas fluviales de otras regiones (Cheshire et al. 2005; Thompson et al. 2012). Para dilucidar tal condición debería realizarse un análisis más acabado de la dieta y las preferencias alimenticias de los taxa más abundantes en densidad y biomasa.

La alta abundancia y biomasa de colectores en la ecorregión de Estepa, a pesar de la baja cantidad de materia orgánica particulada fina en comparación con las otras cuencas, puede vincularse con la abundancia de otros recursos para estos organismos. En dicha ecorregión la cantidad de macrófitas ($2,34 \pm 2,75 \text{ g m}^{-2}$) fue mucho mayor a la registrada en las demás ecorregiones ($1,26 \text{ g m}^{-2}$ en Transición y $<0,31 \text{ g m}^{-2}$ en las restantes ecorregiones). *Hyalella* sp, uno de los colectores más abundantes en Estepa, es una especie con flexibilidad trófica (Acosta y Prat 2011) y podría emplear a las macrófitas senescentes como recurso actuando alternativamente como fragmentador (Saigo et al. 2009). Finalmente, es interesante resaltar que el río de Turbales, con la mayor abundancia de recursos tróficos en términos de cantidad de hojarasca, MOP y perifiton, contrastó con bajas abundancias y biomasa de invertebrados. Comparativamente, la ecorregión de

Cordillera también tuvo bajas abundancias y biomásas de invertebrados pero en contraposición sus ríos presentaron baja abundancia de recursos tróficos. Esto sugiere que en el río Moat no habría una eficiente transferencia de recursos a los consumidores primarios herbívoros y detritívoros.

3.5.2. Diversidad β

La diversidad β de la provincia de Tierra del Fuego obtenida en este trabajo (0,78) fue mayor a la obtenida para la escala de ecorregión (~0,59) y dentro de cada río (escala más pequeña) los valores fueron aún menores (entre 0,1-0,5, calculada para pares de tramos). Cabe destacar que Heino et al. (2015a) reportaron un amplio rango (0,14 - 0,99) de valores en otras cuencas fluviales para un gran número de metacomunidades evaluadas alrededor del mundo. La diferencia de diversidad β entre ecorregiones es consistente con los patrones esperados, ya que se postula que la diversidad β crece con la extensión espacial debido a la mayor heterogeneidad ambiental abarcada en función del área y a limitaciones en la dispersión (Grönroos et al. 2013; Heino et al. 2015a; Heino et al. 2015b; Heino et al. 2015c).

La diversidad β mostró una relación positiva con la distancia ambiental en la provincia y en cada ecorregión evaluada. Aunque dentro de cada río no se pudieron hacer evaluaciones estadísticas, al considerar todos los ríos estudiados se observó una tendencia a un aumento de la diversidad β con la distancia ambiental. Estos resultados corroboran el aumento de la diversidad β al incrementar la distancia ambiental (Hipótesis 3a).

Posición en la cuenca

Ha sido sugerido que las cabeceras deben presentar mayor tasa de cambio de especies (diversidad β) que otros sectores de los ríos (Finn et al. 2011; Tonkin et al. 2015b) debido a que en los arroyos de cabecera se combina un mayor aislamiento espacial, una mayor

heterogeneidad ambiental, y una alta densidad de estos sistemas que proporcionan mayor oportunidad para el establecimiento de comunidades diversas (Gomi et al. 2002; Brown y Swan 2010; Brown et al. 2011; Finn et al. 2011). Algunos estudios han comprobado que los arroyos de cabecera contribuyen con una importante diversidad β al sistema fluvial (Brown y Swan 2010; Finn et al. 2011) mientras otros investigadores no encontraron tal tendencia. Por ejemplo, en un estudio regional llevado a cabo en Alemania, Tonkin et al. (2015b) no observaron diferencias significativas de diversidad β entre diferentes posiciones dentro de la cuenca.

En el presente trabajo, se encontró que los tramos altos, medios y bajos poseen valores semejantes de diversidad β , los cuales son ligeramente mayores en los tramos altos. Considerando que se muestreó un número igual de tramos con diferente ubicación, resultando en una sub-representación de los tramos altos, es probable que las diferencias en los patrones de diversidad β sean crípticas a tal diseño de muestreo (Finn et al. 2011). Por otra parte, el aislamiento (medido como la distancia entre los tramos) fue semejante en los tres sectores de la cuenca (Figura 3-13, B, D y F), en tanto que la variación ambiental de los tramos altos fue mayor que la de los tramos medios (Figura 3-13, comparar la dispersión de valores en el eje x de A con C) pero semejante a la de los tramos bajos (Figura 3-13, comparar la dispersión de valores en el eje x de A con E). Estas observaciones indican que la aparente mayor variabilidad ambiental que poseen los tramos altos, particularmente respecto de los medios, no son suficientes para promover diferencias de diversidad β . Este resultado puede modificarse si se realiza un muestreo en el que se encuentren mejor representados los segmentos altos y medios de la cuenca (más semejante a la situación real) y, adicionalmente, podría considerarse otra medida de distancia espacial, de manera que el aislamiento de un punto particular del río se encuentre mejor representado (Sarremejane et al. 2017).

Parte de la mayor heterogeneidad esperable en los arroyos de cabecera puede ser atribuida a una mayor variabilidad estacional (ver capítulo Estacional para mayores detalles, Gomi et al. 2002; Benda et al. 2004). En el presente trabajo no se encontraron diferencias significativas de diversidad temporal entre los tres tramos analizados (si bien fue ligeramente mayor en los tramos medios), aunque la disminución del componente de recambio temporal desde las cabeceras a las desembocaduras puede estar indicando una mayor variación estacional en las cabeceras. Se ha observado que taxa con mayor capacidad de dispersión reflejan mejor los cambios en el ambiente (Tonkin et al. 2015a), arrojando mayores variaciones de diversidad β temporal. Ya que las comunidades de los diferentes ríos y tramos estuvieron dominadas por diferentes grupos (ver capítulo 4), la falta de diferencias entre tramos podría atribuirse a diferencias taxonómicas. Recientemente se ha puesto en evidencia que no solamente el grado de cambio estacional promueve diferencias estacionales (en particular de recambio de especies), sino que también es importante la predictibilidad de estos cambios (Tonkin et al. 2017), mostrando mayor estacionalidad las comunidades de los ambiente más predecibles.

3.5.3. Mecanismos estructuradores de la metacomunidad

Los análisis realizados indican que las comunidades de macroinvertebrados de Tierra del Fuego se encuentran estructuradas en mayor medida por factores ambientales que por factores espaciales. Esto se vio reflejado tanto en la estructura taxonómica como en la diversidad β .

Diferencias entre escalas de análisis

En las escalas de provincia y ecorregión, se pudo observar mayor contribución del componente de recambio de especies en la diversidad β . Estos resultados, basados en la partición de la diversidad β (componentes de anidamiento y recambio) soportan la

prevalencia de los procesos del ordenamiento de especies, en concordancia con otros trabajos (Göthe et al. 2013; Grönroos et al. 2013; Heino y de Mendoza 2016). Los resultados obtenidos por Grönroos et al. (2013) indicaron que las comunidades de invertebrados se estructuran mediante control ambiental, aún en grupos con diferentes modos de dispersión. Heino y de Mendoza (2016), empleando el mismo conjunto de datos y realizando otros análisis, concluyen que las relaciones especie-ambiente determinan la distribución de las especies a escala regional primando por sobre los procesos de dispersión. En un estudio realizado a pequeña escala (dentro de una red de drenaje), Göthe *et al.* (2013) hallaron que el proceso dominante en la estructuración de la metacomunidad era el ordenamiento de especies. Estos resultados indican que los esfuerzos de conservación deben enfocarse sobre cuencas con diferencias ambientales, más que sobre las cuencas con mayores riquezas.

A diferencia de los estudios previamente mencionados, otros investigadores han encontrado la prevalencia de procesos espaciales o bien una reducida capacidad de las variables ambientales y espaciales para explicar las variaciones en las metacomunidades. Por ejemplo, Tonkin et al. (2015a) en un estudio realizado en una escala pequeña (un río y una extensión aproximada de 30 km) halló que los invertebrados se estructuraban mediante efecto de masa, lo cual puede relacionarse a que en dicha escala la dispersión se encuentra facilitada. En otro trabajo que evaluó sistemas fluviales alrededor del mundo, Heino *et al.* (2015a) encontraron que ambos tipos de variables, las ambientales y las espaciales, explicaban un bajo porcentaje de la variación de la estructura de las metacomunidades.

Entre las ecorregiones se encontró una diferencia en el componente de anidamiento y de coeficientes de correlación (diversidad β y distancia geográfica), lo que indica que en los ríos de Transición las variables espaciales tienen mayor importancia que

en los ríos de la Cordillera. Parte de esta diferencia puede atribuirse a la distancia media entre los sitios, la cual fue menor en Transición que en Cordillera ($33,7 \pm 12,1$ km y $42,5 \pm 26,3$ km, respectivamente), favoreciendo la conectividad. A esta diferencia se suma la topografía de las ecorregiones, que presupone más barreras para la dispersión en Cordillera que en Transición. La señal espacial (proveniente del mayor anidamiento) en la ecorregión de Transición puede indicar aportes de efecto de masa, considerando que dada la escala espacial es poco probable un efecto de limitación de la dispersión (Heino 2011; y ver figura 1 de Heino et al. 2015c)

En la menor escala analizada en este trabajo pudo observarse que en los ríos Ewan y Valdez el componente de anidamiento es aproximadamente la mitad de la diversidad β , indicando un posible efecto espacial en estos ríos. En los restantes ríos el componente de anidamiento fue bajo (Figura 3-12 A), sugiriendo la prevalencia de los procesos ambientales. Esto es particularmente cierto para el río Olivia, en donde, a pesar de la corta distancia entre los tramos, la diversidad β fue alta. Sin embargo, en el río San Pablo la diversidad β fue menor a la de otros ríos, a pesar de la relativamente alta distancia ambiental (comparar las Figura 3-12 A y C), indicando influencia espacial. Es posible que esto se deba a una alta dispersión entre los tramos alto y medio (dado que se ubican a corta distancia, Heino 2011), enmascarando la influencia del ambiente. Cabe destacar que es importante seleccionar correctamente las variables consideradas al analizar patrones espaciales de las metacomunidades (Heino et al. 2015b). Recientemente Liu et al (2013) han utilizado un modelo espacial que incorpora la conectividad entre sitios dentro de una red fluvial con énfasis en la unidireccionalidad de flujo. En comparación con los métodos más tradicionales, este método explica mejor las variaciones en los atributos de la metacomunidad dentro de un río al (Liu et al. 2013). En esta tesis, las relaciones entre las variables espaciales y la estructura de la metacomunidad a escala de río son analizadas

de manera indirecta, dado que el número de tramos muestreados en un mismo río limita el desarrollo de un análisis como el propuesto por Liu et al (2013). La realización de otros estudios, que permitan el uso de tales análisis, son necesarios para dilucidar inequívocamente el rol de las variables ambientales y espaciales en cada uno de los ríos evaluados.

Posición en la cuenca

Varios trabajos han evaluado y sustentado la hipótesis del cambio de mecanismo que estructura la metacomunidad (de ordenamiento de especies a efecto de masa) desde las nacientes a las desembocaduras (Brown y Swan 2010; Finn et al. 2011; Tonkin et al. 2015b). Brown y Swan (2010) empleando un modelo de decaimiento en función de la distancia encontraron que las comunidades de macroinvertebrados de las cabeceras se estructuran por ordenamiento de especies, en tanto que las comunidades de los cauces principales se estructuran por efecto de masa. A un resultado semejante arribaron Tonkin et al. (2015b) estudiando ríos de Alemania, quienes encontraron un menor control ambiental en grandes ríos que en los arroyos de cabecera. La condición dendrítica junto con el flujo unidireccional de agua en las redes de drenaje de los sistemas fluviales (Allan y Castillo 2007) determina que los arroyos de cabecera se encuentren aislados, en comparación con otros sectores de los sistemas. Esta estructuración favorece el mecanismo de ordenamiento de especies en las cabeceras y, en cambio, aumenta la importancia de la dispersión en las extensiones de mayor orden (debido al mayor grado de conectividad y la menor heterogeneidad ambiental, Sarremejane et al. 2017), favoreciendo al efecto de masa (Brown y Swan 2010; Finn et al. 2011; Tonkin et al. 2015b; Sarremejane et al. 2017).

En los tres tramos analizados en el presente trabajo se constató una mayor importancia del componente de recambio de la diversidad β y una disminución de la

importancia del componente de anidamiento hacia los tramos bajos. Este resultado contradice a la segunda predicción de la Hipótesis 3b y es reforzado por los análisis de Mantel que arrojaron asociaciones positivas entre la diversidad β sor y la distancia geográfica para los tramos altos y medios (mayor coeficiente en los tramos altos), pero no para los bajos. Dada la importancia del componente de recambio, así como la asociación positiva entre la diversidad β sor y la distancia ambiental en las diferentes escalas espaciales (y temporales) de análisis, resulta sorprendente el resultado a nivel longitudinal. Sarremejane *et al.* (2017) puso en evidencia otros procesos que pueden estructurar la diversidad β en los arroyos de cabecera, como la limitación de la dispersión (en sitios aislados) o la aleatoriedad (sitios menos aislados). Las variaciones en los procesos subyacentes pueden ser explicadas por diferencias en la dispersión de las especies, diferentes escalas de análisis y diferencias estacionales (Göthe et al. 2013). Un análisis más detallado de las comunidades de macroinvertebrados de Tierra del Fuego puede ayudar a establecer inequívocamente los procesos que modelan la estructura de la metacomunidad en diferentes sectores de la cuenca.

Diferencias de acuerdo al modo de dispersión

Los invertebrados acuáticos poseen variados modos de dispersión: nadan, se desplazan sobre el lecho del río, derivan activa o pasivamente y vuelan. Estas diferencias de dispersión se reflejan en la estructura de las metacomunidades a través de la influencia que ejercen las variables ambientales y espaciales sobre las especies con diferentes capacidades de dispersión (Heino et al. 2015b). Por ejemplo, Grönroos et al (2013) encontraron que dispersores aéreos activos reflejan mejor las condiciones ambientales que dispersores pasivos (acuáticos o aéreos), sugiriendo que poseen la habilidad de dispersarse y hallar condiciones favorables más fácilmente que las especies exclusivamente acuáticas. Contradiciendo el resultado anterior, Tonkin et al. (2015a)

encontraron que la comunidad de invertebrados era mejor explicada por factores espaciales (efecto de masa) y que los organismos de dispersión aérea activa representaban mejor este comportamiento que aquellos de dispersión acuática. Sarremejane et al. (2017) encontraron que dispersores aéreos pobres se estructuran por limitación de la dispersión, en tanto que dispersores aéreos fuertes por efecto de masa.

En este trabajo se encontró que los dispersores acuáticos y aéreos son estructurados tanto por variables ambientales como espaciales, siendo las primeras las más importantes. A su vez, la mayor varianza explicada en el caso de los dispersores aéreos indica respuestas más fuertes de este grupo a ambos tipos de variables, en comparación con los dispersores acuáticos. En general, se considera que las respuestas a variables espaciales no solamente son indicadoras de efecto de masa, sino que pueden asociarse a limitación de la dispersión (Göthe et al. 2013). Debido a que la importancia espacial fue menor para los dispersores acuáticos que para los dispersores aéreos, es decir que los mejores dispersores fueron más estructurados por factores espaciales que los peores dispersores, resulta más probable que la señal espacial detectada mediante la partición de varianza se deba a estructuración debido al efecto de masa, y no a una limitación de la dispersión.

Capítulo 4. Estructura fluvial longitudinal y comparación de los ríos de Transición y Cordillera

4.1. Introducción

Numerosos trabajos han propuesto modelos conceptuales para explicar la estructura y dinámica espacial y temporal de los ecosistemas fluviales vinculando la variación de factores ambientales, de su biota y de los procesos ecológicos dominantes en el eje longitudinal (por ej.: Vannote et al. 1980; Gomi et al. 2002; Poole 2002; Thorp et al. 2006).

Los sistemas de cabecera son importantes fuentes de sedimentos, nutrientes y materia orgánica para los sistemas más bajos en la cuenca, debido a que representan un alto porcentaje (aproximadamente 70-80%) del área de drenaje total de un sistema fluvial (Gomi et al. 2002; Benda et al. 2004; Benstead y Leigh 2012). A su vez, los aportes provenientes de los tributarios de cabecera modifican los ensamblajes biológicos y los procesos que ocurren en las redes de drenaje (Vannote et al. 1980; Gomi et al. 2002). Un ejemplo de este fenómeno es el rol que cumplen los macroinvertebrados y de la materia orgánica transportados en deriva como sostén de la tasa de crecimiento y la densidad de vertebrados en los sistemas inferiores (Wipfli y Gregovich 2002).

Debido a que los sistemas de cabeceras en zonas boscosas son generalmente angostos con bosques ribereños cerrados, los procesos biológicos acuáticos se encuentran íntimamente conectados con los procesos biológicos terrestres (Gomi et al. 2002; Hutchens y Wallace 2002; Richardson y Danehy 2007), determinando una fuerte interacción lateral. En los arroyos de cabecera la vegetación ribereña aporta cantidades elevadas de materia orgánica particulada gruesa (de baja calidad, como ramas y troncos, y de alta calidad, como hojarasca), y limita la producción autotrófica por efecto de sombreado (Dodds et al. 2015; Graça et al. 2015).

A medida que incrementa el tamaño de la cuenca, los aportes de materia orgánica

(MO) particulada gruesa (MOPG) decrecen debido a la menor influencia de las riberas en relación al mayor ancho del cauce fluvial. Al mismo tiempo, las condiciones de menor sombreado favorecen el aumento de la productividad primaria. Por otra parte, la menor importancia de los aportes laterales de MOPG y la mayor extensión longitudinal donde esa MO es procesada se relacionan con el aumento de la materia orgánica particulada fina (MOPF) (Vannote et al. 1980; Gomi et al. 2002). En los sectores más bajos de la cuenca la acción combinada del incremento de la turbidez (por aumento de MOPF y sedimentos) y de la profundidad (Vannote et al. 1980) limitan, nuevamente, a la producción primaria. De cumplirse estas condiciones, la mayor producción primaria debería hallarse en los sectores medios de la cuenca, donde no se encuentra limitada por sombreado o turbidez.

Los cambios anteriormente mencionados en la cantidad de diferentes tipos de recursos tróficos condicionan la abundancia relativa de los invertebrados con diferentes estrategias de explotación definidas por su forma de adquisición y por el tipo de recurso explotado (grupos funcionales, Cummins 1973). En consecuencia, en la cuenca alta se espera mayor abundancia de fragmentadores y colectores, en la cuenca media de raspadores y colectores, y en la cuenca baja de filtradores, en tanto que no se esperan grandes cambios en la abundancia de los predadores. De esta manera, las comunidades lógicas pueden diferenciarse espacialmente en el eje longitudinal a partir de reflejar los cambios ambientales del ecosistema fluvial especialmente asociados a la oferta diferencial de los recursos tróficos (Vannote et al. 1980; Ramírez y Gutiérrez-Fonseca 2014; Cummins 2016).

Entre los diferentes intentos de explicar de manera generalizada la estructura y funcionamiento de los sistemas fluviales (resumidos en el Capítulo 1, sección 1.1.1), el Concepto del Río Continuo representa una de las primeras ideas integradoras en el campo de la ecología fluvial. Dicho concepto fue originalmente desarrollado en ambientes

templados y con nacientes en bosques (Statzner y Higler 1985), características que coinciden con muchos de los ríos de la provincia de Tierra del Fuego (con la salvedad que el clima es templado frío). Desde su publicación hace más de 45 años, varios investigadores han criticado su aplicabilidad, han propuesto modelos alternativos adecuados a ecosistemas fluviales característicos de otros biomas o bien lo han ampliado incorporando la predicción de otros procesos ecosistémicos (Ward y Stanford 1983; Minshall et al. 1985; Statzner y Higler 1985; Junk et al. 1989; Poole 2002; Datry et al. 2014; Dodds et al. 2015; Raymond et al. 2016). A pesar de que algunos autores plantearon que no es un concepto con aplicación general (ej., escasa representatividad de fragmentadores en ríos y arroyos boscosos de Nueva Zelanda; Winterbourn et al. 1981; Tonkin et al. 2015c), no deja de ser una aproximación válida que permite realizar predicciones asociadas a las condiciones ambientales que caracterizan a los sistemas fluviales en sus condiciones naturales o bien cuando estas son alteradas por el hombre (Dodds et al. 2015).

Una visión más reciente de los sistemas fluviales abarca la escala biogeográfica (Dodds et al. 2015) y tiene en cuenta a los diferentes tipos de biomas terrestres que ocupan las cuencas de ecosistemas fluviales. Este concepto contempla como, el clima y la biogeografía controlan el tipo de vegetación ribereña, que a su vez regula tanto la temperatura del agua (al menos en parte) como el aporte de detrito orgánico vegetal (Dodds et al. 2015). Las variaciones en la vegetación ribereña también explican cambios en las comunidades de macroinvertebrados (Miserendino 2001; Tonkin 2014; Dodds et al. 2015); y estos cambios también han sido documentados y explicados a escala de ecorregión (Rabeni y Doisy 2000; por ej.: Feminella 2000; Heino et al. 2002).

Conviene subrayar que los sistemas fluviales de la Isla de Tierra del Fuego poseen un corto desarrollo longitudinal, siendo el río Grande el de mayor tamaño y longitud, con

un caudal de $40 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (O'Neal y Stanford 2011). En particular, los ríos analizados en esta tesis no superan los 100 km de trayectoria (de las nacientes a las desembocaduras) y presentan, por lo tanto, un desarrollo acortado en relación con el gradiente esperable respecto de los sistemas en los que se basaron los conceptos de ecosistemas fluviales (ej, ríos de orden 8-12, Vannote et al. 1980). Bajo este punto de vista resulta lógico pensar que algunas de las afirmaciones anteriormente planteadas, en particular para los sectores bajos de la cuenca, no se cumplan en los ríos de Tierra del Fuego. Estos quedarían comprendidos en el modelo que explica a los sistemas de cabecera y a los segmentos medios. También cabe mencionar que los resultados de esta tesis se compararon con ríos de Patagonia Norte, incluyendo algunos mucho mayores (desarrollo longitudinal del río Santa Cruz: 382 km; del río Chubut: 810 km) donde se cumplieron algunas predicciones del Concepto del Río Continuo (río Chubut, Miserendino 2007).

En función de la importancia de las variaciones en el eje longitudinal de los sistemas fluviales, y como una primera aproximación al conocimiento comprensivo de estos ecosistemas, se decidió estudiar las características de las comunidades de macroinvertebrados en la provincia de Tierra del Fuego en relación con este eje de variación ambiental. Por otra parte y considerando las diferencias en la fisonomía de la vegetación ribereña, se incluyó en el análisis a ríos pertenecientes a diferentes ecorregiones de manera de abarcar las diversas condiciones ecológicas a escala de paisaje presentes en la provincia.

4.1.1. Objetivos e Hipótesis

En este capítulo se trataron tres de los seis objetivos específicos. A continuación se enumeran los objetivos específicos, las hipótesis y las predicciones asociadas.

Objetivo 1: Caracterizar a los ríos y a los segmentos dentro de estos pertenecientes a las ecorregiones de Transición y Cordillera en base a sus parámetros físicos y químicos y

a las características del ecosistema terrestre circundante.

Hipótesis 1: La abundancia de los diferentes recursos tróficos que usa la comunidad de invertebrados bentónicos varía en el eje longitudinal del río.

Predicción 1: La concentración de clorofila *a* en el perifiton aumentará hacia la desembocadura.

Predicción 2: La MOPG decrecerá desde las nacientes a las desembocaduras, mientras que la MOPF aumentará.

Objetivo 2: Caracterizar y comparar la estructura taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de ríos y de segmentos dentro de los ríos pertenecientes a las ecorregiones de Transición y Cordillera. Establecer la relación entre las comunidades y las condiciones ambientales presentes en los diferentes ríos estudiados.

Objetivo 3: Caracterizar y comparar la estructura funcional de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en diferentes ríos y segmentos dentro de los ríos de las ecorregiones de Transición y Cordillera.

Hipótesis 2: La variación longitudinal en la disponibilidad de recursos tróficos determinará la composición funcional de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en los diferentes segmentos estudiados.

Predicción 1: La mayor abundancia de MOPG en los tramos altos determinará mayor biomasa de fragmentadores, en comparación con los tramos medios y bajos.

Predicción 2: La mayor abundancia de perifiton (cuantificada como Clorofila *a*) determinará mayor biomasa de raspadores en los tramos medios y bajos.

4.2. Materiales y Métodos

Para probar las hipótesis mencionadas se estudiaron los ríos Lasifashaj, Olivia, Claro y Valdez de la ecorregión de Cordillera y los ríos Ewan y San Pablo de la ecorregión de

Transición. La caracterización de cada río se realizó mediante la sectorización en tramos altos, medios y bajos (descritos en la sección 2.1.5). Los muestreos se condujeron en el año 2013 y se realizaron de forma estacional.

Cabe destacar que, a pesar que el año 2013 fue un año de nevadas promedio (1,61 m, contra 1,59 m en el periodo 1928-2012⁶), no todos los tramos en cada río fueron accesibles en todas las estaciones del año debido a las condiciones del clima o a limitaciones logísticas del Instituto CADIC-CONICET. Debido a dichas limitaciones, el río Claro fue muestreado parcialmente en todas las estaciones (el tramo medio no fue accesible en verano, ningún tramo fue accesible en invierno y el tramo bajo no fue accesible en primavera). Por tal motivo, los resultados de este río no fueron incluidos en los análisis estadísticos. De todos modos, en el tercer capítulo de esta tesis, al principio de la sección de resultados (página 122), se incluyeron tanto el río Claro, como los ríos Cullen (Estepa) y Moat (Turbales) para elaborar un resumen de los taxa identificados.

4.2.1. Variables

Con la metodología detallada en el Capítulo 2 (Materiales y Métodos) se determinaron las siguientes variables en los diferentes tramos de los ríos:

- Ambientales: físicas y químicas (temperatura, conductividad, pH, color del agua, nitratos, nitritos, fósforo reactivo soluble); hidrológicas (ancho húmedo, profundidad media del cauce, velocidad media, caudal y pendiente del cauce); materia orgánica particulada (fina bentónica, fina en suspensión y gruesa); cobertura del follaje y tipo de vegetación; características del lecho (proporción de las diferentes clases de sustrato); abundancia de perifiton (medido como concentración de clorofila *a*);

⁶ <http://www.cadic-conicet.gob.ar/wp-content/uploads/2015/06/Enlace-CADIC.-Informe-Temperatura-y-Precipitaci%C3%B3n-2013.pdf>

- Biológicas: taxa de macroinvertebrados (riqueza considerando el número de taxa identificados al mínimo nivel taxonómico posible, abundancia, biomasa y grupos funcionales alimentarios).

4.3. Análisis de datos

4.3.1. Caracterización ambiental

Con el fin de caracterizar los ríos y los tramos de muestreo y de comprobar diferencias entre los diferentes ríos y tramos estudiados se realizaron análisis estadísticos univariados y multivariados. Para obtener un buen estimador de las variables en cada sitio se emplearon valores promedio (en los casos de variables con más de una medición). Los análisis se realizaron con los sitios como réplicas de cada tramo en las diferentes estaciones del año (n de tramo = n sitio \times n estaciones = 8).

En primer lugar, se evaluaron diferencias en las variables ambientales entre ríos y tramos mediante un ANOVA de 2 vías, donde los tramos fueron anidados dentro de los ríos. La elección de este diseño se debió a que los tramos no fueron seleccionados al azar de un conjunto de ríos, sino que en cada río se establecieron los tres tramos de interés. Este diseño es, además, coherente con la naturaleza jerárquica de los ríos. En los casos en los que se encontraron diferencias significativas se realizaron comparaciones múltiples por el método de Tukey o Tukey-Cramer para muestras desiguales (Balzarini et al. 2008). En caso de no cumplirse con los supuestos de normalidad (evaluada mediante la prueba de Shapiro-Wilks sobre los residuos) y homocedasticidad (evaluada mediante un análisis gráfico de los residuos en función de los valores predichos), las variables fueron transformadas. Estos análisis se hicieron con el paquete estadístico Infostat (Di Rienzo et al. 2016).

En segundo lugar, los sitios fueron ordenados gráficamente en función de las

variables ambientales (análisis multivariado) mediante Análisis de Componentes Principales (ACP). Este análisis permite ordenar los sitios en pocos ejes a partir de la combinación de las variables ambientales de cada sitio (Kenkel et al. 2002). Además, ya que el nuevo espacio resume la información original, las proyecciones de los sitios sobre los ejes (*loadings*) pueden ser empleadas como nuevas variables de análisis no correlacionadas entre sí (debido a que son ortogonales, Quinn y Keough 2002). Cuando fue necesario se transformaron los datos con el fin de mejorar la distribución de las variables, pues el análisis es sensible a los datos extremos (Kenkel et al. 2002). Además se emplearon los datos estandarizados cuando las variables medidas tuvieron diferentes escalas o unidades. Se realizaron dos ACP; las variables empleadas en cada uno de estos análisis se describen en los siguientes dos párrafos.

Con el fin de caracterizar el lecho del río en los tramos muestreados se realizó un ACP empleando las proporciones de las cinco categorías de sustrato inorgánico cuantificadas (arena, grava fina, grava gruesa, canto rodado y bloque). Además de caracterizar el lecho de los ríos, se buscó obtener una variable que pudiera resumir la información aportada por las diferentes clases de sustrato. El análisis realizado explicó el 82% de la variabilidad en los dos primeros ejes (CP1-SI y CP2-SI), de manera que se consideraron las proyecciones sobre estos ejes como nuevas variables para otros análisis.

Se realizó un segundo ACP teniendo en cuenta las siguientes variables ambientales: la concentración de clorofila *a*, el color del agua (medido como absorbancia a 440 nm), variables descriptivas del tamaño del cauce (ancho y profundidad), variables físicas del agua (temperatura, pH y conductividad), materia orgánica (MOPFS, MOPFB y MOPG), concentración de nutrientes (nitratos+nitritos y PRS), la pendiente del cauce y, como nuevas variables ambientales, CP1-SI y CP2-SI (los dos primeros ejes del ACP realizado en base a la proporción de tamaños de sustrato inorgánico). Estas variables

fueron seleccionadas por considerar que no presentan información redundante y, además, los datos tuvieron una distribución satisfactoria para el ACP. Se debe agregar que en la matriz el 1,25% de los valores fueron faltantes, estos datos fueron imputados usando el algoritmo de Esperado-Potenciado (Quinn y Keough 2002). En el caso particular de la concentración de nitratos, en muchas de la muestras los niveles se encontraron bajo el límite de detección del método (casi el 30 % de las mismas). Por ello, se decidió emplear como variable la suma de las concentraciones de nitratos y nitritos (nitratos+nitritos) en cada muestra. Muchas de las variables previamente detalladas tuvieron una baja correlacionaron con los tres primeros ejes del ACP (sus coeficientes fueron menores a 0,35), de manera que se eliminaron del análisis. Siguiendo este criterio no fueron consideradas en el ACP: pH, conductividad, MOPFB, MOPG, nitratos+nitritos, CP1-SI y CP2-SI. Finalmente, los *loadings* de los sitios en los tres primeros ejes del ordenamiento se emplearon para probar diferencias entre los ríos y tramos muestreados, mediante ANOVAs anidados, siguiendo el procedimiento detallado anteriormente.

Finalmente, se evaluó la heterogeneidad del sustrato mediante la diversidad de Shannon-Wiener. Los porcentajes de cada tipo de sustrato fueron empleados para calcular este índice de diversidad (Simanonok et al. 2011; Grönroos y Heino 2012) a fin de ser empleado como una aproximación a la heterogeneidad del mismo. Los valores obtenidos fueron comparados mediante un ANOVA de una vía, empleando Tramo (tres niveles) como factor. Este análisis se hizo con el paquete estadístico Infostat (Di Rienzo et al. 2016).

4.3.2. Variables biológicas

Para los análisis estadísticos se consideró conveniente emplear la abundancia de individuos por Surber (ind. Surber⁻¹) en lugar de la densidad de individuos por metro cuadrado. De esta manera no se sobreestima a los taxa más abundantes respecto de los

ausentes o menos abundantes en una muestra. Sin embargo en las descripciones y en los gráficos se recurrió a mostrar la densidad de individuos expresada por metro cuadrado (ind. m^{-2}) a fin de facilitar la comparación con otros trabajos. Por otra parte, las abundancias de las tres réplicas de Surber tomadas por sitio fueron promediadas con el fin de obtener un mejor estimador de la abundancia por sitio muestreado, una mejor representación de la variabilidad dentro del sitio y evitar el fenómeno de pseudoreplicación en el análisis inferencial de las variables respuesta (Schank y Koehnle 2009). Con los datos obtenidos de las muestras de macroinvertebrados se determinaron: la riqueza taxonómica media, la densidad media (ind. m^{-2}) y la biomasa media (mg m^{-2}) por sitio, y la riqueza taxonómica acumulada por tramo.

La estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos fue analizada sobre la riqueza rarefaccionada y la abundancia total. Además se analizaron la riqueza y la biomasa clasificadas por taxa EPT y la biomasa clasificada por GFA. La clasificación por taxa EPT consiste en analizar solamente a los macroinvertebrados (Insectos) que pertenecen a los ordenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera. Como se explico en el capítulo anterior (sección 3.3.2), esta clasificación es ampliamente usada debido a la sensibilidad de estos órdenes a cambios en el ambiente. Los GFA surgen a partir de la clasificación funcional anteriormente descrita (Capítulo 1, Sección 1.2.1). Estas medidas fueron analizadas mediante ANOVAs anidados empleando Río y Tramo como factores (Tramo anidado dentro de Río). Los análisis realizados a partir de las clasificaciones de taxa EPT y GFA se realizaron en base a los porcentajes de riqueza y abundancia para el grupo EPT y sobre los de biomasa de cada GFA, con el fin de eliminar el efecto de diferentes riquezas, abundancias y biomasas obtenidas en diferentes ríos y tramos. Estos análisis se hicieron con el paquete estadístico Infostat (Di Rienzo et al. 2016).

La estructura comunitaria también se analizó mediante índices univariados

multimétricos, diversidad de Simpson (H') y equitatividad de Pileou (J'), empleados para describir características de las comunidades en cada río y tramo. Los índices fueron analizados mediante ANOVAs anidados seguidos de la comparación post-hoc de Tukey, tal como se describió anteriormente. Estos análisis se hicieron con el paquete estadístico Infostat (Di Rienzo et al. 2016).

Se realizaron Análisis de Correspondencia (AC) para ordenar gráficamente los sitios en función de las comunidades halladas. El AC ordena tanto las muestras como los taxa, de manera que se pueden realizar inferencias no solo a partir de la semejanza entre muestras sino también a partir de los aportes de los taxa para los ordenamientos. Para que sea más representativo, sólo se incluyeron aquellos taxa que tuvieron una abundancia mayor al 0,5 % del total por río (bajo este criterio se mantuvieron para el análisis 29 taxa). En particular, de los taxa eliminados con este criterio no hubo casos en los que algún taxa fue exclusivo y abundante en un tramo. Los datos fueron transformados mediante la función logaritmo $(x+1)$ para disminuir la influencia de los taxa muy abundantes en el ordenamiento. Estos análisis de ordenamientos se complementaron con análisis estadísticos. Se trabajó con los *loadings* de los sitios sobre los dos primeros ejes y se realizaron ANOVAs anidados (Boyero 2003) seguidos de la comparación post-hoc de Tukey, tal como se describió anteriormente. Los análisis de correspondencia se realizaron en el programa PC-ORD (Oregon, versión 5.0).

4.3.3. Relación entre las comunidades y el ambiente

La relación entre las especies y las características ambientales se evaluó mediante aproximaciones univariadas y multivariadas.

Se realizaron análisis univariados de correlación de Spearman (análisis no paramétrico) para conocer la relación entre variables biológicas y variables ambientales. Las variables biológicas que se analizaron por este método fueron: porcentaje de riqueza,

porcentaje de abundancia y porcentaje de biomasa de taxa EPT (%R, %N y %B, respectivamente); y biomasa de cada GFA (biomasa absoluta). Las variables ambientales de interés fueron, para el caso de los taxa EPT, parámetros físico-químicos del agua, concentración de nutrientes y características del sustrato. En el caso de los GFA se analizaron las correlaciones con la abundancia de sus principales recursos tróficos. En el caso particular de los predadores, su recurso trófico lo constituyen otros invertebrados (presas potenciales). Por este motivo, se analizó la correlación entre la abundancia y la biomasa relativas de los predadores y la abundancia y la biomasa de las presas (calculada como la abundancia o biomasa de los restantes GFA). Para estos análisis, los datos se analizaron por tipo de tramo estudiado.

Adicionalmente se buscaron relaciones entre la abundancia de los taxa (por tramo) y las variables ambientales mediante el uso de análisis de ordenamiento restringido, los cuales determinan las combinaciones lineales de variables ambientales que mejor explican los patrones de abundancia de las especies (Kenkel et al. 2002). En primer lugar se evaluó si la composición taxonómica de la comunidad era mejor explicada por métodos lineales (en cuyo caso se recomienda usar Análisis de Redundancia: ADR) o unimodales (en cuyo caso se recomienda usar Análisis de Correlación Canónica) (Lepš y Šmilauer 2003). Debido a que las abundancias mostraron una tendencia lineal, evidenciada por la longitud del gradiente en el análisis de correlación destendenciado (longitud de gradiente del primer eje menor a 3), se seleccionó el ADR (Lepš y Šmilauer 2003). La significancia del modelo, de los ejes y de las variables fue comprobada mediante un análisis de permutación (Oksanen 2015). Este análisis se hace bajo la premisa de la hipótesis nula, en la cual las características ambientales no influyen en la composición de la comunidad y por lo tanto es posible intercambiar las características ambientales registradas entre los sitios. Esta prueba de permutación provee un valor de F (pseudo-F), análogo al del

ANOVA, y un valor de p proveniente de la distribución de varianza explicada (obtenida mediante las permutaciones). Para estos análisis se emplearon 999 permutaciones.

Los ADR se realizaron en base a los datos logaritmo $(x+1)$ transformados de las abundancias de las especies que estuvieron presentes en al menos el 10% del total de las muestras. La transformación logarítmica $(x+1)$ es recomendada para ordenamientos basados en distancias euclidianas y para datos con muchas observaciones nulas (Legendre y Gallagher 2001). Las variables ambientales empleadas en el análisis fueron las mismas que las seleccionadas para el ACP de variables ambientales (4.3.1, Caracterización ambiental), las cuales fueron tratadas (transformadas y estandarizadas) según lo explicado en dicha sección. En el análisis final se consideraron solamente las variables que resultaron significativas y que presentaron un factor de inflación de la varianza menor a 10 ($FIV < 10$), lo que indica ausencia de colinealidad entre las mismas (Oksanen 2015). Los ADR se realizaron tanto con los datos de abundancias y biomasa de taxa. Estos análisis se realizaron empleando el paquete *vegan* (Oksanen et al. 2016) del programa R (R Core Team 2016).

