

MARQUEZ, JAVIER ANDRES

Estado de la república de panamá el uno de agosto y en ciudad de panamá

75111

2016

75111



UNIVERSIDAD NACIONAL DE RÍO CUARTO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICO-QUÍMICAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS NATURALES
Orientación Zoología de Invertebrados

Trabajo de tesis para la obtención del título de
Doctorado en Ciencias Biológicas

Efecto de la implantación de pinos sobre el
uso del hábitat y la estructura trófica de la
comunidad de macroinvertebrados en
arroyos serranos de pastizal

Autor

Lic. Javier Andrés Márquez

Director

Dr. Ricardo Javier Albariño

Codirectora

Dra. Romina Elizabeth Principe

Tribunal evaluador:

Dra. María Laura Miserendino

Dr. Carlos Molineri

Dr. José Camilo Bedano

2016

11127

MFN:

Clasif:

T. 1029

75111

AGRADECIMIENTOS

- **Melisa Almirón y Lisandro Márquez:** Es muy importante para mí levantarme todos los días con las personas que amo. Gracias Meli por tu apoyo en lo que emprendo y tu ayuda en los momentos difíciles. Y vos Licha, ser tu padre me cambio la forma de ver las cosas, todo es más lindo con vos al lado nuestro.
- **Romina Principe:** No solo me enseñaste que todo esto podía ocurrir, sino que te encargaste del más mínimo detalle para que esta tesis, vivencia y aprendizaje se haga realidad. Sin ninguna duda es por vos que hoy estoy cerrando esta etapa y te estoy eternamente agradecido. Siento que más que directora o compañera de trabajo, sos parte de mi familia.
- **Ricardo Albariño:** Es realmente impresionante todo lo que he aprendido de ser alumno tuyo. Tu pensamiento siempre abierto a la interpretación de resultados, situaciones, fenómenos, etc. de a poco me ha ido despabilando y es uno de los más grandes aprendizajes que me llevo del doctorado. Gracias por aceptar dirigirme y enseñarme durante todos estos años.
- **Mabel Gualdoni y Noemí Gari:** Su codirección en mi beca, me dio la oportunidad de realizar este estudio. Muchas gracias por darme esta oportunidad.
- **Luciana Cibils:** Muchas gracias gran compañera. Vos sos parte de todo este trabajo, sin tu ayuda no hubiera sido lo mismo.
- **María Laura Miserendino, Carlos Molineri y José Camilo Bedano:** Muchas gracias a los jurados. No solo mejoraron enormemente este trabajo con su conocimiento, sino que me aconsejaron y guiaron durante toda esta etapa. Realmente un gusto aprender de ustedes.
- **Pia Rodriguez, Juan Pablo Zanotto, Soledad Serrano, Manuel Otero, Alejo Bonifacio y Soledad Abraham.** Los más grandes colaboradores de campo y laboratorio. Gracias amigos.
- **Graciela, Ana, Carito, Cinti:** Gracias por su compañerismo y su buena onda. Es un gusto trabajar con ustedes.
- **Marcelo Arana:** Gracias por la identificación de las macrófitas presentes en el área de estudio.

A la familia

- **Alicia y Julio:** Gracias a mis viejos, por quererme tanto. Gracias por fomentar desde que era chico mi gusto por la naturaleza y alentarme a estudiar y a aprender.

- **Evi y Luis:** Compañeros de viajes y vivencias. Qué manera de recorrer la argentina a puro naturalismo. **Seba, Ale y Anita:** gracias por todo el aguante. Se los quiere mucho.
- A las que ya no están, **abu Perla y tía Perlita.** Siempre están en mis pensamientos.

A los amigos

- De Remedios de Escalada, de la escuela Sagrado corazón, de Merlo y de Rio Cuarto.
- De los cursos para el doctorado. **Dani Gomez,** gran amiga que conocí en esta etapa.
- Agradecimiento especial a toda la **familia Cura.** En especial a Santi, Fede, Agus y Nico con ustedes compartí una parte muy especial de mi infancia fuera de la ciudad. Sin lugar a dudas, fue en esos días y en su compañía cuando afiancé mi gusto por la observación y el estudio de la naturaleza.
- Gracias **Gera, Leo, Emma y Facu** grandes maestros que la vida puso en mi camino.
- **Pablito, Migue, Ramiro.** Compañeros de avistajes ornitológicos.
- Gracias **Favio, Zulmita, Sele, Manu y Flor** los más grandes compañeros de almuerzos.

A Melisa y Lisandro

"Haz sólo lo que amas y serás feliz,
y el que hace lo que ama,
está benditamente condenado al éxito,
que llegará cuando deba llegar,
porque lo que debe ser será,
y llegará naturalmente"

-Facundo Cabral

ÍNDICE

	Pág.
Resumen	10
Abstract	12
Capítulo I: Antecedentes, Fundamentos, Objetivos y Área de Estudio	14
Introducción	14
Fundamentos	18
Objetivos	20
Área de Estudio	21
Capítulo II: Ensamblés de invertebrados asociados a diferentes hábitats fluviales	26
Introducción	26
Objetivos	30
Materiales y Métodos	30
Análisis de datos	33
Resultados	37
Discusión	64
Capítulo III: Estudio experimental sobre el uso de hábitats nóveles	75
Introducción	75
Objetivo	79
Materiales y métodos	79
Análisis de datos	81
Resultados	83
Discusión	97
Capítulo IV: Consideraciones finales	104
Referencias Bibliográficas	108
ANEXO	130

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

	Pág.
Tabla 1.1. Ubicación geográfica y características de los sitios de muestreo	24
Tabla 2.1. Resultados de las variables físico-químicas registradas en los seis arroyos estudiados, en los períodos hidrológicos de aguas altas (AA) y aguas bajas (AB).	38
Tabla 2.2. Comparación de las variables físico químicas de los arroyos mediante ANOVAs de dos factores: vegetación ribereña (pastizal y forestación de pinos) y periodo hidrológico (aguas altas y aguas bajas).	38
Tabla 2.3. Especies de macrófitas relevadas en arroyos con diferente vegetación de ribera (pastizales y forestaciones de pinos). Todas las macrófitas registradas pertenecen al tipo funcional emergente.	40
Tabla 2.4. Características de los parches de macrófitas presentes en arroyos de pastizal y forestados con pinos.	41
Tabla 2.5. Especies de macrófitas en las cuales se obtuvieron muestras de invertebrados en arroyos con diferente vegetación ribereña durante aguas altas (AA) y aguas bajas (AB).	41
Tabla 2.6. Velocidad de corriente y profundidad de los tres hábitats en estudio (rabiones, pozones y parches de macrófitas).	42
Tabla 2.7. Taxa indicadores de arroyos forestados y en pastizales en los ensamblajes asociados a rabiones.	47
Tabla 2.8. Taxa indicadores de arroyos forestados y en pastizales en los ensamblajes asociados a pozones.	51
Tabla 2.9. Taxa indicadores de arroyos forestados y en pastizales en los ensamblajes asociados a macrófitas.	52
Tabla 2.10. Comparación de los atributos estructurales taxonómicos y tróficos de las comunidades de invertebrados por MLGMs de tres factores: vegetación ribereña (pastizal y forestación de pinos), periodo hidrológico (aguas bajas y aguas altas) y hábitat fluvial (rabión, pozón y parches de macrófitas).	57
Tabla 3.1. Taxa indicadores del arroyo forestado y en pastizal en los ensamblajes colonizadores de bolsas de acículas.	85
Tabla 3.2. Comparación de los atributos estructurales de los ensamblajes de invertebrados colonizadores de bolsas de acículas mediante MLG de dos	85

factores: vegetación ribereña (pastizal vs. forestación de pinos) y tiempo de exposición (46, 89 y 158 días).

Tabla 3.3. Comparación de la estructura trófica de los ensamblajes de invertebrados colonizadores de bolsas de acículas por MLG de dos factores: vegetación ribereña (pastizal y forestación de pinos) y tiempo de exposición (46, 89 y 158 días). 86

Tabla 3.4. Comparación de los atributos estructurales de los ensamblajes de invertebrados colonizadores de bolsas experimentales colocadas en un arroyo de pastizal y en uno forestado con pinos por MLG de dos factores: sustrato (acículas de pino e hilos plásticos) y tiempo de extracción (46, 89 y 158 días). 88

Tabla 3.5. Comparación de la estructura trófica de los ensamblajes de invertebrados colonizadores de bolsas experimentales colocadas en un arroyo de pastizal y en uno forestado con pinos por MLG de dos factores: sustrato (acículas de pino e hilos plásticos) y tiempo de extracción (46, 89 y 158 días). 89

Tabla 3.6. Taxa indicadores de arroyos forestados y de pastizales en los ensamblajes colonizadores de bolsas experimentales. 95

Fig. 1.1. Subcuenca Carcarañá. El recuadro señala el área donde se localizan los arroyos de estudio pertenecientes a la subcuenca del arroyo Santa Rosa, tributario del río Ctalamochita. La línea discontinua a la izquierda representa la divisoria de aguas de la sierra de los Comechingones. 21

Fig. 1.2. Arroyos seleccionados para el estudio, pertenecientes a las nacientes de la subcuenca del arroyo Santa Rosa (subcuenca Carcarañá, Córdoba, Argentina). 24

Fig. 1.3. Arroyos muestreados en la subcuenca del arroyo Santa Rosa. A) par 1, B) par 2 y C) par 3. Las imágenes de la izquierda corresponden a arroyos en pastizales y las de la derecha a arroyos en bosques de pino. 25

Fig. 2.1. Hábitats muestreados en los tres pares de arroyos de la subcuenca del arroyo Santa Rosa. A) rabión, B) pozón, C) parche de macrófitas. 33

Fig. 2.2. AC de ensamblajes de invertebrados presentes en tres hábitats (R: rabión, P: pozón, M: macrófitas) de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos) durante dos periodos hidrológicos (blanco: aguas bajas, negro: aguas altas). 43

Fig. 2.3. Curvas de rango-abundancia de los ensamblajes de invertebrados presentes en rabiones de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos) durante dos periodos hidrológicos (aguas bajas y aguas altas). 45

Fig. 2.4. AC de ensambles de invertebrados en rabiones de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos) durante dos periodos hidrológicos (blanco: aguas bajas, negro: aguas altas).	46
Fig. 2.5. Curvas de rango abundancia de los ensambles de invertebrados presentes en pozones de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos) durante dos periodos hidrológicos (aguas bajas y aguas altas).	49
Fig. 2.6. AC de ensambles de invertebrados en pozones de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos) durante dos periodos hidrológicos (blanco: aguas bajas, negro: aguas altas).	50
Fig. 2.7. Curvas de rango abundancia de los ensambles de invertebrados asociados a macrófitas de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos) durante dos periodos hidrológicos (aguas bajas y aguas altas).	53
Fig. 2.8. AC de ensambles de invertebrados asociados a macrófitas de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos) durante dos periodos hidrológicos (blanco: aguas bajas, negro: aguas altas).	54
Fig. 2.9. Riqueza de EPT de las comunidades de invertebrados presentes en tres hábitats fluviales (rabión: R, pozón: P y parches de macrófitas: M) en dos periodos hidrológicos (aguas altas: aa y aguas bajas: ab) en arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos).	58
Fig. 2.10. Atributos estructurales de las comunidades de invertebrados presentes en tres hábitats fluviales (rabión: R, pozón: P y parches de macrófitas: M).	59
Fig. 2.11. Abundancia total de las comunidades de invertebrados presentes en tres hábitats fluviales (rabión: R, pozón: P y parches de macrófitas: M) en dos periodos hidrológicos (aguas altas: aa y aguas bajas: ab) en arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos).	59
Fig. 2.12. AC de GFA presentes en tres hábitats (R: rabión, P: pozón, M: macrófitas) de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos) durante dos periodos hidrológicos (blanco: aguas bajas, negro: aguas altas).	60
Fig. 2.13. Abundancia absoluta de los ensambles de invertebrados colectores depósito y filtradores presentes en tres hábitats fluviales (rabión: R, pozón: P y parches de macrófitas: M) y en dos periodos hidrológicos (aguas altas: aa y aguas bajas: ab) en cuencas que drenan pastizales (círculos) y forestaciones de pinos (triángulos).	61

Fig. 2.14. Abundancia de depredadores, desmenuzadores y raspadores presentes en tres hábitats fluviales (rabión: R, pozón: P y parches de macrófitas: M).	62
Fig. 2.15. Riqueza de colectores, desmenuzadores y raspadores presentes en tres hábitats fluviales (rabión: R, pozón: P y parches de macrófitas: M).	63
Fig. 3.1. AC de los ensambles de invertebrados presentes en 24 bolsas de acículas colocadas en un arroyo en pastizal (círculos) y uno forestado con pinos (triángulos).	84
Fig. 3.2. Análisis de correspondencias de los ensambles de invertebrados presentes en bolsas colocadas en un arroyo de pastizal (izquierda) y en uno forestado con pinos (derecha).	87
Fig. 3.3. Análisis de correspondencias de los ensambles de invertebrados presentes en 48 bolsas de sustrato alóctono colocadas en un arroyo de pastizal (círculos) y en uno forestado con pinos (triángulos).	90
Fig. 3.4. Curvas de rango-abundancia de los ensambles de invertebrados en bolsas de acículas colocadas en un arroyo de pastizal y en uno forestado con pinos.	92
Fig. 3.5. Curvas de rango-abundancia de los ensambles de invertebrados en bolsas de hilos colocadas en un arroyo de pastizal y en uno forestado con pinos.	94
Fig. 3.6. Abundancia de los GFA en las bolsas de acículas e hilos colocadas en un arroyo de pastizal y otro forestado con pináceas de la subcuenca del arroyo Santa Rosa.	97

RESUMEN

La forestación es una actividad humana que se ha incrementado en el tiempo y se ha extendido espacialmente a partir del aumento en la demanda de productos forestales. En particular, la forestación de pastizales ha significado cambios en la fenología de la vegetación constituyendo mayormente bosques monoespecíficos que se extienden sobre las riberas de ríos y arroyos. Esos cambios pueden alterar la hidrología de los arroyos, reduciendo caudales y modificando la cantidad y calidad de la materia orgánica y de la luz solar incidente sobre el lecho. En la provincia de Córdoba las nacientes de los ríos de las Sierras de los Comechingones se ubican en pastizales de altura los cuales fueron extensamente forestados con pinos alcanzando unas 36.000 ha de bosques implantados entre los 900 y 1600 m s.n.m. El objetivo de esta tesis fue evaluar los efectos de la forestación con pináceas sobre los ensambles de macroinvertebrados en arroyos serranos de pastizal analizando su estructura taxonómica y trófica y el uso del hábitat. Se analizó la variación espacial y la dinámica temporal de los ensambles de invertebrados a escala de hábitat (macrófitas, pozones y rabiones) en arroyos de pastizales naturales y arroyos forestados con pináceas en dos periodos hidrológicos (aguas bajas y aguas altas). Adicionalmente, en ambos tipos de arroyo se evaluó el uso de hábitats noveles analizando la sucesión del ensamble de invertebrados en sustratos colocados experimentalmente (paquetes de acículas y paquetes de hilo plástico). El área de estudio comprendió arroyos de la cuenca alta del río Ctalamochita (Tercero) que drenan la falda oriental de las Sierras de los Comechingones (Córdoba, Argentina). Se seleccionaron seis arroyos de primer orden (sup. de cuenca promedio: 77 ha; ancho húmedo promedio: 1,3 m), tres de los cuales discurren a través de bosques implantados de *Pinus elliotii* (situación problema) y tres en pastizales serranos (situación de referencia). Se obtuvieron muestras de invertebrados, de materia orgánica y se registraron variables fisicoquímicas en tres hábitats fluviales (macrófitas, pozones y rabiones) durante dos periodos hidrológicos (aguas altas y aguas bajas). Adicionalmente, se realizó un experimento de campo donde se colocaron bolsas con acículas de pino y con hilos plásticos en un arroyo de pastizal y en uno forestado con pinos las cuales fueron retiradas de los arroyos en tres momentos distintos (46, 89 y 158 días). Tanto los invertebrados colectados en los tres hábitats fluviales como los del análisis experimental, fueron identificados, cuantificados y asignados a un Grupo Funcional Alimentario. En los arroyos forestados, se registró una reducción en la intensidad lumínica que recibieron los arroyos, menor temperatura y un incremento considerable de la materia orgánica alóctona (hojarasca y material

leñoso). Se registraron cambios en la composición taxonómica de los ensamblajes de macroinvertebrados en los tres hábitats fluviales. Se observó una tendencia hacia la reducción del número de taxa indicadores de los arroyos forestados, lo cual indica una menor especificidad y fidelidad de los invertebrados acuáticos por las nuevas condiciones que generan los bosques de pinos. De los atributos estructurales, solamente la riqueza de taxa EPT disminuyó en los arroyos forestados. Además, todos los atributos taxonómicos y tróficos mostraron diferencias más consistentes a escala de hábitat dentro de los arroyos que entre arroyos con diferente vegetación ribereña, siendo los pozones los que más se distinguieron del resto de los hábitats. El análisis de la estructura trófica de los ensamblajes presentes en los tres hábitats fluviales no mostró mayores variaciones entre los tipos de arroyo. En particular, los invertebrados desmenuzadores incrementaron su abundancia en los arroyos forestados durante el periodo de aguas bajas. Sin embargo, debido a la baja riqueza y abundancia en la que se manifestaron estos invertebrados en los arroyos estudiados, no existiría un procesamiento eficiente de la materia orgánica alóctona que ingresa a esos cuerpos de agua. Mediante el experimento con bolsas de hojarasca e hilos plásticos, se determinó que los ensamblajes colonizadores de los sustratos colocados en el arroyo forestado presentaron menor riqueza, diversidad y equitatividad que los del arroyo de pastizal. Adicionalmente, los invertebrados raspadores, colectores de depósito y depredadores fueron menos abundantes en el arroyo forestado, mientras que los desmenuzadores no difirieron entre arroyos. Asimismo, la identidad del sustrato (orgánico vs. artificial) no determinó diferencias en los ensamblajes lo que sugiere que el sustrato orgánico (las acículas de pino) aún después de haber permanecido cinco meses en los arroyos, no fue colonizado para su explotación como recurso alimenticio. Sobre la base de los resultados se corroboró que la forestación con pináceas de cuencas en pastizales de altura determina un conjunto de cambios ecológicos que afectan principalmente la composición taxonómica de las comunidades de invertebrados. La información proporcionada constituye una valiosa herramienta para la elaboración de planes de monitoreo, conservación y manejo de las cuencas afectadas por las forestaciones, que permitan conciliar el uso de los recursos con el mantenimiento de la integridad ecológica de los sistemas fluviales implicados.

ABSTRACT

Commercial afforestation is a human activity that has increased through time and spread spatially due to an increased demand of forestry products. In particular, grassland afforestation produces important changes in vegetation phenology by the settlement of monospecific woodlands that extend towards riparian zones of rivers and streams. These changes may alter stream hydrology reducing discharge and may modify the quantity and quality of organic matter as well as the solar radiation on the stream bed. Headwater streams of Córdoba province, are located in mountain grasslands which were extensively afforested with pines reaching nearly 36.000 ha of implanted forests between 900 y 1600 m a.s.l. The aim of this thesis was to evaluate the effects of pine afforestation on macroinvertebrate assemblages in mountain grassland streams analyzing both their taxonomic and trophic structure and habitat use. Spatial variation and temporal dynamics of invertebrate assemblages were assessed at habitat scale (macrophytes, pools and riffles) in natural grassland streams and pine afforested ones during two hydrological periods (low water and high water). Additionally, the use of novel habitats was evaluated in both stream types by studying the succession of invertebrate assemblages on experimental substrates (needles and plastic packs). The study was carried out in streams of the Ctalamochita river upper basin that drain the eastern slope of the Comechingones Mountains (Córdoba, Argentina). Three paired first-order streams were selected (mean watershed size: 77 ha; mean wet width: 1,3 m). Three of these streams drain grasslands (reference situation) and the other three drain plantations of *Pinus elliotii* (problem situation). Invertebrate and organic matter samples were taken and physicochemical variables were measured in three habitats (macrophytes, pools and riffles) during two hydrological periods (low water and high water). Additionally, a field experiment was performed placing pine needle and plastic thread packs in grassland and afforested streams and removing them at three different times (46, 89 y 158 days). The aquatic invertebrates collected at the three fluvial habitats and in the experimental analysis were both identified, quantified and assigned to the Functional Feeding Groups. In afforested streams light intensity reduced, temperature was lower and allochthonous organic matter (leaves and woody debris) significantly increased. In addition, changes in taxonomic composition of the invertebrate assemblages were observed in the three fluvial habitats. A trend to the reduction of the number of indicator taxa was observed in afforested streams, which may indicate less specificity and fidelity of aquatic invertebrates to the new conditions generated by the plantations. Only EPT richness

decreased at afforested streams. Moreover, all the taxonomic and trophic attributes showed more consistent differences at habitat scale within streams than between streams with different riparian vegetation, being pools the habitat that more distinguished from the others. The analysis of the trophic structure did not show important variations between stream types. In particular, abundance of shredders increased in afforested streams during the low water period. However, due to their low richness and abundance in the study area, processing of allochthonous organic matter into the streams would not be efficient. The experiment with needle and plastic threads packs showed that assemblages colonizing substrates in the afforested stream had lower richness, diversity and evenness than the assemblages in the grassland stream. In addition, scrapers, gathering collectors and predators showed lower densities in the afforested stream, while shredders abundance did not differ between stream types. Moreover, substrate identity (organic vs. artificial) did not produce differences in invertebrate assemblages. This suggests that the organic substrate (pine needles) even after remaining five months into the streams, was not colonized for exploitation as a food resource. The results demonstrate that pine afforestation of mountain grassland catchments determines a set of ecological changes that mainly affect the taxonomic composition of the invertebrate communities. The obtained information constitute a valuable tool for the development of monitoring, conservation and management strategies in catchments affected by afforestation, with the aim to bring together the use of resources with the maintaining of the ecological integrity of river systems.

CAPITULO I

Antecedentes, Fundamentos, Objetivos y Área de estudio

Introducción

El uso de la tierra es uno de los principales factores antrópicos de alteración de la biodiversidad y de los procesos y servicios de los ecosistemas, cuyos efectos se extienden desde una escala local a una global (Chapin III *et al.*, 2000; Foley *et al.*, 2005; Fischer *et al.*, 2010). Los ecosistemas fluviales son particularmente sensibles a las modificaciones producidas a escala de paisaje dado que drenan las precipitaciones de toda una cuenca.

Por su ubicación en la red fluvial, las nacientes son naturalmente el área donde se origina el agua transportada a extensiones inferiores de esa red (McGlyn *et al.*, 2004). Debido a su pequeño tamaño, estos sistemas fluviales se caracterizan por la fuerte interacción que mantienen con el ecosistema terrestre circundante (Allan & Castillo, 2007; Richardson & Daheny, 2007). De este modo, alteraciones en la vegetación ribereña y en el uso del suelo se pueden traducir en cambios en la cantidad y calidad del agua, en el contenido de nutrientes y sedimentos y en la materia orgánica transportada por la red fluvial. Estos ecosistemas además, se distinguen de los sistemas fluviales mayores, por la mayor variación temporal y por la fuerte interacción entre fenómenos hidrológicos, geomorfológicos y biológicos (Kennen *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2008). Los ecosistemas de nacientes constituyen aéreas críticas para la dinámica de los nutrientes y proveen hábitat para invertebrados, peces y anfibios que debido a su aislamiento geográfico pueden contener poblaciones genéticamente aisladas, representando así un componente importante de la biodiversidad de una red fluvial (Meyer & Wallace, 2001; Finn *et al.*, 2011). A escala de cuenca, mantienen una fuerte conexión con los sistemas fluviales receptores (aguas abajo) regulando el aporte de agua, nutrientes, sedimentos, materia orgánica y organismos (Gomi *et al.*, 2002).



Por su parte, las zonas ribereñas constituyen un elemento clave en la integridad funcional de los sistemas lóticos proveyendo fundamentalmente una zona de amortiguación entre el ecosistema terrestre y el fluvial (Naiman *et al.*, 2005). De hecho, muchas intervenciones humanas sobre las cuencas mitigan los impactos sobre los ambientes acuáticos manteniendo o restaurando las franjas ribereñas (Marczak *et al.*, 2010). Sin embargo, esta práctica no es estrictamente atendida y tanto países desarrollados de Europa y Nueva Zelanda como países subdesarrollados de África, Asia o Sudamérica, forestan o deforestan las riberas, dependiendo de las legislaciones locales, nacionales y regionales, como parte del uso de la tierra (Death *et al.*, 2003; Estades & Escobar, 2005; Farley *et al.*, 2005; Carnus *et al.*, 2006; Rolon *et al.*, 2011; Wilgen & Richardson, 2012; Martinez *et al.*, 2013).

La forestación con especies arbóreas es una actividad humana que se ha incrementando en el tiempo y se ha extendido espacialmente a partir del aumento en la demanda de productos forestales para construcción, producción de papel, leña, y otros usos (van Dijk & Keenan, 2007). Históricamente la actividad de implantación de bosques se inició reforestando áreas que habían sido deforestadas por la extracción de madera de bosques naturales (Aide *et al.*, 2012). Más recientemente la actividad forestal se ha extendido a áreas desérticas o semidesérticas, en muchos casos con fines de remediación ambiental con el fin de evitar la erosión de los suelos (Marden *et al.*, 2012) o bien con fines productivos. En países de zonas templadas como Argentina, Brasil, Chile, China, España, Nueva Zelanda, Portugal y Uruguay, entre otros, diferentes especies de eucaliptos y de coníferas, mayormente *Eucalyptus* spp. y *Pinus* spp., han sido extensivamente plantadas dada la rapidez de su crecimiento y la calidad de su madera (Graça *et al.*, 2002; 2005; Thompson & Townsend, 2003; Estades & Escobar, 2005; Farley *et al.*, 2005; Lara *et al.*, 2009; Rolon *et al.*, 2011; Martinez *et al.*, 2013). La forestación con estas especies ha significado cambios en la fenología de la vegetación del ecosistema terrestre, constituyendo mayormente bosques monoespecíficos que se extienden sobre las riberas de ríos y arroyos. Esos cambios han alterado la hidrología de estos sistemas fluviales reduciendo los caudales y modificando la cantidad y calidad de materia orgánica y de luz solar que ingresa al lecho,

repercutiendo negativamente sobre la estructura y composición de las comunidades dulceacuícolas (Thompson & Townsend, 2005; Miserendino *et al.*, 2011), y sobre el funcionamiento de estos ecosistemas y de los servicios que brindan (Jobbágy *et al.*, 2006; Little *et al.*, 2009; Oyarzún *et al.*, 2011; Berthrong *et al.*, 2012; Hawtree *et al.*, 2015).

El reemplazo de pasturas por bosques implantados produce alteraciones en los regímenes de caudal de los sistemas fluviales reduciendo la cantidad de agua drenada desde la cuenca (Farley *et al.*, 2005; Jobbágy *et al.*, 2013; IUFRO, 2014). Además, la fenología de las pináceas en particular puede producir cambios notables en los sistemas lóticos de pastizal debido a que, por su naturaleza perenne, sombrean el sistema durante todo el año, y aportan grandes cantidades de materia orgánica (Giller & O'Halloran, 2004). Las ramas y troncos caídos constituyen un elemento estructural nuevo muy importante en el lecho de los arroyos forestados. Algunas especies de invertebrados semisésiles prefieren estos hábitats por su mayor estabilidad y además este material leñoso puede ser utilizado como fuente de alimento (Hax & Golladay, 1993; Hoffmann, 2000). Alternativamente, se ha observado que la productividad algal es menor en arroyos forestados (Hill *et al.*, 1995; Thompson & Townsend, 2005) por una reducción de la irradiación, afectando así también el desarrollo de macrófitas (Loo *et al.*, 2009; Wood *et al.*, 2012) las cuales cumplen un papel importante como hábitat de invertebrados y peces (Thomaz & da Cunha, 2010). De esta forma, el sombreado del lecho por implantación de bosques en pastizales reduciría el desarrollo de macrófitas, y en consecuencia, un hábitat fluvial particular. La cuantificación del uso de hábitat provee la base para predecir las respuestas bióticas frente a cualquier perturbación (Hawkins *et al.*, 1993) y proporciona herramientas importantes para el manejo de ríos, el monitoreo de su integridad ecológica y la elaboración de estrategias de restauración (Thompson *et al.*, 2001, Thompson & Lake, 2010).

El uso de los invertebrados acuáticos como indicadores del efecto del uso de la tierra sobre las cuencas y de la perturbación directa sobre el ecosistema acuático está extendido en numerosas regiones del planeta (Roy *et al.*, 2003a; Gabriels *et al.*, 2010; Dos Santos *et al.*, 2011; Ansah *et al.*, 2012). Los invertebrados acuáticos, además de ser universalmente

abundantes, fácilmente colectables y presentar ciclos de vida compatibles con muestreos estacionales o anuales, representan una fracción clave de las tramas tróficas debido a que convierten los compuestos reducidos de carbono provenientes de los productores primarios y del detrito vegetal en acumulación temporaria en sus propios tejidos y en CO₂ (Cummins, 1973). Además, son un recurso alimenticio fuertemente explotado por peces, anfibios y aves insectívoras (Wesner, 2010; Woodward *et al.* 2010). Así, los macroinvertebrados bentónicos constituyen el nexo entre la base y los niveles superiores de las tramas tróficas (Marshall *et al.*, 2012). Varios estudios han demostrado que la forestación con pináceas influye sobre la composición de los ensambles de invertebrados acuáticos y sobre la degradación de la materia orgánica (Whiles & Wallace, 1997; Valdovinos, 2001; Albariño & Balseiro, 2002; Miserendino *et al.*, 2011). Las acículas de pino poseen una de las tasas de decaimiento más bajas (Webster & Benfield, 1986) debido en parte a su gruesa cutícula y a la presencia de resinas (Bärlocher & Oertli, 1978a; 1978b). De esta manera, se producirían cambios importantes en la abundancia y calidad de los recursos disponibles para la biota acuática. En este sentido, la clasificación funcional de los hábitos alimentarios de las especies de invertebrados es esencial ya que permite la comprensión de los procesos ecológicos involucrados en las interacciones tróficas de los ecosistemas lóticos (Albariño, 2001; Ramírez & Gutiérrez Fonseca, 2014).

Las nacientes de los ríos de la provincia de Córdoba se ubican en pastizales de altura del faldeo oriental de las Sierras de los Comechingones (Cabido *et al.*, 2003). Con el fin de garantizar la conservación y uso sustentable de los recursos naturales, en el año 1999 se creó la Reserva Hídrica Provincial Achala (RHPA) la cual consta de 146.000 ha y abarca gran parte de las cuencas altas de los Ríos Primero, Segundo y Tercero. Si bien las leyes Provinciales N° 7343/85 (Ley del Ambiente) y N° 6964/83 (Ley de Áreas Naturales) se aplican en esta reserva, aún existen carencias de reglamentación operativa y limitaciones de recursos para velar por el cumplimiento de la reglamentación. Además, desde finales de la década del 70, gran parte de la región ya presentaba una importante actividad forestal establecida como resultado de un plan nacional de desgravación impositiva impulsor de la

industria forestal (Decreto N° 465, 1974). A finales de los años 70, los pastizales serranos de la provincia de Córdoba fueron extensamente forestados por la actividad privada y alcanzaron aproximadamente 36.000 ha de bosques de pinos implantados entre los 900 y 1600 m s.n.m. (Plevich *et al.*, 2002). En la actualidad se estima que quedarían en pie unas 13.000 ha aproximadamente (J. Pollice 2015, com. pers.), debido a los incendios recurrentes durante la estación seca y a la cosecha de varias plantaciones.

En la provincia de Córdoba, el Valle de Calamuchita concentra las forestaciones más importantes de *Pinus elliottii* Engelm y *Pinus taeda* L., ambos originarios del sudeste de Estados Unidos (Luque, 2009). Si bien la principal utilidad de estos árboles es la producción de madera para la construcción (machimbres, tirantes, etc.), también le proporcionan a la región un alto valor escénico, el cual ha fomentado el desarrollo de las villas turísticas de la zona, como Villa General Belgrano y la Cumbrecita (Secretaría Turismo Provincia de Córdoba, 2015). Sin embargo, esas especies forestales poseen una capacidad invasora con alto potencial de extenderse y establecerse en las áreas naturales contiguas reemplazando a los pastizales los cuales son a su vez, altamente susceptibles a este proceso invasivo (Sarasola *et al.*, 2006; Giorgis *et al.*, 2011). Debido a que el reemplazo de pastizales por bosques de pino tiene efectos potenciales sobre los cursos de agua, es importante evaluar el impacto de esta actividad forestal sobre los ecosistemas lóticos para la orientación del desarrollo de adecuadas estrategias de manejo, restauración y conservación del recurso acuático.

Fundamentos del estudio

En el área de estudio se ha comprobado que los bosques de pinos implantados en cuencas de pastizal afectan la riqueza y la composición comunitaria de los macroinvertebrados bentónicos (Márquez *et al.* 2015); y experimentos *in situ* han demostrado que la tasa de descomposición de materia orgánica es mayor en arroyos forestados (Principe *et al.* 2015). Por otro lado, muestreos de abundancia de los productores primarios han registrado una menor biomasa de perifiton (Cibils Martina *et al.*, 2012) lo que demuestra que las forestaciones producen un cambio en la abundancia y calidad de los

recursos disponibles para los invertebrados. Sin embargo, aun no se ha estudiado de qué manera las forestaciones de pinos alteran la partición del hábitat en los sistemas fluviales de la región. Adicionalmente, las grandes acumulaciones de acículas en los arroyos proporcionarían un hábitat novel para la fauna de invertebrados pero no se han evaluado las características de los ensambles que utilizan estos parches ni la dinámica de su colonización.

Como hipótesis general se propone que:

La forestación con pináceas de cuencas en pastizales de altura determina un conjunto de cambios ecológicos que afectan la composición y la estructura taxonómica y trófica de las comunidades de invertebrados.

El fuerte cambio en la fenología de la vegetación ribereña debida a la forestación determina una significativa reducción en el ingreso de la luz solar. En este sentido, se espera que la abundancia y riqueza de taxa raspadores (herbívoros) sea negativamente afectada. Por otra parte, si bien las acículas de pino poseen una de las tasas de decaimiento de hojarasca más bajas entre las plantas terrestres, son circunstancialmente atacadas por microorganismos acuáticos y pueden ser consumidas por organismos detritívoros (desmenuzadores y colectores). El gran aporte y acumulación de hojarasca de pino en el lecho de esos arroyos determinaría un incremento en la abundancia y riqueza de taxa detritívoros (colectores y desmenuzadores). Estos cambios serán modulados por los efectos de las forestaciones en los diferentes hábitats fluviales y por su interacción con el período hidrológico. El estudio presenta la particularidad de comparar dos situaciones ecológicas contrastantes para los arroyos de cabecera de Córdoba en la cual una condición de referencia (arroyos de pastizal) es comparada con una condición particular determinada por la existencia de plantaciones de pinos coetañas y de casi 40 años de edad que serán gradualmente cosechadas.

Objetivo General

Evaluar los efectos de la forestación con pináceas sobre los ensambles de macroinvertebrados en arroyos serranos de pastizal analizando su estructura taxonómica y trófica y el uso del hábitat.

Objetivos específicos

» Establecer la composición comunitaria de los invertebrados bentónicos a escala de hábitat en arroyos de pastizales para generar información de base sobre la condición de referencia de la biodiversidad de las nacientes fluviales de la Sierra de los Comechingones.

» Analizar la variación espacial de los ensambles de invertebrados a escala de arroyo (arroyos de pastizales naturales y arroyos forestados con pináceas) y a escala de hábitat (macrófitas, pozones y rabiones) evaluando la abundancia y la composición de especies y de los grupos funcionales de alimentación (GFAs).

» Estudiar la dinámica temporal de los ensambles de invertebrados en dos periodos hidrológicos (aguas bajas y aguas altas) a escala de arroyo (arroyos de pastizales naturales y arroyos forestados con pináceas) y a escala de hábitat (macrófitas, pozones y rabiones) evaluando la abundancia y la composición de especies y de los GFAs.

» Analizar la variación espacial y la sucesión del ensamble de invertebrados a escala de arroyo (en arroyos de pastizales naturales y en arroyos forestados con pináceas) y a escala de hábitat en sustratos colocados experimentalmente (paquetes de acículas y paquetes de hilo plástico) evaluando la abundancia y la composición de especies y de los GFAs.

