

Rasgos biológicos de macroinvertebrados de ríos subtropicales: patrones de variación a lo largo de gradientes ambientales espacio-temporales

MARÍA CELINA REYNAGA[✉] & DANIEL ANDRÉS DOS SANTOS

CONICET - Instituto de Biodiversidad Neotropical. Facultad de Ciencias Naturales, UNT. Tucumán, Argentina.

RESUMEN. Los rasgos biológicos reflejan las tácticas de los organismos como respuesta al cambio ambiental. Analizamos la organización funcional del grupo EPT (Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera) en una cuenca subtropical de montaña para evaluar si sus rasgos biológicos están asociados con patrones espacio-temporales de variación ambiental y si la actividad humana modifica la organización funcional de las comunidades. Entre 2005 y 2007 muestreamos 11 ríos durante dos períodos hidrológicos consecutivos, de alto y bajo caudal. Definimos diez rasgos biológicos a nivel de género, incluyendo aspectos de morfología (tamaño máximo, forma del cuerpo y flexibilidad, dureza del exoesqueleto), fisiología (déficit de tolerancia al oxígeno, tipo de la respiración y la forma de las branquias) y comportamiento (locomoción, hábitos alimentarios, adaptaciones específicas a las restricciones del flujo). El análisis RLQ permitió vincular las características del hábitat y los rasgos biológicos a través de una tabla de abundancia. La combinación de niveles altitudinales con los regímenes de flujo definen "Habitat Templets" espacio-temporales. El tamaño del cuerpo, los hábitos alimentarios, la respiración y la tolerancia al déficit de oxígeno fueron los rasgos más asociados con el gradiente ambiental detectado. Los sitios de mayor altitud que muestran vegetación marginal, alta potencia y aguas bien oxigenadas presentan organismos filtradores, raspadores y depredadores, con respiración tegumentaria y baja tolerancia al déficit de oxígeno. Los sitios de menor altitud exhiben conductividad elevada, modificación del bosque de ribera, uso agrícola, escorrentía alta, transporte de sedimentos y concentración reducida de oxígeno. Estos sitios están caracterizados por organismos pequeños, colectores, con branquias y alta tolerancia al déficit de oxígeno. Estos resultados nos permiten proyectar un marco para monitorear cambios funcionales del sistema a través del grupo EPT.

[Palabras clave: EPT, organización funcional, Yungas, análisis RLQ]

ABSTRACT. Biological traits of macroinvertebrates from subtropical streams: patterns along spatial-temporal environmental gradients: Biological traits reflect the tactics of organisms in response to environmental change. We analysed the functional organization of the EPT group (Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera) at a subtropical mountain basin to assess whether their biological traits are associated with spatio-temporal patterns in environmental variation, and whether human activity modify the functional organization of communities. Between 2005 and 2007, we sampled eleven streams during two consecutive hydrological periods of high and low discharge. We defined ten biological traits at the genus level, including aspects of: morphology (maximum size, body shape and flexibility, hardness of the exoskeleton), physiology (oxygen deficit tolerance, type of respiration and shape of gills) and behaviour (locomotion, feeding habits, specific adaptations to flow constraints). An RLQ analysis allowed the linking of habitat characteristics and biological traits, through an abundance table. Altitudinal levels along with flow regimes define spatial-temporal "Habitat Templets". Body size, feeding habits, respiration and tolerance to oxygen deficit were the features most associated with the environmental gradient detected. High-altitude sites that show marginal vegetation, high stream power and well oxygenated waters are inhabited by filterers, scrapers and predators with tegumentary respiration and low tolerance to oxygen deficit. Low-altitude sites exhibit high conductivity, modification of the riparian forest, agricultural use, high runoff, sediment transport and reduced oxygen concentration. These sites are characterized by organisms of small size, collectors, with gills and high tolerance to oxygen deficit. These results allow us to project a framework for monitoring functional changes of the system through the EPT group.

[Keywords: EPT, functional organization, Yungas, RLQ analysis]

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas lóticos son complejos e involucran a muchos fenómenos físicos, químicos y biológicos, dentro de una dinámica espacial y temporal intrincada (Allan 1995). En particular, el interés ecológico que suscitan

estos sistemas reside en la capacidad de respuesta que tiene la biota ante agentes estresores. Ello equivale a postular que las variaciones de los hábitats naturales se traducen como cambios en la estructura y el funcionamiento de la comunidad biológica asociada. Un agente estresor es una

✉ CONICET - Instituto de Biodiversidad Neotropical. Facultad de Ciencias Naturales, UNT. Miguel Lillo 205, (4000) Tucumán, Argentina. celina_reynaga@yahoo.com

Editora Asociada: Adriana Ruggiero

Recibido: 8 de marzo de 2012; Fin de arbitraje: 13 de abril; Revisión recibida: 20 de abril; Aceptado: 23 de abril.

variable, natural o antrópica, que provoca una respuesta biológica o ecológica medible (Statzner & Bêche 2010). La presión de selección impuesta por los entornos físicos y las interacciones biológicas induce patrones característicos de supervivencia, de modo que en cada especie evoluciona una combinación adaptativa de rasgos (Odum & Barrett 2006). Los rasgos biológicos refieren a las tácticas o combinaciones de adaptaciones de los organismos seleccionadas en correspondencia con los cambios que operan en el ambiente. Un rasgo puede mostrar diferentes expresiones o atributos; estos atributos pueden ser medidos en varios niveles de resolución y expresados en categorías o rangos (Tachet et al. 2002). Una combinación específica de atributos define un tipo funcional (i.e., grupos de especies que comparten adaptaciones con una función específica). La identificación y evaluación de estos tipos funcionales es importante para describir los mecanismos bajo los cuales la comunidad responde a diferentes factores ambientales. Contribuye además al conocimiento de la función de un ecosistema y sirve como herramienta predictiva ante los cambios introducidos por el hombre.