4.4. Resultados

4.4.1. Caracterización ambiental

Características de las riberas

La cobertura vegetal que dominó en los ríos difirió según la ecorregión y los tramos considerados. En los ríos de Cordillera dominó el bosque compuesto principalmente por lenga en todos los tramos altos, mientras que en los tramos medios y bajos las márgenes presentaron bosque (dominante en Oliva bajo, Valdez), turbal (dominante en Olivia medio) y pastizal (dominante en Lasifashaj) en diferentes proporciones. En los ríos de Transición también el bosque dominó en los tramos altos (lenga en el tramo alto del río

Ewan y ñire en el tramo alto del San Pablo), pero en los tramos medios y bajos dominó el pastizal. Cabe destacar que en los tramos altos de los ríos Valdez y Ewan, parte del bosque ribereño se encontró degradado debido a la actividad de *Castor canadensis* (el tramo alto del río Valdez se ubicó aguas arriba de una represa abandonada que se encontraba rota e inactiva en el momento del estudio).

Tabla 4-1. Cobertura de follaje (% media \pm DE), por río y tramo estudiado, considerando todas las estaciones del año (n=8). En sombreado se muestran los ríos de Cordillera.

Río	Alto	Medio	Bajo
Lasifashaj	49 \pm 12	5 \pm 1	0
Olivia	57 \pm 21	0	12 \pm 3
Valdez	6 \pm 6	4 \pm 5	0
Ewan	15 \pm 21	0	0
San Pablo	14 \pm 9	2 \pm 2	2 \pm 5

Tabla 4-2. Principales parámetros físicos, químicos (media anual todos los tramos \pm DE) e hidrológicos (rangos de los valores de ancho húmedo y de velocidad media en el tramo bajo y el área de drenaje de la cuenca del tramo bajo) de las cuencas estudiadas. Referencias: CR: canto rodado, GG: grava gruesa, GF: grava fina (detalles de la clasificación en la sección 2.3.2).

	Cordillera			Transición	
	Beagle	Pacífico (Fagnano)		Atlántico	
	Lasifashaj	Olivia	Valdez	Ewan	San Pablo
pH	7,8 \pm 0,8	7,5 \pm 0,8	7,6 \pm 0,8	8,1 \pm 0,6	7,7 \pm 0,9
Conductividad (μS/cm)	115,7 \pm 19,2	55,9 \pm 15,0	83,3 \pm 11,2	182,8 \pm 8,9	83,9 \pm 8,43
Temperatura ($^{\circ}$C)	4,5 \pm 3,5	3,8 \pm 3,2	5,3 \pm 3,4	6,1 \pm 4,9	5,6 \pm 3,4
Oxígeno disuelto (mg l^{-1})	10,3 \pm 1,7	10,9 \pm 1,7	10,1 \pm 2,1	10,4 \pm 1,2	10,5 \pm 1,6
Ancho húmedo (m)	29-40	17-22	14-18	18-31	11-19
Velocidad media (m s^{-1})	0,50-1,10	0,36-0,71	0,42-0,63	0,30-0,55	0,20-0,42
Área de drenaje (km^2)	420	197	135	1023	469
Sustrato dominante	CR/GF	CR/GG	CR/GG	CR/GG	CR/GG/GF
% Arena	3 \pm 2	1 \pm 1	1 \pm 1	1 \pm 2	6 \pm 5

Los ríos Lasifashaj y Olivia (Cordillera) tuvieron mayor cobertura de follaje que los ríos Ewan y Valdez (Transición y Cordillera respectivamente), mientras que la

cobertura en el río San Pablo solo difirió de la del río Olivia (Kruskal-Wallis una vía, $p = 0,0009$). En los tramos altos se encontró mayor cobertura de follaje que en los tramos medios y bajos (Tabla 4-1), y en particular los tramos altos de los ríos Lasifashaj y Olivia (Cordillera) tuvieron mayor cobertura que el resto de los tramos altos (Kruskal-Wallis una vía, $p < 0,0001$).

Características ambientales

Los valores medios de las principales variables ambientales de las cuencas estudiadas (físicas, químicas e hidrológicas) muestran semejanzas y diferencias entre ríos (Tabla 4-2). Se puede observar que los ríos mostraron en todos los casos pH ligeramente básicos y baja conductividad. La temperatura mostró variación siempre alta (Coeficiente de Variación $> 60\%$), reflejando los cambios estacionales. Cabe destacar que las temperaturas más bajas se registraron en los ríos pertenecientes a la ecorregión de Cordillera que desembocan en el canal Beagle. Respecto al oxígeno disuelto, todos los ríos presentaron valores cercanos a 10 mg l^{-1} y no difirieron entre sí (Kruskal-Wallis una vía, $p = 0,50$).

El ancho húmedo registrado en el tramo bajo del río Lasifashaj fue mayor al de los restantes ríos, mientras que los ríos Valdez y San Pablo presentaron los valores más bajos. La velocidad de corriente en la parte baja de la cuenca fue muy variable en las diferentes épocas del año, por ejemplo en el río Lasifashaj la velocidad máxima duplicó a la mínima. Por otra parte, el río Ewan tuvo la mayor área de drenaje entre todos los ríos, siendo al menos dos veces mayor que la de cualquier otro; mientras que los ríos Olivia y Valdez tuvieron las áreas menores.

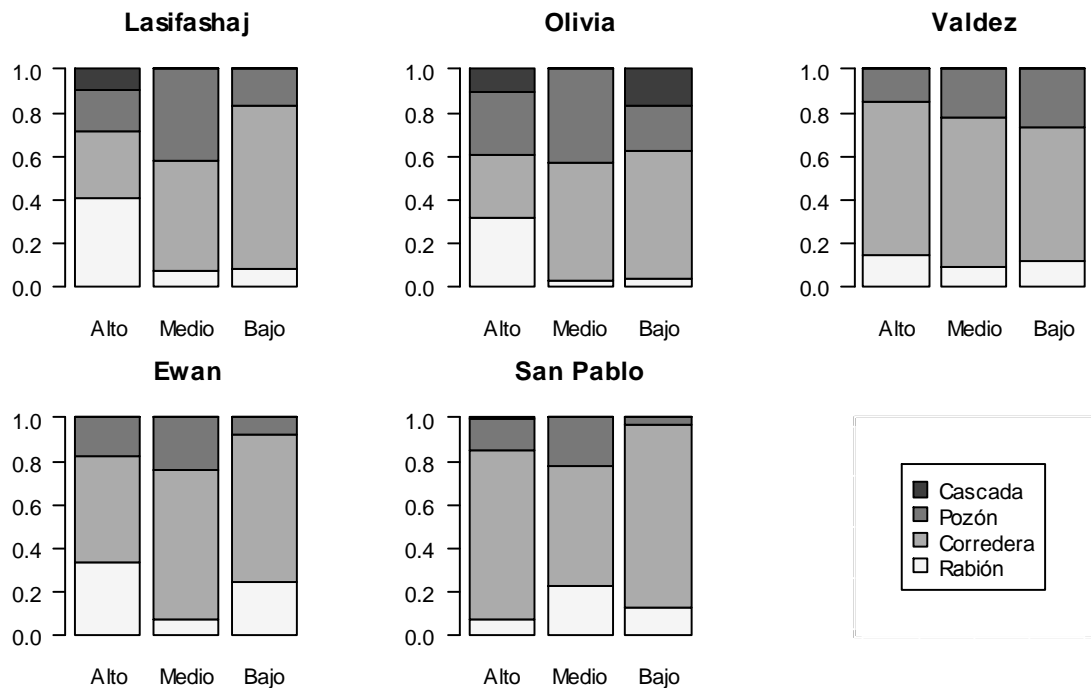


Figura 4-1. Proporción de unidades de canal en cada uno de los ríos y en sus tramos. Se graficaron los valores promedio de las mediciones realizadas en cada estación.

La caracterización de los tramos de los ríos mediante unidades de canal evidenció que en los ríos Lasifashaj y Olivia los tramos altos tuvieron más tipos de unidades de canal que los tramos medios y bajos (Figura 4-1). En todos los tramos y ríos estudiados, los hábitats erosionales (rabión, corredera y cascada) representaron más del 60% de la superficie del lecho fluvial. La unidad de canal mejor representada fue la corredera, que en la mayoría de los tramos tuvo una proporción mayor a 0,5. Todos los tramos presentaron rabiones, aunque en los tramos medios y bajos (en particular de los ríos Lasifashaj y Olivia) se encontraron en baja proporción. Cabe destacar que durante las estaciones frías (otoño e invierno), algunos de los tramos muestreados presentaron parte de su superficie congelada. En invierno, este fue el caso del tramo alto del Lasifashaj (56 % superficie congelada), alto del Olivia (70 %), alto del Ewan (45 %), medio del San Pablo (75 %). En otoño, el tramo alto del Claro (36 %), alto del Lasifashaj (70 %) y alto Olivia (56 %).

Disponibilidad de recursos

La cantidad de hojarasca colectada en el lecho no difirió entre Ríos pero sí entre Tramos (ANOVA anidado, $p_{\text{Ríos}} = 0,60$ y $p_{\text{Tramos}} < 0,0001$, respectivamente), difiriendo la cantidad de hojarasca solo en el tramo alto del Ewan ($8 \pm 12 \text{ g m}^{-2}$) respecto del bajo ($0,01 \pm 0,01 \text{ g m}^{-2}$; alto>bajo, Tukey post hoc $p < 0,05$).

La MOPG no mostró diferencias entre Ríos (ANOVA anidado, $p_{\text{Ríos}} = 0,95$), pero sí entre Tramos dentro de los Ríos (ANOVA anidado, $p_{\text{Tramos}} < 0,0001$). En el río Lasifashaj se encontró menor MOPG en el tramo medio que en el bajo (medio<bajo, en el tramo bajo la mayor MOPG medida respondió a altas cantidades de material leñoso). En el río Ewan el tramo alto tuvo mayor contenido de MOPG que el bajo (alto>bajo, Tukey post hoc $p < 0,05$). Cabe destacar que el tramo alto del río Ewan presentó el mayor valor de MOPG registrado en el estudio ($20,96 \pm 13,51 \text{ g m}^{-2}$).

La MOPFS difirió entre Ríos y entre Tramos dentro de los Ríos (ANOVA anidado, $p_{\text{Río}} = 0,004$ y $p_{\text{Tramo}} = 0,005$). Los ríos con mayor contenido de MOPFS pertenecieron a la ecorregión de Transición (Ewan = $2,61 \pm 1,67 \text{ mg l}^{-1}$ y San Pablo ($2,09 \pm 2,00 \text{ mg l}^{-1}$) duplicando la MOPFS de dos de los ríos de Cordillera (Olivia = $0,75 \pm 0,53 \text{ mg l}^{-1}$ y Lasifashaj = $0,72 \pm 0,48 \text{ mg l}^{-1}$). Solamente en el río Lasifashaj se encontraron diferencias de MOPFS entre los tramos, siendo menor en el tramo alto que en los tramos medio y bajo (alto<medio=bajo, Tukey post hoc $p < 0,05$). Por otra parte, la MOPFB medida fue semejante entre los Ríos ($p_{\text{Ríos}} = 0,39$), mientras que varió entre Tramos ($p_{\text{Tramos}} = 0,0001$), específicamente en el río Lasifashaj, donde fue menor en el tramo alto ($8,68 \pm 4,61 \text{ g m}^{-2}$) que en el medio ($29,47 \pm 8,58 \text{ g m}^{-2}$, alto<medio, Tukey post hoc).

La concentración de clorofila *a* del perifiton no difirió entre Ríos pero sí entre los Tramos de los Ríos (ANOVA anidado, $p_{\text{Ríos}} = 0,21$ y $p_{\text{Tramos}} < 0,0001$, respectivamente), aunque sólo difirieron significativamente (Tukey post hoc $p < 0,05$) el tramo alto y los

tramos medio y bajo del río Ewan (alto = $39,69 \pm 23,38 \text{ mg m}^{-3}$, medio = $2,78 \pm 4,90 \text{ mg m}^{-3}$, bajo = $5,53 \pm 7,63 \text{ mg m}^{-3}$; media \pm DE). En general, se observó una tendencia a mayores concentraciones de clorofila *a* en los tramos altos que en los medios de todos los ríos. En particular, los valores más bajos de clorofila *a* se encontraron en los tramos medios de los ríos Olivia ($2,87 \pm 2,62 \text{ mg m}^{-3}$), Lasifashaj ($1,00 \pm 0,46 \text{ mg m}^{-3}$) y Ewan.

Caracterización del sustrato

La caracterización del sustrato inorgánico del lecho fluvial mediante ACP (Figura 4-2) fue resumida por los dos primeros CP que explicaron el 82,1 % de la varianza de los datos. El primer eje (PC1-SI) mostró que los sitios con mayor cobertura de grava fina presentaron simultáneamente menor cobertura de canto rodado (Tabla 4-3, PC1-SI). En el segundo eje (PC2-SI) los sitios se diferenciaron por la cobertura de grava gruesa, arena y bloque. Cabe destacar que el sustrato fino tuvo porcentajes bajos en todos los ríos (<6 %, Tabla 4-3).

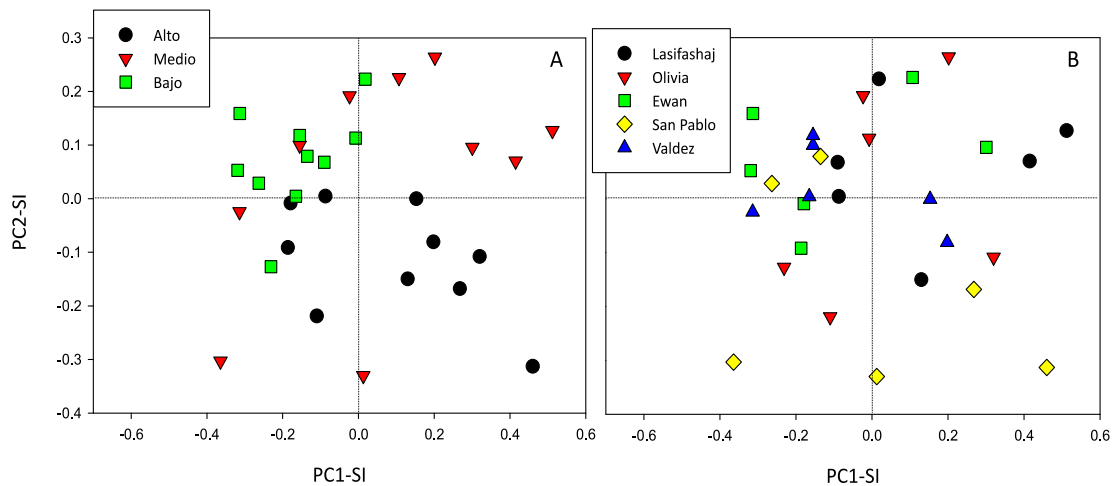


Figura 4-2. Análisis de componentes principales del tipo de sustrato de los diferentes tramos de las cuencas. Los símbolos se corresponden con A) el tramo y B) el río al que pertenecen.

Los tramos altos en general tuvieron valores negativos en PC2-SI (Figura 4-2 A) indicando mayores cantidades de arena y bloque, mientras que bajas de grava gruesa (Tabla 4-3). Los tramos medios tuvieron valores positivos en dicho eje, indicando valores altos de grava gruesa y bajos de arena y bloque. En comparación, los ríos no pudieron

diferenciarse (Figura 4-2 B).

Tabla 4-3. Contribuciones de las clases de sustrato inorgánico a los dos primeros ejes del ACP. En negrita se destacan las variables que más aportaron en cada eje.

Variable	PC1-SI	PC2-SI
Arena	0,08	-0,52
G. fina	0,70	-0,25
G. gruesa	0,24	0,60
Canto rodado	-0,67	-0,10
Bloque	-0,02	-0,55

El análisis de la diversidad de sustrato mostró que los tramos altos eran más diversos ($1,41 \pm 0,11$, Kruskal-Wallis $p = 0,01$) que los tramos medios ($1,18 \pm 0,16$) y los bajos ($1,09 \pm 0,26$). Este resultado se refuerza por el grado de dispersión que tuvieron los sitios en el ordenamiento (Figura 4-2) siendo menor en los tramos bajos que en los altos y los medios. Cabe destacar que el valor máximo que puede tomar el índice de Shannon-Wiener (con cinco clases de sustrato) es 1,60.

Ordenamiento de los sitios en función de las variables ambientales

El análisis de componentes principales (considerando a las variables ambientales detalladas en la sección 4.3.1), incluyendo a todos los sitios en todas las estaciones (Figura 4-3), explicó el 67,1 % de la variabilidad en los tres primeros ejes.

Tabla 4-4. Contribuciones de las variables ambientales a los tres primeros ejes del ACP. En negrita se destacan las variables que más contribuyeron en cada eje.

Variable	PC1 (28,4%)	PC2 (22,1%)	PC3 (16,5%)
Clorofila a	0,37	-0,38	0,17
Color (A440)	-0,14	-0,44	0,43
Ancho del cauce	-0,52	0,23	0,14
Profundidad	-0,51	0,2	0,17
Pendiente	0,46	0,23	-0,16
Temperatura	-0,17	-0,01	-0,68
MOPFS	-0,21	-0,65	-0,09
PRS	-0,18	-0,32	-0,50

El primer eje (PC1) fue una combinación de variables indicadoras del tamaño del cauce (ancho y profundidad de cauce), la concentración de clorofila *a* y la pendiente (Figura 4-3). En el segundo eje (PC2) tuvieron mayor importancia la cantidad de MOPFS, la concentración de clorofila *a* y el color del agua (A440). Finalmente, en el tercer eje (PC3) tuvieron importancia la temperatura, la concentración de PRS y el color del agua (Figura 4-3). En el ordenamiento se puede observar que la mayoría de los tramos altos se posicionaron con valores positivos en PC1 y se separaron de los medios y bajos, mientras que estos últimos no se diferenciaron entre sí (Figura 4-3, A y C). Esta separación distinguió a los tramos altos con valores mayores de concentración de clorofila *a*, menor ancho, menor profundidad y mayor pendiente que los medios y bajos.

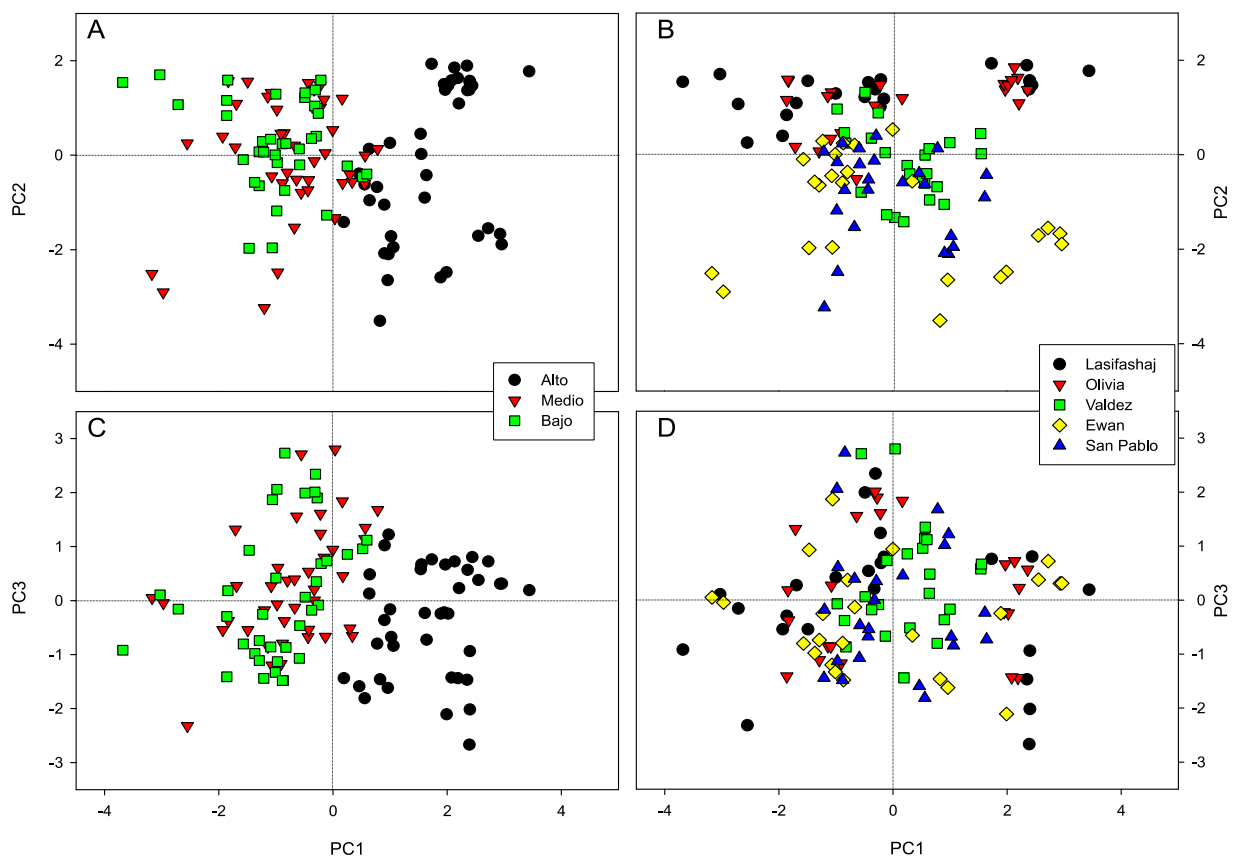


Figura 4-3. Biplots del análisis de componentes principales de las variables ambientales. Se graficaron los ejes A) y B) PC1 vs PC2; y C) y D) PC1 vs PC3. Cada símbolo representa un sitio de muestreo. Los símbolos fueron identificados de dos maneras: A) y C) según el tramo al que pertenecen y B) y D) según el río al que pertenecen.

En PC1 no difirieron los Ríos entre sí, pero sí difirieron los Tramos anidados dentro de los ríos (ANOVA anidado, $p_{\text{Ríos}} = 0,99$ y $p_{\text{Tramos}} < 0.0001$, Figura 4-3 A y C). En este eje, los tramos altos de los ríos Lasifashaj, Olivia, Ewan y San Pablo se diferenciaron de los tramos medios y bajos (alto > medio = bajo, Tukey post hoc $p < 0,05$). En PC2 (Figura 4-3 B) difirieron los ríos Ewan y San Pablo (ecorregión de Transición) de los ríos Olivia y Lasifashaj (ecorregión de Cordillera que desembocan en el canal Beagle, ANOVA anidado, $p_{\text{Ríos}} = 0,0005$ y test de Tukey). Asimismo, el río Valdez presentó una posición intermedia y se diferenció de los ríos Olivia, Ewan y San Pablo (Tukey, $p < 0,05$; Figura 4-3 B). Por otra parte y continuando con PC2, se encontraron diferencias significativas entre los tramos el río Ewan, donde medio y bajo difirieron del tramo alto (ANOVA anidado, $p_{\text{Tramos}} = 0,0001$, Tukey *post hoc* $p < 0,05$). Finalmente, no se encontraron diferencias significativas entre Ríos o Tramos en PC3 (ANOVA anidado, $p_{\text{Ríos}} = 0,37$ y $p_{\text{Tramos}} = 0,40$, respectivamente).

Cabe destacar que el único río que no mostró diferencias significativas entre sus tramos fue el río Valdez. Por otra parte, sólo en el río Ewan el tramo alto se diferenció de los tramos medio y bajo en la mayoría de las variables ambientales medidas, en tanto que los tramos altos de los restantes ríos se diferenciaron en aquellas asociadas únicamente al primer eje del análisis (clorofila *a*, ancho, profundidad y pendiente).

4.4.2. Caracterización biológica

En el análisis de los cinco ríos estudiados en este capítulo se encontró que en los tramos altos y bajos Oligochaeta fue el taxón más abundante (Figura 4-4) con alrededor de 2-3 veces la abundancia del segundo taxa (Chironomidae) y 9-3 veces (respectivamente) más abundante que el tercero (*Hyallolella* sp en el tramo alto y *M. chiloeensis* en el tramo bajo, respectivamente). En el tramo medio (Figura 4-4) los dos taxa más abundantes, Chironomidae sp3 y Oligochaeta, tuvieron abundancias semejantes y dos veces mayores

que la de *Hyallela* sp, el siguiente taxa.

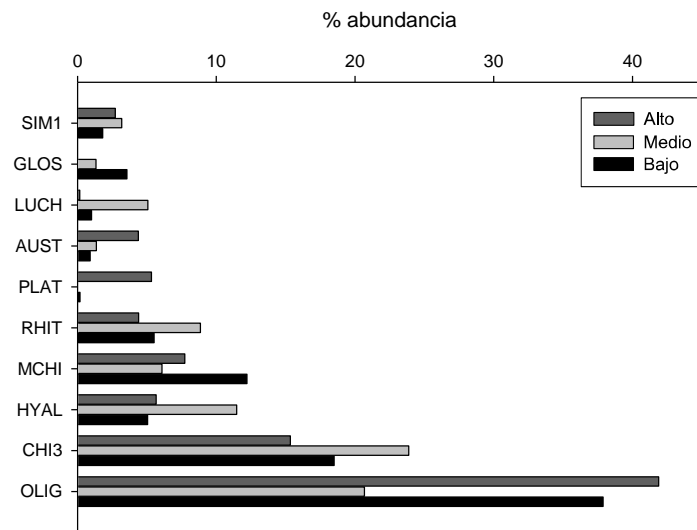


Figura 4-4. Abundancias relativas en número de individuos de los 10 taxa más importantes en cada tramo de los ríos estudiados. Estos taxa representan el 92,0 %, 87,7 % y 92,3 % de la abundancia total en tramos altos, medios y bajos, respectivamente. Abreviaturas en Anexo 3.

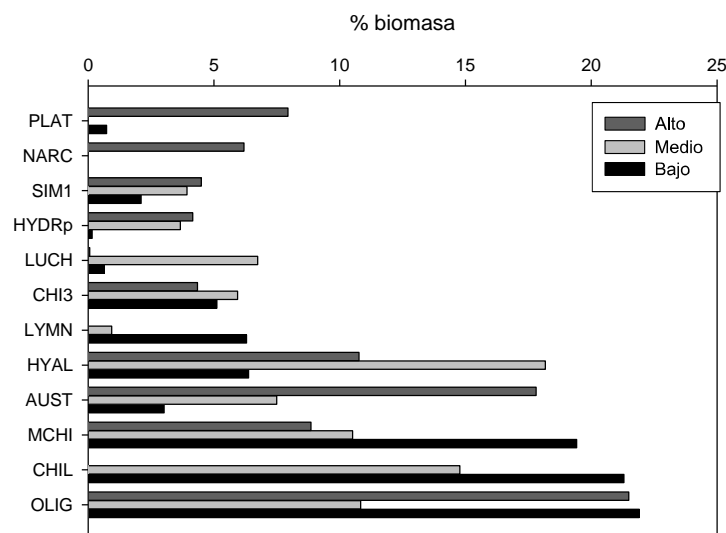


Figura 4-5. Abundancia relativa en biomasa de los 12 taxa más importantes en cada tramo de los ríos estudiados. Estos taxa suman el 86,1 %, el 82,9 % y el 87,1 % del total de la biomasa por tramo (en tramos altos, medios y bajos respectivamente).

Al analizar la biomasa de los macroinvertebrados (Figura 4-5), la importancia relativa de los Oligochaeta se redujo pero fue también elevada con un 21,4 % en los tramos altos, seguido por *Austrocosmoecus* sp (17,8 %) y por *Hyallela* sp (10,7 %). Por otra parte, en los tramos medios aportaron mayor biomasa *Hyallela* sp (18,1 %), *Chilina* sp (14,7 %), Oligochaeta (10,8 %) y *M. chiloeensis* (10,5 %). Finalmente, en los tramos

bajos la biomasa estuvo mayormente codominada por *Oligochaeta* (21,9 %), *Chilina* sp (21,2 %) y *M. chiloeensis* (19,4 %).

Algunos taxa fueron encontrados exclusivamente en un tramo. En particular, en los tramos altos se encontraron como taxa exclusivos a Empididae sp2, *M. anceps*, *Notoperlopsis femina*, *R. tenuispinum* y Tipulidae sp7. El tricóptero *Neoatopsyche* sp fue solamente encontrado en tramos medios y el tricóptero *Metrichia* sp solo en tramos bajos. Cabe destacar que los siguientes taxa también fueron encontrados en un solo tramo, pero fueron representados por un único individuo: *R. robustum*, Tipulidae sp6 y Tipulidae sp9 (tramos altos), el Tipulidae sp5 (tramo medio) y *Clavichorema* sp (tramo bajo).

Quince taxa fueron encontrados solo en un río (20 % del total) y dos tercios de estos estuvieron representados por un único individuo (9 taxa). Específicamente, en el río Lasifashaj se encontraron, exclusivamente, una especie de Mollusca (*Gondwanorbis magallanicus*) y tres morfoespecies de Tipulidae, mientras que en el río Olivia se encontraron *Clavichorema* sp y una especie del género *Rheochorema* (*R. robustum*). En el río Valdez se colectaron larvas de Blephariceridae, los que no se hallaron en otros ríos. En el río Ewan se identificaron de manera exclusiva tres géneros de Trichoptera (*Neoatopsyche* sp, *Oxyethira* sp y *Verger* sp), dos representantes de Diptera (Empididae sp2 y Tipulidae sp8), un representante de Bivalvia (*Pisidium/Musculium*, sin discernir entre estos géneros) e *Hydra* sp. Finalmente, en el río San Pablo se encontraron dos taxa exclusivos, Psycodidae y *Rhitroperla* sp2.

Atributos de la comunidad de macroinvertebrados

En cuanto a la densidad total de la comunidad, los ríos Valdez (Cordillera), Ewan y San Pablo (Transición) presentaron los mayores valores de densidad media (>3200 ind m^{-2}). La densidad más elevada, en el río San Pablo (4637 ± 3816 ind m^{-2}), fue casi tres veces mayor que la del río con la menor densidad media registrada (Olivia: 1524 ± 984 ind m^{-2}).

²). Sin embargo, las diferencias entre Ríos no fueron significativas (ANOVA anidado, $p = 0,14$). Por otra parte, en el análisis longitudinal ciertos ríos mostraron una tendencia a registrar abundancias mayores en sus tramos altos (Olivia, Valdez y San Pablo, Figura 4-6). Dicha tendencia resultó significativa (ANOVA anidado, $p < 0,0001$ y Tukey post hoc) sólo en los ríos Olivia (alto>medio) y San Pablo (alto>bajo).

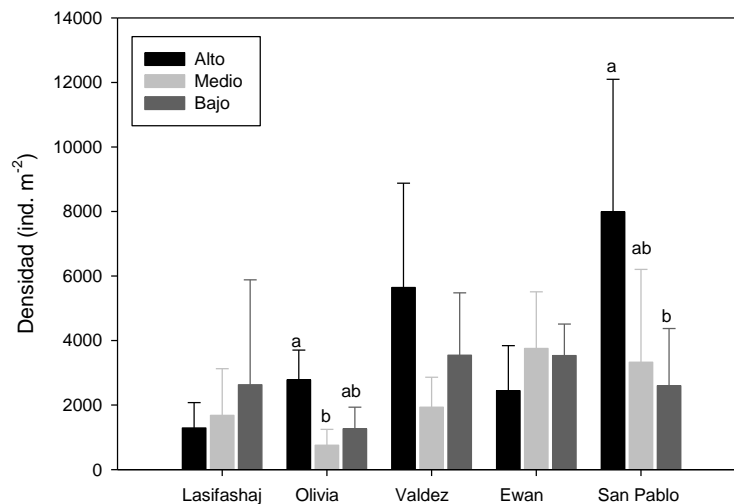


Figura 4-6. Densidad (ind. m⁻²) en cada tramo y río. Se presenta la media de todas las estaciones con sus correspondientes desvíos estándar. Letras diferentes indican medias diferentes (ANOVA anidado y test de Tukey $p < 0,05$), se omitieron las letras donde no se hallaron diferencias.

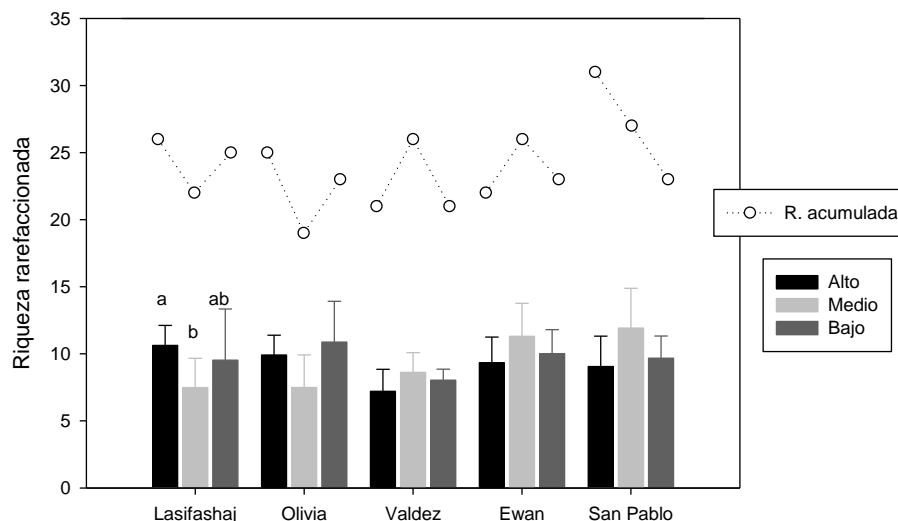


Figura 4-7. Riqueza por tramo y río. Barras: riqueza rarefacionada (a 100 individuos) por tramo (media y desvío estándar). Círculos blancos: riqueza acumulada por tramo considerando todas las estaciones del año. En cada río letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de los tramos (ANOVA anidado y test de Tukey $p < 0,05$), se omitieron las letras cuando no hubo diferencias.

La riqueza rarefaccionada (Figura 4-7, barras) no difirió entre Ríos (ANOVA anidado, $p = 0,29$) y entre Tramos se encontraron diferencias significativas (ANOVA anidado, $p = 0,003$) sólo en el río Lasifashaj, siendo la riqueza en el tramo alto mayor que en el medio (alto>medio, Tukey post hoc $p < 0,05$). Por otro lado, la riqueza acumulada (Figura 4-7, puntos) presentó el mayor valor en el tramo alto del San Pablo (31), casi un tercio más que la riqueza en el tramo más pobre (19, en tramo medio del Olivia). Finalmente, analizando la riqueza total por tramo en todos los ríos en conjunto, esta fue mayor en los tramos altos (67) respecto de los medios y bajos (53 y 50, respectivamente).

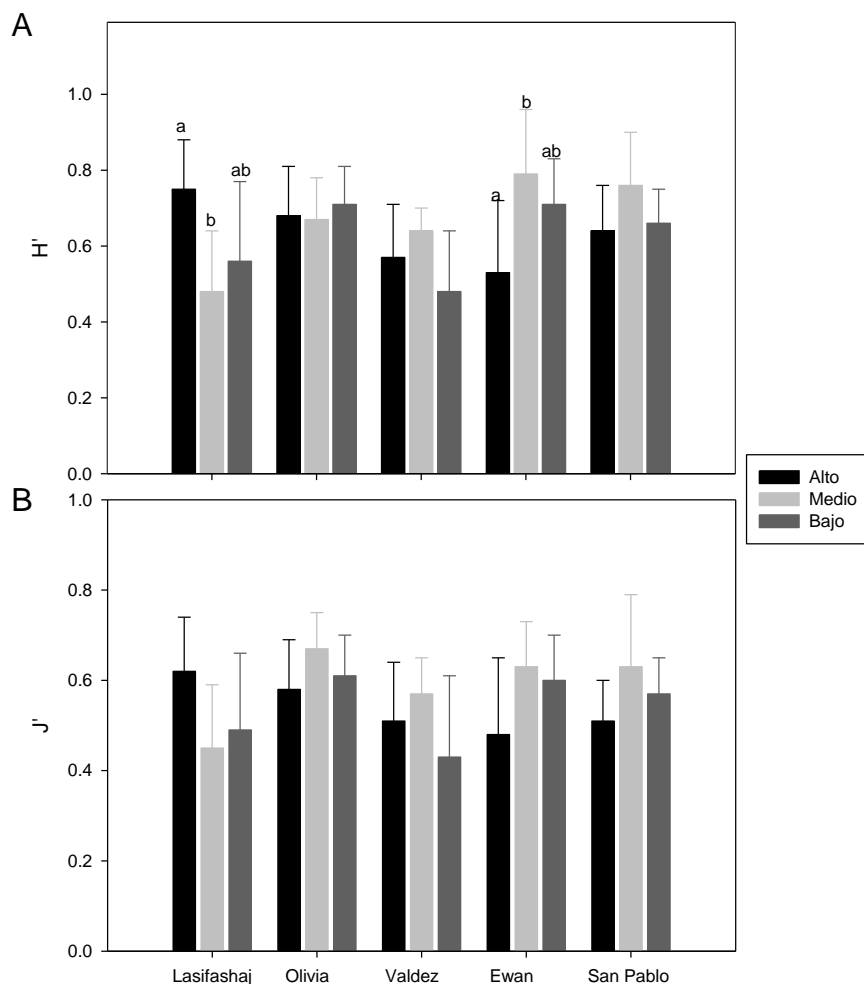


Figura 4-8. A) Diversidad de Simpson (H') y B) Equitatividad de Pielou (J') en los diferentes tramos y ríos estudiados (media \pm DE). Letras diferentes indican medias diferentes (ANOVA anidado, $p < 0,05$), se omitieron las letras cuando no hubieron diferencias.

La diversidad (H') fue superior a 0,48 en todos los ríos y en todos los tramos (Figura 4-8 A). No se encontraron diferencias significativas entre la diversidad de los Ríos, pero sí

entre los Tramos anidados dentro de los Ríos (ANOVA anidado, $p_{\text{Ríos}} = 0,42$ y $p_{\text{Tramos}} = 0,0003$, respectivamente). En concreto, en el río Lasifashaj el tramo medio tuvo menor H' que el alto, mientras que en el río Ewan hubo mayor H' en el tramo medio respecto del alto (Tukey, $p < 0,05$).

La equitatividad de Pileou (J') tuvo valores entre 0,4 y 0,7 en todos los tramos y ríos (Figura 4-8 B). El valor más alto de J' se registró en el tramo medio del río Olivia ($0,67 \pm 0,08$, promedio \pm DE) y el menor en el tramo bajo del río Valdez ($0,43 \pm 0,18$), aunque estas diferencias no se reflejaron en la comparación entre Ríos (ANOVA anidado, $p = 0,17$). Dentro de cada río, la equitatividad fue mayor en el tramo medio (excepto en el río Lasifashaj), sin embargo no se encontraron diferencias entre Tramos (ANOVA anidado, $p = 0,26$).