Área de estudio

El área de estudio comprende arroyos de la cuenca imbrífera superior del río Ctalamochita (Tercero) perteneciente a la subcuenca Carcarañá (Fig. 1.1). Esta subcuenca está formada por arroyos que nacen entre los 800 y los 1500 m s.n.m. en la falda oriental de las Sierras de los Comechingones en la provincia de Córdoba (Argentina). Los ríos y arroyos serranos de esta región presentan lechos rocosos, erosivos, con abundantes saltos, rápidos y ollas. Los cursos de agua se caracterizan por un régimen de tipo torrencial, donde en épocas de caudal pico se suma gran cantidad de sedimentos de granulometría variada (Cabido *et al.*, 2003).

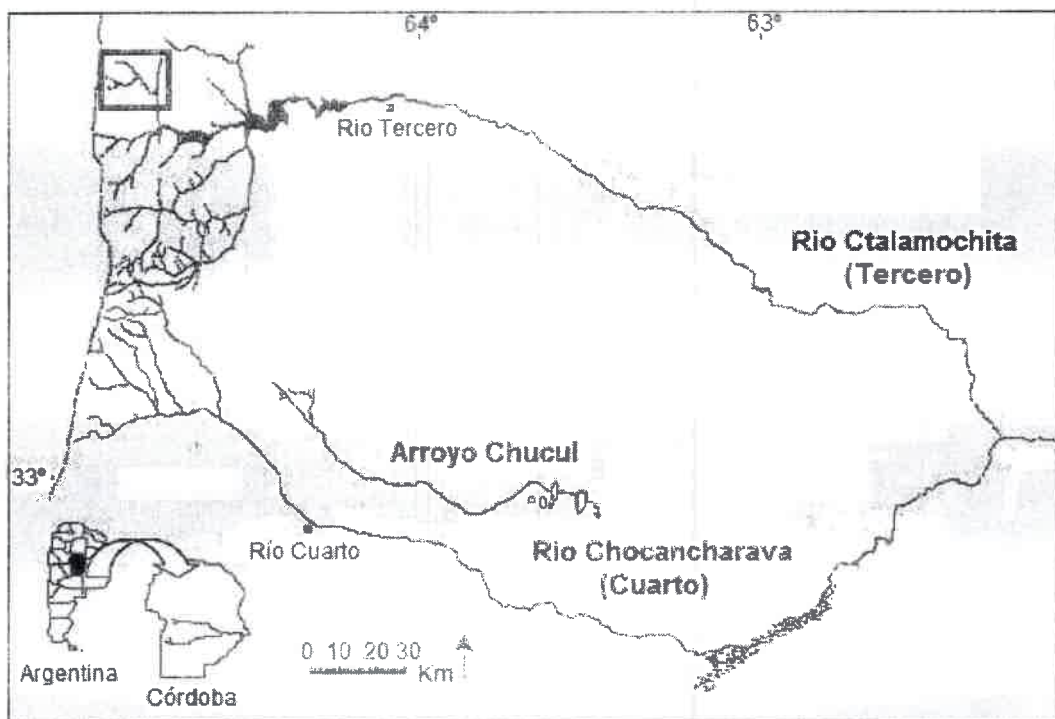


Fig. 1.1 Subcuenca Carcarañá. El recuadro señala el área donde se localizan los arroyos de estudio pertenecientes a la subcuenca del arroyo Santa Rosa, tributario del río Ctalamochita. La línea discontinua a la izquierda representa la divisoria de aguas de la sierra de los Comechingones.

La región se caracteriza por un clima de altura, con bajas temperaturas, precipitaciones irregulares concentradas en una sola estación y nevadas

ocasionales en el período invernal. La temperatura media anual es de 16°C, disminuyendo a 10°C a partir de los 2.000 m s.n.m., con mínimas medias de 9°C y 5°C respectivamente (Capitanelli, 1979). Las precipitaciones medias anuales son cercanas a 1.000 mm, disminuyendo hacia el este a 750 mm. A partir de datos pluviométricos (DIPAS) de dos estaciones ubicadas en Villa Alpina (1.330 m s.n.m., período 1978-2001) y en Villa los Reartes (780 m s.n.m., período 1941-2001) se determinó que el 80% de las precipitaciones se produce entre los meses de octubre y abril inclusive, con registros que superan los 50 mm mensuales. Existe una gran amplitud de las medias mensuales, que van desde 10 mm en época seca, a 240 mm en la lluviosa. Por otra parte, se produce una disminución marcada de las precipitaciones con el descenso de altura. En Villa Alpina, localidad más cercana a los sitios de muestreo, los mayores registros superan los 230 mm mensuales en el mes de enero (Pasquini *et al.*, 2004).

Las Sierras de los Comechingones, donde se ubican los arroyos de este estudio, son el cordón de mayor extensión transversal, humedad y altura de las sierras de Córdoba. Su litología es compleja, dominada en las partes bajas por rocas metamórficas y en las partes altas por rocas ígneas. En esta región la alteración del complejo metamórfico es marcada debido a una mayor humedad y a la existencia de planos de esquistosidad subverticales que favorecen la elevada meteorización lo que ha originado suelos favorables para la implantación de coníferas (Cabido *et al.*, 2003).

Estas Sierras, según su vegetación, se sitúan en el Distrito Chaqueño Serrano (Cabrera, 1976). La distribución de las especies vegetales evidencia una secuencia de estratos altitudinales. Las principales unidades de vegetación que pueden observarse son Bosque, Estepa arbustiva ("romerillal"), Estepa herbácea ("pastizal") y Pradera (Suárez & Vischi, 1997). En la unidad Bosque, que se extiende desde los 700 hasta los 1.100 m s.n.m., se han delimitado cuatro comunidades (Vischi *et al.*, 1999a; Oggero & Arana, 2012): Bosque de molles (*Lithrea molleoides* (Vell.) Engl.), Bosque de cocos (*Zanthoxylum coco* Gillies ex Hook. f. & Arn.), Bosque de espinillos con carquejilla (*Vachellia caven* (Molina) Seigler & Ebinger var. *dehiscens* Burkart ex Ciald - *Baccharis articulata* (Lam.) Pers) y Bosque de espinillos con tala (*Vachellia caven*-*Celtis*

ehrebergiana (Klotzsch) Liebm.). A esta unidad le sigue la Estepa arbustiva que se ubica en zonas rocosas de manera dispersa desde los 800 hasta los 950 m s.n.m.; florísticamente es muy heterogénea, pero expresa su identidad a través de un grupo de especies de alta constancia, entre las cuales encontramos *Heterothalamus alienus* (Spreng.) Kuntze (romerillo), *Acanthostyles buniifolius* (Hook. & Arn.) R.M. King & H. Rob., *Baccharis articulata* (Lam.) Pers (carquejilla) y *Schizachyrium condensatum* (Kunth) Nees (Vischi *et al.*, 1999b). Los arroyos estudiados se sitúan en la Estepa herbácea, que está presente por encima de los 800 m s.n.m. y está caracterizada por la presencia conspicua de *Festuca hieronymi* Hack., *Nassella filiculmis* (Delile) Barkwoth, *Schizachyrium condensatum* y *Eragrostis airoides* Nees (Vischi *et al.*, 1999b). La pradera se ubica en relación a lugares con suelo incipiente y humedad elevada, sin límite altitudinal estricto. Estas unidades de vegetación se intercalan en su distribución, constituyendo una matriz heterogénea del paisaje serrano (Suarez & Vischi, 1997; Vischi *et al.*, 1999b). Algunos autores sugieren que estos ambientes poseen en parte un origen antrópico (Cingolani *et al.*, 2008). Los prolongados periodos de pastoreo por animales domésticos, la utilización del fuego como estrategia de manejo y el incremento de procesos erosivos habría llevado al retroceso de los bosques y a la modificación de los pastizales naturales (Pucheta *et al.*, 1997; Cingolani *et al.*, 2003; Renison *et al.*, 2006).

Desde la década del 70 y a consecuencia de un plan nacional para fomentar la industria forestal, el área serrana de pastizales fue extensamente forestada, alcanzando aproximadamente a 36.000 ha de bosques implantados con pinos (Plevich *et al.*, 2002). Actualmente este número habría disminuido a la mitad por la cosecha de las plantaciones y los incendios forestales (J. Pollice 2015, com. pers.). El árbol dominante en las plantaciones es el pino ellioti (*Pinus elliotii* Engelm), nativo del sudeste de Estados Unidos. En la zona se encuentran además plantaciones de menor extensión de *Pinus radiata* D. Don y *Pinus taeda* L. Una característica de la actividad forestal en el área fue la implantación de ejemplares de pino en casi la totalidad de las cuencas o subcuencas cubriendo particularmente las riberas de los arroyos serranos.

Para este estudio se seleccionaron tres pares de arroyos de orden similar en sitios de semejante altitud, pendiente, exposición y superficie de drenaje (Tabla 1.1, Fig. 1.2), pertenecientes a la subcuenca del arroyo Santa Rosa. Tres de los arroyos seleccionados discurren a través de bosques implantados de *Pinus elliottii* (situación problema) y tres en pastizales serranos (situación de referencia) (Fig. 1.3).

Tabla 1.1 Ubicación geográfica y características de los sitios de muestreo

	PAR 1		PAR 2		PAR 3	
	PASTIZAL	BOSQUE	PASTIZAL	BOSQUE	PASTIZAL	BOSQUE
Coordenadas	31°58'56" S 64°43'25" O	31° 58'12" S 64° 43'49" O	31°58'52" S 64°46'29" O	31° 58'24" S 64° 45'15" O	31°58'47" S 64°48'41" O	31°59'22" S 64°48'44" O
Altitud (m snm)	1130	1159	1157	1121	1175	1144
Sup. de la cuenca (ha)	31	27	88	142	87	89



Fig. 1.2. Arroyos seleccionados para el estudio, pertenecientes a las nacientes de la subcuenca del arroyo Santa Rosa (subcuenca Carcarañá, Córdoba, Argentina). Con números se indican los pares de arroyos muestreados 1, 2 y 3; con letras la vegetación en cada cuenca P: pastizal y F: Forestación de pinos.

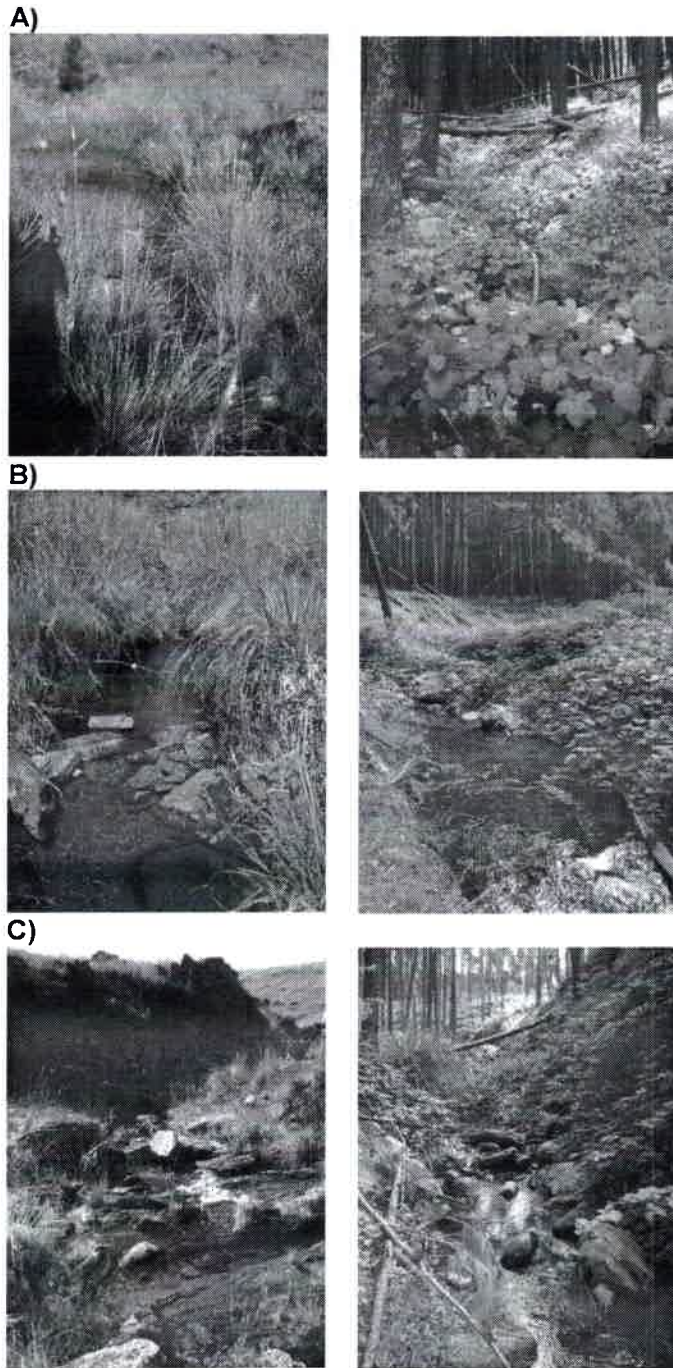


Fig. 1.3. Arroyos muestreados en la subcuenca del arroyo Santa Rosa. A) par 1, B) par 2 y C) par 3. Las imágenes de la izquierda corresponden a arroyos en pastizales y las de la derecha a arroyos en bosques de pino.

CAPITULO II

Ensamblajes de invertebrados asociados a diferentes hábitats fluviales

Introducción

Los sistemas lóticos están estructurados por variables bióticas y abióticas que interactúan a múltiples escalas temporales y espaciales y que operan de modo jerárquico desde los niveles mayores a los menores (Poff, 1997; Allan, 2004; Parsons & Thoms, 2007; Johnson & Hering, 2010). De esta manera, el estudio del impacto de los diferentes usos de la tierra en ambientes lóticos puede ser abordado desde múltiples escalas (Allan *et al.*, 1997; Fausch *et al.*, 2002; Townsend *et al.*, 2003). En arroyos de cabecera, la escala de tramo (~10m) se encuentra caracterizada por unidades de menor escala, macrohábitat (~1m), dominadas por rabiones y pozones (Frissell *et al.*, 1986; Poff, 1997). Estas unidades funcionales de hábitat difieren en velocidad de corriente, profundidad, tipo de sustrato y en la importancia relativa del transporte, la retención y la producción de los recursos basales, tales como la materia orgánica particulada o el perifiton (Rosenfeld & Hudson, 1997; Whitley & Rabeni, 2000; Masi & Miserendino, 2009; Hoover *et al.*, 2010).

Los hábitats de rabiión se caracterizan por ser áreas de erosión, turbulentas, oxigenadas y heterogéneas mientras que los pozones son hábitats donde el agua fluye de forma lenta, de deposición de materiales y tienen una mayor profundidad. De acuerdo con el concepto del hábitat modelador ("habitat templet", Southwood, 1977, 1988; Townsend & Hildrew, 1994), el cual propone que el hábitat es el principal escenario donde la evolución forja las estrategias de historia de vida de los organismos, la heterogeneidad espacial y temporal de los hábitats actúan como dos componentes muy importantes en la organización de las comunidades acuáticas. Las características hidráulicas y morfológicas de los ríos tales como profundidad, velocidad de corriente, turbulencia y tipo de flujo, son cruciales para la estructuración de los hábitats y determinan en

consecuencia la distribución de los organismos acuáticos (Statzner & Higler, 1986; Brooks *et al.*, 2005; Urbanič *et al.*, 2005; Buffagni *et al.*, 2010).

En sistemas de cabecera, los rabiones y pozones ofrecen una gran heterogeneidad espacio-temporal en relación al tipo de sustrato, a la velocidad de corriente y a los recursos disponibles, generando grandes contrastes en la composición y estructura de las comunidades acuáticas (Brooks *et al.*, 2005; Kobayashi *et al.*, 2012). Numerosos estudios han reportado diferencias en los ensambles de invertebrados y su organización funcional entre estos hábitats fluviales. En general se ha encontrado que los rabiones sustentan comunidades más ricas y diversas (Brown & Brussock, 1991; Velásquez & Miserendino, 2003; Townsend *et al.*, 2004; Chesire *et al.*, 2005; Halwas *et al.*, 2005; Bonada *et al.*, 2006; Principe *et al.*, 2010a). Además, el número de taxa exclusivos para cada hábitat es variable, algunos autores reportan un mayor número de taxa exclusivos en rabiones (Bonada *et al.*, 2006) mientras que otros han documentado números más elevados en pozones (Silveira *et al.*, 2006).

Dentro de los componentes bióticos de los ecosistemas acuáticos, las macrófitas actúan como estructuras físicas incrementando la complejidad y heterogeneidad de los hábitats acuáticos (Thomaz & da Cunha, 2010). Estas plantas colonizan generalmente áreas poco profundas y su metabolismo modifica las propiedades fisicoquímicas de la columna de agua alterando el reciclado de nutrientes, el oxígeno disuelto, el carbono inorgánico, el pH y la alcalinidad (Mack *et al.*, 2000; Caraco & Cole, 2002; Camargo *et al.*, 2003). Además modifican las características hidráulicas del cauce, reduciendo la velocidad de la corriente y favoreciendo la retención del sedimento y de la materia orgánica (Sand-Jensen & Mebus, 1996; Argentina *et al.*, 2010). De este modo las macrófitas alteran la química del agua, la estructura del hábitat y los recursos alimentarios disponibles influyendo sobre la estructura de los ensambles de invertebrados fitófilos (Humphries, 1996; Thomaz & da Cunha, 2010). Se ha reportado que la diversidad de macroinvertebrados fitófilos es mayor en macrófitas de arquitectura más compleja (Taniguchi *et al.*, 2003; MacAbendroth *et al.*, 2005; Warfe & Barmuta, 2006; Thomaz *et al.*, 2008). Asimismo, muchas especies de macroinvertebrados viven exclusivamente

asociadas a determinadas macrófitas porque alguna etapa de su ciclo vital (ej: oviposición) depende exclusivamente de la planta (Gopal & Goel, 1993; Feijó & Menéndez, 2009). De esta forma las macrófitas aportan un componente estructural a los arroyos que incrementa la diversidad de especies, no sólo de invertebrados sino también de peces y anfibios (Grenouillet *et al.*, 2000; Argentina *et al.*, 2010).

La adecuada comprensión acerca del funcionamiento individual de cada hábitat fluvial y de su contribución a la heterogeneidad de un sistema lótico, y en particular el conocimiento acerca de cómo los procesos ecológicos que en ellos ocurren resultan alterados por diferentes usos de la tierra resulta de suma importancia para la elaboración de adecuadas estrategias de manejo (Bonada *et al.*, 2006). Algunos autores han reportado poca variación en los resultados obtenidos del monitoreo de un sitio en relación a la cantidad de hábitats fluviales considerados (Ostermiller & Hawkins, 2004; Gerth & Herlihy, 2006), mientras que otros hallaron que algunos impactos antropogénicos son sustancialmente más evidentes en hábitats particulares (Roy *et al.*, 2003b). Así, se podrían simplificar los programas de monitoreo a un solo hábitat fluvial y de esta manera optimizar las estrategias reduciendo costos (Chessman *et al.*, 2007). Para efectuar estas simplificaciones se debe conocer de qué manera la biodiversidad de un hábitat particular refleja lo que ocurre en otros hábitats y en el ecosistema fluvial como un todo (Curry *et al.*, 2012).

Los cambios en el uso de la tierra tales como la implantación de bosques de pino producen alteraciones notables en los ecosistemas lóticos modificando los hábitats fluviales. Las pináceas debido a su naturaleza perenne moderan el ingreso de luz al cuerpo de agua durante todo el año, y aportan grandes cantidades de materia orgánica. Las ramas y troncos caídos constituyen un elemento estructural importante en el lecho de los arroyos forestados y disminuyen el flujo de agua generando ambientes estables y profundos (Richardson, 2008). Adicionalmente, se ha documentado que la alteración en la irradiación que llega al cuerpo de agua, provoca una disminución en la productividad algal (Hill *et al.*, 1995; Thompson & Townsend, 2005) y es el principal factor determinante de la distribución y abundancia de macrófitas (Loo *et al.*, 2009; Wood *et al.*, 2012). En el área de estudio se ha reportado que la

forestación de pastizales con pinos exóticos afecta negativamente a la fauna de invertebrados acuáticos en ambientes de rabión (Márquez *et al.*, 2015), pero aun no se ha explorado la estructura taxonómica y funcional de los ensamblajes asociados a pozones y macrófitas.

Debido a la alteración de los recursos que ingresan al cuerpo de agua en los arroyos forestados (luz y material alóctono) (Thompson & Townsend, 2005), se espera que la composición y estructura de los ensamblajes de invertebrados resulte alterada en los tres hábitats fluviales, con una dominancia de pocas especies capaces de explotar el nuevo recurso y la desaparición de las especies más sensibles. El impacto de las forestaciones sobre la fauna de invertebrados de los arroyos podría ser más notorio en los rabiños debido a la disminución de caudal y velocidad de corriente dada por las plantaciones (Jobbagy *et al.*, 2013). Asimismo, los troncos caídos disminuyen el flujo de agua generando ambientes más estables y profundos. En consecuencia, tales modificaciones afectarían de manera más marcada los hábitats de rabión, los cuales albergan una mayor diversidad de organismos. Adicionalmente, el sombreado producto del dosel de los pinares podría ocasionar tanto una reducción en la abundancia de las macrófitas como un cambio en la identidad de las mismas, afectando la estructura de este hábitat (Loo *et al.*, 2009; Wood *et al.*, 2012). Estas alteraciones repercutirían negativamente en el ensamblaje de macroinvertebrados fitófilos típicos de los arroyos serranos de pastizal.

La forestación con pináceas de pastizales serranos puede producir variadas respuestas en la estructura trófica de los ensamblajes asociados a los diferentes hábitats fluviales. La abundancia de invertebrados desmenuzadores en arroyos forestados puede aumentar debido al incremento de materia orgánica gruesa de origen terrestre, sin embargo, se ha observado que los desmenuzadores no son abundantes en los arroyos serranos (Principe *et al.*, 2010b). Alternativamente, si los invertebrados en los arroyos de pastizales fueran generalistas, pudiendo utilizar como recurso alimenticio tanto al perifiton como a la materia vegetal alóctona, la diversidad podría no ser afectada manteniéndose una comunidad con similar composición taxonómica. Se conoce que las poblaciones de invertebrados acuáticos de arroyos pedemontanos de Córdoba están adaptadas a gradientes ambientales

temporales y espaciales de amplio espectro (Corigliano, 1998; Principe *et al.*, 2007) lo que sugiere que el cambio en la estructura trófica de la comunidad podría ser de baja magnitud.

Los rabiones, pozones y los parches de macrófitas, debido a su complejidad física y estructural, constituyen tres hábitats contrastantes para las comunidades de invertebrados y su estudio es fundamental para el entendimiento integral del impacto de las forestaciones sobre la biodiversidad de esta fracción biótica en arroyos que drenan pastizales de altura.

Objetivos específicos

» Establecer la composición comunitaria de los invertebrados bentónicos a escala de hábitat en arroyos de pastizales para generar información de base sobre la condición de referencia de la biodiversidad de las nacientes fluviales de la Sierra de los Comechingones.

» Analizar la variación espacial de los ensamblajes de invertebrados a escala de arroyo (arroyos de pastizales naturales y arroyos forestados con pináceas) y a escala de hábitat (macrófitas, pozones y rabiones) evaluando la abundancia y la composición de especies y de los grupos funcionales de alimentación (GFAs).

» Estudiar la dinámica temporal de los ensamblajes de invertebrados en dos periodos hidrológicos (aguas bajas y aguas altas) a escala de arroyo (arroyos de pastizales naturales y arroyos forestados con pináceas) y a escala de hábitat (macrófitas, pozones y rabiones) evaluando la abundancia y la composición de especies y de los GFAs.

Materiales y métodos

En cada uno de los seis arroyos en estudio (3 forestados con pinos y 3 en pastizales) se seleccionó un tramo representativo de 50 m en el que se cuantificó la superficie cubierta por rabiones y pozones. Para el cálculo de esta superficie, se midió el ancho del canal y la distancia ocupada por rabiones y

pozones en una transecta longitudinal de 50 m paralela al lecho del arroyo, obteniéndose el porcentaje de su cobertura para cada arroyo. Paralelamente, en cada tramo de 50 m se analizó la abundancia y composición de especies de macrófitas en el cauce de los arroyos y se identificó la macrófita dominante en el tramo para la toma de muestras de invertebrados sobre esos parches (espacio físico del arroyo colonizado por plantas acuáticas). Además, visualmente se determinó:

- » Cobertura: % de cobertura de macrófitas.
- » Complejidad específica: cantidad de especies de macrófitas por parche (1- una especie, 2- dos especies, 3- más de dos especies).
- » Arreglo espacial de los parches: número y tamaño de los parches (1- pocos y pequeños, 2- muchos y pequeños, 3- grandes).
- » Densidad por parche: 1- poca, 2- media, 3- alta.

En cada arroyo se obtuvieron muestras de invertebrados acuáticos en tres hábitats fluviales: rabiones, pozones y macrófitas (Fig. 2.1); y en dos periodos hidrológicos contrastantes en la región: aguas altas (febrero/marzo 2012) y aguas bajas (agosto 2012). En rabiones se obtuvieron dos muestras de bentos utilizando una red Surber (superficie: 0,09 m², malla: 300 µm) mientras que en los pozones se colectaron cuatro muestras mediante un muestreador Hess (superficie: 0,07m², malla: 300 µm). Para el estudio de los invertebrados fitófilos, se obtuvieron 4 muestras de invertebrados en cada arroyo sobre diferentes parches de la macrófita más abundante. Para el muestreo de invertebrados fitófilos se utilizó un copo entomológico de volumen conocido (diámetro: 32 cm, malla: 300 µm). Las muestras fueron conservadas en formol al 4%.

En cada arroyo se midió temperatura del agua, pH y conductividad con un sensor portátil (Multiparameter PCSTestr 35, Eutech - Oakton), además se extrajeron muestras de agua para el análisis químico en laboratorio que fue llevado a cabo por el Departamento de Geología de la UNRC. En noviembre de 2011 se tomaron medidas de la intensidad lumínica sobre el cuerpo de agua (radiación activa fotosintética, PAR, por sus siglas en inglés) en un tramo de

50 metros en cada arroyo, con un sensor de irradiancia escalar cuántico QSL-2100 (Biospherical Instruments, Inc., San Diego, California). La intensidad obtenida corresponde a la incidencia de la totalidad de fotones en la banda de 400 a 700 nm. Para cada hábitat fluvial se registró la profundidad y la velocidad de corriente en cada sitio de toma de muestras utilizando una varilla graduada y un velocímetro digital Global Flow Probe FP101.

Las muestras fueron procesadas por métodos de centrifugación manual, lavado, decantación, filtración y separación a mano y con pinzas entomológicas de los invertebrados en el laboratorio. Los invertebrados presentes en cada muestra fueron identificados hasta la menor categoría taxonómica posible utilizando claves especializadas de la fauna de agua dulce de Sudamérica (Domínguez & Fernández, 2009). Adicionalmente, los invertebrados fueron asignados a los Grupos Funcionales Alimentarios (GFA) correspondientes utilizando bibliografía específica: colectores de depósito (CD), colectores filtradores (CF), raspadores (R), desmenuzadores (D) y depredadores (P) (Merritt & Cummins, 1996; 2006; Tomanova *et al.*, 2006; Príncipe *et al.*, 2010; Reynaga & Dos Santos, 2012). La abundancia de los macroinvertebrados se expresó como número de individuos por m². Para el cálculo de la densidad por unidad de superficie de las muestras de invertebrados fitófilos se extendieron los ejemplares de macrófita muestreados de manera de ocupar completamente un rectángulo, estimando así la superficie ocupada.

Adicionalmente, se realizó el procesamiento de la materia orgánica presente en las muestras extraídas de rabiones durante el periodo de aguas altas. Una vez separados los invertebrados de la muestra, se clasificó la materia orgánica en hojarasca y material leñoso y se la colocó en la estufa durante 48 hs a 60° C para conocer el peso seco de materia orgánica gruesa en cada muestra (modificado de Pozo *et al.*, 2009). Este valor se usó como medida de la acumulación de MOPG en el lecho de cada arroyo.

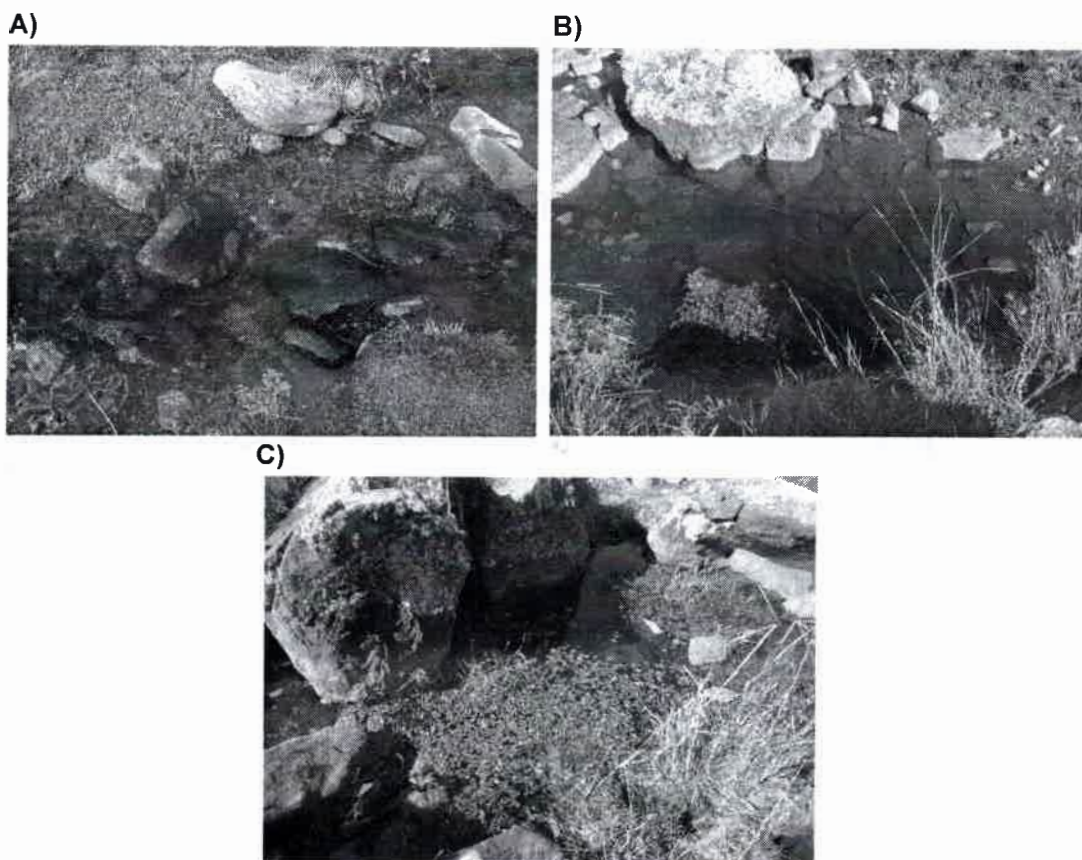


Fig. 2.1. Hábitats muestreados en los tres pares de arroyos de la subcuenca del arroyo Santa Rosa. A) rabi6n, B) poz6n, C) parche de macrófitas.

Análisis de datos

Para comparar las variables fisicoquímicas registradas en los arroyos se realizaron ANOVAs de dos vías tomando como factores la “vegetación ribereña” (pastizal y forestación de pinos) y el “periodo hidrológico” (aguas altas y aguas bajas), además se consideró la interacción entre estos factores. Los datos de conductividad, sólidos disueltos totales (SDT) y concentración de sulfatos fueron transformados por la función $\text{Log}_{10} Y$ para cumplir con los supuestos requeridos para el análisis. Los valores de peso seco de hojarasca cuantificados en los rabiones de aguas altas se compararon entre arroyos forestados y en pastizales mediante ANOVA de una vía (factor vegetación ribereña). La comparación de la irradiancia PAR y de la composición porcentual

de los diferentes hábitats entre arroyos con diferente vegetación ribereña también se realizó mediante ANOVAs de una vía.

Para la comparación de los datos de velocidad de corriente en rabiones se utilizó un ANOVA de dos vías usando como factores "vegetación ribereña" y "periodo hidrológico". El factor "hábitat" se excluyó de la comparación debido a que no se registraron valores de velocidad de corriente en pozones y parches de macrófitas por el escaso flujo en estos hábitats. Para la comparación de los valores de profundidad se utilizó ANOVA de tres vías: factor vegetación ribereña (pastizal y forestación de pinos), periodo hidrológico (aguas bajas y aguas bajas) y hábitat fluvial (rabión, pozón y parches de macrófitas). Para todos los ANOVAs realizados la validación de los supuestos se efectuó analizando el gráfico de residuos vs predichos y la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk. En todos los casos, las comparaciones múltiples *a posteriori* fueron realizadas mediante la prueba de DGC (Di Rienzo- Guzman-Casanoves).

El estudio de la composición de los ensambles se llevó a cabo analizando la abundancia de los diferentes taxa y su identidad taxonómica mediante análisis multivariados, curvas de rango abundancia y el método del valor indicador. Para comparar los ensambles de invertebrados presentes en los tres hábitats fluviales (rabión, pozón y parches de macrófitas) de arroyos forestados con pinos y en pastizales durante los dos periodos hidrológicos se aplicó un Análisis de Correspondencias (AC) utilizando el programa estadístico CANOCO versión 4.02 (ter Braak & Smilauer, 1998). Este análisis se realizó con el promedio de las muestras por hábitat, vegetación y período hidrológico para simplificar su interpretación, ya que se verificó que el análisis realizado con la totalidad de las muestras mostraba el mismo patrón. Se utilizó el Procedimiento de Permutación de Respuestas Múltiples (PPRM) para evaluar la significancia estadística de los grupos obtenidos por el AC. Se corrieron 1000 permutaciones. Este procedimiento se realizó en el programa estadístico PC-Ord para Windows 4.25 (McCune & Mefford, 1999).

Para el análisis de la composición de los ensambles de invertebrados en cada uno de hábitats fluviales, se realizaron tres AC adicionales, cada uno de ellos incluyendo exclusivamente las muestras de rabión, pozón o macrófitas

con el objeto de diferenciar los efectos de la forestación y del periodo hidrológico. Estos análisis fueron realizados con el promedio de muestras por arroyo ya que simplificó la visualización y mostró el mismo resultado que el AC realizado con la totalidad de las muestras de cada hábitat. Se utilizó el mismo procedimiento de PPRM para evaluar la significancia estadística de los grupos obtenidos por los AC.

Se confeccionaron curvas de rango-abundancia para comparar la composición taxonómica de los ensamblajes asociados a los tres hábitats teniendo en cuenta la vegetación ribereña de los arroyos y el periodo hidrológico. Dichas curvas se construyeron con el Log_{10} de la abundancia relativa de invertebrados y se excluyeron los taxa con abundancia relativa menor al 1%. Adicionalmente, se obtuvieron taxa indicadores de los arroyos con diferente vegetación ribereña (pastizal y forestación de pinos) en los ensamblajes de invertebrados presentes en cada hábitat fluvial (rabión, pozón y macrófitas). Para este análisis se utilizó el método del valor indicador (IndVal Method, Dufrêne & Legendre, 1997) realizado en el programa estadístico PC-Ord para Windows 4.25 (McCune & Mefford, 1999). Se consideraron como taxa indicadores aquellos que presentaron valores superiores al 50% y $p < 0,05$ (Test de Montecarlo) (Dufrêne & Legendre, 1997).

