



AGENCIA NACIONAL
DE INVESTIGACIÓN
E INNOVACIÓN



iibce
INSTITUTO DE
INVESTIGACIONES
BIOLÓGICAS
CLEMENTE
ESTABLE



CENUR
Litoral Norte



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

**Tesis para optar por el título de Magister en Ciencias Biológicas, subárea
Ecología y Evolución
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)**

**Efectos del uso del suelo en la comunidad de peces
de los arroyos de la cuenca del Río Negro**

Lic. Patricia Sandes Weisbach

Orientador: Dr. Iván González-Bergonzoni

Laboratorio de Ecología Fluvial, Departamento de Ciencias Biológicas, CENUR

Litoral Norte sede Paysandú

Departamento de Ecología y Biología Evolutiva, Instituto de Investigaciones

Biológicas Clemente Estable (IIBCE)

Dedicado a mis abuelos; Enriqueta y Gilberto.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a Iván, por orientarme, por la paciencia y las enseñanzas.

Gracias a Danilo, por todo el apoyo y ayuda incondicional. A Bernardo, por hacer de la vida el lugar más hermoso, y con su existencia ser motivación pura.

Gracias al Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (IIBCE), especialmente al Departamento de Ecología y Biología Evolutiva, al querido DEBE, ese laboratorio lleno de linda gente que me dio siempre un abrazo y un lugarcito.

Gracias a la UDELAR y PEDECIBA. Gracias a la educación pública.

Gracias a la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por la beca de 1 año, para poder llevar adelante la maestría.

Gracias a los integrantes del tribunal por aceptar ser parte.

Gracias a todos los que contribuyeron en mi formación.

¡GRACIAS!

Índice

Resumen.....	4
Introducción.....	6
1. Objetivos e hipótesis.....	10
2. Metodología.....	11
2.1. Área de estudio.....	11
2.2. Metodología de muestreo.....	11
2.3. Metodología de laboratorio.....	13
2.4. Procesamiento de datos.....	14
2.5. Análisis de datos.....	15
3. Resultados.....	19
3.1. Resultados objetivo 1.....	19
3.2. Resultados objetivo 2.....	25
3.3. Resultados objetivo 3.....	36
4. Discusión.....	58
5. Conclusiones.....	64
Referencias bibliográficas.....	66

Anexo

Lista de Tablas.....	74
Lista de Figuras	76

Apéndice 1

RESUMEN

Los peces resumen varios niveles de las tramas tróficas, otorgando información vital para la elaboración de planes de mitigación de impactos ambientales y conservación en los sistemas fluviales. El cambio en el uso del suelo (i.e. la conversión de cuencas con pasturas naturales, en tierras agrícolas y forestales) puede impactar sobre los cursos asociados afectando la estructura de la comunidad de peces. En este marco, esta investigación analiza el efecto de la transformación del uso del suelo hacia usos agrícolas y forestales sobre la estructura de las comunidades de peces de la cuenca del Río Negro, a través de los efectos que tiene el uso del suelo agrícola y forestal sobre los parámetros de estructura de la comunidad, sobre la prevalencia de especies sensibles y tolerantes, y sobre la abundancia relativa de grupos tróficos. Se analizaron muestras de comunidades de peces de 56 arroyos comparables, obtenidas mediante muestreos estandarizados de pesca eléctrica llevados a cabo en 2015-2016. En la investigación se determinaron cuáles son las especies de peces que habitan en ecosistemas de arroyos de la cuenca del Río Negro y se caracteriza la estructura de sus comunidades; se indaga en los sistemas de bajo impacto antrópico que factores ambientales afectan a los parámetros de estructura de las comunidades de peces; para finalmente analizar los efectos que los diferentes usos del suelo ocasionan sobre los parámetros de la estructura de las comunidades y los grupos tróficos. De acuerdo a los datos obtenidos, se concluye que el uso agrícola impacta de forma negativa en la estructura de la comunidad de peces, afectando el tamaño de los individuos, favoreciendo la presencia de especies tolerantes, y con dieta omni-herbívora.

ABSTRACT

The fishes summarize various levels of the trophic webs, providing vital information for the elaboration of plans to mitigate environmental impacts and conservation in fluvial systems. The change in land use (i.e. the conversion of watersheds with natural pastures, into agricultural and forest lands) usually impacts on the associated water courses, affecting the structure of the fish community. Within this framework, this research analyzes the effect of the transformation of land use towards agricultural and forestry uses on the structure of the communities of the Río Negro basin, through their effects on the community structure parameters, the prevalence of sensitive and tolerant species, and the relative abundance of trophic groups. Samples of fish communities from 56 comparable streams, obtained through standardized electric fishing surveys conducted in 2015-2016, were analyzed. The research determines which are the species of fishes that inhabit stream ecosystems in the Río Negro basin and characterizes the structure of their communities; it is determined in systems with low anthropic impact which environmental factors affect the structure parameters of fish communities; to finally analyze the effects that the different land uses cause on the parameters of the structure of the communities and the trophic groups. It is concluded that agricultural use has a negative impact on the structure of the fish community, affecting the size of the individuals, favoring the presence of tolerant species with omni-herbivore diet.

1. Introducción

Ecosistemas fluviales

Los ecosistemas fluviales han sido el faro para el asentamiento de distintas civilizaciones, proporcionando el agua para beber, alimentarse, para regadío, energía, transporte, bienestar, subsistencia y recreación (Allan *et al.*, 2007). Su importancia como abastecedor de servicios esenciales para el ser humano, el mantenimiento de la biodiversidad, el intercambio con el ambiente que lo rodea, resalta su valía, a la vez que deja en evidencia su sensibilidad y vulnerabilidad ante los cambios que se produzcan en su ámbito.

Muchas teorías se han desarrollado entorno al entendimiento del funcionamiento biológico y ecológico de los ecosistemas fluviales, entre ellas, la teoría del río como un continuo (Vannote *et al.*, 1980). Ésta asume a los sistemas fluviales como sistemas integrados longitudinalmente, donde los procesos, principalmente de recursos energéticos y flujo de energía, que suceden aguas arriba, en las cabeceras, inciden en los que se observan aguas abajo, en las desembocaduras. También se destaca la teoría del concepto de parches dinámicos de Townsend (1989) que describe los ecosistemas lóticos como un mosaico de parches interconectados, donde las características ambientales y las comunidades biológicas varían en el espacio y el tiempo, promoviendo la heterogeneidad del ambiente lo que posibilita una mayor riqueza de especies (Winemiller *et al.*, 2010). El concepto de dinámica de parches, pone en evidencia la importancia de la heterogeneidad en los ambientes lóticos, y de cómo el hábitat a escala local y de paisaje, es en parte, quien determina la estructura de las comunidades de arroyos. Aspectos de este marco teórico son tomados por la más reciente *Riverine Ecosystem Synthesis*, la cual postula que a lo largo del curso desde nacientes a desembocaduras en ecosistemas fluviales, las características geomorfológicas dominantes determinan zonas de procesos funcionales que se pueden repetir a lo largo del tramo de un arroyo, y que en parte están determinadas por el ambiente terrestre circundante. Estas zonas de procesos funcionales serían las determinantes clave de la estructura de las comunidades y aspectos del funcionamiento ecosistémico a lo largo de estos ecosistemas.

En este sentido, vale recordar que las comunidades están determinadas, de forma general, por restricciones en la dispersión (geografía), restricciones ambientales (hábitat) y las dinámicas propias internas (ecología) (Belyea & Lancaster, 1999).

Comunidades de peces y su rol en ecosistemas fluviales.

América del Sur, cuenta con una gran diversidad en su ictiofauna, donde se han descripto aproximadamente 5.000 especies de peces de agua dulce (Reis *et al.*, 2016). En el caso de Uruguay, la ictiofauna juega un rol destacado presentando una alta diversidad de peces, ya que se estima que existen aproximadamente 270 especies conocidas en los ecosistemas límnicos del país (Loureiro *et al.*, 2023). Siendo Uruguay, un país surcado por infinidad de cuerpos de agua, el conocimiento de la ictiofauna es fundamental, ya que toda actividad que se realice en las cuencas afectará de alguna forma la comunidad, por lo menos, en lo que refiere a la ictiofauna local.

En los ecosistemas fluviales las comunidades de peces representan los niveles superiores de las redes alimenticias, lo que permite tener una visión integrada de lo que sucede allí. Estos animales, en muchas ocasiones postergados como indicadores de integridad de los ambientes acuáticos, son los depredadores tope de las tramas tróficas en los sistemas de agua dulce, pero también representan una variedad de niveles tróficos (omnívoros, piscívoros, detritívoros, herbívoros, entre otros) lo cual permite una visión integrada y a largo plazo del medio, resumiendo procesos ecosistémicos vinculados a varios niveles de las tramas tróficas (Gotelli & Ellison, 2006; Thompson *et al.*, 2012). Son además organismos altamente móviles, que conectan a través de su alimentación las diferentes zonas de los sistemas dulceacuícolas (Jeppesen *et al.*, 1997; Schindler & Scheurell, 2002; Pace *et al.*, 2004), lo que los dota de gran importancia en la interconexión energética entre diferentes hábitats (Power, 1990; Elogi & Sabater, 2009).

Por ello, son fuente de valiosa información acerca del estado de los sistemas fluviales y por lo tanto una importante herramienta para indicar la integridad biótica de los ecosistemas. Su fácil identificación taxonómica (en comparación con otros organismos dulceacuícolas, como algas y macro-invertebrados), los hacen de gran interés como herramientas de biomonitoreo ambiental (Karr, 1981; Tejerina-Garro *et al.*, 2005; Barletta *et al.*, 2010). Asimismo, son de gran relevancia para las poblaciones humanas tanto por su rol de proveer alimento como su valor recreativo.

Impactos antrópicos sobre arroyos

Para comprender el funcionamiento y la esencialidad de los ecosistemas límnicos, es fundamental enmarcarlos en el contexto de los ecosistemas terrestres adyacentes con el que intercambian materia y energía (Swansan *et al.*, 1982; Howard-Williams, 1985; Décamps *et al.*, 1988; Naiman *et al.*, 1988, Pinay *et al.*, 1990; Triska *et al.*, 1993a). Por la acción antrópica y sus consecuencias, como, por ejemplo; la alteración y degradación de hábitats como resultado de los diversos usos humanos, agrícolas e industriales de los ríos y sus ecosistemas lindantes, estos ambientes cambian a lo largo del tiempo, dejan de ser un mosaico de parches dinámicos y heterogéneos, para transformarse en ambientes homogéneos los cuales se vuelven aptos solo para algunas pocas especies (Menezes *et al.*, 2012).

Las actividades antrópicas modifican la integridad de los ecosistemas dulceacuícolas, alterando la estructura de las comunidades y el funcionamiento del ecosistema (Teixeira de Mello *et al.*, 2012; Dala-Corte *et al.*, 2016; Moi *et al.*, 2022) ya que el uso que se le da al suelo, puede afectar las cuencas hidrográficas (Townsend *et al.*, 1997, Fausch *et al.*, 2002). Dichas actividades ocasionan en particular; la acumulación de sedimentos provocada por la escorrentía superficial, como resultado de la erosión causada por el laboreo de la tierra, y la eutrofización dada por el uso de fertilizantes en zonas agrícolas, los que incrementan artificialmente el valor de nutrientes como Nitrógeno y Fósforo (Townsend & Riley, 1999; Quinn, 2000), provocando alteraciones. Estas situaciones, se identifican a nivel global como importantes contribuyentes a la degradación de las comunidades acuáticas de ríos y arroyos (González-Bergonzoni, 2015; Pimm, 1991; Odum & Barrett, 2011), provocando pérdida de equitatividad, disminución de la abundancia de especies sensibles y dominancia de especies tolerantes a condiciones ambientales adversas (Bistoni *et al.*, 1999; Chalar *et al.*, 2013), así como aumento en la abundancia de peces con dietas generalistas (Casatti *et al.*, 2006).

Uruguay posee una matriz productiva agropecuaria, y estas actividades, desarrolladas en un territorio con una vasta red hidrográfica, implican alteraciones a los ecosistemas acuáticos, como se ha comprobado en algunas regiones del país. Por ejemplo, el caso de la cuenca del Río Santa Lucía, analizado por Chalar *et al.* (2013).

Aunque se está trabajando en ello, aún existen carencias en la información acerca de cómo las actividades agrícolas y forestales afectan en los ecosistemas dulceacuícolas, especialmente las comunidades ictícolas de los arroyos de cuencas agrícolas.

Este trabajo tiene como objetivo general, describir la estructura de las comunidades de peces de arroyos de bajo orden de la cuenca del Río Negro, analizando los cambios que ocurren en su estructura (e.g. abundancia, riqueza de especies, índices de diversidad) y composición (e.g. abundancias y frecuencias con las que aparecen las diferentes especies) en un gradiente de uso del suelo, desde sistemas con bajo impacto (cuencas con ganadería extensiva y pasturas naturales), hacia los sistemas con mayor degradación ambiental (cuencas agrícolas y/o forestales).

Este análisis, se realiza con datos de comunidades de peces de 56 arroyos comparables en geomorfología y tamaño (e.g. ancho y profundidad media), localizadas en los diferentes gradientes que implica el uso del suelo, desde cuencas con ganadería extensiva a cuencas con elevado porcentaje de uso del suelo agrícola y/o forestal.

1. Objetivos e hipótesis

Objetivo general

Describir la estructura de las comunidades de peces de arroyos de bajo orden de la cuenca del Río Negro, mediante el análisis de los cambios que ocurren en su estructura y composición, en sistemas con diferentes usos del suelo.

Objetivos específicos

1- Determinar cuáles son las especies de peces que habitan en ecosistemas de arroyos de la cuenca del Río Negro y caracterizar la estructura de sus comunidades.

2- Determinar qué factores ambientales afectan a los parámetros de estructura de las comunidades de peces en los sistemas de bajo impacto antrópico.

3- Determinar los efectos que los diferentes usos del suelo ocasionan sobre la estructura de las comunidades de peces, comparando sistemas de alto/bajo impacto antrópico.

Hipótesis

Los sistemas agrícolas y forestales se correlacionan con los parámetros de la estructura de la comunidad de peces en los arroyos, como la diversidad de estos sistemas y la distribución de abundancia de especies. En este sentido, especies tolerantes, presentarán una abundancia relativa mayor con respecto a los sistemas de bajo impacto antrópico. Por otro lado, también provocará cambios en la abundancia relativa de los diferentes grupos tróficos, siendo las especies más generalistas, como los peces omnívoros, los dominantes en los sistemas de mayor impacto antrópico.

2. Metodología

2.1. Área de estudio

La cuenca del Río Negro (31°-34° S, 54°-58° W), es la mayor cuenca del Uruguay y cuenta con una extensión aproximada de 70.000 Km² (Serra *et al.*, 2014). La misma, se encuentra limitada por la Cuchilla de Haedo y la Cuchilla Negra al noroeste, la Cuchilla Grande Inferior al Sur y la Cuchilla Grande al Este. La precipitación media anual varía entre 1300 y 1400 mm al NE en Rivera y 900-1000 mm al SW (Río Negro y Soriano). Mientras que la altura máxima, es de aproximadamente 350 msnm y se encuentra al Norte (Arocena *et al.*, 2018). Su cuenca ha sido dividida en cinco ecorregiones de acuerdo con la caracterización fitogeográfica realizada por Panario *et al.*, 2011 y Brazeiro *et al.*, 2012. Estas ecorregiones son; Cuenca Sedimentaria del Oeste, Cuenca Sedimentaria Gondwánica, Cuesta Basáltica, Escudo Cristalino y Sierras Cristalinas del Este.

2.2. Metodología de muestreo

En el marco del Convenio MVOTMA (DINAMA) – UNIVERISDAD DE LA REPUBLICA (Facultad de Ciencias) “Evaluación Ecológica de Cursos de Agua y Biomonitorio Cuenca del Río Negro”, en el que se realizó este estudio, se realizaron muestreos pilotos en abril-mayo de 2015 y noviembre de 2016. En los mismos fueron seleccionados un subconjunto de 56 arroyos, en los cuales se realizó muestreo de comunidades de peces en junio de 2015 y en febrero-marzo de 2017. En la figura 1 se muestra la localización de los puntos de muestreo.

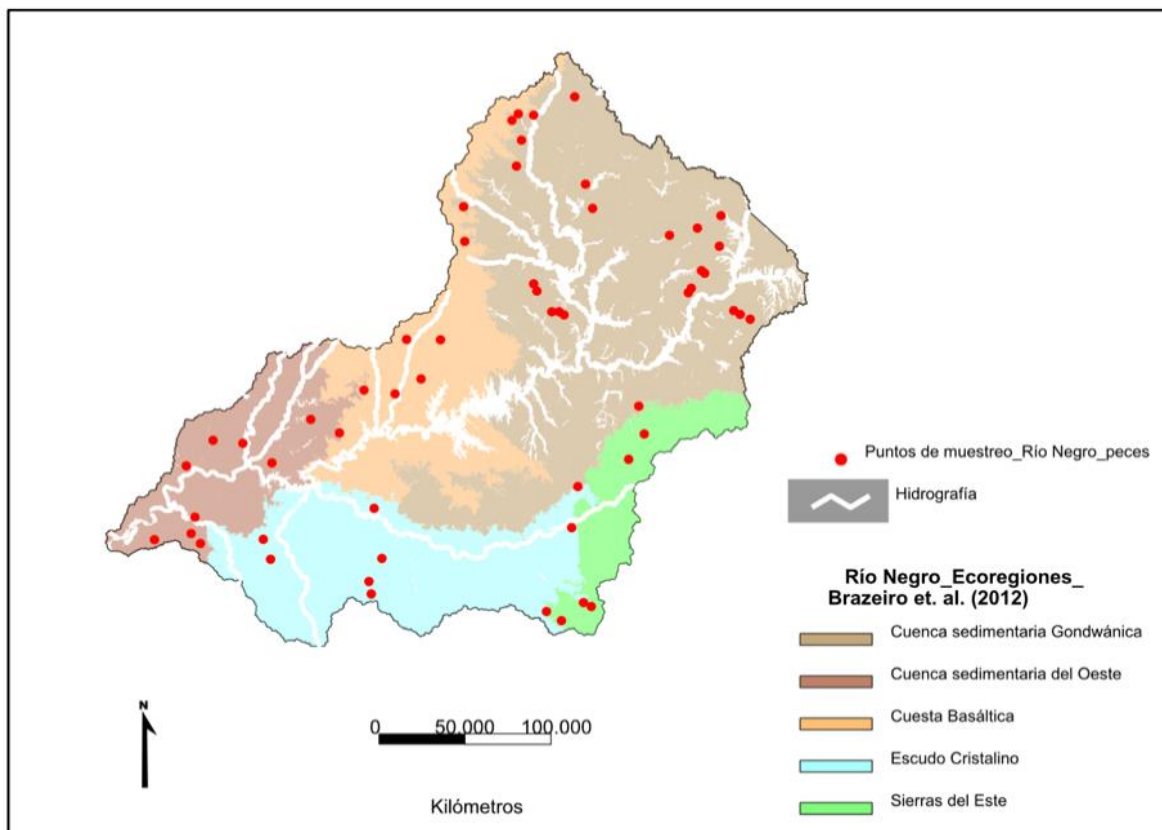


Figura 1. Área de estudio en la cuenca del Río Negro con los 56 puntos de muestreo (en rojo). Figura reproducida de MVOTMA (DINAMA) – UNIVERISDAD DE LA REPUBLICA (Facultad de Ciencias) “Evaluación Ecológica de Cursos de Agua y Biomonitorio Cuenca del Río Negro”, (Arocena *et al.*, 2018).

Los sitios de muestreo fueron elegidos de forma de reducir al máximo posible la variabilidad dada por otros factores, que no sean las diferencias en el uso del suelo (descartando arroyos con anchos, profundidades y áreas de cuenca muy dispar). También se procuró, que todos fueran arroyos de bajo orden¹ (3-4) y con dosel abierto en un tramo de al menos 50 metros donde se realizó el muestreo. Dado que los sistemas fluviales dentro de cada ecorregión presentan similares características, se espera que, ante disturbios antropogénicos de determinado tipo, respondan de manera similar. Igualmente, se usó ecorregión como factor aleatorio para evitar posibles sesgos.

¹ La clasificación de arroyos en órdenes se implementó a partir de la capa hidrográfica del Uruguay facilitada por el MVOTMA (2018). García-Pesenti, 2018.

El muestreo se realizó mediante pesca eléctrica, de acuerdo a metodología estandarizada, la cual consistió en aplicar 50 pulsos eléctricos distribuidos a lo largo de los 50 metros del tramo del arroyo, de forma tal de cubrir la mayor diversidad de hábitats allí presentes. Este tipo de muestreo ha demostrado tener alta representatividad de la composición comunitaria en arroyos y es uno de los métodos más utilizados a nivel global y local (e.g Teixeira de Mello *et al.*, 2014).

En este tramo se establecieron 5 transectos perpendiculares en el sentido del flujo y equidistantes entre sí mismas, espaciadas cada 10 metros, totalizando así los 50 metros de tramo de cada arroyo muestreado. En cada uno de ellos se midió el ancho y se midieron tres profundidades, una medición en el centro y dos sitios equidistantes del mismo. En cada transecto se estimó, además, de forma visual, la dominancia de los diferentes tipos de sustratos (clasificados como sustratos gruesos: piedra, guijarros, grava; o sustratos finos: arena, limo, arcilla) y se midieron variables físico-químicas del agua. Se observó también la existencia o no de actividades agropecuarias próximas al cuerpo de agua, y presencia o no de cruces de ganado o huellas que denotaran el uso del arroyo como aguada. Finalmente, mediante el uso de sistemas de información geográfica se registró el porcentaje de uso del suelo (expresada como gradiente de uso del suelo), el ancho medio, altura sobre el nivel del mar (hsnm), área de la cuenca y la distancia desde el punto de muestreo hacia la naciente.

Tabla 1. Características generales de los arroyos

	Media	Mediana	Desvío estándar
Ancho del arroyo (m.)	5.4	4.7	2.9
Área de cuenca (km ²)	28.1	15.9	28.1
Altura sobre el nivel del mar (m.)	115.8	126.5	47.7
Distancia del punto de muestra a la naciente (km.)	8.0	6.6	4.4

2.3. Metodología de laboratorio

La identificación de las especies se realizó en el laboratorio de la Sección Limnología de Facultad de Ciencias y del Departamento de Ecología y Biología Evolutiva del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (IIBCE). Luego de las colectas y el traslado adecuado del material

colectado hacia el laboratorio, se procedió a la identificación, medición y registro del peso de los peces, así como el conteo total de individuos y especies, por arroyo.

Se escogieron, al azar, 10 individuos de cada especie, los cuáles fueron medidos y pesados, mientras que a los restantes se los pesó en conjunto, con el fin de conocer la biomasa total de cada especie en cada arroyo. Para la identificación de las especies se utilizó lupa Nikon Modelo SMZ-745, con aumento 50X y apoyo de bibliografía (entre las que se destacan Serra, S. *et al.*, 2014; Rodríguez & Reis, 2008). Para la identificación taxonómica, se usaron las claves taxonómicas desarrolladas para peces del Río Negro por Serra *et al.*, 2014.

2.4. Procesamiento de datos

Los datos sobre los usos del suelo en la cuenca se obtuvieron del Sistema de Información Territorial del MVOTMA (2018), en el marco del “Informe Técnico. Evaluación ecológica de cursos de agua y biomonitoreo cuenca del Río Negro” (Arocena *et al.*, 2018). Mediante análisis de los componentes principales de la cobertura de uso del suelo (expresado en porcentajes de uso), a partir de 11 categorías, se distinguieron aquellas con más incidencia en los valores propios, es decir, que tienen mayores niveles de varianza explicada. Se distinguen 3 tipos de usos de suelo dominantes: de bajo impacto, agrícola y forestal. Dentro de la categoría *bajo impacto* se incluyeron para el análisis: campo natural, monte nativo y arbustos. De acuerdo a los usos dominantes en 2015, 22 arroyos son identificados como de bajo impacto, 25 como agrícolas y 9 como forestales (García-Pesenti, P., 2018).

Para estimar los índices de diversidad, se utilizan la abundancia y la riqueza específica de cada punto muestral. El *Índice de Simpson* varía entre 0 y 1, donde los valores más altos corresponden a una mayor probabilidad de que los individuos colectados sean de la misma especie y el *Índice de Equitatividad* que describe que tan equitativamente están representadas las diferentes especies. Por otro lado, para definir a las *Especies tolerantes* y las *especies sensibles*, se utilizó un protocolo validado por la “Environmental Protection Agency” (EPA), de Estados Unidos, que se basa en análisis multivariados considerando múltiples indicadores de contaminación orgánica y la abundancia relativa de especies (Whittier *et al.*, 2007). Se realizó un análisis de componentes principales con las variables; concentración total de nutrientes, turbidez y materia orgánica en

suspensión, como indicadores de impacto antrópico y se ponderaron estos valores por la abundancia relativa de cada especie en un promedio por especie, de acuerdo a Whittier *et al.*, 2007. Estos valores de scores para cada especie se transformaron en una escala del 1 al 10 y se adjudicaron intervalos de tolerancia cada 2,5 unidades, donde 0 es la más sensible y 10 la más tolerante. Las especies se clasificaron 14 como tolerantes (aglutinando la clasificación “tolerante” y “muy tolerante”), y 5 como sensibles (sensibles y muy sensibles). Para este trabajo, se realizó la clasificación con las especies que tenían una frecuencia de ocurrencia mayor al 30% en todos los arroyos muestreados, lo que representa 19 especies de las 73 colectadas. Se evita así sesgos por incluir especies raras y menos conocidas. Esta clasificación implementada fue desarrollada previamente en González-Bergonzoni, Sandes-Weisbach (2018) (ver Apéndice 1).

Finalmente, se establecieron las categorías tróficas de acuerdo a la división propuesta por González-Bergonzoni *et al.* (2016), donde mediante el análisis de contenido estomacal, se analizó el porcentaje de materia vegetal o animal consumida por cada individuo y se promedió por especie. De esta forma, se obtuvo tanto el elemento principal de la dieta, como los de menor presencia, pero que hacen a su clasificación en cada grupo trófico. Se agruparon así, en cinco categorías. *Bentívoros*; donde se agrupan a aquellas especies cuya dieta se basa en macroinvertebrados acuáticos. *Benti-piscívoros*; aquellos que consumen peces y macroinvertebrados. *Herbi-detritívoros*; aquellos que consumen materia vegetal y detritos. *Omni-carnívoros*; aquellos cuya dieta tiene a los invertebrados, como elemento principal, pero más del 10% de la dieta también está compuesta por materia vegetal y los *Omni-herbívoros*; aquellos que consumen principalmente materia vegetal, pero más del 10% de su dieta está compuesta por macroinvertebrados.

2.5. Análisis de datos

El análisis de datos tiene por objetivo general determinar las relaciones que existen entre factores ambientales y los diferentes usos del suelo, considerado como gradiente y como categoría, con respecto a los siguientes parámetros de estructura de comunidad; riqueza, abundancia, biomasa, tamaño promedio, Índice de Simpson, Índice de equitatividad, abundancia relativa de especies tolerantes y especies sensibles y abundancia relativa de cada grupo trófico (bentívoros, benti-piscívoros, herbi-detritívoros, omni-carnívoros y omni-herbívoros). Los análisis fueron realizados con el software estadístico R versión 3.5.1 (R Core Team, 2018) y para los gráficos y pruebas

estadísticas se utilizaron los paquetes estadísticos *nlme* y *MuMIn* (Breheny & Burchett, 2013). Estas relaciones fueron analizadas mediante la elaboración de modelos lineales generalizables simples y de efectos mixtos (GLM y GLMM, por sus siglas en inglés). Para todos los modelos se utilizó la ecorregión como un efecto aleatorio, porque pese a que, al momento de elegir los puntos de muestreo, se hizo de forma tal que existieran puntos en cada ecorregión, es probable que éstas influyan de alguna forma, pero para este estudio el foco no es medir su efecto, sino controlarlo y separarlo. Por tanto, se lo incluye como efecto aleatorio disminuyendo así la varianza que no es explicada.

Factores ambientales determinantes de la estructura comunitaria

Para el segundo objetivo se utilizó el modelo general lineal de efectos mixtos (usando el paquete “lme”) con el fin de analizar los potenciales factores ambientales que afectan la estructura de la comunidad en los arroyos de cuencas de bajo impacto. Estos factores se analizan como efectos fijos. Para cada parámetro de estructura comunitaria, se probó su relación con la altura (m.), área de la cuenca (km²), distancia a las nacientes (m.), ancho del arroyo (m.), % de sedimento grueso, concentración de nutrientes (fósforo y nitrógeno total), y heterogeneidad ambiental. Como indicador de heterogeneidad ambiental, se usó el desvío estándar del ancho de los arroyos.