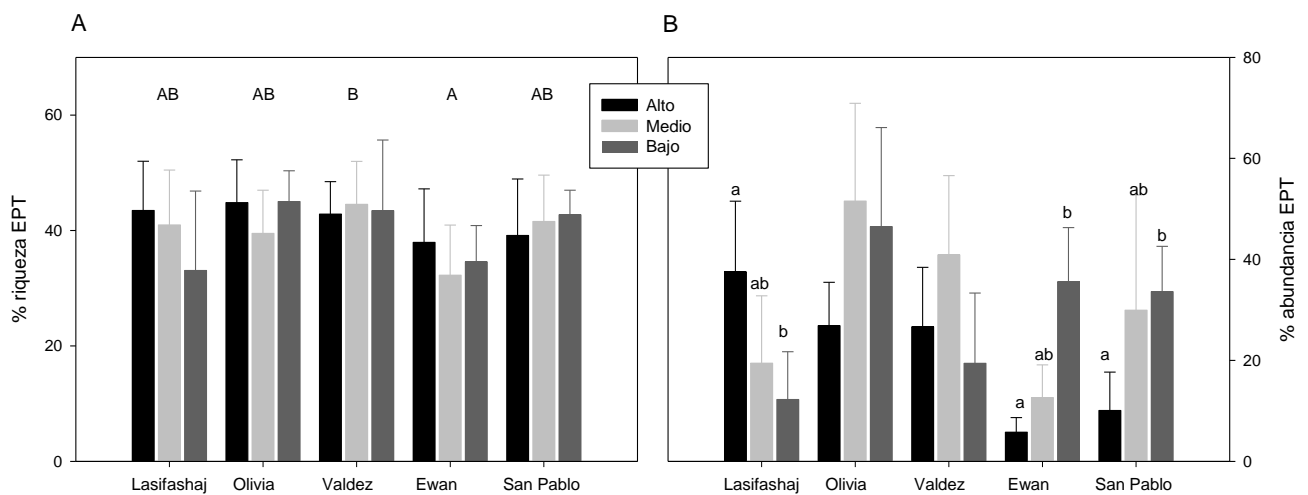


Figura 4-9. A) Porcentaje de riqueza y B) abundancia de taxa EPT por tramo y río (media \pm DE). Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre Ríos y letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre Tramos dentro de los Ríos (ANOVAs anidados y test de Tukey, $p < 0,05$). Se omitieron las letras en los casos donde no hubo diferencias significativas.

El porcentaje de riqueza EPT (% riqueza EPT Figura 4-9 A) difirió entre los Ríos (ANOVA anidado, $p = 0,04$), siendo el porcentaje de riqueza EPT del río Valdez (río de Cordillera) mayor que en el río Ewan (río de Transición; Tukey, $p < 0,05$). El porcentaje de abundancia de taxa EPT (Figura 4-9 B) no difirió entre Ríos (ANOVA anidado, $p = 0,37$) pero sí entre Tramos dentro de los Ríos (ANOVA anidado, $p < 0,0001$). En el río

Lasifashaj el tramo alto tuvo mayor porcentaje de abundancia que el bajo, mientras que en los ríos Ewan y San Pablo los tramos altos tuvieron menor porcentaje de abundancia de EPT que los bajos (Tukey $p < 0,05$, Figura 4-9 B).

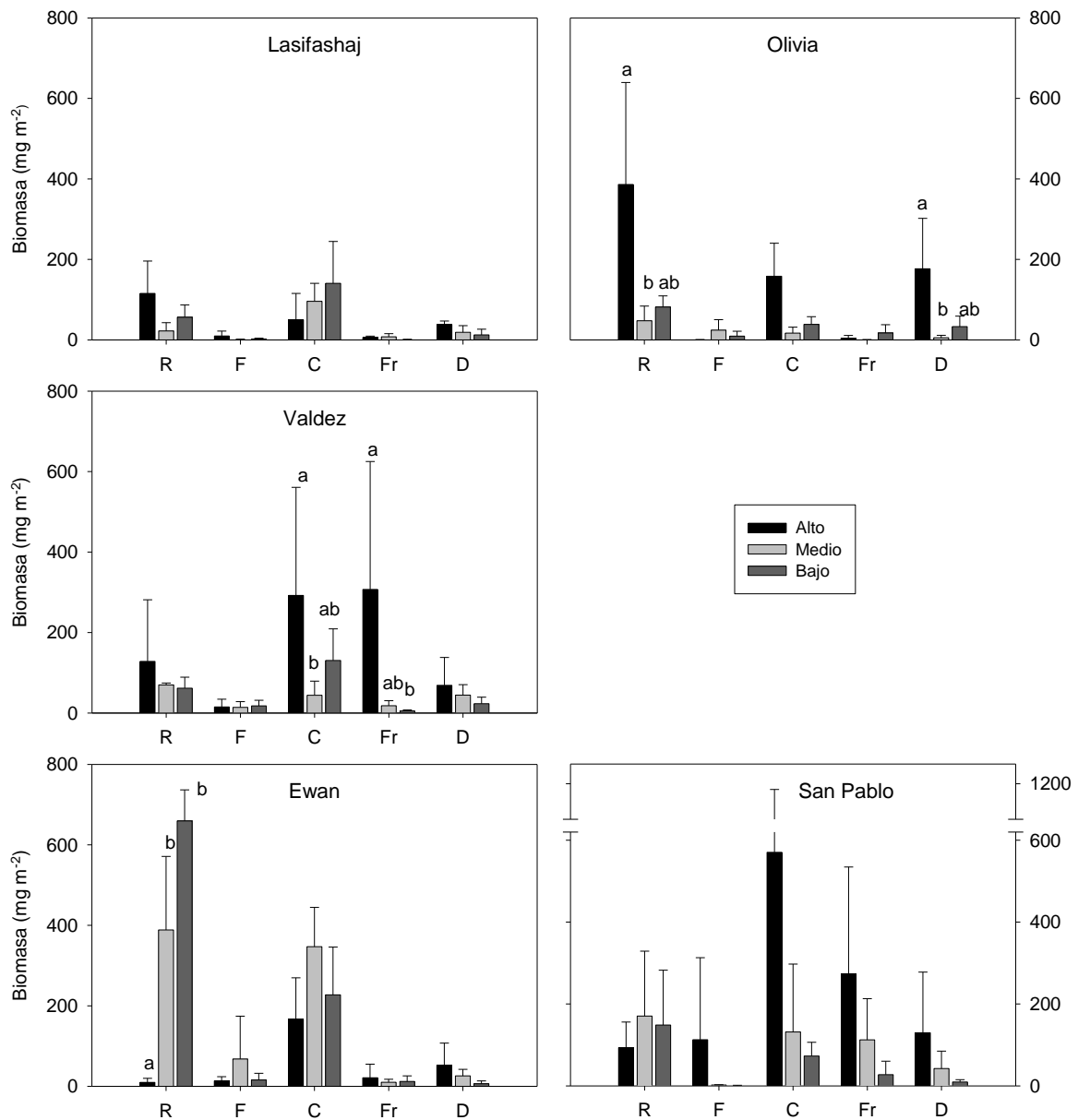


Figura 4-10. Biomasa (media \pm DE) de GFA por río en cada uno de los tramos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las abundancias por tramo de cada GFA (ANOVAs anidados, seguidos de Tukey post hoc) y para simplificar, se omitieron las letras de las comparaciones no significativas. C: colectores, D: predadores, F: Filtradores, Fr: fragmentadores y R: raspadores. Nota: los gráficos poseen escalas diferentes.

Grupos funcionales de alimentación

De los 74 taxa identificados, 70 fueron asignados a un determinado GFA. Algunos taxa

poco representados (Collembola, Acari, Coleoptera sp y adultos de Staphilinidae) no fueron tenidos en cuenta para este análisis, al igual que las pupas. El 36 % de los taxa (25 taxa) fueron categorizados como predadores, 26 % (18 taxa) como raspadores y 24 % (17 taxa) como fragmentadores. Solamente seis taxa fueron categorizados como colectores de fondo (9%) y cuatro taxa como colectores filtradores (5%).

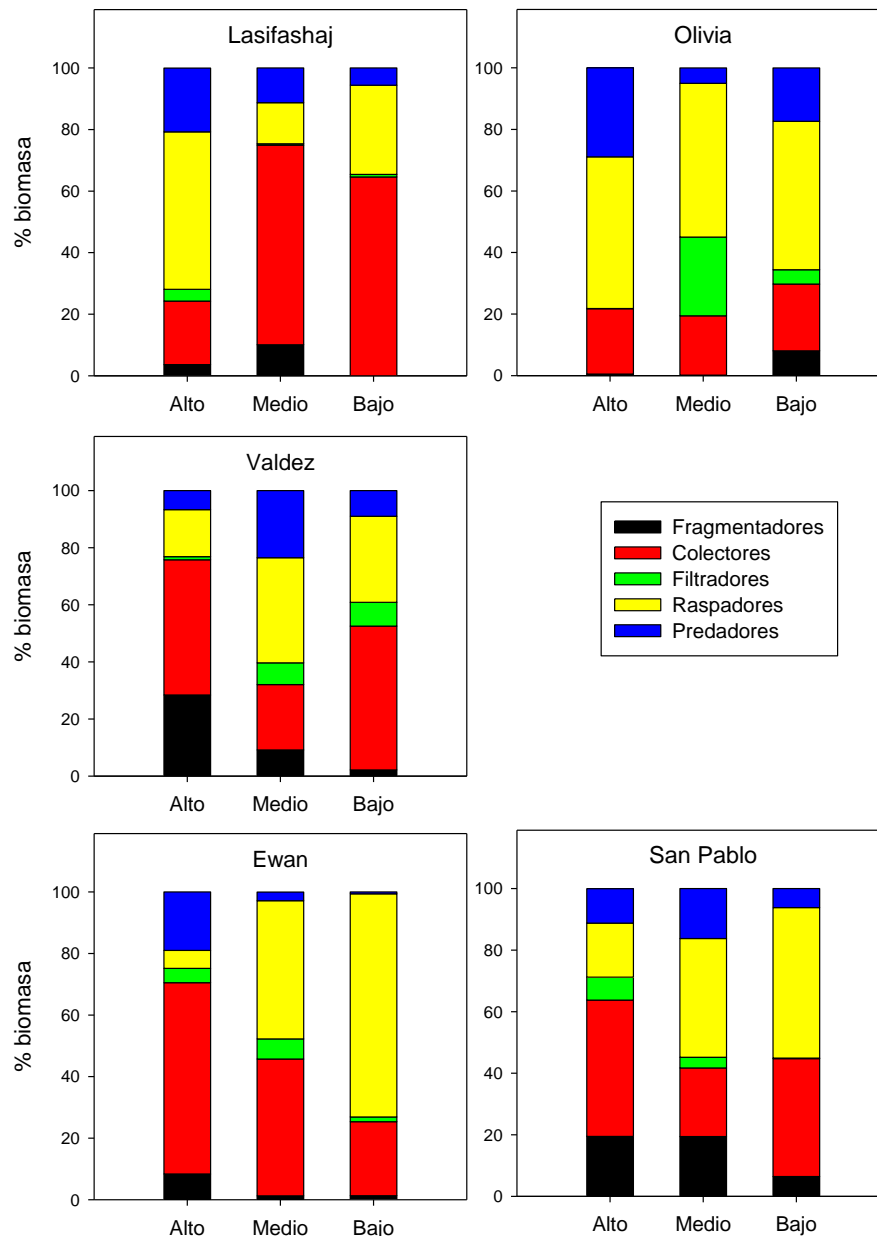


Figura 4-11. Porcentajes de biomasa de GFA en los diferentes ríos y tramos estudiados.

La biomasa de los diferentes GFA no difirió entre los ríos analizados (ANOVA anidado, $p > 0,05$ en todos los casos, Figura 4-10). La biomasa de los **colectores** difirió

entre tramos (ANOVA anidado $p = 0,0003$) del río Valdez, donde fue mayor en el alto que en el medio (alto>medio; Tukey post hoc $p < 0,05$). La biomasa de los **predadores** fue semejante entre los tramos dentro de todos los ríos, excepto en el río Olivia donde fue mayor en el tramo alto respecto del tramo medio (alto>medio; ANOVA anidado $p = 0,0001$, Tukey post hoc $p < 0,05$). De todos los GFA, la biomasa de los **filtradores** fue la única que no varió entre tramos de los ríos (ANOVA anidado, $p = 0,23$). La biomasa de los **raspadores** en el tramo alto del río Ewan fue menor que en los tramos medio y bajo (alto<medio=bajo); y fue mayor en el tramo alto del río Olivia respecto del tramo medio (Olivia: alto>medio; ANOVA anidado $p < 0,0001$, Tukey post hoc $p < 0,05$). Finalmente, la biomasa de los **fragmentadores** en el río Valdez fue mayor en el tramo alto en comparación con los demás tramos, aunque sólo difirió significativamente con el tramo bajo (alto>bajo; Figura 4-10, ANOVA anidado $p = 0,008$).

El porcentaje de biomasa de cada GFA (Figura 4-11) no difirió entre Ríos (ANOVAs anidados $p > 0,05$ para cada GFA), pero sí entre los Tramos anidados dentro de los Ríos ($p < 0,05$). Para comenzar, el porcentaje de biomasa de los **raspadores** difirió (Tramos dentro de Ríos $p < 0,0001$ y Tukey *post hoc*) en el río Ewan, donde el tramo alto tuvo menor porcentaje que el tramo bajo (alto<bajo); también se encontraron diferencias entre los tramos alto y medio del Lasifashaj (alto>medio). El porcentaje de biomasa de los **colectores** difirió entre los tramos del Lasifashaj (alto<medio=bajo; ANOVA anidado, entre Tramos $p = 0,0001$ y Tukey *post hoc*). En el caso del porcentaje de abundancia de los **fragmentadores** se encontraron diferencias entre los tramos alto y bajo del río Valdez (alto>bajo; Tramos dentro de los Ríos $p = 0,03$). El porcentaje de biomasa de los **filtradores** indicó que difirieron los tramos alto y medio del Olivia (alto<medio, ANOVA anidado $p = 0,009$, Tukey *post hoc* $p < 0,05$). El porcentaje de biomasa de los **predadores** no difirió entre Ríos ($p = 0,62$) pero sí entre los tramos ($p = 0,0007$). En el

río Ewan el porcentaje de biomasa en el tramo alto difirió del porcentaje en el tramo bajo (alto>bajo, Tukey *post hoc*).

Composición taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados en base a las abundancias

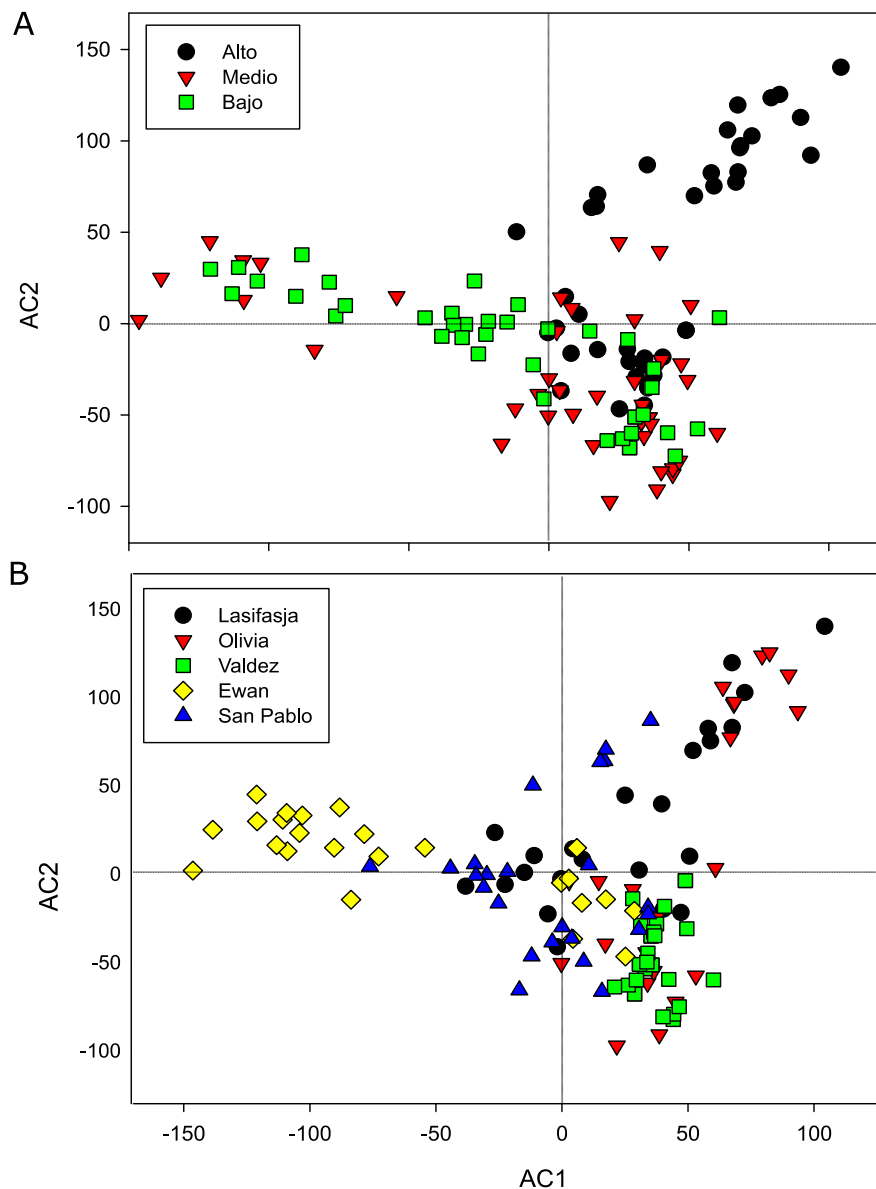


Figura 4-12. Biplot del AC realizado sobre los datos de abundancia de las especies en cada sitio. Se muestran los ordenamientos de los sitios A) con los símbolos representando los tramos y B) con los símbolos representando los ríos\.

En el gráfico del CA (Figura 4-12, 32,7 % de varianza explicada en los dos primeros ejes) se observó que algunos tramos altos se agruparon a la derecha del gráfico, mientras que

los tramos medios junto con los bajos ocuparon el centro y la parte inferior del gráfico. Los tramos altos del río Lasifashaj y Olivia (Cordillera) se ubicaron en el cuadrante superior derecho, caracterizados por las especies *M. anceps*, *N. archiplatae* y *A. kuscheli* (Figura 4-13). Además, dichos tramos tuvieron altas abundancias de Turbellaria, al igual que el tramo alto del río San Pablo (ubicado hacia el centro del ordenamiento). Los tramos medio y bajo del río Ewan se ubicaron en el cuadrante superior izquierdo y se caracterizaron por abundancias altas de *Chilina* sp, *Oxyethira* sp, *Lymnaea* sp e Hirudinea. Cabe destacar que, a diferencia de los restantes ríos, en el río Valdez los tres tramos se ubicaron próximos entre sí.

En AC1 se diferenciaron significativamente (ANOVA anidado, $p = 0,03$) los ríos Ewan (Transición) y Olivia (Cordillera, test de Tukey). Por otra parte, se encontraron diferencias significativas (ANOVA anidado, $p < 0,0001$) entre los tramos de todos los ríos (excepto en el río Valdez, Figura 4-12). En el río Lasifashaj los tres tramos difirieron entre sí ($A \neq M \neq B$), mientras que en los ríos Olivia y Ewan se observó diferencias del tramo alto respecto de los tramos medio y bajo ($A \neq M = B$). Por último, los tramos alto y medio del San Pablo difirieron del tramo bajo ($A = M \neq B$, Tukey post hoc $p < 0,005$). En AC2 no difirieron los Ríos (ANOVA anidado, $p = 0,38$) pero sí los Tramos (ANOVA anidado, $p < 0,0001$). En los ríos Lasifashaj y Olivia el tramo alto difirió de los tramos medio y bajo ($A \neq M = B$, Tukey post hoc). Se encontraron diferencias (Tukey post hoc, $p < 0,05$) entre los tramos medio y alto del Valdez ($A \neq M$). En el río Ewan sólo difirieron el tramo alto del bajo ($A \neq B$), mientras que en el río San Pablo todos los tramos difirieron entre sí ($A \neq M \neq B$; Tukey post hoc, $p < 0,05$).

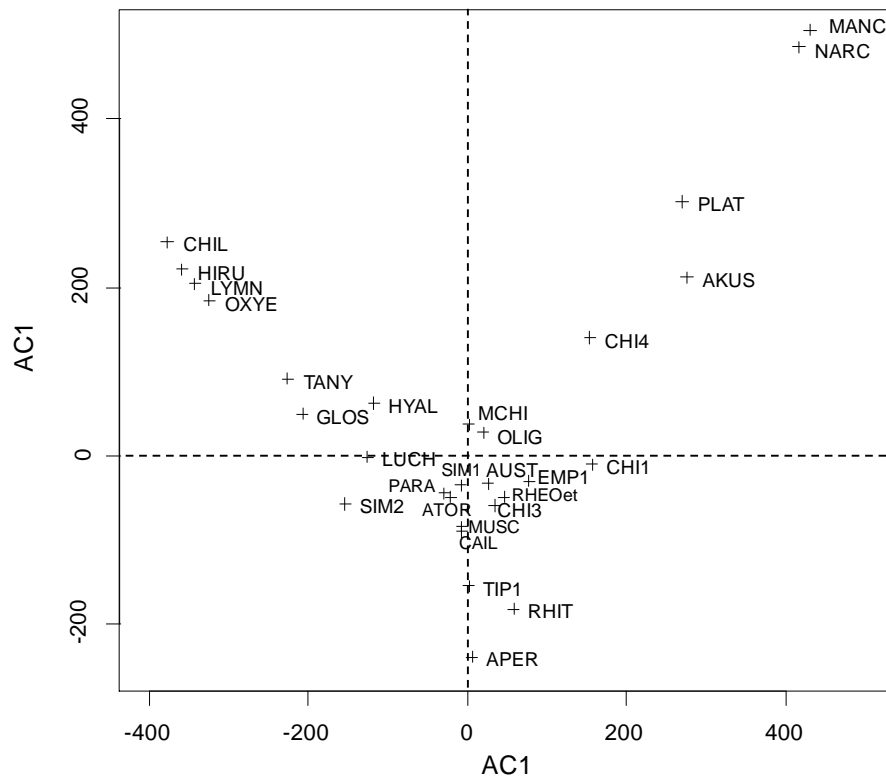


Figura 4-13. Ordenamiento de las especies del biplot del AC realizado sobre los datos de abundancia de las especies en cada sitio.

Cabe destacar que el resultado del AC realizado con los datos de biomasa de los taxa fue semejante al obtenido con los datos de abundancia (resultado no mostrado; 34 % de varianza explicada en los dos primeros ejes), aunque fue más evidente la separación de los tramos altos de los ríos Lasifashaj y Olivia (dadas las altas biomasa de *M. anceps*, *N. archiplatae*). Este resultado indica que las abundancias y las biomasa de los macroinvertebrados siguen tendencias semejantes, al menos en lo referente a la clasificación taxonómica.

4.4.3. Comunidad de macroinvertebrados y variables ambiental

Correlaciones con los índices de grupos indicadores de calidad ambiental (EPT)

Las relaciones entre los porcentajes de abundancia (%N), riqueza (%R) y biomasa (%B) de taxa EPT y las variables ambientales difirieron entre los tramos (Tabla 4-5). Tanto el %R como el %N variaron negativamente con la absorbancia a 440 nm en los tramos altos. Además, el %N también se correlacionó negativamente con la conductividad y la

concentración de PRS. En los tramos medios, el %R se relacionó negativamente con la concentración de PRS. Por otra parte, el %N y el %B mostraron relaciones negativas con la conductividad y la concentración de PRS. En los tramos bajos se vio una relación negativa entre el %R y el %B con la conductividad. Finalmente, se observaron relaciones positivas entre PC1-SI (indicador de la proporción de grava fina y canto rodado) y el %B (tramos medios) y %N (tramos bajos); y entre PS2-SI y los tres índices en los tramos bajos.

Cabe destacar, que el pH y la concentración conjunta de nitratos y nitritos no correlacionaron significativamente en ningún tramo con las variables indicadoras de grupos EPT. Finalmente y para simplificar, las variables indicadoras de EPT decrecieron con la conductividad, la concentración de PRS y el color del agua (A440), mientras que muestran una tendencia a aumentar con PC1-SI y PC2-SI (sobre todo en los tramos bajos). Cabe recordar que valores altos en PC1-SI indican valores altos de grava fina y bajos de canto rodado, mientras que en PC2-SI indica menor cantidad de arena y bloque y mayor de grava gruesa (Tabla 4-3).

Tabla 4-5. Coeficientes de correlación de Spearman para los porcentajes de riqueza (%R), abundancia de taxa (%N) y biomasa (%B) de individuos EPT (en relación a los totales) en relación a las variables ambientales en los tres tramos muestreados. Se muestran en negrita las relaciones significativas.

	Alto			Medio			Bajo		
	%R	%N	%B	%R	%N	%B	%R	%N	%B
Conductividad	-0,17	-0,48	-0,43	-0,12	-0,54	-0,64	-0,36	-0,06	-0,59
pH	0,16	0,26	0,41	0,17	0,04	-0,42	0,00	-0,06	-0,09
NO ₂ ⁻ + NO ₃ ⁻	-0,08	0,08	0,26	-0,14	0,24	-0,03	0,00	-0,06	-0,11
PRS	-0,01	-0,41	-0,42	-0,36	-0,49	-0,48	-0,01	0,31	0,05
A440	-0,37	-0,57	-0,32	-0,20	0,18	-0,11	-0,06	0,21	-0,17
PC1-SI	-0,03	-0,16	-0,31	0,17	0,29	0,51	-0,03	0,39	0,07
PC2-SI	-0,06	-0,21	0,12	0,22	0,02	0,20	0,41	0,33	0,50

Relaciones entre los GFA y sus principales recursos tróficos

Solamente tres relaciones entre los GFA y sus recursos resultaron significativas

(Tabla 4-6). La biomasa de los raspadores se relacionó negativamente con la concentración de clorofila *a* del perifiton en los tramos altos. También en los tramos altos los colectores mostraron una correlación positiva con la MOPFB. En los tramos medios por otra parte, no se observó ninguna relación significativa. Los filtradores en los tramos altos correlacionaron positivamente con la clorofila *a* y en los tramos bajos negativamente con MOPFB. La biomasa de los **predadores** no se relacionó con la biomasa de los restantes GFA (i.e. biomasa de posibles presas) en los tramos altos y medios, en tanto que en los tramos bajos mostró una relación negativa.

Tabla 4-6. Coeficientes de correlación de Spearman para las variables ambientales y las biomásas de los fragmentadores, colectores, filtradores, predadores y raspadores en los tres tramos estudiados. En negrita se resaltan los coeficientes de las correlaciones significativas.

GFA	Recurso	Alto	Medio	Bajo
Raspador	Clorofila <i>a</i>	-0,55	-0,29	-0,06
Fragmentador	Hojarasca	-0,40	-0,20	-0,13
Colector	MOPFB	0,45	-0,20	-0,23
Filtrador	MOPFS	0,40	0,32	-0,03
Predador	Biomasa de invertebrados	0,13	0,36	-0,59

Análisis de redundancia

El ADR explicó el 34 % de la varianza en las abundancias de los taxa en todas las épocas del año (Tabla 4-7). El modelo con las variables ambientales seleccionadas fue significativo ($p = 0,001$) al igual que los cuatro primeros ejes del análisis ($p_{ADR1} = p_{ADR2} = 0,001$; $p_{ADR3} = 0,002$; $p_{ADR4} = 0,03$). Las variables que más influyeron en la abundancia de las especies en ADR1 fueron la conductividad, MOPFB, MOPFS y PRS (Tabla 4-7). En ADR2, las variables que más influyeron fueron la concentración de clorofila *a*, A440 y MOPFS. Cabe destacar que MOPFS y MOPFB muestran correlaciones altas con ambos ejes.

Los sitios pertenecientes a los ríos Olivia y Lasifashaj se encontraron en el cuadrante superior derecho (Figura 4-14 B), mientras que los del río Valdez se ubicaron

en el cuadrante inferior derecho (todos ríos de Cordillera). Estos ríos se caracterizaron por valores bajos de conductividad y PRS, mientras que se diferenciaron por la cantidad de clorofila *a*, A440, MOPFS y MOPFB (en todos los casos fue mayor en el río Valdez que en los ríos Lasifashaj y Olivia). Por otra parte, la mayoría de los sitios pertenecientes a los ríos San Pablo y Ewan (ríos de Transición) se encontraron en los cuadrantes superior e inferior izquierdos. El río San Pablo se encontró más disperso en ADR2, lo que indicó mayor variabilidad en términos de clorofila *a*, A440, MOPFS y profundidad media del cauce. El río Ewan, por el contrario, se encontró más disperso sobre ADR1 lo que indicó más variabilidad en términos de MOPFS, MOPFB, PRS y conductividad.

Tabla 4-7. Autovalores de los dos primeros ejes del ADR y correlación entre las variables ambientales. Código de significancia: 0,001 (***) , 0,01 (**) y 0,05 (*). Los coeficientes de correlación se ordenaron por su valor y los más altos se resaltaron en negrita.

	ADR1	ADR2
Autovalores	0,56	0,23
Coeficientes de correlación		
Conductividad**	-0,65	-0,06
PRS*	-0,50	-0,18
MOPFS**	-0,42	-0,68
MOPFB***	0,33	0,44
Clorofila <i>a</i> ****	0,30	-0,56
A440*	-0,18	-0,44
Profundidad del cauce*	0,03	-0,14
Ancho del cauce*	-0,33	-0,22

Respecto al ordenamiento de los tramos (Figura 4-14 A), en ADR1 no se observaron agrupamientos de estos entre sí. Sin embargo, hubo una tendencia a que los tramos altos se encontraran a la derecha del gráfico y, por lo tanto, asociados a valores bajos de conductividad y PRS. Asimismo, estos tramos se distribuyeron a lo largo del ADR2, de manera que se puede decir que presentaron un amplio rango de valores de clorofila *a*, A440, MOPFS y MOPFB. Los tramos bajos tuvieron mayor distribución sobre ADR1, lo que indica un rango amplio de valores de conductividad, MOPFS, MOPFB y PRS. Por otra parte, se notó la tendencia de los tramos medios a ocupar todo

el rango de ADR2, al igual que los tramos altos, asociados a un amplio rango de concentración de clorofila *a*, A440, MOPFS y MOPFB.

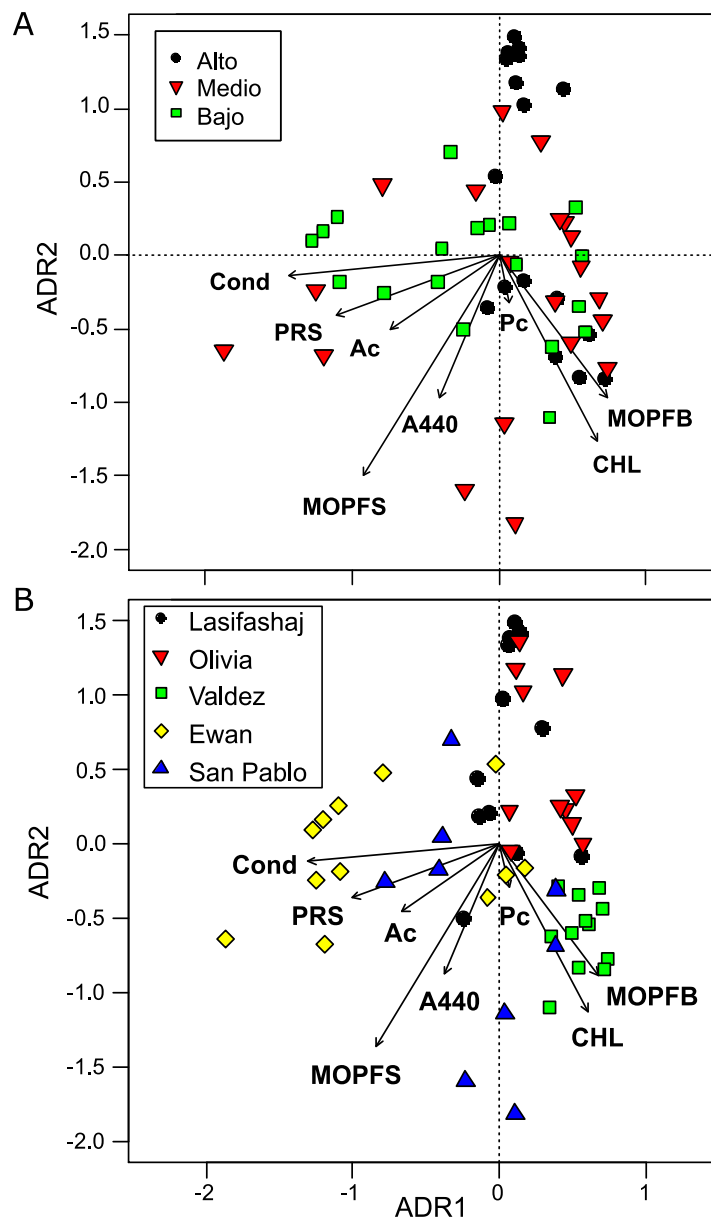


Figura 4-14. Biplot de los primeros dos ejes del ADR realizado en base a las abundancias de los taxa. Se muestran los sitios A) identificados por Tramo, B) identificados por Río. Leyendas en los gráficos.

En el ordenamiento de los taxa (Figura 4-15) se observó a muchos de estos agrupados en el centro del diagrama. Entre los taxa que pudieron asociarse a algunos ríos se encuentran *Rhitroperla* sp, con alta abundancia en el río Valdez, y, por otra parte, *Chilina* sp, *Hyaella* sp, Glossosomatidae y Tanypodinae spp caracterizando a los ríos Ewan y San Pablo.

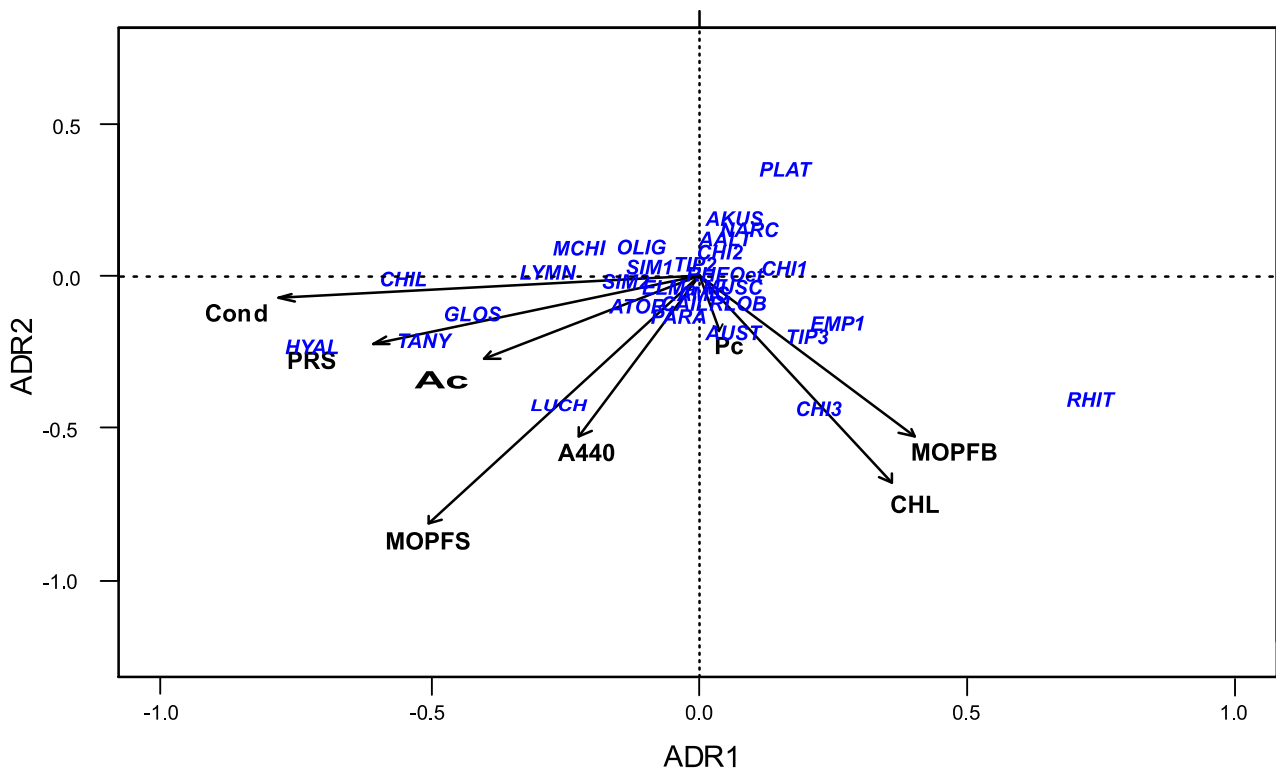


Figura 4-15. Ordenamiento de los taxa en el biplot de los dos primeros ejes del ADR realizado en base a las abundancias.

4.5. Discusión

El análisis de las variables ambientales reveló diferencias entre ríos pertenecientes a diferentes ecorregiones y diferencias longitudinales dentro de los ríos. Por una parte, se observó una clara diferencia en las características ambientales entre los ríos Olivia y Lasifashaj (ecorregión de Cordillera) y el río Ewan (ecorregión de Transición). Por otra parte, los tramos altos de la mayoría de los ríos tuvieron características particulares que los diferenciaron de los tramos medios y bajos.

Las diferencias ambientales mencionadas en el párrafo anterior resultaron parcialmente reflejadas por la comunidad de macroinvertebrados. Los ríos Olivia y Ewan mostraron la mayor diferenciación en base a la estructura taxonómica de la comunidad, mientras que hubo una ligera superposición de características entre los ríos Lasifashaj y Ewan. Por otra parte, en casi todos los ríos se hallaron diferencias en la comunidad de macroinvertebrados en el eje fluvial longitudinal, habiendo diferencias más marcadas

entre los tramos altos y los tramos medios y bajos.

4.5.1. Características ambientales

Los ríos estudiados de Tierra del Fuego mostraron rasgos semejantes a los descritos para ríos de la Patagonia continental. Los valores medidos de pH (ligeramente básicos), conductividad y oxígeno disuelto (ligeramente superior a 10 mg l^{-1}) coinciden con los reportados en cuencas similares de la Patagonia (Miserendino 2001; Miserendino y Brand 2007; Oyanedel et al. 2008; Albariño et al. 2009; Moya et al. 2009; Brand y Miserendino 2010) y del archipiélago Fueguino (Anderson y Rosemond 2007; Anderson y Rosemond 2010; Simanonok et al. 2011; Zagarola et al. 2017).

Las temperaturas registradas se encontraron dentro del rango de temperaturas características de Patagonia continental. Sin embargo, las temperaturas nunca superaron los $15 \text{ }^\circ\text{C}$ y el promedio anual más alto por río fue de $6 \text{ }^\circ\text{C}$. La media anual más baja se registró en los ríos de Cordillera que desembocan en el canal Beagle (Lasifashaj y Olivia). La menor temperatura registrada en estos ríos puede deberse a que las nacientes de los mismos se ubican en zonas de mayor altitud, lo que favorece a las precipitaciones en forma de nieve y su acumulación por periodos más largos de tiempo (Iturraspe y Urciolo 2000). A esto se podría sumar un efecto de la cobertura ribereña boscosa, considerando que la mayor cobertura de bosque se asocia con menores temperaturas (Simanonok et al. 2011; Dodds et al. 2015). Entre los tramos, la temperatura tuvo una media anual de $4,6 \text{ }^\circ\text{C}$ en los tramos altos (promedio entre todos los ríos, rango $2,8\text{-}6,1 \text{ }^\circ\text{C}$), $4,6 \text{ }^\circ\text{C}$ en los medios y $6,0 \text{ }^\circ\text{C}$ en los bajos, siendo menor a la correspondiente a otros arroyos boscosos ($\sim 7 \text{ }^\circ\text{C}$, Albariño et al. 2009; Díaz Villanueva et al. 2010) o a la de ríos de Estepa ($\sim 10 \text{ }^\circ\text{C}$, Miserendino 2007; $\sim 7 \text{ }^\circ\text{C}$ en primavera Tagliaferro et al. 2013).