Para el análisis de la estructura de los ensamblajes de invertebrados presentes en cada hábitat se calcularon atributos emergentes que se independizan de la identidad taxonómica y caracterizan los ensamblajes con un único valor. Se analizaron ocho atributos: abundancia total (inv.m^{-2}), riqueza taxonómica, diversidad, equitatividad, riqueza de Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (EPT), abundancia EPT, % EPT (abundancia EPT/ abundancia total) y la riqueza EPT en relación a la riqueza EPT más la de Odonata, Coleoptera y Heteroptera (EPT/EPT+OCH). En todos los casos, los valores fueron obtenidos para cada unidad de muestreo (Surber, Hess, copo entomológico). Para el cálculo de la diversidad y equitatividad se utilizaron los índices de Shannon–Wiener (\log_{10}):

Diversidad:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_{10} p_i$$

Equitatividad:

$$J' = \frac{H'}{\log_{10} S}$$

donde:

p_i = proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos

S = número de especies

Para comparar estos atributos estructurales se utilizaron modelos lineales generales y mixtos (MLGM) de tres factores fijos (vegetación ribereña, periodo hidrológico y hábitat) utilizando el software InfoStat con el implemento de una interface con la plataforma R (Di Rienzo *et al.*, 2012; R Core Team, 2013). En la confección de los modelos se incluyeron los factores "pares", "arroyos" y "réplicas" como factores aleatorios (réplica anidada dentro de arroyos y arroyos anidados dentro de par). La validación de los supuestos se efectuó analizando los gráficos de residuos vs predichos estandarizados y el Q-Q plot de residuos estandarizados. Los datos de abundancia total y de abundancia EPT fueron transformados por $\log_{10} Y$ para cumplir con los supuestos requeridos para el análisis. La prueba DGC (Di Rienzo- Guzman-Casanoves) fue utilizada para las comparaciones múltiples *a posteriori*.

El análisis de la estructura trófica de los ensamblajes de invertebrados se realizó mediante índices unimétricos y análisis multivariado. Se aplicó un AC para el estudio de la abundancia absoluta de los GFAs. Este análisis se realizó con el promedio de las muestras por hábitat, vegetación y periodo hidrológico para simplificar su interpretación, ya que se verificó que el análisis realizado sin promediar mostró el mismo patrón. Se utilizó el Procedimiento de Permutación de Respuestas Múltiples (PPRM) para evaluar la significancia estadística de los grupos obtenidos por el AC.

Adicionalmente, se analizó la abundancia absoluta y la riqueza de los cinco GFAs (colectores de depósito, colectores filtradores, raspadores, desmenuzadores y depredadores) utilizando el mismo diseño estadístico que para los atributos estructurales de los ensamblajes (MLGM de tres factores fijos y tres aleatorios). La validación de los supuestos se efectuó analizando los gráficos de residuos vs predichos estandarizados y el Q-Q plot de residuos

estandarizados. Los datos de abundancia absoluta de los GFAs fueron transformados en $\text{Log}_{10} Y$ para cumplir con los supuestos requeridos para el análisis. El test DGC (Di Rienzo- Guzman- Casanoves) fue utilizado para las comparaciones múltiples *a posteriori*.

Resultados

Caracterización de los arroyos

Los arroyos forestados con pinos exhibieron una fuerte reducción en la radiación lumínica, mostrando en promedio un cuarto del valor de los arroyos de pastizal (DGC *pos hoc* test, $p < 0,05$) (Tabla 2.1 y 2.2). Por otra parte, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el pH, la conductividad, los SDT y la dureza total del agua con respecto a la vegetación ribereña ni al periodo hidrológico. La temperatura del agua fue la única variable que presentó una interacción significativa registrándose el menor valor ($10,33^{\circ}\text{C}$) en los arroyos forestados durante aguas bajas (invierno). Respecto a los iones medidos, la concentración de nitratos varió en relación al periodo hidrológico, siendo más elevada durante aguas altas (DGC *pos hoc* test, $p < 0,05$) (Tabla 2.1 y 2.2). Solamente se registraron carbonatos en los arroyos en pastizales durante el periodo de aguas altas y no se detectó la presencia de nitritos en ninguno de los arroyos en estudio (Tabla 2.1).

En contraste con la irradiancia PAR, la MOPG en forma de hojarasca fue significativamente mayor en los arroyos forestados con pinos (rabiones de Forestación de pinos: $167,88 \pm 159,11$ g PS; rabiones de Pastizal: $17,66 \pm 7,22$ g PS; ANOVA: $F_{\text{vegetación}(1;10)} = 5,33$; $p = 0,0435$). Mientras que el material leñoso estuvo presente exclusivamente en los arroyos forestados (abundancia = $15,66 \pm 24,22$ g PS).

Tabla 2.1. Resultados de las variables físico-químicas registradas en los arroyos estudiados, en los periodos hidrológicos de aguas altas (AA) y aguas bajas (AB). Se muestra el valor promedio y desvío estándar para cada variable.

	PASTIZAL		FORESTACIÓN	
	AB	AA	AB	AA
T°agua (°C)	15,2 (1,6)	18,8 (1,1)	10,33 (1,1)	19,70 (0,9)
Radiación Lumínica PAR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	2028 (169)	-	533 (353)	-
pH	8,23 (0,32)	8,00 (0,15)	7,83 (0,17)	7,70 (0,1)
Conductividad ($\mu\text{S.cm}^{-1}$)	150,33 (65,23)	126,77 (66,23)	169,00 (34,59)	151,53 (32,78)
SDT(mg.l^{-1})	135,67 (59,85)	122,67 (64,31)	151,67 (31,52)	139,00 (27,78)
Carbonato (mg.l^{-1})	2,83 (2,26)	0	0	0
Bicarbonato (mg.l^{-1})	82,10 (40,21)	76,67 (45,7)	97,50 (22,22)	85,00 (17,5)
Sulfato (mg.l^{-1})	10,63 (3,35)	11,17 (3,47)	10,60 (0,23)	13,37 (2,59)
Nitrato (mg.l^{-1})	0,33 (0,33)	1,33 (0,33)	0	2,33 (0,88)
Nitrito (mg.l^{-1})	0	0	0	0
Dureza total (meq.l^{-1})	1,90 (0,67)	1,23 (0,78)	1,53 (0,41)	1,27 (0,32)

SDT= Sólidos disueltos totales.

- no se midió

Tabla 2.2. Comparación de las variables físico químicas de los arroyos mediante ANOVAs de dos factores: vegetación ribereña (pastizal y forestación de pinos) y periodo hidrológico (aguas altas y aguas bajas). Gl: vegetación (1; 8), periodo (1; 8), vegetación x periodo (1; 8).

	Vegetación		Periodo		Vegetación x Periodo	
	F	p	F	p	F	p
T° agua	2,61	0,145	28,52	0,001	5,55	0,046
Radiación Lumínica PAR	204,44	<0,001	-	-	-	-
pH	3,02	0,12	0,83	0,389	0,06	0,81
Conductividad	0,79	0,401	0,26	0,625	0,04	0,848
SDT	0,68	0,434	0,13	0,724	0,02	0,889
Bicarbonato	0,13	0,733	0,07	0,796	0,01	0,919
Sulfato	0,51	0,497	0,31	0,592	0,10	0,755
Nitrato	0,44	0,524	11,11	0,010	1,78	0,219
Dureza total	0,08	0,779	0,66	0,441	0,12	0,737

SDT= Sólidos disueltos totales.

Caracterización de los hábitats fluviales

En los sitios muestreados en los arroyos de pastizal, el 54% del tramo correspondió en promedio a rabiones y el 46% a pozones. Con respecto a los arroyos forestados con pinos, el porcentaje se invirtió (rabiones: 46%, pozones: 54%), aunque esta diferencia en la composición porcentual en relación al tipo de vegetación ribereña no resultó significativa (ANOVA: $F_{\text{vegetación}(1;4)}=0,97$; $p=0,379$).

Se identificaron 18 especies de macrófitas pertenecientes al tipo funcional emergente. Se observó una marcada diferencia en la riqueza específica de macrófitas en relación al tipo de vegetación ribereña, registrándose 16 especies en los arroyos de pastizal y 6 especies en los arroyos forestados con pinos (Tabla 2.3). El porcentaje de cobertura de macrófitas fue variable en los pares de arroyos con diferente vegetación ribereña (Tabla 2.4). En los arroyos en pastizales, se registró un alto porcentaje de cobertura en el arroyo del par 1 (70%), mientras que en los otros dos la cobertura fue escasa. Respecto a los arroyos forestados con pinos se registró una elevada cobertura de macrófitas en dos de ellos (arroyo forestado: par 1 y 2), mientras que en el arroyo del par 3 solamente el 5% del cauce estuvo cubierto. La cobertura media fue mayor en los arroyos forestados (44%) que en los de pastizal (26%) pero esta diferencia no presentó significancia estadística (ANOVA: $F_{(1;10)}= 0,84$; $p=0,382$). Los parches de macrófitas estuvieron compuestos por al menos dos especies (Tabla 2.4). El arroyo de pastizal del par 1 y el forestado del par 2 fueron los que presentaron mayor riqueza específica en los parches. Los tres arroyos en los cuales se registró mayor cobertura de macrófitas estuvieron caracterizados por parches grandes con alta o media densidad de plantas, mientras que los arroyos con menor cobertura presentaron parches pequeños con densidades medias (Tabla 2.4). Las especies de macrófitas más frecuentes fueron *Hydrocotyle* spp., *Rorippa nasturtium-aquaticum* (L.) Hayek y *Ranunculus flagelliformis* Sm. de las cuales se obtuvieron muestras de invertebrados según su dominancia en cada sitio (Tabla 2.5).

Tabla 2.3. Especies de macrófitas relevadas en arroyos con diferente vegetación de ribera (pastizales y forestaciones de pinos). Todas las macrófitas registradas pertenecen al tipo funcional emergente.

	PASTIZAL	FORESTACIÓN
Magnoliopsida		
Fabales		
Fabaceae		
<i>Trifolium repens</i> L.		X
Apiales		
Apiaceae		
<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.	X	X
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L.f.	X	X
<i>Hydrocotyle modesta</i> Cham. & Schtdl	X	
Capparales		
Brassicaceae		
<i>Rorippa nasturtium-aquaticum</i> (L.) Hayek	X	X
Caryophyllales		
Polygonaceae		
<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx. Var	X	X
<i>staceum</i> (Baldwin ex Elliott) Gleason		
Rosales		
Crassulaceae		
<i>Crassula peduncularis</i> (Sm.) F. Meigen	X	
Ranunculales		
Ranunculaceae		
<i>Ranunculus flagelliformis</i> Sm.	X	
Asterales		
Asteraceae		
<i>Bidens pilosa</i> L.	X	
<i>Conyza sumatrensis</i> (Retz.) E. Walter.	X	
<i>Tagetes pusilla</i> Kunth	X	
Myrtales		
Onagraceae		
<i>Oenothera rosea</i> Aiton	X	
Equisetopsida		
Equisetales		
Equisetaceae		
<i>Equisetum bogotense</i> Kunth	X	
Liliopsida		
Commelinales		
Commelinaceae		
<i>Commelina erecta</i> L.var. <i>erecta</i>	X	
Cyperales		
Cyperaceae		
<i>Eleocharis parodii</i> Barros	X	
<i>Eleocharis bonariensis</i> Nees.	X	

<i>Pycreus megapotamicus</i> (Kunth) Nees.	X	
Juncales		
Juncaceae		
<i>Juncus capillaceus</i> Lam.		X
TOTAL	16	6

Tabla 2.4. Características de los parches de macrófitas presentes en arroyos de pastizal y forestados con pinos. Los números 1, 2 y 3 corresponden a los pares de cuencas (Ver Fig. 1.2).

	PASTIZAL			FORESTACIÓN		
	1	2	3	1	2	3
Cobertura (%)	70	1	10	80	50	5
Complejidad específica	3	2	2	2	3	2
Arreglo espacial	3	1	1	3	3	2
Densidad de individuos	3	2	2	3	2	2

Cobertura: % de cobertura de macrófitas; Complejidad específica: Cantidad de especies de macrófitas por parche (1- una especie, 2- dos especies, 3- más de dos especies); Arreglo espacial de los parches en el tramo: número y tamaño de los parches (1- pocos y pequeños, 2- muchos y pequeños, 3- grandes); Densidad por parche: 1- poca, 2- media, 3- alta.

Tabla 2.5. Especies de macrófitas en las cuales se obtuvieron muestras de invertebrados en arroyos con diferente vegetación ribereña durante aguas altas (AA) y aguas bajas (AB).

	PASTIZAL						FORESTACIÓN					
	AA			AB			AA			AB		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Hydrocotyle</i> sp.	X	X*	X				X	X	X	X	X	
<i>Rorippa nasturtium</i>				X		X						
<i>Ranunculus flagelliformis</i>		X*			X							X

Los números 1, 2 y 3 indican los pares de arroyos.

*arroyo en el que se obtuvieron muestras de invertebrados en parches de diferentes especies de macrófitas.

En cuanto a las características físicas de los hábitats, sólo se obtuvieron valores de velocidad de corriente en rabiones (Tabla 2.6). El mínimo valor medio de esta variable fue registrado en arroyos forestados durante el periodo

de aguas altas ($0,08 \text{ m.s}^{-1}$), aunque no se encontraron diferencias significativas respecto al tipo vegetación ni entre periodos hidrológicos (ANOVA, $F_{\text{vegetación}(1,9)} = 0,27$, $p = 0,616$; $F_{\text{periodo}(1,9)} = 0,06$, $p = 0,811$) (Tabla 2.6). La profundidad varió en función de los hábitats y del periodo hidrológico, los valores más altos de esta variable fueron registrados en pozones en ambos periodos y en parches de macrófitas durante aguas altas (ANOVA, $F_{\text{hábitat} \times \text{periodo}(1;24)} = 5,87$, $p < 0,01$).

Tabla 2.6. Velocidad de corriente y profundidad de los tres hábitats en estudio (rabiones, pozones y parches de macrófitas).

	PASTIZAL		FORESTACIÓN	
	AA	AB	AA	AB
Velocidad de corriente (m.s^{-1})				
Rabiones	0,20 (0,11)	0,27 (0,09)	0,08 (0,12)	0,28 (0,30)
Pozones*	-	-	-	-
Macrófitas*	-	-	-	-
Profundidad (m)				
Rabiones (m)	0,07 (0,06)	0,04 (0,01)	0,04 (0,03)	0,04 (0,01)
Pozones (m)	0,28 (0,06)	0,24 (0,04)	0,27 (0,02)	0,28 (0,04)
Macrófitas (m)	0,14 (0,05)	0,05 (0,01)	0,21 (0,05)	0,07 (0,03)

*no se registraron valores de velocidad de corriente por el escaso flujo en estos hábitats.

Composición de los ensambles de macroinvertebrados

Se cuantificaron 50.748 invertebrados pertenecientes a 8 phyla: Coelenterata, Platyhelminthes, Nemertea, Nematoda, Nematomorpha, Mollusca, Annelida y Arthropoda. El phylum mejor representado fue Arthropoda (76%) dentro del cual los insectos acuáticos fueron los más numerosos (81%). Se registraron 102 taxa en total de los cuales el 54% estuvieron presentes en los tres hábitats, 22% presentes en dos hábitats y 24% en uno solo (7 taxa exclusivos de rabiones, 7 taxa de pozones y 10 taxa en parches de macrófitas) (ANEXO 1). Del total de taxa colectados, 21 fueron exclusivos de los arroyos de pastizales, mientras que solamente 6 estuvieron presentes únicamente en

los pinares. Los dos periodos hidrológicos presentaron 11 taxa de invertebrados exclusivos cada uno.

El AC de los ensambles colectados en diferentes hábitats fluviales en arroyos en pastizales y forestados explicó un 62,6% de la variabilidad taxonómica en sus primeros cuatro ejes y mostró una separación de los ensambles presentes en hábitats de pozón (Autovalores: Eje1: 0,160, Eje 2: 0,097, Eje 3: 0,077, Eje 4: 0,065) ($PPRM_{\text{hábitat}}: p= 0,001$) (Fig. 2.2). Además, los ensambles se separaron en relación a la vegetación ribereña ($PPRM_{\text{vegetación}}: p= 0,038$) mientras que el periodo hidrológico no influyó en las diferencias de los ensambles ($PPRM_{\text{periodo}}: p= 0,332$).

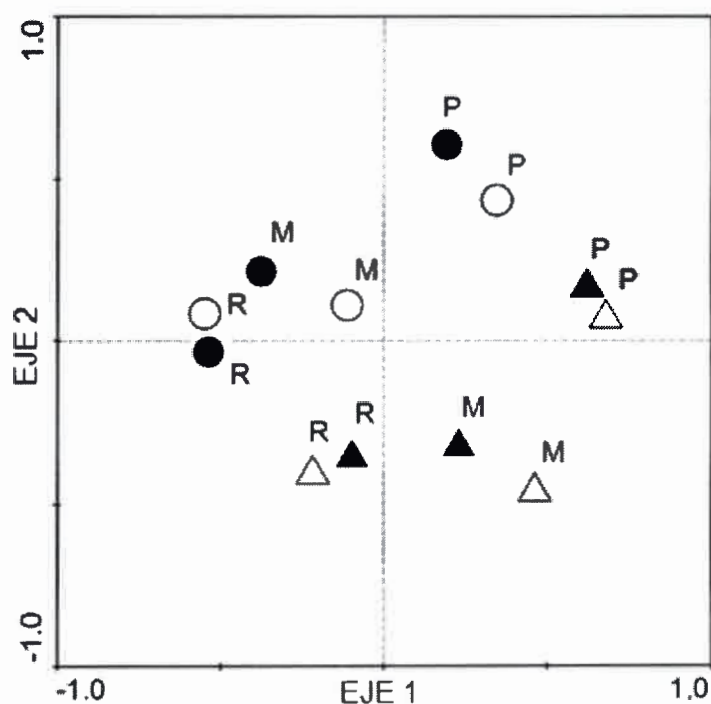


Fig. 2.2. AC de ensambles de invertebrados presentes en tres hábitats (R: rabi3n, P: poz3n, M: macrófitas) de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (tri3ngulos) durante dos periodos hidrol3gicos (blanco: aguas bajas, negro: aguas altas). Los puntos representan valores medios por hábitat, vegetaci3n y periodo hidrol3gico.

Ensamblen en rabiones

En hábitats de rabi3n se cuantificaron 22.534 invertebrados pertenecientes a 7 phyla: Coelenterata, Platyhelminthes, Nemertea, Nematoda, Mollusca, Annelida y Arthropoda. El phylum mejor representado fue Arthropoda (85%) dentro del cual los insectos acuáticos fueron los más numerosos (82%). En los arroyos en pastizales se registraron 73 taxa de invertebrados (Aguas altas: 60, Aguas bajas: 63), mientras que 60 taxa (Aguas altas: 51, Aguas bajas: 50) fueron registrados en los arroyos forestados con pinos (ANEXO 1).

Las curvas de rango abundancia mostraron que los ensamblen de arroyos forestados con pinos y en pastizal difirieron en la distribución de las abundancias relativas de los taxa, pero compartieron algunos dominantes (Fig. 2.3). En el periodo de aguas bajas, se observó la predominancia del coleóptero *Austrelmis* spp. y de *Hyallega curvispina* en los arroyos en pastizales mientras que en los arroyos forestados *Simulium* spp., *Hyallega curvispina* y *Parametriocnemus* spp. fueron los taxa mas abundantes. En este periodo se destaca, además, la presencia de Ephemeroptera y Trichoptera con abundancia intermedia en las comunidades de pastizal. En el periodo de aguas altas, *Camelobaetidius* spp., *Austrelmis* spp., Naidinae y *Cricotopus* spp. resultaron los taxa mas abundantes en los arroyos en patizales mientras que en las forestaciones predominaron *Corynoneura* spp. y Naidinae (Fig. 2.3).

El AC de los ensamblen de invertebrados en rabiones explicó el 64.4% de la variabilidad en la composición taxonómica en los primeros cuatro ejes y mostró una separación significativa según el periodo hidrológico (Autovalores: Eje1: 0,198, Eje 2: 0,130, Eje 3: 0,116, Eje 4: 0,079) ($PPRM_{\text{periodo hidrológico}}: p=0,0264$) (Fig. 2.4). Sin embargo, la vegetación ribereña no influyó significativamente en la discriminación de los ensamblen ($PPRM_{\text{vegetación}}: p=0,119$).

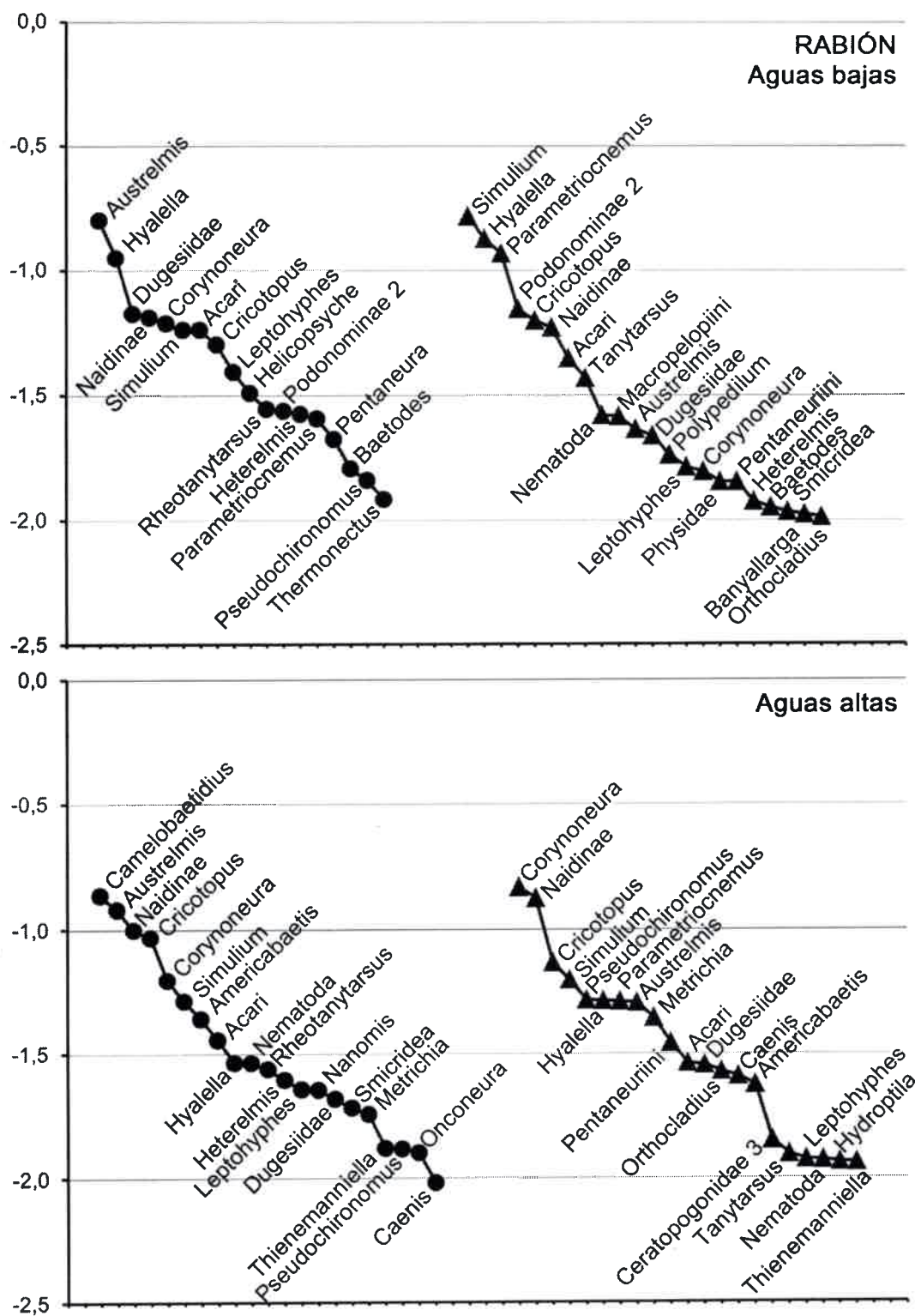


Fig. 2.3. Curvas de rango-abundancia de los ensambles de invertebrados presentes en rabi6nes de arroyos en pastizales (c6rculos) y forestados con pinos (tri6ngulos) durante dos periodos hidrol6gicos (aguas bajas y aguas altas).

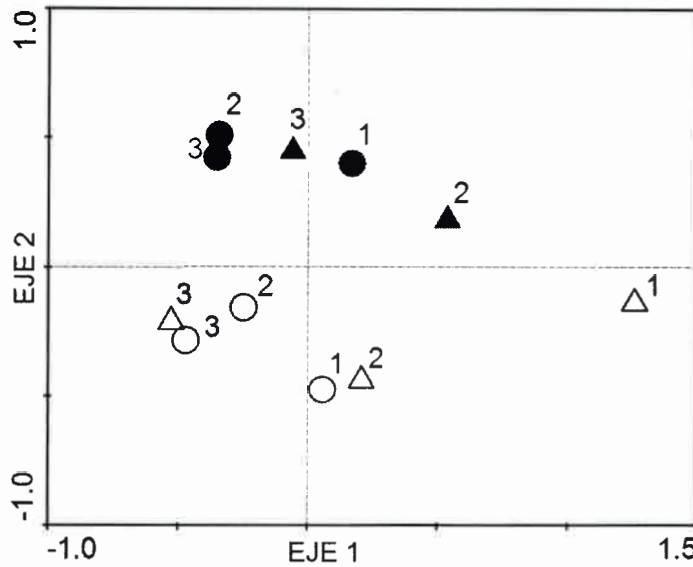


Fig. 2.4. AC de ensambles de invertebrados en rabiões de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos) durante dos periodos hidrológicos (blanco: aguas bajas, negro: aguas altas). Se indican con números los pares de arroyos en estudio. Los puntos representan valores medios por arroyo.

En los hábitats de rabión, se detectaron 7 taxa indicadores de arroyos que drenan pastizales los cuales pertenecen a tres familias de insectos acuáticos (Diptera, Trichoptera y Coleoptera) y poseen diferentes hábitos alimentarios (Tabla 2.7). Para los arroyos forestados se obtuvieron dos taxa indicadores pertenecientes a la familia Chironomidae (Diptera). Los invertebrados que mostraron los valores indicadores más altos respecto a la vegetación ribereña fueron registrados en los pastizales (*Pentaneura* spp. 85%, *Helycopsyche* spp. 82% y *Austrelmis* spp. 79%).

Tabla 2.7. Taxa indicadores de arroyos forestados y en pastizales en los ensamblajes asociados a rabiones. Se indica el Grupo Funcional Alimentario correspondiente a cada taxa (P: depredador, R: raspador, CD: colector de depósito). Se indica con guion una taxa con hábito alimentario desconocido.

Taxa	Valor indicador (%)	p	GFA
PASTIZAL			
<i>Pentaneura</i> spp.	85	0,002	P
<i>Helicopsyche</i> spp.	82	0,004	R
<i>Austrelmis</i> spp.	79	0,005	CD
<i>Hydroptila</i> spp.	66	0,004	CD
<i>Thiennemannimyia</i> spp.	58	0,005	P
Psychodidae	58	0,009	CD
Lutrochidae	50	0.018	-
FORESTACIÓN CON PINOS			
Pentaneuriini*	65	0,018	P
<i>Orthocladius</i> spp.	54	0,046	CD

* no incluye *Pentaneura* spp. y *Labrundinia* spp.

Ensamblajes en pozones

En hábitats de pozón se cuantificaron 15.400 invertebrados pertenecientes a 7 phyla: Coelenterata, Platyhelminthes, Nemertea, Nematoda, Mollusca, Annelida y Arthropoda. El phylum mejor representado fue Arthropoda (79%) dentro del cual los insectos acuáticos (93%) fueron los más numerosos. En los arroyos que discurren por pastizales se registraron 71 taxa de invertebrados (Aguas altas: 59, Aguas bajas: 58), mientras que 57 taxa fueron registrados en los arroyos forestados con pinos (Aguas altas: 53, Aguas bajas: 39) (ANEXO 1).

La vegetación ribereña de los arroyos influyó en la composición taxonómica de los ensamblajes (Fig. 2.5). Esta diferencia fue más marcada en el periodo de aguas bajas donde se observaron diferentes taxa dominantes. En los arroyos que drenan pastizales se observó un predominio de oligoquetos de la subfamilia Naidinae junto con los efemerópteros *Caenis* spp. y una elevada abundancia de *Austrelmis* spp. Mientras que en arroyos forestados los dípteros

Macropelopiini y Ceratopogonidae sp.3 fueron los taxa mas abundantes seguidos por Naididae y Pentaneuriini. En el periodo de aguas altas, si bien se observaron diferencias en los taxa con abundancia intermedia entre los tipos de arroyos, el efemeróptero *Caenis* spp. fue dominante en los pozones de ambos tipos de vegetación (Fig. 2.5).

Los ensambles presentes en pozones de arroyos con diferente vegetación ribereña resultaron discriminados en el eje 1 del análisis de correspondencias, el cual explicó el 60,7% de la variabilidad en la composición taxonómica en los primeros cuatros ejes (Autovalores: Eje1: 0,201, Eje 2: 0,129, Eje 3: 0,104, Eje 4: 0,099) ($PPRM_{vegetación} : p= 0,017$) (Fig. 2.6). El periodo hidrológico no influyó significativamente en la separación de los ensambles en el ordenamiento ($PPRM_{periodo} : p= 0,079$).

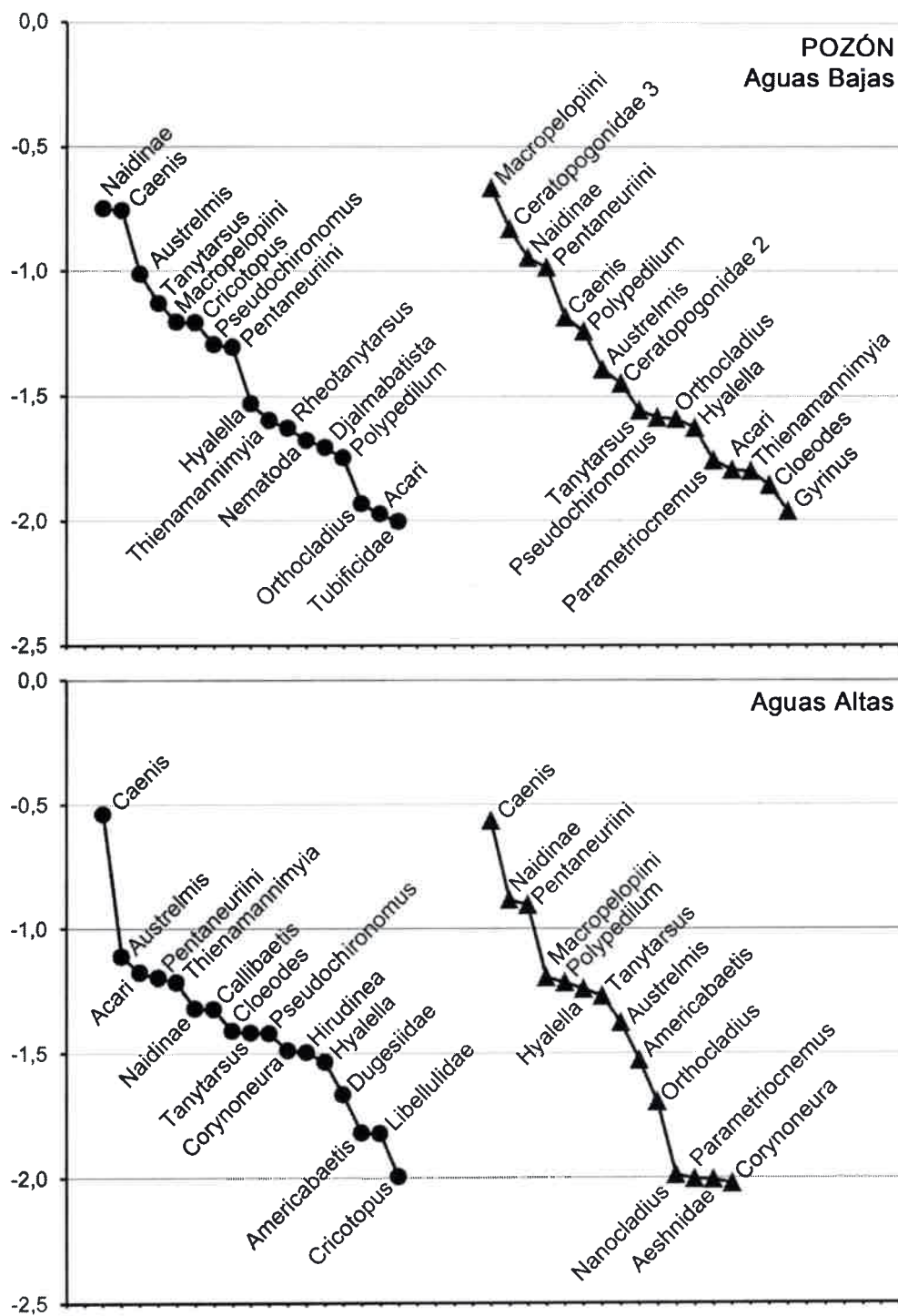


Fig. 2.5. Curvas de rango abundancia de los ensambles de invertebrados presentes en pozones de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos) durante dos periodos hidrológicos (aguas bajas y aguas altas).

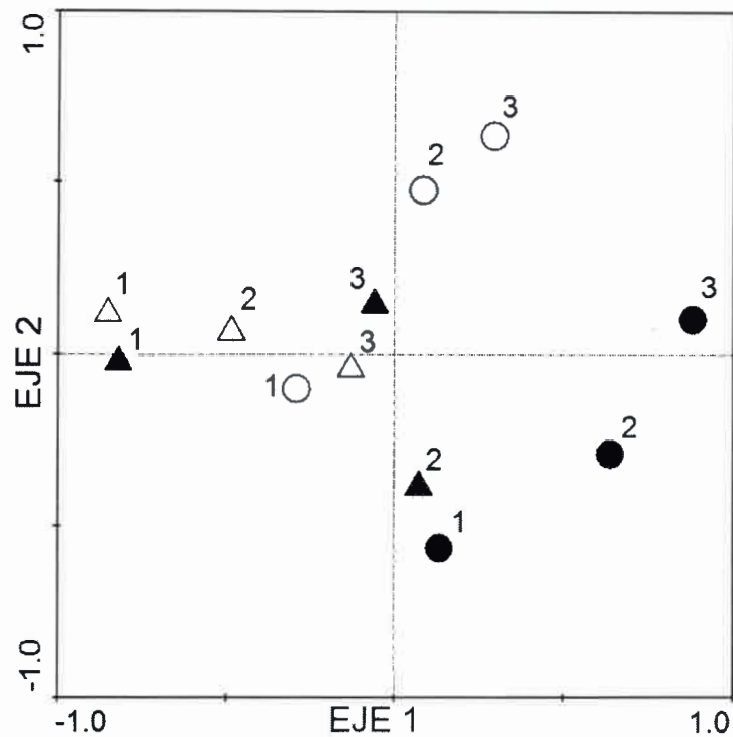


Fig. 2.6. AC de ensamblas de invertebrados en pozones de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos) durante dos periodos hidrológicos (blanco: aguas bajas, negro: aguas altas). Se indican con números los pares de arroyos en estudio. Los puntos representan valores medios por arroyo.

Las larvas de Chironomidae y Ceratopogonidae (Diptera) resultaron indicadores de los tipos de vegetación ribereña, según mostró el resultado del análisis IndVal (Tabla 2.8). Se detectaron tres taxa indicadores para cada tipo de arroyo entre los cuales la tribu Macropelopiini (Chironomidae) obtuvo el mayor valor indicador en arroyos forestados y *Cricotopus* spp. en arroyos en pastizales. Se destaca el predominio del hábito alimentario depredador en los taxa indicadores.

Tabla 2.8. Taxa indicadores de arroyos forestados y en pastizales en los ensambles asociados a pozones. Se indica el Grupo Funcional Alimentario correspondiente a cada taxa (P: depredador, CD: colector de depósito).

Taxa	Valor indicador (%)	p-test	GFA
PASTIZAL			
<i>Cricotopus</i> spp.	65	0,002	CD
<i>Thienemannimyia</i> spp.	63	0,004	P
Dugesidae	50	0,036	P
FORESTACIÓN CON PINOS			
Macropelopiini	69	0,004	P
Ceratopogonidae sp. 2	59	0,023	P
Ceratopogonidae sp. 3	52	0,003	P

Ensamblajes en parches de macrófitas

En los parches de macrófitas se cuantificaron 12.815 invertebrados pertenecientes a 8 phyla: Coelenterata, Platyhelminthes, Nemertea, Nematoda, Nematomorpha, Mollusca, Annelida y Arthropoda. El phylum mejor representado fue Arthropoda (74%) dentro del cual los insectos acuáticos fueron los más numerosos (79%). En los arroyos que discurren por pastizales se registraron 72 taxa (Aguas altas: 55, Aguas bajas: 63), mientras que 58 taxa fueron registrados en los arroyos forestados con pinos (Aguas altas: 46; Aguas bajas: 44) (ANEXO 1).

