



USO DE MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS COMO INDICADORES DE IMPACTO DE LA FORESTACIÓN EN MICROCUENCAS

Tesis de Maestría en Geociencias

Facultad de Ciencias y Centro Universitario Regional del Este

Universidad de la República

PEDECIBA

Autora: Claudia SIMÓN

Directores de tesis: Dra. Mariana MEERHOFF y Dr. Franco TEIXEIRA DE MELLO

Página de aprobación

Directores: Drs. Mariana Meerhoff y Franco Teixeira de Mello

Centro Universitario Regional Este.

Universidad de la República

Tribunal:

Dr. Guillermo Chalar (Facultad de Ciencias, UdelaR)

Dr. Enrique Morelli (Facultad de Ciencias, UdelaR)

Dr. Iván González (Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable)

Fecha 3 de noviembre de 2017

Aprobado con mención

Resumen general

En Uruguay los grandes emprendimientos forestales, modificadores del uso agrícola-ganadero tradicional del suelo, han generado preocupación por el impacto que puedan tener sobre los recursos naturales, específicamente sobre el agua superficial. Los trabajos que evalúan los efectos de la sustitución de pasturas por campos forestales en los sistemas fluviales son escasos. Los macroinvertebrados, organismos clave en las tramas tróficas de este tipo de sistemas, son generalmente utilizados como bioindicadores de los efectos de los usos del suelo de las cuencas, por lo que podrían ser útiles para determinar el efecto de la forestación sobre los ecosistemas acuáticos

El presente trabajo tiene como objetivo evaluar los efectos de la forestación en arroyos de bajo orden, mediante la determinación de la estructura y composición de la comunidad potencial y activa de los macroinvertebrados, diferenciando entre microcuencas afectadas y no afectadas por la producción forestal. A su vez, se estudia el proceso de descomposición de materia orgánica, como proceso ecosistémico fundamental en su funcionamiento y las características físico-químicas del agua que contienen.

Se estudiaron dos pares de microcuencas forestadas y de pastura en los departamentos de Paysandú y Río Negro, estudiadas en el marco de un proyecto más amplio sobre los efectos de la forestación. En los cuatro sistemas experimentales se tomaron muestras de agua para el análisis de su físico-química y de los sedimentos de la zona inundable, de manera de tener una caracterización completa del ecosistema. El experimento de descomposición de materia orgánica se usaron sustratos vegetales, *Eucalyptus globulus* (exótico) y *Schoenoplectus californicus* (nativo), se realizó durante 446 días y cada un mes aproximadamente se tomaron muestras de cada sustrato y la comunidad activa de macroinvertebrados asociada. De la zona inundable se tomaron muestras para realizar el experimento de eclosión de la comunidad potencial en el laboratorio, que duró 18 días. Ambas muestras de comunidad activa y potencial fueron clasificadas en grandes grupos en el laboratorio bajo lupa y microscopio óptico respectivamente. Se aplicaron modelos mixtos para el experimento de descomposición y análisis de varianza para la comunidad potencial.

En la comunidad activa asociada a sustratos vegetales se identificaron 19 taxa y en la comunidad potencial 13. Entre los resultados resalta el hecho de que las tasas de descomposición de *E.globulus* fueron mayores que las de *S. californicus*, y que al contrastarlas con valores de referencia fueran clasificadas como altas y medias respectivamente. Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre cuencas forestadas y de pastura. Por otro lado, si bien la incorporación de la temperatura y el caudal al modelo de la tasa de descomposición no sirvió para explicar su variación, sí se pudo ver un acompañamiento de la temperatura a la tasa de descomposición.

Los resultados de este estudio dan luz a la importancia potencial de las comunidades de macroinvertebrados y su relación con la forestación, así como de técnicas novedosas para el monitoreo de arroyos de bajo orden, sin embargo, es necesario el estudio de un mayor número de sistemas para poder profundizar en los efectos de este uso del suelo.

Palabras clave: forestación, macroinvertebrados, descomposición, comunidad potencial

Abstract

In Uruguay, large forest plantations have modified the traditional agricultural-cattle land use, which has generated concern among civil society regarding the impact it could have on natural resources, specifically on waters. There are few studies that assess the effects of grassland replacement by forestall plantations on lotic systems. Macroinvertebrates are key organisms in fluvial food webs and they are often used as bioindicators of the effects of different land uses in watersheds, so studying them could be useful to determine possible effects of afforestation on aquatic ecosystems.

This study aims to assess the effects of afforestation in low order streams, by determining the structure and composition of the potential and active community of macroinvertebrates, differentiating between microbasins affected and not affected by Eucalyptus production. At the same time, I studied the process of decomposition or leaf litter considered as a fundamental ecosystemic process along with the active community of macroinvertebrates.

Two pairs of plantation and grassland microbasins were studied in the departments of Paysandú and Río Negro. In the four systems water samples were taken for the analysis of physicochemical properties and sediments of the floodplain in order to have a complete characterization of the ecosystem. The decomposition experiment (with the substrates *E. globulus* (exotic) and *S. californicus* (native), was performed for 446 day, three samples were taken approximately every month, so we got a vegetal substrate sample and the macroinvertebrate community associated. 9 samples of the floodplain were taken from each stream in order to perform the potential community hatching experiment in the laboratory. The community that hatched was taken every 4, 12 and 18 days. Both samples of active and potential community were classified into taxonomic groups in the laboratory under magnifying glass and optical microscope respectively. Leaf litter substrates were dried and weighed before and after being put into the stream. Mixed models were then applied for the decomposition experiment and analysis of variance were performed for the potential community.

In the active community, 19 taxa were identified and in the potential community 13. An outstanding result is the one regarding deposition rates, *E.globulus* decomposition rates were higher than those of *S. californicus*. When compared with reference values they were classified as high and medium rates, respectively, although no significant difference between land uses occurred. Besides, although the incorporation of the temperature and the stream flow to the mixed model of the decomposition rate did not explain its variation, a shared tendency between the temperatures to the rate of decomposition could be observed.

Results highlight the potential importance of macroinvertebrate communities and of novel techniques to monitor wadeable streams, however, a higher number of streams is needed to fully understand the effects of land use and particularly afforestation.

Keywords: afforestation, macroinvertebrates, decomposition, potential community of macroinvertebrates

Agradecimientos

Este proyecto fue financiado por PEDECIBA Geociencias, por la ANII a través de su beca de posgrado nacional y por el proyecto ALI_1_2011_1_2349 “Red de microcuencas experimentales para la obtención de indicadores hidrológicos y edáficos en plantaciones forestales”.

Les agradezco a mis orientadores de tesis Mariana Meerhoff y Franco Teixeira de Mello, quienes hicieron mucho más de lo necesario por mí, por su apoyo y paciencia infinita, y fundamental contribución a la realización de este trabajo.

A Luis Silveira como asesor de esta tesis y director del proyecto alianzas en que se enmarca.

A docentes y compañeros del Centro Universitario Regional del Este agradezco su ayuda y que me brindaran la posibilidad de usar sus instalaciones, específicamente al Grupo de Investigación en Ecología y Rehabilitación de Sistemas Acuáticos. Al equipo del IMFIA, Luis Silveira, Jimena Alonso, Gabriel Perazza, Agustín Menta y Martín Scavone por permitirme ir al campo con ellos y ayudarme en el proceso. A Claudia Fosalba y Lucía Cabrera por el procesamiento de las muestras de agua y a Yamilia Olivera por el procesamiento de muestras de macroinvertebrados en el experimento de descomposición. A Juan Clemente por su apoyo en la identificación taxonómica de macroinvertebrados A Natalia Berberian por su ayuda en la parte estadística.

A mi familia y amigos por el apoyo y el aliento. Sobre todo, a Rolando Simón quien no solo corrigió este manuscrito, sino que también me acompañó a salidas de campo en Maldonado, Paysandú y Río Negro, me emparchó el wader, cosió conmigo el surber y más.

Índice

Introducción.....	6
<i>Funcionamiento de arroyos y ecosistemas riparios.....</i>	6
<i>Comunidades de arroyos y rol central de los macroinvertebrados.....</i>	8
<i>Comunidades activas y potenciales.....</i>	9
<i>Descomposición: proceso ecosistémico en el que actúan los macroinvertebrados.....</i>	10
<i>Los macroinvertebrados y la forestación.....</i>	12
<i>Uso de comunidad potencial, comunidad activa asociada a sustratos vegetales y de tasas de descomposición como indicadores de efectos de la forestación.....</i>	14
Antecedentes.....	17
Estrategia general de la tesis.....	19
Objetivo general.....	20
Objetivos específicos.....	20
Hipótesis.....	20
Preguntas a responder.....	21
Área de estudio.....	22
Materiales y métodos.....	25
<i>Fisicoquímica del agua y características del sedimento.....</i>	25
<i>Experimento de descomposición de materia orgánica.....</i>	26
<i>Experimento de eclosión de la comunidad potencial.....</i>	29
Análisis de datos.....	30
<i>Fisico-química del agua.....</i>	31
<i>Características del sedimento de los experimentos de eclosión.....</i>	32
<i>Experimento de descomposición.....</i>	32
<i>Tasa de descomposición.....</i>	32
<i>Comunidad activa en sustratos vegetales.....</i>	32
<i>Experimento de eclosión de la comunidad potencial.....</i>	34
Resultados.....	35
<i>Caracterización físicoquímica de los sistemas.....</i>	35
<i>Caracterización de sedimentos de la zona inundable.....</i>	38
<i>Experimento de descomposición.....</i>	41
<i>Tasa de descomposición.....</i>	41
<i>Comunidad activa que colonizó los sustratos vegetales.....</i>	44
<i>Comunidad potencial.....</i>	52
<i>Comunidad activa y comunidad potencial.....</i>	57
Discusión.....	59
Conclusiones y perspectivas.....	68
Bibliografía.....	70
Anexo de tablas.....	77

Introducción

Funcionamiento de arroyos y ecosistemas riparios

Uruguay cuenta con una vasta red de sistemas fluviales cuya preservación es de fundamental importancia para la conservación de la biodiversidad y de los procesos ecológicos asociados, así como para sostener actividades productivas y obtener agua para el consumo humano (Chalar *et al.*, 2011).

Las cuencas hidrográficas comprenden el área de drenaje y los cursos de agua y conectan los procesos que ocurren en el sistema terrestre con aquellos que ocurren en el acuático. Tomar a las cuencas hidrográficas como unidad de análisis provee de un marco teórico útil para el estudio de las interacciones entre uso del suelo en la cuenca, geomorfología, zona riparia, calidad de agua y estructura biótica de los sistemas fluviales (Frissell *et al.*, 1996) (Fig. 1).



Figura 1. Modelo conceptual de la influencia de la cuenca sobre el hábitat acuático y las comunidades biológicas (Karr, 1991).

El uso del suelo tiene efectos profundos en las características bióticas y abióticas de los ecosistemas fluviales. Desde el trabajo seminal de Hynes (1975) que describe cómo los caudales son controlados por sus cuencas, ha habido una gran cantidad de investigación que aborda los diferentes efectos del uso del suelo en las cuencas sobre los arroyos (e.g Ometo *et al.*, 2000; Astudillo *et al.*, 2015). El uso del suelo juega un papel importante en la conformación de las propiedades físicas de los arroyos (Roth *et al.*, 1996), la determinación de las tasas de descarga de sedimentos, en la geomorfología del canal y la composición del sustrato (Chin, 2006). También las características físicas y

químicas del agua son en gran medida el resultado de los aportes del entorno terrestre (Astudillo *et al.*, 2015). En general, estos efectos influyen a los ambientes fluviales y a las comunidades bióticas que habitan en ellos, lo cual es la base para el biomonitoreo (Bonada *et al.*, 2006).

Los arroyos son sistemas especialmente abiertos que intercambian materia orgánica y nutrientes con los ecosistemas terrestres adyacentes, y exhiben una alta conectividad lateral (Junk *et al.*, 1989), longitudinal (Cote *et al.*, 2009) y vertical (Boulton, 2007). En la mayoría de los arroyos las tramas tróficas dependen en gran medida de aportes externos (alóctonos) como fuente primaria de carbono (Humphreis *et al.*, 2014, Bellmore *et al.*, 2017). Los arroyos de bajo orden¹, comprenden más del 75% del largo total de los cursos de agua en la mayoría de las cuencas (Benda *et al.*, 2004), por lo que influyen sustancialmente en la calidad del agua de los grandes arroyos o ríos. Varios autores han sugerido que los arroyos de cabecera pueden ser vitales para mantener la función y la salud de toda la red fluvial, por ejemplo, son sitios críticos para el procesamiento de materia orgánica y ciclaje de nutrientes (Clarke *et al.*, 2008) determinan en parte la diversidad β de toda la red fluvial (Altermatt *et al.*, 2013), por lo que se consideran prioritarios para la conservación (Finn *et al.*, 2011).

Las zonas riparias actúan como fuentes de material orgánico e inorgánico para los arroyos y como sumideros de estos materiales (Gregory *et al.*, 1999). En particular, la bibliografía referida a las zonas riparias compuestas de bosques (i.e. naturalmente forestadas) y su relación con el efecto del uso del suelo de la cuenca sobre el funcionamiento de los arroyos (e.g. Mulholland, 1992; Bunn *et al.*, 2000; Pusey & Arthington, 2003; Thomas *et al.*, 2016) es más extensa que la que se refiere a las que están compuestas por pasturas (e.g. Farley *et al.*, 2008; Lorion & Kennedy, 2009; Márquez *et al.*, 2015). Ejemplos de los efectos encontrados fueron: acidificación de los cuerpos de agua en las cuencas forestadas (Farley, *et al.*, 2008), una menor biomasa de macroinvertebrados en

¹ Los arroyos de bajo orden comprenden a los de primer y segundo orden según el método de la clasificación de Strahler (1957). Un arroyo de primer orden es aquel que no tiene tributarios, al encontrarse dos cursos de primer orden se transforman en uno de segundo orden y así sucesivamente.

arroyos cuyas cuencas tienen plantaciones de coníferas y que originalmente tenían bosque caduco nativo (Thomas *et al.*, 2016), alteración de la composición taxonómica de macroinvertebrados y eliminación de taxa más sensibles al comparar pasturas y plantaciones (Lorion y Kennedy, 2009; Márquez *et al.*, 2015), cambios en las estructuras de las tramas tróficas de peces y mayor facilidad de ingreso de especies invasoras de los mismos (Pusey & Arthington, 2003). Cabe destacar que las zonas riparias forestadas, tanto de árboles caducos como coníferas, contienen una biomasa total de material vegetal mucho mayor que las zonas de vegetación no forestal (Gregory *et al.*, 1991)

Comunidades de arroyos y rol central de los macroinvertebrados

En una trama trófica simplificada para sistemas lóticos de bajo orden con las características antes especificadas, se podría esquematizar a plantas acuáticas y/o al perifiton como el principal productor primario, al perifiton y los detritos como la fuente principal de materia orgánica (Neres-Lima *et al.*, 2017), a los macroinvertebrados como los consumidores primarios y a la mayoría de los peces como consumidores primarios, secundarios o depredadores (González-Bergonzoni *et al.*, 2012, González-Bergonzoni *et al.*, 2016). Sin embargo, son frecuentes los peces consumidores de perifiton, detritívoros y los macroinvertebrados depredadores, por lo que este esquema es en realidad más complejo) (Strayer & Dudgeon 2010).

Los macroinvertebrados son clave en el vínculo entre hábitats tanto dentro del ecosistema acuático como entre el ecosistema acuático y el terrestre adyacente, así como con las otras comunidades biológicas de los arroyos (Ríos-Touma *et al.*, 2011). Estas interacciones pueden ser muy complejas, entre otros motivos debido a la gran diversidad en el rol trófico de estos organismos, ya que es posible encontrar simultáneamente detritívoros, fragmentadores, colectores, filtradores y forrajeros (Gao *et al.*, 2014). Esto los sitúa en un lugar intermedio clave como integradores de la producción primaria, que transfieren energía a los niveles superiores en la trama trófica (Thorp & Delong, 1994; Thorp *et al.*, 2006;

Friberg 2006). En este sentido, los macroinvertebrados desempeñan un rol fundamental en los ciclos de los nutrientes, en la regulación de la producción primaria, en la descomposición y translocación de materia y energía (Benfield *et al.*, 2017) y en ocasiones en la estructuración física del ecosistema, como “ingenieros ecosistémicos” (Moore 2006).

Las características de las especies y las condiciones ambientales están conectadas a través de las estrategias de historia de vida, ya que diferentes estrategias representan diferentes respuestas o adaptaciones a contextos ecológicos particulares (Williams, 2006).

Comunidades activas y potenciales

Las especies capaces de tolerar condiciones más variables en el tiempo tienen generalmente tiempos de desarrollo relativamente largos y/o tamaños corporales pequeños (Stubbington & Datry, 2013). Hay mecanismos que funcionan en respuesta a condiciones que varían en el tiempo, generando períodos desfavorables; diferentes tipos de organismos utilizan diferentes estrategias. Una estrategia es la quiescencia en la que los invertebrados tienen baja actividad. Otra estrategia es la diapausa, que es un mecanismo más rígido en el que se interrumpe el desarrollo de los organismos y que sirve para pasar condiciones adversas predecibles y a largo plazo (Tauber & Tauber, 1981).

Los macroinvertebrados que utilizan estas diferentes estrategias se encuentran principalmente en los sedimentos (ya sea del lecho del arroyo si está seco o de la zona inundable), y forman parte de lo que vamos a llamar “comunidades potenciales”. Estos incluyen a todos los estadios de vida acuática que permanecen viables en los sedimentos secos de los arroyos. Cuando las condiciones en un sitio son aparentemente favorables para la existencia de una única generación, cada nueva generación debe dispersarse o perdurar –por diapausa o quiescencia– el tiempo necesario hasta la llegada del próximo período favorable (Stubbington & Datry, 2013). La importancia de la comunidad potencial como mecanismo de resiliencia a condiciones adversas del ambiente

se ha reconocido en los sistemas lénticos (aguas quietas), incluyendo charcos (Williams, 2006) y humedales (Brock *et al.*, 2003) particularmente para la meiofauna (invertebrados entre 50 μm y 1mm de tamaño corporal) y para el zooplancton. Estudios recientes indican que una gran proporción de macroinvertebrados de ecosistemas lóuticos también tienen dichas estrategias en zonas templadas (Inglaterra) (e.g. Stubbington *et al.*, 2016).

La historia de vida de los organismos acuáticos puede depender de la frecuencia y duración de los pulsos de inundación, que varían dentro de cada zona inundable (Datry *et al.*, 2012). Los invertebrados acuáticos que habitan planicies de inundación o zonas inundables generalmente responden rápidamente a la inundación. Pueden llegar allí mediante colonización por migración de insectos adultos (sobre todo los voladores), colonización desde otros hábitats acuáticos, por deriva en la columna de agua o moviéndose sobre el sustrato, por retención en el sustrato no inundado o por eclosión de los huevos de resistencia (Tronstad *et al.*, 2005).

Cuando se habla de comunidad activa se hace referencia, a los macroinvertebrados que están activos en sedimentos, macrófitas o en la columna de agua, y es la más frecuentemente estudiada entre las dos. Esta comunidad activa es la que participa en los procesos descritos anteriormente, uno de sus roles destacados es como integradores de materia orgánica a la trama trófica, participando en el proceso de descomposición de material tanto autóctono como alóctono (Elosegi & Diez, 2009, Ferreria *et al.*, 2015).

Descomposición: proceso ecosistémico en el que actúan los macroinvertebrados.

La descomposición de la materia orgánica es un proceso básico en todos los ecosistemas (Tank *et al.*, 2010) que resulta de la interacción entre varios factores físicos, químicos y biológicos (Gessner & Chauvet, 2002). La comunidad de organismos descomponedores es probablemente responsable de la mayor parte de la producción secundaria en arroyos (Begon *et al.*, 2006).

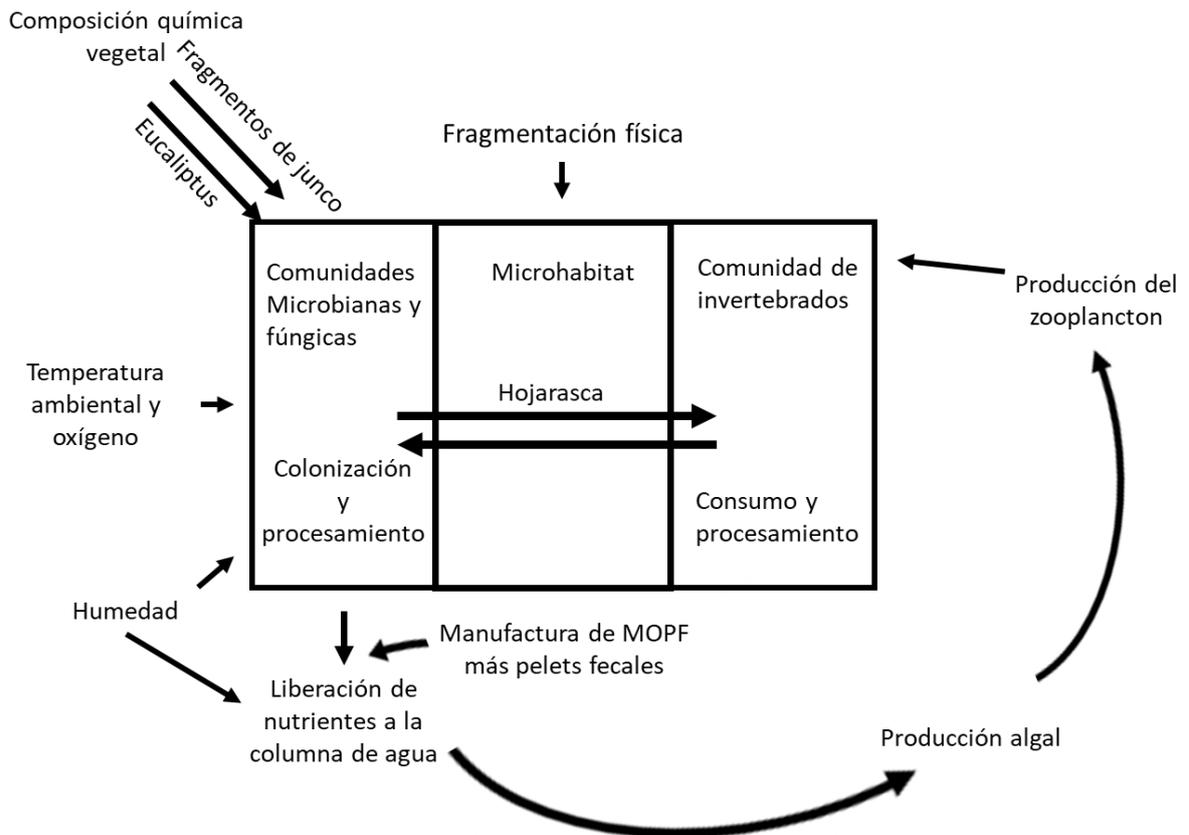


Figura 2. Esquema de los factores bióticos y abióticos asociados con el procesamiento de hojarasca en aguas corrientes de cuencas forestadas. MOPF es materia orgánica particulada fina. Se agregaron como ejemplos de hojarasca con composición química diferente a las hojas de eucalipto (*E.globulus*) y fragmentos de juncos (*S. californicus*) (modificado de Merrit y Lawson 1991).

Merrit y Lawson (1979) identificaron varios factores bióticos y abióticos que influyen en el procesamiento de hojarasca² y han enfatizado la importancia del “acondicionamiento” del material, que llevan a cabo hongos y bacterias (Graça *et al.*, 2015). Primero la hojarasca sufre fragmentación física por los ciclos húmedos y secos de las lluvias, y también por el viento. La humedad del suelo sobre el que se encuentra hasta llegar al arroyo, lo mismo que el flujo y la temperatura, son importantes para determinar la velocidad a la que se va a dar la descomposición y los nutrientes que van quedando en la hojarasca. Al llegar

² La hojarasca puede estar compuesta de hojas, ramas, madera, partes florales y frutos (entre otros) provenientes de la cuenca hidrográfica (Meyer & Wallace , 2001)

al agua, la hojarasca es colonizada en primer lugar por hongos y bacterias. Los hongos que la colonizan son específicos del agua dulce y son denominados hyphomycetes (descritos por Ingold, 1942). Luego la hojarasca es colonizada por macroinvertebrados acuáticos, sobre todo por macroinvertebrados fragmentadores (Fig. 2).

Diferentes procesos ecosistémicos claves como la descomposición de la materia orgánica (Feio *et al.*, 2010), la retención de nutrientes (Von Schiller *et al.*, 2008) y el metabolismo (Young *et al.*, 2008) han sido utilizados como indicadores para evaluar el funcionamiento del ecosistema (Abril *et al.*, 2015). Muchos investigadores han demostrado el efecto de la temperatura del agua (i.e. Petersen & Cummins, 1974) y de la concentración de nutrientes disueltos (Ferreira *et al.*, 2014) y/o de oxígeno (Webster & Benfield, 1986), factores potencialmente afectados por la forestación en la cuenca, sobre la descomposición de materia orgánica.

Es poco lo que se ha estudiado de los sistemas fluviales tropicales y subtropicales con relación a la tasa de descomposición de hojarasca y a su colonización por invertebrados en Sudamérica (Albariño y Balseiro, 2002 en arroyos de la Patagonia, Rueda–Delgado *et al.* 2006, en la planicie de inundación del Amazonas, 2006, Celeste Gallizi & Marchese, 2009 en un arroyo de la cuenca del río Paraná, el estudio de Bruder *et al.*, 2014, en el que compararon la descomposición en la Guyana Francesa y Alemania, Callisto *et al.*, 2015 en el Cerrado de Brasil). La investigación resulta especialmente escasa si se considera el contexto de plantación de especies vegetales exóticas en la cuenca (Albariño y Balseiro, 2002, Goncalves *et al.*, 2012).