El concepto de "Habitat Templet" (Southwood 1977; Southwood 1988; Townsend & Hildrew 1994) provee el marco que relaciona las características de la taxocenosis con la variabilidad espacio-temporal del hábitat. Esta teoría supone al hábitat como molde dentro del que la evolución forja las características morfológicas y las estrategias de historia de vida, y filtra aquellos atributos que faciliten la supervivencia (Lamouroux et al. 2004). En la región Neotropical, los estudios realizados sobre rasgos biológicos de macroinvertebrados bentónicos son incipientes. Están representados por investigaciones en la cuenca Amazónico-Boliviana (Fossati et al. 2003; Rocabado 2004) y la cuenca del río Chapare en los Andes Bolivianos (Tomanova & Usseglio-Polatera 2007). Este último estudio implementó el enfoque del Habitat Templet, y concluyó que las características ambientales influyen en la organización funcional de las comunidades de macroinvertebrados.

Los taxones incluidos en los órdenes de insectos Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (grupo EPT) han sido reconocidos por su sensibilidad ante la variación ambiental, particularmente en los ríos de regiones montañosas. Esta característica justifica su empleo como indicadores de calidad de agua y en la construcción de modelos predictivos

basados sobre criterios biológicos (Roy et al. 2003). El grupo EPT se encuentra muy diversificado en ríos subtropicales andinos (Jacobsen & Encalada 1998; Moya et al. 2007), por lo que su uso para la definición de algunas de sus características funcionales proveería una visión general del ambiente en el cual se desarrollan.

El presente trabajo se estructura alrededor de las siguientes hipótesis: 1) los rasgos biológicos representados en el grupo EPT de ríos neotropicales están relacionados con patrones de variación ambiental espacio-temporal, y 2) la actividad humana, que se traslada al ambiente como aumento de sedimento por escorrentía, modifica la organización funcional de dichas comunidades. En función de tales hipótesis se traza como objetivo principal analizar la relación entre características ambientales y organización funcional del grupo EPT en una cuenca subtropical de montaña. Como objetivo subsidiario se propone, por primera vez para la región, un modelo gráfico del templet capaz de sintetizar la variabilidad estudiada.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Cuenca del Río Lules (26°36' S, 65°45' O) es una cuenca subtropical andina (Tucumán, Argentina) extendida sobre la parte más meridional del área candeante conocida como Andes Tropicales, según Myers et al. (2000). El clima es subtropical con régimen monzónico. La estación lluviosa está comprendida en el período noviembre-abril y concentra el 80% de la precipitación anual (Hunzinger 1997). La zona de estudio corresponde a la parte alta y media-alta de la cuenca donde se desarrolla la selva nublada montana, caracterizada por una cobertura nubosa persistente o estacional en el nivel de la cobertura vegetal (Ataroff & Rada 2000). Los ríos que nacen en esta zona montañosa pueden ser considerados como una de las principales reservas de agua de buena calidad de la región. Sin embargo, la región está expuesta a numerosas actividades no sustentables (e.g., extracción de recursos forestales, sobrepastoreo y usos inapropiados de la tierra, entre otras) (Fernández & Molineri 2006).

Recolección de datos

Se seleccionaron 11 sitios de muestreo, ubicados a lo largo de la red de drenaje de la cuenca de estudio (Figura 1). Las muestras fueron tomadas en zona de rápidos dos veces al año entre 2005-2007, tanto a lo largo de la temporada de aguas altas (marzo) como la de aguas bajas (setiembre). Cuatro sitios (La Ciénaga, Las Juntas 1, 2 y 3) no pudieron ser muestreados durante el período de crecidas correspondiente a marzo de 2006. En cada

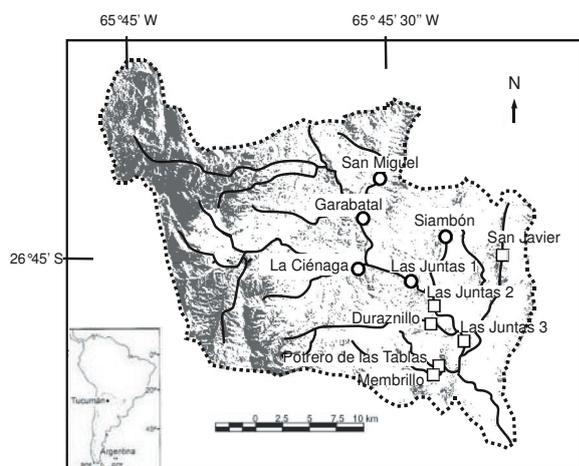


Figura 1. Sitios de muestreo considerados tanto en época de aguas altas como de aguas bajas. Los círculos corresponden a sitios de mayor altitud (>960 m.s.n.m) y los cuadrados a los sitios de menor altitud (≤ 960 m.s.n.m.). Las zonas con valores altos de escorrentía están representadas en tonos de grises.

Figure 1. Sampling sites studied in periods of both high and low discharge. The circles represent sites of high altitude (>960 m.a.s.l.) whereas the squares represent lower elevation sites (≤ 960 m.a.s.l.). Areas with high values of runoff are represented in gray.

sitio se tomaron 3 muestras de bentos con una red Surber (0.09 m² y 300 μ m de apertura de malla). El material biológico fue fijado con formaldehído al 4%. En laboratorio, los invertebrados fueron separados de forma manual y fijados en alcohol 75%. Los especímenes pertenecientes a los órdenes de insectos Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (grupo EPT) fueron identificados a la máxima resolución taxonómica posible empleando claves de identificación para la región (Fernández & Domínguez 2001; Domínguez et al. 2006; Domínguez & Fernández 2009). Para cada unidad de estudio (sitio x fecha), se estimó la abundancia total por taxón como la suma de individuos registrados en las 3 muestras de bentos pertinentes. Por otro lado, se expone en el Anexo 1 (Información Suplementaria en www.ecologiaaustral.com.ar) la fracción de especímenes con la cual participa cada uno de los taxones identificados a lo largo de la totalidad de muestreos realizados en el área de estudio.

Se registraron las siguientes variables cuantitativas: conductividad (μ S/cm), altitud (m.s.n.m.), pH, temperatura del aire y del agua ($^{\circ}$ C), ancho mojado del lecho (m), caudal (m³/s), potencia (Watt/min), relación perímetro/área (P/A) de la sección transversal del canal (1/m) y escorrentía (mm). La potencia se define como la cantidad de trabajo por unidad de tiempo o tasa de energía potencial expandida sobre un tramo.

