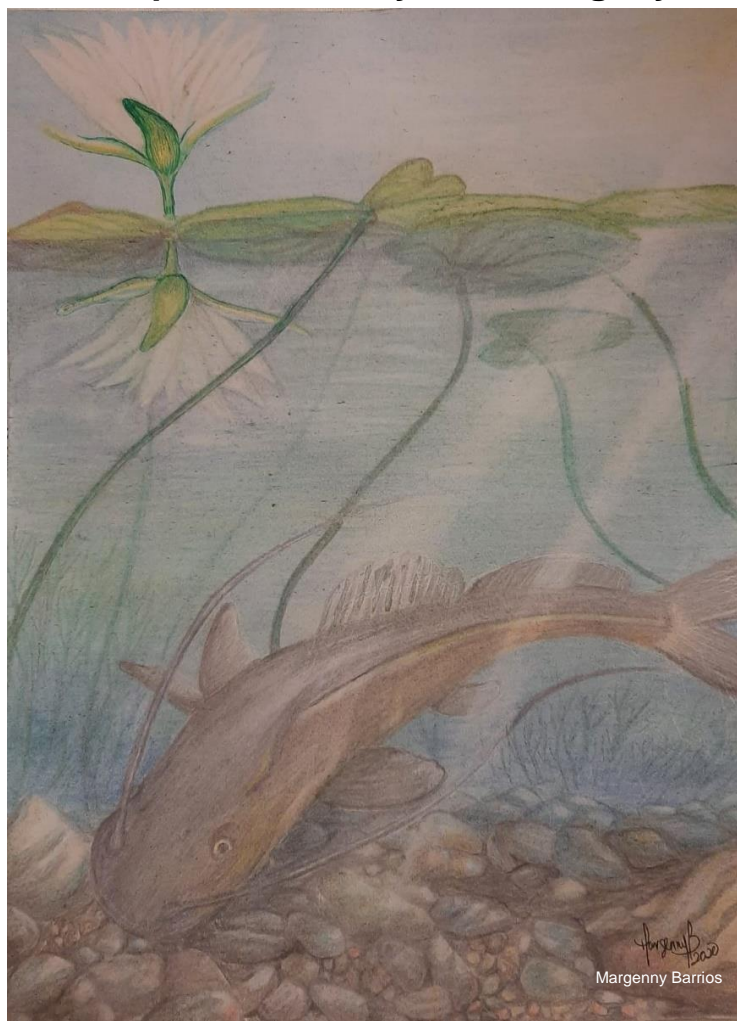




UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

Universidad de la República
Centro Universitario de la Región Este-Facultad de Ciencias
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
Tesis de Maestría - Área Biología
Sub-área Ecología y Evolución

Factores ambientales que modulan la estructura de la comunidad de peces en arroyos de Uruguay



Lic. Giancarlo Tesitore
Orientador: Dr. Franco Teixeira de Mello

Tribunal

Dr. Matías Arim, Dpto. de Ecología y Gestión Ambiental, Centro Universitario Regional Este, Udelar

Dra. Gissell Lacerot, Polo de Ecología Funcional de Sistemas Acuáticos, Centro Universitario Regional Este, Udelar

Dr. Iván González-Bergonzoni, Polo de Ecología Fluvial, CENUR Litoral Norte, Udelar

Maldonado, Uruguay
2020

Índice

RESUMEN	4
INTRODUCCIÓN	5
OBJETIVOS	10
OBJETIVO GENERAL.....	10
Objetivo específico 1	10
Realizar una caracterización del uso del suelo en la cuenca, morfología del curso de agua, diversidad de ambientes intra-arroyo y físico-química del agua para pequeños arroyos de Uruguay durante el invierno y verano.....	10
Objetivo específico 2.....	10
Objetivo específico 3.....	11
Objetivo específico 4.....	11
METODOLOGÍA	12
Área de estudio	12
Cálculo de cuencas y usos de suelo.....	13
OBTENCIÓN DE MUESTRAS Y CARACTERIZACIÓN DE LOS SITIOS	15
Características físico químicas del agua.....	15
Características del hábitat.....	15
Muestreo comunidad de peces	16
OBTENCIÓN Y ANÁLISIS DE DATOS.....	18
Características de la comunidad de peces	18
Efectos de la estación del año sobre variables ambientales y la comunidad de peces	18
Evaluación del deterioro ambiental sobre la biomasa	19
Relación de la biomasa (BM) con el deterioro ambiental, heterogeneidad y riqueza en cada estación: Modelo Lineal Mixto	19
RESULTADOS.....	21
Características de las cuencas de drenaje y usos del suelo	21
Características fisicoquímicas del agua y hábitat físico.....	22
Características de la comunidad de peces	23
Deterioro ambiental	25
DISCUSIÓN	29
Efectos de la estación sobre la comunidad de peces.....	30
Densidad.....	30
Tamaño corporal medio	30
Biomasa	31

Degradación ambiental.....	32
Relación de la biomasa con el deterioro ambiental	33
Efecto de la riqueza sobre la biomasa.....	34
CONCLUSIONES.....	36
PERSPECTIVAS.....	36
BIBLIOGRAFÍA	38

RESUMEN

La estructura de las comunidades depende de varios factores ambientales actuando a diferentes escalas espaciales y temporales. Uno de los factores ambientales que afecta de forma global a los ecosistemas acuáticos es el clima de una determinada región. Este factor tiene efectos sobre la radiación solar y la temperatura. A nivel de cada sistema, los arroyos son fuertemente dependientes de los procesos que ocurren en su cuenca de drenaje. En este sentido los diferentes usos del suelo condicionan la llegada de diferentes sustancias, como ser nutrientes (nitrógeno y fósforo) entre otros productos secundarios propios de cada actividad. A una escala intra-arroyos la diversidad de ambientes presentes en el sistema puede ser un factor que regule la estructura comunitaria. Además, esta estructura es influenciada por características propias de la comunidad como es el caso de la riqueza de especies. Esto puede deberse a que la variación en el número de especies puede influir en como la comunidad hace uso de los recursos. El objetivo de este trabajo fue caracterizar la comunidad de peces de pequeños arroyos de Uruguay para luego evaluar la influencia de la estación climática, la degradación ambiental y la riqueza de especies sobre dicha comunidad. En el caso de la estación (Invierno – Verano) se analizaron cambios en tamaño corporal medio, biomasa por metro cuadrado y densidad de individuos. En el caso de la degradación ambiental y la riqueza, se analizó como estas variables influían sobre un servicio ecosistémico como lo es la biomasa de peces. Las hipótesis analizadas fueron: H1, Una mayor temperatura y radiación solar favorece el desarrollo de los productores primarios. Debido al aumento de productividad primaria durante el verano, la biomasa de peces es mayor en comparación con el invierno. H2, El aumento en el deterioro ambiental conlleva mayores concentraciones de fósforo y nitrógeno que son aprovechados por los productores primarios para su desarrollo, pudiendo sustentar una mayor biomasa de peces. Sin embargo, el pasaje a sitios con usos más intensivos hace que esta situación se revierta debido a la llegada de contaminantes asociados a los nutrientes y procesos de eutrofización que generan grandes fluctuaciones de oxígeno noche-día, resultando esto en una disminución de la biomasa de peces. H3, Debido a la relación existente entre número de especies de peces y su diversidad funcional, aquellos ambientes con mayor riqueza realizan un uso más eficiente de los recursos, siendo capaces de sustentar una mayor biomasa de peces. Se analizaron los usos del suelo en cada cuenca, variables físico-químicas del agua, así como diversidad de hábitat. Considerando las hipótesis planteadas encontramos que: 1. La biomasa y densidad fue significativamente mayor en verano que en invierno, mientras que el tamaño medio fue significativamente menor durante esta estación. 2. La biomasa presentó un patrón en joroba donde los arroyos con baja concentración de nutrientes al igual que los que presentaron mayor deterioro ambiental presentaron los valores más bajos. Por otra parte, los sitios con valores intermedios presentaron mayor biomasa. 3. La biomasa mostró una relación positiva con la riqueza de especies presentes en el sitio. Comprender estos aspectos es fundamental para el manejo y gestión de pequeños arroyos en nuestra región, considerando que son los más abundantes y los que drenan una importante área en la mayoría de las cuencas hidrográficas.

INTRODUCCIÓN

Uno de los objetivos principales de la ecología es lograr entender los mecanismos detrás de la estructuración de las comunidades (Begon and Townsend, 2006). En general, hay un consenso en que la conformación de las comunidades está determinada por cuatro mecanismos: especiación, deriva, dispersión, selección (Belyea and Lancaster, 1999; Vellend, 2010). Por un lado, la especiación como la aparición y/o extinción de especies es un proceso que domina al tomar en cuenta escalas de tiempo y espacio mayores (Holling, 1992; Ricklefs, 1989). Por otra parte, la deriva y la dispersión tienen que ver con variaciones demográficas debido a procesos estocásticos y a movimientos de los individuos entre las comunidades respectivamente. Finalmente, la selección actúa a través del ambiente, generando presiones donde prevalecen aquellas especies capaces de adaptarse (Vellend 2010; 2016).

Sin embargo, la presión que el ambiente genera sobre las comunidades acuáticas no ocurre siempre a la misma escala. A una escala global, los principales factores actuando son la historia evolutiva de las especies y su distribución (biogeografía) y las condiciones climáticas que generan diferentes regímenes hídricos, temperaturas y radiación solar (Tonn, 1990; Ricklefs & Schluter, 1993). A una escala regional, la geomorfología (área de la cuenca, pendiente, orden) y la actividad antrópica (usos del suelo en la cuenca) son factores que inciden directamente en los ecosistemas acuáticos (Wallace et al., 1991; Allan, Erickson and Fay, 1997; Ahearn et al., 2004). Finalmente, en una escala local los factores que generan presión de selección pueden ser la diversidad ambiental (tipos de sustrato, vegetación) que modulan la disponibilidad de refugio y alimento y las variables físico – químicas como la disponibilidad de oxígeno y nutrientes. Estos factores afectan a las comunidades influyendo sobre el funcionamiento del ecosistema y los servicios que este brinda (Cardinale et al., 2012; Millennium Ecosystem Assessment (MEA), 2005; Tilman, Reich and Isbell, 2012).

Dentro de los sistemas acuáticos, las comunidades de peces cumplen un rol fundamental en el funcionamiento ecosistémico, tienen la capacidad de estructurar otras comunidades ya que juegan un papel relevante como depredadores en

diferentes niveles tróficos incluyendo los niveles más altos (Gilinsky, 1984). Además, los peces de niveles tróficos más bajos como los detritívoros pueden modificar la disponibilidad de la materia orgánica y perifiton a nivel del sustrato (Flecker, 1996; Flecker and Taylor, 2004). A escala global, la biogeografía y características ambientales determinadas por las condiciones climáticas suelen condicionar la composición y estructura de estas comunidades (Tonn, 1990). A una escala regional, existen variables ambientales como, el tamaño de cuenca, geomorfología de la cuenca, orden de los cursos de agua, distancia del sitio a los cursos principales, caudal hidrológico del curso de agua y usos del suelo, que pueden moldear la estructura de las comunidades de peces (Polis, Anderson and Holt, 1997; Roa-Fuentes *et al.*, 2020). Estas variables pueden estar asociadas tanto a las variaciones estacionales del clima como a la actividad antrópica en la cuenca (Wallace *et al.*, 1991; Allan, Erickson and Fay, 1997; Ahearn *et al.*, 2004). Los cambios en el caudal dados por el aumento de lluvias durante la estación fría generan pulsos de inundación que pueden modificar el origen de los recursos que llegan al sistema (González-Bergonzoni *et al.*, 2019). Se ha observado que estos cambios relacionados al aumento de caudal pueden llegar a modificar la posición trófica de las especies, donde algunas de ellas pueden cumplir el rol de piscívoros durante la época de mayor caudal y actuar como omnívoros cuando el caudal es bajo (Novakowski, Hahn and Fugli, 2008). Por otra parte, existe evidencia de que la temperatura juega un rol importante en la actividad de los peces (Brown *et al.*, 2004; e.g. Gelós *et al.*, 2010) y en su comportamiento trófico, aumentando algunas especies su consumo de material vegetal durante los meses de mayor temperatura sin importar la disponibilidad de otros tipos de alimento (e.g. González-Bergonzoni *et al.*, 2015). La actividad reproductiva de los peces es otro factor influenciado por el caudal y la temperatura. Un meta-análisis realizado por Dolomatov, Zukow and Brudnicki (2013), discute sobre como la temperatura afecta a la producción de ovocitos al regular los receptores de estrógenos en peces y a la supervivencia de los juveniles, los cuales ven reducido su desarrollo muscular ante el stress causado por temperaturas alejadas de las óptimas (Johnston, Vieira and Temple, 2001; Rankin and Sponaugle, 2011). Dicha estacionalidad de la reproducción hace que diferentes atributos de la comunidad cambien según el momento del año, observándose en general un aumento en la proporción de juveniles durante y luego

del período reproductivo (Casatti, 2005), pudiendo verse afectada la distribución de tallas y la biomasa.

En cuanto a la influencia de la cuenca, la ubicación espacial de los sitios considerando su aislamiento (mayor distancia a los cursos principales) puede afectar la riqueza, abundancia y biomasa de la comunidad. Resultados como estos han sido encontrados para la cuenca del río Negro (Uruguay) donde fueron considerados principalmente sistemas de pequeño tamaño poco deteriorados (Borthagaray *et al.*, 2020).

En este sentido los diferentes usos del suelo generan compuestos contaminantes que llegan a los arroyos ya sea por escorrentia difusa así como por efluentes puntuales. Dependiendo del uso del suelo, pueden haber diferentes aportes de contaminantes, pudiendo incluir nutrientes, plaguicidas, metales pesados e hidrocarburos, entre otros (Metzger *et al.*, 2006). La exposición a contaminantes causa que los peces deban invertir energía (que normalmente utilizarían en aumentar su tamaño o en reproducirse) en sistemas de detoxificación, generando por lo tanto compromisos energéticos (Jørgensen, Enberg and Mangel, 2016). Un ejemplo de estos compromisos es el encontrado por Handy *et al.* (2019) quienes expusieron a individuos de trucha arcoíris a diferentes concentraciones de cobre disuelto en agua, encontrando que el costo energético de metabolizar el cobre generó problemas en el desarrollo del aparato locomotor. Por otra parte, los plaguicidas pueden provocar la muerte directa de los peces o reducir la capacidad de estos para enfrentar temperaturas altas del agua (Brodeur *et al.*, 2016; Sharma and Gautam, 2017; Jacquin *et al.*, 2019). Entre los contaminantes antes mencionados, el exceso de nutrientes como fósforo y nitrógeno, puede expresarse por la intensificación del uso del suelo (Turner, 2002). Un exceso de estos nutrientes influye directamente sobre la productividad del sistema favoreciendo los procesos de eutrofización, generando un crecimiento excesivo de productores primarios, así como una mayor tasa de acumulación de materia orgánica acompañado por incrementos de procesos descomposición y consumo de oxígeno (Dodds, 2006). Este proceso de eutrofización afecta el funcionamiento del ecosistema generando desbalances estequiométricos, afectando la composición del alimento disponible, el flujo de materia en las redes y al metabolismo de los organismos de niveles superiores (Frost *et al.*, 2002; Dodds, 2006; Dodds and Smith, 2016).

Por otra parte, determinados usos del suelo como la agricultura y la urbanización generan incrementos de la erosión tanto a nivel de cuenca como a nivel local sobre los bancos laterales de los sistemas fluviales (Jones and Schilling, 2011). Esta erosión genera un aumento de la llegada de sedimentos finos con la consiguiente homogeneización del canal y una pérdida de profundidad por agradación, aumentando la homogeneidad del sistema (Dunne and Leopold, 1978). Estos sistemas con sustratos homogéneos y bajas profundidades suelen estar caracterizados por una baja riqueza de especies (Menezes *et al.*, 2013). El extremo de estos procesos puede observarse en aquellos ecosistemas acuáticos asociados a usos de suelo urbano, teniendo consecuencias negativas y consistentes en diferentes regiones para la diversidad de especies y su productividad en lo que es conocido como parte del “síndrome del arroyo urbano” (Paul and Meyer, 2001; Walsh *et al.*, 2005).