Los macroinvertebrados y la forestación

En estudios del efecto de la deforestación sobre las comunidades de macroinvertebrados se encontró que cuando aumentan los recursos autóctonos a consecuencia de un aumento en la entrada de luz y una disminución de los aportes alóctonos por la deforestación, (e.g.: con un aumento en los nutrientes

que lleve a un aumento del perifiton) la composición de grupos funcionales de la comunidad cambia y pasa de una dominada por fragmentadores a una dominada por raspadores (Abelho & Graça, 1996). Davies y Boulton (2009) observaron que en arroyos donde la vegetación riparia eran plantaciones de árboles exóticos la densidad de los fragmentadores se vio reducida debido a la toxicidad química de la hojarasca producida, siendo las hojas de eucaliptos por ejemplo ricas en fenoles y aceites antibióticos (Graça *et al.*, 2002).

Las sequías son eventos extremos y severos que gradualmente se están intensificando en nuestras latitudes (Rusticucci *et al.*, 2010, Renom *et al.*, 2011) lo que podría verse empeorado en escenarios de usos del suelo que consuman mucha agua. En Uruguay se ha reportado una disminución de la descarga de los arroyos de cuencas forestadas de entre un 32 y un 28% en otoños e inviernos secos (Silveira *et al.*, 2016). En los arroyos de bajo orden los cambios durante las sequías son complejos y variables, pero típicamente incluyen: reducciones de la disponibilidad y heterogeneidad del hábitat húmedo, enlentecimiento (y, frecuentemente, ausencia total) del flujo de agua y aumento en la influencia de las aguas subterráneas y de la radiación solar en la temperatura del agua superficial. Suele ocurrir que se deterioran las condiciones abióticas propicias para la biota y entonces se reduce la riqueza y se modifica la composición del ensamble, entre ellos de los macroinvertebrados (Stubbington *et al.*, 2014).

Consecuentemente, el ensamble de macroinvertebrados cambia y pasa de uno propio de condiciones de agua corriente a uno típico de lechos secos (esto se ha estudiado en diferentes climas por Stubbington & Datry, 2013). Como resultado la duración de los períodos secos, potencialmente aumentados en severidad por la forestación en las cuencas, los arroyos pueden volverse de regímenes temporales, y puede tener una influencia considerable en el ensamble de macroinvertebrados acuáticos (i.e. densidad, diversidad y estructura de la comunidad) y en su respuesta a inundaciones subsiguientes (Skinner *et al.*, 2001).

Una consecuencia posible de actividades como la forestación es el aumento en la deposición de sedimentos finos en los sistemas acuáticos, esto se vio en Estados Unidos, Inglaterra y Canadá (regiones templadas y frías) (Wood & Armitage, 1997). Las consecuencias perjudiciales de la suspensión y deposición de sedimentos finos en la ecología de los sistemas fluviales han sido ampliamente registradas: impactos en la producción primaria, decrecimiento de diversidad y abundancia de la fauna, particularmente en macroinvertebrados (Chutter 1969, Cordone & Kelly 1961, Cummins y Lauff 1969) y en peces (Wood y Armitage, 1997). El aumento en el volumen de sedimentos finos claramente favorece a algunos invertebrados bentónicos a expensas de otros. Algunos taxa como Quironómidos utilizan estos sedimentos en la construcción de tubos o estuches (Dudgeon 1994), y Oligochaeta y Sphariidea frecuentemente se encuentran asociados a sedimentos finos (Armitage 1995).

En regiones templadas, pero más cálidas que las nombradas anteriormente (en la península Ibérica) ha habido estudios sobre la influencia de las plantaciones de eucaliptos sobre los macroinvertebrados en los que no se han encontrado diferencias entre las comunidades de los arroyos con bosques autóctonos y con plantaciones de eucaliptos (Pozo et al., 1998, Ferreira *et al.*, 2015¹)

Uso de comunidad potencial, comunidad activa que colonizó sustratos vegetales y de tasas de descomposición como indicadores de efectos de la forestación

En la actualidad las respuestas biológicas a la contaminación o a los diferentes usos del suelo son muy utilizadas como indicadores de impacto antrópico, ya que resultan complementarias a las evaluaciones físico-químicas (Fenoglio *et al.*, 2002). Los macroinvertebrados en particular son muy buenos indicadores de la calidad ambiental y por lo tanto son utilizados en programas de biomonitoreo de la contaminación acuática en cuerpos de agua (Szczerbińska & Gałczyńska, 2015). Por ejemplo, las comunidades bentónicas que se encuentran en sistemas contaminados orgánicamente se componen de taxa oportunistas y tolerantes, como los quironómidos y oligoquetos (Chang *et al.*, 2017). Se ha observado

además que el ingreso de insecticidas y herbicidas provoca la pérdida de algunas especies de macroinvertebrados y peces (Svanbäck & Persson, 2004). Concretamente, en sistemas fluviales forestados los macroinvertebrados han sido utilizados para estudiar diferentes actividades antropogénicas y sus impactos (Abelho & Graça, 1996; Graça *et al.*, 2002; Canhoto & Laranjeira, 2007; Larrañaga *et al.*, 2009; Márquez *et al.*, 2015).

Hay diferentes metodologías que involucran macroinvertebrados en el biomonitoreo de calidad del agua. Dentro de las metodologías de campo hay algunas más descriptivas de la comunidad y otras que se enfocan en dilucidar procesos específicos en el tiempo.

Otras aproximaciones metodológicas alternativas son los experimentos en campo que apuntan a proporcionar un análisis de la fauna de macroinvertebrados (e.g. cambios en las abundancias relativas de diferentes taxones) y, simultáneamente, de algún proceso relacionado al impacto que se estudia (Graça *et al.*, 2002). Encontramos dos ejemplos que son usados frecuentemente para el estudio de impactos antropogénicos difusos en la cuenca: experimentos de descomposición de vegetación nativa (Albariño & Balseiro, 2002; Reinhart & VandeVoort, 2006; Gonçalves *et al.*, 2012) y de hojas de eucaliptos (Canhoto & Graça, 1995; Canhoto & Laranjeira, 2007, específicamente para casos de forestación), y para casos de lechos estacionalmente secos, experimentos de eclosión de la comunidad potencial de macroinvertebrados (Skinner *et al.*, 2001; Angeler y García, 2005; Stubbington & Darty, 2013; Stubbington *et al.*, 2014).

Hay trabajos recientes que tratan sobre el impacto de la forestación por eucaliptos en ecosistemas fluviales mediante experimentos en campo de descomposición de sus hojas, donde se incluye el estudio de la comunidad de macroinvertebrados (Abelho & Graça, 1996; Graça, *et al.*, 2002; Lecerf *et al.*, 2006; Graça *et al.*, 2015). Las ventajas de esta aproximación son: 1) la metodología en campo es relativamente simple y no requiere equipamiento costoso, 2) las respuestas a la variación natural y a los estresores pueden ser comparados con valores de referencia, 3) la descomposición de hojas puede ser

medida en cualquier hábitat acuático, y 4) existen criterios consensuados para vincular las tasas de descomposición y la salud ecosistémica (Gessner & Chauvet, 2002). La tasa de descomposición de las hojas de eucaliptos esta correlacionada con la concentración de los nutrientes en agua (Graca *et al.*, 2002). La segunda aproximación, la realización de experimentos de eclosión de la comunidad potencial de macroinvertebrados, resulta particularmente útil cuando los sistemas a estudiar son intermitentes y sufren períodos de sequía frecuentes, y también para incluir a las zonas inundables en las evaluaciones de los sistemas.

En el capítulo ampliamente citado (Vogt *et al.*, 2013; Lee *et al.*, 2014; López, 2017) de Keddy (*et al.*, 1993) sobre cómo elegir indicadores de integridad ecológica³ se ha enfatizado la importancia de desarrollar indicadores que cumplan los siguientes cinco criterios de selección: “sensibilidad” (al estrés o perturbación), “simplicidad” (de medida), relevancia ecológica, análisis de fenómenos a macroescala, generales y representativos. Tres de estos criterios son cumplidos directamente por los organismos de la comunidad potencial. Primero, estos organismos están en el centro de la trama trófica por lo que son ecológicamente relevantes, y si el impacto los afecta tendrá consecuencias en toda la comunidad. Segundo, se analizan comunidades y no especies, por lo que se puede capturar fenómenos a macroescala. Tercero, los “bancos de semillas” son generales y están representados en las comunidades de todos los hábitats acuáticos. Los dos criterios faltantes, “sensibilidad” y “simplicidad”, los estamos probando en esta tesis a grandes rasgos.

³ La integridad ecológica refiere a la capacidad de soportar y mantener un sistema adaptativo, integrado y balanceado en sus elementos y procesos naturales. Incluye aspectos químicos, físicos y biológicos. Karr J.R. Ecological Integrity and Ecological Health are not the same.

Antecedentes

A nivel mundial los procesos de forestación representan una de las modificaciones más significativas del uso de la tierra, tanto por la superficie afectada (considerando exclusivamente *Eucalyptus spp*, al 2009 el área mundial de cultivo superaba los 20 millones de hectáreas) como por la incidencia sobre los procesos edafológicos, biológicos e hidrológicos (Abelho y Graça, 1996; Graça *et al.*, 2002; Andréassian, 2004; Farley *et al.*, 2008, Jobbagy *et al.*, 2011, Oliveira *et al.*, 2016 Silveira *et al.*, 2016). El bosque promueve mayores pérdidas de agua por evaporación que las que generan las herbáceas naturales, que mantienen la evapotranspiración más estrechamente unida al suministro de energía radiante (en Argentina, Nosetto *et al.*, 2005). La modificación de la relación lluvia-escorrentía ha sido investigada en pares de pequeñas cuencas experimentales en Chile (sistemas forestados y de pastura), en las que se observó una disminución significativa del caudal de los arroyos debido a la forestación de las pasturas (Iroumé *et al.*, 2006).

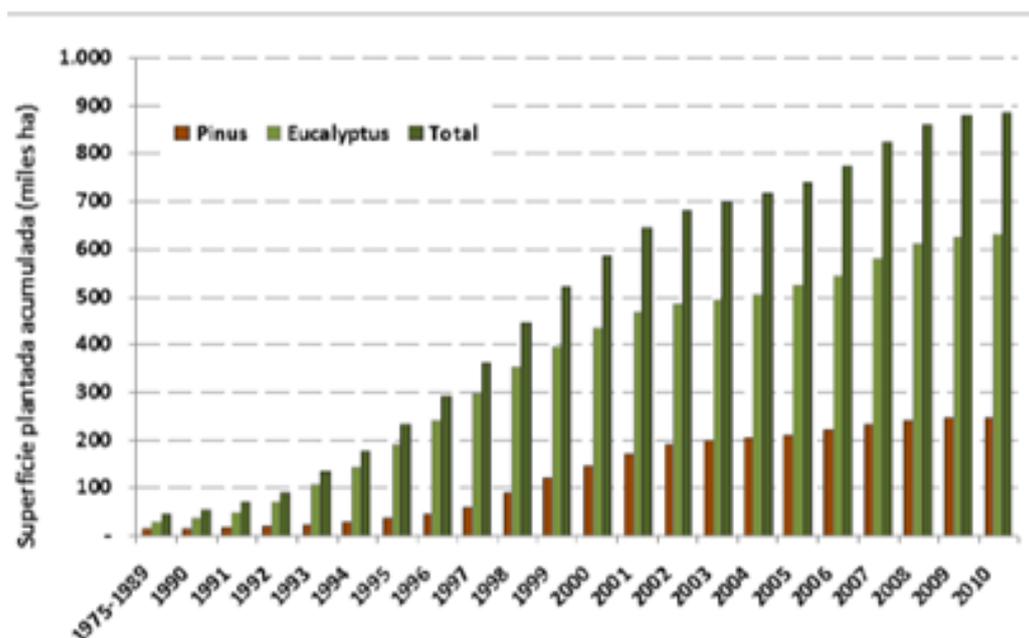


Figura 3. Evolución de la superficie forestada en el Uruguay (1975-2010). Tomado de Informe del proyecto ALI_1_2011_1_2349 “Red de microcuencas experimentales para la obtención de indicadores hidrológicos y edáficos en plantaciones forestales” Silveira *et al.*, 2016.

La promulgación de la Ley Forestal en Uruguay, Nº 15.939 en 1987, dio lugar a un incremento sustancial de la superficie territorial del Uruguay destinada a la actividad forestal: se pasó de 45.000 hectáreas forestadas en 1990 a aproximadamente 1.000.000 de hectáreas en la actualidad. En consecuencia, se produjo una sustitución de campo natural, primordialmente destinado a la ganadería extensiva, por plantaciones forestales de grandes extensiones, en general de *Eucalyptus spp* y *Pinus spp* (Silveira *et al.*, 2006) (Fig.3). Dado que las plantaciones continúan expandiéndose debido a las ganancias económicas actuales, es esperable que los efectos de la forestación en los suelos y en los caudales de agua se extiendan en el territorio. Los estudios realizados en otros países podrían no ser aplicables a Uruguay, debido a diferencias en las condiciones climáticas, geológicas, así como el tipo de suelos y la geomorfología de las cuencas. Se han hecho pocos estudios locales sobre estas temáticas, los que han estado centrados en los efectos a nivel hidrológico (e.g. Silveira & Alonso, 2009). En particular, en Uruguay son prácticamente inexistentes los estudios que utilizan la comunidad de macroinvertebrados para analizar los posibles efectos de la forestación sobre la calidad del agua y el funcionamiento ecosistémico de cursos de agua (Suárez, 2011).

Estrategia general de la tesis

Para alcanzar los objetivos de esta tesis se utilizaron y modificaron dos metodologías diferentes, a partir de cuatro microcuencas experimentales. Primero, se presenta un experimento de evaluación de la descomposición de material vegetal como respuesta funcional, pero también incluyendo el análisis de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados asociada a este proceso. Para este experimento se eligió poner a descomponer dos especies vegetales, una nativa y presente con frecuencia en arroyos uruguayos (*Schoenoplectus californicus*) y una exótica de plantaciones forestales (*Eucaliptus globulus*). Luego, se analiza los posibles efectos de la forestación sobre la comunidad potencial de macroinvertebrados asociada a los suelos de la zonas de inundación de los arroyos estudiados. Se implementaron ambas metodologías debido a la falta de flujo de agua permanente observada en las salidas piloto en estas cuencas de muy pequeño tamaño. Los experimentos de descomposición se realizaron en pozones donde se mantenía el agua a lo largo del año. El desarrollo y validación de dichas metodologías tiene el potencial de poder monitorear pequeños arroyos independientemente de los períodos de sequía.

Objetivo general

Analizar los efectos de la forestación sobre el funcionamiento ecosistémico de arroyos de planicie de bajo orden, a través de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados potencial y activa que coloniza sustratos vegetales.

Objetivos específicos

- (I) Evaluar el efecto de la forestación sobre la tasa de descomposición y la comunidad de macroinvertebrados asociada al proceso de descomposición de hojas de *E. globulus* y fragmentos de *Schoenoplectus californicus* mediante experimentos *in situ* en microcuencas forestadas y con campo natural.
- (II) Relacionar las tasas de descomposición y la comunidad activa que colonizó sustratos vegetales asociada con las características físico-químicas de los arroyos a lo largo del experimento (por ejemplo, caudal, temperatura, nutrientes).
- (III) Caracterizar la comunidad de macroinvertebrados con capacidad de activación (i.e. eclosión o dormancia) presente en arroyos con cuencas forestadas y cuencas con campo natural, a través de experimento en el laboratorio.
- (IV) Relacionar la comunidad potencial con las características de los sedimentos de las zonas inundables y características hidrológicas de los sistemas.

Hipótesis

(I) Debido a que la diversidad de organismos en los sistemas forestados es menor que en sistemas con campo natural en la cuenca, la tasa de descomposición de ambos sustratos vegetales será menor en los primeros. A su vez, se espera que a menores caudales (potencialmente en arroyos forestados) las tasas de descomposición sean menores.

(II) Debido a las sustancias tóxicas presentes en las hojas de eucaliptos, las comunidades de macroinvertebrados activas serán menos abundantes y diversas sobre este sustrato que sobre *S. californicus*. Asimismo, dado el menor caudal y mayor cantidad de nutrientes aportados por la forestación, la comunidad en general será menos abundante y diversa en los arroyos de pastura.

(III) Debido a la mayor ocurrencia de flujos menores que harían que la zona inundable estuviera cubierta de agua menos frecuentemente, la abundancia y riqueza de la comunidad potencial será menor en los arroyos forestados.

(IV) Debido al usual proceso de acidificación de los suelos en cuencas forestadas, los sedimentos de las zonas inundables serán más ácidos, generando una comunidad potencial menos diversa y abundante.

Preguntas a responder

- (I) ¿Cuál es la tasa de descomposición de dos sustratos vegetales (*E. globulus*, exótica y *Schoenoplectus californicus*, nativa) en arroyos subtropicales de bajo orden? ¿Son diferentes las tasas en sistemas forestados y de pastura?
- (II) ¿Cómo es la estructura y sucesión de la comunidad de macroinvertebrados asociada a cada sustrato a descomponer?
- (III) ¿Cómo es la estructura de la comunidad potencial de macroinvertebrados en las zonas inundables de arroyos de bajo orden de Uruguay? ¿Qué tiempo de eclosión tiene cada taxa? ¿Cómo afecta la forestación a la comunidad potencial?
- (IV) ¿Son las metodologías planteadas apropiadas para ser incluidas en protocolos de biomonitorio de efectos de la forestación sobre los cuerpos de agua continentales?

Área de estudio

Este estudio se realizó en 2013 – 2014 en cuatro arroyos de las microcuencas de las zonas de Piedras Coloradas (32.246121 Sur, 57.152492 Oeste, a la que se hará referencia como cuenca Forestada Grande) y de Algorta (32.277079 Sur, -57.603945 Oeste; departamento de Paysandú, nombrada en este trabajo cuenca Pastura Grande), y de Mellizos – en dos microcuencas muy próximas (32.505760 Sur, 57.153850 Oeste y 32.505776 Sur, 57.152492 Oeste; departamento de Río Negro, en el mismo predio las cuencas referidas como Forestada Chica y Pastura Chica) (Fig. 4, 5 y 6).

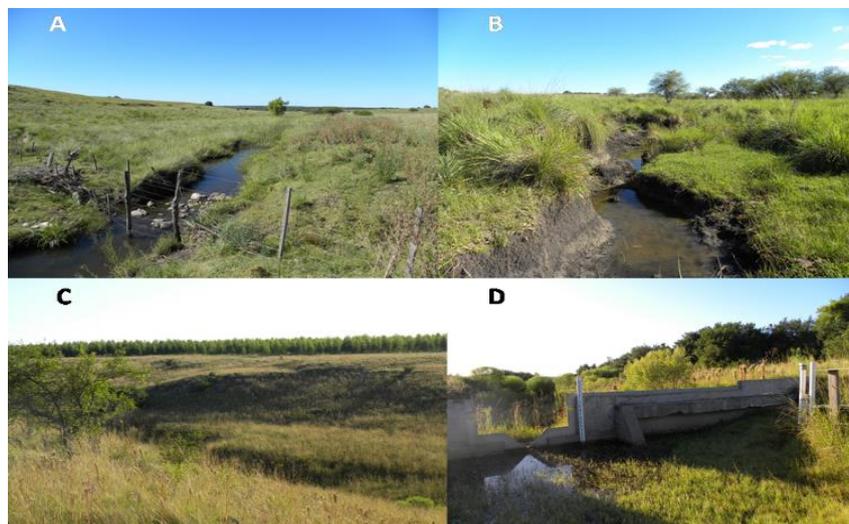


Figura 4. Los cuatro arroyos utilizados en este estudio. A. Microcuenca de la zona de Piedras Coloradas, con forestación, arroyo “Forestado Grande”, llamado Don Tomás B. Microcuenca de la zona de Algorta, de pastura, arroyo “Pastura Grande”, llamado La Cantero. Estas dos microcuencas componen al primer par que se compara. C. Microcuenca de la zona de Mellizos con forestación, arroyo “Forestado Chico”. D. Microcuenca de la zona de Mellizos de pastura, arroyo “Pastura Chico”. Llamadas en su conjunto Nueva Esperanza. Estas últimas conforman al otro par de cuencas que se compara.

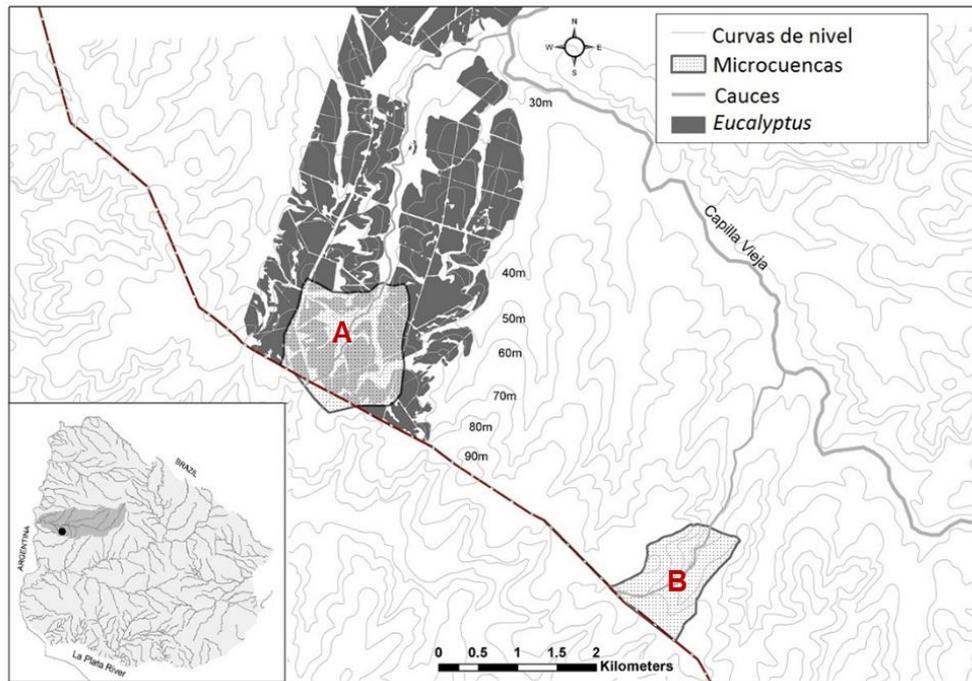


Figura 5. Contorno e hidrografía del par de cuencas de mayor tamaño. A. Microcuenca de la zona de Piedras Coloradas, con forestación, arroyo “Forestado Grande” B. Microcuenca de la zona de Algorta, de pastura, arroyo “Pastura Grande”. Mapa elaborado por el IMFIA, Facultad de Ingeniería, UdelaR.

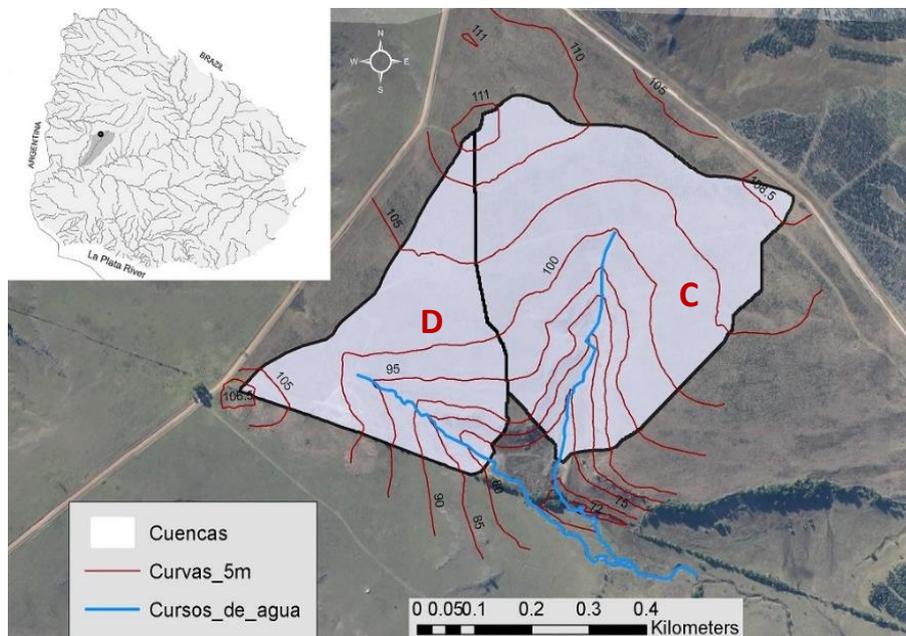


Figura 6. Contorno e hidrografía del par de cuencas de menor tamaño. C. Microcuenca de la zona de Mellizos con forestación, arroyo “Forestado Chico”. D. Microcuenca de la zona de Mellizos de pastura, arroyo “Pastura Chico”. Mapa elaborado por el IMFIA, Facultad de Ingeniería, UdelaR.

En la tabla 1 se pueden observar las características físicas, hidrológicas y geológicas de las microcuencas, donde se puede apreciar la similaridad de tamaños entre pares de cuencas y que todas tienen las mismas características geológicas.

Tabla 1. Características de los cuatro arroyos estudiados y sus cuencas. Información del IMFIA, Facultad de Ingeniería, UdelaR, Silveira *et al.*, 2016.