La cantidad de hojarasca osciló entre $0,01$ y $8,07 \text{ g m}^{-2}$, mientras que la acumulación de MOPG varió entre $3,00$ y $20,96 \text{ g m}^{-2}$ (medias por tramo), no

diferenciándose de lo reportado por Miserendino (2001) para diferentes ríos de Patagonia continental: 0,05-7,61 g m⁻² y 0,05-21,51 g m⁻², respectivamente. En los tramos altos en particular la cantidad de MOPG varió entre 1,05-43,06 g m⁻², semejante a lo reportado (0-33 g m⁻²) para arroyos con denso bosque ribereño (Díaz Villanueva et al. 2010).

Finalmente, se midieron cantidades de MOPF bentónica en el rango de 6 a 36 g m⁻² (media 20,37 ± 9,72 g m⁻²), en coincidencia con lo reportado para otros arroyos del archipiélago fueguino con valores promedio de 18,0 g m⁻² (Anderson y Rosemond 2007). Estos valores superan a los valores reportados para ríos y arroyos de orden 1 a 6 (< 4 g m⁻², 29 sitios ubicados desde la zona de bosque a la estepa) y para sistemas de riberas boscosas y de orden bajo (5-15 g m⁻²) de Patagonia norte (Miserendino 2001; Albariño et al. 2009; Buria et al. 2010). Por lo tanto, los valores de MOPFB medidos en ríos de Tierra del Fuego se encuentran entre los mayores reportados hasta ahora para Patagonia.

Debido a que el objetivo principal de esta tesis fue caracterizar la comunidad de macroinvertebrados de ríos de Tierra del Fuego, no se consideró un diseño de muestreo capaz de discriminar los efectos de los diferentes usos de las cuencas. Entre las alteraciones típicamente producidas por la actividad ganadera se destacan las riberas alteradas por sobrepastoreo y pisoteo, presencia de sedimento depositado sobre sustratos gruesos en el lecho del río (Niyogi et al. 2007; Brand 2012) y altos niveles de nutrientes (si bien los nutrientes podrían no alterarse cuando la ganadería es extensiva, Brand 2012). Estas alteraciones no han sido observadas en los sitios de estudio. Cabe destacar que una de las prácticas ganaderas más negativas consiste en remover el bosque completamente para ser reemplazado por pastizales para pastura, lo que favorece la erosión y aumenta la carga de sedimento fino en los ríos (Brand y Miserendino 2010). Dicha práctica se condujo en la cuenca del río San Pablo pero el área afectada abarca un pequeño porcentaje (2,82 %) en un sector no aledaño al cauce principal. Por lo expuesto, y en relación con

los atributos de la comunidad de macroinvertebrados discutidos en la sección siguiente, las prácticas ganaderas no representarían un impacto sustancial sobre los ecosistemas fluviales.

4.5.2. Características biológicas

Los valores de riqueza obtenidos por sitio ($14,6 \pm 4,9$ taxa) en este estudio fueron similares a los reportados en otros sectores del archipiélago Fueguino ($9,00 \pm 0,90$ taxa en Simanonok et al. 2011; entre 8 y 20 taxa en Contador et al. 2015). En contraste, la riqueza promedio por sitio fue notoriamente menor respecto de las reportadas para sistemas fluviales de Patagonia norte localizados entre 40 y 42 grados de latitud, las que variaron entre 23 y 43 taxa (Figueroa et al. 2003; Miserendino 2007; Mauad et al. 2015). Esto contrasta con la riqueza promedio por sitio de sistemas fluviales ubicados entre las latitudes 43 y 50 la que fue más variable con un rango entre 1 y 30 taxa por sitio (Miserendino y Pizzolon 2004; Oyanedel et al. 2008; Moya et al. 2009; Tagliaferro et al. 2013). Aún cuando estos valores deben ser considerados con cautela debido a la implementación de diferentes diseños de muestreo (frecuencia y período de muestreo, número de muestras colectadas, número de sitios, tipo de muestreador, tipos de hábitat, tamaño del río, altitud, ecorregión, etc.) sirven a modo comparativo.

Los valores de riqueza reportados en esta tesis se encuentran subestimados en comparación con trabajos realizados en Patagonia norte debido a que Oligochaeta fue identificado con baja resolución taxonómica. En estudios extensivos en Patagonia norte han registrado al menos 5 taxa de Oligochaeta (Miserendino 2009; Brand y Miserendino 2011), aunque es razonable esperar menor riqueza de especies a mayor latitud (Gaston 2000; Heino 2011). De hecho, Miserendino (2001) mostró que la riqueza taxonómica en ríos de Patagonia entre las latitudes 42 y 50 disminuye aproximadamente 1 taxa por grado. En cualquier caso, la riqueza taxonómica total reportada en este estudio en los ríos de

Tierra del Fuego no es baja en comparación con la hallada en ríos de la Patagonia continental ubicados a menores latitudes. Por ejemplo, Miserendino (2001) reportó un total de 90 taxa colectados en otoño en 29 ríos y arroyos entre las latitudes 42 y 50 °S. Miserendino (2007) registró 75 taxa en 7 sitios muestreados estacionalmente en la cuenca alta y media del Río Chubut (latitud 42 °S). Finalmente, Tagliaferro et al. (2013) reportó 34 taxa en 52 sitios muestreados en primavera en todo el Río Santa Cruz (latitud 50 °S).

Algunos de los taxa identificados estuvieron presentes en todos los ríos y tramos estudiados. Estos taxa son (en orden creciente de abundancias): *Rheochorema* spp, *Andesiops torrens*, *Austrocosmoecus* sp, *Rhitroperla* sp1, *Hyaella* sp, *Meridialaris chiloeensis*, Chironomidae sp3 y Oligochaeta. La distribución de estos organismos indica que estarían adaptados a la diversidad de condiciones presentes en los sistemas fluviales de Cordillera y Transición. Más aún, con excepción *M. chiloeensis*, Hydrobiosidae (en general) y *Austrocosmoecus* sp (taxa ausentes en Estepa o en Turbales, ver capítulo 3 y Anexo 3), los taxa anteriormente mencionados estarían adaptados a las condiciones presentes en las cuatro ecorregiones de la isla. En cuanto a los miembros de las familias Chironomidae y Leptophlebiidae, estos han sido reportados como importantes colonizadores (Miserendino y Pizzolon 2003; Figueroa et al. 2003). En particular, *M. chiloeensis* es comúnmente encontrado en muestreos de macroinvertebrados en toda la Patagonia (Anderson y Rosemond 2007; Simanonok et al. 2011; Miserendino et al. 2012; Tagliaferro et al. 2013; Mauad et al. 2015; Miserendino et al. 2016) sugiriendo que es una especie exitosa con una alta capacidad de adaptación a diferentes condiciones ambientales.

Al igual que en otros sitios ubicados en el bosque andino Patagónico (Miserendino 2001; Miserendino y Pizzolon 2003; Miserendino y Pizzolon 2004) Insecta fue el grupo dominante en términos de abundancia (51% considerando todos los tramos y ríos). Sin

embargo, en los tramos altos el taxón dominante fue *Oligochaeta*, un grupo poco abundante en la cuenca alta de otros sistemas fluviales de Patagonia (Díaz Villanueva et al. 2010; Mauad et al. 2015; Miserendino et al. 2016) y que en altas abundancias es considerado como indicador de disturbios ambientales (Miserendino y Pizzolon 2003; Mauad et al. 2015).

Otros indicadores de integridad ambiental incluyen a la proporción de los colectores, Chironomidae y el porcentaje de EPT (Rosenberg y Resh 1993; Bonada et al. 2006; Simanonok et al. 2011; Mauad et al. 2015). En los tramos altos, la abundancia relativa de los colectores y de los Chironomidae representaron entre 20-70 % y 6-42 % (respectivamente), manteniéndose entre los valores hallados en sitios semejantes de Patagonia (Simanonok et al. 2011; Mauad et al. 2015). Al mismo tiempo, en todos los tramos y en todos los ríos fue posible encontrar organismos EPT rondando el 40 % de la abundancia total de invertebrados, valor levemente menor a los reportados para bosque nativo en Patagonia Norte (~51 %, Miserendino et al. 2011). Sin embargo, los valores en este estudio serían menores a los de Patagonia norte aún en sitios sin perturbación (por ejemplo, tramos altos de Lasifashaj y Olivia en la Figura 4-9). Por lo expuesto y a pesar de la alta abundancia de *Oligochaeta*, la comunidad de invertebrados bentónicos reflejaría buenas condiciones ambientales en los ríos estudiados. Una excepción sería el tramo alto del río Ewan condición que se tratará más adelante.

Respecto de la composición trófica funcional en términos de biomasa, los colectores dominaron la comunidad de macroinvertebrados aunque sólo 6 taxa fueron asignados a este grupo. Tendencias similares fueron encontradas en estudios realizados en Patagonia norte (Miserendino y Pizzolon 2003) e insular (Simanonok et al. 2011), donde también se encontró la prevalencia de colectores mientras que los fragmentadores fueron poco representados. En la mayoría de los sitios estudiados en esta tesis, incluso en

los tramos altos, los fragmentadores tuvieron baja biomasa, aunque el grupo estuvo representado por 17 de los 74 taxa siendo un 24% de la riqueza taxonómica total.

En coincidencia con nuestras observaciones, los arroyos boscosos (de 4 a 8 m de ancho) de la isla Navarino (sur del Canal Beagle) registran la dominancia natural de colectores (Anderson y Rosemond 2007; Anderson y Rosemond 2010), y no de fragmentadores, semejante a lo observado en la isla sur de Nueva Zelanda (Winterbourn et al. 1981). En contraste, los arroyos en las cabeceras de bosques de lenga en Patagonia norte presentan comunidades codominadas en biomasa por fragmentadores y colectores (Albariño et al. 2009). Probablemente la importancia de los colectores se encuentre favorecida por los valores de MOPF bentónica que son altos en comparación con los registros de Patagonia norte. Es conveniente subrayar que la MOPF puede ingresar a los sistemas fluviales por numerosas vías (Winterbourn et al. 1981; Winterbourn y Ryan 1994), incluyendo la floculación de material orgánico disuelto. En Tierra del Fuego un aporte significativo de MOPF puede asociarse a la acción del castor *C. canadensis* cuya alteración del cauce fluvial mediante la formación de embalses incrementa la superficie de ambientes deposicionales (Anderson y Rosemond 2007; Anderson y Rosemond 2010). Estos ambientes aumentan la retención de MOPG que se fragmenta en MOPF la cual puede ser redistribuida aguas abajo en la cuenca en eventos de crecidas por lluvias fuertes y descongelamiento o bien por la ruptura intencionada de los embalses, incrementando temporalmente los valores de MOPF bentónica y en suspensión. Independientemente del origen de la MOPF, la abundancia de colectores y en particular la de *Oligochaeta* constituye una característica distintiva respecto a Patagonia norte.

Características longitudinales

Los tramos altos de dos ríos de Cordillera, Lasifashaj y Olivia, se caracterizaron por poseer altas abundancias y biomásas de *A. kuscheli*, *M. anceps* y *N. archiplatae* (en orden

alfabético). Por otra parte, el tramo alto del río San Pablo se caracterizó por abundancias altas de Turbellaria, característica que compartió con los tramos altos de Lasifashaj y Olivia. *N. archiplatae* ha sido descrita como una especie típica de ambientes de cabecera asociados a bosques densos (Albariño 1997) y *Romankenkius* (un representante de Turbellaria) es común en arroyos de cabecera en Patagonia norte donde se lo encuentra en la cara inferior de cantos rodados y bloques (Buria et al. 2009; Buria et al. 2010). Las comunidades de los tramos medio y bajo del río Ewan, por otra parte, también presentaron características distintivas, con abundancias y/o biomásas altas de *Chilina* sp, Hirudinea, *Lymnaea* sp y *Oxyethira* sp. Las altas abundancias de Gastropoda en la cuenca baja (y no en las cabeceras) han sido también documentadas en la Patagonia continental (Oyanedel et al. 2008; Miserendino 2009; Tagliaferro y Pascual 2017).

En términos de abundancia dentro de la clase Insecta, los órdenes predominantes en el eje longitudinal de variación fluvial fueron Diptera, Ephemeroptera y Plecoptera. En cambio, las comunidades de otros sitios de Patagonia son codominadas por Ephemeroptera, Diptera y Coleoptera (Miserendino 1995) o Diptera, Plecoptera, Ephemeroptera y Trichoptera (Miserendino y Pizzolon 2003; Buria et al. 2007) en zonas equivalentes a los tramos altos de este estudio. Por otra parte, en ríos de Estepa (más parecidos al tramo bajo del río Ewan) se reportó alta abundancia de *Lymnaea* sp (Miserendino 2009) y, además, se ha observado que en la cuenca baja los representantes de Plecoptera disminuyen en abundancia y riqueza hasta su desaparición (Modenutti et al. 1998; Miserendino 2001; Miserendino 2007). La persistencia de Plecoptera en los tramos bajos de los ríos estudiados reflejaría el bajo desarrollo longitudinal de los ríos de Tierra del Fuego en comparación con los ríos de Patagonia norte.

En el tramo alto del río Ewan se registró la menor riqueza y la menor densidad de EPT del estudio. En dicho tramo se observó sedimento fino sobre el sustrato expuesto

sobre el lecho del río, lo cual podría relacionarse causalmente con la escasez de taxa sensibles a la sedimentación, como los EPT (Miserendino y Pizzolon 2003; Mathers y Wood 2016) y con la alta abundancia de taxa tolerantes como los Chironomidae (Mauad et al. 2015). La presencia de sedimento en el tramo alto del río Ewan puede deberse a la acción combinada de la erosión natural y de la erosión por ganadería, asociado a indicios de uso de las márgenes por ganado.

En arroyos de Patagonia norte que atraviesan bosques puros del árbol caducifolio lenga se han reportado biomasa relativas de fragmentadores que pueden superar 50 % del total comunitario (Albariño et al. 2009; Díaz Villanueva et al. 2010). En contraposición, los fragmentadores estuvieron poco representados en los tramos altos de la mayoría de las cuencas (en general no superaron el 20 % en biomasa). La escasez de fragmentadores ha sido asociada a una baja capacidad de retención de materia orgánica o bien a su baja calidad como recurso alimenticio (Winterbourn et al. 1981; Winterbourn y Ryan 1994; Webster et al. 1999; Albariño y Balseiro 2001; Balseiro y Albariño 2006; Albariño et al. 2009).

Como se discutió anteriormente, la cantidad hojarasca, recurso principal de los fragmentadores, se encuentra dentro de lo esperado para arroyos de Patagonia norte. En Tierra del Fuego y al igual que en el resto de los arroyos de cabecera de Patagonia, las bajas temperaturas del agua reducen la descomposición microbiana que funciona simultáneamente como un mecanismo que incrementa la calidad de las hojas y como recurso para los fragmentadores. No hay dudas que la temperatura del agua es un factor limitante del desarrollo de microorganismos e invertebrados a escala global (Boyero et al. 2011a) pero hay especies que están adaptadas a condiciones ambientales rigurosas. Sin embargo, al menos en uno de los ríos estudiados, puntualmente en el tramo alto del río Valdez hubo una coincidencia positiva entre la temperatura y la abundancia de

fragmentadores. Finalmente, la familia Sericostomatidae (Trichoptera), cuyas especies son fragmentadoras (Valverde y Albariño 1999) y son habitualmente reportadas en Patagonia norte (Brand y Miserendino 2010; Modenutti et al. 2010), no se encontró en los ríos estudiados en Tierra del Fuego. En relación con los patrones conocidos en Patagonia norte y a pesar de esta ausencia, los fragmentadores estuvieron representados por una alta riqueza (17 taxa en total), lo que deja abierto el interrogante sobre la alta abundancia de hojarasca en los arroyos junto con una baja abundancia de fragmentadores como una paradoja ecológica.

4.5.3. Variaciones entre ríos

La cobertura de follaje ribereño es un factor de gran importancia en la determinación de los recursos basales de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos. Por una parte, el sombreado condiciona a la producción primaria, teniendo en cuenta que la luz es uno de los promotores principales de la misma (Dodds et al. 2015). Por otra parte, el tipo de cobertura y su abundancia condicionan los aportes de materia orgánica particulada (Hoover et al. 2011). Estas afirmaciones llevan a presuponer una diferencia en la cantidad de estos tipos de recursos primarios entre ríos pertenecientes a diferentes ecorregiones, las cuales no pudieron ser confirmadas en los sectores bajos de los ríos de Tierra del Fuego, ver Capítulo 3. En el presente capítulo, el análisis se extendió a otros sectores de la cuenca.

La cobertura ribereña (medida en cada tramo estudiado) mostró las diferencias esperadas entre los ríos Lasifashaj y Olivia (Cordillera) y el río Ewan (Transición), y entre el río San Pablo (Transición) y el río Olivia. El río Valdez mostró una cobertura de follaje baja, lo cual hizo que se diferenciara de los restantes ríos de Cordillera. A pesar de las diferencias en la cobertura ribereña anteriormente mencionadas la cantidad de materia orgánica particulada (hojarasca y MOPG) fue semejante entre todos los ríos muestreados

y todos tuvieron concentraciones semejantes de clorofila *a* del perifiton. Asociado a esto y en cuanto a los grupos funcionales de alimentación, en todos los ríos los grupos que aportaron mayor biomasa fueron los colectores y los raspadores. Estos hallazgos indican que los ríos pertenecientes a las ecorregiones de Transición y Cordillera poseen comunidades de invertebrados similares en términos de su composición funcional.

En conclusión, estas observaciones concuerdan con las realizadas en el capítulo anterior e implican que la falta de correspondencia entre la ecorregión, los recursos primarios y la composición funcional puede extenderse más allá de los sectores bajos de la cuenca. Estos resultados concuerdan con los de otros autores que han señalado que la clasificación de los ríos en ecorregiones no aporta a la diferenciación de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos (Heino et al. 2002; Johnson et al. 2004).

4.5.4. Variaciones longitudinales

Entre los tramos de casi todos los ríos se encontraron diferencias en la cobertura de follaje, siendo alta en la cuenca superior y cercana a cero en la cuenca media y baja. Sin embargo, la cantidad de hojarasca colectada, así como la materia orgánica particulada gruesa del bentos, sólo fueron significativamente mayores en el tramo alto del río Ewan. Probablemente este hallazgo se encuentre asociado al bajo caudal registrado en el tramo alto del río Ewan, lo cual puede causar una mayor retención de materia orgánica en el lecho (Webster et al. 1999; Albariño et al. 2009; Richardson et al. 2009). En el río Lasifashaj también se vieron diferencias, aunque en este caso el tramo bajo del río superó al tramo medio en el contenido de MOPG. Este río recibe tributarios de bajo orden con riberas boscosas a lo largo de todo su recorrido, los que pueden aportar materia orgánica gruesa al sistema (Gomi et al. 2002; Benda et al. 2004). Esta particularidad, sumada a la baja pendiente en el tramo, podría explicar este hallazgo. Cabe destacar que el río Olivia posee una morfología similar con riberas boscosas en el tramo bajo y no se observaron

diferencias longitudinales de MOPG; el hecho que la pendiente sea tres veces mayor que la del río Lasifashaj puede explicar tales observaciones.

Otra de las fracciones de materia orgánica analizada fue la MOP fina, para la cual se predijo (predicción 2 de la hipótesis 1) un aumento desde las cabeceras hacia las desembocaduras. El único río que mostró diferencias entre tramos fue el Lasifashaj, en el cual aumentaron tanto la MOPFS como la MOPFB del tramo alto al bajo. La ausencia de una tendencia longitudinal en la cantidad de MOPF ha sido también reportada en ríos de pastizales y del ecotono entre el bosque y la estepa en Nueva Zelandia y en Patagonia (Young y Huryn 1997; Miserendino et al. 2016).

La cantidad de nutrientes se mantuvo invariable a lo largo de los ríos, por lo que se podría esperar que la cantidad de perifiton no cambie a lo largo de la cuenca (ver revisión en Larned 2010). Esta conjetura se modifica al considerar la cobertura ribereña, de manera que se espera que el perifiton se encuentre limitado por la cantidad de luz incidente en los tramos altos (coincidiendo con la predicción 1, asociada a la hipótesis 1). Sin embargo, se observó que la cantidad de perifiton en general fue mayor en los tramos altos de los ríos, aunque sólo se encontraron diferencias significativas en el río Ewan. Diferentes factores que alteran las riberas, como embalses, incendios o la deforestación, pueden producir aumentos en la cantidad de perifiton (por ejemplo: Ward y Stanford 1983; Townsend et al. 1997; Minshall 2003; Benstead y Pringle 2004). Teniendo en cuenta lo expuesto, la abertura del dosel del bosque ribereño por muerte de ejemplares causado por embalses de *C. canadensis* (tramos altos de los ríos Ewan y Valdez) explican, en parte, los altos valores de clorofila *a* registrados. Cabe destacar que la actividad de los raspadores también puede afectar la biomasa de perifiton y por lo tanto la concentración de clorofila *a* medida, lo que será discutido más adelante.

En conclusión la Hipótesis 1, vinculada con la variación longitudinal de

condiciones ambientales, se descarta debido a que no se corroboraron sus predicciones asociadas (discutidas en los párrafos anteriores). La ausencia de un patrón de desarrollo longitudinal claro en todos los ríos de la provincia de Tierra del Fuego para las variables ambientales y biológicas cuantificadas en este estudio puede deberse al escaso desarrollo longitudinal de estos sistemas fluviales (Vannote et al. 1980). Es importante señalar que los tramos altos de los ríos estudiados describen las condiciones ambientales y biológicas de arroyos mayores a orden 2 (probablemente orden 3 a 4) que representan la parte más baja de las nacientes fluviales. Es posible que un estudio enfocado en los arroyos de orden 1 y 2 de aquellas cuencas reflejen más fuertemente las diferencias ecorregionales y longitudinales esperadas en base a estudios de Patagonia norte y de otras regiones templadas del resto del mundo.

Grupos funcionales alimentarios

Tal como se mencionara anteriormente, las riberas son consideradas de gran importancia en la determinación de la cantidad y calidad de aportes alóctonos (Díaz Villanueva et al. 2010; Hoover et al. 2011) y de la cantidad de perifiton (Dodds et al. 2015). La importancia de las riberas sobre el ambiente acuático no es constante a lo largo de un sistema fluvial, sino que se modifica en el eje longitudinal (Gomi et al. 2002; Richardson y Danehy 2007). La combinación de estos factores resulta en un cambio longitudinal de la composición funcional de la comunidad de invertebrados. Este tipo de variación en la comunidad ha sido reportada en Patagonia norte (Miserendino y Pizzolon 2000; Miserendino 2007) y en otros ecosistemas (Heino et al. 2005; Compín y Céréghino 2007). Sin embargo, no todos los sistemas estudiados se ajustan a dicho patrón de variación (Winterbourn et al. 1981; Miserendino y Pizzolon 2003; Tomanova et al. 2007; Contador et al. 2015), indicando que otros factores afectan la distribución de los grupos funcionales alimentarios. En particular, los fragmentadores son un grupo poco representado y poco

abundante en las cabeceras de los ríos de Nueva Zelanda que se encuentran mayormente dominados por colectores (Winterbourn et al. 1981; Winterbourn y Ryan 1994). Algo similar ha sido observado en los arroyos de la Isla Navarino (sur del canal Beagle), en donde se ha hallado que el recurso más importante para la comunidad es la MOPF, resaltando la importancia de los colectores (Anderson y Rosemond 2010).

El patrón esperado de variación de grupos funcionales sólo fue encontrado en los ríos Ewan y San Pablo en términos de biomasa relativa, de manera que se descarta la hipótesis 2. Diversos factores pueden relacionarse con estos resultados, como un cambio rápido de la influencia ribereña en función del ancho de los ambientes de cabecera (Mykrä et al. 2004), alta variabilidad funcional que puede existir entre rabiones (Poole 2002; Heino et al. 2005), baja capacidad retentiva de materia orgánica (Winterbourn et al. 1981; Webster et al. 1999), entre otros.

4.5.5. Comunidad y relación con el ambiente

Las variables ambientales medidas fueron significativas para explicar la estructura de las comunidades de macroinvertebrados analizadas en este trabajo. Entre las variables explicatorias más relevantes (tanto para la abundancia como para la biomasa de los taxa) se destacan la conductividad, el color del agua (medido como la absorbancia a 440 nm) y la MOPF (bentónica y en suspensión). Para la estructura en términos de abundancias, además fueron importantes la concentración de clorofila *a* e indicadores del tamaño del ecosistema fluvial, como el ancho del cauce y profundidad del cauce. El tamaño del cauce en particular ha sido reportado como un factor estructurador de la comunidad de macroinvertebrados en otros sistemas templados ya que conlleva la variación de un conjunto de variables ambientales que afectan directa e indirectamente a la distribución de sus especies (Malmqvist y Hoffsten 2000; Heino et al. 2005). Cabe destacar que estas variables ambientales son en general, de fácil medición y muy económicas.

A diferencia de lo observado en otros trabajos realizados en Patagonia continental (Miserendino y Pizzolon 2000; Miserendino 2001; Miserendino y Pizzolon 2003), el tipo de sustrato y la cantidad de MOPG no fueron variables relevantes para explicar la composición de la comunidad de macroinvertebrados. La conductividad sí fue significativa, al igual que lo observado en sistemas de Patagonia continental (Miserendino y Pizzolon 2000; Miserendino 2001; Miserendino y Pizzolon 2003), aunque no aportó para explicar las variaciones entre los tramos de muestreo. La MOPF también fue una variable que contribuyó en el análisis de redundancia y por lo tanto se consideró importante en la determinación de las comunidades. Debido a que la MOPF es en parte derivada de la MOPG (Allan y Castillo 2007), se puede considerar que la composición de las comunidades de invertebrados bentónicos está indirectamente asociada a las características de la vegetación ribereña.

Al igual que en otros trabajos (Miserendino et al. 2008; Mauad et al. 2015), se observó una relación negativa entre los organismos EPT (medidos ya sea como riqueza, abundancia o biomasa) y la conductividad al menos en uno de los tres tramos analizados. Otra de las variables que afectó negativamente a los índices de EPT fue la concentración de PRS en tramos altos y medios, relación que ha sido reportada con anterioridad (Miserendino et al. 2008). Estas observaciones junto con las de Zagarola et al. (2017) apoyan el uso de los organismos EPT como indicadores de impacto ambiental en Tierra del Fuego.

Los diferentes grupos funcionales de alimentación no mostraron relaciones significativas con los recursos que explotan, a diferencia de lo observado en otros estudios (ejemplos: Díaz Villanueva et al. 2010; Jones 2010; Vandermyde y Whiles 2015). Cabe destacar que los raspadores correlacionaron negativamente con la clorofila *a* lo que puede ser evidencia de control desde arriba. Respecto a los predadores, si bien estos se

relacionaron negativamente con las posibles presas, es posible que se alimenten de macroinvertebrados de menor tamaño (menor a 1000 μm), fracción no tratada en la tesis.

Clorofila a

Como se mencionó en la sección de resultados, la concentración de clorofila *a* mostró una tendencia a ser mayor en las caberas que en los tramos medios (y hasta bajos) de algunos de los ríos estudiados. En la mayoría de los sectores de cabecera el sombreado fue mayor y la cantidad de sólidos inorgánicos menor (datos no mostrados), por lo que resulta difícil establecer certeramente la causa del patrón observado. En el río Ewan en particular, la cobertura y la cantidad de sólidos inorgánicos es semejante entre tramos. Por ello, esta tendencia se podría atribuir a la presión de herbivoría, la cual se presume mayor en los tramos medio y bajo debido a la mayor biomasa de raspadores registrada.

En los ríos de Cordillera, la biomasa absoluta de raspadores fue mayor en los tramos altos, aunque esto fue solo significativo en el río Olivia. Tanto en dicho río como en el río Lasifashaj, la alta biomasa de raspadores estuvo asociada a *M. anceps*, *M. chiloeensis* y *N. archiplatae*, las que fueron particularmente altas durante invierno. Existe la posibilidad de que en otoño y en relación con la pérdida de hojas de los árboles (y la consecuente mayor cantidad de luz) se haya producido un pico tardío de perifiton que explique esta alta biomasa de raspadores en invierno, asociado a un desfase temporal de la relación recurso-consumidor (como los observados por Díaz Villanueva et al. 2010).

Finalmente, es interesante resaltar que los tramos estudiados en el eje longitudinal no evidenciaron un gradiente de variables ambientales ni de variables comunitarias, sino más bien que los tramos medios se asemejaron mayormente a los tramos bajos sugiriendo cierta discontinuidad longitudinal. En otras palabras, parecería que a partir de cierta distancia desde las cabeceras, estos sistemas fluviales se hacen más homogéneos en sus condiciones ambientales y también en su biota.

Capítulo 5: Variación temporal en la comunidad de macroinvertebrados

5.1. Introducción

En los ambientes fluviales se producen cambios estacionales en los diferentes factores ambientales que pueden ser reflejados por las comunidades de macroinvertebrados (Ward y Stanford 1982; Fowler y Death 2000; Allan y Castillo 2007). Por ejemplo, en los periodos de mayor caudal disminuye la densidad de individuos (Poff et al. 1997; Gasith y Resh 1999; Pringle et al. 2000; Ramírez et al. 2006) y las fluctuaciones naturales en el régimen hidrológico pueden estar relacionadas con la supervivencia de ciertos taxa (Poff et al. 1997). Asimismo, la proporción de los grupos funcionales de alimentación puede acompañar a la variación estacional en la disponibilidad de los recursos tróficos (Hill y Dimick 2002; Albariño et al. 2009; Díaz Villanueva et al. 2010; Fenoglio et al. 2015; Mariluan et al. 2015; Tolonen et al. 2016). Sin embargo, puede haber una relación débil entre consumidor y recurso si los consumidores se encuentran adaptados a explotar recursos alternativos durante periodos de limitación de su principal recurso alimentario (Albariño y Díaz Villanueva 2006; Wögerbauer y Kelly-Quinn 2013). Por otra parte, las características de los ciclos de vida de las especies (variaciones en los periodos de reclutamiento, crecimiento y emergencia, así como en el número de generaciones anuales) (Brand y Miserendino 2011; Brand y Miserendino 2012; Contador y Kennedy 2016) resultan en aumentos o disminuciones en las abundancias de las especies que pueden ser predecibles a lo largo del año afectando a la estructura taxonómica de las comunidades.

La dinámica de los nutrientes es también afectada por variaciones estacionales y por ello puede repercutir sobre el desarrollo del perifiton (Larned 2010). Por una parte, las variaciones estacionales en la cantidad de agua drenada por una cuenca repercuten en la concentración de los nutrientes y, por otra, se producen aportes alóctonos asociados a la lixiviación de nutrientes del suelo que dependen en parte de las tasas de crecimiento y los ciclos biológicos de las plantas terrestres, así como de las precipitaciones (Bechtold

et al. 2003; McLaughlin 2008; Mineau et al. 2015). También la variación estacional en la cantidad de luz, fenómeno muy marcado a mayores latitudes, afecta el crecimiento del perifiton (Díaz Villanueva et al. 2010).

Por otra parte, es esperable que los segmentos ubicados en las cabeceras de los ríos se encuentren generalmente sometidos a mayor variación temporal que los sectores inferiores (Schlosser 1990; Gomi et al. 2002). Esto se debe a que los sectores de cabecera soportan disturbios de mayor magnitud y con mayor frecuencia respecto de las condiciones de base (por ejemplo, picos de caudal o períodos de estiaje), en relación con los que ocurren aguas abajo (Gomi et al. 2002; Benda et al. 2004). Cabe señalar que pueden tener mayor variabilidad estacional de recursos tróficos (Gomi et al. 2002). Por ejemplo, la variación estacional en la cantidad de luz que alcanza el lecho de los arroyos de cabecera en áreas de bosques caducifolios de clima templado es fuertemente influenciada por el desarrollo estacional del dosel arbóreo entre primavera y verano (Martyniuk et al. 2016), condicionando fuertemente al desarrollo del perifiton (Hill y Dimick 2002). También el aporte de MOP desde el ecosistema terrestre circundante es altamente estacional tanto en regiones templadas de bosques perennes como deciduos (Richardson et al. 2005) y, en comparación con los segmentos aguas abajo, los arroyos de cabecera reciben proporcionalmente la mayor contribución de materia vegetal alóctona (Richardson y Danehy 2007).

En este capítulo se buscó identificar los patrones de variación estacional de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en relación con la variación de características ambientales, incluyendo los recursos tróficos. Este estudio complementa el análisis regional y longitudinal a fin de conocer con mayor detalle la variación en las características comunitarias a diferentes escalas espaciales y temporales. Por otra parte, conocer el patrón estacional de la comunidad de macroinvertebrados permite mejorar el

método empleado para la estimación de la diversidad y definir el momento del año más oportuno para realizar un monitoreo asociadas a impactos humanos.

5.1.1. Objetivos e Hipótesis

Objetivo 4: Caracterizar la dinámica estacional de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en ríos de las ecorregiones de Transición y Cordillerana.

Hipótesis 1a: La estacionalidad en las variables ambientales determina cambios temporales en la comunidad de macroinvertebrados bentónicos.

Predicción 1: Los atributos de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos (densidad, riqueza taxonómica, composición taxonómica) fluctuarán en función del grado de estacionalidad en las variables ambientales (medido como distancia respecto al centroide del grupo en un ACP).

Hipótesis 1b: En los tramos altos la mayor variación estacional en la disponibilidad de recursos resulta en una mayor variación estacional en la composición trófica de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos, en comparación con otros sectores de los ríos.

Predicción 1: Los cambios estacionales en las proporciones de los grupos funcionales de alimentación serán más marcados en los sectores altos de las cuencas.

5.2. Materiales y Métodos

5.2.1. Sitio de estudio y Diseño

Los ríos seleccionados para probar las hipótesis indicadas fueron los ríos Lasifashaj, Olivia y Valdez (todos de la región Cordillerana) y los ríos Ewan y San Pablo (de la región de Transición). Las características generales de las cuencas seleccionadas para este estudio fueron descritas en detalle en el Capítulo 2 (Materiales y Métodos).

En cada río se realizaron muestreos estacionales en los tres tramos: alto, medio y bajo. Los muestreos de primavera se realizaron en noviembre, evadiendo la primavera temprana en la que los ríos están más crecidos y los caminos intransitables. Los muestreos de verano se condujeron entre febrero y principios de marzo, los de otoño en mayo, los de invierno entre julio y agosto.

5.2.2. Variables

Las siguientes variables fueron consideradas para el presente capítulo (metodología detallada en el Capítulo 2 (Secciones 2.3, 2.4 y 2.5):

- Ambientales: físicas y químicas (temperatura del agua, conductividad, pH, color del agua, concentración de nitratos, nitritos y fósforo reactivo soluble); materia orgánica particulada (fina del bentos, fina en suspensión y gruesa del bentos); hojarasca acumulada en el lecho; características del lecho (proporción de las diferentes clases de sustrato); concentración de clorofila *a* del perifiton.
- Biológicas: abundancia y biomasa totales, riqueza taxonómica, composición taxonómica y trófica de la comunidad de macroinvertebrados.

5.3. Análisis de datos

A lo largo de esta tesis se decidió reportar valores y realizar gráficos empleando el valor promedio (media) y el desvío estándar (DE) de las variables, tanto ambientales como biológicas. En este capítulo en particular, en algunos de los gráficos se muestra el error estándar ($EE = DE/\sqrt{n}$), con el fin de facilitar la interpretación de los mismos.

5.3.1. Diferencias ambientales y biológicas entre estaciones

A pesar de las diferencias encontradas entre ríos y considerando que los análisis univariados de variables ambientales y biológicas de interés temporal no difirieron entre ríos (Capítulo 4), se decidió emplear a los ríos como réplicas evaluando cada tramo por separado. Esta forma de analizar los datos es consistente con la Hipótesis 1b, ya que permite evaluar cambios estacionales en la disponibilidad de recursos dentro de cada tramo y, posteriormente, comparar qué tramos mostraron mayores variaciones estacionales. En este sentido, la Hipótesis 1a fue evaluada mediante comparaciones entre tramos.

Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de una vía para probar diferencias entre las épocas del año. Las variables ambientales que fueron de mayor interés en este análisis fueron aquellas que *a priori* se espera fluctúen estacionalmente. Se pusieron a prueba las siguientes variables: temperatura, cantidad de hojas en el lecho (llamado hojarasca), concentración de clorofila *a* del perifiton, MOPFB y MOPG (estas cuatro últimas se encuentran entre los recursos tróficos de los macroinvertebrados). Además se pusieron a prueba diferencias en la concentración de nitratos y PRS del agua debido a su relevancia para el desarrollo del perifiton (medido como clorofila *a*). El factor que se puso a prueba sobre estas variables fue “Estación” con cuatro niveles. Las variables biológicas que se pusieron a prueba fueron la densidad y riqueza de la comunidad, y las abundancias

y biomásas relativas de cada GFA entre diferentes épocas del año. En los casos en los que se hallaron diferencias significativas, se realizó un test *post hoc* de comparaciones múltiples Tukey-Cramer para muestras desiguales (Balzarini et al. 2008). En el caso particular de la concentración de nitratos, el 28% de los valores se encontraron por debajo del límite de detección de manera que el ANOVA se realizó con una base de datos muy desbalanceada (en algunos casos los grupos tuvieron $n = 4$ y en otros $n = 9$). En aquellos casos donde no se cumplieron los supuestos de normalidad y homocedacia se realizaron análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis. Para estos análisis se usó el paquete estadístico Infostat (Di Rienzo et al. 2016). Las variables hidrológicas de relevancia para ser puestas a prueba fueron la velocidad y el caudal. Las mismas no pudieron ser medidas en todas las estaciones (con el mismo método. Por detalles, ver Capítulo 2), de manera que se excluyeron los datos de verano.

5.3.2. Grado de variabilidad estacional

Para determinar qué grupo de tramos presentan mayor variabilidad estacional se realizaron análisis de ordenamiento donde las variables ambientales se analizaron mediante componentes principales (ACP) y las variables biológicas (abundancias de los taxa) mediante análisis de escalamiento multidimensional no métrico (n-MDS). La dispersión de los “casos” (mediciones realizadas en las diferentes estaciones del año) respecto del centroide del grupo (tramo) fue tomada como indicador del grado de estacionalidad o de variabilidad estacional (Anderson 2001; Astorga et al. 2014). Se consideró más adecuado realizar estos análisis para cada río debido a que en los análisis multivariados del capítulo anterior (Capítulo 4) se observaron diferencias significativas entre algunos de los mismos, tanto en el análisis de las variables ambientales como de las abundancias de los macroinvertebrados.