A escala local, la disminución de la diversidad además de tener consecuencias sobre la conservación de especies, puede generar impactos negativos sobre los servicios ecosistémicos (e.g. Costanza *et al.*, 2007). Por una parte, el efecto negativo sobre los servicios parece ser mayor cuando la degradación comienza a afectar las abundancias de aquellas especies dominantes (Winfrey *et al.*, 2015). Sin embargo, otros trabajos apuntan a que la disminución del número de especies por sí misma es un factor importante que puede afectar negativamente servicios ecosistémicos que brindan los sistemas acuáticos (Cardinale *et al.*, 2012; Tilman, Reich and Isbell, 2012). En este sentido, para el caso de los peces se ha encontrado para la cuenca del río Negro en Uruguay que la riqueza de especies afecta directamente la biomasa (Borthagaray *et al.*, 2020).

La diversidad de hábitat es otro factor relevante que puede afectar significativamente la riqueza de especies ya que los sistemas con mayor diversidad o heterogeneidad de hábitat suelen permitir la coexistencia de especies por el debilitamiento de las interacciones interespecíficas y una mayor disponibilidad de nichos ecológicos (Chesson, 2000; Harrison, Bradley and Harris, 2005). El incremento en la cantidad de refugios tanto para especies de pequeño tamaño como para juveniles, permite de esta forma la coexistencia entre especies de peces predadores y especies presa (Fraser and Cerri, 1982; Sih, 1992; Lusardi, Jeffres and Moyle, 2018). Por ejemplo, las macrófitas son capaces de generar heterogeneidad ambiental, favoreciendo la coexistencia, por lo que aquellas zonas

con macrófitas suelen contener más especies y abundancias que las zonas sin macrófitas en arroyos de diversas regiones (RILEY *et al.*, 2009; Casatti *et al.*, 2012; Hermes-Silva and Zaniboni-Filho, 2012; Teixeira de Mello *et al.*, 2016). El crecimiento de estas plantas esta favorecido generalmente por un aumento en la radiación solar y la temperatura (Barko and Smart, 1981; Madsen and Brix, 1997).

Los cambios en la diversidad del hábitat (dados por las variaciones en la composición de plantas y tipos de sedimentos) pueden afectar diferentes parámetros físico-químicos del agua y a su vez pueden presentar variaciones en diferentes épocas del año (Heatherly *et al.*, 2007).

A su vez, en arroyos eutróficos es esperable que se den fuertes contrastes de oxígeno entre el día y la noche, debido al consumo y producción de oxígeno por parte de las macrófitas (Kaenel, Buehrer and Uehlinger, 2000; Wilcock and Nagels, 2001). Dicha variabilidad en las concentraciones de oxígeno afecta metabólicamente (Lushchak and Bagnyukova, 2006) y de manera diferencial a las especies de peces, pudiendo favorecer unas sobre otras (Dean and Richardson, 1999; Chalar *et al.*, 2013; Justus *et al.*, 2014). Estos efectos pueden ser potenciados en pequeños arroyos donde los cambios de temperatura entre estaciones del año y entre el día y la noche puedan ser de gran amplitud (Friberg *et al.*, 2009; Goyenola, 2016).

En resumen, una comunidad de peces en un sitio puntual es dependiente de procesos que ocurren a diferentes escalas espaciales (biogeografía, usos del suelo y heterogeneidad ambiental), temporales (estacionalidad) así como características del hábitat, como las variables físico químicas del agua. La respuesta de las comunidades de peces a toda esta variabilidad a su vez puede responder tanto a características propias e históricas de cada sistema como ser su posición en la cuenca y a su riqueza de especies, así como a las actividades humanas que se realizan en la cuenca. Es en este sentido que pretendemos evaluar como la combinación de características ambientales, biológicas y usos del suelo en conjunto afectan la biomasa de peces a lo largo del territorio uruguayo.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Evaluar la respuesta de la estructura de la comunidad de peces en pequeños arroyos de Uruguay a los usos del suelo en la cuenca, la diversidad de ambientes, los factores fisicoquímicos del agua, la riqueza de especies y la estación climática (invierno – verano).

Objetivo específico 1

Realizar una caracterización del uso del suelo en la cuenca, morfología del curso de agua, diversidad de ambientes intra-arroyo y físico-química del agua para pequeños arroyos de Uruguay durante el invierno y verano.

Objetivo específico 2

Evaluar la respuesta de la comunidad de peces (densidad de individuos, biomasa por área, riqueza y tamaño) a los cambios asociados a la estación (invierno–verano).

Hipótesis 2. Durante el verano, las mayores temperaturas y la mayor cantidad de luz solar, utilizada como fuente de energía genera en un aumento de biomasa de los productores primarios. Al ser parte de la base de las redes tróficas, un aumento de producción primaria es capaz de sustentar una mayor biomasa y número de individuos de los niveles tróficos superiores. Sin embargo, al estar limitados por el espacio habitable, un aumento en el número de individuos resulta en una disminución de la talla de estos.

Predicción 2. Durante el verano el número de individuos, la biomasa y la riqueza de peces será mayor que durante el invierno. Sin embargo, la talla media de los individuos obtenidos será menor durante el verano.

Objetivo específico 3

Analizar como la degradación ambiental afecta la biomasa total de peces por área en verano e invierno.

Hipótesis 3: El aumento en el deterioro ambiental conlleva mayores concentraciones de fósforo y nitrógeno que son aprovechados por los productores primarios para su desarrollo, pudiendo sustentar una mayor biomasa de peces. Sin embargo, el pasaje a sitios con usos más intensivos hace que esta situación se revierta debido a la llegada de contaminantes asociados a los nutrientes y procesos de eutrofización que generan grandes fluctuaciones de oxígeno noche-día, resultando esto en una disminución de la biomasa de peces.

Predicción 3: La biomasa de peces será menor en aquellos sistemas que se encuentran en los extremos de degradación ambiental generando un patrón en joroba.

Objetivo específico 4

Evaluar como varía la biomasa de peces en función de la riqueza de especies presente en los sitios analizados.

Hipótesis 4:

El aumento en la riqueza de especies aumenta la eficiencia del consumo de recursos, lo que hace posible sustentar una mayor biomasa de peces.

Predicción 4: Existe una relación positiva entre el número de especies y la biomasa de peces, por lo que aquellos sitios con mayor riqueza serán también los que presenten mayor biomasa.

METODOLOGÍA

Objetivo específico 1. Realizar una caracterización fisicoquímica del uso del suelo en la cuenca, morfología del curso de agua, heterogeneidad ambiental intra-arroyo, físico-química del agua, y rasgos de la comunidad de peces para pequeños arroyos de Uruguay durante el invierno y verano.

Área de estudio

Se muestrearon 62 arroyos pertenecientes a 3 cuencas de Uruguay (Río Negro, Santa Lucía y Arroyo Maldonado) cubriendo una amplia extensión del país (Figura 1).

Uruguay pertenece a la región biogeográfica Neo tropical, habiendo sido transformada la mayoría de la pradera natural en zonas de cría de ganado y áreas de cultivos (Cabrera, Organization of American States and Willink, 1973). Estas actividades ocupan aproximadamente el 45% y 35% de la superficie total del país respectivamente (Hernández and Nuñez, 2015). Por otra parte, las áreas forestadas representan alrededor de un 15% de superficie, dejando aproximadamente un 5% de áreas urbanizadas en el territorio.

Climáticamente, Uruguay es clasificado según la clasificación climática de Köppen como “Cfa” Clima húmedo sub-tropical, el mes más frío con un promedio superior a 0°C, al menos la temperatura promedio de un mes por encima de 22°C y al menos cuatro meses con un promedio superior a 10°C. En cuanto a precipitaciones, se reportan dos picos de lluvia durante el año, el mayor durante el período Setiembre – Octubre y el segundo en el período Marzo – Abril (Diaz, Studzinski and Mechoso, 1998). Por otra parte, el período de menor precipitación se da en los meses de Noviembre – Diciembre.



Figura 1. Localización de los 62 sitios muestreados y utilizados en el análisis (Izquierda). Ejemplos de dos arroyos muestreados, uno con cuenca principalmente forestal (Derecha arriba) y otro con cuenca principalmente ganadera (Derecha abajo).

Cálculo de cuencas y usos de suelo

Para calcular las cuencas de drenaje y dirección de flujo de los arroyos muestreados se trabajó con información proveniente de las Instalaciones Satelitales de Alaska (<https://search.asf.alaska.edu/#/?dataset=ALOS>) y el satélite ALOS perteneciente a la Agencia de Exploración Aeroespacial Japonesa (JAXA), donde se logró tener acceso a una base de datos con modelos digitales de elevación (DEM) (Figura 2). Estos modelos se utilizaron en el software libre QGIS (QGIS Development Team, 2018) más la extensión GRASS. Una vez obtenidas las cuencas de drenaje, fue posible superponerlas con las capas de uso de suelo brindadas por el Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente (MVOTMA, <https://sit.mvotma.gub.uy/sit/>). De esta forma, se generó una matriz de datos donde se estableció, el área de la cuenca para cada sitio y que proporción de esta cuenca ocupaba cada uno de los usos de suelo establecidos por el MVOTMA. Dichos usos de suelo se resumieron en cuatro categorías (Tabla 1).

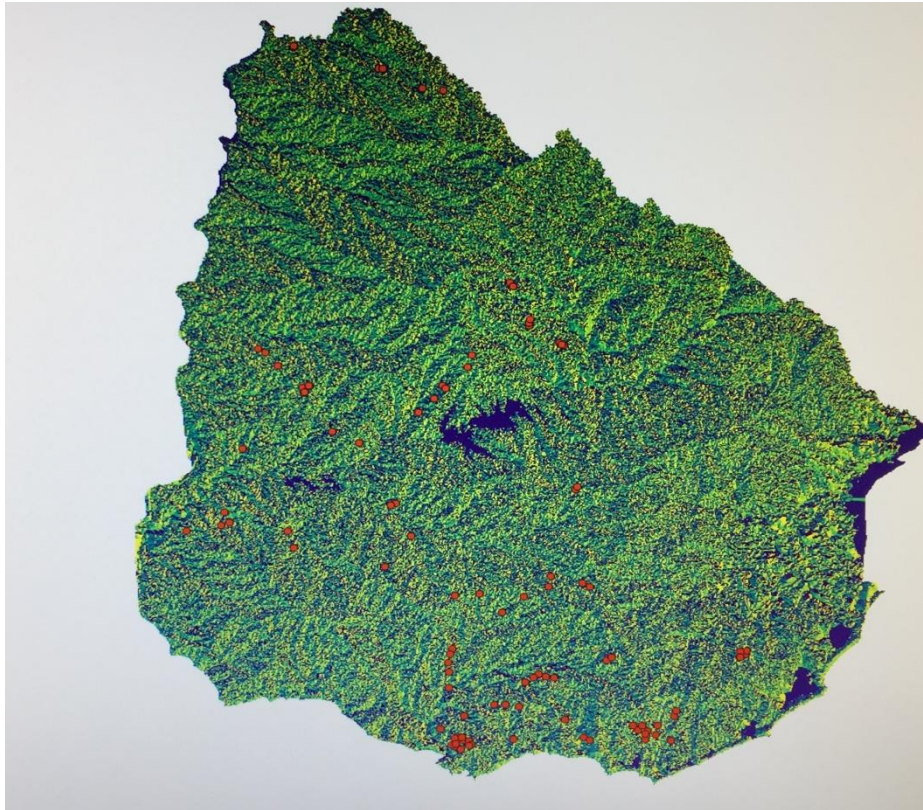


Figura 2. Mapa de relieve para Uruguay generado utilizando el software QGIS. Los puntos rojos representan los sitios utilizados en este trabajo.

Tabla 1. Criterio para la categorización de los usos del suelo brindados por el MVOTMA.

Categoría	Usos de suelo
Urbano	Area Urbana
	Areas Urbanas Dispersas
	Equipamiento Urbano
Agricultura	Aguas Artificiales
	Canteras, Areneras, Minas a Cielo Abierto
	Cultivos > 4-5 has
	Cultivos Regados y de Secano < 4-5 has
	Frutales
Ganaderia	Arbustos
	Herbaceo Natural
	Monte Nativo
Forestal	Plantacion Forestal

OBTENCIÓN DE MUESTRAS Y CARACTERIZACIÓN DE LOS SITIOS

Los muestreos se realizaron en pequeños arroyos, orden según Strahler entre 2 y 4. Cada arroyo fue muestreado dos veces, una vez en invierno y otra en verano dentro de la misma temporada. Cabe mencionar que, aunque los muestreos fueron realizados en años diferentes, los muestreos para cada sitio corresponden al mismo año. En cada caso se realizaron muestreos de peces parámetros físico-químicos y características de hábitat.

Características físico químicas del agua

En cada sitio antes de realizar cualquier perturbación del ambiente se midieron parámetros físicos-químicos con una sonda multi-paramétrica YSI 6600 (oxígeno disuelto mg/L, conductividad $\mu\text{S}/\text{cm}$, pH, y temperatura $^{\circ}\text{C}$). Además, se colectaron muestras de agua, transportadas a 4°C ., para su posterior análisis de nitrógeno total $\mu\text{g}/\text{L}$ (Koroleff, 1970) y fósforo total $\mu\text{g}/\text{L}$ (Valderrama, 1981) en el laboratorio del Departamento de Ecología y Gestión Ambiental, Centro Universitario de la Región Este (CURE).

Características del hábitat

La caracterización del hábitat se llevó a cabo una modificación de la metodología NOVANA (Friberg *et al.*, 2005) utilizada en países del norte de Europa y ya utilizada en Uruguay (Teixeira de Mello *et al.*, 2012, 2014; Borthagaray *et al.*, 2020). Además, se realizó una cuantificación de los diferentes usos del suelo en cada una de las cuencas utilizadas.

En cada sitio se tomó un tramo de cincuenta metros de longitud, marcándose 6 transectas a los 0, 10, 20, 30, 40 y 50 metros. En cada una de estos tramos se trazó una transecta perpendicular al cauce del arroyo. En cada transecta se toman medidas de profundidad y ancho, tipo y porcentaje de cada tipo de sustrato, así como cobertura vegetal cada 25 centímetros (Figura 3). En el caso de los sustratos se calculó la superficie que cada tipo de sustrato (arena, barro, grava, piedra y arcilla) ocupaba en el fondo, asignándole un valor del 0 al 4 (0 = 0%, 1 =25%, 2=50%, 3=75% y 4=100%). En cuanto a la cobertura vegetal, el procedimiento es

similar al usado en sustratos, registrándose para cada cuadrante el porcentaje de área cubierto por plantas, identificándose hasta el mínimo nivel taxonómico posible. En este caso, la cobertura obtenida era independiente para cada grupo vegetal, yendo desde 0 a 5 (0= 0%, 1= 5%, 2= 25%, 3= 50%, 4= 75%, 5= 100%). Es importante aclarar que la cobertura de cada grupo vegetal es independiente del resto de grupos, por lo que la suma de los porcentajes de cobertura vegetal no necesariamente debe ser 100%. Finalmente, esta metodología nos brinda información sobre las características ambientales del arroyo y la topografía (ancho y profundidad) de este.

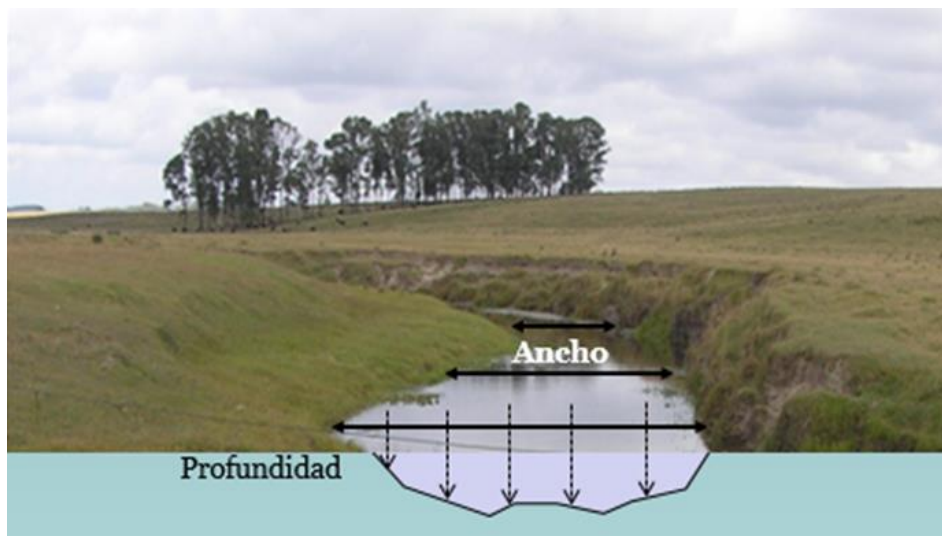


Figura 3. Esquema donde se muestra la metodología NOVANA.