	Forestado Grande	Pastura Grande	Forestado Chico	Pastura Chico
Longitud del cauce (m)	1783	2168	407	425
Área drenada (km ²)	2,12	1,20	0,24	0,23
Pend. Cauce principal %	5,92	4,68	4,3	5,2
Precipitación media anual (mm)	1462 (± 544)	1422 (±502)	1206 (± 282)	1206 (± 282)

Geología

Basaltos mesozoicos indiferenciados. Unidad Bacacúa

Cada una de las cuatro microcuencas contó con vertederos instalados para la medición de caudales superficiales, pluviómetros, estaciones meteorológicas y piezómetros para medida de la humedad de suelo. Estas microcuencas son monitoreadas hidrológicamente por el IMFIA, Facultad de Ingeniería, desde el año 2005 (PDT 3203, INIA FPTA 210, Convenio MdP-FJR).

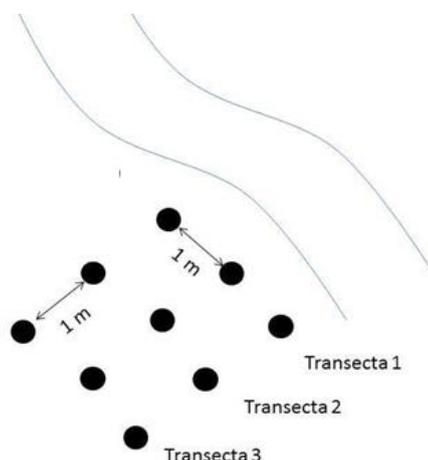
Materiales y métodos

Fisicoquímica del agua y características del sedimento

Se realizaron análisis físico-químicos del agua y de los sedimentos de los arroyos de manera de tener una caracterización completa del ecosistema. Las muestras de agua de cada arroyo se tomaron en tres puntos equidistantes sobre un tramo de 100 metros de longitud y con una frecuencia casi mensual (11 muestreos), según condiciones climáticas y logísticas. Inmediatamente a su toma, las muestras se filtraron mediante filtros GF/C para separar las fracciones totales de las disueltas de los nutrientes. Las muestras se mantuvieron refrigeradas hasta su análisis en laboratorio. También hubo muestras tomadas por el muestreador automático ISCO teledyn 6712. En laboratorio (CURE, sede Maldonado), se analizaron parámetros físico-químicos (pH, alcalinidad, conductividad, concentración de sólidos totales y de materia orgánica, según APHA, 1985). Se analizaron nitrógeno y fósforo totales (Valderrama, 1980) y nutrientes en forma disuelta: PO₄ (Murphy y Rilley, 1962); NO₂ (Muller & Weidemann, 1955); NO₃ (Strickland & Parsons, 1972); y NH₄ (Koroleff, 1979). Las muestras de agua fueron tomadas en algunos casos por el equipo de ingeniería en muestreos que no se correspondían con los biológicos por lo cual en algunos casos las fechas no coinciden. En invierno 2013 se tomaron muestras de sedimento de la zona inundable de los arroyos de las cuatro microcuencas estudiadas. En el campo se tomaron muestras de suelo con gramíneas de 10 cm de diámetro y 7 cm de profundidad (n= nueve por arroyo; n total= 36), sobre tres transectas paralelas a la zona inundable y a su vez alejándose en forma perpendicular al borde del arroyo con 1 m de distancia entre sí (Boulton & Lloyd, 1992) (Fig. 7). Se tomaron medidas de pH y humedad del suelo de la zona inundable de cada arroyo con sensores de campo *in situ*, y en el laboratorio se tomaron submuestras de 1.0 g para determinar el contenido de materia orgánica (APHA, 1985). Cada submuestra de sedimento fue colocada en recipientes de aluminio identificados y puestos en la mufla a 500°C. Luego se midió la pérdida de peso por ignición (Hakanson & Jansson, 1983). Cada una de las muestras se transportó y se mantuvo fresca en el laboratorio hasta comenzar el experimento.

Los sedimentos fueron inundados con agua destilada y esta agua filtrada fue conservada y congelada para determinar la concentración de fósforo y nitrógeno liberado por los sedimentos (metodología de determinación de fósforo y nitrógeno total en agua, Valderrama, 1981).

Figura 7. Diseño de muestreo. Se tomaron 9 muestras, a una distancia de 1 m entre ellas, en tres transectas paralelas al cauce, en cada una de las cuatro microcuencas experimentales



Experimento de descomposición de materia orgánica

Para llevarlo a cabo se utilizaron hojas de eucalipto de *E. globulus* (que es la especie presente en una de las cuencas forestadas, mientras en su par correspondiente hay pastura) y trozos de 10 cm del junco nativo *Schoenoplectus californicus*. Esta última es una macrófita emergente acuática autóctona de América del Sur y perteneciente a la familia de las ciperáceas. Mientras que *E. globulus* es un árbol de la familia de las mirtáceas y es una de las especies de eucalipto más plantada, originaria de Australia.

Las hojas de eucalipto fueron tomadas de una zona alejada de los caminos principales del Parque Rivera (Montevideo) y los juncos fueron colectados de la Laguna Blanca (Maldonado). Los juncos se cortaron en trozos de 10 cm. Las hojas y trozos de junco fueron secados a 40° en estufa durante 2 días. A continuación, se colocaron aproximadamente 2 g de hojas o de juncos (un solo tipo de sustrato vegetal por bolsa, pesados en una balanza de precisión (0.00001g) dentro de bolsas plásticas de malla fina (3 mm) que fueron identificadas individualmente con su peso correspondiente. En cada uno de los cuatro arroyos se introdujeron 30 bolsas plásticas con trozos del junco nativo

exclusivamente, y 30 bolsas con hojas de eucalipto exclusivamente, y quedaron así un total de 60 bolsas por arroyo. Estas unidades se suspendieron de cuerdas fijadas al lecho del arroyo con estacas, siempre bajo del agua (Fig. 8 y 9). Durante 13 meses se realizaron un total de 10 muestreos, y en cada muestreo se tomaron 24 muestras (3 con trozos de junco y 3 con hojas de eucalipto en cada uno de los 4 arroyos). Las muestras se tomaron a los 31, 48, 102, 139, 156, 183, 233, 281, 344, y 446 días del comienzo del experimento. Se limpiaron los sustratos vegetales sobre un tamiz de 250 μm de malla y se separaron los macroinvertebrados presentes.

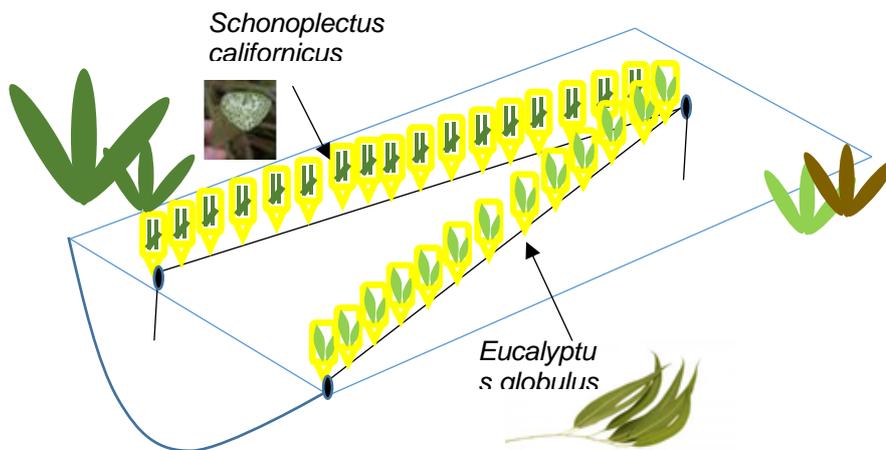


Figura 8. Esquema del experimento de descomposición de sustratos vegetales. Se pueden observar las dos cuerdas sumergidas con las bolsas sujetas flotando, una de las cuerdas con hojas de eucaliptos y la otra con trozos de junco, con 30 bolsas por cuerda



Figura 9. Fotografía del experimento en el campo. Se pueden visualizar las dos cuerdas con bolsas flotando, una con fragmentos de junco y la otra con hojas de eucalipto. Foto de Teixeira de Mello.

Luego las hojas y los fragmentos de junco fueron secados nuevamente a 40° durante dos días y pesados en una balanza de precisión (metodología adaptada de Graça *et al.*, 2002). Los macroinvertebrados fueron clasificados y contados bajo una lupa binocular, utilizando las claves de identificación taxonómica (Lopretto & Tell, 1995; Brinkhurst & Marchese, 1989). No fue posible en todos los casos clasificar a los invertebrados hasta nivel de familia, sobre todo por una restricción de tiempo, por lo que la clasificación quedó hecha en grandes grupos (en general órdenes, quironómidos y ceratopogónidos hasta familia Anisogammarus y Eubranchipus hasta género). Con el fin de realizar una evaluación rápida de la biodiversidad, estos grandes grupos pueden ser tomados como morfoespecies, concepto desarrollado por Oliver & Beattie (1996) que hace referencia a la clasificación de taxa de acuerdo a características fácilmente observables (Oliver & Beattie, 1996, Suárez, 2011). Los datos de abundancia de macroinvertebrados fueron relativizados al peso seco de los sustratos vegetales (de cada muestra respectiva) para obtener información de densidad (n° ind. g⁻¹ de *S. californicus* o de *E. globulus*). Asimismo, se analizó la abundancia relativa y la riqueza de taxa.

Para estimar la diversidad se utilizó el índice de Shannon y Wiener (1949):

$$H' = -\sum(p_i) \times \ln(p_i)$$

Donde p_i es la abundancia relativa de cada taxa encontrada (número de individuos de la especie i sobre el total de individuos encontrados).

La equitatividad de cada sistema abordado se determinó en base al índice de Pielou (1979):

$$J' = H'/H'_{\max}$$

Las tasas de descomposición de trozos de juncos y hojas de eucaliptos obtenidas refieren a la pérdida de masa en función del tiempo. Se calculó el porcentaje de descomposición según Petersen & Cummins (1974), a partir de la ecuación:

$$\text{Porcentaje de descomposición} = (M_t/M_0) \times 100$$

Las tasas de descomposición son generalmente aproximadas por un modelo exponencial de decaimiento:

$$M_t = M_0 \cdot e^{-kt}$$

Donde M_t es la masa en determinado tiempo, M_0 es la masa en tiempo cero, k es el coeficiente de decaimiento y t corresponde al tiempo en días. Por lo que k queda:

$$k = -(1/t) \times \ln (M_t/M_0)$$

Según su coeficiente de decaimiento diario, la hojarasca se clasifica como de descomposición “rápida” ($k > 0,01 \text{ días}^{-1}$), “media” ($k = 0,005 - 0,001 \text{ días}^{-1}$) o “lenta” ($k < 0,005 \text{ días}^{-1}$) (Petersen & Cummins 1974)

Experimento de eclosión de la comunidad potencial de macroinvertebrados

Las 36 muestras de sedimentos tomadas de la zona inundable de los arroyos, descritas en la sección “físicoquímica del agua y características de los sedimentos” fueron las que se utilizaron para el experimento de eclosión. En el laboratorio estas muestras se colocaron en recipientes identificados que fueron inundados con aproximadamente 1.0 litro de agua destilada (Fig. 10).

Los recipientes fueron expuestos a 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad, y cada uno fue oxigenado mediante oxigenador eléctrico. Se tomó la temperatura del agua periódicamente. A los 4, 7, 12, 18 y 24 días se filtró el agua por una malla de 50 μm de poro y se reposó con agua destilada (hubo 36 muestras por 5 días, $n_{\text{total}} = 180$ muestras). Se analizó la comunidad en los muestreos de los días 4, 12 y 18 ($n = 108$ muestras). Esta metodología fue tomada de Stubbington & Datry (2013).

En cada instancia el líquido sobrenadante fue filtrado por copos de 50 μm de poro y luego los individuos fueron identificados bajo microscopio óptico, utilizando las claves taxonómicas para invertebrados (Lopretto & Tell, 1995; Brinkhurst & Marchese, 1989). Luego del muestreo los recipientes fueron nuevamente inundados con agua destilada.



Figura 10. Fotos del experimento de eclosión de la comunidad potencial en el laboratorio. A la derecha se pueden ver los 36 recipientes que tienen las muestras de sedimento dentro, sometidas a 12 horas de luz y de oscuridad, oxigenadas mediante oxigenadores eléctricos. A la izquierda se muestran los recipientes, pudiéndose observar el agua con que fueron inundados

Análisis de datos

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el entorno y lenguaje de programación "R". Se realizaron análisis de regresiones, ajustando un modelo a los datos para identificar a las variables predictivas relacionadas con la variable de respuesta y para derivar una función matemática óptima que modele esta relación; y eventualmente predecir la variable de respuesta a partir de la(s) explicativas (Vinuesa, 2016).

En particular, el modelo de polinomio se utiliza para realizar una regresión múltiple o polinomial, en el que la función toma la forma $f(x)=ax^2+bx+c$. El ajuste

de los modelos lineal versus cuadrático se comparó mediante el criterio de información de Akaike (Zar, 1999).

Cada modelo tiene una serie de supuestos (Madera, 2013) relacionados más que nada a los errores (ϵ) Para verificar que se cumplieran los supuestos se corrieron test de normalidad Shapiro-Wilks. Este es un test que propone un juego de hipótesis, en donde H_0 : la distribución de la variable es normal. Hubo algunas situaciones en que se rechazó esta H_0 (es decir que los errores no serían normales según el test), en estos casos las inferencias realizadas se llevaron a cabo a través de aproximaciones asintóticas. La homogeneidad de varianzas fue analizada a través del test Breusch-Pagan. Se trabajó bajo asumiendo distribución gaussiana

En los casos en los que se utilizaron modelos mixtos, se ajustó primero un modelo lineal simple (el más simple, menos parametrizado) como modelo nulo. El procedimiento de modelos mixtos amplía el modelo general, y permite modelar no solo las medias sino también las varianzas y covarianzas de los datos (Seoane, 2014). La ventaja de aplicar este tipo de modelos en casos como el de este en el que se trata de un diseño longitudinal de experimento, implica que cada muestra no es independiente temporalmente. Si tomamos estas medidas en el tiempo como réplicas, cuando en realidad no lo son cometemos un error de pseudoreplicación, lo que aumentaría la probabilidad de detectar efectos significativos de las variables explicativas (i.e. rechazar H_0 incorrectamente). Se utilizaron los paquetes “nlme” y “splines” de R para analizar los modelos mixtos (R Core Team, 2012).

En algunos casos, como en la medición de nutrientes o de tasas de descomposición, las medidas se tomaron en un largo período de tiempo. En modelos de series de tiempo el valor actual es una función del valor anterior más una parte aleatoria que sigue un cierto modelo. Se analizó la similitud en la evolución de las variables entre cuencas, es decir, la similitud en las tendencias temporales de las variables. Los efectos fijos para estos modelos fueron el

tamaño de cuenca, y el uso del suelo, y el aleatorio fue el tiempo. En estos modelos se postularon hipótesis estadísticas específicas y se probó su relación con respecto a las hipótesis ecológicas planteadas en la sección previa de la tesis.

Físico-química del agua

Para cada una de las variables (pH, alcalinidad, conductividad, nitrógeno y fósforo totales) consideradas se estimó un modelo con un polinomio perteneciente a cada par de cuencas (modelo 1) y otro con un polinomio para cada cuenca por separado (modelo 2) y se compararon las verosimilitudes de ambos modelos.

Modelo 1: $Y = \alpha + f(\text{tiempo}) + \beta_1 + \varepsilon$

Modelo 2: $Y = \alpha + f(\text{tiempo})_{\text{Forestado}} + f(\text{tiempo})_{\text{Pastura}} + \beta_1 \times \text{Tamaño} + \beta_2 \times \text{Tipo} + \varepsilon$

Siendo α en este modelo el efecto aleatorio correspondiente a las réplicas y ε el término de error de la i -ésima réplica en el tiempo. El coeficiente β_1 es significativo si difieren los valores de las variables según el tamaño de la cuenca, lo mismo sucede para β_2 pero según el tipo de cuenca (forestada vs. no forestada).

En los casos en los que se rechazó la hipótesis de igualdad de evoluciones temporales de las variables (usando el estadístico de cociente de verosimilitudes), se concluye que la evolución de la variable estudiada fue diferente entre los pares de cuencas (Zar, 1999).

Características del sedimento de los experimentos de eclosión

Las características de los sedimentos se compararon entre pares de cuencas con el estadístico de Wilcoxon (1945), para las variables pH, materia orgánica, humedad y concentración de fósforo y nitrógeno liberado por los sedimentos. Se realizó una regresión lineal entre las concentraciones de fósforo y nitrógeno liberado, buscando verificar si se presentaba una correlación entre ellos.

Experimento de descomposición

Tasa de descomposición

Dada la complejidad de los factores potencialmente interactuantes en las tasas de descomposición y de manera de poder compararlas, se construyó un modelo mixto en cada caso que tuvo la siguiente estructura:

$$Y_i(t) = \beta_0 + \alpha_t + f(t) + \beta_1 \times \text{Cuenca} + \beta_2 \times \text{Tamaño} + \beta_3 \times \text{Sustrato} + f(t) \times \text{Cuenca} + f(t) \times \text{Tamaño} + f(t) \times \text{Sustrato} + \beta_4 \times \text{Cuenca} \times \text{Tamaño} + \beta_5 \times \text{Cuenca} \times \text{Sustrato} + \beta_6 \times \text{Tamaño} \times \text{Sustrato} + \beta_7 \times \text{Cuenca} \times \text{Sustrato} \times \text{Tamaño} + f(t) \times \text{Cuenca} \times \text{Tamaño} + f(t) \times \text{Cuenca} \times \text{Sustrato} + f(t) \times \text{Sustrato} \times \text{Tamaño} + f(t) \times \text{Sustrato} \times \text{Tamaño} \times \text{Cuenca} + \varepsilon_i(t)$$

Donde $Y_i(t)$ representa cada una de las tres réplicas de la proporción o tasa considerada en el momento t , *Cuenca* indica el tipo de cuenca, *Tamaño* indica si es grande o chica, *Sustrato* indica si se trata de la variación temporal de las muestras de *E. globulus* o *S. californicus*, $f(t)$ es un polinomio que describe la evolución como función del tiempo, α_t es un efecto aleatorio que recoge la variabilidad correspondiente a las réplicas y $\varepsilon_i(t)$ es el término de error de la i -ésima réplica en el momento t .

A modo de ejemplo, de ser significativo el coeficiente β_1 , se estaría indicando que las cuencas difirieron entre sí. De ser significativo el coeficiente $f(t) \times \text{Tamaño}$, esto indicaría que la variación temporal fue diferente entre tamaños de cuencas. Si fuera significativo el coeficiente β_4 , se estaría indicando que las cuencas difirieron entre sí, pero que la magnitud de esa diferencia varió en los distintos tamaños. De ser significativo el término $f(t) \times \text{Cuenca} \times \text{Tamaño}$ se estaría indicando que la variación temporal varió en al menos uno de las cuatro combinaciones de cuenca y tamaño. Finalmente, la hipótesis más específica al final del modelo plantea que la evolución temporal depende simultáneamente del tipo y tamaño de la cuenca, así como del sustrato considerado.

Las posibles diferencias entre los modelos aplicados a hojas de eucaliptos y juncos se analizaron a través de pruebas F o de cociente de verosimilitud.

Posteriormente, se puso a prueba la hipótesis de que el caudal de los arroyos o las temperaturas observadas, potencialmente afectadas por el uso del suelo en la cuenca, pudieron afectar las variables medidas. Para esto se consideró una "ampliación" del modelo anterior, incorporando tanto caudal como temperatura. Lo mismo se hizo para considerar el posible efecto del nitrógeno, fósforo y alcalinidad sobre la tasa de descomposición a lo largo del tiempo.

Para analizar la comunidad activa de macroinvertebrados asociados a estos sustratos vegetales, se utilizó el mismo modelo que el aplicado para la descomposición, aplicado a las variables comunitarias y ambientales ya descritas.

Experimento de eclosión de la comunidad potencial

La diversidad de Shannon, la equitatividad, y número total de taxa y de individuos, se compararon mediante pruebas estadísticas ANOVA de una vía. Esta prueba estadística presupone que existe homogeneidad de varianza, es decir, que la varianza dentro de cada uno de los grupos es equivalente y una distribución normal de los datos. Para comprobar la homogeneidad de la varianza mediante la prueba de Fisher o estadístico F (1940) y para probar la normalidad se realizó el test de Shapiro-Wilks.

Se realizaron regresiones lineales entre las variables de la comunidad de macroinvertebrados (riqueza, diversidad de Shannon, equitatividad y abundancia total y relativa de cada taxón) y las variables ambientales (pH del sedimento, humedad, materia orgánica, temperatura, oxígeno, nitrógeno disuelto y fósforo disuelto). Se contó con información obtenida por el equipo del IMFIA sobre precipitación y caudal de las cuatro cuencas con frecuencia diaria. En todos los análisis se trabajó con un nivel de confianza del 95%.

Resultados

Caracterización físico-química de los sistemas

Se encontró que los valores de pH se mantuvieron alrededor de valores neutros, la conductividad encontrada fue baja ($150 \mu\text{S cm}^{-1}$), y la alcalinidad fue media ($115 \text{ mg CaCO}_3 \text{ L}^{-1}$) en comparación a valores de referencia (Bain & Stevenson, 1999). A lo largo del período analizado no hubo grandes variaciones en estos valores.

El pH tuvo un comportamiento a lo largo del tiempo significativamente distinto según el tipo de cuenca ($p = 0,041$, de la diferencia entre los modelos 1 y 2) (Fig.11, tabla 6), a pesar de que en la figura la diferencia no es tan clara, con lo que se rechaza la hipótesis de igualdad de comportamiento dentro de cada par de cuencas (Forestada Grande y Pastura Grande no se comportan de igual manera).

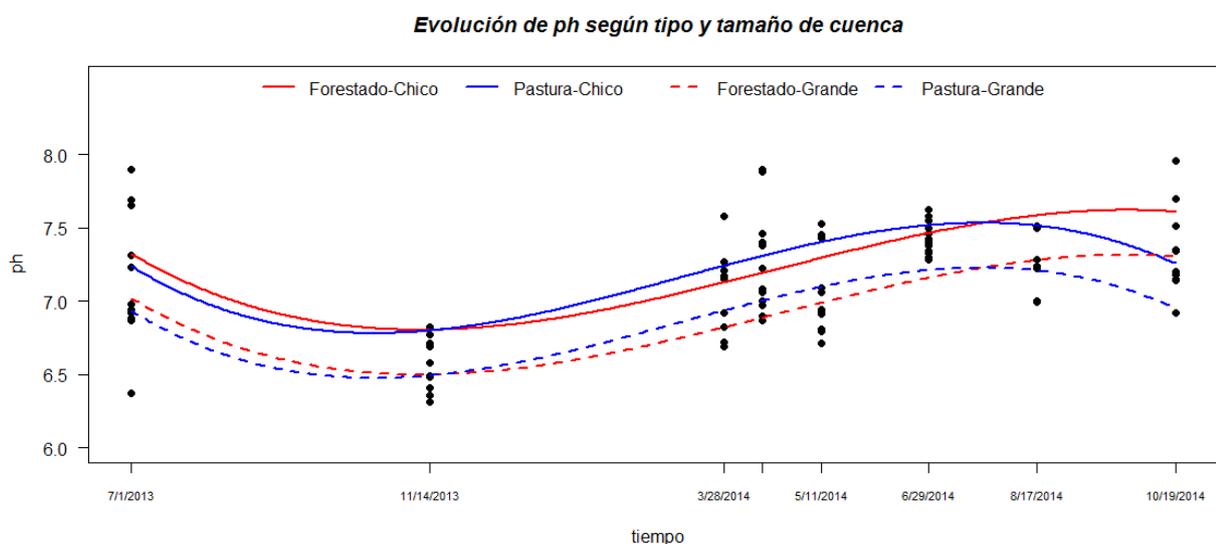


Figura 11. Variación temporal del pH en el agua en cada cuenca de acuerdo al modelo mixto 2 en el período estudiado, julio de 2013 y febrero de 2015.

El comportamiento de la variación de la conductividad fue diferente entre cuencas forestadas y de pastura ($p < 0,001$) (Fig. 12, tabla 7), siendo mayor en las cuencas forestadas respecto de su par de pastura. La alcalinidad tuvo exactamente el mismo comportamiento ($p < 0,001$, Tabla 8).

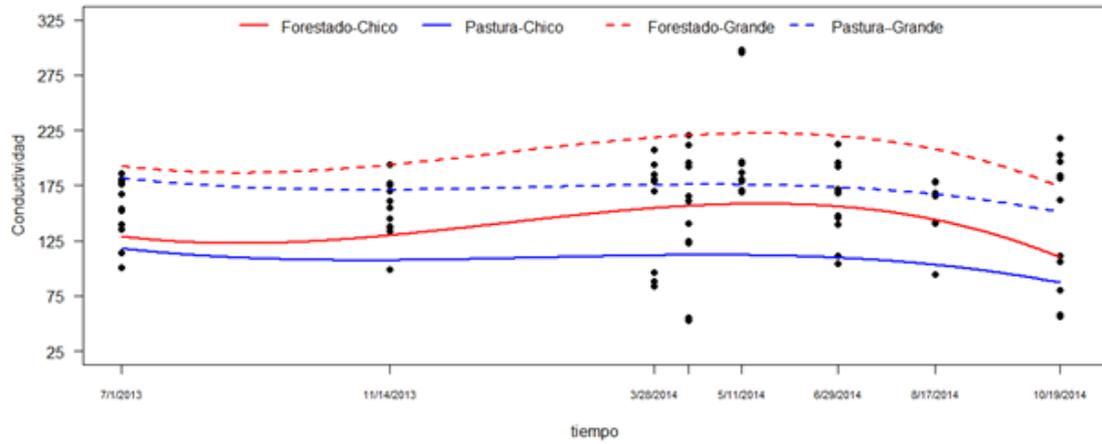


Figura 12. Variación temporal de la conductividad en el agua en cada cuenca de acuerdo con el modelo 2 en el período estudiado, enero de 2013 y febrero de 2014

Las concentraciones de nitrógeno total encontradas fueron de $522 \mu\text{g L}^{-1}$ en promedio ($\pm 300 \mu\text{g L}^{-1}$), correspondiendo a estados oligotróficos con relación al nitrógeno (según Dodds *et al.*, 1998), salvo para el arroyo de Pastura Chico, donde la concentración de nitrógeno fue excepcionalmente alta en el primer muestreo (un promedio entre las tres muestras de $1537 \mu\text{g L}^{-1}$) (Fig. 13).