Para el ACP se retuvieron las variables con alta correlación en el análisis global expuesto en el Capítulo 4 (Sección 4.4.1). Estas variables fueron: concentración de clorofila *a*, color del agua (A440), ancho y profundidad del cauce, pendiente, temperatura, MOPFS y fósforo reactivo soluble (PRS). Estas variables fueron tratadas de acuerdo a lo descrito en el Capítulo 4 (Sección 4.3.1). Para los análisis de n-MDS se consideraron las abundancias de todos los taxa colectados empleando la transformación logaritmo de $(x+1)$. Al emplear todos los taxa colectados se garantiza que taxa poco representados pero que muestren variaciones estacionales importantes no sean descartados en los análisis. La transformación empleada, por otra parte, impide que aquellos taxa muy abundantes tengan gran importancia en el ordenamiento. Para estos análisis se empleó el índice de similitud de Bray-Curtis. Los análisis de ordenamiento se realizaron empleando las funciones *rda* y *metaMDS* del paquete *vegan* (Oksanen et al. 2016) de R (R Core Team 2016). Finalmente la dispersión o variación multivariada estacional de las variables ambientales y comunitarias se analizaron mediante correlación de Spearman para identificar la significancia (y la magnitud y dirección) de la variación conjunta de ambas variables. Con el fin de enriquecer el trabajo, y aunque excede a las hipótesis planteadas, se realizaron ANOVAs univariados (factor: Tramo) para determinar si los tramos pueden diferenciarse en base a su variabilidad estacional (tanto ambiental como biológica).

5.4. Resultados

5.4.1. Variables ambientales

En los tramos altos y medios de los ríos las temperaturas de invierno y otoño fueron menores a las temperaturas registradas en primavera y verano (ANOVAs $p < 0,0001$, test

post hoc de Tukey-Cramer $p < 0,05$: $T^{\circ}_{\text{invierno}} = T^{\circ}_{\text{otoño}} < T^{\circ}_{\text{primavera}} = T^{\circ}_{\text{verano}}$; Figura 5-1). En los tramos bajos, las temperaturas medias de invierno fueron significativamente menores a las de otoño, y estas a su vez menores a las de verano y primavera (ANOVA $p < 0,0001$, test post hoc de Tukey-Cramer $p < 0,05$: $T^{\circ}_{\text{invierno}} < T^{\circ}_{\text{otoño}} < T^{\circ}_{\text{primavera}} = T^{\circ}_{\text{verano}}$; Figura 5-1).

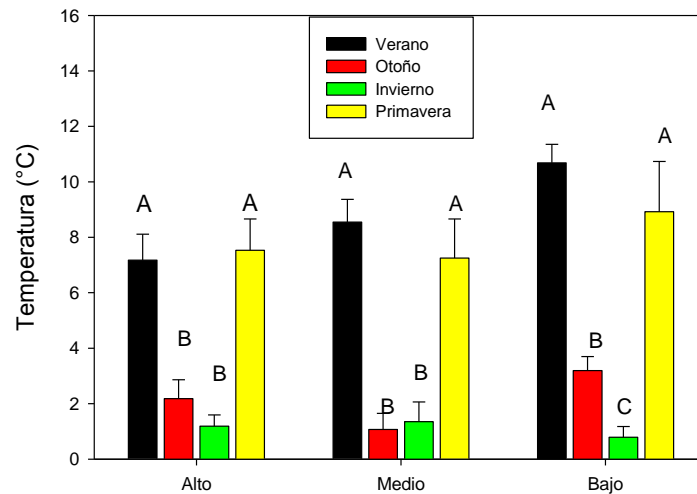


Figura 5-1. Temperatura medida en los tramos altos, medios y bajos en cada época del año (media \pm EE). Letras diferentes indican diferencias significativas (ANOVA de una vía, test post hoc de Tukey-Cramer $p < 0,05$).

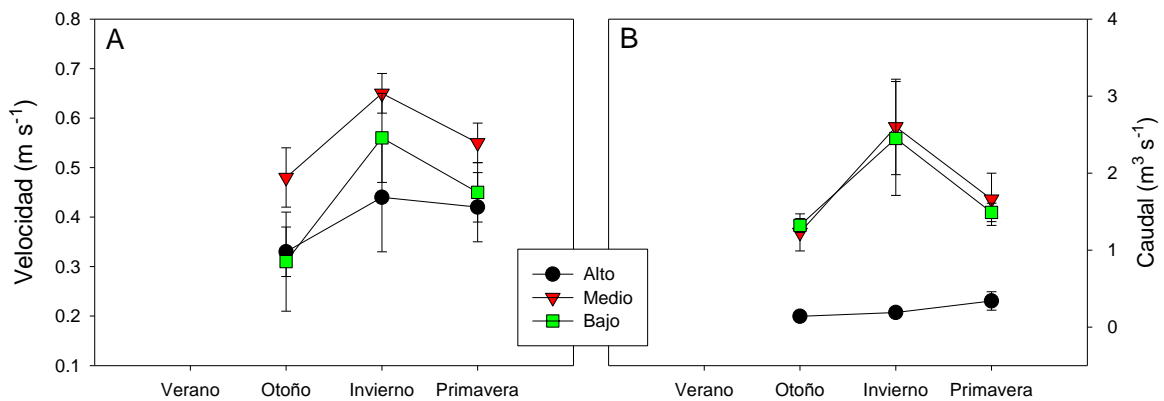


Figura 5-2. Variables hidrológicas por tramo de muestreo en cada estación del año (media \pm EE). A) Velocidad media de la corriente y B) Caudal. La velocidad y el caudal correspondientes a verano fueron estimados mediante un método diferente al resto de las estaciones, por lo que no se muestran los datos.

La velocidad siguió el mismo patrón en los tres tramos muestreados: fue menor en otoño, aumentó en invierno y volvió a disminuir en primavera (Figura 5-2 A). Por otra

parte, el caudal fue menor y más estable en los tramos altos, mientras que en medios y bajos mostró un aumento en invierno (Figura 5-2 B). Este aumento, tanto de la velocidad como del caudal en invierno se explica, en parte, debido a que en algunas cuencas el muestreo se realizó durante un deshielo temprano. A pesar de estas observaciones, el análisis de las variables hidrológicas no reveló diferencias estacionales significativas dentro de cada tramo de muestreo (análisis de Kruskal-Wallis, $p > 0,05$ en todos los casos).

Respecto de la materia orgánica acumulada en el lecho fluvial, la cantidad de MOPG en los tramos altos mostró un aumento en otoño (Figura 5-3 A); mientras que en los bajos aumentó en primavera (Figura 5-3 A). Cabe destacar que estas variaciones no fueron significativas en ninguno de los tramos (ANOVAs, $p_{\text{alto}} = 0,44$; $p_{\text{medio}} = 0,97$ y $p_{\text{bajo}} = 0,09$).

En contraste con la dinámica estacional de la MOPG, la masa de hojarasca en el lecho fluvial fue siempre mayor en otoño respecto de las otras estaciones del año (Figura 5-3 B), independientemente del tramo muestreado. En los tramos altos en particular (Figura 5-3 B), la hojarasca acumulada en otoño fue significativamente mayor a la colectada en las demás estaciones (ANOVA $p = 0,0001$, test post hoc de Tukey-Cramer $p < 0,05$). En los tramos medios (Figura 5-3 B) la cantidad de hojarasca colectada en otoño no difirió de la colectada en verano, pero sí de la colectada en las restantes estaciones (ANOVA $p = 0,01$, test post hoc de Tukey-Cramer $p < 0,05$). Finalmente, en los tramos bajos (Figura 5-3 C) la cantidad de hojarasca colectada no varió significativamente entre las diferentes estaciones del año (ANOVA $p = 0,22$).

En los tramos altos, la cantidad de MOPFB fue mayor en primavera y menor en verano (Figura 5-3 C); mientras que en los medios y bajos fue mayor en invierno y primavera que durante verano y otoño (Figura 5-3 C). Sin embargo estas diferencias no

resultaron significativas en ninguno de los tramos (ANOVAs, $p_{\text{alto}} = 0,21$; $p_{\text{medio}} = 0,39$ y $p_{\text{bajo}} = 0,38$).

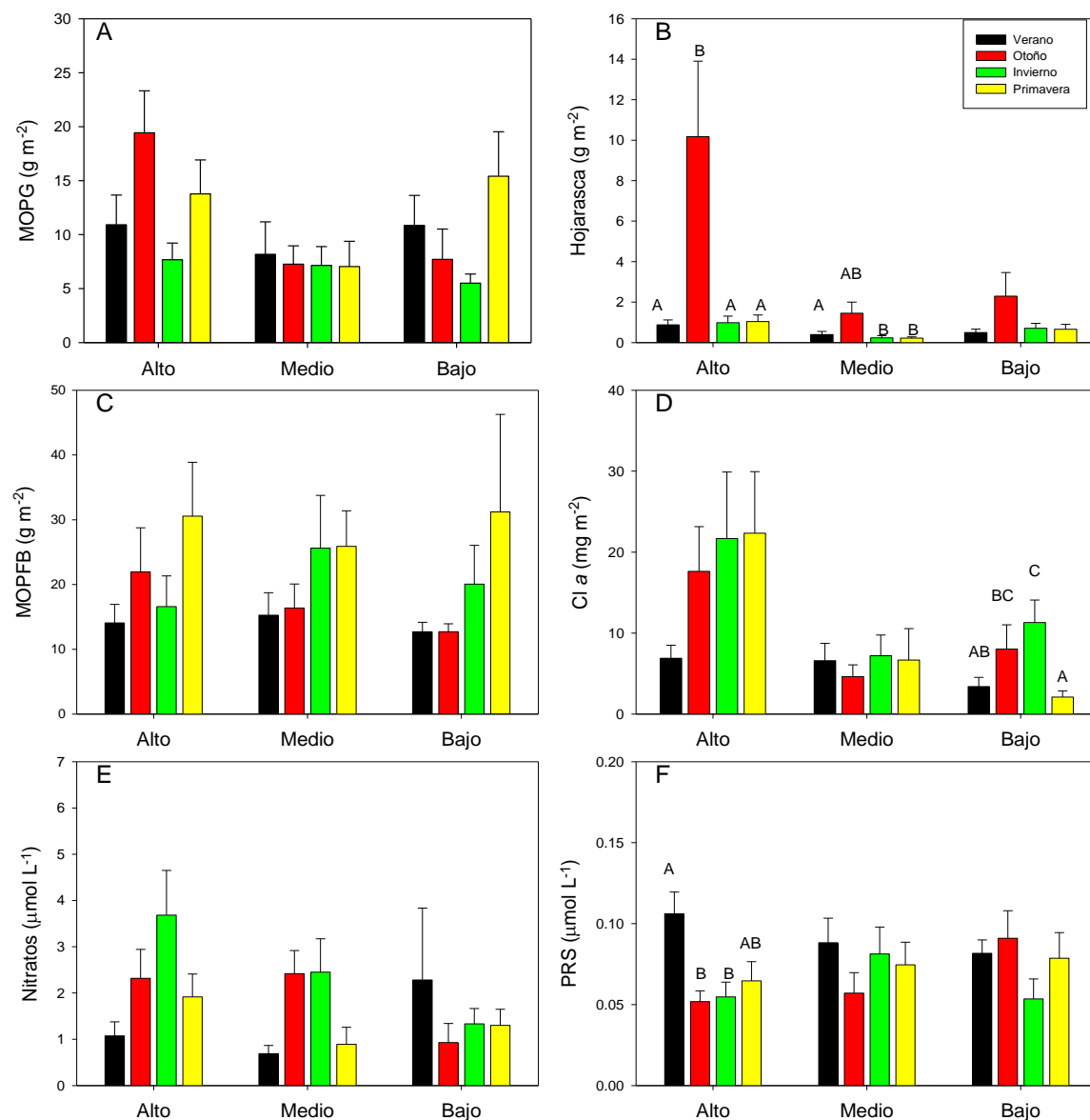


Figura 5-3. Variables ambientales medidas en los tramos altos, medios y bajos en cada época del año (media \pm EE). A) masa de MOPG colectada, B) masa de hojarasca, C) masa de MOPFB colectada, D) concentración de clorofila *a* (Cl *a*), E) concentración de nitratos y F) concentración de PRS. Letras diferentes indican diferencias significativas (ANOVA de una vía, test post hoc de Tukey-Cramer $p > 0,05$).

En cuanto a la concentración de clorofila *a*, en los tramos altos el valor más bajo se registró en verano, en tanto que en los tramos medios se mantuvo relativamente constante a lo largo del año. A pesar de estas observaciones, en los tramos altos y medios (Figura 5-3 D) no se vieron diferencias significativas entre las épocas del año (ANOVAs,

$p_{\text{alto}} = 0,90$; $p_{\text{medio}} = 0,89$). En los tramos bajos, por otra parte, se hallaron diferencias significativas entre las estaciones del año (ANOVA $p = 0,001$, Figura 5-3 D), siendo mayor la concentración de clorofila *a* en invierno ($11,30 \pm 8,80 \text{ mg m}^{-2}$) que en primavera (la menor registrada en el año) y verano. A su vez, la concentración en otoño fue la segunda más alta (Figura 5-3 D).

La concentración de nitratos varió entre estaciones del año (Figura 5-3 E), mostrando un mínimo de $0,69 \mu\text{mol l}^{-1}$ y un máximo de $3,68 \mu\text{mol l}^{-1}$, aunque no difirió significativamente en ninguno de los tramos analizados (ANOVAs $p_{\text{alto}} = 0,13$, $p_{\text{medio}} = 0,05$ y $p_{\text{bajo}} = 0,84$). En los tramos altos y medios, la concentración de nitratos aumentó de verano a invierno y decreció nuevamente en primavera (Figura 5-3 E). Por otra parte, en los tramos bajos la concentración de nitratos se mantuvo relativamente constante a lo largo del año (Figura 5-3 E), siendo verano la estación donde se registró la mayor concentración.

La concentración de PRS varió entre $0,05$ - $0,10 \mu\text{mol l}^{-1}$ en todos los tramos y estaciones del año (Figura 5-3 F). En el tramo alto (Figura 5-3 F), verano presentó el valor más alto ($0,11 \pm 0,04 \mu\text{mol l}^{-1}$) el cual difirió (ANOVA de una vía, $p_{\text{alto}} = 0,004$, test *post hoc* de Tukey-Cramer $p < 0,05$) de los valores registrados en invierno y otoño ($0,05 \pm 0,03 \mu\text{mol l}^{-1}$ y $0,05 \pm 0,02 \mu\text{mol l}^{-1}$, respectivamente). En los tramos medios y bajos (Figura 5-3 F), por otra parte, no se encontraron diferencias significativas entre las medias de las estaciones (ANOVAs $p_{\text{medio}} = 0,48$ y $p_{\text{bajo}} = 0,22$).

5.4.2. Variación de atributos de la comunidad de macroinvertebrados

En verano y otoño fueron más abundantes los taxa de Insecta (66-50 %, respectivamente) seguidos por Oligochaeta (26-36 %), mientras que en invierno y primavera, Insecta y Oligochaeta tuvieron abundancias semejantes (42 % y 47 % en primavera; 45 % y 46 % en invierno). Del total de taxa identificados (70 taxa), catorce fueron muestreados sólo en

una época. Once de ellos sólo fueron hallados en un río mientras que los restantes tres fueron: *R. tenuispinum* en invierno y Dytiscidae y *Metrichia* sp en primavera.

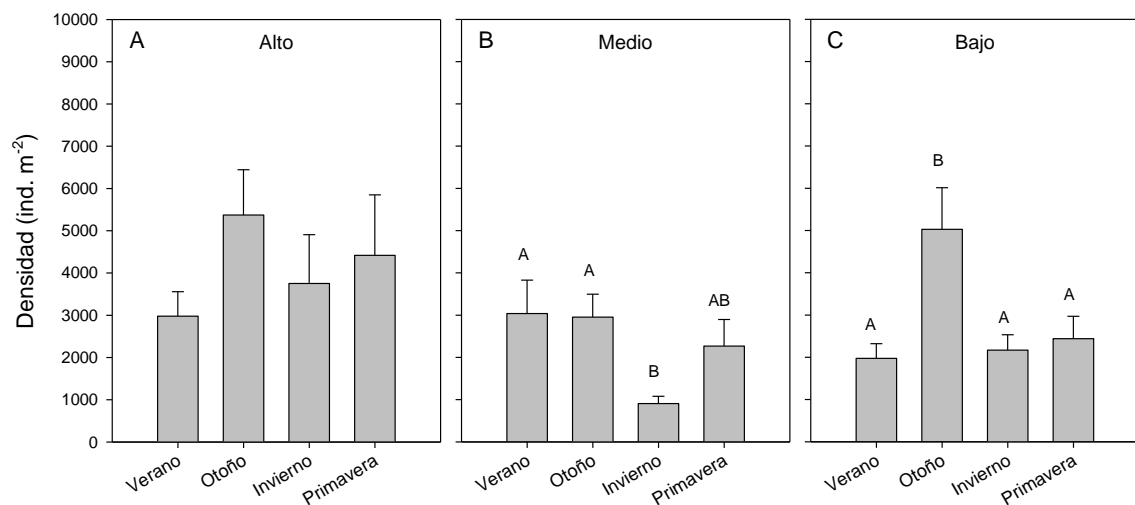


Figura 5-4. Densidad total de taxa (media \pm EE) en las diferentes épocas del año en los tramos A) altos, B) medios y C) bajos. Letras diferentes indican medias significativamente diferentes (ANOVA de una vía, $p < 0,05$).

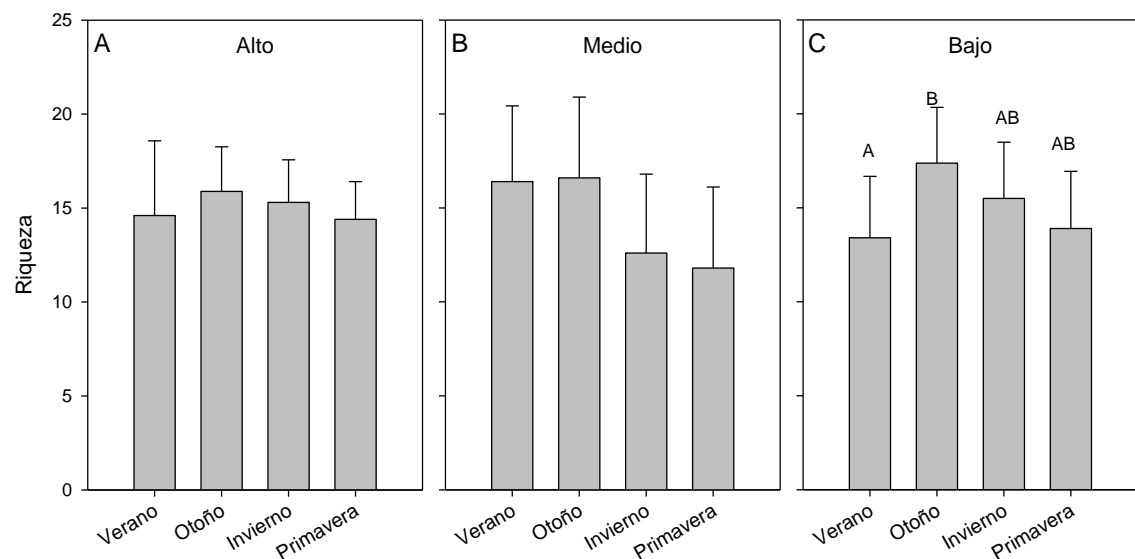


Figura 5-5. Riqueza de taxa (media \pm DE) en las diferentes épocas del año en los tramos A) altos, B) medio y C) bajo. Letras diferentes indican medias significativamente diferentes (ANOVA de una vía, test post hoc de Tukey-Cramer $p < 0,05$), se omitieron las letras cuando no hubieron diferencias (ANOVA $p > 0,05$).

La densidad de macroinvertebrados bentónicos mostró menor variabilidad en los tramos altos (Figura 5-4 comparar A con B y C) en donde ninguna estación difirió de otra (ANOVA de una vía, $p = 0,40$), aun cuando las mayores densidades correspondieron a

otoño y primavera. En los tramos medios durante invierno se registraron menos invertebrados que en verano y otoño (ANOVA de una vía, $p = 0,008$, prueba *post hoc* de Tukey-Cramer $p < 0,05$; Figura 5-4). Para finalizar, en los tramos bajos la abundancia de macroinvertebrados fue mayor en otoño que en las restantes estaciones del año (ANOVA de una vía, $p = 0,006$, prueba *post hoc* de Tukey-Cramer $p < 0,05$).

La riqueza en los tramos altos fue muy semejante durante el año (Figura 5-5 A). Por otra parte, en los tramos medios la riqueza fue mayor en verano y otoño que en invierno y primavera, aunque estas diferencias no fueron significativas (ANOVA una vía, $p = 0,64$). Por último, la riqueza en los tramos bajos fue mayor en otoño (17 ± 3) y menor en verano (14 ± 3), mientras que invierno y primavera tuvieron valores intermedios (ANOVA de una vía, $p = 0,04$).

5.4.3. Grado de variabilidad estacional

La variabilidad estacional mostró diferentes patrones en cada uno de los ríos evaluados, tanto en las variables ambientales como en las abundancias de los taxa (Figura 5-6). En tres de los cinco ríos estudiados (San Pablo, Lasifashaj y Olivia) las variables ambientales y bióticas variaron menos en los tramos altos que en los medios y en los bajos (Figura 5-6, columna izquierda, comparar dispersión de los puntos). En los ríos Ewan y Valdez, por otra parte, los tramos medios fueron estacionalmente más variables, seguidos por los bajos en el caso de las variables ambientales y por los altos en el caso de la composición comunitaria (Figura 5-6).

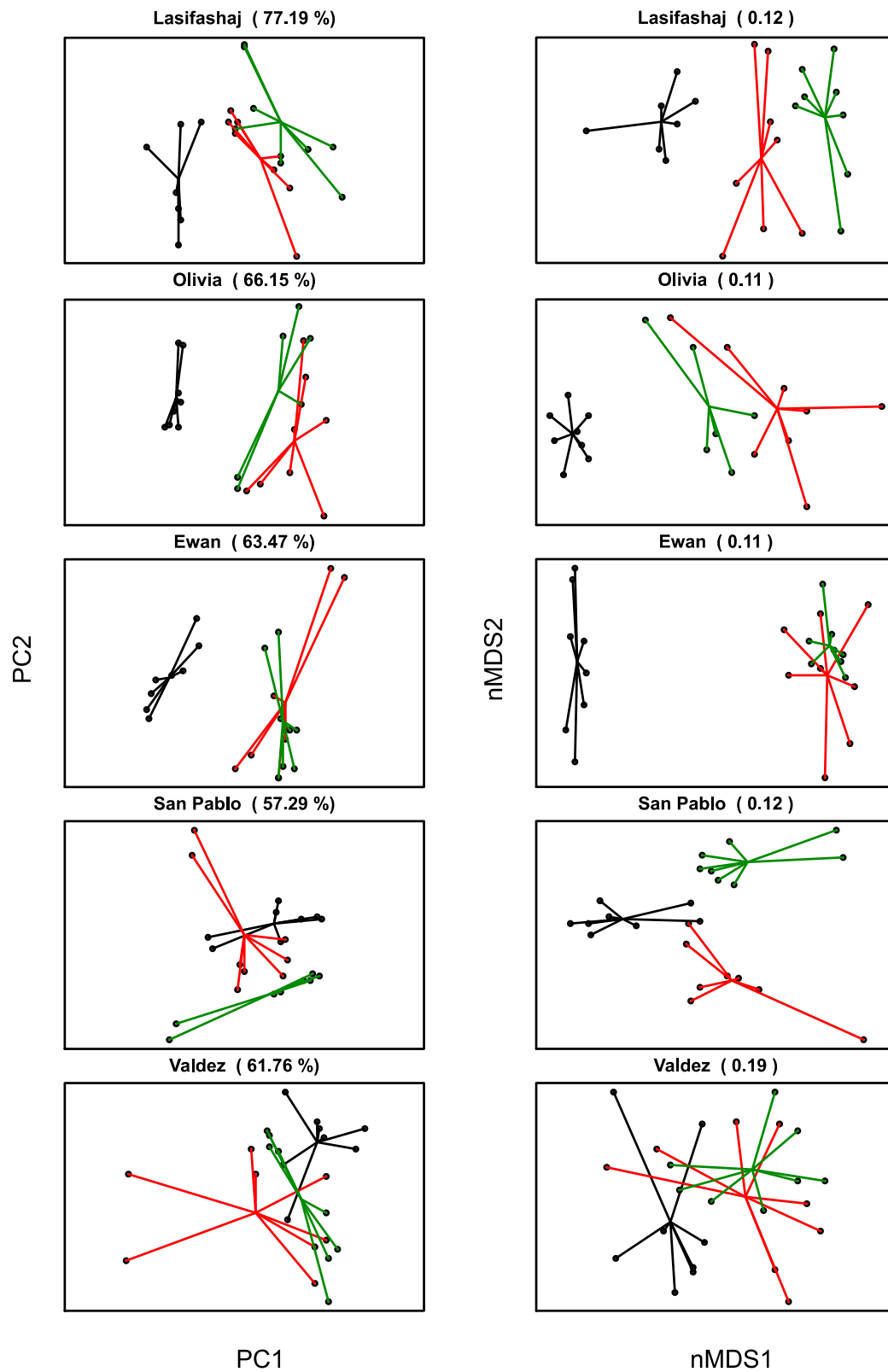


Figura 5-6. Ordenamiento de los sitios de muestreo en función de las variables ambientales (columna izquierda) y biológicas (columna derecha). Los sitios pertenecientes a los tramos altos se graficaron unidos al centroide del grupo en color negro, los medios en color rojo y los bajos en color verde. Junto al nombre de cada río y en paréntesis se indica: el porcentaje de variación explicado (ACP) y el estrés (n-MDS).

Cuando la variación estacional (multivariada) de las variables ambientales y de la composición taxonómica fue analizada de manera conjunta (todos los ríos), ni la variación ambiental ni la comunitaria difirieron entre tramos fluviales (ANOVAs $p_{\text{ambiental}} = 0,065$, $p_{\text{biótico}} = 0,303$) aunque en ambos grupos los tramos medios registraron las mayores variaciones estacionales. Sin embargo, en la mayoría de los tramos de los diferentes ríos, se pudo observar una asociación entre la variabilidad ambiental y la variabilidad en la composición taxonómica. Esta asociación fue positiva considerando todos a los tramos altos, medios y bajos de los cinco ríos (correlación Spearman $r = 0,54$, $n = 15$, $p = 0,04$). Por otra parte, la variación en los tramos medios fue opuesta al patrón observado en los tramos altos y bajos (la dispersión estacional de la composición comunitaria se redujo a medida que la dispersión estacional en las condiciones ambientales creció). Al eliminar a los tramos medios del análisis la correlación en la variación estacional entre las variables ambientales y comunitarias fue $r = 0,72$ ($n=10$, $p = 0,02$).

5.4.4. Grupos funcionales de alimentación

El análisis de las abundancias de los GFA reveló que el grupo dominante en los tramos altos y bajos en todas las estaciones del año fue el de los colectores (Figura 5-7 A y C). Por otra parte, en los tramos medios los raspadores y colectores alternaron en dominancia a lo largo de todo el año (Figura 5-7 B).

Los **raspadores** no mostraron variaciones estacionales en su abundancia relativa en los tramos altos y bajos (ANOVAs de una vía, $p_{\text{alto}} = 0,07$ y $p_{\text{bajo}} = 0,38$), mientras que en los tramos medios se observaron valores más altos en otoño e invierno que en verano (ANOVA, $p_{\text{medio}} = 0,008$, prueba post hoc de Tukey-Cramer, $p < 0,05$). Los **colectores** variaron estacionalmente solo en los tramos medios (ANOVAs de una vía, $p_{\text{alto}} = 0,59$, $p_{\text{medio}} = 0,005$ y $p_{\text{bajo}} = 0,36$), donde tuvieron mayor abundancia relativa en verano que en invierno y otoño. En los tres tramos se observaron variaciones estacionales en la

abundancia relativa de los **fragmentadores** (ANOVAs, $p_{\text{alto}} = 0,002$, $p_{\text{medio}} = 0,01$ y $p_{\text{bajo}} = 0,009$). Este grupo mostró mayor abundancia relativa en otoño que en primavera en los tramos altos, en verano que en primavera en los medios y en verano que en invierno o primavera en los bajos. Los **filtradores** tuvieron mayor abundancia relativa en invierno que primavera en los tramos altos (ANOVA $p_{\text{alto}} = 0,006$, prueba post hoc de Tukey-Cramer $p < 0,05$), fueron más abundantes en otoño que en primavera o verano en los medios (ANOVA $p_{\text{medio}} = 0,01$), en tanto que no mostraron variaciones estacionales en los tramos bajos (ANOVA, $p_{\text{bajo}} = 0,20$). Finalmente, las abundancias relativas de los **predadores** fueron estacionalmente semejantes en los tres tramos estudiados (ANOVAs de una vía, $p_{\text{alto}} = 0,89$, $p_{\text{medio}} = 0,67$ y $p_{\text{bajo}} = 0,17$).

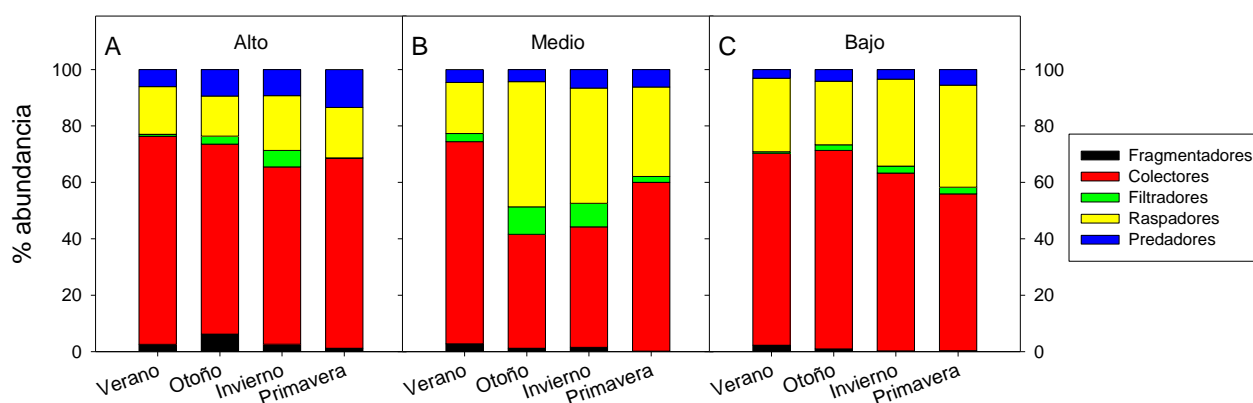


Figura 5-7. Porcentajes de abundancia y biomasa de GFA en los tramos A y D) Altos, B y E) Medios, C y F) Bajos en las diferentes estaciones del año.

5.5. Discusión

En el presente capítulo se describieron las diferencias estacionales en atributos de la comunidad de macroinvertebrados y estas pudieron ser vinculadas a variaciones estacionales de las características ambientales en cada uno de los tres tramos estudiados. Conjuntamente estos resultados indican que las fluctuaciones estacionales de las variables ambientales promueven cambios en los atributos estructurales y funcionales de la comunidad.

5.5.1. Variación estacional de los atributos comunitarios

Diversos estudios han descripto la variación estacional en la composición taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados en otros ambientes templados (Fowler y Death 2000) y tropicales (Bunn et al. 1986; Brittain et al. 2001). En la Patagonia continental, Miserendino y Pizzolon (2003) hallaron diferencias estacionales en los ensambles de invertebrados del río Azul-Quemquemtreu (orden 5), al igual que Miserendino (2009) en el río Chubut (sitios de orden 3 a 6) y Díaz Villanueva *et al.* (2010) en el arroyo Challhuaco (orden 3). La variabilidad estacional en la composición taxonómica observada en este estudio concuerda con estos trabajos y, similarmente, esta variabilidad estacional estuvo directamente relacionada con variaciones en características ambientales. Estos resultados corroboran la predicción de la Hipótesis 1a, al encontrarse una relación positiva entre la estacionalidad de las variables ambientales y la de los atributos de la comunidad. Es interesante resaltar que no hubo un patrón determinante de variación ambiental y comunitaria en el eje longitudinal, sino más bien características propias de cada río, las cuales establecieron patrones estacionales particulares. Sin embargo, los mayores cambios estacionales en la composición comunitaria coincidieron con aquellos ecosistemas que presentaron mayor variación estacional en sus variables ambientales.

Distintos tramos mostraron patrones semejantes de estacionalidad en las variables ambientales y comunitarias (medida como la dispersión de las muestras ordenadas en un espacio multivariado), aunque fueron más variables los tramos medios (diferencias no fueron significativas). Asociado a esto, se registraron fluctuaciones de densidad de la comunidad de macroinvertebrados en los tramos medios y de densidad y riqueza en los tramos bajos (el segundo tramo de mayor estacionalidad ambiental). Estos resultados no acuerdan con la mayor variabilidad esperada en los tramos altos (Schlosser 1990; Gomi

et al. 2002; Datry et al. 2014). La mayor variación temporal en los tramos medios coincide con lo hallado en cuanto a diversidad β temporal (Capítulo 3), para la cual se había incluido los datos de verano e invierno únicamente, indicando la consistencia del patrón. Si bien las variaciones ambientales fueron mayores en los tramos medios, es probable que los tramos altos posean ciclos de congelamiento-descongelamiento más frecuentes cuyos efectos no pueden ser detectados en la escala temporal analizada. Asimismo, cabe la posibilidad que la comunidad de macroinvertebrados de los tramos de cabecera (diferente a la de los medios y bajos en la mayoría de los ríos, Capítulo 4) sea resiliente a los cambios estacionales.

La variación estacional en la densidad de la comunidad de macroinvertebrados ha sido reportada en sistemas fluviales de Patagonia (Miserendino y Pizzolon 2003; Miserendino 2009; Díaz Villanueva et al. 2010; Tagliaferro y Pascual 2017) y de otras regiones templadas (Fowler y Death 2000), pero no es exclusiva de las regiones templadas. Varios autores han descrito tales cambios estacionales en ecosistemas fluviales tropicales (Baptista et al. 2001; Ramírez et al. 2006; Masese et al. 2014). En muchos casos, las fluctuaciones han sido asociadas a cambios en el caudal (Miserendino y Pizzolon 2003; Ramírez et al. 2006; Miserendino 2009; Tagliaferro y Pascual 2017), siendo mayor la densidad en las estaciones de menor caudal. En particular, el menor caudal y la menor velocidad en los tramos bajos durante otoño podrían haber afectado positivamente la estabilidad del sustrato (Díaz Villanueva et al. 2010), favoreciendo al desarrollo de los macroinvertebrados (Tonkin y Death 2012; Tonkin et al. 2013). En regiones templadas, otros estudios han asociado las variaciones en la densidad de las comunidades a diferencias en la temperatura del agua, donde las menores densidades ocurren durante el invierno (Fowler y Death 2000; Díaz Villanueva et al. 2010; Tagliaferro y Pascual 2017). En el presente estudio, el mayor caudal y la menor

temperatura registrados en invierno podrían explicar la menor densidad en los tramos medios. En los tramos bajos, invierno, primavera y verano tuvieron valores de densidades semejantes e inferiores a los de otoño, a pesar de que las diferencias en temperatura y caudal tuvieron el mismo patrón que en los tramos medios. En cualquier caso, la densidad total de la comunidad es el reflejo de la variación estacional en las densidades de sus especies y en otros sistemas fluviales de Patagonia muchas especies de insectos tienen su eclosión entre primavera y verano (Epele y Miserendino 2011; Brand y Miserendino 2011; Epele et al. 2011) en coincidencia con la gradual reducción de caudal y aumento de la temperatura del agua. Finalmente, no puede descartarse la vinculación con otros factores incluyendo a las variaciones interanuales en las condiciones ambientales que afectan también a la densidad (Scheibler et al. 2014).

La riqueza difirió entre estaciones del año en los tramos bajos, donde se registró mayor riqueza en otoño, coincidiendo con la época de mayor densidad en dicho tramo. Miserendino (2009) halló un resultado similar en 6 sitios, de 13, ubicados a lo largo del Río Chubut, región central de Patagonia, vinculando la mayor riqueza con periodos de menor caudal. Sin embargo, este patrón no fue consistente en ese sistema fluvial ya que la riqueza taxonómica fue similar estacionalmente en los otros 7 sitios estudiados. Probablemente, esos resultados respondan a un conjunto de variables ambientales actuando concertadamente para determinar condiciones más favorables para la biota, por ejemplo, menor caudal y mayor temperatura del agua, en conjunto con otros factores abióticos y bióticos. En otros ambientes se encontraron relaciones entre la riqueza y el caudal semejantes, aunque el periodo de menor caudal no necesariamente coincidió con otoño (Bunn et al. 1986; Baptista et al. 2001; Cibils y Principe 2015). En el presente estudio, si bien no se encontraron diferencias en el caudal, los menores valores en otoño pudieron asociarse a una mayor riqueza y densidad de individuos en otoño en los tramos

bajos (pero no así en los medios). Por otra parte, las mayores densidades y riqueza comunitarias durante otoño en asociación con la mayor cantidad de hojarasca acumulada en el lecho podrían vincularse al aumento de la heterogeneidad del lecho del río (recurso espacial) más que a la disponibilidad directa como recurso trófico (Stein et al. 2014). Esto se sostiene también dada la baja representación en abundancia de invertebrados fragmentadores que presentaron estas comunidades bentónicas.

5.5.2. Variaciones de los grupos funcionales y de sus recursos

De las cuatro variables ambientales que representan recursos tróficos de los macroinvertebrados, dos mostraron variación estacional: la cantidad de hojarasca en los tramos altos y medios y la cantidad de clorofila *a* del perifiton en los tramos bajos. La baja cantidad de variables ambientales que mostraron estacionalidad difiere de lo esperado, dado el gran contraste temporal que existe en las latitudes donde se llevó a cabo el estudio (en términos del régimen de temperatura, el régimen de insolación y la senescencia de la vegetación dominante). Es probable que la reducida variación estacional de esas variables en contraste con la variación de factores climáticos e hidrológicos se deba a la acción de diferentes mecanismos que actúen antagónicamente, de manera de atenuar efectos opuestos. Por ejemplo, la abundancia de algas sería reducida por el pastoreo e incrementada por la temperatura y la intensidad de luz (ver, por ejemplo, Winkelmann et al. 2014).

Es común que haya una fuerte asociación entre la abundancia y riqueza de invertebrados fragmentadores con la abundancia de hojarasca (Hall et al. 2000; Boyero et al. 2011b; Masese et al. 2014). En este estudio, los fragmentadores no presentaron variaciones de abundancias importantes que sugieran una fuerte interacción con ese recurso estacional, el cual sí mostró variaciones importantes. Sin embargo, fue notorio el incremento de abundancia (verano-otoño) de fragmentadores registrado en los tramos altos

donde son comúnmente un grupo relevante en la estructura comunitaria (Albariño et al. 2009). La MOPG, incluyendo particularmente a la hojarasca, puede representar un sustrato que incremente la disponibilidad de otros recursos tróficos como la retención de MOPF explotada por los colectores, el desarrollo de biofilm sobre detrito orgánico, potencialmente explotable por raspadores, y mayores abundancias de presas utilizando los parches de hojarasca potencialmente explotadas por los predadores (Márquez et al. 2017). En este sentido, las acumulaciones naturales de hojarasca pueden favorecer a otros grupos funcionales y tener un efecto positivo sobre la densidad y riqueza total de la comunidad (atributos que fueron tratados en la sección anterior).

