



Tesina de Grado
Licenciatura en Ciencias Biológicas
Profundización en Ecología
UDELAR
Áreas de estudio: Ecología, Limnología.

**Factores determinantes de la producción
perifítica en arroyos de bajo orden: evaluación
experimental en arroyo Chal Chal (Florida)**

Pasante: Natalie Corrales Martin

e-mail: natalie.cor@gmail.com

Factores determinantes de la producción perifítica en arroyos de bajo orden: evaluación experimental en arroyo Chal Chal (Florida)

Pasante: Natalie Corrales Martín
e-mail: natalie.cor@gmail.com

Tutor: MSc Guillermo Goyenola
Lugar de trabajo: Departamento de Ecología y Evolución, Centro Universitario Regional Este (CURE).
e-mail: goye@fcien.edu.uy

Co- Tutora: PhD. Mariana Meerhoff
Lugar de trabajo: Departamento de Ecología y Evolución, Centro Universitario Regional Este (CURE).
e-mail: mm@dmu.dk

Co-Tutor: PhD. Dermot Antoniades
Lugar de trabajo: Sección Limnología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República (UDELAR).
e-mail: dermat.antoniades@cen.ulaval.ca

Agradecimientos

Les doy mi más profundo agradecimiento a mis tutores Guillermo Goyenola, Mariana Meerhoff y Dermot Antoniades por su apoyo en el desarrollo de esta tesina. El tiempo dedicado en el desarrollo de este proyecto, en campo, en análisis estadístico y escritura de este manuscrito final. Gracias por todos los aportes, el empuje y la buena onda!

A Franco Teixeira de Mello por su fuerte presencia en la puesta a punto del experimento en campo y sus ideas que luego aportarían a completar la foto de esta tesina. A Lu Nogueira por unirse a las 8 horitas de armado del experimento con todas las buenas energías a pesar del cansancio!

A mis padres por su apoyo **total** en el transcurso de toda la carrera y por su acompañamiento en cada decisión y emprendimientos en los que me he embarcado. Cinthia, Ceci, Santi, hermanitos queridos siempre ahí! Inés y Edgardo por estar presentes todo este tiempo apoyando en todo lo que estuviera a su alcance.

A Dani, por tanto cariño y aguante! Por bajarme en momentos de presión y subirme en momentos de bajón, y por ser tremendo compañero en momentos de tranquilidad. Por romperse los dedos conmigo haciendo 48 jaulitas que luego no servirían en absoluto para el experimento ☺ y meter sus cuotas de horas en el levante de las muestras en campo.

Y muchos seres queridos mas con los que he compartido muchísimo en los ultimos años y que han hecho hermoso y gratificante mirar hacia atrás, entre algunos otros; Alfo, Sofi, Fer, Sabri, Analía, Lucho, Ralph, Tío, Leti, Delfi, Tías, Primos, Kerstin, Abuelos, Julia, Nacho Miguez, Lu de Armas, Dana, Claudita, Amalia, Lu Nogueira, Gas, Calo, Marquitos, Noe, Mau, Noni, Andre, Meri, Lula, Ani, Clemen, Tani, Nacho L, Rafa, Santi, Lia, Beco, Sami, Dean, Alex, Ire, Moni, Gio, Sarita, Hunter, Cori, Camila, Pipe...

A Rodrigo Ponce de Leon, Fabrizio Scarabino, Sebastian Serra, Cristian Clavijo, y en especial a Juan Clemente, les agradezco por su tiempo y disposición en momentos críticos de identificación de macroinvertebrados.

Un agradecimiento también a aquellos buenos docentes y cursos que hicieron agradable el paso por esta licenciatura.

Y obviamente a La Granola querida que ha hecho parte del sustento económico y por ende posible continuar en este camino.

Agradezco al tribunal Alvar Carranza e Iván González por su tiempo y disposición!!

Por último agradezco a la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por haberme otorgado una beca de Iniciación a la Investigación (2012) que hizo posible el desarrollo del presente trabajo.

Gracias!!!

1. Resumen

La comunidad perifítica cumple un rol fundamental en los sistemas lóticos de bajo orden, siendo en gran medida responsable del subsidio energético de la trama trófica.

Mediante un abordaje experimental *in situ*, el presente estudio buscó determinar el efecto de la disponibilidad de luz, la concentración de nutrientes y la presión de consumo por grandes depredadores, así como sus interacciones, sobre la producción perifítica, en el Arroyo Chal Chal (Florida) de tercer orden. Se desarrolló un diseño totalmente factorial que consistió en la puesta de sustratos para su colonización por perifiton ante dos niveles contrastantes para cada factor experimental (luz, nutrientes, presión de consumo).

De acuerdo a los resultados obtenidos, los niveles de atenuación lumínica característicos de zonas con vegetación riparia establecieron una disminución de la producción perifítica en un 50%. Por otro lado, el libre acceso de consumidores de mayor tamaño determinó una mayor producción perifítica, así como una reducción del número medio de grupos de macroinvertebrados presentes y de su abundancia, lo que da sustento a la existencia de mecanismos descendentes indirectos en cascada trófica. Asimismo se estableció una interacción positiva entre los factores luz y presión de consumo, de modo que una mayor intensidad de luz en los dispositivos experimentales, implicó un aumento diferencial en la presión de consumo sobre los macroinvertebrados y una tendencia hacia la mayor biomasa perifítica, lo que evidencia la presencia de efectos descendentes en cascada trófica. Por último, el tratamiento enriquecido con nutrientes (N y P) no se tradujo en diferencias apreciables de la producción perifítica, lo que es asignado a problemas de ajuste metodológico.

Podemos concluir que la intensidad de luz es un factor de suma importancia en la determinación de la producción perifítica en arroyos subtropicales de bajo orden, tanto por efectos ascendentes, como por la modulación de las relaciones tróficas que establecen efectos descendentes en cascada trófica. En consecuencia, es esperable que las actividades antrópicas realizadas en el territorio, que modifiquen la disponibilidad de la luz en los sistemas acuáticos (ej. plantación o tala del monte ribereño), sean capaces de generar cambios significativos sobre la productividad primaria perifítica y sobre la presión de consumo, y por lo tanto, sobre la trama trófica del ecosistema acuático. Estudios que profundicen en esta temática cobran gran importancia en la búsqueda de estrategias para el apropiado manejo de los sistemas acuáticos.

Palabras claves: *autótrofo, perifiton, sistema lótico, vegetación riparia, presión de consumo, mecanismos compensatorios, cascada trófica, isótopos estables.*

2. Introducción

2.1. Producción primaria perifítica en arroyos de bajo orden

El subsidio energético de la trama trófica en un sistema lótico puede ser de origen alóctono, mediante el ingreso de materia orgánica externa al curso de agua, o autóctono, donde los autótrofos dentro del sistema satisfacen la demandas energéticas de los niveles tróficos superiores (Minshall, 1978). Mediante el uso de isotopos estables en sistemas tropicales, estudios recientes han confirmado la importancia de la producción autóctona en el sostén del ecosistema, de manera que aún en casos de alto ingreso de material de origen alóctono, el perifiton ha representado la fracción más importante en términos de alimento efectivamente asimilado por la biota (Mantel *et al.*, 2004; Brito *et al.*, 2006; Lau *et al.*, 2009; Kobayashi *et al.*, 2011, Gonzalez-Bergonzoni *in prep*). Adicionalmente, en ecosistemas fluviales donde predomina la vegetación riparia perennifolia, de bajo porte y crecimiento lento, como es el caso de los montes ribereños de nuestra región (Carrere, 1990), o en arroyos localizados en sitios con predominancia de pastizales, la producción primaria autóctona por el perifiton podría contribuir sustancialmente al soporte energético de la trama trófica (Cushing & Wolf, 1984; Biggs, 2000).

Establecido sobre cualquier tipo de sustrato, el perifiton conforma el “biofilm”, el cual se encuentra compuesto mayormente por microalgas y cianobacterias (Biggs, 2000) y también por organismos heterótrofos como bacterias, hongos, protozoarios y metazoarios (Kalff, 2002; Lampert & Sommer, 2007). En términos de productividad primaria, definida como la tasa de producción de biomasa por organismos autótrofos por unidad de área (Begon *et al.*, 2006), la comunidad perifítica es de marcada importancia en los sistemas lóticos de bajo orden (Minshall, 1978; Biggs, 1996). La comunidad perifítica cumple un rol central como soporte energético ecosistémico, ya que su elevada productividad le permite sostener una comunidad de herbívoros de entre 10 y 20 veces mayor biomasa que la suya (McIntire, 1973; Gregory, 1980; Sumner & McIntire, 1982). Vale destacar que el perifiton, por su falta de lignina y otras estructuras vegetales de difícil digestión, puede ser un recurso más accesible que las plantas vasculares para los organismos herbívoros (Boland *et al.* 2008). Además, representa un alimento de mayor calidad que los detritus debido a la menor relación C:N (Cummins & Klug, 1979; Hauer & Lamberti, 2007). De este modo, la comunidad perifítica constituye la principal fuente de alimento para muchas especies de invertebrados y peces en arroyos.

2.2. Factores determinantes del desarrollo perifítico en arroyos

La productividad primaria perifítica se sitúa en la base de la trama trófica y depende mayormente de factores como la concentración de nutrientes, la disponibilidad de luz y la presión de consumo (Allan & Castillo, 2007) (Figura 1). Los organismos dentro de una comunidad se vinculan a través de una red de interacciones, entre las que se destacan aquellas de naturaleza trófica (Lampert & Sommer, 2007). Las redes tróficas implican relaciones de consumo entre los organismos que componen a la comunidad, mediante las cuales la energía es transferida. La dinámica trófica se encuentra sujeta a dos controles concomitantes y de intensidad variable: el control ascendente y el descendente. Se le denomina control ascendente (en inglés “*bottom up*”) al dado por la disponibilidad de recursos, mientras que el control descendente (en inglés “*top down*”), es aquel ejercido por la presión de consumo por parte de un nivel trófico superior sobre uno inferior (Begon *et al.*, 2006; Allan & Castillo, 2007).

Controles ascendentes

En los sistemas acuáticos con bajo impacto antrópico, la demanda biológica por nitrógeno y fósforo (N y P) es generalmente mayor que su disponibilidad; como consecuencia estos elementos frecuentemente limitan la productividad primaria (Allan & Castillo, 2007) (Figura 1). Sin embargo, las actividades humanas han alterado profundamente la dinámica del N y P, aumentando su disponibilidad en aguas superficiales, fenómeno denominado “eutrofización antrópica” (Vitousek *et al.*, 1997; Carpenter *et al.*, 1998). Particularmente la expansión e intensificación de la agricultura es ampliamente reconocida como una de las alteraciones de mayor significancia sobre el ambiente a nivel del globo (Costanza *et al.*, 1997; Bechmann & Ulén, 2011). Aproximadamente el 30% de los suelos a nivel mundial son actualmente destinados a la agricultura, actividad que se relaciona de forma directa con el nivel de nutrientes y sedimentos en los sistemas acuáticos contenidos en las cuencas de drenaje (Allan *et al.*, 1997; Strayer *et al.*, 2003; Moss, 2008). Concretamente en Uruguay, la agricultura se encuentra en un proceso de marcada intensificación desde hace poco más de una década (MGAP, 2012).