Muestreo comunidad de peces

La colecta de peces se realizó siguiendo la metodología propuesta por Teixeira De Mello *et al.* (2014). Esta consiste en realizar 50 pulsos eléctricos en el tramo de 50 metros marcados previamente para realizar el NOVANA, capturando todos los peces detectados en cada pulso (Figura 4). Para el muestreo se utilizó un equipo de pesca eléctrica con generador de 230 V a combustión, con un pulso eléctrico de 6A y ánodo circular de 25 cm de diámetro (calderín) sin red, la colecta de los peces se realizó con calderín de 40 cm de diámetro y malla de 2mm. La pesca se realiza con 2 operarios en agua auxiliados por un tercer operario desde afuera del agua. A medida que se realiza el procedimiento los peces fueron colocados en un recipiente con agua intentando evitar exponerlos a un alto grado de stress. Al finalizar la captura de peces, estos fueron sacrificados a través de una sobredosis de 2 –

Phenoxi-Ethanol como se establece en el protocolo CHEA aprobado N° 603 (101). Luego de sacrificados, los individuos colectados se fijaron en formol 10% para su posterior análisis y procesado en el laboratorio.

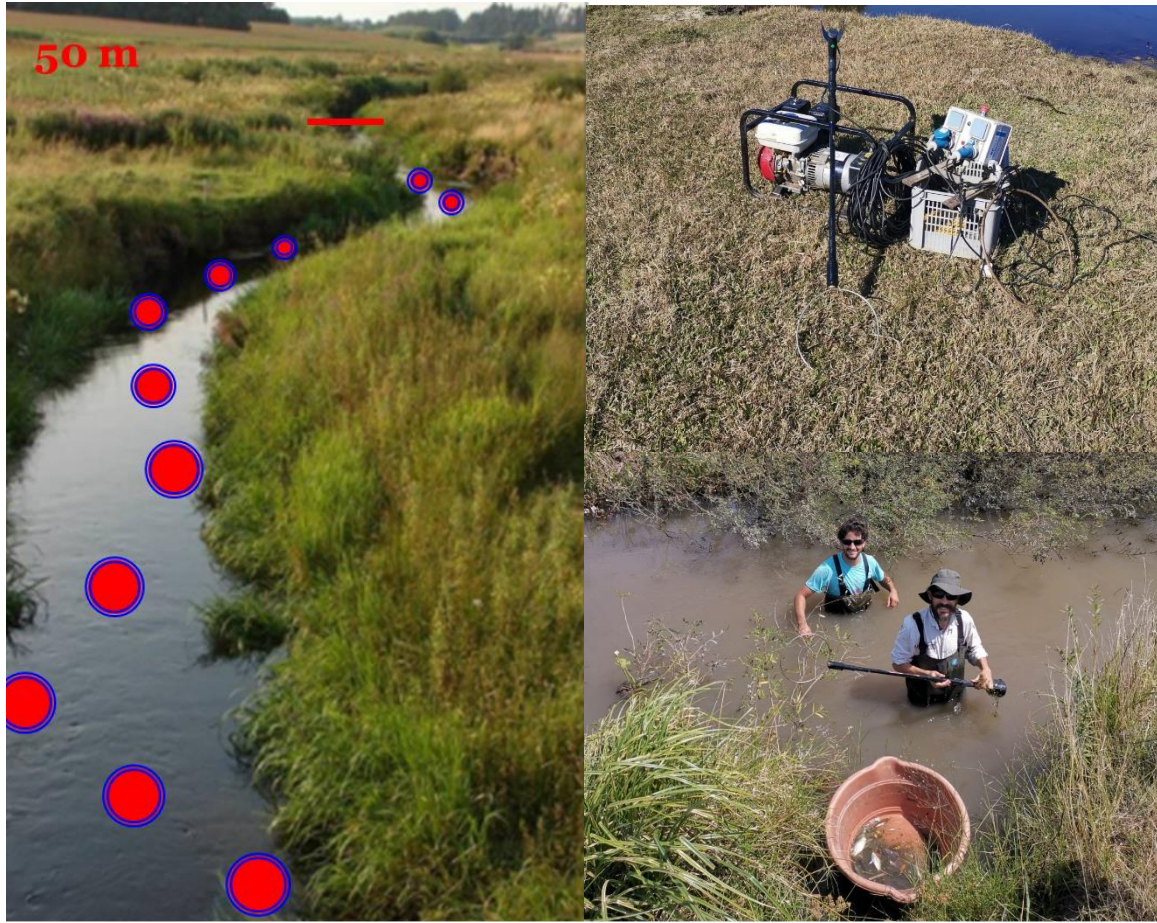


Figura 4. Ejemplo de la metodología de pesca eléctrica (Izquierda), el equipo de pesca eléctrica utilizado en los muestreos (Derecha arriba) y parte del equipo realizando captura de especímenes en uno de los arroyos analizados (Derecha abajo).

El análisis de los peces se llevó a cabo en las instalaciones del Centro Universitario Regional del Este (CURE). En laboratorio, se clasificó taxonómicamente a los individuos, registrándose talla, peso y sexo (en aquellas especies con caracteres sexuales externos). Una vez obtenidos estos datos, se seleccionarán especímenes para su ingreso a la colección de peces del CURE, sustituyendo el formol por alcohol 70° para su conservación.

OBTENCIÓN Y ANÁLISIS DE DATOS

Características de la comunidad de peces

A partir de los datos obtenidos del procesamiento de los peces en el laboratorio, se generó una tabla detallando estación, sitio, especie, largo y peso de cada individuo. Utilizando esta base de datos fue posible calcular la biomasa total observada y la cantidad de individuos por sitio. A partir de los datos de NOVANA se pudo obtener el ancho medio de cada arroyo en cada estación, siendo el largo 50 metros para todos los sitios, con esta información se calcula la densidad observada de individuos (ind.m^{-2}). Esta información fue corregida según lo propuesto por Teixeira de Mello *et al.* (2014). Tomando los datos de densidad estimada (ind/m^2) y multiplicándolos por la biomasa media por individuo, pudimos lograr obtener la biomasa media por metro cuadrado de arroyo (g/m^2 , BM).

Finalmente, la riqueza se calculó de dos maneras: riqueza observada y estimada por rarefacción. La riqueza observada fue el número de especies identificadas en el laboratorio para cada sitio en cada estación. La riqueza estimada se obtuvo por rarefacción utilizando la función iNEXT del paquete “iNEXT” buscando eliminar el efecto del número de individuos colectados (Hsieh, Ma and Chao, 2020).

Efectos de la estación del año sobre variables ambientales y la comunidad de peces

Objetivo específico 2. Evaluar la respuesta de la comunidad de peces a los cambios asociados a la estación (invierno–verano) utilizando como predictor la biomasa de la comunidad.

Las variables fisicoquímicas (fósforo total, nitrógeno total, oxígeno disuelto y conductividad) y características del hábitat (porcentaje de sustrato y cobertura vegetal total) fueron tabuladas para cada sitio y separadas por estación. Con esta tabla se llevó a cabo un análisis pareado con un test de t (verano-invierno) utilizando el software libre Past (Hammer *et al.*, 2001), previa comprobación de homogeneidad de varianza a través del test de Levene. De esta forma se analizan posibles diferencias entre las estaciones, estableciendo que existe una asociación entre los

datos obtenidos en el mismo sitio, lo que aumenta el poder del test. Para la comparación se llevó a cabo el test de t (Zar, 1999).

La misma metodología se utilizó para las variables asociadas a las comunidades de peces: riqueza observada y estimada, densidad, biomasa media, peso corporal medio y largo estándar medio.

Evaluación del deterioro ambiental sobre la biomasa

Objetivo específico 3. Analizar como la degradación ambiental afecta la producción secundaria evaluada como biomasa total de peces por área en verano e invierno.

Generación de variable de deterioro ambiental: análisis de componentes principales (PCA)

Utilizando las variables concentración de nutrientes (fósforo y nitrógeno), área relativa de usos de suelo y fisicoquímicos (oxígeno disuelto, conductividad) se llevó a cabo un análisis de componentes principales (PCA) con el método de matriz de covarianzas, utilizando el software libre R (R Core Team, 2020). Luego de realizado el PCA, se utilizó el método del palo quebrado (Broken stick en inglés) para estimar el número estadísticamente significativo de componentes a utilizar. Dicho método se realizó utilizando la función “bsDimension” del paquete “PCDimension” en el software libre R (Coombes and Wang, 2019). El resultado de este análisis mostro que la todas las variables pueden ser simplificadas con el uso del primer componente, utilizando los scores de cada arroyo en el eje como nuevas variables.

Relación de la biomasa (BM) con el deterioro ambiental, heterogeneidad y riqueza en cada estación: Modelo Lineal Mixto

Objetivo específico 4. Evaluar como varia la biomasa de peces en función de la riqueza de especies presente en los sitios analizados.

La variable de respuesta seleccionada para representar a los servicios ecosistémicos fue la biomasa de peces por metro cuadrado (BM, g/m²). Para ello se evaluó la distribución de la variable BM, encontrándose que no ajustaba a una distribución normal, sino que lo hacía a una distribución log normal.

Luego se generó una variable que reflejara la heterogeneidad del ambiente dentro de los arroyos. Para ello se llevó a cabo un índice de diversidad de Shannon utilizando los datos cobertura vegetal y tipo de sustrato obtenidas con el NOVANA. Antes de comenzar el modelado, se realizó un análisis exploratorio de las variables PC1 y Riqueza (como número de especies estimada a través de una rarefacción) y su relación global (sin separar invierno y verano) para estudiar la posibilidad de añadir un término cuadrático a la ecuación. Finalmente, se observó que solo el PC1 tenía una relación cuadrática con la biomasa (Figura 5).

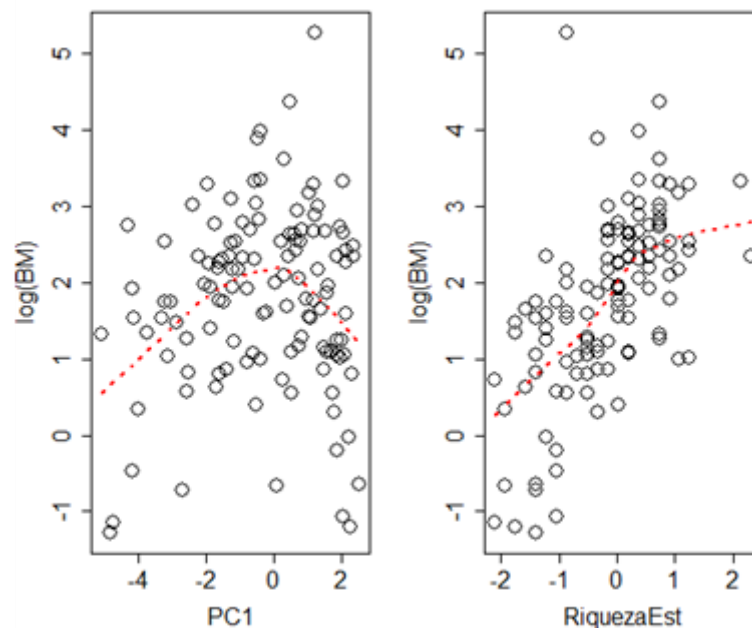


Figura 5. Relación del logaritmo de la biomasa con el componente principal (PC1) y la riqueza estimada (RiquezaEst), en rojo y punteada se observa la línea de tendencia de los datos.

Utilizando el componente principal 1 (PC1) además de la estación del año, la riqueza estimada de cada sitio y el índice de heterogeneidad ambiental como efectos fijos y la identidad de cada sitio como efecto aleatorio, se generó un modelo lineal mixto con el paquete “lme” (Pinheiro *et al.*, 2020). Este primer modelo incluía todas las variables e interacciones, siendo muy complejo, por lo que se procedió a simplificarlo utilizando test de máxima verosimilitud para comparar modelos utilizando el software R (R Core Team, 2020). Finalmente, se utilizó el paquete “DHARMA” para simular los residuales y poder observar si estos cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza (Harting, 2020).

RESULTADOS

Objetivo específico 1. Realizar una caracterización fisicoquímica del uso del suelo en la cuenca, morfología del curso de agua, heterogeneidad ambiental intra-arroyo, físico-química del agua, y rasgos de la comunidad de peces para pequeños arroyos de Uruguay durante el invierno y verano.

Características de las cuencas de drenaje y usos del suelo

Las cuencas analizadas cubren un área total de 136.573,6 hectáreas, los tamaños de cuenca varían entre 33 y 9733 hectáreas, con una media de 1452 y un desvío de 1604. Considerando la extensión calculada para cada categoría dentro de cada cuenca, se observa que la ganadería y la agricultura son las actividades que ocupan una mayor superficie, mientras que la urbanización es la menor en términos de área utilizada (Tabla 3). Al observar aquellas cuencas donde se registran los máximos para cada uso de suelo, podemos ver que el tamaño de estas cuencas es similar y que la cuenca con mayor superficie de suelo urbano (arroyo Colorado) además presenta una mayor diversidad de usos del suelo. Las cuencas con máximos para agricultura, ganadería y forestación son más homogéneas en cuanto a las diferentes categorías de usos del suelo (Figura 5).

Tabla 3. Área de la cuenca calculada para cada uso del suelo con su media, desvío estándar y máximo. Las áreas se presentan tanto como área relativa dentro de la cuenca como área ocupada en Hectáreas.

Uso de suelo	Relativa			Hectáreas		
	Media	Desvío	Máx.	Media	Desvío	Máx.
Urbano	0,059	0,14	0,525	73,05	256,43	1224,595
Agricultura	0,332	0,32	0,997	533,01	906,71	4373,41
Ganadería	0,4826	0,29	0,994	617,54	728,04	4900,98
Forestación	0,137	0,28	0,984	199,03	518,77	3511,94

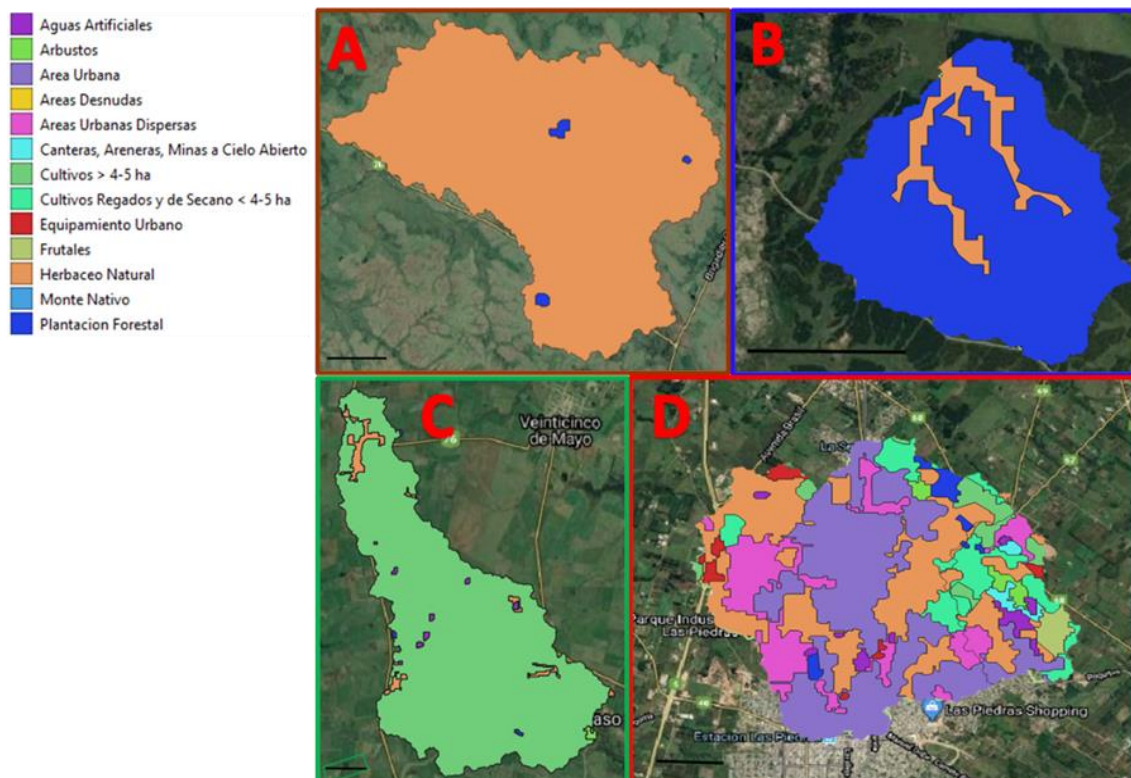


Figura 5. Ejemplos de cuatro cuencas con diferentes usos del suelo predominante: Ganadería (A), Forestación (B), Agricultura (C), Urbanización (D).