La mayor estacionalidad de la incidencia de luz a mayores latitudes⁷ sugiere mayor variación temporal en la concentración de clorofila *a* en el bentos, la cual se ve favorecida fundamentalmente en primavera-verano (Hill et al. 2001). Esto es común en ríos y arroyos con bajo dosel arbóreo, mientras que sistemas con riberas boscosas el efecto positivo del período de mayor insolación se ve atenuado por la superposición con el periodo de desarrollo del dosel arbóreo (Hill y Dimick 2002; Winkelmann et al. 2014). Por ejemplo, Díaz Villanueva et al. (2010) encontraron un fuerte efecto de la cobertura ribereña, la que disminuyó 6 veces la intensidad de la luz respecto de la situación sin dosel y en otoño tardío resultó en intensidades semejantes o mayores a las de verano. Bajo estas condiciones, se pueden producir dos picos de abundancia algal, uno en primavera temprana y otro en otoño (Allan y Castillo 2007). Los tramos altos de los ríos estudiados parecieron responder al sombreado desde las riberas, con una fuerte disminución en verano, pero presentaron valores relativamente altos el resto del año (otoño-invierno-primavera), siendo llamativo el alto valor en invierno cuando la intensidad de luz es la más baja del año. Por otra parte, los tramos medios y bajos registraron menores valores

⁷ <https://earthobservatory.nasa.gov/Features/EnergyBalance/page3.php>

anuales que los tramos altos, y en los tramos bajos la clorofila *a* fue mayor en invierno. Dado que las concentraciones de nutrientes fueron muy bajas durante todo el año (sobre todo el PRS, comparar por ejemplo con Miserendino y Brand 2007), es posible que el perifiton se encuentre fuertemente limitado por nutrientes. En este contexto, la ausencia de un pico de abundancia algal en primavera en los tramos medios y bajos puede deberse a un fuerte control del perifiton por pastoreo (Díaz Villanueva et al. 2010). Esto fue más notorio en los tramos bajos donde en primavera registraron los valores más bajos de concentración de clorofila *a* de todo el estudio. Particularmente, la abundancia y biomasa relativa de los pastoreadores en estos tramos alcanzó al 40-50% de la comunidad de invertebrados, siendo en promedio menor en los tramos altos (25-30% de la biomasa comunitaria). En relación con el pico de clorofila *a* en invierno, no puede descartarse una disminución en la tasa de consumo de los raspadores en relación con las bajas temperaturas del agua (Rutherford et al. 2000; Hillebrand 2009; Winkelmann et al. 2014), lo que puede favorecer el crecimiento del perifiton. También es factible que la presencia de nieve en las cuencas, dado su elevado albedo, incremente la llegada de luz reflejada a los lechos fluviales. Finalmente en los tramos medios se registraron valores más bajos y estables de la concentración de clorofila *a* a lo largo del estudio. En tales sectores, las mayores velocidades medias registradas en los ríos podrían afectar la estabilidad de los sustratos, perjudicando al desarrollo del perifiton (Díaz Villanueva et al. 2010; Tonkin y Death 2012; Kuo et al. 2016).

La composición funcional de la comunidad de macroinvertebrados ha mostrado variaciones estacionales en estudios realizados en el centro de Argentina (Príncipe et al. 2010) y en Patagonia (Miserendino 2007; Buria et al. 2007; Díaz Villanueva et al. 2010). En este estudio se hallaron variaciones estacionales en la composición funcional de la comunidad de macroinvertebrados en los ríos muestreados independientemente del tramo

analizado, sugiriendo la existencia de variación funcional temporal a lo largo del eje longitudinal de los ríos. Sin embargo estas variaciones fueron más marcadas en los tramos medios, al contrario de lo predicho en la segunda hipótesis planteada (1b, mayor variación estacional de los recursos y de los grupos funcionales en los tramos altos). Una mayor estabilidad temporal de las comunidades de macroinvertebrados puede ser asociada a la mayor heterogeneidad espacial (Brown 2003), típica de los ambientes fluviales de cabecera (Gomi et al. 2002). En este trabajo en particular, los tramos altos podrían tener mayor heterogeneidad asociada a la mayor diversidad en el tipo de sustrato (ver Capítulo 4, sección 4.4.1 página 109) o a la distribución de las unidades de canal en el cauce (obs. pers.).

En conclusión, la composición funcional de la comunidad mostró mayores variaciones en los tramos medios que en los altos y bajos, mientras que los recursos tróficos mostraron menor variación entre estaciones en los tramos medios (aunque en todos los tramos se encontraron pocas diferencias). Estos resultados indicarían que además de los recursos, otras variables ambientales (como las analizadas en la sección anterior) afectan a los taxa e indirectamente repercuten sobre la composición funcional.

Capítulo 6: Comunidad de peces y su efecto sobre los macroinvertebrados

6.1. Introducción

La ictiofauna de los ríos de Tierra del Fuego, como se describió en la Introducción General (Sección 2.1), está compuesta tanto por especies nativas de la familia Galaxiidae como por especies introducidas de la familia Salmonidae. El alimento principal de todas estas especies de peces son los macroinvertebrados bentónicos (Buria et al. 2007; Mcintosh et al. 2010; O'Neal y Stanford 2011; Di Prinzio et al. 2013).

El efecto de los salmónidos sobre la abundancia y la distribución de invertebrados y de peces nativos ha sido ampliamente estudiado en diversos sistemas tanto de Patagonia (por ej.: Moorman et al. 2009; Buria et al. 2010; Albariño y Buria 2011; Di Prinzio et al. 2015), como de Nueva Zelanda (ver revisión en: Mcintosh et al. 2010), zona que comparte muchas características biogeográficas y ambientales con Patagonia.

Sobre los galáxidos se producen efectos negativos que pueden ser explicados por predación directa y por la modificación de la abundancia o del comportamiento de las especies de macroinvertebrados bentónicos (Mcintosh et al. 2010). En el caso particular del Archipiélago Fueguino los efectos negativos de los salmónidos sobre el puyen (*Galaxias maculatus*) podrían verse contrarrestados por la presencia de castores, los cuales aumentan la cantidad de ambientes favorables para esta especie (Moorman et al. 2009).

Se han reportado diversas respuestas de los macroinvertebrados ante la presencia de los salmónidos invasores. Entre los efectos más comunes se destacan la disminución de la biomasa total por disminución del tamaño individual, la alteración de la estructura funcional de la comunidad y la extinción local de las especies más vulnerables (Buria et al. 2007; Buria et al. 2010; Albariño y Buria 2011). Así mmismo, los cambios en las comunidades de macroinvertebrados pueden producir efectos de cascada sobre los recursos que estos explotan, de manera que la presencia de salmónidos puede disminuir

el reciclado de materia y aumentar la producción primaria (McIntosh y Townsend 1996; Buria et al. 2007; Buria et al. 2010).

Debido a que las truchas son predadores visuales (McIntosh y Townsend 1995; Geray et al. 2015), las especies de macroinvertebrados más vulnerables son las de mayor tamaño o de hábitos más activos. Por ejemplo, en Patagonia norte se ha observado que *Oncorhynchus mykiss* preda activamente sobre presas grandes de los órdenes Plecoptera, Trichoptera y Diptera, indirectamente prescindiendo de presas pequeñas como los individuos de especies de la familia Chironomidae (Buria et al. 2007; Buria et al. 2009). Presas grandes y con hábitos nadadores (ej.: *Metamonius anceps*, *Hyaella* sp) o que se alimentan de manera expuesta (raspadores que se alimentan sobre la superficie de las rocas) son más vulnerables a la predación por salmónidos (Albariño y Buria 2011), en tanto que son menos vulnerables aquellos grupos de hábitos infaunales, es decir que viven en los intersticios del sustrato bentónico (Molineri 2008).

Dada la amplia distribución de los salmónidos en la provincia de Tierra del Fuego y su posible efecto sobre los macroinvertebrados, se estudió la composición de los ensambles de peces y también su relación con las comunidades de macroinvertebrados.

6.1.1. Objetivo e Hipótesis

Objetivo 5: Explorar la relación entre las comunidades de macroinvertebrados bentónicos y los ensambles de peces existentes en cada río.

Hipótesis: La presencia de salmónidos afecta la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos.

Predicción 1: La abundancia y/o biomasa de salmónidos reduce la abundancia y biomasa total de macroinvertebrados bentónicos.

Predicción 2: La abundancia y/o biomasa de taxa sensibles a la predación por salmónidos se reducirá en función de la abundancia y biomasa de estos peces.

6.2. Materiales y Métodos

6.2.1. Sitio de estudio y metodología de muestreo

Se realizaron muestreos en ríos pertenecientes a las cuatro ecorregiones de Tierra del Fuego: Estepa (río Cullen), Transición (Ewan y San Pablo), Cordillera (Claro, Lasifashaj, Olivia y Valdez) y Turbales (Moat). Por cada río se muestrearon los tramos alto, medio y bajo descritos en capítulos anteriores.

La abundancia y composición del ensamble de peces fue determinada mediante pesca eléctrica durante los muestreos realizados en verano del 2013. Se empleó el equipo de Eletropesca LR-24, Smith-Root Inc., (WA, USA) y los siguientes parámetros de pesca: 75 Hz, 450 volt y pulso estándar.

Los peces se colectaron con un barrido de electropesca a contracorriente en una extensión de 50 m por tramo de río estudiado. La captura se realizó con dos asistentes acompañando al operador del equipo munidos de redes y copos. Las extensiones en donde se electropescó fueron contiguas a los tramos donde se muestrearon los invertebrados y estuvieron ubicadas inmediatamente aguas abajo para no interferir con los muestreos del bentos. Se muestreó todo el ancho del cauce en arroyos pequeños y sólo una margen en los tramos más anchos y profundos. En dichos casos la margen muestreada fue erosional. Los peces se identificaron utilizando claves disponibles con ayuda de un microscopio estereoscópico (Leica M205C). Se registró la abundancia de individuos por tramo de muestreo y el peso húmedo de cada individuo.

Paralelamente al muestreo de peces se realizó el muestreo de macroinvertebrados y de diferentes variables ambientales. La metodología de estos muestreos se describió en detalle en el capítulo 2, sección 2.5.

6.2.2. Variables

Los datos de abundancia y biomasa de peces colectados fueron relativizados al área

electropescada en cada oportunidad. De esta manera se obtuvo un valor comparable entre los diferentes tramos estudiados. La abundancia de peces fue transformada a densidad en 500 m² mediante la siguiente fórmula:

$$Densidad = \frac{500 * N_{peces}}{\text{área}}$$

en donde el *área* es el área electropescada (m²): longitud electropescada * ancho.

De igual forma, la biomasa fue expresada como biomasa cada 500 m² empleando la siguiente ecuación:

$$Biomasa = \frac{500 * B_{peces}}{\text{área}}$$

en donde el *B_{peces}* es la biomasa total de los peces colectados en el área electropescada.

6.3. Análisis de datos

Debido a la baja cantidad de tramos en los que fueron colectados los peces nativos (3 tramos de 20) y al bajo número en que se colectaron (un individuo en dos de esos tramos), estas especies no fueron incluidas en el análisis de datos.

Se realizaron análisis de ordenamiento parciales (p-ADR o p-ACC, ya empleados en otros capítulos de esta tesis) para identificar los efectos condicionales del conjunto de datos ambientales (llamado efecto condicional) y del ensamble de peces (abundancia y biomasa) sobre los datos biológicos, de manera de obtener el efecto “puro” y el efecto compartido (Zuur et al. 2007). El conjunto de datos ambientales corresponde a las variables abióticas medidas por lo que no incorpora a las interacciones bióticas entre invertebrados ni lógicamente las de invertebrados y peces. En primer lugar se seleccionó el método de ordenamiento más apropiado mediante un análisis de correlación destendenciado (ACD) donde se comprobó el largo del primer eje (Lepš y Šmilauer 2003). Debido a que el valor obtenido se encontraba en el límite de la selección se decidió emplear el análisis de correlación canónica (ACC) ya que en la matriz de datos los taxa aparentan un comportamiento unimodal (aparecen y desaparecen entre muestras, Lepš y

Šmilauer 2003). Previamente al análisis parcial se realizaron ACC para evaluar la significancia de cada grupo de variables explicatorias mediante pruebas de permutación (Oksanen 2015). Todos estos análisis se realizaron empleando la función *rda* del paquete *vegan* (Oksanen et al. 2016) de R (R Core Team 2016).

Las matrices de los taxa se construyeron con los taxa presentes en al menos el 10 % de las muestras. Los datos de abundancia y biomasa fueron transformados por logaritmo ($x+1$). Para evaluar el potencial efecto diferencial de los salmónidos (Buria et al. 2007; Albariño y Buria 2011; Di Prinzi et al. 2013), la matriz de los taxa fue dividida de acuerdo a la vulnerabilidad de estos a la predación. Por lo tanto se analizaron las matrices de abundancia (Abundancia) y biomasa (Biomasa) de todos los grupos, matrices de abundancia y biomasa de invertebrados pertenecientes a Insecta sin incluir a los Chironomidae (Ab. Insectos y B. insectos, respectivamente), matrices de abundancia y biomasa de Oligochaeta junto con Chironomidae (Ab. OLG-CHI y B. OLG-CHI, respectivamente) y, por último, matrices de abundancia y biomasa de insectos de gran tamaño con y sin *Hyalella* sp (Ab. ins. gdes, B. ins. gdes, Ab. ins + HYAL y B. ins + HYAL, respectivamente). Entre los insectos de gran tamaño se consideraron a *Meridialaris chiloeensis*, *Notoperla archiplatae*, *Antarctoperla altera*, *Antarctoperla michaelsoni*, *Cailloma* sp, *Rheochorema lobuliferum*, *Parachorema* sp, *Austrocosmoecus* sp, Tipulidae sp2 y Tipulidae sp3. Las variables explicatorias se clasificaron en dos grupos: variables ambientales y variables relacionadas con los peces (abundancia y biomasa de peces introducidos). Las variables ambientales incluidas fueron: concentración de clorofila *a* del perifiton (Cl *a*), A440 del agua (A440), MOPFS (MOPFS), conductividad (Cond), temperatura (Temp), pH, MOPFB (MOPFB), fósforo reactivo soluble (PRS), ancho húmedo (Ac), profundidad del cauce (Pc) y Río (Río). Estas variables corresponden a aquellas que fueron importantes en el ordenamiento de los sitios

de estudio en los capítulos anteriores. La variable río se incluyó con el fin de incorporar el efecto de cuencas diferentes, las cuales (como se mostró en capítulos anteriores) presentan características particulares.

Con el fin de dilucidar el sentido (positivo o negativo) en el que las variables de peces afectan a la estructura de la comunidad, se hicieron análisis de correlación. Para estos análisis se emplearon las abundancias y biomásas totales de los macroinvertebrados, así como las abundancias y las biomásas de los macroinvertebrados clasificados por el riesgo de predación, según lo descrito en párrafos anteriores. Debido a que las variables no presentaron una distribución normal, se realizaron análisis de correlación de Spearman. Estos análisis se realizaron en el paquete estadístico Infostat (Di Rienzo et al. 2016).

6.4. Resultados

6.4.1. Descripción general

Las especies de peces colectadas durante los muestreos incluyen a las autóctonas *Galaxias maculatus* y *Galaxias platei*, al igual que tres especies de salmónidos (*Oncorhynchus mykiss*, *Salvelinus fontinalis* y *Salmo trutta*). A excepción del tramo alto del río Ewan y del tramo bajo del río San Pablo, en todos los tramos se colectaron peces (Tabla 6-1). La especie más común en los muestreos fue la *Salmo trutta* (trucha marrón), con las densidades más altas en el río Cullen ($57,8 \pm 37,7$ ind/500 m²) y el río Valdez ($31,3 \pm 30,6$ ind/500 m²), mientras que las menos frecuentes fueron las especies autóctonas.

6.4.2. Interacción entre los macroinvertebrados y los peces.

La densidad y la biomasa de peces fueron significativas en los p-ACC, pero explicaron un bajo porcentaje de la variabilidad en la composición de la comunidad de invertebrados

bentónicos. En comparación, las variables ambientales explicaron la mayor parte de la variabilidad (Figura 6-1).

Tabla 6-1. Especies colectadas en cada tramo muestreado, se indican los sitios donde no se capturaron peces. Abreviatura de especies: Gm, *Galaxias maculatus*; Gp, *Galaxias platei*; Om, *Oncorhynchus mykiss*; Sf, *Salvelinus fontinalis* y St, *Salmo trutta*. El guión indica ausencia de muestreo.

Ecorregión	Río	Alto	Medio	Bajo
Estepa	Cullen	-	St	St
Transición	Ewan	Sin peces	Om, Sf, St	St
Transición	San Pablo	St	St	Sin peces
Cordillera	Claro	Gp	-	Om, St
Cordillera	Lasifashaj	Sf	Sf, St	Gm, St
Cordillera	Olivia	Om	Om, St	Om, Sf, St
Cordillera	Valdez	Om, St	Om, St	St
Turbales	Moat	-	-	Gm, St

Las variables asociadas a los peces explicaron porcentajes similares de diferentes agrupamientos de macroinvertebrados establecidos por el riesgo de predación (Figura 6-1). Cabe destacar que, en el caso de los insectos grandes, se observó que las variables relacionadas con los peces explicaron mayor porcentaje de variación de la matriz de biomasa que de la matriz de abundancia.

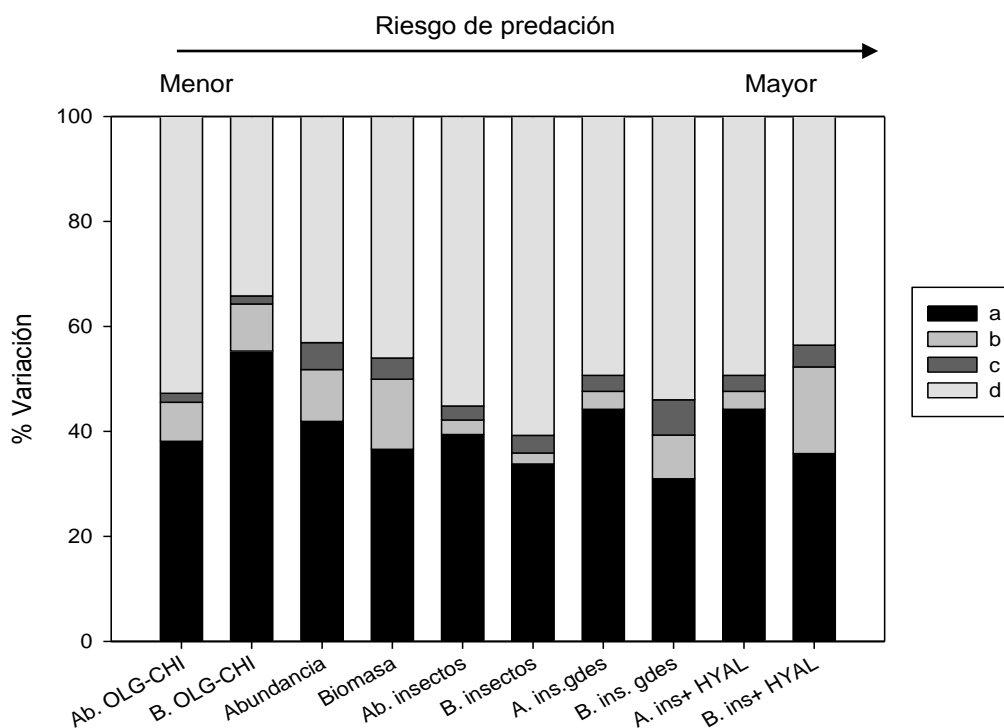


Figura 6-1. Partición de la varianza de las diferentes matrices de abundancia y de biomasa de invertebrados bentónicos. Se muestran los porcentajes explicados por variables ambientales (a), compartido entre las variables ambientales y de peces (b), sólo por variables de peces (c) y el porcentaje no explicado (d).

De las diez variables de macroinvertebrados analizadas mediante correlaciones, ocho mostraron correlaciones significativas con la abundancia y/o biomasa de salmónidos (Tabla 6-2). La abundancia de salmónidos se correlacionó positivamente con la abundancia total de macroinvertebrados, pero lo hizo de manera negativa con la abundancia y biomasa de los insectos, con la abundancia y biomasa de insectos grandes, y con la abundancia y biomasa de *Hyaella*. La biomasa de salmónidos se correlacionó positivamente con la abundancia y biomasa total de macroinvertebrados.

Tabla 6-2. Coeficientes de correlación de Spearman y significancia entre las abundancias y biomasa de los macroinvertebrados (totales y clasificadas según el riesgo de predación). En negrita se resaltan las correlaciones significativas.

	Abundancia de peces		Biomasa de peces		
	Coficiente	p	Coficiente	p	
Ab. OLG-CHI	0,15	0,37	0,24	0,15	↓ Menor Riesgo de predación Mayor
B. OLG-CHI	0,14	0,39	0,26	0,11	
Abundancia total	0,38	0,02	0,49	0,002	
Biomasa total	0,25	0,12	0,45	0,004	
Ab. Insectos	-0,33	0,04	0,001	0,99	
B. insectos	-0,35	0,03	-0,08	0,63	
Ab. ins. gdes	-0,38	0,02	0,02	0,89	
B. ins. gdes	-0,38	0,02	-0,07	0,68	
Ab. HYAL	-0,36	0,03	-0,39	0,01	
B. HYAL	-0,44	0,005	-0,4	0,01	

6.5. Discusión

El estudio permitió registrar la presencia de cinco especies de peces (dos nativas y tres introducidas) en los ríos estudiados de Tierra del Fuego. Las especies exóticas, las cuales dominaron casi exclusivamente al ensamble de peces, explicaron significativamente las

variaciones en la abundancia y biomasa de la comunidad de macroinvertebrados. Este trabajo debe tomarse como un primer estudio del tema dada la restricción temporal del mismo (muestreo de verano) y la baja intensidad del muestreo de peces lo que podría haber resultado en una subestimación de las especies presentes en los distintos tramos de los ríos.

6.5.1. Ensamblajes de peces.

Las especies exóticas fueron las más frecuentes y abundantes en la comunidad de peces de los ríos estudiados. Estos hallazgos contrastan con los reportados para 22 cuencas ubicadas en la isla Navarino (perteneciente al Archipiélago Fueguino, Moorman et al. 2009), en donde dominó *G. maculatus*. En cambio, coincide con las observaciones hechas en Nueva Zelanda (Townsend 1996; McIntosh et al. 2010) y en otras partes del mundo (McDowall 2006) en donde se reportaron declinaciones de las poblaciones de especies nativas asociadas a la presencia de salmónidos.

S. trutta fue la especie más ampliamente distribuida entre las exóticas, en contraposición a los estudios en ríos y arroyos de Patagonia norte donde *O. mykiss* es más frecuente y abundante (Macchi et al. 2007). Por otra parte, se pudo observar que los ensamblajes en los tramos altos en general presentaron menor cantidad de especies que los medios o bajos. Tal vez este hallazgo refleje la existencia de barreras para la dispersión (como cascadas) que impiden que los salmónidos se establezcan aguas arriba de tales sectores (Buria et al. 2007; Albariño y Buria 2011), de preferencias específicas o también de competencia interespecífica.

En este estudio en particular las especies del género *Galaxias* fueron encontradas únicamente en tres tramos muestreados (*G. maculatus* en dos tramos bajos y *G. platei* en un tramo alto). En Patagonia norte *G. platei* es la especie nativa más comúnmente encontrada en lagos y arroyos (Aigo et al. 2008), aunque se considera lacustre y prefiere

los ambientes profundos de lagos cuando coexisten con salmónidos (García et al. 2012). Por otra parte, *G. maculatus* es más frecuente o abundante en pozones que en hábitats erosionales (García et al. 2012) y se ha hallado que su abundancia decrece con la distancia a la desembocadura (Tagliaferro et al. 2014b). Por lo tanto, la baja representatividad de estas especies en los ambientes estudiados en esta tesis podría asociarse a que las mismas son más frecuentes en otros ecosistemas de agua dulce (ej. lagos en el caso de *G. platei*, sitios cercanos a la desembocadura en el caso de *G. maculatus*). Por este motivo, sumado a la inexistencia de datos previos a la introducción de salmónidos, no se puede afirmar que la baja representación de los galáxidos esté asociada a la presencia de salmónidos.

6.5.2. Comunidades de macroinvertebrados y relación con los ensambles de peces

Las variables relacionadas con los peces explicaron significativamente variaciones en las abundancias y biomásas de las comunidades de macroinvertebrados en los ríos estudiados. Estos resultados concuerdan con diferentes trabajos que han puesto en evidencia el efecto de peces invasores con alta capacidad de adaptación de predación visual sobre la comunidad de macroinvertebrados bentónicos (Moorman et al. 2009; Buria et al. 2010; McIntosh et al. 2010; Albariño y Buria 2011; Di Prinzio et al. 2015; Geray et al. 2015). Sin embargo, las variables relacionadas con los peces contribuyeron a explicar proporcionalmente un menor porcentaje de la variabilidad comunitaria de los invertebrados en comparación con las variables ambientales. En contraste, muchos trabajos que estudiaron el efecto de los salmónidos como predadores invasores reportan importantes consecuencias negativas sobre taxa sensibles, modificaciones en la estructura trófica y efectos “hacia abajo” sobre los recursos (Bechara et al. 1992; McIntosh y Townsend 1996; Nyström et al. 2003; McIntosh et al. 2004; Buria et al. 2007; Buria et al. 2010; Albariño y Buria 2011; Boukal 2014).

Las salmónidos son predadores visuales (McIntosh y Townsend 1995), por lo que las presas de mayor tamaño y mayor movilidad en el ecosistema tienen más riesgo de ser capturadas (Albariño y Buria 2011). Por lo tanto, mediante predación selectiva de los individuos grandes, los salmónidos pueden aumentar la abundancia de los individuos más pequeños, manteniendo o incluso aumentando la abundancia total de la comunidad (Buria et al. 2007). En este trabajo, y al contrario de la predicción 1, pudo observarse un efecto positivo sobre la abundancia total de los macroinvertebrados tanto para la abundancia como para la biomasa total de salmónidos. Es posible que la predación sobre los invertebrados más accesibles (grandes, móviles y vulnerables) haya favorecido al aumento en densidad y biomasa total de los invertebrados pequeños y/o habitantes de intersticios (Buria et al. 2007) resultando en abundancias y biomásas de invertebrados totales más altas.

En algunos estudios se ha observado un efecto indirecto y positivo de la presencia de salmónidos sobre los grupos con menor riesgo de predación (Buria et al. 2007; Molineri 2008). Tal efecto podría estar asociado a la eliminación de la competencia (predación sobre colectores), lo que favorece a los taxa que son negativamente seleccionados (Molineri 2008). En este trabajo, Oligochaeta y Chironomidae tuvieron porcentajes de variabilidad explicados por la abundancia y biomasa de los peces menores a los de grupos vulnerables, y no mostraron correlaciones significativas con las variables de los peces, por lo que no parecerían ser particularmente afectados por los salmónidos. Esta falta de relación podría deberse a que los insectos, los que serían mayormente predados (párrafo siguiente), no pertenecen al grupo funcional de los colectores.

Diferentes estudios han establecido que los salmónidos afectan a la estructura de la comunidad a través de la selección de presas grandes y de gran movilidad, nadadoras o propensas a la deriva (McIntosh y Townsend 1995; Buria et al. 2007; Geray et al. 2015).

Por lo tanto, la presencia de salmónidos, su abundancia y biomasa, reducirán la abundancia o biomasa de especies con alto riesgo de predación (predicción 2). En los análisis multivariados, si bien la densidad y biomasa de los peces no fueron buenos predictores de la densidad y biomasa de los invertebrados más vulnerables a la predación, todos los grupos vulnerables se correlacionaron negativamente con la abundancia de los salmónidos. En particular, la densidad y la biomasa de *Hyaella* correlacionaron negativamente con la densidad y biomasa de salmónidos. Este hallazgo indica que *Hyaella* es una presa altamente vulnerable a la predación, como se vio en otros estudios de dieta de salmónidos realizados en Patagonia continental (Buria et al. 2007; Tagliaferro et al. 2014a).

Finalmente, es interesante resaltar que la notoria ausencia de peces nativos en los arroyos y ríos abordados en esta tesis podría representar una característica común y extendida a los ecosistemas fluviales de la isla Grande de Tierra del Fuego de manera similar a lo hallado para ecosistemas de agua dulce de la Patagonia continental (Macchi et al. 2007; Aigo et al. 2008). En este sentido, y aun cuando no se puede aseverar que los salmónidos hayan causado la disminución de las especies de peces nativos, es plausible que el establecimiento de estos peces invasores haya tenido un fuerte impacto sobre los ecosistemas fluviales al afectar a las comunidades de macroinvertebrados bentónicos, especialmente si estos ecosistemas previo a la introducción de los salmónidos carecían de peces nativos que actuaran como predadores naturales de los invertebrados.

Conclusiones generales

De los 74 taxa identificados en el estudio, las comunidades de macroinvertebrados de los ríos de Tierra del Fuego estuvieron conformadas en promedio por un número bajo de taxa (8 a 12, rarefaccionada). Estas comunidades presentaron características particulares que permiten distinguirlas según la ecorregión a la que pertenecen y al mismo tiempo poseen muchas especies en común. En la ecorregión de Estepa, el río Cullen tuvo una comunidad con grandes cantidades de *Lymnaea* sp y Tanipodinae spp, tres taxa exclusivos (*Heleobia* sp, Scirtidae, y *Verger* sp, orden decreciente de abundancia), abundancias altas de *Oxyethira* sp y abundancias bajas de *A. torrens*, *Luchoelmis* sp y *M. chiloensis*. En la ecorregión de Turbales, el río Moat se caracterizó por abundancias altas de Chironomidae sp1, Chironomidae sp4 y *Rheochorema* spp (estadio temprano). Los restantes ríos en las ecorregiones de Cordillera y Transición mostraron menores diferencias entre sí, excepto por el río Ewan. En este río, los tramos medio y bajo se caracterizaron por abundancias altas de *Chilina* sp, Hirudinea y *Lymnaea* sp y por la presencia de *Oxyethira* sp.

Las densidades y biomásas que caracterizaron a estas comunidades son similares a las descritas para ecosistemas fluviales de la Patagonia continental. Esta semejanza puede deberse a las características ambientales de los ríos de Tierra del Fuego, las que se encuentran comprendidas dentro de aquellas descritas para otros ríos de Patagonia. En particular, dos variables presentaron mayores diferencias: la temperatura del agua, la cual fue menor en Tierra del Fuego, y la cantidad de materia orgánica particulada fina, la cual fue mayor en Tierra del Fuego. Respecto de la segunda, si bien las altas cantidades de materia orgánica fina pueden ser un fenómeno natural, podrían también ser consecuencia

de la presencia de castores en las cuencas. En cuanto a los diferentes usos de la tierra, la ganadería extensiva es la actividad humana predominante en las cuencas estudiadas. Si bien el diseño de muestreo no fue enfocado en evaluar el impacto de esta actividad, los resultados sugieren que la magnitud de estos impactos sobre los cursos de agua es baja. Es posible que la ganadería tenga efectos negativos localizados sobre estos ecosistemas pero que no se expresen en el abordaje usado en este estudio.

La estructura trófica funcional de la comunidad fue menos variable que la taxonómica. En general, los raspadores (herbívoros) y los colectores (detritívoros) dominaron las comunidades de invertebrados, independientemente del río y del tramo analizado. Resultó llamativa la baja representación, en términos de abundancia, de los fragmentadores, los cuales son abundantes en arroyos de cabecera de Patagonia norte. Aunque el grupo estuvo representado por un número importante de taxa (17), no se encontraron miembros de la familia Sericostomatidae (familia de Trichoptera) y *Klapopteryx kuscheli* (Plecoptera) fue únicamente colectado en el tramo alto del río Claro; ambos taxa son comunes en Patagonia norte. La alta cantidad de materia orgánica fina no parecería estar, por lo tanto, asociada al procesamiento (fragmentación) de la materia orgánica gruesa por parte de los fragmentadores.

En el eje longitudinal, los tramos altos de los ríos Lasifashaj y Olivia se caracterizaron por tres especies de raspadores: *A. kuscheli*, *M. anceps* y *N. archiplatae*. Además, tuvieron altas abundancias de Turbellaria, al igual que el tramo alto del río San Pablo. El tramo alto del río Ewan se diferenció del medio y bajo por poseer abundancias bajas de *Chilina* sp, *Lymnaea* sp e Hirudinea. Los tramos del río Valdez no difirieron entre sí. En concordancia con estos resultados, se observó que las características

ambientales de los tramos altos difieren de las características de los tramos ubicados aguas abajo (medio y bajo), excepto en el río Valdez. Es posible que el corto desarrollo longitudinal de los ríos de Tierra del Fuego determine la falta de diferenciación entre los tramos medio y bajo.

Respecto a los ensambles de peces se halló prevalencia de salmónidos, con las especies nativas (*Galaxias platei* y *G. maculatus*) poco representadas. Muy probablemente la presencia de salmónidos en los tramos donde no se encuentran especies nativas tiene un impacto sobre la comunidad de macroinvertebrados y, en particular, sobre los taxa más sensibles a la predación. Sin embargo cuando se analizó la composición de los invertebrados bentónicos, ésta fue mayormente explicada por las variables ambientales y por la combinación de estas con la abundancia de peces.

En el eje longitudinal no se encontraron diferencias en la estructuración de las metacomunidades, cuando se esperaba que los tramos altos mostrasen mayor estructuración ambiental (las especies se establecen de acuerdo a sus requerimientos ambientales) y los segmentos ubicados aguas abajo mayor efecto de masa (las especies pueden provenir de otros sitios, a travez de migraciones). En este eje de variación tampoco se cumplieron otras predicciones o patrones esperados (por ejemplo: mayor diversidad beta o mayores diferencias estacionales en los tramos altos). Estos resultados podrían ser un artefacto de muestreo o bien podrían estar asociados al bajo desarrollo longitudinal de los ecosistemas fluviales.

En diferentes escalas de análisis se encontró que las metacomunidades tienen un mayor componente de recambio, el cual a escala de provincia fue diez veces mayor que el componente de anidamiento. El predominio del control ambiental en las diferentes escalas analizadas implica que para poder conservar la diversidad de macroinvertebrados de Tierra del Fuego, y con estos el funcionamiento ecológico de sus ríos, es necesario

conservar sitios con diferentes características ambientales más que sitios con gran riqueza de especies. Futuros planes de conservación o manejo deberán considerar este hallazgo a fin de aumentar sus probabilidades de éxito.

Bibliografía

- Acosta, R. y Prat, N. 2011. Trophic ecology of *Hyalella* sp (Crustacea: Amphipoda) in a high Andes headwater river with travertine deposits. *Int. Rev. Hydrobiol.*, **96**: 274-285.
- Agüero, R., Danza, R., Martinioni, D. y Fernández, J. 2002. *Atlas de la Provincia de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur*. Ushuaia, Tierra del Fuego: Subsecretaría de Planeamiento.
- Aigo, J., Cussac, V., Peris, S., Ortubay, S., Gómez, S., López, H., *et al.* 2008. Distribution of introduced and native fish in Patagonia (Argentina): patterns and changes in fish assemblages. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **18**: 387-408.
- Albariño, R.J. 1997. Spatial distribution of plecoptera from an andean-patagonic lotic environment in Argentina. *Rev. Bras. Biol.*, **57**: 629-636.
- Albariño, R.J. y Balseiro, E.G. 2001. Food quality, larval consumption, and growth of *Klapopteryx kuscheli* (Plecoptera: Austroperlidae) from a south Andes stream. *J. Freshw. Ecol.*, **16**: 517-526.
- Albariño, R.J. y Balseiro, E.G. 2002. Leaf litter breakdown in Patagonian streams: native versus exotic trees and the effect of invertebrate size. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.*, **12**: 181-192.
- Albariño, R.J. y Buria, L.M. 2011. Altered mayfly distribution due to strong interactions with alien rainbow trout in Andean streams of Patagonia. *Limnol. - Ecol. Manag. Inl. Waters*, **41**: 220-227.
- Albariño, R.J. y Díaz Villanueva, V. 2006. Feeding ecology of two plecopterans in low order Andean-Patagonian streams. *Int. Rev. Hydrobiol.*, **91**: 122-135.
- Albariño, R.J., Díaz Villanueva, V. y Buria, L.M. 2009. Leaf litter dynamics in a forested small Andean catchment, northern Patagonia, Argentina. En: *Ecological advances in chilean temperate rainforests* (C. Oyarzún et al., eds), pp. 183-211. Belgium: Academia Press.
- Albariño, R.J., Díaz Villanueva, V. y Canhoto, C. 2008. The effect of sunlight on leaf litter quality reduces growth of the shredder *Klapopteryx kuscheli*. *Freshw. Biol.*, **53**:

1881-1889.

- Allan, J.D. 2004. Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **35**: 257-284.
- Allan, J.D. y Castillo, M.M. 2007. *Stream Ecology*. Dordrecht, Netherlands: Springer. 436 pp.
- Anderson, C.B. y Rosemond, A.D. 2010. Beaver invasion alters terrestrial subsidies to subantarctic stream food webs. *Hydrobiologia*, **652**: 349-361.
- Anderson, C.B. y Rosemond, A.D. 2007. Ecosystem engineering by invasive exotic beavers reduces in-stream diversity and enhances ecosystem function in Cape Horn, Chile. *Oecologia*, **154**: 141-53.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, **26**(1): 32-46.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., *et al.* 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecol. Lett.*, **14**: 19-28.
- Andersson, K., Lawrence, D., Zavaleta, J. y Guariguata, M.R. 2016. More Trees, More Poverty? The Socioeconomic Effects of Tree Plantations in Chile, 2001–2011. *Environ. Manage.*, **57**: 123-136.
- Angrisano, E.B. y Sganga, J. V. 2009. Trichoptera. En: *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología* (E. Domínguez y H. R. Fernández, eds), pp. 255-307. San Miguel de Tucumán: Fundación Miguel Lillo.
- Astorga, A., Death, R.G., Death, F., Paavola, R., Chakraborty, M. y Muotka, T. 2014. Habitat heterogeneity drives the geographical distribution of beta diversity: The case of New Zealand stream invertebrates. *Ecol. Evol.*, **4**: 2693-2702.
- Astorga, A., Oksanen, J., Luoto, M., Soininen, J., Virtanen, R. y Muotka, T. 2012. Distance decay of similarity in freshwater communities: Do macro- and microorganisms follow the same rules? *Glob. Ecol. Biogeogr.*, **21**: 365-375.
- Auerbach, D.A., Deisenroth, D.B., Mcshane, R.R., McCluney, K.E. y Poff, N.L. 2014. Beyond the concrete : Accounting for ecosystem services from free- flowing rivers. *Ecosyst. Serv.*, **10**: 1-5.

