

Universidad Nacional del Litoral
Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas



Tesis para la obtención del grado académico de Doctor en Ciencias
Biológicas

**ESTRUCTURA TRÓFICA DEL BENTOS DE SISTEMAS RÍO-
LAGUNA DE LA LLANURA ALUVIAL DEL RÍO PARANÁ MEDIO
A TRAVÉS DE ANÁLISIS DE DIETA E ISÓTOPOS ESTABLES
DEL CARBONO Y NITRÓGENO**

Miguel Saigo

Directora: Mercedes Marchese

Co-director: Karl Matthias Wantzen

Lugar de realización:

Instituto Nacional de Limnología (INALI-CONICET-UNL)

2015

Índice

Índice de abreviaturas y símbolos	4
Resumen	5
Summary	7
Agradecimientos	9
Introducción	10
Objetivos	16
Hipótesis.....	17
Estructura de la Tesis	18
Capítulo I: Estructura de los ensambles bentónicos: análisis de co-ocurrencia y rasgos biológicos.....	19
1.1 Introducción	20
1.2 Metodología	21
1.2.1 Área de estudio	21
1.2.2 Muestreos.....	23
1.2.3 Rasgos biológicos	24
1.3 Resultados	27
1.4 Discusión.....	38
1.5 Conclusión.....	38
Capítulo II Clasificación de taxa en grupos funcionales.	43
2.1 Introducción	44
2.2 Metodología	45
2.2.1 Análisis de dieta y similitud trófica	45
2.2.2 Análisis de datos.....	46
2.2.3 Análisis de solapamiento de nicho	47
2.3 Resultados	47
2.4 Discusión.....	54
2.5 Conclusión.....	56

Capítulo III Importancia relativa de las fuentes de carbono en la llanura aluvial del río Paraná Medio.	57
3.1 Introducción	58
3.2 Metodología	60
3.2.1 Obtención de muestras	60
3.2.2 Determinación de proporciones isotópicas	60
3.2.3 Análisis estadísticos: Comparación inter-lagunas	61
3.3 Resultados	62
3.3.1 Proporciones isotópicas	62
3.3.2 Comparación inter-laguna.....	65
3.3.3 Selección de fuentes	69
3.3.4 Contribución de fuentes	71
3.4 Discusión.....	72
3.5 Conclusión.....	75
Capítulo IV Estructura trófica de un ambiente lenítico de la llanura aluvial del río Paraná Medio. Análisis de niveles tróficos, longitud de cadena y omnivoría.	76
4.1 Introducción	77
4.2 Metodología	79
4.2.1 Muestreos	79
4.2.2 Análisis de datos	79
4.3 Resultados	84
4.4 Discusión.....	87
4.5 Conclusión.....	90
Conclusiones generales	91
Referencias bibliográficas	93
Anexo	108

Índice de abreviaturas y símbolos:

%IRI: Índice de importancia relativa porcentual.

Acar: Acari.

Algae: Algas filamentosas.

Anim: Tejido animal no identificado.

ATTZ: Zona de transición acuático-terrestre (siglas en inglés).

Bacil: Algas de la familia Bacillariophyceae.

Chir: Chironomidae.

Clad: Cladocera.

Col: Coleoptera.

Det: Detrito.

DIC: Criterio de información de la desviación (siglas en inglés).

Dipt: Diptera.

FET: Factor de enriquecimiento trófico.

Hyal: Hyalella.

LCB: Longitud de cadena binaria.

LCP: Longitud de cadena pesada.

LCS: Longitud de cadena simplificada.

MOPS: Materia orgánica particulada del sedimento.

NT: Nivel trófico medio.

Ostr: Ostracoda.

Veg: Tejido vegetal.

Resumen

Actualmente el desarrollo de modelos predictivos para los ecosistemas es una meta prioritaria de la ecología. En este sentido, en los últimos años se ha reconocido que el enfoque sobre los aspectos funcionales de los organismos es uno de los campos más prometedores. La presente tesis se propone abordar dichos aspectos de las comunidades biológicas de la llanura aluvial del río Paraná Medio, con especial énfasis en los ensamblajes bentónicos.

En el capítulo I se analiza la estructura de los ensamblajes bentónicos de cuatro ambientes del río Paraná Medio. Asimismo se explora la variación de rasgos biológicos entre dichos ambientes. Se encontró una mayor diversidad y riqueza en los ambientes situados más en el interior de la llanura aluvial. Las taxa mostraron una co-ocurrencia más baja que la esperada por azar tanto en aguas altas como bajas. Este resultado coincidió con una diversidad beta relativamente alta. Por otra parte se realizó un análisis de co-ocurrencia entre especies con rasgos biológicos similares. Dicho análisis mostró que las especies similares presentaron una co-ocurrencia más alta que la esperada por azar. Dicho resultado apoya la idea de que las características de los ambientes (y no las interacciones inter específicas) determinan la distribución de taxa en los ambientes estudiados. El análisis de rasgos biológicos mostró que los ensamblajes situados en el interior de la llanura se caracterizaron principalmente por un tamaño pequeño, forma hidrodinámica y estadios de diapausa. Los ambientes más cercanos al cauce principal se caracterizaron por tamaños mayores y adaptaciones a la alta velocidad de corriente. El resultado de este análisis sugiere una variación de rasgos r - K a lo largo de la dimensión lateral del río Paraná, siendo seleccionados los caracteres r en los ambientes de la llanura y los caracteres K en aquellos cercanos al cauce principal.

El capítulo II se propone una clasificación de invertebrados bentónicos en grupos funcionales basada en un análisis de contenido intestinal y solapamiento de nicho. Se seleccionaron taxa muy abundantes en el río Paraná Medio pertenecientes a grupos taxonómicos muy diferentes (*Phyla*). Con dichos organismos se realizó un análisis de contenido intestinal y la información así generada, fue combinada con datos disponibles en la bibliografía acerca de la dieta de otros invertebrados bentónicos del río Paraná Medio. Se realizó una agrupación de taxa basada en el grado de similitud trófica (Índice de Morisita) y un análisis de solapamiento de nicho. Los grupos fueron definidos por

taxa con una similitud trófica mínima de 0,6; un alto grado de solapamiento de nicho de taxa intra grupo y un bajo solapamiento de nicho inter grupos.

En el capítulo III se analiza la importancia relativa de las fuentes de carbono en los ambientes estudiados durante las fases de aguas bajas y altas. Se analizaron las proporciones isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las fuentes del sistema (macrófitas C_3 y C_4 , epifiton y materia orgánica del sedimento). Se comparó la importancia de las fuentes en dos lagunas de diferentes características (tamaño, conectividad y tamaño relativo de la zona inundable). Los resultados mostraron que en la laguna más pequeña, de conexión temporal y amplia zona inundable, la importancia de las diferentes fuentes de carbono varió a lo largo del régimen hidrológico. En la otra laguna en cambio, tales variaciones fueron mucho menos evidentes. Esto indica que las características morfológicas de los cuerpos de agua pueden tener efectos importantes sobre la estructura de sus tramas tróficas.

En el capítulo IV se aborda la dimensión vertical de la trama haciendo énfasis en los parámetros: nivel trófico medio, omnivoría y longitud de cadena. Para tales fines se construyó un modelo de trama incluyendo invertebrados y peces dominantes en el sistema. La presencia/ausencia de interacciones entre las especies fue determinada en base a información bibliográfica. A su vez, la fuerza de dichas interacciones fue estimada mediante el análisis de proporciones isotópicas. El nivel trófico medio fue de 2,63 mientras que la longitud de cadena fue de 3,66. Por otra parte la omnivoría estimada en la trama fue de 0,35 lo que indica que en promedio las especies consumen presas de un mismo nivel trófico.

Summary

The development of predictive models is nowadays, a priority for ecology. In recent years ecologists have acknowledge that the functional approach on biological communities could be a very promising research field. This thesis aims at approaching on the functional aspects of ecosystems in the Middle Paraná River, focusing especially on benthic assemblages.

In the chapter I, the structure of benthic assemblages and the variation of their biological traits in four water bodies of the Middle Paraná River is analyzed.

The highest diversity and species richness was reported for the floodplain environments. The co-occurrence degree of taxa was lower than expected by chance during both low and high water seasons. This result coincided with relatively high beta diversity.

Moreover, I analyzed the co-occurrence patterns of functionally similar taxa (species with a similar set of biological traits). The co-occurrence of these taxa was higher than expected by chance (higher than 95% of random simulated co-occurrence matrices). This result supports the idea that habitat characteristics (instead of biological interactions) determine the distribution of benthic taxa in studied systems.

The analysis of biological traits showed that the assemblages found inside the floodplain were characterized by small size, hydrodynamic shape and diapauses. On the other hand those assemblages found near the main channel (but not in the *thalweg*) were characterized by bigger sizes and adaptations to high flow speed. This result suggests a variation of *r-K* traits along the lateral dimension of the Paraná River.

In chapter II, I propose a functional classification of benthic invertebrates on the basis of gut content and niche overlap analyses. I selected abundant benthic taxa of the Middle Paraná River of very different taxonomic groups (*Phylum*). We performed a gut content analysis with these taxa. This information was combined with available data about the diet of benthic invertebrates of Middle Paraná river in order to classify these taxa according to their trophic similarity and niche overlap patterns. Groups were defined by taxa with a trophic similarity of (at least) 0.6, and a high niche overlap among them, as well as by a low niche overlap among groups.

In chapter III, I analyze the relative importance of carbon sources in studied environments during both low and high water seasons. I analyzed the isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of sources (C_3 and C_4 macrophytes, epiphyton and sediment organic matter). Then, I compared the importance of these sources in two lakes with different characteristics (size, connectivity and relative size of flooding zone). The results showed that in the small, temporarily connected and wide flooding zone lake, the relative importance of sources varied largely along the hydrological cycle. In the other lake, in contrast, such variations were much less evident. This indicates that morphological features of water bodies may affect the structures and dynamics of their food webs.

In chapter IV, I approach on the vertical structure of food web stressing the parameters: Mean trophic level, omnivory and food chain length. For that purposes I constructed a food web model including dominant invertebrates and fishes of the system. The presence/absence of trophic links between any pair of species was determined using data available on bibliography. Moreover, the strength of these interactions was measured using isotopic information. The mean trophic level was 2.63 while the food chain length was 3.66. The omnivory of the food web was 0.35, indicating that species in general consume preys of the same trophic level.

AGRADECIMIENTOS

Dominar los aspectos técnicos del ejercicio de la ciencia es algo que, quiero creer, cualquier doctorando puede y debe lograr por sus propios medios. Pero hay otras facetas de la labor científica, acaso más humanas, en las que los buenos ejemplos son necesarios. Por eso, debo agradecer a Mercedes Marchese, quien en su labor cotidiano, me ha mostrado unos cuantos.

Quisiera agradecer también a mi familia, a Pamela, a mis amigos y compañeros por el apoyo constante. A mis directores, Mercedes Marchese y Karl Wantzen por su invaluable disposición. A los revisores anónimos de los artículos que he publicado, quienes con sus sugerencias enriquecieron y fortalecieron el manuscrito final de mi tesis.

Finalmente, a La Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional del Litoral y al Instituto Nacional de Limnología (CONICET-UNL).

INTRODUCCIÓN

Si bien los primeros esbozos de la ecología datan del siglo IV AC con Aristóteles y Theophrastus, el verdadero desarrollo de esta disciplina es mucho más reciente. De hecho, fue durante el siglo XX que se forjaron las bases teóricas de lo que hoy conocemos como Ecología. Conceptos tales como el de sucesión ecológica de Cowles (1911), el de nicho ecológico de Hutchinson (1957), la teoría de biogeografía de islas de Mac Arthur y Wilson (1967) o la aplicación de la teoría de la información al estudio de poblaciones (Margalef, 1957) fueron algunos de los alentadores logros de aquel siglo en el que la ecología surgía como una disciplina que permitiría comprender y predecir el funcionamiento de los ecosistemas. Paralelamente la Limnología surge como un área de la Ecología para el estudio de los sistemas acuáticos principalmente de los lagos y Forel (1892) utiliza por primera vez el término Limnología. Luego ya en 1893 se crea el primer Instituto en Plon (Alemania) y en el periodo 1900-1950, la Limnología se consolida como ciencia y en 1913 Thienemann clasifica a los lagos en base a su productividad. Pero a fines del milenio el optimismo de lograr predicciones en el funcionamiento de los sistemas había mermado considerablemente y durante el último año del siglo XX, una difundida publicación de Lawton (1999) mostraba con un crudo realismo las grandes dificultades que enfrentaba la ecología para cumplir aquella promesa de predictibilidad.

El argumento basal de Lawton era que las comunidades biológicas son demasiado complejas como para poder explicarse en base a un número razonable de leyes generales y que toda generalización debía buscarse en sistemas simples (poblaciones) o en sistemas complejos pero a grandes escalas espaciales (macroecología), abandonando la llamada “ecología de comunidades”. Este planteo motivó profundas discusiones sobre la naturaleza de la disciplina. Algunos autores llevaron adelante una verdadera apología de la falta de leyes generales. Este punto de vista parte de la distinción entre ciencias nomotéticas e ideográficas (Windelband, 1894; Gould, 1980). La primera categoría corresponde a las ciencias cuyo objetivo es la construcción de leyes generales que expliquen el funcionamiento de la naturaleza (la física es el ejemplo típico de este tipo de ciencias). Las ciencias ideográficas se basan en la descripción de eventos singulares enfatizando los aspectos únicos del objeto de estudio. El hecho de que gran parte del conocimiento en la ecología de comunidades sea ideográfico no significaría

necesariamente que éste sea de menor valor. Para autores como Shrader-Frchet y McCoy (1993) o Simberloff (2004), el conocimiento en ecología de comunidades consistiría en un compendio de estudios de casos, el cual resultaría útil principalmente para dos objetivos. En primer lugar, la resolución de problemas ambientales específicos. En segundo lugar, sugerir generalizaciones que guíen y faciliten futuros estudios de casos. Esto último sería el análogo ideográfico de las tan ansiadas leyes generales del enfoque nomotético.

Otros ecólogos, lejos de conformarse con esto, han seguido buscando vías para la construcción de leyes generales. En los últimos años ha tomado fuerza la idea de que un enfoque basado en los aspectos funcionales de los organismos puede ofrecer mejores oportunidades para el desarrollo de una ecología predictiva. El análisis de rasgos biológicos es una de las herramientas más prometedoras en este campo. De hecho McGill y col., (2006) llamaron literalmente a reconstruir la ecología de comunidades a partir de los rasgos biológicos de las especies. Estos rasgos pueden ser por ejemplo, el metabolismo basal, el número de huevos por puesta, el tamaño de huevos e incluso relaciones estequiométricas entre muchas otras características. El primer trabajo que abordó esta temática fue un estudio realizado por Grime (1974) enfocado en ecología vegetal, evaluando el efecto del estrés, la competencia y los disturbios sobre ciertos rasgos de las plantas. Tres años después, Southwood (1977) propuso el marco teórico que serviría de base al desarrollo de este campo en los años subsiguientes. Según Southwood (1977), las estrategias de las especies evolucionan en respuesta a una “plantilla ambiental” (*Habitat templet*) de manera que las características del hábitat seleccionarían los rasgos de las especies. Sin dudas, el mayor esfuerzo por probar las predicciones del llamado *hábitat templet* ha sido realizado en el río Rhône (Francia). En el año 1994, estudios de largo plazo realizados en este sistema, buscaron relacionar una serie de variables ambientales con los rasgos biológicos de los organismos (Statzner y col., 1994; Resh y col., 1994; Townsend y Hildrew, 1994). Dichos trabajos concluyeron que la relación entre las variables ambientales y los rasgos de las especies es más compleja de lo que se había hipotetizado y que la variabilidad espacio-temporal no podía aplicarse como una plantilla ambiental. Sin embargo la experiencia en el río Rhône permitió el desarrollo de herramientas analíticas para el estudio de rasgos biológicos. En dichos trabajos se propuso la codificación de los rasgos en variable difusa, método que consiste en asignar valores entre 0 y 3 a la afinidad de cada taxon por determinado rasgo (siendo que 0 corresponde a una afinidad nula y 3 a una fuerte

afinidad). Este método tiene varias ventajas: en primer lugar permite una estandarización de la información biológica de las especies. En segundo lugar, considera las variaciones intraespecíficas de los rasgos biológicos. Por último, permite la aplicación de métodos de ordenación multivariados, como por ejemplo, el análisis de correspondencia (Chevenet y col., 1994). En Nueva Zelanda, Townsend y col. (1997) aplicaron este enfoque en insectos bentónicos y concluyeron que la mayoría de las predicciones derivadas del concepto de planilla ambiental resultaron ser correctas. Asimismo, el potencial predictivo que tiene el análisis de rasgos biológicos ha generado un gran interés como posible instrumento de monitoreo ambiental para países de la Unión Europea (Dolèdec y col., 1999). En la región Neotropical sin embargo, esta línea de investigación está recién originando los primeros conocimientos. En un trabajo realizado en ríos de montaña en Bolivia, se encontraron correlaciones entre variables ambientales y determinados rasgos biológicos (Tomanova y Usseglio-Polaterra, 2007). Asimismo, en Argentina se han realizado estudios en ríos de primeros órdenes (Reynaga y Dos Santos, 2012; Brand y Miserendino, 2014), siendo muy escasa la información para grandes ríos con llanura aluvial.

Otro aspecto del enfoque funcional que promete avances hacia una ecología predictiva es el estudio de las tramas tróficas. Éstas son representaciones de las relaciones tróficas entre las especies y consecuentemente, del ciclo de materia y flujo de energía a través de los ecosistemas. El potencial de las tramas tróficas para la construcción de leyes generales fue reconocido incluso por Lawton (1999), quien declaró: “sigo siendo optimista en que haya patrones y reglas que gobiernen la estructura de las tramas tróficas”. Si bien Lawton se rectificó de su optimismo aclarando inmediatamente que “...[él] podría estar equivocado”, lo cierto es que hasta los autores más escépticos respecto de la existencia de leyes generales en ecología reconocen que el enfoque trófico ofrece oportunidades interesantes.

Desde su formulación original, el concepto de trama trófica ha sido central en ecología, pero en los últimos años, este campo se ha potenciado aún más gracias al desarrollo de técnicas como el análisis de proporciones de isótopos estables. Gracias a esta tecnología, ciertas preguntas que anteriormente eran difíciles o acaso imposibles de responder, pueden ahora ser abordadas (Fry, 2006). En los últimos años se han desarrollado herramientas de análisis que permiten estimar la fuerza de las interacciones tróficas en base a información isotópica (Parnell y col., 2010, Kadoya y col., 2012). Asimismo, la noción de que cada transferencia trófica genera cambios en las

proporciones isotópicas del nitrógeno, le ha dado a este elemento una gran utilidad para medir el nivel trófico de los organismos (DeNiro y Epstein, 1981; Minagawa y Wada, 1984; Post, 2002b).

Sin embargo, así como la ecología trófica tiene, hoy en día, grandes posibilidades de desarrollo, ésta enfrenta a su vez grandes desafíos (Winemiller y Layman, 2005). Uno de ellos es la definición de las unidades dentro de cada trama. Idealmente la unidad dentro de una trama es cada especie (en realidad, más idealmente, las unidades serían cada individuo de cada población), pero el hecho de que una trama típica contenga cientos (o miles) de especies hace que la agrupación de especies sea un procedimiento necesario. Diferentes criterios de agrupación han sido propuestos, cada uno atendiendo diferentes objetivos. Uno de los más populares es sin duda el de grupo funcional (Cummins y Klug, 1979; Cummins y col., 2005). Este criterio de clasificación se basa en el modo de adquisición de alimento de las especies. De esta manera se definen grupos tales como por ejemplo “colectores recolectores”, “colectores filtradores” y “raspadores”. Se ha propuesto una distinción interesante entre grupo funcional y gremio trófico, siendo este último un criterio basado en el tipo de alimento consumido en vez del modo en el que se lo adquiere (Winterbourn y col., 1984; Ramírez y Gutierrez Fonseca, 2014). Así se definirían grupos tales como “herbívoros”, “detritívoros” o “alguívoros”. Por otra parte el concepto de “trofo especie” (Yodzis y Winemiller, 1999) considera no solo el rol de la especie como consumidor sino también como presa o recurso.

Otro desafío actual es el de comprender cómo variaciones ambientales tanto espaciales como temporales afectan la estructura de las tramas tróficas (Winemiller y Layman, 2005). Es sabido que ciertos factores ambientales pueden afectar las interacciones tróficas entre las especies. Por ejemplo, se ha descubierto que las lluvias y el depósito de hojarasca alteran las relaciones tróficas dentro de los agujeros de los árboles tropicales de Australia (Kitchin, 1987). Las tramas tróficas de los ríos, por su parte, se encuentran altamente condicionadas por las variaciones hidrológicas y climáticas (Winemiller, 1990; Hoeinghaus y col., 2007). Consecuentemente, cualquier intento de desarrollo de modelos predictivos debe basarse en un sólido conocimiento de las variaciones espaciales y temporales de la estructura de las tramas tróficas (Winemiller, 1996).

Abordar los desafíos que plantea en la actualidad la ecología trófica no resulta en absoluto sencillo, pero el potencial de este campo de investigación vale el esfuerzo. De

hecho, tal vez el ejemplo más emblemático de la capacidad de la ecología para generar predicciones sea el de la llamada “cascada trófica”. Éste es un proceso en el que mediante la adición o remoción de predadores tope en un lago, se logra modificar la calidad del agua, a través de la reducción o incremento de la densidad algal (Carpenter y Kitchel, 1993). El descubrimiento de este proceso ha evidenciado la importancia de comprender los factores que afectan la dimensión vertical de las tramas (niveles tróficos) para predecir e incluso manipular el funcionamiento de los ecosistemas. En los últimos años el concepto de nivel trófico ha sido largamente debatido. La capacidad de un organismo de alimentarse de diferentes niveles tróficos se denomina “omnivoría”, y el hecho de que esta última esté altamente extendida en la mayoría de los ecosistemas plantea fuertes dudas respecto de la utilidad y la aplicabilidad del concepto de “nivel trófico”. Asimismo, la cantidad de niveles tróficos en un sistema (o longitud de cadena) ha sido un tema de intenso debate en los últimos años. Se ha propuesto que factores tales como la productividad primaria, el tamaño de los ecosistemas o los disturbios pueden limitar o promover la longitud de cadena. En la actualidad, estos debates están lejos de cerrarse. Winemiller y Layman (2005) señalaron que una de las principales dificultades (tal vez la principal) que enfrenta la ecología trófica a la hora de desarrollar modelos predictivos es que el desarrollo teórico en este campo (postulación de modelos e hipótesis) no ha tenido un proporcional correlato empírico. En otras palabras, actualmente no se dispone de suficientes datos para contrastar las hipótesis propuestas y consecuentemente dar pasos concretos hacia una ecología predictiva. De manera que la realización de trabajos empíricos en el campo de las tramas tróficas es una prioridad en la ecología de estas primeras décadas del siglo XXI.

El enfoque funcional sobre los ecosistemas (tanto en relación a los rasgos biológicos de las especies como a la teoría de tramas tróficas) es un tema pendiente en el sistema del río Paraná Medio. Este río es el segundo río de Sudamérica en términos de área de drenaje (1,5 millones de km²) y longitud (4400 km) y el tercero en términos de caudal (470 km³ por año) (Paira y Drago, 2007). A lo largo y a lo ancho de su amplia área de drenaje se suceden diferentes ambientes, como ríos de diferente caudal, lagunas y una gran diversidad de humedales que albergan una alta biodiversidad y valiosos recursos naturales. Además, el tramo medio de este río presenta características particulares que lo hacen un sistema interesante como “banco de prueba” de hipótesis y modelos. Es que a diferencia de otros tramos del río, el río Paraná Medio no está afectado por represas y

discurre por una región poco industrializada de Argentina. Esta condición de bajo impacto antrópico es ciertamente inusual entre los grandes ríos.

Este sistema se ha estudiado desde hace más de 50 años. Temas tales como los patrones de diversidad y riqueza de especies bentónicas (resumidos en Ezcurra de Drago y col., 2007; Zilli y Montalto, 2011), planctónicas (Paggi y José de Paggi, 2007; Domitrovic y col., 2007) y de peces (Rossi y col., 2007) han sido objetos de intensas investigaciones. No obstante, el estudio de los rasgos biológicos de las especies de invertebrados que componen los ensamblajes bentónicos fue sólo parcialmente analizado.

Si bien las interacciones tróficas entre las especies han sido objeto de estudio en el río Paraná Medio, los trabajos realizados se han enfocado en especies individuales. Se han estudiado los hábitos alimentarios de diferentes especies de aves (resumidos en Beltzer y Quiroga, 2007), de crustáceos (Collins y col., 2007; Saigo y col., 2009) y de peces (Rossi y col., 2007). Resta entonces un esfuerzo para generar conocimientos y sintetizar información integrando las relaciones tróficas en un modelo de trama trófica. Por otra parte, los estudios de ecología trófica en este sistema se han basado en metodologías tradicionales como el análisis de contenidos estomacales o intestinales, mientras que el análisis de proporciones de isótopos al presente no se han aplicado en este sistema.

Al respecto, este valioso cúmulo de información ecológica brinda una oportunidad excepcional para desarrollar un enfoque funcional en un sistema clave como el del río Paraná Medio.

OBJETIVOS

La presente tesis tiene por objetivos generales:

1. Evaluar si los ensamblajes bentónicos de sistemas río-laguna presentan caracteres biológicos/ecológicos diferentes y como son estructurados.
2. Determinar las principales fuentes de carbono utilizadas por los invertebrados bentónicos en sistemas río-laguna de la llanura aluvial del río Paraná Medio a través del análisis de la dieta y del uso de proporciones de isótopos estables del carbono.
3. Analizar las interacciones tróficas, estimar el número de niveles tróficos y definir la posición o estatus trófico de las especies dominantes en las tramas tróficas bentónicas de una laguna conectada al cauce principal del río Paraná a través del uso de proporciones de isótopos estables del carbono y del nitrógeno.

Asimismo se plantean los siguientes objetivos específicos:

1. Evaluar si hay diferencias en la estructura funcional (los rasgos biológicos de las especies) y taxonómica en relación a la heterogeneidad temporal (dinámica hidrológica) y espacial en dos sistemas río-laguna del valle aluvial del río Paraná Medio.
2. Analizar la dieta de los taxa dominantes del bentos para asignarlos a los gremios tróficos a los que pertenecen.
3. Analizar el efecto del nivel hidrométrico sobre las relaciones tróficas de invertebrados bentónicos en lagunas con diferente superficie, profundidad, conexión y área inundable.
4. Estimar el número de niveles tróficos, el nivel trófico medio y la omnivoría en la llanura aluvial del río Paraná Medio.

HIPÓTESIS

En relación al objetivo 1 se planteó la siguiente hipótesis:

“La estructura funcional y taxonómica es diferente entre los dos sistemas río-laguna y entre las fases de aguas altas y bajas”

El objetivo 2 es descriptivo y no requirió el planteo de una hipótesis.

En relación al objetivo 3 se planteó la siguiente hipótesis:

“Las variaciones del nivel hidrométrico provocan cambios más importantes en la trama trófica de una laguna de conexión temporal que en una laguna permanentemente conectada.”

El objetivo 4 es descriptivo y no requirió el planteo de una hipótesis.

ESTRUCTURA DE LA TESIS

En el capítulo I se aborda el objetivo específico 1 analizándose la estructura taxonómica y funcional de los ensamblajes bentónicos en diferentes ambientes de la llanura aluvial del río Paraná Medio. Con este fin se analizan los patrones de co-ocurrencia de los taxa, como así también de los taxa funcionalmente similares. Asimismo se analiza la relación entre los tipos de hábitat y los rasgos de las especies.

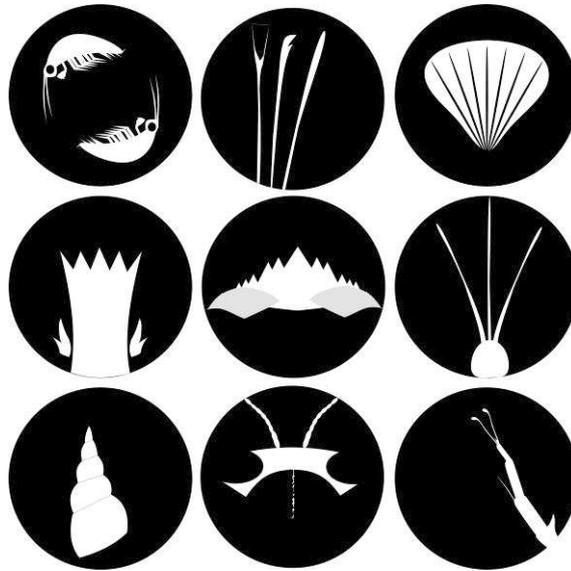
En el capítulo II se aborda el objetivo específico 2 realizándose una agrupación de los taxa bentónicos dominantes en base a sus hábitos alimentarios y el solapamiento de nicho entre los mismos.

En el capítulo III se analiza la importancia relativa de las fuentes de carbono para los invertebrados bentónicos, a través del análisis de proporciones de isótopos estables. A fin de explorar la variabilidad espacio temporal de las interacciones tróficas, el análisis se realiza en dos lagunas de diferentes características y fases hidrológicas diferentes (objetivo específico 3).

En el capítulo IV se analiza la estructura vertical de la trama trófica. En dicho análisis se estima el nivel trófico medio, la longitud de cadena y la omnivoría de la trama a través del análisis de proporciones de isótopos estables (objetivo específico 4).

CAPITULO I

ESTRUCTURA DE LOS ENSAMBLES BENTÓNICOS: ANÁLISIS DE CO-OCURRENCIA Y RASGOS BIOLÓGICOS.



1.1 INTRODUCCIÓN

Una de las áreas de investigación más prometedoras para la construcción de leyes generales en ecología, es el estudio de los rasgos biológicos-funcionales de los organismos. Este enfoque busca relacionar ciertas características biológicas de las especies con determinados aspectos del funcionamiento del ecosistema. Las reglas que emergen desde esta perspectiva podrían tener mayor generalidad que aquellas construidas desde el punto de vista taxonómico, ya que están menos sujetas a la contingencia que caracteriza los patrones de distribución y abundancia de las especies (McGill y col., 2006).

Por otra parte, este enfoque no solo ofrece una oportunidad de superación para la ecología teórica, sino que además puede brindar herramientas de monitoreo ambiental adecuadas a los requerimientos actuales. Los índices basados en un criterio taxonómico se ven limitados al comparar ambientes de regiones biogeográficas diferentes, dificultad que se profundiza cuanto mayor es el área a ser monitoreada. Este es un problema especialmente importante a la hora de incorporar la dimensión ambiental a los procesos de integración regional (Unión Europea, 1993; UNASUR, 2011) (Dolèdec y col., 1999). En este sentido, los índices basados en rasgos biológicos-funcionales pueden brindar una solución al no depender de la identidad taxonómica de los organismos del ensamble. De hecho, durante los últimos 25 años se han realizado esfuerzos para desarrollar un sistema de monitoreo ambiental basado en rasgos biológicos aplicable en todos los países de la Unión Europea (Dolèdec, 1999; Haybach y col., 2004). Por el contrario, en la región Neotropical el enfoque funcional es mucho más reciente (Tomanova y Usseglio-Polattera, 2007).