Características fisicoquímicas del agua y hábitat físico

De las variables físico químicas los nutrientes analizados mostraron un comportamiento similar tanto en invierno como en verano, no existiendo diferencias significativas entre las estaciones de verano e invierno (Tabla 4). Sin embargo, tanto el fósforo como el nitrógeno presentaron una gran variabilidad que parece responder a los diferentes usos de suelo, siendo los arroyos con urbanización en sus cuencas los de mayor concentración, mientras que aquellos con usos de suelo ganadero-forestales tienen menores concentraciones de estos nutrientes. El oxígeno disuelto en agua fue significativamente mayor en invierno que en verano mientras que la conductividad tuvo medias similares en ambas estaciones. Por otra parte, la temperatura media fue significativamente mayor durante el verano. En cuanto a la topografía de los sitios, vemos que el ancho medio no mostró diferencias entre verano e invierno mientras que la profundidad fue significativamente mayor en el invierno. Al pasar a observar los diferentes sustratos, observamos que no se ven cambios estacionales significativos en sus porcentajes excepto para el porcentaje del sustrato piedra, el cual fue mayor en verano. Finalmente, la cobertura vegetal no

mostró variaciones estacionales, aun así, cabe resaltar que ambas estaciones tuvieron un gran desvío, por lo que nos encontramos frente a un grupo de arroyos

Tabla 4. Resumen considerando el conjunto de arroyos para valores de fósforo total (PT), nitrógeno total (NT), oxígeno disuelto (O₂), conductividad, temperatura, ancho, profundidad, los porcentajes relativos de los diferentes sustratos (Arena, Grava, Piedra, Arcilla y Barro) y el porcentaje de cobertura vegetal. La columna t-test corresponde al p valor obtenido del análisis pareado de las características entre invierno y verano.

Variable	Verano		Invierno		t-test
	Media	Desv	Media	Desv	
PT (µg/L)	338,57	585,23	292,70	357,43	0,36
NT (µg/L)	1400,83	1825,20	1474,86	2074,85	0,62
O ₂ (mg/L)	6,80	2,46	8,32	2,80	< 0,05
Conductividad (µS/cm)	428,34	281,04	442,54	288,78	0,59
Temperatura (°C)	21,31	2,56	13,53	1,47	< 0,05
Ancho (m)	3,39	1,46	3,56	1,66	0,68
Profundidad media (cm)	24,98	16,87	32,86	20,56	< 0,05
Arena (%)	25,36	22,75	28,45	24,68	0,07
Grava (%)	17,17	21,59	16,47	22,22	0,65
Piedra (%)	30,97	30,11	26,52	28,57	0,003
Arcilla (%)	8,82	17,45	8,78	17,98	0,97
Barro (%)	18,33	25,47	19,58	27,27	0,21
Cobertura vegetal (%)	22,31	19,05	22,46	20,30	0,98

Características de la comunidad de peces

Objetivo específico 2. Evaluar la respuesta de la comunidad de peces a los cambios asociados a la estación (invierno–verano) utilizando como predictor la biomasa de la comunidad.

Se colectaron un total de 49.334 individuos pertenecientes a 63 especies. Estas especies se repartieron en 6 órdenes y 15 familias, siendo los Characiformes el orden más rico con 22 especies. Por otra parte, el orden Cyprinodontiformes fue el más abundante con un total de 30.435 individuos. En cuanto a las especies, *C. decemmaculatus* (60,1%), *G. terrapurpura* (5,3%) y *C. rachovii* (5%) fueron las especies más abundantes (Tabla 5).

Tabla 5. Total de especies colectadas en los arroyos muestreados separadas por estación. Se detallan número de individuos, largo medio, peso medio y el mínimo y máximo (Rango) para ambas medidas.

Especie	Verano					Invierno				
	n	Media Largo (cm)	Rango (cm)	Media Peso (g)	Rango (g)	n	Media Largo (cm)	Rango (cm)	Media Peso (g)	Rango (g)
<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>	24176	1,8 (±0,4)	0,1 - 3,8	0,11 (±0,22)	0,00 - 5,00	5460	2,0 (±0,5)	0,2 - 12,6	0,18 (±0,34)	0,00 - 21,00
<i>Characidium rachovii</i>	1674	2,5 (±0,7)	0,2 - 6,4	0,40 (±0,40)	0,01 - 6,90	1042	2,8 (±0,6)	1,3 - 4,7	0,55 (±0,41)	0,00 - 3,00
<i>Bryconamericus iheringii</i>	1514	3,8 (±1,2)	0,2 - 8,0	1,86 (±1,73)	0,02 - 11,90	1128	4,3 (±1,0)	1,7 - 7,4	2,42 (±1,98)	0,05 - 11,50
<i>Cheirodon interruptus</i>	1400	3,2 (±0,8)	0,8 - 5,8	1,07 (±0,85)	0,03 - 9,08	684	3,4 (±0,6)	1,5 - 5,2	1,25 (±0,71)	0,07 - 5,80
<i>Gymnogeophagus terrapurpura</i>	1331	3,6 (±1,7)	0,6 - 15,4	3,46 (±4,79)	0,01 - 43,75	645	3,8 (±1,5)	1,1 - 8,2	4,79 (±4,57)	0,10 - 27,30
<i>Hypessobrycon meridionalis</i>	869	2,8 (±0,8)	1,4 - 5,7	0,68 (±0,69)	0,05 - 4,80	775	3,4 (±0,8)	1,7 - 5,8	1,17 (±0,86)	0,10 - 5,11
<i>Ectrepropterus uruguayensis</i>	551	3,0 (±0,6)	1,7 - 5,2	0,80 (±0,55)	0,10 - 4,30	219	3,8 (±0,4)	2,7 - 4,8	1,68 (±0,59)	0,40 - 3,60
<i>Heptapterus mustelinus</i>	508	7,5 (±3,4)	1,0 - 21,5	5,06 (±6,52)	0,07 - 51,10	396	7,8 (±3,1)	2,5 - 22,1	5,09 (±6,79)	0,14 - 66,70
<i>Astyanax spp.</i>	479	5,0 (±3,1)	1,5 - 66,2	3,90 (±3,49)	0,04 - 19,50	179	5,2 (±1,3)	2,2 - 8,6	4,79 (±3,70)	0,20 - 21,70
<i>Australoheros facetus</i>	350	3,8 (±2,3)	0,9 - 12,7	6,46 (±13,95)	0,05 - 133,57	86	5,0 (±2,1)	1,8 - 13,5	10,14 (±18,85)	0,20 - 135,50
<i>Australoheros scitulus</i>	299	4,9 (±1,7)	1,1 - 9,2	7,67 (±7,25)	0,10 - 50,00	78	4,0 (±1,4)	2,4 - 7,9	4,41 (±5,48)	0,50 - 28,90
<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	278	4,2 (±0,9)	2,0 - 6,5	1,89 (±1,51)	0,07 - 11,40	152	5,0 (±0,7)	2,6 - 6,7	2,96 (±1,17)	0,30 - 7,60
<i>Gymnogeophagus mekinos</i>	273	3,8 (±2,1)	0,3 - 10,4	3,96 (±6,20)	0,00 - 36,50	105	5,1 (±1,6)	2,0 - 10,2	6,35 (±6,83)	0,20 - 47,10
<i>Cyanocharax uruguayensis</i>	243	3,5 (±0,5)	2,0 - 5,1	1,13 (±1,12)	0,10 - 15,00	83	3,0 (±0,6)	1,9 - 4,4	0,57 (±0,33)	0,07 - 1,80
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	203	6,6 (±2,3)	3,1 - 14,1	6,66 (±8,55)	0,50 - 46,30	52	7,6 (±2,2)	5,1 - 15,0	10,54 (±13,32)	2,20 - 75,30
<i>Jenynsia onca</i>	186	3,6 (±1,1)	1,4 - 6,5	1,43 (±1,23)	0,02 - 6,30	126	3,5 (±0,9)	1,7 - 6,1	1,23 (±0,90)	0,17 - 5,52
<i>Characidium pterostictum</i>	173	5,5 (±2,3)	2,8 - 18,0	3,07 (±3,65)	0,20 - 33,00	47	4,8 (±1,0)	2,7 - 7,2	2,21 (±1,46)	0,30 - 7,00
<i>Jenynsia multidentata</i>	172	2,6 (±0,9)	0,9 - 6,7	0,62 (±0,83)	0,01 - 7,20	148	3,0 (±0,9)	1,5 - 5,3	0,98 (±0,82)	0,08 - 3,80
<i>Rineloricaria longicauda</i>	169	4,9 (±1,8)	1,1 - 10,4	1,11 (±1,50)	0,07 - 8,90	83	5,9 (±1,7)	3,4 - 10,1	1,80 (±2,05)	0,30 - 9,50
<i>Corydoras paleatus</i>	157	3,8 (±1,2)	1,5 - 6,5	2,94 (±2,37)	0,10 - 13,88	70	3,8 (±0,9)	2,0 - 5,9	2,84 (±1,92)	0,30 - 9,89
<i>Steindachnerina biornata</i>	155	5,5 (±2,2)	0,7 - 10,7	7,67 (±8,14)	0,20 - 39,00	111	6,3 (±1,9)	2,2 - 11,4	9,01 (±8,07)	0,22 - 45,25
<i>Astyanax spp.</i>	116	4,2 (±1,6)	1,1 - 8,9	2,63 (±3,08)	0,08 - 16,81	23	5,9 (±1,3)	3,7 - 8,3	5,12 (±3,45)	1,28 - 15,29
<i>Hoplias malabaricus</i>	112	8,3 (±5,0)	1,7 - 36,5	31,97 (±114,06)	0,10 - 1102,00	82	11,3 (±4,5)	4,7 - 30,5	44,42 (±75,36)	1,90 - 592,20
<i>Hypessobrycon luetkenii</i>	109	3,9 (±0,9)	2,3 - 6,0	1,71 (±1,14)	0,27 - 4,86	54	3,7 (±1,1)	1,8 - 5,6	1,77 (±1,35)	0,20 - 5,22
<i>Cyphocharax voga</i>	104	5,2 (±3,9)	1,7 - 20,0	15,18 (±41,07)	0,10 - 338,86	35	5,7 (±1,9)	3,2 - 9,8	7,25 (±6,47)	1,12 - 26,50
<i>Crenicichla scottii</i>	101	6,9 (±2,9)	2,8 - 15,7	10,44 (±14,88)	0,40 - 86,00	35	8,5 (±3,7)	4,1 - 18,3	19,97 (±30,82)	1,20 - 134,40
<i>Crenicichla lepidota</i>	98	5,6 (±2,0)	2,9 - 11,7	5,51 (±6,88)	0,50 - 35,69	23	5,7 (±2,3)	3,4 - 10,4	6,78 (±8,74)	0,87 - 30,12
<i>Charax stenopterus</i>	92	4,2 (±1,6)	1,7 - 7,8	2,05 (±2,10)	0,08 - 8,60	45	4,5 (±1,4)	2,0 - 6,8	2,34 (±2,03)	0,10 - 6,80
<i>Hypostomus commersoni</i>	88	3,0 (±5,1)	1,2 - 37,0	13,42 (±85,85)	0,03 - 750,00	15	8,2 (±7,3)	2,9 - 32,0	43,30 (±127,04)	0,55 - 500,00
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	84	4,4 (±1,2)	1,9 - 8,5	2,71 (±2,18)	0,14 - 13,80	79	4,1 (±1,2)	1,6 - 7,7	2,43 (±2,17)	0,12 - 14,51
<i>Phallocharax caudimaculatus</i>	82	1,7 (±0,6)	0,8 - 3,8	0,15 (±0,21)	0,01 - 1,20	85	2,2 (±0,5)	1,0 - 3,5	0,31 (±0,22)	0,02 - 1,20
<i>Gymnogeophagus rhabdotus</i>	80	4,9 (±1,2)	2,1 - 7,5	6,62 (±4,87)	0,46 - 19,53	8	5,7 (±0,9)	4,3 - 7,3	9,52 (±4,73)	3,78 - 19,38
<i>Pimelodella australis</i>	60	6,0 (±1,6)	0,2 - 9,7	4,32 (±3,24)	0,28 - 14,80	7	6,5 (±1,8)	4,5 - 9,8	6,16 (±5,46)	1,48 - 16,50
<i>Scleronema minutum</i>	56	4,1 (±0,8)	2,3 - 6,1	0,90 (±0,51)	0,10 - 2,20	76	4,1 (±0,8)	2,4 - 6,0	0,87 (±0,56)	0,10 - 2,40
<i>Synbranchus marmoratus</i>	54	19,8 (±9,5)	0,6 - 45,0	21,15 (±32,07)	0,30 - 163,03	23	20,7 (±12,5)	4,3 - 48,0	31,17 (±51,29)	0,19 - 217,40
<i>Otocinclus arnoldi</i>	41	3,8 (±0,5)	2,5 - 5,0	1,36 (±0,51)	0,40 - 3,00	36	3,7 (±0,5)	2,6 - 4,8	1,34 (±0,61)	0,41 - 2,90
<i>Rhamdia quelen</i>	41	8,3 (±7,4)	1,4 - 37,0	13,24 (±23,32)	0,07 - 114,10	26	8,4 (±2,4)	5,7 - 18,2	15,75 (±20,45)	3,70 - 110,90
<i>Ancistrus taunayi</i>	39	3,4 (±1,7)	1,3 - 8,4	2,28 (±4,03)	0,09 - 20,20	16	4,0 (±1,2)	2,3 - 6,1	2,94 (±2,54)	0,50 - 9,50
<i>Hisonotus charrua</i>	36	2,8 (±0,9)	1,4 - 5,1	0,57 (±0,62)	0,03 - 2,41	26	3,5 (±0,7)	2,3 - 4,8	0,96 (±0,59)	0,20 - 2,30
<i>Hypessobrycon togoti</i>	35	3,9 (±1,1)	2,0 - 5,7	1,81 (±1,38)	0,10 - 5,20	35	4,6 (±0,8)	3,1 - 6,6	2,74 (±1,43)	0,80 - 6,60
<i>Astyanax rutilus</i>	28	6,3 (±0,9)	4,5 - 7,8	5,37 (±2,37)	1,82 - 11,30	5	4,8 (±0,7)	3,7 - 5,4	2,62 (±1,03)	1,00 - 3,80
<i>Characidium tenue</i>	27	3,5 (±0,7)	2,2 - 5,5	0,65 (±0,43)	0,10 - 1,90	8	4,6 (±0,5)	3,8 - 5,2	1,25 (±0,37)	0,80 - 1,90
<i>Gymnogeophagus gymnogenys</i>	27	4,9 (±1,8)	1,4 - 9,0	5,79 (±5,38)	0,08 - 22,33	2	5,9 (±1,5)	4,8 - 6,9	7,77 (±5,37)	3,97 - 11,56
<i>Hypostomus aspilogaster</i>	24	4,2 (±1,4)	2,0 - 8,4	2,53 (±2,82)	0,24 - 13,40	0	0	0	0	0
<i>Hisonotus nigricauda</i>	13	2,7 (±0,9)	1,5 - 4,2	0,53 (±0,47)	0,05 - 1,40	2	3,8 (±0,4)	3,5 - 4,0	1,05 (±0,21)	0,90 - 1,20
<i>Hypessobrycon anisitsi</i>	12	3,3 (±0,4)	2,6 - 4,0	0,92 (±0,39)	0,30 - 1,70	4	4,1 (±2,3)	2,3 - 7,4	0,93 (±0,67)	0,40 - 1,80
<i>Heterocheirodon yatai</i>	12	3,8 (±0,5)	3,2 - 4,9	0,90 (±0,20)	0,60 - 1,30	0	0	0	0	0
<i>Diapoma terofali</i>	11	3,3 (±0,7)	2,6 - 4,8	0,60 (±0,47)	0,20 - 1,70	97	3,3 (±0,8)	1,5 - 5,7	0,83 (±0,75)	0,10 - 4,50
<i>Rhamdella longiuscula</i>	9	7,7 (±1,4)	5,8 - 10,5	7,01 (±3,45)	3,50 - 15,10	3	7,3 (±1,9)	6,1 - 9,5	6,39 (±5,29)	3,33 - 12,50
<i>Crenicichla missioneira</i>	8	6,6 (±1,8)	4,0 - 9,5	5,23 (±3,92)	1,00 - 12,90	0	0	0	0	0
<i>Gymnotus omarorum</i>	6	15,9 (±5,2)	6,5 - 20,7	23,32 (±17,25)	1,00 - 53,00	4	11,9 (±3,2)	8,4 - 15,6	8,37 (±5,87)	3,40 - 15,30
<i>Scleronema macanuda</i>	5	3,7 (±1,1)	2,6 - 5,0	0,74 (±0,62)	0,10 - 1,50	7	7,1 (±1,2)	5,5 - 9,3	5,17 (±3,31)	1,80 - 12,00
<i>Bunocephalus doriae</i>	2	4,0 (±1,0)	3,3 - 4,7	1,08 (±0,82)	0,50 - 1,66	3	5,4 (±0,7)	4,8 - 6,2	5,23 (±1,82)	3,60 - 7,20
<i>Homodiaetus anisitsi</i>	2	3,3 (±0,1)	3,2 - 3,4	0,25 (±0,07)	0,20 - 0,30	0	0	0	0	0
<i>Hoplias lacerdae</i>	2	50,3 (±1,8)	49,0 - 51,5	2416,80 (±278,03)	2220,20 - 2613,40	0	0	0	0	0
<i>Astyanax stenohalinus</i>	1	5	5,0 - 5,0	1,92	1,92 - 1,92	14	2,8 (±0,5)	2,1 - 3,8	0,60 (±0,34)	0,22 - 1,50
<i>Cyanocharax alburnus</i>	1	4,7	4,7 - 4,7	1,92	1,92 - 1,92	2	2,8 (±0,4)	2,5 - 3,1	0,39 (±0,16)	0,27 - 0,50
<i>Microglanis cottoides</i>	1	4,4	4,4 - 4,4	1,9	1,90 - 1,90	1	7	7,0 - 7,0	12,3	12,30 - 12,30
<i>Astyanax jacuhiensis</i>	1	4,4	4,4 - 4,4	2,44	2,44 - 2,44	0	0	0	0	0
<i>Megaleporinus obtusidens</i>	1	25	25,0 - 25,0	332,1	332,10 - 332,10	0	0	0	0	0
<i>Oligosarcus oligolepis</i>	1	8,8	8,8 - 8,8	10,13	10,13 - 10,13	0	0	0	0	0
<i>Prochilodus lineatus</i>	1	22	22,0 - 22,0	285,1	285,10 - 285,10	0	0	0	0	0
<i>Pseudobunocephalus iheringii</i>	1	4,5	4,5 - 4,5	1,3	1,30 - 1,30	0	0	0	0	0