Efectos del uso del suelo sobre la estructura comunitaria y los grupos tróficos

Para el objetivo número tres, se comienza por testear la relación entre los parámetros de interés de estructura de las comunidades y la variable categórica de usos del suelo. Para ellos se realizan tests de ANOVA de efectos mixtos. Vale recordar que en todos los modelos mixtos utilizados se designa la ecorregión como efecto aleatorio. En este caso se busca comparar aspectos de la estructura comunitaria entre cuencas de bajo impacto antrópico, agrícolas y forestales, para conocer si el parámetro de interés varía entre los usos del suelo. En caso de que exista relación estadísticamente significativa, se realiza un test a post hoc de Tukey, para esclarecer entre qué tipos de usos del suelo existen esas diferencias.

También se testean las relaciones con las variables de gradientes de intensidad de uso, utilizando el % de cobertura de suelo para cada tipo de suelo (agrícola, forestal o bajo impacto), con modelos

de GLMM. Al incluir las variables de gradiente de uso, se busca analizar los efectos no solo del uso del suelo, sino establecer la correlación de intensidad de este sobre el parámetro de interés. Los análisis de los gradientes de uso agrícola y forestal se realizan para aquellos arroyos categorizados como agrícolas o forestales, respectivamente.

Posteriormente, se realizan modelos que incluyen, por un lado, los factores ambientales que determinan de forma significativa los parámetros de la estructura de la comunidad de peces, en los sistemas de bajo impacto, y por otro, los usos del suelo (agrícola o forestal) que se relacionan de forma significativa con ese mismo parámetro. Se mantiene siempre a la ecorregión como efecto aleatorio. A partir de estos modelos, se busca para cada parámetro el que se ajuste mejor y que tenga mayor capacidad explicativa. Esto permite conocer cuáles son los factores más relevantes, cuando se pretende explicar las variaciones en cada uno de los parámetros de la estructura comunitaria analizados.

En relación al proceso de selección de modelos, se construyen modelos anidados en los que se parte del modelo completo (con los factores ambientales y las variables de gradiente de uso del suelo), y sucesivamente se remueven una a una las variables. La simplificación de los modelos se realiza de acuerdo al criterio de información de Akaike (AIC). Este criterio se basa en la parsimonia, en el cual, el modelo óptimo es aquel que presenta un mejor balance entre su complejidad (cantidad de variables explicativas) y su ajuste (medido por la desviación) (Zuur *et al.*, 2009). El balance es medido a través del valor del AIC, siendo el que tenga menor valor el más parsimonioso (Logan, 2010).

El criterio de elección se basa así en la diferencia entre los valores del AIC. Si la diferencia entre el modelo inicial y con mayor cantidad de variables explicativas y el modelo con AIC más bajo es mayor a 2, el modelo más simple es el más ajustado a los datos empíricos. Si en cambio, es menor a 2, las diferencias entre los modelos no son suficientes para descartar el modelo inicial. (Burnham & Anderson, 2002). Todos los modelos fueron interpretados a través de la varianza explicada por los valores estimados de los efectos fijos, mediante el R^2 marginal (R^2_m en adelante) y los efectos del modelo completo (que incluyen el efecto aleatorio), y el R^2 condicional (R^2_c en adelante). En la Tabla 2 se muestran las variables analizadas.

Tabla 2. Lista de variables analizadas.

Parámetros de la estructura de la comunidad	Factores ambientales en sistemas de bajo impacto antrópico	Usos del suelo	
<i>Riqueza</i>	<i>Altura (m.)</i>	<i>Usos de suelo categórica</i>	<i>De bajo impacto</i>
<i>Abundancia</i>	<i>Área de la cuenca (km²)</i>		<i>Agrícolas</i>
<i>Biomasa</i>	<i>Distancia a las nacientes (m.)</i>		<i>Forestales</i>
<i>Índice de Simpson</i>	<i>Ancho del arroyo (m.)</i>		
<i>Equitatividad</i>	<i>% de cobertura de sedimento grueso</i>		<i>Gradiente de uso de bajo impacto (en arroyos de bajo impacto)</i>
<i>Tamaño promedio de los peces</i>	<i>Concentración de fósforo</i>		<i>Gradiente de uso agrícola (en arroyos Agrícolas)</i>
<i>Especies tolerantes</i>	<i>Concentración de nitrógeno</i>		<i>Gradiente de uso forestal (en arroyos Forestales)</i>
<i>Especies sensibles</i>	<i>Estacionalidad (invierno/verano)</i>		
Abundancia relativa de grupos tróficos	<i>Heterogeneidad ambiental (m.)</i>		
<i>Bentívoros</i>			
<i>Benti-piscívoros</i>			
<i>Herbi-detritívoros</i>			
<i>Omni-carnívoros</i>			
<i>Omni-herbívoros</i>			

3. Resultados

3.1. Resultados objetivo 1

En los 56 arroyos muestreados, de los cuales 22 son identificados como de bajo impacto, 25 como agrícolas y 9 como forestales, se colectaron un total de 8.797 individuos que se dividen en 76 especies de peces pertenecientes a seis órdenes y 18 familias (Tabla 3). Utilizando el método de colecta de 50 pulsos, se colectaron en promedio, por arroyo, 157 individuos y 16 especies, con una biomasa total promedio de aproximadamente 500 gramos, denotando que dominan las especies e individuos de pequeñas tallas como lo indican los datos obtenidos, donde la talla promedio es de 4,4 centímetros de longitud. En cuanto a los grupos tróficos, en el total de arroyos el grupo con mayor presencia es el de omni-herbívoros, que representa, en promedio, el 41,7% de los individuos colectados en cada arroyo, seguido por los bentívoros, que representan el 38,5%, mientras que los herbídetritívoros el 8,9%, los omni-carnívoros el 8%, y por último los bentipiscívoros con el 2,9%. En los sistemas de bajo impacto fueron los bentívoros los más frecuentes, con un promedio de 51,2%, mientras que en los arroyos de uso agrícola los más frecuentes fueron los omni-herbívoros con el 50,5%. En tanto que, en los arroyos con uso forestal, estos dos grupos tróficos, representan el 37,2% y 36% respectivamente. Tanto los peces herbídetritívoros como los omni-carnívoros aumentan su proporción en arroyos de uso agrícola.

Se presentan en la Tabla 4, los valores de los parámetros de la estructura de las comunidades para el total de los arroyos y para cada tipo de uso del suelo, mientras que en la Tabla 5, se muestra la abundancia relativa de grupos tróficos por categorías de usos del suelo.

Tabla 3. Diversidad taxonómica de especies de peces presentes en arroyos de la cuenca del Río Negro. Frecuencia de ocurrencia de cada especie en cada categoría analizada: De bajo impacto, Agrícolas y Forestales. Grado de tolerancia considerando solo a las especies más frecuentes, presentes en más del 30% de los sitios muestreados.

Orden	Familia	Especie	De bajo impacto (%)	Agrícolas (%)	Forestales	Grado de tolerancia
Characiformes	Anostomidae	<i>Megaleporinus obtusidens</i>	0.0	100.0	0.0	
	Characidae	<i>Psalilodin dissensus</i>	26.3	0.0	73.7	
		<i>Psalilodion eigenmanniorum</i>	51.4	43.6	5.0	Tolerante
		<i>Astyanax lacustris</i>	25.0	75.0	0.0	
		<i>Astyanax laticeps</i>	50.0	0.0	50.0	
		<i>Psalilodin rutilus</i>	17.4	60.0	22.6	
		<i>Andromakhe saguazu</i>	29.5	59.1	11.4	
		<i>Andromakhe stenohaline</i>	0.0	94.4	0.0	
		<i>Bryconamericus iheringii</i>	31.2	63.5	5.4	Muy sensible
		<i>Charax stenopterus</i>	28.6	39.3	32.1	
		<i>Cheirodon interruptus</i>	37.4	40.8	21.8	Muy tolerante
		<i>Diapoma uruguayensis</i>	64.0	12.7	23.3	Muy sensible
		<i>Diapoma terofali</i>	38.1	57.1	0.0	
		<i>Ectrepocterus uruguayensis</i>	13.7	66.7	8.8	
		<i>Psalilodon anisitsi</i>	69.5	9.5	21.1	
		<i>Deuterodon luetkenii</i>	54.0	12.3	33.7	Tolerante
		<i>Hyphessobrycon meridionalis</i>	19.4	64.5	16.1	Muy tolerante
		<i>Hyphessobrycon boulengeri</i>	0.0	0.0	100.0	
		<i>Hyphessobrycon togoi</i>	16.7	57.1	14.3	
		<i>Hypobrycon poi</i>	100.0	0.0	0.0	
		<i>Oligosarcus jenynsii</i>	26.1	69.6	0.0	
		<i>Oligosarcus oligolepis</i>	0.0	50.0	50.0	
		<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	17.5	59.6	21.1	Muy tolerante
	Crenuchiidae	<i>Characidium aff. Zebra</i>	82.8	17.2	0.0	
		<i>Characidium pterostictum</i>	69.9	13.6	16.5	Sensible

Orden	Familia	Especie	De bajo impacto (%)	Agrícolas (%)	Forestales (%)	Grado de tolerancia
Cyprinodonti- formes	Curimatidae	<i>Characidium tenue</i>	50.0	20.0	30.0	Muy tolerante
		<i>Cyphocharax saladensis</i>	100.0	0.0	0.0	
		<i>Cyphocharax spilatus</i>	20.5	79.5	0.0	
		<i>Cyphocharax voga</i>	10.0	45.0	10.0	
		<i>Steindachnerina biornata</i>	12.8	68.1	10.6	
	Erithrinidae	<i>Hoplias argentinensis</i>	55.0	25.0	5.0	
		<i>Hoplias lacerdae</i>	100.0	0.0	0.0	
	Parodontidae	<i>Apareidon affinis</i>	0.0	100.0	0.0	
	Anablepidae	<i>Jenynsia onca</i>	19.5	55.8	24.7	
	Poeciliidae	<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>	4.1	94.8	0.9	
Gymnotifor- mes	Gymnotidae	<i>Phalloceros caudimaculatus</i>	41.3	6.5	52.2	Tolerante
		<i>Gymnotus omarorum</i>	33.3	50.0	16.7	
Persiformes	Hypopomidae	<i>Brachyhypopomus bombilla</i>	0.0	0.0	100.0	
	Cichlidae	<i>Australoheros facetus</i>	72.7	9.1	18.2	
		<i>Australoheros scitulus</i>	44.0	30.7	4.0	
		<i>Cichlasoma dimerus</i>	50.0	50.0	0.0	
		<i>Crenicichla celidochilus</i>	100.0	0.0	0.0	
		<i>Crenicichla lepidota</i>	49.3	30.1	4.1	
		<i>Crenicichla minuano</i>	100.0	0.0	0.0	
		<i>Crenicichla missioneira</i>	100.0	0.0	0.0	
		<i>Crenicichla scottii</i>	43.6	25.6	17.9	
	Siluriformes	<i>Gymnogeophagus mekynos</i>	51.6	48.4	0.0	
		<i>Gymnogeophagus rhabdotus</i>	44.0	47.5	8.5	Muy tolerante
		<i>Gymnogeophagus terrapurplea</i>	62.8	33.3	2.6	
		<i>Gymnogeophagus tiraparae</i>	31.3	62.5	6.3	Muy tolerante
		<i>Pseudobunocephalus iheringii</i>	4.8	81.0	14.3	
		<i>Bunocephalus doriae</i>	0.0	0.0	100.0	
	Callichthyidae	<i>Callichthys Siludiformes</i>	100.0	0.0	0.0	
		<i>Corydoras spp.</i>	43.6	37.2	19.2	
	Heptapteridae	<i>Heptapterus mustelinus</i>	51.6	31.9	15.4	
		<i>Pimelodella australis</i>	65.0	33.3	1.7	
		<i>Rhamdella longiuscula</i>	95.2	4.8	0.0	

Orden	Familia	Especie	De bajo impacto (%)	Agrícolas (%)	Forestales (%)	Grado de tolerancia
Siludiformes	Loricariidae	<i>Rhamdia quelen</i>	50.0	50.0	0.0	Tolerante
		<i>Ancistrus taunayi</i>	37.6	37.6	24.8	
		<i>Hisonotus charrua</i>	9.3	44.2	46.5	
		<i>Hisonotus nigricauda</i>	0.0	27.3	72.7	
		<i>Hypostomus aspilogaster</i>	10.9	87.0	2.2	
	Loricariidae	<i>Hypostomus commersoni</i>	75.0	25.0	0.0	Tolerante
		<i>Hypostomus isbrueckeri</i>	0.0	100.0	0.0	
		<i>Hypostomus uruguayensis</i>	66.7	33.3	0.0	
		<i>Otocinclus arnoldi</i>	32.0	48.0	20.0	
		<i>Rineloricaria aff.</i>	0.0	0.0	100.0	
	Pseudopimelodidae	<i>Microlepidogaster</i>				Tolerante
		<i>Rineloricaria aff. longicauda</i>	34.8	50.2	14.7	
		<i>Microglanis cottoides</i>	0.0	75.0	25.0	
	Trichomycteridae	<i>Ituglanis australis</i>	60.0	20.0	20.0	Sensible
		<i>Scleronema angustirostre</i>	53.5	44.3	1.8	
		<i>Scleronema macanuda</i>	35.3	64.7	0.0	
Synbranchi- formes	Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i>	9.1	54.5	36.4	

Tabla 4. Parámetros de la estructura de la comunidad en el total de arroyos, y por categoría de uso del suelo

		Total	Sistemas de bajo impacto	Agrícolas	Forestales
<i>Abundancia</i>	Media	157.1	148.3	175.8	126.4
	Mediana	137.0	146.0	116.0	130.0
	Desvío Estándar	124.1	48.1	178.9	46.7
<i>Riqueza</i>	Media	15.6	15.3	16.1	15.2
	Mediana	16.0	16.0	16.0	14.0
	Desvío Estándar	4.9	5.6	4.1	5.2

<i>Biomasa total</i>	Media	381.5	362.5	467.8	188.3
	Mediana	257.1	286.0	275.8	179.1
	Desvío Estándar	552.9	280.6	779.9	66.6
<i>Índice de Simpson</i>	Media	0.21	0.22	0.22	0.19
	Mediana	0.18	0.19	0.17	0.18
	Desvío Estándar	0.13	0.12	0.16	0.08
<i>Índice de Equitatividad</i>	Media	0.38	0.37	0.37	0.40
	Mediana	0.39	0.37	0.39	0.40
	Desvío Estándar	0.11	0.10	0.14	0.06
<i>Tamaño promedio (cm)</i>	Media	4.4	4.5	4.4	4.2
	Mediana	4.4	4.4	4.5	3.9
	Desvío Estándar	0.89	0.69	1.0	1.0
<i>Proporción de especies tolerantes</i>	Media	0.20	0.12	0.29	0.15
	Mediana	0.12	0.10	0.22	0.13
	Desvío Estándar	0.23	0.13	0.28	0.15
<i>Proporción de especies sensibles</i>	Media	0.28	0.33	0.24	0.27
	Mediana	0.26	0.35	0.19	0.21
	Desvío Estándar	0.21	0.21	0.22	0.17

Tabla 5. Abundancia relativa de grupos tróficos por categorías de usos del suelo.

<i>Grupo trófico</i>		Total (%)	Sistemas de bajo impacto (%)	Agrícolas (%)	Forestales (%)
<i>Bentívoros</i>	Media	38.52	51.23	27.80	37.25
	Mediana	37.07	48.27	29.95	37.04
	Desvío Estándar	20.78	22.96	14.12	13.41

<i>Bentipiscívoros</i>	Media	2.87	2.80	3.31	1.84
	Mediana	1.86	3.08	1.35	1.78
	Desvío Estándar	3.88	2.19	5.33	1.99
<i>Herbidetritívoros</i>	Media	8.90	5.79	10.82	11.19
	Mediana	6.19	3.93	11.65	5.56
	Desvío Estándar	8.80	6.79	8.58	12.08
<i>Omni-carnívoros</i>	Media	8.02	6.18	7.59	13.73
	Mediana	2.61	2.78	1.95	3.55
	Desvío Estándar	11.66	8.52	9.84	20.15
<i>Omni-herbívoros</i>	Media	41.68	34.00	50.48	35.99
	Mediana	41.65	28.19	50.60	36.23
	Desvío Estándar	22.17	21.06	20.61	22.34

3.2. Resultados Objetivo 2

Riqueza

De acuerdo con el modelo utilizado, aquellos factores ambientales que afectaron significativamente la riqueza fueron la altura, la distancia a las nacientes y la estación del año en que se realizó el muestreo. En el gráfico A de la figura 2, se observa que, al aumentar la altura sobre el nivel del mar, la riqueza de especies tiende a disminuir. Por otro lado, en el gráfico B, se observa una relación positiva con la distancia desde la naciente, mientras que en el gráfico C, los valores fueron mayores hacia el verano, cuando las temperaturas del agua suelen ser más elevadas.

Tabla 6. GLMM *riqueza ~ factores ambientales | ecorregión.*

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente la riqueza.

		Altura (m.)	Área de la cuenca (km ²)	Distancia a la naciente (m.)	Ancho del arroyo (m.)	Het. Ambiental (m.)	Sed. Grueso (%)	Fósforo	Nitrógeno	Estación /Verano
Riqueza	T valor	-2.95	1.77	3.09	1.01	1.90	0.84	0.24	1.49	3.14
	P valor	0.01	0.09	0.007	0.32	0.07	0.41	0.81	0.16	0.01
	R^2_m	0.19	0.06	0.18	0.03	0.07	0.03	0.00	0.06	0.23
	R^2_c	0.59	0.62	0.68	0.54	0.63	0.54	0.38	0.46	0.66

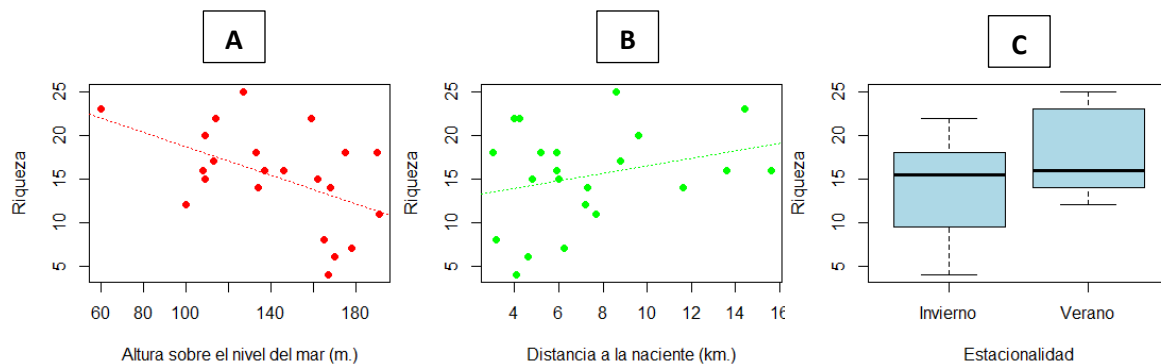


Figura 2. Gráficas GLMM *Riqueza ~ factores ambientales | ecorregión.*

Abundancia

No se encontraron relaciones significativas con los factores ambientales analizados (Tabla 7).

Tabla 7. GLMM *abundancia ~ factores ambientales | ecorregión.*

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R²m y el R²c para cada uno de los modelos.

		Altura (m.)	Área de la cuenca (km ²)	Distancia a la naciente (m.)	Ancho del arroyo (m.)	Het. Ambiental (m.)	Sed. grueso (%)	Fósforo	Nitrógeno	Estación /Verano
Abun.	T valor	-1.91	-0.21	0.58	-1.03	0.57	-0.21	-0.44	0.57	0.75
	P valor	0.07	0.83	0.57	0.32	0.58	0.83	0.67	0.58	0.46
	R ² m	0.12	0.00	0.01	0.05	0.01	0.00	0.00	0.01	0.02
	R ² c	0.35	0.07	0.15	0.07	0.14	0.10	0.15	0.10	0.02

Biomasa

No se encontraron relaciones significativas con los factores ambientales analizados (Tabla 8).

Tabla 8. GLMM *Biomasa ~ factores ambientales | ecorregión.*

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R²m y el R²c para cada uno de los modelos.

		Altura (m.)	Área de la cuenca (km ²)	Distancia a la naciente (m.)	Ancho del arroyo (m.)	Het. Ambiental (m.)	Sed. Grueso (%)	Fósforo	Nitrógeno	Estación /Verano
Biomasa	T valor	-0.21	-0.87	-0.96	-0.32	-0.06	1.04	0.16	1.42	-1.10
	P valor	0.84	0.40	0.35	0.75	0.95	0.31	0.88	0.17	0.29
	R ² m	0.00	0.03	0.04	0.00	0.00	0.05	0.00	0.08	0.06
	R ² c	0.14	0.14	0.13	0.13	0.13	0.37	0.14	0.21	0.11

Índice de Simpson

No se encontraron relaciones significativas con los factores ambientales analizados (Tabla 9).

Tabla 9. GLMM *Simpson ~ factores ambientales | ecorregión.*

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos.

		Altura (m.)	Área de la cuenca (km ²)	Distancia a la naciente (m.)	Ancho del arroyo (m.)	Het. Ambiental (m.)	Sed. Grueso (%)	Fósforo	Nitrógeno	Estación /Verano
Índice de Simpson	T valor	0.98	-0.71	-1.41	-0.71	-0.69	-1.59	0.65	-0.13	-1.95
	P valor	0.34	0.49	0.18	0.49	0.49	0.13	0.52	0.89	0.07
	R^2_m	0.04	0.02	0.08	0.02	0.02	0.12	0.02	0.00	0.15
	R^2_c	0.12	0.16	0.27	0.16	0.14	0.39	0.16	0.08	0.37

Equitatividad

Se encontraron efectos significativos sobre la equitatividad para varios factores ambientales: altura, distancia desde las nacientes, % de sedimento grueso, y concentraciones de fósforo y nitrógeno totales. Como se observa en los gráficos de la Figura 3, y en la Tabla 10, mientras que la altura (A) y el sedimento grueso (C) tienen una relación positiva con la equitatividad, la distancia a la naciente (B) y la concentración total de fósforo (D) y nitrógeno (E), tienen una relación negativa con la misma.

Tabla 10. GLMM *equitatividad ~ factores ambientales | ecorregión*.

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente la equitatividad.

		Altura (m.)	Área de la cuenca (km ²)	Distancia a la naciente (m.)	Ancho del arroyo (m.)	Het. Ambiental (m.)	Sed. Grueso (%)	Fósforo	Nitró- geno	Estación /verano
Equi.	T valor	3.39	-2.05	-2.78	-0.63	-0.70	2.54	-2.34	-2.11	-0.96
	P valor	0.00	0.06	0.01	0.54	0.49	0.02	0.03	0.05	0.35
	R^2_m	0.24	0.16	0.26	0.02	0.02	0.26	0.20	0.17	0.04
	R^2_c	0.60	0.19	0.39	0.02	0.02	0.46	0.37	0.17	0.08

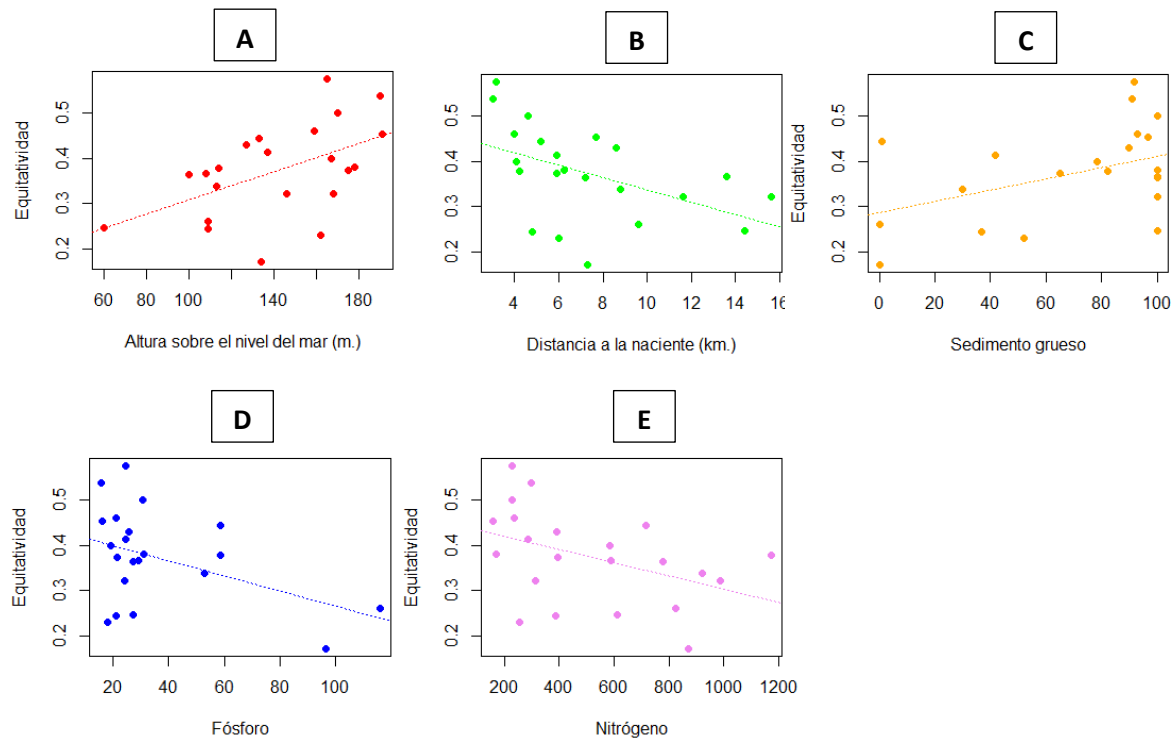


Figura 3. Gráficos de GLMM *equitatividad ~ factores ambientales | ecorregión*

Tamaño promedio

El tamaño promedio es afectado significativamente por la altura y la distancia desde las nacientes (Tabla 11). La relación del tamaño promedio es positiva con la altura (A), y negativa con la distancia a la naciente (B) (Figura 4).

Tabla 11. GLMM *Tamaño promedio ~ factores ambientales | ecorregión.* Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R²m y el R²c para cada uno de los modelos. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente el tamaño promedio.

		Altura (m.)	Área de la cuenca (km ²)	Distancia a la naciente (m.)	Ancho del arroyo (m.)	Het. Ambiental (m.)	Sed. Grueso (%)	Fósforo	Nitró- geno	Estación /verano
Tama. Prom.	T valor	2.14	-1.91	-2.15	-0.80	-0.89	0.55	-0.81	-0.06	-1.92
	P valor	0.05	0.07	0.05	0.43	0.39	0.59	0.43	0.95	0.07
	R ² m	0.11	0.07	0.09	0.02	0.02	0.01	0.02	0.00	0.11
	R ² c	0.54	0.67	0.64	0.52	0.49	0.39	0.41	0.40	0.55

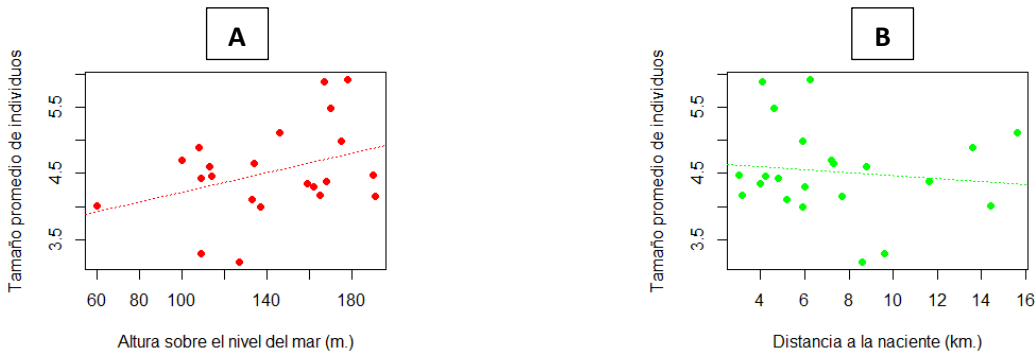


Figura 4. Gráficos de GLMM *Tamaño promedio ~ factores ambientales | ecorregión.*

Abundancia relativa de especies tolerantes

La abundancia relativa de especies tolerantes aumenta significativamente con la concentración de fósforo total como se observa en la Tabla 12, y en la Figura 5.