La composición taxonómica de los ensambles asociados a las macrófitas varió en función de la vegetación ribereña (Fig. 2.7). Esta diferenciación taxonómica fue mayor en el periodo de aguas bajas donde los dípteros de la familia Ceratopogonidae predominaron en las forestaciones pero se registraron en muy baja abundancia en los arroyos en pastizales. Por otra parte, los oligoquetos Naidinae fueron el taxón dominante en los arroyos de pastizal, y fueron también abundantes en las forestaciones. El mismo patrón se observó en *Parametrioctenemus* spp. y en *Hyalella curvispina*. En el periodo de aguas altas *Hyalella curvispina* resultó dominante en los arroyos forestados mientras

que *Corynoneura* spp. predominó en el pastizal (Fig. 2.7). En ambos tipos de arroyos, Naidinae y *Americabaetis* sp. presentaron elevada abundancia.

Los ensambles de invertebrados fitófilos fueron segregados por el eje 1 del AC según el tipo de vegetación de ribera. Este análisis explicó el 59,1% de la variabilidad taxonómica en los primeros cuatro ejes (Autovalores: Eje1: 0,221, Eje 2: 0,122, Eje 3: 0,106, Eje 4: 0,097) (PPRM_{vegetación}: p=0,006) (Fig. 2.8). El AC también evidenció un efecto del periodo hidrológico separando los ensambles en el eje 2 (PPRM_{periodo}: p=0,049).

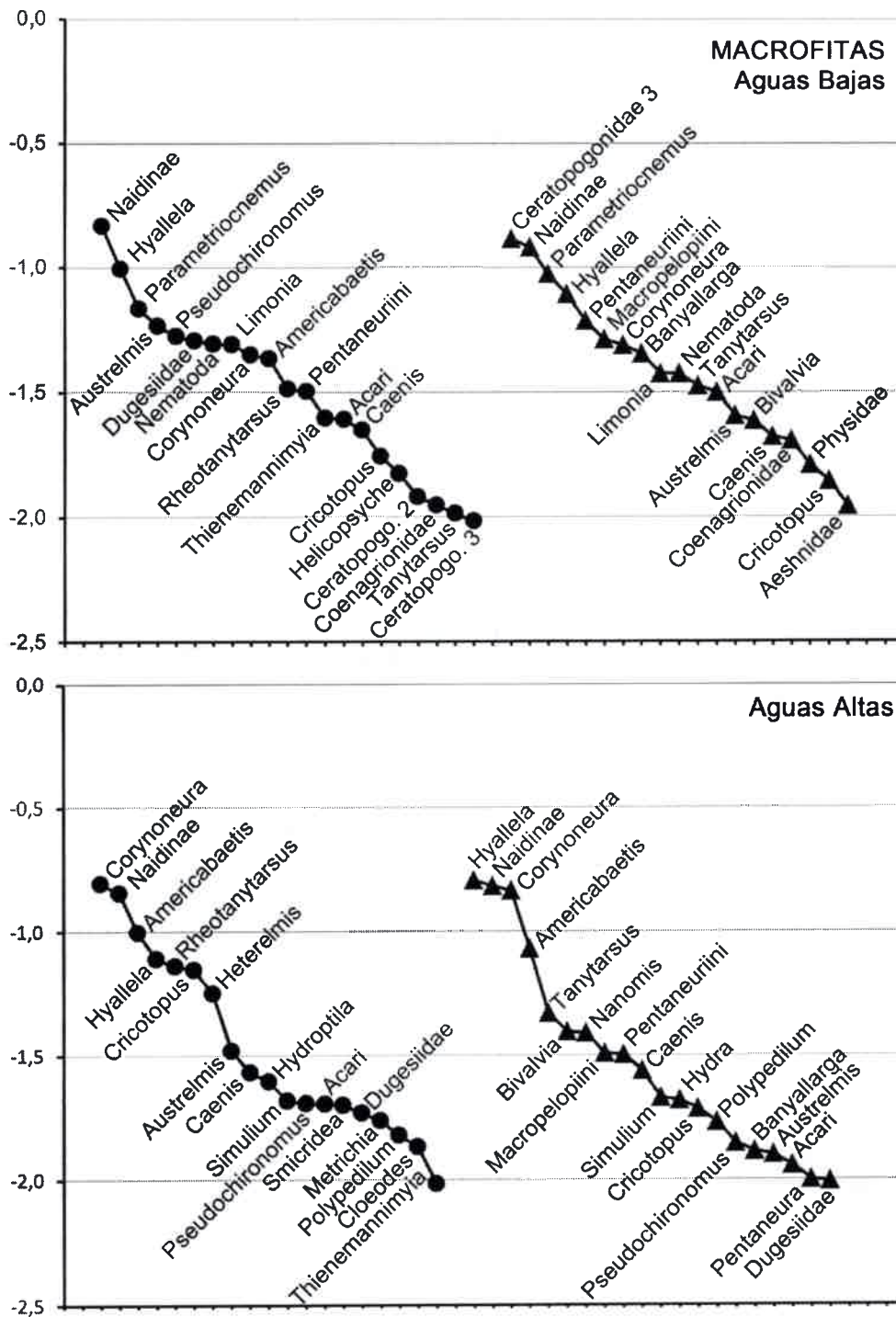


Fig. 2.7. Curvas de rango abundancia de los ensambles de invertebrados asociados a macrófitas de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos) durante dos periodos hidrológicos (aguas bajas y aguas altas).

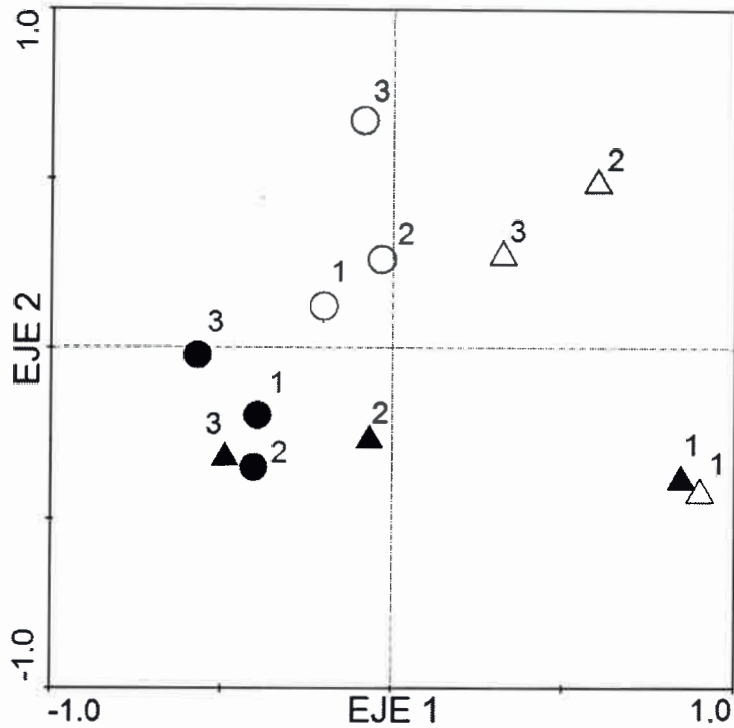


Fig. 2.8. AC de ensamblados de invertebrados asociados a macrófitas de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos) durante dos periodos hidrológicos (blanco: aguas bajas, negro: aguas altas). Se indican con números los pares de arroyos en estudio. Los puntos representan valores medios por arroyo.

El método IndVal detectó 11 taxa indicadores en los parches de macrófitas (Tabla 2.9). En los arroyos en pastizales se obtuvieron 7 indicadores, en su mayoría insectos pertenecientes a los órdenes Diptera, Coleoptera y Ephemeroptera y un taxa perteneciente al filo Platyhelminthes. Entre los indicadores de pastizal *Rheotanytarsus* spp. (84%) y *Austrelmis* spp. (81%) fueron los invertebrados que mostraron mayor valor indicador. Con respecto a los arroyos forestados se obtuvieron cuatro taxa indicadores, tres de ellos pertenecientes a la familia Chironomidae y uno a la clase Bivalvia. *Tanytarsus* spp. fue el taxón con mayor valor indicador.

Tabla 2.9. Taxa indicadores de arroyos forestados y en pastizales en los ensambles asociados a macrófitas. Se indica el Grupo Funcional Alimentario correspondiente a cada taxa (P: depredador, CD: colector de depósito, CF: colector filtrador).

Taxa	Valor indicador (%)	p-test	GFA
PASTIZAL			
<i>Rheotanytarsus</i> spp.	84	0,001	CF
<i>Austrelmis</i> spp.	81	0,001	CD
DugesIIDae	73	0,002	P
<i>Americabaetis</i> spp.	67	0,009	CF
<i>Pseudochironomus</i> spp.	59	0,017	CD
<i>Heterelmis</i> spp.	54	0,023	CD
<i>Thienemannimyia</i> spp.	54	0,004	P
FORESTACIÓN CON PINOS			
<i>Tanytarsus</i> spp.	63	0,014	CD
Pentaneuriini	58	0,018	P
Bivalvia	56	0,001	CF
Macropelopiini	54	0,006	P

Estructura de los ensambles

Los MLGMS detectaron diferencias en la estructura de los ensambles de invertebrados en relación a los factores estudiados (vegetación ribereña, hábitat fluvial y periodo hidrológico) pero de manera diferencial para las distintas variables estructurales evaluadas (Tabla 2.10). En los arroyos forestados con pinos se observó una disminución en la riqueza de EPT, siendo la única variable estructural que manifestó un efecto simple del factor vegetación de ribera (DGC post hoc test, $p < 0,05$) (Fig. 2.9).

Todos los atributos estructurales analizados en este estudio variaron en función de los hábitats fluviales. En hábitats de pozón se registraron comunidades con menor diversidad, equitatividad e índice EPT/ EPT+OCH, mientras que el %EPT exhibió su mayor valor en este hábitat (DGC post hoc test, $p < 0,05$), dado principalmente por una alta abundancia relativa de *Caenis* spp. (Fig. 2.10). Los valores más altos de riqueza total y de riqueza de taxa

EPT fueron registrados en rabiones (Fig. 2.9 y 2.10), mientras que los ensamblajes asociados a macrófitas mostraron mayor abundancia EPT (DGC post hoc test, $p < 0,05$) (Fig. 2.10).

Tabla 2.10. Comparación de los atributos estructurales taxonómicos y tróficos de las comunidades de invertebrados por MLGMs de tres factores: vegetación ribereña (pastizal y forestación de pinos), periodo hidrológico (aguas bajas y aguas bajas) y hábitat fluvial (rabión, pozón y parches de macrófitas). Gl: vegetación (1;67), periodo (1;67), hábitat (2;67), vegetación x periodo (1;67), vegetación x hábitat (2;67) y vegetación x periodo x hábitat (2;67).

	Vegetación		Periodo		Hábitat		Vegetación x Periodo		Vegetación x Hábitat		Vegetación x Hábitat x Periodo	
	F	p	F	P	F	p	F	p	F	p	F	p
Estructura de la comunidad												
Abundancia total (inv.m ⁻²)	0,50	0,553	0,42	0,521	30,05	<0,001	0,39	0,537	0,36	0,696	2,53	0,048
Riqueza total	6,70	0,122	0,59	0,444	18,10	<0,001	2,15	0,147	1,26	0,291	0,89	0,474
Diversidad (H')	3,18	0,216	0,24	0,626	16,22	<0,001	0,16	0,694	0,49	0,617	1,76	0,147
Equitatividad (J')	0,00	0,984	0,80	0,375	8,79	<0,001	0,07	0,797	0,98	0,381	1,07	0,379
Riqueza EPT	36,82	0,026	27,27	<0,001	28,00	<0,001	0,00	0,960	0,94	0,397	0,36	0,839
Abundancia EPT	4,90	0,157	8,63	0,004	12,94	<0,001	0,12	0,726	0,05	0,953	1,32	0,273
% EPT	4,57	0,165	24,36	<0,001	5,73	0,005	0,59	0,444	0,90	0,411	1,09	0,369
EPT/EPT+OCH	1,75	0,317	14,18	0,001	6,09	0,003	0,14	0,708	0,52	0,594	1,52	0,207
ESTRUCTURA TRÓFICA DE LA COMUNIDAD												
Abundancia absoluta												
Depredadores	0,88	0,448	7,55	0,007	21,11	<0,001	2,35	0,130	0,50	0,611	1,94	0,114
Col. depósito	1,97	0,296	0,07	0,790	25,82	<0,001	2,76	0,101	1,44	0,244	2,89	0,029
Col. filtradores	0,09	0,790	0,08	0,775	16,84	<0,001	1,69	0,198	0,32	0,725	4,49	0,003
Desmenuzadores	0,43	0,579	1,26	0,268	33,37	<0,001	8,29	0,006	1,61	0,211	1,69	0,168
Raspadores	0,003	0,966	0,84	0,363	55,31	<0,001	2,08	0,154	1,41	0,252	1,86	0,129
Riqueza												
Depredadores	0,27	0,654	0,34	0,561	1,44	0,244	3,13	0,081	0,26	0,773	2,45	0,054
Col. depósito	10,79	0,081	3,55	0,064	26,94	<0,001	0,67	0,416	3,08	0,052	1,89	0,123
Col. filtradores	0,10	0,780	2,04	0,158	15,83	<0,001	0,00	0,955	1,04	0,357	1,35	0,260
Desmenuzadores	1,50	0,344	26,17	<0,001	6,66	0,002	3,98	0,050	0,48	0,623	0,99	0,417
Raspadores	1,93	0,299	0,39	0,536	27,00	<0,001	2,33	0,131	2,10	0,130	0,91	0,465

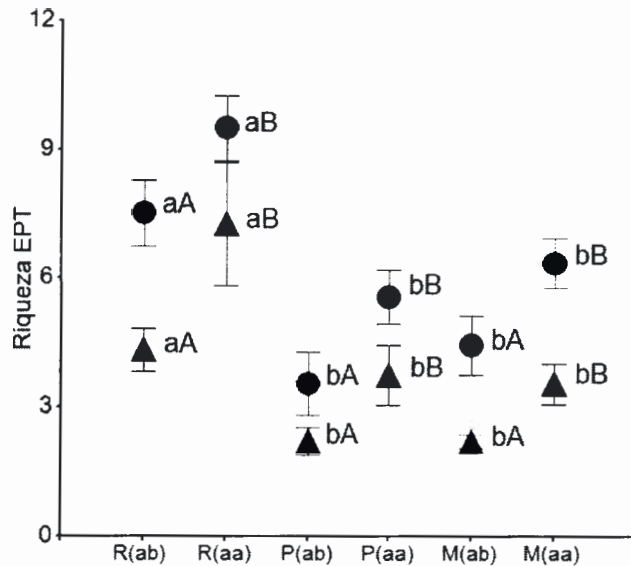


Fig. 2.9. Riqueza de EPT de las comunidades de invertebrados presentes en tres hábitats fluviales (rabión: R, pozón: P y parches de macrófitas: M) en dos periodos hidrológicos (aguas altas: aa y aguas bajas: ab) en arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos). La letras minúsculas (a y b) indican diferencias significativas entre hábitats y la mayúsculas (A y B) señalan diferencias entre periodos hidrológicos. En cada situación la riqueza fue mayor en los arroyos de pastizal (DGC post hoc test, $p < 0,05$).

La abundancia total de invertebrados varió en función de los tres factores analizados (vegetación ribereña, hábitat fluvial y periodo hidrológico). Los ensambles asociados a macrófitas en ambos periodos presentaron mayor abundancia de invertebrados (DGC post hoc test, $p < 0,05$) (Fig. 2.11). En ningún caso la abundancia difirió entre arroyos con diferente vegetación ribereña.

El periodo hidrológico influyó sobre cuatro variables estructurales (riqueza de EPT, abundancia absoluta de EPT, %EPT y EPT/ EPT+OCH), las cuales presentaron mayor valor durante el periodo de aguas altas.

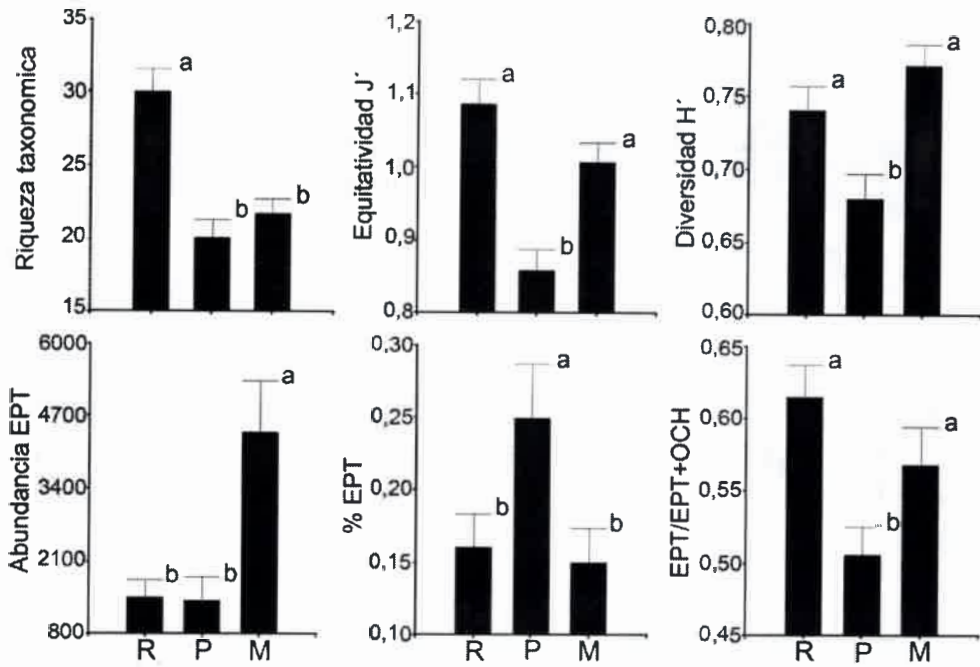


Fig. 2.10. Atributos estructurales de las comunidades de invertebrados presentes en tres h6bitats fluviales (rabi6n: R, poz6n: P y parches de macr6fitas: M). Las diferentes letras indican diferencias significativas (DGC pos hoc test, $p < 0,05$).

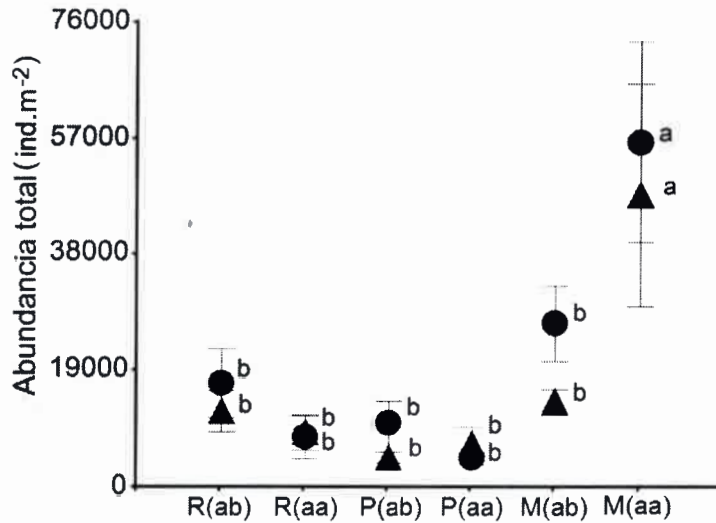


Fig. 2.11. Abundancia total de las comunidades de invertebrados presentes en tres h6bitats fluviales (rabi6n: R, poz6n: P y parches de macr6fitas: M) en dos periodos hidrol6gicos (aguas altas: aa y aguas bajas: ab) en arroyos en pastizales (c6rculos) y forestados con pinos (tri6ngulos). Las diferentes letras indican diferencias significativas entre los tratamientos de la interacci6n (DGC pos hoc test, $p < 0,05$).

Estructura trófica de los ensambles

El AC realizado con la abundancia de los GFAs de los ensambles en los diferentes hábitats fluviales explicó el 100% de la variación en los ensambles en sus primeros cuatro ejes (Autovalores: Eje1: 0,061, Eje 2: 0,036, Eje 3: 0,015, Eje 4: 0,001) (Fig. 2.12). Este análisis mostró una separación de las muestras en relación a los diferentes hábitats, siendo los pozones los que más se segregaron del resto (PPRM_{hábitat}: $p=0,007$). El periodo hidrológico y la vegetación ribereña no influyeron sobre la estructura trófica de las comunidades (PPRM_{periodo}: $p=0,407$; PPRM_{vegetación}: $p=0,743$).

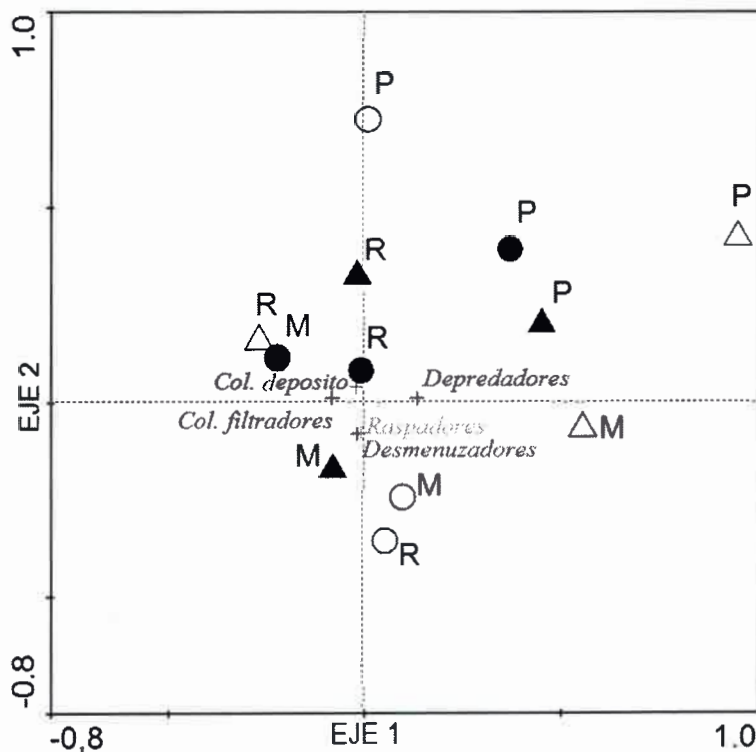


Fig. 2.12. AC de GFA presentes en tres hábitats (R: rabión, P: pozón, M: macrófitas) de arroyos en pastizales (círculos) y forestados con pinos (triángulos) durante dos periodos hidrológicos (blanco: aguas bajas, negro: aguas altas). Los puntos representan valores medios por hábitat, vegetación y periodo hidrológico.

Los MLGMs confeccionados con la abundancia absoluta de los diferentes GFAs mostraron diferencias significativas respecto a los factores analizados (Tabla 2.10). La abundancia de los invertebrados colectores varió en función de los tres factores analizados (vegetación ribereña, hábitat fluvial y periodo hidrológico); su mayor valor se obtuvo en los parches de macrófitas durante el periodo de aguas altas (DGC post hoc test, $p < 0,05$) (Fig. 2.13). La abundancia de desmenuzadores, raspadores y depredadores manifestó un efecto simple del factor hábitat. Los valores más altos de abundancia de estos grupos funcionales se registraron en los parches de macrófitas (DGC post hoc test, $p < 0,05$) (Fig. 2.14).

En el caso de los desmenuzadores los modelos lineales también mostraron una variación en su abundancia determinada por la interacción de los factores vegetación y periodo hidrológico, registrándose su menor valor en las cuencas de pastizal en el periodo de aguas bajas (DGC post hoc test, $p < 0,05$). El periodo hidrológico influyó también en la abundancia de depredadores, siendo estos más abundantes en aguas bajas (DGC post hoc test, $p < 0,05$).

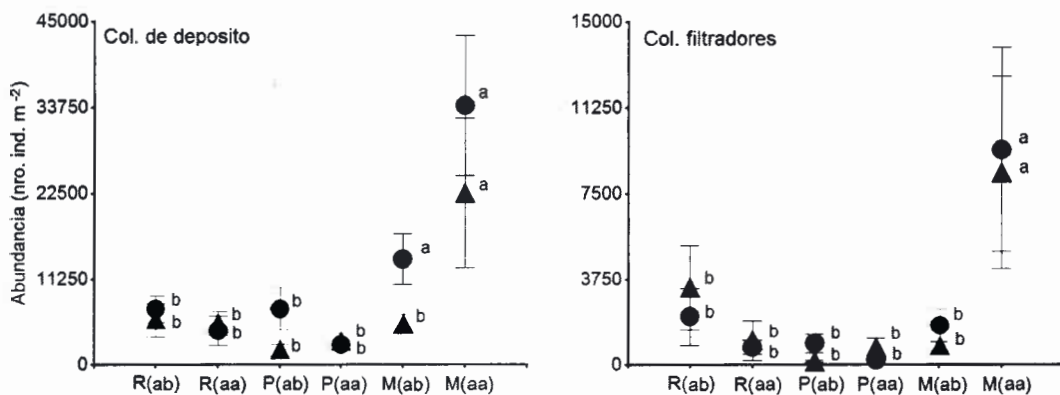


Fig. 2.13. Abundancia absoluta de los ensambles de invertebrados colectores depósito y filtradores presentes en tres hábitats fluviales (rabiión: R, pozón: P y parches de macrófitas: M) y en dos periodos hidrológicos (aguas altas: aa y aguas bajas: ab) en cuencas que drenan pastizales (círculos) y forestaciones de pinos (triángulos). Las diferentes letras indican diferencias significativas entre los tratamientos de la interacción (DGC pos hoc test, $p < 0,05$).

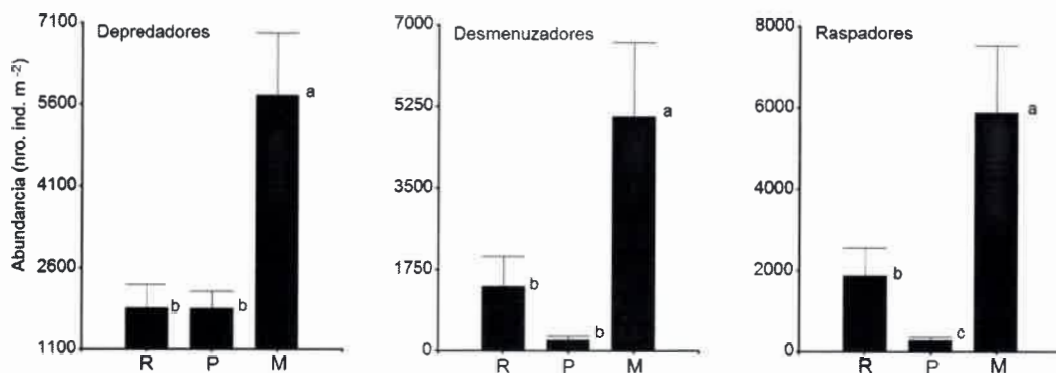


Fig. 2.14. Abundancia de depredadores, desmenuzadores y raspadores presentes en tres hábitats fluviales (rabi3n: R, poz3n: P y parches de macrófitas: M). Las diferentes letras indican diferencias significativas (DGC pos hoc test, $p < 0,05$).

La riqueza de los invertebrados colectores, desmenuzadores y raspadores vari3 en funci3n del h3bitat (Tabla 2.10, Fig. 2.15). La mayor riqueza de colectores y raspadores fue registrada en rabiones mientras que los desmenuzadores mostraron la mayor riqueza de taxa en rabiones y parches de macrófitas (DGC post hoc test, $p < 0,05$). Por otra parte, la riqueza de desmenuzadores vari3 en funci3n del periodo hidrol3gico siendo mayor durante aguas bajas (DGC post hoc test, $p < 0,05$).

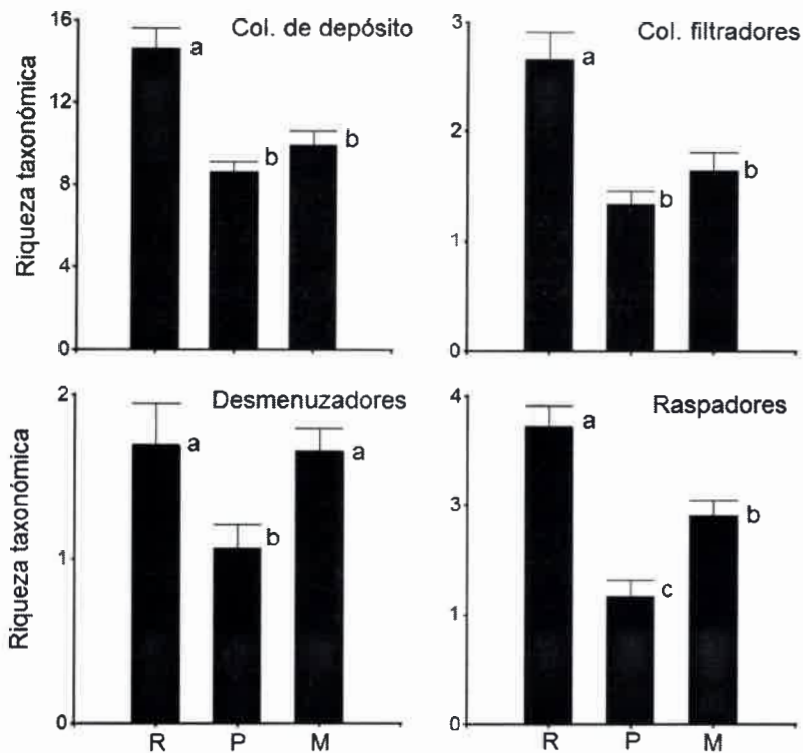


Fig. 2.15. Riqueza de colectores, desmenzadores y raspadores presentes en tres hábitats fluviales (rabión: R, pozón: P y parches de macrófitas: M). Las diferentes letras indican diferencias significativas (DGC pos hoc test, $p < 0,05$).

En términos generales, se observó que el periodo hidrológico influyó sobre la composición taxonómica de los ensambles. Adicionalmente, cuatro atributos estructurales variaron en función del hidroperiodo (riqueza EPT, abundancia absoluta de EPT, %EPT y EPT/ EPT+OCH), presentando sus mayores valores en el periodo de aguas altas. Con respecto a la estructura trófica, el periodo hidrológico influyó sobre la abundancia de desmenzadores y de colectores y no mostró efecto sobre la riqueza de los GFA. Los resultados mostraron además un cambio en la composición taxonómica de los ensambles en arroyos forestados respecto a los de pastizal. A su vez, se observó una tendencia hacia la disminución del número de taxa indicadores, obtenidos por el método IndVal. De los ocho atributos estructurales de los ensambles analizados por MLGMs, solamente la riqueza de taxa EPT mostró una reducción significativa como resultado de la forestación de los arroyos. Por su parte, la abundancia total de invertebrados varió en función de los tres factores

analizados (vegetación ribereña, hábitat fluvial y periodo hidrológico), pero no mostró un patrón claro en relación a la vegetación ribereña. Con respecto a la estructura trófica de los ensambles, la abundancia absoluta de taxa desmenuzadores varió en función de la vegetación ribereña y del periodo hidrológico, encontrándose los menores valores de esta variable en las cuencas de pastizal durante el periodo de aguas bajas. La riqueza de los GFA no resultó alterada como resultado de la forestación de las riberas. De esta forma, los resultados demuestran que la forestación con pináceas exóticas influyó más fuertemente sobre la composición de la comunidad que sobre los atributos estructurales y funcionales.

Discusión

El estudio de arroyos de cabecera en las Sierras de los Comechingones permitió establecer diferencias y similitudes entre arroyos con forestaciones de casi 40 años de antigüedad respecto de arroyos de referencia que discurren sobre pastizales de altura. Próximo al solsticio de verano del hemisferio sur, momento del año con mayor fotoperiodo (noviembre en este estudio), los arroyos forestados registraron un cuarto de la intensidad lumínica PAR que recibieron los arroyos de pastizal. En consonancia la temperatura del agua fue menor en los arroyos forestados pero con mayor amplitud térmica entre hidroperíodos. Las características químicas del agua no registraron mayores diferencias entre tipos de vegetación. Sin embargo, los nitratos y bicarbonatos fueron más variables en las forestaciones que en los pastizales entre hidroperíodos. Esta similitud en la concentración de nutrientes y oligoelementos fue previamente observada por Jobbagy (com. pers.). De esta forma, queda una hipótesis a explorar experimentalmente para comprobar si realmente no existen diferencias en la química del agua o si éstas están enmascaradas por acción de procesos ecosistémicos contrastantes y particulares de cada tipo de arroyo.

Por su parte la biota reflejó también contrastes en relación a los factores estudiados. En el caso de los índices multivariados, los ensamblajes de invertebrados mostraron diferencias a nivel taxonómico entre arroyos con diferente vegetación ribereña y entre hábitats muestreados. Sin embargo, a nivel trófico el análisis multivariado mostró similitud entre los ensamblajes de arroyos con diferente vegetación y en los dos hidroperiodos, mientras que los ensamblajes de los pozones difirieron respecto de los rabiones y las macrófitas. Respecto de los indicadores o métricos univariados, tanto en los taxonómicos como en los tróficos, la diferencia más consistente y generalizada fue a escala de hábitat dentro del mismo arroyo. Mayormente, los pozones fueron los que se distinguieron por los atributos estructurales de los invertebrados del resto de los hábitats.

Hábitats fluviales

Ha sido demostrado que la deforestación de bosques nativos en cuencas de cabecera, altera fuertemente las condiciones ecológicas de los arroyos principalmente a través de la reducción en el ingreso de hojarasca y material leñoso a los ríos (Johnson *et al.*, 2003; Allan, 2004, Watson & Barmuta, 2010). En contraposición, la forestación de áreas con pastizales, incrementa estos aportes alóctonos y esto conlleva a un aumento de la presencia de obstáculos hidráulicos modificando el lecho de los arroyos. El incremento de material leñoso como troncos y ramas favorece el establecimiento de diques naturales que conforman hábitats deposicionales de pozón (Kaufmann & Faustini, 2012) y favorecen la retención de hojarasca (Hoover *et al.*, 2006). En este estudio, si bien se observó un aumento en el porcentaje de cobertura de pozones en los arroyos forestados con pinos respecto de los pastizales, las diferencias no fueron significativas.

La forestación con pináceas en las nacientes del río Tercero redujo de forma notoria la riqueza de especies de macrófitas. Se registraron 16 especies para los arroyos que drenan pastizales de altura, mientras que solo 6 especies de macrófitas fueron relevadas en los arroyos forestados con pinos. La apertura de la vegetación ribereña actúa como un filtro moderando el nivel de

radiación lumínica que ingresa a un cuerpo de agua y es un factor determinante de la estructura de los ensamblajes de macrófitas (Loo *et al.*, 2009; Wood *et al.*, 2012). Bando *et al.* (2015) encontró una relación positiva entre la riqueza de macrófitas y la apertura del dosel de la vegetación de ribera. Otros estudios realizados en ecosistemas lénticos han reportado la disminución de especies de macrófitas en sitios forestados con *Pinus elliottii* (Rolon *et al.*, 2011).

En contraste al efecto negativo de las forestaciones sobre la riqueza de macrófitas, este estudio registró una gran variabilidad de cobertura del lecho por parches de macrófitas entre arroyos forestados y de pastizal. Básicamente no se observó un patrón negativo sobre la abundancia de las macrófitas (porcentaje de cobertura del lecho, cantidad de especies y densidad de individuos por parche o número y tamaño de los parches) como resultado del sombreado producido por las plantaciones de coníferas.

Abundancia y composición taxonómica de los ensamblajes de invertebrados

Los resultados de este trabajo mostraron que la forestación con pináceas modifica la composición taxonómica de los ensamblajes de invertebrados presentes en hábitats de rabiones, pozones y en parches de macrófitas de los arroyos en la cuenca alta del río Tercero. El ordenamiento general de los ensamblajes presentes en los tres hábitats fluviales, además de poner en evidencia dicha diferenciación entre tipos de vegetación en la cuenca, mostró una influencia del tipo de hábitat separando los ensamblajes registrados en pozones de los presentes en rabiones y en parches de macrófitas. Sin embargo, es interesante notar que los ensamblajes no cambiaron significativamente entre periodos hidrológicos. Estudios realizados en Nueva Zelanda también han documentado cambios en la composición de las comunidades de invertebrados al comparar arroyos forestados con especies exóticas y arroyos “abiertos” con pasturas en sus márgenes (Quinn *et al.*, 1997). Además, muchos autores registraron modificaciones en las comunidades de invertebrados acuáticos producto de la tala de bosques nativos y la posterior forestación comercial de las cuencas (Death *et al.*, 2003; Thompson & Townsend, 2005; Richardson, 2008; Miserendino & Masi, 2010).