En cuanto a las características comunitarias, existieron diferencias significativas para la riqueza observada, la biomasa y la densidad de individuos, siendo estas tres variables significativamente mayores en verano (Tabla 6). Por otra parte, la riqueza estimada por rarefacción no mostro diferencias entre verano e invierno (Tabla 6). Tomando en cuenta a todas las especies en conjunto, el peso medio de los individuos no mostró diferencias estacionales, a diferencia del largo medio, el cual fue mayor en invierno. Los arroyos con mayor riqueza (45 especies) estuvieron en su mayoría asociados a cuencas cuyo principal uso de suelo era la agricultura y en segundo lugar la ganadería. En contrapartida, los arroyos con menor riqueza (3 especies) fueron aquellos con cuencas urbanas.

Tabla 6. Características de las comunidades de peces para los sitios estudiados separadas en verano e invierno. Se presenta para cada característica su media, desvío estándar, mínimo y máximo. La columna t-test corresponde al p valor obtenido del análisis pareado de las características entre invierno y verano.

Característica	Verano		Invierno				t-test		
	Media	Desvío	Mín.	Máx.	Media	Desvío		Mín.	Máx.
Número de individuos	1280,82	2262,80	23	13430	453,14	603,91	12	3983	0,0007
Riqueza observada (n especies)	15,57	5,55	3	31	13,94	5,66	3	35	0,001
Riqueza estimada (n especies)	18,62	8,13	3	45	18,02	8,36	3	51	0,51
Biomasa /m ² (g/m ²)	15,10	25,84	0,27	102,32	7,61	7,36	0,29	37,17	0,01
Densidad (ind/m ²)	9,68	58,10	0,17	157,08	4,01	6,08	0,06	46,58	0,006
Peso (g/ind)	3,51	0,79	0,18	49,23	3,04	0,26	0,36	11,63	0,58
Largo estándar (cm/ind)	3,65	1,36	1,66	8,47	3,98	1,23	2,1	7,61	0,019

Deterioro ambiental

El deterioro ambiental se determinó en base a el análisis de componentes principales utilizando las variables fisicoquímicas y porcentajes de usos de suelo. El método del palo quebrado (broken stick method) mostró que el número significativo de componentes a utilizar es 1. El análisis de componentes principales mostro que el componente 1 (PC1) fue capaz de explicar un 45,56% de la varianza encontrada (Figura 6). Este componente se relacionó con las variables fisicoquímicas (conductividad y oxígeno disuelto), nutrientes (fósforo y nitrógeno total) y porcentaje de los diferentes usos de suelo (Ganadería, Urbanización, Forestación y Agricultura) (Tabla 7).

Tabla 7. Relación de cada variable utilizada con el componente principal 1. En rojo las variables utilizadas, microgramos por litro de fósforo total (ugPT), microgramos por litro de nitrógeno total (ugNT), proporción de los distintos usos de suelo en la cuenca (Urbano, Agricultura, Forestal, Ganadería), oxígeno disuelto en miligramos por litro (O2) y conductividad en microsiemens por centímetro

Variable	PC1	PC2
Urbano	-0,37763453	0,21376927
Agricultura	-0,27238066	-0,27439084
Ganaderia	0,22510841	0,72249629
Forestal	0,17576625	-0,58013262
PT (µg/L)	-0,45213159	0,0092036
NT (µg/L)	-0,42349952	0,13622401
Conductividad (µS/cm)	-0,43715973	-0,03554203
O2 (mg/L)	0,35601954	-0,02350955

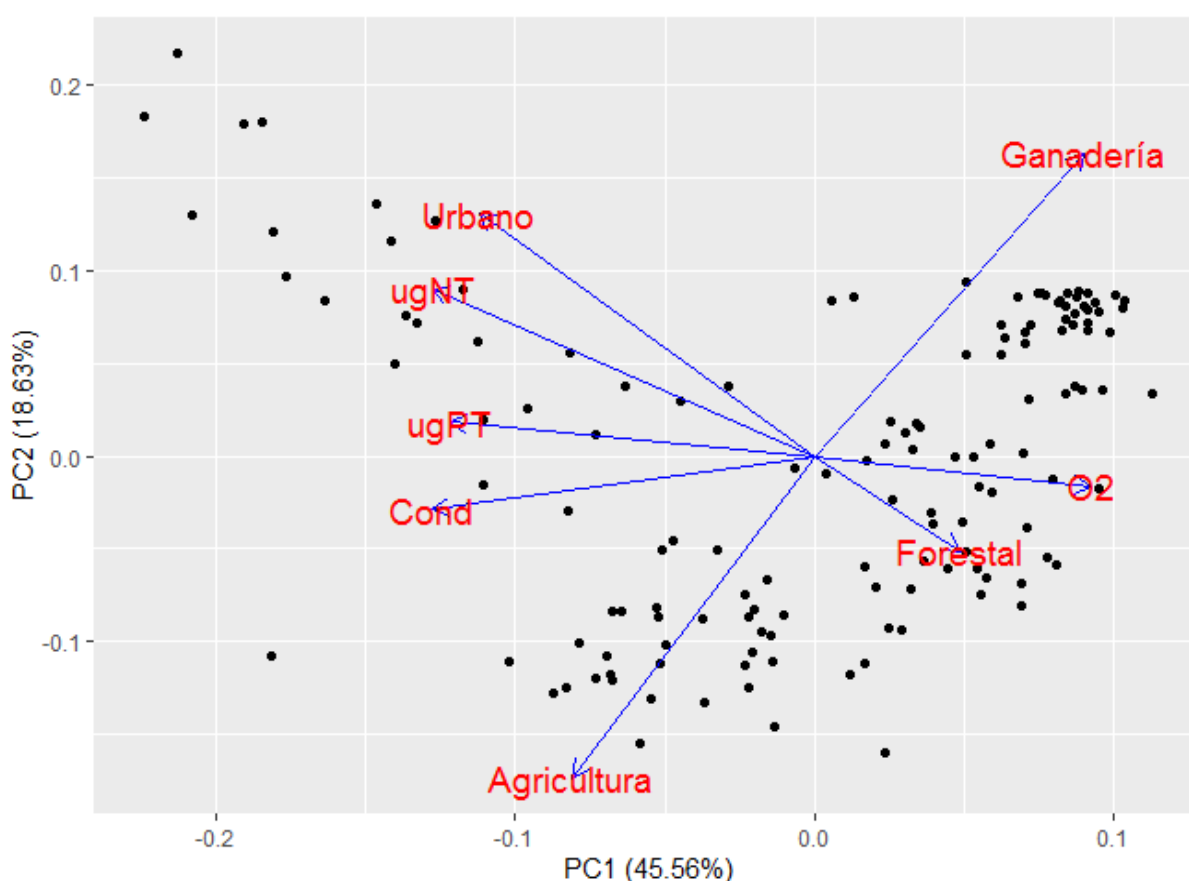


Figura 6. Análisis de componentes principales utilizando los arroyos muestreados en invierno y verano (puntos negros). En rojo las variables utilizadas, microgramos por litro de fósforo total (ugPT), microgramos por litro de nitrógeno total (ugNT), proporción de los distintos usos de suelo en la cuenca (Urbano, Agricultura, Forestal, Ganadería), oxígeno disuelto en miligramos por litro (O2) y conductividad en microsiemens por centímetro. PC1 y PC2 representan el porcentaje de la varianza explicado por el componente 1 y 2 respectivamente.

Relación de biomasa media con deterioro ambiental y riqueza en cada estación: Modelo Lineal Mixto

Objetivo específico 3. Analizar como la degradación ambiental afecta la producción secundaria evaluada como biomasa total de peces por área en verano e invierno.

Objetivo específico 4. Evaluar como varía la biomasa de peces en función de la riqueza de especies presente en los sitios analizados.

Luego de realizar la selección de modelos utilizando el método de máxima verosimilitud, se llegó a un modelo final que incluye las variables PC1, PC1² (degradación ambiental), riqueza estimada y estación (verano-invierno), además de la interacción de estas dos últimas. El resto de interacciones y la variable Heterogeneidad no fueron significativas y se descartaron durante la selección de modelos. En cuanto a las variables seleccionadas, PC1², riqueza y estación fueron significativas dentro del modelo (Tabla 8). Por otra parte, PC1 y la interacción riqueza – estación fueron eliminados del modelo final. Luego de simplificado el modelo fue validado al cumplir sus residuales con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza (Figura 7). Este tipo de modelos presenta dos tipos de coeficientes de determinación (R^2). Uno es el coeficiente marginal, el cual representa a la varianza explicada solo por los efectos fijos (Componente principal 1 y su variante cuadrática, Riqueza, Estación y la interacción de estas dos últimas) y el otro, llamado coeficiente condicional, representa la varianza explicada por los efectos fijos y aleatorios (Sitio) sumados. En nuestro caso, el coeficiente de determinación marginal fue de 0,27 mientras el coeficiente de determinación condicional fue de 0,55. Por lo tanto, al incluir ambos efectos (aleatorios y fijos), el modelo generado fue capaz de explicar un 55% de la varianza de la biomasa.

Tabla 8. Coeficientes del Modelo Lineal Mixto. Se detalla la variable incluida (Efecto fijo), su coeficiente en la ecuación del modelo (Coef), intervalo de confianza (IC), Error estándar, estadístico t (t) y significancia (p valor).

Efecto Fijo	Coef (IC)	Error estándar	t	p valor
PC1	-0,12 (-0,25 - 0,02)	0,07	-1,74	0,08
PC1 ²	-0,09 (-0,14 - (-0,04))	0,03	-3,77	< 0,005
Riqueza invierno	0,45 (0,21 - 0,70)	0,13	3,62	< 0,005
Riqueza verano	0,18 (-0,57 - 0,03)	0,15	-1,77	0,08
Invierno	1,90 (1,60 - 2,20)	0,15	12,5	< 0,005
Verano	2,32 (2,03 - 2,61)	0,15	15,6	< 0,005

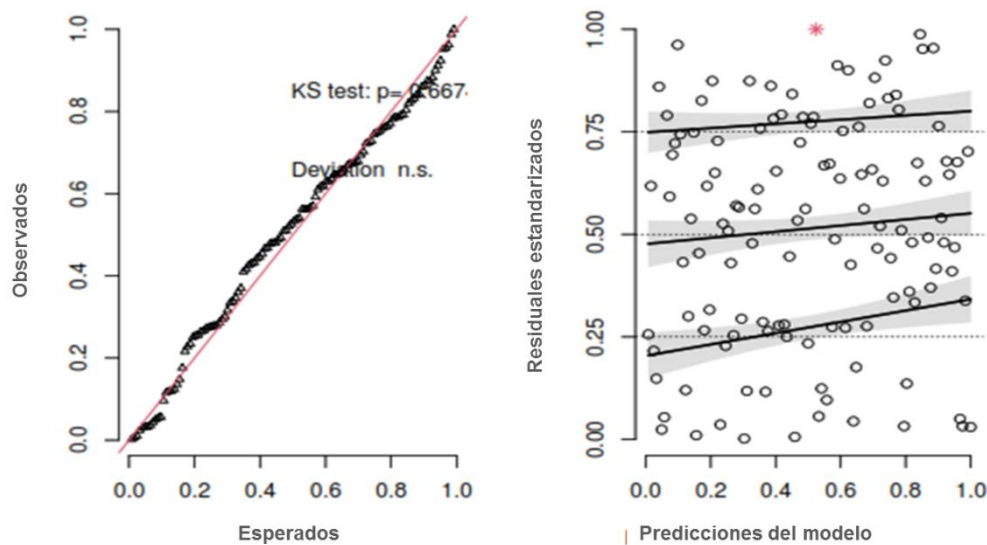


Figura 7. Residuales del Modelo Lineal Mixto. Se muestran QQ plot para analizar normalidad de los residuales (Izq.) y Residuales vs. Predichos para comprobar homogeneidad de varianza (Der.).

Finalmente, el modelo obtenido puede expresarse como las siguientes ecuaciones:

$$\text{Invierno } \log(\text{Biomasa (g/m}^2\text{)}) = 1,9 - 0,12 \cdot \text{PC1} - 0,09 \cdot (\text{PC1}^2) + 0,45 \cdot \text{Riqueza}$$

$$\text{Verano } \log(\text{Biomasa (g/m}^2\text{)}) = 1,9 - 0,12 \cdot \text{PC1} - 0,09 \cdot (\text{PC1}^2) + 0,18 \cdot \text{Riqueza}$$

La representación gráfica de los resultados nos muestra como la biomasa tiene una respuesta en forma de campana (Figura 8). Las menores biomásas se encuentran relacionadas a los valores de degradación ambiental más altos y bajos, mientras que cuando la degradación es intermedia, la biomasa alcanza sus niveles más altos. Estos niveles no son iguales para las dos estaciones, alcanzándose niveles más altos durante el verano al igual que fue expuesto anteriormente en este trabajo.

En cuanto a la riqueza, observamos que esta influye positivamente a la biomasa de peces. Sin embargo, esta relación varía dependiendo de la estación climática. Durante el invierno, la pendiente del aumento de biomasa en función de la riqueza es más pronunciada que en verano. Esto significa que agregar 1 especie en invierno genera un aumento de la biomasa más importante que en verano.