Describe la capacidad erosiva de un río y ha sido relacionado con la forma del perfil longitudinal, patrón del canal, desarrollo de formas del lecho y transporte de sedimento (Gordon et al. 2004). Se calcula como $P=\gamma QS$; donde γ es el peso específico del agua (9.807 N/m³), Q es el caudal (m³/s) y S es la pendiente del tramo (m/m), obtenida mediante mapas topográficos. La escorrentía fue estimada a través del método de Número de Curva y adoptada como medida de riesgo erosivo asociado a la hidrodinámica de la cuenca (Reynaga 2011). La clasificación de la composición del sustrato dominante se determinó de forma visual según Gordon et al. (2004). Para las algas filamentosas, plantas emergentes, musgos y detritos se tuvo en cuenta el porcentaje de cobertura a lo largo del eje longitudinal del tramo de río que incluye al punto de muestreo (50 m aguas arriba y 50 m aguas abajo del punto de muestreo). Por su parte, se apeló a una categorización nominal de las variables turbulencia, turbidez, contaminación en agua y contaminación en márgenes, que considera la prevalencia del nivel característico o dominante en el tramo de estudio (Tabla 1). La caracterización ambiental de los sitios de muestreo se encuentra resumida en el Anexo 2 de la información suplementaria.

Rasgos biológicos: definición

La definición de los rasgos biológicos de los organismos consiste en identificar las características

Tabla 1. Categorización de las variables cualitativas y códigos numéricos empleados para representar sus distintos niveles.

Table 1. Categorization of the qualitative variables and numeric codes used to represent their different levels.

	Codificación categórica				
	0	1	2	3	4
Turbulencia	-	sin turbulencia	poca	media	fuerte
Turbidez	-	sin turbidez	leve	moderada	alta
Algas filamentosas	0%	1-25%	26-50%	> 50%	-
Plantas emergentes	0%	1-25%	26-50%	> 50%	-
Musgos	0%	1-25%	26-50%	> 50%	-
Plantas sumergidas	0%	1-25%	26-50%	> 50%	-
Plantas marginales	0%	1-25%	26-50%	> 50%	-
Detritos	0%	1-25%	26-50%	> 50%	-
Contaminación aguas	-	sin signos	efluvios cloacales	residuos domésticos	ganado
Contaminación márgenes	-	sin signos	efluvios cloacales	residuos domésticos	ganado

que traen aparejado algún significado ecológico (Tachet et al. 2002). Se incluyen las diferentes modalidades o formas que puede tomar un rasgo determinado, establecidas principalmente por su habilidad para utilizar recursos del ambiente, superar el estrés ambiental, etc. Para este estudio, se definieron diez rasgos biológicos, con sus respectivas modalidades (Tabla2). La asignación de estos rasgos a los taxones se basó tanto en la inspección directa del material biológico como en la información provista por la bibliográfica disponible (Tachet et al. 2002; Tomanova & Usseglio-Polatera 2007).

La tabla de rasgos biológicos se construyó mediante codificación fuzzy, que denota los grados de afinidad exhibidos por cada taxón hacia cada modalidad de rasgo (Anexo 3 en Información Suplementaria). Se asigna valor 0 en caso de afinidad nula del taxón por una determinada modalidad, en oposición al valor 1, que indica afinidad inequívoca hacia la modalidad en cuestión

Tabla 2. Rasgos biológicos y modalidades definidos para el grupo EPT, basado en el conocimiento de grupos subtropicales.

Table 2. Biological traits and modalities defined for the EPT group, based on the knowledge of subtropical groups.

RASGO	MODALIDAD
1 Tamaño máximo (mm) (T)	1 <5
	2 5 a 10
	3 10 a 15
	4 15 a 20
	5 más de 20
2 Forma del cuerpo (FC)	1 cilíndrica
	2 comprimida
3 Flexibilidad del cuerpo (en grados) (FC)	1 Ninguna (<10)
	2 Baja (10-45)
	3 Alta (>45)
4 Dureza del exoesqueleto (DE)	1 Baja (cuerpos blandos) Moderada
	2 (esclerotizado/estuche blando)
	3 Alta (estuche rígido/conchilla)
5 Hábitos alimentarios (HA)	1 Colector-recolector
	2 Colector-filtrador
	3 Triturador
	4 Raspador
	5 Depredador
6 Branquias (B)	1 Ausentes
	2 abdominales o torácicas
7 Forma de las branquias (FB)	1 Redonda
	2 Ovalada
	3 Alargada
	4 Ausentes
8 Locomoción (L)	1 Nadadores
	2 Caminadores
	3 Excavadores
9 Adaptaciones específicas para enfrentar el flujo (AF)	1 Glándulas de seda
	2 Habitáculos minerales
	3 Uñas tarsales o anales
10 Tolerancia al déficit de oxígeno (TDO)	1 baja (10)
	2 moderada (5-10)
	3 alta (<=5)

(Chevenet et al. 1994). Los rasgos morfológicos como tamaño, forma y flexibilidad del cuerpo, dureza del exoesqueleto, presencia y forma de las branquias se obtuvieron por observación directa del material recolectado. Los rasgos comportamentales como locomoción y adaptaciones para enfrentar el flujo se identificaron por observación en campo y laboratorio, y se los complementó con información bibliográfica y consultas a especialistas. El rasgo fisiológico que corresponde a tolerancia al déficit de oxígeno fue inferido a partir de valores tabulados para cálculo del índice BMWP' modificado para la región (Domínguez & Fernández 1998). Para la definición del rasgo Hábito Alimentario se empleó la técnica de contenido estomacal en conjunción con evidencias morfocomportamentales (Reynaga 2009; Reynaga & Rueda Martín 2010).