- Baigún, C. y Ferriz, R. 2003. Distribution patterns of native freshwater fishes in Patagonia (Argentina). *Org. Divers. Evol.*, **3**: 151-159.
- Balseiro, E.G. y Albariño, R.J. 2006. C–N mismatch in the leaf litter–shredder relationship of an Andean Patagonian stream detritivore. *J. North Am. Benthol. Soc.*, **25**: 607-615.
- Balzarini, M.G., Gonzales, L.A., Casanoves, F., Di Rienzo, J.A. y Robledo, C.W. 2008. *Infostat Manual del Usuario*. Córdoba: Editorial Brujas. 336 pp.
- Baptista, D.F., Dorvillé, L.F., Buss, D.F. y Nessiamian, J.L. 2001. Spatial and temporal organization of aquatic insects assemblages in the longitudinal gradient of a tropical river. *Braz. J. Biol.*, **61**: 295-304.
- Baselga, A. 2010a. Multiplicative partition of true diversity yields independent alpha and beta components; additive partition does not. *Ecology*, **91**: 1974-1981.
- Baselga, A. 2010b. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, **19**: 134-143.
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J. y Leprieur, F. 2013. Betapart: partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package. Versión 1.4-1.
- Baxter, C. V, Fausch, K.D. y Saunders, W.C. 2005. Tangled webs: Reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshw. Biol.*, **50**: 201-220.
- Bechara, J.A., Moreau, G. y Planas, D. 1992. Top-down effects of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a boreal forest stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**: 2093-2103.
- Bechtold, J.S., Edwards, R.T. y Naiman, R.J. 2003. Biotic versus hydrologic control over seasonal nitrate leaching in a floodplain forest. *Biogeochemistry*, **63**: 53-71.
- Benda, L., Poff, N.L., Miller, D., Dunne, T., Reeves, G., Pess, G., *et al.* 2004. The Network Dynamics Hypothesis: How Channel Networks Structure Riverine Habitats. *BioScience*, **54**: 413-427.
- Benstead, J.P. y Leigh, D.S. 2012. An expanded role for river networks. *Nat. Geosci.*, **5**: 678-679.
- Benstead, J.P. y Pringle, C.M. 2004. Deforestation alters the resource base and biomass of endemic stream insects in eastern Madagascar. *Freshw. Biol.*, **49**: 490-501.

- Biggs, B.J.F. y Kilroy, C. 2000. *Monitoring Manual Stream Periphyton*. Christchurch: NIWA. 222 pp.
- Blanco, D.E. y Balze, V.M. de la. 2004. *Los Turbales de la Patagonia. Bases para su inventario y la conservación de su biodiversidad*. Valentín Alsina, Buenos Aires: Wetlands International.
- Bonada, N., Prat, N., Resh, V.H. y Statzner, B. 2006. Developments in aquatic insect biomonitoring: a comparative analysis of recent approaches. *Annu. Rev. Entomol.*, **51**: 495-523.
- Boukal, D.S. 2014. Trait- and size-based descriptions of trophic links in freshwater food webs: Current status and perspectives. *J. Limnol.*, **73**: 171-185.
- Boyero, L. 2003. Multiscale patterns of spatial variation in stream macroinvertebrate communities. *Ecol. Res.*, **18**: 365-379.
- Boyero, L. 2005. Multiscale variation in the functional composition of stream macroinvertebrate communities in low-order mountain streams. *Limnetica*, **24**: 245-250.
- Boyero, L., Pearson, R.G., Dudgeon, D., Graça, M.A.S., Gessner, M.O., Albariño, R.J., *et al.* 2011. Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. *Ecology*, **92**: 1839-1848.
- Boyero, L., Pearson, R.G., Gessner, M.O., Barmuta, L.A., Ferreira, B., Graça, M.A.S., *et al.* 2011. A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecol. Lett.*, **14**: 289-294.
- Boyero, L., Pearson, R.G., Hui, C., Gessner, M.O., Pérez, J., Alexandrou, M.A., *et al.* 2016. Biotic and abiotic variables influencing plant litter breakdown in streams: a global study. *Proc. R. Soc. B*, **283**: 20152664.
- Brand, C. 2012. Comunidades de Trichoptera en ríos patagónicos sometidos a diferentes usos de la tierra. Tesis para optar por el grado de Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de la Plata. 182pp
- Brand, C. y Miserendino, M.L. 2014. Biological traits and community patterns of Trichoptera at two patagonian headwater streams affected by volcanic ash deposition. *Zool. Stud.*, **53**: 72.

- Brand, C. y Miserendino, M.L. 2010. Characterizing Trichoptera trophic structure in rivers under contrasting land use in Patagonia, Argentina. *Zoosymposia*, **5**: 29-40.
- Brand, C. y Miserendino, M.L. 2012. Life cycle phenology, secondary production, and trophic guilds of caddisfly species in a lake-outlet stream of Patagonia. *Limnol. - Ecol. Manag. Inl. Waters*, **42**: 108-117.
- Brand, C. y Miserendino, M.L. 2011. Life history strategies and production of caddisflies in a perennial headwater stream in Patagonia. *Hydrobiologia*, **673**: 137-151.
- Brittain, J.E., Saltveit, S.J., Castella, E., Bogen, J., Bønsnes, T.E., Blakar, I., *et al.* 2001. The macroinvertebrate communities of two contrasting Norwegian glacial rivers in relation to environmental variables. *Freshw. Biol.*, **46**: 1723-1736.
- Brown, B.L. 2003. Spatial heterogeneity reduces temporal variability in stream insect communities. *Ecol. Lett.*, **6**: 316-325.
- Brown, B.L. y Swan, C.M. 2010. Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *J. Anim. Ecol.*, **79**: 571-580.
- Brown, B.L., Swan, C.M., Auerbach, D.A., Campbell Grant, E.H., Hitt, N.P., Maloney, K.O., *et al.* 2011. Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *J. North Am. Benthol. Soc.*, **30**: 310-327.
- Bunn, S.E., Edward, D.H. y Loneragan, N.R. 1986. Spatial and temporal variation in the macroinvertebrate fauna of streams of the northern jarrah forest, Western Australia: community structure. *Freshw. Biol.*, **16**: 67-91.
- Buria, L.M., Albariño, R.J., Díaz Villanueva, V., Modenutti, B.E. y Balseiro, E.G. 2010. Does predation by the introduced rainbow trout cascade down to detritus and algae in a forested small stream in Patagonia? *Hydrobiologia*, **651**: 161-172.
- Buria, L.M., Albariño, R.J., Díaz Villanueva, V., Modenutti, B.E. y Balseiro, E.G. 2007. Impact of exotic rainbow trout on the benthic macroinvertebrate community from Andean-Patagonian headwater streams. *Fundam. Appl. Limnol. / Arch. für Hydrobiol.*, **168**: 145-154.
- Buria, L.M., Albariño, R.J., Modenutti, B.E. y 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**: 3-15.

- Butturini, A., Sabater, S. y Romaní, A.M. 2009. La química de las aguas. Los nutrientes. En: *Conceptos y técnicas en ecología fluvial* (A. Elosegi y S. Sabater, eds), pp. 97-116. Bilbao, Vizcaya: Fundación BBVA.
- Cabrera, A.L. 1971. Fitogeografía de la república Argentina. *Boletín la Soc. Argentina Botánica*, **14**: 1-42.
- Casalinuovo, M.A. 2011. Establecimiento de las bases científicas para el manejo de la subcuenca del Río Claro para un manejo integrado de la pesca deportiva recreacional. Informe técnico para la Dirección General de Recursos Hídricos de la Provincia de Tierra del Fuego.
- Casalinuovo, M.A., Luizón, C.N., Sberna, C., Vigliano, P.H., Macchi, P.J. y Lattuca, M.E. 2002. Recursos Pesqueros Recreacionales de Tierra del Fuego. Primera Etapa: Las Poblaciones de Salmónidos del Río Ewan Sur. Informe Final. Consejo Federal de Inversiones.
- Chauvet, E., Ferreira, V., Giller, P.S., McKie, B.G., Tiegs, S.D., Woodward, G., *et al.* 2016. Litter decomposition as an indicator of stream ecosystem functioning at local-to-continental scales: insights from the European *RivFunction* Project. *Adv. Ecol. Res.*, **55**: 99-182.
- Cheshire, K., Boyero, L. y Pearson, R.G. 2005. Food webs in tropical Australian streams: Shredders are not scarce. *Freshw. Biol.*, **50**: 748-769.
- Cibils, L. y Principe, R.E. 2015. Stream macroinvertebrate communities change with grassland afforestation in central Argentina. *Limnologica*, **53**: 17-25.
- Collantes, M.B., Anchorena, J. y Cingolani, A.M. 1999. The Steppes of Tierra Del Fuego: floristic and growthform patterns controlled by soil fertility and moisture. *Plant Ecol.*, **140**: 61-75.
- Compin, A. y Céréghino, R. 2007. Spatial patterns of macroinvertebrate functional feeding groups in streams in relation to physical variables and land-cover in Southwestern France. *Landsc. Ecol.*, **22**: 1215-1225.
- Contador, T. y Kennedy, J. 2016. The life histories of *Meridialaris chiloeensis* (Demoulin, 1955) (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) and *Gigantodax rufescens* (Edwards, 1931) (Diptera: Simuliidae) on a Magellanic sub-Antarctic island (55°S). *Aquat. Insects*, **37**: 145-158.

- Contador, T., Kennedy, J.H., Rozzi, R. y Villarroel, J.O. 2015. Sharp altitudinal gradients in Magellanic Sub-Antarctic streams: patterns along a fluvial system in the Cape Horn Biosphere Reserve (55°S). *Polar Biol.*, **38**: 1853-1866.
- Coronato, A., Escobar, J., Mallea, C., Roig, C. y Lizarralde, M.S. 2003. Características geomorfológicas de ríos de montaña colonizados por *Castor canadensis* en Tierra del Fuego, Argentina. *Ecol. Austral*, **13**: 15-26.
- Crowl, T.A., Townsend, C.R. y Mcintosh, A.R. 1992. The impact of introduced brown and rainbow trout on native fish: the case of Australasia. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **2**: 217-241.
- Cummins, K.W. 2016. Combining taxonomy and function in the study of stream Macroinvertebrates. *J. Limnol.*, **75**: 235-241.
- Cummins, K.W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annu. Rev. Entomol.*, **18**: 183-206.
- Cushing, C. E., y Allan, J. D., 2001, *Insects*, En *Streams* (eds. C. E. Cushing, y J. D. Allan), 175-221, Gulf Professional Publishing.
- Cussac, V.E., Fernández, D.A., Gómez, S.E. y López, H.L. 2009. Fishes of southern South America: A story driven by temperature. *Fish Physiol. Biochem.*, **35**: 29-42.
- Cussac, V.E., Ortubay, S., Iglesias, G., Milano, D., Lattuca, M.E., Barriga, J.P., *et al.* 2004. The distribution of South American galaxiid fishes: the role of biological traits and post-glacial history. *J. Biogeogr.*, **31**: 103-121.
- Datry, T., Larned, S.T. y Tockner, K. 2014. Intermittent rivers: A challenge for freshwater ecology. *BioScience*, **64**: 229-235.
- Death, R.G. y Winterbourn, M.J. 1995. Diversity Patterns in Stream Benthic Invertebrate Communities: The Influence of Habitat Stability. *Ecology.*, **76**: 1446-1460.
- Di Prinzio, C.Y., Miserendino, M.L. y Casaux, R.J. 2013. Feeding strategy of the non-native rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, in low-order Patagonian streams. *Fish. Manag. Ecol.*, **20**: 414-425.
- Di Prinzio, C.Y., Omad, G., Miserendino, M.L. y Casaux, R. 2015. Selective foraging by non-native rainbow trout on invertebrates in patagonian streams in Argentina. *Zool. Stud.*, **54**: 29.

- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzales, L., Tablada, E. y Robledo, C.W. 2016. InfoStat. Córdoba, Argentina: Grupo InfoStat.
- Díaz Villanueva, V., Buria, L.M. y Albariño, R.J. 2010. Primary consumers and resources: Annual variation in two contrasting reaches of a Patagonian mountain stream. *Ann. Limnol. - Int. J. Limnol.*, **46**: 21-28.
- Diodato, S. 2013. Respuestas de Especies Locales a Procesos de Eutrofización en la Zona Costera Próxima a la Ciudad de Ushuaia, Tierra del Fuego. Tesis para optar por el grado de Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional del Sur. 221 pp
- Dodds, W.K., Gido, K., Whiles, M.R. y Daniels, M.D. 2015. The Stream Biome Gradient Concept: factors controlling lotic systems across broad biogeographic scales. *Freshw. Sci.*, **34**: 1-19.
- Domínguez, E. y Fernández, H.R. 2009. *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología*, Primera Edición. San Miguel de Tucumán: Fundación Miguel Lillo.
- Eberlein, K. y Kattner, G. 1987. Automatic method for determination of orthophosphate and total dissolved phosphorus in the marine environment. *Fresenius' Zeitschrift für Anal. Chemie*, **326**: 354-357.
- Eljall, A., Dieguez, H., Menvielle, F. y Hodara, K. 2016. Distribución y abundancia del castor en Tierra del Fuego, Argentina: Percepción remota de la invasión de un ingeniero de los ecosistemas. Iguazú, Argentina: VI Reunión Binacional de Ecología.
- Ellis, L.E. y Jones, N.E. 2013. Longitudinal trends in regulated rivers: a review and synthesis within the context of the serial discontinuity concept. *Environ. Rev.*, **21**: 136-148.
- Epele, L.B. y Miserendino, M.L. 2011. Life cycle, production and habitat selection of *Notoperla fasciata* and *N. magnaspina* (Plecoptera: Gripopterygidae) in a headwater Patagonian stream. *Fundam. Appl. Limnol. / Arch. für Hydrobiol.*, **178**: 219-229.
- Epele, L.B., Miserendino, M.L. y Pessacq, P. 2011. Life history, seasonal variation and production of *Andesiops torrens* (Lugo-Ortiz and McCafferty) and *Andesiops peruvianus* (Ulmer) (Ephemeroptera: Baetidae) in a headwater Patagonian stream. *Limnologica*, **41**: 57-62.

- Feminella, J.W. 2000. Correspondence between stream macroinvertebrate assemblages and four ecoregions of the southeastern USA. *J. North Am. Benthol. Soc.*, **19**: 442-461.
- Fenoglio, S., Bo, T., Cammarata, M., López-Rodríguez, M.J. y Tierno De Figueroa, J.M. 2015. Seasonal variation of allochthonous and autochthonous energy inputs in an Alpine stream. *J. Limnol.*, **74**: 272-277.
- Fernández, D.A., Ciancio, J.E., Ceballos, S.G., Riva-Rossi, C. y Pascual, M.A. 2010. Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*, Walbaum 1792) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego: the onset of an invasion. *Biol. Invasions*, **12**: 2991-2997.
- Figueroa, R., Valdovinos, C., Araya, E. y Parra, O. 2003. Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de calidad de agua de ríos del sur de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, **76**: 275-285.
- Finn, D.S., Bonada, N., Múrria, C. y Hughes, J.M. 2011. Small but mighty: headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. *J. North Am. Benthol. Soc.*, **30**: 963-980.
- Forman, R.T.T. 1983. An ecology of the landscape. *BioScience*, **33**: 535.
- Fowler, R.T. y Death, R.G. 2000. Effects of channel morphology on temporal variation in invertebrate community structure in two North Island, New Zealand rivers. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.*, **34**: 37-41.
- Frissell, C.A., Liss, W.J., Warren, C.E. y Hurley, M.D. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: Viewing streams in a watershed context. *Environ. Manage.*, **10**: 199-214.
- García, A., González, J. y Habit, E. 2012. Caracterización del hábitat de peces nativos en el río San Pedro (cuena del río Valdivia, Chile). *Gayana*, **76**: 36-44.
- Gasith, A. y Resh, V.H. 1999. Streams in mediterranean climate regions: abiotic influences and biotic responses to predictable seasonal events. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **30**: 51-81.
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**: 220-227.
- Geray, D., Albariño, R.J. y Milano, D. 2015. Experimental assessment of predation by native and exotic fish on stream invertebrates in Northern Patagonia. *Limnologica*,

51: 24-31.

- Gomi, T., Sidle, R.C. y Richardson, J.S. 2002. Understanding processes and downstream linkages of headwater systems. *BioScience*, **52**: 905-916.
- Gordon, N.D., McMahon, T.A., Finlayson, B.L., Gippel, C.J. y Nathan, R.J. 2004. *Stream Hydrology: an introduction for Ecologists*, Segunda Edición. Chichester, Inglaterra: John Wiley & Sons.
- Göthe, E., Angeler, D.G. y Sandin, L. 2013. Metacommunity structure in a small boreal stream network. *J. Anim. Ecol.*, **82**: 449-458.
- Graça, M.A.S., Ferreira, V., Canhoto, C., Encalada, A., Guerrero-Balaño, F., Wantzen, K.M., *et al.* 2015. A conceptual model of litter breakdown in low order streams. *Int. Rev. Hydrobiol.*, **100**: 1-12.
- Grönroos, M. y Heino, J. 2012. Species richness at the guild level: Effects of species pool and local environmental conditions on stream macroinvertebrate communities. *J. Anim. Ecol.*, **81**: 679-691.
- Grönroos, M., Heino, J., Siqueira, T., Landeiro, V.L., Kotanen, J. y Bini, L.M. 2013. Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecol. Evol.*, **3**: 4473-4487.
- Hall, R.O., Wallace, J.B. y Eggert, S.L. 2000. Organic matter flow in stream food webs with reduced detrital resource base. *Ecology*, **81**: 3445-3463.
- Hansen, H.P. y Koroleff, F. 1999. Determination of nutrients. En: *Methods of Seawater Analysis* (K. Grasshoff et al., eds), pp. 159-228. Weinheim, Germany: Wiley.
- Hauer, F.R. y Lamberti, G.A (Eds.). 2006. *Methods in Stream Ecology*, Segunda Edición. Academic press (Elsevier Inc). 877 pp.
- Hawkins, C.P. y Vinson, M.R. 2000. Weak correspondence between landscape classifications and stream invertebrate assemblages: implications for bioassessment. *J. North Am. Benthol. Soc.*, **19**: 501-517.
- Heino, J. 2011. A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. *Freshw. Biol.*, **56**: 1703-1722.

- Heino, J. 2005. Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshw. Biol.*, **50**: 1578-1587.
- Heino, J. y de Mendoza, G. 2016. Predictability of stream insect distributions is dependent on niche position, but not on biological traits or taxonomic relatedness of species. *Ecography*, **39**: 1216-1226.
- Heino, J., Melo, A.S. y Bini, L.M. 2015. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshw. Biol.*, **60**: 223-235.
- Heino, J., Melo, A.S., Bini, L.M., Altermatt, F., Al-Shami, S. a, Angeler, D.G., *et al.* 2015. A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors and beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. *Ecol. Evol.*, 1235-1248.
- Heino, J., Melo, A.S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S. y Bini, L.M. 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshw. Biol.*, 845-869.
- Heino, J., Muotka, T., Paavola, R., Hämäläinen, H. y Koskenniemi, E. 2002. Correspondence between regional delineations and spatial patterns in macroinvertebrate assemblages of boreal headwater streams. *J. North Am. Benthol. Soc.*, **21**: 397-413.
- Heino, J., Parviainen, J., Paavola, R., Jehle, M., Louhi, P. y Muotka, T. 2005. Characterizing macroinvertebrate assemblage structure in relation to stream size and tributary position. *Hydrobiologia*, **539**: 121-130.
- Henn, J.J., Anderson, C.B. y Martínez Pastur, G. 2016. Landscape-level impact and habitat factors associated with invasive beaver distribution in Tierra del Fuego. *Biol. Invasions*, **18**: 1679-1688.
- Hijmans, R.J. 2016. Geosphere: spherical trigonometry. R package. Versión 1.5-5.
- Hill, W.R. y Dimick, S.M. 2002. Effects of riparian leaf dynamics on periphyton photosynthesis and light utilisation efficiency. *Freshw. Biol.*, **47**: 1245-1256.
- Hill, W.R., Mulholland, P.J. y Marzolf, E.R. 2001. Stream ecosystem responses to forest leaf emergence in spring. *Ecology*, **82**: 2306-2319.

- Hillebrand, H. 2009. Meta-analysis of grazer control of periphyton biomass across aquatic ecosystems. *J. Phycol.*, **45**: 798-806.
- Hoover, T.M., Pinto, X. y Richardson, J.S. 2011. Riparian canopy type, management history, and successional stage control fluxes of plant litter to streams. *Can. J. For. Res.*, **41**: 1394-1404.
- Hutchens, J.J. y Wallace, J.B. 2002. Ecosystem linkages between southern Appalachian headwater streams and their banks: Leaf litter breakdown and invertebrate assemblages. *Ecosystems*, **5**: 80-91.
- Iturraspe, R. 2010. *Las turberas de Tierra del Fuego y el Cambio Climático global Las turberas de Tierra del Fuego y el Cambio Climático global*. Valentín Alsina, Buenos Aires: Wetlands International.
- Iturraspe, R. y Urciolo, A. 2000. Clasificación y caracterización de las cuencas hídricas de Tierra del Fuego. En: *XVIII Congreso Nacional del Agua*. Termas de Río Hondo, Santiago del Estero.
- Jackson, R.B., Jobbágy, E.G., Avissar, R., Baidya Roy, S., Barrett, D.J., Cook, C.W., *et al.* 2005. Trading Water for Carbon with Biological Carbon Sequestration. *Science*, **310**: 1944-1947.
- Johnson, R.K., Goedkoop, W. y Sandin, L. 2004. Spatial scale and ecological relationships between the macroinvertebrate communities of stony habitats of streams and lakes. *Freshw. Biol.*, **49**: 1179-1194.
- Jones, N.E. 2010. Incorporating lakes within the river discontinuum: longitudinal changes in ecological characteristics in stream–lake networks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **67**: 1350-1362.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, **88**: 2427-2439.
- Junk, W.J., Bayley, P.B. y Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 110-127.
- Junk, W.J. y Wantzen, K.M. 2004. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications - an update. En: *Proceedings of the Second International Symposium on the Nabagement of Large Rivers for Fisheries* (R. L. Welcomme y T. Petr, eds), pp. 117-149. Bangkok: Food and Agriculture Organization and Mekong River

- Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific.
- Kenkel, N.C., Derksen, D.A., Thomas, A.G. y Watson, P.R. 2002. Multivariate analysis in weed science research. *Weed Sci.*, **50**: 281-292.
- Kilroy, C., Larned, S.T. y Biggs, B.J.F. 2009. The non-indigenous diatom *Didymosphenia geminata* alters benthic communities in New Zealand rivers. *Freshw. Biol.*, **54**: 1990-2002.
- Kilroy, C., Snelder, T.H., Floerl, O., Vieglais, C.C. y Dey, K.L. 2008. A rapid technique for assessing the suitability of areas for invasive species applied to New Zealand's rivers. *Divers. Distrib.*, **14**: 262-272.
- Kilroy, C. y Unwin, M. 2011. The arrival and spread of the bloom-forming, freshwater diatom, *Didymosphenia geminata*, in New Zealand. *Aquat. Invasions*, **6**: 249-262.
- Kuo, Y.-M., Yu, H.-L., Kuan, W.-H., Kuo, M.-H. y Lin, H.-J. 2016. Factors controlling changes in epilithic algal biomass in the mountain streams of Subtropical Taiwan. *PLoS One*, **11**: e0166604.
- Lancaster, J. y Downes, B.J. 2013. *Aquatic Entomology*, Primera Edición. Oxford, United Kingdom: Oxford University Press.
- Larned, S.T. 2010. A prospectus for periphyton: recent and future ecological research. *J. North Am. Benthol. Soc.*, **29**: 182-206.
- Legendre, P., Borcard, D. y Peres-Neto, P.R. 2005. Analysing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecol. Monogr.*, **75**: 435-450.
- Legendre, P. y Gallagher, E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, **129**: 271-280.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., *et al.* 2004. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.*, **7**: 601-613.
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G.J., Medina, M. y Busso, C. 2005. Richness and density of birds in timber *Nothofagus pumilio* forests and their unproductive associated environments. *Biodivers. Conserv.*, **14**: 2299-2320.
- Leone, P.B., Cerda, J., Sala, S. y Reid, B. 2014. Mink (*Neovison vison*) as a natural vector in the dispersal of the diatom *Didymosphenia geminata*. *Diatom Res.*, **29**: 259-266.

- Lepš, J. y Šmilauer, P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*, Primera Ed. Cambridge: Cambridge University Press. 269 pp.
- Liu, J., Soininen, J., Han, B.-P., y Declerck, S.A.J. 2013. Effects of connectivity, dispersal directionality and functional traits on the metacommunity structure of river benthic diatoms, *J Biogeog.*, **40**, 2238-48.
- Lizarralde, M., Escobar, J.M. y Deferrari, G. 2004. Invader species in Argentina: a review about the beaver (*Castor canadensis*) population situation on Tierra del Fuego ecosystem. *Interciencia*, **29**: 352-356+403.
- Lizarralde, M.S. 1993. Current status of the introduced beaver (*Castor canadensis*) population in Tierra del Fuego, Argentina. *Ambio*, **22**: 351-358.
- Lizarralde, M.S., Deferrari, G.A., Alvarez, S.A. y Escobar, J.M. 1996. Effects of beaver (*Castor canadensis*) on the nutrient dynamics of the Southern Beech forest of Tierra del Fuego (Argentina). *Ecol. Austral*, **6**: 101-105.
- Macchi, P.J., Pascual, M.A. y 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. *Limnol. - Ecol. Manag. Inl. Waters*, **37**: 76-87.
- Mack, M.C. y D'Antonio, C.M. 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends Ecol. Evol.*, **13**: 195-198.
- Malmqvist, B. y Hoffsten, P.O. 2000. Macroinvertebrate taxonomic richness, community structure and nestedness in Swedish streams. *Arch. für Hydrobiol.*, **150**: 29-54.
- Mariluan, G.D., Díaz Villanueva, V. y Albariño, R.J. 2015. Leaf litter breakdown and benthic invertebrate colonization affected by seasonal drought in headwater lotic systems of Andean Patagonia. *Hydrobiologia*, **760**: 171-187.
- Márquez, J.A., Principe, R.E., Martina, L.C. y Albariño, R.J. 2017. Pine needle litter acts as habitat but not as food source for stream invertebrates. *Int. Rev. Hydrobiol.*, doi: 10.1002/iroh.201601856.
- Martínez Pastur, G.J., Cellini, J.M., Peri, P.L., Vukasovic, R.F. y Fernández, M.C. 2000. Timber production of *Nothofagus pumilio* forests by a shelterwood system in Tierra del Fuego (Argentina). *For. Ecol. Manage.*, **134**: 153-162.
- Martyniuk, N., Modenutti, B. y Balseiro, E. 2016. Forest structure affects the stoichiometry of periphyton primary producers in mountain streams of northern

- Patagonia. *Ecosystems*, **19**: 1225-1239.
- Maseke, F.O., Kitaka, N., Kipkemboi, J., Gettel, G.M., Irvine, K. y McClain, M.E. 2014. Macroinvertebrate functional feeding groups in Kenyan highland streams: evidence for a diverse shredder guild. *Freshw. Sci.*, **33**: 435-450.
- Mathers, K.L. y Wood, P.J. 2016. Fine sediment deposition and interstitial flow effects on macroinvertebrate community composition within riffle heads and tails. *Hydrobiologia*, **776**: 1-14.
- Mauad, M., Miserendino, M.L., Risso, M.A. y Massafiero, J. 2015. Assessing the performance of macroinvertebrate metrics in the Challhuaco-Ñireco System (Northern Patagonia, Argentina). *Iheringia*, **105**: 348-358.
- McDowall, R.M. 2006. Crying wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes? *Rev. Fish Biol. Fish.*, **16**: 233-422.
- McIntosh, A.R., Mchugh, P.A., Dunn, N.R., Goodman, J.M., Howard, S.W., Jellyman, P.G., *et al.* 2010. The impact of trout on galaxiid fishes in New Zealand. *N. Z. J. Ecol.*, **34**: 195-206.
- McIntosh, A.R., Peckarsky, B.L. y Taylor, B.W. 2004. Predator-induced resource heterogeneity in a stream food web. *Ecology*, **85**: 2279-2290.
- McIntosh, A.R. y Townsend, C.R. 1996. Interactions between fish, grazing invertebrates and algae in a New Zealand stream: a trophic cascade mediated by fish-induced changes to grazer behaviour? *Oecologia*, **108**: 174-181.
- McIntosh, A.R. y Townsend, C.R. 1995. Contrasting predation risks presented by introduced brown trout and native common river galaxias in New Zealand streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **52**: 1821-1833.
- McLaughlin, C. 2008. Evaporation as a nutrient retention mechanism at Sycamore Creek, Arizona. *Hydrobiologia*, **603**: 241-252.
- Mclellan, I.D., Zwick, P., Box, P.O. y Zealand, N. 2007. New species of and keys to South American Gripopterygidae (Plecoptera). *Illesia*, **3**: 20-42.
- Milano, D., Ruzzante, D.E., Cussac, V.E., Macchi, P.J., Ferriz, R.A., Barriga, J.P., *et al.* 2006. Latitudinal and ecological correlates of morphological variation in *Galaxias*

- platei* (Pisces, Galaxiidae) in Patagonia. *Biol. J. Linn. Soc.*, **87**: 69-82.
- Mineau, M.M., Wollheim, W.M. y Stewart, R.J. 2015. An index to characterize the spatial distribution of land use within watersheds and implications for river network nutrient removal and export. *Geophys. Res. Lett.*, **42**: 6688-6695.
- Minshall, G.W. 1978. Autotrophy in Stream Ecosystems. *BioScience*, **28**: 767-771.
- Minshall, G.W. 2003. Responses of stream benthic macroinvertebrates to fire. En: *Forest Ecology and Management*, **178**: 155-161.
- Minshall, G.W., Cummins, K.W., Petersen, R.C., Cushing, C.E., Bruns, D.A., Sedell, J.R., *et al.* 1985. Developments in Stream Ecosystem Theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**: 1045-1055.
- Miserendino, M.L. 1995. Composición y distribución del macrozoobentos de un sistema lotico andino-patagonico. *Ecol. Austral*, **5**: 133-142.
- 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. 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. Limnol.*, **43**: 133-145.
- Miserendino, M.L., Archangelsky, M., Brand, C. y Epele, L.B. 2012. Environmental changes and macroinvertebrate responses in Patagonian streams (Argentina) to ashfall from the Chaitén Volcano (May 2008). *Sci. Total Environ.*, **424**: 202-212.
- Miserendino, M.L. y Brand, C. 2007. Trichoptera assemblages and environmental features in a large arid Patagonian river. *Fundam. Appl. Limnol. / Arch. für Hydrobiol.*, **169**: 307-318.
- Miserendino, M.L., Brand, C. y 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 Pollut.*, **194**: 91-110.
- Miserendino, M.L., Casaux, R., Archangelsky, M., Di Prinzio, C.Y., Brand, C. y

- Kutschker, A.M. 2011. Assessing land-use effects on water quality, in-stream habitat, riparian ecosystems and biodiversity in Patagonian northwest streams. *Sci. Total Environ.*, **409**: 612-624.
- Miserendino, M.L., M. Kutschker, A., Brand, C., Manna La, L., Di Prinzio, C., Papazian, G., *et al.* 2016. Ecological Status of a Patagonian Mountain River: Usefulness of Environmental and Biotic Metrics for Rehabilitation Assessment. *Environ. Manage.*, **57**: 1166-1187.
- Miserendino, M.L. y Pizzolon, L.A. 2003. Distribution of macroinvertebrate assemblages in the Azul-Quemquemtreu river basin, Patagonia, Argentina. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.*, **37**: 525-539.
- Miserendino, M.L. y Pizzolon, L.A. 2004. Interactive effects of basin features and land use change on macroinvertebrate communities of headwater streams in the patagonian andes. *River Res. Appl.*, **20**: 967-983.
- Miserendino, M.L. y Pizzolon, L.A. 2000. Macroinvertebrates of a fluvial system in Patagonia: altitudinal zonation and functional structure. *Arch. Für Hydrobiol.*, **150**: 55-83.
- Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Brooks, T.M., Pilgrim, J.D., Konstant, W.R., da Fonseca, G.A.B., *et al.* 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **100**: 10309-10313.
- Modenutti, B.E., Albariño, R.J., Bastidas Navarro, M., Díaz Villanueva, V., Souza, M.S., Trochine, C., *et al.* 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.G., Dieguez, M.C., Queimaliños, C.P. y Albariño, R.J. 1998. Heterogeneity of fresh-water Patagonian ecosystems. *Ecol. Austral*, **8**: 155-165.
- Molineri, C. 2008. Impact of rainbow trout on aquatic invertebrate communities in subtropical mountain streams of northwest Argentina. *Ecol. Austral*, **18**: 101-117.
- Montenegro, C., Strada, M., Parmuchi, M.G., Bono, J. y Stamati, M. 2009. Áreas afectadas por incendios en la región bosque andino patagónico. Dirección de bosques-Secretaría de ambiente y desarrollo sustentable.
- Moorman, M.C., Anderson, C.B., Gutiérrez, Á.G., Charlin, R. y Rozzi, R. 2006.

- Watershed conservation and aquatic benthic macroinvertebrate diversity in the Alberto D'Agostini National Park, Tierra del Fuego, Chile. *An. Inst. Patagon.*, **34**: 41-58.
- Moorman, M.C., Eggleston, D.B., Anderson, C.B., Mansilla, A. y Szejner, P. 2009. Implications of beaver *Castor canadensis* and trout introductions on native fish in the Cape Horn Biosphere Reserve, Chile. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **138**: 306-313.
- Moya, C., Valdovinos, C., Moraga, A., Romero, F., Debels, P. y Oyanedel, A. 2009. Patrones de distribución espacial de ensamblajes de macroinvertebrados bentónicos de un sistema fluvial Andino Patagónico. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, **82**: 425-442.
- Mulholland, P.J., Helton, A.M., Poole, G.C., Hall, R.O., Hamilton, S.K., Peterson, B.J., *et al.* 2008. Stream denitrification across biomes and its response to anthropogenic nitrate loading. *Nature*, **452**: 202-205.
- Mykrä, H., Heino, J. y Muotka, T. 2004. Variability of lotic macroinvertebrate assemblages and stream habitat characteristics across hierarchical landscape classifications. *Environ. Manage.*, **34**: 341-352.
- Newbold, J.D., Elwood, J.W., O'Neill, R. V y Wan Winkle, W. 1981. Measuring nutrient spiralling in Streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**: 860-863.
- Nieto, C. 2004. South American Baetidae (Ephemeroptera): a new generic synonymy. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, **39**: 95-101.
- Niyogi, D.K., Koren, M., Arbuckle, C.J. y Townsend, C.R. 2007. Longitudinal changes in biota along four New Zealand streams: Declines and improvements in stream health related to land use. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.*, **41**: 63-75.
- Nyström, P., McIntosh, A.R. y Winterbourn, M.J. 2003. Top-down and bottom-up processes in grassland and forested streams. *Oecologia*, **136**: 596-608.
- O'Neal, S.L. y Stanford, J.A. 2011. Partial Migration in a Robust Brown Trout Population of a Patagonian River. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **140**: 623-635.
- Oksanen, J. 2015. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial.
- Oksanen, J., Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., *et al.* 2016. Vegan: Community Ecology Package. R package. Versión 2.4.
- Oliva, G., González, L. y Rial, P. 2001. El ambiente en la Patagonia Austral. En:

- Ganadería Sustentable en la Patagonia Austral* (P. Borrelli y G. Oliva, eds), pp. 17-80. INTA Reg. Pat. Sur.
- Oyanedel, A., Valdovinos, C., Azócar, M., Moya, C., Mancilla, G., Pedreros, P., *et al.* 2008. Patrones de distribución espacial de los macroinvertebrados bentónicos de la cuenca del Río Aysen (Patagonia Chilena). *Gayana*, **72**: 241-257.
- Pace, M.L. y Cole, J.J. 2002. Synchronous variation of dissolved organic carbon and color in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, **47**: 333-342.
- Penaluna, B., Arismendi, I. y Soto, D. 2009. Evidence of interactive segregation between introduced trout and native fishes in Northern Patagonian Rivers, Chile. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **138**: 839-845.
- Poff, N.L., Allan, D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., *et al.* 1997. The Natural Flow Regime: a paradigm for river conservation and restoration. *BioScience*, **47**: 769-784.
- Poole, G.C. 2002. Fluvial landscape ecology: Addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshw. Biol.*, **47**: 641-660.
- Premoli, A., Aizen, M., Kitzberger, T. y Raffaele, E. 2006. Situación ambiental en los Bosques Andino Patagónicos. En: *La Situación Ambiental Argentina 2005* (A. Brown *et al.*, eds), pp. 279-281. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Príncipe, R.E., Gualdoni, C.M., Oberto, A.M., Raffaini, G.B. y Corigliano, M.C. 2010. Spatial-temporal patterns of functional feeding groups in mountain streams of Córdoba, Argentina. *Ecol. Austral*, **20**: 257-268.
- Pringle, C.M., Freeman, M.C. y Freeman, B.J. 2000. Regional Effects of hydrologic alterations on riverine macrobiota in the New World: Tropical-Temperate comparisons. *BioScience*, **50**: 807-823.
- Pringle, C.M., Naiman, R.J., Bretscroco, G., Karr, J.R., Oswoo, M.W., Webster, J.R., *et al.* 1988. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *J. North Am. Benthol. Soc.*, **7**: 503-524.
- Quinn, G.P. y Keough, M.J. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press. 537 pp.