El mencionado aumento de la concentración de partículas en suspensión y disueltas derivado de varias actividades productivas en la cuenca (dado por una mayor erosión, así como por una disminución o pérdida de la zona riparia), provoca además cambios en la transparencia del agua (Sharpley *et al.*, 2001). La disponibilidad de luz también influencia tanto la composición como la biomasa y productividad perifítica, existiendo marcadas diferencias en la respuesta a la irradiancia entre los distintos grupos de organismos componentes del perifiton (Hill, 1996). La luz constituye un factor limitante de gran importancia en arroyos con densa cobertura de vegetación riparia (Figura 1). Esto ha sido evidenciado en estudios en los que se ha observado un aumento en la producción perifítica posterior a la poda de la vegetación riparia, debido a un mayor ingreso de luz al curso de agua (Allan *et al.*, 2007). Por el contrario, la forestación (cultivo de árboles en sitios donde no los había previamente) sobre las márgenes de los arroyos puede disminuir el ingreso de luz, provocando efectos opuestos.

La velocidad de corriente es otro factor estructurador de las comunidades perifítica y de macroinvertebrados en los sistemas lóticos (Fisher & Grimm, 1988; Grimm & Fisher, 1989; Kohler *et al.*, 2012) (Figura 1). Dentro de la comunidad perifítica, las diatomeas, por sobre las clorofitas filamentosas y las matas de cianobacterias, han mostrado ser las más resistentes al efecto de la velocidad de corriente (Grimm & Fisher, 1989). Asimismo, la recuperación de la comunidad béntica, sin inmigración de zonas aledañas, es generalmente rápida, fenómeno probablemente asociado a la presencia de parches físicos, que actúan como refugio ante altas velocidades de corriente y que facilitan dicha recuperación (Hildrew *et al.* 1991; Lancaster & Hildrew, 1993). Sin embargo, esta resistencia declina en general con el aumento en la magnitud del disturbio, en especial frente a eventos lo suficientemente intensos como para mover sustratos (Grimm & Fisher, 1989). Por lo que es altamente recomendado contar con el contexto hidrológico del sitio cuando se reportan datos asociados a la comunidad perifítica (Biggs & Close, 1989).

Control descendente

Mecanismos descendentes indirectos en cascada han sido evidenciados, por ejemplo, en el Arroyo Sutton (Nueva Zelanda), donde un fuerte control sobre los invertebrados herbívoros, debido a la depredación por la trucha marrón (*Salmo trutta*) resultó en el aumento de la producción perifítica (Huryn, 1997). De modo que la cascada trófica típicamente viene dada por un efecto descendente regulado por un depredador tope (ej. peces), que reduce la abundancia de su presa (ej. macroinvertebrados), de manera que beneficia indirectamente al nivel trófico contiguo inferior (ej. perifiton) (Carpenter *et al.* 1997). Por otro lado McIntosh (2004) no encontró diferencias significativas en términos de producción ante la presencia de peces, mientras que los cambios observados se vincularon a la distribución de la calidad de parches de perifiton.

Por lo tanto, los organismos consumidores pueden impactar la comunidad perifítica reduciendo su biomasa, alterando la composición de sus ensambles, o por el contrario, estimulando su crecimiento por medio de la remoción de células muertas y el reciclado de nutrientes (Feminella & Hawkins, 1995; Steinman, 1996). Si bien en arroyos templados la mayoría de los macroinvertebrados acuáticos (insectos, moluscos y crustáceos) y algunas especies de peces se alimentan de perifiton (ej. gobios, bagres) al menos en alguna parte de su vida (Lamberti, 1996), típicamente se considera que los organismos que más contribuyen a la herbivoría sobre el perifiton en estos sistemas son los macroinvertebrados (Lamberti & Moore, 1984) (Figura 1).

En los sistemas lóticos subtropicales la comunidad íctica se caracteriza por ser muy diversa taxonómica y funcionalmente, con dominancia de pequeños peces en términos de abundancia, la ocurrencia de redundancia funcional y un alto grado de omnivoría (González-Bergonzoni *et al.*, 2012; Teixeira-de Mello *et al.*, 2012) (Figura 1). Vale destacar que el consumo generalizado de ítems basales (como perifiton y plantas) por parte de los peces puede ejercer una fuerte regulación directa sobre este nivel trófico, lo que se denomina “mecanismo compensatorio” (sensu Pace *et al.*, 1999), pudiendo reducir o eliminar los controles descendentes en cascada trófica.

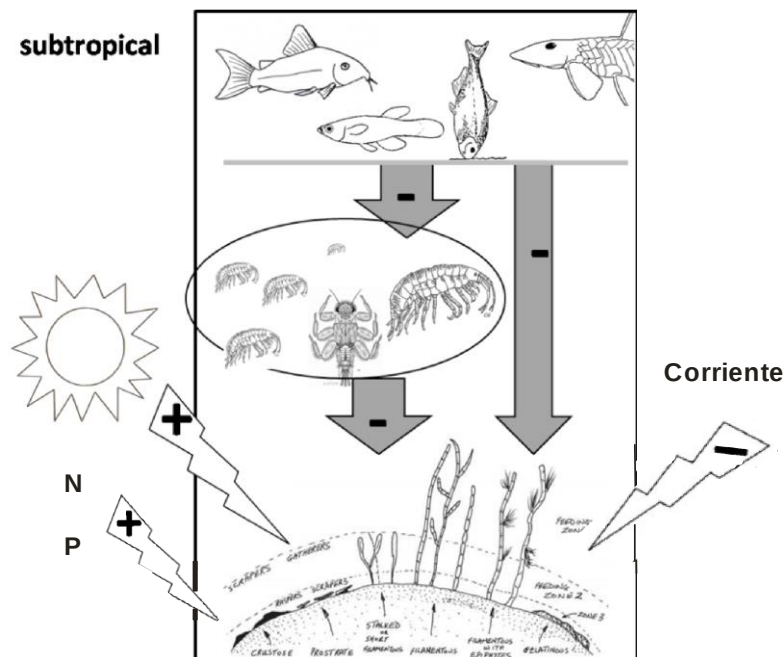


Figura 1. Controles ascendentes (nutrientes, luz y corriente) y descendentes (presión de consumo) sobre la comunidad perifítica en arroyos subtropicales de bajo orden. (Esquema realizado por Guillermo Goyenola).

En los sistemas acuáticos la luz ha sido ampliamente vinculada a la producción primaria y al control ascendente. Sin embargo, también se encuentra estrechamente ligada a la presión de consumo (control descendente) por su influencia sobre la depredación dependiente de la visión (Aksnes & Giske, 1993). La claridad del agua y por ende su potencial efecto sobre los depredadores visuales (Aksnes & Giske, 1993), se encuentra sujeta tanto a la variabilidad de las condiciones meteorológicas (ej.: nubosidad) cuya influencia puede durar de minutos a semanas, como a efectos de la esorrentía, de fenómenos de eutrofización antrópica, o del ya mencionado sombreado. Dicho impacto sobre los depredadores dependientes de la visión estaría mediado por la disminución de la distancia de reacción (Vinyard & O'Brien, 1976; Gregory & Northcote, 1993; Utne, 1997), definida como la distancia entre el punto donde el pez reacciona y el punto donde se encuentra la presa (Vinyard & O'Brien, 1976).

En los sistemas lóticos de nuestra región, la comunidad de consumidores de perifiton se encuentra también conformada por macroinvertebrados herbívoros de gran tamaño, dentro de los que se destacan caracoles de gran porte, como los comúnmente denominados “caracoles manzana” (familia de los *Ampuláridos*, género *Pomacea*) (Cowie, 2002; Scarabino, 2004; Hayes *et al.* 2012). Calvo (2013), mediante un estudio en el curso del arroyo Chal Chal (Florida, Uruguay), obtuvo evidencia que sugiere la ocurrencia de interacción directa por competencia entre *Pomacea canaliculata* y un pez omnívoro-herbívoro (*Rineloricaria sp.*), ambos procedentes del mismo hábitat y consumidores de perifiton. Esta clase de interacciones puede establecer consecuencias indirectas sobre otros componentes comunitarios, como los productores primarios y consumidores de menor tamaño (Calvo, 2013).

3. Objetivo e hipótesis

Objetivo General

Determinar *experimentalmente* el efecto de la disponibilidad de nutrientes, de luz y de la presión de consumo, así como la interacción entre estos factores, sobre la producción perifítica en un arroyo subtropical de bajo orden.

3.1. Hipótesis 1

Supuesto: La disponibilidad de luz constituye un recurso limitante para la producción perifítica.

Predicción: Condiciones experimentales de mayor disponibilidad de luz determinarán una mayor biomasa perifítica que condiciones de atenuación artificial de luz.

3.2. Hipótesis 2

Supuesto: La comunidad perifítica se encuentra limitada por nitrógeno y fósforo en arroyos con bajo impacto antrópico.

Predicción: Los tratamientos experimentales que involucran enriquecimiento de nutrientes determinarán una mayor biomasa perifítica que los tratamientos sujetos a una menor disponibilidad de dichos recursos.

3.3. Hipótesis 3

Supuesto: La inclusión generalizada de ítems basales en la dieta de los macroinvertebrados y peces presentes en los arroyos subtropicales de bajo orden establece mecanismos directos de control de la biomasa perifítica, pudiendo reducir los efectos descendentes indirectos en cascada trófica.

Predicción 1: El acceso de consumidores de gran tamaño provocará una disminución en la abundancia de macroinvertebrados y por propagación en cascada trófica un aumento de la biomasa perifítica (efecto indirecto).

Predicción 2: La exclusión de los consumidores de mayor tamaño resultará en un aumento en la abundancia de los macroinvertebrados, lo cual implicará una mayor presión de consumo y disminución de la biomasa perifítica, evidenciándose así un efecto en cascada (efecto indirecto).

3.4. Hipótesis 4

Supuesto: La intensidad de luz modula la depredación sobre los macroinvertebrados por parte de los peces (i.e. interacción significativa entre los factores luz y consumo).

Predicción: Ante condiciones de alta irradiancia, los macroinvertebrados en los tratamientos con libre acceso de peces estarán sometidos a una presión de consumo mayor que en los tratamientos con atenuación de la luz. Esto podrá promover una menor presión de forrajeo por efecto descendente en cascada trófica y por lo tanto una mayor biomasa de perifiton.

4. Metodología

4.1 Área de estudio

Este experimento se desarrolló en el arroyo Chal Chal (departamento de Florida, 33°49'31''S, 56°16'55''W), curso de tercer orden localizado en una cuenca destinada mayoritariamente a la ganadería extensiva.

Se contó con un registro automatizado de alta frecuencia de las condiciones meteorológicas, hidrológicas y físico-químicas, instalado a fines de 2009. Las muestras de agua para análisis de nutrientes se tomaron en 4 momentos durante el experimento, siendo la duración del mismo de un mes y medio (desde el 01/02/2012 hasta el 16/03/2012); estas fueron conservadas a -20 °C y analizadas de acuerdo a los protocolos establecidos por Valderrama (1981) y APHA (2005). El nivel de agua fue monitoreado cada 10 minutos durante todo el lapso del experimento (CS450 Submersible Pressure Transducer, CR10X datalogger, Campbell Scientific Ltd.), al igual que las condiciones meteorológicas (HMP45C sonda de temperatura y humedad relativa; RAIN-O-MATIC PROFESSIONAL, Pronamic; CR10X datalogger, Campbell Scientific Ltd.).