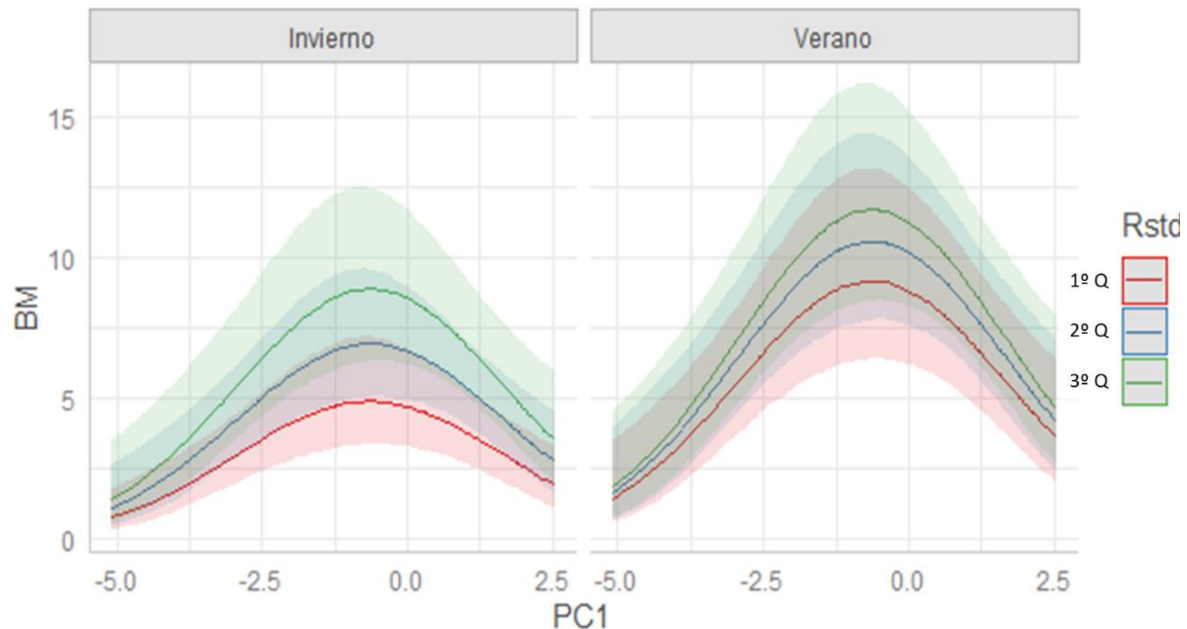


Figura 8. Resultado gráfico del Modelo Lineal Mixto. Se muestra la Biomasa por metro cuadrado (BM, g/m²) en función del Componente principal 1 (PC1) para el invierno (Izq.) y el verano (Der.). Además, se presentan el primer (Líneas rojas), segundo (Líneas azules) y tercer (Líneas verdes) cuantiles de la riqueza de especies (Rstd) y su relación con la biomasa en cada estación.

DISCUSIÓN

La biomasa de peces, en los arroyos estudiados mostró estar influenciada por la estación climática, la calidad del agua y la diversidad de especies. En cuanto a la estación, la biomasa de peces fue mayor durante el verano en comparación con el invierno. Si tomamos en cuenta la calidad del agua, esta tiene un efecto negativo sobre la biomasa en situaciones extremas (sitios de muy buena calidad o sitios muy deteriorados), mientras que los sitios intermedios presentaron biomazas mayores. Respecto a la riqueza de especies, esta presentó una relación positiva con la biomasa, siendo este efecto mayor durante el invierno.

Efectos de la estación sobre la comunidad de peces

Objetivo específico 2. Evaluar la respuesta de la comunidad de peces a los cambios asociados a la estación (invierno–verano) utilizando como predictor la biomasa de la comunidad.

Densidad

Se observó una mayor densidad (ind/m²) de individuos en el verano, diferencia que había sido reportada previamente para un arroyo de similares características en nuestro país (González-Bergonzoni *et al.*, 2015). Un posible mecanismo que puede explicar la diferencia encontrada radica en los periodos reproductivos de los peces. La temperatura juega un rol fundamental en la reproducción de los peces, existiendo en nuestras latitudes mayor actividad reproductiva en los meses cálidos (Andrade & Braga, 2005). No existe para nuestros sistemas información suficiente que describa los periodos reproductivos de las diferentes especies. Sin embargo, la poca información que tenemos reporta la existencia de periodos reproductivos en los meses cálidos en nuestro país (Goyenola *et al.*, 2011; González-Bergonzoni *et al.*, 2015). Otro mecanismo plausible para explicar las diferencias entre verano e invierno es la posible migración (por alimentación o reproducción) de peces adultos desde sistemas de mayor tamaño a estos pequeños arroyos en los meses cálidos (Pellett, Dyck and Adams, 1998; Mazzoni, Schubart and Iglesias-Rios, 2004; Vokoun, 2005). Sin embargo, no contamos con la información suficiente que nos permita analizar este mecanismo. En ambos casos, dinámicas de este estilo podrían ser capaces de generar cambios en la biomasa y la estructura de tallas de la comunidad.

Tamaño corporal medio

El tamaño corporal medio fue menor en verano, pudiendo estar relacionado a eventos reproductivos como se mencionó anteriormente. Un primer análisis considerando la especie de mayor abundancia relativa y menor tamaño (talla media 1,9 cm) *C. decemmaculatus*, mostró un incremento estadísticamente significativo del 5% en la abundancia relativa de esta especie en el verano. Numéricamente, considerando todos los sitios muestreados, esto significa un incremento de 5460 individuos en invierno a 24176 individuos en verano. En este caso, es esperable que

el incremento se deba a eventos reproductivos ya que no existen registro de migraciones para esta especie. El efecto de *C. decemmaculatus* sobre el tamaño corporal medio a nivel comunitario se hace evidente cuando al retirarla del análisis no se observan diferencias significativas entre invierno y verano.

Biomasa

Como se mencionó anteriormente, nuestros resultados muestran que, en el conjunto de arroyos estudiados la biomasa de peces durante el verano es mayor en comparación con el invierno. Este incremento en la biomasa en el verano puede estar dado por los eventos reproductivos o la llegada de peces a estos sitios, como se mencionó anteriormente. Sin embargo, es importante considerar como el sistema puede sustentar esta mayor biomasa. En este sentido, el aumento en la productividad primaria, resulta en un factor importante en el desarrollo de los niveles superiores de la red, teniendo generalmente a los peces como representantes finales de la productividad secundaria del sistema (Downing, Plante and Lalonde, 1990; Borer, Halpern and Seabloom, 2006). La producción primaria puede por lo tanto estar controlando la biomasa de los niveles tróficos superiores a través de un mecanismo “bottom up” (Rosemond, Mulholland and Elwood, 1993). La eficiencia de los productores primarios puede ser afectada por las condiciones propias de la estación, como lo son la radiación solar y la temperatura y el tipo de productor primario (macrofitas *versus* perifíton). En este sentido, se ha evidenciado que la disponibilidad de luz favorece una mayor productividad primaria resultando en un incremento de la biomasa (Kevern and Ball, 1965; Rosemond, Mulholland and Brawley, 2000; Dejen, Anteneh and Vijverberg, 2017). De esta forma, es esperable que, durante el invierno, donde las horas de luz son menores, los productores vean disminuido su crecimiento y biomasa (Gregory, 1980; Schiller *et al.*, 2007; Hill, Fanta and Roberts, 2009). Por otra parte, el incremento de la temperatura en el verano propicia que las tasas metabólicas de los productores primarios sean mayores, lo que aumenta la tasa de fijación de carbono y, por lo tanto, la biomasa primaria (Del Grosso *et al.*, 2008). Por lo tanto, estos dos factores dependientes de la estación pueden estar generando las condiciones para que los productores primarios sean capaces de sustentar una mayor biomasa de peces en verano.

Degradación ambiental

Objetivo específico 3. Analizar como la degradación ambiental afecta la producción secundaria evaluada como biomasa total de peces por área en verano e invierno.

El conjunto de datos ambientales (conductividad, oxígeno disuelto, nutrientes y usos del suelo) resumidos dentro del análisis de componentes principales reflejó el estado de deterioro de los sistemas. La relación encontrada entre el componente y los usos de suelo concuerda con resultados de otros trabajos donde se detalla que el uso de suelo en la cuenca tiene efectos sobre la calidad del agua (Bolstad and Swank, 1997; Tong and Chen, 2002; Goyenola, 2016; Goyenola *et al.*, 2020). A pesar de tener un impacto sobre el ecosistema, la magnitud de este impacto es menor en aquellos usos del suelo relacionados a ganadería y forestación (Miserendino *et al.*, 2011). Por otra parte, el impacto de los usos de suelo agrícolas intensivos y urbanos son mucho mayores, afectando negativamente la calidad del ambiente (Baker, 2005; Benejam *et al.*, 2016; Alvareda *et al.*, 2020). En el caso de los suelos agrícolas, esta relación negativa se intensifica cuando más de la mitad de la cuenca está siendo utilizada con dichos fines (Wang *et al.*, 1997). Por su parte, las cuencas con presencia de urbanización muestran ser las zonas con mayor impacto sobre la calidad del agua y los índices de integridad biótica (Wang, 2001; Benejam *et al.*, 2016). Por ejemplo, Ren *et al.* (2003) analizaron el efecto del aumento gradual de urbanización en la cuenca del Río Yangtze y su efecto sobre la calidad del agua, encontrando que el aumento en el área urbana se correspondía a un detrimento en la calidad ambiental del río.

Los diferentes usos de suelo mencionados anteriormente generan diferentes cargas de materia orgánica y nutrientes que es capaz de llegar a los arroyos (Beckert *et al.*, 2011). La llegada de materia orgánica y su inclusión dentro del sistema (ya sea suspendida o formando parte del sedimento) suele verse incrementada en los arroyos agrícolas y urbanos (Lenat and Crawford, 1994). El aumento de materia orgánica incrementa el metabolismo de los arroyos debido a mayores tasas de descomposición y demanda de oxígeno. Esto causa que aquellos sitios con usos de suelo agrícolas y urbanos suelen estar relacionados negativamente con el oxígeno disuelto (Miskewitz and Uchrin, 2013), coincidente con nuestros resultados. Además de este aumento, Wilson and Xenopoulos (2008) reportan que, en los arroyos agrícolas, la metabolización de materia orgánica por

parte de los microorganismos es más veloz debido al aumento en la carga de nutrientes. En nuestro estudio, dichos nutrientes (fósforo y nitrógeno) ven aumentadas sus concentraciones con el aumento de los usos de suelo urbano y agrícola. Esto es consistente con lo encontrado en la literatura, donde se observa que estos usos del suelo generan incrementos significativos en las concentraciones de nutrientes en agua (Paul and Meyer, 2001; Silva *et al.*, 2011). Por ejemplo, Niyogi, Simon and Townsend (2004) encontraron que el gradiente de agricultura en la cuenca para arroyos en Nueva Zelanda estaba directamente relacionado con el aumento de nutrientes, llegando al punto de saturación de asimilación por parte de los productores. En el mismo sentido, Tromboni and Dodds, (2017) encontraron que, sin importar la escala del análisis, la urbanización es la principal causa del aumento de nutrientes en arroyos de Brasil. Tanto la llegada de materia orgánica como de nutrientes desde los usos de suelo agrícolas y urbanos viene acompañada de otros compuestos que disminuyen la calidad ambiental. Los plaguicidas asociados a la agricultura son una de las principales causas de pérdida de diversidad en arroyos a nivel global (Beketov *et al.*, 2013). Estos compuestos afectan la supervivencia de los peces al provocarles alteraciones morfológicas, fisiológicas y comportamentales (Bonifacio *et al.*, 2016, 2017; Nimet *et al.*, 2020). Una situación similar se observa en los arroyos asociados a usos de suelo urbano, donde además se suman otros compuestos como metales pesados y disruptores endocrinos (Lenat and Crawford, 1994; Paul and Meyer, 2001; Sekabira *et al.*, 2010; Vidal *et al.*, 2018).

Relación de la biomasa con el deterioro ambiental

El fósforo y el nitrógeno son considerados elementos limitantes para el desarrollo de los productores primarios, siendo el fósforo en general el principal limitante. Estos nutrientes han mostrado ser igualmente importantes tanto en ambientes terrestres, marinos y de agua dulce (Elser *et al.*, 2007). La concentración de estos nutrientes en el agua es a su vez dependiente del uso del suelo en la cuenca. Por ejemplo, los sitios con cuencas asociadas a pasturas o a plantaciones forestales suelen presentar concentraciones menores de fósforo y nitrógeno, además de mayores niveles de oxígeno (de Mello *et al.*, 2018).

La biomasa de peces es menor en aquellos sitios con altos niveles de nutrientes y baja concentración de oxígeno. Estas condiciones pueden ser consideradas como un disturbio intenso debido a la degradación ambiental que tienen asociada (Wang *et al.*, 1997) donde solo aquellas especies tolerantes son capaces de subsistir (Morgan and Cushman, 2005). En la misma línea, aquellos sitios con baja concentración de nutrientes y altos niveles de oxígeno también estuvieron asociados a una menor biomasa de peces. Esta limitación de los nutrientes no permite que la base de la red trófica se desarrolle lo suficiente como para satisfacer las necesidades nutricionales que conlleva un gran crecimiento en los niveles superiores (Malzahn *et al.*, 2007). En cuanto a los sitios con características intermedias, la biomasa es mayor en comparación a los extremos. Esto puede deberse a que, por un lado, los nutrientes presentes son lo suficientemente altos como para que el sistema pueda mantener una mayor biomasa. Por otra parte, tener menor cantidad de fósforo y nitrógeno que los sitios más deteriorados puede significar que otros compuestos como pesticidas y metales pesados asociados a estos sitios también están llegando en menor cantidad, haciendo que la degradación del ambiente sea menor. (Sodré, Locatelli and Jardim, 2010). En los sistemas urbanos se ha hecho evidente el ingreso de una gran variedad de contaminantes más allá de nutrientes, como ser pesticidas y contaminantes emergentes.

Efecto de la riqueza sobre la biomasa

Objetivo específico 4. Evaluar como varia la biomasa de peces en función de la riqueza de especies presente en los sitios analizados.

El aumento de la biomasa sustentado por incrementos en la riqueza es un patrón ya reportado en la bibliografía (Borthagaray *et al.*, 2020; Woods *et al.*, 2020). Un mayor número de especies puede favorecer la optimización en el uso de los recursos disponibles en los ambientes acuáticos (Hargrave, 2009). Dicha eficiencia está a su vez asociada con el aumento de biomasa de cada grupo funcional (Cardinale *et al.*, 2012), donde aquellas especies más abundantes y dominantes son las que determinan como cada grupo explota los recursos disponibles (Bellwood, Hoey and

Choat, 2003; Cardinale *et al.*, 2012). En nuestro caso, el modelo obtenido muestra que el efecto de adicionar especies (aumento de riqueza) es diferencial entre estaciones, observándose un crecimiento de biomasa más pronunciado en invierno (diferentes pendientes). Considerando que no existen diferencias significativas de riqueza estimada entre invierno y verano, el patrón observado podría deberse a la identidad o los rasgos de las especies que están siendo adicionadas (análisis no realizado en este trabajo). Esto puede estar indicando que en lo que respecta al aumento en biomasa del sistema, es más importante saber quiénes son las especies que se están agregando más que saber cuántas especies se agregan. Un mecanismo que podría explicar este patrón es el presentado en la hipótesis de las especies clave ("Keystone Species Hypothesis"), donde se plantea que algunas especies dominantes son capaces de afectar a varias especies de la comunidad, determinando los grupos funcionales presentes en el ecosistema (Mills *et al.*, 1993; Davic, 2003). Si los recursos fueran más escasos como en el invierno, es posible que el efecto de estas especies sobre las demás sea de una magnitud mayor, por lo que adicionarlas durante esta estación tendría un efecto mayor.

CONCLUSIONES

Este trabajo representa el primer estudio que abarca una distribución geográfica tan amplia en nuestro país incluyendo muestreos de verano e invierno.

Los factores asociados a la estacionalidad mostraron ser un elemento estructurador de la comunidad de peces, modulando rasgos como la densidad, el número, la biomasa media y la talla media de los peces en arroyos de bajo orden.

Existe un efecto de la degradación sobre la biomasa de peces que varía según el nivel de degradación presente en el ambiente. A pesar de que los mecanismos que los subyacen son diferentes, los extremos de calidad ambiental mostraron un comportamiento similar, alcanzando ambas biomásas menores que las alcanzadas en casos de deterioro medio.

A pesar de que el aumento en el número de especies es un factor que favorece la generación de biomasa de peces, este efecto no es igual en invierno y verano. La identidad de las especies que se adicionan parece ser una característica importante a la hora de considerar su efecto sobre la biomasa.