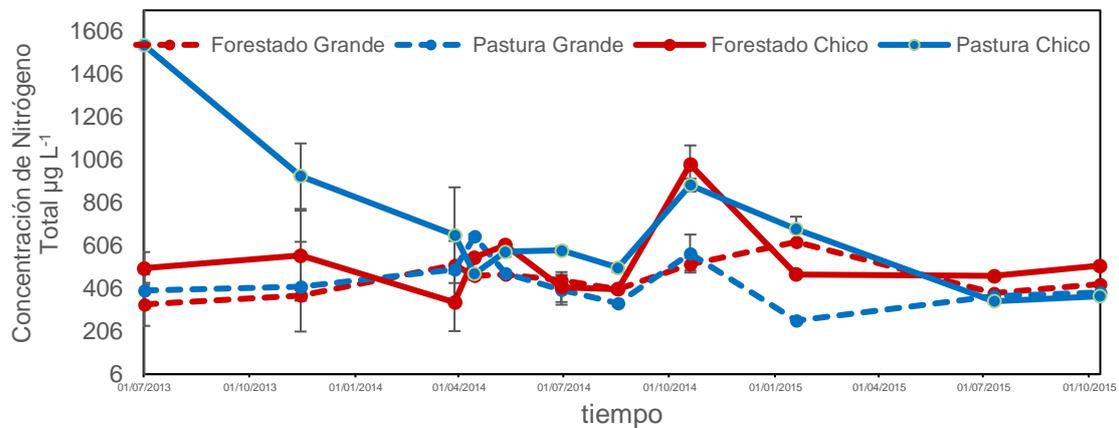


Figura 13. Concentración de nitrógeno total en agua en ambos pares de cuencas, a lo largo del período de estudio (julio 2013-octubre 2015). Se muestran los promedios de las tres muestras tomadas por fecha y su correspondiente desvío estándar.

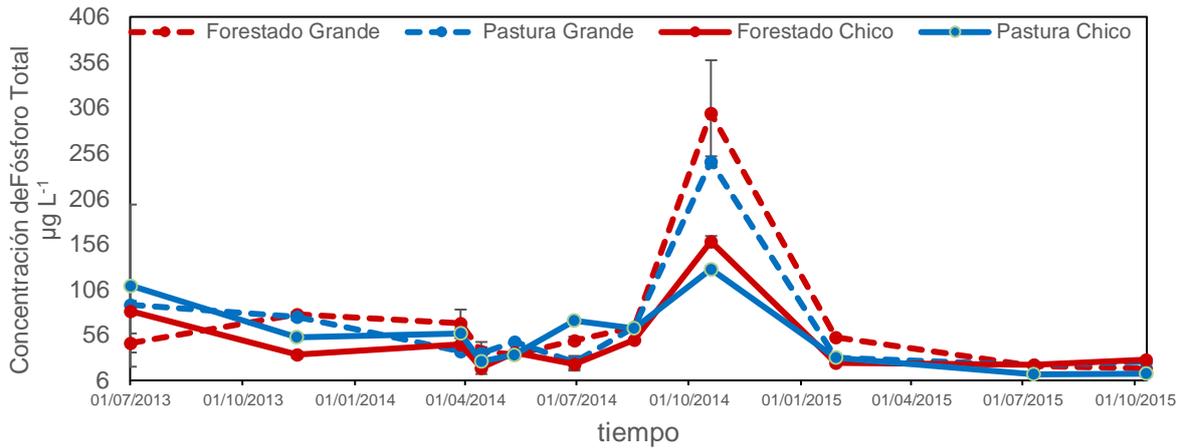


Figura 14. Concentración de fósforo total en agua en ambos pares de cuencas, a lo largo del período de estudio (julio 2013-octubre 2015). Pueden verse los promedios de las tres muestras tomadas por fecha y su correspondiente desvío estándar.

Por su parte, la concentración del fósforo total promedio fue de $59 \mu\text{g L}^{-1}$ ($\pm 50 \mu\text{g L}^{-1}$), según la clasificación de Dodds *et al.*, (1998) correspondería a un estado mesotrófico, lo que es una concentración media a alta para un arroyo de bajo orden (Fig. 14). Puntualmente se detectó un pico de concentración en octubre de 2014 en todas las microcuencas, siendo mayor en las forestadas respecto de su par con pasturas. Esto ocurrió sin cambios notorios en el caudal de los arroyos.

No hubo diferencias estadísticamente significativas en las concentraciones de fósforo y nitrógeno (Figs. 15 y 16, nitrógeno $p=0,26$, fósforo $p 0,349$) entre cuencas forestadas y no forestadas, aunque se observaron patrones muy similares según el uso del suelo (Fig. 15, tabla 9 y 10).

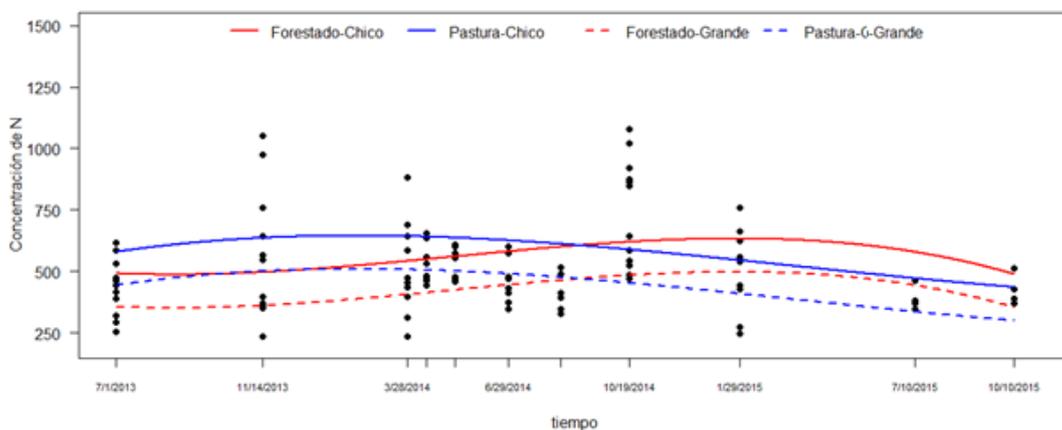


Figura 15. Variación temporal de la concentración de nitrógeno en el agua en cada cuenca de acuerdo con el modelo 2 en el período estudiado, enero de 2013 y febrero de 2015.

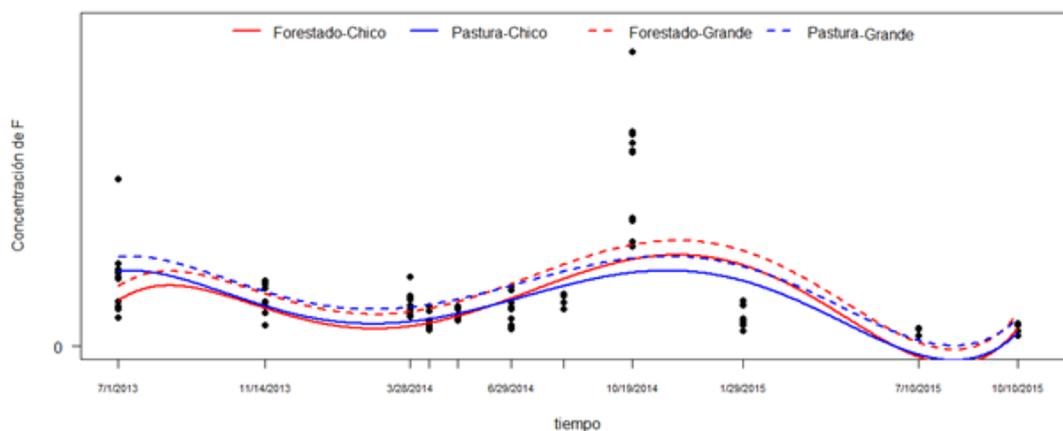


Figura 16. Variación temporal de la concentración de fósforo en el agua en cada cuenca de acuerdo al modelo 2 en el período estudiado, enero de 2013 y febrero de 2015

Caracterización de sedimentos de la zona inundable

Hubo diferencias estadísticamente significativas en humedad y materia orgánica de los sedimentos de las cuencas grandes, siendo mayores la humedad y la materia orgánica de la cuenca de pastura. Por su parte, las cuencas chicas mostraron diferencias significativas entre sí en pH del sedimento y en la concentración de nitrógeno liberado. El nitrógeno liberado fue mayor en la cuenca de pastura y el pH fue mayor en la cuenca forestada (tabla 2).

Tabla 2. Resumen de comparaciones entre pares de cuencas, forestados vs pasturas para pH, materia orgánica, humedad, fósforo y nitrógeno liberado del sedimento de la zona inundable de los arroyos. Se muestra el valor promedio de cada una de las variables para cada arroyo y el p valor resultante del análisis comparado dentro de cada par de cuencas entre usos del suelo. En negrita y azul se destacan los $p < 0,05$ (test de Wilcoxon).

	Chico			Grande		
	Forestado	Pastura	p-valor	Forestado	Pastura	p-valor
pH	7,65	7,1	0,047	6,79	6,85	0,635
% Materia orgánica	14,7	15,7	0,905	6,0	10,7	0,023
% Humedad	8,4	8,55	0,446	8,25	9,12	0,034
Fósforo ($\mu\text{g L}^{-1}$)	46,5	53,3	0,753	54,2	61	0,106
Nitrógeno ($\mu\text{g L}^{-1}$)	435,4	593,6	0,019	476,4	427,8	0,233

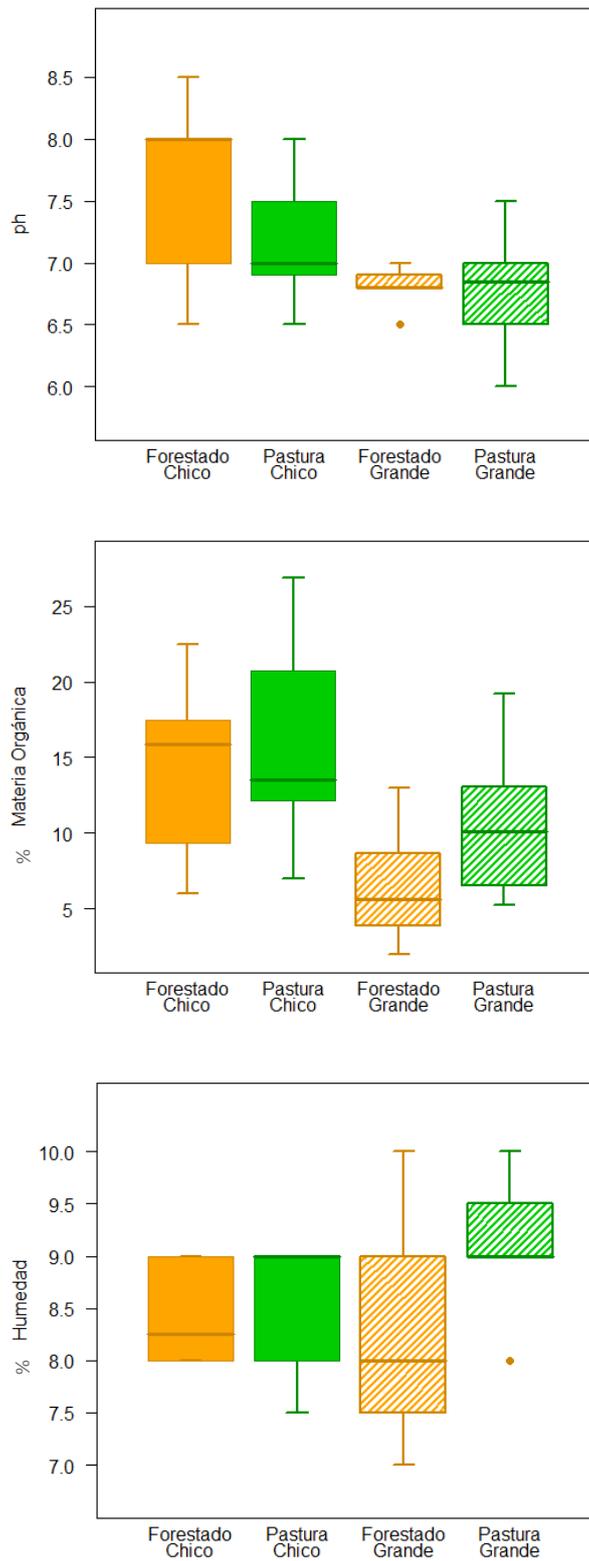


Figura 17. Caracterización de los sedimentos de la zona inundable. Valores máximos, mínimos y medias del pH, materia orgánica y humedad para cada arroyo estudiado (n=36).

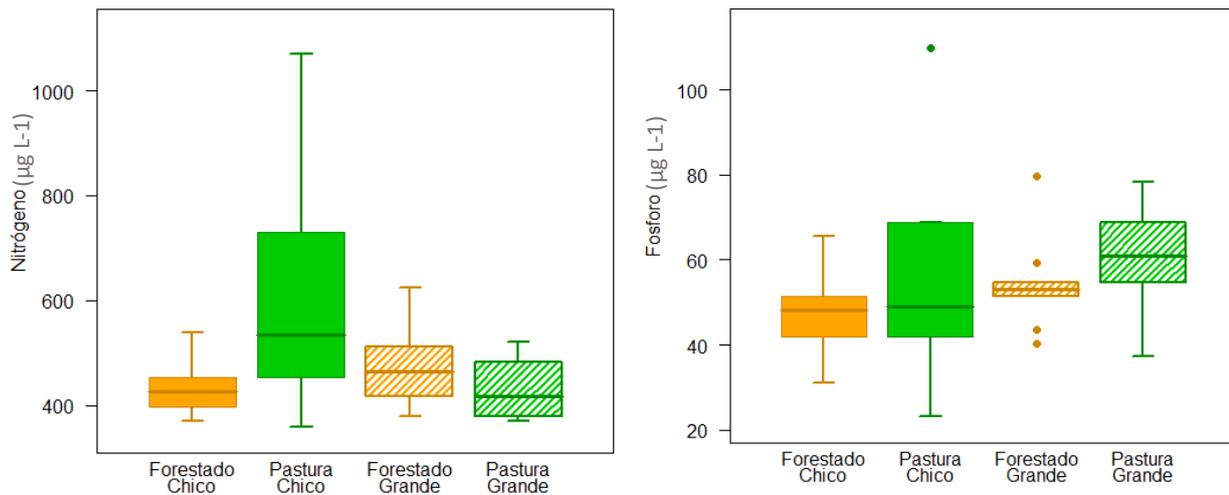


Figura 18. Liberación de nutrientes de los sedimentos de la zona inundable. Valores máximos, mínimos y medias de nitrógeno y fósforo liberado para cada arroyo estudiado.

El fósforo y nitrógeno liberados estuvieron correlacionados, aunque esa relación ocurrió al incluir una observación atípica (outlier) en Pastura chico ($p=0,001$). Al descartar dicha observación no hubo asociación lineal entre el fósforo y nitrógeno liberados (Fig. 19).

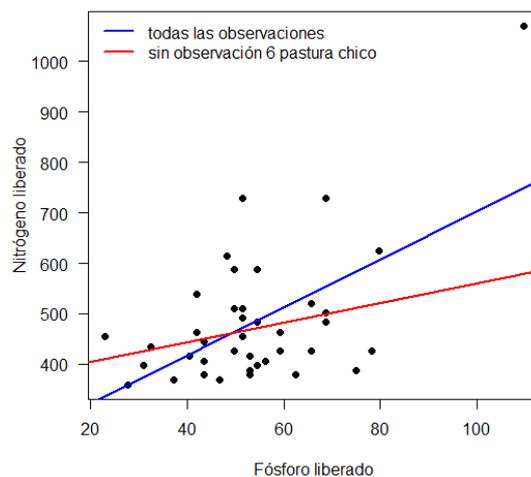


Figura. 19. Regresiones lineales entre fósforo y nitrógeno liberado desde el sedimento de la zona inundable de los cuatro arroyos, con y sin la observación atípica.

Experimento de descomposición

Tasa de descomposición

En términos generales, todos los sistemas presentaron una mayor tasa de descomposición de las hojas de *E. globulus* que de los fragmentos de *S. californicus* (tabla 3).

De acuerdo a la clasificación de los sistemas lóticos basados en sus tasas de descomposición de Petersen y Cummins (1974), las tasas de los sistemas estudiados serían entre medias ($0,005 < k < 0,001$) y altas ($k > 0,005$), teniendo en cuenta su error estándar. Según este criterio, serían altas las tasas de descomposición correspondientes a *E. globulus* de todas las cuencas menos en Forestado Grande (siendo en éste media), y medias todas las tasas de *S. californicus*, menos en Pastura Grande (siendo en este alta).

Tabla 3. Tasa de decaimiento k de dos sustratos vegetales con su error estándar (*S. californicus* y *E. globulus*) en los cuatro arroyos.

k (días⁻¹)	Forestado Grande	Pastura Grande	Forestado Chico	Pastura Chico
<i>E. globulus</i>	0,005±0,0025	0,0066±0,0051	0,0054±0,0032	0,0058±0,0046
<i>S. californicus</i>	0,0049±0,0025	0,0051±0,0036	0,005±0,0042	0,0042±0,0033

No hubo un patrón común en la variación temporal de la tasa de descomposición (Fig. 20, tabla 12). En cuanto a la hipótesis de diferencia de variaciones en el tiempo de la proporción de decaimiento de los sustratos vegetales, se encontró que en los arroyos cada tipo de sustrato vegetal tuvo un comportamiento diferente (según el tipo de sustrato $p < 0,001$, el tipo de uso del suelo y tamaño de cuenca $p < 0,05$).

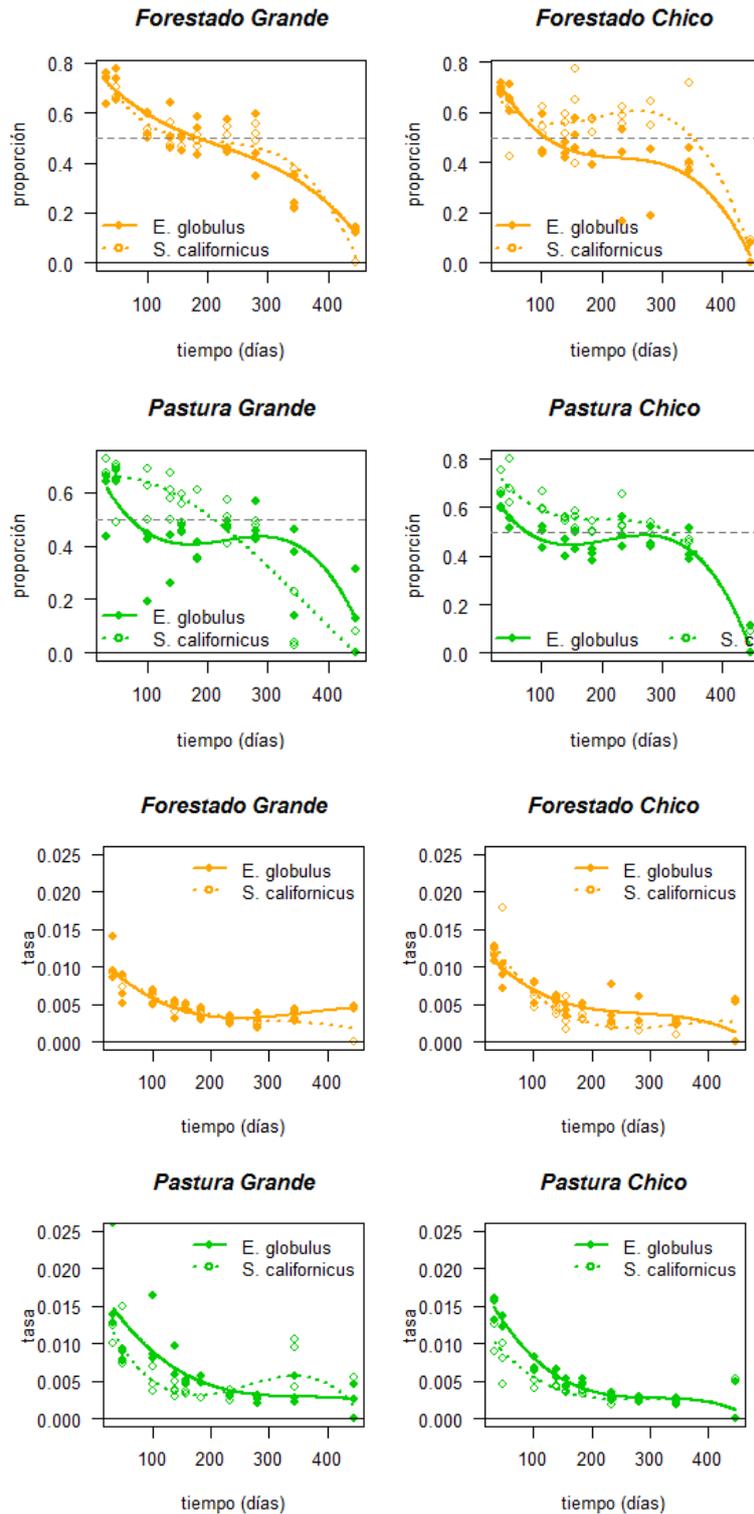


Figura 20. Cuatro cuadros de arriba. Variación temporal de la descomposición de materia orgánica (como proporción del peso inicial) según tipo de sustrato vegetal por cuencas. Se muestra las evoluciones estimadas con la línea de tendencia del modelo, mostrando como línea horizontal al 50% de decaimiento. Cuatro cuadros de abajo: Variación temporal de la tasa de descomposición (en días⁻¹) según tipo de sustrato vegetal por cuencas con la línea de tendencia del modelo.

En ninguno de los cuatro casos incorporar el caudal y la temperatura al análisis a los modelos anteriores, produjo un aporte significativo a la descripción de la variación temporal de la tasa de descomposición (Fig. 21 y 22, tabla 13). Si bien hubo un acompañamiento del descenso de temperatura con la tasa de descomposición, al subir nuevamente la temperatura en los últimos meses no hizo la tasa de descomposición.

Al comprar las verosimilitudes del modelo original y el ampliado para dilucidar el posible efecto de las concentraciones de nitrógeno, fósforo y alcalinidad sobre los valores de la tasa de descomposición a lo largo del tiempo se encontró que ninguna de las tres variables aportó significativamente ($p=0,4927$).

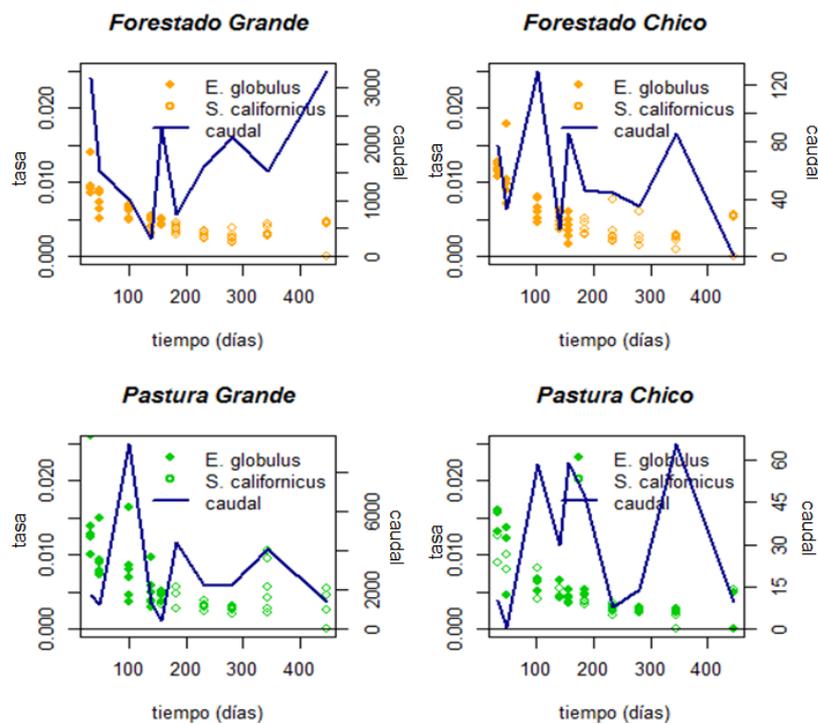


Figura 21. Variación temporal de la tasa de descomposición (eje izquierdo, en días⁻¹ puntos anaranjados o verdes según el uso del suelo) y el caudal (eje derecho mm mes⁻¹, línea continua azul) según tipo de sustrato vegetal por cuencas.