Asimismo en febrero de 2012 se analizó la estructura (composición y abundancia) de las comunidades que habitan en este sitio siguiendo la metodología propuesta por Svendsen & Norup (2005). La comunidad ictícola fue muestreada mediante pesca eléctrica en un segmento cerrado de 50 m, contada e identificada a nivel de especies. Posteriormente los peces se clasificaron en cuatro grupos tróficos (omnívoros, herbívoros-detritívoros, bentívoros y bentívoros-piscívoros), según la clasificación propuesta por Masdeu (2011) y González-Bergonzoni (2011). Vale mencionar que en esta clasificación la omnivoría contempla el consumo de ítems basales.

4.2. Diseño experimental

Los factores determinantes de la producción perifítica, así como las interacciones entre ellos, se analizaron mediante un abordaje experimental donde se controló disponibilidad de nutrientes (N), luz (L) y presión de consumo (C), considerando 2 niveles para cada factor y siguiendo un diseño totalmente factorial. Vale destacar que la realización de experimentos *in situ* permite darle relevancia a la dinámica natural sistémica (contexto fisicoquímico, dinámica hidrológica durante el período experimental), además de contar con la comunidad de consumidores y abundancias presentes en el sistema; siendo una aproximación más realista que los experimentos de laboratorio, y más controlada que los estudios descriptivos de campo.

Se siguió la metodología planteada por Fairchild *et al.* (1985), la cual resultó apropiada para la temática abordada, ha sido ampliamente utilizada, (ej.: Tate, 1990; Maberly, 2002; Stephens, 2012) y ofrece una gran ventaja en términos de su replicación por la disponibilidad de los materiales necesarios. Se utilizaron sustratos con capacidad de difusión a través de sus paredes (macetas de arcilla; Figura 2). Se seleccionaron concentraciones de nitrógeno y fósforo semejantes a las del arroyo donde se realizó el experimento, como representativo de una cuenca con uso poco intensivo del suelo (arroyo Chal Chal; $80 \mu\text{g L}^{-1} \text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ y $750 \mu\text{g L}^{-1} \text{NO}_3\text{-N}$: *tratamiento "N-"*), y a las de otro con uso intensivo del suelo en su cuenca, destinada mayoritariamente a la producción lechera-agricultura intensiva (arroyo Puntas del Pantanoso, departamento de Florida; $800 \mu\text{g L}^{-1} \text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ y $1.500 \mu\text{g L}^{-1} \text{NO}_3\text{-N}$: *tratamiento "N+"*) (Goyenola *et al.*, 2011). Las soluciones fueron preparadas en un medio de agar-agar al 3%, con el que se completó el volumen interno de las macetas (180 ml), dejándolo luego solidificar.

El efecto de la luz fue también analizado en dos niveles contrastantes, de baja (*tratamientos "L+"*) y alta atenuación de la luz (*tratamientos "L-"*; atenuación del 80% de la intensidad); condiciones representativas de arroyos con coberturas riparias contrastantes. Dicha atenuación lumínica se logró mediante el uso de malla sombra (Figura 2) y fue monitoreada periódicamente durante el experimento utilizando un sensor quantum esférico LI-193 de la marca Li-Cor.

Por último, la presión de consumo se manipuló mediante el control del acceso de grandes consumidores, dado por una estructura de malla metálica con aperturas cuadradas de $0,16 \text{ cm}^2$ rodeando cada maceta (*tratamiento "C-"*), a la que se le abrieron 2 áreas de $10 \text{ cm} \times 5 \text{ cm}$ en los tratamientos con libre acceso (*tratamiento "C+"*) (Figura 2).



Figura 2. Sustratos de colonización previo a su colocación. Pueden observarse cuatro combinaciones de tratamientos montados en el soporte. De izquierda a derecha, niveles: bajos de luz y presión de consumo (L-C-), bajo de luz y alto de presión de consumo (L-C+), alto de luz y bajo de presión de consumo (L+C-) y altos de luz y presión de consumo (L+C+). No se identifican en la figura los tratamientos con alta o baja disponibilidad de nutrientes.

Se dispusieron cinco réplicas de cada uno de los ocho tratamientos sobre un soporte a 20 cm de profundidad en relación al nivel de base del arroyo (Figura 3). La distribución se realizó al azar sobre una grilla regular de 5×8 (Figura 3).

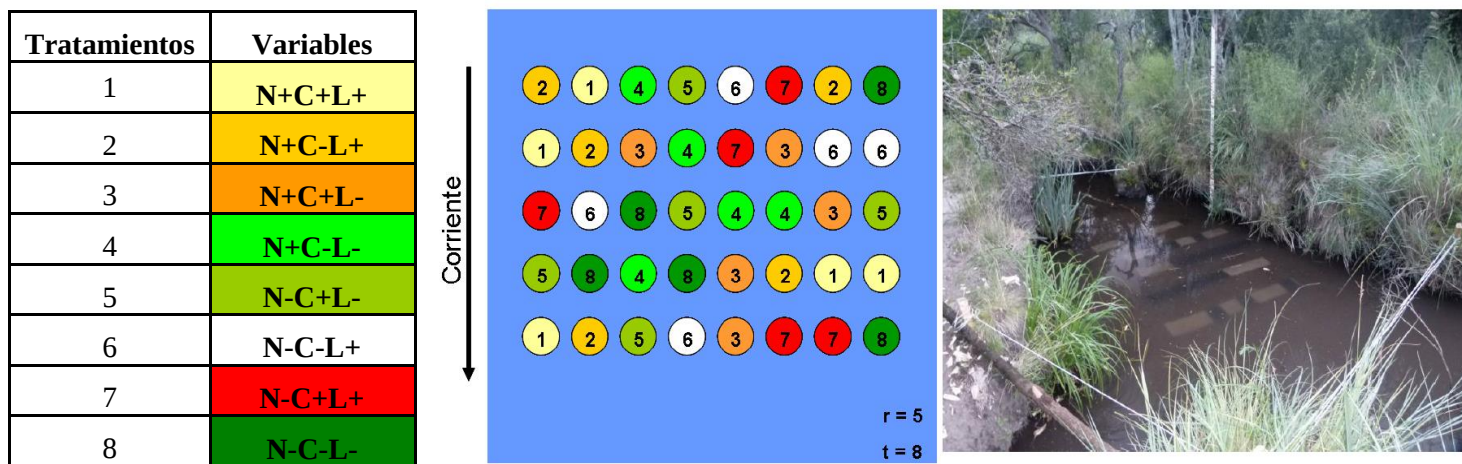


Figura 3. Tratamientos considerados y características del diseño factorial. A la izquierda, tabla con los ocho tratamientos donde: “N+” simboliza alta concentración de nutrientes y “N-” baja concentración de nutrientes; “C+” son aquellos tratamientos con mayor presión de consumo mientras que “C-” son los tratamientos con menor presión; “L+” representa los tratamientos con mayor disponibilidad de luz y “L-” los tratamientos con el acceso de luz atenuado. Al centro, representación gráfica del diseño experimental con la ubicación de los tratamientos y sus respectivas réplicas (r) (esquema realizado por Alfonsina López). A la derecha, fotografía del experimento montado en el arroyo Chal Chal.

4.3. Toma y procesamiento de muestras

Al finalizar el período de incubación, las muestras de perifiton fueron tomadas por duplicado en cada maceta mediante el raspado del “biofilm” contenido dentro de un marco plástico de área conocida ($23,9 \text{ cm}^2$). Las muestras se conservaron en oscuridad a y a una temperatura de -20°C , para la posterior determinación de la concentración de clorofila *a* en laboratorio.

El análisis de la concentración de Clorofila *a* se realizó por el método de extracción etanólica en frío y espectrometría, planteado por Sartory & Grobbelaar (1984) y fue expresado en $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$. La concentración de Clorofila *a* por unidad de área fue considerada indicadora de la biomasa de los productores primarios.

Adicionalmente, se muestreó la comunidad de macroinvertebrados asociada a cada sustrato. Cada muestra fue tamizada (a través de $212 \mu\text{m}$ y $500 \mu\text{m}$ de tamaño de malla) y ambas fracciones fueron conservadas en alcohol etílico al 70%. La comunidad de macroinvertebrados fue analizada a través de su conteo con una lupa binocular y mediante el uso de claves regionales se realizó su clasificación taxonómica en grandes grupos: quironómidos, oligoquetos, efemerópteros,

gasterópodos, odonatos, ceratopogónidos, coleópteros, tricópteros, tardígrados, nemátodos e hidras (Brinkhurst & Marchese, 1989; Lopretto & Tell, 1995).

Uno de los 40 sustratos utilizados (macetas), correspondiente al tratamiento N-C+L-, no fue incluido en el análisis de datos debido a que cambió su posición durante el experimento, quedando acostado sobre el soporte (Figura 2), con una cara imposibilitada para la colonización (causa desconocida).

4.4. Análisis estadístico

La comparación entre tratamientos de las variables biomasa de perifiton (estimada como concentración de clorofila *a*) y abundancia de macroinvertebrados, fue realizada mediante pruebas ANOVA factoriales de tres vías (factores: luz, nutrientes y abundancia de macroinvertebrados; con dos niveles cada uno), previa verificación del cumplimiento de los supuestos (Zar, 1999). Los datos fueron transformados mediante la función ($\log(x+1)$), la que se consideró particularmente adecuada para conjuntos de datos que contienen valores bajos y ceros (Quinn & Keough, 2002; Zar, 1999). Asimismo, la detección de lo “outliers” se realizó mediante los criterios planteados por Quinn & Keough (2002). Por otra parte, en los casos donde la prueba de ANOVA detectó diferencias significativas se realizó análisis *post hoc*, por medio de la prueba de comparaciones múltiples de Tukey (también conocida como DVS, diferencia verdaderamente significativa) (Wayne, 1977), caracterizada por ser simple y confiable (Quinn & Kough, 2002).

5. Resultados

5.1. Condiciones fisicoquímicas

Durante el período experimental, las concentraciones de fósforo total (PT) fluctuaron entre $78 \mu\text{g L}^{-1}$ y $166 \mu\text{g L}^{-1}$, y las de nitrógeno total (NT) se encontraron entre $807 \mu\text{g L}^{-1}$ y $1109 \mu\text{g L}^{-1}$ (Figura 4). En términos de la dinámica hidrológica, durante dicho período se observó que el nivel del agua osciló en un rango de 36 cm, a excepción de un evento de precipitación que tuvo lugar el día 16 del experimento, cuando el nivel alcanzó 121cm sobre el nivel más bajo alcanzado en el período (Figura 4). De manera que se dispuso de un mes de colonización posterior al pico de flujo.