Pero pocos trabajos han estudiado la respuesta de los macroinvertebrados acuáticos a la forestación con pinos de cuencas de pastizal (Thompson & Townsend, 2003; Márquez *et al.*, 2015). El presente estudio, aporta información novedosa sobre la evaluación de cómo esta actividad repercute en los ensambles de invertebrados bentónicos en diferentes hábitats fluviales.

Al analizar los hábitats fluviales por separado, el ordenamiento de los ensambles presentes en rabiones no mostró claras diferencias entre la fauna de los arroyos forestados con pinos y los de pastizales. En las curvas de rango abundancia puede apreciarse que, si bien los ensambles en arroyos con diferente vegetación ribereña difirieron en la distribución de las abundancias relativas de los invertebrados, compartieron algunos taxa dominantes, como es el caso de *H. curvispina* en el periodo de aguas bajas y Naidinae durante aguas altas. Esto podría explicar la ausencia de diferencias entre los ensambles de los arroyos con diferente vegetación ribereña en el ordenamiento. Sin embargo, se observó una clara distinción entre los ensambles de rabiones en cuanto al número de taxa indicadores y su identidad taxonómica en relación con la vegetación ribereña. En los arroyos que drenan pastizales se obtuvieron 7 taxa indicadores pertenecientes a tres familias de insectos acuáticos (Diptera, Trichoptera y Coleoptera) cuyos hábitos alimentarios fueron colectores de depósito, raspadores y depredadores, mientras que en los arroyos forestados con pinos solamente dos taxa de la familia Chironomidae (Diptera), uno colector de depósito y otro depredador, resultaron indicadores. Un estudio previo realizado en 2008 en la zona, también en rabiones, documentó diferente composición taxonómica y marcada disminución de taxa indicadores en los ensambles de invertebrados producto de la implantación de pinos (Márquez *et al.*, 2015). La fuerte disminución en el número de taxa característicos de arroyos en pinares sugiere que los invertebrados no presentan patrones tan definidos de especificidad y fidelidad por ese hábitat fluvial (Mcgeoch *et al.*, 2002), como ocurre en los arroyos de pastizal.

A diferencia de lo observado en los rabiones, los ordenamientos realizados para hábitats de pozones y parches de macrófitas mostraron una separación de los ensambles colectados en arroyos forestados con pinos respecto de los de pastizal. Sin embargo, los ensambles no difirieron

taxonómicamente entre hidroperíodos tal vez debido a que los pozones representan el hábitat más estable del lecho. Aún en los sistemas fluviales permanentes, la disminución estacional del caudal conlleva el riesgo de que los rabiones queden expuestos y se sequen y que los parches de macrófitas colapsen estructuralmente. Así en aguas bajas, los pozones pueden actuar como un refugio espacial para los invertebrados (Robson *et al.*, 2005; Bond *et al.*, 2008). En los hábitats de pozón, las diferencias en los invertebrados de arroyos forestados con pinos y en pastizales resultaron más notorias durante el periodo de aguas bajas, mientras que en aguas altas los ensambles de arroyos con diferente vegetación ribereña compartieron como taxón dominante a *Caenis* spp. (Ephemeroptera). En este hábitat se registraron tres taxa indicadores de los arroyos forestados y tres para los de pastizales, pertenecientes a las familias Chironomidae y Ceratopogonidae y de hábito alimentario depredador. Probablemente esto se deba a la concentración de invertebrados de pequeño tamaño que representan presas potenciales de esos taxa. De modo contrario, el análisis del valor indicador en los ensambles de invertebrados fitófilos, mostró una disminución del número de taxa indicadores de los arroyos forestados. Se registraron cuatro taxa indicadores de las forestaciones pertenecientes a la familia Chironomidae, mientras que siete taxa, en su mayoría insectos pertenecientes a los órdenes Diptera, Coleoptera y Ephemeroptera, y un taxa perteneciente al filo Plathyelminthes, resultaron indicadores del pastizal.

La implantación de pinos, a través del continuo aporte de hojarasca y de la reducción de la intensidad de la luz, altera tanto la cantidad y calidad de la materia orgánica como la dinámica de la producción primaria en los arroyos (Giller & O'Halloran, 2004; Naiman *et al.*, 2005; Richardson, 2008). Como fuera documentado en otros estudios (Benfield, 1997; DeLong & Brusven, 1998), la cantidad de materia orgánica en forma de hojarasca registrada en nuestro trabajo fue notoriamente mayor en los arroyos forestados con pinos y el material leñoso fue colectado solamente en estos arroyos. Adicionalmente, se registró una marcada disminución en la intensidad lumínica que ingresa a los arroyos forestados, lo que provoca cambios en la composición y biomasa de la comunidad algal (Cibils Martina *et al.*, 2012). La alteración de los recursos que

ingresan y predominan en los arroyos podría explicar los cambios en la composición taxonómica de los ensambles de invertebrados característicos de los arroyos en pastizales. Además, la disminución del número de taxa indicadores en las forestaciones, registrado en rabiones y en parches de macrófitas, indica que una fracción importante de la comunidad de invertebrados podría no tolerar las condiciones de contraste ecológico que generan las plantaciones sobre los arroyos ni explotar eficientemente los recursos que ellas proveen. En los arroyos forestados, los indicadores resultaron ser principalmente dípteros, cuyas especies son más tolerantes a los impactos humanos y son comunes en ambientes degradados ecológicamente (Bonada *et al.*, 2006; Moya *et al.*, 2011), por lo que su predominio como indicadores de arroyos forestados podría indicar deterioro ambiental.

Muchos de los taxa que habitan estos arroyos completan su ciclo de vida como adultos terrestres. El cambio en la fisonomía vegetal de las riberas produce también fuertes cambios en las características asociadas al tipo de vegetación. Las forestaciones de pinos presentan una menor insolación y un menor régimen térmico que las riberas de pastizales (Harding *et al.*, 2000) y además la estructura de la vegetación y del suelo son espacialmente más complejos y esto presentan gran cantidad de materia orgánica acumulada que favorece la retención de humedad. Finalmente, la dinámica de las interacciones tróficas ribereñas son complejas (Marczak & Richardson, 2008) y el aporte de polen de pino representa un recurso trófico estacionalmente importante (Tierno de Figueroa *et al.*, 2006). Estos factores con condiciones contrastantes respecto de los pastizales podrían repercutir positiva o negativamente sobre la capacidad reproductiva de los adultos de ciertas especies de insectos acuáticos, sumándose a los cambios en la comunidad acuática.

Atributos estructurales de los ensambles de invertebrados

En nuestro estudio se evaluaron ocho atributos estructurales de los ensambles de invertebrados, entre los cuales sólo uno mostró diferencias entre los arroyos con diferente vegetación ribereña. En los arroyos forestados con pinos se observó una disminución en la riqueza de invertebrados de los

órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera. Estos órdenes de insectos se caracterizan por poseer especies intolerantes a las perturbaciones ecológicas consecuencia de la acción del hombre en los cuerpos de agua, por lo que su riqueza disminuye a mayor impacto (Prat *et al.*, 2009). La aplicación de la riqueza EPT, como el de otros índices unimétricos para el estudio de perturbaciones, está bastante extendida en Sudamérica (Figueroa *et al.*, 2003; Pave & Marchese, 2005; Miserendino *et al.*, 2012).

En relación a los atributos que no mostraron diferencias producto de las plantaciones de pinos, otros estudios realizados en Nueva Zelanda y Argentina tampoco encontraron cambios en ciertos atributos de las comunidades presentes en plantaciones de pinos, como por ejemplo la riqueza y diversidad taxonómica (Death *et al.*, 2003; Thompson & Townsend, 2003, 2004; Miserendino & Masi, 2010). De modo contrario, se ha documentado que la implantación de pinos disminuye la riqueza y diversidad de los ensamblajes asociados a hábitats de rabión en los arroyos del área de estudio (Márquez *et al.*, 2015). Es interesante notar que en este estudio esos atributos de los ensamblajes de rabión no difirieron entre pinares y pastizales. Es posible que las altas precipitaciones ocurridas en la zona en 2012, hayan provocado crecidas atípicas que podrían haber simplificado los ensamblajes de invertebrados (Fritz & Dodds, 2004) reduciendo las diferencias entre arroyos.

Los resultados de los MLGMs mostraron diferencias en seis atributos de los ensamblajes de invertebrados en relación a los hábitats fluviales donde fueron colectados. En los pozones se registraron los ensamblajes con menor índice EPT/ EPT+OCH, lo cual refleja una mayor abundancia de taxa OCH en este hábitat, en concordancia con lo documentado en otros trabajos (Bonada *et al.*, 2006). Además, los pozones manifestaron los ensamblajes con menor diversidad y equitatividad y mayor %EPT debido principalmente a la elevada abundancia de *Caenis* spp, taxón que ha sido reportado con marcada afinidad por estos ambientes (Domínguez *et al.*, 2009). De manera similar a lo documentado en otros estudios, los ensamblajes registrados en rabiones fueron los de mayor riqueza, con predominancia de taxa EPT (Brown & Brussock, 1991; Velásquez & Miserendino, 2003; Townsend *et al.*, 2004; Chesire *et al.*, 2005; Halwas *et al.*, 2005; Bonada, *et al.*, 2006; Principe *et al.*, 2010a).

Los ensambles asociados a los parches de macrófitas presentaron los mayores valores de abundancia total y de abundancia de EPT. Las macrófitas alteran la química del agua, la estructura del hábitat y los recursos alimentarios disponibles, influyendo sobre la presencia y abundancia de invertebrados fitófilos (Humpries, 1996; Thomaz & Cunha, 2010). Otros estudios han documentado, también, valores considerablemente más altos de abundancia de invertebrados acuáticos en sitios con plantas acuáticas comparados con sitios no vegetados (Orth *et al.*, 1984; Hemminga & Duarte, 2000). Se ha sugerido que la mayor abundancia de taxa en hábitats más complejos como los parches de macrófitas se debe a un incremento en la cantidad de microhábitats, lo cual aumenta tanto el espacio del nicho como su partición en un espacio dado (McNett & Rypstra, 2000; Willis *et al.*, 2005). Adicionalmente, los parches de macrófitas pueden disminuir la presión de depredación reduciendo la eficiencia en la alimentación de los depredadores, proveer protección para los disturbios hidrológicos e incrementar los recursos alimenticios para los invertebrados, mediante el filtrado de materia orgánica y algas derivantes (Taniguchi *et al.*, 2003; Warfe & Barmuta, 2004). Además, muchas especies de macroinvertebrados viven exclusivamente asociadas a determinadas macrófitas porque alguna etapa de su ciclo vital (ej: oviposición) depende exclusivamente de la planta (Gopal & Goel, 1993; Feijoó & Menéndez, 2009). Por otra parte, el periodo hidrológico también influyó sobre la estructura de los ensambles relevados. Durante el periodo de aguas altas se registraron los valores más elevados de cuatro de los atributos estructurales estudiados (riqueza EPT, abundancia absoluta de EPT, %EPT y EPT/ EPT+OCH).

En el presente trabajo, si bien un solo atributo estructural (riqueza EPT) mostró diferencias entre los arroyos forestados y de pastizal, es importante considerar el ordenamiento total donde se observaron cambios en la composición de los ensambles en los tres hábitats por efecto de las plantaciones de pinos. Este análisis discriminó, además, los hábitats de pozones que tal como mostraron los MLGMs, fueron los sitios donde se registraron los ensambles con menor diversidad y equitatividad.

Estructura trófica de los ensamblajes de invertebrados

En sistemas lóticos dominados por pasturas, el remplazo de la vegetación ribereña por forestaciones de especies arbóreas provocan un aumento de la materia orgánica particulada gruesa que ingresa al arroyo en forma de hojarasca, ramas y troncos (Guiller & O'Halloran, 2004). Las acículas de pino, debido a la presencia de resinas y una cutícula gruesa, retrasan la actividad de descomponedores y detritívoros (Bärlocher & Oertli, 1978a; 1978b). En arroyos que atraviesan bosques naturales de coníferas, se ha demostrado que esta hojarasca es consumida tardíamente por los invertebrados acuáticos (Richardson *et al.*, 2005). Sin embargo en cuencas donde se han instalado plantaciones de coníferas exóticas, la abundancia de los invertebrados desmenuzadores disminuye como resultado de la baja calidad de este nuevo recurso (Martínez *et al.*, 2013). De modo contrario, los resultados de este trabajo mostraron un incremento en la abundancia de los invertebrados desmenuzadores durante el periodo de aguas bajas. Si bien Principe *et al.* (2015) reportaron una mayor tasa de descomposición de acículas de pino en arroyos forestados con pinos de la zona, hallando evidencia del consumo de las acículas de pinos por los invertebrados bentónicos, estos organismos explotaron ese recurso de manera poco eficiente. En el área de estudio, a pesar de que la vegetación herbácea puede representar un aporte alóctono de hojarasca a los arroyos de pastizales (Menninger & Palmer, 2007), la riqueza y abundancia de invertebrados desmenuzadores en esos arroyos es escasa (Principe *et al.*, 2010b). En consecuencia, en la cuenca alta del Rio Tercero, no existiría una fauna de invertebrados capaz de procesar eficientemente la gran cantidad de MOPG que ingresa a los arroyos como resultado de las plantaciones de coníferas. Además, Jobbagy *et al.* (2013) documentaron para esta zona una reducción del 50% en el caudal medio anual en arroyos que drenan las forestaciones y la capacidad de retención de materia orgánica está asociada inversamente al flujo de agua (Richardson *et al.*, 2010). Esta evidencia indicaría que este recurso que proveen las plantaciones de coníferas estaría en exceso acumulándose en los arroyos sin una transformación sustancial en tejido animal (producción

secundaria). En consecuencia, es importante diseñar futuros trabajos que dilucidan con mayor profundidad el rol de los invertebrados detritívoros que intervengan facultativamente en el procesamiento de la abundante hojarasca exótica.

La estructura trófica de los ensamblajes mostró diferencias entre los distintos hábitats fluviales analizados en este trabajo. El ordenamiento de la composición de GFA en los tres hábitats, evidenció una separación de la composición trófica de los ensamblajes de pozones, donde se registró una baja abundancia de desmenuzadores y raspadores. Mientras que la complejidad estructural que ofrecen los parches de macrófitas, generando nuevos nichos y recursos alimentarios (Thomaz & Cunha, 2010) se vio reflejada en las variables tróficas de los ensamblajes analizadas por MLGMs. En este hábitat se registraron los ensamblajes con mayor abundancia y riqueza de invertebrados desmenuzadores y raspadores. Además, se obtuvo una elevada abundancia de invertebrados colectores y el mayor número de taxa depredadores. Se ha documentado que la presencia de macrófitas favorece el incremento en la abundancia de invertebrados herbívoros y detritívoros debido a la presencia de algas epifíticas y la retención de detrito, relación que aumenta con la complejidad estructural de las diferentes plantas (Taniguchi *et al.*, 2003; Gosselain *et al.*, 2005; Warfe & Barmuta, 2006).

Nuestro estudio aporta novedosa información acerca de la composición, estructura taxonómica y trófica de los ensamblajes de invertebrados presentes en tres hábitats fluviales contrastantes en los arroyos de cabecera de la provincia de Córdoba y de cómo las forestaciones comerciales de pinos repercuten sobre los mismos. Las plantaciones de coníferas alteraron la composición faunística en los tres hábitats estudiados y en dos de ellos, rabilones y parches de macrófitas, se obtuvo una reducción en la cantidad de taxa indicadores, los cuales fueron principalmente dípteros comunes en ambientes degradados ecológicamente. Adicionalmente, se observó una reducción en la riqueza de taxa EPT en las cuencas forestadas y un incremento en la abundancia de invertebrados desmenuzadores durante el periodo de aguas bajas. Se desconoce aún la eficiencia de los invertebrados de la zona

para crecer explotando el abundante recurso trófico conformado por la hojarasca de pinos. Sin embargo, las evidencias de los estudios previos y los de esta tesis muestran que la actividad de consumo de las acículas por desmenuzadores es reducida en consonancia con una baja densidad de desmenuzadores que no refleja la cantidad de hojarasca disponible en las nacientes fluviales serranas forestadas. Esta situación lleva a que el detrito alóctono tienda a acumularse por largos períodos hasta su descomposición por parte de microorganismos.

La adecuada comprensión acerca del funcionamiento individual de cada hábitat fluvial y de su contribución a la heterogeneidad de un sistema lótico es de suma importancia para la elaboración de adecuadas estrategias de manejo (Bonada *et al.*, 2006). Nuestros resultados aportan valiosa información para futuras medidas de manejo y conservación de las cuencas de cabecera de la provincia de Córdoba tanto sometidas a la actividad forestal comercial de coníferas como a otros usos de la tierra.

CAPITULO III

Estudio experimental sobre el uso de hábitats nóveles

Introducción

Los sistemas lóticos pueden ser vistos como un mosaico de parches caracterizados por diferentes condiciones ambientales que determinan la disponibilidad de recursos para las especies que conforman una comunidad (Pringle *et al.*, 1988; Lake, 2000; Brooks *et al.*, 2005, Buffagni *et al.*, 2010). La colonización es uno de los procesos fundamentales que ocurren en un espacio dado del ecosistema. En condiciones ambientales de estabilidad, los procesos de inmigración, establecimiento y emigración de individuos ocurren naturalmente, mientras que luego de un disturbio permiten restablecer una comunidad (Begon *et al.*, 2006). En este sentido, la generación de nuevos hábitats en un arroyo representa un recurso espacial que puede ser utilizado por aquellas especies que encuentren en ellos las condiciones adecuadas en base a sus requerimientos de alimentación, soporte físico y refugio contra la depredación o la corriente (Oliveira *et al.*, 2014). En los ecosistemas fluviales los materiales alóctonos provenientes del ecosistema terrestre circundante, tales como hojarasca y troncos, proveen nuevos hábitats que incrementan la heterogeneidad del sistema y son utilizados por la biota (Allan & Castillo, 2007).

Los ecosistemas fluviales están fuertemente influenciados por el balance entre los materiales autóctonos y la entrada de materiales alóctonos (Murphy & Giller, 2000). En este sentido, la vegetación ribereña tiene un rol fundamental ya que aporta materia orgánica y regula el ingreso de luz a los arroyos (Richardson *et al.*, 2005; Richardson & Danehy, 2007). La materia orgánica particulada alóctona además de incrementar la heterogeneidad ambiental dentro del arroyo, cumple una función importante en las redes tróficas, siendo un recurso alimenticio para la fauna acuática. Este material se encuentra en forma de materia orgánica particulada gruesa (MOPG) o materia orgánica

particulada fina (MOPF). Los invertebrados desmenuzadores, de gran importancia en el proceso de descomposición, se alimentan de MOPG, promoviendo la producción de MOPF. El material fino es aprovechado a su vez por los invertebrados colectores y filtradores los cuales transforman este recurso en biomasa que luego es transferida a los niveles tróficos carnívoros (Wallace & Webster, 1996; Gessner *et al.*, 1999; Graça, 2001). La fauna acuática responde rápidamente a la acumulación de recursos alimenticios tornando a los parches de materia orgánica "hotspots" de abundancia de organismos (Kobayashi & Kagasha, 2004; 2005). De esta manera, los recursos disponibles en los arroyos determinan fuertemente a las comunidades de invertebrados que en ellos habitan (Graça *et al.*, 2002).

Algunas clases de detrito son más atractivas para los invertebrados, lo que varía en función de su estructura física y química determinando así la palatabilidad del recurso. El tiempo de permanencia del detrito en el ecosistema fluvial es también un factor determinante de los invertebrados que lo colonizan y consumen (Abhelo, 2001; Graça, 2001, Ligeiro *et al.*, 2010). Sin embargo, además de ser un ítem alimentario, las acumulaciones de hojarasca sirven como sustrato para la formación de biofilm (estructura biológica compuesta por algas, bacterias, hongos y microfauna embebidos en una matriz de sustancias poliméricas extracelulares) y como trampa de materia orgánica fina, actuando indirectamente como un recurso espacial que provee recurso alimentario a otros consumidores. A su vez, los invertebrados depredadores pueden utilizar estos parches para la búsqueda de presas. De esta forma, la comunidad de invertebrados que utiliza estos parches de detrito es mucho más amplia que la que hace uso directo de ellos por medio de la alimentación (Albariño & Balseiro, 2002; Richardson *et al.*, 2004).

La alteración antrópica de la vegetación ribereña, como la forestación comercial de cuencas, tiene implicancias en la calidad y cantidad de materia orgánica que ingresa a los arroyos (Piccolo & Wipfli, 2002; Snyder *et al.*, 2002). En sistemas lóticos dominados por plantas herbáceas, como las pasturas, el reemplazo de la vegetación ribereña por forestaciones de especies arbóreas perennes, además de sombrear el cuerpo de agua durante todo el año, provoca un aumento del ingreso de materia orgánica particulada gruesa al

arroyo en forma de hojarasca, ramas y troncos (Giller & O'Halloran, 2004). En arroyos de bajo orden, al ser angostos y poco profundos, la hojarasca es fácilmente retenida en pozones y rabiones creando grandes acumulaciones de este detrito (Graça *et al.*, 2002).

Numerosos estudios han reportado diferencias en la colonización por invertebrados y en la dinámica del procesamiento de la materia orgánica dependiendo del tipo de hojarasca que ingresa a los arroyos (Murphy & Giller, 2000; Valdovinos, 2001; Albariño & Balseiro, 2002; Graça *et al.*, 2002; Richardson *et al.*, 2004; Gonçalves *et al.*, 2012). Desde una visión trófica, Albariño y Balseiro (2002) registraron mayor abundancia y biomasa de invertebrados detritívoros en la hojarasca de árboles autóctonos que en acículas de pino. Resultados similares fueron obtenidos en Chile (Valdovinos, 2001). Las acículas de pino poseen una tasa de decaimiento muy baja (Webster & Benfield, 1986) debido en parte a su gruesa cutícula y a la presencia de resinas que las hacen poco accesibles a los detritívoros (Bärlocher & Oertli, 1978). De esta manera, esta hojarasca de baja calidad se incorpora al sistema como un sustrato relativamente estable que en primera instancia proveería soporte o refugio a una amplia gama de invertebrados y eventual y lentamente sería usada como alimento luego de un apropiado tiempo de acondicionamiento (Gonçalves *et al.*, 2006; Moretti *et al.*, 2007; Ligeiro *et al.*, 2010).

En el área de estudio, donde se han instalado cultivos forestales de *Pinus elliottii* en las nacientes de arroyos vegetados naturalmente con pastizales (Cabido *et al.*, 2003), se obtuvo una primera evidencia a campo del cambio en la composición de los ensamblajes de invertebrados bentónicos (Márquez *et al.*, 2015). Los ensamblajes de invertebrados asociados a rabiones en arroyos de pastizal cambiaron su estructura taxonómica y trófica a causa de las forestaciones extendidas hasta el borde de los arroyos. Además, experiencias *in situ* han demostrado que la tasa de descomposición de acículas de pino es mayor en arroyos forestados (Principe *et al.*, 2015) pero solamente cuando se excluye el efecto de la temperatura (es decir, cuando se excluye el efecto indirecto y positivo de la temperatura sobre la actividad de descomposición por parte de los microorganismos). Sin embargo, aún no se ha

comprobado cómo influyen los parches de hojarasca exótica en la determinación de las comunidades de invertebrados. Para evaluar el uso de estos hábitats nóveles se compararon experimentalmente los ensambles de invertebrados acuáticos en acumulaciones de dos materiales alóctonos (acículas de pino y material plástico símil acículas) introducidos en un arroyo forestado con pinos y uno de pastizal.

Considerando que los organismos bentónicos de los arroyos de Córdoba están adaptados a gradientes ambientales, temporales y espaciales de amplio espectro (Corigliano, 1998; Principe *et al.*, 2007), la acumulación de parches de detrito alóctono puede producir variadas respuestas en los ensambles de invertebrados colonizadores. En los arroyos forestados, la presencia de una comunidad de invertebrados de menor riqueza de taxa y de menor abundancia total, se reflejará en ensambles de estructura trófica y taxonómica más pobres que en los arroyos de pastizal.

Con respecto a la composición trófica de los ensambles en el arroyo forestado, se prevé que las acículas de pinos serán dominadas por detritívoros (desmenuzadores y colectores) mientras que en pastizal se espera una composición más homogénea con igual importancia de raspadores y detritívoros. Por otra parte, las acículas de pino tendrán ensambles estructuralmente más abundantes y más complejos respecto del filamento plástico debido a su naturaleza orgánica que determina que pueda ser un recurso alimenticio en sí mismo. Por su parte, las unidades con filamentos plásticos presentarán mayor abundancia y riqueza de raspadores en el arroyo de pastizal respecto del arroyo forestado.

La asignación trófica funcional de las comunidades acuáticas, es una herramienta muy útil para comprender los procesos ecológicos de un arroyo (Boyero *et al.*, 2012, Ramírez & Gutiérrez Fonseca, 2014), sin embargo el comportamiento alimentario de muchos invertebrados acuáticos en Argentina es aún fragmentario (Albariño & Díaz Villanueva, 2006; Renyaga, 2009; Omad *et al.*, 2015). A su vez se ha sugerido que muchas especies de invertebrados manifiestan plasticidad alimentaria e incluso su dieta puede variar a lo largo de su ciclo vital (Friberg & Jacobsen, 1999; Ramírez & Gutiérrez Fonseca, 2014). De esta forma, ciertos invertebrados de los que no se conoce certeramente su

comportamiento trófico podrían incrementar su abundancia en las acumulaciones de acículas, como un indicio del aprovechamiento de este recurso novel (Graça, 2001; Hladyz *et al.*, 2010).

Finalmente, cualquier sustrato temporalmente estable en el lecho (>2-4 semanas), incluyendo a los parches de acículas y los sustratos plásticos, permite la formación de biofilm en su superficie. Se prevé un aumento en la abundancia y la complejidad del ensamble en función del tiempo debido al aumento en el acondicionamiento de ambos sustratos, si bien se espera sea mayor en las acículas respecto de los filamentos plásticos.

Objetivo específico

» Analizar la variación espacial y la sucesión del ensamble de invertebrados a escala de arroyo (en arroyos de pastizales naturales y en arroyos forestados con pináceas) y a escala de hábitat en sustratos colocados experimentalmente (acumulaciones de acículas vs. acumulaciones de sustrato artificial) evaluando la abundancia y la composición de especies y de los Grupos Funcionales Alimentarios.

Materiales y métodos

El experimento fue llevado a cabo en dos arroyos de la subcuenca alta del río Ctalamochita entre junio y noviembre de 2012. Uno de los arroyos discurre por un pastizal de altura (31°58' S; 64°48' O) y el otro por una forestación de *Pinus elliottii* (31°59' S; 64°48' O). Estos arroyos corresponden a un par (Par 3) de los tres analizados en el capítulo anterior de esta tesis (Fig. 1.2).

Para analizar el proceso de colonización de los invertebrados en arroyos con diferente vegetación ribereña y el uso de hábitats nóveles se confeccionaron 48 bolsas de 23 x 21 x 3 cm de malla de plástico (1cm de abertura de malla) con dos tipos de sustratos: acículas de *Pinus elliottii* y filamentos plásticos símil acículas. El volumen de las bolsas representó

aproximadamente 1,5 l y una superficie aproximada de 0,05 m² simulando una acumulación de acículas de tamaño grande, especialmente para el arroyo de pastizal, donde no se presentan acumulaciones abundantes de detrito vegetal en el lecho, debido a la poca abundancia y cobertura de vegetación ribereña. El tamaño de malla de 1 cm permite el ingreso de invertebrados, inclusive aquellos de gran tamaño como odonatos y hemípteros.

Del total de bolsas, la mitad (24) fue llenada con 300g de acículas de pino. Las acículas se obtuvieron de un ejemplar de *Pinus elliotii* y se las acondicionó durante 30 días en contenedores plásticos con agua y detrito colectados de los mismos arroyos donde se realizó el experimento. El agua de los contenedores se renovó periódicamente y se utilizaron aireadores para mantenerla oxigenada evitando el deterioro de la hojarasca. En las otras 24 bolsas se colocaron filamentos plásticos *símil* acículas con el fin de evaluar si las hojas de pino son colonizadas por ser un recurso alimenticio debido a su naturaleza orgánica; o si solamente actúan como un sustrato brindando soporte y refugio a los invertebrados. Se utilizó filamento plástico de color negro para simular acículas de pino (que será referido en esta tesis como "hilo") y se colocó en las bolsas un volumen similar al ocupado por 300g de acículas.

El 13 de junio de 2012 se colocaron aleatoriamente 12 bolsas de acículas y 12 bolsas de hilos plásticos en un tramo de 400 m en cada arroyo estudiado (pastizal vs. bosque). Las bolsas fueron fijadas al lecho de los arroyos utilizando clavos de 20 cm de largo para asegurar su permanencia en el lecho y fueron examinadas semanalmente durante el transcurso del experimento. Se retiraron 4 bolsas (4 réplicas) de cada tipo (acícula e hilo) colectadas aleatoriamente en cada arroyo (pastizal y bosque) a los 46 (primera extracción), 89 (segunda extracción) y 158 días (tercera extracción) del comienzo del experimento, consistiendo en un máximo de exposición en los arroyos superior a los 5 meses. Cabe señalar que el 6 de octubre de 2012, 44 días antes de la tercera extracción se produjo una fuerte tormenta con crecidas.

Las bolsas fueron individualmente rotuladas y trasladadas en bolsas plásticas al laboratorio. En el laboratorio, el material vegetal o plástico de cada unidad experimental fue lavado cuidadosamente colectando la totalidad de los invertebrados. Las muestras de invertebrados fueron conservadas en formol al

4% y se identificaron hasta la menor categoría taxonómica posible utilizando claves especializadas de la fauna de Sudamérica (Domínguez & Fernández, 2009). La abundancia de invertebrados se expresó como individuos por bolsa (ind. bolsa⁻¹) para las comparaciones entre sustratos (hilos plásticos y acículas) y como individuos por gramo de peso seco de hojarasca remanente (ind.g PSHR⁻¹) para las comparaciones entre bolsas de acículas. Para obtener el peso seco de hojarasca remanente, las acículas se secaron en estufa a 60° C por 48 h y se pesaron (precisión = 0,01 g). Adicionalmente, los invertebrados se asignaron bibliográficamente a los Grupos Funcionales Alimentarios (GFA) correspondientes: colectores de depósito (CD), colectores filtradores (CF), raspadores (R), desmenuzadores (D) y depredadores (P) (Merritt & Cummins, 1996; 2006; Tomanova *et al.*, 2006; Merritt *et al.*, 2008; Príncipe *et al.*, 2010b; Reynaga & Dos Santos, 2012) con el fin de analizar la composición trófica de los ensambles.

Análisis de los datos

Se realizaron cuatro análisis de correspondencias (AC) para analizar:

- 1) El efecto de la vegetación ribereña sobre la colonización de acículas: se consideraron los ensambles presentes en bolsas de acículas expuestas en los dos arroyos (pastizal y forestado con pinos) (incluyó 24 muestras; abundancia expresada como ind.g PSHR⁻¹).
- 2) El efecto del sustrato en la colonización en el arroyo de pastizal: se consideraron los ensambles presentes en las bolsas con distintos sustratos (acículas vs. hilos) del arroyo de pastizal (incluyó 24 muestras; abundancia expresada como ind.bolsa⁻¹).
- 3) El efecto del sustrato en la colonización en el arroyo forestado: se consideraron los ensambles presentes en las bolsas con distintos sustratos (acículas vs. hilos) del arroyo de pinar (incluyó 24 muestras; abundancia expresada como ind.bolsa⁻¹).
- 4) El efecto conjunto del tipo de sustrato, el tiempo de exposición en el arroyo y la vegetación ribereña sobre la colonización (Incluyó la

totalidad de las muestras, $n = 48$; abundancia expresada como ind.bolsa⁻¹).

Los AC fueron realizados en el programa CANOCO versión 4.02 (ter Braak & Smilauer, 1998). Además, se utilizó el Procedimiento de Permutación de Respuestas Múltiples (PPRM) para evaluar la significación estadística de los grupos obtenidos por los AC. Este procedimiento se realizó en el programa estadístico PC-Ord para Windows 4.25 (McCune & Mefford, 1999).

Se utilizó el método del valor indicador (IndVal Method, Dufrêne & Legendre, 1997) para obtener taxa indicadores de:

- 1) vegetación ribereña (pastizal y forestación de pinos) en los ensamblajes colonizadores de bolsas de acículas ($n=24$).
- 2) sustrato (acículas de pino e hilos plásticos) en los ensamblajes colonizadores de bolsas en arroyos forestados y en pastizales ($n=48$).
- 3) vegetación ribereña (pastizal y forestación de pinos) en los ensamblajes colonizadores de bolsas ($n=48$).

El método IndVal fue realizado en el programa estadístico PC-Ord para Windows 4.25 (McCune & Mefford, 1999). Se consideraron como taxa indicadores aquellos que presentaron valores superiores al 50% y $p < 0,05$ (Test de Montecarlo) (Dufrêne & Legendre, 1997).

Se confeccionaron curvas de rango-abundancia con el objeto de estudiar la composición taxonómica de los ensamblajes colonizadores de bolsas de acículas y de hilos plásticos teniendo en cuenta el tiempo de exposición en el campo y la vegetación ribereña de los arroyos. Dichas curvas se realizaron con el \log_{10} de la abundancia relativa de invertebrados y se excluyeron los taxa con abundancias relativas menores al 1%.

Para el análisis de la estructura de los ensamblajes se calcularon 4 atributos: abundancia total, riqueza taxonómica, diversidad y equitatividad. Para el cálculo de la diversidad y equitatividad se utilizaron los índices de Shannon-Wiener (\log_{10}) (ver métodos cap. 2). Con respecto a la estructura trófica de los ensamblajes se analizó la abundancia absoluta de los cinco GFAs (colectores de depósito, colectores filtradores, raspadores, desmenuzadores y depredadores). Se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (MLG) para realizar diferentes

comparaciones de los atributos estructurales y de la estructura trófica de los ensamblajes:

- 1) Comparación de los ensamblajes colonizadores de bolsas de acículas entre arroyos con diferente vegetación de ribera y entre tiempos de exposición. MLG de dos factores: vegetación ribereña (forestación de pinos y pastizal) y exposición en el campo (46, 89 y 158 días) (abundancia cuantificada como inv.g PSHR-1).
- 2) Comparación de los ensamblajes colonizadores de bolsas de acículas vs hilos plásticos y entre tiempos de exposición. MLG de dos factores: sustrato (acículas de pino e hilos plásticos) y tiempo de extracción (46, 89 y 158 días) realizados para el arroyo forestado y el de pastizal por separado (abundancia cuantificada como inv.bolsa-1).
- 3) Comparación total de los ensamblajes colonizadores de bolsas: MLG de tres factores: sustrato (acículas de pino e hilos plásticos), tiempo de extracción (46, 89 y 158 días) y vegetación ribereña (forestación de pinos y pastizal), considerando el total de bolsas del experimento (abundancia cuantificada como inv.bolsa-1).

La validación de los supuestos se efectuó analizando los gráficos de residuos vs predichos estandarizados y el Q-Q plot de residuos estandarizados. El test DGC (Di Rienzo- Guzman- Casanoves) fue utilizado para las comparaciones múltiples *a posteriori*. Los análisis fueron realizados utilizando InfoStat con el implemento de una interface con la plataforma R para la estimación de los modelos lineales generalizados (Di Rienzo *et al.*, 2012).

Resultados

Efecto de la vegetación ribereña sobre la colonización por invertebrados de bolsas con acículas

Los ensamblajes colonizadores de las bolsas de acículas en el arroyo forestado con pinos difirieron de los presentes en las bolsas expuestas en el arroyo de pastizal. El AC realizado con la abundancia de invertebrados por gramo de peso seco de hojarasca remanente (PSHR), explicó el 70% de la variabilidad en los primeros cuatro ejes (Autovalores: Eje1: 0,464, Eje2: 0,388,

Eje 3: 0,260, Eje 4: 0,154). Este análisis separó sobre el eje 1 los ensambles presentes en las bolsas colocadas en el arroyo de pastizal, de los presentes en las bolsas del arroyo forestado (Fig. 3.1). Los ensambles difirieron significativamente en su composición taxonómica (PPRM, $p < 0,001$).