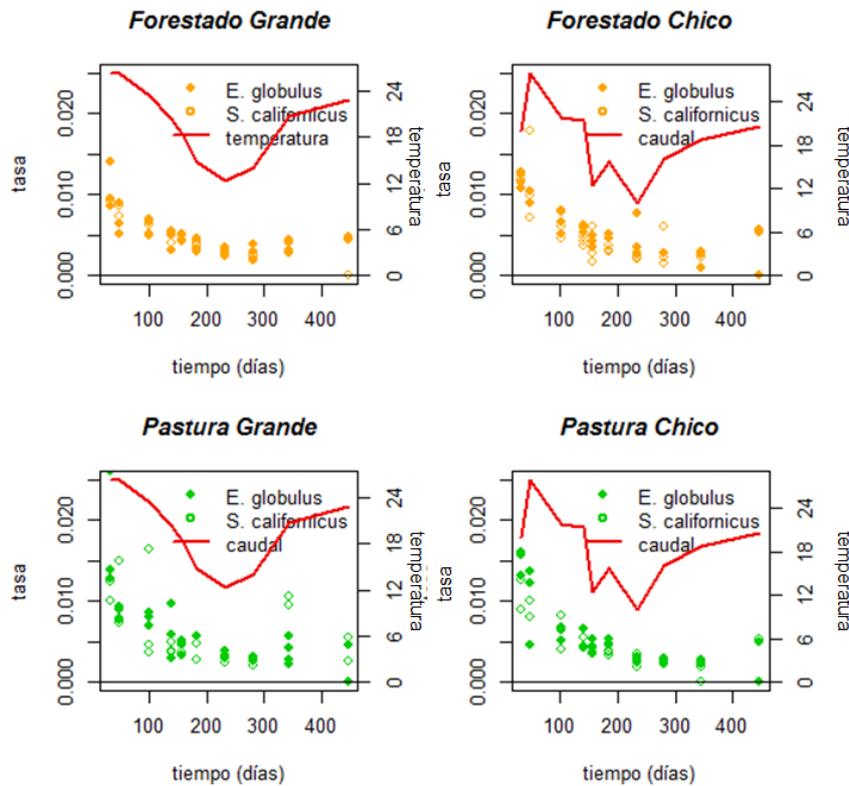


Figura 22. Variación temporal de la tasa de descomposición (eje izquierdo, en días⁻¹ puntos anaranjados o verdes según el uso del suelo) y temperatura (eje derecho en grados Celsius, línea continua roja) según tipo de sustrato vegetal por cuencas.

Comunidad activa que colonizó los sustratos vegetales

En el experimento de descomposición de sustratos vegetales se colectaron 7081 macroinvertebrados en total, que fueron clasificados en 19 taxa. Las variables comunitarias (abundancia, riqueza, densidad, diversidad de Shannon y equitatividad) fueron analizadas a través del modelo descrito.

La variación temporal de la abundancia de la comunidad de macroinvertebrados (Fig. 24), fue descrita adecuadamente con un polinomio de tercer orden y la forma de dicho polinomio difirió en al menos una de las combinaciones de cuenca y tamaño ($p=0,003$). La comunidad de cada sustrato vegetal del arroyo de pastura chico tuvo una variación en el tiempo diferente. Mientras que en los otros cuatro arroyos fue similar.

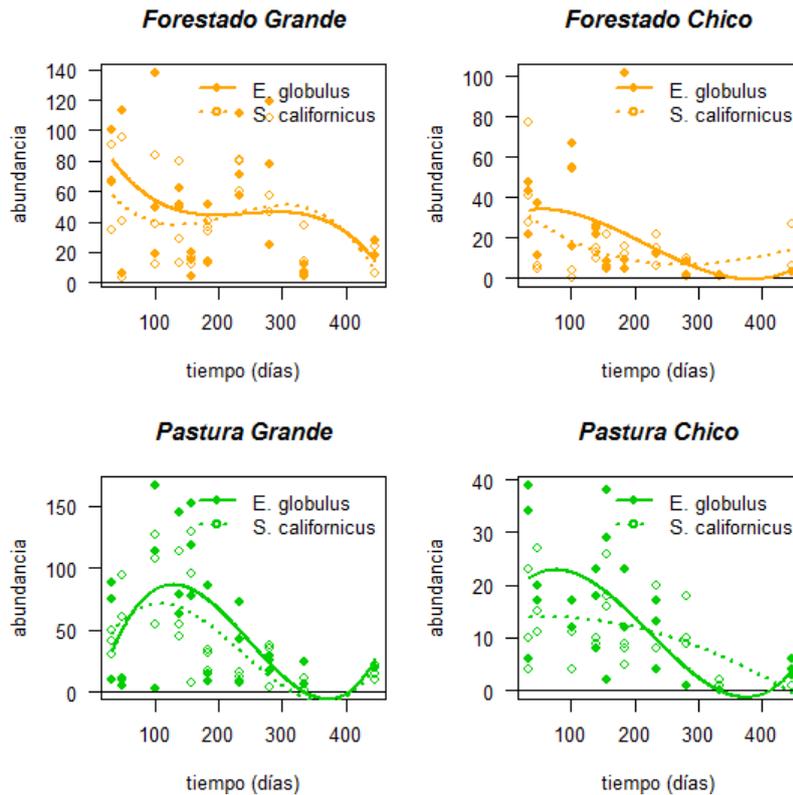


Figura 23. Variación temporal de la abundancia (individuos totales en cada muestreo en cada sustrato vegetal) según tipo de sustrato vegetal puesto a descomponer, por cuencas

La temperatura ni el caudal tuvieron efectos significativos sobre la abundancia de macroinvertebrados ($p=0.68$) (Fig. 24, tabla 14).

En términos de abundancias de cada grupo se encontró que efemerópteros (Filo: Artrópoda), quironómidos (Filo: Artrópoda) y oligoquetos (Filo: Anélida) fueron los mayoritarios en todos los cursos estudiados y en ambos sustratos, pero con importantes variaciones a lo largo del tiempo (Fig. 25). Los patrones en las variaciones de los taxones a lo largo del tiempo son muy similares en los dos sustratos de cada arroyo, por lo que se podría decir que la variación tuvo más que ver con el tipo de arroyo que con el sustrato vegetal. Se procedió a analizar por separado estos taxones que se encontraron de forma mayoritaria. Relativo al resto de los taxones encontrados, los efemerópteros fueron más abundantes en el arroyo de pastura grande que en el forestado del mismo tamaño

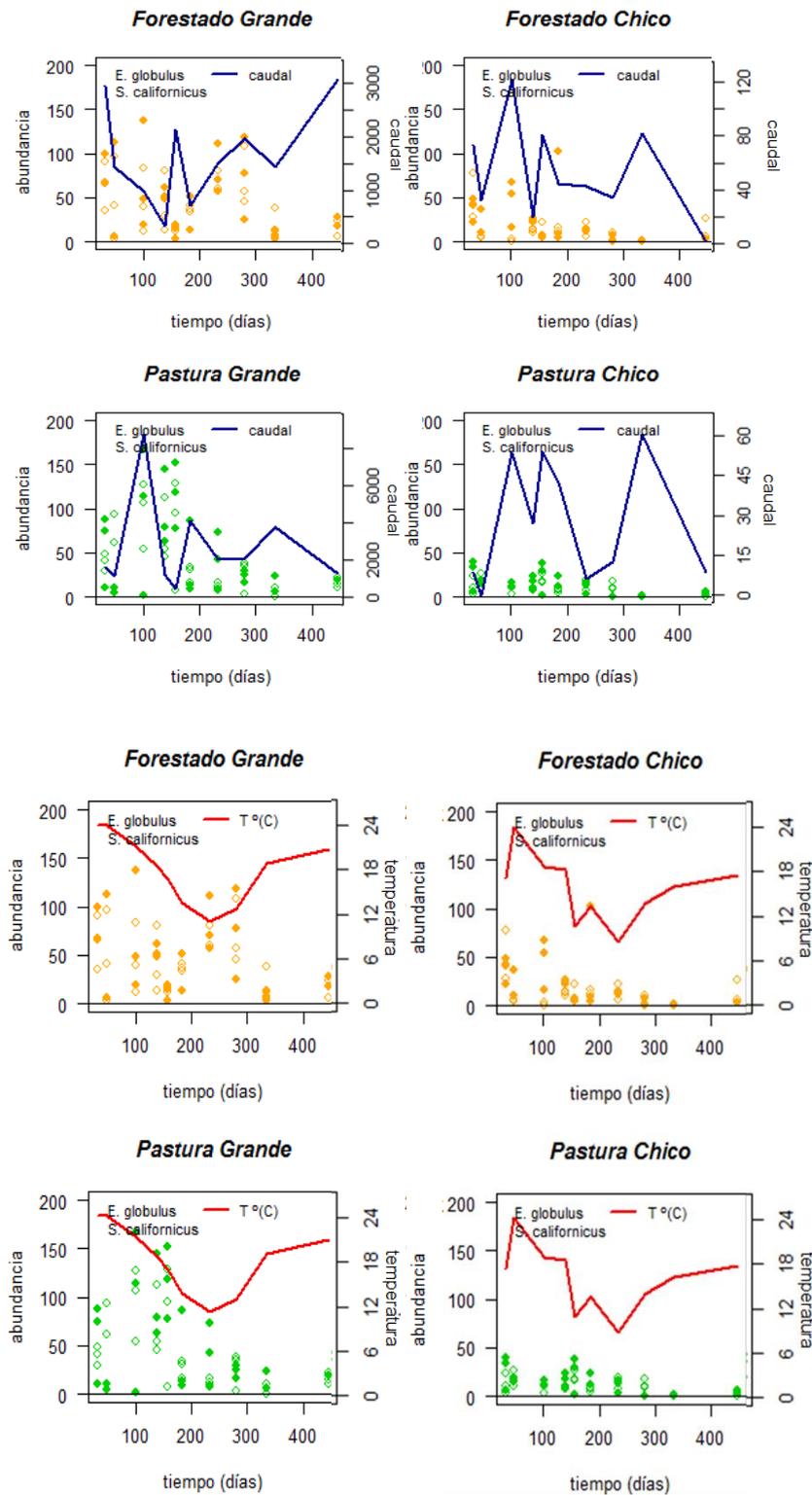


Figura 24. Arriba: Variación temporal de la abundancia (eje izquierdo, individuos totales, puntos anaranjados o verdes según el uso del suelo) y el caudal (eje derecho mm mes^{-1} , línea continua azul) según tipo de sustrato vegetal por cuencas Abajo: Variación temporal de la abundancia (eje izquierdo, individuos totales en el tiempo, puntos anaranjados o verdes según el uso del suelo) y temperatura (eje derecho en grados Celsius, línea continua roja) según tipo de sustrato vegetal por cuencas.

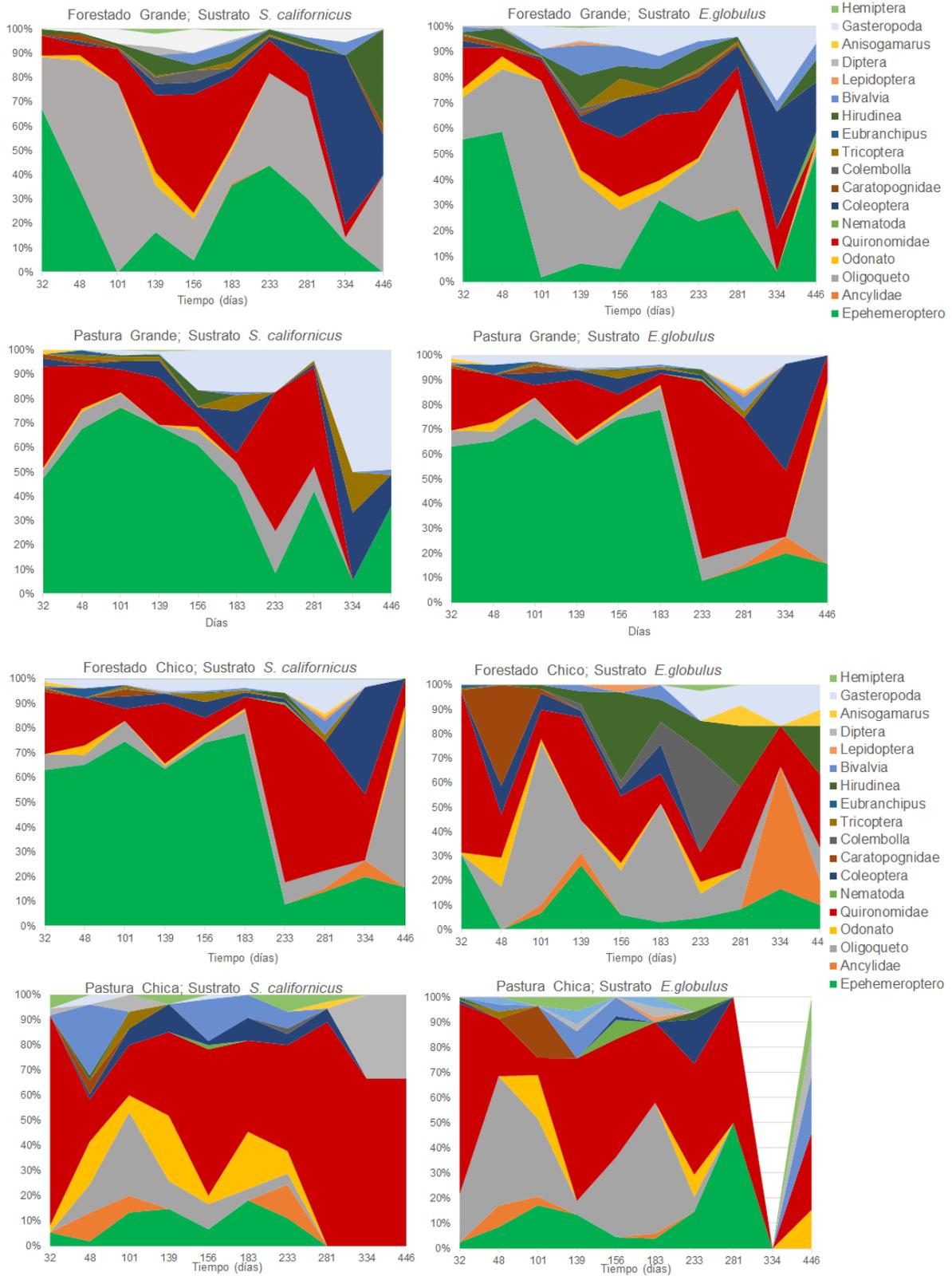


Figura 25. Abundancia relativa de los taxa de macroinvertebrados encontrados en cada sistema a lo largo del tiempo señalado cada uno con el color correspondiente en la leyenda. Arriba a la izquierda se puede observar la abundancia relativa en el arroyo Forestado Grande en el sustrato *S. californicus* y a la derecha del mismo arroyo pero en *E. globulus*. Abajo se encuentra la misma representación pero de Pastura Grande también a la izquierda *S. californicus* y a la derecha *E. globulus*, y así con los arroyos Forestado Chico y Pastura Chico en los cuadros inferiores.

Los efemerópteros variaron temporalmente de manera significativamente diferente según el tamaño de cuenca ($p < 0,01$), los mayores valores de abundancia se registraron en las cuencas de mayor tamaño. También fue así según el uso del suelo ($p = 0,034$) y no según el tipo de sustrato ($p > 0,05$). En ambos arroyos de cuenca de pastura se encontró un pico de abundancia, relativa a la variación en el mismo arroyo, alrededor del día 120 del experimento. Este pico no se encontró en los forestados, donde la población estuvo en sus valores mínimos en este tiempo (Fig. 26, tabla 16). Se encontraron totales de 452 y 406 individuos en forestado grande en *E.globulus* y *S.californicus* respectivamente, mientras que hubo un total de 751 y 889 individuos en pastura grande en *E.globulus* y *S.californicus* respectivamente. El mayor número de individuos por muestreo se dio en el arroyo de pastura grande con una abundancia de 80 individuos. Este patrón no se mantuvo en las cuencas chicas.

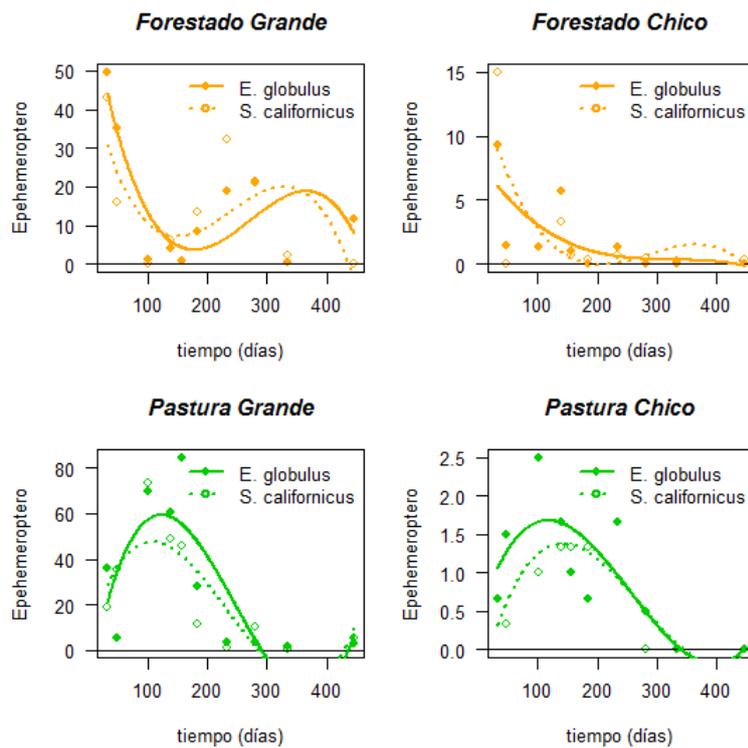


Figura 26. Abundancia (promedio del total de individuos por muestreo) de efemerópteros a lo largo del tiempo según el tipo de sustrato vegetal puesto a descomponer, en cada microcuenca. Este análisis también fue realizado para quironómidos, grupo para el cual no se encontraron diferencias significativas entre sustratos ni tipos de cuenca según uso del suelo o tamaño ($p > 0,05$ en los tres casos, tabla 17). Para oligoquetos se

encontraron relaciones estadísticamente diferentes entre sustratos (en pastura chico $p=0,001$), entre usos del suelo ($p<0,01$ entre ambos pares), siendo mayores las abundancias en los forestados de cada par y en cada sustrato. Se encontraron totales de 457 y 456 individuos en forestado grande en *E.globulus* y *S.californicus* respectivamente, y 65 y 87 en pastura grande en *E.globulus* y *S.californicus* respectivamente. La diferencia se mantuvo en las cuencas chicas pero fue menor siendo de 99 y 284 individuos en forestado chico en *E.globulus* y *S.californicus* respectivamente, y 23 y 105 en pastura chico en *E.globulus* y *S.californicus* respectivamente.

No se encontraron patrones de variación claros en cuanto a la riqueza de taxa a lo largo del experimento (Fig. 27, tabla 18). La mayor riqueza de especies encontrada fue de 13 taxa en muestras tomadas de la cuenca forestada grande y en general se mantuvieron entre 2 y 9 taxa por muestra, aunque hubo casos en los que no se encontró ningún organismo.

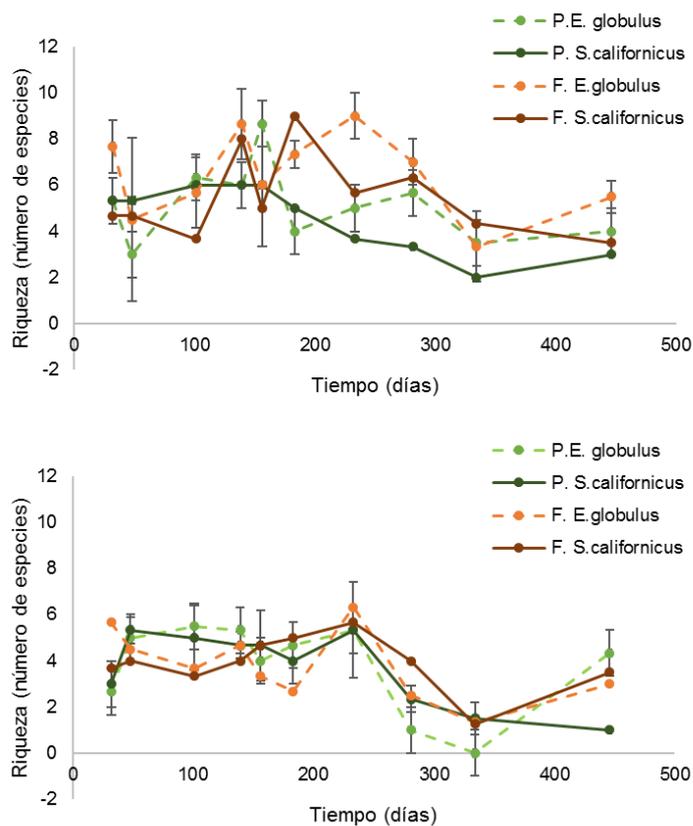


Figura 27. Riqueza taxonómica de macroinvertebrados presentes en cada uno de los arroyos a lo largo del tiempo, el gráfico superior corresponde al par de cuencas de mayor tamaño y el inferior al de menor tamaño. En la leyenda P corresponde a los arroyos de cuenca de Pastura y F a los forestados. Se puede observar el valor promedio y el error estándar.

La variación temporal de la riqueza varió entre cuencas (polinomio de tercer orden, $p=0,026$ y $p<0,001$ para los factores tipo de cobertura y tamaño de la cuenca) (Fig.32), habiendo un efecto de la interacción entre tipo y tamaño de cuenca en la variación temporal ($p=0,025$). La temperatura ni el caudal mostraron un efecto significativo sobre la riqueza de especies ($p=0,512$, tabla 19).

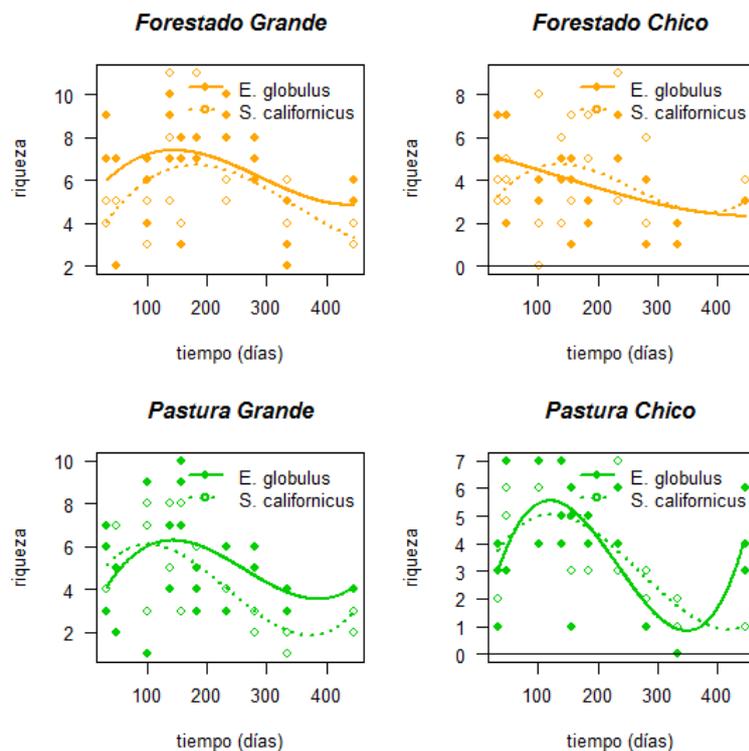


Figura 28 – Variación temporal de la riqueza según tipo de sustrato vegetal por cuencas y evoluciones estimadas.

La densidad de macroinvertebrados encontrada en las muestras fue mayor en general en los arroyos de las cuencas de mayor tamaño, aunque fue variable a lo largo del tiempo y hubo un aumento en el último muestreo en comparación a los anteriores (Fig.29, tabla 20). La variación temporal de la densidad de la comunidad de macroinvertebrados respondió a modelos de un polinomio de tercer orden ($p<0,001$) el cual varía su forma tanto de acuerdo al sustrato considerado ($p<0,001$) como según el tamaño ($p=0,022$) y tipo de la cuenca ($p=0,013$) El promedio de la densidad en Forestado Chico en *E. globulus* fue 16 ind/g de sustrato (± 20 ind/g de sustrato) y en *S. californicus* fue el mismo pero con un desvío de ± 12 ind/g de sustrato; mientras que en Pastura Chico 10 ind/ g de sustrato (± 8 ind/g de sustrato) y 6,9 ind/ g de sustrato (± 4 ind/g de sustrato) en

cada sustrato respectivamente. Tampoco en este caso se encontró efecto significativo de la temperatura o el caudal sobre la densidad de macroinvertebrados ($p=0,521$, para el modelo con ambos factores, tabla 21).

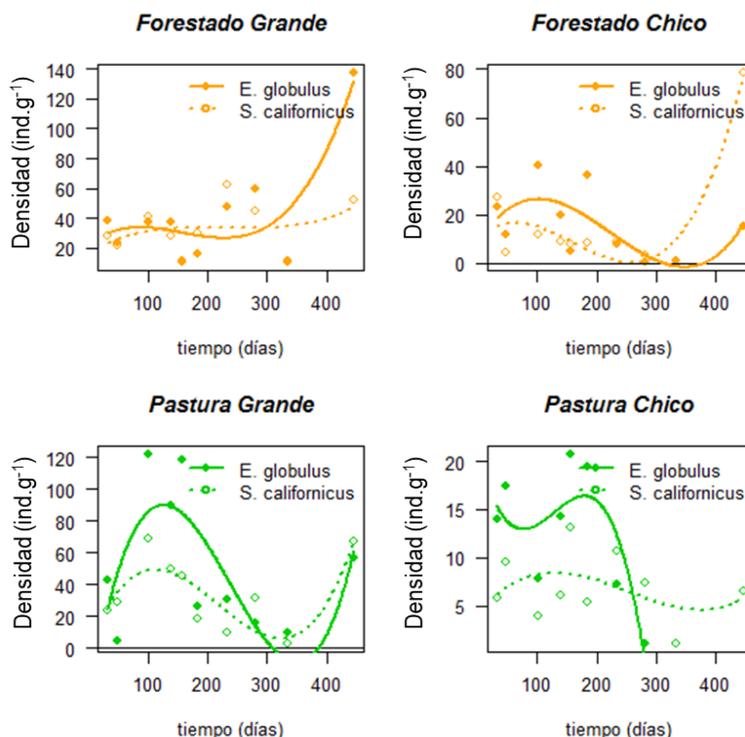


Figura 29 – Variación temporal de la densidad ($\text{ind g de sustrato}^{-1}$ de macroinvertebrados según tipo de sustrato vegetal puesto a descomponer por cuencas y evoluciones estimadas

Se aplicó el modelo y se comparó con los índices de diversidad de Shannon y equitatividad de la comunidad. La diversidad de Shannon varió entre valores de 0 a 1,9, que según el índice serían todos los sistemas y sustratos, bajos en diversidad (Fig.30, tabla 22). En el sustrato de *S. californicus* la diversidad aumentó hasta el día 200 del experimento aproximadamente y luego bajó en todos los arroyos. Lo mismo sucedió en la comunidad asociada a *E.globulus* con excepción de en el arroyo de pastura grande, en la que descendió para subir luego. En el arroyo de pastura chico se da un descenso a cero luego del día 300 coincidente con lo mostrado en la figura 25. No hubo relación significativa entre la variación temporal del caudal y/o la temperatura y la diversidad de Shannon. A diferencia de la diversidad de Shannon, la equitatividad sí pudo ser descrita

por un polinomio de tercer orden (Fig. 30) ($p < 0,001$). Éste varía en el menos una de las combinaciones de tipo y tamaño de cuenca (0,015). Como en ambos casos anteriores, no hubo relación significativa entre el caudal y/o la temperatura y la equitatividad ($p = 0,229$).