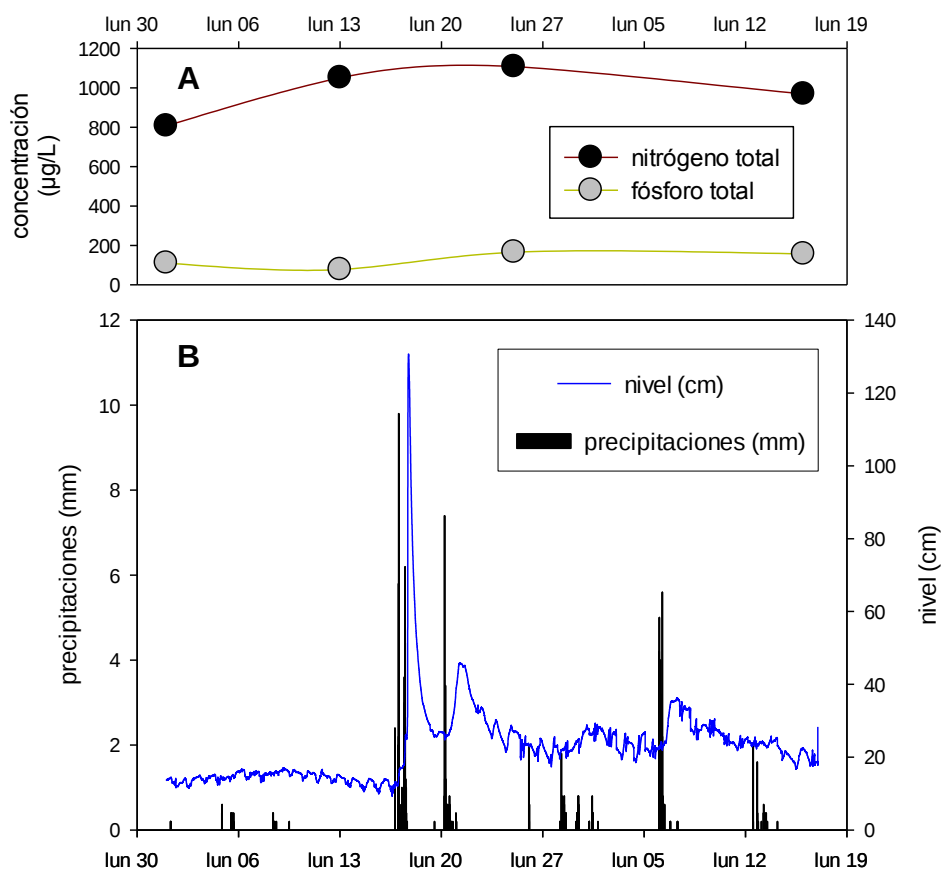


Figura 4. Condiciones fisicoquímicas del arroyo Chal Chal durante el experimento. (A) Concentraciones de nutrientes (nitrógeno total y fósforo total) para el lapso experimental. (B) Dinámica hidrológica y precipitaciones para el mismo período de tiempo (registro automatizado cada 10 minutos).

5.2. Resultados experimentales: biomasa de perifiton

La biomasa de perifiton, medida como concentración de clorofila *a*, fue significativamente diferente para los factores presión de consumo y luz (pruebas ANOVA, Tabla 1). Se registró una concentración media de clorofila *a* 1,7 veces mayor en los tratamientos expuestos a una mayor que a una menor presión de consumo (Figura 6A, Tabla 1). Asimismo, se registró mayor concentración de clorofila *a* en los tratamientos con mayor irradiancia, de manera que fue dos veces mayor, según la relación de las medias de los tratamientos (mayor/menor, irradiancia) (Figura 6B, Tabla 1). La Figura 6C resume el comportamiento de la variable clorofila *a*, frente a los cuatro tratamientos con acceso de consumidores y disponibilidad de luz contrastantes. No se detectaron diferencias significativas en la producción primaria entre los tratamientos expuestos a distintos niveles de nutrientes.

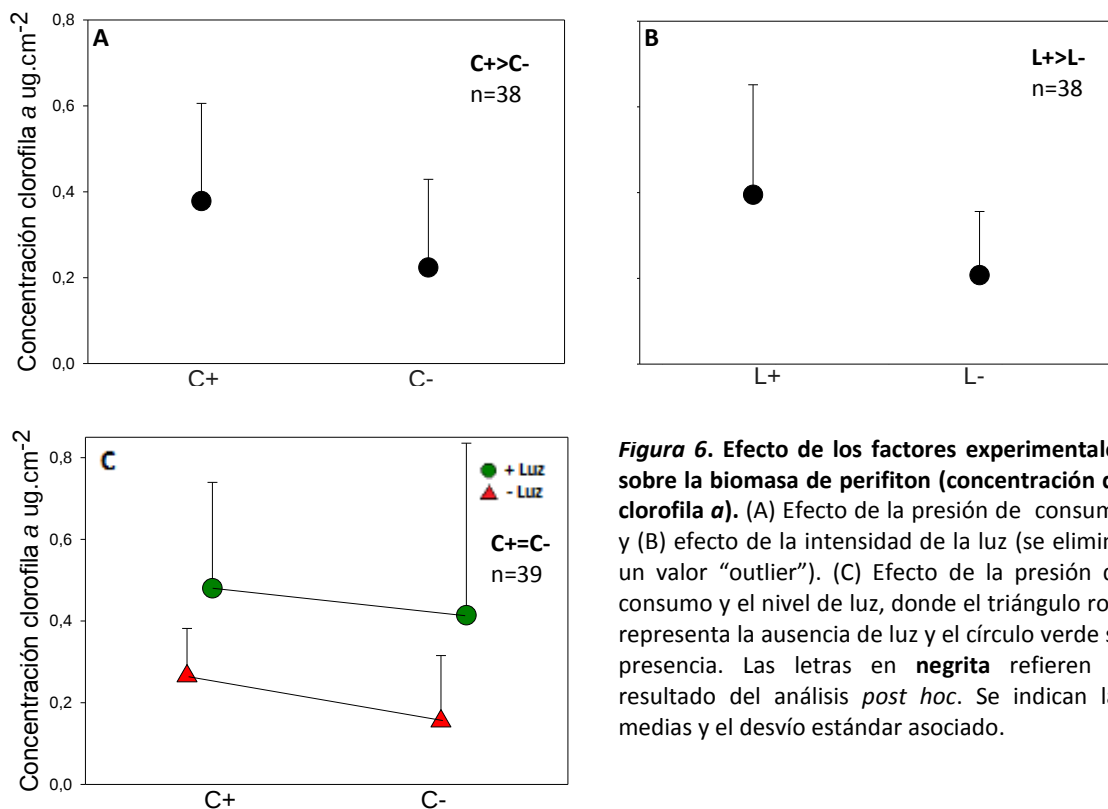


Figura 6. Efecto de los factores experimentales sobre la biomasa de perifiton (concentración de clorofila *a*). (A) Efecto de la presión de consumo y (B) efecto de la intensidad de la luz (se eliminó un valor "outlier"). (C) Efecto de la presión de consumo y el nivel de luz, donde el triángulo rojo representa la ausencia de luz y el círculo verde su presencia. Las letras en **negrita** refieren al resultado del análisis *post hoc*. Se indican las medias y el desvío estándar asociado.

5.3. Análisis de la presión de consumo sobre la comunidad perifítica

5.3.1. Comunidad consumidora de perifiton en el sistema

La fauna consumidora de perifiton presente en el arroyo Chal Chal consistió en peces, cangrejos de agua dulce del género *Aegla*, camarones de agua dulce (*Macrobrachium borellii*, Nobili 1896), caracoles de gran tamaño (ej. *Pomacea canaliculata*, Lamarck 1822) y macroinvertebrados de pequeño porte cuya composición es analizada en mayor profundidad más adelante.

La comunidad ictícola se compuso, en términos de abundancia, en un 98% de especies potencialmente consumidoras de perifiton (Figura 5), mientras que en términos de biomasa estuvo compuesta en un 65% por omnívoros, un 13% de herbívoros-detritívoros, 1% de bentívoros y un 20% de bentívoros-piscívoros (Figura 5). Vale destacar que los tratamientos de exclusión de consumidores (C-) no permitían el acceso a los cangrejos, camarones, caracoles de gran tamaño y a la comunidad ictícola en general, a excepción de algunos juveniles, así como tampoco impidió el acceso a los macroinvertebrados de menor porte.

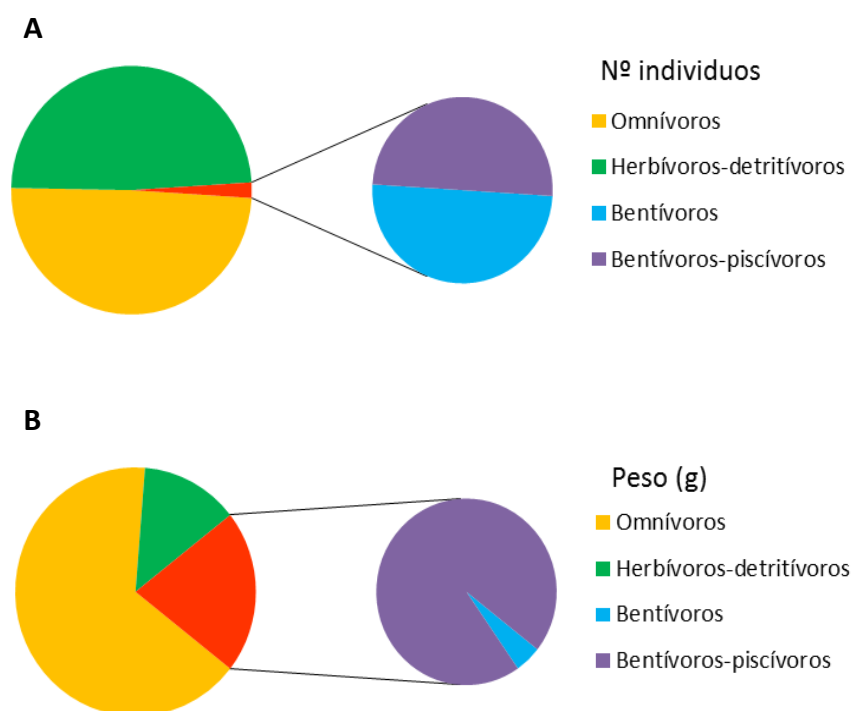


Figura 5. Caracterización de la comunidad de peces del arroyo Chal Chal, febrero 2012. Grupos tróficos en términos de (A) abundancia y (B) de biomasa (g peso fresco).

5.3.2 Comunidad consumidora de perifiton en las unidades experimentales

La comunidad de macroinvertebrados de menor porte fue clasificada en: quironómidos, oligoquetos, efemerópteros, Gastrópoda sp 1 (forma del caparazón: trochiforme; tamaño máximo: ancho del caparazón $\sim 1\text{mm}$), Gastrópoda sp 2 (forma del caparazón: planispiral; tamaño máximo: ancho del caparazón $\sim 1\text{mm}$), Gastrópoda sp 3 (forma del caparazón: ovado-cónico; tipo *Heleobia*; tamaño máximo: altura del caparazón $\sim 3\text{mm}$), odonatos, ceratopogónidos, coleópteros, tricópteros, tardígrados, nemátodos e hidras (Figura 8). Se asumió hábito alimenticio mayoritariamente herbívoro y herbívoro-detritívoro sobre la base del trabajo realizado en el mismo sistema por López-Rodríguez (2012).