Análisis de tablas: relación rasgos-variables ambientales

El estudio de las relaciones entre la fauna y su ambiente conlleva el análisis de dos tablas conjuntas: una tabla faunística, que expresa las abundancias de taxones en unidades de muestreo, y la tabla ambiental que registra valores cuantitativos o categóricos de características ambientales asociadas a las mismas unidades. Una tercera tabla dispone los datos sobre rasgos distribuidos entre los distintos taxones. Guiados por el concepto del Habitat Templet, se pretende relacionar a los rasgos biológicos con las condiciones ambientales en donde son frecuentes; es decir, resulta necesario cruzar la información contenida en las tablas precedentes: 1) unidades de muestreo x variables ambientales (tabla ambiental R), 2) taxones x unidades de muestreo (tabla faunística L), y 3) taxones x rasgos biológicos (tabla de rasgos biológicos Q). La técnica estadística que permite la ordenación de las tres tablas de interés es el análisis RLQ (R-mode; Q-mode; y L-link entre R y Q), descrita por Dolédec et al. (1996). Las variables contenidas en R y Q pueden ser cualitativas y/o cuantitativas. Las unidades de muestreo (UM) se han hecho corresponder con unidades espacio-temporales de estudio (i.e., un sitio particular relevado en una fecha definida), obteniendo así un total de 40 UMs. Se realizó un análisis de correspondencia (AC) sobre la tabla faunística L con sus valores de abundancia previamente log-transformados (x+1) para acceder a un ordenamiento simultáneo de UMs y taxones soportantes. El efecto de la transformación fue suavizar las diferencias de abundancia entre taxones dominantes y raros. El análisis de la tabla ambiental R se efectuó con un análisis de Hill-Smith (AHS) (Hill & Smith 1976), que es apto para situaciones mixtas en la que se combinan variables cualitativas y cuantitativas. Por último, se empleó un análisis de correspondencia fuzzy (ACF) (Chevenet et al. 1994) para explorar la tabla de rasgos Q. A los efectos de indagar la estructura conjunta de los tres ordenamientos realizados anteriormente (AC, AHS y ACF) se aplicó el análisis RLQ, que permitió deducir la relación entre los rasgos biológicos y las variables

Tabla 3. Resumen del análisis de RLQ.
Table 3. Summary of the RLQ analysis.

Análisis RLQ	eig 1	eig 2
Varianza	0.64	0.03
Proporción de varianza (%)	90.5	5.2
R/RLQ	eig 1	eig 1+2
Varianza	6.23	8.08
Proporción de varianza (%)	83.4	78.6
L/RLQ	eig 1	eig 2
Varianza	0.43	0.20
Proporción de varianza (%)	65.42	43.99
Q/RLQ	eig 1	eig 1+2
Varianza	0.57	0.99
Proporción de varianza (%)	96.6	94.46

ambientales. La significancia del patrón de co-estructura entre tablas fue examinada mediante una prueba no-paramétrica basada sobre 1000 permutaciones aleatorias de las filas, tanto de R como de Q. Los análisis y los gráficos se realizaron con el paquete ade4 (Thioulouse et al. 1997; Dray & Dufour 2007) del entorno R (versión 2.7.2) para matemáticas y estadística (Ihaka & Gentleman 1996; R Development Core Team 2008).

RESULTADOS

Los dos primeros ejes del análisis RLQ representaron 90.5% y 5.2%, respectivamente, de la inercia total de la tabla cruzada de características ambientales y rasgos biológicos (Tabla 3). La prueba de permutación fue significativa para 1000 realizaciones al azar ($P=0.004$). Se compararon las varianzas obtenidas por el análisis RLQ con respecto a los análisis individuales para obtener el porcentaje de representación de los mismos

en el análisis global: 1) el primer eje de la descomposición RLQ captura 83.4% de la variabilidad de las características ambientales en el análisis separado de Hill-Smith (R/RLQ), 2) se encontró una correlación entre la tabla faunística y el primer eje RLQ. Este valor puede ser comparado con el máximo valor de correlación entre los sitios y taxones dado por la raíz cuadrada del primer eigenvalue de AC ($\sqrt{\lambda_1}=0.655$). Así, el primer eje RLQ explica 65.6% de la variabilidad contenida en la tabla faunística L (L/RLQ). 3) La variabilidad encontrada para los rasgos biológicos por el primer eje de RLQ, en relación con la obtenida por el análisis individual ACF, es 96.6% (Q/RLQ). La Figura 2 resume los resultados obtenidos a partir del análisis de RLQ. Entre las variables ambientales asociadas de forma negativa al primer eje de análisis se destacan la conductividad, el pH y la razón perímetro/área de sección transversal, mientras que caudal, altitud, escorrentía y potencia lo hacen de manera positiva.

El análisis combinado entre variables ambientales, rasgos biológicos y taxones permite distinguir cuatro agrupaciones. Por un lado (eje 1 negativo y eje 2 positivo), se presentan sitios que poseen sustrato de piedra fina, relación perímetro/área alevada y presencia de musgos. Las modalidades de rasgos afines a este grupo incluyen organismos con tamaños entre 15 y 20 mm, con habitáculos rígidos, caminadores, hábitos alimentarios raspador o triturador y tolerancia moderada al déficit de oxígeno (*Mexitrichia*, *Mortoniella*,

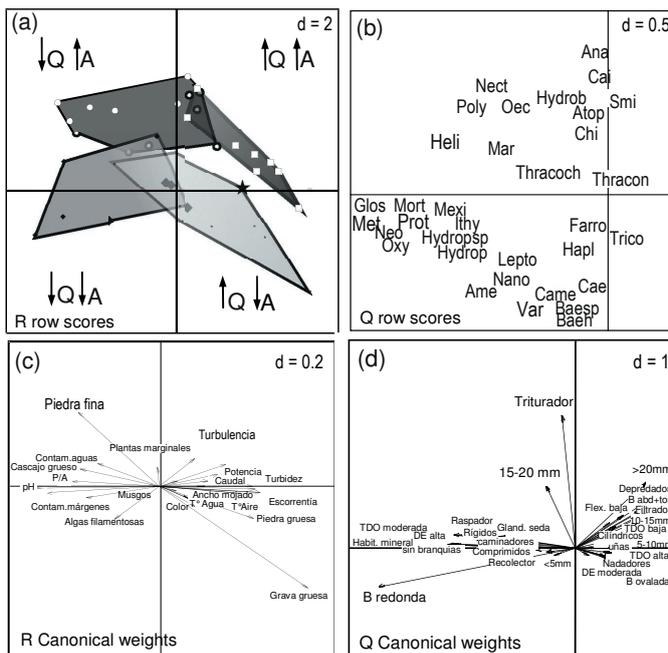


Figura 2. Proyección del primer plano factorial del análisis RLQ mostrando por separado el ordenamiento de: a) sitios, b) taxones, c) variables ambientales y d) modalidades de rasgos biológicos. Los polígonos convexos mínimos en el panel 'a' delimitan unidades de muestreo clasificadas según la contingencia de época y altitud. Q=caudal; A=altitud; d=escala de las dimensiones principales.