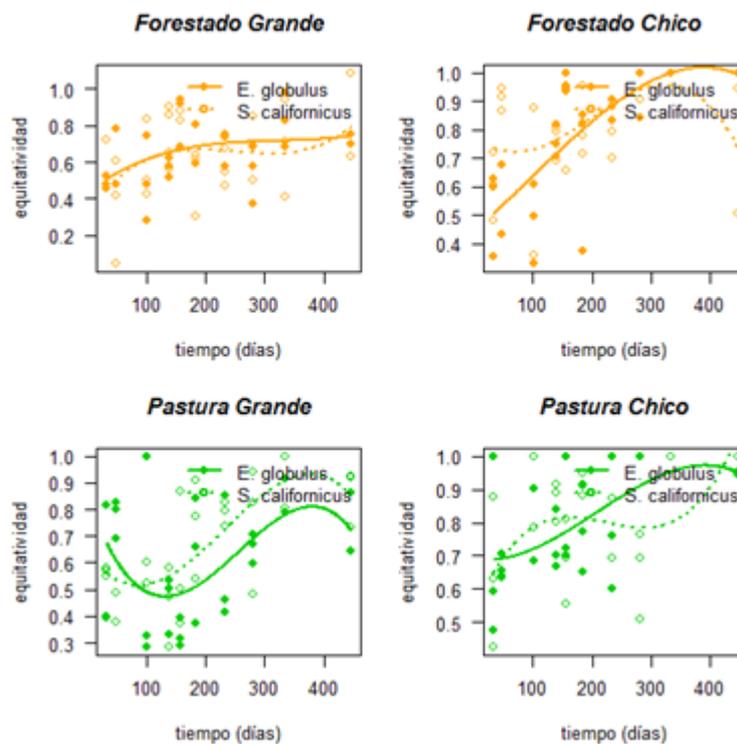


Figura 30 – Variación temporal de la equitatividad según tipo de sustrato vegetal puesto a descomponer por cuencas, mostrando las evoluciones estimadas por el modelo a través del tiempo

Experimentos de eclosión de comunidad potencial de macroinvertebrados

La comunidad potencial que eclosionó en los experimentos de laboratorio ($n = 120$ muestras) y que pudo ser recuperada fue de un total de 1872 individuos, clasificados en 13 grandes grupos. De estos organismos, un 38% fueron nemátodos y 37% oligoquetos, estas proporciones son seguidas por un 10% de copépodos ciclopoideos y un 6,5% de copépodos harpacticoides. Un 3 y un 2,7% consistieron en quironómidos y rotíferos respectivamente y casi un 1% fueron ostrácodos. El resto de los grupos contribuyó en menos de un 0,5%. Entre los quironómidos que emergieron hubo algunos de grandes tallas en comparación

al resto de los organismos (1 cm de largo máximo). No hubo taxa que fueran exclusivos a un tipo de uso del suelo (Tabla 4).

En las muestras del arroyo de la cuenca Forestada Grande en el tiempo 1 fue de las que emergieron mayor número de organismos (n= 368), mientras que en el resto de las cuencas en el mismo momento el número fue similar (número de organismos en Pastura Grande n= 138, Forestado Chico n=129, Pastura Chico n= 121).

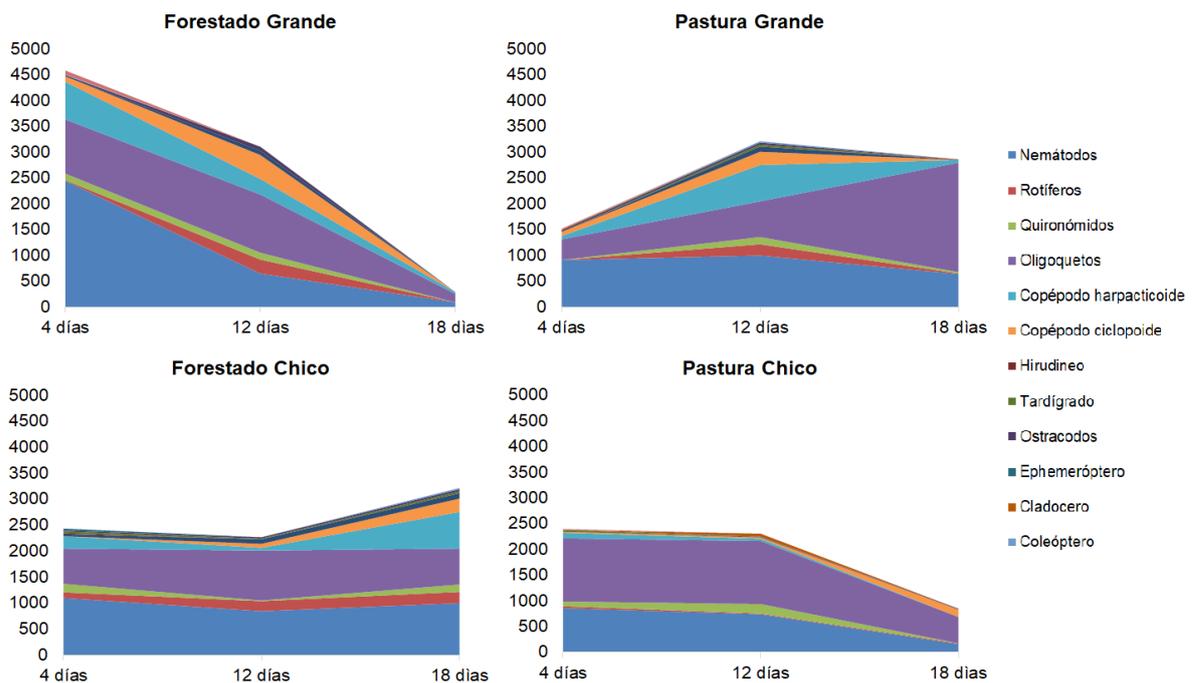


Figura 31. Densidad (abundancia total de cada taxón por m²) de macroinvertebrados que eclosionaron del sedimento de la zona inundable de los cuatro arroyos. Se representa la media de las réplicas para cada uno de los tiempos estudiado.

Tabla 4. Presencia (+) y ausencia de invertebrados obtenidos por el experimento de eclosión, clasificados en grupos taxonómicos, en cada uno de los arroyos estudiados.

GRUPOS TAXONÓMICOS			FORESTADO GRANDE			PASTURA GRANDE			FORESTADO CHICO			PASTURA CHICO		
			4 días	12 días	18 días	4 días	12 días	18 días	4 días	12 días	18 días	4 días	12 días	18 días
PHYLUM: NEMATODA			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
PHYLUM: ROTÍFERA			+	+		+	+	+	+	+		+	+	+
PHYLUM: TARDIGRADA						+			+	+			+	
PHYLUM: ANNELIDA	Subclase: Oligochaeta		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Clase: Hirudinea			+					+	+	+	+	+	
PHYLUM: ARTHROPODA	Orden: Diptera	Familia: Quironomidae	+	+		+	+		+	+	+		+	+
		Orden: Coleoptera	+								+		+	
	Orden: Harpacticoida		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
	Orden: Cyclopoida		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
	Orden: Diplostraca	Suborden: Cladocera		+			+							
	Orden: Ephemeroptera		+	+					+					
	Clase: Ostracoda								+	+	+	+	+	+
	Orden: Trombidiformes	Suborden: Prostignata. Sin ranquear: Hydrachndiae	+			+						+	+	

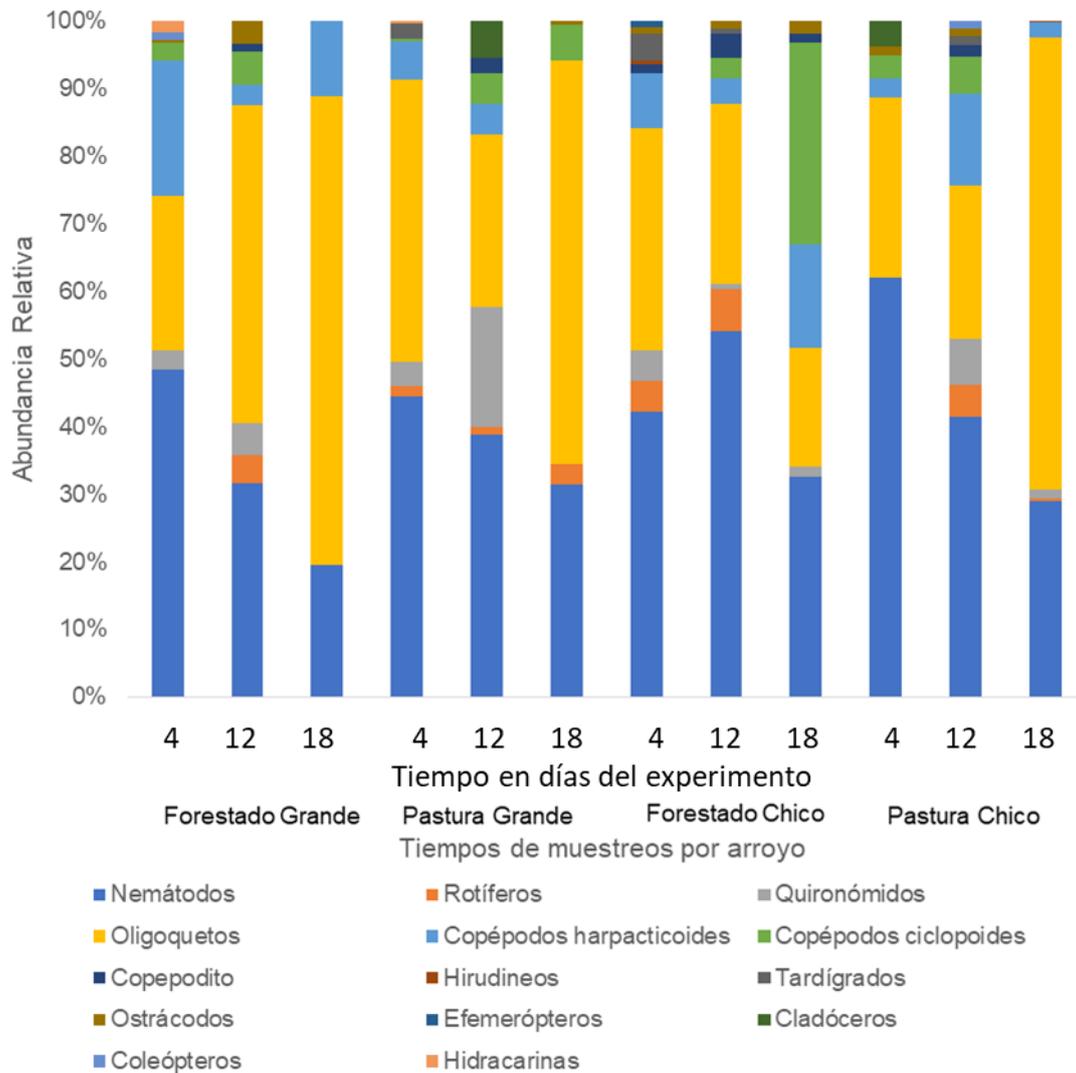


Figura 32. Abundancias relativas de cada taxón de la comunidad potencial de macroinvertebrados en los tres tiempos clasificados (días 4, 12 y 18) para cada arroyo.

Los nemátodos fueron disminuyendo su proporción en la comunidad a lo largo del experimento en la mayoría de los arroyos, a excepción de Forestado Chico, en el que hubo un máximo de nemátodos en el día 18. La abundancia relativa de oligoquetos fue mayor en la última colecta para todos los arroyos, menos, como en el caso de los nemátodos, en el arroyo Forestado Chico.

Los quironómidos tuvieron mayor presencia en los días 4 y 12 de todos los arroyos. Los rotíferos presentaron su pico de abundancia relativa en el día 12 en la mayoría de los arroyos, menos en el de Pastura Grande, donde su mayor abundancia relativa fue en el tercer tiempo (Fig. 32).

La riqueza de taxa (Fig.33) se mantuvo entre 1 y 4 especies en cada momento de colecta, luego de promediar las muestras de cada tratamiento. La riqueza de invertebrados eclosionados varió entre tratamientos. Por ejemplo, hubo muestras que presentaron 7 especies, en el arroyo Forestado Chico en el tiempo 1 y 3 en Pastura Chico en el tiempo 2. En las muestras de las cuencas de mayor tamaño se encontró un descenso desde el inicio del experimento hasta los 12 días de comenzado. La riqueza de todos los arroyos menos del Forestado chico fue de entre 1 y 2,5 especies en al final del experimento.

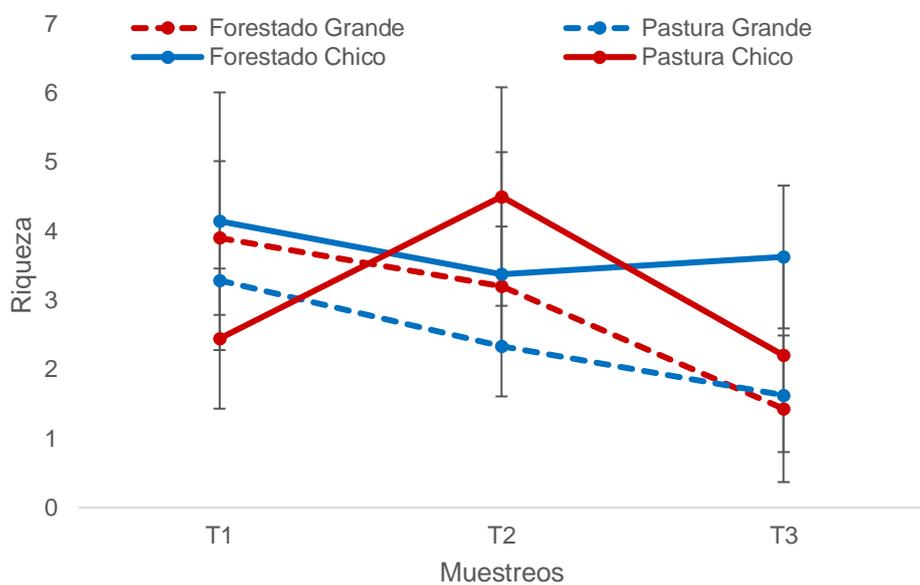


Figura 33. Riqueza de la comunidad potencial de macroinvertebrados a lo largo del tiempo del experimento (18 días) en los cuatro arroyos estudiados. Se pueden observar los valores medios y su error estándar (n= 36).

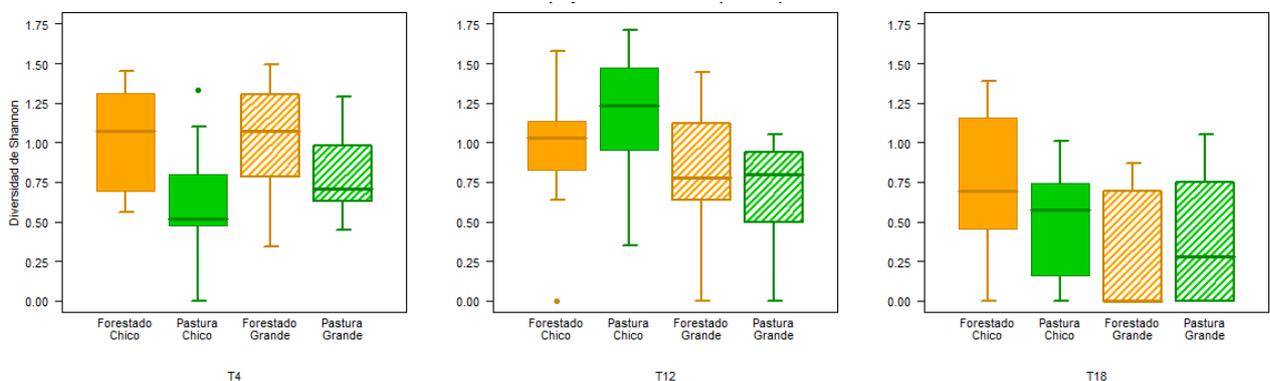


Figura 34. Índice de diversidad de Shannon calculado para las comunidades potenciales de macroinvertebrados de los cuatro arroyos, para cada uno de los tiempos muestreados.

Entre los arroyos con cuencas de mayor tamaño (i.e. Forestado y Pastura Grande) no hubo diferencias significativas para ninguno de los parámetros (i.e. diversidad de Shannon (Fig. 42), equitatividad, número de taxa y número de individuos) en ninguno de los tres tiempos de colecta de organismos. Sin embargo, en las cuencas de menor tamaño sí se encontraron relaciones significativas. El número de taxa encontrado fue significativamente mayor en el arroyo Forestado Chico (ANOVA de una vía, $p=0,04$, $F=4,10$ y grados de libertad: 18) que en el de pasturas chico, así como también lo fueron los índices de diversidad para la eclosión en etapas iniciales del experimento (Shannon, ANOVA de una vía $p=0,03$, $F=3,87$ y grados de libertad: 18).

No se encontraron correlaciones significativas entre los grupos taxonómicos e índices de la comunidad y variables abióticas (e.g. pH, % materia orgánica humedad, nitrógeno liberado, fósforo liberado).

Comunidad activa y comunidad potencial de macroinvertebrados

Entre los 19 grupos taxonómicos encontrados en la comunidad activa que colonizó sustratos vegetales y los 13 de la comunidad potencial, coincidieron 5 grupos: oligoquetos, quironómidos, nemátodos, hirudineos, coleópteros y efemerópteros (Tabla 5).

En las muestras de la comunidad potencial emergieron taxa habitualmente pertenecientes al zooplancton (es decir, que viven en la columna de agua), que en general no aparecen en las muestras bentónicas de macroinvertebrados, como rotíferos, copépodos y cladóceros, probablemente debido a los diferentes tamaños de malla utilizados para tamizar las muestras de agua en los experimentos de eclosión.

Tabla 5. Comparación entre taxa presentes entre la comunidad potencial y la activa

Taxa	Comunidad activa que colonizó sustratos vegetales	Comunidad potencial
Oligoquetos	✓	✓
Quironómidos	✓	✓
Nemátodos	✓	✓
Hirudíneos	✓	✓
Coleópteros	✓	✓
Efemerópteros	✓	✓
Rotíferos		✓
Copépodos		✓
Tardígrados		✓
Ostrácodos		✓
Cladóceros		✓
Hidracarina		✓
Ancílidos	✓	
Odonatos	✓	
Ceratopogónidos	✓	
Collémbolos	✓	
Tricópteros	✓	
Eubranchius	✓	
Bivalvos	✓	
Lepidópteros	✓	
Dipteros	✓	
Anisogamarus	✓	
Gasterópodos	✓	
Aeglas	✓	
Hemípteros	✓	

Discusión

En cuanto a la caracterización fisicoquímica de los arroyos, el pH, la conductividad y la alcalinidad del agua variaron entre los diferentes usos del suelo. Esto coincide parcialmente con otros resultados obtenidos para nuestra región, donde se plantea un aumento de salinidad de los sistemas acuáticos con cuencas forestadas, posiblemente debido al cambio en el balance de agua de positivo (recarga neta) a negativo (descarga neta) (Jobbagy *et al.* 2011) y a cambios químicos que también suceden a nivel del suelo en presencia de forestación de eucalipto. De acuerdo con Farley *et al.* (2008), cuyos estudios también son realizados en nuestro territorio, en los arroyos de cuencas forestadas pueden existir procesos hidrológicos y biogeoquímicos actuando que tienen consecuencias opuestas a nivel de la concentración de solutos en agua. Por un lado, este tipo de arroyo tiende a tener una mayor concentración de solutos debido al aumento de evaporación producida por las plantaciones, lo que reduce el caudal del sistema y genera que la concentración de soluto aumente. Por el otro, suceden procesos biogeoquímicos que pueden actuar de manera opuesta, como la retención de cationes en la biomasa de los árboles, lixiviación de ácidos orgánicos en las copas de los árboles y capas de hojarasca, o adición de ácido carbónico con altas tasas de respiración del suelo, lo que reflejaría la redistribución de nutrientes entre plantas y suelo.

En el caso de los nutrientes, no se observaron diferencias significativas (siendo los arroyos en general oligotróficos para fósforo y mesotróficos para nitrógeno) entre los pares de cuencas. Esto es concordante un estudio realizado en arroyos de Brasil, en los que no se encontraron diferencias en las concentraciones de nutrientes en arroyos con forestación comparándolas con cuencas de pastura, o si se encontraron, estas diferencias fueron moderadas (Silva *et al.*, 2007). A pesar de que en varios estudios se han encontrado correlaciones entre la concentración de nitrógeno y fósforo en el agua y las tasas de descomposición (revisión Ferreira *et al.*, 2015¹), esto no fue así en el presente estudio. En nuestro caso no sería esperable que los nutrientes influyeran en las tasas de

descomposición observadas de manera significativa dado que no variaron significativamente entre usos del suelo.

Entre los resultados resalta el hecho de que las tasas de descomposición de *E. globulus* fueron mayores que las de *S. californicus*, y que al contrastarlas con valores de referencia fueran clasificadas como altas y medias respectivamente (Petersen y Cummins, 1974). De acuerdo a la bibliografía sobre descomposición de hojarasca, la tasa de descomposición de *E. globulus* tiende a ser baja (Graça *et al.*, 2002) y también dependiente de la concentración de los nutrientes en el agua, acelerándose cuando los nutrientes están en altas concentraciones. En nuestro caso, los sistemas fueron mesotróficos para el nitrógeno, lo que podría haber contribuido a las altas tasas encontradas. Cabe notar que en estos estudios los sistemas naturales son bosques caducos con especies de árboles nativos de la zona (Ferreira *et al.* 2015²), no con vegetación de pasturas como en este trabajo. Por ello no es de extrañar que a nuestros arroyos considerados referencia no llegue tanta hojarasca por lo que los macroinvertebrados fragmentadores no estarían presentes en altos números, o podrían estar presentes cumpliendo roles tróficos como detritívoros (López-Rodríguez, 2012). Para la tasa de descomposición de *S. californicus*, por su parte, no hay valores de referencia publicados, pero se esperaría que al ser una planta nativa que se encuentra en los arroyos y ríos de manera frecuente, fuera más palatable para la biota descomponedora presente en los arroyos que los residuos de *E. globulus*.

Hay aspectos metodológicos a considerar. Secar las hojas de *E. globulus* antes de que fueran colocadas en el experimento pudo haber generado que fueran más susceptibles a la fragmentación física y a la lixiviación rápida de sus compuestos tóxicos (Graça *et al.*, 2005), lo que puede haber contribuido a acelerar sus tasas de descomposición. Justamente es en la etapa inicial en que en otros estudios la descomposición de *E. globulus* ha sido más lenta, por lo que se podría suponer que si esa etapa es acelerada, pueda llegar a tasas iguales o mayores a otros sustratos (Canhoto y Graça, 1999). Con respecto a *S.*

californicus, no tenemos registro de que esto esté pasando. En el caso de que pasara en ambas el efecto de secado previo no sería importante ya que el procedimiento de secado fue el mismo para ambas especies.

Si bien la incorporación de la temperatura y el caudal al modelo aplicado para explicar la tasa de descomposición no aumentó la explicación del mismo, sí se pudo ver un acompañamiento de la temperatura a la tasa de descomposición. Podría ocurrir que al aumentar la temperatura nuevamente no se viera un aumento en la tasa de descomposición porque el sustrato restante haya sido muy poco (Graça *et al.*, 2015, Ferreira *et al.*, 2015¹). Para poder observar en mayor profundidad el efecto de la temperatura, entre otras variables ambientales, sobre la tasa de descomposición podría ser interesante comenzar el experimento en estaciones opuestas de manera de poder comprar cómo se produce el decaimiento a diferentes cambios de temperatura (comenzando en una estación cálida y disminuyendo la temperatura o viceversa).