Se muestrearon 3658 ejemplares en total, siendo el 72% de la comunidad representada por la suma de los efemerópteros, oligoquetos y quironómidos (Figura 8). También estos taxones estuvieron presentes en todas las muestras analizadas, por lo que fueron seleccionados para profundizar en el análisis de los efectos entre tratamientos.

Esta sección del análisis se organiza en dos partes: abundancia total de macroinvertebrados, número de grupos de macroinvertebrados y abundancia de los grupos mayoritarios nombrados anteriormente.

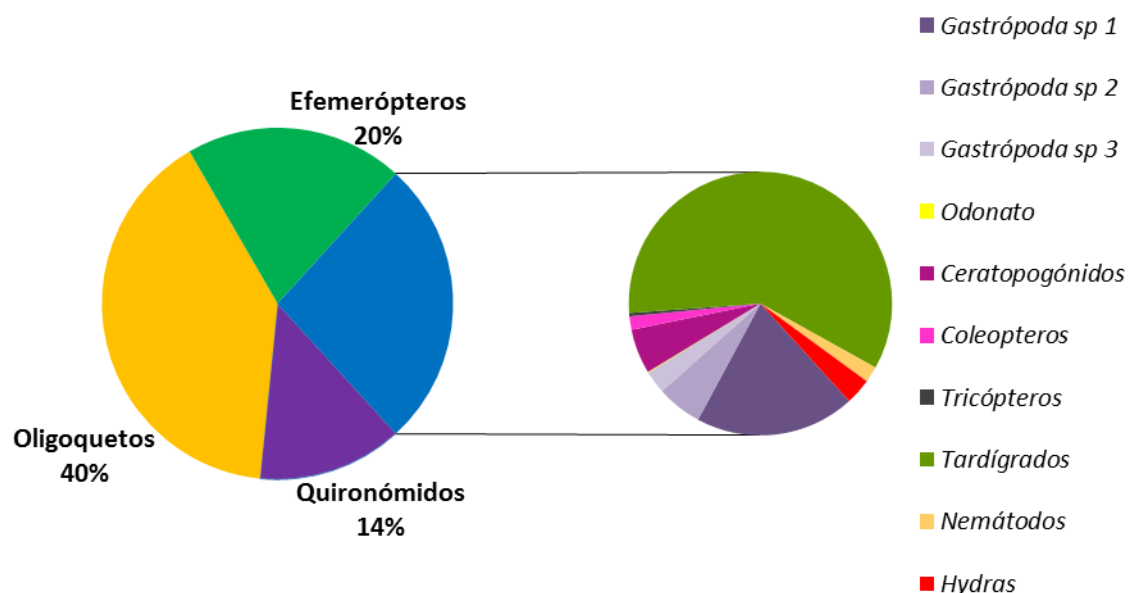


Figura 8. Composición de la comunidad de macroinvertebrados en las unidades experimentales, sin discriminar por tratamientos. (Izquierda) Abundancias relativas de efemerópteros en verde, oligoquetos en amarillo, quironómidos en violeta y en azul la fracción del resto de los grupos que integran a la comunidad de macroinvertebrados. (Derecha) Ampliación de la fracción “restante” en los distintos grupos que la componen (n=38; se eliminó un valor “outlier”).

Tabla 1. Resumen de los resultados de las pruebas de ANOVA de tres vías, siendo los factores: concentración de nutrientes, disponibilidad de luz y presión de consumo. El factor concentración de nutrientes no resultó significativo para ninguna de las variables respuesta y está omitido de la Tabla, al igual que las interacciones no significativas. Para cada factor se indicaron los valores de F y sus grados de libertad correspondientes. Los niveles de significancia se indicaron: $P > 0,05$ ns; $P < 0,05$ *; $P < 0,01$ **; $P < 0,001$ ***.

Variable respuesta	Factores					
		Luz	Comparación	Presión de Consumo	Comparación	Presión de consumo X Luz
	Clorofila <i>a</i>	8,35 _(7,37) **	L+>L-	6,16 _(7,37) *	C+ > C-	1,88 _(7,37) ns
	Abundancia de Macroinvertebrados	0,85 _(7,37) ns		56,36 _(7,37) ***	C+ < C-	4,48 _(7,37) *
	Número de grupos de macroinvertebrados	1,92 _(7,37) ns		15,77 _(7,37) ***	C+ < C-	0,15 _(7,37) ns
	Abundancia de Quironómidos	0,046 _(7,38) ns		11,83 _(7,38) **	C+ < C-	1,84 _(7,38) ns
	Abundancia de Efemerópteros	0,06 _(7,38) ns		32,18 _(7,38) ***	C+ < C-	6,43 _(7,38) *
	Abundancia de Oligoquetos	0,92 _(7,38) ns		27,96 _(7,38) ***	C+ < C-	5,99 _(7,38) *

5.3.3. Abundancia total y número de grupos presentes de macroinvertebrados

Se encontraron diferencias significativas en la abundancia total de macroinvertebrados tanto para el factor presión de consumo como para la interacción entre el consumo y la intensidad de luz (Tabla 1). El efecto de la presión de consumo se vio fuertemente reflejado en la abundancia media de los macroinvertebrados, de manera que en los tratamientos con mayor presión se contabilizó la cuarta parte de individuos que en los tratamientos con exclusión de grandes depredadores (Figura 9A). Por otro lado, una interacción entre la presión de consumo y la intensidad de luz se manifiesta sobre la abundancia comunitaria (Figura 9B); de manera que una alta intensidad de luz implicó que el libre acceso de depredadores disminuyera la abundancia de la comunidad a un 17%, mientras que una baja intensidad significó una disminución a una 40%.

El número de grupos presentes también fue afectado de manera significativa y negativa por la presión de consumo, tal que el número promedio de taxa fue de 6 y 7, para alta y baja presión respectivamente (Tabla 1, Figura 9C). Por otra parte, no se detectaron diferencias significativas ni a nivel del número de grupos presentes, ni de la abundancia total de macroinvertebrados entre los tratamientos expuestos a distintos niveles de nutrientes, ni a distintas condiciones de luz (Tabla 1).

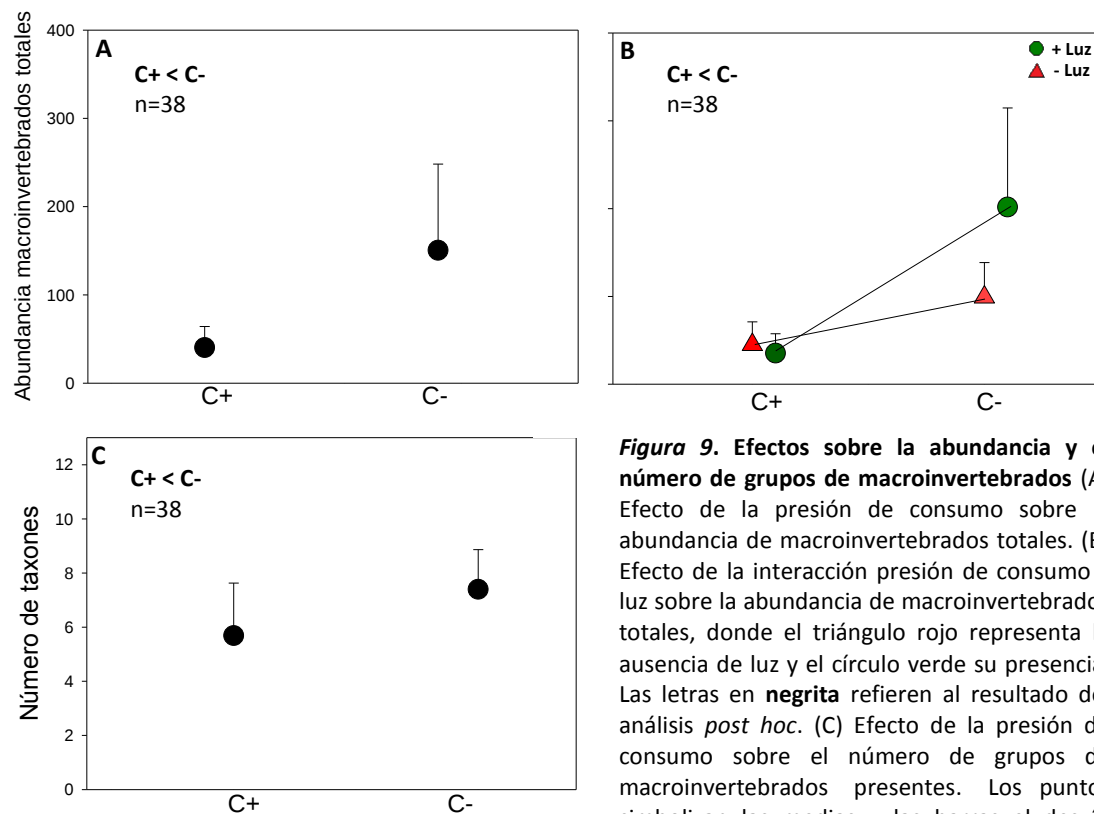


Figura 9. Efectos sobre la abundancia y el número de grupos de macroinvertebrados (A) Efecto de la presión de consumo sobre la abundancia de macroinvertebrados totales. **(B)** Efecto de la interacción presión de consumo x luz sobre la abundancia de macroinvertebrados totales, donde el triángulo rojo representa la ausencia de luz y el círculo verde su presencia. Las letras en **negrita** refieren al resultado del análisis *post hoc*. **(C)** Efecto de la presión de consumo sobre el número de grupos de macroinvertebrados presentes. Los puntos simbolizan las medias y las barras el desvío estándar. Para todos los casos se eliminó un valor "outlier".

5.3.4. Abundancia de quironómidos, efemerópteros y oligoquetos

La abundancia de quironómidos se vio significativa y negativamente afectada por la presión de consumo, encontrándose la mitad de individuos que frente a la menor presión de consumo (Tabla 1; Figura 10E).

Tanto la abundancia de efemerópteros como la de oligoquetos presentaron diferencias significativas para el factor presión de consumo (efecto negativo) y para su interacción con la intensidad de luz (Tabla 1). Se observaron abundancias medias 3,6 y 3,8 veces (respectivamente)

mayores en los tratamientos sometidos a una menor presión de consumo (Figura 10A,C). Asimismo, tanto los efemerópteros como los oligoquetos presentaron una abundancia significativamente mayor en el escenario de menor presión de consumo y alta irradiancia (Figuras 10B,D). En esta misma línea, una alta intensidad de luz implicó que el libre acceso de depredadores disminuyera la abundancia de la comunidad a un 18% y 14% (respectivamente), mientras que una baja intensidad significó una disminución a una 50% y 48% (respectivamente). Sin embargo, los distintos niveles de nutrientes no tuvieron efectos significativos sobre ninguno de los grupos mayoritarios en términos de sus abundancias.