Tabla 12. GLMM *Especies tolerantes ~ fósforo | ecorregión.*

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente la proporción de especies tolerantes.

		Altura (m.)	Área de la cuenca (km ²)	Dist. a la naciente (m.)	Ancho del arroyo (m.)	Het. Ambient al (m.)	Sed. Grueso (%)	Fósforo	Nitró- geno	Estación /Verano
	T valor	-0.88	0.59	0.33	0.11	-0.63	-1.29	3.39	1.15	-0.54
Esp. Tol.	P valor	0.39	0.56	0.74	0.91	0.53	0.21	0.00	0.27	0.59
	R^2_m	0.03	0.01	0.00	0.00	0.02	0.08	0.36	0.05	0.01
	R^2_c	0.19	0.22	0.20	0.17	0.13	0.11	0.41	0.21	0.12

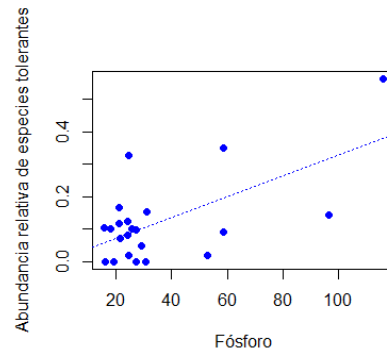


Figura 5. Gráfico GLMM *Especies tolerantes ~ fósforo | ecorregión.*

Abundancia relativa de especies sensibles

Se encontraron relaciones estadísticamente significativas con el porcentaje (%) de sedimento grueso y con las concentraciones de fósforo total. Como indican los respectivos valores de T de la Tabla 13, y en la Figura 6, la relación entre la abundancia relativa de especies sensibles y el sedimento grueso es positiva, mientras que su relación con la concentración de fósforo es negativa.

Tabla 13. GLMM *Especies sensibles* ~ *factores ambientales* | *ecorregión*.

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R²m y el R²c para cada uno de los modelos. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente la proporción de especies sensibles.

		Altura (m.)	Área de la cuenca (km ²)	Distancia a la naciente (m.)	Ancho del arroyo (m.)	Het. Ambiental (m.)	Sed. Grueso (%)	Fósforo	Nitró- geno	Estación /verano
Especies sensibles	T valor	0.58	0.59	0.72	1.49	0.99	3.81	-2.34	-1.91	0.97
	P valor	0.58	0.56	0.48	0.15	0.33	0.00	0.03	0.07	0.34
	R ² m	0.01	0.01	0.01	0.07	0.03	0.45	0.18	0.10	0.04
	R ² c	0.40	0.39	0.38	0.40	0.39	0.53	0.45	0.48	0.38

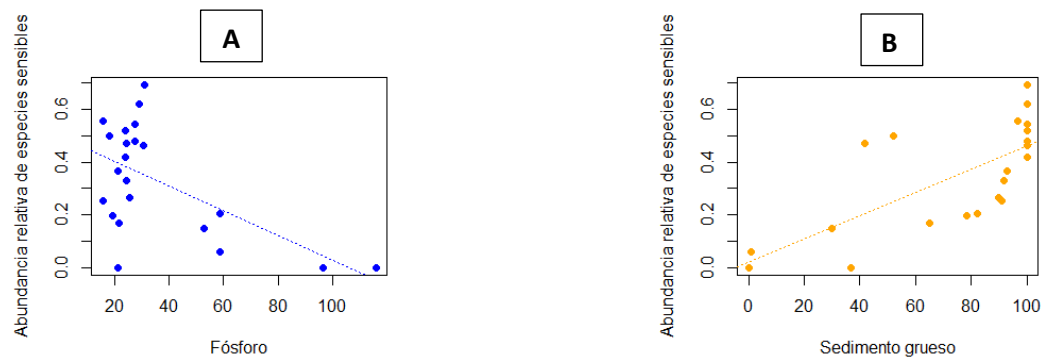


Figura 6. Gráficos *Especies sensibles* ~ *factores ambientales* | *ecorregión*.

Abundancia relativa de peces bentívoros

Como se observa en la Tabla 14, la presencia de peces bentívoros en los arroyos presenta relaciones significativas con varios factores ambientales. La relación es positiva con la altura (A); y negativa con el área de la cuenca (B), la distancia a la naciente (C) y con las concentraciones de fósforo

total (D) (Figura 7). Además, la abundancia relativa de bentívoros es mayor en los muestreos de invierno que en los del verano (Figura 7 D).

Tabla 14. GLMM *Bentívoros ~ factores ambientales | ecorregión.*

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente la presencia de bentívoros.

		Altura (m.)	Área de la cuenca (km ²)	Distancia a la naciente (m.)	Ancho del arroyo (m.)	Het. Ambient al (m.)	Sed. grueso (%)	Fósfo- ro	Nitró- geno	Estación /verano
Bentívoros	T valor	3.29	-2.22	-2.12	-1.78	-1.54	1.49	-2.26	-1.82	-2.26
	P valor	0.00	0.04	0.05	0.09	0.14	0.15	0.03	0.09	0.03
	R^2_m	0.30	0.16	0.14	0.11	0.09	0.09	0.19	0.13	0.19
	R^2_c	0.45	0.38	0.41	0.33	0.28	0.09	0.20	0.23	0.20

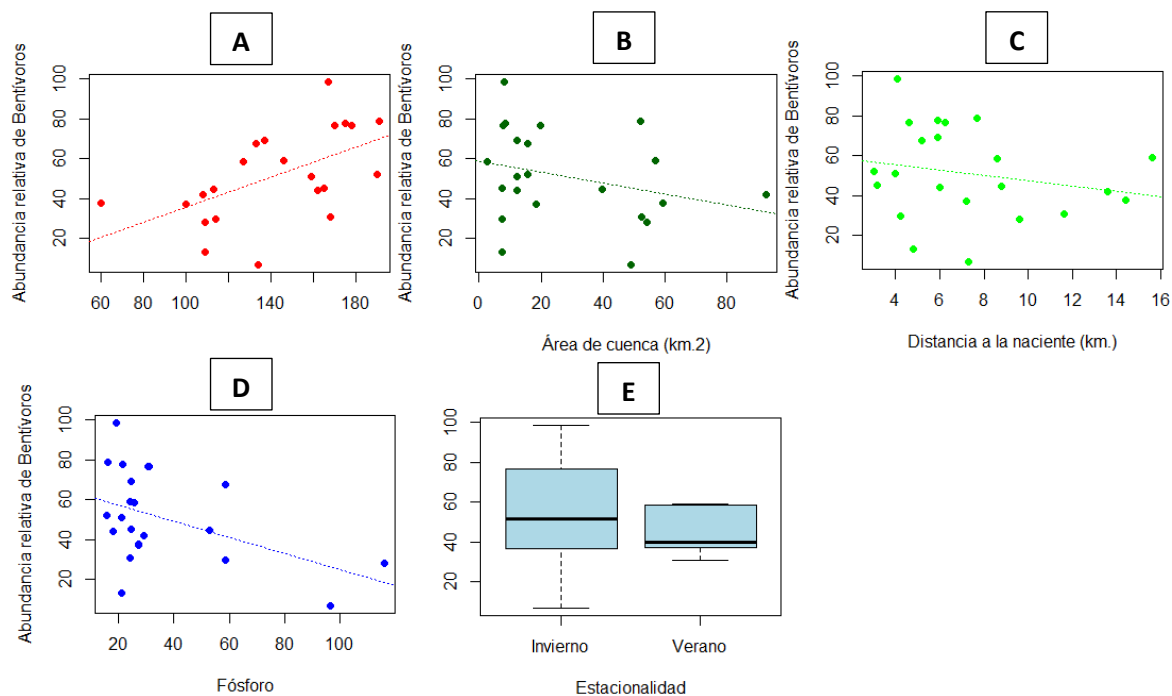


Figura 7. Gráficos GLMM *bentívoros ~ factores ambientales | ecorregión.*

Abundancia relativa de Benti-piscívoros

En cuanto a la abundancia relativa de Benti-piscívoros, se encontró relación estadísticamente significativa y positiva con el ancho del arroyo (Tabla 15 y Figura 8).

Tabla 15. GLMM *benti-piscívoros* ~ *ancho del arroyo* | *ecorregión*.

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente la presencia de benti-piscívoros.

		Altura (m.)	Área de la cuenca (km ²)	Distancia a la naciente (m.)	Ancho del arroyo (m.)	Het. Ambient al (m.)	Sed. grueso (%)	Fós- foro	Nitró- geno	Estación /verano
Benti- piscívoros	T valo r	-0.57	1.22	0.83	2.67	2.03	-0.25	0.99	1.01	0.84
	P valo r	0.57	0.24	0.42	0.01	0.06	0.80	0.33	0.33	0.41
	R^2_m	0.01	0.06	0.03	0.19	0.13	0.00	0.05	0.04	0.03
	R^2_c	0.12	0.24	0.22	0.50	0.38	0.14	0.09	0.12	0.26

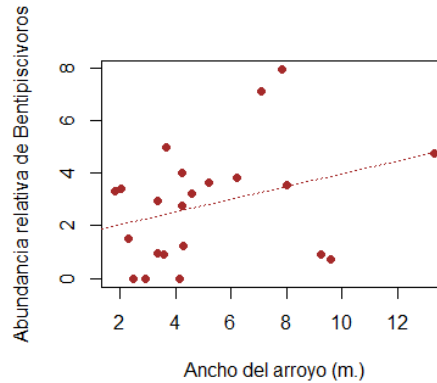


Figura 8. GLMM *benti-piscívoros* ~ *ancho del arroyo* | *ecorregión*.

Abundancia relativa de Herbídetrítívoros

No se encontraron relaciones estadísticamente significativas con ninguno de los factores analizados.

Tabla 16. GLMM *Herbi-detritívoros* ~ *ancho del arroyo* | *ecorregión*.

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2m y el R^2c para cada uno de los modelos.

		Altura (m.)	Área de la cuenca (km ²)	Distancia a la naciente (m.)	Ancho del arroyo (m.)	Het. Ambiental (m.)	Sed. Grueso (%)	Fósforo	Nitró- geno	Estación /verano
Herbi.	T valor	-1.35	1.14	1.95	-1.03	-0.87	-1.28	0.82	2.06	1.97
	P valor	0.19	0.27	0.07	0.32	0.39	0.22	0.42	0.06	0.25
	R^2m	0.08	0.05	0.14	0.05	0.03	0.07	0.03	0.17	0.06
	R^2c	0.09	0.19	0.35	0.05	0.06	0.07	0.03	0.17	0.25

Abundancia relativa de Omni-carnívoros

Se encontraron relaciones significativas entre la abundancia relativa de peces omni-carnívoros y la altura (A), de forma positiva, y con la presencia de nitrógeno (B), de manera negativa. Por otro lado, surgieron diferencias significativas entre el invierno y el verano, siendo el verano en donde existe una mayor abundancia relativa de peces omni-carnívoros (C) (Figura 9).

Tabla 17. GLMM *omni-carnívoros* ~ *factores ambientales* | *ecorregión*.

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2m y el R^2c para cada uno de los modelos. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente la presencia de omni-carnívoros.

		Altura (m.)	Área de la cuenca (km ²)	Distancia a la naciente (m.)	Ancho del arroyo (m.)	Het. Ambient al (m.)	Sed. grueso (%)	Fós- foro	Nitró- geno	Estación /verano
Omnicar.	T valor	-2.51	0.71	1.08	0.92	1.02	1.03	0.34	2.27	2.72
	P valor	0.02	0.49	0.29	0.37	0.32	0.32	0.73	0.03	0.01
	R^2m	0.22	0.02	0.05	0.04	0.05	0.05	0.00	0.19	0.26
	R^2c	0.24	0.02	0.05	0.04	0.05	0.05	0.00	0.22	0.26

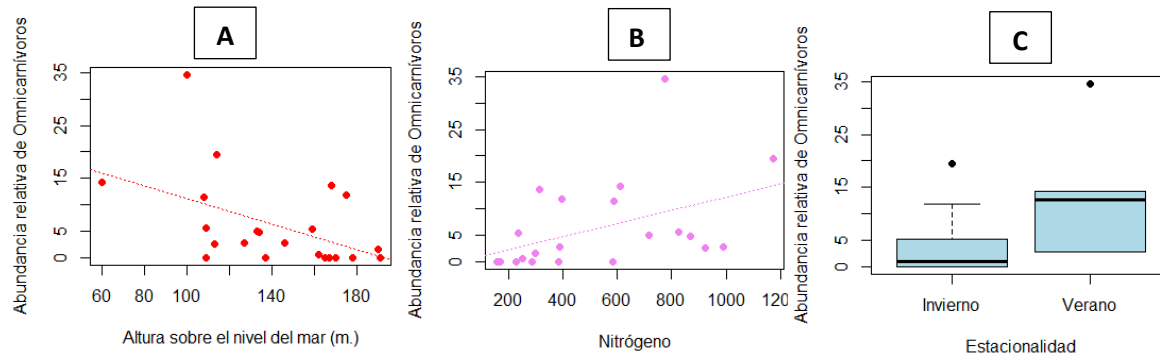


Figura 9. Gráficos de GLMM *omni-carnívoros ~ factores ambientales | ecorregión*.

Abundancia relativa de Omni-herbívoros

No se encontraron resultados significativos entre los parámetros analizados (Tabla 18).

Tabla 18. GLMM *omni-herbívoros ~ factores ambientales | ecorregión*.

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2m y el R^2c para cada uno de los modelos.

		Altura (m.)	Área de la cuenca (km ²)	Distancia a la naciente (m.)	Ancho del arroyo (m.)	Het. Ambiental (m.)	Sed. grueso (%)	Fósforo	Nitró- geno	Estación /verano
Omni-herbi.	T valor	-1.51	1.46	0.91	1.59	1.30	-1.55	1.70	0.27	0.55
	P valor	0.15	0.16	0.37	0.13	0.21	0.14	0.11	0.79	0.59
	R^2m	0.09	0.08	0.03	0.09	0.06	0.10	0.12	0.00	0.01
	R^2c	0.24	0.30	0.25	0.32	0.26	0.10	0.17	0.13	0.21

3. Resultados Objetivo 3

3.1. Usos del suelo y parámetros de la estructura de las comunidades

Riqueza

Con respecto a la riqueza, se observa que tanto en los arroyos con uso de suelo agrícola como en los de uso de suelo forestal, no se obtuvieron efectos estadísticamente significativos ni con el gradiente (Tabla 19), ni con la variable categórica de uso del suelo (Tabla 20).

Tabla 19. GLMM *Riqueza* ~ % uso agrícola | *ecorregión* (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | *ecorregión* (en arroyos forestales)

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos.

		Gradiente de uso agrícola	Gradiente de uso forestal
Riqueza	T valor	-0.78	-2.59
	P valor	0.45	0.08
	R^2_m	0.02	0.46
	R^2_c	0.31	0.46

Tabla 20. ANOVA *Riqueza* ~ Usos del suelo categórica | *ecorregión*

Se muestran el F valor y la significancia estadística a través del P valor.

		Intercepto	Usos del suelo categórica
Riqueza	F valor	549.99	0.23
	P valor	<.0001	0.79

Abundancia

En cuanto a la abundancia, tanto en los arroyos de uso del suelo agrícola como en los de uso de suelo forestal no se han observado efectos estadísticamente significativos del porcentaje de uso del suelo en la cuenca (Tabla 21). Tampoco se encuentra un efecto significativo cuando se compara la abundancia entre los arroyos con diferentes usos del suelo (categorías de uso de suelo; bajo impacto, agrícola y forestal) (Tabla 22).

Tabla 21. GLMM *Abundancia ~ % uso agrícola | ecorregión* (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos.

		Gradiente de uso agrícola	Gradiente de uso forestal
Abundancia	T valor	-0.99	-0.38
	P valor	0.33	0.72
	R^2_m	0.04	0.02
	R^2_c	0.04	0.05

Tabla 22. ANOVA *Abundancia ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Se muestran el F valor y la significancia estadística a través del P valor.

		Intercepto	Usos del suelo categórica
Abundancia	F valor	85.77	0.65
	P valor	<.0001	0.52

Biomasa

En lo que refiere a la biomasa de peces, tanto en los arroyos de uso del suelo agrícola como en los de uso de suelo forestal no se observaron efectos estadísticamente significativos del porcentaje de uso del suelo en la cuenca (Tabla 23). Tampoco se encontró un efecto significativo cuando se compara la biomasa de los arroyos con diferentes usos del suelo (categorías de uso de suelo; bajo impacto, agrícola y forestal, Tabla 24).

Tabla 23. GLMM *Biomasa ~ % uso agrícola | ecorregión* (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos.

		Gradiente de uso agrícola	Gradiente de uso forestal
Tamaño	T valor	-1.18	-0.14
	P valor	0.25	0.89
	R^2_m	0.06	0.00
	R^2_c	0.06	0.55

Tabla 24. ANOVA *Biomasa ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Se muestran el F valor y la significancia estadística a través del P valor.

		Intercepto	Usos del suelo categórica
Riqueza	F valor	25.12	0.80
	P valor	<.0001	0.45

Tamaño promedio

En los arroyos clasificados como con uso de suelo agrícola, se encontró una relación negativa entre el tamaño medio de los peces de la comunidad y el porcentaje de cobertura agrícola de la cuenca, es decir que cuanto mayor es la extensión del uso del suelo agrícola, menores son las tallas medias de los individuos (Tabla 25). Sin embargo, no se han encontrado efectos del porcentaje de uso del suelo forestal sobre la talla media de los peces, en los arroyos con este uso (Tabla 25). Al comparar el tamaño medio de los peces en los diferentes tipos de uso del suelo, tampoco se observaron diferencias significativas (Tabla 26).

Tabla 25. GLMM *Tamaño ~ % uso agrícola | ecorregión* (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales).

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente el tamaño de los individuos.

		Gradiente de uso agrícola	Gradiente de uso forestal
Tamaño	T valor	-2.63	0.89
	P valor	0.02	0.44
	R^2_m	0.23	0.10
	R^2_c	0.23	0.43

Tabla 26. ANOVA *Tamaño ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Se muestran el F valor y la significancia estadística a través del P valor.

		Intercepto	Usos del suelo categórica
Tamaño	F valor	578.23	0.46
	P valor	<.0001	0.63

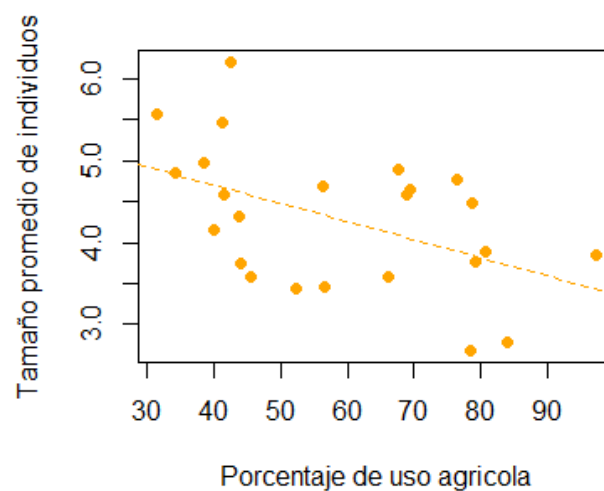


Figura 10. Gráfico GLMM *Tamaño promedio ~ % uso agrícola* (en arroyos agrícolas) | *ecorregión*

Al realizar los modelos que incluyen a los factores ambientales y el gradiente de uso agrícola, partimos de un modelo inicial que incluye la altura, la distancia a la naciente y el porcentaje de uso agrícola, con interacciones. Sin embargo, el modelo final recoge únicamente el gradiente de uso agrícola, ya que los modelos que incluyen las otras dos variables no difieren significativamente del modelo más simple, que solo incluye el efecto del porcentaje de uso del suelo agrícola (Tabla 27).

Tabla 27. GLMM tamaño ~ *Altura * Dist. Naciente * % uso agrícola* | *ecorregión En arroyos agrícolas*

Tabla 27a. Se muestra la estructura del modelo inicial y el modelo seleccionado, así como la desviación residual, el AIC, el R²m y el R²c para cada uno.

Modelo	Estructura del modelo	StdDev Residual	AIC	R ² m	R ² c
GLMM inicial	<i>%usoAgrícola * Altura * Dist.naciente</i>	0.75	143.18	0.38	0.38
GLMM final	<i>%usoAgrícola</i>	0.76	70.69	0.23	0.23

Tabla 27b. Se muestran la estructura del modelo, la variable explicativa, el parámetro estimado, el error estándar, el T valor, y la significancia estadística a través del P valor.

Variable explicativa	Parámetro estimado	Error estándar	t-valor	p-valor
Intercepto	5.60	0.52	10.68	0.00
%uso Agrícola	-0.02	0.01	-2.63	0.02

Índice de Simpson

Al analizar el Índice de Simpson, tanto en los arroyos con uso del suelo agrícola como en los de uso de suelo forestal, no se observaron efectos estadísticamente significativos ni con el porcentaje de uso del suelo, ni con las diferentes categorías de uso del suelo (Tabla 28 y Tabla 29).

Tabla 28. GLMM *Simpson* ~ % uso agrícola | *ecorregión* (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | *ecorregión* (en arroyos forestales)

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos.

		Gradiente de uso agrícola	Gradiente de uso forestal
Índice de Simpson	T valor	-1.15	-1.74
	P valor	0.26	0.18
	R^2_m	0.05	0.29
	R^2_c	0.05	0.43

Tabla 29. ANOVA *Índice de Simpson* ~ *Usos del suelo categórica* | *ecorregión*

Se muestran el F valor y la significancia estadística a través del P valor.

		Intercepto	Usos del suelo categórica
Índice de Simpson	F valor	257.29	0.24
	P valor	<.0001	0.78

Equitatividad

En cuanto a la equitatividad, tanto en los arroyos con uso del suelo agrícola como en los de uso de suelo forestal, no se observaron efectos estadísticamente significativos ni con el porcentaje de uso del suelo, ni con las diferentes categorías de uso del suelo (Tabla 30 y Tabla 31).

Tabla 30. GLMM *Equitatividad* ~ % uso agrícola | *ecorregión* (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | *ecorregión* (en arroyos forestales)

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos.

		Gradiente de uso agrícola	Gradiente de uso forestal
Equitatividad	T valor	-0.60	0.60
	P valor	0.55	0.59
	R^2_m	0.01	0.04
	R^2_c	0.01	0.73

Tabla 31. ANOVA *Equitatividad ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*
Se muestran el F valor y la significancia estadística a través del P valor.

		Intercepto	Usos del suelo categórica
Equitatividad	F valor	579.95	0.25
	P valor	<.0001	0.77

Abundancia relativa de especies tolerantes

Con respecto a la abundancia relativa de especies tolerantes, se encontró una relación estadísticamente significativa, positiva, con el porcentaje de agricultura en los arroyos clasificados como de uso agrícola (Tabla 32, figura 11a). Además, los resultados arrojaron diferencias significativas en la abundancia relativa de especies tolerantes entre arroyos con diferentes categorías de usos del suelo (Tabla 33), que son coherentes con las anteriores (Figura 11b). Es en la categoría de uso agrícola en la que se encuentran valores más elevados de especies tolerantes, y tiene además una varianza mucho mayor que las otras dos categorías. Para saber específicamente entre que usos se presenta esa diferencia significativa, se realizó un Test de Tukey (Tabla 34), el cual muestra que los arroyos con bajo impacto poseen una abundancia relativa de especies tolerantes significativamente menor, que la de los arroyos Agrícolas.

Tabla 32. GLMM *Spp. Tolerantes ~ % uso agrícola | ecorregión* (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente la presencia de especies tolerantes.

		Gradiente de uso agrícola	Gradiente de uso forestal
Especies tolerantes	T valor	2.85	-0.59
	P valor	0.01	0.59
	R^2_m	0.26	0.01
	R^2_c	0.28	0.97

Tabla 33. ANOVA *Especies tolerantes ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*
Se muestran el F valor y la significancia estadística a través del P valor.

		Intercepto	Usos del suelo categórica
Especies tolerantes	F valor	18.31	4.10
	P valor	<.0001	0.02

Tabla 34. Test de Tukey. ANOVA *especies tolerantes ~ usos del suelo categórica*

Usos del suelo	Diferencia	Lwr	Upr	P valor
Forestal – Agrícola	-0.14	-0.34	0.06	0.25
Bajo impacto – Agrícola	-0.17	-0.32	-0.01	0.031
Bajo impacto – Forestal	-0.03	-0.24	0.18	0.94

En relación a los modelos elaborados para los arroyos agrícolas, que incluyen los factores que poseen efectos sobre la abundancia relativa de especies tolerantes en arroyos de bajo impacto, y las variables de uso del suelo que sean significativas, se comenzó con un modelo con interacción. Se seleccionó finalmente un modelo aditivo, el cual incluye el efecto del porcentaje agrícola en la cuenca y el porcentaje de las concentraciones de fósforo. El modelo elegido es el que ajusta mejor y en el cual la variable de gradiente agrícola tiene significancia estadística por sí sola (Tabla 35).

Tabla 35. GLMM *especies tolerantes ~ fósforo * % uso agrícola | ecorregión*
En arroyos agrícolas

Tabla 35a. Se muestran el modelo analizado, la estructura del modelo, la desviación residual, el AIC, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos

Modelo	Estructura del modelo	StdDev Residual	AIC	R^2_m	R^2_c
GLMM inicial	<i>Fósforo*%usoAgrícola / Ecorregión</i>	0.12	29.71	0.78	0.78
GLMM final	<i>Fósforo+%usoAgrícola / Ecorregión</i>	0.16	24.20	0.50	0.65

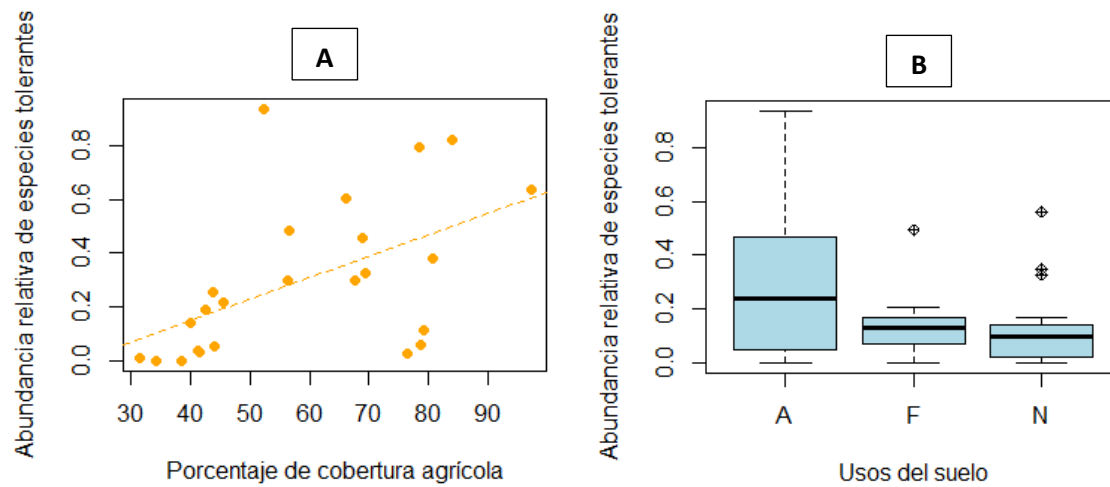


Figura 11. Gráficos de GLMM (A) y ANOVA (B) *Especies tolerantes ~ usos del suelo | ecorregión*

Tabla 35b. Se muestran la estructura del modelo, la variable explicativa, el parámetro estimado, el error estándar, el T valor, y la significancia estadística a través del P valor.

Variable explicativa	Parámetro estimado	Error estándar	T valor	P valor
Intercepto	0.02	0.07	0.35	0.73
%usoAgrícola	0.00	0.00	3.65	0.00
Fósforo	0.00	0.00	2.91	0.01

Abundancia relativa de Especies Sensibles

La abundancia relativa de especies sensibles aumenta significativamente con el porcentaje de cobertura forestal en los arroyos clasificados como de cuenca forestal. (Tabla 36, figura 12). Sin embargo, no se encontraron efectos significativos cuando se usó la variable categórica (Tabla 37).

Tabla 36. GLMM *Especies. Sensibles* ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente la presencia de especies sensibles.