- Rabassa, J., Coronato, A., Bujalesky, G., Salemme, M., Roig, C., Meglioli, A., *et al.* 2000. Quaternary of Tierra del Fuego, Southernmost South America: an updated review. *Quat. Int.*, **68-71**: 217-240.
- Rabeni, C.F. y Doisy, K.E. 2000. Correspondence of stream benthic invertebrate assemblages to regional classification schemes in Missouri. *J. North Am. Benthol. Soc.*, **19**: 419-428.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. Viena, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Versión: 3.1.1
- Ramírez, A. y Gutiérrez-Fonseca, P.E. 2014. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Rev. Biol. Trop.*, **62**: 155-167.
- Ramírez, A., Pringle, C.M. y Douglas, M. 2006. Temporal and spatial patterns in stream physicochemistry and insect assemblages in tropical lowland streams. *J. North Am. Benthol. Soc.*, **25**: 108-125.
- Raymond, P.A., Saiers, J.E. y Sobczak, W. V. 2016. Hydrological and biogeochemical controls on watershed dissolved organic matter transport: Pulse- shunt concept. *Ecology*, **97**: 5-16.
- Resh, V.H. y Rosenberg, D.M (Eds). 1984. *The ecology of aquatic insects*. New York: Praeger Publishers.
- Résico, C. y Burghi, M. 2003. Bosque andino patagónico. En: *Atlas de los bosques nativos argentinos*, pp. 70-85. Buenos Aires: Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable.
- Richardson, J.S., Bilby, R.E. y Bondar, C.A. 2005. Organic matter dynamics in small streams of the Pacific Northwest. *J. Am. Water Resour. Assoc.*, **41**: 921-934.
- Richardson, J.S. y Danehy, R.J. 2007. A synthesis of the ecology of headwater streams and their riparian zones in temperate forests. *For. Sci.*, **53**: 131-147.
- Richardson, J.S., Hoover, T.M. y Lecerf, A. 2009. Coarse particulate organic matter dynamics in small streams: towards linking function to physical structure. *Freshw. Biol.*, **54**: 2116-2126.
- Rosenberg, D.M. y Resh, V.H. 1993. *Freshwater biomonitoring and benthic*

- macroinvertebrates*. New York: Chapman & Hall.
- Rutherford, J.C., Scarsbrook, M.R. y Broekhuizen, N. 2000. Grazer control of stream algae: modeling temperature and flood effects. *J. Environ. Eng.*, 331-339.
- Saigo, M., Marchese, M. y Montalto, L. 2009. Hábitos alimentarios de *Hyaella curvispina* Shoemaker, 1942 (Amphipoda: Gammaridea) en ambientes leníticos de la llanura aluvial del río Paraná Medio. *Nat. Neotrop.*, **40**: 43-58.
- Sarremejane, R., Mykrä, H., Bonada, N., Aroviita, J. y Muotka, T. 2017. Habitat connectivity and dispersal ability drive the assembly mechanisms of macroinvertebrate communities in river networks. *Freshw. Biol.*, 1-10.
- Sartory, D.P. y Grobbelaar, J.U. 1984. Extraction of chlorophyll *a* from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia*, **114**: 177-187.
- Sastre, A.V., Santinelli, N.H., Bauer, G.A., Ayestarán, M.G. y Uyua, N.M. 2013. First record of the invasive diatom *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) Schmidt in a Patagonian Andean river of Argentina. *BioInvasions Rec.*, **2**: 11–17.
- Schank, J.C. y Koehnle, T.J. 2009. Pseudoreplication is a pseudoproblem. *J. Comp. Psychol.*, **123**: 421-433.
- Scheibler, E.E., Claps, M.C. y Roig-Juñent, S.A. 2014. Temporal and altitudinal variations in benthic macroinvertebrate assemblages in an Andean river basin of Argentina. *J. Limnol.*, **73**: 92-108.
- Schlosser, I.J. 1990. Environmental variation, life history attributes, and community structure in stream fishes: Implications for environmental management and assessment. *Environ. Manage.*, **14**: 621-628.
- Simanonok, M.P., Anderson, C.B., Martínez Pastur, G.J., Lencinas, M.V. y Kennedy, J.H. 2011. A comparison of impacts from silviculture practices and North American beaver invasion on stream benthic macroinvertebrate community structure and function in *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego. *For. Ecol. Manage.*, **262**: 263-269.

- Sponseller, R. a, Heffernan, J.B. y Fisher, S.G. 2013. On the multiple ecological roles of water in river networks. *Ecosphere*, **4**: 1-14.
- Stanford, J.A. y Ward, J. V. 1993. An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor. *J. North Am. Benthol. Soc.*, **12**: 48-60.
- Stanford, J.A. y Ward, J. V. 2001. Revisiting the serial discontinuity concept. *Regul. rivers Res. Manag.*, **17**: 303-310.
- Statzner, B. y Higler, B. 1985. Questions and Comments on the River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**: 1038-1044.
- Stein, A., Gerstner, K. y Kreft, H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol. Lett.*, **17**: 866-880.
- Tagliaferro, M., Arismendi, I., Lancelotti, J. y Pascual, M.A. 2014. A natural experiment of dietary overlap between introduced Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) and native Puyen (*Galaxias maculatus*,) in the Santa Cruz River, Patagonia. *Environ. Biol. Fishes*, **98**: 1311-1325.
- Tagliaferro, M., Miserendino, M.L., Liberoff, A., Quiroga, A. y Pascual, M.A. 2013. Dams in the last large free-flowing rivers of Patagonia, the Santa Cruz River, environmental features, and macroinvertebrate community. *Limnol. - Ecol. Manag. Inl. Waters*, **43**: 500-509.
- Tagliaferro, M. y Pascual, M. 2017. First spatio-temporal study of macroinvertebrates in the Santa Cruz River: a large glacial river about to be dammed without a comprehensive pre-impoundment study. *Hydrobiologia*, **784**: 35-49.
- Tagliaferro, M., Quiroga, A. y Pascual, M. 2014. Spatial pattern and habitat requirements of *Galaxias maculatus* in the last un-interrupted large river of patagonia: a baseline for management. *Environ. Nat. Resour. Res.*, **4**: 54-63.
- Thompson, R.M., Dunne, J.A. y Woodward, G. 2012. Freshwater food webs: Towards a more fundamental understanding of biodiversity and community dynamics. *Freshw. Biol.*, **57**: 1329-1341.
- Thorp, J.H., Thoms, M.C. y DeLong, M.D. 2006. The riverine ecosystem synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time. *River Res. Appl.*, **22**: 123-147.

- Tolonen, K.E., Leinonen, K., Marttila, H., Erkinaro, J. y Heino, J. 2016. Environmental predictability of taxonomic and functional community composition in high-latitude streams. *Freshw. Biol.*, **62**: 1-16.
- Tomanova, S., Tedesco, P. a., Campero, M., Van Damme, P. a., Moya, N. y Oberdorff, T. 2007. Longitudinal and altitudinal changes of macroinvertebrate functional feeding groups in neotropical streams: a test of the River Continuum Concept. *Fundam. Appl. Limnol. / Arch. für Hydrobiol.*, **170**: 233-241.
- Tonkin, J.D. 2014. Drivers of macroinvertebrate community structure in unmodified streams. *PeerJ*, doi: 10.7717/peerj.465.
- Tonkin, J.D., Arimoro, F.O. y Haase, P. 2016. Exploring stream communities in a tropical biodiversity hotspot: biodiversity, regional occupancy, niche characteristics and environmental correlates. *Biodivers. Conserv.*, **25**: 975-993.
- Tonkin, J.D., Bogan, M.T., Bonada, N., Rios-Touma, B. y Lytle, D.A. 2017. Seasonality and predictability shape temporal species diversity. *Ecology*, doi: 10.1002/ecy.1761.
- Tonkin, J.D., Brown, A. y Chappell, E. 2015. Small-scale patch complexity, benthic invertebrate colonisation and leaf breakdown in three headwater streams in Bay of Plenty, New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.*, **49**, 159-172.
- Tonkin, J.D. y Death, R.G. 2012. Consistent effects of productivity and disturbance on diversity between landscapes. *Ecosphere*, **3**: 1-19.
- Tonkin, J.D., Death, R.G. y Collier, K.J. 2013. Do productivity and disturbance interact to modulate macroinvertebrate diversity in streams? *Hydrobiologia*, **701**: 159-172.
- Tonkin, J.D., Stoll, S., Jähnig, S.C. y Haase, P. 2015. Contrasting metacommunity structure and beta diversity in an aquatic-floodplain system. *Oikos*, **125**: 686-697.
- Tonkin, J.D., Sundermann, A., Jähnig, S.C. y Haase, P. 2015. Environmental controls on river assemblages at the regional scale: an application of the elements of metacommunity structure framework. *PloS One*, **10**: e0135450.
- Townsend, C.R. 1996. Invasion biology and ecological impacts of brown trout *Salmo trutta* in New Zealand. *Biol. Conserv.*, **78**: 13-22.
- Townsend, C.R. 1989. The Patch Dynamics Concept of Stream Community Ecology. *Source J. North Am. Benthol. Soc.*, **8**: 36-50.

- Townsend, C.R., Arbuckle, C.J., Crowl, T.A. y Scarsbrook, M.R. 1997. The relationship between land use and physico chemistry, food resources and macro invertebrate communities in tributaries of the Taieri River, New Zealand: a hierarchically scaled approach. *Freshw. Biol.*, **37**: 177-191.
- Treguer, P. y Le Corre, P. 1975. *Analyse des Sels Nutritifs sur AutoAnalyzer II. Manuel D'Analyse des Sels Nutritifs dans L'Eau de Mer*. Brest, France: Universit'e de Bretagne Occidentale.
- Tuhkanen, S. 1992. The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counter parts elsewhere. *Acta Botánica Fenn.*, **145**: 1-64.
- Valverde, A. del C. y Albariño, R.J. 1999. Descripción de los estados inmaduros de *Myotrichia murina* y *Parasericostoma cristatum* (Trichoptera: Sericostomatidae). *Rev. la Soc. Entomológica Argentina*, **58**: 11-16.
- Vandermyde, J.M. y Whiles, M.R. 2015. Effects of experimental forest removal on macroinvertebrate production and functional structure in tallgrass prairie streams. *Freshw. Sci.*, **34**: 519-534.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. y Cushing, C.E. 1980. The River Continuum Concept. *Canadian J. Fish. Aquat. Sci.*, **37**: 130-137.
- Wais, I.R. 1990. A checklist of the benthic macroinvertebrates of the Negro River Basin, Patagonia, Argentina, including an approach to their functional feeding groups. *Acta Limnol. Bras.*, **3**: 829-845.
- Wantzen, K.M. y Wagner, R. 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical–temperate comparison. *J. North Am. Benthol. Soc.*, **25**: 216-232.
- Ward, J. V., Tockner, K., Arscott, D.B. y Claret, C. 2002. Riverine landscape diversity. *Freshw. Biol.*, **47**: 517-539.
- Ward, J. V y Stanford, J.A. 1983. Serial Discontinuity Concept of Lotic Ecosystems. En: *Dynamics of Lotic Ecosystems* (T. D. Fontaine y S. M. Barteli, eds), pp. 29-42.
- Ward, J. V y Stanford, J.A. 1982. Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annu. Rev. Entomol.*, **27**: 97-117.
- Webster, J.R., Benfield, E.F., Ehrman, T.P., Schaeffer, M.A., Tank, J., Hutchens, J.J., *et al.* 1999. What happens to allochthonous material that falls into stream? A synthesis

- of new and published information from Coweeta. *Freshw. Biol.*, **41**: 687-705.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, **30**: 279-338.
- Wiens, J.A. 2002. Riverine landscapes: Taking landscape ecology into the water. *Freshw. Biol.*, **47**: 501-515.
- Winkelmann, C., Schneider, J., Mewes, D., Schmidt, S.I., Worischka, S., Hellmann, C., *et al.* 2014. Top-down and bottom-up control of periphyton by benthivorous fish and light supply in two streams. *Freshw. Biol.*, **59**: 803-818.
- Winterbourn, M.J., Gregson, K.L.D. y Dolphin, C.H. 2006. *Guide to the aquatic insects of New Zealand*, Cuarta Edición. Bulletin of the Entomological Society of New Zealand 14. 108 pp.
- Winterbourn, M.J., Rounick, J.S. y Cowie, B. 1981. Are New Zealand stream ecosystems really different? *Freshw. Biol.*, **15**: 321-328.
- Winterbourn, M.J. y Ryan, P.A. 1994. Mountain streams in Westland, New Zealand: benthic ecology and management issues. *Freshw. Biol.*, **32**: 359-373.
- Wipfli, M.S. y Gregovich, D.P. 2002. Export of invertebrates and detritus from fishless headwater streams in southeastern Alaska: Implications for downstream salmonid production. *Freshw. Biol.*, **47**: 957-969.
- Wögerbauer, C.M. y Kelly-Quinn, M. 2013. Seasonal variation in diet and feeding strategy of three mayfly species. *Biol. Environ. Proc. R. Irish Acad.*, **113B**: 211-226.
- Wolman, M.G. 1954. A method of sampling coarse river-bed material. *Trans. Am. Geophys. Union*, **35**: 951-956.
- Young, R. y Huryn, A. 1997. Longitudinal patterns of organic matter transport and turnover along a New Zealand grassland river. *Freshw. Biol.*, **38**: 93-107.
- Zagarola, J.-P., Martínez Pastur, G.J., Lopez, M.E. y Anderson, C.B. 2017. Assessing the effects of urbanization on streams in Tierra del Fuego. *Ecol. Austral*, **27**: 045-054.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. y Smith, G.M. 2007. *Analyzing Ecological Data*. Springer Science & Business Media.

Anexo 1

Localización de los ríos estudiados y de los tramos de muestreo, con detalle de las superficies abarcadas por cada cuenca y subcuenca.

Figura 1. Mapa de la provincia de Tierra del Fuego indicando las cuencas de los ríos seleccionados (aguas arriba del tramo “bajo” de muestreo) y la ecorregión a la que pertenecen. Las ubicaciones de los tramos muestreados en cada cuenca estudiada se simbolizaron mediante círculos amarillos. Cabe destacar que la cuenca del río Cullen se ubica en gran parte en el sector chileno de la isla de Tierra del Fuego y no se incluyó en el estudio un sector alto. En la cuenca del río Moat solo se muestreó el tramo bajo.

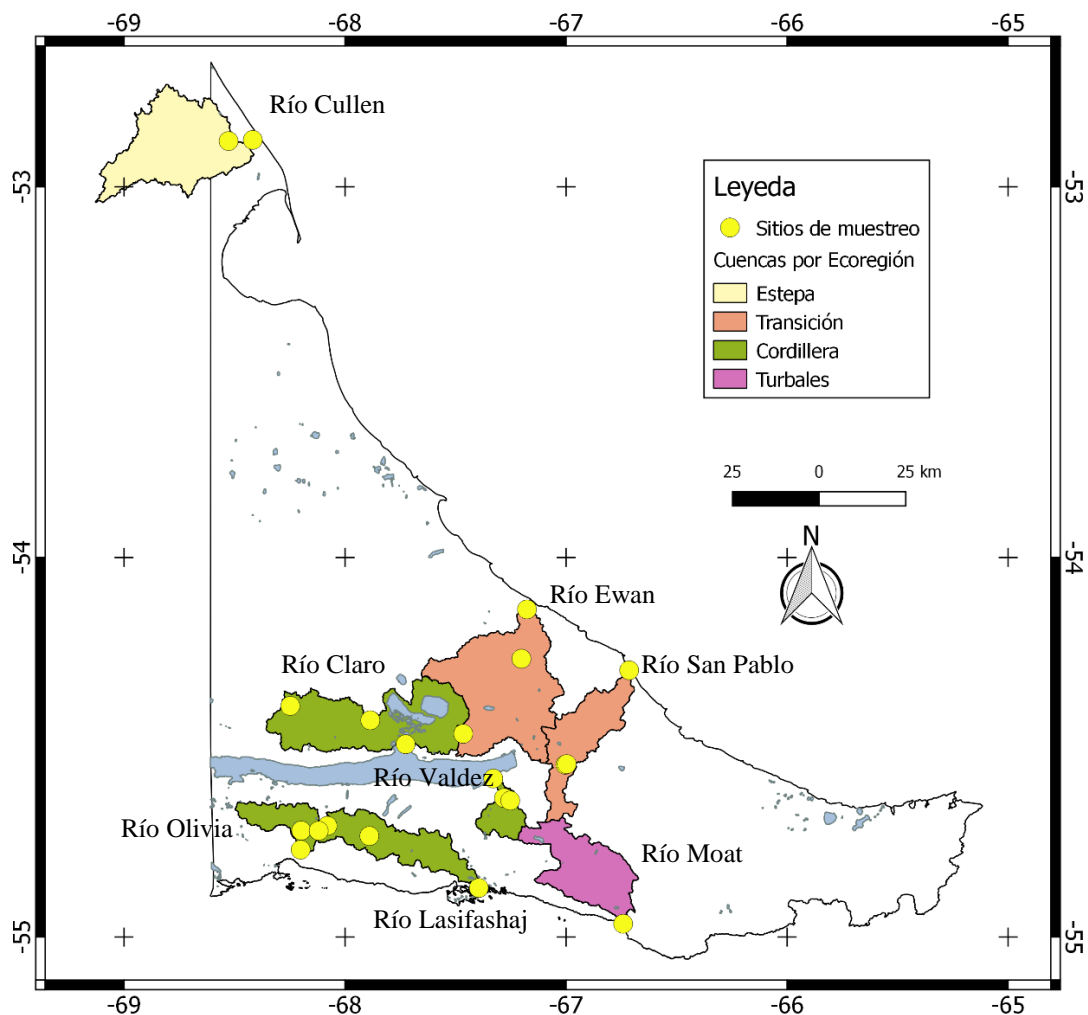
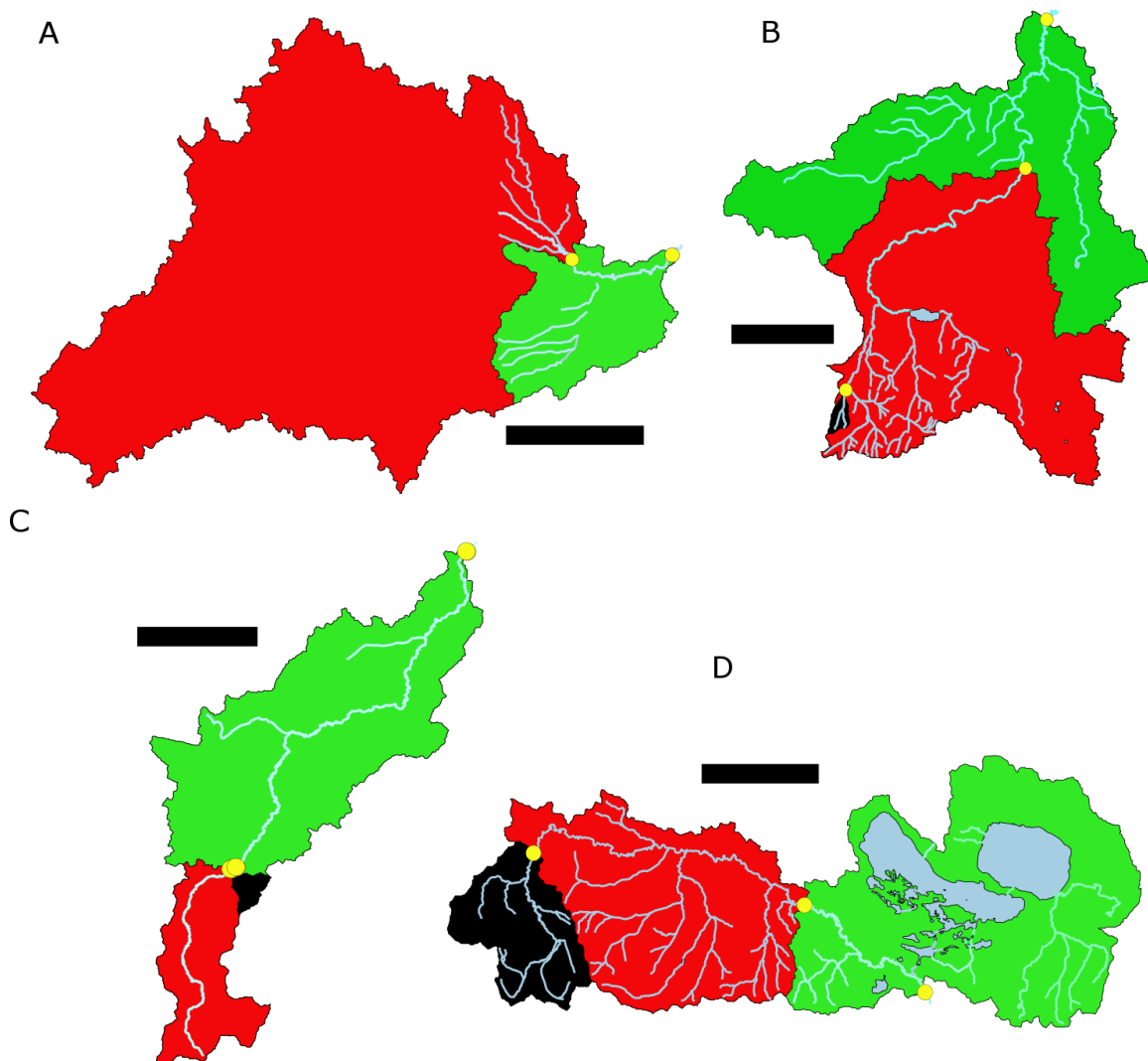


Figura 2. Detalle de las áreas comprendidas aguas arriba de cada tramo seleccionado en

las ocho cuencas estudiadas. Negro: tramo alto; rojo: tramo medio y verde: tramo bajo (el área total incluye a las del tramo alto y medio). A) Cullen (sólo se muestran los cursos de agua del sector argentino), B) Ewan, C) San Pablo, D) Claro, E) Lasifashaj, F) Olivia, G) Valdez y H) Moat. Mediante puntos amarillos se simbolizó la ubicación de los tramos de muestreo. Barra de escala: 10 km.



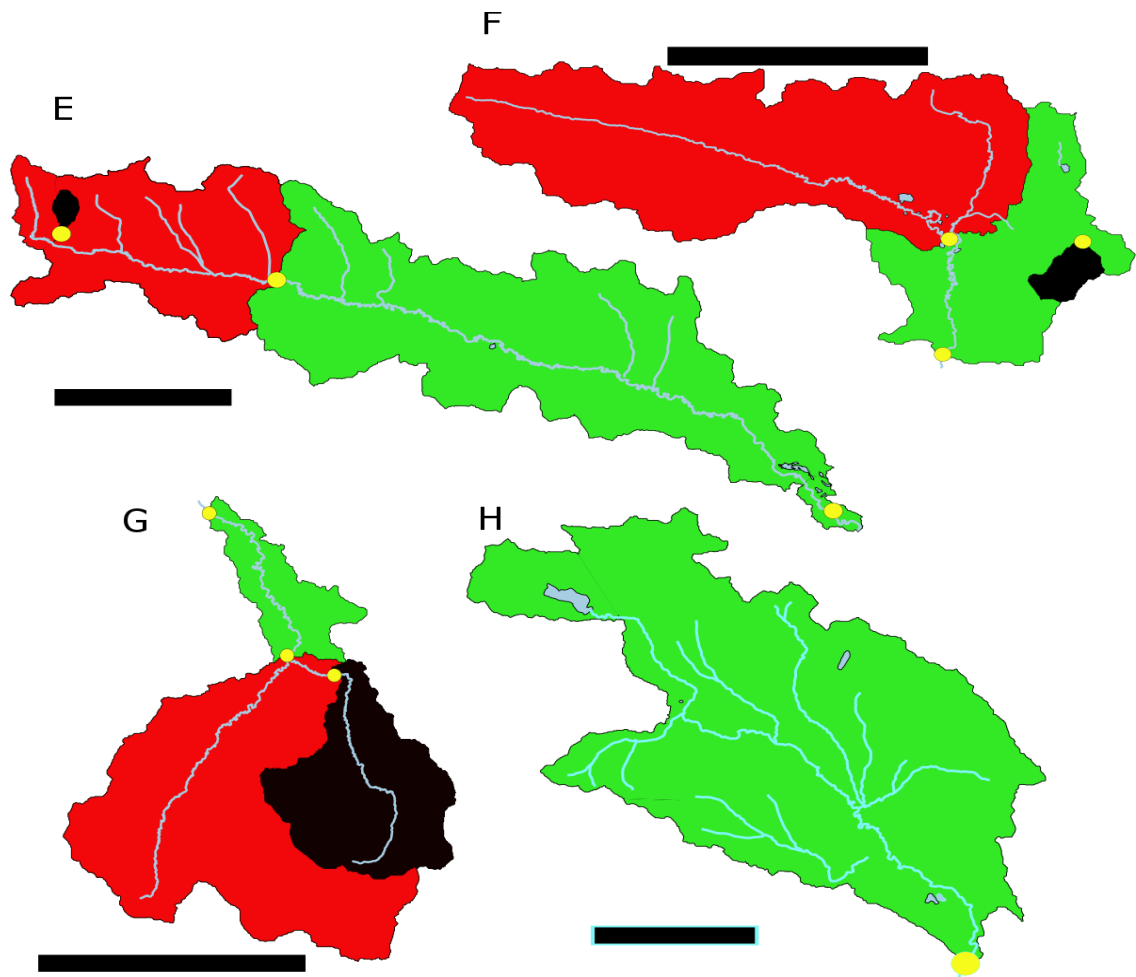


Tabla a. Superficie (km²) de las subcuencas en cada uno de los ríos estudiados

Río	Alto	Medio	Bajo
Cullen		763	863
Ewan	38	568	1023
San Pablo	27	93	469
Lasifashaj	3	133	420
Olivia	4	98	197
Claro	98	398	504
Valdez	37	120	135
Moat			435

Anexo 2

Porcentajes de diferentes usos en cada uno de los tramos estudiados y relación con diferentes variables medidas. Abreviaturas usadas: BV, bosque virgen; BA, bosque aprovechado; EG, establecimiento ganadero; OGC, ocupación ganadera cercana; AU: área urbana.

Tabla 1. Porcentajes de diferentes usos del suelo en cada uno de los tramos seleccionados de los ríos estudiados, considerando la superficie de la cuenca aguas arriba de los sitios de muestreo. *bosque virgen se refiere a aquellos no aprovechados y sin ocupación ganadera cercana. **El sector urbano en la cuenca del río Ewan corresponde a la ciudad de Tolhuin. Esta ciudad se localiza a ~52 km y ~80 km aguas arriba de los tramos medio y bajo incluidos en el estudio. ***El porcentaje de la cuenca no evaluada en el río Cullen corresponde al sector chileno y en el río Claro al sector de lagos.

Río	Tramo	BV*	BA	EG	OGC	AU**	NE***
Cullen	Medio			7,89			92,11
Cullen	Bajo			18,59			81,41
Ewan	Alto	16,41		83,47			
Ewan	Medio	6,67	1,64	89,4	1,92	0,36	
Ewan	Bajo	3,71	0,91	94,11	1,07	0,2	
San Pablo	Alto	10,35	4,45		85,2		
San Pablo	Medio	68,12	15,74	0,5	15,64		
San Pablo	Bajo	22,58	6,3	63,1	6,43		
Claro	Alto	65,73		22,89	11,38		
Claro	Medio	57,89		26,06	16,04		
Claro	Bajo	42,69	4,1	27,6	17,09		8,53
Lasifashaj	Alto	100					
Lasifashaj	Medio	86,38	13,62				
Lasifashaj	Bajo	80,43	6,65	7,61	5,31		
Olivia	Alto	97,38	2,62				
Olivia	Medio	99,19	0,81				
Olivia	Bajo	96,11	3,77	0,12			
Valdez	Alto	97,24	2,31		0,45		
Valdez	Medio	95,87	2,41		1,72		
Valdez	Bajo	85,03	7,11		7,86		
Moat	Bajo	99,93		0,05	0,02		

Para evaluar la influencia del aprovechamiento de los bosques y de la actividad

ganadera sobre las variables ambientales medidas, se realizó un análisis de correlación. Las variables ambientales de interés en estos análisis fueron conductividad, MOPFS y el porcentaje de arena. En el caso de las variables biológicas, el análisis se acotó a aquellas comúnmente sensibles a cambios en el uso de la tierra (Townsend et al. 1997; Miserendino et al. 2011; Zagarola et al. 2017). Se empleó el coeficiente de Spearman en una prueba no paramétrica (debido a que estas variables no fueron normales). Se incluyeron todos los ríos y tramos, excepto el río Cullen ya que gran parte de su superficie pertenece a Chile y no se encuentra evaluada (Tabla 1). Dada la distancia del centro urbano a los sitios de muestreo (> 52 km sobre el curso del agua) no se incluyó esta variable.

En particular, la conductividad y la MOPFS tuvieron una buena correlación con el porcentaje de establecimientos ganaderos (Tabla 2), en tanto que el porcentaje de arena tuvo una correlación baja con el porcentaje de bosques aprovechados (positiva) y de establecimientos ganaderos (negativa).

Todas las variables biológicas correlacionaron significativamente con al menos un tipo de uso, aunque todos los coeficientes fueron bajos ($< 0,35$, Tabla 3). La abundancia y la riqueza totales tuvieron una relación positiva con el porcentaje de bosque aprovechado y con la ocupación ganadera cercana. Los organismos EPT correlacionaron negativamente con bosques aprovechados y establecimientos ganaderos. Los colectores correlacionaron positivamente con bosque aprovechado. Los predadores correlacionaron negativamente con bosque aprovechado. Los filtradores se relacionaron negativamente en zonas de ocupación ganadera cercana. Los fragmentadores se correlacionaron negativamente con establecimientos ganaderos y finalmente los raspadores se relacionaron negativamente con bosque aprovechado.

Tabla 2. Coeficientes de las correlaciones de Spearman (no paramétrico) entre las variables ambientales y los porcentajes de usos. En negrita se muestran las correlaciones significativas.

	BA	EG	OGC
Conductividad	-0,06	0,47	-0,02
MOPFS	0,01	0,44	0,31
Arena	0,23	-0,20	0,10

Tabla 3. Coeficientes de las correlaciones de Spearman (no paramétrico) entre los porcentajes de usos y diferentes atributos de la comunidad de macroinvertebrados. Excepto por el % riqueza EPT (riqueza de EPT sobre la riqueza total), el resto de los porcentajes son en relación a la abundancia total. En negrita se resaltan las relaciones significativas.

	BA	EG	OGC
Abundancia	0,20	0,03	0,27
Riqueza	0,13	0,12	0,27
% EPT	-0,23	-0,10	-0,11
% riqueza EPT	0,08	-0,29	-0,12
% Colectores	0,34	-0,05	0,02
% Predadores	-0,27	0,03	-0,09
% Filtradores	-0,16	0,02	-0,17
% Fragmentadores	-0,07	-0,20	0,04
% Raspadores	-0,24	0,07	0,01

Anexo 3

Tabla 1. Lista de taxa identificados, abreviaturas usadas y grupos funcionales de alimentación asignados. * taxa representados por larvas y adultos (en el caso de Staphilinidae y Coleoptero sp fueron representados por adultos únicamente). C: colectores, D: predadores, F: filtradores, Fr: fragmentadores, R: raspadores.

Phylum	Subphylum / Clase	Orden / Subclase	Familia	Taxa	Abreviatura	GFA
Cnidaria	Hydrozoa			<i>Hydra</i>	HYDRA	D
Platyhelminthes		Turbellaria			PLAT	D
Nematoda					NEMA	D
Mollusca	Bivalvia		Sphaeriidae	<i>Pisidium/Musculium</i>	PIMU	F
	Gastropoda		Chilinidae	<i>Chilina sp</i>	CHIL	R
			Glacidorbidae	<i>Gondwanorbis magallanicus</i>	GMAG	R
			Hydrobiidae	<i>Heleobia sp</i>	HELO	R
			Lymnaeidae	<i>Lymnaea sp</i>	LYMN	R
Annelida	Clitellata	Hirudinea		<i>Hirudinea spp</i>	HIRU	D
		Oligochaeta		Spp	OLIG	C
			Haplotaxidae	Spp	HAPL	D

Tabla 1. Continuación

Arthropoda	Crustacea	Ostracoda			OSTR	F
		Amphipoda	Hyaleliidae	<i>Hyalella</i> sp	HYAL	C
Arthropoda	Arachnida	Acari			ACAR	
Arthropoda	Insecta	Collembola (Arthropleona)			COLL	
		Ephemeroptera				
		Baetidae		<i>Andesiops peruvianus</i>	APER	R
		Baetidae		<i>Andesiops torrens</i>	ATOR	R
		Leptophlebiidae		<i>Meridialaris chiloensis</i>	MCHI	R
		Nesameletidae		<i>Metamonius anceps</i>	MANC	R
		Plecoptera				
		Austroperlidae		<i>Klapopteryx kuscheli</i>	KLAP	Fr
		Gripopterygidae		<i>Antarctoperla altera</i>	AALT	Fr
		Gripopterygidae		<i>Antarctoperla michaelsoni</i>	AMIC	Fr
		Gripopterygidae		<i>Aubertoperla kuscheli</i>	AKUS	R
		Gripopterygidae		<i>Notoperla archiplatae</i>	NARC	R
		Gripopterygidae		<i>Notoperlopsis femina</i>	NFEM	Fr
		Gripopterygidae		<i>Rhitroperla</i> sp1	RHIT	R
		Gripopterygidae		<i>Rhitroperla</i> sp2	RHI2	R
		Gripopterygidae		<i>Senzilloides</i> sp	SENZ	Fr
		Notonemouridae		<i>Udamocercia</i> sp	UDAM	Fr
		Coleoptera				
		Dytiscidae		Dytiscidae*	DYTI	D
		Elmidae		<i>Luchoelmis</i> sp	LUCH	R

Tabla 1. Continuación

	Elmidae	Spp*	ELMI	R
	Hydrophilidae	Hydrophilidae	HIDRO	D
	Scirtidae	Scirtidae	CYRT	D
	Staphylinidae	Staphylinidae*	STAa	
	Coleoptero	Coleoptero sp	COL1	
Trichoptera				
	Hydrobiosidae	<i>Cailloma</i> sp	CAIL	D
	Hydrobiosidae	<i>Clavichorema</i> sp	CLAV	D
	Hydrobiosidae	<i>Neoatopsyche</i> sp	NEAT	D
	Hydrobiosidae	<i>Parachorema</i> sp	PARA	D
	Hydrobiosidae	<i>Rheochorema</i> spp	RHEOet	D
	Hydrobiosidae	<i>Rheochorema lobuliferum</i>	RLOB	D
	Hydrobiosidae	<i>Rheochorema robustum</i>	RROB	D
	Hydrobiosidae	<i>Rheochorema tenuispinum</i>	RTEN	D
	Hydroptilidae	Glossosomatidae	GLOS	R
	Hydroptilidae	<i>Metrichia</i> sp	METR	R
	Hydroptilidae	<i>Oxyethira</i> sp	OXYE	R
	Limnephilidae	<i>Austrocosmoecus</i> sp	AUST	Fr
	Limnephilidae	<i>Monocosmoecus</i> sp	MONO	Fr
	Limnephilidae	<i>Verges</i> sp	VERG	Fr
Lepidoptera		Lepidoptera	LEPI	Fr
Diptera				
	Blephariceridae		BLEP	R
	Ceratopogonidae		CERA	D
	Chironomidae	Chironomidae sp1	CHI1	C

Tabla 1. Continuación

Chironomidae	Chironomidae sp2	CHI2	C
Chironomidae	Chironomidae sp3	CHI3	C
Chironomidae	Chironomidae sp4	CHI4	P
Chironomidae	Tanypodinae spp	TANY	D
Chironomidae	Tanypodinae sp1	TANY2	D
Empididae	Empididae sp1	EMP1	D
Empididae	Empididae sp2	EMP2	D
Muscidae		MUSC	D
Psycodidae		PSYC	C
Simuliidae	Simuliidae sp1	SIM1	F
Simuliidae	Simuliidae sp2	SIM2	F
Tipulidae	Tipulidae sp1	TIP1	D
Tipulidae	Tipulidae sp2	TIP2	D
Tipulidae	Tipulidae sp3	TIP3	Fr
Tipulidae	Tipulidae sp4	TIP4	Fr
Tipulidae	Tipulidae sp5	TIP5	Fr
Tipulidae	Tipulidae sp6	TIP6	Fr
Tipulidae	Tipulidae sp7	TIP7	Fr
Tipulidae	Tipulidae sp8	TIP8	Fr
Tipulidae	Tipulidae sp9	TIP9	Fr

Tabla 2. Lista de taxa identificados señalando su presencia (mediante X's) en los Tramos, Ríos y Estaciones del año muestreadas.

Taxa	Tramo			Río								Estación			
	Alto	Medio	Bajo	Cu	L	O	C	V	E	SP	M	Prim.	Ver.	Oto.	Inv.
HYDRA	X		X	X			X		X				X	X	
PLAT	X		X		X	X	X				X	X	X	X	X
NEMA	X	X	X						X	X		X	X	X	X
PIMU	X	X	X	X					X			X	X	X	X
CHIL	X	X	X	X	X		X		X	X		X	X	X	X
GMAG	X				X								X		
HELO	X		X	X										X	
LYMN	X	X	X	X	X				X	X		X	X	X	X
HIRU	X	X	X	X					X	X		X	X	X	X
OLIG	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
HAPL	X	X	X		X	X		X				X	X	X	X
OSTR			X	X										X	
HYAL	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
ACAR	X									X					X
COLL	X	X			X			X	X	X		X	X		
APER	X	X	X		X	X	X	X		X		X	X	X	X
ATOR	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
MCHI	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
MANC	X				X	X						X	X	X	X
KLAP	X						X					X	X		
AALT	X	X			X	X		X				X	X	X	X

Tabla 2. Continuación

Taxa	Tramo			Río								Estación			
	Alto	Medio	Bajo	Cu	L	O	C	V	E	SP	M	Prim.	Ver.	Oto.	Inv.
AMIC	X	X	X		X	X	X	X	X	X		X	X	X	X
AKUS	X	X	X		X	X	X	X		X		X	X	X	X
NARC	X		X		X	X						X	X	X	X
NFEM	X			X				X		X		X	X	X	
RHIT	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
RHI2	X	X					X			X		X	X	X	X
SENZ	X	X	X		X	X					X	X	X	X	X
UDAM	X	X			X	X						X	X	X	X
DYTI	X	X					X		X	X		X			
LUCH	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X
ELMI	X	X	X					X	X	X		X	X	X	X
HIDRO	X	X					X					X			
CYRT	X		X	X	X					X		X		X	
STAA		X	X				X	X		X		X	X		
COL1	X	X			X	X	X					X	X		X
CAIL	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
CLAV			X			X									X
NEAT		X							X				X	X	
PARA	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
RHEOet	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
RLOB	X	X	X		X	X	X	X	X	X		X	X	X	X
RROB	X					X						X			
RTEN	X				X	X									X
GLOS	X	X	X		X		X	X	X	X	X	X	X	X	X

Tabla 2. Continuación.

Taxa	Tramo			Río								Estación			
	Alto	Medio	Bajo	Cu	L	O	C	V	E	SP	M	Prim.	Ver.	Oto.	Inv.
METR			X						X	X		X			
OXYE	X	X	X	X			X		X					X	X
AUST	X	X	X		X	X	X	X	X	X		X	X	X	X
MONO	X	X			X	X		X		X		X			X
VERG	X	X	X	X					X					X	
LEPI	X	X	X			X		X	X	X		X			X
BLEP	X	X						X					X	X	X
CERA	X	X	X		X	X		X		X		X	X	X	X
CHI1	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
CHI2	X	X	X			X		X		X			X	X	X
CHI3	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
CHI4	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
TANY	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X
TANY2	X		X		X	X						X			X
EMP1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X
EMP2	X								X					X	X
MUSC	X	X	X		X		X	X	X	X	X	X	X	X	X
PSYC	X		X	X						X				X	
SIM1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
SIM2	X	X	X		X	X	X	X	X	X		X	X	X	X
TIP1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
TIP2	X				X	X						X		X	X
TIP3	X	X				X		X	X	X		X	X	X	X

Tabla 2. Continuación.

Taxa	Tramo			Río								Estación			
	Alto	Medio	Bajo	Cu	L	O	C	V	E	SP	M	Prim.	Ver.	Oto.	Inv.
TIP4		X	X		X			X					X	X	
TIP5		X			X								X		
TIP6	X				X								X		
TIP7	X	X	X		X	X	X	X	X	X		X	X	X	X
TIP8	X	X					X		X			X			X
TIP9	X				X							X			