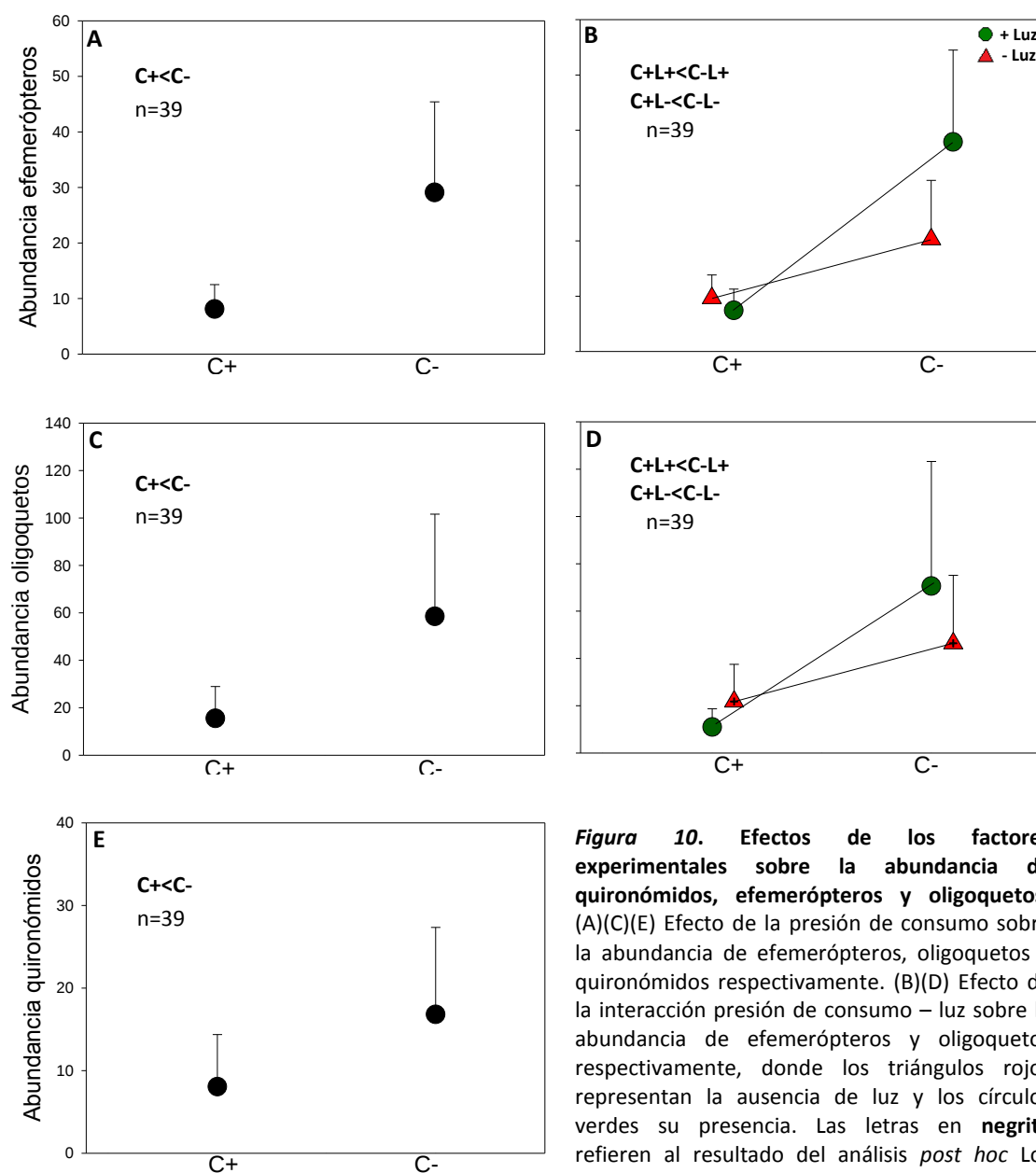


Figura 10. Efectos de los factores experimentales sobre la abundancia de quironómidos, efemerópteros y oligoquetos. (A)(C)(E) Efecto de la presión de consumo sobre la abundancia de efemerópteros, oligoquetos y quironómidos respectivamente. (B)(D) Efecto de la interacción presión de consumo – luz sobre la abundancia de efemerópteros y oligoquetos respectivamente, donde los triángulos rojos representan la ausencia de luz y los círculos verdes su presencia. Las letras en **negrita** refieren al resultado del análisis *post hoc*. Los puntos simbolizan las abundancias medias y las barras el desvío estándar.

6. Discusión

El diseño experimental propuesto permitió contrastar *in situ* el rol de la disponibilidad de luz y la exclusión de grandes consumidores sobre la producción perifítica de un arroyo subtropical de bajo orden. Por el contrario, el tratamiento enriquecido con nutrientes (N y P) no se tradujo en diferencias apreciables de la producción perifítica.

Los niveles de atenuación lumínica característicos de zonas con vegetación riparia (-80%), establecieron una disminución de la producción perifítica en un 50%, dando soporte a la Hipótesis 1. Por otro lado, el libre acceso de consumidores de mayor tamaño determinó una mayor producción perifítica (1,7 veces), así como una reducción en un 33% para el número medio de grupos de macroinvertebrados y en un 75% para su abundancia, lo que da sustento a la existencia de mecanismos descendentes indirectos en cascada trófica (Hipótesis 3, predicción 2). Asimismo se estableció una interacción positiva entre los factores luz y presión de consumo, de modo que una mayor intensidad de luz en los dispositivos experimentales, implicó un aumento diferencial en la presión de consumo sobre los macroinvertebrados y una tendencia hacia la mayor biomasa perifítica, lo que es interpretado como una potenciación del efecto en cascada trófica (Hipótesis 4). La abundancia de invertebrados en los dispositivos con atenuación de luz y alta presión de depredación no se diferenció significativamente de la abundancia en los dispositivos con menor presión de depredación.

6.1. Controles ascendentes y producción perifítica

Muchos estudios han abordado la importancia de los nutrientes como factor determinante de la producción perifítica (Borchardt, 1996; Hillebrand & Sommer, 1997), así como la luz (Hill, 1996; Rosemond *et al.*, 2000). También se ha contrastado el efecto de la disponibilidad de luz con el nivel de nutrientes en la limitación del crecimiento perifítico en arroyos (ej. Gregory, 1980; Lowe *et al.*, 1986; Hill & Knight, 1988; Mosisch *et al.*, 2001; Lange *et al.*, 2011; Stephens *et al.*, 2012), existiendo consenso general de que, en condiciones naturales, la limitación por luz suele ser el factor más relevante. Son menos los estudios que han evaluado el efecto de los controles descendentes sobre la producción perifítica, mediante experimentos en laboratorio (Lange *et al.*, 2011; Stephens *et al.*, 2012), o su interacción con otros factores, como la luz (Gjerløv & Richardson, 2010). Sin embargo, la consideración de los tres factores en un solo abordaje experimental *in situ* destaca a este trabajo.

Sin alcanzar concentraciones tóxicas, un aumento en la disponibilidad de nutrientes normalmente conlleva a un aumento de la productividad perifítica. Sin embargo, en la presente aproximación no se encontraron indicios de aumento de producción vinculado al enriquecimiento, como se había planteado en la hipótesis 2. Por ello suponemos que ocurrió alguna falla en el diseño experimental. Si bien la metodología propuesta por Fairchild *et al.* (1985) ha sido ampliamente utilizada en experimentos de enriquecimiento, es posible que los sustratos arcillosos elegidos en este caso presentaran *a priori* un elevado contenido de nutrientes que enmascararon las diferencias que generamos entre tratamientos. Por el contrario, podría haberse dado una interacción entre el material que componía a los sustratos de difusión y los nutrientes, resultando en una interferencia y eventual disminución de la cantidad efectivamente disponible para el perifiton.

De repetirse este u otros experimentos similares sería aconsejable realizar pruebas previas que aseguren el funcionamiento esperado por los dispositivos experimentales. Podría evaluarse su capacidad de difusión colocando sustratos durante un periodo de tiempo (ej. 1 hora) en agua destilada dentro de un recipiente cerrado, tomando posteriormente muestras de agua para la determinación de su concentración (Capps *et al.*, 2011). Por otro lado, podrían considerarse concentraciones más extremas y modificarse el diseño experimental contemplando un gradiente de concentraciones de nutrientes; buscando así detectar en mayor detalle el efecto del aumento de la disponibilidad de dicho recurso sobre la comunidad perifítica.

6.2. Controles descendentes y producción perifítica

Si bien en términos de biomasa la comunidad de peces potencialmente consumidora de perifiton (herbívoros-detritívoros y omnívoros), llegó a un 78% de la biomasa total de peces, la biomasa de los potenciales consumidores de macroinvertebrados (bentívoros, bentívoros-piscívoros y omnívoros), alcanzó el 86% de la comunidad. Si bien desconocemos la identidad de los ejemplares que ingresaron y efectivamente se alimentaron de los sustratos colonizados, la mayor biomasa de peces potencialmente consumidores de invertebrados concuerda con la observación de un efecto en cascada, donde una mayor presión de consumo co-ocurrió con una menor abundancia de macroinvertebrados y una mayor producción perifítica (Hipótesis 3; predicción 1 se verificó). En

este caso, los mecanismos compensatorios asociados a la omnivoría no parecen haber superado los efectos en cascada trófica como fuerza estructuradora a nivel comunitario.

Adicionalmente, los consumidores de gran tamaño pueden afectar positivamente a la comunidad perifítica por interacciones no tróficas, al remover por bioturbación los materiales depositados sobre el sustrato y consumir células muertas (Power, 1990; Flecker, 1992 y 1996; Pringle & Hamazaki, 1997), disminuyendo la limitación por luz y aumentando la tasa fotosintética (Hill, 1992; Flecker *et al.*, 2002). En condiciones de limitación de nutrientes, algunos consumidores de perifiton podrían aumentar la producción de biomasa de dicha comunidad mediante el reciclado de nutrientes, promoviendo una selección de taxa con elevada tasa de división celular (Hill, 1992). Asimismo, se ha reportado que estos efectos indirectos podrían contrarrestar los efectos negativos directos, por consumo (Lamberti *et al.*, 1987). Vale destacar que dados los resultados obtenidos en el presente estudio, dichos efectos positivos irían en la misma dirección que el efecto en cascada observado.

Ante la exclusión de consumidores de mayor tamaño se observó un aumento en la abundancia de macroinvertebrados y una disminución en la producción perifítica (Hipótesis 3; predicción 2, se verificó). La relativamente baja concentración de clorofila *a* registrada pudo deberse a dos procesos, concomitantes y en la misma dirección: un efecto en cascada trófica, debido a la relajación de la presión de consumo sobre la comunidad de macroinvertebrados, y ausencia de los efectos positivos por parte de los grandes consumidores mencionados.

6.3. Efecto de la interacción entre presión de consumo y disponibilidad de luz

La interacción entre la irradiancia y la presión de consumo sobre los macroinvertebrados resultó ser significativa y positiva (Hipótesis 4, se apoya). Sin embargo, para los macroinvertebrados totales, dicha interacción si bien fue significativa según la prueba de ANOVA, no lo fue de acuerdo al análisis post hoc. Esta aparente contradicción no es tal, ya que el ANOVA es más potente que los test de comparaciones múltiples y menos proclive a cometer errores del tipo II, es decir, a dar falsos negativos (Zar, 1999).