		Gradiente de uso agrícola	Gradiente de uso forestal
Especies sensibles	T valor	-1.77	4.50
	P valor	0.09	0.02
	R^2_m	0.12	0.73
	R^2_c	0.14	0.91

Tabla 37. ANOVA *Especies sensibles* ~ Usos del suelo categórica | ecorregión

Se muestran el F valor y la significancia estadística a través del P valor.

		Intercepto	Usos del suelo categórica
Especies sensibles	F valor	35.55	1.30
	P valor	<.0001	0.28

Para analizar cuáles son los factores que determinan la abundancia relativa de especies sensibles, incluyendo los factores que afectan significativamente a los arroyos de bajo impacto y a los forestales, se comenzó la selección de modelos con uno con interacción entre las tres variables independientes (sedimento grueso, fósforo y gradiente forestal). Finalmente, se seleccionó el más simple que incluye solo el gradiente de uso forestal, ya que los modelos que incluyen las otras dos variables no difieren significativamente de este. El modelo seleccionado presenta un ajuste satisfactorio ($AIC = 2.53$) y explica gran parte de la variación de la abundancia de especies sensibles en los arroyos forestales.

Tabla 38. GLMM *Especies sensibles ~ Sedimento grueso * Fósforo * % uso Forestal | ecorregión. En arroyos forestales*

Tabla 38a. Se muestra la estructura del modelo inicial y el modelo seleccionado, así como la desviación residual, el AIC, el R²m y el R²c para cada uno.

Modelo	Estructura del modelo	StdDev Residual	AIC	R ² m	R ² c
GLMM inicial	<i>%usoForestal * Sed.grueso * Fósforo</i>	0.14	91.08	0.45	0.54
GLMM final	<i>%usoForestal</i>	0.06	2.53	0.73	0.91

Tabla 38b. Se muestran la estructura del modelo, la variable explicativa, el parámetro estimado, el error estándar, el T valor, y la significancia estadística a través del P valor.

Estructura de modelo	Variable explicativa	Parámetro estimado	Error estándar	T valor	P valor
<i>%usoForestal</i>	Intercepto	-0.14	0.10	-1.37	0.24
	<i>%usoForestal</i>	0.00	0.00	4.50	0.02

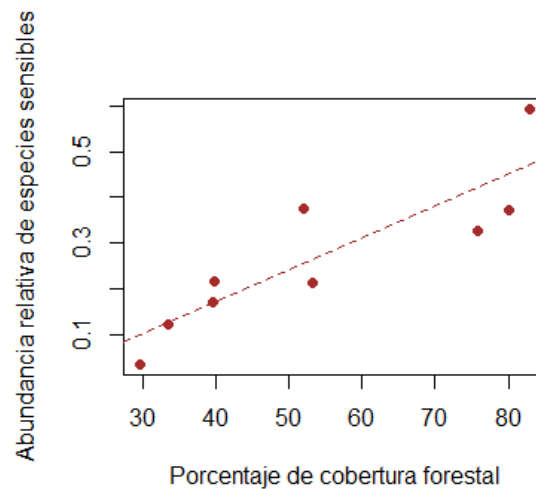


Figura 12. Gráfico GLMM *especies sensibles ~ % uso forestal | ecorregión*

Abundancia relativa de Bentívoros

Al ahondar en los grupos tróficos, tanto en los arroyos de uso del suelo agrícola como los de uso forestal, no se observaron efectos estadísticamente significativos del gradiente de uso del suelo, con respecto a la abundancia relativa de peces bentívoros (Tabla 39). Sin embargo, se encontraron resultados significativos con la variable categórica de usos del suelo (Tabla 40). Como se aprecia en el box plot de la Figura 13, la abundancia de bentívoros tiene una varianza notoriamente mayor en los arroyos de bajo impacto, comparada a los agrícolas y forestales. Se realizó un test de Tukey, el cual muestra que la diferencia es entre los arroyos de bajo impacto y los agrícolas, con una presencia mayor en estos últimos (Tabla 41).

Tabla 39. GLMM *Bentívoros* ~ % uso agrícola | *ecorregión* (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | *ecorregión* (en arroyos forestales)

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos.

		Gradiente de uso agrícola	Gradiente de uso forestal
Bentívoros	T valor	0.21	1.11
	P valor	0.83	0.35
	R^2_m	0.00	0.15
	R^2_c	0.00	0.51

Tabla 40. ANOVA *Bentívoros* ~ Usos del suelo categórica | *ecorregión*

Se muestran el F valor y la significancia estadística a través del P valor. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente la presencia de bentívoros.

		Intercepto	Usos del suelo categórica
Bentívoros	F valor	128.22	7.91
	P valor	<.0001	0.00

Tabla 41. Test de Tukey: ANOVA *bentívoros ~ usos del suelo categórica*

Usos del suelo	Diferencia	lwr	Upr	P valor
Forestal – Agrícola	9.44	-7.49	26.38	0.38
Bajo impacto – Agrícola	23.42	10.69	36.16	0.00
Bajo impacto – Forestal	13.98	-3.26	31.22	0.13

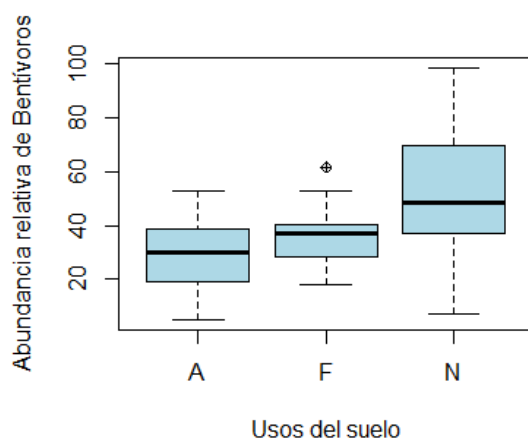


Figura 13. Gráfico de ANOVA *bentívoros ~ usos del suelo | ecorregión*

Por otra parte, al estar la abundancia relativa de Bentívoros relacionada con la estación del año en que se realizó el muestreo en los arroyos de bajo impacto, se analiza si las diferencias encontradas entre los diferentes usos del suelo, varían en las estaciones de invierno y verano. Como se aprecia en la Tabla 42, al separar el dataset en invierno y verano, los p-valores de la comparación de la abundancia relativa de bentívoros entre usos del suelo, son marginales, no encontrando resultados estadísticamente significativos para ninguna de las estaciones por separado. Se mantiene entonces, el análisis con los datos agrupados sin tener en cuenta la Estación para el objetivo 3.

Tabla 42. ANOVA *Bentívoros ~ Usos del suelo categórica | ecorregión. Por estacionalidad Invierno / Verano*

Se muestran el F valor y la significancia estadística a través del P valor. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente la presencia de bentívoros.

Bentívoros		Intercepto	Usos del suelo categórica
Sin estacionalidad	F valor	128.22	7.91
	P valor	<.0001	0.00
Invierno	F valor	33.98	2.98
	P valor	<.0001	0.07
Verano	F valor	145.68	2.84
	P valor	<.0001	0.08

Abundancia relativa de Benti-piscívoros

La abundancia relativa de peces benti-piscívoros crece significativamente con el aumento del porcentaje de forestación en los arroyos de cuencas forestales (Tabla 43, figura 14). Sin embargo, no se encontraron efectos con la variable categórica de uso del suelo (tabla 44).

Tabla 43. GLMM *Benti-piscívoros ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)*
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente la presencia de benti-piscívoros.

		Gradiente de uso agrícola	Gradiente de uso forestal
Benti-piscívoros	T valor	-0.02	3.34
	P valor	0.98	0.04
	R^2_m	0.00	0.58
	R^2_c	0.59	0.58

Tabla 44. ANOVA *Benti-piscívoros ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*
Se muestran el F valor y la significancia estadística a través del P valor.

		Intercepto	Usos del suelo categórica
Benti-piscívoros	F valor	22.26	0.64
	P valor	<.0001	0.53

Para analizar en conjunto los factores ambientales y el gradiente forestal, se realizó un primer modelo con interacción de las dos variables independientes (ancho del arroyo y porcentaje de uso forestal). Se seleccionó como modelo final el que solo incluye al gradiente de uso forestal, ya que el efecto del ancho del arroyo no resultó significativo con respecto a la presencia de benti-piscívoros en los arroyos forestales. Como se muestra en la Tabla 45b y se observa en la figura 14, el modelo presenta un valor explicativo importante ($R^2m = 0.58$), y establece una relación positiva (T valor = 3.35).

Tabla 45. GLMM *benti-piscívoros ~ % uso Forestal * Ancho | ecorregión.*
En arroyos forestales

Tabla 45a. Se muestran el modelo analizado, la estructura del modelo, la desviación residual, el AIC, el R^2m y el R^2c para cada uno de los modelos. Se resalta en gris el modelo seleccionado para el análisis.

Modelo	Estructura del modelo	StdDev Residual	AIC	R^2m	R^2c
GLMM inicial	%usoForestal * Ancho / Ecorregión	1.50	54.30	0.53	0.53
GLMM final	%usoForestal / Ecorregión	1.32	42.08	0.58	0.58

Tabla 45b. Se muestran la estructura del modelo, la variable explicativa, el parámetro estimado, el error estándar, el T valor, y la significancia estadística a través del P valor.

Estructura de modelo	Variable explicativa	Parámetro estimado	Error estándar	T valor	P valor
%usoForestal / Ecorregión	Intercepto	-2.23	1.29	-1.72	0.16
	%usoForestal	0.07	0.02	3.35	0.4

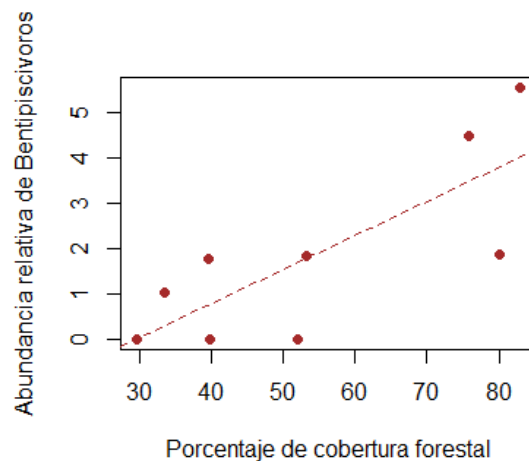


Figura 14. Gráfico de GLMM *benti-piscívoros* ~ % uso forestal | ecorregión

Abundancia relativa de Herbi-detritívoros

Con respecto a la abundancia relativa de Herbi-detritívoros, no se observaron efectos estadísticamente, ni con los gradientes agrícola y forestal (Tabla 46), ni con la variable categórica de uso del suelo (Tabla 47).

Tabla 46. GLMM *Herbi-detritívoros* ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos.

		Gradiente de uso agrícola	Gradiente de uso forestales
Herbi-detritívoros	T valor	0.47	-1.31
	P valor	0.64	0.28
	R^2_m	0.00	0.18
	R^2_c	0.00	0.18

Tabla 47. ANOVA *Herbi-detritívoros* ~ Usos del suelo categórica | ecorregión

Se muestran el F valor y la significancia estadística a través del P valor.

		Intercepto	Usos del suelo categórica
Herbi-detritívoros	F valor	56.75	2.15
	P valor	<.0001	0.13

Abundancia relativa de Omni-carnívoros

La abundancia relativa de peces omni-carnívoros disminuye significativamente con el aumento en el gradiente de uso del suelo agrícola, en los arroyos agrícolas, mientras que aumenta significativamente con el aumento en el gradiente de forestación, en las cuencas de uso forestal (Tabla 48). Sin embargo, no se detectaron efectos del uso del suelo sobre la abundancia relativa de omni-carnívoros cuando se usó la variable categórica de uso del suelo (Tabla 49).

Tabla 48. GLMM *Omni-carnívoros* ~ % uso agrícola | *ecorregión* (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | *ecorregión* (en arroyos forestales)

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente la presencia de omni-carnívoros.

		Gradiente de uso agrícola	Gradiente de uso forestal
Omni-carnívoros	T valor	-2.23	-4.21
	P valor	0.04	0.02
	R^2_m	0.16	0.08
	R^2_c	0.32	0.99

Tabla 49. ANOVA *Omni-carnívoros* ~ *Usos del suelo categórica* | *ecorregión*

Se muestran el F valor y la significancia estadística a través del P valor.

		Intercepto	Usos del suelo categórica
Omni-carnívoros	F valor	5.97	1.23
	P valor	<.0001	0.30

Al considerar también las variables ambientales determinantes de la abundancia relativa de este grupo, hallados en el set de datos de arroyos de bajo impacto, se presentan por separado los modelos para los arroyos en usos de suelo agrícola, y a continuación la selección de modelos con los arroyos forestales.

En cuanto a los arroyos de uso agrícola, se analizó en primer lugar si los efectos de la estacionalidad eran significativos para explicar la presencia de omni-carnívoros. Al no tener relación significativa, no se incluye la estacionalidad en los modelos multivariados (Tabla 50). Se

comienza así, con un modelo mixto inicial que se compone por las tres variables independientes (altura, concentración de nitrógeno total y porcentaje de uso del suelo agrícola), mientras que el modelo final seleccionado solo incluye al gradiente de uso agrícola y la altura.

Como se aprecia en la Tabla 51, el modelo sin la concentración de nitrógeno, no solo ajusta mejor sino que además tiene una capacidad explicativa levemente mayor. Estas razones llevaron a seleccionar el modelo más simple que muestra que tanto la altura como el gradiente de uso agrícola tienen una relación negativa con la presencia de omni-carnívoros, siendo en el gradiente de uso de suelo, mayor el parámetro estimado.

Tabla 50. ANOVA *Omni-carnívoros ~ estacionalidad | ecorregión. En arroyos agrícolas.*

		Intercepto	Estacionalidad
Omni-carnívoros	F valor	5.96	0.07
	P valor	0.02	0.79

Tabla 51. GLMM *Omni-carnívoros ~ % uso agrícola + altura + nitrógeno | ecorregión. En arroyos agrícolas*

Tabla 51a. Se muestran el modelo analizado, la estructura del modelo, la desviación residual, el AIC, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos. Se resalta en gris el modelo seleccionado para el análisis.

Modelo	Estructura del modelo	StdDev Residual	AIC	R^2_m	R^2_c
GLMM inicial	%usoAgrícola + Altura + Nitrógeno	8.33	194.22	0.35	0.35
	/ Ecorregión				
GLMM final	%usoAgrícola + Altura / Ecorregión	8.18	180.75	0.36	0.36

Tabla 51b. Se muestran la estructura del modelo, la variable explicativa, el parámetro estimado, el error estándar, el T valor, y la significancia estadística a través del P valor.

Estructura de modelo	Variable explicativa	Parámetro estimado	Error estándar	t-valor	p-valor
%usoAgrícola + Altura	Intercepto	29.21	6.32	4.62	0.00
	%usoAgrícola	-0.22	0.09	-2.44	0.02
	Altura	-0.09	0.04	-2.34	0.03

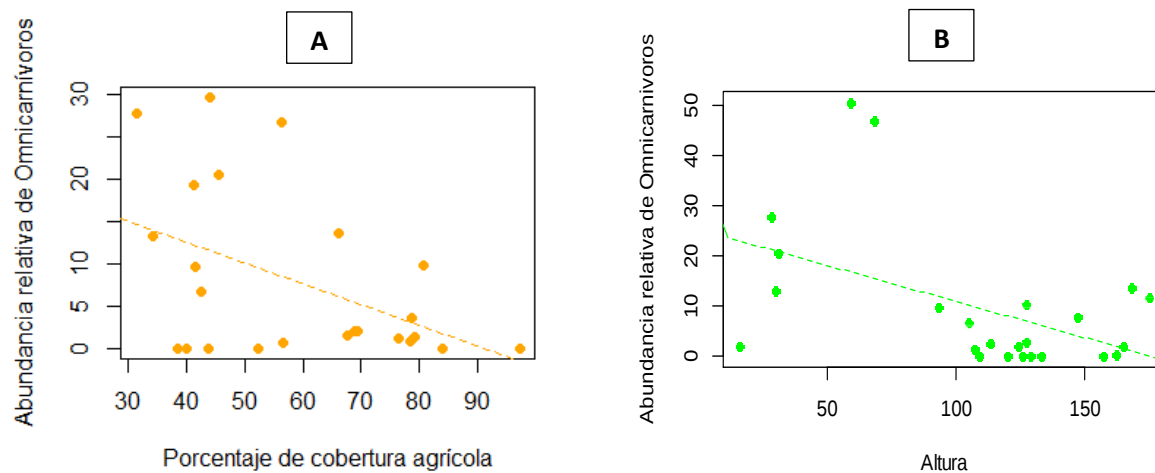


Figura 15. Gráficos de GLMM *omni-carnívoros ~ % uso agrícola | ecorregión*
omni-carnívoros ~ altura | ecorregión en arroyos agrícolas

En cuanto a los modelos que incluyen el gradiente de uso forestal, en primer lugar, se visualiza que la estacionalidad tampoco posee un efecto significativo sobre la abundancia relativa de este grupo en los arroyos forestales, por lo que no se incluye en los modelos con múltiples variables (Tabla 52). Se parte de un modelo con interacción entre las tres variables independientes (porcentaje de uso del suelo forestal, altura, concentración de nitrógeno), y se selecciona como modelo final el que incluye solo la altura (Tabla 53). Al verificar varios modelos, se observa que el gradiente forestal solo tiene significancia cuando se lo modela solo, pero su ajuste y sobre todo su poder explicativo es muy pequeño ($R^2_m=0.09$), mientras que la altura modelada por sí sola, se ajusta mejor y explica la mayor parte de la variación de Omni-carnívoros en arroyos forestales.

Tabla 52. ANOVA *omni-carnívoros ~ estacionalidad | ecorregión*.
En arroyos forestales

		Intercepto	Estacionalidad
Omni-carnívoros	F valor	1.41	0.38
	P valor	0.30	0.58

Tabla 53. GLMM *omni-carnívoros ~ % uso Forestal * altura * nitrógeno | ecorregión*.
En arroyos forestales

Tabla 53a. Se muestran el modelo analizado, la estructura del modelo, la desviación residual, el AIC, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos. Se resalta en gris el modelo seleccionado para el análisis.

Modelo	Estructura del modelo	StdDev Residual	AIC	R^2_m	R^2_c
GLMM inicial	<i>%usoForestal * Altura * Nitrógeno</i>	1.40	129.84	0.98	0.99
GLMM final	<i>Altura</i>	3.83	58.41	0.96	0.96

Tabla 53b. Se muestran la estructura del modelo, la variable explicativa, el parámetro estimado, el error estándar, el T valor, y la significancia estadística a través del P valor.

Estructura de modelo	Variable explicativa	Parámetro estimado	Error estándar	T valor	P valor
<i>%usoForestal * Altura</i>	Intercepto	77.27	4.52	17.06	0.00
<i>/ Ecorregión</i>	Altura	-0.48	0.03	-14.62	0.00

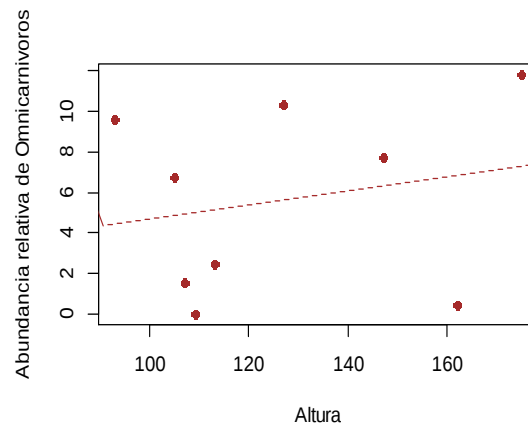


Figura 16. Gráfico de GLMM *omni-carnívoros ~ altura | ecorregión* en arroyos forestales

Abundancia relativa de Omni-herbívoros

Si bien la abundancia de omni-herbívoros no se relaciona significativamente con el porcentaje de uso agrícola, ni con el porcentaje de uso forestal en las cuencas agrícolas y forestales, respectivamente (Tabla 54), sí se encontraron efectos significativos de la variable categórica del uso del suelo sobre la abundancia relativa de los individuos de este grupo (Tabla 55). En el box plot de la Figura 17 se observa que los arroyos agrícolas poseen una abundancia relativa de peces omni-herbívoros, significativamente superior a la encontrada en los arroyos de bajo impacto (Tabla 56).

Tabla 54. GLMM *Omni-herbívoros ~ % uso agrícola | ecorregión* (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Se muestran el T valor, la significancia estadística a través del P valor, el R^2_m y el R^2_c para cada uno de los modelos.

		Gradiente de uso agrícola	Gradiente de uso forestal
Omni-herbívoros	T valor	0.86	-0.27
	P valor	0.40	0.80
	R^2_m	0.03	0.29
	R^2_c	0.03	0.43

Tabla 55. ANOVA *Omni-herbívoros ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Se muestran el F valor y la significancia estadística a través del P valor. Se resaltan en gris los parámetros que afectaron significativamente la presencia de omni-herbívoros.

		Intercepto	Usos del suelo categórica
Omni-herbívoros	F valor	103.89	3.52
	P valor	<.0001	0.04

Tabla 56. Test de Tukey *omni-herbívoros ~ usos del suelo categórica*. Se resalta en gris el parámetro que afectaron significativamente la presencia de omniherbívoros.

Usos del suelo	Diferencia	lwr	Upr	P valor
Forestal – Agrícola	-14.49	-34.23	5.24	0.19
Bajo impacto – Agrícola	-16.48	-31.32	-1.64	0.03
Bajo impacto – Forestal	-1.99	-22.08	18.10	0.97

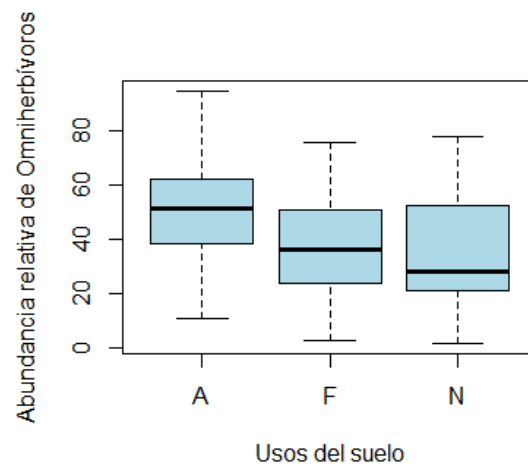


Figura 17. Gráficos de ANOVA *omni-herbívoros ~ usos del suelo | ecorregión*

4. Discusión

En este trabajo se pretendió describir la estructura de las comunidades de peces, analizando los cambios que ocurren en la propia estructura y en la composición comunitaria en los arroyos de bajo orden de la cuenca del Río Negro, en un gradiente de uso del suelo desde sistemas con bajo impacto (cuencas con ganadería extensiva y pasturas naturales), hacia los sistemas con mayor degradación ambiental (cuencas agrícolas y/o forestales).

Los resultados del objetivo 1 (Determinar cuáles son las especies de peces que habitan en ecosistemas de arroyos de la cuenca del Río Negro, y caracterizar la estructura de sus comunidades), muestran que se obtuvieron 73 especies de peces, lo cual puede significar una diversidad específica alta, dado que el muestreo se realizó en arroyos de bajo orden. Este resultado representa más del 60% de las especies registradas para todos los tipos de ecosistemas de la cuenca del Río Negro, los cuales incluyen; sistemas de humedales, embalses, lagos y ríos medianos y grandes (Serra *et al.*, 2014, Loureiro *et al.*, 2023). No se registró la presencia de especies exóticas invasoras. Por otra parte, se encontraron dos especies que no estaban registradas en la cuenca del Río Negro a la fecha de los muestreos: *Hyphessobrycon boulengeri* y *Scleronema macanuda*.

En el marco de los objetivos 2 y 3, los parámetros de interés en los que se encontraron resultados estadísticamente significativos con factores ambientales (en el caso del objetivo específico 2), o variables de uso del suelo (para el análisis del objetivo específico 3), fueron; la *riqueza*, la *equitatividad*, el *tamaño promedio*, la abundancia relativa de *especies tolerantes*, la abundancia relativa de *especies sensibles*, y la abundancia relativa de *bentívoros*, *bentipiscívoros*, *omni-carnívoros* y *omni-herbívoros*. Por otro lado, los parámetros de la estructura de la comunidad y grupos tróficos en los que no se encontraron relaciones significativas fueron; la *abundancia*, la *biomasa*, el *Índice de Simpson*, y la abundancia relativa de *herbi-detritívoros*.

En cuanto al objetivo 2, que buscaba conocer los efectos de los factores naturales en los sistemas de bajo impacto, se encontró en primer lugar que la altura estuvo relacionada con la riqueza de forma negativa, y de forma positiva con el índice de equitatividad y el tamaño medio de los individuos. Con respecto a los grupos tróficos, tiene un efecto positivo en la abundancia relativa de bentívoros, y negativa en la de omni-carnívoros.

En cuanto a la distancia a la naciente, se encontraron efectos positivos con la riqueza, es decir, un aumento en la riqueza conforme la distancia a las nacientes aumenta. Esto concuerda con la teoría de río continuo de Vannote *et al.*, 1980, que predice que es esperado un aumento gradual en la

riqueza de especies a lo largo del gradiente longitudinal (donde la altura disminuye y aumenta la distancia a las nacientes conforme el río fluye hacia la desembocadura). El efecto mencionado de la altura sobre la riqueza, refuerza los resultados, ya que al aumentar la distancia a las nacientes disminuye la altura, lo que ha sido reportado para ecosistemas fluviales a nivel global (Ibañez *et al.*, 2009, Winemiller *et al.*, 2011, García *et al.*, 2014, González Bergonzoni *et al.*, 2015).

La distancia a la naciente, tiene además, relación negativa con la equitatividad, el tamaño de los peces y la abundancia relativa de las especies bentívoras, y una relación positiva con la abundancia relativa de omni-carnívoros.

Por otro lado, conforme aumenta el porcentaje de área cubierta por sedimento grueso (rocas, piedras y grava), aumentan la equitatividad y la abundancia relativa de las especies sensibles. Visto de otra forma y por oposición, esto podría ser el resultado del incremento del sedimento fino hacia tramos localizados aguas abajo, donde están los sistemas con actividades agrícolas (Kemp *et al.*, 2011), los cuales son ambientes menos propicios para las especies sensibles (Adam *et al.*, 2011, Araújo, 1998, Bistoni *et al.*, 1999, Brown, 2000, Walter *et al.*, 2000).

El área de la cuenca mostró una relación negativa con la presencia de bentívoros, también en consonancia con un efecto del gradiente longitudinal sobre este grupo trófico, ya que las mayores áreas de cuenca también pueden representar un mayor recorrido desde las nacientes.

Por otro lado, el ancho de los arroyos muestra efectos positivos con la abundancia relativa de bentipiscívoros, lo que puede deberse a que estas especies, que son las depredadoras tope de las comunidades, suelen ser de mayor tamaño y requieren mayores áreas para establecerse. A mayor tamaño del ecosistema, mayor productividad, mayor diversidad y mayor heterogeneidad, por lo que puede sostener variedad de niveles tróficos (Vander Zanden *et al.*, 1999; Post *et al.*, 2000).

En cuanto a los nutrientes, la concentración de fósforo presenta relación negativa con la equitatividad, con la abundancia relativa de bentívoros y con la presencia de especies sensibles. En contraste, tiene relación positiva con la abundancia de especies tolerantes. Muestra así, una relación inversa con las especies tolerantes y con las especies sensibles, lo que es coherente con la propia definición de especies tolerantes y sensibles, utilizada aquí, en la que se toma en cuenta la correlación con los nutrientes.

Las concentraciones de nitrógeno, según los resultados, también promueven descensos en la equitatividad, y además, aumentos en la abundancia relativa de omni-carnívoros. Esto implica que en aquellos arroyos de bajo impacto, quizás la productividad del sistema (si consideramos las

concentraciones de nutrientes como indicadores de productividad) determina negativamente la equitatividad de las diferentes especies, promoviendo comunidades con especies más similares entre sí y dominancia de algunas pocas, de acuerdo a los efectos que tiene el aumento de nutrientes en el agua, según estudios realizados por diversos autores (Jenny, J. *et al.*, 2016, Thurston, R., 1981). Asimismo, el aumento en la concentración de nutrientes, parece ocasionar cambios en la composición trófica de las comunidades, ya que las especies bentívoras se vieron favorecidas en arroyos de bajo impacto y las omnívoras con tendencia carnívora hacia los arroyos más productivos (Chalar *et al.*, 2013).