El río Paraná Medio, está constituido por un mosaico de ambientes que se suceden a lo largo de la dimensión lateral del río desde el cauce principal hacia el interior de la llanura de inundación. Este mosaico incluye, además del cauce principal, los cauces secundarios, lagunas con diferente grado de conexión y humedales marginales. Dichos ambientes difieren entre sí en múltiples aspectos, tanto hidrológicos y morfológicos como biológicos, siendo mayor la diversidad y riqueza específica en ambientes de la llanura que en el cauce principal del río (Ezcurra de Drago y col., 2007). Según el concepto de “*hábitat templet*” estas características de los ambientes seleccionarían los rasgos biológicos de las especies. Por consiguiente es esperable que los caracteres de los organismos difieran entre ambientes inmersos en la llanura y aquellos cercanos al cauce

principal. En el presente capítulo se propone determinar si especies funcionalmente similares co-ocurren en determinados ambientes a lo largo de la dimensión lateral del río.

1.2 METODOLOGÍA

1.2.1 Área de estudio

Se seleccionaron cuatro ambientes con diferentes características: la ribera derecha del cauce principal del río Paraná (31°41'8" S; 60°33'2" O) y un cauce secundario (arroyo Miní, 31°40'43" S; 60°32'7" O), una laguna permanentemente conectada al cauce principal (laguna 1, 31°40'48" S; 60°32'40" O) y una laguna temporalmente conectada al cauce secundario (laguna 2, 31°40'34" S; 60°62'2" O)

La ribera derecha del cauce principal se caracteriza por presentar un sustrato arenoso (>80% de arenas) con bajo contenido de materia orgánica (<5%) y velocidad de la corriente de entre 0,6 y 1,3 m/s. La laguna 1 se caracteriza por una conexión permanente con el cauce principal, un sustrato limo-arcilloso (75-90% de limo-arcillas), con un 10 a 20 % de contenido de materia orgánica y una profundidad media de 1,8 m. Su área de transición acuático-terrestre representa un 41% del área de la laguna en aguas bajas. El arroyo Miní se caracteriza por un sustrato limo-arcilloso (>80% de limo arcillas) con bajo contenido de materia orgánica (≈5%). La laguna 2 se caracteriza por un sustrato limo- arcilloso con alto contenido de materia orgánica (≈30%) y una profundidad media de 0.3 m (Mesa y col., 2012). Su área de transición acuático-terrestre representó más de un 1000% del área de la laguna durante aguas bajas (Fig. 1.1).

Aunque la transparencia fue menor en los ríos que en las lagunas, los niveles de conductividad, oxígeno disuelto, pH y temperatura fueron similares en los cuatro ambientes (Tabla 1.1).

Tabla 1.1: Valores promedio de las variables físico-químicas en los sitios de estudio durante el período noviembre 2009-Marzo 2010 (Laguna 1 y Ribera derecha del Paraná) y Octubre 2011-junio 2013 (laguna 2 y Arroyo Miní).

	Ribera derecha Paraná	Arroyo Miní	Laguna 1	Laguna 2
Profundidad (m)	7	2,6	1,8	0,3
Transparencia (cm)	45	10	80	30
Temperatura (°C)	25	28	25	28
pH	7,2	5,6	6,9	6,2
Oxígeno disuelto (mg.l⁻¹)	6,5	4,9	5,5	5,8
Conductividad (μS.cm⁻¹)	65	102,7	68	88

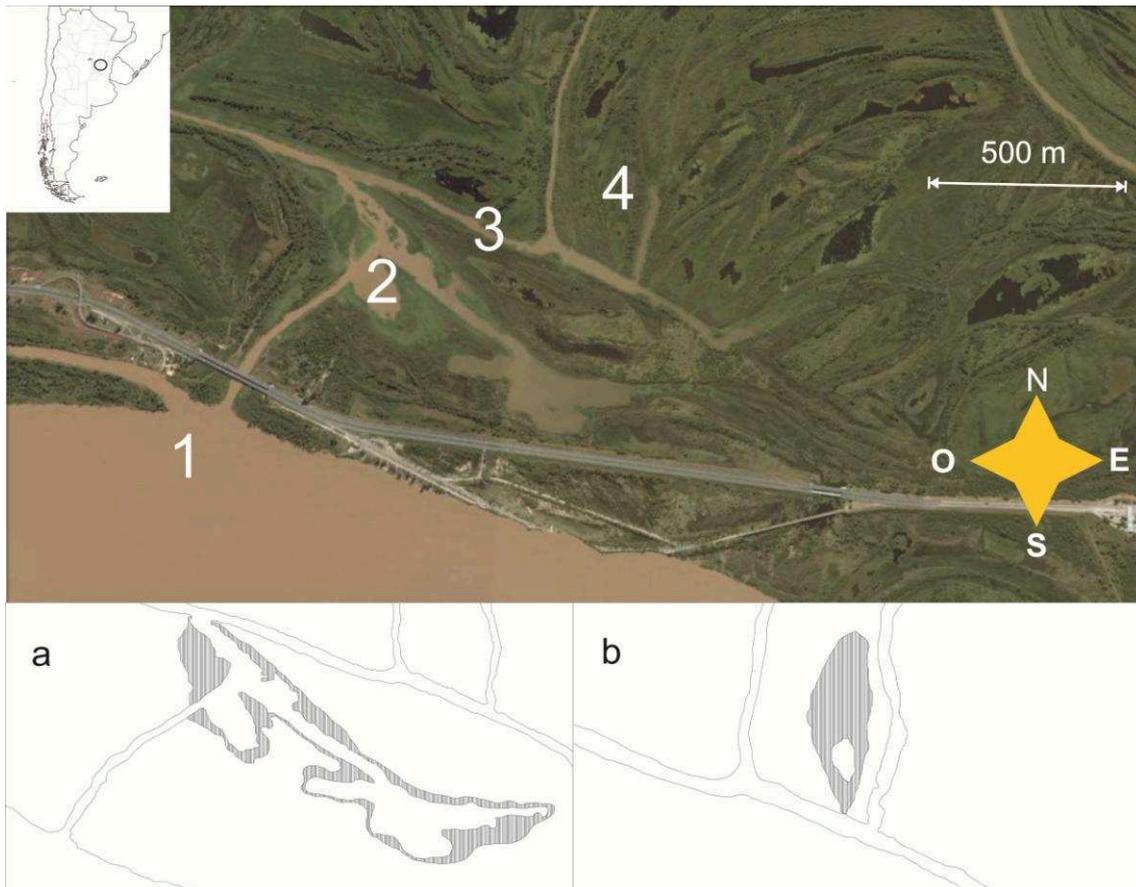


Figura 1.1: Área de estudio: 1=Ribera derecha del cauce principal del río Paraná, 2= Laguna 1, 3= Arroyo Mini, 4= Laguna 2. Imagen tomada de Google Earth (año 2012) a= diagrama de la laguna 1 con el área de transición acuático terrestre representada como área rayada. b= diagrama de la laguna 2 con el área de transición acuático terrestre representada como área rayada

1.2.2 Obtención de muestras

En cada sitio se realizaron dos muestreos en aguas altas: noviembre 2009 y marzo 2010 en la laguna 1 (Nivel hidrométrico: 14,5 m s.n.m, según hidrómetro del Puerto de Paraná, Entre Ríos) y en octubre 2011 y mayo 2013 en la laguna 2 (Nivel hidrométrico 15 m s.n.m). También se realizaron dos en aguas bajas durante septiembre 2010 y diciembre 2010 en la laguna 1 (Nivel hidrométrico: 11.5 m s.n.m) y marzo 2011 y Octubre 2012 en la laguna 2 (Nivel hidrométrico 12 m s.n.m). En cada sitio, se midieron los siguientes parámetros físicos y químicos: profundidad (con sondaleza), pH, conductividad, temperatura (con multiparámetro Hanna) y transparencia (con disco de Secchi). Las muestras de bentos y de sedimentos de fondo para análisis de granometría y materia orgánica fueron tomadas utilizando dragas Tamura (322cm²) (para el cauce

principal) y Ekman (225cm^2) (para lagunas y cauce secundario). Se extrajeron tres muestras con dragas para el análisis de invertebrados (las que fueron filtradas en campo para disminuir la cantidad de sedimentos con tamiz de $200\ \mu\text{m}$) y una para granometría. Se analizó la granometría de los sedimentos siguiendo la metodología de Wentworth (1932) y la materia orgánica se determinó por incineración a 550°C por 3 horas (Wantzen y Rueda-Delgado, 2009)

Las muestras de bentos fueron filtradas nuevamente, en laboratorio, con tamiz de $200\ \mu\text{m}$ de abertura de malla, preservadas con formaldehído al 4% y posteriormente teñidas con eritrosina para una mejor visualización de los invertebrados al extraerlos manualmente del sedimento bajo lupa. Todos los invertebrados fueron finalmente preservados en alcohol al 70%.

En el laboratorio, los invertebrados fueron analizados cuali y cuantitativamente, identificándose con la mayor resolución taxonómica posible mediante claves disponibles para la región Neotropical (Brinkhurst y Marchese, 1992; Lopretto y Tell, 1995; Dominguez y Fernández, 2009; Trivinho-Strixino, 2011; entre otras).

Se calculó la densidad y abundancia relativa de cada taxón. La estructura taxonómica de cada ambiente fue representada mediante un escalamiento multidimensional no paramétrico (previa transformación de datos a $\ln x+1$) utilizando el índice de Bray Curtis como medida de similitud. En el procedimiento se utilizó la media de las tres réplicas tomadas, con la cual se construyó una matriz de densidad por especie por sitio una para aguas bajas y una para aguas altas.

Se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener y el índice de diversidad β de Harrison entre ambientes. Asimismo se analizaron los patrones de co-ocurrencia entre los taxa utilizando el método de modelos nulos propuesto por Gotelli y Entsminger a través del software EcoSim v7.72® (Gotelli y Entsminger, 2005). El índice de co-ocurrencia utilizado fue el coeficiente C (Stone y Roberts, 1990). El algoritmo de randomización seleccionado fue el de sumas fijas para filas y columnas (Gotelli, 2000).

1.2.3 Rasgos biológicos

Debido a que la información sobre rasgos biológicos de especies neotropicales es escasa se seleccionaron rasgos biológicos de sencilla determinación: grupo funcional trófico, respiración, tamaño máximo del adulto, flexibilidad, forma del cuerpo, adaptación a la corriente, movilidad, reproducción, estructuras de resistencia a la desecación, capacidad

de dispersión y ciclo de vida. Estos rasgos biológicos se seleccionaron de los propuestos por Rodrigues Capítulo y col., (2009), Tomanova y Usseglio Polaterra (2007). Cada rasgo a su vez fue dividido en diferentes modalidades:

Grupo funcional:

- Colector recolector
- Colector filtrador
- Triturador
- Perforador
- Predador

Respiración:

- Tegumento
- Branquias
- Plastrón
- Tráquea

Tamaño máximo:

- Menos de 2 mm
- Entre 2 y 5 mm
- Entre 5 y 10 mm
- Entre 10 y 20 mm
- Entre 20 y 40 mm
- Entre 40 y 80 mm

Flexibilidad:

- Menos de 10°
- Entre 10 y 45°
- Más de 45°

Forma del cuerpo:

- Aerodinámica

- Achatada
- Cilíndrica
- Esférica

Adaptaciones a la corriente

- Ventosas
- Ganchos tarsales
- Ganchos anales
- Glándulas de seda
- Partículas minerales adheridas

Movilidad:

- Nadador de superficie
- Nadador en columna de agua
- Reptante
- Constructor de galerías
- Permanentemente fijado
- Temporalmente fijado

Reproducción:

- Sexual
- Asexual

Resistencia a la desecación

- Con período de diapausa/reposo
- Sin período de diapausa/reposo

Capacidad de dispersión:

- Alta capacidad de dispersión
- Baja capacidad de dispersión

Duración del ciclo de vida

- Más de un año
- Menos de un año

La afinidad de los taxa a cada modalidad fue codificada en una variable difusa cuyos valores varían entre 0 (sin afinidad por determinada modalidad) a 3 (alta afinidad por dicha modalidad). Para tales fines se recurrió a información bibliográfica (Merritt y Cummins, 1996; Dominguez y Fernández, 2009, Trivinho-Strixinho, 2011) y los rasgos biológicos de las especies de oligoquetos los proporcionó la directora de la Tesis.

Se agrupó a los taxa según su similitud funcional utilizando el índice de similitud de Morisita en relación a la codificación de los rasgos arriba mencionados. Se utilizó un límite de similitud de 0,6 para la determinación de grupos y se analizaron los patrones de co-ocurrencia (índice C) dentro de cada grupo utilizando el método de modelos nulos.

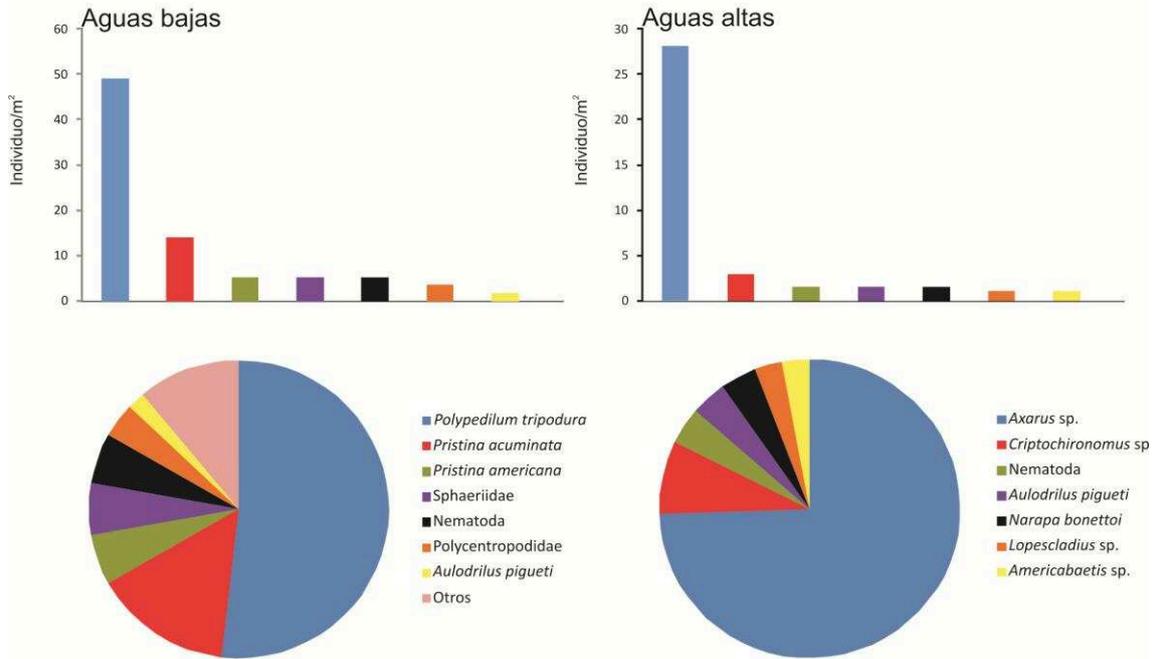
Por otra parte, se aplicó un análisis de co-inercia (Tachet y col., 1994) para identificar asociaciones entre tipos de ambiente y rasgos biológicos.

1.3 RESULTADOS

Se registraron un total de 129 taxa en los cuatro ambientes estudiados, siendo mayor la riqueza en aguas bajas (apéndice 1). La mayor riqueza fue alcanzada en la laguna 2 y la menor en el cauce principal del río Paraná Medio (Tabla 1.2). En el total (los cuatro ambientes en aguas altas y bajas) los taxa Nematoda, *Axarus* sp. (Chironomini) y *Aulodrilus pigueti* (Oligochaeta) fueron los más abundantes. Sin embargo, la dominancia de especies y la estructura de los ensambles variaron entre ambientes y temporalmente (Fig. 1.2 y 1.3). En la ribera derecha del río Paraná durante aguas bajas el taxón dominante fue *Polypedilum* tripodura, mientras que en aguas altas fue *Axarus* sp. En la laguna 1 el taxón dominante durante aguas bajas fue Sphaeridae mientras que en aguas altas fue *Axarus* sp. En el arroyo Miní, y en la laguna 2, los nematodos dominaron en ambas fases hidrológicas.

El escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) presentó un nivel de stress adecuado (menor a 0.2 tanto en aguas bajas como en aguas altas). En dicho análisis se observó un agrupamiento entre la laguna 2 y el arroyo Miní, mientras que la laguna 1 y la ribera del río Paraná se encuentran más separados (Fig 1.4).

Ribera del Río Paraná



Laguna 1

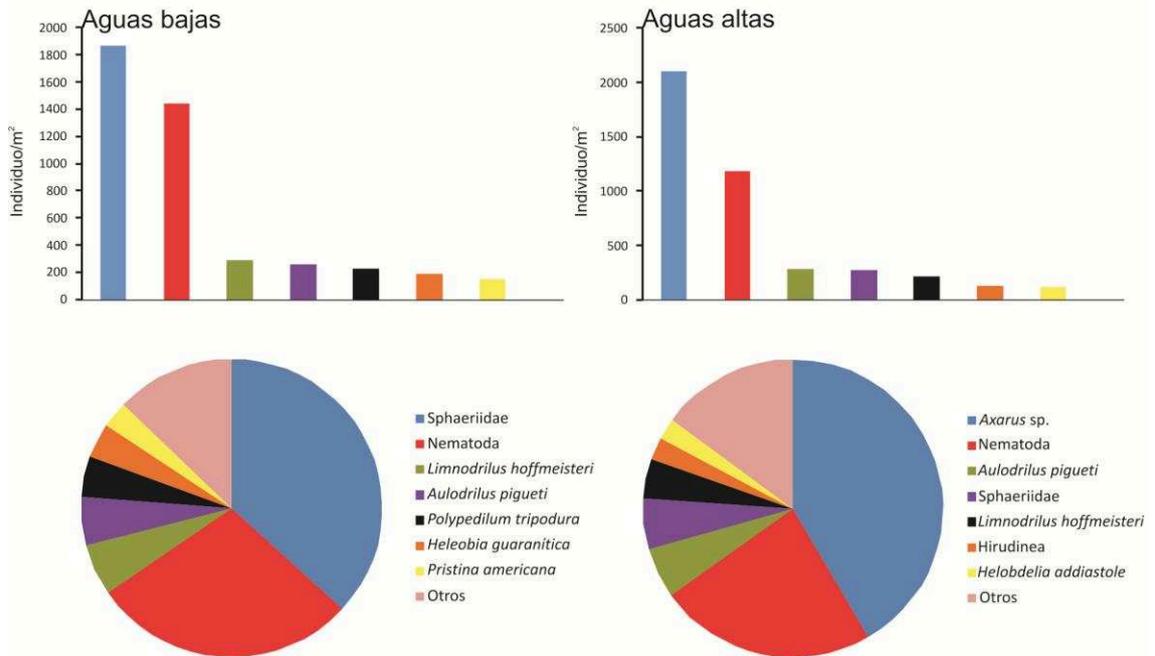


Figura 1.2 Densidad (barras) y abundancia relativa (círculos) de taxa de la comunidad de invertebrados acuáticos en la ribera del Paraná y la Laguna 1 durante la fase de aguas altas y bajas

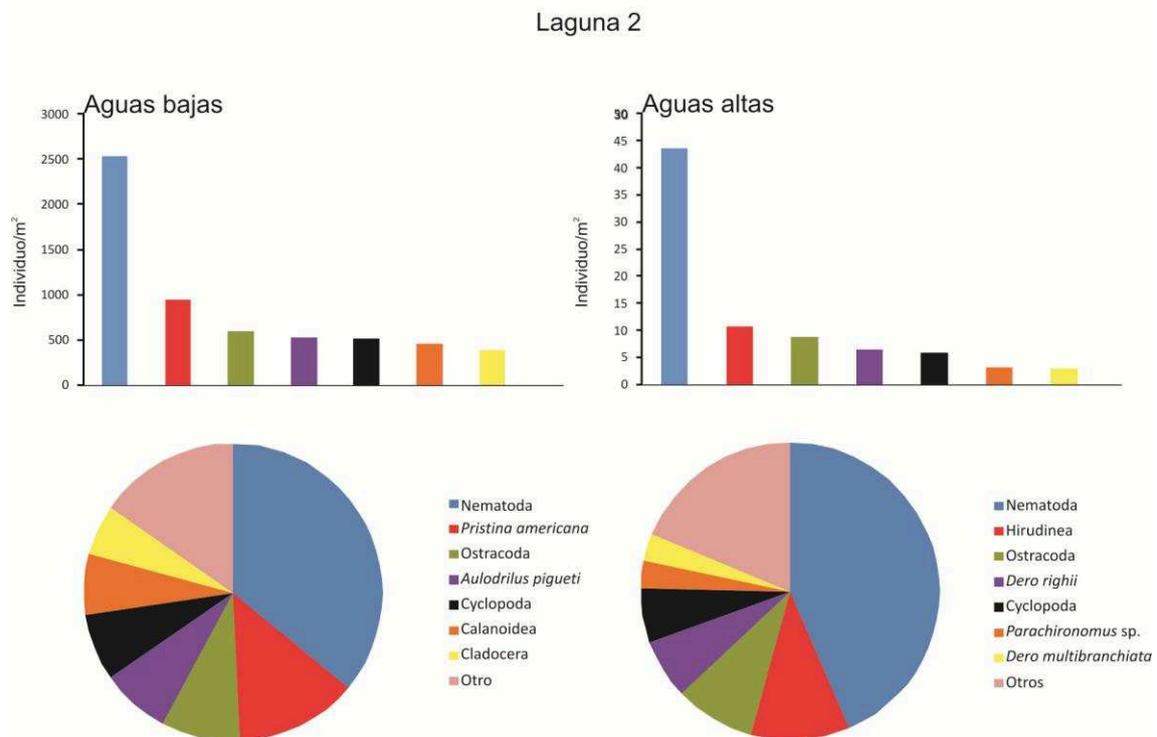
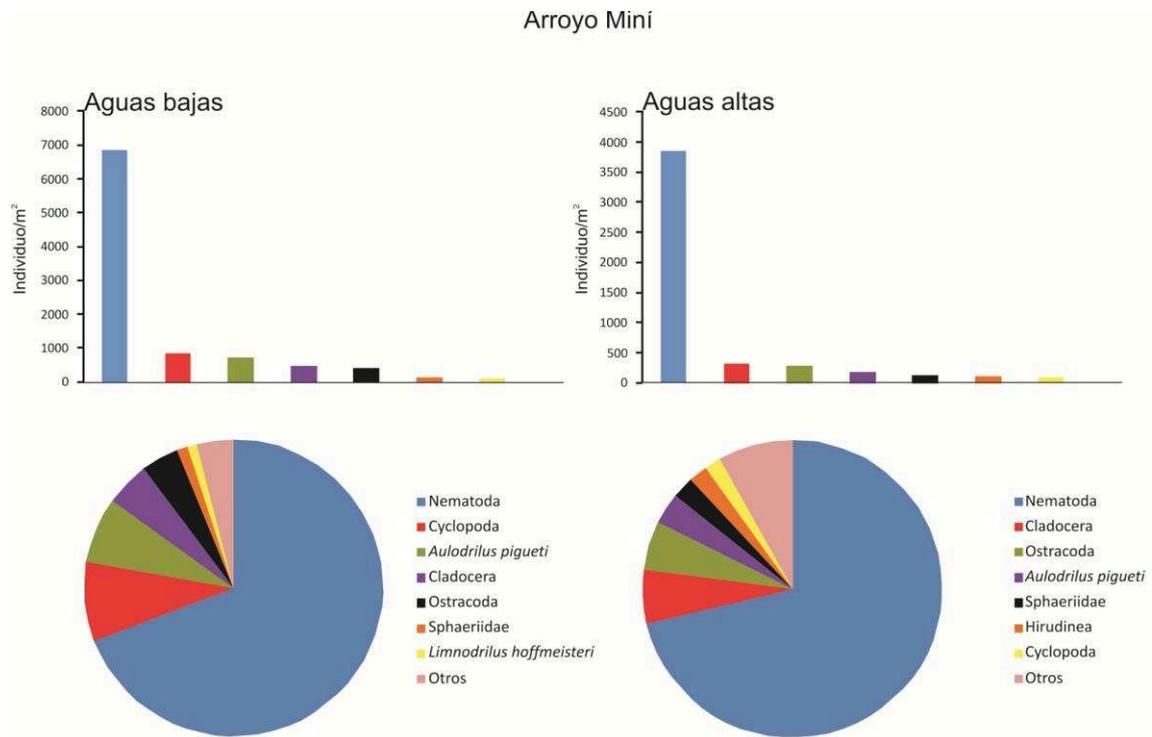


Figura 1.3 Densidad (barras) y abundancia relativa (círculos) de taxa de la comunidad de invertebrados acuáticos en el arroyo Mini y la Laguna 2 durante la fase de aguas altas y bajas.

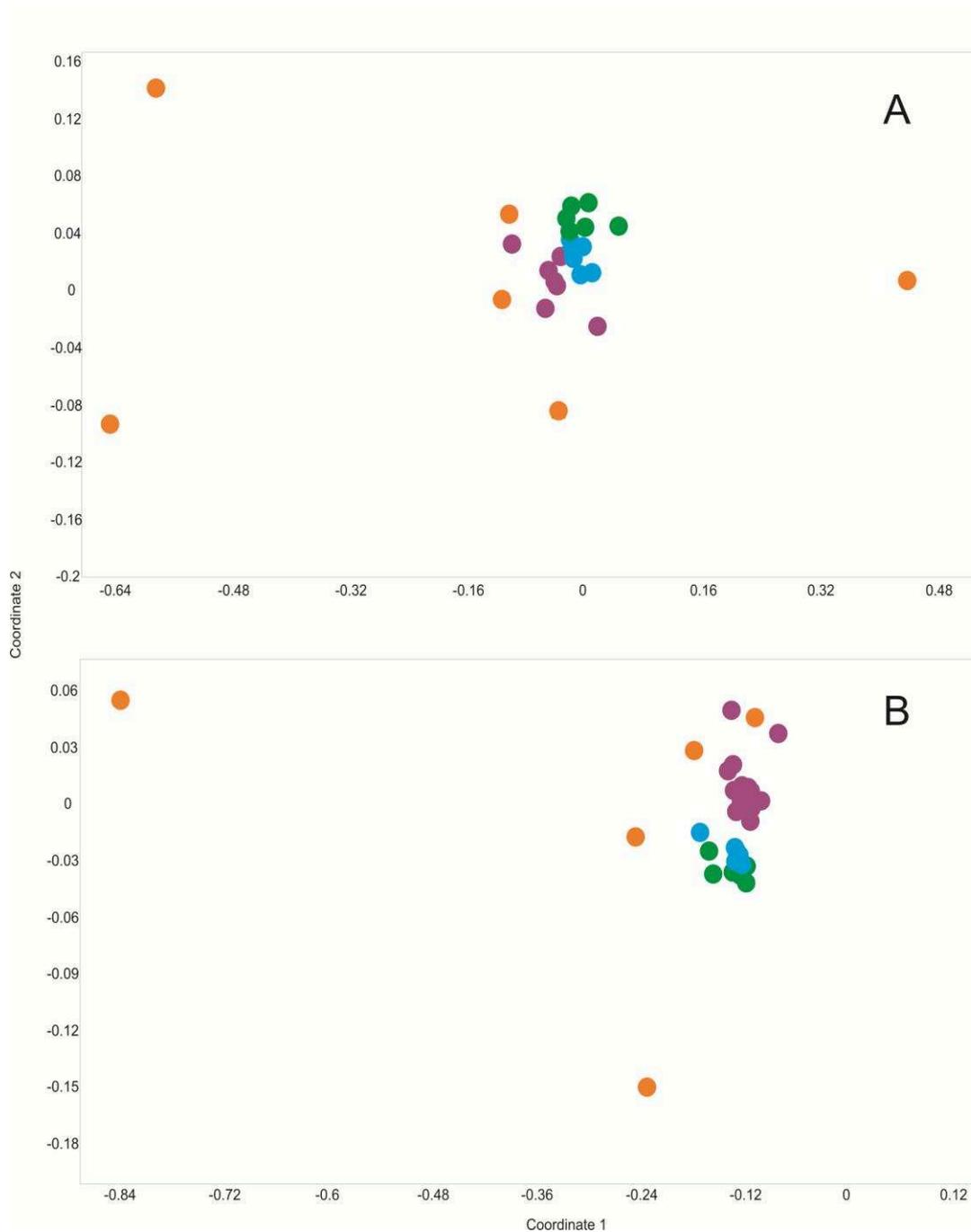


Figura 1.4. Escalamiento multidimensional no paramétrico basado en la densidad de invertebrados acuáticos de cada ambiente en aguas bajas (A) y aguas altas (B). Círculos anaranjados = río Paraná (n=11), círculos violetas=Laguna 1 (n=19), círculos celestes= arroyo Miní (n=12), círculos verdes=Laguna 2 (n=12). Los valores de Stress fueron 0,12 (aguas bajas) y 0,09 (aguas altas).

Asimismo, durante ambas fases hidrológicas las lagunas presentaron mayor diversidad que los ríos. La diversidad en la laguna 1 fue de 2,08 mientras que en la laguna 2 fue de

2,32 (Índice de Shannon y Wiener). La diversidad en el arroyo Miní fue de 1,26 mientras que en la ribera del cauce principal fue de 1,91. La diversidad β entre los ambientes fue alta y muy similar en ambas fases hidrológicas lo que indicaría un alto reemplazo de especies que no es afectado por el nivel hidrométrico (Tabla 1.2).

Tabla 1.2: Riqueza específica, índice de Shannon-Wiener, equitatividad y diversidad beta entre los ambientes analizados durante el período de estudio en sistemas de la cuenca media del río Paraná.

		Ribera del cauce principal	Laguna 1	Arroyo Miní	Laguna 2	Diversidad beta (Índice de Harrison)
Aguas bajas	Riqueza específica	16	67	28	43	
	Índice de Shannon	1,91	2,08	1,26	2,32	0,57
	Equitatividad	0,69	0,50	0,38	0,62	
Aguas altas	Riqueza específica	7	63	35	37	
	Índice de Shannon	1,00	2,13	1,35	2,23	0,56
	Equitatividad	0,52	0,51	0,38	0,62	

El análisis de co-ocurrencia de especies indicó que éstas presentan un grado de co-ocurrencia menor al esperado por azar durante ambas fases hidrológicas ($p < 0,05$).

El método de agrupación de especies en base a su similitud funcional (apéndice 2) generó 8 grupos en aguas bajas y 7 grupos en aguas altas. El grupo adicional de aguas bajas fue conformado principalmente por tricópteros los cuales estuvieron ausentes durante aguas altas (Fig. 1.5 y 1.6).