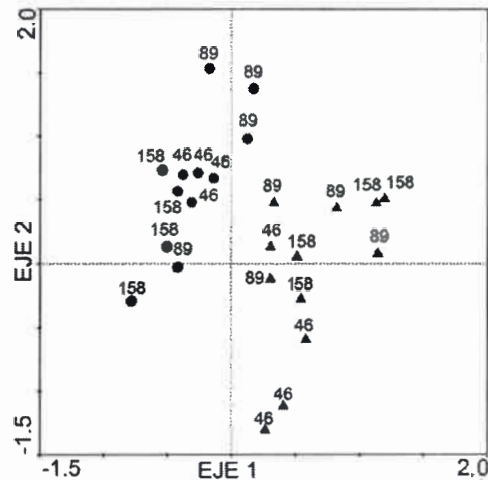


Fig. 3.1. AC de los ensambles de invertebrados presentes en 24 bolsas de acículas colocadas en un arroyo en pastizal (círculos) y uno forestado con pinos (triángulos). Los números (46, 89 y 158) corresponden a los días de exposición en el campo de las bolsas. Muestras cuantificadas en abundancia de invertebrados.g PSHR⁻¹.

Se detectaron seis invertebrados indicadores en el arroyo de pastizal y uno en el bosque (Tabla 3.1). *Hydroptila* sp. (97%) y *Ceratopogonidae* sp. 2 (91%) fueron los invertebrados que mejor representaron el pastizal y Naidinae (90%) fue el único indicador en la forestación.

Tabla 3.1. Taxa indicadores del arroyo forestado y en pastizal en los ensamblajes colonizadores de bolsas de acículas. Abundancia: invertebrados.g PSHR⁻¹.

	IndVal (%)	p-test
Pastizal		
<i>Hydroptila</i> spp.	97	<0,001
<i>Ceratopogonidae</i> sp. 2	91	0,001
<i>Helicopsyche</i> sp.	80	<0,001
Pentaneurini	79	0,001
Ancyliinae	75	<0,001
<i>Ambrysus</i> spp.	70	0,012
Forestación de pinos		
Naidinae	90	0,005

Los ensamblajes colonizadores de las bolsas de acículas en el arroyo forestado mostraron una reducción significativa en la diversidad y la equitatividad respecto a los presentes en el arroyo de pastizal (Tabla 3.2, DGC pos hoc test: $p < 0,05$). Por otro lado, estas variables no mostraron variaciones en relación al tiempo de exposición en el arroyo. El número de taxa presentes en las bolsas de acículas no manifestó diferencias significativas en relación a la vegetación ribereña de los arroyos ni al tiempo de exposición en el campo. Mientras que los ensamblajes presentes a los 46 días presentaron la menor abundancia de invertebrados por gramo de PSHR (DGC pos hoc test: $p < 0,05$).

Tabla 3.2. Comparación de los atributos estructurales de los ensamblajes de invertebrados colonizadores de bolsas de acículas mediante MLG de dos factores: vegetación ribereña (pastizal vs. forestación de pinos) y tiempo de exposición (46, 89 y 158 días). Grados de libertad del análisis: vegetación (1; 18), extracción (2; 18) y vegetación x extracción (2; 18).

	Vegetación		Tiempo de Exposición		Vegetación x Tiempo de exposición	
	F	p	F	p	F	p
Abundancia (inv.g PSHR ⁻¹)	0,08	0,785	6,51	0,007	2,43	0,116
Riqueza	3,76	0,068	1,19	0,328	0,32	0,727
Diversidad (H')	11,69	0,003	0,75	0,488	1,12	0,349
Equitatividad (J')	7,43	0,013	2,38	0,121	0,73	0,495

Respecto a la estructura trófica de los ensamblajes colonizadores de bolsas de acículas, los MLG mostraron diferencias respecto a los dos factores analizados (vegetación ribereña y tiempo de exposición en el campo) (Tabla 3.3). Los invertebrados depredadores, colectores filtradores y raspadores manifestaron una reducción significativa de su abundancia en el arroyo forestado (DGC pos hoc test, $p < 0,05$). Respecto al tiempo de exposición de las bolsas, la abundancia de los depredadores, colectores de depósito y desmenuzadores resultó significativamente menor en los ensamblajes presentes a los 46 días mientras que los colectores filtradores fueron más abundantes en las bolsas extraídas a los 158 días (DGC pos hoc test: $p < 0,05$).

Tabla 3.3. Comparación de la estructura trófica de los ensamblajes de invertebrados colonizadores de bolsas de acículas por MLG de dos factores: vegetación ribereña (pastizal y forestación de pinos) y tiempo de exposición (46, 89 y 158 días). Grados de libertad del análisis: vegetación (1; 18), extracción (2; 18) y vegetación x extracción (2; 18).

	Vegetación		Tiempo de exposición		Vegetación x Tiempo de exposición	
	F	p	F	p	F	p
Depredadores	15,67	<0,001	8,73	0,002	2,65	0,098
Col. depósito	0,18	0,677	6,50	0,007	2,38	0,121
Col. filtradores	4,56	0,048	10,45	0,001	0,36	0,704
Desmenuzadores	0,09	0,770	4,35	0,034	<0,01	0,910
Raspadores	2,10	<0,001	20,07	0,159	0,57	0,580

Efecto del sustrato en la colonización por invertebrados

El AC de las bolsas colocadas en el arroyo de pastizal explicó el 66% de la variabilidad taxonómica en los primeros cuatro ejes del ordenamiento y no mostró una separación significativa de los ensamblajes entre los distintos sustratos (acículas de pino e hilos plásticos) (Autovalores, Eje 1: 0,448, Eje 2: 0,180, Eje 3: 0,140, Eje 4: 0,096) (PPRM, $p = 0,188$) (Fig. 3.2). Además, este análisis discriminó los ensamblajes según su dinámica temporal (PPRM, $p < 0,001$). Los ensamblajes con 158 días de exposición en el arroyo fueron los que más se diferenciaron del resto.

Con respecto al arroyo forestado con pinos, los primeros cuatro ejes del ordenamiento explicaron el 68,8% de las diferencias taxonómicas (Autovalores: Eje1: 0,394, Eje 2: 0,197, Eje 3: 0,152, Eje 4: 0,111). Este análisis tampoco mostró diferencias en relación al tipo de sustrato (PPRM, $p=0,056$). El tiempo de exposición de las bolsas influyó sobre la composición de los ensambles, siendo las bolsas colectadas a los 46 días las que más se diferenciaron del resto (PPRM, $p<0,001$) (Fig. 3.2).

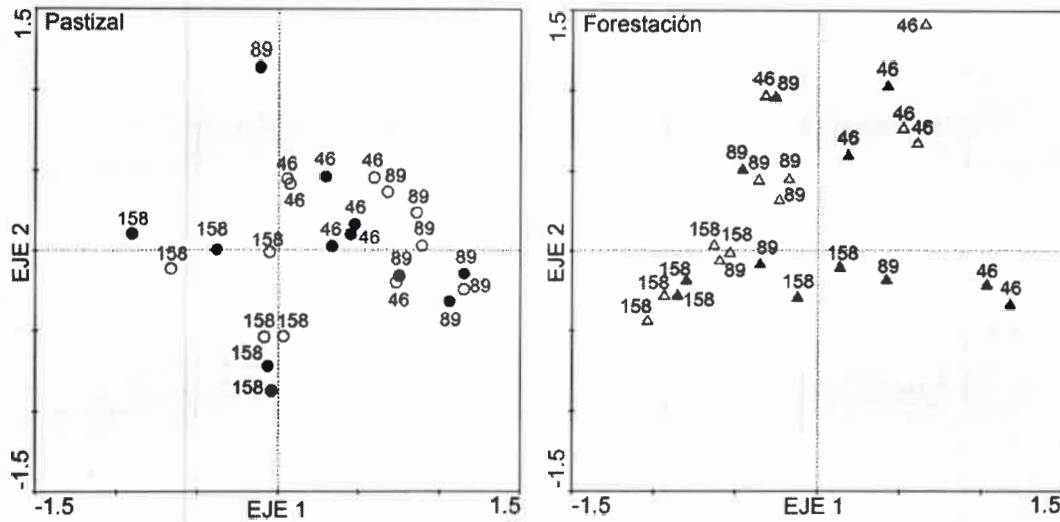


Fig. 3.2. Análisis de correspondencias de los ensambles de invertebrados presentes en bolsas colocadas en un arroyo de pastizal (izquierda) y en uno forestado con pinos (derecha). Se representan dos tipos sustratos: acículas (negro) y sustrato plástico (blanco). Los números (46, 89 y 158) corresponden a los días de exposición de las bolsas en el campo. Las muestras fueron cuantificadas en abundancia de invertebrados, bolsa⁻¹.

El método IndVal aplicado para detectar taxa indicadores del sustrato (acículas de pino e hilos plásticos) en el arroyo de pastizal y en el forestado, no detectó invertebrados indicadores del sustrato hilo plástico en ninguno de los dos arroyos. Por otro lado, se obtuvo un taxa indicador de las bolsas de acículas en el arroyo de pastizal (*Polypedilum* spp., IndVal: 76%; Test de Montecarlo: $p=0,007$) y dos en el arroyo forestado (*Corynoneura* spp., IndVal: 88%, Test de Montecarlo: $p=0,049$; *Parametriocnemus* spp. IndVal: 86%, Test de Montecarlo: $p=0,013$).

Los MLG de los atributos estructurales de los ensambles presentes en el arroyo de pastizal detectaron que la diferencia en la abundancia de

invertebrados entre los tiempos de extracción varió en función del tipo de sustrato colocado en las bolsas (Tabla 3.4). Las bolsas de acículas expuestas 158 días en el arroyo de pastizal presentaron mayor abundancia de invertebrados que el resto de las bolsas (DGC, pos hoc test, $p < 0,05$). Adicionalmente, la equitatividad de los ensambles difirió entre los tiempos de extracción, siendo mayor en los ensambles colectados a los 46 días (DGC, pos hoc test, $p < 0,05$).

En el arroyo forestado, los MLG no detectaron diferencias en los atributos de los ensambles en función de ninguno de los factores analizados (sustrato y tiempo de extracción) (Tabla 3.4).

Tabla 3.4. Comparación de los atributos estructurales de los ensambles de invertebrados colonizadores de bolsas experimentales colocadas en un arroyo de pastizal y en uno forestado con pinos por MLG de dos factores: sustrato (acículas de pino e hilos plásticos) y tiempo de exposición (46, 89 y 158 días). Grados de libertad del análisis: sustrato (1; 18), extracción (2; 18) y sustrato x extracción (2; 18).

	Sustrato		Tiempo de exposición		Sustrato x Tiempo de exposición	
	F	P	F	p	F	P
Pastizal						
Abundancia (inv.bolsa ⁻¹)	3,61	0,073	8,71	0,002	4,74	0,022
Riqueza	1,07	0,315	1,19	0,327	0,36	0,699
Diversidad (H')	1,51	0,235	1,82	0,191	0,66	0,528
Equitatividad (J')	0,34	0,569	6,33	0,008	1,87	0,183
Forestación de pinos						
Abundancia (inv.bolsa ⁻¹)	3,51	0,077	2,01	0,163	0,12	0,888
Riqueza	1,24	0,281	2,94	0,078	2,48	0,112
Diversidad (H')	0,73	0,406	1,47	0,257	0,84	0,446
Equitatividad (J')	1,50	0,236	1,12	0,346	0,15	0,859

Los MLG mostraron diferencias en la estructura trófica de los ensambles del arroyo de pastizal según el tiempo de exposición y el sustrato de las bolsas (Tabla 3.5). La abundancia de los colectores filtradores varió en relación a los dos factores analizados registrándose el mayor valor en las bolsas de acículas con 158 días de exposición (DGC pos hoc test, $A:158 > A:89 = A:46 = H:158 = H:89 = H:46$, $p < 0,05$; A y H se refieren a bolsas con acículas y bolsas con hilo, respectivamente). La abundancia de los

invertebrados depredadores y colectores de depósito varió en función del tiempo de exposición de las bolsas. Los depredadores manifestaron su menor abundancia a los 46 días (DGC pos hoc test, $158=89>46$, $p<0,05$), mientras que la abundancia de los colectores de depósito difirió entre los tres tiempos de extracción incrementándose con el tiempo de exposición de las bolsas (DGC pos hoc test, $158>89>46$, $p<0,05$).

Respecto a la estructura trófica de los ensambles en las bolsas del arroyo forestado, solamente los invertebrados depredadores variaron en función del sustrato, siendo más abundantes en las bolsas de acículas (DGC pos hoc test, $p<0,05$). Además, los MLG mostraron diferencias en el número de invertebrados depredadores, colectores filtradores y desmenuzadores según el tiempo de extracción de las bolsas. Los invertebrados depredadores y desmenuzadores fueron más abundantes a los 89 días (DGC pos hoc test, $p<0,05$: Depredadores: $89>46=158$; Desmenuzadores: $89>46=158$), mientras que los colectores filtradores a los 158 días (DGC pos hoc test, $p<0,05$: Col. filtradores: $158>158=46$).

Tabla 3.5. Comparación de la estructura trófica de los ensambles de invertebrados colonizadores de bolsas experimentales colocadas en un arroyo de pastizal y en uno forestado con pinos por MLG de dos factores: sustrato (acículas de pino e hilos plásticos) y tiempo de exposición (46, 89 y 158 días). Grados de libertad del análisis: sustrato (1; 18), extracción (2; 18) y sustrato x extracción (2; 18).

	Sustrato		Tiempo de exposición		Sustrato x Tiempo de exposición	
	F	p	F	p	F	P
Pastizal						
Depredadores	0,33	0,571	5,37	0,015	2,55	0,106
Col. deposito	0,26	0,618	19,19	<0,001	2,49	0,111
Col. filtradores	4,33	0,052	10,87	<0,001	5,75	0,012
Desmenuzadores	2,29	0,148	3,59	0,051	0,01	0,986
Raspadores	3,50	0,077	1,03	0,377	0,93	0,413
Forestación de pinos						
Depredadores	7,18	0,015	5,95	0,010	0,86	0,440
Col. deposito	3,21	0,090	2,94	0,078	0,10	0,904
Col. filtradores	0,09	0,765	6,22	0,009	0,11	0,896
Desmenuzadores	0,00	0,947	4,48	0,026	0,85	0,445
Raspadores	3,89	0,064	0,75	0,488	0,45	0,643

Análisis general del efecto de la vegetación ribereña y del tipo de sustrato en la colonización por invertebrados

Las bolsas expuestas en el arroyo de pastizal fueron separadas de las del arroyo forestado a lo largo del eje 1 del AC, el cual explicó en sus primeros cuatro ejes el 60,8% de la variabilidad taxonómica de las bolsas (Autovalores, Eje 1: 0,421, Eje 2: 0,371, Eje 3: 0,256, Eje 4: 0,153) (PPRM: $p < 0,001$) (Fig. 3.3).

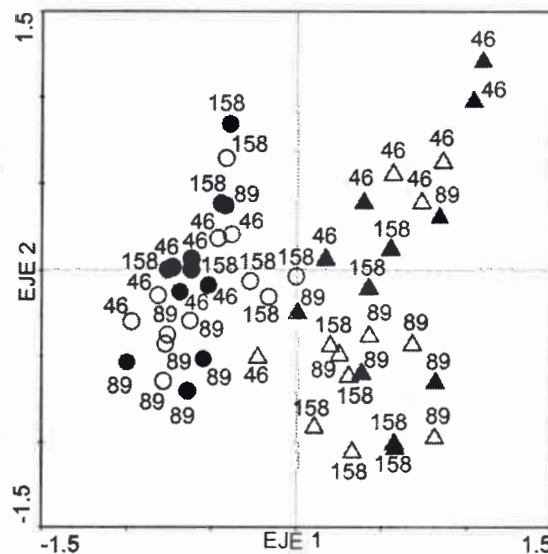


Fig. 3.3 Análisis de correspondencias de los ensambles de invertebrados presentes en 48 bolsas de sustrato alóctono colocadas en un arroyo de pastizal (círculos) y en uno forestado con pinos (triángulos). Se representan dos tipos de sustrato: acículas (negro) e hilos (blanco) y los números (46, 89 y 158) corresponden a los días de exposición en el campo.

Los taxa *Pentaneurini* spp., *Hydroptila* spp. y *Caenis* spp. fueron dominantes en los ensambles de invertebrados de las bolsas de acículas expuestas 46 días en el arroyo de pastizal (Fig. 3.4). A los 89 días *Caenis* sp. fue el taxa dominante junto a *Hydrachnidia* el cual mostró un considerable incremento en la abundancia respecto de la primer extracción. Luego de 89 días de exposición, se destaca el incremento en la abundancia de *Austrelmis* spp. y *Naidinae* y además la aparición de algunos taxa como *Heterelmis* spp. y

DugesIIDae ausentes a los 46 días. En contraste, *Hydroptila* spp. manifestó una importante disminución. Las bolsas que permanecieron en los arroyos hasta el final del experimento, resultaron caracterizadas principalmente por la abundancia de quironómidos siendo *Pseudochironomus* spp. el taxa dominante.

Respecto a la composición taxonómica de los ensambles relevados en las bolsas de acículas en el arroyo forestado con pinos, se observó a los 46 días de exposición el predominio de dípteros de la familia Chironomidae (Fig. 3.4). El taxa dominante fue *Corynoneura* spp. La dominancia cambió hacia los 89 y 158 días de exposición donde Naidinae spp. fue el taxa más abundante. Se destaca el progresivo incremento en la abundancia de *Austrelmis* spp. y la aparición de dos taxa (DugesIIDae y *Heterelmis* spp.) luego de 89 días de exposición. Adicionalmente, fue notoria la desaparición de *Simulium* spp. de las bolsas luego de los 46 días de exposición en el arroyo forestado.

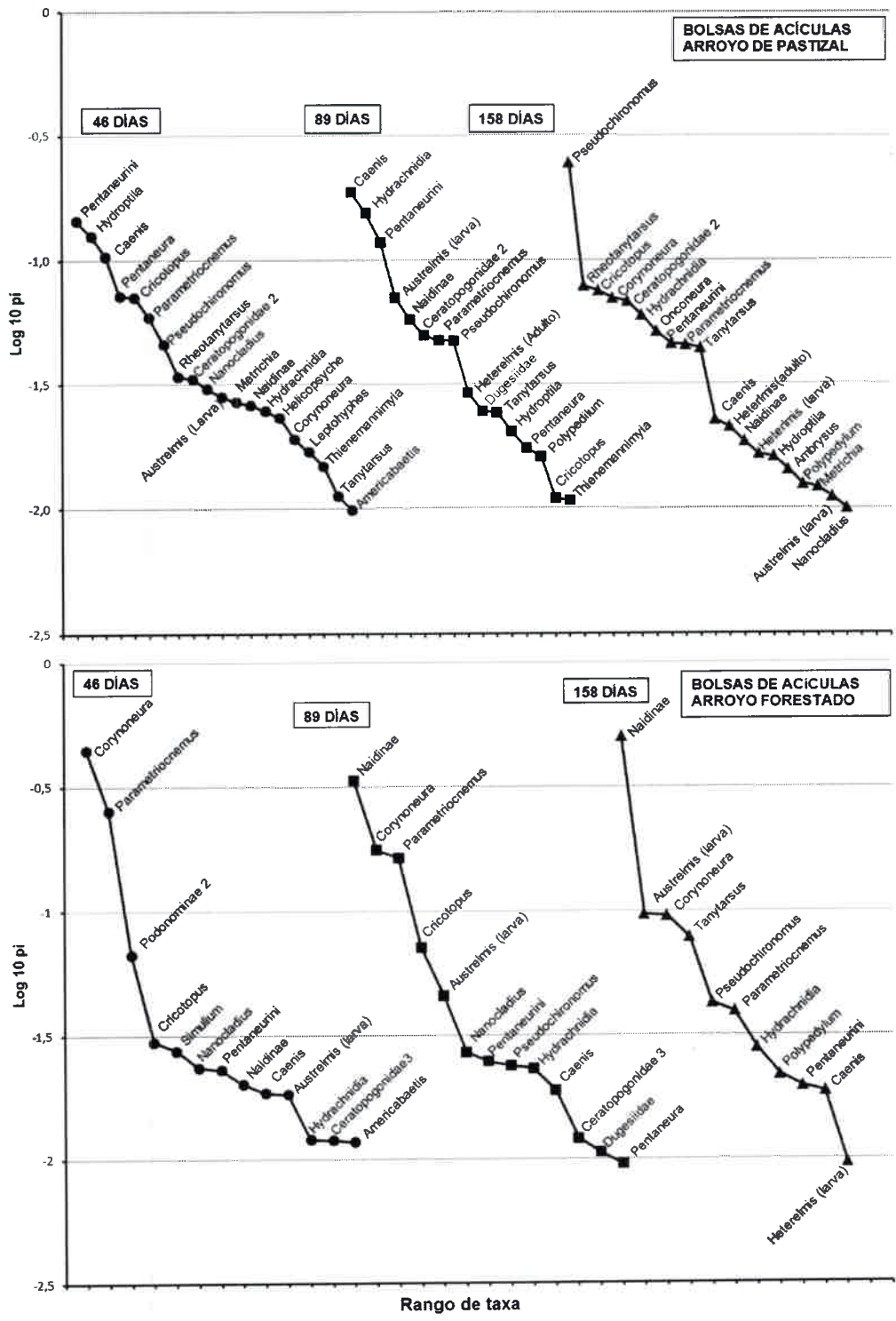


Fig. 3.4. Curvas de rango-abundancia de los ensambles de invertebrados en bolsas de acículas colocadas en un arroyo de pastizal y en uno forestado con pinos. Se diferencian los tiempos de exposición de las bolsas en el campo.

Al analizar los ensambles de invertebrados presentes en bolsas de hilo plástico, se observó que el efemeróptero *Caenis* spp. fue dominante durante los primeros 89 días de exposición en el arroyo de pastizal (Fig. 3.5). Además, los taxa *Hydroptila* spp., Hydrachnidia y *Austrelmis* spp., junto con los dípteros de la familia Chironomidae, se registraron en elevada abundancia. Se destaca el notorio incremento en la abundancia de Dugesidae y Naidinae a los 89 días. A los 158 días se observó un cambio en la dominancia del ensamble, los quironómidos *Pseudochironomus* spp. y *Cricotopus* spp. fueron los más abundantes junto con Naidinae. Se registraron también los taxa *Ambrysus* spp. (Naucoridae, Hemiptera) y *Heterelmis* spp. antes ausentes o en muy baja abundancia.

Las composición taxonómica y la sucesión de los ensambles registrados en las bolsas de hilos colocadas en el arroyo forestado difirió de la encontrada en el pastizal (Fig. 3.5). A los 46 días *Corynoneura* spp. resultó dominante y los taxa *Americabaetis* spp. y *Parametriocnemus* spp. se registraron con elevada abundancia. Hacia los 89 días se observó un marcado incremento de la abundancia de oligoquetos de la subfamilia Naidinae los cuales se convirtieron en los invertebrados dominantes en los 89 y 158 días de experimentación.

Cabe señalar la similitud en la composición taxonómica de los ensambles presentes en las bolsas con diferente sustrato (acículas de pino e hilos plásticos) colocadas en el arroyo de pastizal, exceptuando la primera extracción donde se registraron diferentes taxa dominantes. Esta similitud entre los sustratos fue aún más evidente en el arroyo forestado.

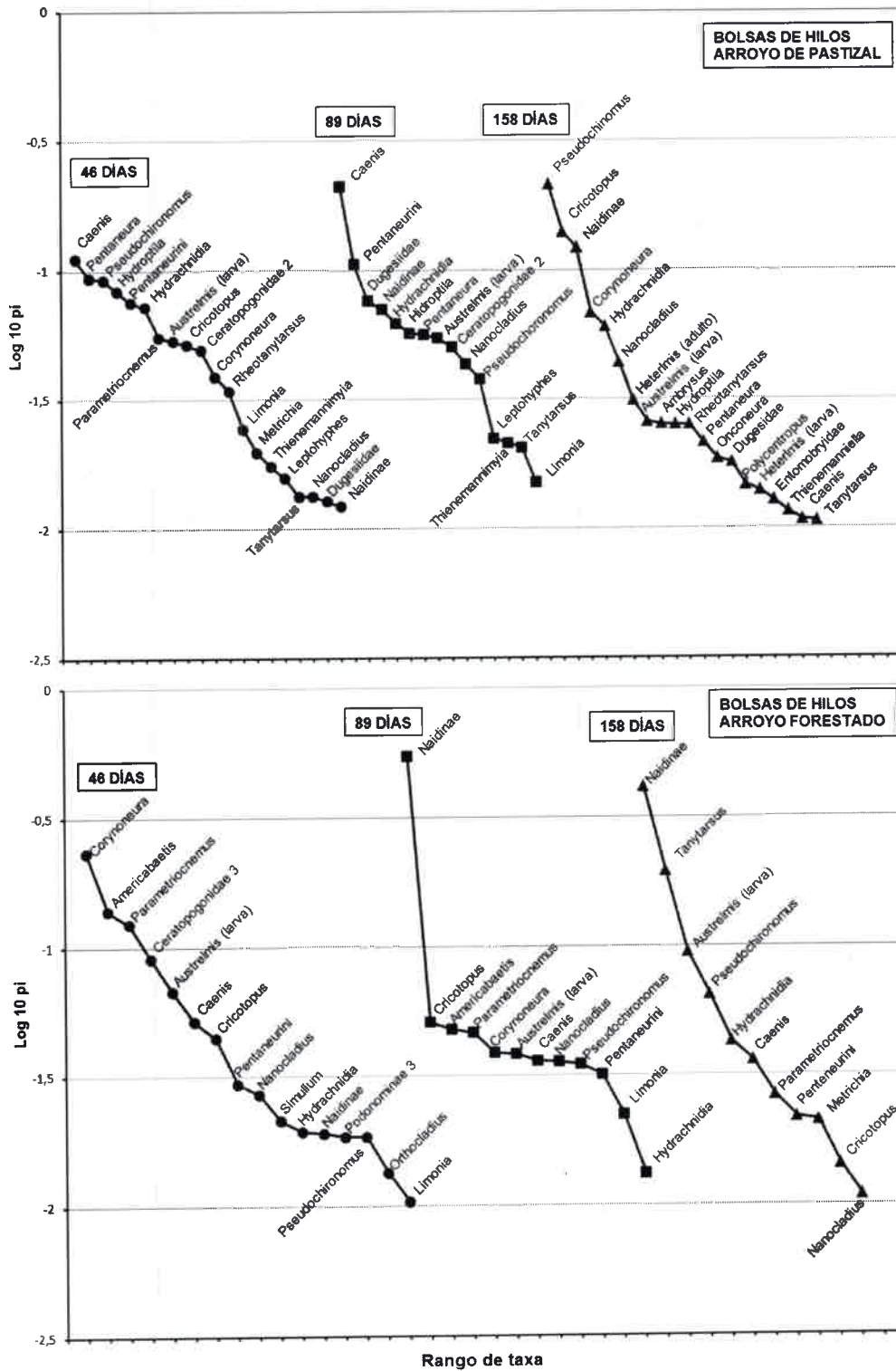


Fig. 3.5. Curvas de rango-abundancia de los ensambles de invertebrados en bolsas de hilos colocadas en un arroyo de pastizal y en uno forestado con pinos. Se diferencian los tiempos de exposición de las bolsas en el campo.

A través del método del Valor Indicador se obtuvieron diez taxa indicadores del arroyo de pastizal y uno para el arroyo forestado (Tabla 3.6). En las bolsas colocadas en el pastizal los taxa indicadores pertenecieron a cuatro GFAs, predominantemente colectores de depósito y depredadores mientras que en el arroyo forestado el único taxa indicador registrado fue un colector de depósito.

Tabla 3.6. Taxa indicadores de arroyos forestados y de pastizales en los ensambles colonizadores de bolsas experimentales. Se indica el valor indicador junto con el resultado del test de Montecarlo. En paréntesis se indica el GFA (CD: colector de depósito; CF: filtrador; R: raspador; P: depredador; D: desmenuzador).

Taxa	Valor indicador	p-test
Pastizal		
<i>Hydroptila</i> spp. (CD)	96	0,0001
<i>Pseudochironomus</i> spp. (CD)	88	0,0004
<i>Ceratopogonidae</i> sp.2 (P)	86	0,0001
<i>Pentaneura</i> spp. (P)	79	0,0003
<i>Caenis</i> spp. (CD)	79	0,0012
<i>Pentaneurini</i> spp. (P)	78	0,0005
<i>Helicopsyche</i> spp. (R)	76	0,0001
<i>Ambrysus</i> spp. (P)	75	0,0001
<i>Rheotanytarsus</i> spp. (CF)	72	0,0388
<i>Thienemannimyia</i> spp. (P)	72	0,0001
Forestación con pinos		
Naidinae (CD)	84	0,0004

Los MLG de los atributos estructurales integrando a los tres factores estudiados (vegetación ribereña, sustrato y tiempo de extracción) mostraron que la riqueza, la diversidad y la equitatividad fueron menores en el arroyo forestado con pinos (Riqueza: $F_{\text{vegetación (1;36)}} = 23,14$, $p < 0,001$; Diversidad: $F_{\text{vegetación (1;36)}} = 29,66$, $p < 0,001$; Equitatividad: $F_{\text{vegetación (1;36)}} = 12,52$, $p = 0,001$; DGC pos hoc test, $p < 0,05$). La abundancia total de invertebrados varió en

función de la vegetación ribereña y del tiempo de exposición de las bolsas (Abundancia total: $F_{\text{vegetación} \times \text{extracción} (2;36)} = 3,35$, $p = 0,046$), pero no exhibió un patrón claro ($P:158=F:89=P:89>F:158=F:46=P:46$, DGC pos hoc test $p < 0,05$. P y F se refieren a arroyos de pastizal y forestados con pinos, respectivamente). Es importante mencionar que ningún atributo estructural manifestó diferencias significativas en relación al tipo de sustrato presente en las bolsas (acículas de pino vs. hilos plásticos).

Los resultados de los MLG mostraron que la estructura trófica de los ensamblajes presentes en las bolsas varió en función del tiempo de exposición y de la vegetación ribereña de los arroyos, pero no se registraron diferencias con respecto al sustrato (Fig. 3.6). La abundancia de los invertebrados filtradores, depredadores, desmenuzadores y raspadores se redujo significativamente en el arroyo que drena la forestación (Filtradores: $F_{\text{vegetación} (1;36)} = 7,07$, $p = 0,011$; Depredadores: $F_{\text{vegetación} (1;36)} = 52,27$, $p < 0,001$; Desmenuzadores: $F_{\text{vegetación} (1;36)} = 6,30$, $p = 0,016$; Raspadores: $F_{\text{vegetación} (1;36)} = 39,28$, $p < 0,001$; DGC, pos hoc test, $p < 0,05$). Los GFAs exhibieron diferentes respuestas con respecto al tiempo de exposición (Fig. 3.6). Los filtradores fueron más abundantes en las bolsas extraídas a los 158 días (Filtradores: $F_{\text{extracción} (2;36)} = 15,25$, $p = 0,001$; DGC pos hoc test, $p < 0,05$) mientras que los desmenuzadores presentaron su mayor abundancia a los 89 días de exposición (Desmenuzadores: $F_{\text{extracción} (2;36)} = 7,35$, $p = 0,002$; DGC pos hoc test, $p < 0,05$). Los depredadores presentaron su menor abundancia en la primer extracción (Depredadores: $F_{\text{extracción} (2;36)} = 8,75$, $p < 0,001$; DGC pos hoc test, $p < 0,05$). La abundancia de los colectores de depósito varió en función del tiempo de extracción y de la vegetación ribereña. Los ensamblajes presentes en las bolsas expuestas 158 días en el arroyo pastizal y los de 89 días en el arroyo forestado mostraron mayor abundancia de colectores de depósito que el resto de las bolsas (Colectores de depósito: $F_{(2;36)} = 4,74$, $p = 0,014$; DGC pos hoc test, $p < 0,05$).

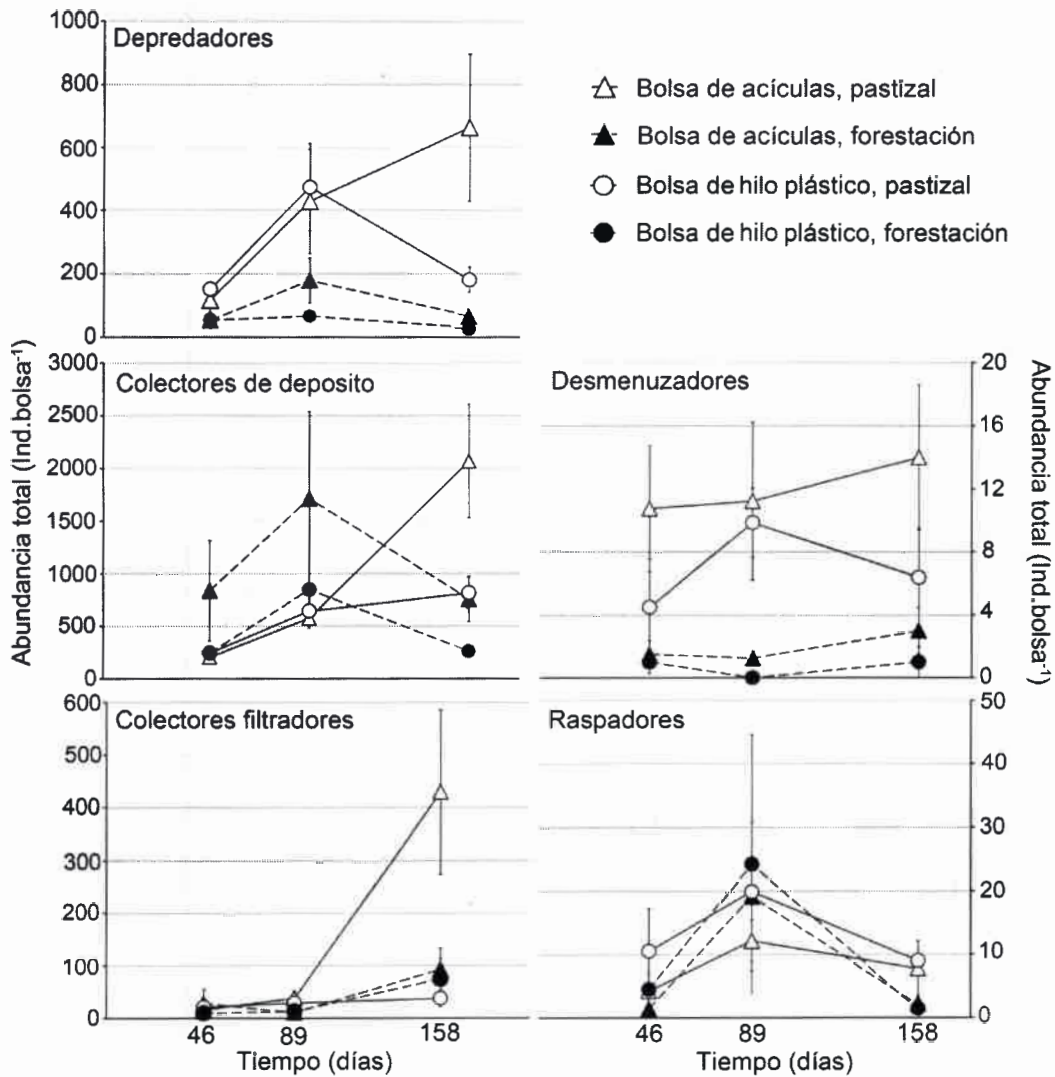


Fig. 3.6. Abundancia de los GFA en las bolsas de acículas e hilos colocadas en un arroyo de pastizal y otro forestado con pináceas de la subcuenca del arroyo Santa Rosa (Abundancia media, bolsa⁻¹ ± E.E.).

Discusión

Los cambios en el uso de la tierra tales como la forestación con especies exóticas, provocan impactos ecológicos en los cuerpos de agua (Zhang *et al.*, 2009, Hawtree *et al.*, 2015). Este fenómeno es particularmente marcado cuando la implantación de monocultivos de árboles con fines forestales se extiende a las riberas de los arroyos y cuando reemplazan comunidades

florísticas formadas por especies de fisonomía y fenología contrastante (Giller & O'Halloran, 2004, Martínez *et al.*, 2013). La implantación de coníferas en la zona ribereña de arroyos en pastizales de altura provoca la disminución del ingreso de luz solar por la cobertura de los árboles sobre el lecho y el aumento de materia orgánica particulada gruesa en forma de hojarasca, ramas y troncos (Thompson & Townsend, 2005), los cuales son retenidos en rabiones y pozones creando grandes acumulaciones de este detrito (Graça *et al.*, 2002).