Figure 2. Projection of the first factorial plane of the RLQ analysis showing separately the arrangement of: a) sites, b) taxa, c) environmental variables and d) modalities of biological traits. Convex hulls in panel 'a' delimit sampling units classified according to the combination of time and altitude. Q=flow; A=altitude; d=the scale of the main dimensions.

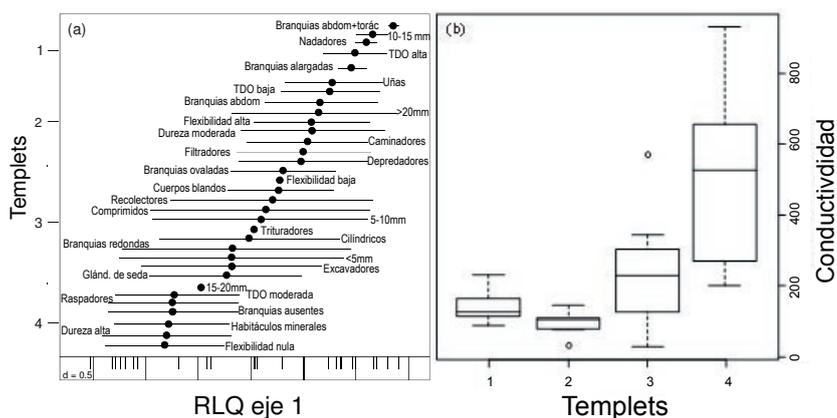


Figura 3. a) Primer eje de ordenamiento de los rasgos biológicos en el análisis de RLQ. El círculo representa el valor medio y las líneas horizontales el desvío estándar de las distribuciones de las modalidades en los sitios en los cuales ocurren, d=escala de las dimensiones principales. b) Diagrama de cajas con bigotes mostrando la distribución de los valores de conductividad para los sitios agrupados en categorías espacio-temporales (altitud x época). 1=Altos/Agua Baja; 2=Altos/Agua Alta; 3=Bajos/Agua Alta; 4=Bajos/Agua Baja.

Figure 3. a) First ordination axis of biological traits in the RLQ analysis. The circle represents the average score whereas the horizontal lines are the standard deviation of the distributions of modalities across the sites where they occur, d=scale of the main dimensions. b) Boxplot with whiskers showing the distribution of conductivity values for sites grouped into spatio-temporal categories (elevation x flow). 1=High Altitude/Low Water; 2=High Altitude/High Water; 3=Low Altitude/High Water; 4=Low Altitude/Low Water.

Protoptila, Nectopsyche, Helicopsyche, Metrichia, Oecetis y Marilia). El siguiente grupo de sitios que se distingue (ejes 1 y 2 negativos) presenta conductividad alta, evidencia de contaminación en las márgenes y presencia de algas filamentosas en el lecho. Los organismos exhiben tamaños inferiores a 5 mm, forma de cuerpo comprimida y alimentación de tipo recolectora (*Farrodes, Haplohyphes, Leptohyphes, Tricorythodes y Caenis*). El siguiente grupo (ejes 1 y 2 positivos) se caracteriza por incluir sitios de mayor altitud, con alta potencia, turbulentos y vegetación marginal. A estos sitios se corresponden modalidades de rasgos que incluyen organismos de tamaños mayores a 20 mm, forma de cuerpo cilíndrica, con mecanismos de alimentación de tipo depredadora o filtradora y tolerancia baja al déficit de oxígeno (*Anacroneuria, Thraulodes, Atopsyche, Cailloma, Smicridea, Chimarra*). Por último, se encuentra el grupo de sitios (eje 1 positivo y eje 2 negativo) que registra altos valores de escorrentía, presencia de detritos que otorgan color al agua y sustrato de piedra o grava gruesa. La combinación de rasgos que se desprende de esta tipología ambiental incluye a organismos con hábitos nadadores, branquias de forma ovalada, dureza de cuerpo moderada, provistos de uñas para enfrentar al flujo y tolerancia alta al déficit de oxígeno (*Americabaetis, Baetodes, Camelobaetidius, Nanomis, Varipes*).

Definición de los Habitat Templets

Los rasgos biológicos fueron proyectados en un diagrama de oruga atendiendo a los valores

adoptados a lo largo del primer eje de RLQ (Figura 3a). En dicho diagrama se muestran los valores de media y desvío estándar de cada modalidad en relación a los sitios donde ocurren. La organización de los rasgos se ajusta a un patrón espacio-temporal igualmente delineado por las variables ambientales. Al considerar las variables ambientales que cargan sobre el primer eje de RLQ, se advierte en ellas la acción simultánea de los factores espacio y tiempo sobre la estructura comunitaria. En otras palabras, las variables explicativas comportan un rango que varía en consonancia con el tiempo (aguas altas vs. aguas bajas) y el espacio (altitud). Dicho efecto se aprecia bien al estudiar el dominio de la conductividad, que es una variable sintética. El diagrama de cajas con bigotes (Figura 3b) representa los valores de conductividad para sitios agrupados en la dimensión espacio-temporal (altitud x época). La variabilidad espacial se manifiesta con valores de mayor conductividad para los sitios muestreados a menor altitud (<960 m.s.n.m.). El efecto temporal, por su parte, se manifiesta con valores menores de conductividad en épocas de aguas altas con respecto a los obtenidos para aguas bajas.

DISCUSIÓN

En este trabajo hemos definido 10 rasgos biológicos para macroinvertebrados (EPT) de un río subtropical de montaña, y analizamos sus relaciones con diferentes factores ambientales. Los resultados apoyan la hipótesis del trabajo,

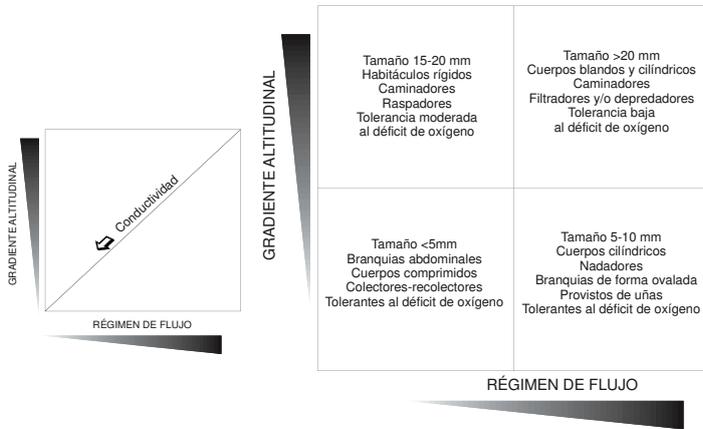


Figura 4. Habitat Templet teórico propuesto para la Cuenca del Río Lules. a) Los ejes del templet derivan del análisis integral RLQ. La diagonal corresponde a la conductividad porque es un factor que sintetiza la variabilidad espacio-temporal del ambiente que incide sobre la organización faunística y funcional de la comunidad. b) Combinaciones de rasgos características de los templets definidos.