El patrón encontrado en relación a la abundancia de macroinvertebrados nos muestra que hubo efecto solamente marginal de la cobertura vegetal en la cuenca y que hubo mucha menor abundancia en el arroyo de Pastura Chico en ambos sustratos vegetales. De acuerdo a esto podemos decir que en este experimento hubo variabilidad entre los arroyos que no se puede relacionar a la presencia o ausencia de plantaciones forestales. Por su parte, los taxa más abundantes tuvieron diferentes respuestas. En quironómidos no se encontraron relaciones estadísticamente significativas entre cuencas. Dado que es un grupo dentro del que se encuentran géneros muy tolerantes a condiciones ambientales tales como la contaminación orgánica, es esperable que no sea afectado por la forestación, y a su vez que en condiciones adversas suele ser más abundante debido a la falta de competencia con otros taxa menos tolerantes (Aghaie *et al.*, 2016). Sin embargo, este efecto de un aumento de quironómidos en sistemas forestados no sucedió, siendo iguales en ambos tipos de sistemas. En experimentos de laboratorio se ha encontrado un fuerte efecto de pequeños quironómidos sobre la tasa de descomposición de *E. globulus*. Al ser éstos de

pequeño tamaño, podían comer selectivamente el mesófilo de la hoja sin verse impedidos por los aceites tóxicos o su gruesa cutícula cerosa (Bärlocher & Graça, 2002). En las muestras tomadas en ese trabajo, la abundancia de pequeños quironómidos fue alta en comparación con las abundancias de otros taxa del mismo experimento, y fue mayor en los restos de *E. gloulus*, lo que puede haber contribuido a las altas tasas de descomposición de esta especie.

En cambio, los efemerópteros sí variaron según el tipo de cuenca, habiendo significativamente más en el arroyo Pastura Grande en el sustrato de *E. globulus* que en su par forestado (llegando a abundancias máximas de 84 individuos en promedio en un muestreo de abril de 2014, figura 26). Los efemerópteros son organismos conocidos por ser sensibles a los impactos antropogénicos (Reddy & Rao, 1991; Dangles & Guérol, 2000, Chalar *et al.*, 2011). En estudios en la península ibérica se encontraron diferencias significativas entre cuencas forestadas por eucaliptos y las forestadas por árboles nativos, en la densidad del detritívoro *Echinogammarus sp* que también es un grupo sensible como efemerópteroa (Ferreira *et al.*, 2015²). Efemerópteros y oligoquetos demuestran potencial para ser usados como bioindicadores de efectos de la forestación siendo que, los efemerópteros tuvieron mayores abundancias totales en los arroyos de pastura y los oligoquetos tuvieron mayores abundancias en los arroyos forestados.

Al no haber hecho análisis estomacal de los macroinvertebrados encontrados, no podemos saber con certeza que se estuvieran alimentando de los sustratos ofrecidos y que el decaimiento no estuviera solo a cargo de la comunidad microbiana (hongos y bacterias). Después de todo, la hojarasca de los eucaliptos es alimento de mala calidad para los macroinvertebrados fragmentadores y cuando son alimentados únicamente por ella en general mueren (Graça *et al.*, 2002). La importancia de los fragmentadores en los ecosistemas uruguayos con bajo impacto antrópico no es clara, según lo indicado por el análisis de estómagos de macroinvertebrados realizado en arroyos de Florida (López-

Rodríguez 2012). Sin embargo, este conocimiento es sumamente incipiente en el país como para plantear hipótesis sólidas.

Por su parte, la diversidad de macroinvertebrados estimada a través de dos índices diferentes fue baja. Esto puede estar relacionado con el bajo nivel de resolución de la clasificación taxonómica utilizada. Para estudios futuros se recomienda hacer más detallada la clasificación, de manera de poder observar los grupos funcionales y verificar si hay fragmentadores o no. En otros estudios llevados a cabo en España (Graça *et al.* 2002) tampoco se encontraron diferencias entre la diversidad de macroinvertebrados de arroyos que pasan a través de plantaciones de *E. globulus* y de árboles nativos, por lo que se sugiere que la factores estacionales o locales de cada sitio estén jugando un rol en modelar la diversidad, que fue descrita de manera diferente en las cuatro cuencas.

La gran variabilidad observada entre réplicas muestra la necesidad de realizar estos estudios en un número significativamente mayor de cursos de agua de forma de extraer patrones. Asimismo, los monitoreos podrían ser repetidos, pudiendo comprender ciclos de cosecha enteros y de esta manera ver los cambios en el ecosistema de las diferentes etapas de la forestación (Almeida *et al.*, 2016).

Las microcuencas estudiadas aquí tenían la característica de presentar una zona buffer muy ancha (entre 100 y 70 metros aproximadamente en ambas cuencas forestadas), que no es el caso de todas las plantaciones en Uruguay. Little *et al.* (2016) demuestran en arroyos de Chile que con una zona buffer mayor a 36 metros, muchos efectos adversos sobre la hidrología de los arroyos, provocados por las plantaciones de Eucaliptos, se ven reducidos. Oliveira *et al.* (2016) demuestran que sucede lo mismo con los efectos adversos hacia los peces de los arroyos al tener zonas buffer adecuadas. No se encontraron trabajos que evaluaran el ancho de la zona buffer en plantaciones de eucaliptos y su relación con los macroinvertebrados, pero dados estos dos antecedentes, es posible

hipotetizar que la zona buffer que se encontraba en los sistemas estudiados tuvo el ancho suficiente como para mitigar algunos de los posibles efectos. Para poner a prueba esta hipótesis, sería deseable analizar arroyos con un gradiente en el ancho de su zona buffer.

Es importante tener en cuenta que en este estudio no se incluyó al análisis de la comunidad microbiana por la complejidad de su estudio, pero su rol en las tasas de descomposición es fundamental (Ferreira *et al.*, 2015²). Teniendo en cuenta que los resultados no indican un efecto significativo de la forestación en la comunidad de macroinvertebrados como fue predicho, puede resultar interesante estudiar la comunidad microbiana en futuros trabajos, sobre todo debido a que no se cuenta con trabajos de este tipo en nuestra región.

Sabiendo que los sistemas estudiados fueron altos en concentración de nitrógeno, y que la comunidad microbiana es dependiente de estas concentraciones (Canhoto & Graça, 2008), es posible que la influencia de esta comunidad en el acondicionamiento de los sustratos vegetales también haya mitigado el efecto de la forestación en la cuenca.

A pesar de que en este estudio no se detectaron efectos significativos del uso del suelo sobre las comunidades de macroinvertebrados de arroyos, no se descarta la vigencia y utilidad de la herramienta metodológica. Con las posibles correcciones sugeridas (mayor cantidad de arroyos, no secar las hojas de eucaliptos antes de meterlas al experimento de descomposición, comenzar los experimentos en diferentes estaciones para dilucidar el efecto de la temperatura, estudiar la comunidad microbiana que realiza el acondicionamiento del material vegetal, tener una mayor resolución taxonómica en la clasificación de los organismos) bien podría ser incluida en protocolos de biomonitoreo de Uruguay. Las ventajas que ésta implica, en la facilidad de toma de muestras, relativa rapidez de análisis y posibilidad de evaluar funciones y estructura de estos sistemas, el hecho de que se publican cada vez más artículos por año (Ferreira *et al.*, 2015²) de forma de llegar a resultados comparables o estandarizados entre

diferentes zonas climáticas, vuelven a los experimentos de descomposición una herramienta prometedora.

Por otra parte, el hecho de que los sedimentos secos de las zonas inundables funcionen como refugios ecológicos para la fauna de los arroyos y como fuentes de organismos para la recolonización ha sido históricamente conocido, sin embargo se ha desestimado sistemáticamente (Stratchan *et al.*, 2015). La mayoría de estudios se han llevado a cabo en zonas mediterráneas, contándose solamente con un meta análisis en el que se incluye a otra zona climática, que es una zona árida (Stubbington y Datry, 2013). Estudios muy recientes muestran que en las zonas semiáridas la riqueza de especies de la comunidad potencial es mayor que en zonas templadas (Hay *et al.*, 2017), estos mismos estudios postulan que podría deberse a que en estas zonas los sedimentos secos son de particular importancia para la viabilidad de diversas poblaciones de invertebrados. Esto podría significar que si bien en nuestras latitudes son refugios utilizados, podrían no ser de gran importancia.

Los resultados de este trabajo indican que numerosos huevos de resistencia y otros estadios dormantes de especies de invertebrados son capaces de emerger de los sedimentos de la zona inundable de arroyos subtropicales. Los grupos que emergieron presentan diferentes estrategias de supervivencia a la desecación, algunos presentan huevos de resistencia, como los microcrustáceos, mientras que otros, como nemátodos, quironómidos y oligoquetos, tienen la capacidad de entrar en dormancia (Boulton & Lloyd, 1992; Williams, 2006).

En este experimento, los microcrustáceos estuvieron presentes desde el inicio del experimento, lo que va en concordancia con Nielsen *et al.* (2013) y Boulton & Lloyd (1992) a partir de investigaciones en sedimentos secos de arroyos de Australia, donde constataron que los microcrustáceos tienen una respuesta rápida a la rehidratación (de 24 a 48 horas).

A pesar de que la riqueza promedio por muestra fue baja en comparación con otros estudios (entre 1 y 4 taxa, cuando Hay *et al.*, 2017 identifican más de 20), esto podría deberse a la baja resolución taxonómica a la que se llegó, y es

posible que llegando a una mayor resolución como en la de Hay en que se identificaron hasta género los insectos, familia para otros artrópodos (nematodos y ostrácodos llegaron solo a filo como en nuestro caso), la comunidad recuperada tenga una riqueza similar. Dado que los máximos de riqueza mayores (7 taxones) sucedieron en todas las cuencas (forestadas y no forestadas) y en los tres tiempos muestreados durante el experimento, la riqueza taxonómica al nivel analizado no sería un indicador de utilidad en estos casos. Por otra parte, el arroyo Forestado Chico tuvo un comportamiento muy diferente en casi todos los patrones de emergencia de individuos, por lo que resulta difícil sacar conclusiones.

Si bien se predijo que la biomasa y densidad de los macroinvertebrados de la comunidad potencial aumentarían en sistemas forestados, debido al aumento de la concentración de nutrientes y materia orgánica que ingresan al cuerpo de agua (Angeler & García 2005, Stubbington *et al.*, 2013) al haber mayor erosión y escorrentía que en los sistemas de cuencas con pasturas, esto no fue lo que se encontró. Por el contrario, hubo mayor liberación de nitrógeno y de materia orgánica de los sedimentos de las cuencas de pastura mientras que la biomasa y densidad de la comunidad potencial no difirió significativamente en los arroyos con diferente uso del suelo. Esto sugiere que un aumento en los nutrientes y materia orgánica no causaría cambios en la biomasa y la densidad de la comunidad potencial. Stubbington *et al.* (2009) encontraron las comunidades potenciales cambiaron en su densidad y abundancia de emergencia según diferencias de temperatura del agua, y no con respecto a otras variables físicas o químicas.

En esta línea, tampoco se encontraron grupos exclusivos a un determinado uso del suelo, por lo que podemos decir que en la comunidad potencial de los arroyos estudiados no encontramos taxa que fueran intolerantes a las condiciones generadas por una cuenca forestada, al menos no al nivel taxonómico abordado.

A través del muestreo de la comunidad potencial pudimos obtener organismos, como algunos de los microcrustáceos que generalmente no son observados en las muestras de la comunidad activa de macroinvertebrados que colonizó sustratos vegetales pero sí forman parte de la comunidad y de los procesos del

ecosistema al estar en la columna de agua. Al igual que en esta tesis, en el trabajo de Hay *et al.* (2017) también encuentran que la superposición entre la comunidad activa mencionada y la potencial es parcial. Estos autores aclaran que especies de los grupos decápodos y hemípteros no se recuperan en la comunidad potencial, siendo dos de los taxa de la comunidad activa encontrada en la tesis (i.e. Aegla y Hemíptera).

Cabe destacar que en trabajos como el de Skinner (2001), se compara a la comunidad potencial de diferentes sistemas acuáticos y logran relacionarla con la salinidad del agua. Esta variable no se midió en este experimento, aunque no se detectaron variaciones significativas en la conductividad (variable muy correlacionada con la salinidad).

También en este caso caben consideraciones metodológicas. Los microcosmos utilizados fueron diseñados de manera tal de imitar la inundación natural, pero es posible que no se hayan logrado las condiciones óptimas para la emergencia de todos los propágulos presentes, sino solo de algunos. Sin embargo, también en condiciones naturales es probable que sólo una pequeña proporción de los organismos emerja en cualquier momento (De Stasio 1990; Hairston & Cáceres, 1996), y los organismos que responden a una inundación podrían no representar de manera precisa el número total de la comunidad potencial. Esto no los hace menos valiosos en su uso como indicadores de salud ecosistémica, pero podría ser útil comparar los resultados de las inundaciones sucesivas de sedimentos bajo un rango de condiciones de inundación. Las señales ambientales necesarias para terminar la dormancia (tales como ciclos de sequía, inundación, desecación, aire, temperatura y luz) pueden no haber ocurrido. Puede suceder que estados de resistencia pueden estar presentes en sedimentos de 20 días, pero no reciben las señales necesarias para emerger durante la rehidratación. En aguas temporales las señales de terminación de la dormancia no están limitadas al regreso del agua al hábitat (Williams, 2006). A su vez, cabe destacar que en nuestro país las lluvias tienen patrones muy irregulares (Renom *et al.*, 2011), por lo que las comunidades de macroinvertebrados pueden estar adaptadas a ello y responder a otros proxies ambientales.

Conclusiones y perspectivas

En forma contraria a lo esperado, no se encontró evidencia de efectos negativos de la forestación sobre la estructura y funcionamiento de arroyos subtropicales de bajo orden. Sin embargo, el bajo número de ecosistemas estudiados y la implementación de técnicas nuevas para el país no permiten que estas conclusiones sean determinantes, sino que deban ser consideradas como un primer acercamiento a la temática. Es destacable el hecho de que en los sistemas estudiados las plantaciones estaban a distancias mayores que las recomendadas (entre 70 y 100m) al cauce del arroyo, lo que previene que llegue hojarasca de las plantaciones a sistemas. El contenido de aceites volátiles de las hojas de eucaliptos (que aumenta cuanto más verdes sean las hojas) que podrían tener un efecto en el sistema, ya no llegarían. El análisis realizado podría realizarse en aquellas plantaciones que no cumplan con las condiciones recomendadas, de esta manera se podría evaluar el efecto de la zona buffer.

En relación con los experimentos de descomposición se concluye que las tasas de descomposición no tuvieron diferencias solamente en base al uso del suelo en las cuatro microcuencas estudiadas. Se considera que sería necesario continuar estudiando las tasas de descomposición de materia orgánica en un mayor número de sistema fluviales y poniendo a prueba la descomposición de otras especies vegetales nativas, con el fin de llegar a una mejor comparación con los procesos que están sucediendo con la descomposición de hojas de eucaliptos provenientes de los cultivos forestales en las cuencas. Una nota importante para futuros estudios es lo encontrados en torno a efemerópteros y oligoquetos donde los primeros tuvieron mayores abundancias totales en los arroyos de pastura y los oligoquetos tuvieron mayores abundancias en los arroyos forestados.

Con respecto al experimento de eclosión, se considera que, si bien este experimento no demostró diferencias entre las cuencas forestadas y no forestadas, es un antecedente importante para que se continúe estudiando a la comunidad potencial de macroinvertebrados de los arroyos, habiéndose evidenciado que es posible que emerja en nuestro territorio.

El hecho de que al muestrear la zona inundable se encuentre una comunidad potencial de macroinvertebrados acuáticos, remarca el vínculo entre la zona riparia y los sistemas fluviales, resignificando la importancia de la conectividad lateral de los cauces de agua con las zonas inundables, y su rol como lugares capaces de brindar servicios ecosistémicos.

Bibliografía

- Abelho, M. & Graça, M.A.S., 1996. Effects of eucalyptus afforestation on leaf litter dynamics and macroinvertebrate community structure of streams in Central Portugal. *Hydrobiologia* pp.195–204.
- Abril M., Muñoz I., Casas-Ruiz J.P., Gómez-Gener L., Barceló M., Oliva F., Menéndez M. 2015. Effects of water flow regulation on ecosystem function in a Mediterranean river network assessed by wood decomposition. *Science of the Total Environment* 517, pp 57-65.
- Aghaïndum, A. G., Achuo, E. D., & Menbohan, F., 2016. Chironomid bio-ecology in an anthropized aquatic ecosystem in Yaounde (Cameroon): community diversity and relationship with the environmental variables of the water system. *Entomology and Applied Science Letters*, 3(5), 196-203.
- Albariño, R.J. & Balseiro, E.G., 2002. Leaf litter breakdown in Patagonian streams: native versus exotic trees and the effect of invertebrate size. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 12(2), pp.181-192.
- Almeida, A.C., Smethurst, P.J., Siggins, A., Cavalcante, R.B. and Borges, N., 2016. Quantifying the effects of Eucalyptus plantations and management on water resources at plot and catchment scales. *Hydrological Processes*,30(25), pp.4687-4703.
- Altermatt, F., Seymour, M., Martinez, N., 2013. River network properties shape α -diversity and community similarity patterns of aquatic insect communities across major drainage basins. *Journal of Biogeography*, 40(12), pp.2249-2260.
- Andréassian, V., 2004. Waters and forests: from historical controversy to scientific debate. *Journal of Hydrology*,291(1), pp.1-27.
- Angeler, D.G. & García, G., 2005. Using emergence from soil propagule banks as indicators of ecological integrity in wetlands: advantages and limitations. *Journal of the North American Benthological Society*, 24(4), pp.740–752.
- Armitage, P.D., 1995. Chironomidae as food. En *The Chironomid* pp. 423-435. Springer Netherlands.
- Astudillo, M.R., Novelo-Gutiérrez, R., Vázquez, G., García-Franco, J.G., Ramírez, A., 2016. Relationships between land cover, riparian vegetation, stream characteristics, and aquatic insects in cloud forest streams, Mexico. *Hydrobiologia*,768(1), pp.167-181.
- Bain, M.B. & N.J. Stevenson (ed.). 1999. Aquatic habitat assessment: common methods. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland
- Begon M, Townsend CR, Harper JL 2006 Ecology, 4th edn. Blackwell, Oxford Benda *et al.*, 2004
- Benfield, E.F., Fritz, K.M. and Tiegs, S.D., 2017. Leaf-Litter Breakdown. *Methods in Stream Ecology: Volume 2: Ecosystem Function*, p.71.
- Bellmore, J.R., Benjamin, J.R., Newsom, M., Bountry, J.A. and Dombroski, D., 2017. Incorporating food web dynamics into ecological restoration: a modeling approach for river ecosystems. *Ecological Applications*, 27(3), pp.814-832.
- Bärlocher, F. & Graça, M.A., 2002. Exotic riparian vegetation lowers fungal diversity but not leaf decomposition in Portuguese streams. *Freshwater Biology*, 47(6), pp.1123-1135.
- Boulton, A.J. & Lloyd, L.N., 1992. Flooding frequency and invertebrate emergence from dry floodplain sediments of the River Murray, Australia. *River Research and Applications*, 7(2), pp.137-151.
- Boulton, A. J. 2007 "Hyporheic rehabilitation in rivers: restoring vertical connectivity. *Freshwater Biology* 52, (4)632-650.
- Brock, M.A., Nielsen, D.L., Shiel, R.J., Green, J.D. & Langley, J.D., 2003. Drought and aquatic community resilience: the role of eggs and seeds in sediments of temporary wetlands. *Freshwater Biology*, 48(7), pp.1207-1218.
- Bun & Davies 2000

- Bruder, A., Schindler, M.H., Moretti, M.S. & Gessner, M.O., 2014. Litter decomposition in a temperate and a tropical stream: the effects of species mixing, litter quality and shredders. *Freshwater Biology*, 59(3), pp.438-449.
- Bunn, S.E. & Davies, P.M., 2000. Biological processes in running waters and their implications for the assessment of ecological integrity. *Hydrobiologia*, 422, pp.61-70.
- Callisto, M., Graça, M., Ferreira, V. & Goncalves Jr, J.F., 2015. Microbial colonization and litter decomposition in a Cerrado stream is limited by low dissolved nutrient concentration. *Limnetica*, 34(2), pp.283-292.
- Canhoto, C. & Graça, M.A.S., 1995. Food value of introduced eucalypt leaves for a Mediterranean stream detritivore: *Tipula lateralis*. *Freshwater Biology*, 34(2), pp.209-214.
- Canhoto, C. & Graça, M.A.S., 2008. Interactions between fungi (aquatic hyphomycetes) and invertebrates. *Novel Techniques and Ideas in Mycology. Fungal Diversity Research Series. University of Hong Kong*, pp.205-325.
- Canhoto, C. & Laranjeira, C., 2007. Leachates of *Eucalyptus globulus* in intermittent streams affect water parameters and invertebrates. *International Review of Hydrobiology*, 92(2), pp.173-182.
- Celeste Galizzi, M. and Marchese, M., 2009. Invertebrate colonization on *Eucalyptus camaldulensis* Dehnhardt leaf litter breakdown in an anabranch of the Middle Parana River. *Hidrobiologica*, 19(2), pp.141-149.
- Chalar, G., Arocena, R., Pacheco, J.P. & Fabián, D., 2011. Trophic assessment of streams in Uruguay: a trophic State Index for Benthic Invertebrates (TSI-BI). *Ecological Indicators*, 11(2), pp.362-369.,
- Chang, T., Gao, C., Ye, C., Li, C. & Liu, X., 2017. Bioassessment of sediment quality using macrofauna in the wetlands of lake buffer zone of Ziiushan Bay, Taihu lake, China. *Fresenius environmental bulletin* 26(3), pp.2410-2421
- Chin, A., 2006. Urban transformation of river landscapes in a global context. *Geomorphology*, 79(3), pp.460-487.
- Chutter, F.M., 1969. The effects of silt and sand on the invertebrate fauna of streams and rivers. *Hydrobiologia*, 34(1), pp.57-76.
- Cordone, A.J. & Kelley, D.W., 1961. *The influences of inorganic sediment on the aquatic life of streams*. California Department of Fish and Game.
- Cote, D., Kehler, D.G., Bourne, C. & Wiersma, Y.F., 2009. A new measure of longitudinal connectivity for stream networks. *Landscape Ecology*, 24(1), pp.101-113.
- Cummins, K.W. & Lauff, G.H., 1969. The influence of substrate particle size on the microdistribution of stream macrobenthos. *Hydrobiologia*, 34(2), pp.145-181.
- Davies, J.N. & Boulton, A.J., 2009. Great house, poor food: effects of exotic leaf litter on shredder densities and caddisfly growth in 6 subtropical Australian streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 28(2), pp.491-503.
- Dangles, O. J., & Guérol, F. A., 2000. Structural and functional responses of benthic macroinvertebrates to acid precipitation in two forested headwater streams (Vosges Mountains, northeastern France). *Hydrobiologia*, 418(1), 25-31.
- Dodds, W.K., Jones, J.R. and Welch, E.B., 1998. Suggested classification of stream trophic state: distributions of temperate stream types by chlorophyll, total nitrogen, and phosphorus. *Water Research*, 32(5), pp.1455-1462.
- Dudgeon, D. & Corlett, R., 1994. *Hills and streams: an ecology of Hong Kong* (Vol. 1). Hong Kong University Press.
- Elosegi, A. & Díez, J., 2009. La vegetación terrestre asociada al río: el bosque de ribera. *Conceptos y técnicas en ecología fluvial. Fundación BBVA, España*, pp.311-321.
- Farley, K.A., Piñeiro, G., Palmer, S.M., Jobbágy, E.G. & Jackson, R.B., 2008. Stream acidification and base cation losses with grassland afforestation. *Water Resources Research*, 44(7).
- Feio, M.J., Alves, T., Boavida, M., Medeiros, A. & Graça, M.A.S., 2010. Functional indicators of stream health: a river-basin approach. *Freshwater Biology*, 55(5), pp.1050-1065.

- Fenoglio, S., Bo, T., Cucco, M. & Malacarne, G., 2007. Response of benthic invertebrate assemblages to varying drought conditions in the Po river (NW Italy). *Italian Journal of Zoology*, 74(2), pp.191-201.
- Ferreira, V., Gulis, V. & Graça, M.A., 2006. Whole-stream nitrate addition affects litter decomposition and associated fungi but not invertebrates. *Oecologia*, 149(4), pp.718-729
- Ferreira, V. & Canhoto, C., 2014. Effect of experimental and seasonal warming on litter decomposition in a temperate stream. *Aquatic sciences*, 76(2), pp.155-163.
- 1 Ferreira, V., Larrañaga, A., Gulis, V., Basaguren, A., Elozegi, A., Graça, M.A. & Pozo, J., 2015. The effects of eucalypt plantations on plant litter decomposition and macroinvertebrate communities in Iberian streams. *Forest Ecology and Management* 335, pp.129-138.
- 2 Ferreira, V., Castagneyrol, B., Koricheva, J., Gulis, V., Chauvet, E. & Graça, M.A., 2015. A meta-analysis of the effects of nutrient enrichment on litter decomposition in streams. *Biological Reviews*, 90(3), pp.669-688.
- Finn, D.S., Bonada, N., Múrria, C. & Hughes, J.M., 2011. Small but mighty: headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(4), pp.963-980.
- Friberg, N., Bonada, N., Bradley, D.C., Dunbar, M.J., Edwards, F.K., Grey, J., Hayes, R.B., Hildrew, A.G., Lamouroux, N., Trimmer, M. & Woodward, G.U.Y., 2011. Biomonitoring of human impacts in freshwater ecosystems: the good, the bad and the ugly. *Advances in Ecological Research*, 44, pp.1-68.
- Frissell, C.A. & Bayles, D., 1996. Ecosystem management and the conservation of aquatic biodiversity and ecological integrity. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 32(2), pp.229-240.
- Gao, X., Niu, C., Chen, Y. & Yin, X., 2014. Spatial heterogeneity of stream environmental conditions and macroinvertebrates community in an agriculture dominated watershed and management implications for a large river (the Liao River, China) basin. *Environmental monitoring and assessment*, 186(4), pp.2375-2391.
- Gessner, M.O. & Chauvet, E., 2002. A case for using litter breakdown to assess functional stream integrity. *Ecological applications*, 12(2), pp.498-510.
- González, J.M., Mollá, S., Roblas, N., Descals, E., Moya, O. & Casado, C., 2013. Small dams decrease leaf litter breakdown rates in Mediterranean mountain streams. *Hydrobiologia*, 712(1), pp.117-128.
- González-Bergonzoni, I., Jeppesen, E., Vidal, N., Teixeira-de Mello, F., Goyenola, G., López-Rodríguez, A. & Meerhoff, M., 2016. Potential drivers of seasonal shifts in fish omnivory in a subtropical stream. *Hydrobiologia*, 768(1), pp.183-196.
- González-Bergonzoni, I., Meerhoff, M., Davidson, T.A., 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*, 15(3), pp.492-503.
- Graça, M.A., Ferreira, V., Canhoto, C., Encalada, A.C., Guerrero-Bolaño, F., Wantzen, K.M. & Boyero, L., 2015. A conceptual model of litter breakdown in low order streams. *International Review of Hydrobiology*, 100(1), pp.1-12.
- Graça, M.A., Bärlocher, F. & Gessner, M.O. eds., 2005. *Methods to study litter decomposition: a practical guide*. Springer Science & Business Media.
- Graça, M.A., Pozo, J., Canhoto, C. & Elozegi, A., 2002. Effects of Eucalyptus plantations on detritus, decomposers, and detritivores in streams. *The Scientific World Journal*, 2, pp.1173-1185.