La luz actuó de modulador de las interacciones tróficas. Por un lado, ante condiciones de menor presión de depredación y mayor intensidad de luz, la comunidad de macroinvertebrados se vería

en el escenario más favorable, por la acción simultánea de procesos “bottom up” (potenciados, al promover el desarrollo del perifiton por la mayor luz) y “top-down” (minimizados, al haber menor ingreso de depredadores a los dispositivos).

Los peces realizan la selección de sus ítems de acuerdo a las características que determinen un mayor o menor grado de visibilidad de las presas potenciales (tamaño, movilidad, contraste y color) (Gerking, 1994; Scharf *et al.*, 2000). Asimismo, la probabilidad de detección de la presa es proporcional a la distancia de reacción y los factores que la influyen además del tamaño del predador (Vinyard & O'Brien, 1976) y las características de la presa, son las condiciones físicas del ambiente acuático (intensidad de luz y transparencia del agua) (Vinyard & O'Brien, 1976; Vogel & Beauchamp, 1999; Mazur & Beauchamp, 2003). Dicha regulación se manifestó principalmente a nivel de los efemerópteros y oligoquetos. Particularmente en la fracción de efemerópteros, existen géneros que son buenos nadadores, lo que los hace organismos muy móviles (Flowers & De La Rosa, 2010) y potencialmente más detectables por los peces (aunque dicha movilidad podría también implicar una mayor tasa de escape (Vinyard & O'Brien, 1976). Los oligoquetos no presentan un comportamiento tan activo, y sin embargo reflejaron la interacción, tal vez debido a su alta abundancia en los dispositivos experimentales. Probablemente, una mayor visibilidad aportada por un mayor ingreso de luz, en conjunto con una elevada abundancia de estos grupos (20% efemerópteros; 40% oligoquetos), los hizo altamente accesibles a los depredadores.

Por otro lado, bajo condiciones de atenuación lumínica se observó menor producción perifítica y no se detectaron diferencias estadísticamente significativas sobre las abundancias de macroinvertebrados totales, efemerópteros y oligoquetos, a pesar del libre acceso de consumidores de gran porte al tratamiento respectivo. Vale resaltar que se ha observado a los peces en el campo entrando a las jaulas e incluso se los ha encontrado dentro, al momento de retirar los dispositivos experimentales. Sin embargo, el efecto refugio de la atenuación de la luz habría sido prácticamente equivalente a la exclusión de los depredadores de gran porte.

6.4. Conclusiones

La aproximación seleccionada (experimentación *in situ* con análisis de tres factores y sus interacciones sobre la producción perifítica) se constituyó en una metodología novedosa a nivel regional, donde la comprensión de la ecología funcional de los sistemas lóticos de bajo orden tiene escaso desarrollo (Arocena *et al.*, 1992; Chalar *et al.*, 2011; Masdeu *et al.*, 2011; González-Bergonzoni *et al.*, 2012; Teixeira-de Mello *et al.*, 2012). Sobre esta base metodológica, podemos concluir que la intensidad de luz es un factor de suma importancia en la determinación de la producción perifítica en arroyos subtropicales de bajo orden, tanto por efectos ascendentes, como por la modulación de las relaciones tróficas que establecen efectos descendentes en cascada trófica. En consecuencia, es esperable que las actividades antrópicas realizadas en el territorio que modifiquen el acceso o propagación de la luz en los sistemas acuáticos (ej. aforestación o tala del monte ribereño, modificación de la tasa de erosión), sean capaces de generar cambios significativos sobre la productividad primaria perifítica y, por lo tanto, sobre el soporte energético de todo el ecosistema acuático. En un contexto de intensificación del uso del suelo tanto a nivel local como mundial, este tipo de estudios puede contribuir a comprender los cambios esperables en el futuro funcionamiento de estos ecosistemas y contribuir a un manejo apropiado.

7. Perspectivas

Con el fin de ahondar en el trabajo realizado se finalizará el conteo y análisis de la composición a nivel de especies de la comunidad de diatomeas asociada a los sustratos. De manera que se vinculará mediante análisis multivariado con la presión de consumo, la disponibilidad de luz y la disponibilidad de nutrientes. Es posible que si bien no se detectaron diferencias a nivel de la producción perifítica debido a los niveles de nutrientes suministrados, la comunidad haya percibido un cambio a nivel de la composición de sus ensamblajes.

Por otro lado, la comunidad de macroinvertebrados será también analizada a nivel de género con la finalidad de ser clasificada en grupos tróficos y determinar con mayor exactitud su rol como depredadores de la comunidad perifítica.

Bibliografía

- AKSNES, D. L. & J. GISKE. 1993. A theoretical model of aquatic visual feeding. *Ecological Modelling*. 67: 233–250.
- ALLAN J. D. & CASTILLO M. 2007. Stream Ecology. Structure and Function of Running Waters. Second Edition. Springer, Dordrecht. 444 pp.
- ALLAN, J. D., ERICKSON, D. L. & FAY, J. 1997. The influence of catchment land use on stream integrity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology*, 37, 149-161.
- APHA. 2005. Standard methods for the examination of water and wastewater. American Public Health Association, Washington.
- AROCENA, R., CHALAR, G., DE, R., & PINTOS, W. 1992. Evolución anual de algunos parámetros físico-químicos del arroyo Toledo-Carrasco (Uruguay). *Acta Limnol. Brasil. Vol. IV*, 225, 237.
- BECHMANN M. & ULÉN B. 2011. Soil management. In: Schoumans, O.F.; Chardon, W.J. Mitigation options for reducing nutrient emissions from agriculture. Wageningen, Alterra Wageningen UR. p.69-76.
- BEGON, M., C. R. TOWNSEND & J. L. HARPER. 2006. Ecology, from individuals to ecosystems, Blakwell Publishing.
- BIGGS, B. J., & CLOSE, M. E. 1989. Periphyton biomass dynamics in gravel bed rivers: the relative effects of flows and nutrients. *Freshwater biology*, 22(2), 209-231.
- BIGGS, B. 1996. Patterns in benthic algae of streams. In Stevenson, J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Elsevier, San Diego: 31–56.
- BIGGS, B. 2000. New Zealand periphyton guideline: detecting, monitoring and managing enrichment in streams, Christchurch, Ministry of Environment, NIWA.

- BOLAND B., MEERHOFF M., FOSALBA C., MAZZEO N., BARNES M. & BURKS L. 2008. Juvenile snails, adult appetites: contrasting resource consumption between two species of applesnails (Pomacea). *Journal of Molluscan Studies*, pp. 1-8.
- BORCHARDT, M. A. 1996. Nutrients. In Stevenson, R. J., M. I. Bothwell & R. L. Lowe (eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego: 183–227.
- BRINKHURST RO & MARCHESE M, 1989. Guide to the freshwater oligochaetes of South and Central America. Asociación Ciencia y Naturaleza del Litoral. Colección Climax N°6. 179. Santo Tomé (S.F.). Argentina.
- BRITO, E. F., MOULTON, T. P., DE SOUZA, M. L., & BUNN, S. E. 2006. Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream, south-east Brazil. *Austral Ecology*, 31(5), 623-633.
- CALVO C. 2013. Rol trófico de *Pomacea canaliculata* (caracol manzana) en arroyos subtropicales: efecto de la competencia y temperatura. Tesina de grado, Udelar.
- CAPPS K.A., BOOTH M.T., COLLINS S.M., DAVISON M.A., MOSLEMI J.M. & EL-SABA AWI R.W. 2011. Nutrient diffusing substrata: a field comparison of commonly used methods to assess nutrient limitation. *Journal of the North American Benthological Society*, 30, 522–532.
- CARPENTER, S. R., CARACO, N. F., CORRELL, D. L., HOWARTH, R. W., SHARPLEY, A. N. & SMITH, V. H. 1998. Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications*, 8, 559-568.
- CARRERE, R. 1990. *Desarrollo forestal y medio ambiente en el Uruguay*, CIEDUR.
- CHALAR, G., R. AROCENA, J. P. PACHECO & D. FABIÁN. 2011. Trophic assessment of streams in Uruguay: A Trophic State Index for Benthic Invertebrates (TSI-BI). *Ecological Indicators*, 11:362-369.
- COSTANZA R, D'ARGE R, DE GROOT R. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, p. 253–59.

- COWIE R. 2002. Apple snail (Ampullaridae) as agricultural pests: their biology, impacts and management. En: Barker G. Molluscs as Crop Pests. CABI Publishing, Reino Unido. pp. 145-192
- CUMMINS, K. W. & KLUG, M. J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 147-172.
- CUSHING, C. E. & WOLF, E. G. 1984. Primary production in Rattlesnake Springs, a cold desert spring-stream. *Hydrobiologia*, 114, 229-236.
- FAIRCHILD, G. W., LOWE, R. L. & RICHARDSON, W. B. 1985. Algal periphyton growth on nutrient-diffusing substrates: an in situ bioassay. *Ecology*, 66, 465-472.
- FEMINELLA, J. W. & HAWKINS, C. P. 1995. Interactions between stream herbivores and periphyton: a quantitative analysis of past experiments. *Journal of the North American Benthological Society*, 14, 465-509.
- FISHER, S. G., & N. B. GRIMM. 1988. Disturbance as a determinant of structure in a Sonoran Desert stream ecosystem. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 23:1183-1189.
- FLECKER, A. S. 1992. Fish Trophic Guilds and the Structure of a Tropical Stream: Weak Direct vs. Strong Indirect Effects. *Ecology*, 73(3), 927-940.
- FLECKER, A. S. 1996. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical ecosystem. *Ecology* 77: 1845–1854.
- FLECKER, A. S., TAYLOR, B. W., BERNHARDT, E. S., HOOD, J. M., CORNWELL, W. K., CASSATT, S. R., VANNI, M.J. & ALTMAN, N. S. 2002. Interactions between herbivorous fishes and limiting nutrients in a tropical stream ecosystem. *Ecology*, 83(7), 1831-1844.
- FLOWERS R. W. & DE LA ROSA C. 2010. Capítulo 4: Ephemeroptera. Revista de Biología Tropical [online], http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442010000800004&lng=es

GERKING S. D. 1994. Feeding Ecology of Fish. Academy Press, San Diego. 416pp.

GJERLØV, C., & RICHARDSON, J. S. 2010. Experimental increases and reductions of light to streams: effects on periphyton and macroinvertebrate assemblages in a coniferous forest landscape. *Hydrobiologia*, 652(1), 195-206.

GONZÁLEZ-BERGONZONI, I. 2011. Dieta de peces de agua dulce: efectos de factores climáticos y complejidad del hábitat. Tesis MSc en Ecología. Facultad de Ciencias. UDELAR, Uruguay.

GONZÁLEZ-BERGONZONI, I., MEERHOFF, M., DAVIDSON, T., TEIXEIRA-DE MELLO, F., BAATTRUP-PEDERSEN, A. & JEPPESEN, E. 2012. Meta-analysis Shows a Consistent and Strong Latitudinal Pattern in Fish Omnivory Across Ecosystems. *Ecosystems (in press)*.

GOYENOLA, G., MEERHOFF, M., GONZÁLEZ-BERGONZONI, I., TEIXEIRA-DE MELLO, F., MAZZEO, N., OVESEN, N., JEPPESEN, E. & KRONVANG, B. 2011. Monitoring the effects of land use and agricultural intensity on nutrient fluxes in lowland subtropical streams (Uruguay). In: Catchment Science Conference, Dublin.