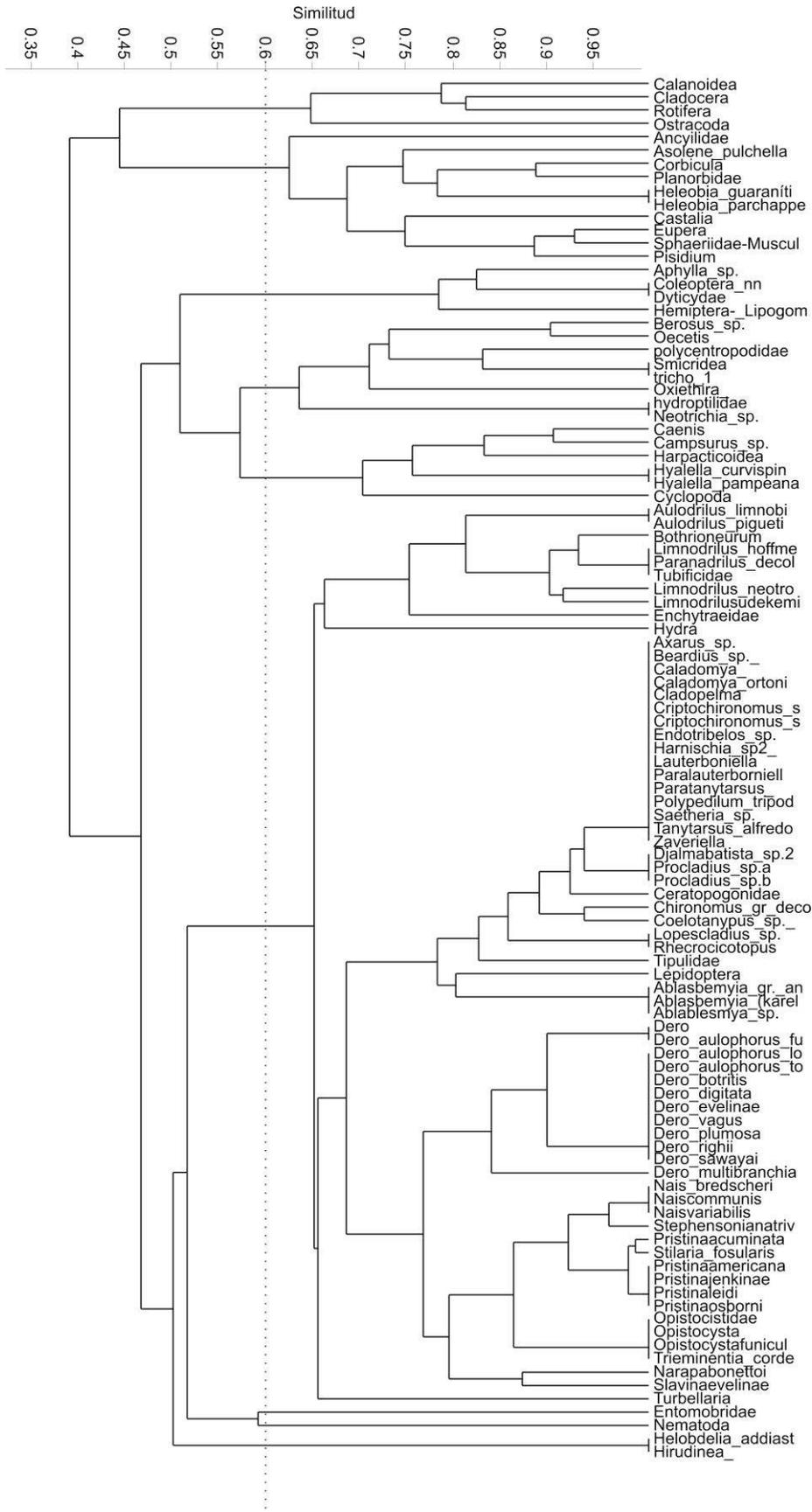


Fig. 1.5: Dendrograma representando la similitud funcional (índice de Morisita) de los taxa de todos los ambientes estudiados en aguas bajas.

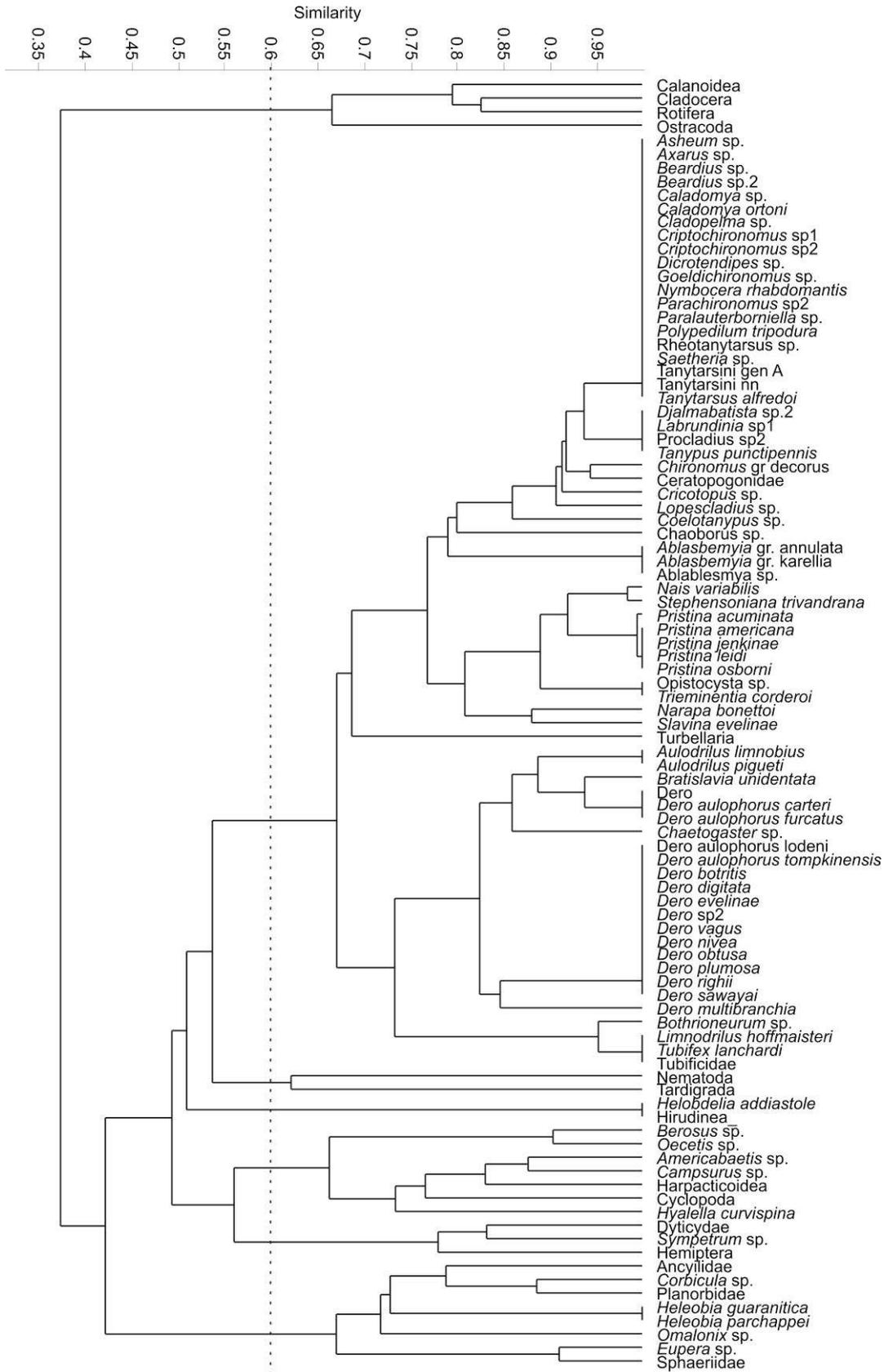


Fig. 1.6: Dendrograma representando la similitud funcional (índice de Morisita) de los taxa de todos los ambientes estudiados en aguas altas.

El análisis de co-ocurrencia entre especies dentro de cada grupo mostró que las especies funcionalmente similares presentan una co-ocurrencia mayor a la esperada por azar.

El análisis de co-inercia mostró que los ambientes más internos en la llanura (arroyo Miní y Laguna 2) se separan de los más cercanos al cauce (ribera del cauce y Laguna 1) a lo largo del eje 1. Los rasgos que determinan esta separación son en mayor medida: el tamaño máximo (particularmente la modalidad “menor a 2,5 mm”), la resistencia a la desecación (con estado de diapausa) y la forma del cuerpo (aerodinámica) (Fig. 1.7 y 1.8). En el eje 2 en cambio, se separaron la Laguna 1 y la ribera del cauce principal. La forma del cuerpo (esférica), la movilidad (permanentemente fijado) y la flexibilidad (sin flexibilidad) presentaron la mayor relevancia en esta separación.

De manera similar, durante la fase de aguas altas, los ambientes más internos en la llanura se separaron de los más cercanos al cauce a lo largo del eje 1. Otra vez, las modalidades “con estado de diapausa”, “menor a 2,5mm” y “forma aerodinámica” fueron las más importantes en esta distinción. La ribera del cauce principal y la Laguna 1 se diferenciaron a lo largo del eje 2 en el que las adaptaciones a la corriente presentaron la mayor relevancia (“ventosas” y “ganchos tarsales”).

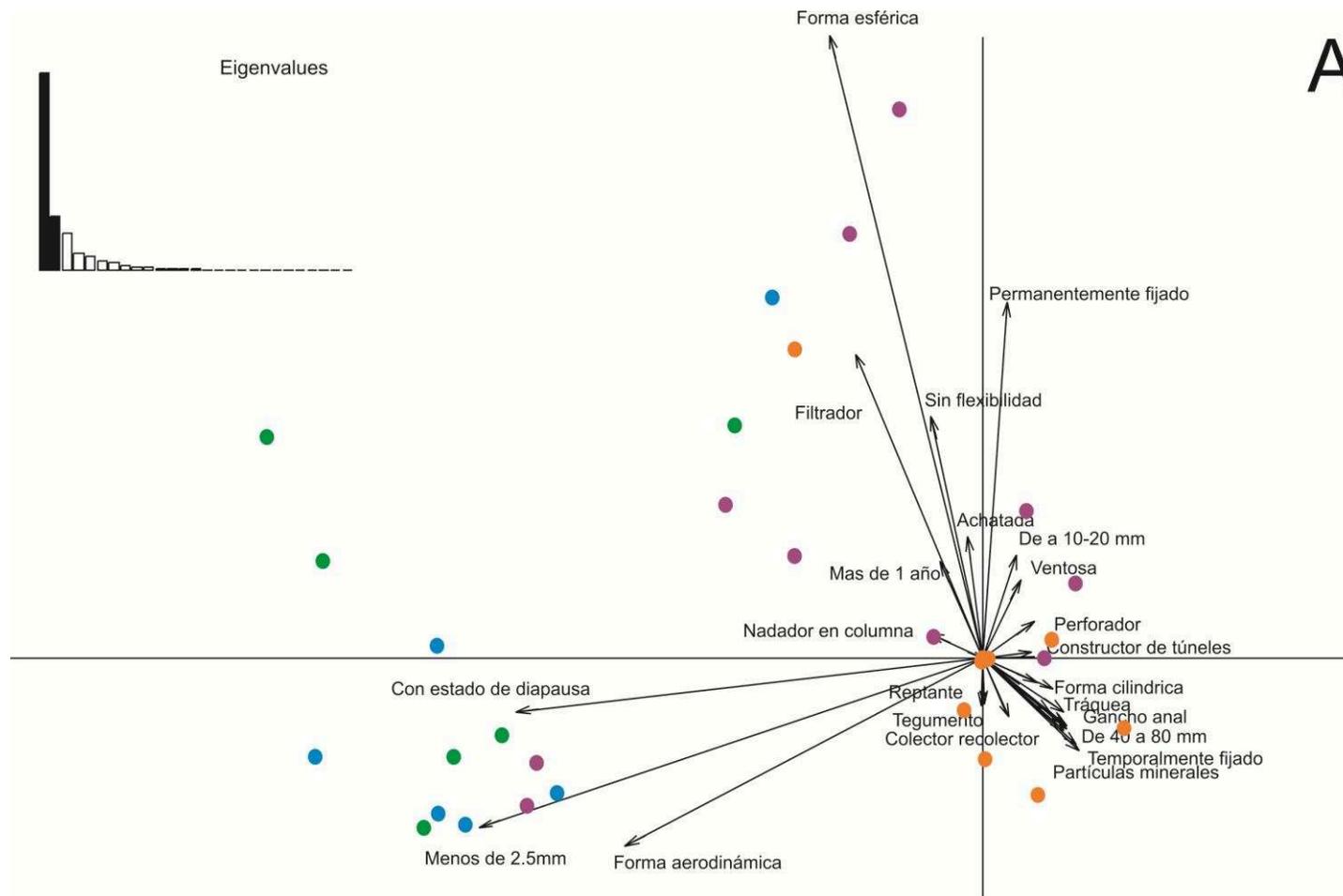


Figura 1.7: Diagrama de ordenación de rasgos biológicos en los ambientes estudiados en aguas bajas. Círculos anaranjados = río Paraná, círculos violetas=Laguna 1, círculos celestes= arroyo Miní, círculos verdes=Laguna 2. Las modalidades que no aparecen en el gráfico corresponden a vectores más cortos (de menor importancia) que fueron removidos para facilitar la visualización.

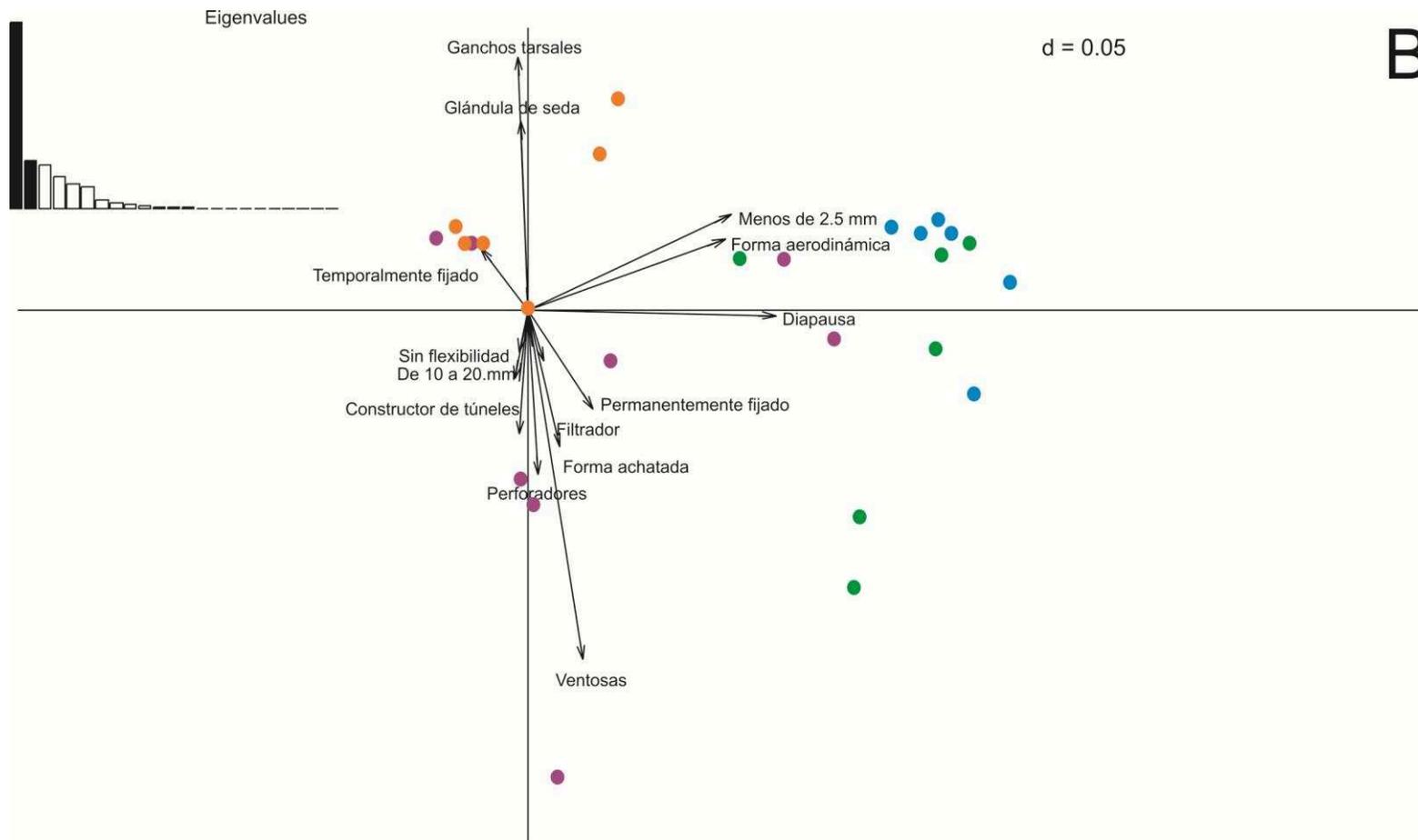


Figura 1.8: Diagrama de ordenación de rasgos biológicos en los ambientes estudiados en aguas altas. Círculos anaranjados = río Paraná, círculos violetas=Laguna 1, círculos celestes= arroyo Miní, círculos verdes=Laguna 2. Las modalidades que no aparecen en el gráfico corresponden a vectores más cortos (de menor importancia) que fueron removidos para facilitar la visualización.

1.4 DISCUSIÓN

Los ambientes estudiados presentaron diferencias en la estructura de los ensamblajes bentónicos, siendo mayor la diversidad en las lagunas (especialmente en la laguna 2) que en los ríos). La composición de los ensamblajes también fue diferente en los cuatro ambientes, hecho que se refleja en una alta diversidad beta (0,56). En efecto, los taxa presentaron un grado de co-ocurrencia menor al esperado por azar. Según Gotelli (2000) los patrones de baja co-ocurrencia pueden deberse a tres razones. La primera es que las especies se encuentran segregadas debido a procesos históricos y biogeográficos (por ejemplo, especiación alopátrica). Dada la escala espacial del presente estudio dicha hipótesis no podría explicar los resultados. Las otras dos razones pueden ser, la competencia interespecífica o la afinidad de ciertos taxa por determinados hábitats. Los rasgos biológicos de las especies pueden resultar útiles para decidir entre estas dos explicaciones. Si este patrón de baja co-ocurrencia se debiese a la competencia interespecífica, entonces deberíamos esperar que las especies funcionalmente similares tendieran a segregarse. Por el contrario, si la afinidad taxa-hábitat fuese la razón de este patrón, las especies funcionalmente similares deberían presentar una co-ocurrencia mayor. El grado de co-ocurrencia entre las especies funcionalmente similares resultó ser mayor al esperado por azar. Dicho resultado apoya la hipótesis de que las relaciones hábitat-taxón son las responsables del patrón de co-ocurrencia observado.

El análisis de coinerencia demostró que las modalidades “menor a 2,5 mm”, “forma aerodinámica” y “con período de diapausa” caracterizan a los ambientes más internos en la llanura aluvial (la laguna 2 y el arroyo Miní). La importancia de la forma aerodinámica puede deberse a que en los ambientes mencionados abundan organismos con alta movilidad (nadadores). Estos atributos (pequeño tamaño del cuerpo, período de diapausa y alta movilidad) son propios de estrategias *r*. La ribera derecha del cauce principal del río Paraná Medio se caracteriza (de manera esperable) por adaptaciones a la velocidad de la corriente (ganchos anales, ganchos tarsales, ventosas, etc.). Asimismo tanto la ribera del cauce principal como la laguna 1 conectada directamente al mismo, se caracterizaron por caracteres relacionados con una baja movilidad (ej. temporal y permanentemente fijados o constructores de galerías), y tamaños mayores. Éstos rasgos son típicos de estrategias *K*.

En ambientes dentro de la llanura, las variaciones del nivel hidrométrico pueden provocar cambios como la desconexión de un cuerpo de agua, la reducción de la

superficie del mismo e incluso la desecación total. Consiguientemente, puede inferirse un gradiente de disturbio hídrico desde el interior de la llanura (humedales marginales y lagunas de conexión temporal), en donde las variaciones hídricas son más drásticas, hacia el cauce principal, en donde las variaciones serían menos severas o rigurosas. Por otra parte las fajas centrales de los cauces mayores presentan lechos móviles debido a la alta velocidad de corriente y fuerza de arrastre. Esto determina una zona de disturbios allí donde las fuerzas hidráulicas generan un constante movimiento del lecho fluvial (el desplazamiento de las dunas del lecho activo tiene una velocidad del orden del metro por día). De esta manera pueden concebirse dos gradientes opuestos de disturbio hídrico e hidráulico a lo largo de la dimensión lateral de los ríos de llanura aluvial (Fig 1.9)

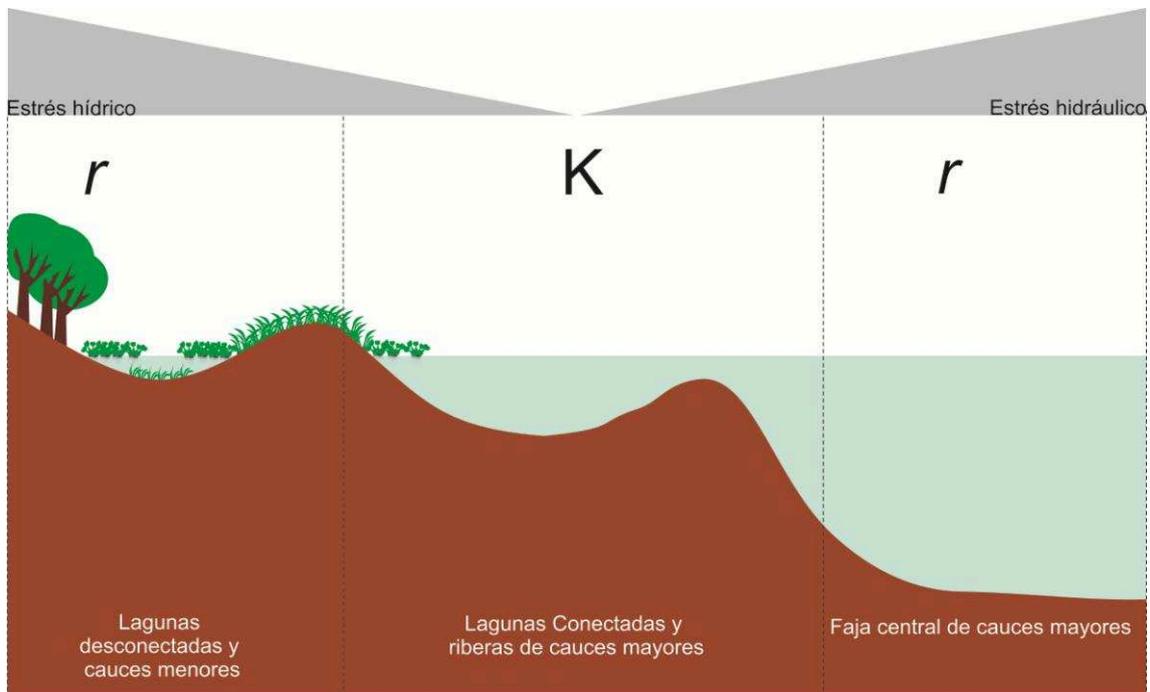


Figura 1.9: Sección lateral del río en donde se distinguen tres zonas. Las lagunas desconectadas y los cauces menores presentan un alto estrés hídrico y ensambles caracterizados por rasgos r . La faja central del cauce principal presenta un gran estrés hidráulico y ensambles con caracteres r . Las lagunas permanentemente conectadas con el cauce presentan bajos niveles de estrés hídrico e hidráulico y ensambles caracterizados por rasgos K .

En la presente tesis no se realizaron muestreos en la faja central del cauce principal del río Paraná. No obstante, los numerosos estudios realizados indican que los ensambles bentónicos de esta zona del río están dominados por *Narapa bonettoi*, una especie de

oligoqueto de pequeño tamaño, ciclo de vida corto y reproducción asexual (Ezcurra de Drago y col., 2007).

La estrategia *r* de los organismos consiste en primer lugar, en encontrar ambientes en los que la competencia sea baja, luego, en aprovechar esa baja competencia para una tasa elevada de reproducción. Tradicionalmente se ha considerado que la alta dispersión es el rasgo biológico que permite a los organismos colonizar ambientes recientemente alterados en los que la competencia es baja. Nuestros resultados sin embargo, apuntan a que la resistencia a la desecación tendría un papel igual o incluso más importante. La gran importancia de las estrategias adaptativas para sobrevivir a la desecación de los cuerpos de agua en sistemas tropicales ha sido ampliamente reconocida. Estos ríos se caracterizan por una alta predictibilidad en su régimen hidrológico debido a una marcada estacionalidad de las precipitaciones (Adis y Junk, 2002). Esta predictibilidad de las fluctuaciones hidrológicas se ha mantenido durante el tiempo suficiente para que las especies desarrollen adaptaciones específicas. En el río Amazonas por ejemplo, el régimen hidrológico monomodal se ha mantenido por, al menos 1 millón de años (Irons y Adis, 1979). En la mayoría de los casos, una alta capacidad de dispersión les permite a los organismos, colonizar un ambiente antes que los competidores superiores (estrategas *K*). Pero en sistemas de fluctuaciones regulares y predecibles, las estrategias de resistencia permiten “esperar” el momento de baja competencia, lo que puede resultar más eficiente que “salir a buscarlo”.

Una vez que el ambiente de baja competencia es colonizado, la tarea para los estrategas *r* es la reproducción a tasa elevada. Diversos rasgos biológicos pueden sugerir una mayor tasa de reproducción. El número de huevos por puesta, el tamaño de los mismos y el voltinismo son indicadores ideales aunque, esta información es escasa para muchos taxa neotropicales (Tomanova y Usseglio-Polattera, 2007). El tamaño del cuerpo puede considerarse como una medida del tiempo que demora el organismo en crecer y alcanzar la madurez sexual o la capacidad de reproducirse y consiguientemente, es una medida indirecta de la tasa de reproducción. En el presente estudio, dicho rasgo fue uno de los más importantes en la diferenciación de ambientes. La reproducción asexual también podría considerarse como un rasgo indicador de una alta tasa de reproducción. Sin embargo nuestros resultados indican que no es un rasgo importante para los estrategas *r*. Los oligoquetos naidídeos se reproducen casi exclusivamente por fragmentación (reproducción asexual) (Brinkhurst y Marchese, 1992). No obstante, en su ciclo de vida tienen un periodo de reproducción sexual con producción de ootecas

que puede acelerarse en condiciones de estrés ambiental (Loden, 1981; Lochhead y Learner, 1983). Estos abundantes oligoquetos al tener la capacidad de reproducirse tanto sexual como asexualmente presentan una excelente estrategia para colonizar una amplia diversidad de ambientes. Por otro lado muchas especies pueden nadar y pasar a la columna de agua, lo que les permite ampliar su distribución y colonizar otros sustratos sumergidos. Asimismo estos oligoquetos son extremadamente abundantes en todos los ambientes del sistema Paraná, hecho que explicaría la escasa importancia de la reproducción asexual en la discriminación de ambientes.

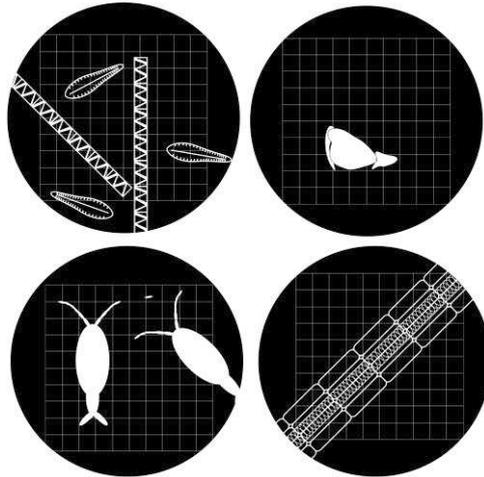
1.5 CONCLUSIONES

En los ambientes analizados, las taxa exhiben una co-ocurrencia más baja que la esperada por azar tanto durante aguas bajas como durante aguas altas. Dado que las especies funcionalmente similares presentan un mayor grado de co-ocurrencia, concluimos que el patrón de distribución de especies es determinado por las características de los ambientes y no por la competencia.

Los rasgos biológicos más importantes en la diferenciación de ambientes fueron aquellos relacionados con las estrategias r/K . Los ensamblajes situados más interiormente en la llanura de inundación se caracterizaron por rasgos de tipo r como ser el tamaño pequeño y los estadios de diapausa. En cambio los ensamblajes situados más cerca del cauce principal se caracterizaron por rasgos de tipo K como tamaños corporales mayores y menor movilidad.

CAPÍTULO II

CLASIFICACIÓN DE TAXA EN GRUPOS FUNCIONALES.



2.1 INTRODUCCIÓN

Los macroinvertebrados cumplen diversos roles en los procesos ecosistémicos. Algunos organismos que se alimentan de hojarasca aceleran el proceso de descomposición de materia orgánica (Wallace y col., 1982), otros que se alimentan de algas pueden reducir la biomasa algal y modificar la productividad primaria de un sistema (Lamberti y Resh, 1983). Como resultado de su asociación directa con el sedimento aquellas especies que logran adaptarse a ambientes contaminados, pueden acumular considerables concentraciones de elementos tóxicos y acelerar la liberación de sustancias a través de su activa participación en procesos de bioturbación (Meysman y col., 2006). Desde hace años se reconoce que el papel de los macroinvertebrados puede comprenderse a través de sus hábitos alimentarios y los recursos que seleccionan (Ramírez y Gutierrez Fonseca, 2014). Los macroinvertebrados bentónicos tienen una importante función en las tramas tróficas acuáticas y así su composición estructural reflejará cambios en la calidad y la cantidad de ingreso de energía. Procesan y utilizan la entrada de energía en el sistema desde la producción autóctona del fitoplancton y del perifiton o de fuentes alóctonas, tales como restos vegetales y material particulado de las zonas ribereñas. El concepto de Grupo Funcional Trófico (Cummins, 1973) es tal vez, el criterio más utilizado para agrupar especies según su función en los ecosistemas. Esta clasificación se basa en las estructuras morfológicas bucales y en el comportamiento alimentario. Ejemplos de grupos funcionales son, los raspadores, trituradores y colectores filtradores. Esta clasificación fue desarrollada para especies de la Región Holártica, y aunque en la Región Neotropical se han realizado estudios sobre hábitos alimentarios de macroinvertebrados (e.g., Henriques Oliveira y col., 2003; Mota y Uieda, 2004; Cummins y col., 2005 ; Tomanova y col., 2006; Wantzen y Wagner, 2006; Sanseverino y Nessimian, 2008; Silva y col., 2008; Saigo y col., 2009; Reynaga 2009; Arcagni y col., 2012; Galizzi y col., 2012; Butakka y col., 2014), aún es necesario un mayor desarrollo en este campo. Muy frecuentemente se utiliza información sobre especies holárticas para clasificar taxa relacionados de la zona neotropical, aunque es dudoso si especies relacionadas filogenéticamente cumplen roles similares en áreas geográficas diferentes. Algunas comparaciones entre taxa holárticos y neotropicales han demostrado que se debe tener precaución al respecto (Wantzen y Wagner, 2006).

Asimismo, la clasificación de especies basada en características morfológicas puede ser insuficiente. Es reconocido que especies de una misma familia pueden ser

morfológicamente muy similares aunque en diferentes ambientes puedan cumplir roles totalmente distintos (Tomanova y col., 2006). El análisis de contenido del tracto digestivo puede proveer información muy útil para la clasificación funcional de especies, dado que proporciona una medida de los recursos que un taxón efectivamente consume. De esta manera, especies que consuman un mismo recurso (con alto solapamiento de nicho) deberían ser agrupadas mientras que las especies que consuman diferentes recursos (con segregación de nicho) deberían ser ubicadas en grupos diferentes (Palmer y col., 1993; Jardine y col., 2005).

