



**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE
CENTRO REGIONAL UNIVERSITARIO
BARILOCHE**

PLANTILLA DE HÁBITAT Y ESTRUCTURA DE LOS ENSAMBLES DE PECES DE ARROYOS TRIBUTARIOS A LA CUENCA DEL RIO LIMAY SUPERIOR, PATAGONIA ARGENTINA



**TRABAJO DE TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTORA EN BIOLOGÍA
LIC. MAILÉN ELIZABETH LALLEMENT
DIRECTOR: DR. PABLO HORACIO VIGLIANO
CO-DIRECTOR: DR. PATRICIO JORGE
MACCHI
AÑO 2016**

INDICE DE LA TESIS

RESUMEN	I
ABSTRACT	IV
CAPÍTULO 1: MARCO TEÓRICO	1
1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL	2
1.2 ESCALAS ESPACIALES EN ARROYOS	5
1.3 GRADIENTES NATURALES	6
1.4 PROCESOS MODELADORES DE LA FAUNA ÍCTICA EN PATAGONIA	7
1.4.1 DISTURBIOS AMBIENTALES	8
1.4.2 INTRODUCCIÓN DE ESPECIES COMO FACTOR DE DISTURBIO	11
1.4.3 INTRODUCCIÓN DE SALMÓNIDOS EN PATAGONIA	14
1.5 ARROYOS DE LA CUENCA DEL RIO LIMAY SUPERIOR	17
1.6.1 OBJETIVO GENERAL	19
1.6.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS PROPUESTOS	19
1.7 ÁREA DE ESTUDIO	20
1.8 ESTRUCTURA GENERAL DE LA TESIS	23
CAPÍTULO 2: CARACTERIZACIÓN DE CUENCAS	25
2.1. INTRODUCCIÓN	26
2.1.1 HIPÓTSIS Y PREDICCIONES	27
2.1.2 OBJETIVO GENERAL	28
2.1.3 OBJETIVOS PARTICULARES	28
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS	28
2.2.1 SELECCIÓN DE SUBCUENCAS	28
2.2.2 VARIABLES AMBIENTALES	30
2.2.3 ENSAMBLE DE PECES	33
2.2.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	34
2.3. RESULTADOS	36
2.3.1 CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LAS CUENCAS	36
2.3.2 ENSAMBLE DE PECES	41
2.3.3 RELACIÓN ENTRE CAPTURA Y AMBIENTE	46
2.4. DISCUSIÓN	54



CAPÍTULO 3: CARACTERIZACIÓN DE TRAMOS	65
3.1 INTRODUCCIÓN	56
3.1.1 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	56
3.1.2 OBJETIVO GENERAL	57
3.1.3 OBJETIVOS PARTICULARES	57
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS	57
3.2.1 DISEÑO DE MUESTREO	57
3.2.2 CLASIFICACIÓN DE TRAMOS	70
3.2.2.1 DESCRIPCIÓN DE VARIABLES GEOMORFOLÓGICAS	73
3.2.2.2 VARIABLES DE HÁBITAT	76
3.2.2.3 MUESTREO DE PECES	79
3.2.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	80
3.3 RESULTADOS	81
3.3.1 CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL	81
3.3.2 CARACTERIZACIÓN DE LA CAPTURA	93
3.4. DISCUSIÓN	100
CAPÍTULO 4: USO DEL HÁBITAT ASOCIADO A CAMBIOS ONTOGENÉTICOS	107
4.1 INTRODUCCIÓN	108
4.1.1 HIPÓTESIS Y PREDICCIÓN	109
4.1.2 OBJETIVO	109
4.2. MATERIALES Y METODOS	109
4.3. RESULTADOS	110
4.4. DISCUSIÓN	121
CAPÍTULO 5: CAMBIO DE PLANTILLA DE HÁBITAT	126
5.1 INTRODUCCIÓN	127
5.1.1 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	130
5.1.2 OBJETIVO GENERAL	130
5.1.3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	131
5.2. MATERIALES Y MÉTODOS	131
5.2.1. ÁREA DE ESTUDIO	131
5.2.2. SELECCIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE ARROYOS	131
5.2.3. CARACTERIZACIÓN DEL BENTOS	135
5.2.4. CARACTERIZACIÓN DEL ENSAMBLE DE PECES	136



5.2.5. ANÁLISIS DE DATOS	138
5.2.5.1. CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL	138
5.2.5.2. COMUNIDAD BENTÓNICA	138
5.2.5.3. ENSAMBLE DE PECES	138
5.3. RESULTADOS	139
5.3.1 CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL	139
5.3.2. CARACTERIZACIÓN DEL BENTOS	144
5.3.3. CARACTERIZACIÓN DEL ENSAMBLE DE PECES	146
5.4. DISCUSION	155
CAPÍTULO 6: CONSIDERACIONES FINALES	163
7. BIBLIOGRAFÍA	174
ANEXOS	219
AGRADECIMIENTOS	238
PAPER DE RESPALDO	240



ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Relación entre el tiempo de recuperación y la sensibilidad a los disturbios para distintas escalas espaciales

Figura 1.2. Localización de la zona de estudio, sistema de ríos y arroyos de la cuenca Limay Superior

Figura 2.1. Subcuencas tributarias al Nahuel Huapi estudiadas a lo largo del gradiente ambiental O-E.

Figura 2.2. Captura de peces mediante pesca eléctrica en arroyo Acantuco.