GREGORY, S. V. 1980. *Effects of light, nutrients, and grazing on periphyton communities in streams*. PhD, Oregon State University.

GRIMM, N. B., & FISHER, S. G. 1989. Stability of periphyton and macroinvertebrates to disturbance by flash floods in a desert stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 293-307.

HAUER, F. R. & LAMBERTI, G. A. (eds.) 2007. *Methods in stream ecology*: Academic Press/Elsevier.

HAYES K., COWIE R., THIENGO S. & STRONG E. 2012. Comparing apples with apples: clarifying the identities of two highly invasive Neotropical Ampullariidae (Caenogastropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society* 166, pp. 723-753

- HILL, W. R., & KNIGHT, A. W. 1988. NUTRIENT AND LIGHT LIMITATION OF ALGAE IN TWO NORTHERN CALIFORNIA STREAMS¹. *Journal of Phycology*, 24(2), 125-132.
- HILL, W. R., H. L. BOSTON, & A. D. STEINMAN. 1992. Grazers and nutrients simultaneously limit lotic primary productivity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 504–512.
- HILL, W. R. 1996. Effects of light. In: STEVENSON, R. J., BOTHWELL, M. L. & LOWE, R. L. (eds.) *Algal Ecology*. San Diego: Academic press.
- HILLEBRAND, H. & SOMMER, U. (1997). Response of epilithic microphytobenthos of the Western Baltic Sea to in situ experiments with nutrient enrichment. *Marine Ecology Progress Series*, 160, 35-46.
- HILDREW, A. G., M. K. DOBSON, A. GROOM, A. IBBOTSON, J. LANCASTER & S. RUNDLE. 1991. Flow and retention in the ecology of stream invertebrates. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 24:1742-1747.
- HURYN A.D. 1998. Ecosystem-level evidence for top-down and bottom-up control of production in a grassland stream system. *Oecologia* 115:173-183.
- KALFF, J. 2002. *Limnology-inland water ecosystems*, Prentice-Hall Inc.
- KOBAYASHI, S., AKAMATSU, F., AMANO, K., NAKANISHI, S., & OSHIMA, Y. 2011. Longitudinal changes in $\delta^{13}\text{C}$ of riffle macroinvertebrates from mountain to lowland sections of a gravel-bed river. *Freshwater Biology*, 56(7), 1434-1446.
- KOHLER, T. J., HEATHERLY, T. N., EL-SABAawi, R. W., ZANDONÀ, E., MARSHALL, M. C., FLECKER, A. S., PRINGLE, C.M., REZNICK, D.N., & THOMAS, S. A. 2012. Flow, nutrients, and light availability influence Neotropical epilithon biomass and stoichiometry. *Freshwater Science*, 31(4), 1019-1034.
- LANCASTER, J., & A. G. HILDREW. 1993. Characterizing in-stream flow refugia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50:1663–1675.

- LAMBERTI, G. A. 1996. The role of periphyton in benthic food webs. *In*: STEVENSON, R. J., BOTHWELL, M. L. & LOWE, R. L. (eds.) *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. San Diego: Academic Press.
- LAMBERTI, G. A. & MOORE, J. W. 1984. Aquatic insects as primary consumers. *In*: RESH, V. H. & ROSENBERG, D. M. (eds.) *The Ecology of Aquatic Insects*. New York: Praeger.
- LAMBERTI, G. A., L. R. ASHKENAS, S. V. GREGORY, & A. D. STEINMAN. 1987. Effects of three herbivores on periphyton communities in laboratory streams. *Journal of the North American Benthological Society* 6:92–104.
- LAMPERT, W. & SOMMER, U. 2007. *Limnoecology: The ecology of lakes and streams.*, NY, Oxford University Press, 2nd edition.
- LANGE, K., LIESS, A., PIGGOTT, J. J., TOWNSEND, C. R., & MATTHAEI, C. D. 2011. Light, nutrients and grazing interact to determine stream diatom community composition and functional group structure. *Freshwater Biology*, 56(2), 264-278.
- LAU, D. C., LEUNG, K. M., & DUDGEON, D. 2009. Are autochthonous foods more important than allochthonous resources to benthic consumers in tropical headwater streams?. *Journal of the North American Benthological Society*, 28:426–439.
- LÓPEZ-RODRÍGUEZ A. 2012. Rol de los macroinvertebrados bentónicos en la trama trófica de un arroyo de planicie (Florida-Uruguay). Tesina de grado, Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. UDELAR, Uruguay.
- LOPRETTO E & TELL G, 1995. Ecosistemas de aguas continentales. Tomo 1 y 3. Ediciones Sur. La Plata, Argentina.
- LOWE, R. L., S. W. GOLLADAY & J. R. WEBSTER. 1986. Periphyton response to nutrient manipulation in streams draining clearcut and forested watersheds. *Journal of the North American Benthological Society* 5: 221–229.

- MABERLY, S. C., KING, L., DENT, M. M., JONES, R. I., & GIBSON, C. E. 2002. Nutrient limitation of phytoplankton and periphyton growth in upland lakes. *Freshwater Biology*, 47(11), 2136-2152.
- MANTEL, S. K., SALAS, M., & DUDGEON, D. 2004. Foodweb structure in a tropical Asian forest stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 23(4), 728-755.
- MASDEU, M., MELLO, F. T.-D., LOUREIRO, M. & ARIM, M. 2011. Feeding habits and morphometry of *Iheringichthys labrosus* (Lütken, 1874) in the Uruguay River (Uruguay). *Neotropical Ichthyology*, 9, 657-664.
- MASDEU M. 2011. Estructura trófica de las comunidades de peces de arroyos subtropicales y templados: implicancias de la dieta, el tamaño corporal y la temperatura. Tesis MSc en Ecología. Facultad de Ciencias. UDELAR, Uruguay.
- MAZUR, M. & D. BEAUCHAMP. 2003. A comparison of Visual Prey Detection Among Species of Piscivorous Salmonids: Effects of Light and Low Turbidities. *Environmental Biology of Fishes* 67(4): 397-405.
- MCINTIRE, C. D. 1973. Periphyton dynamics in laboratory streams: A simulation model and its implications. *Ecological Monographs*, 43, 399-420.
- MCINTOSH, A. R., PECKARSKY, B. L. & TAYLOR, V. W. 2004. Predator-induced resource heterogeneity in a stream food web. *Ecology*, 85(8): 2279–2290
- MGAP. 2012. Anuario agropecuario. *DIEA*. 244 pp.
- MINSHALL, G. W. 1978. Autotrophy in stream ecosystems. *BioScience*, 767-771.
- MOSISCH, T. D., BUNN, S. E., & DAVIES, P. M. 2001. The relative importance of shading and nutrients on algal production in subtropical streams. *Freshwater Biology*, 46(9), 1269-1278.
- MOSS, B. 2008. Water pollution by agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1491), 659-666.

- MOSS, B. 2010. Climate change, nutrient pollution and the bargain of Dr Faustus. *Freshwater Biology* 55:175-187.
- PACE, M. L., COLE, J. J., CARPENTER, S. R. & KITCHELL, J. F. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *TREE*, 14, 483-488.
- POWER, M. E. 1990. Effects of fish in river food webs. *Science* 250:811-814
- PRINGLE, C. M. & T. HAMAZAKI, 1997. Effects of fishes on algal response to storms in a tropical stream. *Ecology* 78(8):2432-2442.
- QUINN, G. P. & M. J. KEOUGH. 2002. Experimental design and data analysis for biologists, Cambridge University Press.
- ROSEMOND, A. D., MULHOLLAND, P. J., & BRAWLEY, S. H. 2000. Seasonally shifting limitation of stream periphyton: response of algal populations and assemblage biomass and productivity to variation in light, nutrients, and herbivores. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(1), 66-75.
- SARTORY, D. P., & J. U. GROBBELAAR. 1984. Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia*, 114:177-187.
- SCARABINO F. 2004. Lista sistemática de los Gastrópoda dulceacuícolas vivientes de Uruguay. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 8 (84-85/86-87). pp. 347-356
- SCHARF F.S., JUANES F. & ROUNTREE R. A. 2000. Predator size - prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series*. 208: 229-248.
- SHARPLEY, A. N., R. W. MCDOWELL & P. J. A. KLEINMAN. 2001. Phosphorus loss from land to water: integrating agricultural and environmental management. *Plant and Soil* 237(2):287-307.

- STEINMAN, A. D. 1996. Effects of grazers on benthic freshwater algae. In: STEVENSON, R. J., BOTHWELL, M. L. & LOWE, R. L. (eds.) *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. San Diego: Academic Press.
- STEPHENS, S. H., BRASHER, A. M., & SMITH, C. M. 2012. Response of an algal assemblage to nutrient enrichment and shading in a Hawaiian stream. *Hydrobiologia*, 683(1), 135-150.
- STRAYER, D. L., BEIGHLEY, R. E., THOMPSON, L. C., BROOKS, S., NILLSON, C., PINAY, G. & NAIMAN, R. J. 2003. Effects of land cover on stream ecosystems: roles of empirical models and scaling issues. *Ecosystems*, 6, 407-423.
- SUMNER, W. T. & MCINTIRE, C. D. 1982. Grazer-periphyton interactions in laboratory streams. *Archiv für Hydrobiologie*, 93, 135-157.
- SVENDSEN, L. M. & NORUP, B. 2005. NOVANA. Nationwide Monitoring and Assessment Programme for the Aquatic and Terrestrial Environments. Silkeborg: NERI.
- TATE, CATHY M. 1990. Patterns and controls of nitrogen in tallgrass prairie streams. *Ecology*, 2007-2018.
- TEIXEIRA-DE MELLO, F., MEERHOFF, M., BAATTRUP-PEDERSEN, A., MAIGAARD, T., KRISTENSEN, P. B., ANDERSEN, T. K., CLEMENTE, J. M., FOSALBA, C., KRISTENSEN, E. A., MASDEU, M., RIIS, T., MAZZEO, N. & JEPPESEN, E. 2012. Community structure of fish in lowland streams differ substantially between subtropical and temperate climates. *Hydrobiologia*.
- UTNE, A. C. W., 1997. The effect of turbidity and illumination on the reaction distance and search time of the marine planktivore *Gobiusculus flavescens*. *Journal of Fish Biology*. 50: 926–938.
- VALDERRAMA, J. C., 1981. The simultaneous analysis of total Nitrogen and total Phosphorus in natural waters. *Marine Chemistry* 10:109-122.
- VINYARD, G.L. & O'BRIEN, W.J., 1976. Effects of light and turbidity on the reactive distance of bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 33: 2845-2849.

VITOUSEK, P. M., MOONEY, H. M., LUBCHENCO, J. & MELILLO, J. M. 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, 277, 494-499.

VOGEL, J.L. & BEAUCHAMP, D.A. 1999. Effects of light, prey size, and turbidity on reaction distances of lake trout (*Salvelinus namaycush*) to salmonid prey. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56, 1293-1297.

WAYNE, W.DANIEL. 1977. *Bioestadística Base para el análisis de las ciencias de la salud*. Limusa Noriega Editores.

ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*, Upper Saddle River, NJ, Prentice-Hall.