Figure 4. Proposed theoretical Habitat Templet for Lules Basin. a) Templet axes are derived from the RLQ analysis. The main diagonal is represented by conductivity because it summarizes the spatial-temporal configuration of factors influencing both the faunal and functional structure of a given stream community. b) Characteristic combination of traits associated with each templet.

que postula una conexión entre el repertorio de rasgos biológicos y la estructura ambiental, estando la estructura ambiental modulada por un factor espacio (gradiente altitudinal) y otro factor temporal (régimen de flujo). A partir de ello se propone un modelo gráfico de "Habitat Templet" (Figura 4), y se considera como ejes de adversidad el gradiente altitudinal y la variación climática natural (i.e., alternancia de períodos secos con períodos lluviosos). Optamos por expresar la diagonal del templet en términos de una variable sintética, la conductividad, atendiendo a la variedad de factores que confluyen en su determinación (por ejemplo, altitud, régimen de flujo, geología, uso de suelo) y a su correspondencia con la organización de los rasgos biológicos en el eje de adversidad propuesto. Esta idea es avalada por antecedentes de investigación para la zona de estudio (Mesa 2010) y de otras regiones donde también existe una fuerte asociación de esta variable con la estructura comunitaria del bentos (Baptista et al. 2001; Mellado Díaz et al. 2008; Melo 2009).

Factores ambientales que modelan las características comunitarias

El primer eje de ordenamiento de RLQ representa una gran fracción de la varianza total; indica una correspondencia entre las características de los sitios y las características biológicas de los taxones a lo largo de un gradiente ambiental. Las variables con fuerte relación con este primer eje muestran una influencia espacial (altitud, perímetro/área de sección transversal) y temporal (caudal, escorrentía). La cuenca del río Lules está enmarcada dentro de un esquema climático subtropical con estación seca, con una distribución desigual de las lluvias que

marcan estas diferencias en el régimen de flujo. Con respecto al eje que absorbe la variabilidad espacial, es posible reconocer como diferentes entre sí a los sitios ubicados por arriba y por debajo de la cota establecida a los 960 m.s.n.m. La zonificación altitudinal por variables ambientales es un hecho conocido para cualquier sistema de drenaje (Allan 1995). Se destacan los efectos de las lluvias en relación con la presencia de suelo desnudo debido a actividades agrícolas y ganaderas en los sitios de menor altitud, lo cual provoca aumento en la escorrentía y el incremento de aporte de sedimentos en los cursos de agua durante la época lluviosa. Estos cambios en el uso de suelo ocasionan efectos negativos en la diversidad de la fauna de invertebrados (Fossati et al. 2001; Mesa 2010).

Rasgos biológicos y atributos ambientales

Al acoplar las tablas R, L y Q se pudo detectar una co-estructura en los ordenamientos, que lleva en última instancia a definir paquetes de rasgos biológicos mejor ajustados a cada una de las categorías espacio-temporales de UMs o templets. Estos rasgos constituyen estrategias que permiten superar las restricciones impuestas por cada templet. Los rasgos tales como tamaño, hábitos alimentarios, respiración y tolerancia al déficit de oxígeno fueron los más afectados por el gradiente espacio-temporal detectado.

Los rangos de tamaño decrecen con la altitud. Siguiendo este gradiente altitudinal hay un incremento del estrés por flujo, las formas de los cuerpos cambian de cilíndricas a hidrodinámicas y se despliegan estructuras de fijación al sustrato. Así, el predominio de los tamaños pequeños es un indicador

potencial de aumento de la resiliencia después de períodos de cambios hidrológicos. El tamaño menor es un reconocido atributo que incrementa las probabilidades del organismo para encontrar refugio y le ofrece menos resistencia al flujo (Towsend & Hildrew 1994). La combinación del estrés por flujo con otros factores de estrés, como aumento de la salinidad, también favorece el desarrollo de formas pequeñas (Statzner & Bechê 2010), tal como sucede en los sitios de menor altitud.

Los organismos filtradores se encuentran en sitios con condiciones de flujo alto, lo cual facilita la captura del material de deriva en consonancia a lo informado por Tomanova & Usseglio-Polatera (2007). Los organismos con hábitos alimentarios raspadores y depredadores se relacionan positivamente con la altitud y negativamente con la presencia de detritos. En el contexto de nuestra área de estudio, esto significa que tales estrategias alimentarias se encuentran con mayor frecuencia en sitios con pocos sólidos en suspensión. Fossati et al. (2003) apuntan que los organismos con fuerte afinidad hacia el perifiton (e.g., los raspadores) son sensibles a la presencia de sólidos suspendidos. Esta relación también fue observada por Richards et al. (1997) en ríos de Norteamérica, donde la frecuencia de invertebrados de gran tamaño, adheridos al sustrato y raspadores decrecen con el incremento de sedimento fino. El aumento de detritos produce efectos mecánicos negativos para estos organismos ya que aumenta la sedimentación en la superficie del sustrato, reduce la transparencia y con ello la producción primaria (Fossati et al. 2001). En oposición a las preferencias de hábitat exhibidas por los raspadores, se observó una correspondencia entre el hábito colector-recolector con los sitios ubicados a menor altitud y caracterizados por la presencia de detrito fino. Tal asociación obedece a que el detrito fino representa el principal recurso alimenticio de este grupo funcional. Príncipe et al. (2010) estudiaron ríos con patrones de variación espacio-temporal en las serranías de Córdoba y describieron el hábito recolector como la estrategia seleccionada por organismos sometidos a disturbios estacionales. Para nuestra área de estudio, los sitios de menor altitud son los más expuestos a agentes estresores antrópicos. Precisamente, aquí se registran valores altos de escorrentía, atribuidos al cambio en el uso del suelo; esto aumenta el riesgo de flujos catastróficos, pérdida de suelo y arrastre de sedimento (Reynaga 2011).