En las últimas décadas se han desarrollado técnicas para cuantificar y evaluar objetivamente el grado de solapamiento de nicho entre las especies, en base a la simulación de modelos nulos (Gotelli y Graves, 1996). Dado que consideramos que una clasificación funcional confiable debe estar basada en estimaciones cuantitativas de similitud trófica y solapamiento de nicho, en el presente capítulo se propone: 1) Analizar la dieta de los invertebrados bentónicos dominantes del sistema del río Paraná Medio. 2) Clasificar los taxa según su similitud trófica y el grado de solapamiento de nicho.

2.2 METODOLOGÍA

2.2.1 Análisis de dieta y similitud trófica

Los muestreos fueron realizados en la laguna 1 (ver capítulo I) en agosto-noviembre de 2011 durante la fase de aguas bajas. Seleccionamos los taxa dominantes teniendo en cuenta su densidad y ocurrencia en las lagunas de la llanura aluvial del río Paraná Medio (según estudios compilados en Marchese y col., 2002 y Ezcurra de Drago y col., 2007). Otro criterio de selección fue el de incluir especies de grupos taxonómicos muy diferentes (por ejemplo, *phyla*). De esta manera los taxa seleccionados para el análisis de dieta fueron los Oligochaeta: *Dero vagus* Leidy (1880), *Nais communis* Piguet (1906), *Pristina leidy* Smith (1896) y *Aulodrilus pigueti* Kowalewski (1914), últimos estadios larvales de Diptera Chironomidae: *Parachironomus* Lenz (1921) y *Monopelopia* Fittkau (1962), Ephemeroptera: *Campsurus violaceus* Needham y Murphy (1924), *Americabaetis* Klunge (1992), *Caenis* Stephens (1835), Odonata-Libellulidae: *Sympetrum* Newman (1833), Trichoptera-Polycentropoidae: *Crynellus* Banks (1913) y adultos de Mollusca, Gastropoda, Ampularidae: *Pomacea canaliculata* Lamarck (1828).

Los organismos bentónicos fueron colectados con draga Ekman (225 cm²) y fueron fijados con formol al 10% en el campo. Los quironómidos, efemerópteros y oligoquetos fueron muestreados en parches con sedimento limo-arcillosos. Los especímenes de *Crynellus* sp. y *Sympetrum* sp. fueron colectados en parches con restos de macrófitas en descomposición. Los especímenes fueron identificados a nivel de género o especie utilizando claves taxonómicas apropiadas (Brinkhurst y Marchese, 1991; Lopretto y Tell, 1995; Domínguez y Fernández, 2009; Trivinho-Strixino, 2011). El tracto digestivo de *P. canaliculata*, *Sympetrum* sp. y *C. violaceus* fue extraído bajo microscopio estereoscópico (4X). Los oligoquetos fueron aclarados con lactofenol, los quironómidos y *Crynellus* sp. fueron aclarados con medio de Hoyer, y sus contenidos intestinales analizados sin previa extracción. El número de organismos analizados por taxón varió entre 9 y 30.

Se analizó todo el contenido de cada organismo bajo microscopio óptico (100X) con una gota de glicerina. La proporción de cada ítem fue estimada por el área relativa que ocupaba en el campo óptico. Para facilitar dicha estimación se utilizó una cuadrícula ocular. Se establecieron las siguientes categorías de ítems alimenticios: detrito (Det), tejido vegetal (Veg), algas filamentosas (Algae), Bacillarophyceae (Bacil), Chironomidae (Chir), Ostracoda (Ostr), Copepoda (Cop), Diptera (Dipt), Coleoptera (Col), Acari (Acar), *Hyalella* (Hyal), Cladocera (Clad) y tejido animal no identificado (Anim).

La importancia de cada ítem fue medido con el índice de importancia relativa (%IRI) (Cortés, 1998).

$$IRI_{ij} = F_{ij} * A_{ij}$$

$$\%IRI_{ij} = IRI_{ij} / \sum_i^r IRI_{ij}$$

Donde: r es el número de ítems consumidos por el taxón j , F_{ij} es la frecuencia de ocurrencia del ítem i en el taxón j y A_{ij} es el área media ocupada por el ítem i en la dieta del taxón j .

2.2.2. Análisis de datos

Para realizar los análisis estadísticos se utilizaron los datos obtenidos en el muestreo de campo descrito. Adicionalmente, se utilizó información disponible sobre otros taxa de la misma zona publicada por Saigo y col. (2009) y Gallizzi y col. (2012). Estos taxa

fueron: *Hyaella curvispina* Shoemaker (1942) (Amphipoda), *Procladius* Skuse (1889), *Ablabesmyia* Johannsen (1905), *Pelomus* Reiss (1989), *Cladopelma* Kieffer (1921), *Chironomus* Meigen (1803), *Endotribelos* Grodhaus (1987), *Phaenopsectra* Kieffer (1921) y *Polypedilum* Kieffer (1912) (Diptera Chironomidae).

Se determinaron los patrones de solapamiento de nicho para verificar que los taxa analizados estaban estructurados en gremios. En tal caso, algunos taxa deberían presentar un alto solapamiento mientras que otros presentar un solapamiento bajo. De esta manera la varianza observada de los solapamientos debería ser mayor a la esperada por procesos estocásticos (Inger y Colwell, 1977; Winemiller y Pianka, 1990). Para tales fines se contrastó la varianza de los solapamientos observados con la varianza generada por simulación de modelos nulos utilizando el programa EcoSim® (Gotelli y Entsminger, 2005). Después de confirmar la existencia de gremios, se obtuvo un dendrograma con la aplicación del índice de similitud de Morisita utilizando un umbral de similitud del 60% para la delimitación de grupos (Wallace y Ramsey, 1983). Asimismo se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) para representar la similitud trófica entre las taxa. Para dicho análisis se confeccionó una matriz en la que las taxa (j) se ubicaban en las filas y los ítems alimentarios (i) en las columnas. Cada celda (ij) contenía la importancia relativa (IRI%) del ítem i para el taxon j .

2.2.3 Análisis de solapamiento de nicho

Para generar matrices nulas debe decidirse si los ceros y la amplitud de nicho se fijan o se randomizan. Estas posibilidades determinan cuatro tipos de procesos de aleatorización. Ceros y amplitud randomizados (R1), ceros retenidos y amplitud randomizada (R2), ceros randomizados y amplitud retenida (R3) y ceros y amplitud retenidos (R4). Dado que los algoritmos R1 y R4 no son recomendados por su propensión a los errores tipo I y II respectivamente, en el presente estudio se utilizó el algoritmo de randomización R2 (Gotelli y Entsminger, 2005).

2.3 RESULTADOS

Sympetrum sp. fue el taxón para el cual el tejido animal (*Hyaella*, Coleoptera, Diptera, Acari, Oligochaeta, Ostracoda, Cladocera y Copepoda) fue el ítem más importante. Por

otra parte *P. canaliculata* presentó una gran dominancia de tejidos vegetales en su dieta, aunque también se registró detrito, algas y tejidos animales como ítems ingeridos por esta especie. *Monopelopia* sp. en cambio, presentó un amplio espectro trófico el cual incluyó, detrito, algas (bacilariofíceas y filamentosas), tejidos animales y vegetales. El resto de los taxa analizados presentó una marcada dominancia del detrito como ítem alimentario (Tabla 2.1).

Tabla 2.1: %IRI para cada taxón analizado Det= detritus; Veg= tejido vegetal; Algae= algas filamentosas; Bacil= Bacillarophycea; Anim= tejido animal; Chir= Chironomidae; Ostr= Ostracoda; Cop= Copepoda; Dipt= Diptera; Col= Coleoptera; Acar=Acari; Hyal= *Hyalrella curvispina.*; Clad= Cladocera. Los números entre paréntesis indican la cantidad de individuos analizados.

Taxa	Det	Veg	algae	Bacil	Anim	Chir	Ostr	Cop	Dipt	Col	Acar	Hyal	Clad
<i>Americabaetis</i> sp.(19)	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Campsurus violaceus</i> (23)	99,26	0,39	0,16	0	0,18	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Caenis</i> sp. (25)	99,17	0,83	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dero vagus</i> (25)	53,24	6,08	0	8,35	5,12	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pristina leidy</i> (21)	67,28	6,29	16,20	9,04	1,19	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aulodrilus pigueti</i> (20)	95,36	0	4,64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nais communis</i> (30)	98,84	0,59	0,05	0,52	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crynellus</i> sp. (10)	87,34	0	0	0	0	12,66	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parachironomus</i> sp. (18)	87,04	0	6,63	6,33	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monopelopia</i> sp. (15)	28,84	1,67	20,73	28,93	10,42	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pomacea canaliculata</i> (9)	12,26	86,93	0,65	0	0	0	0,14	0,03	0	0	0	0	0
<i>Sympetrum</i> sp. (16)	17,86	7,87	0	0	0	0	0	20,03	6,25	7,75	0,96	29,03	6,25

Los datos arriba mencionados fueron combinados con los de Saigo y col. (2009) y los de Galizzi y col. (2012) para analizar patrones de solapamiento de nicho y similitud trófica.

La varianza del solapamiento de nicho entre taxa resultaron ser mayor a la esperada por azar ($p < 0,05$) lo que indica que algunos pares de especies presentaron un alto grado de solapamiento de nicho mientras que otros presentaron un menor solapamiento. Este resultado sugiere que los taxa analizados se estructuran en gremios tróficos.

El análisis de similitud entre especies generó 5 grupos (Fig. 2.1). El primer grupo estuvo conformado por: *A. pigueti*, *P. leidyi*, *D. vagus*, *N. communis*, *Parachironomus* sp., *Polypedilum* (*Tripodura*), *Chironomus* gr *decorus*, *Cladopelma* sp. *Phaenosectra* sp., *Endotribelos* sp., *Pelomus* sp., *Crynellus* sp., *Caenis* sp., *Americabaetis* sp., *C. violaceus* y *H. curvispina*. Este grupo se caracterizó por una gran dominancia del detrito como ítem alimentario y será referido en adelante como “colectores recolectores”.

Coelotanypus sp., *Procladius* sp., y *Ablabesmyia* (*Karelia*) conformaron otro grupo caracterizado por consumo de tejidos animales. Si bien *Sympetrum* sp. no fue incluido en este grupo mediante el análisis de similitud, su dieta también se caracterizó por tejidos animales, de manera que estos cuatro taxa fueron considerados “predadores” (ver discusión). Dado que la dieta de *P. canaliculata* se caracterizó por el tejido vegetal, esta especie será referida en adelante como “herbívoro”. Por otro lado, *Monopelopia* sp. al presentar un amplio espectro trófico, fue considerado “omnívoro”.

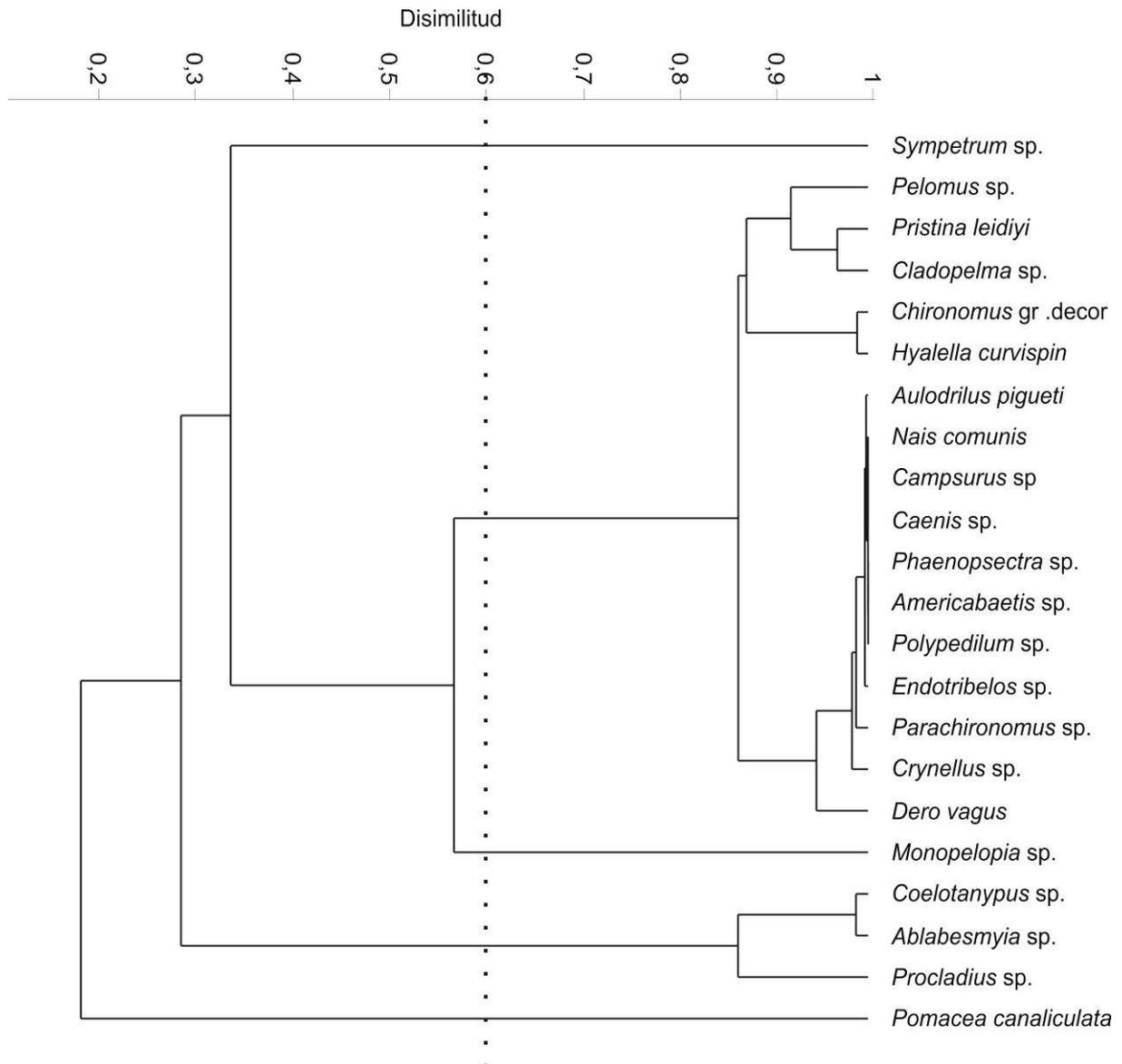


Figura 2.1: Dendrograma representando la similitud (índice de Morisita) trófica entre los taxa analizados durante el período de estudio en la llanura aluvial del río Paraná Medio. La línea punteada indica en umbral de similitud utilizado para la delimitación de grupos.

Esta agrupación de taxa fue apoyada por el análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS), análisis que generó una agrupación consistente (Stress 0,05) (Fig. 2.2). Dicho análisis agrupó los taxa considerados “colectores recolectores”, como así también aquellas consideradas “predadores” (excepto *Sympetrum* sp.). El resto de los taxa permanecieron desagrupados.

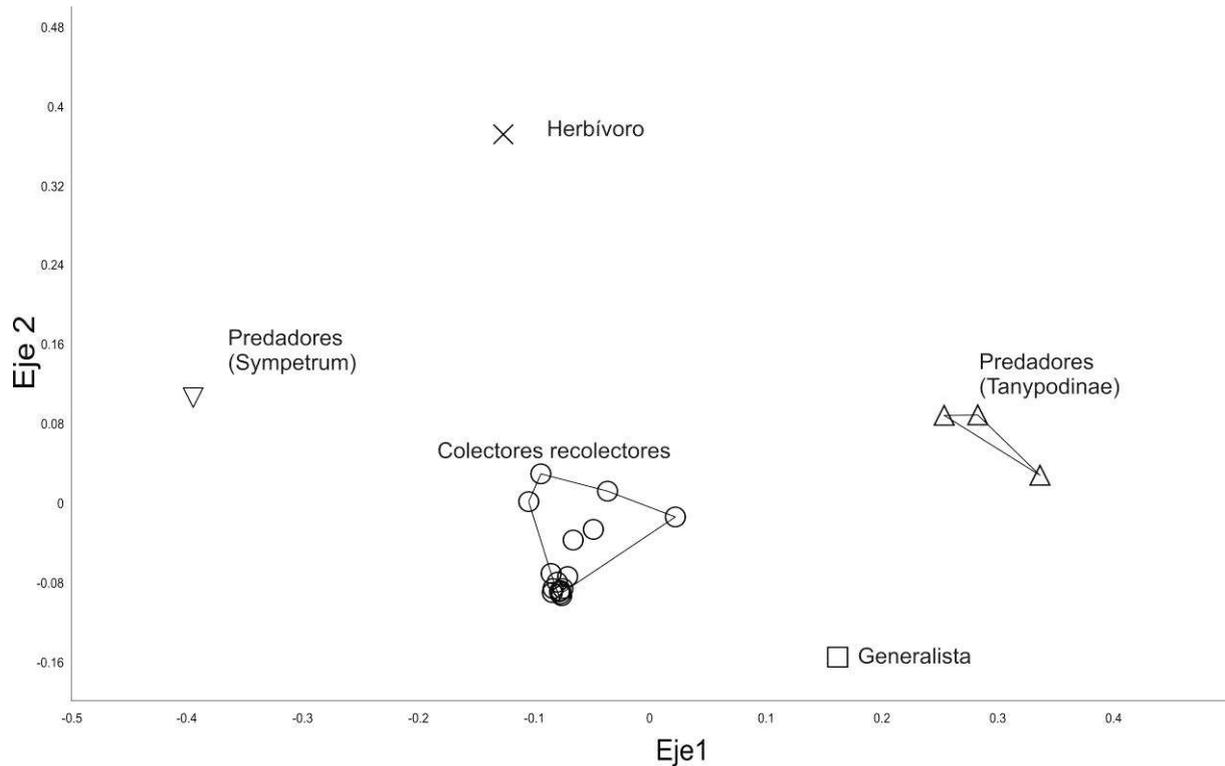


Fig 2.2: Análisis de escalado multidimensional no paramétrico (NMDS). Los círculos representan a los colectores recolectores (*Aulodrilus pigueti*, *Pristina leidy*, *Dero vagus*, *Nais communis*, *Pelomus* sp., *Cladopelma* sp., *Endotribelos* sp., *Polypedilum* sp., *Chironomus* sp., *Parachironomus* sp., *Phaenopsectra* sp., *Americabaetis* sp., *Baetis* sp., *Campsurus violaceus*, *Hyaella curvispina*, *Crynellus* sp.), los triángulos representan a Tanypodinae (*Coelotanypus* sp., *Procladius* sp. and *Ablabesmyia* (*Karelia*)), el triángulo invertido a *Sympetrum* sp, el cuadrado representa *Monopelopia* sp. y la cruz a *Pomacea canaliculata*

Se realizó un análisis de solapamiento intra grupo solo para aquellos grupos que incluyeron más de un taxón (colectores recolectores y predadores). Este análisis indicó que el solapamiento de nicho dentro del grupo “colectores recolectores” es mayor al esperado por azar ($p < 0,05$). El solapamiento de nicho dentro del grupo “predadores” no se diferenció significativamente del generado por simulación de modelos nulos. Por otra parte el solapamiento de nicho entre grupos fue menor al esperado por azar ($p < 0,05$) (Tabla 2.2).

2.4 DISCUSIÓN

El presente capítulo proporciona una clasificación funcional de los taxa bentónicos más abundantes o frecuentes del sistema del río Paraná Medio. El análisis directo del tracto digestivo resultó una metodología útil para clasificar a los organismos según su función. Por ejemplo, *P. canaliculata* presenta una rádula, adaptación morfológica que le permite raspar sobre el sustrato, y consiguientemente determina que esta especie sea considerada “raspador” (Estebenet, 1995). Sin embargo, estudios recientes sugieren el concepto de “caracol triturador” para ambientes en los que los sustratos duros son escasos y los caracoles raspan plantas, acelerando el proceso de descomposición. (Mulholland y col., 1985; Ramirez y Gutierrez-Fonseca, 2014). En el contexto de la escasez general de trituradores en ríos neotropicales y su reemplazo por grandes omnívoros en ríos de llanura (Wantzen y Wagner, 2006), la dominancia del tejido vegetal en la dieta de *P. canaliculata* sugieren un importante papel de esta especie en el proceso de descomposición de la materia orgánica proveniente de las macrófitas en estos ambientes.

Asimismo, estudios basados en comparaciones morfológicas han indicado que los quironómidos de la subfamilia Tanypodinae son predadores (Gouin, 1959; Bryce y Hobart, 1972). Aunque en este estudio *Ablabesmyia* (*Karelia*), *Procladius* sp y *Coelotanypus* sp. fueron confirmados como predadores, *Monopelopia* sp. parecería ser una excepción y presentar una mayor amplitud de dieta pudiendo ser considerada como omnívora. Algunos estudios señalaron que, bajo determinadas condiciones, los quironómidos de la subfamilia Tanypodinae pueden utilizar un espectro trófico más amplio (Baker y McLachlan, 1979; Motta y Uieda, 2004).

Sympetrum sp. fue identificado como predador, siendo *Hyaella curvispina* su presa más importante seguida por copépodos y cladóceros. A pesar que se encontró tejidos vegetales y detrito en el tracto digestivo de este taxón, es probable que dichos ítems fueran ingeridos de manera accidental, o bien estuvieran en el tracto de presas ya digeridas como lo sugiere en su trabajo Walker (2009). Debido a que algunos copépodos y cladóceros pueden formar parte de los ensamblajes del bentos, del plancton y del pleuston, la presencia de estos organismos en la dieta de *Sympetrum* sp. sugiere un rol de este taxón conectando las tramas tróficas planctónicas, bentónicas y pleustónicas (Timms y Moss, 1984; Corbet, 1999; Burks y col., 2001; Gonzales Sagrario y col.,

2009). A pesar que el tejido animal fue el principal ítem alimentario de este taxón tanto como de los quironómidos de la subfamilia Tanypodinae (*Ablabesmyia*, *Procladius* y *Coelotanypus*), estos taxa no se agruparon en el análisis de similitud trófica. Al respecto, se puede realizar una interesante distinción entre grupos funcionales y gremios. El primer concepto se refiere a la función de un organismo en el ecosistema, el segundo se refiere a grupos de especies que explotan un mismo recurso de manera similar (Ramirez y Gutierrez Fonseca, 2014). Aunque ambos conceptos están íntimamente relacionados, el concepto de gremio trófico hace énfasis en el tipo de recurso consumido por una especie y su lugar en la trama trófica. Consideramos que el mayor tamaño de *Sympetrum* sp., le permite capturar presas de mayor tamaño (como por ejemplo *Hyaella* sp.) la cuales serían inaccesibles para los quironómidos. En este sentido, los quironómidos de la subfamilia Tanypodinae y *Sympetrum* sp. pertenecerían a gremios diferentes dado que consumen presas diferentes, pero como ambos depredan sobre otros consumidores comparten un mismo grupo funcional.

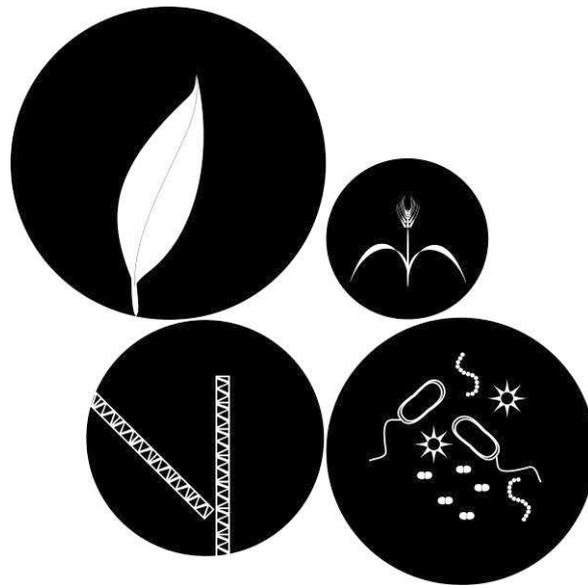
Algunos estudios han mostrado que los invertebrados bentónicos son esencialmente omnívoros (Pringle y Hamazaki, 1998, Butakka y col., 2014) y que los quironómidos serían consumidores generalistas (Sanseverino y Nessimian, 2008). De todos modos, en el presente estudio clasificamos a la mayoría de los taxa como colectores recolectores, teniendo al detrito como principal fuente de alimento. La gran importancia de la vía del detrito en el sistema del río Paraná Medio ha sido señalada en estudios previos (Ezcurra de Drago y col., 2007). La producción primaria en este sistema es muy elevada, con biomasa vegetales que oscilan entre 0,30 y 8,67 t de peso seco ha⁻¹ (Sabattini y Lallana, 2007). Sin embargo, la mayor parte de esta producción no es consumida por herbívoros y la materia orgánica particulada resultante de su descomposición se convierte en el recurso trófico más abundante del sistema, hecho que explicaría la dominancia de los colectores recolectores. Si bien la calidad nutricional del detrito es presumiblemente baja, la colonización bacteriana puede implicar una mejora en dicha calidad siendo que ciertas bacterias pueden fijar nitrógeno (Irons y col., 1994).

2.5 CONCLUSIONES

La mayoría de las taxa analizadas fueron clasificados como colectores recolectores, siendo el detrito el ítem alimentario más importante. Los quironómidos de la subfamilia Tanypodinae fueron clasificados como predadores (a excepción de *Monopelopia* sp. que fue clasificado como omnívoro), al igual que el género *Sympetrum* sp. Por otra parte *Pomacea canaliculata* fue clasificado como herbívoro dado la dominancia de tejido vegetal en su dieta.

CAPÍTULO III

IMPORTANCIA RELATIVA DE LAS FUENTES DE CARBONO EN LA LLANURA ALUVIAL DEL RÍO PARANÁ MEDIO.



3.1 Introducción

Uno de los aspectos más importantes del funcionamiento de los grandes ríos es la importancia de las fuentes de carbono que sustentan sus tramas tróficas. Diferentes teorías se han propuesto para explicar el flujo del carbono en sistemas fluviales. El concepto del “River Continuum” (Vannote y col., 1980), enfatiza la dimensión longitudinal de los ríos, prediciendo que en los grandes ríos (de orden 6 o mayor), las tramas tróficas dependerían principalmente de la materia orgánica particulada fina que es transportada desde aguas arriba. Por otra parte el llamado “Riverine Productivity Model” (Thorp y DeLong, 1994), considera que la productividad local dentro de los ríos sería la principal fuente de energía para las tramas tróficas, especialmente en ríos de régimen no estacional. El concepto de “Flood Pulse” (Junk y col., 1989, FPC por sus siglas en inglés) remarca la importancia de la dimensión lateral de los ríos, siendo que la materia orgánica transportada desde la llanura aluvial durante la fase de inundación sería la principal fuente energética en estos sistemas. Según esta teoría, el cauce y la llanura forman parte de un mismo sistema dinámico y la interacción entre estas partes es mediada por el pulso de inundación. Esta teoría fue inicialmente propuesta para grandes ríos con llanuras no alteradas y régimen hidrológico estacional y predecible (Tockner y col., 2000; Junk y Wantzen, 2004 a y b ; Wantzen y col., 2008). Como resultado de esto, el FPC resulta ser una herramienta teórica adecuada para comprender el funcionamiento de grandes ríos neotropicales y en especial el tramo medio del río Paraná, que se encuentra en condiciones cercanas a las naturales.

Si bien el río Paraná Medio ha sido objeto de numerosas investigaciones (compiladas en Iriondo y col., 2007), por la gran complejidad del sistema resulta muy difícil alcanzar una comprensión completa de su funcionamiento. El estudio de proporciones de isótopos estables proporciona una excelente oportunidad para mejorar nuestro entendimiento sobre este sistema. Tal vez la principal ventaja de esta técnica sea que, a diferencia de otras más tradicionales, ésta proporciona una medida integrada de la asimilación de ítems alimentarios (Fry, 2006). En los últimos años se han creado herramientas estadísticas que permiten identificar la contribución relativa de diferentes fuentes de carbono a un consumidor (Phillips y Gregg, 2003; Parnell y col., 2010). Asimismo, mientras que la proporción isotópica refleja el uso de recursos, se considera que la posición de una especie o grupo funcional en el espacio δ (el cual se define como

el espacio bidimensional en el que los ejes x e y son los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente) proporciona información ecológica muy relevante.

La mayor parte de la evidencia sugiere que la importancia relativa de las fuentes de carbono varía de ambiente en ambiente. Por ejemplo, en lagunas de llanura aluvial del río Macyntré (Australia) las algas planctónicas y bentónicas son las fuentes más importantes (Medeiros y Arrington, 2010). Reid y col. (2011) concluyeron que la conectividad hidrológica de los cuerpos de agua puede influir sobre la importancia de las fuentes de carbono en *billabongs* australianos. En el río Mississippi, DeLong y Thorp (2006) concluyeron que las algas son la principal fuente energética, aunque la vía del detrito puede ser importante para ciertos organismos. Resultados similares fueron reportados por Herwig y col., (2007) en el alto Mississippi. En el río Brazos (Texas), las macrófitas C_3 fueron la fuente principal en el cauce principal y en lagunas meandriiformes, aunque en estas últimas las algas también podrían ser importantes para los peces pequeños (Zeug y Winemiller, 2008). Asimismo, en el bajo Missouri la hojarasca derivada de los bosques de la llanura de inundación parecerían sostener la trama trófica del río (DeLong y col., 2001). En el río Amazonas, el fitoplancton resultó ser la fuente más importante para los peces caraciformes, y las macrófitas C_4 la fuente menos importante (Araujo Lima y col. 1986). Por otro lado, estudios realizados en el Pantanal han indicado cambios estacionales en la importancia de fuentes, siendo el detrito la fuente principal durante la fase de aguas bajas y las macrófitas C_3 y C_4 las más importantes durante la fase de aguas altas (Wantzen y col., 2002; 2011). En el Alto Paraná, se concluyó que las características hidrológicas locales pueden afectar la importancia relativa de las fuentes de carbono (Hoeinghaus y col., 2007). En ese estudio, los autores indicaron que en ríos de baja pendiente las macrófitas C_3 son las más importantes, mientras que el fitoplancton sustentaría las tramas tróficas de ríos de alta pendiente y represas.

En el presente capítulo se propone analizar la importancia relativa de las fuentes de carbono en dos lagunas de la llanura aluvial del río Paraná Medio. Para tales fines se analizaron las proporciones isotópicas de los taxa más abundantes durante las fases de aguas altas y bajas.

3.2 METODOLOGÍA

3.2.1 Obtención de Muestras

Se realizaron muestreos en la laguna 1 y laguna 2 (descriptas en el capítulo 1) durante las fases de aguas altas y bajas. Se colectaron 4 potenciales fuentes de carbono: macrófitas C₃ y C₄, materia orgánica particulada del sedimento (MOPS) y algas del epifiton.

Se seleccionaron hojas verdes de las macrófitas dominantes en ambas lagunas. Dichas hojas fueron lavadas con agua destilada para remover carbonatos o cualquier otro material adherido. Las muestras de MOPS fueron tomadas de los 5 cm superficiales utilizando con draga manual de 100 cm² de superficie de extracción. Las algas fueron raspadas cuidadosamente de tallos y hojas utilizando un pincel. Las muestras de algas fueron limpiadas de detrito siguiendo la metodología de separación por densidad utilizando solución de sílice (LUDOX ®) propuesta por Hamilton y col. (2005). Se recolectaron invertebrados bentónicos dominantes en los ambientes utilizando una draga Ekman (225 cm²). Asimismo se colectaron camarones (*Palaemonetes argentinus* y *Macrobrachium borellii*), cangrejos (*Trichodactylus borellianus*) y ortópteros (*Phlugis* sp. y *Cornops* sp.) aunque sólo en la laguna 1 dado que estas taxa no se encontraron en los demás ambientes.