Los resultados de este capítulo, que explora la dinámica de la colonización de invertebrados en sustratos experimentales colocados en arroyos con diferente vegetación ribereña, mostraron que en las nacientes del Río Tercero habita una diversa fauna de invertebrados acuáticos capaz de colonizar sustratos nódulos. Sin embargo, los sustratos expuestos a la colonización en el arroyo forestado con pinos fueron caracterizados por ensamblajes más simples (menos riqueza, diversidad y equitatividad), lo que concuerda con nuestra predicción. En el mismo sentido, fueron menos abundantes los raspadores, colectores de depósito y depredadores, mientras que los desmenuzadores no difirieron. Contrariamente a nuestra segunda predicción, la identidad del sustrato (orgánico vs. artificial) no determinó diferencias en los ensamblajes de invertebrados a nivel taxonómico y trófico tanto en el arroyo de pastizal como en el de pinar. Esto último sugiere que el sustrato orgánico (las acículas de pino) aún después de haber permanecido cinco meses depositado en el arroyo no fue colonizado para su explotación como recurso alimenticio *per se*. Finalmente, el tiempo de colonización determinó aumentos en la complejidad y abundancia del ensamblaje a nivel taxonómico y trófico de acuerdo a lo esperado.

Márquez *et al.* (2015) habían previamente demostrado que las comunidades de invertebrados que habitan los sustratos inorgánicos de rabiones en los arroyos que drenan forestaciones, presentan menor riqueza y equitatividad que las comunidades de arroyos en pasturas. De esta forma, los arroyos forestados podrían presentar un elenco reducido de especies de invertebrados capaces de colonizar los sustratos introducidos artificialmente.

Numerosos trabajos se han enfocado particularmente en el estudio del ensamblaje de invertebrados detritívoros por estar directamente implicados en la

descomposición de la materia orgánica, un proceso clave de los ecosistemas (Boyero *et al.*, 2011; 2012). Sin embargo, pocos estudios han abordado el análisis de la estructura de los ensamblajes colonizadores de hojarasca en arroyos con diferente vegetación ribereña. En la península ibérica, Martínez *et al.* (2013) reportaron que la forestación con pinos no altera los atributos estructurales de los ensamblajes colonizadores de acículas en comparación con arroyos donde la vegetación ribereña natural corresponde a bosques caducifolios. Estos hallazgos contrastan con los resultados obtenidos en este estudio, probablemente debido al mayor cambio provocado por la implantación de árboles en un paisaje de pastizales. Por su parte, Hladyz *et al.* (2011) estudiaron la descomposición de hojarasca y la colonización de invertebrados en arroyos de pastizales para ganadería, arroyos con riberas invadidas por *Rhododendron ponticum* L. y arroyos con bosques caducifolios naturales en las Islas Británicas. Su estudio mostró los efectos negativos del establecimiento de una planta exótica reduciendo la abundancia y colonización de los invertebrados y el consecuente efecto negativo en la descomposición de hojarasca a consecuencia del denso sombreado de los arroyos y de la baja calidad como recurso de la hojarasca.

Los diferentes tipos de sustratos analizados en este trabajo (acículas de pino e hilos plásticos) no mostraron diferencias en relación a los atributos estructurales de los ensamblajes que los colonizaron, independientemente de la vegetación ribereña presente en los arroyos. En arroyos de bajo orden con cobertura boscosa, la principal fuente de energía es la hojarasca proveniente de la zona ribereña y en ellos habita una diversa y abundante fauna de invertebrados capaces de procesarla (Wallace *et al.*, 1997; Graça *et al.*, 2015). En este contexto, numerosos estudios han reportado diferencias en la colonización por invertebrados dependiendo del tipo de hojarasca que ingresa al arroyo, comprobando además, que la hojarasca exótica altera la composición de los ensamblajes colonizadores (Murphy & Giller, 2000; Valdovinos, 2001; Albariño & Balseiro, 2002; Graça *et al.*, 2002; Richardson *et al.*, 2004; Larrañaga *et al.*, 2009; Riipinen *et al.*, 2010; Gonçalves *et al.*, 2012).

Las cuencas de cabecera de las Sierras de los Comechingones plantean un escenario novedoso para el estudio de la colonización de hojarasca por

macroinvertebrados, ya que se han implantado pinos en arroyos abiertos (sin cobertura boscosa) donde los invertebrados capaces de asimilar la MOPG son escasos (Principe *et al.*, 2010b). Sumado a esto, las acículas de pino son un recurso de baja calidad, debido a que poseen una cutícula gruesa y a la presencia de resinas y sustancias inhibitorias que determinan su baja tasa de descomposición (Bärlocher & Oertli, 1978; Webster & Benfield, 1986). Trabajos experimentales realizados en Chile no registraron diferencias entre los ensambles de invertebrados detritívoros que colonizan acículas de pino y sustratos plásticos introducidos experimentalmente en los arroyos, indicando que este es un recurso muy difícil de asimilar por los invertebrados (Valdovinos, 2001). Por otro lado, Dangles *et al.* (2001) demostraron a través de un experimento con bolsas de hojarasca y de hilos plásticos que la materia orgánica particulada fina transportada por los arroyos queda atrapada en las bolsas e influye fuertemente en la abundancia y riqueza de los invertebrados que las colonizan. De esta manera las acículas de pino, por ser un recurso de baja calidad y presentar baja tasa de descomposición, podrían actuar de manera semejante a los hilos plásticos como filtro de materia orgánica y ofreciendo a la fauna de invertebrados refugio y sustrato (Gonçalves *et al.*, 2006; Moretti *et al.*, 2007; Ligeiro *et al.*, 2010).

El tiempo de exposición de la hojarasca en el ambiente acuático es otro factor determinante de los ensambles de invertebrados que colonizan acumulaciones de materia orgánica (Abelho, 2001; Graça, 2001; Foucreau *et al.*, 2013). Los resultados de este trabajo mostraron que la abundancia total de invertebrados en las bolsas de acículas exhibió su mayor valor luego de los 89 días de exposición en el campo para ambos tipos de vegetación ribereña, mientras que los demás atributos de la comunidad no exhibieron diferencias según el tiempo de exposición. Las características intrínsecas del detrito determina la forma en la cual este es colonizado en el tiempo (Gonçalves *et al.*, 2004). La hojarasca poco palatable y difícil de descomponer, como las acículas de pino, constituyen un recurso temporalmente estable (Hisabae *et al.*, 2011). De manera similar, el incremento de la abundancia de los invertebrados con el tiempo de exposición, fue registrado para hojarasca de baja calidad y gran

estabilidad en arroyos de altura del Cerrado Brasileño (Moretti *et. al.*, 2007; Ligeiro *et. al.*, 2010).

En relación al tiempo de exposición, los resultados indicaron que en el arroyo de pastizal los ensambles presentes a los 158 días difirieron de las demás extracciones. Además, las curvas de rango abundancia mostraron un cambio notorio en la composición taxonómica de los ensambles en esta extracción, la cual resultó dominada principalmente por quironómidos. Es importante considerar que aproximadamente un mes antes de la última extracción de las bolsas se produjo una crecida extraordinaria asociada a fuertes tormentas que provocaron la caída de numerosos árboles en las plantaciones de pinos. Este evento probablemente provocó una deriva catastrófica de los invertebrados presentes en los arroyos. En consecuencia, es posible que en las bolsas experimentales haya ocurrido una interrupción en la sucesión y una nueva colonización por la biota alterada por el evento de crecida. En el caso del arroyo forestado es posible que la caída de gran cantidad de troncos haya ayudado a fijar las bolsas y mitigar los efectos de la crecida.

La composición taxonómica de los ensambles presentes en el arroyo forestado mostró una gran similitud en las dos últimas extracciones. En las forestaciones las acumulaciones de acículas constituyen un elemento habitual en el lecho de los arroyos, por lo que la comunidad de invertebrados presente en ellas podría ser muy similar a los ensambles que colonizaron las bolsas. De modo contrario, las acumulaciones de acículas constituyen un elemento novedoso para la fauna en los arroyos de pastizal lo cual podría explicar la marcada diferencia entre los ensambles que colonizaron las bolsas en los tres tiempos de exposición en el campo.

En las bolsas expuestas en el arroyo de pastizal se registró una elevada riqueza de taxa indicadores, entre los cuales se aprecian efemerópteros y tricópteros. Para el arroyo forestado Naidinae fue el único taxón indicador. En este trabajo los taxa indicadores de acumulaciones de acículas, las cuales constituyen materia alóctona de especies exóticas, presentaron mayor valor indicador que los obtenidos en estudios similares para invertebrados colonizadores de hojarasca de especies nativas (Ligeiro *et al.*, 2010).

Los resultados de la manipulación de hábitat mediante el experimento de colonización de sustratos orgánicos (acículas) y sustratos artificiales (hilos) mostró taxa indicadores que fueron parcialmente compartidos con los indicadores de los otros hábitats funcionales estudiados en el capítulo 2. En el caso de las forestaciones, la única coincidencia entre los hábitats manipulados experimentalmente (bolsas con acículas o hilos) y los hábitats de rabión, pozón y macrófitas fue el bajo número de indicadores. Sólo los oligoquetos Naidinae, caracterizaron las bolsas mientras en los otros hábitats de arroyos forestados mayormente representantes de los quironómidos fueron los taxa indicadores. En contraste, en el pastizal, los taxa indicadores fueron numerosos y compartidos entre hábitats (ej. *Austrelmis* spp., Dugesidae, *Helicopsyche* spp., *Hydroptila* spp., y algunos quironómidos).

El análisis de la estructura trófica de los ensamblajes colonizadores de los sustratos experimentales mostró una reducción en la abundancia de los depredadores, filtradores, desmenuzadores y raspadores en el arroyo forestado con pinos. En los arroyos “abiertos” la principal fuente de energía proviene del perifiton (DeLong & Brusven, 1994) y en el área de estudio se han reportado diferencias en la composición y biomasa de la comunidad algal entre arroyos en pastizal y forestados con pinos (Cibils Martina *et al.*, 2012). La mayor abundancia de raspadores encontrada en bolsas colocadas en el arroyo de pastizal, sugiere que los parches de acículas actúan como sustrato para la formación de perifiton el cual presentaría mayor desarrollo en estos arroyos.

Si bien el detrito alóctono no es considerado la principal fuente de energía de los arroyos abiertos, Meninger & Palmer (2007) demostraron que el ingreso de plantas herbáceas de la zona ribereña constituye un importante recurso en estos arroyos y promueve una importante conexión acuático-terrestre. Incluso, han reportado que taxa similares a los encontrados en este estudio (Amphipoda y Tipulidae) son de gran importancia en el procesamiento de pasturas que ingresan a los arroyos. En nuestro trabajo, la menor abundancia de desmenuzadores en los ensamblajes en bolsas de acículas y de hilos en el arroyo forestado, indicaría que la fauna de invertebrados desmenuzadores de los arroyos estudiados no es eficiente para explotar como

recurso trófico las acumulaciones de hojarasca producidas por las forestaciones de pinos.

Los taxa colectores de depósito fueron los invertebrados más abundantes en este estudio y manifestaron su mayor abundancia en las bolsas expuestas 158 días en el pastizal. En ausencia de una rica fauna de invertebrados desmenuzadores, como ocurre en las nacientes de los arroyos de Córdoba (Principe *et al.*, 2010b), el resto de los grupos tróficos puede jugar un rol fundamental en la descomposición y en la transferencia de la materia orgánica a otros compartimientos de la trama trófica (Graça, 2001; Woodward, 2009). Es posible que varios de estos taxa presentes en el área de estudio expresen cierta plasticidad alimentaria (Friberg & Jacobsen, 1999; Albariño, 2001) que les permita usar un recurso abundante en los arroyos. Con respecto a esto se debe resaltar el incremento en la abundancia de las larvas de *Austrelmis* spp. en la sucesión de las bolsas de acículas, las cuales en general se clasifican como colectores de depósito pero en la misma familia (Elmidae) existen especies capaces de desmenuzar la MOPG (Tomanova *et al.*, 2006; Longo & Blanco, 2014). Futuros estudios de dieta permitirán analizar con detalle la preferencia alimentaria de los taxa y evaluar su participación en procesos ecosistémicos fundamentales tales como la degradación de la materia orgánica. Aún así, este estudio demuestra que la plasticidad alimentaria no sería muy común en estos invertebrados.

El análisis experimental de la colonización de parches de acículas en cuencas forestadas con pinos en las Sierras de Córdoba demostró que estas acumulaciones de material alóctono serían muy lentamente incorporadas como una fuente de materia y energía de estos arroyos. La acumulación de grandes cantidades de acículas en los arroyos forestados y la ausencia de una fauna adaptada a consumirla y reciclarla, determina un cambio sustancial en el funcionamiento de las nacientes de los arroyos de Córdoba, con potenciales consecuencias sobre la cuenca en general.

CAPITULO IV

Consideraciones Finales

Consideraciones finales

- » El presente trabajo constituye la primera descripción de la composición y estructura de la comunidad de invertebrados acuáticos de la cuenca alta del Rio Tercero. Se registraron 102 taxa, de los cuales el 54% estuvieron presentes en los tres hábitats analizados, 22% presentes en dos hábitats y 24% en uno solo (7 taxa exclusivos de rabiones, 7 taxa de pozones y 10 taxa en parches de macrófitas).
- » La forestación comercial con especies de crecimiento rápido (pináceas) en las Sierras de los Comechingones, iniciada hace aproximadamente cuatro décadas, produjo una reducción en la intensidad lumínica que recibieron los arroyos. En consonancia, la temperatura fue menor en estos arroyos pero con una mayor amplitud térmica entre hidroperíodos. Por otro lado, los bosques implantados produjeron un incremento considerable de la materia orgánica alóctona que ingresa en forma de hojarasca y material leñoso a estos cuerpos de agua.
- » De acuerdo a lo esperado, los macroinvertebrados bentónicos presentes en estos sistemas lóticos reflejaron los cambios ambientales asociados a la forestación con pinos en los tres hábitats fluviales estudiados (rabiones, pozones y parches de macrófitas), registrándose cambios en la composición taxonómica de los ensambles. Adicionalmente, se observó una tendencia hacia la reducción del número de taxa indicadores de los arroyos forestados, reflejando una menor especificidad y fidelidad de los invertebrados acuáticos por las condiciones contrastantes que generan los bosques de pinos.

- » Dentro de los atributos estructurales de los ensambles, solamente la riqueza de taxa EPT disminuyó en las plantaciones de coníferas. Estos órdenes de insectos se caracterizan por poseer especies sensibles o intolerantes a las perturbaciones ecológicas causadas por la acción del hombre sobre los cuerpos de agua, por lo que su riqueza disminuye a mayor impacto. Contrariamente a lo esperado, todos los atributos, tanto los taxonómicos como los tróficos, mostraron diferencias más consistentes a escala de hábitat dentro del mismo arroyo que entre arroyos con diferente vegetación ribereña. Mayormente, los pozones fueron los que se distinguieron del resto de los hábitats por los atributos del ensamble.

- » El análisis de la estructura trófica de los ensambles presentes en tres hábitats fluviales no mostró mayores variaciones entre los arroyos forestados con pinos y en pastizales. En particular los invertebrados desmenuzadores incrementaron su abundancia en los arroyos forestados únicamente durante el periodo de aguas bajas, por lo que estos resultados coincidieron parcialmente con lo esperado. Sin embargo, debido a la baja riqueza y abundancia en la que se manifiestan estos invertebrados, en los arroyos de Córdoba no existiría un procesamiento eficiente de la materia orgánica alóctona que ingresa a los cuerpos de agua. Por lo que el nuevo recurso que las plantaciones proveen se encuentra en exceso y se acumula en el lecho de los arroyos sin una transformación sustancial en tejido animal (producción secundaria).

- » El análisis de la dinámica temporal de los ensambles mostró que el periodo hidrológico influyó sobre la composición taxonómica de los ensambles principalmente en los hábitats de rabión. Adicionalmente, cuatro atributos estructurales variaron en función del hidroperiodo (riqueza EPT, abundancia absoluta de EPT, %EPT y EPT/ EPT+OCH), presentando sus mayores valores en el periodo de aguas altas. Con respecto a la estructura trófica, el periodo hidrológico influyó sobre la

abundancia de desmenuzadores y de colectores mientras que no mostró efecto sobre la riqueza de los GFA.

- » Adicionalmente, esta tesis puso en evidencia que en las nacientes del Río Tercero habita una diversa fauna de invertebrados acuáticos capaz de colonizar sustratos nóveles, tales como acumulaciones de acículas en los arroyos. Sin embargo, y en concordancia con lo predicho, tanto los sustratos de origen orgánico (acículas de pino) como los artificiales (hilos plásticos) expuestos experimentalmente en un arroyo forestado con pinos fueron colonizados por ensambles de menor riqueza, diversidad y equitatividad que los colocados en el arroyo de pastizal.

- » Con respecto a la estructura trófica de los ensambles de los sustratos colocados experimentalmente en el arroyo forestado, los invertebrados raspadores, colectores de depósito y depredadores fueron menos abundantes que en el arroyo de pastizal, mientras que los desmenuzadores no difirieron. Asimismo, y de manera contraria a lo esperado, la identidad del sustrato (es decir, orgánico vs. artificial) no determinó diferencias en los ensambles de invertebrados a nivel taxonómico ni trófico. Esto sugiere que el sustrato orgánico (las acículas de pino) aún después de haber permanecido cinco meses depositado en los arroyos no fue colonizado para su explotación como recurso alimenticio.

Sobre la base de los principales resultados anteriormente expuestos, es posible corroborar que la forestación con pináceas de cuencas en pastizales de altura determina un conjunto de cambios ecológicos que afectan principalmente la composición taxonómica de las comunidades de invertebrados. Estas modificaciones observadas en la composición de los ensambles, sumado a la escasa variación en la estructura trófica demuestran que la fauna de invertebrados no respondió al recurso en exceso dado por la materia orgánica gruesa en forma de acículas y troncos. Sin embargo, muchas especies no están adaptadas a los cambios en las demás condiciones dadas por la

plantaciones (luz, temperatura, biomasa algal) evidenciándose así cambios importantes en la composición taxonómica.

Esta tesis demuestra que los invertebrados acuáticos pueden ser eficazmente utilizados como indicadores de la integridad ecológica de los arroyos de cabecera de las Sierras de Córdoba. En este sentido, la información proporcionada por esta tesis constituye una valiosa herramienta para la elaboración de planes de monitoreo, conservación y manejo de las cuencas afectadas por las forestaciones, que permitan conciliar el uso de los recursos con el mantenimiento de la integridad ecológica de los sistemas fluviales implicados.

Perspectivas de la Investigación

- » Determinar la dieta de los invertebrados detritívoros posiblemente implicados en el procesamiento de las acículas de pino.
- » Determinar mediante experimentos de campo, el rol de los invertebrados detritívoros en el procesamiento de la hojarasca exótica utilizando un diseño experimental con bolsas de diferente abertura de malla que permitan exponer o aislar la hojarasca de la acción de los detritívoros.
- » Realizar un monitoreo de variables ambientales y de la comunidad de invertebrados acuáticos en arroyos en bosques de pinos que estén siendo cosechados, ya que la construcción de caminos para el traslado de maquinaria y la caída de los desechos de la tala sobre y dentro del lecho, representan nuevas amenazas para el ecosistema acuático.
- » Realizar un monitoreo de variables ambientales y de la comunidad de invertebrados acuáticos en arroyos en bosques de pinos que hayan sido cosechados, evaluando si existe una recuperación de las comunidades de invertebrados acuáticos luego de la remoción de los árboles.

Referencias Bibliográficas

- ABELHO, M. 2001. From litterfall to breakdown in streams: a review. *Scientific World* 1: 656–680.
- AIDE, T.M.; M.L. CLARK, H.R. GRAU, D. LÓPEZ-CARR, M.A. LEVY, D. REDO, M. BONILLA-MOHENO, G. RINER, M.J. ANDRADE-NÚÑEZ & M. MUÑIZ. 2012. Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* 0: 1–10.
- ALBARIÑO, R.J. 2001. The food habits and mouthpart morphology of a South Andes population of *Klapopteryx kuscheli* (Plecoptera: Austroperlidae). *Aquatic Insects* 808: 1-11.
- ALBARIÑO, R.J. & E.G. BALSEIRO. 2002. Leaf litter breakdown in Patagonian streams: native versus exotic trees and the effect of invertebrate size. *Aquatic Conservation* 12: 181–192.
- ALBARIÑO, R.J. & V. DÍAZ VILLANUEVA. 2006. Feeding Ecology of Two Plecopterans in Low Order Andean-Patagonian Streams. *International Review of Hydrobiology* 91: 122-135.
- ALLAN, J.D.; D.L. ERICKSON & J. FAY. 1997. The influence of catchment land use on stream integrity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology* 37: 149–61.
- ALLAN, J.D. 2004. Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 257–284.
- ALLAN, J.D. & M.M. CASTILLO. 2007. *Stream Ecology: Structure and function of running waters*. Second Edition. Springer.
- ANSAH, Y.B.; E. FRIMPONG & S. AMISAH. 2012. Biological assessment of aquaculture effects on effluent-receiving streams in Ghana using structural and functional composition of fish and macroinvertebrate assemblages. *Environmental Management* 50: 166–180.
- ARGENTINA, J. E.; M.C. FREEMAN & B.J. FREEMAN. 2010. The response of stream fish to local and reach-scale variation in the occurrence of a benthic aquatic macrophyte. *Freshwater Biology* 55: 643-653.

- BANDO, F.M.; T.S. MICHELAN, E.R. CUNHA, B.R. FIGUEIREDO & S.M. THOMAZ. 2015. Macrophyte species richness and composition are correlated with canopy openness and water depth in tropical floodplain lakes. *Brazilian Journal of Botany* 38: 1-6.
- BÄRLOCHER, F. & J.J. OERTLI. 1978a. Colonization of conifer needles by aquatic hyphomycetes. *Canadian Journal of Botany* 56: 57-62.
- BÄRLOCHER, F. & J.J. OERTLI. 1978b. Inhibitors of aquatic hyphomycetes in dead conifer needles. *Mycologia* 70: 964-974.
- BEGON M.; C.R. TOWNSEND & J.L. HARPER. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, Wiley-Blackwell. pp. 752.
- BENFIELD, E.F. 1997. Comparison of litterfall input to streams. *Journal of the North American Benthological Society* 104-108.
- BERTHRONG, S.T.; G. PIÑEIRO, E.G. JOBBÁGY & R.B. JACKSON. 2012. Soil C and N changes with afforestation of grasslands across gradients of precipitation and plantation age. *Ecological Applications* 22: 76-86.
- BONADA, N.; N. PRAT, V.H. RESH & B. STATZNER. 2006. Developments in aquatic insect biomonitoring: a comparative analysis of recent approaches. *Annual Review of Entomology* 51: 495-523.
- BOND, N.R.; P.S. LAKE & A.H. ARTHINGTON. 2008. The impacts of drought on freshwater ecosystems: an Australian perspective. *Hydrobiologia* 600: 3-16.
- BOYERO, L.; R.G. PEARSON, D. DUDGEON, M.A.S. GRAÇA, M.O. GESSNER, R.J. ALBARINO, V. FERREIRA, C.M. YULE, A.J. BOULTON, M. ARUNACHALAM, M. CALLISTO, E. CHAUVET, A. RAMÍREZ, J. CHARÁ, M.S. MORETTI, J.F. GONÇALVES JR., J.E. HELSON, A.M. CHARÁ-SERNA, A.C. ENCALADA, J.N. DAVIES, S. LAMOTHE, A. CORNEJO, A.O.Y. LI, L.M. BURIA, V.D. VILLANUEVA, M.C. ZÚÑIGA & C.M. PRINGLE. 2011. Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. *Ecology* 92: 1839-1848.
- BOYERO, L.; R.G. PEARSON, D. DUDGEON, V. FERREIRA, M.A.S. GRAÇA, M.O. GESSNER, A.J. BOULTON, E. CHAUVET, C.M. YULE, R.J. ALBARIÑO A. RAMÍREZ, J.E. HELSON, M. CALLISTO, M.

- ARUNACHALAM, J. CHARÁ, R. FIGUEROA, J.M. MATHOOKO, J.F. GONÇALVES JR., M.S. MORETTI, A.M. CHARÁ-SERNA, J.N. DAVIES, A. ENCALADA, S. LAMOTHE, L.M. BURIA, J. CASTELA, A. CORNEJO, A.O.Y. LI, C. M'ERIMBA, V. DÍAZ VILLANUEVA, M.C. ZÚÑIGA, C.M. SWAN & L.A. BARMUTA. 2012. Global patterns of stream detritivore distribution: implications for biodiversity loss in changing climates. *Global Ecology and Biogeography* 21: 134–141.
- BROOKS, A.J.; T. HAEUSLER, I. REINFELDS, & S. WILLIAMS. 2005. Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology* 50: 331–344
- BROWN, A.V. & P.P. BRUSSOCK. 1991. Comparisons of benthic invertebrates between riffles and pools. *Hydrobiologia* 220: 99–108.
- BUFFAGNI, A.; S. ERBA & D.G. ARMANINI. 2010. The lentic–lotic character of Mediterranean rivers and its importance to aquatic invertebrate communities. *Aquatic Sciences* 72: 45–60.
- CABIDO D.; M. CABIDO, S.M. GARRÉ, J.A. GORGAS, R. MIATELLO, A. RAVELO, S. RAMBALDI & J.L. TASSILE. 2003. Regiones Naturales de la Provincia de Córdoba. Serie C. Publicaciones Técnicas. Agencia Córdoba. Dirección de Ambiente, 102 pp.
- CABRERA, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. 2da. ed. II. Cap. 1, 1-85.
- CAMARGO, A.F.M.; M.M. PEZZATO & G.G. HENRY-SILVA. 2003. Fatores limitantes à produção primária de macrófitas aquáticas. En THOMAZ, SM. & L.M. BINI, ed. *Ecología e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Maringá: Eduem. p. 59-83.
- CAPITANELLI, R.G. 1979. Clima. En: Vásquez, J.B., Miatello, R.A. y Roqué, M.E. (Eds.): *Geografía Física de Córdoba*, Ed. Boldt, Córdoba. p. 45-138.
- CARACO, N.F. & J.J. COLE. 2002. Contrasting impacts of a native and alien macrophyte on dissolved oxygen in a large river. *Ecological Applications* 12: 1496-1509.

- CARNUS, J.M.; J. PARROTTA, E. BROCKERHOFF, M. ARBEZ, H. JACTEL, H., A. KREMER, D. LAMB, K. O'HARA & B. WALTERS. 2006. Planted forests and biodiversity. *Journal of Forestry* 104: 65–77.
- CHAPIN III, F.S.; E.S. ZAVALETA, V.T. EVINER, R.L. NAYLOR, P.M. VITOUSEK, H.L. REYNOLDS, D.U. HOOPER, S. LAVOREL, O.E. SALA, S.E. HOBBIE, M.C. MACK & S. DÍAZ. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- CHESSMAN, B.; S. WILLIAMS & C. BESLEY. 2007. Bioassessment of streams with macroinvertebrates: effect of sampled habitat and taxonomic resolution. *Journal of the North American Benthological Society* 26: 546–565.
- CIBILS MARTINA, L.; E.N. GARI, R.E. PRINCIPE & R.J. ALBARIÑO. 2012. Análisis de la comunidad algal de arroyos serranos forestados con pináceas. 5º Congreso Argentino de Limnología. Santa Fé.
- CINGOLANI, A.M.; M. CABIDO, D. RENISON & V. SOLÍS-NEFFA. 2003. Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *Journal of Vegetation Science*. 14: 223–232.
- CINGOLANI, A.M., D. RENISON, P.A. TECCO, D.E. GURVICH & M. CABIDO. 2008. Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach. *Journal of Biogeography*, 35: 538-551.
- CORIGLIANO, M.C. 1998. Disturbio y variación temporal de invertebrados en un arroyo serrano. *Revista de la UNRC* 18: 83-101.
- CUMMINS, K.W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 18: 183-206.
- CURRY, C.J.; R.A. CURRY & D.J. BAIRD. 2012. The contribution of riffles and riverine wetlands to benthic macroinvertebrate biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 21: 895–913.
- DANGLES, O.; F. GUEROLD & P. USSEGLIO-POLATERA. 2001. Role of transported particulate organic matter in the macroinvertebrate colonization of litter bags in streams. *Freshwater Biology* 46: 575-586.

- DEATH, R.; B. BAILLIE & P. FRANSEN. 2003. Effects of Pinus radiata logging on stream invertebrate communities in Hawke's Bay, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 37: 507-520.
- DELONG, M.D. & M.A. BRUSVEN. 1994. Allochthonous input of organic matter from different riparian habitats of an agriculturally impacted stream. *Environmental Management* 18: 59-71.
- DELONG, M.D. & M.A. BRUSVEN. 1998. Macroinvertebrate community structure along the longitudinal gradient of an agriculturally impacted stream. *Environmental Management* 22: 445-457.
- DI RIENZO, J.A.; F. CASANOVES, M.G. BALZARINI, L. GONZALEZ, M. TABLADA, C.W. ROBLEDO. 2012. InfoStat versión 2012: Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- DOMÍNGUEZ, E. & H.R. FERNÁNDEZ. 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos, Sistemática y biología. Fundación M. Lillo. Tucumán, Argentina.
- DOS SANTOS, D.A.; C. MOLINERI, M.C. REYNAGA & C. BASUALDO. 2011. Which index is the best to assess stream health? *Ecological Indicators* 11: 582-589.
- DUFRENE, M. & P. LEGENDRE. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- ESTADES, C. & M. ESCOBAR. 2005. Los Ecosistemas de las Plantaciones de Pino de la Cordillera de la Costa. In: C Smith-Ramirez, J Armesto & C Valdovinos Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile. Editorial Universitaria. Chile. pp. 600-616.
- FARLEY, K.A.; E.G. JOBBAGY & R.B. JACKSON. 2005. Effects of afforestation on water yield: A global synthesis with implications for policy. *Global Change Biology* 11: 1565-1576.
- FAUSCH, K.D.; C.E. TORGERSEN, C.V. BAXTER & H.W. LI. 2002. Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. *BioScience* 52: 483-98.

- FEIJOÓ, C. & M. MENÉNDEZ. 2009. La biota de los ríos: los macrófitos. En: Conceptos y técnicas en ecología fluvial. Elosegí A. & Sabater S. Eds. Fundación BBVA. p. 243-252.
- FIGUEROA, R.; C. VALDOVINOS, E. ARAYA & O. PARRA. 2003. Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de calidad de agua de ríos del sur de Chile. *Revista chilena de historia natural* 76: 275-285.
- FINN, D.S.; N. BONADA, C. MÚRRIA & J.M. HUGHES. 2011. Small but mighty: headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. *Journal of the North American Benthological Society* 30: 963-980.
- FISCHER, M.; O. BOSSDORF, S. GOCKEL, F. HÄNSEL, A. HEMP, D. HESSENMÖLLER, G. KORTE, J. NIESCHULZE, S. PFEIFFER, D. PRATI, S. RENNER, I. SCHÖNING, U. SCHUMACHER, K. WELLS, F. BUSCOT, E. KALKO, K. LINSENMAIR, E. SCHULZE & W. WEISSER. 2010. Implementing large-scale and long-term functional biodiversity research: The Biodiversity Exploratories. *Basic and Applied Ecology* 11: 473-485.
- FOLEY, J.A.; R. DEFRIES, G.P. ASNER, C. BARFORD, G. BONAN, S.R. CARPENTER, F.S. CHAPIN, M.T. COE, G.C. DAILY, H.K. GIBBS, J.H. HELKOWSKI, T. HOLLOWAY, E.A. HOWARD, C.J. KUCHARIK, C. MONFREDA, J.A. PATZ, I.C. PRENTICE, N. RAMANKUTTY & P.K. SNYDER. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309: 570-574.
- FOUCREAU, N.; S. PUIJALON, F. HERVANT & C. PISCART. 2013. Effect of leaf litter characteristics on leaf conditioning and on consumption by *Gammarus pulex*. *Freshwater Biology* 58: 1672-1681.
- FRIBERG, N. & D. JACOBSEN. 1999. Variation in growth of the detritivore-shredder *Sericostoma personatum* (Trichoptera). *Freshwater Biology* 42: 625-635.
- FRISSELL, C.A.; W.J. LISS, C.E. WARREN & M.D. HURLEY. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental management* 10: 199-214.

- FRITZ, K.M. & W.K. DODDS. 2004. Resistance and resilience of macroinvertebrate assemblages to drying and flood in a tallgrass prairie stream system. *Hydrobiologia* 527: 99-112.
- GABRIELS, W.; K. LOCK, N. DE PAUW, P.L.M. GOETHALS. 2010. Multimetric Macroinvertebrate Index Flanders (MMIF) for biological assessment of rivers and lakes in Flanders (Belgium). *Limnologica* 40: 199–207.
- GERTH, W.J. & A.T. HERLIHY. 2006. Effect of sampling different habitat types in regional macroinvertebrate bioassessment surveys. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 501–512.
- GESSNER, M.O.; E. CHAUVET & M. DOBSON. 1999. A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos* 85: 377–384.
- GILLER P.S. & J. O'HALLORAN. 2004. Forestry and the aquatic environment: studies in an Irish context. *Hydrology and Earth System Sciences* 8: 314-326.
- GIORGIS, M.A.; P.A. TECCO, A.M. CINGOLANI, D. RENISON, P. MARCORA & V. PAIARO. 2011. Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biological Invasions* 13: 1423-1434.
- GOMI, T.; R.C. SIDLE & J.S. RICHARDSON. 2002. Headwater and channel network - understanding processes and downstream linkages of headwater systems. *BioScience* 52: 905–916.
- GONÇALVES JR, J.F.; A.M. SANTOS & F.A. ESTEVES. 2004. The influence of the chemical composition of *Typha domingensis* and *Nymphaea ampla* detritus on invertebrate colonization during decomposition in a Brazilian coastal lagoon. *Hydrobiologia* 527: 125-137.
- GONÇALVES, J.F. JR.; J.S. FRANÇA, A.O. MEDEIROS, C.A. ROSA & M. CALLISTO. 2006. Leaf breakdown in a tropical stream. *International Review of Hydrobiology* 91: 164–177.
- GONÇALVES, J.F. JR., R. REZENDE, J.S. FRANÇA & M. CALLISTO. 2012. Invertebrate colonisation during leaf processing of native, exotic and artificial detritus in a tropical stream. *Marine and Freshwater Research* 63: 428–439.