- Gregory, S. V., Swanson F.J., Mc Kee A,y Cummins K., 1991. An Ecosystem Perspective of Riparian Zones. *BioScience*, 41(8), pp.540–551.
- Hairston, N.G. y Cáceres, C.E., 1996. Distribution of crustacean diapause: micro-and macroevolutionary pattern and process. *Hydrobiologia*, 320(1-3), pp.27-44.
- Hay, S.E., Jenkins, K.M. & Kingsford, R.T., Diverse invertebrate fauna using dry sediment as a refuge in semi-arid and temperate Australian rivers. *Hydrobiologia*, pp.1-15.
- Hynes H.B.N., 1975. The stream and its valley. *Verh Internat. Verein. Limnol.* 19, pp 1-15
- Ingold, C.T., 1942. Aquatic hyphomycetes of decaying alder leaves. *Transactions of the British Mycological Society*, 25(4), pp.339IN1-417IN6.
- Iroumé, A., Mayen, O. & Huber, A., 2006. Runoff and peak flow responses to timber harvest and forest age in southern Chile. *Hydrological Processes*, 20(1), pp.37-50.
- Jobbagy, E.G., Baldi, G. & Noretto, M.D., 2011. Tree plantation in South America and the water cycle: impacts and emergent opportunities. In *Forests in Development: A Vital Balance* (pp. 53-63). Springer Netherlands.
- Johnson, R.K., Angeler, D.G., Hallstan, S., Sandin, L. & McKie, B.G., 2017. Decomposing multiple pressure effects on invertebrate assemblages of boreal streams. *Ecological Indicators*, 77, pp.293-303.
- Junk, W.J., 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. *Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity*, pp.47-64. Kalff, J., 2002. *Limnology: inland water ecosystems* (No. 504.45 KAL).
- Karr, J.R., 1991. Biological integrity: A long-neglected aspect of water resource management. *Ecological applications*, 1(1), pp.66-84.
- Keddy, P.A., Lee, H.T. & Wisheu, I.C., 1993. Choosing indicators of ecosystem integrity: wetlands as a model system. *Ecological integrity and the management of ecosystems*, pp.61-80.
- Koroleff, F., 1979. The general chemical analysis methods of seawater.
- Kuzmanovic, M., Dolédec, S., de Castro-Catala, N., Ginebreda, A., Sabater, S., Muñoz, I. and Barceló, D., 2017. Environmental stressors as a driver of the trait composition of benthic macroinvertebrate assemblages in polluted Iberian rivers. *Environmental Research*, 156, pp.485-493.
- Larrañaga, A., Basaguren, A. & Pozo, J., 2009. Impacts of *Eucalyptus globulus* plantations on physiology and population densities of invertebrates inhabiting Iberian Atlantic streams. *International Review of Hydrobiology*, 94(4), pp.497-511.
- Lecerf, A., Usseglio-Polatera, P., Charcosset, J.Y., Lambrigot, D., Bracht, B. & Chauvet, E., 2006. Assessment of functional integrity of eutrophic streams using litter breakdown and benthic macroinvertebrates. *Archiv für Hydrobiologie*, 165(1), pp.105-126.
- Lee, A., Cho, S., Kang, D. K., & Kim, S., 2014. Analysis of the effect of climate change on the Nakdong river stream flow using indicators of hydrological alteration. *Journal of Hydro-environment Research*, 8(3), 234-247.
- Lidman, J., Jonsson, M., Burrows, R.M., Bundschuh, M. & Sponseller, R.A., 2017. Composition of riparian litter input regulates organic matter decomposition: Implications for headwater stream functioning in a managed forest landscape. *Ecology and Evolution*, 7(4), pp.1068-1077.
- Little, C., Cuevas, J.G., Lara, A., Pino, M. & Schoenholtz, S., 2015. Buffer effects of streamside native forests on water provision in watersheds dominated by exotic forest plantations. *Ecohydrology*, 8(7), pp.1205-1217.
- López-Rodríguez, A.A.L.R., 2012. *Rol de los macroinvertebrados bentónicos en la trama trófica de un arroyo de planicie (Florida-Uruguay)* (No. 504.45 LOP).
- Lopez, R. D., 2017. *Remote Sensing for Landscape Ecology: New Metric Indicators*. CRC Press.
- Lopretto, E.C. & Tell, G., 1995. *Ecosistemas de aguas continentales*. Ediciones Sur.
- Lorion, C.M. & Kennedy, B.P., 2009. Riparian forest buffers mitigate the effects of deforestation on fish assemblages in tropical headwater streams. *Ecological Applications*, 19(2), pp.468-479.

- Maderna, E.U., 2013. Regresión lineal múltiple: estimación y propiedades Universidad de Valencia Versión09-2013.
<http://www.uv.es/=uriel/3%20Regresion%20lineal%20multiple%20estimacion%20y%20propiedades.pdf>
- Márquez, J.A., Cibils, L., Principe, R.E. & Albariño, R.J., 2015. Stream macroinvertebrate communities change with grassland afforestation in central Argentina. *Limnological Ecology and Management of Inland Waters*, 53, pp.17-25.
- Merritt, R.W. & Lawson, D.L., 1979. Leaf litter processing in floodplain and stream communities. *General technical report WO-US Department of Agriculture, Forest Service*.
- Meyer, J.L. & Wallace, J.B., 2001. Lost linkages and lotic ecology: rediscovering small streams. *Ecology: Achievement and challenge*, 295317.
- Moore, J.W., 2006. Animal ecosystem engineers in streams. *AIBS Bulletin*, 56(3), pp.237-246.
- Mulholland, P.J. & Rosemond, A.D., 1992. Periphyton response to longitudinal nutrient depletion in a woodland stream: evidence of upstream-downstream linkage. *Journal of the North American Benthological Society*, 11(4), pp.405-419.
- Murphy, J. S. & Riley, J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica chimica acta*, 27, pp.31-36
- Murphy, J.F., Jones, J.I., Arnold, A., Duerdoth, C.P., Pretty, J.L., Naden, P.S., Sear, D.A. & Collins, A.L., 2017. Can macroinvertebrate biological traits indicate fine-grained sediment conditions in streams? *River Research and Applications*.
- Neres-Lima, V., Machado-Silva, F., Baptista, D.F., Oliveira, R., Andrade, P.M., Oliveira, A.F., Sasada-Sato, C.Y., Silva-Junior, E.F., Feijó-Lima, R., Angelini, R. & Camargo, P.B., 2017. Allochthonous and autochthonous carbon flows in food webs of tropical forest streams. *Freshwater Biology*, 62(6), pp.1012-1023.
- Nielsen, D.L., Podnar, K., Watts, R.J. & Wilson, A.L., 2013. Empirical evidence linking increased hydrologic stability with decreased biotic diversity within wetlands. *Hydrobiologia*, 708(1), pp.81-96.
- Nosetto, M.D., Jobbagy, E.G. & Paruelo, J.M., 2005. Land-use change and water losses: the case of grassland afforestation across a soil textural gradient in central Argentina. *Global Change Biology*, 11(7), pp.1101-1117.
- Oliveira, J.M., Fernandes, F. & Ferreira, M.T., 2016. Effects of forest management on physical habitats and fish assemblages in Iberian eucalypt streams. *Forest Ecology and Management* 363, pp.1-10.
- Ometo, J.P.H., Martinelli, L.A., Ballester, M.V., Gessner, A., Krusche, A.V., Victoria, R.L. & Williams, M., 2000. Effects of land use on water chemistry and macroinvertebrates in two streams of the Piracicaba river basin, south-east Brazil. *Freshwater Biology*, 44(2), pp.327-337.
- Petersen, R.C. & Cummins, K.W., 1974. Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater biology*, 4(4), pp.343-368.
- Pozo, J., Basaguren, A., Elosegui, A., Molinero, J., Fabre, E. & Chauvet, E., 1998. Afforestation with *Eucalyptus globulus* and leaf litter decomposition in streams of northern Spain. *Hydrobiologia*, 373, pp.101-110.
- Pusey, B.J. & Arthington, A.H., 2003. Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: a review. *Marine and Freshwater Research*, 54(1), pp.1-16.
- R Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL (<http://www.R-project.org/>).
- Reddy, M. V., & Rao, B. M. 1991. Benthic macroinvertebrates as indicators of organic pollution of aquatic ecosystems in a semiarid tropical urban system. *Bioindicators and Environmental Management*, 65-77.

- Renom, M., Rusticucci, M., & Barreiro, M., 2011. Multidecadal changes in the relationship between extreme temperature events in Uruguay and the general atmospheric circulation. *Climate Dynamics*, 37(11-12), 2471-2480.
- Ríos-Touma, B., Encalada, A.C. & Prat Fornells, N., 2011. Macroinvertebrate Assemblages of an Andean High-Altitude Tropical Stream: The Importance of Season and Flow. *International review of hydrobiology*, 96(6), pp.667-685.
- Rueda-Delgado, G., Wantzen, K.M. & Tolosa, M.B., 2006. Leaf-litter decomposition in an Amazonian floodplain stream: effects of seasonal hydrological changes *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1), pp.233-249.
- Rusticucci, M., Marengo, J., Penalba, O., & Renom, M., 2010. An intercomparison of model-simulated in extreme rainfall and temperature events during the last half of the twentieth century. Part 1: mean values and variability. *Climatic Change*, 98(3-4), 493-508.
- Reinhart, K.O. & VandeVoort, R., 2006. Effect of native and exotic leaf litter on macroinvertebrate communities and decomposition in a western Montana stream. *Diversity and Distributions*, 12(6), pp.776-781.
- Roth, N.E., Allan, J.D. & Erickson, D.L., 1996. Landscape influences on stream biotic integrity assessed at multiple spatial scales. *Landscape ecology*, 11(3), pp.141-156..
- Seoane, J., ¿ Modelos mixtos (lineales)? Una introducción para el usuario temeroso.
- Shannon, C.E. & Weaver, W., 1998. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois press.
- Silva, D.M.L.D., Ometto, J.P.H.B., Lobo, G.D.A., Lima, W.D.P., Scaranello, M.A., Mazzi, E. and Rocha, H.R.D., 2007. Can land use changes alter carbon, nitrogen and major ion transport in subtropical Brazilian streams? *Scientia Agricola*, 64(4), pp.317-324.
- Silveira, L. & Alonso, J., 2009. Runoff modifications due to the conversion of natural grasslands to forests in a large basin in Uruguay. *Hydrological Processes*, 23(2), pp.320-329.
- Silveira, L., Alonso, J. & Martínez, L., 2006. Efecto de las plantaciones forestales sobre el recurso agua en el Uruguay. *Agrociencia*, 10(2), pp.75-93.
- Silveira, L., Gamazo, P., Alonso, J. and Martínez, L., 2016. Effects of afforestation on groundwater recharge and water budgets in the western region of Uruguay. *Hydrological Processes*, 30(20), pp.3596-3608.
- Skinner, R., Sheldon, F. & Walker, K.F., 2001. Propagules in dry wetland sediments as indicators of ecological health: effects of salinity. *River Research and Applications*, 17(2), pp.191-197.
- Strahler, A.N., 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 38(6), pp.913-920.
- Strayer, D.L. & Dudgeon, D., 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), pp.344-358.
- Strickland, J.D. & Parsons, T.R., 1972. A practical handbook of seawater analysis.
- Stubbington, R., Greenwood, A.M., Wood, P.J., Armitage, P.D., Gunn, J. & Robertson, A.L., 2009. The response of perennial and temporary headwater stream invertebrate communities to hydrological extremes. *Hydrobiologia*, 630(1), pp.299-312.
- Stubbington, R. & Datry, T., 2013. The macroinvertebrate seedbank promotes community persistence in temporary rivers across climate zones. *Freshwater Biology*, 58(6), pp.1202-1220.
- Stubbington, R., Boulton, A.J., Little, S. & Wood, P.J., 2014. Changes in invertebrate assemblage composition in benthic and hyporheic zones during a severe suprasonal drought. *Freshwater Science*, 34(1), pp.344-354.
- Suárez C., 2011. Estudio comparativo de ecosistemas lóticos de cuencas con usos agropecuarios contrastantes mediante fraccionamiento isotópico de carbono y nitrógeno. Tesis de grado. Facultad de Ciencias, Universidad de la República.
- Svanbäck, R. & Persson, L., 2004. Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *Journal of Animal Ecology*, 73(5), pp.973-982.

- Szczerbińska, N. & Gałczyńska, M., 2015. Biological methods used to assess surface water quality. *Archives of Polish Fisheries*, 23(4), pp.185-196.
- Tank, J.L., Rosi-Marshall, E.J., Griffiths, N.A., Entekin, S.A. & Stephen, M.L., 2010. A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), pp.118-146.
- Tauber, C.A. & Tauber, M.J., 1981. Insect seasonal cycles: genetics and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12(1), pp.281-308.
- Thomas, S.M., Griffiths, S.W. & Ormerod, S.J., 2016. Beyond cool: adapting upland streams for climate change using riparian woodlands. *Global change biology*, 22(1), pp.310-324
- Thorp, J.H. & Delong, M.D., 1994. The riverine productivity model: an heuristic view of carbon sources and organic processing in large river ecosystems. *Oikos*, pp.305-308.
- Thorp, J.H., Thoms, M.C. & Delong, M.D., 2006. The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications*, 22(2), pp.123-147.
- Tronstad, L.M., Tronstad, B.P. & Benke, A.C., 2005. Invertebrate responses to decreasing water levels in a subtropical river floodplain wetland. *Wetlands*, 25(3), pp.583-593.
- Vinuesa P, 2016. Regresión lineal simple y polinomial: teoría y práctica. http://www.ccg.unam.mx/~vinuesa/R4biosciences/docs/Tema9_regresion.pdf
- Vogt, K., Gordon, J., Wargo, J., Vogt, D., Asbjornsen, H., Palmiotto, P. A., & Witten, E., 2013. *Ecosystems: balancing science with management*. Springer Science & Business Media.
- Von Schiller, D., Martí, E., Riera, J.L., Ribot, M., Marks, J.C. & Sabater, F., 2008. Influence of land use on stream ecosystem function in a Mediterranean catchment. *Freshwater Biology*, 53(12), pp.2600-2612.
- Webster, J.R. & Benfield, E.F., 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual review of ecology and systematics* 17(1), pp.567-594.
- Wilcoxon, F., 1945. Individual comparisons by ranking methods. *Biometrics bulletin*, 1(6), pp.80-83.
- Williams, D.D., 2006. *The Biology of Temporary Waters*. Oxford University Press, Oxford.
- Wood, P.J. & Armitage, P.D., 1997. Biological effects of fine sediment in the lotic environment. *Environmental management*, 21(2), pp.203-217.
- Young, R.G., Matthaei, C.D. & Townsend, C.R., 2008. Organic matter breakdown and ecosystem metabolism: functional indicators for assessing river ecosystem health. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(3), pp.605-625.
- Zar, J., H. 1999. *Bioestatistical Analysis*. 4 ed. Prentice-Hall In., Upper Saddle River, New Jersey, 663p.

Anexo de tablas

Las tablas correspondientes a los parámetros de los modelos mixtos no fueron incluidas en el texto de la tesis para agilizar la lectura, por lo que son expuestas en este anexo.

Tabla 6. Comparación de evoluciones para el pH. Parámetros de los modelos.

	gl	log(Verosimilitud)	Estadístico	p-valor
modelo 1	7	-0,824		
modelo 2	11	4,143	9,93	0,041

Tabla 7. Comparación de evoluciones para la conductividad. Parámetros de los modelos

	GI	log(Verosimilitud)	Estadístico	p-valor
modelo 1	7	-443,15		
modelo 2	11	-423,58	39,15	<0.001

Tabla 8. Comparación de evoluciones para la alcalinidad. Parámetros de los modelos

	gl	log(Verosimilitud)	Estadístico	p-valor
modelo 1	7	-413,44		
modelo 2	11	-380,81	65,27	<0.001

Tabla 9. Comparación de evoluciones para la concentración de nitrógeno. Parámetros de los modelos

	GI	log(Verosimilitud)	Estadístico	p-valor
modelo 1	7	-795		
modelo 2	11	-691,46	11,05	0,26

Tabla 10. Coeficientes del modelo incluyendo todas las observaciones (modelo completo) y sin incluir la observación 6 que es atípica.

	Estimación	error estándar	T	p-valor
Datos completos				
Constant	227,67	63,08	3,61	0,001
Fósforo	4,76	1,13	4,23	0,0001
Sin observacion influyente				
Constant	366,49	60,88	6,02	0,000
Fósforo	1,94	1,13	1,72	0,094

Tabla 11. Parámetros del modelo estimado para la variación temporal de la proporción de descomposición. En negrita se marcan los valores significativos

	Gl	F	p valor
f(t)	3	384,411	< 0,001
Sustrato	1	22,505	0,004
Cuenca	1	3,937	0,049
Tamaño	1	1,767	0,185
f(t) * sustrato	3	6,495	0,000
f(t) * Cuenca	3	0,618	0,604
sustrato * Cuenca	1	1,630	0,203
f(t) * tamaño	3	6,218	0,000
sustrato * tamaño	1	10,314	0,002
cuenca * tamaño	1	2,605	0,108
f(t) * sustrato * Cuenca	3	10,292	0,002
f(t) * sustrato * tamaño	3	2,176	0,092
f(t) * cuenca * tamaño	3	0,372	0,774
sustrato * cuenca * tamaño	1	2,515	0,114
f(t) * sustrato * cuenca * tamaño	3	3,040	0,030

Tabla 12. Parámetros del modelo estimado para la variación temporal de la tasa de descomposición. En negrita y en gris se marcan los valores significativos

	Gl	F	p valor
f(t)	3	210,031	< 0,001
Sustrato	1	14,265	< 0,001
Cuenca	1	2,975	0,086
Tamaño	1	0,717	0,398
f(t) * sustrato	3	1,873	0,135
f(t) * Cuenca	3	3,763	0,012
sustrato * Cuenca	1	6,533	0,011
f(t) * tamaño	3	2,789	0,042
sustrato * tamaño	1	0,120	0,729

cuenca * tamaño	1	4,717	0,031
f(t) * sustrato * Cuenca	3	7,403	< 0,001
f(t) * sustrato * tamaño	3	2,212	0,088
f(t) * cuenca * tamaño	3	1,254	0,291
sustrato * cuenca * tamaño	1	0,005	0,945
f(t) * sustrato * cuenca * tamaño	3	2,559	0,056

Tabla 13. Test de cociente de verosimilitud para hipótesis sobre aporte de caudal y/o temperatura

	GI	Estadístico F	p-valor
modelo con temperatura y caudal	204		
modelo original	208	2,008	0,09467

Tabla 14. Modelo estimado para la variación temporal de la abundancia (modelo clásico comparado con el que se le agrega la abundancia).

	GI	F	p valor
f(t)	3	5,861	0,032
Sustrato	1	3,172	0,077
Cuenca	1	0,126	0,723
Tamaño	1	71,79	<.001
f(t) * sustrato	3	0,528	0,664
f(t) * Cuenca	3	5,837	<.001
sustrato * Cuenca	1	0,012	0,913
f(t) * tamaño	3	1,553	0,203
sustrato * tamaño	1	0,246	0,620
cuenca * tamaño	1	0,785	0,377
f(t) * sustrato * Cuenca	3	0,319	0,812
f(t) * sustrato * tamaño	3	0,078	0,972
f(t) * cuenca * tamaño	3	4,750	0,003
sustrato * cuenca * tamaño	1	0,082	0,776
f(t) * sustrato * cuenca * tamaño	3	0,801	0,495

Tabla 15. Efecto de temperatura y/o caudal sobre la abundancia

	GI	log(verosimilitud)	F	p-valor
modelo con temperatura y caudal	38	-1034,186		
modelo original	34	-1035,338	2,30407	0,68

Tabla 16. Modelo estimado para la variación temporal de los Efemerópteros

	GI	F	p valor
f(t)	3	6,615	<.001
Sustrato	1	0,323	0,572

Cuenca	1	4,786	0,034
Tamaño	1	50,748	<.001
f(t) * sustrato	3	0,115	0,951
f(t) * Cuenca	3	8,098	<.001
sustrato * Cuenca	1	0,105	0,747
f(t) * tamaño	3	4,553	0,007
sustrato * tamaño	1	0,319	0,575
cuenca * tamaño	1	6,990	0,011
f(t) * sustrato * cuenca	3	0,446	0,721
f(t) * sustrato * tamaño	3	0,079	0,971
f(t) * cuenca * tamaño	3	6,987	0,001
sustrato * cuenca * tamaño	1	0,056	0,815
f(t) * sustrato * cuenca * tamaño	3	0,643	0,591

Tabla 17 Modelo estimado para la evolución de la Quironómidos

	gl	F	p valor
f(t)	3	5,242	0,003
Sustrato	1	0,350	0,557
Cuenca	1	0,838	0,364
Tamaño	1	2,516	0,119
f(t) * sustrato	3	0,027	0,994
f(t) * Cuenca	3	0,328	0,805
sustrato * cuenca	1	0,306	0,583
f(t) * tamaño	3	2,368	0,082
sustrato * tamaño	1	0,319	0,575
cuenca * tamaño	1	0,402	0,529
f(t) * sustrato * Cuenca	3	0,096	0,962
f(t) * sustrato * tamaño	3	0,452	0,717
f(t) * cuenca * tamaño	3	1,074	0,369
sustrato * cuenca * tamaño	1	0,139	0,711
f(t) * sustrato * cuenca * tamaño	3	1,266	0,297

Tabla 18. Modelo estimado para la variación temporal de la riqueza

	gl	F	p valor
f(t)	3	5,857	0,032
Sustrato	1	2,647	0,106
Cuenca	1	5,075	0,026
Tamaño	1	41,37	<.001
f(t) * sustrato	3	0,636	0,593
f(t) * Cuenca	3	1,955	0,122
sustrato * Cuenca	1	0,056	0,814
f(t) * tamaño	3	0,945	0,420

sustrato * tamaño	1	2,305	0,131
cuenca * tamaño	1	5,110	0,025
f(t) * sustrato * Cuenca	3	1,900	0,131
f(t) * sustrato * tamaño	3	0,387	0,763
f(t) * cuenca * tamaño	3	0,771	0,512
sustrato * cuenca * tamaño	1	0,214	0,645
f(t) * sustrato * cuenca * tamaño	3	0,809	0,490

Tabla 19. Efecto de temperatura y/o caudal sobre la riqueza. Comparación entre el modelo que las toma en cuenta y el modelo original

	GI	log(verosimilitud)	Estadístico	p-valor
modelo con temperatura y caudal	38	-439,051		
modelo original	34	-440,690	3,280	0,512

Tabla 20. Modelo estimado para la variación temporal de la densidad

	gl	F	p valor
f(t)	3	11,001	<.001
Sustrato	1	4,926	0,031
Cuenca	1	0,082	0,776
Tamaño	1	40,468	<.001
f(t) * sustrato	3	0,881	0,458
f(t) * Cuenca	3	3,824	0,016
sustrato * cuenca	1	0,599	0,443
f(t) * tamaño	3	1,765	0,167
sustrato * tamaño	1	1,791	0,187
cuenca * tamaño	1	2,728	0,105
f(t) * sustrato * Cuenca	3	0,954	0,423
f(t) * sustrato * tamaño	3	3,545	0,022
f(t) * cuenca * tamaño	3	3,984	0,013
sustrato * cuenca * tamaño	1	2,100	0,154
f(t) * sustrato * cuenca * tamaño	3	0,558	0,646

Tabla 21 Efecto de la temperatura y el caudal sobre la densidad de macroinvertebrados

	GI	log(verosimilitud)	Estadístico	p-valor
modelo con temperatura y caudal	38	-439,051		
modelo original	34	-440,690	3,280	0,512

Tabla 22 - Modelo estimado para la variación temporal de la equitatividad

	GI	F	p valor
f(t)	3	17,516	<.001
Sustrato	1	0,491	0,485

Cuenca	1	0,022	0,883
Tamaño	1	47,972	<.001
f(t) * sustrato	3	0,335	0,800
f(t) * Cuenca	3	1,878	0,135
sustrato * Cuenca	1	0,151	0,698
f(t) * tamaño	3	0,595	0,619
sustrato * tamaño	1	0,028	0,868
cuenca * tamaño	1	0,185	0,668
f(t) * sustrato * Cuenca	3	1,300	0,276
f(t) * sustrato * tamaño	3	1,923	0,127
f(t) * cuenca * tamaño	3	3,609	0,015
sustrato * cuenca * tamaño	1	2,232	0,137
f(t) * sustrato * cuenca * tamaño	3	0,793	0,499