Los individuos colectados en campo fueron dejados 12 hs en agua de clorada para asegurar el vaciamiento de sus tractos digestivos. Luego, los organismos fueron lavados con agua destilada y congelados a -18 °C. Los individuos de la especie *P. canaliculata* fueron procesados según métodos de eutanasia, luego de lo cual se les extrajo el pie.

Todas las muestras (fuentes e invertebrados) fueron secadas a 50°C hasta peso constante, molidas con mortero y colocadas en cápsulas de estaño.

3.2.2 Determinación de las proporciones isotópicas

Las determinaciones isotópicas fueron realizadas con un espectrómetro de masa (IRMS Finnigan MAT Delta S) en el instituto CATNAS (Universidad de la República, Montevideo, Uruguay) y en el instituto INGEIS (CONICET-UBA).

Las proporciones fueron convertidas en unidades δ utilizando valores estándares:

$$\delta = [(R_{\text{muestra}} \cdot R_{\text{standard}}^{-1}) - 1] * 1000$$

Siendo Pee Dee Belemnite el R_{standard} para el $\delta^{13}\text{C}$ y el nitrógeno atmosférico el R_{standard} para $\delta^{15}\text{N}$. Además se calculó la relación C:N de cada muestra.

Los proporciones isotópicas de los consumidores fueron normalizadas utilizando la fórmula propuesta por Post y col. (2007): $\delta^{13}\text{C} = -3.32 + 0.99 (\text{C:N})$

Donde C:N es la relación carbono/nitrógeno de la muestra.

3.2.3 Análisis estadísticos: comparación inter-lagunas

Se seleccionaron macroinvertebrados de tres grupos funcionales: colectores recolectores, raspadores y depredadores. Como colectores recolectores fueron seleccionados oligoquetos, quironómidos y *Hyalella curvispina* debido a la abundancia de estos taxa. Como depredadores fueron seleccionados los últimos estadios de larvas de Libellulidae y como herbívoro fue seleccionada *Pomacea canaliculata*

Se analizó la dirección y magnitud del desplazamiento de los centroides de los grupos funcionales y fuentes desde aguas bajas a aguas altas. Para testear la direccionalidad del desplazamiento de consumidores y fuentes (concentración de vectores) se utilizó el test de Rayleigh (Schmith y col., 2007). Asimismo, para determinar si los centroides de cada grupo funcional se desplazó significativamente entre fases hidrológicas se siguió la metodología descrita en Turner y col. (2010).

Para analizar la importancia relativa de las fuentes de carbono se procedió en primera instancia, a seleccionar las fuentes utilizadas en los modelos de mezcla. Se formuló un modelo completo incluyendo a todas las fuentes. Luego se generaron modelos reducidos mediante la eliminación de una fuente. La verosimilitud de cada modelo fue estimada mediante el índice DIC (*Deviance information criterion*) el cual fue calculado con el paquete de R "IsoWeb" (Kadoya y col. 2012). Si alguno de los modelos reducidos presentaba un DIC menor al modelo completo, se procedía a generar otros modelos reducidos a partir de este último (es decir, eliminar otras fuentes además de aquella

ausente en el modelo seleccionado). El proceso se continuó hasta que la eliminación de cualquier fuente provocara una disminución en la verosimilitud del modelo (un mayor DIC), o bien hasta que solo quedaran 2 fuentes.

Los modelos de mezcla así seleccionados fueron utilizados para estimar la importancia relativa de las fuentes del sistema. Para este análisis se utilizó el paquete de R SIAR (Parnell y col., 2010). Esta metodología, a diferencia de otras anteriores (por ejemplo IsoSource, Phillips y Gregg, 2003) permite estimar la contribución de fuentes con intervalos de confianza reales.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Proporciones isotópicas

Las valores medios $\delta^{13}\text{C}$ de las fuentes variaron entre -31,37 y -12,17 mientras que los valores medios $\delta^{15}\text{N}$ variaron entre 1,8 y 9,35. Entre los consumidores, los valores $\delta^{13}\text{C}$ variaron entre -33,1 y -19,47 y los valores $\delta^{15}\text{N}$ variaron entre 2,4 y 12,18. (Fig 3.1 Tabla 3.1)

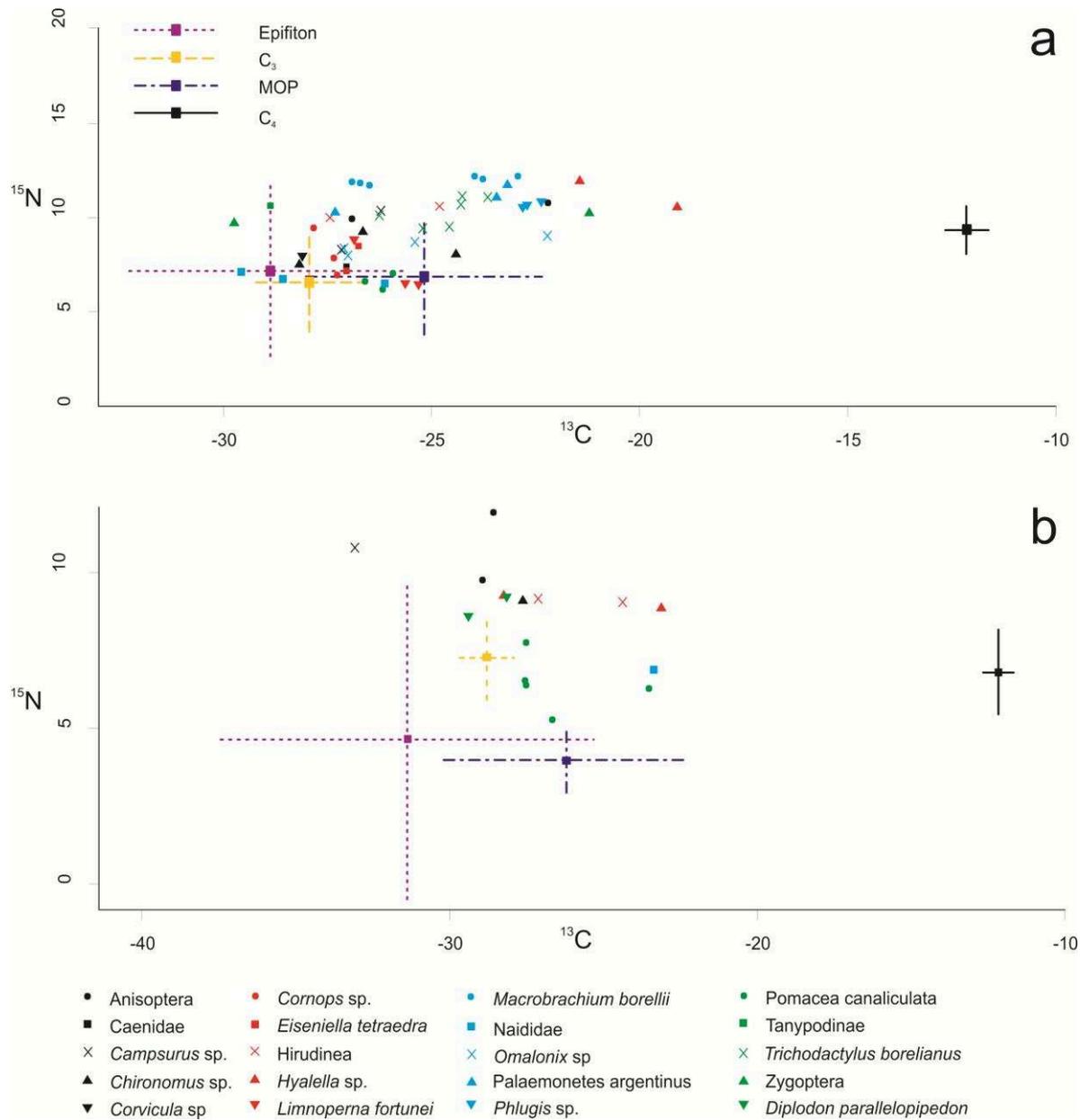


Fig 3.1: Biplot representando las proporciones isotópicas de consumidores y fuentes ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) en la laguna 1 durante aguas bajas (a) y aguas altas (b).

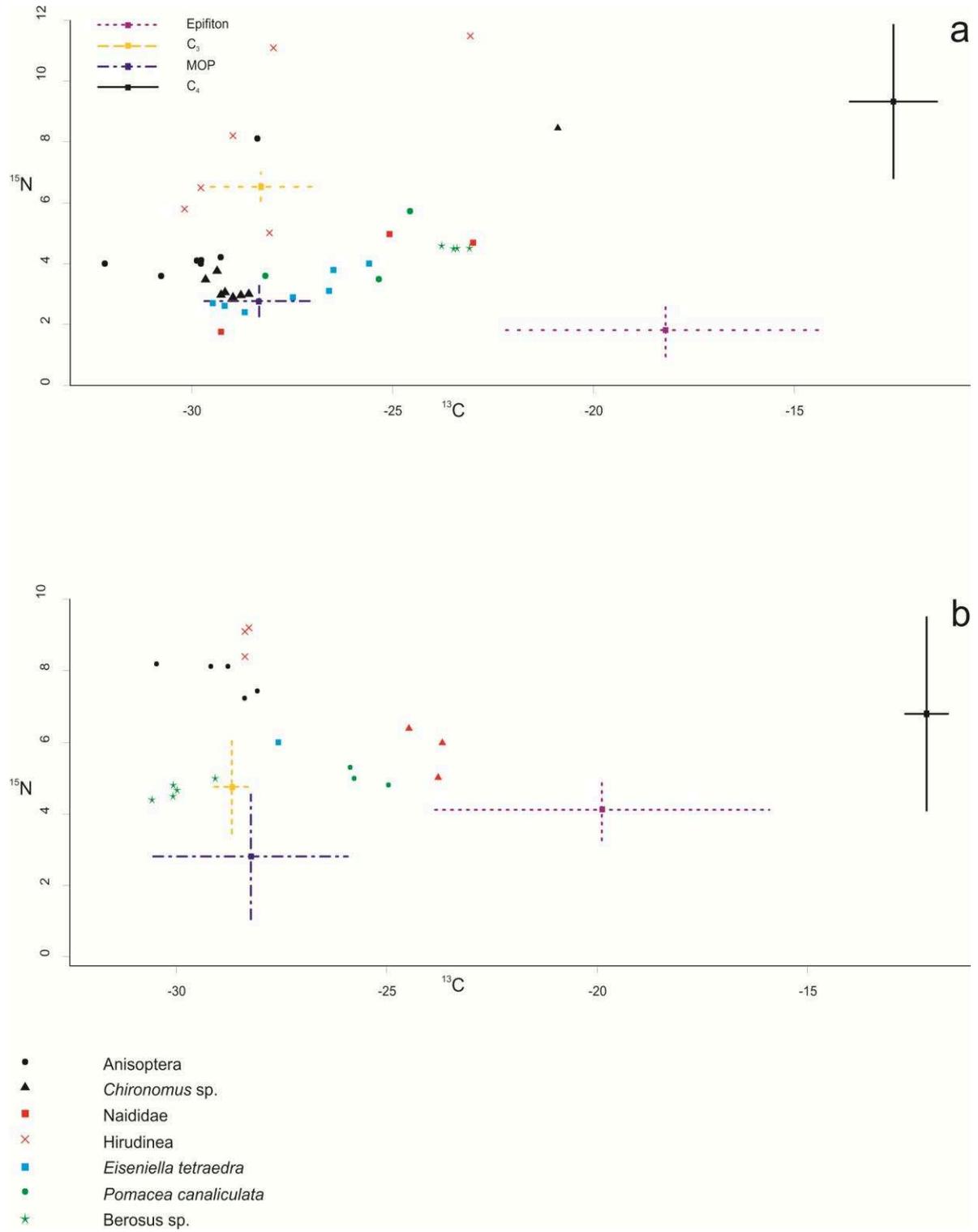


Fig 3.2: Biplot representando las proporciones isotópicas de consumidores y fuentes ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) en la laguna 2 durante aguas bajas (a) y aguas altas (b).

3.3.2 Comparación inter-lagunas

La distancia entre centroides entre fases hidrológicas de cada grupo funcional fue mayor en la laguna 2 que en la laguna 1. De hecho, se encontraron diferencias significativas en las posiciones de los centroides de los colectores y depredadores en la laguna 2 (Fig. 3.3). En cuanto a la direccionalidad del desplazamiento, en la laguna 1 ni las fuente ni los consumidores presentaron un desplazamiento significativamente direccional ($p > 0,05$). Por el contrario en la laguna 2, si bien las fuentes no presentaron un desplazamiento direccional, los consumidores mostraron un desplazamiento de una dirección media de $63,25^\circ$ (Fig. 3.4, Tabla 3.2). Este patrón de desplazamiento de señales isotópicas es compatible con un cambio temporal en la importancia de las fuentes.

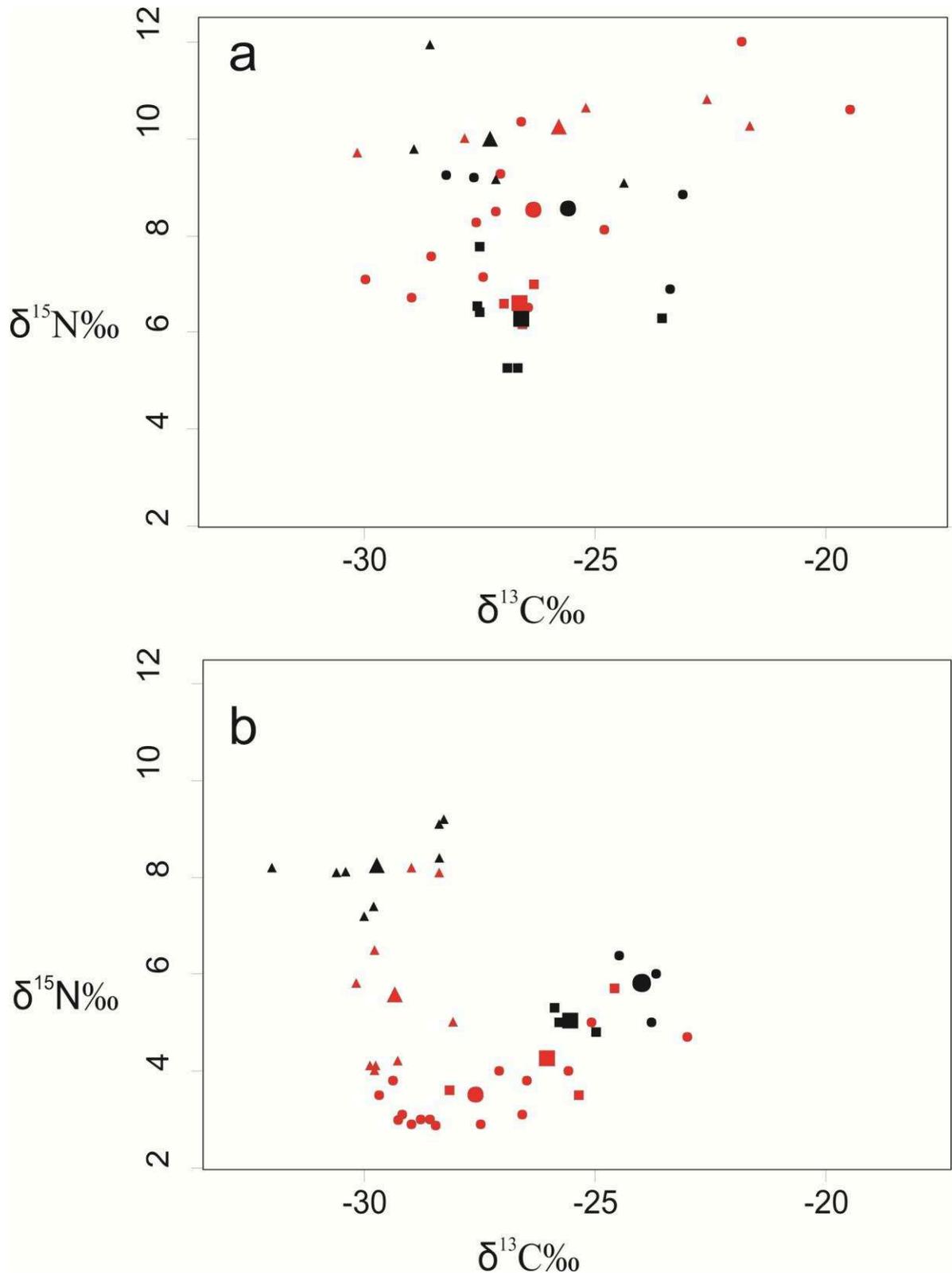


Figura 3.3: Biplot representando las proporciones isotópicas de colectores (círculos), herbívoros (cuadrados) y depredadores (triángulos) en la laguna 1 (a) y 2 (b). Los símbolos rojos corresponden a la fase de aguas bajas y los símbolos a la fase de aguas altas. Los símbolos de mayor tamaño representan los centroides de cada grupo funcional.

Tabla 3.1: Proporciones isotópicas de fuentes y consumidores. SE= error estándar, n/pool= individuos por pool.

	Aguas bajas						Aguas altas							
	$\delta^{13}\text{C}$	S.E. ^{13}C	$\delta^{15}\text{N}$	S.E. $\delta^{15}\text{N}$	C:N	n	n/pool	$\delta^{13}\text{C}$	S.E. $\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	S.E. $\delta^{15}\text{N}$	C:N	n	n/pool
Laguna 1														
Macrófitas	-29,36	1,20	6,48	2,61		6		-28,88	0,80	7,16	1,40		9	
MOPS	-26,22	1,20	3,45	0,56		6		-25,05	1,21	3,49	0,12		3	
Epifiton	-29,90	1,23	9,79	8,13		3		-31,39	8,57	5,67	2,93		3	
Herbívoros	-26,62	0,33	6,58	0,42	3,81	3	1	-26,55	1,72	6,45	0,89	3,85	5	1
Colectores	-27,95	1,25	7,54	1,00	4,89	7	>10	-26,54	2,18	7,65	1,93	4,99	4	>10
Depredadores	-25,78	3,26	10,21	0,42	4,30	6	5	-27,25	2,07	9,97	1,34	4,15	4	5
Laguna 2														
Macrófitas	-28,20	0,63	6,52	0,24		4		-28,68	0,21	4,75	0,65		4	
MOPS	-28,33	0,68	2,76	0,25		4		-28,23	1,16	2,80	0,87		4	
Epifiton	-18,20	1,99	1,80	0,43		3		-19,88	1,99	4,12	0,43		5	
Herbívoros	-26,03	1,87	4,27	1,24	4,27	3	1	-25,53	0,49	5,03	0,25	4,53	3	1
Colectores	-27,82	1,85	3,35	0,72	5,68	18	>10	-23,98	0,44	5,80	0,72	5,86	4	5
Depredadores	-29,20	0,81	6,11	2,38	5,01	10	5	-28,73	0,78	8,21	0,71	4,88	8	5

Tabla 3.2: Magnitud (‰) y dirección del desplazamiento de los centroides de los grupos funcionales desde aguas bajas hacia aguas altas en las dos lagunas. (*)= $p < 0,05$

	Laguna 1		Laguna 2	
	Magnitud	Dirección	Magnitud	Dirección
Macrófitas	0,83	55,2°	1,82	257,31°
MOPS	1,17	1,84°	0,30	199,29°
Epifiton	4,38	250,15°	2,86	125,92°
Colectores	0,73	2,29°	4,26*	46,05°
Herbívoros	0,32	271,43°	0,91	57,02°
Depredadores	1,49	189,20°	2,68*	101,48°

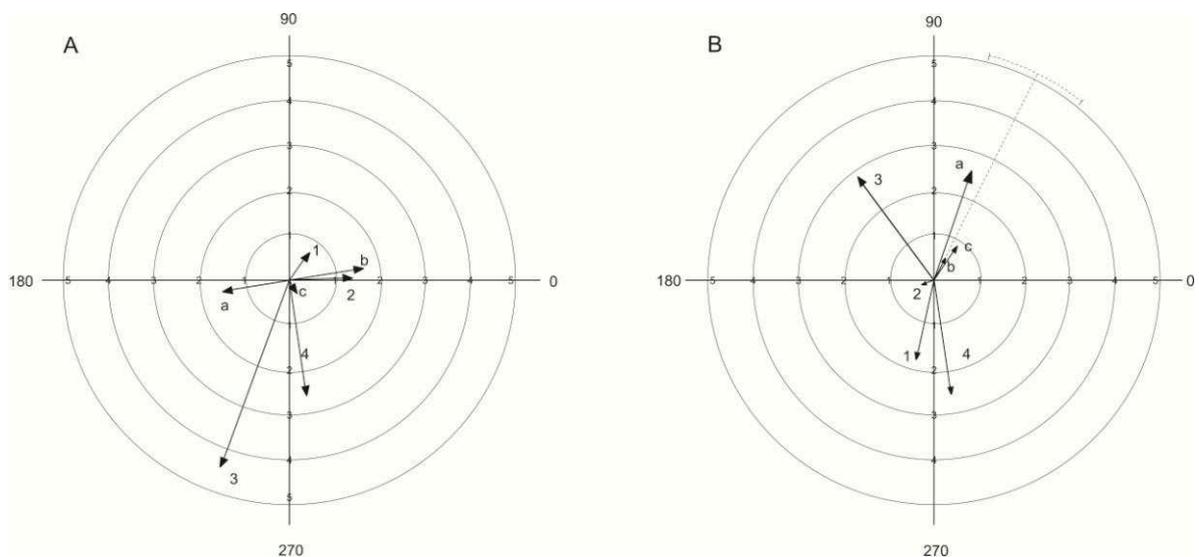


Figura 3.4: Diagrama de desplazamientos (dirección y magnitud) de grupos funcionales y fuentes en el espacio δ desde aguas bajas a aguas altas (a= laguna 1, b= laguna 2). Los números representan las fuentes (1=Macrófitas C₃, 2=MOPS, 3= Epifiton, 4= Macrófitas C₄), las letras representan los consumidores. La línea punteada representa la dirección media del desplazamiento de los consumidores y el arco el intervalo de confianza (95%). En la laguna 1 no hay un desplazamiento medio ya que ni las fuentes ni los consumidores presentaron una concentración de vectores significativa.

3.3.3 Selección de fuentes

En el proceso de eliminación progresiva de fuentes se determinó que se descartaran las macrófitas C_4 y el epifiton en los modelos de mezcla para la laguna 1 en aguas bajas y altas, y en la laguna 2, en aguas bajas. Para el modelo de mezcla de esta última laguna durante la fase de aguas altas se descartaron las macrófitas C_4 y MOPS (Tabla 3.3).

Tabla 3.3: Proceso de selección de fuentes para cada modelo de mezcla. Los modelos seleccionados después de la primera ronda de eliminación están subrayados. Los modelos seleccionados después de la segunda ronda de eliminación están subrayados y en negrita. C₃ y C₄ se refieren a macrófitas C₃ y macrófitas C₄, respectivamente.

Laguna 1 aguas bajas		Laguna 1 aguas altas		Laguna 2 aguas bajas		Laguna 2 aguas altas	
Modelo	DIC	Modelo	DIC	Modelo	DIC	Modelo	DIC
Todas las fuentes incluidas	445,8442	Todas las fuentes incluidas	378,0122	Todas las fuentes incluidas	481,7248	Todas las fuentes incluidas	295,8808
<u>C₄ excluidas</u>	<u>349,8708</u>	<u>C₄ excluidas</u>	<u>304,0258</u>	<u>C₄ excluidas</u>	<u>399,7258</u>	C ₄ excluidas	251,3362
C ₃ excluidas	386,0212	C ₃ excluidas	308,345	C ₃ excluidas	444,9562	C ₃ excluidas	258,8822
Epifiton excluido	366,5578	Epifiton excluido	317,5958	Epifiton excluida	400,1408	Epifiton excluida	261,6112
MOPS excluido	372,8198	MOPS excluida	334,5812	MOPS excluida	442,8528	<u>MOPS excluida</u>	<u>250,855</u>
C ₄ y C ₃ excluidas	300,0128	C ₄ y C ₃ excluidas	242,5552	C ₄ y C ₃ excluidas	347,6228	<u>MOPS y C₄ excluidas</u>	<u>196,1258</u>
<u>C₄ y epifiton excluidos</u>	<u>287,1818</u>	<u>C₄ y epifiton excluidos</u>	<u>240,0342</u>	<u>C₄ y epifiton excluidos</u>	<u>182,4968</u>	MOPS y C ₃ excluidas	214,2272
C ₄ y MOPS excluidos	300,7458	C ₄ y MOPS excluidos	258,3518	C ₄ y MOPS excluidos	351,4658	MOPS y epifiton excluidos	196,5808

3.3.4 Contribución de fuentes

En la laguna 1, la contribución de fuentes fue bastante equitativa tanto para colectores como para herbívoros aunque se observó una mayor importancia de MOPS durante la fase de aguas altas. En la laguna 2, colectores y herbívoros mostraron patrones de contribución de fuentes diferentes. Durante la fase de aguas bajas MOPS fue, por lejos, la fuente más importante para los colectores. En cambio durante la fase de aguas altas las macrófitas C_3 fueron la fuente más importante superando al epifiton (durante aguas altas en esta laguna, la MOPS fue descartada como fuente relevante). Los herbívoros durante aguas bajas presentaron una contribución de fuentes más equitativa aunque las macrófitas C_3 fueron la fuente más importante, situación que se acentúa durante la fase de aguas altas (Fig. 3.5).

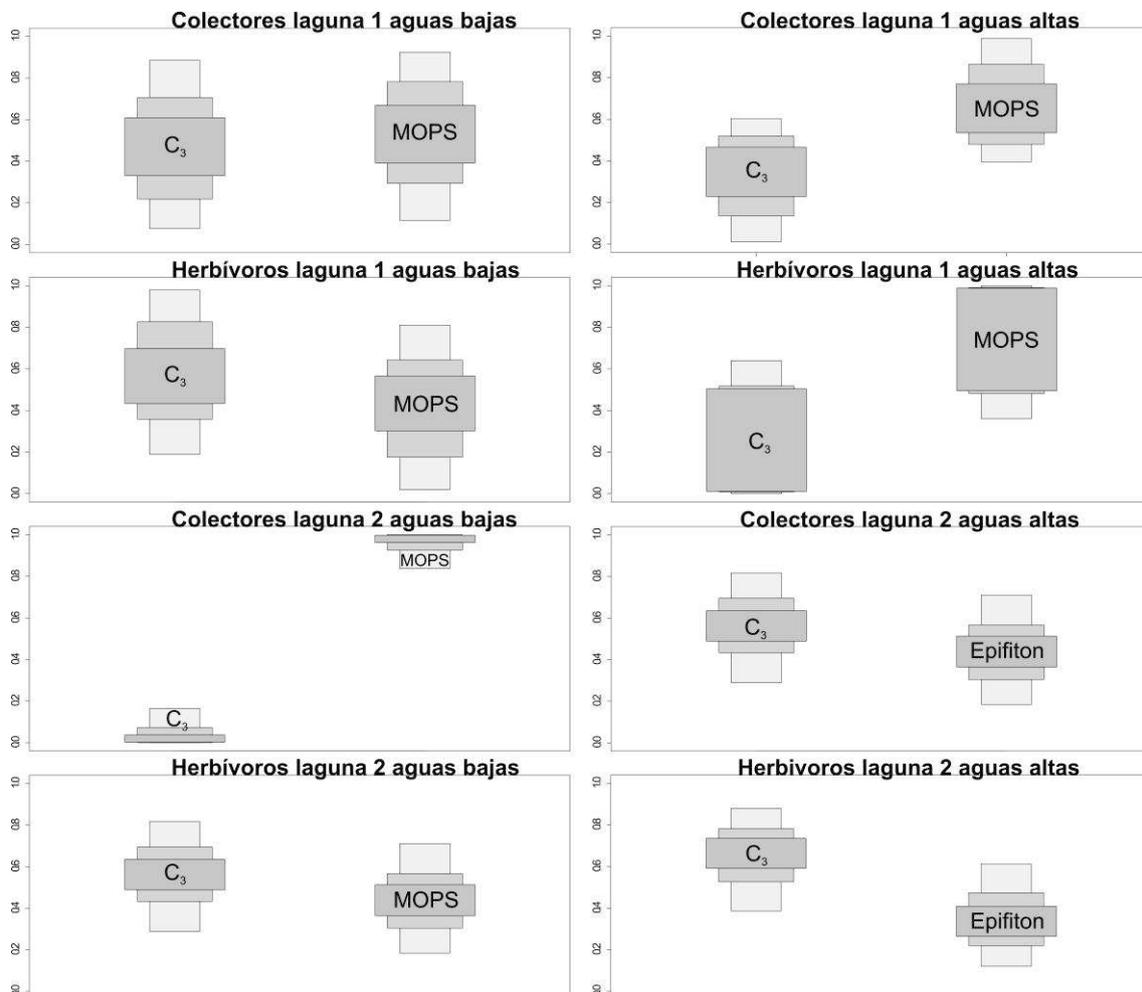


Figura 3.5: Diagrama de cajas representando la importancia relativa de las fuentes para cada grupo funcional en ambas lagunas y fases hidrológicas.

3.4 DISCUSIÓN

La mayor parte de la evidencia apunta, en general, a que la fuente de carbono más importante en los sistemas acuáticos continentales serían las algas (Araujo-Lima y col., 1986; Hamilton y col., 1992; Delong y Thorp, 2006; Herwig y col., 2007; Jepsen y Winemiller, 2008; Leigh y col., 2010; Medeiros y Arthington, 2010; Hunt y col., 2011; Reid y col., 2011; Pringram y col., 2012). Aunque también se ha sugerido que las macrófitas pueden ser muy importantes para ciertas especies, bajo determinadas condiciones ambientales. Por ejemplo, en el Pantanal brasileiro, las macrófitas cumplen un rol importante sosteniendo las tramas tróficas de las lagunas de la llanura aluvial (Wantzen y col., 2002; 2011). Asimismo en el Amazonas se ha demostrado el uso de macrófitas C_4 por parte de los peces (Oliveira y col., 2006). En estudios realizados en el Alto Paraná concluyeron que las macrófitas son la fuente más importante en ríos de baja pendiente (de menos de 0,1m/km) (Hoeinghaus y col., 2007). En el presente capítulo se muestra que en el río Paraná Medio, la importancia relativa de fuentes basales, al menos para los colectores recolectores, puede diferir entre lagunas de la llanura aluvial con diferentes características morfológicas, en especial si se consideran las variaciones temporales según el nivel hidrométrico.