Finalmente, se observa que la estacionalidad tiene efectos sobre la riqueza, siendo mayor en el verano. En cuanto a los grupos tróficos, se encuentra mayor presencia de bentívoros en invierno, y de omni-carnívoros en verano. Lo que cobra sentido a la luz de otros trabajos, como por ejemplo; González-Bergonzoni, *et al.* 2016, en donde se indica que el consumo de materia vegetal aumenta en las temperaturas cálidas propias del verano, y puede aportar evidencia a la idea de que algunas especies con dietas omnívoras, en sistemas templados y subtropicales con variabilidad estacional de temperaturas, tienen preferencia por ítems de origen vegetal en períodos cálidos.

En cuanto al objetivo 3, en los análisis realizados en los 56 arroyos muestreados con diferentes usos del suelo, se ha observado que la composición de la comunidad de peces varía en función del uso del suelo predominante. Los arroyos con uso del suelo agrícola, muestran una relación positiva con la abundancia de especies tolerantes y de especies omni-herbívoras, en detrimento de especies de peces con hábitos especialistas, como los bentívoros, que a su vez poseen mayores abundancias relativas en los arroyos de bajo impacto. Por otra parte, los arroyos con uso del suelo forestal tienen una presencia mayor de especies tolerantes y bentipiscívoras, con respecto a los arroyos de bajo impacto, en detrimento nuevamente de los bentívoros. Tanto en los arroyos agrícolas como en los forestales se encontró una predominancia menor de omni-carnívoros, con respecto a los de bajo impacto.

Al considerar por separado los arroyos localizados en cuencas agrícolas, observamos qué con el aumento en la intensidad del uso, disminuye el tamaño promedio de los individuos, aumenta la abundancia relativa de las especies tolerantes y disminuye la abundancia relativa de peces omnívoros con tendencia carnívora (omni-carnívoros), por lo que se puede estimar que la intensidad del uso influye, decisivamente, sobre la composición de la comunidad.

En cuanto a los cambios en el tamaño promedio, éstos son por demás relevantes, considerando que la producción agro-ganadera se extiende por todo el país, la disminución en el tamaño, sugiere que existe un impacto de la degradación ambiental, que puede estar dada por la sedimentación, la eutrofización y la homogenización del hábitat, que ocasiona alimentación insuficiente y posible stress fisiológico en los animales (Jeppesen *et al.*, 2000; Iwama *et al.*, 2005). Sin embargo, también es necesario tener en cuenta que la presencia dominante de especies pequeñas entre los omni-herbívoros, puede ser parte de la explicación de la presencia de especies de menor tamaño en los arroyos de este tipo. Esta relación negativa del impacto antrópico con el tamaño medio, ha sido observada tanto en el Río Negro como en el Río Uruguay en trabajos de Ernst, *et al.*, 2018; Arocena *et al.*, 2018; González-Bergonzoni *et al.*, 2019.

El impacto de la intensidad del uso agrícola es además el único factor con efectos significativos en los arroyos agrícolas. Tanto la altura como la distancia a la naciente, variables explicativas del tamaño de los individuos en los arroyos de bajo impacto, no fueron relevantes en los arroyos agrícolas, lo que tal vez se deba, a que el impacto agrícola es dominante por sobre otros factores. Siguiendo en esta línea, y reafirmando la acción del uso del suelo sobre la estructura comunitaria, se observó que existen diferencias significativas en el efecto sobre la abundancia relativa de especies tolerantes entre los arroyos de bajo impacto y los agrícolas, siendo que en éstos últimos presentan mayor abundancia. En este sentido, la presencia de especies tolerantes se relaciona positivamente con la intensidad de uso agrícola. Vale aclarar que las especies tolerantes no se definen en función de los usos que implican impactos antrópicos, sino como se señala en la metodología, en función de múltiples indicadores de contaminación orgánica.

Considerando que las especies tolerantes tienen la capacidad de sobrevivir en condiciones ambientales adversas, su aumento en arroyos de estas características, sugiere que el uso agrícola o forestal y la intensidad del uso agrícola, provocan degradación ambiental y cambios en la estructura de la comunidad de peces. La presencia de especies tolerantes reafirma los resultados encontrados con respecto al parámetro del tamaño de los individuos.

Por otra parte, se observa una diferencia estadísticamente significativa en la presencia de bentívoros entre los arroyos de bajo impacto y los de uso agrícola, disminuyendo en estos últimos. El hecho de que este grupo trófico se encuentre en arroyos con sistemas de bajo impacto y disminuya en los agrícolas, puede deberse a que tienen una dieta propia de ambientes que no están degradados, como aquellos que se encuentran en zonas altas. Esto concuerda con los análisis por

factores ambientales, que establecen una relación positiva con la altura. Esta relación puede deberse precisamente a que dichas especies tienen una dieta compuesta casi en un 90% por macroinvertebrados (Texeira de Mello *et al.*, 2009, González-Bergonzoni *et al.*, 2016), lo que a su vez, puede explicar su presencia en arroyos de zonas altas, y prístinos, donde en general aún no se encuentran cultivos.

Con respecto a la abundancia de las especies omni-herbívoras, se observó que existen diferencias significativas entre las categorías de uso agrícola y los sistemas de bajo impacto, siendo mayor su presencia en los de uso agrícola. Este resultado reafirma la idea de que aquellas especies que están adaptadas a vivir en ambientes degradados, como lo es por ejemplo la especie *Cnesterodon decemmaculatus* (Bistoni *et al.*, 1999, Texeira de Mello, 2007) que se identifica dentro del grupo trófico en cuestión, se encontrarán en arroyos de uso agrícola.

Finalmente, en cuanto a la abundancia relativa de los omni-carnívoros, de acuerdo a los resultados obtenidos, éstos tienen una relación negativa tanto con el aumento de la intensidad de la cobertura agrícola, como de la cobertura forestal. Estos resultados no concuerdan con lo esperado. En el caso de los arroyos forestales, el modelo estadístico que incluía la altura y el gradiente forestal se redujo hacia el modelo que tenía solo a la altura como factor explicativo, ya que el gradiente forestal explicaba de forma residual la variación y no era significativo. En este sentido, los resultados del modelo, llevan a concluir que la altura es la explicación de la variación de omni-carnívoros, y que el gradiente forestal se relaciona de forma espuria con este grupo.

Por otro lado, en los arroyos forestales se ha detectado un aumento en la abundancia relativa de las especies sensibles y en la abundancia relativa de los peces de hábitos bentívoros-piscívoros (depredadores topos) conforme aumenta la intensidad del uso forestal. En este caso, se puede hipotetizar que debido a que el cultivo forestal implica un largo periodo de tiempo, con diferentes etapas (INIA, 2006), los resultados pueden estar sujetos a un momento específico de la producción, qué en el caso de este estudio, implicó la presencia de plantaciones suntuosas, con árboles de gran porte. Además, al estar la forestación en el momento específico descrito, a pesar de que es una plantación de árboles exóticos, que atenta contra la diversidad e importancia de la cobertura forestal autóctona, es un tipo de cobertura que ayuda a evitar la erosión mecánica del suelo y por tanto aminora la sedimentación provocada por la escorrentía (Elosegi & Diez, 2009).

Esto también puede propiciar a que se mantenga el sedimento grueso en el lecho de los arroyos, que según los resultados de los análisis realizados en los arroyos en sistemas de bajo impacto, está relacionado positivamente con el aumento de las especies sensibles.

En el caso de los benti-piscívoros, los resultados muestran que su abundancia relativa aumentó a medida que aumentaba el porcentaje forestal, lo que puede deberse a la presencia de macroinvertebrados colonizadores dada por la forestación, que implican una fuente alóctona de alimento. Como se mencionó al discutir la relación del gradiente forestal con las especies sensibles, la fuente alóctona podría ser el resultado del momento específico de la producción en el que se realizó la muestra, lo cual pudo contribuir al aumento de especies benti-piscívoras y de especies sensibles.

5. Conclusiones

Con respecto al objetivo 1, se puede concluir que con el muestreo realizado se logró una muy buena representatividad de la fauna ictícola allí existente, ya que se obtuvo el 60% de las especies registradas para la cuenca, no encontrándose en el momento del muestreo la presencia de especies exóticas. Además, se encontraron dos especies aún no registradas (al momento del muestreo) para la cuenca. Estos resultados, a la actualidad, creo son de suma importancia a fin de ser una línea de base para comparar como se encuentra la diversidad ictícola de la cuenca, luego de la instalación de la planta de celulosa y de transcurrido parte del largo proceso que conlleva la producción forestal.

En cuanto al objetivo 2, los resultados muestran que el gradiente longitudinal, medido por la distancia a la naciente y la altura sobre el nivel del mar, es determinante para explicar la riqueza, la composición de especies y su tamaño. Además, en conjunto con la presencia de nutrientes, principalmente el fósforo, y la estacionalidad, con diferencias en la temperatura entre invierno y verano, parecen ser los ejes explicativos de la dinámica de las comunidades de peces en arroyos de bajo orden en la cuenca del Río Negro. Estas variables parecen ser determinantes para comprender la dinámica de las comunidades de peces de estos arroyos.

Finalmente, en relación al objetivo 3 y de acuerdo a las hipótesis planteadas, se puede concluir según los datos obtenidos, que el uso agrícola y su intensidad, está asociado de forma negativa con la estructura de comunidad de peces de los arroyos de la cuenca del Río Negro. El impacto de la actividad agrícola afecta el tamaño promedio de los individuos, y propicia la prevalencia de especies tolerantes y con dieta omni-herbívora. Estos dos efectos, pueden asociarse a la degradación ambiental respecto a los sistemas de bajo impacto y se relacionan entres sí al ser precisamente las especies omni-herbívoras de pequeño porte, las que dominan en estos sistemas. Finalmente, el uso agrícola potencia la presencia de especies tolerantes, lo cual es coherente con los resultados anteriores que indicaban la prevalencia de omni-herbívoros. Se comprueba entonces parte de la hipótesis, al demostrarse que el uso agrícola tiene correlación negativa sobre la estructura de las comunidades, indicando degradación ambiental.

En cuanto a los arroyos forestales, no se encontraron efectos significativos sobre la estructura de las comunidades de peces, por lo que no se cumple la hipótesis planteada para este uso del suelo. Esto puede deberse al tamaño reducido de la muestra para estos arroyos, así como por la etapa en

la que se encontraba la plantación forestal al realizar los muestreos. Los resultados obtenidos invitan a ahondar en los estudios de largo plazo que involucre arroyos forestales, y que puedan de esta forma tomar en cuenta las diferentes etapas de estas plantaciones.

Los resultados son claros y elocuentes en lo que respecta a las consecuencias del uso agrícola del suelo y como los efectos negativos se acentúan al aumentar su gradiente de intensidad, adicionalmente, se ha hecho habitual en cada verano las consecuencias de la eutrofización de los cuerpos de agua. Por lo tanto, es imperante pensar la producción agrícola y ganadera de forma sustentable en un país que tiene el privilegio de estar surcado por diferentes cursos de agua.

Referencias bibliográficas

Allan, D. 2004. Landscapes and riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 35:257-284.

Arocena, R., Chalar, G., González-Bergonzoni, I., García, P., Piccardo, A., Piccini, C., Vernassa, T., Sandes, P., Castro, M. 2018. *Informe Técnico. Evaluación ecológica de cursos de agua y biomonitorio cuenca del Río Negro. Convenio DINAMA- Facultad de Ciencias y Plan Nacional de Aguas MVOTMA*. 186pp.

Barletta, M., Jaureguizar, A., Baigun, C., Fontoura, N., Agostinho, A., Almeida-Val, V., Val, A., Torres, R., Jimenes-Segura, L., Giarrizzo, T. 2010. Fish and aquatic habitat conservation in South America: a continental overview with emphasis on neotropical systems. *Journal Fishes Biology*. 76: 2118–2176.

Begon, M., Townsend, C., Harper, J. 2006. *Ecología. De individuos a ecosistemas*. Artmed Editora S.A. Quarta edição. 700pp.

Bistoni, M.A., Hued, A., Videla, M., Sagretti, L. 1999. Efectos de la calidad del agua sobre las comunidades ícticas de la región central de Argentina. *Revista Chilena Historia Natural*. 72: 325-335.

Brazeiro, A., Panario, D., Soutullo, A., Gutierrez O., Segura, A., Mai, P. 2012. Clasificación y delimitación de las eco-regiones de Uruguay. *Informe Técnico. Convenio MGAP/PPR– Facultad de Ciencias/Vida Silvestre/ Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR*. 40pp.

Casatti, L., Langeani, E., Silva, A., Castro, R. 2006. Stream fishes, water and habitat quality in a pasture dominated basin, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology. Revista Brasileira de Biologia*. 66(2B): 681-696.

Chalar, G., Delbene, L., González-Bergonzoni, I., Arocena, R. 2013. Fish assemblage changes along a trophic gradient induced by agricultural activities (Santa Lucía, Uruguay). *Ecological Indicators* 24: 582–588.

Dala-Corte, R., Giam, X., Olden, J., Becker, F., Guimaraes, T., Melo, A. 2016. Revealing the pathways by which agricultural land-use affects stream fish communities in South Brazilian grasslands. *Freshwater Biology*. 61:1921-1934.

Décamps, H., Fortuné, M., Gazelle, F., Pautou, G. 1988. Historical influence of man on the riparian dynamics of a fluvial landscape. *Landscape*. 1:163–173

Elosegi, A., Sabater, S. 2009. Ed. Conceptos y técnicas en ecología fluvial. Fundación BBVA. 444pp.

Fausch, K., Torgersen, C., Baxter, C., Li, H. 2002. Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes: a continuous view of the river is needed to understand how processes interacting among scales set the context for stream fishes and their habitat. *Bioscience*. 52(6): 483-498.

García-Pesenti, P. 2018. Sistema de Información Geográfica. En Arocena, R., Chalar, G., González-Bergonzoni, I., García, P., Piccardo, A., Piccini, C., Vernassa, T., Sandes, P., Castro, M. *Informe Técnico. Convenio DINAMA- Facultad de Ciencias y Plan Nacional de Aguas MVOTMA*. 186pp.

González-Bergonzoni, I. 2015. Potential drivers of aquatic food web dynamics from global to regional scales, with special emphasis on the role of fish in stream food webs. *PhD thesis*. Aarhus University, Department of Bioscience, Denmark.

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*.

González-Bergonzoni, I., Sandes-Weisbach, P. 2018. Comunidad de Peces. En Arocena, R., Chalar, G., González-Bergonzoni, I., García, P., Piccardo, A., Piccini, C., Vernassa, T., Sandes, P., Castro, M. *Informe Técnico. Convenio DINAMA- Facultad de Ciencias y Plan Nacional de Aguas MVOTMA*. 186pp.

Gotelli, N., Ellison, A. 2006. Food-web models predict species abundances in response to habitat change. *PLoS Biology*. 4(10): e324.

Howard-Williams, C. 1985. Cycling and retention of nitrogen and phosphorus in wetlands: a theoretical and applied perspective. *Freshwater Biology* 15: 391–431.

Ibáñez, C., Belliard, J., Hughes, R., Irz, P., Kamdem-Teoham, A., Lamouroux, N., Tedesco, P., Oberdorff, T. 2009. Convergence of the temperate and tropical stream fish assemblages. *Ecography*. 32:658-670.

INIA, 2006. Forestación. *Suplemento Tecnológico Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria*. Disponible en:
<http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/5749/1/Suplemento-tecnologico-2006.pdf>

Iwama, G., Afonso, L., Vijayam, M. 2005. Stress in Fishes. En Evans, D., Claiborne, J. *The Physiology of Fishes*. 3rd. Ed. 319-342.

Jenny, J., Francus, P., Normandeau, A., Lapointe, F., Perga, M., Ojala, A., Schimmelmann, A., Zolitschka, B. 2016. Global Spread of Hypoxia in Freshwater Ecosystems during the Last Three Centuries Is Caused by Rising Local Human Pressure. *Global Change Biology* 22 (4): 1481-1489.

Jeppesen, E., Jensen, J., Søndergaard, M., Pedersen, L., Jensen, L. 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*. 342: 151–164.

Jeppesen, E., Jensen, J., Søndergaard, M., Lauridsen, T., Landkildehus, F. 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology*. 45(2): 201–218.

Karr, J. 1981. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries*. 6 (6): 21-27.

Kemp, P., Sear, D., Collins, A., Naden, P., Jones, I. 2011. The impacts of the sediment on riverine fish. *Hydrological Process*. 25: 1800-1821.

López-Rodríguez, A., Silva, I., Ávila-Simas, S., Stebniki, S., Bastian, R., Massaro, V., Pais, J., Tesitore, G., Teixeira de Mello, F., D'Anatro, A., Vidal, N., Meerhoff, M., Reynalte-Tataje, D., Zaniboni-Filho, E., González-Bergonzoni, I. 2019. Diets and Trophic Structure of Fish Assemblages in a Large and Unexplored Subtropical River: The Uruguay River. *Water* 11:1374.

Loureiro, M., Gonzalez-Bergonzoni, I., Teixeira de Mello, F. 2023. Peces de agua dulce de Uruguay. Segunda edición. *Laboratorio Zoología de Vertebrados, Facultad de Ciencias, Universidad de la República*.

Menezes, R., Borchsenius, F., Svenning, J.C., Søndergaard, M., Lauridsen, T., Landkildehus, F., Jeppesen, E. 2012. Variation in fish community structure, richness, and diversity in 56 Danish lakes with contrasting depth, size, and trophic state: does the method matter? *Hydrobiologia*. 710: 47-59.

Moi, D., Teixeira-de-Mello, F. 2022. Cascading impacts of urbanization on multitrophic richness and biomass stock in neotropical streams. *Science of The Total Environment*. 806: 151-398.

MVOTMA (Dirección Nacional de Medio Ambiente). 2018. <http://www.mvotma.gub.uy/>.

Naiman, R., Décamps, H., Pastor, J., Johnston C. 1988. The Potential Importance of Boundaries of Fluvial Ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 7(4): 289-306

Odum, E., Barrett, G. 2011. *Fundamentos de ecologia*. São Paulo: Cengage Learning.

Panario, D., Gutiérrez, O., Achkar, M., Bartesaghi, L., Ceroni, M. 2011. Clasificación y mapeo de ambientes de Uruguay. *Informe Técnico. Convenio MGAP/PPR – Facultad de Ciencias/Vida Silvestre/ Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR*. 149 p.

Pace, M., Cole, J., Carpenter, S., Kitchell, J., Hodgson, J., Van De Bogert, M., Bade, D., Kritzberg, E., Bastviken, D. 1994. Whole-lake carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature* 427: 240–243

Pimm, S. L. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* 350(6320): 669-674.

Pinay, G., Décamps, H., Chauvet E., Fustec, E. 1990. Functions of ecotones in fluvial systems. En Naiman, R., Décamps, H. (Ed.) *The Ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones*. UNESCO.

Post, D., Pace, M., Hairston, N. 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405: 1047-1049.

Power, M. 1990. Effects of fish in river food webs. *Science*. 250: 811–814.

Quinn, J. 2000. Effects of pastoral development. En Collier, K., Winterbourn M. (Ed.), *New Zealand stream invertebrates: ecology and implications for management*. 208-229.

R Core Team 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Reis, R., Albert, J., Di Dario, F., Mincarones, M., Petry, P., Rocha, L. 2016. Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of Fish Biology*. 89: 12–47.

García, L., Pardo, I., Richardson, J. 2014. A cross-continental comparison of stream invertebrate community assembly to assess convergence in forested headwater streams. *Aquatic Sciences*. 76: 29-40

Rodriguez, S., Reis, R. 2008. Taxonomic review of *Rineloricaria* (Loricariidae: Loricariinae) from the Laguna dos Patos drainage, Southern Brazil, with the descriptions of two new species and the recognition of two species groups. *Copeia* 2: 333-349.

Sánchez, C.; Benintende, M.; Benintende, S. 2019. Cyanobacteria populations in rice soils: rotation effects. *Revista Argentina de Microbiología* 51(1): 71-76.

Serra, S., Bessonart, J., Texeira de Mello, F., Duarte, A., Malabarba, L., Loureiro, M. 2014. *Peces del Río Negro*. MGAP-DINARA, 208 pp.

Schindler, D., Scheuerell, M. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems. *OIKOS*, 98(2): 177-189.

Teixeira de Mello, F. 2007. Efecto del uso del suelo sobre la calidad del agua y las comunidades de peces en sistemas lóticos de la cuenca baja del Río Santa Lucía (Uruguay). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UdelaR. 58pp.

Teixeira de Mello, F., Kristensen, A., Meerhoff, M., González-Bergonzoni, I., Baattrup-Pedersen, A., Iglesias, C., Kristensen, P., Mazzeo, N., Jeppesen, E. 2014. Monitoring fish communities in wadeable lowland streams: comparing the efficiency of electrofishing methods at contrasting fish assemblages. *Environmental Monitoring and Assessment* 186: 1665-1677.

Teixeira-de Mello, F., Meerhoff, M., Baattrup-Pedersen, A., Maigaard, T., Kristensen, P., Andersen, T. 2012. Community structure of fish in lowland streams differ substantially between subtropical and temperate climates. *Hydrobiologia*. 684: 143-160.

Tejerina-Garro, F., Maldonado, M., Ibañez, C., Didier, P., Roset, N., Oberdorff, T. 2005. Effects of natural and anthropogenic environmental changes on riverine fish assemblages: a framework for ecological assessment of rivers. *Brazilian archives of biology and technology*, 48 (1): 91-108.

Thompson, R. Dunne, J. Woodward, G. 2012. Freshwater food webs: towards a more fundamental understanding of biodiversity and community dynamics. *Freshwater Biology* 57:1329-1341.

Thorp, J., Thoms, M., Delong, D. 2006. The Riverine Ecosystem Synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications*. 22: 123-147.

Thurston, R., Russo, R., Vinogradov, G. 1981. Ammonia Toxicity to Fishes. Effect of PH on the Toxicity of the Unionized Ammonia Species. *Environmental Science and Technology*. 15 (7): 837-840.

Townsend, C. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*. 8(1): 36-50.

Townsend, C., Riley, R. 1999. Assessment of river health: accounting for perturbation pathways in physical and ecological space. *Freshwater Biology* 41: 393-405.

Townsend, C., Crowl, T., Scarsbrook, M. 1997. The relationship between land use and physicochemistry, food resources and macroinvertebrate communities in tributaries of the Taieri River, New Zealand: a hierarchically scaled approach. *Freshwater Biology* 37: 177-191.

Triska, F., Duff, J., Avanzino, R. 1993 Patterns of hydrological exchange and nutrient transformation in the hyporheic zone of a gravel-bottom stream: examining terrestrial aquatic linkages. *Freshwater Biology* 29(2): 259-274.

Vander Zanden, M., Shuiter, B., Lester, N., Rasmussen, J. 1999. Patterns of food chain length in lakes: a stable isotope study. *American Nature*. 154: 406-416.

Whittier, T., Hughes, R., Stoddard, J., Lomnický, G., Peck, D., Herlihy, A. 2007. A structured approach for developing indices of biotic integrity: three examples from streams and rivers in the western USA. *Transactions of the American Fisheries Society* 136 (3): 718-735.

Winemiller, K., Flecker, A., Hoelnghaus, D. 2010. Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 29(1):84-99.

Winemiller, K., Hoelnghaus, D., Peace, A., Sselman, P., Honeycutt, R., Gbanaador, D., Carrera, E., Payne, J. 2011. Stable isotope analysis reveals food web structure and watershed impacts along the fluvial gradient of a Mesoamerican coastal river. *River Research and Applications*. 27: 791-803.

Lista de tablas

Tabla 1. Características generales de los arroyos (medias)

Tabla 2. Lista de variables analizadas.

Tabla 3. Diversidad taxonómica de especies de peces presentes en arroyos de la cuenca del Río Negro. Frecuencia de ocurrencia de cada especie en cada categoría analizada: De bajo impacto, Agrícolas y Forestales.

Tabla 4. Parámetros de la estructura de la comunidad en el total de arroyos, y por categoría de uso del suelo

Tabla 5. Abundancia relativa de grupos tróficos por categorías de usos del suelo

Tabla 6. GLMM riqueza ~ factores ambientales | ecorregión.

Tabla 7. GLMM abundancia ~ factores ambientales | ecorregión.

Tabla 8. GLMM Biomasa ~ factores ambientales | ecorregión.

Tabla 9. GLMM Simpson ~ factores ambientales | ecorregión.

Tabla 10. GLMM equitatividad ~ factores ambientales | ecorregión.

Tabla 11. GLMM Tamaño promedio ~ factores ambientales | ecorregión.

Tabla 12. GLMM Especies tolerantes ~ fósforo | ecorregión.

Tabla 13. GLMM Especies sensibles ~ factores ambientales | ecorregión.

Tabla 14. GLMM Bentívoros ~ factores ambientales | ecorregión.

Tabla 15. GLMM benti-piscívoros ~ ancho del arroyo | ecorregión.

Tabla 16. GLMM Herbi-detritívoros ~ ancho del arroyo | ecorregión.

Tabla 17. GLMM omni-carnívoros ~ factores ambientales | ecorregión.

Tabla 18. GLMM omni-herbívoros ~ factores ambientales | ecorregión.

Tabla 19. GLMM Riqueza ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Tabla 20. ANOVA Riqueza ~ Usos del suelo categórica | ecorregión

Tabla 21. GLMM Abundancia ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Tabla 22. ANOVA Abundancia ~ Usos del suelo categórica | ecorregión

Tabla 23. GLMM Biomasa ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Tabla 24. ANOVA *Biomasa ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Tabla 25. GLMM *Tamaño ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)*
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Tabla 26. ANOVA *Tamaño ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Tabla 27. GLMM *tamaño ~ Altura * Dist. Naciente * % uso agrícola | ecorregión. En arroyos agrícolas*

Tabla 28. GLMM *Simpson ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)*
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Tabla 29. ANOVA *Índice de Simpson ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Tabla 30. GLMM *Equitatividad ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)*
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Tabla 31. ANOVA *Equitatividad ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Tabla 32. GLMM *Spp. Tolerantes ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)*
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Tabla 33. ANOVA *Especies tolerantes ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Tabla 34. Test de Tukey. ANOVA *especies tolerantes ~ usos del suelo categórica*

Tabla 35. GLMM *especies tolerantes ~ fósforo * % uso agrícola | ecorregión. En arroyos agrícolas*

Tabla 36. GLMM *Spp. Sensibles ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)*
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Tabla 37. ANOVA *Especies sensibles ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Tabla 38. GLMM *Especies sensibles ~ Sedimento grueso * Fósforo * % uso Forestal | ecorregión. En arroyos forestales*

Tabla 39. GLMM *Bentívoros ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)*
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Tabla 40. ANOVA *Bentívoros ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Tabla 41. Test de Tukey: ANOVA *bentívoros ~ usos del suelo categórica*

Tabla 42. ANOVA *Bentívoros ~ Usos del suelo categórica | ecorregión. Por estacionalidad Invierno / Verano*

Tabla 43. GLMM *Benti-piscívoros ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)*
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Tabla 44. ANOVA *Benti-piscívoros ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Tabla 45. GLMM *benti-piscívoros ~ % uso Forestal * Ancho | ecorregión. En arroyos forestales*

Tabla 46. GLMM *Herbídritríficos ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)*
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Tabla 47. ANOVA *Herbi-detritívoros ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Tabla 48. GLMM *Omni-carnívoros ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)*
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Tabla 49. ANOVA *Omni-carnívoros ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Tabla 50. ANOVA *omni-carnívoros ~ estacionalidad | ecorregión. En arroyos agrícolas.*

Tabla 51. GLMM *omni-carnívoros ~ % uso agrícola + altura + nitrógeno | ecorregión. En arroyos agrícolas*

Tabla 52. ANOVA *omni-carnívoros ~ estacionalidad | ecorregión. En arroyos forestales*

Tabla 53. GLMM *omni-carnívoros ~ % uso Forestal * altura * nitrógeno | ecorregión. En arroyos forestales*

Tabla 54. GLMM *Omni-herbívoros ~ % uso agrícola | ecorregión (en arroyos agrícolas)*
~ % uso forestal | ecorregión (en arroyos forestales)

Tabla 55. ANOVA *Omni-herbívoros ~ Usos del suelo categórica | ecorregión*

Tabla 56. Test de Tukey *omni-herbívoros ~ usos del suelo categórica*

Lista de Figuras

Figura 1. Área de estudio en la cuenca del Río Negro con los 56 puntos de muestreo (en rojo).