- GOPAL, B. & U. GOEL. 1993. Competition and allelopathy in aquatic plant communities. *The Botanical Review* 59: 155-210.
- GOSSELAIN, V.; C. HUDON, A. CATTANEO, P. GAGNON, D. PLANAS & D. ROCHEFORT. 2005. Physical variables driving epiphytic algal biomass in a dense macrophyte bed of the St. Lawrence River (Quebec, Canada). *Hydrobiologia* 534: 11-22.
- GRAÇA, M.A.S. 2001. The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams- a review. *International Review of Hydrobiology* 86: 383-393.
- GRAÇA, M.A.S.; J. POZO, C. CANHOTO & A. ELOSEGI. 2002. Effects of Eucalyptus Plantations on Detritus, Decomposers, and Detritivores in Streams. *The Scientific World Journal* 2: 1173-1185.
- GRAÇA, M.A.; V. FERREIRA, C. CANHOTO, A.C. ENCALADA, F. GUERRERO-BOLAÑO, K.M. WANTZEN & L. BOYERO. 2015. A conceptual model of litter breakdown in low order streams. *International Review of Hydrobiology* 100: 1-12.
- GRENOUILLET, G.; D. PONT & J.M. OLIVIER. 2000. Habitat occupancy patterns of juvenile fishes in a large lowland river: interactions with macrophytes. *Archiv Für Hydrobiologie*. 149: 307-326.
- HALWAS, K.L.; M. CHURCH & J. S. RICHARDSON. 2005. Benthic assemblage variation among channel units in high-gradient streams on Vancouver Island, British Columbia. *Journal of the North American Benthological Society* 24: 478-494.
- HARDING, J.S.; J.M. QUINN & C.W. HICKEY. 2000. Effects of mining and production forestry. In: Collier, K.J.; Winterbourn, M.J. eds. *New Zealand stream invertebrates: ecology and implications for management*. Christchurch, New Zealand Limnological Society 230-259.
- HAWKINS, C.P.; J.L. KERSHNER, P.A. BISSON, M.D. BRYANT, L.M. DECKER, S.V. GREGORY, D.A. MCCULLOUGH, C.K. OVERTON, G.H. REEVES, R.J. STEEDMAN & M.K. YOUNG. 1993. A Hierarchical Approach to Classifying Stream Habitat Features. *Fisheries* 18: 3-12.
- HAWTREE, D.; J.P. NUNES, J.J. KEIZER, R. JACINTO, J. SANTOS, M.E. RIAL-RIVAS, A.K. BOULET, F. TAVARES-WAHREN & K.H. FEGER. 2015. Time series analysis of the long-term hydrologic impacts of

- afforestation in the Águeda watershed of north-central Portugal. *Hydrology and Earth System Sciences* 19: 3033–3045.
- HAX, C.L. & S.W. GOLLADAY. 1993. Macroinvertebrate colonization and biofilm development in a boreal river. *Freshwater Biology*. 29, 79-87.
- HEMMINGA, M.A. & C.M. DUARTE. 2000. *Seagrass ecology*. Cambridge University Press pp. 312.
- HILL, W.R.; M.G. RYON & E.M. SCHILLING. 1995. Light limitation in a stream ecosystem: responses by primary producers and consumers. *Ecology* 76: 1297-1309.
- HISABAE, M.; S. SONE & M. INOUE. 2011. Breakdown and macroinvertebrate colonization of needle and leaf litter in conifer plantation streams in Shikoku, southwestern Japan. *Journal of forest research* 16: 108-115.
- HLADYZ, S.; S.D. TIEGS, M.O. GESSNER, P.S. GILLER, G. RÎȘNOVEANU, E. PREDA, M. NISTORESCU, M. SCHINDLER & G. WOODWARD. 2010. Leaf-litter breakdown in pasture and deciduous woodland streams: a comparison among three European regions. *Freshwater Biology* 55: 1916-1929.
- HLADYZ, S.; K. ÅBJÖRNSSON, P.S. GILLER & G. WOODWARD. 2011. Impacts of an aggressive riparian invader on community structure and ecosystem functioning in stream food webs. *Journal of Applied Ecology* 48: 443-452.
- HOFFMANN, A. 2000. The association of the stream caddisfly *Lasiocephala basalis* (Kol.) (Trichoptera: Lepidostomatidae) with wood. *International Review of Hydrobiology* 85: 79-93.
- HOOVER, T.M.; J.S. RICHARDSON & N. YONEMITSU. 2006. Flow-substrate interactions create and mediate leaf litter resource patches in streams. *Freshwater Biology* 51: 435–447.
- HOOVER, T.M.; L.B. MARCZAK, J.S. RICHARDSON & Y. NOBORU. 2010. Transport and settlement of organic matter in small streams. *Freshwater Biology* 55: 436–449.
- HUMPHRIES, P. 1996. Aquatic macrophytes, macroinvertebrate associations and water levels in a lowland Tasmanian river. *Hydrobiologia* 321: 219-233.

- INTERNATIONAL UNION OF FOREST RESEARCH ORGANIZATIONS. 2014.
En: www.iufro.org/publications/iufro-research-letters/article/2014/09/15/research-letter-forest-and-water-interactions/.
- JOBÁGY, E.G.; M.D. NOSETTO, J.M. PARUELO & G. PIÑEIRO. 2006. Las forestaciones rioplatenses y el agua. *Ciencia Hoy* 16: 12-21.
- JOBÁGY, E.G.; A.M. ACOSTA & M.D. NOSETTO. 2013. Rendimiento hídrico en cuencas primarias bajo pastizales y plantaciones de pino de las sierras de Córdoba (Argentina). *Ecología Austral* 23: 87-96.
- JOHNSON, L. B.; D.H. BRENEMAN & C. RICHARDS. 2003. Macroinvertebrate community structure and function associated with large wood in low gradient streams. *River research and applications* 19: 199-218.
- JOHNSON, R.K. & D. HERING. 2010. Spatial congruency of benthic diatom, invertebrate, macrophyte, and fish assemblages in European streams. *Ecological Applications* 20: 978–992.
- KAUFMANN, P.R. & J. M. FAUSTINI. 2012. Simple measures of channel habitat complexity predict transient hydraulic storage in streams. *Hydrobiologia* 685: 69-95.
- KENNEN, J.G; L.J. KAUFFMAN, M.A. AYERS, D.M. WOLOCKC & S.J. COLARULLO. 2008. Use of an integrated flow model to estimate ecologically relevant hydrologic characteristics at stream biomonitoring sites. *Ecological modelling* 211: 57–76
- KOBAYASHI, S. & T. KAGAYA. 2004. Litter patch types determine macroinvertebrate assemblages in pools of a Japanese headwater stream. *Journal of the North American Benthological Society* 23: 78–89.
- KOBAYASHI, S. & T. KAGAYA. 2005. Hot spots of leaf breakdown within a headwater stream reach: comparing breakdown rates among litter patch types with different macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology* 50: 921–929.
- KOBAYASHI, S.; S. NAKANISHI, F. AKAMATSU, Y. YAJIMA & K. AMANO. 2012. Differences in amounts of pools and riffles between upper and lower reaches of a fully sedimented dam in a mountain gravel-bed river. *Landscape and ecological engineering* 8: 145-155.

- LAKE, P.S. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 573–592.
- LARA, A.; C. LITTLE, R. URRUTIA, J. MCPHEE, C. ÁLVAREZ-GARRETÓN, C. OYARZÚN, D. SOTO, P. DONOSO, L. NAHUELHUAL, M. PINO & I. ARISMENDI. 2009. Assessment of ecosystem services as an opportunity for the conservation and management of native forests in Chile. *Forest Ecology and Management* 258: 415-424.
- LARRAÑAGA, A.; A. BASAGUREN, A. ELOSEGI & J. POZO. 2009. Impacts of *Eucalyptus globulus* plantations on Atlantic streams: changes in invertebrate density and shredder traits. *Fundamental and Applied Limnology* 175: 151–160.
- LIGEIRO, R.; M.S. MORETTI, J.F. JR. GONÇALVES & M. CALLISTO. 2010. What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality litter inputs: exposure time or leaf species? *Hydrobiologia* 654: 125–136.
- LIU, F.; R. PARMENTER, P.D. BROOKS, M.H. CONKLIN & R.C. BALES. 2008. Seasonal and interannual variation of streamflow pathways and biogeochemical implications in semi-arid, forested catchments in Valles Caldera, New Mexico. *Ecohydrology* 1: 239 – 252.
- LONGO, M. & J.F. BLANCO. 2014. Shredders are abundant and species-rich in tropical continental-island low-order streams: Gorgona Island, Tropical Eastern Pacific, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 62: 85-105.
- LOO, S.E., R. MACNALLY, D.J. O'DOWD & P.S. LAKE. 2009. Secondary invasions: implications of riparian restoration for in-stream invasion by an aquatic grass. *Restoration Ecology* 17: 378–385.
- LUQUE, L.E. 2009. El cultivo de fresno (*fraxinus pennsylvanica marshall*) y roble (*quercus robur* L.) en el Valle de Calamuchita, Córdoba, Argentina. Tesis doctoral. UNC.
- MACK, R.N.; D. SIMBERLOFF, W.M. LONSDALE, H. EVANS, M. CLOUT & F.A. BAZZAZ. 2000. Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences and Control. *Issues in Ecology* 10: 689-710.

- MARCZAK, L.B. & J.S. RICHARDSON. 2008. Growth and development rates in a riparian spider are altered by asynchrony between the timing and amount of a resource subsidy. *Oecologia* 156: 249-258.
- MARCZAK, L.B.; T. SAKAMAKI, L.T. SHANNON, I. DEGUISE, S.L.R. WOOD & J.S. RICHARDSON. 2010. Are forested buffers an effective conservation strategy for riparian fauna? An assessment using meta-analysis. *Ecological Applications* 20: 126–134.
- MARDEN, M. 2012. Effectiveness of reforestation in erosion mitigation and implications for future sediment yields, East Coast catchments, New Zealand: A review. *New Zealand Geographer* 68: 24–35.
- MÁRQUEZ, J.A.; CIBILS, L., PRINCIPE, R.E. & R.J. ALBARIÑO. 2015. Stream macroinvertebrate communities change with grassland afforestation in central Argentina. *Limnologia* 53: 17-25.
- MARSHALL, M.C.; A.J. BINDERUP, E. ZANDONA, S. GOUTTE, R.D. BASSAR, R.W. EL-SABAawi, S.A. THOMAS, A.S. FLECKER, S.S. KILHAM, D.N. REZNICK & C.M. PRINGLE. 2012. Effects of Consumer Interactions on Benthic Resources and Ecosystem Processes in a Neotropical Stream. *PLoS ONE* 7: e45230.
- MARTÍNEZ, A.; A. LARRAÑAGA, J. PÉREZ, E. DESCALS, A. BASAGUREN & J. POZO. 2013. Effects of pine plantations on structural and functional attributes of forested streams. *Forest Ecology and Management* 310: 147–155.
- MCABENDROTH, L.; P.M. RAMSAY, A. FOGGO, S.D. RUNDLE & D.T. BILTON. 2005. Does macrophytes fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? *Oikos* 111: 279-290.
- MCCUNE, B. & M.J. MEFFORD. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 4.25. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- MCGLYNN, B.L.; J.J. MCDONNELL, J. SEIBERT & C. KENDALL. 2004. Scale effects on headwater catchment runoff timing, flow sources and groundwater-streamflow relations. *Water resources research* 40, w07504.

- MCNETT, B.J. & A.L. RYPSTRA. 2000. Habitat selection in a large orb-weaving spider: vegetational complexity determines site selection and distribution. *Ecological Entomology* 25: 423-432.
- MENNINGER, H.L. & M.A. PALMER. 2007. Herbs and grasses as an allochthonous resource in open canopy headwater streams. *Freshwater Biology* 52: 1689-1699.
- MERRITT, R.W. & K.W. CUMMINS. 1996. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall Hunt.
- MERRITT, R.W. & K.W. CUMMINS. 2006. Trophic relationships of macroinvertebrates. In: Hauer, F.R. & Lamberti, G.A. (Eds.), *Methods in Stream Ecology*. Academic Press. Burlington. pp. 585-609.
- MERRITT, R.W.; K.W. CUMMINS, M.B. BERG (Eds.). 2008. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing. Dubuque. 1158 pp.
- MISERENDINO, M.L. & C.I. MASI. 2010. The effects of land use on environmental features and functional organization of macroinvertebrate communities in Patagonian low order streams. *Ecological Indicators* 10: 311-319.
- MISERENDINO M.L.; R. CASAUX, M. ARCHANGELSKY, C.Y. DI PRINZIO, C. BRAND & A.M. KUTSCHKER. 2011. Assessing land-use effects on water quality, in-stream habitat, riparian ecosystems and biodiversity in Patagonian northwest streams. *Science of the Total Environment* 409: 612-624.
- MISERENDINO, M.L.; M. ARCHANGELSKY, C. BRAND & L.B. EPELE. 2012. Environmental changes and macroinvertebrate responses in Patagonian streams (Argentina) to ashfall from the Chaitén Volcano (May 2008). *Science of the Total Environment* 424: 202-212.
- MORETTI, M.S. JR.; J.F. GONÇALVES, R. LIGEIRO & M. CALLISTO, 2007. Invertebrates colonization on native tree leaves in a Neotropical stream (Brazil). *International Review of Hydrobiology* 92: 199–210.
- MOYA, N.; R.M. HUGHES, E. DOMÍNGUEZ, F.M. GIBON, E. GOITIA & T. OBERDORFF. 2011. Macroinvertebrate-based multimetric predictive

- models for evaluating the human impact on biotic condition of Bolivian streams. *Ecological Indicators* 11: 840-847.
- MURPHY, L.F. & P.S. GILLER. 2000. Seasonal dynamics of macroinvertebrate assemblages in the benthos and associated with detritus packs in two low-order streams with different riparian vegetation. *Freshwater Biology* 43: 617-631.
- NAIMAN, R.J.; H. DECAMPS & M.E. MCCLAIN. 2005. *Riparia. Ecology, conservation, and management of streamside communities*. Elsevier Academic Press, Burlington, Maryland, USA, 430 pp.
- OGGERO, A. & M. ARANA. 2012. Flora vascular del sur de las sierras de Córdoba, Argentina. *Hoehnea* 39: 171-199.
- OLIVEIRA, V.C.; E.A. GONÇALVES & R.G. ALVES. 2014. Colonisation of leaf litter by aquatic invertebrates in an Atlantic Forest stream. *Brazilian Journal of Biology* 74: 267-273.
- OMAD, G.H.; P. PESSACQ & L.B. EPELE. 2015. Spatial distribution, feeding and length-mass relationships of *Diamphipnopsis samali* (Plecoptera, Diamphipnoidae) in a North Patagonia Andean stream, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* vol.74, no.1-2: 27-35.
- ORTH, R.J.; K.L. HECK & J. VAN MONTFRANS. 1984. Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. *Estuaries* 7: 339-350.
- OSTERMILLER, J.D. & C.P. HAWKINS. 2004. Effects of sampling error on bioassessments of stream ecosystems: application to RIVPACS-type models. *Journal of the North American Benthological Society* 23: 363-382.
- OYARZÚN C.E.; C. FRÊNE, G. LACRAMPE, A. HUBER & P. HERVÉ. 2011. Propiedades hidrológicas del suelo y exportación de sedimentos en dos microcuencas de la Cordillera de la Costa en el sur de Chile con diferente cobertura vegetal. *BOSQUE* 32: 10-19.
- PARSONS, M. & M.C. THOMS. 2007. Hierarchical patterns of physical-biological associations in river ecosystems. *Geomorphology* 89: 127-146.

- PASQUINI, A.I.; K.L. LECOMTE & P.J. DEPETRIS. 2004. Geoquímica de ríos de montaña en las Sierras Pampeanas: II. El río Los Reartes, sierra de Comechingones, provincia de Córdoba. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 59: 129-140.
- PAVE, P.J. & M. MARCHESE. 2005. Invertebrados bentónicos como indicadores de calidad del agua en ríos urbanos (Paraná-Entre Ríos, Argentina). *Ecología austral* 15: 183-197.
- PICCOLO, J.J. & M.S. WIPFLI. 2002. Does red alder (*Alnus rubra*) in upland riparian forests elevate macroinvertebrate and detritus export from headwater streams to downstream habitats in southeast Alaska? – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 503-513.
- PLEVICH, J.; C. NUÑEZ, J. CANTERO, M. DEMAESTRI & S. VIALE. 2002. Biomasa del pastizal bajo diferentes densidades de pino (*Pinus elliottii*). *Agroforestería en las Américas* 9: 19-23.
- POFF, N.L. 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 6: 391–409.
- POZO, J.; A. ELOSEGI, J. DÍEZ, & J. MOLINERO. 2009. Dinámica y relevancia de la materia orgánica. En Elosegi, A. & S. Sabater Eds. *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. Bilbao, ES, Fundación BBVA.
- PRAT, N.; B. RÍOS, R. ACOSTA & M. RIERADEVALL. 2009. Los macroinvertebrados como indicadores de calidad de las aguas. En Domínguez E. & H.R. Fernández Eds. *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo. 631-654.
- PRINCIPE, R.E.; G.B. RAFFAINI, C.M. GUALDONI, A.M. OBERTO & M.C. CORIGLIANO. 2007. Do hydraulic units define macroinvertebrate assemblages in mountain streams of central Argentina? *Limnologica* 37: 323-336.
- PRINCIPE, R.E. 2010a. Ecological effects of small dams on benthic macroinvertebrate communities of mountain streams (Córdoba, Argentina). *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 46: 77–91.

- PRINCIPE, R. E.; C. M. GUALDONI, A. M. OBERTO, G. B. RAFFAINI & M. C. CORIGLIANO. 2010b. Spatial-temporal patterns of Functional Feeding Groups in mountain streams of Córdoba, Argentina. *Ecología Austral* 20: 257-268.
- PRINCIPE, R.E.; J.A. MÁRQUEZ, L. CIBILS MARTINA, E.G. JOBBÁGY & R.J. ALBARIÑO. 2015. Pine afforestation changes more strongly community structure than ecosystem functioning in grassland mountain streams. *Ecological Indicators*, 57: 366–375.
- PRINGLE, C. M.; R.J. NAIMAN, G. BRETSCHKO, J. R. KARR, M.W. OSWOOD, J.R. WEBSTER, R.L. WELCOMME & M.J. WINTERBOURN. 1988. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of the North American Benthological Society* 503-524.
- PUCHETA, E.; M. CABIDO & S. DÍAZ. (1997) Modelo de estados y transiciones para los pastizales de altura de las sierras de Córdoba, Argentina. *Ecotrópicos* 10: 151–170.
- QUINN, J.M.; A.B. COOPER, R.J. DAVIES-COLLEY, J.C. RUTHERFORD & R.B. WILLIAMSON. 1997. Land use effects on habitat, water quality, periphyton, and benthic invertebrates in Waikato, New Zealand, hill-country streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 31: 579-597.
- R CORE TEAM. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- RAMÍREZ, A. & P.E. GUTIÉRREZ-FONSECA. 2014. Estudios sobre macroinvertebrados acuáticos en América Latina: avances recientes y direcciones futuras. *Revista de biología tropical* 62: 9-20.
- RENISON D.; I. HENSEN, R. SUAREZ & A.M. CINGOLANI. 2006. Cover and growth habit of *Polylepis* woodlands and shrublands in the mountains of central Argentina: human or environmental influence? *Journal of Biogeography* 33: 876– 887.
- REYNAGA, M.C. & D.A. DOS SANTOS. 2012. Rasgos biológicos de macroinvertebrados de ríos subtropicales: patrones de variación a lo

- largo de gradientes ambientales espacio-temporales. *Ecología Austral* 22: 112-120.
- RICHARDSON, J.S.; C.R. SHAUGHNESSY & P.G. HARRISON. 2004. Litter Breakdown and Invertebrate Association With Three Types of Leaves in a Temperate Rainforest Stream. *Archiv für Hydrobiologie*. 159: 309-325
- RICHARDSON, J.S.; R.E. BILBY & C.A. BONDAR. 2005. Organic matter dynamics in small streams of the pacific northwest. *Journal of the American Water Resources Association* 41: 921–934.
- RICHARDSON, J.S. & R.J. DANEHY. 2007. A Synthesis of the Ecology of Headwater Streams and their Riparian Zones in Temperate Forests. *Forest Science* 53:131–147.
- RICHARDSON, J.S. 2008. Aquatic arthropods and forestry: effects of large-scale land use on aquatic systems in Nearctic temperate regions. *The Canadian Entomologist* 140: 495-509.
- RICHARDSON, J.S.; T.M. HOOVER & A. LECERF. 2009. Coarse particulate organic matter dynamics in small streams: towards linking function to physical structure. *Freshwater Biology* 54: 2116-2126.
- RIIPINEN, M.P.; T. FLEITUCH, S. HLADYZ, G. WOODWARD, P. GILLER & M. DOBSON, 2010. Invertebrate community structure and ecosystem functioning in European conifer plantation streams. *Freshwater Biology* 55: 346–359.
- ROBSON, B.J.; M. HOGAN & T. FORRESTER. 2005. Hierarchical patterns of invertebrate assemblage structure in stony upland streams change with time and flow permanence. *Freshwater Biology*, 50: 944–953. doi:10.1111/j.1365-2427.2005.01376.x
- ROLON, A.S.; O. ROCHA & L. MALTCHIK. 2011. Does pine occurrence influence the macrophyte assemblage in Southern Brazil ponds? *Hydrobiologia* 675: 157-165.
- ROSENFELD, J.S. & J.J. HUDSON, 1997. Primary production, bacterial production, and invertebrate biomass in pools and riffles in southern Ontario streams. *Archiv Für Hydrobiologie* 139: 301–316.

- ROY, A.H.; A.D. ROSEMOND, M.J. PAUL, D.S. LEIGH & J.B. WALLACE. 2003a. Stream macroinvertebrate response to catchment urbanisation (Georgia, U.S.A.). *Freshwater Biology* 48: 329–346.
- ROY, A.H.; A.D. ROSEMOND, D.S. LEIGH, M.J. PAUL & J.B. WALLACE. 2003b. Habitat-specific responses of stream insects to land cover disturbance: biological consequences and monitoring applications. *Journal of the North American Benthological Society* 22: 292–307.
- SAND-JENSEN, K. & J.R. MEBUS. 1996. Fine-scale patterns of water velocity within macrophyte patches in streams. *Oikos* 76: 169-180.
- SARASOLA, M.M; V.E. RUSCH, T.M. SCHLICHTER & C.M. GHERSA. 2006. Invasión de coníferas forestales en áreas de estepa y bosques de ciprés de la cordillera en la Región Andino Patagónica. *Ecología Austral*, 16: 146-153.
- SILVEIRA, M.P.; D.F. BUSS, J.L. NESSIMIAN & D.F. BAPTISTA. 2006. Spatial and temporal distribution of benthic macroinvertebrates in a southeastern brazilian river. *Brazilian Journal of Biology* 66: 623-632.
- SNYDER, C.D.; J.A. YOUNG, D.P. LEMARIÉ & D.R. SMITH. 2002. Influence of eastern hemlock (*Tsuga canadensis*) forests on aquatic invertebrate assemblages in headwater streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 262 – 275.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* 46: 337–365.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos* 52: 3–18.
- STATZNER B. & B. HIGLER. 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology* 16:127–139.
- SÚAREZ, S. & N. VISCHI. 1997. Caracterización fisonómico-estructural de vegetación serrana (Alpa Corral, Córdoba-Argentina). *Multequina*, 6: 21-32.
- TANIGUCHI, H.; S. NAKANO & M. TOKESHI. 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48: 718-728.

- TER- BRAAK, C.J.F. & P. SMILAUER. 1998. CANOCO Reference manual and User's guide to Canoco for Windows: software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer power, Ithaca, New York. 352 pp.
- THOMAZ, S.M. & E.R. da CUNHA. 2010. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22: 218-236.
- THOMAZ, S.M.; E.D. DIBBLE, L.R. EVANGELISTA, J. HIGUTI & L.M. BINI. 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53: 358-367.
- THOMPSON, R.M. & C.R. TOWNSEND. 2003. Impacts on stream food webs of native and exotic forest: an intercontinental comparison. *Ecology* 84: 145-161.
- THOMPSON, R.M. & C.R. TOWNSEND. 2004. Impacts of riparian afforestation on streams biofilms: an exotic forest-native grassland comparison. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 38: 895-902.
- THOMPSON, R.M. & C.R. TOWNSEND. 2005. Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams. *Oikos* 108: 137-148.
- THOMPSON, R.M. & P.S. LAKE. 2010. Reconciling theory and practise: the role of stream ecology. *River research and applications* 26: 5-14.
- THOMSON, J.R.; M.P. TAYLOR, K.A. FRYIRS & G.J. BRIERLEY. 2001. A geomorphological framework for river characterization and habitat assessment. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 11: 373-389.
- TIERNO DE FIGUEROA, J.M.; A. VERA & M.J. LÓPEZ-RODRÍGUEZ. 2006. Adult and nymphal feeding in the stonefly species *Antarctoperla michaelsoni* and *Limnoperla jaffueli* from Central Chile (Plecoptera: Gripopterygidae). *Entomologia generalis* 29: 39-45.
- TOMANOVA, S.; E. GOITIA & J. HELEŠIĆ, 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia* 556: 251-264.

- TOWNSEND, C.R. & A.G. HILDREW. 1994. Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwater Biology* 31: 265–275.
- TOWNSEND, C.R.; S. DOLEDEC, R. NORRIS, K. PEACOCK & C. ARBUCKLE. 2003. The influence of scale and geography on relationships between stream community composition and landscape variables: description and prediction. *Freshwater Biology* 48: 768–85.
- TOWNSEND, C.R.; B.J. DOWNES, K. PEACOCK & C.J. ARBUCKLE. 2004. Scale and the detection of land-use effects on morphology, vegetation and macroinvertebrate communities of grassland streams. *Freshwater Biology* 49: 448–462.
- URBANIČ, G.; M.J. TOMAN & C. KRUŠNIK. 2005. Microhabitat type selection of caddisfly larvae (Insecta: Trichoptera) in a shallow lowland stream. *Hydrobiologia* 541:1–12.
- VALDOVINOS, C. 2001. Riparian leaf litter processing by benthic macroinvertebrates in a woodland stream of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 445–453.
- VAN DIJK, J.M. & R.J. KEENAN. 2007. Planted forests and water in perspective. *Forest Ecology and Management* 251: 1–9.
- VAN WILGEN, B.W. & D.M. RICHARDSON. 2012. Three centuries of managing introduced conifers in South Africa: Benefits, impacts, changing perceptions and conflict resolution. *Journal of Environmental Management* 106: 56–68.
- VELÁSQUEZ, S.M. & M.L. MISERENDINO. 2003. Habitat type and macroinvertebrate assemblages in low order Patagonian streams. *Archiv für Hydrobiologie*, 158: 461–483.
- VISCHI, N.B.; A.J. OGGERO, A.L. CORREA & S. SUÁREZ. 1999a. Comunidades vegetales del Bosque serrano y su asociación con factores edáficos (Sierra de Comechingones-Córdoba). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 34: 107–112.
- VISCHI, N.B.; A.J. OGGERO & M.D. ARANA. 1999b. Reserva florística "Las Guindas". Estudio previo a su establecimiento. *Revista Universidad Nacional de Río Cuarto* 19: 37–55.

- WALLACE, J.B. & J.R. WEBSTER. 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology* 41: 115–139.
- WALLACE, J.B.; S.L. EGGERT, J.L. MEYER & J.R. WEBSTER. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* 277: 102–104.
- WARFE, D.M. & L.A. BARMUTA. 2004. Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141: 171–178.
- WARFE, D.M. & L.A. BARMUTA. 2006. Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia* 150: 141–154.
- WATSON, A. & L.A. BARMUTA. 2010. Litter retention in Tasmanian headwater streams after clear-fell logging. *Hydrobiologia* 637: 197–206.
- WEBSTER, J.R. & E.F. BENFIELD. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review in Ecology and Evolution S.* 17: 567–594.
- WESNER, J.S. 2010. Seasonal variation in the trophic structure of a spatial prey subsidy linking aquatic and terrestrial food webs: adult aquatic insects. *Oikos* 119: 170–178.
- WHILES, M.R. & J.B. WALLACE. 1997. Litter decomposition and macroinvertebrate communities in headwater streams draining pine and hardwood catchments. *Hydrobiologia* 353: 107–119.
- WHITLEDGE, G.W. & C.F. RABENI. 2000. Benthic community metabolism in three habitats in an Ozark stream. *Hydrobiologia* 437: 165–170.
- WILLIS, S.C.; K.O. WINEMILLER & H. LOPEZ-FERNANDEZ. 2005. Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia* 142: 284–295.
- WOOD, K.A.; R.A. STILLMAN, R.T. CLARKE, F. DAUNT & M.T. O'HARE. 2012. Understanding plant community responses to combinations of biotic and abiotic factors in different phases of the plant growth cycle. *PLoS One* 7: 1–8.

- WOODWARD, G. 2009. Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters: assembling the jigsaw puzzle. *Freshwater Biology* 54: 2171-2187.
- WOODWARD, G.; J.P. BENSTEAD, O.S. BEVERIDGE, J. BLANCHARD, T. BREY, L.E. BROWN, W.F. CROSS, N. FRIBERG, T.C. INGS, U. JACOB, S. JENNINGS, M.E. LEDGER, A.M. MILNER, J.M. MONTOYA, E. O'GORMAN, J.M. OLESEN, O.L. PETCHEY, D.E. PICHLER, D.C. REUMAN, M.S.A. THOMPSON, F.J.F. VAN VEEN & G. YVONDUROCHER. 2010. Ecological networks in a changing climate. En: *Advances in Ecological Research*. Woodward, G. (ed.) Vol. 42, Burlington, Academic Press, pp. 71-138.
- ZHANG, Y.; J.S. RICHARDSON & X. PINTO. 2009. Catchment-scale effects of forestry practices on benthic invertebrate communities in Pacific coastal streams. *Journal of Applied Ecology* 46: 1292-1303.

ANEXO- 1.1. Lista taxonómica de macroinvertebrados bentónicos colectados en la cuenca alta del Río Tercero. Se presentan los porcentajes de frecuencia considerando el número total de muestras colectadas en tres hábitats fluviales de arroyos con diferente vegetación de ribera; pastizal (n= 48) y forestaciones de pinos (n= 45). Se indica el hábitat fluvial donde fue registrado cada taxa (R: rabión, P: pozón y M: parches de macrófitas) y los GFA (CD: colector de depósito; CF: filtrador; R: raspador; P: depredador; D: desmenuzador; DESC: desconocido, hace referencia a la ausencia de estudios que reporten su dieta).

	PASTIZAL Frecuencia (%)	FORESTACIÓN Frecuencia (%)	HABITAT	GFA
CNIDARIA				
HIDROZOA				
HYDROIDEA				
Hydridae				
<i>Hydra</i> spp.	10	24	R-P-M	P
PLATYHELMINTHES				
TURBELLARIA				
TRICLADIDA				
Dugesiidae	83	49	R-P-M	P
NEMERTEA	13	18	R-P-M	P
NEMATODA	58	44	R-P-M	P
NEMATOMORPHA	0	2	M	-
MOLLUSCA				
BIVALVIA	2	47	R-P-M	CF
GASTROPODA				
BASOMMATOPHORA				
Ancyliidae	27	9	R-P-M	R
Physidae	8	16	R-M	R
Planorbidae	0	7	P-M	R
ANNELIDA				
OLIGOCHAETA				
TUBIFICIDA				
Tubificidae	13	4	R-P	CD
Naididae	92	96	R-P-M	CD
LUMBRICIDA				
Lumbricidae	4	0	P	CD
LUMBRICULIDA				
Lumbriculidae	21	4	R-P-M	CD
HIRUDINEA	13	13	P-M	P
ARTHROPODA				
ARACHNIDA				
ACARI (HIDRACHNIDIAE)	79	78	R-P-M	P
MALACOSTRACA				
AMPHIPODA				
Hyalellidae				
<i>Hyalella curvispina</i> Shoemaker, 1942	60	82	R-P-M	D
COLLEMBOLA				
Entomobryidae	8	4	R-P-M	CD

Isotomidae	0	4	R-M	CD
Poduridae	13	0	R-M	CD
INSECTA				
EPHEMEROPTERA				
Baetidae				
<i>Americabaetis</i> spp.	65	51	R-P-M	CD
<i>Baetodes</i> spp.	15	4	R-M	R
<i>Callibaetis</i> spp.	21	4	P-M	CD
<i>Camelobaetis</i> spp.	17	7	R-M	R
<i>Cloeodes</i> spp.	27	18	R-P-M	CD
<i>Nanomis</i> spp.	17	18	R-P-M	R
<i>Paracleodes</i> spp.	6	0	P-M	CD
Caenidae				
<i>Caenis</i> spp.	94	78	R-P-M	CD
Leptohyphidae				
<i>Leptohyphes</i> spp.	38	18	R-P-M	CD
<i>Tricorythodes</i> spp.	13	2	R-P	CD
ODONATA				
Aeshnidae	38	51	R-P-M	P
Coenagrionidae	44	51	R-P-M	P
Gomphidae	6	11	R-P	P
Libellulidae	29	29	R-P-M	P
PLECOPTERA				
Perlidae				
<i>Anacroneuria</i> spp.	2	7	R	P
HEMIPTERA				
Naucoridae				
<i>Ambrysus</i> sp.	27	11	R-P-M	P
Veliidae				
<i>Microvelia</i> sp.	0	2	P	P
TRICHOPTERA				
Calamoceratidae				
<i>Banyallarga</i> sp.	35	44	R-P-M	R
Helicopsychoidea				
<i>Helicopsyche</i> spp.	60	18	R-P-M	R
Hydropsychidae				
<i>Smicridea</i> spp.	29	11	R-M	CF
Hydroptilidae				
<i>Hydroptila</i> spp.	46	18	R-P-M	CD
<i>Metrichia</i> sp.	38	20	R-P-M	CD
<i>Oxyethira</i> spp.	27	7	R-P-M	CD
Philopotamidae				
<i>Chimarra</i> spp.	10	4	R-P-M	CF
Polycentropodidae				
<i>Polycentropus</i> spp.	27	20	R-P-M	P
LEPIDOPTERA				
Crambidae				
<i>Petrophila</i> spp.	13	4	R-P	CD
<i>Synclita</i> spp.	4	0	R-M	CD

COLEOPTERA

Dytiscidae

<i>Desmopachria</i> spp. (L)	2	0	P	P
<i>Laccophilus</i> spp. (A)	6	0	P-M	P
<i>Lancetes</i> spp. (L)	2	0	R	P
<i>Leuronectes</i> spp. (A)	2	0	M	P
<i>Thermonectus</i> spp. (A)	4	0	R	P
Tribu Bidessini (A-L)	19	0	R-P-M	P

Dryopidae

<i>Helichus</i> spp. (A)	2	2	R	CD
--------------------------	---	---	---	----

Elmidae

<i>Austrelmis</i> spp. (A-L)	96	76	R-P-M	CD
<i>Cylloepus</i> spp. (A)	8	4	R	CD
<i>Heterelmis</i> spp. (A-L)	60	31	R-P-M	CD
<i>Huleechius</i> spp. (L)	6	0	R-M	CD
<i>Macrelmis</i> spp. (A-L)	13	2	R-M	CD
<i>Neoelmis</i> spp. (A)	2	0	R	CD

Gyrinidae

<i>Gyrinus</i> spp. (A)	8	18	P	P
-------------------------	---	----	---	---

Hidrophilidae

<i>Berosus</i> spp. (A-L)	19	4	R-P-M	CD
<i>Enochrus</i> spp. (L)	2	0	M	CD
<i>Paracymus</i> (A)	0	2	M	DESC.
<i>Tropisternus setiger</i> (A-L)	0	7	P	CD

Lutrochidae (L)

21	0	R-P	DESC.
----	---	-----	-------

Noteridae

<i>Hydrocanthus</i> spp. (A)	2	0	M	P
------------------------------	---	---	---	---

Scirtidae (L)

2	0	M	CD
---	---	---	----

DIPTERA

Ceratopogonidae sp. 1	19	2	R-P-M	P
------------------------------	----	---	-------	---

Ceratopogonidae sp. 2	46	56	R-P-M	P
------------------------------	----	----	-------	---

Ceratopogonidae sp. 3	13	53	R-P-M	P
------------------------------	----	----	-------	---

Chironomidae

Chironominae

<i>Dicrotendipes</i> spp.	2	0	P	CD
<i>Parachironomus</i> spp.	2	0	M	CD
<i>Polypedilum</i> spp.	56	44	R-P-M	CD
<i>Pseudochironomus</i> spp.	75	47	R-P-M	CD
<i>Rheotanytarsus</i> spp.	65	27	R-P-M	CF
<i>Tanytarsus</i> spp.	54	71	R-P-M	CF

Ortoclaiinae

<i>Corynoneura</i> spp.	71	78	R-P-M	CD
<i>Cricotopus</i> spp.	77	47	R-P-M	CD
<i>Nanocladius</i> spp.	17	16	R-P-M	CD
<i>Onconeura</i> spp.	33	11	R-P-M	CD
<i>Orthocladius</i> spp.	25	40	R-P-M	CD

<i>Parametrioctenus</i> spp.	56	67	R-P-M	CD
<i>Thienemanniella</i> spp.	35	9	R-P-M	CD
Podonominae sp. 1	0	2	M	CD
Podonominae sp. 2	15	13	R-M	CD
Tanypodinae				
<i>Djalmabatista</i> spp.	2	2	P	P
<i>Labrundinia</i> spp.	29	4	R-P-M	P
<i>Pentaneura</i> spp.	52	27	R-P-M	P
<i>Thienemannimyia</i> spp.	65	13	R-P-M	P
Tribu Macropelopini	21	64	R-P-M	P
Tribu Pentaneurini*	52	80	R-P-M	P
Dixidae	10	0	R-P	CD
Empididae	23	11	R-P-M	P
Ephhyridae	4	4	M	CD
Muscidae	10	0	P-M	P
Psychodidae	21	2	R-P-M	CD
<i>Maruina</i> spp.	4	7	R-P	CD
Simuliidae				
<i>Simulium</i> spp.	42	24	R-P-M	CF
Stratiomyidae	6	0	R	D
Tabanidae	2	0	M	P
Tipulidae	2	20	R-P-M	D
<i>Limonia</i> spp.	35	27	R-P-M	D

* no incluye *Pentaneura* spp. y *Labrundinia* spp.