Las proporciones isotópicas en la laguna 1 no presentaron grandes diferencias entre fases hidrológicas. En la laguna 2, en cambio, los colectores recolectores y los predadores mostraron diferencias substanciales. Las diferencias isotópicas que presentaron los predadores entre fases hidrológicas no supondrían un cambio en la importancia relativa de las fuentes para estos invertebrados (en tanto que $\delta^{13}C$ no cambió para este grupo funcional). De todas formas el incremento en $\delta^{15}N$ desde aguas bajas a aguas altas es compatible con un aumento en la posición trófica. Teniendo en cuenta que Vanderklift y Ponsard (2003) reportaron un FET de 1.81 para invertebrados depredadores, dicho incremento podría ser de más de un nivel trófico. Este resultado es coincidente con las hipótesis vigentes sobre los reguladores ambientales de la longitud de cadena (Sabo y col., 2009). Actualmente se considera que la posición trófica de los predadores tope depende de la disponibilidad de recursos basales en la trama trófica y del tamaño del ecosistema (Pimm, 1982; Cohen y Newman, 1992; Post, 2002a). Mientras que la laguna 2 incrementa 10 veces su tamaño durante aguas altas, sería esperable un aumento de la longitud de cadena debido solamente a este incremento del tamaño del sistema. Pero, a su vez, este cambio de tamaño podría estar acompañado por

una mayor disponibilidad de recursos durante la fase de inundación. Esto se debe a que durante esta fase hidrológica los recursos tróficos de la zona de transición acuática terrestre (ATTZ por sus siglas en inglés) se vuelven disponibles para las tramas tróficas acuáticas, incrementando la disponibilidad de recursos total del sistema. Es necesario realizar más estudios para determinar si el régimen hidrológico puede afectar la longitud de cadena en ambientes leníticos mediante el incremento de su tamaño o de la disponibilidad de recursos.

Nuestros resultados muestran una marcada diferencia en la contribución de fuentes para colectores en la laguna 2, que puede ser explicados por la ATTZ de esta laguna. A diferencia de la laguna 1 en la que la ATTZ representaba un 41% del área de la laguna; en la laguna 2, la ATTZ representa más de un 1000% de su área. Sin embargo, hay que notar que un trabajo más extenso y con mayor replicación sería necesario para dilucidar el rol de la morfología e hidrología como reguladores de las tramas tróficas.

A su vez, la diferencia encontrada entre grupos funcionales puede ser explicada por las diferencias morfológicas y comportamentales entre colectores y herbívoros. Los gasterópodos pueden usar la rádula para alimentarse de detrito, algas o plantas vivas. Es conocido que *P. canaliculata* es una especie que puede utilizar un amplio espectro trófico (Cazzaniga y Estebenet, 1984). De hecho en el capítulo II se reporta que *P. canaliculata* consumió tanto ítems vegetales como algas, tejido animal y detrito. Por otra parte, Fellerhoff (2002), reportó un amplio rango de variación isotópica para esta especie en el Pantanal brasileiro (2,8‰– 12,4 ‰ y -24,2‰ – -16,4‰ para ^{15}N y ^{13}C , respectivamente), lo cual indicaría un uso de recursos diverso. En el presente estudio, consideramos que esta especie fue capaz de mantener sus hábitos generalistas a través del régimen hidrológico. Por otra parte, la morfología bucal y la baja capacidad de desplazamiento de los colectores recolectores restringen sus hábitos alimentarios al consumo de detrito y algas, siendo que las macrófitas solo están disponibles para este grupo funcional cuando estas entran en el proceso de descomposición. La gran abundancia de macrófitas durante la fase de aguas altas en la laguna 2 determinaría una gran disponibilidad de detrito derivado del proceso de descomposición de la vegetación ingresada a la laguna.

Este estudio proporciona una aproximación general a la variabilidad temporal y espacial de las tramas tróficas en la llanura aluvial de río Paraná Medio. Nuestros resultados

mostraron interesantes diferencias en las vías de carbono en dos lagunas de contrastante morfología, sugiriendo cambios estacionales más intensos en lagunas someras, temporalmente desconectadas y con una amplia ATTZ. Proponemos que el tamaño relativo de la ATTZ tiene un rol fundamental en estos cambios dado que su inundación implica un aumento en la disponibilidad de macrófitas en descomposición para los invertebrados. De todas formas consideramos que futuros estudios deben abocarse a testear esta hipótesis a través de experimentos controlados o estudios de campo que incluyan un mayor número de ambientes.

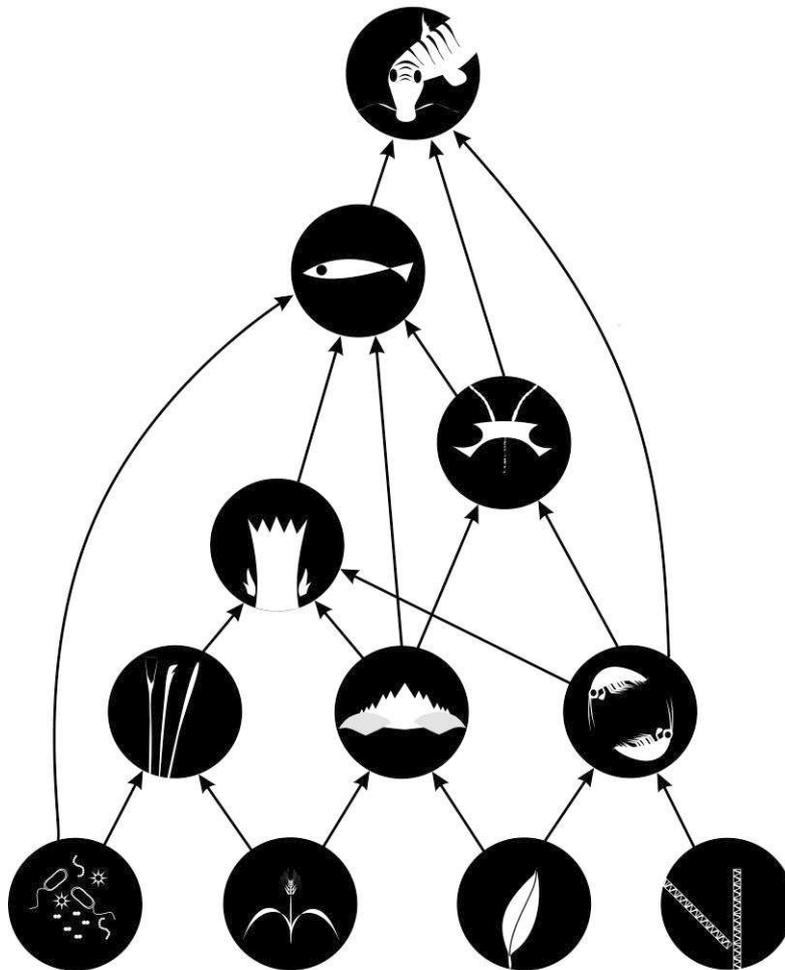
3.5 CONCLUSIONES

Las proporciones isotópicas de los consumidores y fuentes en los ambientes estudiados señalan que existe una variación tanto temporal como espacial en las tramas tróficas de la llanura aluvial del río Paraná Medio.

La laguna 2, caracterizada por una escasa profundidad, conexión temporal y amplia ATTZ, presentó marcados cambios temporales en relación a la importancia relativa de las fuentes. Durante la fase de aguas en esta laguna, la fuente principal fue la MOPS mientras que en aguas altas las macrófitas y el epifiton resultaron más importantes. En cambio, la laguna 1 que se caracteriza por mayor profundidad, conexión permanente y ATTZ angosta, no presentó grandes cambios temporales. En esta laguna las macrófitas C₃ y MOPS fueron las fuentes más importantes durante ambas fases hidrológicas.

CAPÍTULO IV

ESTRUCTURA TRÓFICA DE UN AMBIENTE LENÍTICO DEL LA LLANURA ALUVIAL DEL RÍO PARANÁ MEDIO. ANÁLISIS DE NIVELES TRÓFICOS, LONGITUD DE CADENA Y OMNIVORÍA.



4.1 INTRODUCCIÓN

Los modelos de tramas tróficas son abstracciones que reflejan un sistema de interacciones consumidor-recurso entre especies. Tradicionalmente, se ha considerado que la estructura de las tramas revelan importantes aspectos sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Lindeman, 1942). Por otra parte, el estudio de las tramas tróficas no se motiva solo por su importancia para la ciencia básica, sino que también por su utilidad para el manejo de ecosistemas. Por ejemplo, diversos estudios han relacionado la complejidad de la estructura trófica de un sistema con la probabilidad de cascadas tróficas y procesos de biomagnificación (Post, 2002b; Bascompte y col., 2005).

Uno de los conceptos teóricos más importantes en relación a la estructura trófica es el de nivel trófico. Éste se define como el número de interacciones tróficas que separan a un consumidor de los productores o fuentes del sistema (Thompson y col., 2007). Este concepto, fundamental para la ecología, ha sido eje de un largo debate. La principal controversia se debe a que, históricamente, las tramas tróficas fueron concebidas como sistemas de cadenas simples en las que cada consumidor se alimenta del nivel trófico inmediatamente inferior. Desde esta visión, las tramas estarían estructuradas en “capas” o niveles tróficos discretos. Por otra parte se ha reconocido que algunos organismos pueden ser omnívoros, es decir que pueden alimentarse de diferentes niveles tróficos. Desde esta perspectiva las tramas tróficas no se estructurarían en niveles definidos. Recientemente, se ha advertido que la omnivoría podría estar altamente extendida, poniendo en duda la utilidad y aplicabilidad del concepto de nivel trófico (Cousins, 1987; Williams y Martínez, 2004).

Otro concepto clave en la teoría de tramas tróficas es el de longitud de cadena, que se define como el número máximo de niveles tróficos en un sistema. La importancia de este concepto se debe en gran parte a que refleja procesos ecológicos que sustentan a los depredadores tope, los cuales, por razones de conservación o económicas, revisten un gran interés para el ser humano. De esta manera, se ha invertido mucho esfuerzo en comprender los factores que limitan o promueven la longitud de cadena en ecosistemas naturales. La primer hipótesis planteada es la de la llamada “hipótesis de la productividad” (Pimm, 1982). Ésta plantea que, dado que cada transferencia trófica implica una pérdida energética, la longitud de cadena estaría limitada por la cantidad de energía disponible en los niveles basales. Por otra parte, otra hipótesis plantea que la longitud de cadena estaría limitada principalmente por el tamaño del ecosistema (Post,

2000). Ésta se basa en que el tamaño del ecosistema limita el número de especies y la diversidad de hábitats. Actualmente, sin embargo, la evidencia apunta a que la longitud de cadena, en realidad, es regulada por un complejo sistema de múltiples factores interactivos, entre los que se cuentan, la estabilidad, interacciones predador presa además de la productividad y el tamaño del ecosistema. Por ejemplo, recientemente, se ha sugerido que el tamaño del ecosistema afecta indirectamente a la longitud de cadena al promover la estabilidad del mismo (Sabo y col., 2010).

El conocimiento de la estructura trófica de grandes ríos neotropicales es aún escaso y su estudio supone grandes desafíos. Uno de los mayores, radica en medir la fuerza de las interacciones (Winemiller y Layman, 2005). Por esta razón, en la literatura son mucho más abundantes las tramas binarias (tramas que carecen de información acerca de la fuerza de las interacciones) que las tramas con interacciones pesadas (aquellas en las que se han medido las fuerzas de cada interacción). Tradicionalmente, la fuerza de las interacciones tróficas se ha medido a través del análisis de contenido estomacal o intestinal, aunque actualmente se reconoce que esta metodología por sí sola podría no ser adecuada para abordar preguntas relacionadas con el concepto de nivel trófico. Esto en parte se debe a que la tasa de ingestión y la tasa de asimilación pueden diferir. Por ejemplo, un ítem alimenticio de alto nivel trófico (ej, un pez) puede ser más fácilmente asimilable que un ítem de bajo nivel trófico (ej. tejido vegetal); luego, si ambos ítems se ingieren en proporciones similares, un análisis de contenido estomacal tendería a subestimar el nivel trófico del consumidor. En este contexto, el análisis de proporciones de isótopos estables brinda una posibilidad de superar estos inconvenientes. En el estudio de interacciones tróficas, los elementos más comúnmente utilizados son el carbono y el nitrógeno. El isótopo de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) es particularmente útil para evaluar el uso de recursos en un sistema. Esto es posible gracias a que el proceso de fijación de carbono a través de la fotosíntesis provoca un importante fraccionamiento de las proporciones isotópicas, de manera que diferentes productores primarios pueden tener proporciones isotópicas distintivas. A su vez, la asimilación del carbono por parte de los consumidores provoca un fraccionamiento menor, de manera que la proporción de $\delta^{13}\text{C}$ de un consumidor puede ser considerada un indicador del uso del recurso. La proporción isotópica de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) es típicamente utilizada para medir el nivel trófico de los consumidores. A diferencia de lo que sucede con el carbono, los consumidores tienden a estar enriquecidos en $\delta^{15}\text{N}$ respecto de sus recursos.

Consecuentemente la proporción isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ puede ser considerada como un indicador de la posición trófica de un organismo.

En el presente capítulo, se propone como objetivo la estimación del nivel trófico medio, longitud de cadena y la omnivoría en una laguna de la llanura aluvial del río Paraná Medio mediante la construcción de un modelo de trama trófica. Además, mediante un análisis de isótopos estables cuantificar la fuerza de las interacciones en dicha trama.

4.2. METODOLOGÍA

4.2.1 Muestreos

Se realizaron cuatro muestreos de peces en la laguna 1. Dichos muestreos fueron realizados red de 170 y 80 mm de abertura de malla. Se colectaron las siguientes especies:

Prochilodus lineatus (sábalo), *Ciphocharax platanus* (sabalito), *Brycon orbignanus* (Pirapitá), *Leporinus obtusidens*, *Schizodon borellii* (boga), *Pterodoras granulosus* (armado), *Pimelodus maculatus* (amarillo), *Hoplias malabaricus* (tararira), *Salminus brasiliensis* (dorado), *Ageneiosus brevifilis* (manduvé), *Pseudoplatystoma reticulatum* (surubí).

El procesamiento de las muestras siguió el protocolo descrito en el capítulo III.

4.2.2 Análisis de datos.

Se construyó un modelo de trama binaria utilizando información disponible en la literatura sobre hábitos alimentarios de las especies arriba mencionadas (Tabla 4.1).

Tabla 4.1: Relaciones tróficas determinadas mediante revisión bibliográfica.

Taxa	Datos de dieta	Fuente bibliográfica
Oligochaeta-Naididae (invertebrado)	Materia orgánica del sedimento (MOPS), Epifiton	(Mc Elhone, 1980; Harper y col., 1981)
Insecta-Diptera- Chironominae (larvas) (invertebrado)	MOPS, Epifiton	(Henriques-Oliveira y col., 2003; Motta y Uieda, 2004; Galizzi y col., 2012)
Crustacea-Amphipoda- <i>Hyaella curvispina</i> (invertebrado)	Epifiton, MOPS y macrófitas	(Saigo y col., 2009)
Crustacea-Decapoda- <i>Trichodactylus borellianus</i> (invertebrado)	Epifiton, macrófitas, Naididae, Chironominae, <i>H. curvispina</i>	(Azevedo-Carvalho y col., 2011)
Crustacea-Decapoda- <i>Macrobrachium borellii</i> (invertebrado)	Epifiton, macrófitas, Naididae, Chironominae	(Collins y Paggi, 1998; Collins y col., 2007)
Crustacea-Decapoda- <i>Palaemonetes argentinus</i> (invertebrado)	Epifiton, macrófitas, Naididae, Chironominae	(Collins, 1999; Collins y col., 2007)
Mollusca- Gastropoda- <i>Pomacea canaliculata</i> (invertebrado)	MOPS, epifiton, macrófitas, Naididae, Chironominae	(Cazzaniga y Estebenet, 1984; Estebenet, 1995)
Bivalvia-Mytilidae- <i>Limnoperna fortunei</i> (invertebrado)	Seston	(Rojas Molina y col., 2010)
Insecta-Odonata- Libellulidae (ninfas)	Oligochaeta, Chironominae, Crustacea	(Corbet, 1999)
Hirudinea (invertebrado)	Naididae, Chironominae, <i>P. canaliculata</i>	(Ringuelet, 1972; Cross, 1976; Guimarães y col., 1984; Ringuelet, 1985; Sawyer, 1986; Damborenea y Gullo,

		1996)
<i>Leporinus obtusidens</i> (Pez)	Macrófitas, <i>L. fortunei</i>	(Oliveros y Parma, 1985; Montalto y col., 1999; Penchaszadeh y col., 2000; García y Montalto, 2006)
<i>Pimelodus maculatus</i> (Pez)	Naididae, Chironominae, <i>H. curvispina</i> , <i>P.</i> <i>argentinus</i> , <i>M. borellii</i> , <i>T.</i> <i>borellianus</i> , Hirudinea, <i>L.</i> <i>fortunei</i>	(Bonetto y col., 1963; Baiz y Cabrera, 1968; Alonso, 1978; Oliva y col., 1981)
<i>Pseudoplatystoma</i> <i>reticulatum</i> (Pez)	<i>Prochilodus lineatus</i> , <i>P.</i> <i>maculatus</i> , <i>C. platanus</i> , <i>Salminus brasiliensis</i>	(Ringuelet y col., 1967)
<i>Pterodoras granulosus</i> (Pez)	Epifiton, macrófitas, <i>L.</i> <i>fortunei</i>	(Panatieri y Del Barco, 1981; Ferriz y col., 2000; García y Montalto, 2006; Agostinho y col., 2009)
<i>Salminus brasiliensis</i> (Pez)	<i>M. borellii</i> , Libellulidae ninfas, <i>P. lineatus</i> , <i>C.</i> <i>platanus</i> , <i>Ageneiosus</i> <i>brevifilis</i> , <i>H. malabaricus</i> , <i>P. maculatus</i> , <i>L. obtusidens</i>	(Fuster De Plaza, 1950; Sverlij y Spinach, 1986; Rossi, 1989; Del Barco, 1990)
<i>Schizodon borellii</i> (Pez)	Macrófitas, <i>L. fortunei</i>	(Dos Santos, 1981; Resende y col., 1998 ; Hahn y col., 2004; Casciotta y col., 2005; Esper Amaro de Faria y Benedito, 2011)
<i>Prochilodus lineatus</i> (Pez)	MOPS, Epifiton	(Emiliani y Brandi, 1972; Bowen y col., 1984)
<i>Ciphocharax platanus</i> (Pez)	MOPS	(Oliveros, 1980)
<i>Brycon orbignanus</i>	Macrófitas	(Thormählen De Gil, 1949;

(Pez)		Panatieri y Del Barco, 1982)
<i>Hoplias malabaricus</i>	<i>M. borellii</i> , <i>P. lineatus</i> . <i>L.</i>	(Oliveros y Rossi, 1991;
(Pez)	<i>obtusidens</i> , <i>P. maculatus</i> , <i>S. brasiliensis</i>	Bistoni y col., 1995; Bistoni y col., 1996; Carvalho y col., 2002)
<i>Ageneiosus brevifilis</i>	<i>P. lineatus</i> , <i>P. maculatus</i> ,	(Ringuelet y col., 1967;
(Pez)	<i>C. platanus</i>	Oliveros y Del Barco, 1991)

Debido a que una correcta selección de la línea de base es crucial a los fines de determinar niveles tróficos, realizamos una selección de modelo para decidir qué fuentes incluir en la trama. A partir del modelo completo, se generaron modelos reducidos (con una fuente menos que modelo completo). Cada modelo reducido fue evaluado con el criterio de información de la desviación (DIC por sus siglas en inglés), el cual fue calculado con el paquete IsoWeb (Kadoya y col., 2012). El modelo reducido con menor DIC (siempre y cuando sea menor que el DIC del modelo completo) se tomó como “nuevo” modelo completo. El proceso se repitió hasta que la eliminación de ningún modelo reducido presentó un menor DIC.

Utilizando este modelo de trama, se agruparon las especies en trofo-especies siguiendo el método sugerido por Zeug y Winemiller (1999). Este método estima la similitud trófica entre las especies considerando sus presas y predadores de manera aditiva. Dicha similitud es expresada con el índice de Jaccard cuyo valor límite para la delimitación de grupos es 0,5.

La estimación de la fuerza de las interacciones tróficas fue realizada mediante el paquete de R “IsoWeb”. Este paquete, mide simultáneamente las interacciones tróficas de toda una trama utilizando información de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de cada fuente y consumidor. El factor de enriquecimiento trófico (FET) que se utilizó para el carbono fue de 0,4‰ y para el nitrógeno de 3,4 ‰ (Post 2002b).

Estimación de parámetros de la trama:

Se utilizaron dos tipos de tramas para estimar los parámetros: la trama binaria, en la que las interacciones tróficas no están pesadas y la trama pesada, en la que la fuerza de dichas interacciones es medida.

El nivel trófico (NT) del consumidor i fue medido mediante la siguiente fórmula (Williams y Martinez, 2004):

$$NT_i = \sum_{j=1}^n NT_j P_{ji}$$

Donde NT_i es el nivel trófico de la especie i , NT_j es el nivel trófico del recurso j y P_{ij} es la proporción a la que el recurso j contribuye a la dieta de la especie i . En el caso de la trama binaria P_{ij} fue calculado como:

$$P_{ji} = n_i^{-1}$$

Donde n_i es el número de recursos que contribuyen a la especie i .

En el caso de la trama pesada, P_{ji} fue calculado utilizando el paquete R IsoWeb.

En nivel trófico medio de la trama fue medido como el promedio de los niveles tróficos de los consumidores.

La omnivoría del consumidor i fue medida como la desviación estándar de los niveles tróficos de sus recursos. La omnivoría de la trama fue calculada como el promedio de la omnivoría de todos los consumidores.

La longitud de cadena fue estimada como el máximo nivel trófico medido en la trama. La estimación realizada a partir de la trama binaria se denominará en adelante Longitud de Cadena Binaria (LCB). La estimación realizada en base a la trama pesada será referida en adelante como Longitud de Cadena Pesada (LCP).

Debido a que la construcción de modelos de trama y la medición de la fuerza de las interacciones requieren grandes esfuerzos, la longitud de cadena es más comúnmente medida utilizando el factor de enriquecimiento trófico del $\delta^{15}\text{N}$ (Post, 2002). A fin de simplificar la comparación con otros estudios realizados, se realizó una estimación adicional de la longitud de cadena, en adelante referida como Longitud de Cadena Simplificada (LCS):

$$LCS = \lambda - \{ \delta^{15}\text{N}_{\text{tp}} - [\delta^{15}\text{N}_{\text{base1}} * \alpha + \delta^{15}\text{N}_{\text{base2}} * (1 - \alpha)] \} / 3.4$$

Donde $\delta^{15}\text{N}_{\text{base1}}$ y $\delta^{15}\text{N}_{\text{base2}}$ son los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los organismos utilizados como línea de base. En el presente estudio, las especies *P. canaliculata* y *L. fortunei* fueron utilizadas como línea de base ya que la primera es un consumidor primario de recursos litorales mientras que la segunda es consumidor primario de recursos pelágicos λ es el nivel trófico de los organismos utilizados como línea de base. $\delta^{15}\text{N}_{\text{tp}}$ es el valor de

$\delta^{15}\text{N}_{\text{tp}}$ del depredador tope. Asimismo, α es un coeficiente calculado de la siguiente forma:

$$\alpha = (\delta^{13}\text{C}_{\text{TP}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{base1}}) / (\delta^{13}\text{C}_{\text{base1}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{base2}})$$

Donde $\delta^{13}\text{C}_{\text{TP}}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{base1}}$ y $\delta^{13}\text{C}_{\text{base2}}$ son los valores $\delta^{13}\text{C}$ del depredador tope, *P. canaliculata* y *L. fortunei*, respectivamente.

4.3 RESULTADOS

El proceso de selección de modelo nos llevó a excluir tanto a las macrófitas C_3 como a las C_4 como fuentes basales relevantes (Tabla 4.2).

Tabla 4.2: Selección de modelo por eliminación. C_3 , C_4 y MOPS se refieren a macrófitas C_3 , macrófitas C_4 y materia orgánica particulada del sedimento, respectivamente. DIC= *Deviance information criterion*.

Modelo	DIC
Todas las Fuentes incluidas	1404,63
C_3 excluidas	1233,32
C_4 excluidas	1390,03
Seston excluidas	1233,61
Epifiton excluido	1332,75
MOPS excluida	1344,25
C_3 y seston excluidos	1096,73
C_3 y MOPS excluidos	1100,87
C_3 y epiphyton excluidos	1165,01
C_3 y C_4 excluidas	588,33
C_3 , C_4 y seston excluidos	1018,50
C_3 , C_4 y MOPS excluidos	1095,20
C_3 , C_4 y epifiton excluidos	1096,47

El método de agrupación de especies aplicado generó las siguientes trofo-especies:

Colectores recolectores: Naididae, Chironominae y *Hyaella curvispina*.

Depredadores invertebrados: Libellulidae, *P. argentinus* y *M. borellii*.

Peces detritívoros: *P. lineatus*, *C. platanus* y *B. orbignanus*.

Peces generalistas: *S. borellii*, *P. granulatus* y *L. obtusidens*.

Peces depredadores: *H. malabaricus* y *S. brasiliensis*.

Grandes Siluriformes: *A. brevifilis* y *P. reticulatum*.

Los siguientes taxa permanecieron desagrupados: *P. maculatus*, Hirudinea, *T. borellianus*, *P. canaliculata* y *L. fortunei* (Fig. 4.1)

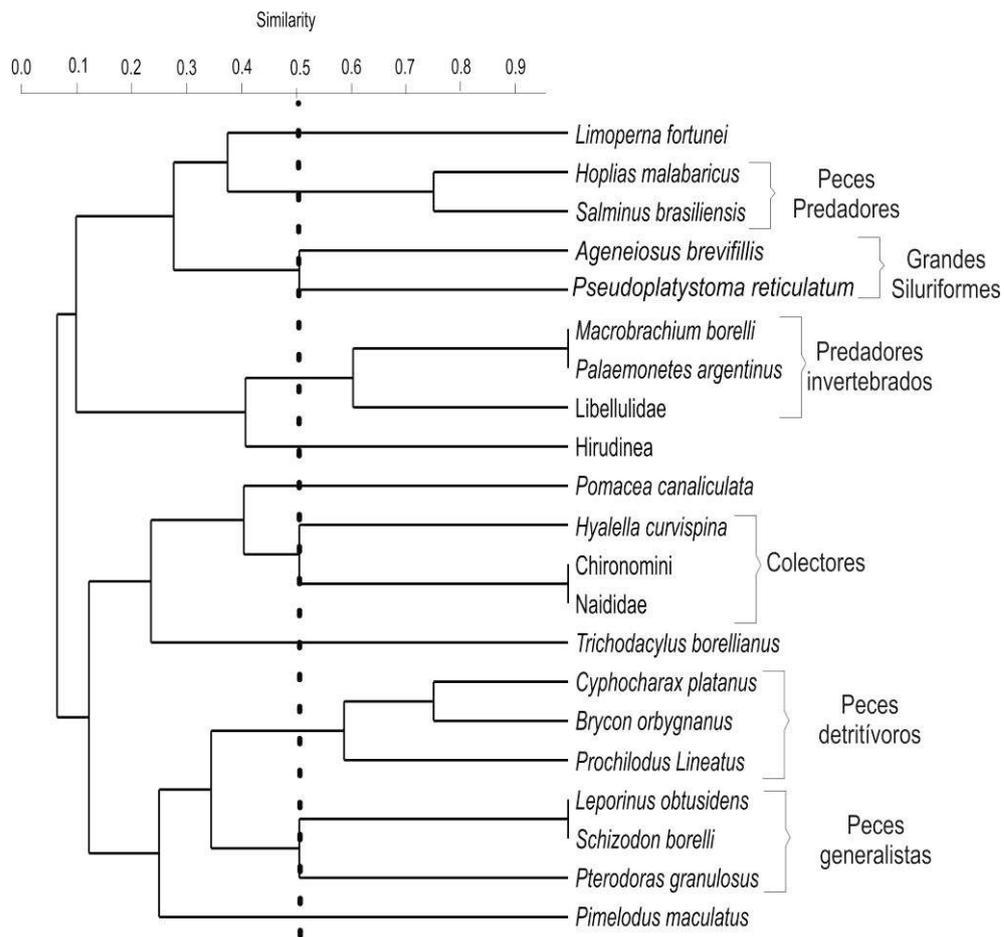


Fig. 4.1: Dendrograma representando la similitud trófica (índice de Jaccard) entre los taxa analizados según el modelo seleccionado en base a información isotópica. La línea punteada vertical marca el límite de similitud entre trofo-especies.

En general, las interacciones entre cada consumidor y sus respectivos recursos fueron similares. No obstante, algunos depredadores presentaron interacciones desiguales. Por

ejemplo, los peces detritívoros fueron el principal recurso para los grandes Siluriformes y los peces depredadores (particularmente para los Siluriformes) (Fig. 4.2).

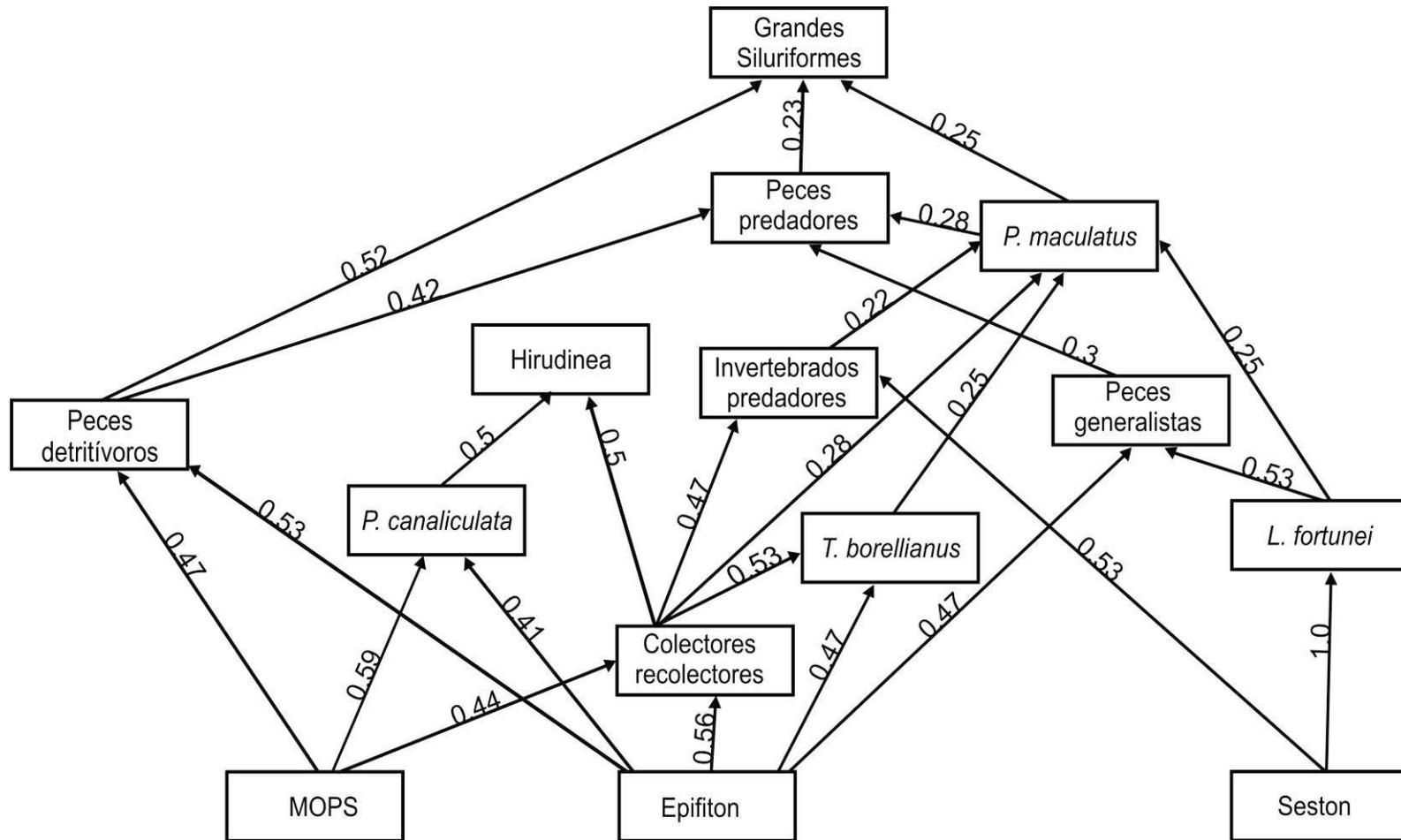


Figura 4.2: Modelo de trama trófica de la llanura aluvial del río Paraná Medio. Los números sobre las flechas indican la fuerza de las interacciones tróficas

Las estimaciones del nivel trófico medio y omnivoría en la trama binaria y en la trama pesada fueron similares. Por el contrario las estimaciones de la longitud de cadena en la trama binaria fueron mayores que en la trama pesada. Asimismo, la longitud de cadena simplificada resultó ser menor que las demás estimaciones (Tabla 4.3).