Figura 2. Gráficas GLMM *Riqueza ~ factores ambientales | ecorregión.*

Figura 3. Gráficos de GLMM *equitatividad ~ factores ambientales | ecorregión*

Figura 4. Gráficos de GLMM *Tamaño promedio ~ factores ambientales | ecorregión.*

Figura 5. Gráfico GLMM *Especies tolerantes ~ fósforo | ecorregión.*

Figura 6. Gráficos *Especies sensibles ~ factores ambientales | ecorregión.*

Figura 7. Gráficos GLMM *bentívoros ~ factores ambientales | ecorregión.*

Figura 8. GLMM *benti-piscívoros ~ ancho del arroyo | ecorregión.*

Figura 9. Gráficos de GLMM *omni-carnívoros ~ factores ambientales | ecorregión.*

Figura 10. Gráfico GLMM *Tamaño promedio ~ % uso agrícola (en arroyos agrícolas) | ecorregión*

Figura 11. Gráficos de ANOVA y GLMM *Especies tolerantes ~ usos del suelo | ecorregión*

Figura 12. Gráfico GLMM *especies sensibles ~ % uso forestal | ecorregión*

Figura 13. Gráficos de ANOVA *bentívoros ~ usos del suelo | ecorregión*

Figura 14. Gráfico de GLMM *benti-piscívoros ~ % uso forestal | ecorregión*

Figura 15. Gráficos de GLMM *omni-carnívoros ~ usos del suelo | ecorregión*

omni-carnívoros ~ altura | ecorregión en arroyos agrícolas

Figura 16. Gráfico de GLMM *omni-carnívoros ~ altura | ecorregión en arroyos forestales*

Figura 17. Gráficos de ANOVA *omni-herbívoros ~ usos del suelo | ecorregión*

APÉNDICE 1

COMUNIDAD DE PECES

Iván González Bergonzoni^{1,2}, Patricia Sandes-Weisbach¹

1-Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (IIBCE), MEC.; 2-Sección Limnología, IECA, Facultad de Ciencias, UDELAR.

INTRODUCCIÓN

El uso de las comunidades de peces como descriptores del grado de impacto ante cambios en el uso del suelo, es de gran interés, ya que estos organismos son ubicuos en esos sistemas, de fácil identificación taxonómica (en comparación con algas y macroinvertebrados) y representan niveles tróficos altos lo que permite una visión integrada y a largo plazo del medio (Karr, 1981; Tejerina-Garro *et al*, 2005). Las comunidades de peces suelen ser susceptibles a deterioros en la calidad de los ambientes donde habitan. Por esto, la estructura de dichas comunidades suele ser un buen indicador de la salud ambiental de cuerpos de agua dulce (Karr 1981). Particularmente en arroyos, las comunidades de peces han sido utilizadas como indicadoras de calidad ambiental en estudios a lo largo de todo el mundo (Kleynhans 1996; Chalar *et al*. 2011; Kristensen *et al*. 2011; Li *et al*. 2012; Strayer *et al*. 2003).

Para el uso de las comunidades de peces como modelo indicador de salud ambiental, se requiere primeramente establecer las características basales de dichas comunidades en la región de estudio, es decir, establecer cuáles son las condiciones de referencia en sistemas naturales (EEM 2010). Asimismo, es necesario establecer cuáles son los cambios en la estructura comunitaria ocasionados por gradientes ambientales naturales como el área de la cuenca, las diferentes elevaciones y pendientes y la velocidad de corriente, entre otras características geomorfológicas (Whittier *et al*, 2007a). Únicamente luego de establecido esto, es que podremos detectar cambios ocasionados en las comunidades dados por cambios en los usos del suelo, distinguiéndolos así de cambios que ocurren naturalmente.

Cuando se estandariza el tipo de sistema de estudio y se controla la variabilidad dada por estos factores naturales, estudiando similares sistemas localizados en cuencas con contrastante uso del suelo, es que se pueden atribuir los cambios comunitarios a efectos del uso del suelo. De esta forma, con base en el análisis de la composición comunitaria (por ejemplo analizando las abundancias proporcionales de las diferentes especies) se puede determinar también cuáles son las especies más sensibles y más tolerantes a la degradación ambiental ocasionada por un uso dado del suelo (Whittier *et al* 2007a,b).

Siguiendo este tipo de procedimientos, a modo general estudios localizados en diferentes regiones del mundo han caracterizado el deterioro ambiental generado por la agricultura en las cuencas hidrológicas (Harris & Silveira 1999; Strayer et al., 2003; González-Bergonzoni *et al.*, 2015; Dala-Corte *et al.*, 2016, Poikane *et al.*, 2017). Los impactos más fuertes encontrados suelen ser la acumulación de sedimentos finos que homogenizan el ambiente bentónico de los arroyos (producto de erosión de suelos agrícolas) y la eutrofización dada por la contaminación con nutrientes, lo cual cambia las comunidades de productores primarios afectando la estructura del sistema y las dinámicas de oxígeno (e.g. Strayer et al 2003, Dala-Corte et al 2016). Asimismo, la acumulación de pesticidas en el ecosistema también afecta a diversas especies ocasionando muchas veces mortandad masiva de peces (Holden et al., 1973). Algunos de los cambios comunitarios comúnmente ocasionados por estos mecanismos son: disminución de la riqueza específica, aumento de especies exóticas invasoras, aumento de abundancia y biomasa de pocas especies tolerantes al deterioro ambiental, cambio hacia dominancia de especies generalistas de hábitat y ecología trófica, entre otros (Karr 1981; Harris and Silveira 1999; Strayer et al. 2003; González-Bergonzoni 2015).

Uruguay no escapa a esta realidad, ya que se ha constatado una reducción en la diversidad (detectada como pérdida de equitatividad de especies) y un aumento en la dominancia de especies tolerantes a la contaminación, en comunidades de peces afectadas por contaminación agrícola en la cuenca del Río Santa Lucía y contaminación urbana en Montevideo en general (Teixeira de Mello 2007; Chalar et al. 2013). Sin embargo, el estado de las comunidades de peces de arroyos que fluyen a través de paisajes con distintos usos de la tierra en la cuenca del Río Negro, no ha sido evaluado hasta el momento. Es por ello, que se hace necesaria una caracterización de comunidades de zonas de referencia y zonas con diferentes grados de impacto, para determinar el efecto de las actividades agro-forestales sobre la salud de las comunidades de peces. Esta caracterización es la base para identificar el grado de tolerancia de diferentes especies de peces y permitir el uso de datos sobre la estructura de las comunidades de peces de arroyos como indicadores de salud ambiental en la cuenca del Río Negro.

En el presente trabajo caracterizamos el estado ambiental de las comunidades de peces en 56 arroyos de la cuenca del Río Negro. En particular, se analizan los cambios en parámetros descriptivos de la estructura comunitaria (e.g. abundancia, riqueza de especies, índices de diversidad), así como en la composición comunitaria (e.g. abundancias y frecuencias con las que aparecen diferentes especies). Además, se identifican las principales especies a usar a modo de “especies centinela” en monitoreos que así lo requieran y se analizan cambios intra-específicos en la condición corporal en una especie presente en todos los sistemas analizados para evaluar su uso como indicador biológico a nivel individual.

METODOLOGÍA

MUESTREOS DE PECES Y PROCESAMIENTO DE MUESTRAS.

Durante los muestreos piloto de abril-mayo de 2015 y noviembre de 2016 fueron seleccionados un sub-conjunto de 56 arroyos del total de sitios estudiados, en los cuales se realizó el muestreo de comunidades de peces en junio de 2015 y febrero- marzo de 2017 (Fig. 1). Estos sitios fueron elegidos de forma de reducir el máximo posible la variabilidad dada por factores otros que no sean las diferencias en el uso del suelo (por ejemplo descartando arroyos con anchos, profundidades y áreas de cuenca muy dispar). Todos los sitios donde se muestrearon las comunidades de peces, pertenecen a arroyos de bajo orden (3-4) y de dosel abierto en un tramo de al menos 50 metros donde se realizó el muestreo.

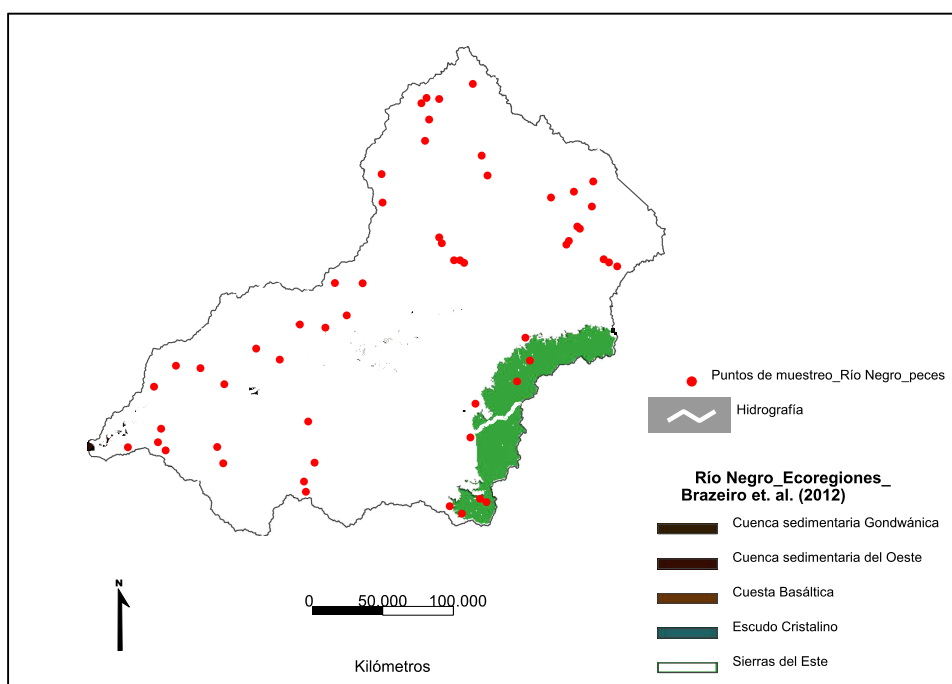


Figura 1. Área de estudio en la cuenca del Río Negro mostrando (en rojo) los 56 puntos donde se realizó el muestreo de peces.

El muestreo se realizó mediante pesca eléctrica, de acuerdo a metodología estandarizada, la cual consistió en aplicar 50 pulsos eléctricos distribuidos a lo largo de los 50 metros del tramo del arroyo de forma tal de cubrir la mayor diversidad de hábitats allí presentes. Este tipo de muestreo ha demostrado tener una alta representatividad de la composición comunitaria en arroyos y es uno de los métodos más utilizados a nivel global y en nuestro país (e.g. Teixeira de Mello *et al*, 2014). Los muestreos fueron realizados en conjunto con caracterizaciones de hábitats y medida de variables físico-químicas, los cuales han sido descriptos en capítulos

previos, de modo que datos de comunidad de peces pudieran ser correlacionados con los diferentes factores ambientales locales.

Luego de colectados, los peces fueron inmediatamente sacrificados con una sobredosis de 2-fenoxi-ethanol (metodología aprobada por la comisión honoraria de experimentación animal (CHEA) y comités de ética a nivel global). Las muestras se preservaron en Formol 4% y se identificaron a nivel de especie (Serra *et al.*, 2014), se midieron y pesaron en la Sección Limnología de Facultad de Ciencias y en el Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución del IIBCE.

ANÁLISIS DE DATOS.

I) Análisis de descriptores de la comunidad, con particular énfasis en factores determinantes de la riqueza específica

Basados en la abundancia total de peces y el número total de especies colectadas en cada sitio (riqueza específica) estimamos dos índices de diversidad: el índice de dominancia de Simpson y el índice de Equitatividad. Estos índices se basan en la distribución de la abundancia de cada especie más allá del número total de especies. El índice de dominancia de Simpson varía entre 0 y 1, considerándose los valores más cercanos a 1 (mayor probabilidad de que los individuos colectados pertenezcan a la misma especie) como los de mayor dominancia y menor diversidad. El índice de Equitatividad describe qué tan equitativamente (en términos de abundancia) están representadas las diferentes especies. Estos parámetros se determinaron usando las siguientes fórmulas:

Índice de Dominancia de Simpson:

$$D = \sum_{i=1}^S p_i^2.$$

Siendo “D” el índice de diversidad de Simpson, “S” el número total de especies y “pi” la abundancia relativa de la especie “i”

Índice de Equitatividad:

$$E_p = \frac{1}{\sum_{i=1}^s p_i^2} \times \frac{1}{s}$$

En esta ecuación, “E” es el índice de Equitatividad, “S” representa el número total de especies y “pi” la abundancia relativa de la especie “i”

Luego comparamos la abundancia total de peces, la riqueza específica, el índice de Dominancia y el índice de Equitatividad entre arroyos de cobertura agrícola-intensivo, agrícola-medio, agro-forestal, forestal y natural utilizando un análisis de la varianza (ANOVA) a un nivel de significancia de $p=0.05$. Este test estadístico se utilizó luego de comprobar sus supuestos (distribución normal y homogeneidad de varianzas)

Uno de los mejores y más sencillos descriptores de diversidad es la riqueza específica, ya que el número de especies colectadas en un mismo sitio puede reflejar la capacidad del ambiente de albergar especies con diferentes requerimientos. Asimismo, la pérdida de especies es una de las medidas más usadas a nivel global como indicadora de disminución de biodiversidad. Por esto hacemos especial énfasis en cuáles son los factores (naturales y antrópicos) determinantes de esta riqueza específica en los arroyos de la cuenca del Río Negro. En particular y basados en hallazgos de otros estudios a nivel global, se analizó el rol del área de cuenca, la altitud y la pendiente como factores naturales más frecuentemente determinantes de la riqueza específica (Li *et al.*, 2012, Gonzalez-Bergonzoni *et al.*, 2015; Lehrter 2018). La relación entre riqueza específica y factores naturales, así como la relación con porcentaje del suelo cultivado se analizaron mediante análisis de regresiones lineales. En caso de hallar una relación entre la riqueza y el área de cuenca o altitud o pendiente para los sitios de campo natural, para analizar la relación entre riqueza y porcentaje de suelo cultivado, se usaron los residuos del modelo del gradiente natural como forma de estandarizar la riqueza por la altura, área de cuenca o pendiente y evitar el sesgo en el número de especies dado por factores naturales. Los análisis de regresión entre riqueza y porcentaje de área cultivada se realizaron para cada tipo de ecorregión por separado en las ecorregiones donde se cubre un gradiente amplio en uso del suelo, para evaluar si dicha relación difiere entre ecorregiones.

Basados en información de otros sistemas postulamos la hipótesis de que los cambios en el uso del suelo desde pasturas naturales hacia cultivos agrícolas o forestales ocasionan pérdida de especies.

II) Análisis de cambios en la composición de especies debidos a cambios en el uso del suelo

Para analizar cambios en la abundancia relativa de cada especie entre los diferentes usos del suelo, utilizamos las cinco categorías de usos de suelo pre-establecidas (agrícola-intensivos, agrícola-medio, agro-forestal, forestal y natural). Sin embargo, dado que la altura y pendiente de los sistemas afecta la riqueza específica, modificamos la categoría “natural” dividiéndola en “natural” y “natural de alta pendiente” (según un Análisis de Componentes Principales realizado previamente).

Primeramente utilizamos un análisis multivariado de la varianza (PERMANOVA, a nivel de significancia de $p=0.05$) (Anderson 2001) para analizar cambios en la composición de especies entre las 6 categorías antes mencionadas. Este análisis se realizó en el software de acceso libre PAST, y se realizaron comparaciones post-hoc corregidas por Bonferroni en el caso de encontrar diferencias con al menos uno de los grupos analizados. Para visualizar este análisis se realizó un PCA (Análisis de Componentes Principales) delimitando el área convex-hull ocupada por cada uso del suelo en el espacio de múltiples variables, compuesto por las abundancias relativas de las especies de peces que fueron colectadas en más del 30% de los sitios analizados para evitar así sesgos por aparición de especies raras en pocos sistemas, procedimiento recomendado en este tipo de abordajes (Whittier *et al.*, 2007a)

Como una aproximación complementaria, también realizamos un análisis exploratorio observando cuáles son las especies más frecuentes y abundantes a lo largo del muestreo en cada uno de estos seis tipos de usos de suelo. Esto se realizó graficando la frecuencia de ocurrencia de cada especie (número de sitios donde está presente/número de sitios totales muestreados) vs. su abundancia relativa promedio en cada tipo de sistema. Las especies con mayores abundancias relativas y frecuencia de ocurrencia son las especies dominantes de cada uso del suelo, y se reconocen como posibles especies indicadoras de ese tipo de ecosistema (Pinzón & Spence 2010). Además, este procedimiento permite visualizar fácilmente las especies apropiadas para realizar estudios comparativos a lo largo del área de estudio. Es clave reconocer este tipo de especies para su uso como centinelas cuando se necesita comparar la condición fisiológica (por ejemplo como indicadora de exposición a potenciales contaminantes) usando siempre una misma especie presente en un rango de condiciones de impacto (Pinzón & Spence 2010).

III) Definición de grado de tolerancia de las especies a los cambios en el uso del suelo

Para establecer el grado de tolerancia de diferentes especies, se siguió un protocolo estandarizado utilizado y validado por la “Environmental Protection Agency” (EPA) de Estados

Unidos. Este protocolo consiste en varias etapas, primeramente se realiza un Análisis de Componentes Principales donde se observa la ubicación de los sitios muestreados en un gradiente de impacto, utilizando las variables de concentración de nutrientes, turbidez y materia orgánica suspendida en agua y porcentaje del suelo cultivado en la cuenca. De este análisis se extraen los valores del primer componente como valor de impacto de cada sitio. Basado en esto, se estima un promedio ponderado del valor de impacto en el cual cada especie está presente, multiplicando el valor de impacto de cada sitio por la abundancia relativa de cada especie en cada sitio (Whittier et al., 2007a, b). Así finalmente se obtiene un valor por especie que es re-escalado en valores del 1 al 10, donde una especie con valor de 10 es la más tolerante y las que tienen valores cercanos a 0 son las más sensibles. Seguidamente se clasificó a las especies en cuatro categorías de tolerancia basadas en este rango: especies con tolerancia de 0 a 2,5 fueron denominadas como “Muy sensibles”, las especies con tolerancia de 2,5 a 5 como “Sensibles”, las de 5 a 7,5 como “Tolerantes” y especies con valores de 7,5 a 10 como “Muy tolerantes”.

Realizamos esta clasificación únicamente para las especies con frecuencia de ocurrencia mayor al 30% entre todos los arroyos muestreados, ya que éstas son las especies con mayor valor indicador y así evitamos sesgos al incluir las especies raras. En total esta análisis alcanzó 19 especies.

Luego de esta caracterización analizamos si existían diferencias en la composición de la comunidad consistentes con la tolerancia de las especies. Para esto comparamos la abundancia relativa de las todas las especies catalogadas como muy tolerantes o muy sensibles entre los cinco tipos de usos de suelo definidos a priori y utilizados en la sección I mediante un análisis de la varianza (ANOVA). Además de forma complementaria analizamos si existe una relación entre la abundancia relativa de especies muy tolerantes y muy sensibles con el porcentaje cultivado en cada cuenca mediante el uso de modelos de regresión lineal.

IV) Definición de especies centinela y análisis intraespecífico

Finalmente, basados en el análisis gráfico de la sección II identificamos aquellas especies a ser utilizadas en monitoreos que requieran comparar indicadores de estado fisiológico o por ejemplo exposición a contaminantes en una misma especie. Este tipo de monitoreo es complementario al estudio de los cambios en estructura de la comunidad y composición comunitaria y suele ser un requerimiento en programas de monitoreo internacionales (EEM 2010).

Luego de identificar a la especie presentes en más sitios de estudio y con abundancias que permitan este tipo de análisis, comparamos sus factor de condición y relaciones largo-peso entre los sitios más y menos impactados (utilizando las categorías de uso de suelo antes definidas). El factor de condición (internacionalmente conocido como factor K de Fulton, Bolger & Connoly, 1989) se refiere a la relación entre el largo y el peso de los peces siendo un indicador de qué tan pesado (ya sea por acumulación de reservas lipídicas o gónadas más desarrolladas) o liviano está un pez en relación a su tamaño. Cuanto más pesado está un individuo relativo a su tamaño mejor es su condición. El factor de condición (K) se estima con la siguiente fórmula:

$$K = 100 * \frac{W}{L^3}.$$

Siendo “W” el peso del pez en gramos y “L” el largo en mm.

Además de usar este indicador también analizamos si existen cambios en la relación largo–peso de los individuos de esta especie entre las cuencas más impactadas (agrupando agrícolas intensivas y medias) y no impactadas (natural) mediante un análisis de la covarianza (ANCOVA). En este análisis evaluamos si existe una diferente relación largo-peso para los diferentes usos del suelo (interacción entre factores “uso del suelo” y “largo” en el modelo). Para mantener la comparabilidad de estos sistemas descartamos los sitios de mayor altura y pendiente ya que existe un cambio natural en la morfología de muchas especies, siendo sus cuerpos menos altos y más estilizados como adaptación a la mayor velocidad de corriente en los sistemas de alta pendiente.

RESULTADOS

En los 56 arroyos muestreados se colectaron un total de 73 especies de peces pertenecientes a seis órdenes y 18 familias (Tabla 1). De este total de 73 especies la mayor riqueza específica fue hallada en las cuencas con cobertura natural (60 especies), mientras que los diferentes tipos de sistemas forestales y agrícolas oscilaron entre las 41 a 54 especies en total y los sistemas de cuenca natural de alta pendiente y elevación son naturalmente pobres en especies (24 en total) (Tabla 1). De estas especies registradas, solo 19 de ellas están presentes en más del 30 % de los sistemas relevados, destacándose un alto reemplazo de especies entre los sistemas.

ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD DE PECES

No encontramos diferencias estadísticamente significativas entre los cinco diferentes tipos de usos del suelo en la abundancia ($F=1,8$; $G_{res}= 50$; $p= 0.14$), riqueza específica ($F=0.19$; $G_{res}=$

50; $p=0.98$), Equitatividad ($F=1.3$; $G_{res}=50$; $p=0.31$) o índice de dominancia ($F=0.73$; $G_{res}=50$; $p=0.57$) de las comunidades.

Tabla 1. Diversidad taxonómica de especies de peces presentes en arroyos de la cuenca del Rio Negro. Se muestra la frecuencia de ocurrencia de cada especie en cada categoría de arroyo analizada y el número de arroyos analizados (n).

Orden	Familia	Especie	Frecuencia de ocurrencia (% de arroyos)						Todos (56)
			Agrícola -intens. (12)	Agrícola -medio (7)	Agrícola -forest. (6)	Forest (7)	Natur (17)	Natural alta pend. (7)	
Characiformes	Anostomidae	<i>Leporinus obtusidens</i>	8.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8
	Characidae	<i>Astyanax dissensus</i>	0.0	0.0	0.0	11.1	5.9	0.0	3.6
		<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	50.0	42.9	83.3	33.3	76.5	20.0	55.4
		<i>Astyanax jauchiensis</i>	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	20.0	5.4
		<i>Astyanax laticeps</i>	0.0	0.0	0.0	11.1	0.0	20.0	3.6
		<i>Astyanax rutilus</i>	41.7	14.3	50.0	22.2	11.8	0.0	23.2
		<i>Astyanax saguazu</i>	8.3	14.3	0.0	22.2	23.5	0.0	14.3
		<i>Astyanax stenohalinus</i>	0.0	14.3	16.7	0.0	0.0	0.0	3.6
		<i>Bryconamericus iheringii</i>	75.0	71.4	100.0	100.0	70.6	80.0	80.4
		<i>Charax stenopterus</i>	16.7	28.6	0.0	44.4	29.4	0.0	23.2
		<i>Cheirodon interruptus</i>	83.3	42.9	66.7	66.7	88.2	40.0	71.4
		<i>Cyanocharax uruguayensis</i>	16.7	28.6	33.3	55.6	58.8	80.0	44.6
		<i>Diapoma terofali</i>	33.3	42.9	16.7	0.0	11.8	0.0	17.9
		<i>Ectrepopterus uruguayensis</i>	25.0	42.9	33.3	11.1	17.6	0.0	21.4
		<i>Hyphessobrycon anisitsi</i>	25.0	14.3	50.0	22.2	29.4	0.0	25.0
		<i>Hyphessobrycon luetkenii</i>	16.7	57.1	50.0	55.6	47.1	0.0	39.3
		<i>Hyphessobrycon meridionalis</i>	41.7	57.1	33.3	44.4	23.5	0.0	33.9
		<i>Hyphessobrycon reticulatus</i>	0.0	0.0	0.0	11.1	0.0	0.0	1.8
		<i>Hyphessobrycon togoi</i>	16.7	57.1	50.0	11.1	11.8	0.0	21.4
		<i>Hypobrycon poi</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	40.0	3.6
		<i>Oligosarcus jenynsii</i>	33.3	42.9	33.3	0.0	17.6	20.0	23.2
		<i>Oligosarcus oligolepis</i>	8.3	0.0	16.7	11.1	0.0	0.0	5.4
		<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	58.3	57.1	0.0	55.6	35.3	0.0	39.3
	Crenuchiidae	<i>Characidium aff. Zebra</i>	0.0	14.3	16.7	0.0	17.6	0.0	8.9
		<i>Characidium pterostictum</i>	33.3	14.3	50.0	66.7	47.1	100.0	48.2
		<i>Characidium rachovii</i>	75.0	71.4	33.3	66.7	47.1	20.0	55.4
		<i>Characidium tenue</i>	0.0	0.0	66.7	22.2	17.6	0.0	16.1
	Curimatidae	<i>Cyphocharax saladensis</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	5.9	0.0	1.8
		<i>Cyphocharax spilatus</i>	16.7	0.0	16.7	0.0	11.8	0.0	8.9
		<i>Cyphocharax voga</i>	25.0	28.6	16.7	22.2	5.9	0.0	16.1
		<i>Steindachnerina biornata</i>	50.0	42.9	50.0	11.1	11.8	20.0	28.6
	Erithrinidae	<i>Hoplias aff. malabaricus</i>	25.0	28.6	16.7	11.1	35.3	0.0	23.2
		<i>Hoplias lacerdae</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	5.9	0.0	1.8
	Parodontidae	<i>Apareidon affinis</i>	8.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8
Cyprinodontiformes	Anablepidae	<i>Jenynsia onca</i>	16.7	0.0	83.3	22.2	35.3	0.0	26.8
	Poeciliidae	<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>	91.7	85.7	33.3	33.3	23.5	20.0	48.2
		<i>Phallocheros caudimaculatus</i>	8.3	14.3	16.7	22.2	17.6	20.0	16.1

Gymnotiformes	Gymnotidae	<i>Gymnotus omarorum</i>	8.3	28.6	0.0	11.1	5.9	0.0	8.9
	Hypopomidae	<i>Brachyhypopomus bombilla</i>	0.0	0.0	0.0	11.1	0.0	0.0	1.8
Perciformes	Cichlidae	<i>Australoheros facetus</i>	8.3	0.0	0.0	11.1	29.4	0.0	12.5
		<i>Australoheros scitulus</i>	33.3	42.9	50.0	22.2	47.1	0.0	35.7
		<i>Cichlasoma dimerus</i>	8.3	0.0	0.0	0.0	5.9	0.0	3.6
		<i>Crenicichla celidochilus</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	5.9	0.0	1.8
		<i>Crenicichla lepidota</i>	50.0	57.1	33.3	22.2	70.6	20.0	48.2
		<i>Crenicichla minuano</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	5.9	0.0	1.8
		<i>Crenicichla missioneira</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	23.5	0.0	7.1
		<i>Crenicichla scottii</i>	16.7	28.6	33.3	33.3	35.3	20.0	28.6
		<i>Gymnogeophagus mekinos</i>	25.0	71.4	33.3	0.0	41.2	20.0	32.1
		<i>Gymnogeophagus rhabdotus</i>	66.7	42.9	0.0	44.4	47.1	20.0	42.9
		<i>Gymnogeophagus terrapurpura</i>	8.3	42.9	16.7	22.2	23.5	0.0	19.6
		<i>Gymnogeophagus tiraparae</i>	8.3	0.0	50.0	11.1	17.6	0.0	14.3
Siluriformes	Aspredinidae	<i>Pseudobunocephalus iheringii</i>	8.3	14.3	0.0	33.3	5.9	0.0	10.7
	Callichthyidae	<i>Callichthys callichthys</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	11.8	0.0	3.6
		<i>Corydoras paleatus</i>	41.7	14.3	50.0	55.6	52.9	0.0	41.1
	Heptapteridae	<i>Heptapterus mustelinus</i>	58.3	100.0	83.3	66.7	82.4	100.0	78.6
		<i>Pimelodella australis</i>	33.3	14.3	0.0	11.1	23.5	60.0	23.2
		<i>Rhamdella longiuscula</i>	0.0	0.0	16.7	0.0	29.4	20.0	12.5
		<i>Rhamdia quelen</i>	0.0	14.3	0.0	0.0	11.8	0.0	5.4
	Loricariidae	<i>Ancistrus taunayi</i>	41.7	14.3	50.0	44.4	52.9	20.0	41.1
		<i>Hisonotus charrua</i>	16.7	28.6	33.3	33.3	17.6	0.0	21.4
		<i>Hisonotus nigricauda</i>	0.0	14.3	0.0	33.3	0.0	0.0	7.1
		<i>Hypostomus aspilogaster</i>	33.3	0.0	16.7	11.1	11.8	20.0	16.1
		<i>Hypostomus commersoni</i>	8.3	0.0	0.0	0.0	23.5	0.0	8.9
		<i>Hypostomus isbrueckeri</i>	8.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8
		<i>Hypostomus uruguayensis</i>	8.3	0.0	0.0	0.0	5.9	0.0	3.6
		<i>Otocinclus arnoldi</i>	8.3	28.6	0.0	22.2	11.8	0.0	12.5
		<i>Rhineloricaria aff. microlepidogaster</i>	0.0	0.0	0.0	11.1	0.0	0.0	1.8
		<i>Rineloricaria aff. longicauda</i>	58.3	71.4	83.3	66.7	58.8	60.0	64.3
	Pseudopimelodidae	<i>Microglanis cottoides</i>	8.3	0.0	0.0	11.1	0.0	0.0	3.6
	Trichomycteridae	<i>Ituglanis australis</i>	8.3	14.3	0.0	22.2	11.8	0.0	10.7
		<i>Scleronema angustirostre</i>	41.7	57.1	83.3	11.1	64.7	40.0	50.0
		<i>Scleronema sp.</i>	0.0	0.0	33.3	0.0	5.9	0.0	5.4
Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i>	8.3	14.3	33.3	22.2	11.8	0.0	14.3
Numero total de especies registradas			54	44	41	50	60	24	73

Sin embargo, al analizar más en detalle los gradientes naturales existentes en la riqueza específica notamos que disminuye conforme aumenta la altura de los sitios muestreados ($p=0.03$ y $r^2=0.06$ para todos los sitios; $p=0.01$ y $r^2=0.21$ para los sitios naturales; $p=0.009$ y $r^2=0.23$ para los de uso agrícola) (Fig. 2). Esta relación parece no cumplirse para los sistemas con uso forestal ($p=0.07$ y $r^2=0.28$) existiendo similar número de especies en alta y bajas elevaciones. No existieron diferencias en la pendiente de la relación riqueza–elevación entre los sistemas

naturales y agrícolas ($F=0.9$, $gl_{res}=42$, $p=0.32$). Ya que los sitios a alta elevación tienen gran pendiente por simplicidad de aquí en más usaremos la relación entre elevación y riqueza para referirnos a este patrón.