Por otro lado, también existe polarización entre templets que filtran organismos en función de su respiración y tolerancia al déficit de oxígeno. Los sitios de mayor altitud concentran organismos con respiración tegumentaria y baja tolerancia al déficit de oxígeno, mientras que los organismos con respiración por branquias y tolerantes al déficit de oxígeno son más comunes en sitios de menor altitud. Statzner & Bechê (2010) reconocen que las técnicas de respiración responden al incremento de déficit de oxígeno en el agua como agente estresor; las formas que respiran por tegumento disminuyen de manera más rápida que aquellas que respiran por branquias. A lo largo del gradiente altitudinal se verifican cambios en la temperatura del agua y carga de materia orgánica particulada fina, circunstancias capaces de modular la disponibilidad de oxígeno. A ello se acopla el fenómeno de reducción en la concentración de oxígeno vinculado con la modificación del bosque ribereño y uso agrícola en las inmediaciones (Statzner et al. 2001).

El "Habitat Templet" teórico propuesto para la cuenca del Río Lules queda así sustanciado en las cuatro categorías espacio-temporales definidas, junto con los rasgos biológicos asociados a las mismas. Los resultados presentados permiten proyectar un marco referencial para monitorear cambios funcionales dentro de la comunidad EPT en la cuenca del Río Lules. La utilidad de los resultados consiste en que pueden articularse con estudios históricos para la región, para evaluar cómo diferentes usos del suelo y del recurso agua por parte del hombre repercute en el funcionamiento del ecosistema acuático.

AGRADECIMIENTOS: Este trabajo ha sido realizado dentro del marco de becas doctorales concedidas por el CONICET. En términos financieros, ha sido solventado por los proyectos PICT 01-528 (CONICET) y CIUNT 26-G416. Por el apoyo brindado, agradecemos a H. Fernández, O. Fossati, E. Domínguez, C. Molineri, C. Nieto, P.A. Rueda Martín. Los autores desean también hacer extensiva su gratitud a dos revisores anónimos y A. Ruggiero, cuyos comentarios y observaciones críticas contribuyeron a mejorar este manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLAN, JD. 1995. *Stream ecology. Structure and function of running waters*. Chapman & Hall. Londres. UK.
- ATAROFF, M & F RADA. 2000. Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean cloud forest. *Ambio*, 29:440-444.
- BAPTISTA, DF; LFM DORVILLE; DF BUSS & JL NESSIMIAN. 2001.

- Spatial and temporal organization of aquatic insects assemblages in the longitudinal gradient of a tropical river. *Rev. Bras. Biol.*, **61**:295-304.
- CHEVENET, F; S DOLÉDEC & D CHESEL. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwat. Biol.*, **31**:295-309.
- DOLÉDEC, S; D CHESEL; CFJ TER BRAAK & S CHAMPELY. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environ. Ecol. Stat.*, **3**:143-166.
- DOMÍNGUEZ, E; C MOLINERI; ML PESCADOR; M D HUBBARD & C NIETO. 2006. *Ephemeroptera of South America*. Volume 2 of Aquatic biodiversity in Latin America. Pensoft Publishers.
- Domínguez, E & HR Fernández. 1998. *Calidad de los ríos de la cuenca del Salí (Tucumán- Argentina) medida por un índice biótico*. Serie conservación de la Naturaleza n° 12. Fundación Miguel Lillo, Tucumán.
- Domínguez, E & HR Fernández. 2009. *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán.
- DRAY, S & AB DUFOR. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J Stat Softw.*, **22**:1-20.
- FERNÁNDEZ, HR & E DOMÍNGUEZ. 2001. *Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos*. Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.
- FERNÁNDEZ, HR & C MOLINERI. 2006. Toward a sustainable experience in an intermountain valley in Northwestern Argentina. *Ambio*, **35**:262-266.
- FOSSATI, O; P DUMAS; V ARCHAIMBAULT; G ROCABADO; H FERNÁNDEZ; ET AL. 2003. Deriving life traits from habitat characteristics: an initial application for neotropical invertebrates. *J. Rech. Oceanogr.*, **28**:158-162.
- FOSSATI, O; JG WASSON; C HERY; R MARIN & G SALINAS. 2001. Impact of sediment releases on water chemistry and macroinvertebrate communities in clear water Andean streams (Bolivia). *Arch. Hydrobiol.*, **151**:33-50.
- GORDON, ND; TA McMAHON; BL FINLAYSON; CJ GIPPEL & RJ NATHAN. 2004. *Stream Hydrology: an introduction for ecologists*. 2nd ed. John Wiley & Sons. Inglaterra.
- HILL, MO & AJE Smith. 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon*, **25**:249-255.
- HUNZINGER, H. 1997. Hydrology of montane forests in the sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. *Mt. Res. Dev.*, **17**:299-308.
- IHAKA, R & R GENTLEMAN. 1996. A language for data analysis and graphics. *J. Comput. Graph. Stat.*, **5**:299-314.
- JACOBSEN, D & A ENCALADA. 1998. The macroinvertebrate fauna of Ecuadorian high-land streams in the wet and dry season. *Arch. Hydrobiol.*, **142**:53-70.
- LAMOUREUX, N; S DOLÉDEC & S GAYRAUD. 2004. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *J. North Am. Benthol. Soc.*, **23**:449-466.
- MELO, AS. 2009. Explaining dissimilarities in macroinvertebrate assemblages among stream sites using environmental variables. *Zoologia*, **26**:79-84.
- MELLADO DÍAZ, A; ML SUÁREZ ALONSO & ML VIDAL-ABARCA GUTIÉRREZ. 2008. Biological traits of stream macroinvertebrates from a semi-arid catchment: patterns along complex environmental gradients. *Freshwat. Biol.*, **53**:1-21.
- MESA, LM. 2010. Effect of spates and land use on macroinvertebrate community in Neotropical Andean streams. *Hydrobiologia*, **641**:85-95.
- MOYA, N; S TOMANOVA & T OBERDORFF. 2007. Initial development of a multi-metric index based on aquatic macroinvertebrates to assess streams condition in the Upper Isiboro-Secure Basin, Bolivian Amazon. *Hydrobiologia*, **589**:107-116.
- MYERS, N; RA MITTERMEIER; CG MITTERMEIER; GAB DA FONSECA & J KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**:853-858.
- ODUM, EP & GW BARRETT. 2006. *Fundamentos de Ecología*. 5ta edición. Cengage Learning. México.
- PRÍNCIPE, RE; CM GUALDONI; AM OBERTO; GB RAFFAINI & MC CORIGLIANO. 2010. Spatial-temporal patterns of functional feeding groups in mountain streams of Córdoba, Argentina. *Ecología Austral*, **20**:257-268.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2008. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. En www.R-project.org.
- REYNAGA, MC. 2009. Hábitos alimentarios de larvas de Trichoptera (Insecta) de una cuenca subtropical (Tucumán, Argentina). *Ecología Austral*, **19**:207-214.
- REYNAGA, MC. 2011. Estimación de escorrentía para la Cuenca del Río Lules (Tucumán) mediante el uso de GIS. Capítulo 7. En: Fernández, HR & H Barber (eds.). *La cuenca del Río Lules: una aproximación multidisciplinaria a su complejidad*. EDUNT. Tucumán. Argentina.
- REYNAGA, MC & P RUEDA MARTÍN. 2010. Trophic analysis of two species of *Atopsyche* (Trichoptera: Hydrobiosidae). *Limnológica*, **40**:61-66.
- RICHARDS, C; RJ HARO; LB JOHNSON & GE HOST. 1997. Catchment and reach-scale properties as indicators of macroinvertebrate species traits. *Freshwat. Biol.*, **37**:219-230.
- ROCAABADO, G. 2004. *Ecología y distribución de invertebrados acuáticos en ríos andinos de la cuenca Amazónica Boliviana*. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- ROY, AH; AD ROSEMOND; MJ PAUL; DS LEIGH & JB WALLACE. 2003. Stream macroinvertebrate response to catchment urbanization (Georgia, U.S.A.). *Freshwat. Biol.*, **48**:329-346.
- SOUTHWOOD, TRE. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies. *J. Anim. Ecol.*, **46**:337-365.
- SOUTHWOOD, TRE. 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos*, **52**:3-18.
- STATZNER, B & LA BÊCHE. 2010. Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshwat. Biol.*, **55**:80-119.
- STATZNER, B; B BIS; S DOLÉDEC & P USSEGLIO-POLATERA. 2001. Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition on invertebrate communities in European running waters. *Basic Appl. Ecol.*, **2**:73-85.
- TACHET, H; P RICHOUX; M BOURNAUD & P USSEGLIO-POLATERA. 2002. *Invertébrés d'eau douce*. 2nd edición. CNRS éditions. París.
- THIULOUSE J; D CHESEL; S DOLÉDEC & JM OLIVIER. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, **7**:75-83.
- TOMANOVA, S & P USSEGLIO-POLATERA. 2007. Patterns of benthic community traits in neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability. *Arch. Hydrobiol.*, **170**:243-255.
- TOWNSEND, CR & AG HILDREW. 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwat. Biol.*, **31**:265-275.