Comprender estos aspectos es fundamental para el manejo y gestión de pequeños arroyos en nuestra región, considerando que son los más abundantes y los que drenan una importante área en la mayoría de las cuencas hidrográficas.

PERSPECTIVAS

Es importante continuar con el estudio de estos sistemas desde una perspectiva mecanicista que permita entender de manera más profunda los procesos que están detrás de los patrones reportados en este trabajo.

Para ello es importante plantearse objetivos que nos permitan un acercamiento desde el punto de vista del metabolismo del sistema y de los individuos.

Por otro lado, un enfoque trófico, donde se evalúe si las métricas comunitarias aquí analizadas tienen un comportamiento similar al considerar los diferentes grupos tróficos puede darnos más luz sobre cómo el ambiente ayuda a estructurar estas comunidades.

Finalmente, es interesante poder evaluar el comportamiento de los individuos en cuanto a posibles migraciones hacia cuerpos de agua mayores o cambios de hábitat debido a la temperatura. Para ello es necesario plantearse objetivos dirigidos a evaluar las comunidades de peces en diferentes épocas del año pensando en diseños de muestreo que nos permitan saber con certeza cómo se comportan los peces ante los cambios de estación.

BIBLIOGRAFÍA

- Ahearn, D. S. *et al.* (2004) 'Temporal dynamics of stream water chemistry in the last free-flowing river draining the western Sierra Nevada, California', *Journal of Hydrology*, 295(1–4), pp. 47–63. doi: 10.1016/j.jhydrol.2004.02.016.
- Allan, J. D., Erickson, D. L. and Fay, J. (1997) 'The influence of catchment land use on stream integrity across multiple spatial scales', *Freshwater Biology*. Blackwell Publishing Ltd, pp. 149–161. doi: 10.1046/j.1365-2427.1997.d01-546.x.
- Alvareda, E. *et al.* (2020) 'Water quality evaluation of two urban streams in Northwest Uruguay: are national regulations for urban stream quality sufficient?', *Environmental Monitoring and Assessment*, 192(10), pp. 1–22. doi: 10.1007/s10661-020-08614-6.
- Baker, A. (2005) 'Land Use and Water Quality', in *Encyclopedia of Hydrological Sciences*. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd. doi: 10.1002/0470848944.hsa195.
- Barko, J. W. and Smart, R. M. (1981) 'Comparative Influences of Light and Temperature on the Growth and Metabolism of Selected Submersed Freshwater Macrophytes', *Ecological Monographs*, 51(2), pp. 219–236. doi: 10.2307/2937264.
- Beckert, K. A. *et al.* (2011) 'Characterization and comparison of stream nutrients, land use, and loading patterns in Maryland coastal bay watersheds', *Water, Air, and Soil Pollution*, 221(1–4), pp. 255–273. doi: 10.1007/s11270-011-0788-7.
- Begon, M. and Townsend, C. R. (2006) *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 4th Editio. Wiley-Blackwell.
- Beketov, M. A. *et al.* (2013) 'Pesticides reduce regional biodiversity of stream invertebrates', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(27), pp. 11039–11043. doi: 10.1073/pnas.1305618110.
- Bellwood, D. R., Hoey, A. S. and Choat, J. H. (2003) 'Limited functional redundancy in high diversity systems: Resilience and ecosystem function on coral reefs', *Ecology Letters*, 6(4), pp. 281–285. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00432.x.
- Belyea, L. R. and Lancaster, J. (1999) 'Assembly Rules within a Contingent Ecology', *Oikos*, 86(3), p. 402. doi: 10.2307/3546646.
- Benejam, L. *et al.* (2016) 'Assessing effects of change in land use on size-related variables of fish in subtropical streams', *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(4), pp. 547–556. doi: 10.1139/cjfas-2015-0025.
- Bolstad, P. V. and Swank, W. T. (1997) 'Cumulative impacts of landuse on water quality in a southern appalachian watershed', *Journal of the American Water Resources Association*, 33(3), pp. 519–533. doi: 10.1111/j.1752-1688.1997.tb03529.x.
- Bonifacio, A. F. *et al.* (2016) 'Alterations in the general condition, biochemical parameters and locomotor activity in *Cnesterodon decemmaculatus* exposed to commercial formulations of chlorpyrifos, glyphosate and their mixtures', *Ecological Indicators*, 67, pp. 88–97. doi: 10.1016/j.ecolind.2016.02.011.

Bonifacio, A. F. *et al.* (2017) 'Environmental relevant concentrations of a chlorpyrifos commercial formulation affect two neotropical fish species, *Cheirodon interruptus* and *Cnesterodon decemmaculatus*', *Chemosphere*, 188, pp. 486–493. doi: 10.1016/j.chemosphere.2017.08.156.

Borer, E. T., Halpern, B. S. and Seabloom, E. W. (2006) 'Asymmetry in community regulation: Effects of predators and productivity', *Ecology*, 87(11), pp. 2813–2820. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[2813:AICREO]2.0.CO;2.

Borthagaray, A. I. *et al.* (2020) 'Community isolation drives lower fish biomass and species richness, but higher functional evenness, in a river metacommunity', *Freshwater Biology*, 65(12), pp. 2081–2095. doi: 10.1111/fwb.13603.

Brodeur, J. C. *et al.* (2016) 'Toxicities of glyphosate- and cypermethrin-based pesticides are antagonistic in the tenspotted livebearer fish (*Cnesterodon decemmaculatus*)', *Chemosphere*, 155, pp. 429–435. doi: 10.1016/j.chemosphere.2016.04.075.

Cabrera, A. L., Organization of American States, W. D. C. D. of S. A. eng and Willink, A. (1973) 'Biogeografía de América Latina'. Washington, D.C. (USA) Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos, Depto. de Asuntos Científicos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Available at: <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=XF2015037854> (Accessed: 11 December 2020).

Cardinale, B. J. *et al.* (2012) 'Biodiversity loss and its impact on humanity', *Nature*, 486(7401), pp. 59–67. doi: 10.1038/nature11148.

Casatti, L. (2005) 'Fish assemblage structure in a first order stream, southeastern Brazil: longitudinal distribution, seasonality, and microhabitat diversity', *Biota Neotropica*, 5(1), pp. 75–83. doi: 10.1590/s1676-06032005000100009.

Casatti, L. *et al.* (2012) 'From forests to cattail: How does the riparian zone influence stream fish?', *Neotropical Ichthyology*, 10(1), pp. 205–214. doi: 10.1590/S1679-62252012000100020.

Chalar, G. *et al.* (2013) 'Fish assemblage changes along a trophic gradient induced by agricultural activities (Santa Lucía, Uruguay)', *Ecological Indicators*, 24, pp. 582–588. doi: 10.1016/j.ecolind.2012.08.010.

Chesson, P. (2000) 'Mechanisms of Maintenance of Species Diversity', *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), pp. 343–366. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343.

Connell, J. H. (1978) 'Diversity in tropical rain forests and coral reefs', *Science*, 199(4335), pp. 1302–1310. doi: 10.1126/science.199.4335.1302.

Coombes, K. and Wang, M. (2019) 'PCDimension: Finding the Number of Significant Principal Components'. Available at: <https://cran.r-project.org/package=PCDimension>.

Costanza, R. *et al.* (2007) 'Biodiversity and ecosystem services: A multi-scale empirical study of the relationship between species richness and net primary production', *Ecological Economics*, 61(2–3), pp. 478–491. doi: 10.1016/j.ecolecon.2006.03.021.

- Currie, D. J. (1991) 'Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness', *American Naturalist*, 137(1), pp. 27–49. doi: 10.1086/285144.
- Daufresne, M., Lengfellner, K. and Sommer, U. (2009) 'Global warming benefits the small in aquatic ecosystems', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(31), pp. 12788–12793. doi: 10.1073/pnas.0902080106.
- Dean, T. L. and Richardson, J. (1999) 'Responses of seven species of native freshwater fish and a shrimp to low levels of dissolved oxygen', *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 33(1), pp. 99–106. doi: 10.1080/00288330.1999.9516860.
- Dejen, E., Anteneh, W. and Vijverberg, J. (2017) 'The Decline of the Lake Tana (Ethiopia) Fisheries: Causes and Possible Solutions', *Land Degradation & Development*, 28(6), pp. 1842–1851. doi: 10.1002/ldr.2730.
- Diaz, A. F., Studzinski, C. D. and Mechoso, C. R. (1998) 'Relationships between precipitation anomalies in Uruguay and southern Brazil and sea surface temperature in the Pacific and Atlantic Oceans', *Journal of Climate*, 11(2), pp. 251–271.
- Dodds, W. K. (2006) 'Eutrophication and trophic state in rivers and streams', in *Limnology and Oceanography*. American Society of Limnology and Oceanography Inc., pp. 671–680. doi: 10.4319/lo.2006.51.1_part_2.0671.
- Dodds, W. K. and Smith, V. H. (2016) 'Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in streams', *Inland Waters*, 6(2), pp. 155–164. doi: 10.5268/IW-6.2.909.
- Dolomatov, S., Zukow, W. and Brudnicki, R. (2013) 'Role of temperature in regulation of the life cycle of temperate fish', *Russian Journal of Marine Biology*. Springer, pp. 81–91. doi: 10.1134/S1063074013020041.
- Downing, J. A., Plante, C. and Lalonde, S. (1990) 'Fish production correlated with primary productivity, not the morphoedaphic index', *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(10), pp. 1929–1936. doi: 10.1139/f90-217.
- Dunne, T. and Leopold, L. B. (1978) 'Water in environmental planning', *Macmillan*.
- Elser, J. J. *et al.* (2007) 'Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems', *Ecology Letters*, 10(12), pp. 1135–1142. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x.
- Fjeldså, J., Bowie, R. C. K. and Rahbek, C. (2012) 'The Role of Mountain Ranges in the Diversification of Birds', *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43(1), pp. 249–265. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102710-145113.
- Flecker, A. S. (1996) 'Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream', *Ecology*, 77(6), pp. 1845–1854. doi: 10.2307/2265788.
- Flecker, A. S. and Taylor, B. W. (2004) 'TROPICAL FISHES AS BIOLOGICAL BULLDOZERS: DENSITY EFFECTS ON RESOURCE HETEROGENEITY AND SPECIES DIVERSITY', *Ecology*, 85(8), pp. 2267–2278. doi: 10.1890/03-0194.
- Fraser, D. F. and Cerri, R. D. (1982) 'Experimental Evaluation of Predator-Prey Relationships in a Patchy Environment: Consequences For Habitat Use Patterns in Minnows', *Ecology*, 63(2), pp. 307–313. doi: 10.2307/1938947.

- Friberg, N. *et al.* (2005) 'The new Danish stream monitoring programme (Novana) - Preparing monitoring activities for the water framework directive era', *Environmental Monitoring and Assessment*, 111(1–3), pp. 27–42. doi: 10.1007/s10661-005-8038-3.
- Friberg, N. *et al.* (2009) 'Relationships between structure and function in streams contrasting in temperature', *Freshwater Biology*, 54(10), pp. 2051–2068. doi: 10.1111/j.1365-2427.2009.02234.x.
- Frost, P. C. *et al.* (2002) 'Ecological stoichiometry of trophic interactions in the benthos: Understanding the role of C:N:P ratios in lentic and lotic habitats', *Journal of the North American Benthological Society*, 21(4), pp. 515–528. doi: 10.2307/1468427.
- Gelós, M. *et al.* (2010) 'Seasonal and diel changes in fish activity and potential cascading effects in subtropical shallow lakes with different water transparency', *Hydrobiologia*, 646(1), pp. 173–185. doi: 10.1007/s10750-010-0170-6.
- Gilinsky, E. (1984) 'The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure.', *Ecology*, 65(2), pp. 455–468. doi: 10.2307/1941408.
- González-Bergonzoni, I. *et al.* (2015) 'Potential drivers of seasonal shifts in fish omnivory in a subtropical stream', *Hydrobiologia*, 768(1), pp. 183–196. doi: 10.1007/s10750-015-2546-0.
- González-Bergonzoni, I. *et al.* (2019) 'Origin of Fish Biomass in a Diverse Subtropical River: An Allochthonic-Supported Biomass Increase Following Flood Pulses', *Ecosystems*, 22(8), pp. 1736–1753. doi: 10.1007/s10021-019-00370-0.
- Goyenola, G. *et al.* (2011) 'Analysis of the reproductive strategy of *Jenynsia multidentata* (Cyprinodontiformes, Anablepidae) with focus on sexual differences in growth, size, and abundance', *Hydrobiologia*, 673(1), pp. 245–257. doi: 10.1007/s10750-011-0784-3.
- Goyenola, G. (2016) *Efectos de la intensidad productiva agrícola sobre la dinámica de macronutrientes en arroyos de cabecera: Una evaluación bajo condiciones climáticas/hidrológicas contrastantes*. Universidad de la Republica.
- Goyenola, G. *et al.* (2020) 'Influence of farming intensity and climate on lowland stream nitrogen', *Water (Switzerland)*, 12(4), p. 1021. doi: 10.3390/W12041021.
- Gregory, S. V. (1980) *Effects of light, nutrients, and grazers on periphyton communities in streams*. Oregon State University.
- Davic, R. D. (2003). Linking keystone species and functional groups: a new operational definition of the keystone species concept. *Conservation Ecology*, 7(1).
- Del Grosso, S. *et al.* (2008) 'Global potential net primary production predicted from vegetation class, precipitation, and temperature', *Ecology*, 89(8), pp. 2117–2126. doi: 10.1890/07-0850.1.
- Hammer, D. A. T. *et al.* (2001) *Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis, Palaeontologia Electronica*. Available at: <http://palaeo-electronica.org>http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm. (Accessed: 11 December 2020).

- Hargrave, C. W. (2009) 'Effects of fish species richness and assemblage composition on stream ecosystem function', *Ecology of Freshwater Fish*, 18(1), pp. 24–32. doi: 10.1111/j.1600-0633.2008.00318.x.
- Harrison, S. S. C., Bradley, D. C. and Harris, I. T. (2005) 'Uncoupling strong predator-prey interactions in streams: the role of marginal macrophytes', *Oikos*, 108(3), pp. 433–448. doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.12189.x.
- Harting, F. (2020) 'DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models'. Available at: <http://florianhartig.github.io/DHARMA/>.
- Heatherly, T. *et al.* (2007) 'Relationships between Water Quality, Habitat Quality, and Macroinvertebrate Assemblages in Illinois Streams', *Journal of Environmental Quality*, 36(6), pp. 1653–1660. doi: 10.2134/jeq2006.0521.
- Hermes-Silva, S. and Zaniboni-Filho, E. (2012) 'Estrutura da assembleia de peixes litorâneos em um tributário represado: Os efeitos da presença de macrófitas (região subtropical, Brasil)', *Brazilian Journal of Biology*, 72(3), pp. 489–495. doi: 10.1590/S1519-69842012000300011.
- Hernández, A. and Nuñez, M. (2015) *Regiones agropecuarias del Uruguay*. Montevideo.
- Hill, W. R., Fanta, S. E. and Roberts, B. J. (2009) 'Quantifying phosphorus and light effects in stream algae', *Limnology and Oceanography*, 54(1), pp. 368–380. doi: 10.4319/lo.2009.54.1.0368.
- Holling, C. S. (1992). Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological monographs*, 62(4), 447-502.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H. and Chao, A. (2020) 'iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity'. Available at: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software-download/>.
- Jacquin, L. *et al.* (2019) 'High temperature aggravates the effects of pesticides in goldfish', *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 172, pp. 255–264. doi: 10.1016/j.ecoenv.2019.01.085.
- Johnston, I., Vieira, V. and Temple, G. (2001) 'Functional consequences and population differences in the developmental plasticity of muscle to temperature in Atlantic herring *Clupea harengus*', *Marine Ecology Progress Series*, 213, pp. 285–300. doi: 10.3354/meps213285.
- Jones, C. S. and Schilling, K. E. (2011) 'From Agricultural Intensification to Conservation: Sediment Transport in the Raccoon River, Iowa, 1916-2009', *Journal of Environmental Quality*, 40(6), pp. 1911–1923. doi: 10.2134/jeq2010.0507.
- Jørgensen, C., Enberg, K. and Mangel, M. (2016) 'Modelling and interpreting fish bioenergetics: a role for behaviour, life-history traits and survival trade-offs', *Journal of Fish Biology*, 88(1), pp. 389–402. doi: 10.1111/jfb.12834.
- Justus, B. G. *et al.* (2014) 'INVERTEBRATE AND FISH ASSEMBLAGE RELATIONS TO DISSOLVED OXYGEN MINIMA IN LOWLAND STREAMS OF SOUTHWESTERN LOUISIANA', *River Research and Applications*, 30(1), pp. 11–28. doi: 10.1002/rra.2623.