No encontramos relaciones entre la riqueza específica y el área de la cuenca ($p=0.6$, $r^2=-0.03$) o la distancia hasta las nacientes ($p=0.2$, $r^2=0.03$), reflejando así, una apropiada selección de sitios en condiciones de similares áreas de cuenca.

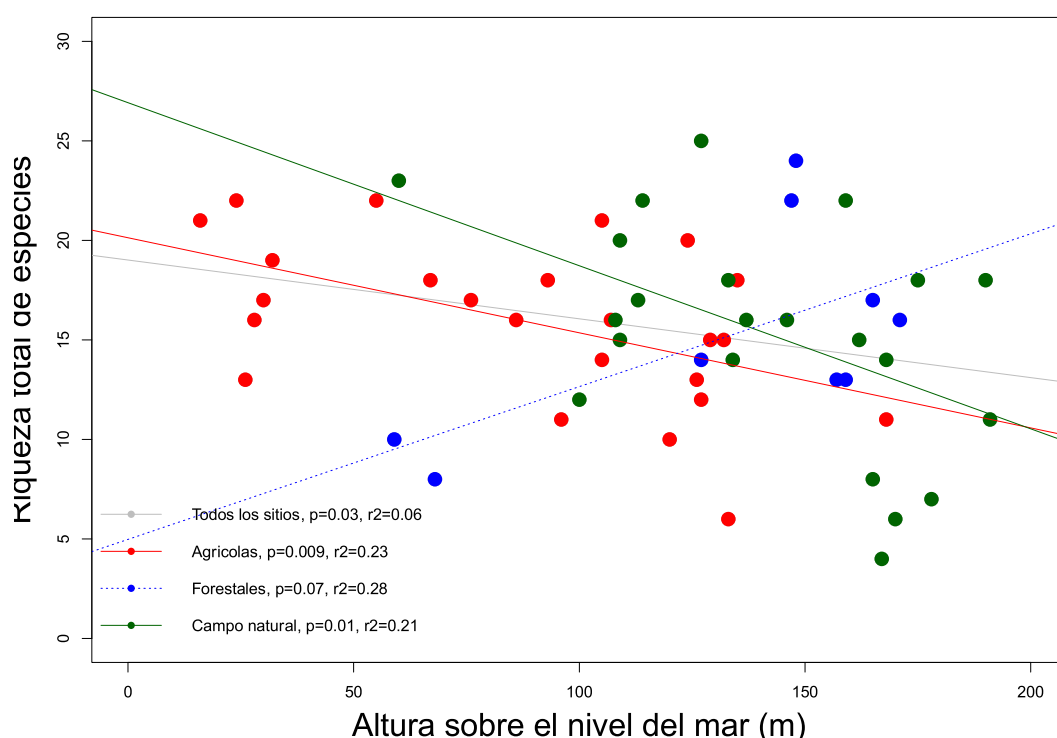


Figura 2. Relación entre la riqueza específica y la altura sobre el nivel del mar. En rojo se representan los sitios de uso agrícola-intensivos, -medios y -forestales; en azul los sitios forestales y en verde los sitios de cobertura natural. La disminución en la riqueza conforme aumenta la altura solo es significativa para los sistemas naturales y agrícolas y la pendiente de esta relación no difiere significativamente entre estos dos usos del suelo.

Al estandarizar la riqueza corrigiendo por la elevación a la que se encuentran los puntos de muestreo, observamos que en dos de las tres ecorregiones mejor representadas (con número de muestras suficientes) la riqueza estandarizada disminuye al aumentar el porcentaje de la cuenca cultivada (ya sea por forestación, agricultura o ambas) (Fig. 3). Mientras que la riqueza disminuye al aumentar el área cultivada en la Cuenca Sedimentaria Gondwanica (regresión lineal, $p=0.01$, $r^2=0.23$) y en el Escudo Cristalino (regresión lineal, $p=0.01$, $r^2=0.59$), no existe relación entre riqueza y porcentaje de área cultivada en los sitios muestreados de la Cuesta Basáltica (regresión lineal, $p=0.02$, $r^2=0.09$, Fig.3).

Vale resaltar que el patrón de pérdida de riqueza con el aumento de los cultivos agrícola-forestales es similar entre las Cuenca Sedimentaria Gondwanica y Escudo cristalino (pendiente no diferente , interacción ecorregión - altura: $F=2.94$, $gl_{res}=25$ $p=0.09$).

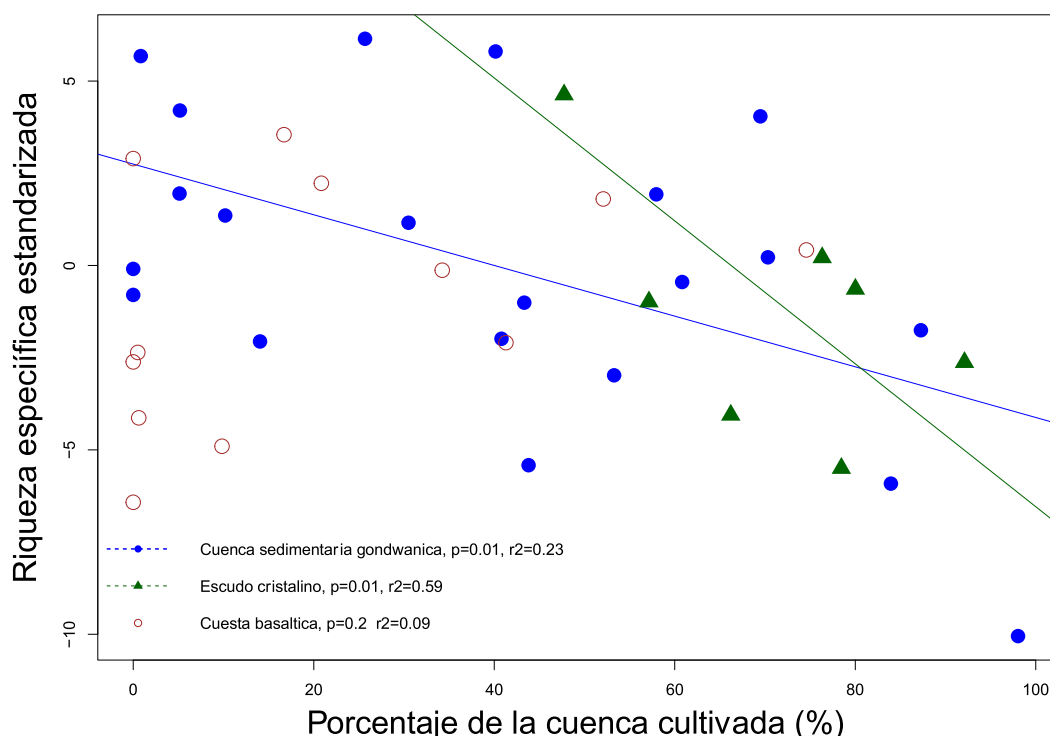


Figura 3. Relación entre la riqueza específica estandarizada (residuos del modelo lineal riqueza- elevación) y el porcentaje de cuenca cultivada (para actividades agro-forestales). Se analizaron las ecorregiones con suficientes sitios y rango de cuenca cultivada para este análisis. En puntos azules los sitios de la Cuenca Sedimentaria Gondwanica; en triángulos verdes los sitios del Escudo Cristalino, y en círculos rojos los de la Cuesta Basáltica.

COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES DE PECES.

Considerando las abundancias relativas de todas las especies presentes en al menos el 30% de los sitios muestreados, en un análisis multivariado, se detectaron diferencias significativas comparando las seis categorías de arroyos (PERMANOVA $F=2,5$, $p=0.0003$). Al realizar comparaciones post-hoc observamos que estas diferencias son entre los sitios naturales de alta pendiente y todas las demás categorías y entre los sitios agrícola-intensivos y los naturales. Al visualizar este análisis mediante un Análisis de Componentes Principales (Fig. 4) observamos que los sitios naturales de alta pendiente se caracterizan por elevadas abundancias de una especie de virolo (*Characidium pterostictum*) y de bagre anguila (*Heptapterus mustelinus*). Asimismo, los sitios naturales, son los de mayor área convex-hull en el espacio de variables de abundancia de múltiples especies, reflejando su gran diversidad y variabilidad. Si bien los sitios

naturales y agrícola-intensivos parecen ocupar similares áreas en parte de su rango, muchos sitios naturales se caracterizan por altas abundancias de *H. mustelinus*, *C. pterostictum*, la mojarra *Cyanocharax uruguayensis* y *Bryconamericus iheringii* y el cíclido *Crenicichla lepidota*. Contrariamente, varios sitios agrícola-intensivos se caracterizan por una combinación de grandes abundancias de madrecitas (*Cnesterodon decenmaculatus*), mojarra *Hyphessobrycon meridionalis* y *Cheirodon interruptus* y bagres limpia-fondo (*Corydoras paleatus*).

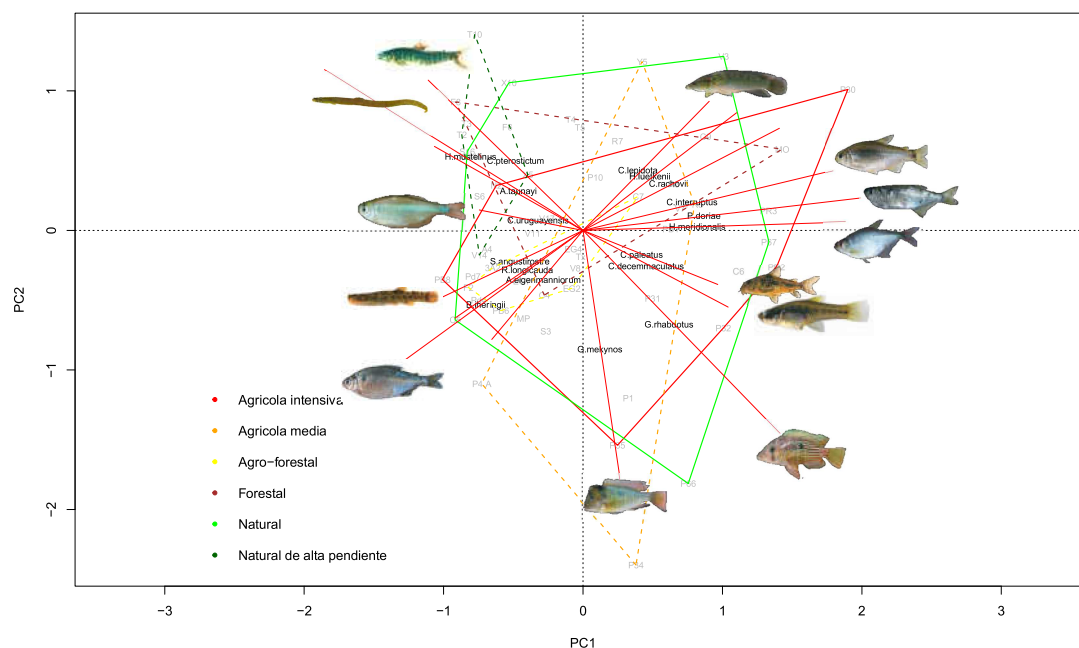


Figura 4. Análisis de Componentes Principales (ACP) ubicando los sitios de muestreo en función de valores de abundancia relativa de las 19 especies presentes en más del 30% de los sitios de estudio. Las áreas convex-hull de diferentes colores unen los sitios de las seis diferentes categorías de usos el suelo en la cuenca. El análisis de PERMANOVA entre estas categorías de uso del suelo ha mostrado diferencias significativas en la composición de especies de los sitios naturales de alta pendiente con respecto al resto y entre los sitios naturales y agrícola-intensivos.

Como método complementario para visualizar diferencias en composición de especies, que también incluye la frecuencia de ocurrencia de las especies, realizamos un análisis gráfico de dominancia para cada categoría de uso del suelo (Fig. 5). En este análisis se observa claramente que en cuencas agrícola-intensivas y medias domina la especie de madrecita *C. decenmaculatus* representando en promedio más del 20 % de la abundancia total de peces y estando presente en más del 80 % de los sitios de uso agrícola. Sin embargo, en los sitios agro-forestales domina en abundancia y frecuencia de ocurrencia la mojarra *B. iheringii* y en los sistemas naturales de alta pendiente domina *C. pterostictum*. Los sitios forestales y naturales no poseen clara dominancia en abundancia de una sola especie sino una co-dominancia de varias especies como *B. iheringii*, *H. mustelinus*, y *C. uruguayensis*. Este análisis establece claramente que *C. decenmaculatus* es

la especie dominante en sistemas agrícolas, mientras que los sistemas naturales no parecen diferir en composición de los forestales analizados y presentan co-dominancia de varias especies, muy poco abundantes y frecuentes en sitios agrícolas como *C. uruguayensis* o *S. angustirostre*.

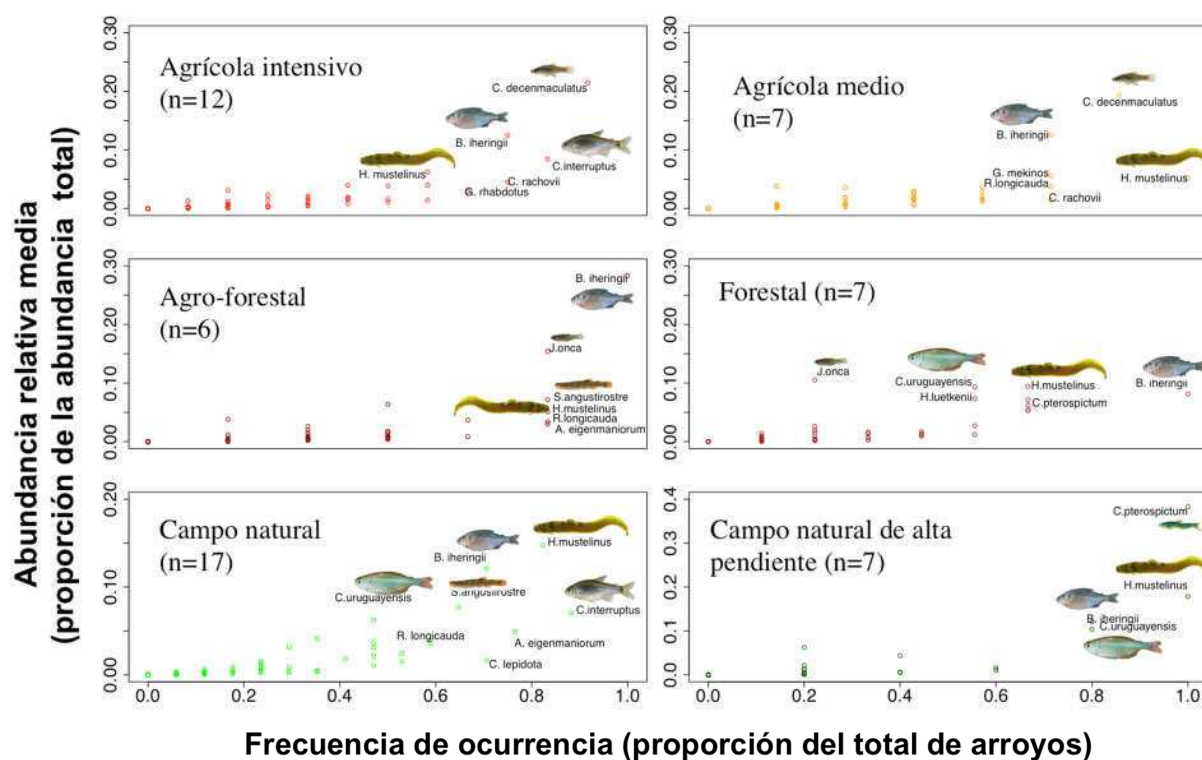


Figura 5. Análisis gráfico de dominancia, basado en la frecuencia de ocurrencia vs. la abundancia relativa promedio de cada especie en cada tipo de arroyo. Las especies localizadas en la sección superior derecha representan las especies dominantes de cada categoría. Las diferentes categorías y el número de sistemas en cada una muestreado (n), se muestran en cada panel.

Estos resultados son consistentes con los valores de tolerancia calculados para cada especie, siguiendo métodos estandarizados (Whittier *et al.*, 2007, a, b; Tabla 2). Los índices de tolerancia muestran que seis de las especies pueden ser clasificadas como muy tolerantes, dentro de ellas: *C. decenmaculatus*, *C. paleatus*, *C. interruptus* y *H. meridionalis* ya señaladas como abundantes en sistemas agrícolas intensivos por los primeros análisis (ACP y análisis gráfico de dominancia) y las especies *G. rhabdotus* y *P. doriae*. La mayoría de las especies analizadas (8) se ubican dentro del ranking de “Tolerante”, mientras que solo dos especies pueden ser catalogadas como sensibles (*C. pterostictum* y *S. angustirostre*) y tres como “muy sensibles” (*C. uruguayensis*, *B. iheringii* y *H. mustelinus*). Cabe resaltar que las especies clasificadas como “muy sensibles” también coinciden con las identificadas por nuestros dos análisis previos como características de sistemas naturales o menos impactados.

Tabla 2. Valores de tolerancia de las 19 especies de peces más frecuentes en la cuenca del Río Negro (presentes en más del 30 % de los sitios muestreados). La tolerancia se estimó basada en los *scores* de cada sitio en el primer componente de un ACP, usando concentración de nutrientes, turbidez y materia orgánica en suspensión como indicadores de impacto antrópico y ponderando estos valores por la abundancia relativa de cada especie en un promedio por especie (Siguiendo Whittier *et al.*, 2007a). Luego, se transformó en valores del 1-10 y se realizaron intervalos de tolerancia de 2,5 unidades donde 0 es la especie más sensible y 10 es la más tolerante.

Especies	VALORES	Rangos de Tolerancia	Tolerancia
	TOLERANCIA CP 1	(1-10)	categorizada
<i>C. decemmaculatus</i>	0.781059739	10	Muy tolerante
<i>C. paleatus</i>	0.642621172	9.55	Muy tolerante
<i>C. interruptus</i>	0.467492536	9	Muy tolerante
<i>G. rhabdotus</i>	0.401043938	8.7	Muy tolerante
<i>P. doriae</i>	0.075447589	7.75	Muy tolerante
<i>H. meridionalis</i>	0.073530171	7.74	Muy tolerante
<i>H.luetkenii</i>	-0.012875629	7.47	Tolerante
<i>C. lepidota</i>	-0.200927396	6.87	Tolerante
<i>A. scitulus</i>	-0.246650405	6.72	Tolerante
<i>A. taunayi</i>	-0.300646811	6.55	Tolerante
<i>G. mekinos</i>	-0.320544602	6.49	Tolerante
<i>C. rachovii</i>	-0.391849296	6.26	Tolerante
<i>A. eigenmanniorum</i>	-0.615258226	5.55	Tolerante
<i>R. longicauda</i>	-0.657613099	5.41	Tolerante
<i>C. pterostictum</i>	-0.881551658	4.7	Sensible
<i>S. angustirostre</i>	-1.26209212	3.4	Sensible
<i>C. uruguayensis</i>	-1.791623178	1.8	Muy sensible
<i>B. iheringii</i>	-2.0390795	1.01	Muy sensible
<i>H. mustelinus</i>	-2.358073479	0	Muy sensible

Al utilizar esta categorización de tolerancia para analizar cambios en la abundancia relativa de las especies muy sensibles y muy tolerantes agrupadas, observamos que la abundancia relativa de especies muy tolerantes es mayor en sistemas agrícola-intensivos que en sistemas naturales y agro-forestales (ANOVA, $F=4.2$, $gl_{res}=50$, $p=0.005$). Sin embargo, los sistemas forestales y agrícola-medios presentan abundancias relativas de especies tolerantes muy variables y no diferentes a los naturales o agrícola-intensivos. Esto significa que solo los sistemas agrícola-intensivos pueden ser claramente discriminados por su abundancia de especies tolerantes (representando >60 % de la abundancia total en la gran mayoría de los casos) (Fig. 6 y 7).

Consistente con estos datos, cuando analizamos la abundancia relativa de especies muy tolerantes en función del porcentaje de uso agrícola en cada cuenca, encontramos una relación significativa y positiva (regresión lineal, $p < 0.0001$, $r^2 = 0.24$) (Fig. 7). De modo opuesto, y a pesar de que la relación es más débil, la abundancia relativa de especies muy sensibles decae cuando aumenta el uso agrícola en las cuencas (regresión lineal $p = 0.05$, $r^2 = 0.05$) (Fig. 7 abajo).

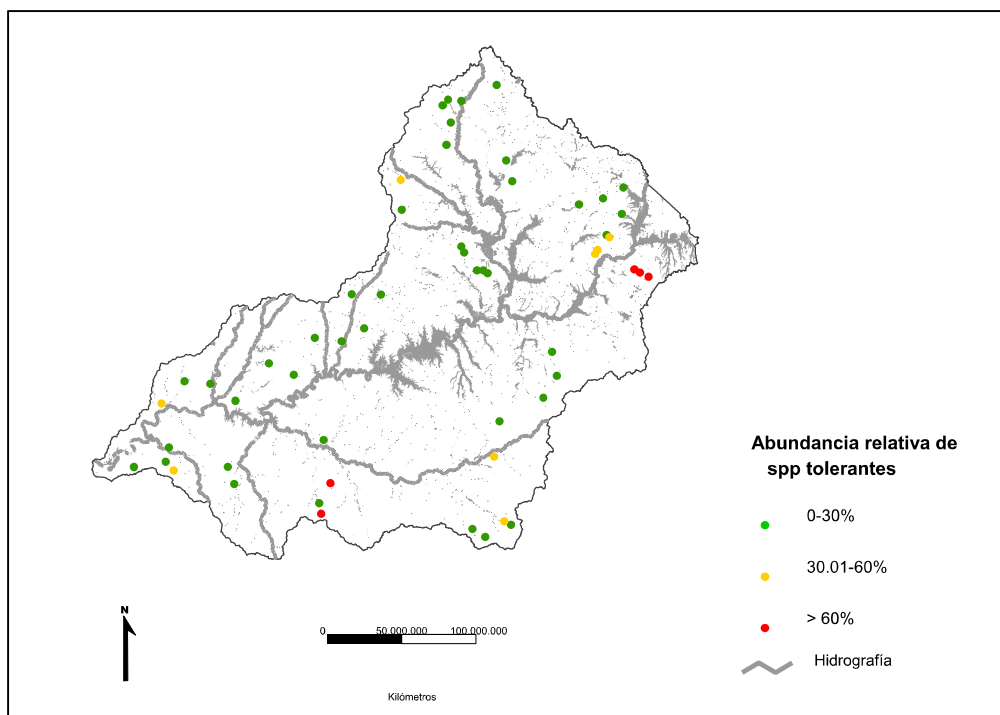


Figura 6. Distribución de los sistemas más impactados según su dominancia (en abundancia) de especies catalogadas como “muy tolerantes”. En rojo se muestran los sitios con más de 60 % de la abundancia de peces representada por especies muy tolerantes y en amarillo los sitios con más del 30 % de especies tolerantes. Todos los sitios en rojo coinciden con cuencas de uso agrícola-intensivo y seis de los ocho sitios en amarillo coinciden con cuencas agrícola-intensivas o agrícola-medias.

CAMBIOS A NIVEL INTRA-ESPECIFICO

Durante el análisis gráfico de dominancia, también identificamos aquellas especies con mayor frecuencia de ocurrencia entre los diferentes tipos de cuencas estudiadas. Estas especies son; la mojarra *B. iheringii* y el bagre anguila *H. mustelinus*, que si bien ambas son categorizadas como especies muy sensibles ya que solo dominan en abundancia relativa en los sistemas menos impactados, están presentes en aproximadamente el 80% de todos los arroyos muestreados (aunque en muy baja abundancia en sitios impactados; Tabla 1, Fig. 5).

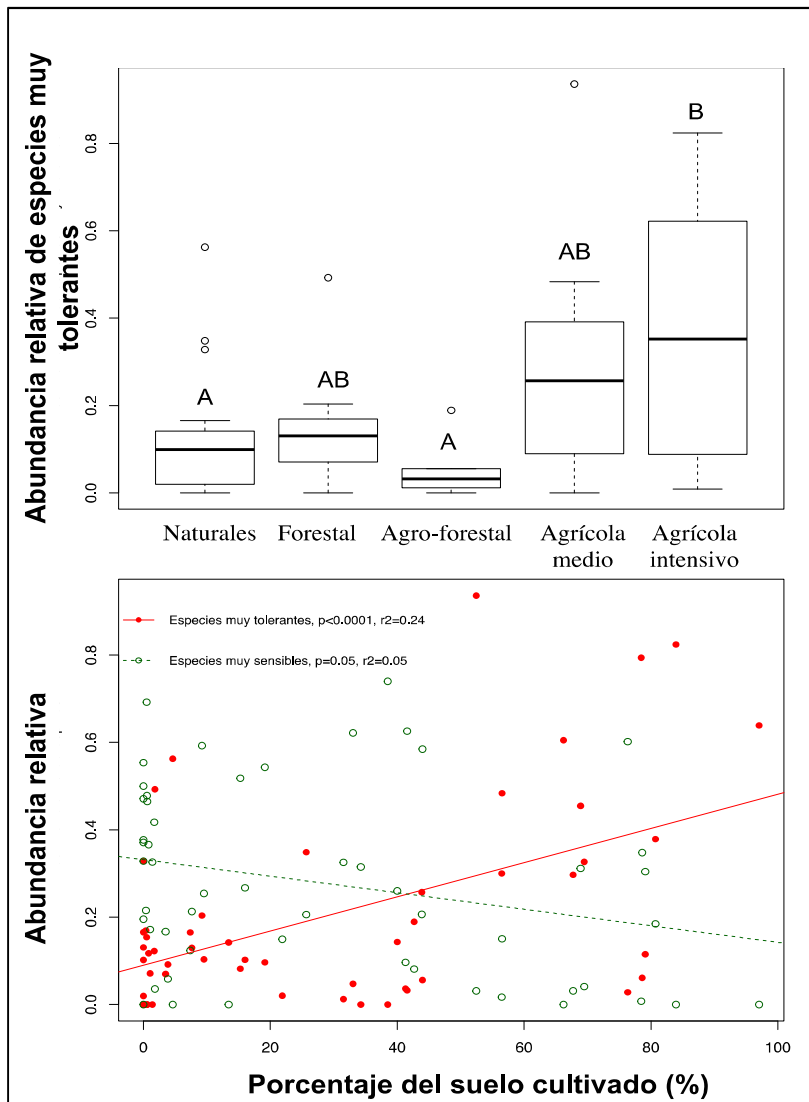


Figura 7. Cambios en composición de especies hacia una mayor dominancia de especies muy tolerantes en sistemas más impactados. Arriba: comparación de la abundancia relativa de las especies más tolerantes agrupadas entre tipos de arroyos; los box-plots estándar, los cuartiles y la mediana de los datos y las letras diferentes significan diferencias significativas (ANOVA $p < 0.05$). Abajo: regresiones lineales significativas muestran un aumento de la abundancia relativa de las especies “muy tolerantes”, con el aumento del porcentaje de agricultura en las cuencas (en rojo) así como una disminución de las especies más “sensibles” conforme aumenta la cobertura de uso agrícola (en verde).