Tabla 4.3: Parámetros de las tramas tróficas binaria y pesada. NT= nivel trófico medio, LC= Longitud de cadena, LCB= Longitud de cadena binaria, LCP= Longitud de cadena pesada, LCS= Longitud de cadena simplificada.

	NT medio	Omnivoría	LC		
			LCB	LCP	LCS
Trama binaria	2,67	0,36	4	-	-
Trama pesada	2,63	0,35	-	3,66	3,41

4.4 DISCUSIÓN

La similitud entre las estimaciones realizadas a partir de las tramas binaria y pesada en relación al nivel trófico medio y a la omnivoría se debe a que la trama binaria asume que todas las interacciones entre un consumidor y sus recursos son equivalentes. A su vez, la estimación de la fuerza de las interacciones en la presente trama corrobora, en términos generales, este supuesto. Resultados similares fueron reportados por Williams y Martínez (2004) para diversos ambientes.

La prevalencia de interacciones de fuerza similar en la trama puede ser resultado de las características del sistema en estudio. Desde otra perspectiva, la similitud de fuerzas entre las interacciones tróficas, puede plantearse en términos de una escasez de interacciones extremadamente fuertes. Dichas interacciones, pueden disminuir la resiliencia de la trama al implicar un alto grado de dependencia entre determinados consumidores y recursos (McCann y col., 1998; Maser y col., 2007). En un sistema como el de la llanura aluvial del río Paraná Medio, en el que la disponibilidad de recursos, como la composición de ensamblajes es temporalmente variable, principalmente como resultado de las variaciones hidrológicas y estacionales, la escasez de interacciones tróficas fuertes puede ser determinante para la persistencia de las comunidades. Este hecho parece reflejarse en la gran plasticidad trófica de los peces de grandes ríos tropicales como el Amazonas. Goulding y col., (1988) ha comparado el

ensamble de peces de este río con una orquesta en la que cada especie toca un instrumento pero, de ser necesario, puede tocar otros.

La estimación de nivel trófico medio y omnivoría en el presente estudio, son similares a las reportadas para otros sistemas. Williams y Martínez (2004) realizaron estimaciones del nivel trófico medio y omnivoría de nueve tramas de diferentes sistemas, incluyendo ambientes marinos, estuarios, praderas y desiertos. En aquel estudio los niveles tróficos medios variaron entre 2,03 y 2,89, (excepto el del ambiente desértico en el que fue de 4,11). Los valores de omnivoría fueron similares a los aquí reportados. De manera que el presente estudio aporta más evidencia de que los niveles tróficos medios y grados de omnivoría serían similares en diferentes ecosistemas.

Por otra parte, la estimación de longitud de cadena difirió entre las tramas binaria y pesada. Esto se debe a que mientras el nivel trófico medio y la omnivoría son estimaciones que involucran todos los componentes de una trama, la longitud de cadena involucra únicamente a los depredadores tope. De esta manera, la particularidad de estos consumidores puede invalidar el supuesto de que las interacciones entre el consumidor y sus recursos son iguales. Efectivamente en la trama estudiada, los depredadores tope presentaron una interacción más fuerte con su presa de menor nivel trófico. Este resultado no es sorprendente, dado que la ineficiencia energética de las transferencias tróficas hace suponer que los consumidores primarios sean los componentes más abundantes en cualquier sistema. De hecho, varios autores han sugerido que los peces detritívoros (especialmente *P. lineatus*), son los más abundantes en el río Paraná Medio (estudios compilados en Iriondo y col., 2007). Como resultado de esto, la asunción de que las interacciones son equivalentes implicaría una sobre estimación de la longitud de cadena en este sistema.

La longitud de cadena estimada a partir de la trama pesada fue mayor a la LCS (0,25 niveles tróficos más larga). Este hecho puede deberse a que LCS se basa únicamente en las proporciones de isótopos sin considerar información adicional sobre hábitos alimentarios de las especies. Por este motivo LCS es altamente sensible al FET $\delta^{15}\text{N}$. A pesar de que el FET más utilizado es 3,4‰ (Post, 2002), es posible que en niveles tróficos inferiores, dicho factor sea menor. Por ejemplo, Cremona y col. (2010) estimaron que el FET $\delta^{15}\text{N}$ para invertebrados bentónicos sería de 1,5-1,8‰. Una sobreestimación del FET implicaría una subestimación de la longitud de cadena.

A pesar de las diferencias entre LCS y LCP ambas estimaciones sugieren que la longitud de cadena en la llanura aluvial de río Paraná Medio sería de alrededor de 3,5

niveles tróficos. Dado que estudios previos realizados en grandes ríos han reportado longitudes de cadena entre 2,6 y 5 niveles tróficos (Jepsen y Winemiller, 2002; Thompson y Townsend, 2005; Hoeinghaus y col., 2007; Doi y col., 2009; McHugh y col., 2010; Sabo y col., 2010), la longitud de cadena en el sistema del río Paraná es relativamente corta. No parece probable que la longitud de cadena en el río Paraná Medio esté limitada por la productividad o por el tamaño del ecosistema como lo señalan para otros sistemas (Primm, 1982; Post y col., 2000). La estabilidad de los sistemas ha sido propuesta también como un promotor de la longitud de cadena. Dicha hipótesis se basa en el hecho de que las cadenas largas son menos resilientes y por lo tanto es esperable que en ambientes sujetos a disturbios frecuentes las cadenas sean más cortas (Sabo y col., 2009). Es posible entonces, que las fluctuaciones periódicas en el nivel hidrométrico, y la consecuente variación en la disponibilidad de recursos, juegue un rol importante limitando la longitud de cadena en este sistema.

4.5 CONCLUSIONES

El proceso de selección de modelos indicó que las macrófitas no serían una fuente importante en la trama analizada.

Dicha trama presentó un nivel trófico medio de 2,63; una longitud de cadena de 3,66 y una omnivoría de 0,35.

Las fuerzas de las interacciones tróficas fueron aproximadamente homogéneas, de manera que las estimaciones basadas en la trama binaria y aquellas basadas en la trama pesada fueron similares.

CONCLUSIONES GENERALES

El primer objetivo general de la tesis fue evaluar si los ensamblajes bentónicos de sistemas río-laguna presentan caracteres biológicos diferentes y como son estructurados. Los resultados de la presente tesis nos permiten concluir que los diferentes ambientes del sistema del río Paraná Medio presentan ensamblajes caracterizados por diferentes sets de rasgos biológicos. En general, los ambientes situados más interiormente en la llanura de inundación presentaron ensamblajes caracterizados por rasgos típicos de estrategias *r* (menor tamaño corporal y estadios de diapausa). Por otra parte, los ensamblajes de ambientes más cercanos al cauce principal se caracterizaron por tamaños corporales mayores y adaptaciones a la alta velocidad de la corriente (ventosas, ganchos tarsales, etc.). Estos resultados permiten plantear la hipótesis de un gradiente *r-K* a lo largo de la dimensión lateral del río Paraná Medio. Actualmente dicha hipótesis está siendo abordada por el equipo de investigación del laboratorio de bentos del Instituto Nacional de Limnología. Al respecto, se están realizando muestreos de invertebrados bentónicos a una mayor escala espacial (30 ambientes distribuidos en dos grandes unidades geomorfológicas) que permitirán determinar si los caracteres *r-K* varían a lo largo del eje lateral del río Paraná Medio.

El segundo objetivo general fue determinar las principales fuentes de carbono utilizadas por los invertebrados bentónicos del río Paraná Medio. El análisis de dieta y solapamiento de nicho mostró que el detrito fue el ítem más abundante en la dieta de los invertebrados bentónicos dominantes en el sistema. Asimismo el análisis de proporciones isotópicas mostró que, si bien la materia orgánica del sedimento es una de las fuentes más importantes, la importancia relativa de dichas fuentes puede variar de sistema a sistema y a lo largo del régimen hidrológico. Mientras que las macrófitas C_3 y la materia orgánica del sedimento fueron las fuentes principales en la laguna 1 (la cual se caracterizaba por ser profunda, de conexión permanente al cauce y ATTZ angosta) durante ambas fases hidrológicas, en la laguna 2 (más somera, de conexión temporal y ATTZ amplia), la MOPS fue la fuente principal durante aguas bajas mientras que durante aguas altas el epifiton mostró un mayor importancia. Este resultado nos lleva a la conclusión de que las tramas tróficas del río Paraná Medio pueden ser muy variables tanto temporal como espacialmente. El hecho de que en una laguna pequeña de conexión temporal y amplia zona de transición acuática-terrestre (laguna 2) se obtuvieran los mayores cambios en la importancia relativa de fuentes, lleva a plantear

la hipótesis de que estas características morfológicas determinan la importancia relativa de las fuentes en ambientes leníticos del río Paraná. Dicha hipótesis está siendo abordada actualmente por el equipo de investigación del laboratorio de bentos del Instituto Nacional de Limnología. Al respecto, se han realizado muestreos en 10 ambientes del río Paraná con diferentes características morfológicas. Los resultados de dichos muestreos ayudarán a comprender la relación entre la morfología de los ambientes y la importancia relativa de las fuentes que sustentan sus tramas tróficas.

El tercer objetivo general fue abordar la dimensión vertical de la trama trófica del río Paraná Medio. Los resultados de la presente tesis indican que, a pesar de ser un ecosistema de gran tamaño y productividad, el río Paraná no se caracterizaría por tramas tróficas especialmente largas. Dicho resultado nos lleva a plantear la hipótesis de que los disturbios recurrentes que provoca el pulso de inundación podría ser un factor limitante de la longitud de cadena en este sistema. Actualmente, el equipo de investigación del laboratorio de bentos del Instituto Nacional de Limnología ha iniciado esa línea de investigación. Se han realizado muestreos de peces e invertebrados en 10 ambientes con diferentes características (entre las cuales están la productividad primaria y el tamaño) en dos áreas geomorfológicas con diferente diseño de avenamiento. Los resultados de tales muestreos contribuirán a comprender los factores limitantes de la longitud de cadena en el sistema del río Paraná Medio.

Referencias bibliográficas

- Adis J. y Junk W.J. (2002) *Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: A review*. *Freshw Biol* 47: 711-731.
- Agostinho, C.S.; Marques, E.E.; deOliveira, R.J. y Braz, P.S. (2009) *Feeding ecology of Pterodoras granulosus (Siluriformes, Doradidae) in the Lajeado Reservoir, Tocantins, Brazil*. *Iheringia, Sér. Zool.* 99:301-306
- Alonso, C. (1978) *Estudio del contenido gástrico de Pimelodus clarias maculatus (Lacépède, 1803)(Pisces, Pimelodidae)*. *Iheringia, Sér Zool* 51: 47-61
- Araujo-Lima, C.A.R.M.; Forsberg, B.R.; Victoria, R.y L. Martinelli, (1986) *Energy source for detritivorous fishes in the Amazonia*. *Science* 234: 1256-1258.
- Arcagni M., Campbell L.M., Arribére M., Kyser K, Klassen K., Casaux R., Miserendino M.L. & Ribeiro Guevara S. (2013). *Food web structure in a double-basin ultra-oligotrophic lake in Northwest Patagonia, Argentina, using carbon and nitrogen stable isotopes*. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*, 43(2), 131–142. doi:10.1016/j.limno.2012.08.009
- Azevedo-Carvalho, D.; Collins, P.A. y Debonis, C.J. (2011) *predation ability of freshwater crabs: age and specific preferences in Trichodactylus borellianus*. *J Freshwater Ecol.* 28:573-584
- Baiz, M; Cabrera, S.E. (1968) *Alimentación natural del bagre amarillo (Pimelodus clarias) de la zona de Punta Lara (Río de La Plata)*. *CARPAS/4/Doc Téc*, *FAO* 44:1-8
- Baker, A.S. y McLachlan, A.J. (1979). *Food preferences of tanypodinae larvae (Diptera: Chironomidae)*. *Hydrobiologia* 62: 283-288.
- Bascompte, J.; Melian, C. J. y Sala E. (2005) *Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web*. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 102:5443–5447.
- Beltzer, A.M. y Quiroga, M. (2007). *Birds*. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J. C. y Parma M.J.) Springer, Berlin, Alemania. p 363-378.
- Bistoni, M.A; Haro, J.G. y Gutiérrez, M. (1995) *Feeding of Hoplias malabaricus in the wetlands of Dulce river (Cordoba, Argentina)*. *Hydrobiologia* 316:103-107

- Bistoni, M.A.; Haro, J.G. y Gutiérrez, M. (1996) *Análisis comparativo de la dieta de Hoplias malabaricus y Salminus maxillosus (Pisces: Characidae) en los bañados del río Dulce (Córdoba, Argentina)*. Neotropica 42: 107-108
- Bonetto, A.A; Pignalbieri, C. y Cordiviola, E. (1963) *Ecología alimentaria del "amarillo" y "moncholo" Pimelodus clarias (Bloch) y Pimelodus albicans (Valenciennes) (Pisces, Pimelodidae)*. Physis 24:87-94
- Bowen, S.H; Bonetto, A.A y Ahlegren, M.O. (1984) *Microorganisms and detritus in the diet of a typical Neotropical riverine detritivore, Prochilodus platensis (Pisces, Prochilodontidae)*. Limnol. Oceanogr. 29:1120-1122
- Brand C. y Miserendino M.L. (2014) *Biological traits and community patterns of Trichoptera at two Patagonian headwater streams affected by volcanic ash deposition*. Zoological studies 53:72 doi:10.1186/s40555-014-0072-9
- Brinkhurst, R.O. y Marchese, M.R. (1991). *Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de sud y centro América*, Santo tomé (Argentina).
- Bryce, D. y Hobart, A. (1972) *The biology and identification of the larvae of the Chironomidae (Diptera)*. Entomologist's Gaz 23: 175–217.
- Burks, R. L.; Jeppesen, E. y Lodge, D. M. (2001) *Pelagic prey and benthic predators: impact of Odonate predation on Daphnia*. J N Am Benthol Soc 20: 615-628.
- Butakka, C.M. M.; Ragonha, F.H. y Takeda, A.M. (2014). *Chironomidae larvae (Diptera) of Neotropical floodplain: overlap niche in different habitats*. Braz J Biol 74 (2): 363-370
- Carpenter, S. R. y Kitchell, J. F. (1993). *The trophic cascade in lakes*. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Carvalho, L.N; Velasques Fernandes, C.H. y Sul Moreira, V.S. (2002) *Alimentação de Hoplias malabaricus (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae) no rio Vermelho, Pantanal Sul Mato-Grossense*. Rev bras Zoociências 4:227-236
- Casciotta, J.A; Almirón, A y Bechara, J. (2005) *Peces del Iberá - Hábitat y diversidad*. Fundación Ecos, Corrientes, Argentina.
- Cazzaniga, N. J. y A. L. Estebenet, (1984) *Revisión y notas sobre los hábitos alimentarios de los Ampullariidae (Gastropoda)*. Historia Natural 4:213-224.
- Chevenet, F., Dolèdec, S y Chessel, D. (1994) *A fuzzy coding approach for the analysis of long-termecological data*. Freshwater Biol 31, 295–309.
- Cohen, J. E. y Newman, C.M. (1992) *Community area and foodchain length: theoretical predictions*. Am Nat 138: 1542–1554.

- Collins, P. (1999) *Feeding of Palaemonetes argentinus (Decapoda: Palaemonidae) from an oxbow lake of the Paraná river, Argentina*. J Crust Biol 19:485-492
- Collins, P y Paggi J.C. (1998) *Feeding ecology of Macrobrachium borellii (Nobili) (Decapoda: Palaemonidae) in the flood valley of the River Paraná Argentina*. Hydrobiologia 362:21-30
- Collins, P.; Williner, V. y Giri, F. (2007) *Littoral communities. Macrocrustaceans*. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J. C. y Parma M.J.) Springer, Berlin, Alemania. 277–302.
- Corbet, P.S. (1999) *Dragonflies: Behavior and ecology of Odonata* vol 1. Comstock Publishers Associates, New York.
- Cortés, E. (1998). *A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes*. Can J Fish Aquat Sci 54: 726-738.
- Cousins, S. (1987) *The decline of the trophic level concept*. Trends ecol evol 2:312–316
- Cowles, H.C. (1911) *The causes of vegetational cycles*. Ann Assoc Am Geogr 1(1): 3–20. doi:10.2307/2560843.
- Cremona, F., Planas, D. y Lucotte, M. (2010) *Influence of functional feeding groups and spatiotemporal variables on the $\delta^{15}N$ signature of littoral macroinvertebrates*. Hydrobiologia 647: 51-61
- Cross, W.H. (1976) *A study of predatory rates of leeches on Tubificid worms under laboratory conditions*. Ohio J Sci 76:164-166
- Cummins, K.W. y Klug, M.J. (1979) *Feeding ecology of stream invertebrates*. Annu Rev Ecol Syst 10: 147-172.
- Cummins, K.W. (1973). *Trophic relations of aquatic insects*. Annu Rev Entomol 18: 183-206.
- Cummins, K.W.; Merritt, R.W. y Andrade, P.C.N. (2005). *The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil*. Stud Neotrop Fauna E 40: 71-90.
- Damborenea, M.C. y Gullo, B.S. (1996) *Hirudíneos asociados a la cavidad paleal de Pomacea canaliculata (Lamarck, 1822) (Gasteropoda: Ampulariidae) del balneario Bagliardi, Río de la Plata, Argentina*. Neotropica 42:97-101

- Del Barco, D. (1990) *Alimentación de Salminus maxillosus (Valenciennes, 1840) en distintos ambientes de la provincia de Santa Fe (Pisces, Characidae)*. Rev Asoc Cienc Nat Litoral 21:159-166.
- Delong, M.D. y Thorp J.H. (2006) *Significance of instream autotrophs in trophic dynamics of the Upper Mississippi River*. Oecologia 147: 76-85.
- DeNiro, M.J. y S. Epstein (1981) *Influence of the diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals*. Acta Geochem. Cosmochim. 42: 341-351.
- Doi, H.; Chang, K.H.; Ando, T.; Ninomiya, I.; Imai, H. y Nakano, S.I. (2009). *Resource availability and ecosystem size predict food-chain length in pond ecosystems*. Oikos, 118(1): 138-144.
- Dolédéc, S.; Statzner, B. y Bournard, M. (1999) *Species traits for future biomonitoring across ecoregions: patterns along a human-impacted river*. Freshw Biol 42: 737-758.
- Domínguez, E.D. y Fernández, H.R. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán (Argentina). p 654.
- DosSantos, G.M (1981) *Estudos de alimentação e hábitos alimentares de Schizodon fasciatus (Agassiz, 1829) Rhytiodus microlepis (Kner, 1859) e (Rhytiodus Argenteofuscus Kner, 1859), do Lago Janauacá-Am. (Osteichthyes, Characoidei, Anostomidae)*. Acta Amaz 11:267-284
- Emiliani, F. y Brandi, R. (1972) *Microflora del sábalo (Prochilodus platensis Holmberg) II: microflora del fango y su relación con la nutrición del sábalo*. Rev Lat- Amer Microbiol 13:245-248
- Esper Amaro de Faria, A.C. y Benedito, E. (2011) *Quality and digestibility of food ingested by various trophic fish groups in the Upper Paraná River floodplain*. Int J Trop Biol 59:85-101
- Estebenet, E.L. (1995) *Food and feeding in Pomacea canaliculata (Gastropoda: Ampullaridae)*. The Velliger 38:573-584
- Ezcurra de Drago, I.; Marchese, M.R. y Montalto, L. (2007) *Benthic invertebrates*. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J. C. y Parma M.J.) Springer, Berlin, Alemania. p. 251-276.
- Fellerhoff, C., (2002). *Feeding and growth of apple snail Pomacea lineata in the Pantanal wetland, Brazil-a stable isotope approach*. Isot Environ Healt S. 38: 227-43.

- Ferriz, R.A.; Villar, C.A.; Colautti, D. y Bonetto, C. (2000) *Alimentación de Pterodoras granulosus (Valenciennes) (Pisces, Dradidae) en la baja cuenca del Pata*. Rev Mus Argentino Cienc Nat 2:151-156.
- Forel, F.A. (1892) *Le Léman - Monographie Limnologique*. E. Rouge, Lausanne, Tome I, 543p.
- Fry, B. (2006) *Stable Isotope Ecology*. Springer, New York.
- Fuster De Plaza, M.L. (1950) *Una contribución al conocimiento del dorado (Salminus maxillosus)* Rev Mus La Plata VI Sec. Zool:171-214
- Galizzi, M.C.; Zilli, F.L. y Marchese, M.R. (2012) *Diet and functional feeding groups of Chironomidae (Diptera) in the Middle Paraná River floodplain (Argentina)*. Iheringia, Sér Zool 102:117-121.
- García, M. y Montalto, L. (2006) *Los peces depredadores de Limnoperma fortunei en los ambientes colonizados*. In: Damborenea D (ed) *Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano*. Edulp, La Plata, pp 111-127
- Gonzalez Sagrario, M.; Balseiro, E.; Ituarte, R. y Spivak, E. (2009). *Macrophytes as refuge or risk area for zooplankton: A balance set by littoral predacious macroinvertebrates*. Freshw Biol 54: 1042-1053.
- Gotelli, N.J. (2000) *Null model analysis of species co-occurrence patterns*. Ecology 81: 2606-2621.
- Gotelli, N.J. y Entsminger, G.L. (2005). *Ecosim: Null models software for ecology*. Version 7.72. Acquired Intelligence Inc y Kesey- Bear
- Gotelli, N.J. y Graves G.R. (1996). *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Gouin, F.J., (1959) *Morphology of the larval head of some Chironomidae (Diptera, Nematocera)*. Smithson misc Collns 137:175–201.
- Gould, S.J. (1980). *The promise of paleobiology as a nomothetic, evolutionary discipline*. Paleobiology 6:96–118.
- Goulding, M., Carvalho, M. L., & Ferreira, E. G. (1988). *Rio Negro: Rich life in poor water: Amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities*. The Hague.
- Grime, J.P. (1974) *Vegetation classification by reference to strategies*. Nature, 250, 26–31.

- Guimarães, C.; Souza, C.P.; Consoli, A.G.B. y Soares, D.M. (1984) *Controle biológico: Helobdella triserialis lineata (Hirudinea: Glossiphonidae) sobre Biomphalaria straminea e Biomphalaria tenagophila (Mollusca: Planorbidae), em laboratório*. Rev saúde pulbl S Paulo 18:476-486
- Hahn, N.S.; Fugi, R y Andrian, I.F. (2004) *Trophic ecology of the fish assemblages*. In: Thomaz, S.M.; Agostinho, A. A. y Hahn, N. S. (ed) *The Upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, pp 247-269.
- Hamilton, S.K.; Lewis, W.M. y Sippel, S.J. (1992) *Energy sources for aquatic animals in the Orinoco River floodplain: evidence from stable isotopes*. Oecologia 89 324–330
- Hamilton, S.K.; Sippell, S.J. y Bunn S.E. (2005) *Separation of algae from detritus for stable isotope or ecological stoichiometry studies using density fractionation in colloidal silica*. Limnol Oceanogr Methods 3,149-157.
- Harper, R.M.; Fry J.C. y Learner M.A. (1981) *Digestion of bacteria by Nais variabilis (Oligochaeta) as established by autoradiography* .Oikos 36:211-218
- Haybach, A.; Scholl, F.; König, B. y Kohmann, F. (2004) *Use of biological traits for interpreting functional relationships in large rivers*. Limnologica 34: 451-459.
- Henriques-Oliveira A.L.; Nessimian J.L. y Dorvillé, L.F.M. (2003) *Feeding habits of Chironomid Larvae (Insecta: Diptera) from a stream in the floresta da Tijuca, Rio de Janeiro, Brazil*. Braz J Biol 63:269-281
- Herwig, B.R.; Wahl, D. H.; Dettmers, J. M y Soluk, D. A. (2007) *Spatial and temporal patterns in the food web structure of a large floodplain river assessed using stable isotopes*. Can J. Fish and Aq Sci 64: 495-508.
- Hoeinghaus, D.J; Winemiller, K.O. y Agostinho, A.A. (2007) *Landscape-Scale Hydrologic Characteristics Differentiate Patterns of Carbon Flow in Large-River Food Webs*. Ecosystems 10:1019–1033
- Hunt, R,J; Jardine, T.D.; Hamilton, S.K y Bunn, S.E (2011) *Temporal and spatial variation in ecosystem metabolism and food web carbon transfer in a wet-dry tropical river*. Freshw Biol 57, 435-450.
- Hutchinson, G.E. (1957) *Concluding remarks*. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22:415-427.

- Inger, R. y Colwell, R.K. (1977) *Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand*. Ecol Monogr 47:229-253.
- Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J. (2007) *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg
- Iron, G. y Adis J.1979. Evolução das florestas amazônicas inundadas, de igapó - um exemplo do rio Tarumã mirim. Acta Amazonica, 9: 299-303.
- Irons, J.G III; Oswood, M.W; Stout, R.J. y Pringle C.M. (1994) *Lattitudinal patterns in leaf breakdown. Is temperature really important?* Freshw Biol 32: 401-411
- Jardine, T.D.; Curry, R.A.; Heard, K.S. y Cunjak, R.A. (2005) *High fidelity: isotopic relationship between stream invertebrates and their stomach contents*. J N Am Benthol Soc 24:290–299.
- Jepsen, D.B. y Winemiller, K.O. (2002) *Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios*. Oikos 96:46-55
- Jepsen, D.B. y Winemiller, K.O. (2008) *Basin geochemistry and isotopic ratios of fishes and basal production sources in four neotropical rivers*. Ecol Freshw Fish 16, 267-281.
- Junk, W.J.; Bayley, P.B. y Sparks, R.E. (1989) *The flood pulse concept in river-floodplain systems*. Can Fish Aquat Sci Spec Publ 106:110–127
- Junk, W.J. y Wantzen, K.M. (2004) a. *The Flood Pulse Concept: New Aspects, Approaches, and Applications - an Update*. En: *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*. (Eds.: Welcomme, R. y Petr, T) FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok. RAP Publication 2004/16., 117-149.
- Junk, W y Wantzen, K.M. (2004) b. *Proceedings of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries vol 2*. FAO, Phnom Penh
- Kadoya, T; Osada, Y. y Takimoto, G. (2012) *IsoWeb: A Bayesian Isotope Mixing Model for Diet Analysis of the Whole Food Web*. PLoS ONE 7 doi:10.1371/journal.pone.004105
- Kitching, R. L. (1987) *Spatial and temporal variation in food webs in water-filled treeholes*. Oikos 48:280-288.
- Lamberti, G. A., y Resh V. H. (1983) *Stream periphyton and insect herbivores: an experimental study of grazing by a caddisfly population*. Ecology 64:1124-1135.
- Lawton, J.H. (1999) *Are there general laws in ecology?* Oikos 84, 177–192

- Leigh, C.; Buford, M.A.; Sheldon, F. y Bunn, S.E. (2010) *Dynamic stability in dry season food web within tropical rivers*. Mar Freshwater Res 61: 357-368
- Lindeman, R.L. (1942) *The trophic-dynamic aspect of ecology*. Ecology 23:399-418
- Lochhead, G. y Learner, M.A. (1983) *The effect of temperature on asexual population growth on three species of Naididae (Oligochaeta)*. Hydrobiología 98:107-112.
- Loden, M. (1981) *Reproductive ecology of Naididae (Oligochaeta)*. Hydrobiologia 83: 115-123.
- Lopretto, E. C. y G. Tell (dir.). 1995. Ecosistemas de aguas continentales. Métodos para su estudio, Tomos I, II y III. Ediciones Sur.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. (1967) *La teoría de la biogeografía de islas*. Princeton, New Jersey: Presión de la universidad de Princeton.
- Margalef, R. (1957) *La teoría de la información en ecología*. Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona, XXXII (13). Barcelona. Martinez, N. (1991) *Artifacts or atnoutes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web*. Ecol Monogr 61:367-392
- Maser, G.L.; Guichard, F. y McCann, K. (2007) *Weak trophic interactions and the balance of onriched metacommunities*. J Theor Biol 247:337-345
- Mc Elhone, M.J. (1980) *Some factors influencing the diet of coexisting, benthic, algal grazing Naididae (Oligocheta)*. Can J of Zool 58:481-487
- McCann, K; Hastings, A; Huxel, G.R. (1998) *Weak trophic interactions and balance of nature*. Nature 395:795-798
- McGill, J.B; Enquist, B.J.; Weiher E. y Westoby M. (2006) *Rebuilding community ecology from functional traits*. Trends in Ecology and Evolution 21: 178-185.
- McHugh, P.A.; McIntosh, A.R. y Jellyman, P.G. (2010) *Dual influences of ecosystem size and disturbance on food chain length in streams*. Ecol lett 13(7): 881-890
- Medeiros, E.S.F y Arrington, A.H. (2010) *Alloctonous and autochtonous carbon sources for fish in floodplain lagoons of an Australian dryland river*. Environ Biol Fish 90: 1-17.
- Merritt, R.W. y Cummins, E. (1996) *An introduction to aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing, Dubuque.
- Meysman, F.J.R.; Middleburg J.J. y Heip C.H.R., (2006). *Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea*. Tren. Ecol. Evol. 21: 688-695.