INFORMACIÓN SUPLEMENTARIA

SUPPLEMENTARY INFORMATION

ANEXO 1. Lista de taxones EPT registrados en las unidades de muestreo. %F=Frecuencia relativa de ocurrencia. Los porcentajes representan la fracción de individuos por taxón con respecto al número total de individuos colectados en el área de estudio.

List of EPT taxa recorded at the sampling units. %F=Relative frequency of occurrence. Percentages represent the fraction of individuals by taxon over the total number of individuals collected in the study area.

Taxa	%F	Código	Taxa	%F	Código
Insecta					
Ephemeroptera			<i>Mortoniella sp.</i>	1.4	Mort
Baetidae			<i>Protophila sp.</i>	<0.1	Prot
<i>Americabaetis sp.</i>	3.9	Ame	Glossosomatidae (pupa)	0.2	Glos
<i>Baetodes huaico</i>	34.5	Baeh	Helicopsychidae		
<i>Baetodes sp.</i>	1.4	Baesp	<i>Helicopsyche sp.</i>	0.8	Heli
<i>Camelobaetidius penai</i>	9.0	Came	Hydroptilidae		
<i>Nanomis galera</i>	2.4	Nano	<i>Hydroptila sp.</i>	0.4	Hydrosp
<i>Varipes sp.</i>	0.3	Var	Hydroptilidae (no identificados)	8.3	Hydrop
Caenidae			<i>Ithytrichia</i>	0.1	Ithy
<i>Caenis sp.</i>	1.5	Cae	<i>Metrichia sp.</i>	11.3	Metr
Leptohyphidae			<i>Oxyethira sp.</i>	0.1	Oxy
<i>Haplohyphes baritu</i>	0.2	Hapl	<i>Neotrichia sp.</i>	0.2	Neo
<i>Leptohyphes eximius</i>	6.1	Lepto	Hydropsychidae		
<i>Tricorythodes popayanicus</i>	1.4	Trico	<i>Smicridea sp.</i>	8.7	Smi
Leptophlebiidae			Leptoceridae		
<i>Farrodes sp.</i>	<0.1	Farro	<i>Nectopsyche sp.</i>	<0.1	Nect
<i>Thraulodes sp.</i>	4.4	Thrasp	<i>Oecetis sp.</i>	0.1	Oece
<i>Thraulodes consortis</i>	0.1	Thracon	Odontoceridae		
<i>Thraulodes cochunaensis</i>	0.1	Thracoch	<i>Marilia sp.</i>	0.1	Mar
Plecoptera			Philopotamidae		
Perlidae			<i>Chimarra sp.</i>	<0.1	Chi
<i>Anacroneria sp.</i>	2.2	Ana	Polycentropodidae		
Trichoptera			<i>Polycentropus joergenseni</i>	<0.1	Poly
Glossosomatidae			Hydrobiosidae		
<i>Mexitrichia sp.</i>	0.1	Mexi	<i>Atopsyche sp.</i>	0.6	Atop
			<i>Cailloma sp.</i>	<0.1	Cai
			Hydrobiosidae (no identificado)	<0.1	Hydrob