Dado su mayor abundancia promedio elegimos a la especie *B. iheringii* para analizar cambios en su condición corporal entre sistemas con diferentes usos del suelo. Este análisis demostró que los individuos de cuencas agrícola-intensivas y agrícola-forestales poseen menor factor de condición (menor peso relativo a su largo corporal) que en sistemas naturales, forestales y agrícola-medias (ANOVA $F=22.2$, $gl_{res}=379$, $p=0.005$; Fig. 8). Asimismo, cuando comparamos las pendientes de la relación largo-peso entre sistemas agrícolas (agrupando intensivos, medios y forestales) y naturales (sin incluir los de alta pendiente) observamos que en los sitios naturales esta relación tiene mayor pendiente que en los agrícolas (ANCOVA $F= 19.3$, $gl_{res}=378$,

$p < 0.0001$, Fig. 9). Esto significa que para un mismo largo, los pesos corporales, en promedio, son mayores en sistemas naturales que en los agrícolas.

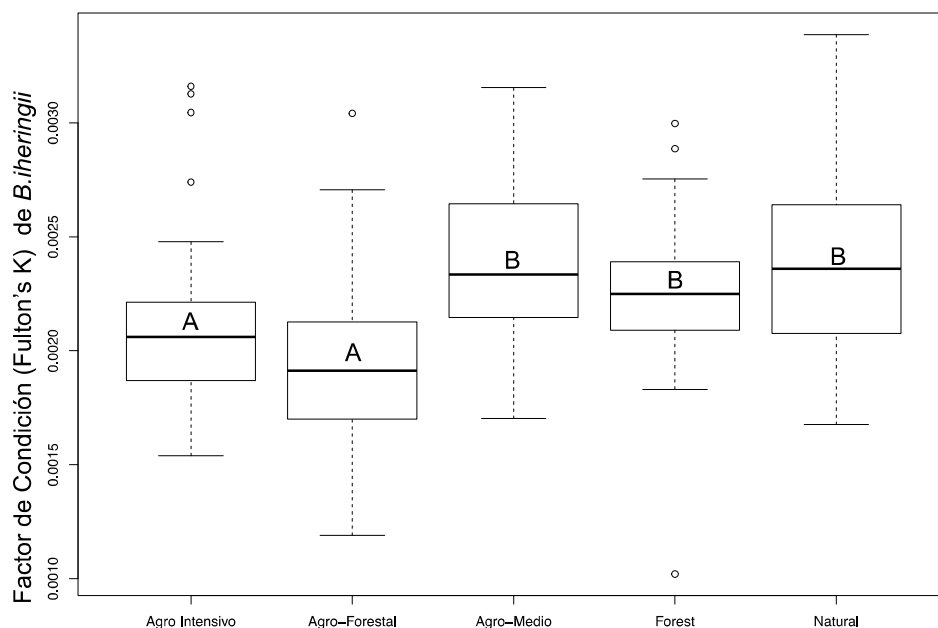


Figura 8. Cambios en el factor de condición entre individuos de *B. iheringii* colectados en cuencas con diferente uso del suelo. Los datos se muestran como box-plots estándar mostrando los cuartiles, y la mediana, tras excluir valores outlier (puntos). Las letras diferentes significan diferencias significativas arrojadas por test de ANOVA seguido de test post hoc de Tukey.

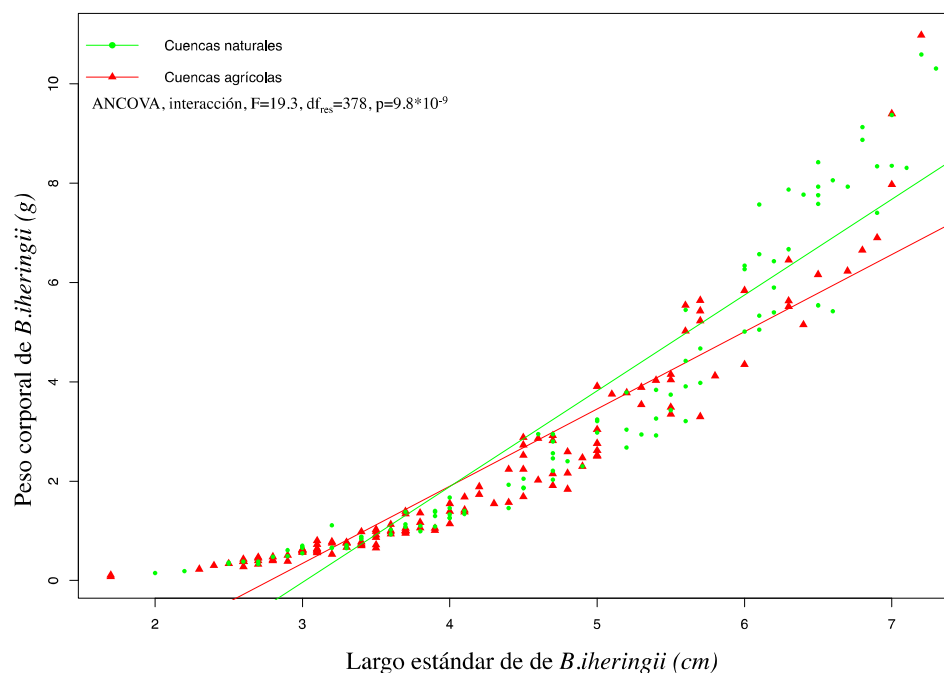


Figura 9. Cambios en la relación largo-peso de individuos de *B. iheringii* entre cuencas agrícolas (agrupando sitios intensivos, medios, y forestales, en rojo) y naturales (en verde). Se muestra un ajuste lineal (ambas regresiones lineales significativas) y los valores del test de ANCOVA para comparar las pendientes.

DISCUSION:

En este trabajo analizamos el efecto de las diversas coberturas del suelo sobre: i) la estructura comunitaria, en términos de abundancias, diversidad y composición de especies; y ii) a nivel intra-específico analizando cambios en indicadores de condición corporal de una misma especie presente en un amplio gradiente de usos del suelo. Encontramos que las actividades agrícolas y forestales impactan negativamente sobre aspectos a todos estos niveles: reduciendo riqueza de especies, modificando composición comunitaria hacia dominancia de especies tolerantes y disminuyendo la condición corporal de una especie utilizada a modo de “centinela”. Parte importante de este análisis consistió en determinar el grado de tolerancia de las especies de peces más representativas de la cuenca del Río Negro, lo cual posibilita el uso de la composición de especies de peces como una herramienta indicadora del grado de impacto de diferentes sistemas. En esta sección discutiremos los principales resultados en orden de mayor a menor jerarquía de organización (parámetros comunitarios, composición de especies y cambios a escala individual) resaltando las principales conclusiones y las condiciones para el uso de la composición de la comunidad de peces como indicador de grado de impacto ambiental.

DIVERSIDAD DE PECES

En su globalidad nuestro muestreo incluyó 73 especies de peces. Esta diversidad específica puede ser considerada alta, ya que si bien el muestreo se restringe a los ecosistemas de arroyos de bajo orden, aun así se representa más del 60 % de las especies registradas para todos los tipos de ecosistemas de la cuenca del Río Negro (119 especies nativas en total incluyendo sistemas de humedales, lagos, embalses y medianos y grandes ríos, Serra et al., 2014). Además también cabe destacar que no se encontraron especies exóticas en el muestreo de este tipo de sistemas, si bien se ha registrado la presencia de carpa y esturiones en la cuenca del Río Negro en previos estudios, aunque en otro tipo de sistemas de la cuenca del Río Negro (Serra *et al.*, 2014).

Uno de los factores naturales determinantes de la riqueza específica de la comunidad de peces es la elevación sobre el nivel del mar y la pendiente, esto se ha visto en varios estudios a nivel internacional (e.g. Li et al 2012, Gonzalez-Bergonzoni et al., 2015, Lehrter 2018) y corroborado para la cuenca del Río Negro en Uruguay con nuestros resultados. Sin embargo, luego de remover este efecto observamos que la riqueza de especies en arroyos de bajo orden disminuye conforme aumenta el porcentaje de la cuenca alterada por actividades agrícolas y/o forestales. Esto fue corroborado para dos de las tres ecorregiones analizadas donde existe un claro gradiente en el uso del suelo desde cuencas dominadas por pasturas naturales a cuencas completamente agrícolas. Sin embargo en la ecorregión de Cuesta Basáltica no encontramos

relación entre la riqueza y el porcentaje de la cuenca cultivada. Esto probablemente se deba a que esta ecorregión se caracteriza por suelos más superficiales generalmente no propicios para actividades agrícolas intensivas, tal vez por eso en esta ecorregión solo contamos con dos sitios que superan el 50% de su área de cuenca cultivada y ambos son sitios forestales (a diferencia de otras regiones donde existe agricultura en un porcentaje significativo de la cuenca). Es probable que la falta de agricultura intensiva explique la falta de una relación significativa, siendo el efecto de las actividades forestales menor que el efecto de la agricultura sobre la riqueza de especies de peces.

Los efectos negativos de las actividades agrícolas sobre las comunidades de peces mayormente reportados provienen en gran medida de los efectos combinados de la erosión de suelos aportando sedimentos que modifican el hábitat en arroyos y el aporte de nutrientes que promueve eutrofización, modificando los hábitats y la dinámica de oxígeno en agua, entre otros (Dala-Corte *et al.*, 2016). En este contexto, es esperable que las actividades agrícolas produzcan mayor erosión y aporte de nutrientes que las forestales a corto plazo, ya que las actividades de cultivo en las forestaciones se prolongan durante varios años contra más de un ciclo de cultivo por año en la agricultura. Poder detectar los efectos de la forestación sobre las comunidades fluviales probablemente implique un estudio particularmente diseñado en su dimensión y duración ya que esta producción posee diferentes etapas y procesos de largo tiempo, pudiendo ser que los datos estén sujetos al momento específico de la producción, encubriendo resultados a futuro.

COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES DE PECES.

Las tres diferentes aproximaciones metodológicas usadas para analizar cambios en la composición de especies han sido consistentes en mostrar que existen cambios comunitarios importantes principalmente entre las cuencas agrícolas y las naturales. Estos cambios consisten en la dominancia en abundancia de ciertas especies como la madrecita *C. decenmaculatus* en los sistemas agrícolas vs. la co-dominancia de varias especies como *B. Iheringii*, *H. mustelinus*, *S. angustirostre* y *C. uruguayensis* en los sistemas de pasturas naturales. Sin embargo ninguno de los tres análisis ha detectado cambios en la composición de especies entre los sistemas forestales y los naturales.

En concreto, el análisis de PERMANOVA ha demostrado que las cuencas naturales poseen una composición diferente a las agrícola-intensivas pero similar a las de las cuencas forestales, agro-forestales y agrícola-medias. Esto, además de demostrar que las cuencas naturales de alta pendiente poseen comunidades con pocas especies y una composición específica única y

característica de esos sistemas posiblemente determinados por presiones selectivas como la mayor velocidad de flujo y pendiente en esos sistemas (e.g. Carvajal-Quintero *et al.*, 2015, Gonzalez-Bergonzoni et al 2015)

El análisis gráfico de dominancia coincide con el PERMANOVA en mostrar claras diferencias entre sistemas agrícolas, dominados por *C. decenmaculatus* y los naturales siendo co-dominados por varias especies como *B. iheringii*, *H. mustelinus* y *C. uruguayensis*. Sin embargo este análisis, que también se basa en la frecuencia de ocurrencia de las especies, muestra también, claras diferencias en este sentido entre los agrícola-medias y los naturales. Respecto al resto de los usos del suelo, también coinciden con el análisis de PERMANOVA en que los sistemas naturales de alta pendiente son únicos y con una comunidad característica y en que es muy difícil detectar diferencias en composición comunitaria entre los sistemas de cuencas forestales y coberturas naturales.

Al determinar la tolerancia de cada especie a la degradación ambiental de forma independiente siguiendo métodos estandarizados observamos que las especies catalogadas como “muy tolerantes”, son las que dominan en los sistemas agrícolas y las catalogadas como “sensibles” o “muy sensibles” son las que dominan en abundancia en sistemas naturales y de cuenca forestal. Esto sugiere que su tolerancia a la contaminación es lo que les permite dominar en los sistemas agrícolas en detrimento de las especies más sensibles a ese tipo de contaminación. La clasificación de *C. decenmaculatus*, *C. interruptus*, *C. paleatus* como especies tolerantes coincide con varios trabajos para la región (Teixeira de Mello et al., 2002, Chalar et al., 2013; Dala-Corte, et al., 2016; Benejam *et al.*, 2016) sugiriendo que estos resultados no se limitan únicamente a arroyos de la cuenca del Rio Negro sino de la región donde estas especies estén presentes.

La tolerancia de estas especies posiblemente radica en que son ampliamente generalistas en su uso del hábitat o características alimenticias lo que les permite adaptarse a cambios en su hábitat natural y disponibilidad alimenticia. Asimismo, muchas de estas especies poseen adaptaciones fisiológicas para vivir en condiciones de oxígeno muy variable. Por ejemplo *C. decenmaculatus* es una especie detritívora/omnívora que puede respirar de la capa más superficial donde hay más intercambio de oxígeno con la atmosfera (Teixeira de Mello *et al.*, 2011); o *C. paleatus* que puede respirar de la atmosfera y vivir en fondos con grandes acumulaciones de detrito orgánico (Teixeira de Mello *et al.*, 2011; Serra et al., 2014). En otras especies, como *P. doriae* parte de la clave de su gran tolerancia se puede deber a que se alimenta mayormente de insectos terrestres (Gonzalez-Bergonzoni et al., 2016), dependiendo en menor medida de recursos acuáticos afectados por el impacto agrícola.

Como ya destacamos en la sección de resultados, cabe remarcar que esta clasificación se basa en las abundancias relativas de cada especie en el total de la comunidad de peces y no es la simple presencia/ausencia de las especies en cada tipo de sistema. Por esto, las especies sensibles y muy sensibles pueden estar presente en sitios degradados aunque en baja abundancia relativa y viceversa con las especies tolerantes. La alta abundancia relativa de una o más especies clasificadas como “muy tolerantes” (representando > 60 % de la abundancia total de peces en un sitio dado) en muestreos siguiendo esta misma metodología (pesca eléctrica) es un fuerte indicador de impacto agrícola en dicho sistema.

Otro aporte al biomonitoreo de arroyos de la cuenca del Río Negro es con respecto a la elección de especies a utilizar a modo de “centinelas”. Programas de monitoreo ambiental estandarizados a nivel mundial sugieren utilizar una combinación de análisis de nivel comunitario e individual (Le Blanc & Bain 1997; EEM 2010). Esto implica incluir indicadores de condición de individuos de una misma especie que pueden estar expuestos a diferentes condiciones de impacto, a contrastar con los individuos de esa especie encontrados en condiciones naturales o “control” (Le Blanc & Bain 1997). Para esto, dependiendo de la región se definen las especies a utilizar basados en su distribución (debe ser amplia y abarcar toda la región), frecuencia de ocurrencia (debe ser frecuente de encontrar en varios sistemas) y sus abundancias (debe estar presente en abundancias que permitan tomar suficientes cantidades de muestra para los análisis en cuestión) (Le Blanc & Bain 1997). Nuestro relevamiento permitió identificar al menos dos especies con estas características, las cuales sugerimos se consideren en programas de monitoreo de arroyos que involucren el estado fisiológico de especies centinela (e.g. acumulación de contaminantes, indicadores de reproducción y estado como índice gónado- y hepato-somático, etc). Recomendamos que se utilice a la mojarra *Bryconamericus iheringii* y el bagre-anguila *Heptapterus mustelinus*. El uso de estas dos especies tiene la ventaja que además de estar presentes en todos los tipos de arroyos con alta frecuencia y en abundancias suficientes para la toma de muestras de músculos, hígados, etc. (Fig. 5) sus abundancias relativas aumentan (superan el 30% de la abundancia total) más frecuentemente en los sistemas menos impactados (catalogadas como especies “muy sensibles”) permitiendo el uso como bioindicador a nivel de especie centinela y siendo sus abundancias relativas indicadores de integridad biótica de la comunidad.

CAMBIOS A NIVEL INTRA-ESPECIFICO

La disminución de la condición corporal en los individuos de *B. iheringii* hacia sitios agrícolas sugiere que la degradación ambiental de los arroyos no solo altera las comunidades, sino que

impacta a nivel individual en detrimento de los individuos que allí viven. Esta menor condición corporal en sistemas agrícolas puede responder a una menor acumulación de grasas o menor masa muscular por una peor alimentación junto con un stress fisiológico por sustancias tóxicas como los pesticidas. La acumulación de pesticidas en músculos de peces en la cuenca del Río Uruguay y Río Negro se viene demostrando desde hace un tiempo (Rios et al., 2010, Ernst *et al.*, 2018) y en particular en diez de estos mismos arroyos de la cuenca alta del Río Negro hemos hallado 12 compuestos derivados de pesticidas acumulándose en al menos seis especies de peces (datos propios sin publicar). El análisis de muestras de músculo de *B. iheringii* de 18 arroyos de la cuenca baja y media del Río Negro permitirá establecer si existe un vínculo entre la presencia de pesticidas y la condición corporal de esta especie.

CONCLUSIONES

Este trabajo revela cómo las actividades agrícolas modifican las comunidades de peces en arroyos de bajo orden del Río Negro, facilitando el uso del análisis de comunidades de peces como un indicador de la “salud ambiental” de estos ecosistemas y elevando recomendaciones sobre especies a considerar en programas de biomonitoreo. Las actividades más degradantes de las comunidades de peces son claramente la agricultura de alta y media intensidad. En este tipo de sistemas frecuentemente constatamos una combinación de agricultura hasta las orillas del arroyo y la presencia de ganado en las zonas bajas con pasturas naturales que actúan a modo de “zona buffer” entre el ecosistema fluvial y el uso agrícola lindero. Esta combinación de usos de suelo sin duda potencia el efecto de la erosión y eutrofización agrícola al agregar aún más nutrientes y sedimentos provenientes de erosión por senderos y estiércol del ganado, además de la destrucción de hábitats bentónicos y resuspensión de sedimentos cuando el ganado entra a los cursos de agua.

Estas actividades agrícolas y agrícola-ganaderas disminuyen la diversidad de especies y favorecen comunidades dominadas por unas pocas especies tolerantes a la contaminación; haciendo que especies sensibles se encuentren en peor condición fisiológica en estos sistemas (como fue demostrado con *B. iheringii*). La creación de un índice de tolerancia a la degradación agrícola de las cuencas y el análisis de dominancia de especies en diferentes sistemas permitió definir un valor umbral con el que definir a los sistemas más impactados por actividades agrícolas. Este valor lo establecemos como el 60% de la abundancia total siendo representada por individuos de especies catalogadas como “muy tolerantes.” Una vez superado este valor existe una gran posibilidad que el sistema esté altamente impactado por la agricultura. Sin embargo, este parámetro que puede servir a modo de índice de integridad de la comunidad de peces, solo es útil para distinguir cuencas agrícolas de cuencas naturales o forestales. Esto se

debe a que no hallamos cambios en la composición de especies en sistemas forestales con el presente diseño de muestreo. Tal vez esta falta de detección de efectos de la forestación ocurrió porque la mayoría de los sitios forestales poseían pasturas naturales entre la forestación y el arroyo de más de 50-100 metros y que no analizamos sitios forestales en momento de mayor fertilización o erosión en la fase inicial o en cosecha.

Aquí analizamos por primera vez el efecto de las actividades agrícolas y forestales en sistemas de bajo orden (2-3) de la cuenca del Rio Negro. Esta escala de estudio es la más analizada en cuanto a sus comunidades bióticas en Uruguay (e.g. Teixeira del Mello et al 2012, Chalar et al 2013, Benejam et al 2016, Gonzalez-Bergonzoni et al 2016). Sin embargo hay una clara falta de información de ríos medianos (orden 4-5) y grandes (mayor a orden 6). Sería de gran interés ampliar estos estudios a sistemas de mayores dimensiones para comprender el grado en que los impactos antrópicos de origen agropecuario afectan las comunidades naturales de nuestros diversos sistemas fluviales y elaborar nuevas herramientas de detección y monitoreo de estos impactos.

BIBLIOGRAFÍA

1. Anderson, M. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*. 26, 32–46, 2001.
2. Benejam, Ll., Teixeira-de Mello, F., Meerhoff, M., Loureiro, M., Jeppesen, E., Brucet, S. Assessing effects of change in land use on size-related variables of fish in subtropical streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2015.
3. Bolger, T., Connolly, P. The selection of suitable for the measurement and analysis of fish condition. *Journal Fish Biology*. 34, 171-182, 1989.
4. Carvajal-Quintero, J., Escobar, F., Alvarado, F., Villa-Navarro, F., Jaramillo-Villa, U., Maldonado-Ocampo, J. Variation in freshwater fish assemblages along a regional elevation gradient in the northern Andes, Colombia. *Ecology and Evolution*. 5(13): 2608–2620, 2015.
5. Chalar G, Arocena R, Pacheco JP, Fabián D (2011) Trophic assessment of streams in Uruguay: A Trophic State Index for Benthic Invertebrates (TSI-BI). *Ecological Indicators* 11:362-369. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.06.004>
6. Chalar G, Delbene L, González-Bergonzoni I, Arocena R (2013) Fish assemblage changes along a trophic gradient induced by agricultural activities (Santa Lucía, Uruguay). *Ecological Indicators* 24:582-588. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.08.010>
7. Dala-Corte, R., Giam, X., Olden, J., Becker, F., Guimarães, T, Melo, A. Revealing the pathways by which agricultural land-use affect stream fish communities in South Brazilian grasslands. *Freshwater Biology*, 2016.
8. EEM C (2010) Pulp and Paper environmental effects monitoring (EEM) technical guidance document. Environment Canada, p 26

9. Ernst, F., Alonso, B., Colazzo, M., Pareja, L., Cesio, V., Pereira, A., Márquez, A., Errico, E., Segura, A., Heinzen, H., Pérez-Parada, A. Occurrence of pesticide residues in fish from south American rainfed agroecosystems. Volumes 631–632, 169–179, 2018.
10. González-Bergonzoni I (2015) Potential drivers of aquatic food web dynamics from global to regional scales, with special emphasis on the role of fish in stream food webs. PhD. Aarhus University, Aarhus, Denmark.
11. González-Bergonzoni, I. Meerhoff, M., Vidal, N., Teixeira de Mello F., Goyenola, G., Lopez-Rodriguez, A., Jeppesen E. (2016). Potential drivers of seasonal shifts in fish omnivory in a subtropical stream. *Hydrobiologia* 768, 183–196.
12. Harris JH, Silveira R (1999) Large-scale assessments of river health using an Index of Biotic Integrity with low-diversity fish communities. *Freshwater Biology* 41:235-252. doi: 10.1046/j.1365-2427.1999.00428.x
13. Holden A.V. (1973) Effects of Pesticides on Fish. In: Edwards C.A. (eds) *Environmental Pollution by Pesticides*. Environmental Science Research, vol 3. Springer, Boston, MA
14. Karr JR (1981) Assessment of Biotic Integrity Using Fish Communities. *Fisheries* 6:21-27. doi: 10.1577/1548-8446(1981)006<0021:AOBIUF>2.0.CO;2
15. Kleynhans CJ (1996) A qualitative procedure for the assessment of the habitat integrity status of the Luvuvhu River (Limpopo system, South Africa). *J Aquat Ecosyst Stress Recov* 5:41-54. doi: 10.1007/BF00691728
16. Kristensen EA, Baattrup-Pedersen A, Thodsen H (2011) An evaluation of restoration practises in lowland streams: Has the physical integrity been re-created? *Ecological Engineering* 37:1654-1660. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.06.043>
17. LeBlanc, G., Bain, L. Chronic Toxicity of Environmental Contaminants: Sentinels and Biomarkers. *Environmental Health Perspectives*. Vol 105. Supplement 1, 1997.
18. Lehrter, R. Large-scale drivers of fish biodiversity differ across an environmentally variable great plains watershed. Thesis master of science. University of Oklahoma, 2014.
19. Li J et al. (2012) Distribution pattern, threats and conservation of fish biodiversity in the East Tiaoxi, China. *Environ Biol Fish*:1-15. doi: 10.1007/s10641-012-0036-z
20. Pinzón J, Spence JR (2010) Bark-dwelling spider assemblages (Araneae) in the boreal forest: dominance, diversity, composition and life-histories. *Journal of Insect Conservation* 14:439-458
21. Poikane, S., Ritterbusch, D., Argillier, Ch., Bialokoz, W., Blabolil, P., Breine, J., Jaarsma, N., Krause, T., Kubecka, J., Lauridsen, T., Noges, P., Peirson, G., Virbickas, T. Response of fish communities to multiple pressures: Development of a total anthropogenic pressure intensity index. *Science of The Total Environment*. Volume 586, 502-511, 2017.
22. Serra, S., Bessonart, J, Texeira de Mello, F., Duarte, A., Malabarba, L., Loureiro, M. *Peces del Río Negro*. Montevideo: MGAP-Dinara, 2014.
23. Strayer DL et al. (2003) Effects of Land Cover on Stream Ecosystems: Roles of Empirical Models and Scaling Issues. *Ecosystems* 6:407-423. doi: 10.1007/PL00021506
24. Tejerina-Garro, F., Maldonado, M., Ibáñez, C., Pont, D., Roset, N., Oberdoff, T. Effects of natural and anthropogenic environmental changes on riverine fish assemblages: a framework for ecological assessment of rivers. *Brazilian. Archives of Biology and Technology*, 2005.

25. Texeira de Mello, F., Kristensen, F., Meerhoff, M., et al. Monitoring fish communities in wadeable lowland streams: comparing the efficiency of electrofishing methods at contrasting fish assemblages. *Environ Monit Assess*, 2014.
26. Texeira de Mello, F. Efectos del uso del suelo sobre la calidad del agua y las comunidades de peces en sistemas lóticos de la cuenca baja del Río Santa Lucía (Uruguay). Tesis de maestría en Ciencias Ambientales-UdelaR, 2007.
27. Teixeira-de Mello, F., Meerhoff, M., Baattrup-Pedersen, A., Maigaard, T., Kristensen, P., Andersen, T., Clemente, J., Fosalba, C., Kristensen, E., Masdeu, M., Riis, T., Mazzeo, N., Jeppesen, E. Community structure of fish in lowland streams differ substantially between subtropical and temperate climates. *Hydrobiologia*, 2012.
28. Teixeira de Mello, F., González-Bergonzoni, I., Loureiro, M. Peces de agua dulce del Uruguay. PPR-MGAP, 2011.
29. Whittier, T., Hughes, R., Stoddard, J., Lomnick, G., Peck, D., Herlihy, A. A structured approach for developing indices of biotic integrity: three examples from streams and rivers in the western USA. *American Fisheries Society*. 136: 718-735, 2007.
30. Whittier, T., Hughes, R., Lomnick, G., Peck, D. Fish and amphibian tolerance values and an assemblage tolerance index for streams and rivers in the western USA. *American Fisheries Society*. 136:254–271, 2007.