- Kaenel, B. R., Buehrer, H. and Uehlinger, U. (2000) 'Effects of aquatic plant management on stream metabolism and oxygen balance in streams', *Freshwater Biology*, 45(1), pp. 85–95. doi: 10.1046/j.1365-2427.2000.00618.x.
- Kevern, N. R. and Ball, R. C. (1965) 'PRIMARY PRODUCTIVITY AND ENERGY RELATIONSHIPS IN ARTIFICIAL STREAMS¹', *Limnology and Oceanography*, 10(1), pp. 74–87. doi: 10.4319/lo.1965.10.1.0074.
- Koroleff, F. (1970) 'Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue', *Information on Techniques and Methods for Seawater Analysis*, pp. 19–22. Available at: <https://ci.nii.ac.jp/naid/10025231502> (Accessed: 11 December 2020).
- Lefcheck, J. S. (2016) 'piecewiseSEM : Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics', *Methods in Ecology and Evolution*. Edited by R. Freckleton, 7(5), pp. 573–579. doi: 10.1111/2041-210X.12512.
- Lenat, D. R. and Crawford, J. K. (1994) 'Effects of land use on water quality and aquatic biota of three North Carolina Piedmont streams', *Hydrobiologia*, 294(3), pp. 185–199. doi: 10.1007/BF00021291.
- Lusardi, R. A., Jeffres, C. A. and Moyle, P. B. (2018) 'Stream macrophytes increase invertebrate production and fish habitat utilization in a California stream', *River Research and Applications*, 34(8), pp. 1003–1012. doi: 10.1002/rra.3331.
- Lushchak, V. I. and Bagnyukova, T. V. (2006) 'Effects of different environmental oxygen levels on free radical processes in fish', *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology*, 144(3), pp. 283–289. doi: 10.1016/j.cbpb.2006.02.014.
- Madsen, T. V. and Brix, H. (1997) 'Growth, photosynthesis and acclimation by two submerged macrophytes in relation to temperature', *Oecologia*, 110(3), pp. 320–327. doi: 10.1007/s004420050165.
- Malzahn, A. M. *et al.* (2007) 'Nutrient limitation of primary producers affects planktivorous fish condition', *Limnology and Oceanography*, 52(5), pp. 2062–2071. doi: 10.4319/lo.2007.52.5.2062.
- Mazzoni, R., Schubart, S. A. and Iglesias-Rios, R. (2004) 'Longitudinal segregation of *Astyanax janiroensis* in Rio Ubatiba: a Neotropical stream of south-east Brazil', *Ecology of Freshwater Fish*, 13(3), pp. 231–234. doi: 10.1111/j.1600-0633.2004.00062.x.
- de Mello, K. *et al.* (2018) 'Impacts of tropical forest cover on water quality in agricultural watersheds in southeastern Brazil', *Ecological Indicators*, 93, pp. 1293–1301. doi: 10.1016/j.ecolind.2018.06.030.
- MEa, M. E. A. (2005). *Ecosystems and Human Well-Being: wetlands and water synthesis*.
- Menezes, R. F. *et al.* (2013) 'Variation in fish community structure, richness, and diversity in 56 Danish lakes with contrasting depth, size, and trophic state: Does the method matter?', *Hydrobiologia*, 710(1), pp. 47–59. doi: 10.1007/s10750-012-1025-0.
- Metzger, M. J. *et al.* (2006) 'The vulnerability of ecosystem services to land use change', in *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Elsevier, pp. 69–85. doi:

10.1016/j.agee.2005.11.025.

Mills, L. S., Soulé, M. E., & Doak, D. F. (1993). The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience*, 43(4), 219-224.

Miserendino, M. L. *et al.* (2011) 'Assessing land-use effects on water quality, in-stream habitat, riparian ecosystems and biodiversity in Patagonian northwest streams', *Science of the Total Environment*, 409(3), pp. 612–624. doi: 10.1016/j.scitotenv.2010.10.034.

Miskewitz, R. and Uchrin, C. (2013) 'In-Stream Dissolved Oxygen Impacts and Sediment Oxygen Demand Resulting from Combined Sewer Overflow Discharges', *Journal of Environmental Engineering*, 139(10), pp. 1307–1313. doi: 10.1061/(asce)ee.1943-7870.0000739.

Morgan, R. P. and Cushman, S. F. (2005) 'Urbanization effects on stream fish assemblages in Maryland, USA', in *Journal of the North American Benthological Society*. North American Benthological Society, pp. 643–655. doi: 10.1899/04-019.1.

Nimet, J. *et al.* (2020) 'Histopathological alterations in gills of a fish (*Astyanax bifasciatus*) in neotropical streams: negative effects of riparian forest reduction and presence of pesticides', *Environmental Monitoring and Assessment*, 192(1), pp. 1–13. doi: 10.1007/s10661-019-8030-y.

Niyogi, D. K., Simon, K. S. and Townsend, C. R. (2004) 'Land use and stream ecosystem functioning: Nutrient uptake in streams that contrast in agricultural development', *Archiv fur Hydrobiologie*, 160(4), pp. 471–486. doi: 10.1127/0003-9136/2004/0160-0471.

Novakowski, G. C., Hahn, N. S. and Fugl, R. (2008) 'Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond', *Neotropical Ichthyology*, 6(4), pp. 567–576. doi: 10.1590/s1679-62252008000400004.

Paul, M. J. and Meyer, J. L. (2001) 'Streams in the Urban Landscape', *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1), pp. 333–365. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114040.

Pellett, T. D., Dyck, G. J. Van and Adams, J. V (1998) *Seasonal Migration and Homing of Channel Catfish in the Lower Wisconsin River, Wisconsin, North American Journal of Fisheries Management*.

Pinheiro, J. *et al.* (2020) 'nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models', p. 148. Available at: <https://cran.r-project.org/package=nlme%3E>.

Polis, G. A., Anderson, W. B. and Holt, R. D. (1997) 'Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs', *Annual Review of Ecology and Systematics*, pp. 289–316. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289.

Power, M. E. (1992) 'Habitat heterogeneity and the functional significance of fish in river food webs', *Ecology*, 73(5), pp. 1675–1688. doi: 10.2307/1940019.

QGIS Development Team (2018) 'QGIS Geographic Information System'. Available at: <https://qgis.org/es/site/index.html>.

R Core Team (2020) 'R: A language and environment for statistical computing'.

Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available at: <https://www.r-project.org/>.

Rankin, T. L. and Sponaugle, S. (2011) 'Temperature Influences Selective Mortality during the Early Life Stages of a Coral Reef Fish', *PLoS ONE*. Edited by V. Laudet, 6(5), p. e16814. doi: 10.1371/journal.pone.0016814.

Ren, W. *et al.* (2003) 'Urbanization, land use, and water quality in Shanghai 1947-1996', *Environment International*, 29(5), pp. 649–659. doi: 10.1016/S0160-4120(03)00051-5.

Ricklefs, R. E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235(4785), 167-171.

Ricklefs, R. E., & Schluter, D. (Eds.). (1993). Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives (Vol. 7). Chicago: University of Chicago Press.

RILEY, W. D. *et al.* (2009) 'The effects of stream canopy management on macroinvertebrate communities and juvenile salmonid production in a chalk stream', *Fisheries Management and Ecology*, 16(2), pp. 100–111. doi: 10.1111/j.1365-2400.2008.00649.x.

Roa-Fuentes, C. A. *et al.* (2020) 'Importance of local and landscape variables on multiple facets of stream fish biodiversity in a Neotropical agroecosystem', *Hydrobiologia*, pp. 1–18. doi: 10.1007/s10750-020-04396-7.

Rodríguez-Tricot, L. and Arim, M. (2020) 'From Hutchinsonian ratios to spatial scaling theory: the interplay among limiting similarity, body size and landscape structure', *Ecography*, 43(2), pp. 318–327. doi: 10.1111/ecog.04462.

Rosemond, A. D., Mulholland, P. J. and Brawley, S. H. (2000) 'Seasonally shifting limitation of stream periphyton: Response of algal populations and assemblage biomass and productivity to variation in light, nutrients, and herbivores', *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(1), pp. 66–75. doi: 10.1139/f99-181.

Rosemond, A. D., Mulholland, P. J. and Elwood, J. W. (1993) 'Top-down and bottom-up control of stream periphyton: effects of nutrients and herbivores', *Ecology*, 74(4), pp. 1264–1280. doi: 10.2307/1940495.

Schiller, D. Von *et al.* (2007) 'Effects of nutrients and light on periphyton biomass and nitrogen uptake in Mediterranean streams with contrasting land uses', *Freshwater Biology*, 52(5), pp. 891–906. doi: 10.1111/j.1365-2427.2007.01742.x.

Sekabira, K. *et al.* (2010) 'Assessment of heavy metal pollution in the urban stream sediments and its tributaries', *International Journal of Environmental Science and Technology*, 7(3), pp. 435–446. doi: 10.1007/BF03326153.

Sharma, S. and Gautam, R. K. (2017) *International Journal of Sciences & Applied Research Studies of the toxicity of pesticides methylamine on cat fish species*. Available at: www.ijisar.in (Accessed: 11 December 2020).

Sih, A. (1992) 'Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs', *American Naturalist*, 139(5), pp. 1052–1069. doi: 10.1086/285372.

Silva, J. S. O. *et al.* (2011) 'Effects of land cover on chemical characteristics of

- streams in the Cerrado region of Brazil', *Biogeochemistry*, 105(1), pp. 75–88. doi: 10.1007/s10533-010-9557-8.
- Sodré, F. F., Locatelli, M. A. F. and Jardim, W. F. (2010) 'Occurrence of Emerging Contaminants in Brazilian Drinking Waters: A Sewage-To-Tap Issue', *Water, Air, and Soil Pollution*, 206(1–4), pp. 57–67. doi: 10.1007/s11270-009-0086-9.
- Teixeira de Mello, F. (2007) *EFEECTO DEL USO DEL SUELO SOBRE LA CALIDAD DEL AGUA Y LAS COMUNIDADES DE PECES EN SISTEMAS LÓTICOS DE LA CUENCA BAJA DEL RÍO SANTA LUCÍA (URUGUAY)*. Universidad de la Republica.
- Teixeira de Mello, F. *et al.* (2012) 'Community structure of fish in lowland streams differ substantially between subtropical and temperate climates', *Hydrobiologia*. Springer, pp. 143–160. doi: 10.1007/s10750-011-0979-7.
- Teixeira de Mello, F. *et al.* (2014) 'Monitoring fish communities in wadeable lowland streams: Comparing the efficiency of electrofishing methods at contrasting fish assemblages', *Environmental Monitoring and Assessment*, 186(3), pp. 1665–1677. doi: 10.1007/s10661-013-3484-9.
- Teixeira de Mello, F. *et al.* (2016) 'The structuring role of free-floating plants on the fish community in a tropical shallow lake: an experimental approach with natural and artificial plants', *Hydrobiologia*, 778(1), pp. 167–178. doi: 10.1007/s10750-015-2447-2.
- Teixeira De Mello, F. *et al.* (2014) 'Monitoring fish communities in wadeable lowland streams: Comparing the efficiency of electrofishing methods at contrasting fish assemblages', *Environmental Monitoring and Assessment*, 186(3), pp. 1665–1677. doi: 10.1007/s10661-013-3484-9.
- Teixeira de Mello, F., González-Bergonzoni, I. and Loureiro, M. (2011) *Peces de agua dulce del Uruguay*. PPR-MGAP.
- Tews, J. *et al.* (2004) 'Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures', *Journal of Biogeography*. Blackwell Publishing Ltd, pp. 79–92. doi: 10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x.
- Tilman, D., Reich, P. B. and Isbell, F. (2012) 'Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(26), pp. 10394–10397. doi: 10.1073/pnas.1208240109.
- Tong, S. T. Y. and Chen, W. (2002) 'Modeling the relationship between land use and surface water quality', *Journal of Environmental Management*, 66, pp. 377–393. doi: 10.1006/jema.2002.0593.
- Tonn, W. M. (1990) 'Climate Change and Fish Communities: A Conceptual Framework', *Transactions of the American Fisheries Society*, 119(2), pp. 337–352. doi: 10.1577/1548-8659(1990)119<0337:ccafca>2.3.co;2.
- Townsend *et al.* (1998) 'Disturbance, resource supply, and food-web architecture in streams', *Ecology Letters*, 1(3), pp. 200–209. doi: 10.1046/j.1461-0248.1998.00039.x.
- Tromboni, F. and Dodds, W. K. (2017) 'Relationships Between Land Use and

Stream Nutrient Concentrations in a Highly Urbanized Tropical Region of Brazil: Thresholds and Riparian Zones', *Environmental Management*, 60(1), pp. 30–40. doi: 10.1007/s00267-017-0858-8.

Turner, B. L. (2002) 'Toward Integrated Land-Change Science: Advances in 1.5 Decades of Sustained International Research on Land-Use and Land-Cover Change', in: Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 21–26. doi: 10.1007/978-3-642-19016-2_3.

Valderrama, J. C. (1981) 'The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters', *Marine Chemistry*, 10(2), pp. 109–122. doi: 10.1016/0304-4203(81)90027-X.

Vellend, M. (2010) 'Conceptual synthesis in community ecology', *Quarterly Review of Biology*, 85(2), pp. 183–206. doi: 10.1086/652373.

Vellend, M. (2016). *The theory of ecological communities (MPB-57)*. Princeton University Press.

Vidal, N. *et al.* (2018) 'Female masculinization and reproductive success in *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns, 1842) (Cyprinodontiforme: Poeciliidae) under anthropogenic impact', *Ecotoxicology*, 27(10), pp. 1331–1340. doi: 10.1007/s10646-018-1985-6.

Vokoun, J. C. (2005) 'Variation in an Annual Movement Cycle of Flathead Catfish within and between Two Missouri Watersheds Adaptive Management-Interdisciplinary Perspectives View project Adaptive Management-Educational Resources View project', *Article in North American Journal of Fisheries Management*. doi: 10.1577/M04-043.1.

Wallace, J. B. *et al.* (1991) 'Export of fine organic particles from headwater streams: Effects of season, extreme discharges, and invertebrate manipulation', *Limnology and Oceanography*, 36(4), pp. 670–682. doi: 10.4319/lo.1991.36.4.0670.

Walsh, C. J. *et al.* (2005) 'The urban stream syndrome: Current knowledge and the search for a cure', in *Journal of the North American Benthological Society*. North American Benthological Society, pp. 706–723. doi: 10.1899/04-028.1.

Wang, L. *et al.* (1997) 'Influences of Watershed Land Use on Habitat Quality and Biotic Integrity in Wisconsin Streams', *Fisheries*, 22(6), pp. 6–12. doi: 10.1577/1548-8446(1997)022<0006:iowluo>2.0.co;2.

Wang, X. (2001) 'Integrating water-quality management and land-use planning in a watershed context', *Journal of Environmental Management*, 61(1), pp. 25–36. doi: 10.1006/jema.2000.0395.

Wilcock, R. J. and Nagels, J. W. (2001) 'Effects of aquatic macrophytes on physico-chemical conditions of three contrasting lowland streams: A consequence of diffuse pollution from agriculture?', in *Water Science and Technology*. IWA Publishing, pp. 163–168. doi: 10.2166/wst.2001.0277.

Wilson, H. F. and Xenopoulos, M. A. (2008) 'Effects of agricultural land use on the composition of fluvial dissolved organic matter', *Nature Geoscience*, 2, pp. 37–41.

Winfrey, R. *et al.* (2015) 'Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service', *Ecology Letters*, 18(7), pp. 626–

635. doi: 10.1111/ele.12424.

Woods, T. *et al.* (2020) 'Testing the diversity–biomass relationship in riverine fish communities', *Global Ecology and Biogeography*. Edited by F. Leprieur, 29(10), pp. 1743–1757. doi: 10.1111/geb.13147.

Yeager, L. A., Layman, C. A. and Allgeier, J. E. (2011) 'Effects of habitat heterogeneity at multiple spatial scales on fish community assembly', *Oecologia*, 167(1), pp. 157–168. doi: 10.1007/s00442-011-1959-3.

Zar, J. H. (1999) *Biological statistics*.