- Minagawa, M. y Wada, E. (1984) *Stepwise enrichment of 15N along food chains: further evidence and the relation between 15N and animal age*. *Geochem. Cosmochim. Acta* 48: 1135-1140
- Montalto, L.; Oliveros, O.B.; Ezcurra De Drago, I. y Demonte, L.D. (1999) *Peces del río Paraná Medio predadores de una especie invasora: Limnoperna fortunei (Bivalvia, Mytilidae)*. *Revista FABICIB* 3 85-101
- Motta, R.L. y Uieda, V.S. (2004) *Diet and trophic groups of an aquatic insect community in a tropical stream*. *Braz J Biol* 64 809-817
- Mulholland, P.J.; Elwood, J.W.; Newbold, J.D. y Ferren, L.A. (1985). *Effect of a leaf-shredding invertebrate on organic matter dynamics and phosphorus spiralling in heterotrophic laboratory streams*. *Oecologia* 66 199-206.
- Oliva, A.; Ubeda, C.A.; Vignes, I.E. y Uriondo, A. (1981) *Contribución al conocimiento de la ecología alimentaria del bagre amarillo (Pimelodus maculatus) (Lacépède 1803) del Río de la Plata (Pisces, Pimelodidae)*. *Com Mus Arg Cienc Nat "B Rivadavia"*, Ecol 1:31-50.
- Oliveira, A. C. B., Martinelli, M. A.; Moreira, M. Z.; Soares, M. G. M.; y Cyrino, J. E. P. (2006) *Seasonality of energy sources of Colossoma macropomum in a floodplain lake in the Amazon – lake Camaleão, Amazonas, Brazil*. *Fisheries Manag Ecol* 13: 135–142.
- Oliveros, O.B. (1980) *Campaña Limnológica “Keratella I” en el río Paraná Medio: aspectos tróficos de los peces de ambientes leníticos*. *Ecología* 4:115-126
- Oliveros, O.B. y Del Barco, D.M. (1991) *Aspectos de la biología de Ageneiosus valenciennesi (Pisces, Ageneiosidae)*. *Rev Asoc Cienc Nat Litoral* 22:45-53
- Oliveros, O.B. y Parma, M.J. (1985) *Observaciones sobre el comportamiento alimentario de juveniles de Leporinus obtusidens (Pisces, Anostomidae) en condiciones experimentales*. *Bol Asoc Arg Acuicult* 1:3-6
- Oliveros, O.B. y Rossi, L.M. (1991) *Ecología trófica de Hoplias malabaricus malabaricus (Pisces, Erythrinidae)*. *Rev Asoc Cien Nat Lit* 22:55-68
- Paggi, S. y Paggi, J. (2007) *Zooplankton*. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J. C. y Parma M.J.) Springer, Berlin, Alemania. p. 227-250
- Paira, A. y Drago, E. (2007) *Origin, Evolution, and Types of Floodplain Water Bodies*. En: *The Middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland* (Eds.:

- Iriondo, M.H.; Paggi, J.C., Parma, M.J.). Springer-Verlag, Berlin, Alemania pp 305–326.
- Palmer, C.; O'keeffe, J.; Palmer, A.; Dunne, T. y Radloff, S. (1993) *Macroinvertebrate functional feeding groups in the middle and lower reaches of the Buffalo River, eastern Cape, South Africa. I. Dietary variability*. Freshw Biol 29 (3) 441-453.
- Panatieri, A.E y Del Barco, D. (1981) *Peces de la provincia de Santa Fe, N°9 Peces Omnívoros preferentemente de fondo, de verano. Armado gallego (Pterodoras granulosus)*. CYTA, MIN Agricy Ganad Santa FE Argentina 25:21- 23
- Panatieri, A.E. y Del Barco, D. (1982) *Peces de la provincia de Santa Fe. 12. Peces omnívoros de media agua y superficie de verano. Salmón (Brycon orbygnianus)*. CYTA, Min Agric y Gan Santa Fe, Argentina, 29
- Parnell, A.; Inger, R.; Bearhop, S. y Jackson, A. L. (2010) *Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation*. PLoS One 5, e9672.
- Penchaszadeh, P.E.; Darrigran, G.; Angulo, C.; Averbuj, A.; Brögger. M.; Dogliotti, A. y Pérez, N. (2000) *Predation of the invasive freshwater mussel Limnoperna fortunei (Dunker, 1857) (Mytilidae) by the fish Leporinus obtusidens Valenciennes, 1856 (Anostomidae) in the Rio de la Plata, Argentina*. J Shelfish Res 19:229-231
- Phillips, D.L. y Gregg, J.W. (2003) *Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources*. Oecologia (Berlin) 136, 261–269.
- Pimm, S.L. (1982) *Food webs*. Chapman y Hall, London
- Post, D.M. (2002a) *The long and short of food-chain length*. Trends ecol evol 17:269–277
- Post, D.M. (2002b) *Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions*. Ecology 83:703-718
- Post, D.M.; Pace, M.L. y Hairston, N.G. (2000) *Ecosystem size determines foodchain length in lakes*. Nature 405:1047–1049
- Post, D.M.; Layman, C.A.; Arrington, D.A.; Takimoto, G; Quattrochi, J. y Montaña, C. (2007) *Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses*. Oecologia 152:179-189.

- Pringle, C.M. y Hamazaki, T. (1998) *The Role of Omnivory in a Neotropical Stream: Separating Diurnal and Nocturnal Effects*. Ecology 79:269-280.
- Pringram, M. A.; Collier, K. J.; Hamilton, D. P.; David, B.O. y Hicks, B.J. (2012) *Carbon Sources Supporting Large River Food Webs: A Review of Ecological Theories and Evidence from Stable Isotopes*. Freshw rev 5: 85-103
- Ramirez, A. y Gutierrez-Fonseca, P. E. (2014) *Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature*. Rev Biol Trop 62 : 155-167.
- Reid, M.A.; Delong, M.D. y Thoms, M.C. (2011) *The influence of hydrological connectivity on food web structure in floodplain lakes*. Riv Res Appl 28:827–844.
- Resende, E.K.; Pereira, R.A.C. y Almeida, V.L.L. (1998) *Peixes herbívoros da Planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil*. Corumbá Boletim de Pesquisa 10: 24p
- Resh, V.H.; Hildrew, A.G.; Statzner, B. y Townsend, C.R. (1994) *Theoretical habitat templates, species traits, and species richness – a synthesis of long-term ecological research on the Upper Rhone river in the context of concurrently developed ecological theory*. Freshw Biol 31, 539–554.
- Reynaga, M. C. (2009) *Hábitos alimentarios de larvas de Trichoptera (Insecta) de una cuenca subtropical*. Ecol Austral 29:207-214.
- Reynaga, M.C. y Dos Santos D.A (2012) *Biological traits of macroinvertebrates from subtropical streams: patterns along spatial-temporal environmental gradients*. Ecol austral, 22: 112-120.
- Ringuelet, R.A. (1972) *Nuevos taxa de hirudíneos Erpobdelloideos*. Physis 31:337-344
- Ringuelet, R.A. (1985) *Annulata, Hirudinea*. Buenos Aires
- Ringuelet, R.A.; Arámburu, R y Alonso de Arámburu, A. (1967) *Los peces argentinos de agua dulce*. Com Invest Cient Prov: 602
- Rodriguez-Capítulo A.; Muñoz, I.; Bonada, N.; Gaudes, A. y Tomanova S. (2009). *La biota de los ríos: Los macroinvertebrados*. En: *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. (Eds.: Elosegí, A. y Sabater, S.). Fundación BBVA Bilbao. p 253-270
- Rojas Molina, F; Paggi, J.C. y Devercelli, M. (2010) *Zooplanktophgy in the natural diet and selectivity of the invasive mollusk *Limnoperna fortunei**. Biol. invasions 12:1647-1659

- Rossi, L.; Cordiviola, E. y Parma, M.J. (2007) *Fishes*. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J. C. y Parma M.J.) Springer, Berlin, Alemania. p. 303-326
- Rossi, L.M. (1989) *Alimentación de larvas de Salminus maxillosus (Val., 1840) (Pisces: Characidae)* Iheringia, Sér Zool 69
- Sabattini, R. A. y Lallana, V.H. (2007) *Aquatic Macrophytes*. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J. C. y Parma M.J.) Springer, Berlin, Alemania. p. 205-226.
- Sabo, J.L.; Finlay, J.C.; Kennedy, T y Post, D.M. (2010) *The role of discharge variation in scaling of drainage area and food chain length in rivers*. Science 330 (6006): 965-967.
- Sabo, J.L.; Finlay, J.C. y Post, D.M. (2009) *Food chains in freshwaters*. Ann. NY Acad Sci 1162 (1): 187-220.
- Saigo, M.; Marchese, M.R. y Montalto, L. (2009) *Hábitos alimentarios de Hyalella curvispina shoemaker, 1942 (Amphipoda: Gammaridea) en ambientes leníticos de la llanura aluvial del río Paraná medio*. Nat. Neotrop. 40:43–59
- Sanseverino, A.M. y Nessimian, J.L. (2008). *The food of larval Chironomidae (Insecta, Diptera) in submerged litter in a forest stream of the Atlantic Forest (Rio de Janeiro, Brazil)*. Acta Limnol Bras 20 (1): 15-20
- Sawyer, R.T. (1986) *Leech Biology and Behaviour. Feeding Biology, Ecology and Systematics* vol 2. Oxford University Press, New York
- Schmith, S.N.; Olden, J.D.; Solomon, C.T. y Vander Zanden, M.J. (2007) *Quantitative approaches to the analysis of stable isotope food web data*. Ecology 88:2793–2802.
- Shrader-Frechette, K.S. y McCoy, E.D. (1993) *Methods in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Silva, F.L.; Ruiz, S. S.; Bochini, G. L. y Moreira, D.C. (2008) *Functional feeding habits of Chironomidae larvae (Insecta, Diptera) in a lotic system from Midwestern region of São Paulo State, Brazil*. Pnam JAS 3(2): 135-141.
- Simberloff, D. (2004) *Community ecology: is it time to move on?* Ame Nat 163, 787–799
- Southwood, T.R.E. (1977) *Habitat, the templet for ecological strategies?* J. Anim. Ecol 46, 336–365.

- Statzner, B.; Resh, V.H. y Roux, A.L. (1994) *The synthesis of long-term ecological research in the context of concurrently developed ecological theory – design of a research strategy for the Upper Rhône River and its floodplain*. *Freshw Biol* 31, 253–263.
- Stone, L., y Roberts, A. (1990) *The checkerboard score and species distributions*. *Oecologia* 85: 74-79
- Sverlij, S.B.; Spinach, A. (1986) *El dorado Salminus maxillosus (Pisces, Characiformes) en el Río de la Plata y río Uruguay inferior*. *Rev Inv Des Pesq, Mar del Plata* 6:57-75
- Tachet H., Usseglio-Polatera P. & Roux C. (1994) *Theoretical habitat templets, species traits, and species richness: Trichoptera in the Upper Rhone River and its floodplain*. *Freshw Biol* 31, 397-415.
- Thompson, R.M.; Hemberg, M.; Starzomski, B. y Shurin, J.B. (2007) *Trophic levels and trophic tangles: The prevalence of omnivory in real food webs*. *Ecology* 88:612–617
- Thompson, R.M. y Townsend, C.R. (2005) *Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams*. *Oikos* 108 (1): 137-148.
- Thormählen, De Gil, L. (1949) *Una contribución al estudio del Pirapita (Brycon orbignyanus)*. *Rev Mus La Plata, ns, Ser Zool* 5:351-440.
- Thorp, H.J. y DeLong, M.D (1994) *The riverine productivity model: an heuristic view of carbon sources and organic processing in large river ecosystems*. *Oikos* 70: 305-308.
- Timms, R.M. y Moss, B. (1984) *Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem*. *Limnol Oceanogr* 29 472-486.
- Tockner K., Malard F. & Ward J.V. (2000) *An extension of the flood pulse concept*. *Hydrol Process* 14: 2861-2883.
- Tomanova, S.; Goitia, E. y Helesic, J. (2006) *Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams*. *Hydrobiologia* 556:251-264

- Tomanova, S. y Usseglio-Polatera, P. (2007) *Patterns of benthic community traits in neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability*. *Fund Appl Limnol* 170, 243–255.
- Townsend, C.R. y Hildrew, A.G. (1994) *Species traits in relation to a habitat templet for river systems*. *Freshw Biol* 31, 265–275.
- Townsend, C.R.; Scarsbrook, M.R. y Dolèdec, S. (1997) *Quantifying disturbance in streams: alternative measures of disturbance in relation to macroinvertebrate species traits and species richness*. *J N Am Benthol Soc* 16, 531–544.
- Trivinho-Strixino, S., (2011) *Larvas de chironomidae. Guía de identificação*. Sao Carlos. 371 p.
- Turner, T. F., M. I. Collyer, & T. J. Krabbenhoft, 2010. A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology*, 91: 2227–2233.
- Vanderklift, M.A. y Ponsard, S. (2003) *Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}N$ enrichment: a meta-analysis*. *Oecologia* 136:169–182.
- Vannote, R.L.; Minshall, G.W.; Cummins, K.W.; Sedell J.R. y Cushing, C.E. (1980) *The River Continuum Concept*. *Can J Fish Aq Sci* 37: 130-137.
- Walker, I. (2009) *Omnivory and resource - sharing in nutrient – deficient Rio Negro waters: Stabilization of biodiversity?* *Acta Amaz* 39 (3) 617 – 626.
- Wallace, R.K. y Ramsey, J.S. (1983) *Reliability in measuring diet overlap*. *Can J Fish Aq Sci* 40 347–351.
- Wantzen, K.M.; Rueda-Delgado G. (2009). Técnicas de muestreo de macroinvertebrados bentónicos. En: Domínguez, E.D. y Fernández, H.R. (eds.) *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán (Argentina). pp: 17-46
- Wantzen, K.M.; Fellerhoff, C. y Voss, M. (2011) *Stable isotope ecology of the food webs of the Pantanal*. En: *The Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland*. (Eds.: Junk, W.J.; Silva, C.J.D.; Cunha C.N. y Wantzen, K.M.). Pensoft, Sofía–Moscow,
- Wantzen, K.M.; Junk, W.J.; Rothhaupt, K.H. (2008) *An extension of the floodpulse concept (FPC) for lakes*. *Hydrobiologia* 613 151-170
- Wantzen, K.M.; Machado, F.A.; Voss, M.; Boriss, H. y Junk, W.J. (2002) *Seasonal isotopic shifts in fish of the Pantanal wetland*. *Brazil Aquat Sci* 64:239-251

- Wantzen, K.M. y Wagner, R. (2006) *Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical–temperate comparison*. *Freshwater Sci* 25 (1): 216–232.
- Williams, R.J. y Martinez, N.D. (2004) *Limits to Trophic Levels and Omnivory in Complex Food Webs: Theory and Data*. *Am Nat* 163:458-468
- Windelband, W. (1894) *History and natural science*. *History and Theory* 19:169–185.
- Winemiller, K.O. y Layman, C.A. (2005) *Food web science: moving on the path from abstraction to prediction*. En: *Dynamic food webs: multispecies assemblages, ecosystem development and environmental change*. (Eds.: de Ruiter, P.C.; Wolters, V. y Moore, J.C.) Elsevier, Amsterdam, pp. 10–23
- Winemiller, K.O. (1996) *Factors driving spatial and temporal variation in aquatic floodplain food webs*. En: *Food webs: integration of patterns and dynamics*. (Eds.: Polis, G.A.; Winemiller, K.O.) Chapman y Hall, New York, pp 298–312
- Winemiller, K.O. y Pianka, E.R. (1990) *Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes*. *Ecol Monogr* 60:27-55.
- Winemiller, K.O. (1990) *Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks*. *Ecol Monogr* 60:331-367.
- Yodzis, P. y Winemiller, K.O. (1999) *In search of operational trophospecies in a tropical aquatic food web*. *Oikos* 87:327–340.
- Zeug, S.C. y Winemiller, K.O. (2008) *Evidence supporting the importance of terrestrial carbon in large-river food web*. *Ecology* 89: 1733–1743.
- Zilli, F.L. y Montalto L., (2011) *Benthic invertebrates in the Middle paraná River floodplain*. En: *Floodplains* (Eds.: Alvarez, M.) Nova Science Publishers Inc. p.99-126

Trabajos Publicados

Marchese, M. R., Saigo, M., Zilli, F. L. Capello, S. Devercelli, M. Montalto, L. Paporello, G. y Wantzen, K. M. (2014) *Food webs of the Parana´ River floodplain: Assessing basal sources using stable carbon and nitrogen isotopes*. *Limnologica* 46: 22–30.

Saigo, M., Marchese, M y Wantzen K.M (2015) *Sources contribution for benthic invertebrates: an inter-lake comparison in a flood plain system*. *Hydrobiologia* DOI 10.1007/s10750-015-2565-x

Saigo, M., Zilli F.L., Marchese M., Demonte D. (2015) *Trophic level, food chain length and omnivory in the Parana´ River: a food web model approach in a floodplain river system*. *Ecol. Res.* 30: 843-852

Saigo, M., Marchese M. y Wantzen K.M. *A closer look at the main actors of Neotropical floodplain food webs: functional classification and niche overlap of dominant benthic invertebrates in a floodplain lake of Paraná River*. *Iheringia Ser. Zool.* (En prensa).

Apéndice 1: Densidad de invertebrados bentónicos (individuo/m²) en los ambientes estudiados

	Parná aguas bajas	Laguna 1 aguas bajas	Arroyo Miní aguas bajas	Laguna 2 aguas bajas	Paraná aguas altas	Laguna 1 aguas altas	Arroyo Miní aguas altas	Laguna 2 aguas altas
Ablablesmya sp.	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	1,48	0,00	0,00
Ablasbemyia (karelia)	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	15,00
Ablasbemyia gr. annulata	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	2,96	0,00	0,00
Americabaetis	0,00	0,00	0,00	0,00	1,94	0,00	0,00	0,00
Ancylidae	0,00	0,25	0,00	0,00	0,00	1,48	0,00	0,00
Aphylla sp.	0,00	0,38	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Asheum	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,96	0,00	0,00
Asolene pulchella	0,00	0,38	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Aulodrilus limnobius	0,00	0,66	0,00	0,00	0,00	8,89	0,00	0,00
Aulodrilus pigueti	1,56	7,76	14,63	6,93	0,00	827,62	181,46	85,00
Axarus sp.	0,00	0,28	0,00	0,00	0,00	1487,67	0,00	0,00
Beardius sp.	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	1,48	0,00	0,00
Berosus sp.	0,00	0,05	0,00	1,74	0,00	1,48	0,00	0,00
Berosus sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,48	0,00	0,00
Bothrioneurum	0,00	0,00	0,00	2,75	0,00	4,44	0,00	0,00
Bratislavia unidentata	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,89	11,00
Caenis	0,00	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Caladomya	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	1,48	0,00	0,00
Caladomya ortoni	0,00	0,02	0,00	0,04	0,00	0,00	4,89	105,50
Calanoidea	0,00	0,00	2,51	9,08	0,00	0,00	35,80	36,00
Campsurus sp.	0,00	0,37	0,86	0,00	0,00	23,70	0,00	0,00
Castalia	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Ceratopogonidae	0,00	0,75	0,00	1,22	0,00	8,89	4,89	16,67

Chaetogaster	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	32,07	0,00
Chaoborus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	17,28	8,33
Chironomus gr decorus	0,00	0,00	0,00	0,16	0,00	17,78	8,59	72,17
Cladocera	0,00	0,00	4,05	3,45	0,00	0,00	319,70	163,33
Cladopelma	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	2,96	6,15	0,00
Coelotanypus sp.	0,28	3,86	0,24	0,00	3,70	25,18	3,70	0,00
Coleoptera nn	0,00	0,00	0,00	0,52	0,00	0,00	0,00	0,00
Corbicula	0,00	0,71	0,00	0,00	0,00	68,14	0,00	0,00
Cricotopus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	66,67
Criptochironomus sp.1	0,00	1,10	0,00	0,00	3,70	9,48	0,00	0,00
Criptochironomus sp.2	0,00	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Criptochironomus sp.3	0,00	0,00	0,00	0,00	3,70	0,00	0,00	0,00
Cyclopoda	0,00	0,00	6,98	7,29	0,00	0,00	97,47	347,22
Dero	0,00	0,02	0,00	0,00	3,70	2,96	0,00	0,00
Dero aulophorus carteri	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	50,00
Dero aulophorus furcatus	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	16,67
Dero aulophorus lodeni	0,00	0,17	0,00	1,08	0,00	1,48	0,00	10,00
Dero aulophorus tompkinensis	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	4,89	0,00
Dero botritis	0,00	0,00	0,00	0,59	0,00	0,00	0,00	10,00
Dero digitata	0,00	0,00	0,02	0,06	0,00	5,93	0,00	0,00
Dero eveline	0,00	0,00	0,00	0,37	0,00	0,00	0,00	66,67
Dero multibranchiata	0,00	0,00	0,00	0,24	0,00	10,37	2,44	172,17
Dero nivea	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	16,29	0,00	0,00
Dero obtusa	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,96	0,00	0,00
Dero plumosa	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,41	17,28	0,00
Dero righii	0,00	0,05	0,17	0,00	0,00	8,89	19,75	388,89
Dero sawayai	0,00	0,00	0,18	2,67	0,00	0,00	0,00	8,33
Dero vagus	0,00	0,00	0,00	1,80	0,00	4,44	0,00	0,00

Nais variabilis	0,00	0,24	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Narapa bonettoi	1,56	0,00	0,00	0,00	0,00	1,04	0,00	0,00
Nematoda	2,12	17,77	51,69	30,69	0,00	196,57	3856,33	2611,11
Neotrichia sp.	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Nymbocera rhabdomantis	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,48	0,00	0,00
Oecetis	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	1,48	0,00	0,00
Omalonix	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,48	0,00	0,00
Opistocistidae	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Opistocysta	0,00	0,00	0,93	0,67	0,00	8,89	33,33	33,33
Opistocysta funiculus	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Ostracoda	0,00	0,00	8,15	12,59	0,00	0,00	286,37	525,00
Oxiethira	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00
Parachironomus sp2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,48	4,89	183,33
Paralauterborniella	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	2,96	0,00	0,00
Paranadrilus decolei	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Paratanytarsus	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Pisidium	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Planorbidae	0,00	0,00	0,00	0,20	0,00	7,41	0,00	0,00
polycentropodidae	12,50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Polypedilum tripodura	9,06	10,95	0,00	0,00	88,88	16,29	12,32	19,44
Pristina acuminata	2,22	1,18	0,00	0,00	18,52	2,96	2,44	0,00
Pristina americana	0,83	4,30	0,06	4,79	14,81	22,22	0,00	94,33
Pristina jenkinae	0,28	0,19	0,00	0,04	3,70	4,44	0,00	0,00
Pristina leidi	0,00	0,06	0,00	0,69	0,00	1,48	12,34	63,83
Pristina osborni	0,28	0,73	0,00	0,00	0,00	1,48	0,00	0,00
Procladius sp.a	0,00	0,15	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00	16,67
Procladius sp.b	0,00	0,39	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Rhecrociotopus	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Rheotanytarsus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	10,37	0,00	0,00
Rotifera	0,00	0,00	0,34	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33
Saetheria sp.	0,00	1,24	0,00	0,00	0,00	0,00	3,70	0,00
Slavina evelinae	0,00	0,01	0,02	0,10	0,00	2,96	2,44	41,67
Smicridea	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Sphaeriidae-Musculium	4,69	16,58	3,90	0,00	0,00	148,13	130,85	0,00
Stephensoniana trivandrana	0,00	0,08	0,22	0,00	0,00	34,07	7,41	0,00
Stilaria fosularis	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00
Sympetrum	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	5,00
Tanytarsus alfredoi	0,00	0,23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Tanypus punctipennis	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,00	0,00
Tanytarsini gen A	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	28,15	0,00	0,00
Tanytarsini nn	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	5,50
Tardigrada	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	5,00
Tipulidae	0,00	0,00	1,85	1,04	0,00	0,00	0,00	0,00
tricho 1	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Triementia corderoi	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	16,29	0,00	0,00
Triementia corderoi	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,70	0,00
Tubificidae	6,25	0,22	0,00	0,20	0,00	0,00	64,19	0,00
Turbellaria	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	2,96	0,00	0,00
Zaveriella	0,00	0,00	0,00	0,52	0,00	0,00	0,00	0,00

Apéndice 2: Codificación de los rasgos biológicos de las especies estudiadas en variable difusa.

	Grupo funcional					Respiración				Tamaño máximo				Flexibilidad			Forma del cuerpo				Adaptación a la corriente				Movilidad				Reproducción		Adaptación a la desecación		Capacidad de dispersión		Duración del ciclo de vida											
	colector	recolector	tritador	raspador	filtrador	perforador	predador	Tegumento	branquias	Plastron	traquea	menos de 2,5	2,5-5 mm	5-10 mm	10-20 mm	20-40 mm	40-80 mm	inflexible (<10°)	baja flexibilidad (>10-45°)	alta flexibilidad (>45°)	Aerodinámica	Achatada	Cilíndrica	Esférica	Ventosas	Glándula de seda	partículas minerales adheridas	Ganchos anales	Ganchos tarsales	Sin adaptación	Nadador de superficie	Nadador en la columna de agua	Reptante	Constructor de túneles	Permanentemente fijado	Temporalmente fijado	Sexual	Asexual	Con estado de diapausa	Sin estado de diapausa	Alta dispersión	Baja dispersión	Menos de 1 año	Más de 1 año		
<i>Ablablesmya</i> sp.	1	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3	0
<i>Ablasbemyia (karelia)</i>	1	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3	0	3	0
<i>Ablasbemyia gr. annulata</i>	1	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3	0	3	0
Ancylidae	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3	0
<i>Aphylla</i> sp.	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	1	3	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	1	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3	0
<i>Asolene pulchella</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	1	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	3	0	3	0	3	0	
<i>Aulodrilus limnobius</i>	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	2	3	0	0	3	3	0	3	0	1	0	3	
<i>Aulodrilus pigueti</i>	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	1	2	3	0	0	3	3	0	3	0	1	0	3		
<i>Axarus</i> sp.	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3	0	
<i>Beardius</i> sp.	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3	0	

<i>Berosus</i> sp.	1	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
<i>Bothrioneurum</i> sp.	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	2	3	0	0	3	0	0	3	0	1	0	3
<i>Caenis</i> sp.	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	2	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
<i>Caladomya</i> sp.	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
<i>Caladomya ortonii</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
Calanoidea	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	1	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	3	0	3	0	1	0	3	0
<i>Campsurus</i> sp.	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	1	3	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
<i>Castalia</i> sp.	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	1	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	3	0	1	0	0	3	0	3
Ceratopogonidae	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
<i>Chironomus</i> gr. <i>decorus</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
Cladocera	0	0	0	3	0	0	3	3	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	1	3	3	0	2	0	3	0
<i>Cladopelma</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
<i>Coelotanypus</i> sp.	1	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
Coleoptera nn	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	3	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
Corbicula	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	1	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	3	0	0	3	0	3	0	3
<i>Criptochironomus</i> sp.1 (<i>C. brasiliensis</i>)	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
<i>Criptochironomus</i> sp.2	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
Cyclopoda	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	1	3	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	3	0	3	0	3	0	3	0
<i>Dero</i> sp.	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	0	3
<i>Dero aulophorus</i> <i>furcatus</i>	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	0	3
<i>Dero aulophorus lodeni</i>	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	0	3
<i>Dero aulophorus</i> <i>tompkinensis</i>	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	0	3
<i>Dero botritis</i>	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	0	3
<i>Dero digitata</i>	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	0	3

<i>Dero evelinae</i>	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	0	3		
<i>Dero multibranchiata</i>	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	2	0	0	1	3	0		
<i>Dero vagus</i>	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	0	3		
<i>Dero plumosa</i>	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	0	3		
<i>Dero righii</i>	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	0	3		
<i>Dero sawyai</i>	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	0	3		
<i>Djalmabatista</i> sp.2	1	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0		
Dyticydae	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	3	0	0	0	3	3	0	3	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0		
Enchytraeidae	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	2	0	0	3	0	3			
<i>Endotribelos</i> sp.	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0		
Entomobridae	3	0	0	0	0	0	3	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	3	3	2	0	0	0	3	0	3	0	0	3	1	2			
Eupera	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	1	0	0	0	3	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3		
<i>Harnischia</i> sp2	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0		
Harpacticoidea	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	3	0	2	2	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0		
<i>Heleobia guaranitica</i>	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3			
<i>Heleobia parchappei</i>	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3			
<i>Helobdella addiastole</i>	0	0	0	0	3	3	3	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	3	0	3	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	1	3	0	0	3	3	3	0	3	
Hemiptera	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	3	0	3	0	0	3	3	0	3	0	
Hirudinea	0	0	0	0	3	3	3	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	3	0	3	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	3	3	3	0	3
<i>Hyalella curvispina</i>	3	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	2	3	0	3	1	0	0	0	3	0	0	3	1	0	0	3		
<i>Hyalella pampeana</i>	3	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	2	3	0	3	1	0	0	0	3	0	0	3	1	0	0	3		
Hydra	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	1	3	0	3	0	3	0	3		
Hydroptilidae	1	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	1	3	0	3	0	0	0	0	0	3	3	0	3	3	0	3	
<i>Lauterboniella</i> sp.	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0		
Lepidoptera	0	3	1	0	0	0	1	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	3	3	0	3	
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3		
<i>Limnodrilus neotropicus</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3		

<i>Limnodrilusdekemianus</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3	0	3		
<i>Lopescladius</i> sp.	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	1	3	0	0	3	0	0	3	3	0	0	3	3	0	3	0	
<i>Nais bredscheri</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	3	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	3	0
<i>Nais communis</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	3	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	3	0
<i>Nais variabilis</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	3	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	3	0
<i>Narapa bonettoi</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	3	0	3	0	1	3	0
Nematoda	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	1	0	0	1	1	1
<i>Neotrichia</i> sp.	1	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	3	3	0	0	3	3	0	3	0	
<i>Oecetis</i> sp.	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0	
Opistocistidae	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	2	3	0	0	3	3	0	3	0	3	3	0
<i>Opistocysta</i> sp.	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	2	3	0	0	3	3	0	3	0	3	3	0
<i>Opistocysta funiculus</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	2	3	0	0	3	3	0	3	0	3	3	0
Ostracoda	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	3	3	2	0	1	3	0	3	
<i>Oxiethira</i> sp.	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	3	3	0	3	0
<i>Paralauterborniella</i> sp.	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
<i>Paranadrilus decolei</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3
<i>Paratanytarsus</i> sp.	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
<i>Pisidium</i> sp.	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	3	0	0	3	3	3	0	3
Planorbidae	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	3	0	3
Polycentropodidae	1	0	0	1	0	1	0	3	0	0	0	3	2	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
<i>Polypedilum tripodura</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0
<i>Pristina acuminata</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	3	0
<i>Pristina americana</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	3	0
<i>Pristina jenkinae</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	3	0
<i>Pristina leidi</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	3	0
<i>Pristina osborni</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	3	0

<i>Procladius</i> sp.a	1	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0	3	0						
<i>Procladius</i> sp.b	1	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0	3	0						
<i>Rhecrocotopus</i> sp.	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	3	0	3	0	0	3	0	0	3	3	0	0	3	3	3	3	0	3	0						
Rotifera	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	3	3	3	0	1	0	3	0	3	0						
<i>Saetheria</i> sp.	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0	3	0						
<i>Slavina evelinae</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	3	0	3	0	1	3	0	3	0						
<i>Smicridea</i> sp.	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0	3	0						
Sphaeriidae-Musculium	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	1	3	0	0	3	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	3	0	0	3	3	3	0	3	0	3						
<i>Stephensoniana</i>																																																			
<i>trivandran</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	2	3	0	3	0						
<i>Stilaria fosularis</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	2	3	0	0	0	1	3	0	3	0	2	3	0	3	0						
<i>Tanytarsus alfredei</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0	3	0						
Tipulidae	1	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0	1	1						
Trichoptera nn	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0	3	0						
<i>Triminentia corderoi</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	2	2	3	0	0	3	3	0	3	0	1	3	0	3	0						
Tubificidae	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	0	3	0	3	0	3	0	3						
Turbellaria	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	3	0	3	0	3	3	0	3	0						
<i>Zaveriella</i> sp.	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	3	0	3	0	3	0						