Figura 2.3. Grupos de arroyos formados en base a las características ambientales luego del análisis de Cluster jerárquico.

Figura 2.4. Proporción de Especies de Salmonidae capturadas en las subcuencas muestreadas.

Figura 2.5. Subcuencas estudiadas según los cuatro grupos formados por el análisis de cluster jerárquico realizado con el porcentaje de peces capturados.

Figura 2.6. Composición de los cluster formados según el porcentaje de las tres especies de salmónidos capturadas en las 31 subcuencas del río Limay Superior.

Figura 2.7. Modelo de árbol de clasificación con los factores de cuenca que determinan la comunidad de peces

Figura 2.8. Árbol de clasificación excluyendo subcuencas del clúster 2.

Figura 3.1. Localización de los 42 tramos de arroyo caracterizados.

Figura 3.2. Variables morfológicas de tramo medidas en los arroyos. Arroyo Chacabuco arriba.



Figura 3.3. Tipos morfológicos de ríos en los niveles I y II de su clasificación

Figura 3.4. Relevamiento de restos de madera sobre un tramo muestreado en el arroyo Castilla

Figura 3.5 Relevamiento de datos geomorfológicos de tramo en arroyo Castilla

Figura 3.6 Recolección de macroinvertebrados para la cuantificación de la producción de alimento por tramo. A- Tipo de corredera sobre la que se tomaron muestras de bentos. B- ejemplar de larva del Orden Ephemeroptera. C-Red Surber utilizada para tomar las muestras de macroinvertebrados

Figura 3.7 Imágenes de tramos representativos muestreados y clasificados según la metodología propuesta por Rosgen

Figura 3.8 Localización de los tipos de tramo caracterizados mediante la técnica de Rosgen (nivele I y II).

Figura 3.9 Análisis de Componentes principales para las variables significativas a nivel de tramo.

Figura 3.10 Relaciones entre el tipo de tramo con la pendiente (a); el ancho/profundidad del canal activo (b) y la RE (ancho inundable/canal activo) (c).

Figura 3.11. Densidad total de salmónidos según tipo de tramo de Rosgen.

Figura. 3.12 Grupos de ensambles definidos por el análisis de cluster para el porcentaje de captura por especie.

Figura. 3.13 Análisis de Árbol de regresión para los cluster de captura en el total de tramos muestreados en relación con las variables.

Figura 4.1 Individuo de *O. mykiss* 0+ en el arroyo Las Minas (Tipo de tramo C4).



Figura 4.2 Porcentaje de individuos capturados para los dos estadios ontogenéticos de *O.mykiss*.

Figura 4.3 Individuo adulto de *S.trutta* residente en el arroyo Castilla abajo (Tramo G3).

Figura 4.4 Porcentaje de individuos capturados para los dos estadios ontogenéticos de *S.trutta*.

Figura 4.5 Porcentaje de individuos capturados para los dos estadios ontogenéticos de *S.fontinalis*.

Figura 5.1 Distribución de los arroyos muestreados; A. Acantuco, B. Estacada, C. Ragintuco, D. Huemul, E. Castilla, F. Chacabuco y G. Casa de Piedra, y profundidad de la capa de ceniza depositada (cm) a lo largo del gradiente ambiental

Figura 5.2 Curva de ajuste entre las dos técnicas de conteo. Total de peces capturados por electropesca (Nº peces/m²) y conteo mediante snorkel (Nº peces/m²) realizados en 7 arroyos durante el 2007.

Figura 5.3a. Desactivación del canal principal en el arroyo Acantuco debido a la gran cantidad de ceniza depositada, Octubre 2011. **b.** Vegetación riparia muerta en la zona de la desembocadura del arroyo Acantuco a los 30 meses de la erupción del volcán.

Figura 5.4 Alteraciones en el cauce principal y zona riparia del Acantuco Enero 2012 (**a**) y Enero 2013(**b**).

Figura 5.5 Densidad de macroinvertebrados (nº individuos/ m²). A) Densidad Total, B) Densidad de Chironomidos, C) Índice EPT; 8 (barras negras), 19 (barras grises) 30 (barras blancas) meses después de la erupción.

Figura 5.6 Densidad total de peces pre (barras blancas) y post erupción en los siete arroyos a los 8 meses: (barras negras), 19 meses (barras gris oscuro), 30 meses: (barras gris claro).



Figura 5.7 Densidad total de peces (n° peces/100m²) pos erupción (A) y densidad de trucha arco iris (B) según la cantidad de arena (%). Densidad total (C) y de trucha marrón (D) (n° peces/100m²) según valores de conductividad (μS/cm).

Figura 5.8 Densidad total de individuos 0+ post erupción (A) (n° peces/100m²) según la cantidad de arena (%). Densidad total de 0+ (B) y 0+ de trucha marrón (C) (n° peces/100m²) según valores de conductividad (μS/cm).



INDICE DE TABLAS

Tabla 2.1 Valores promedio calculados para las variables ambientales significativas en el ACP para las cuencas incluidas en el análisis de cluster jerárquico.

Tabla 2.2 Densidad relativa de salmónidos en las 31 subcuencas de la cuenca del Limay Superior.

Tabla 2.3 Correlaciones significativas (Spearman Rank) para la captura total y por especie en relación a las variables de cuenca (n=31).

Tabla 3.1 Variables ambientales calculadas y/o medidas en cada tramo muestreado.

Tabla 3.2 Promedio y desvío estándar de las variables utilizadas para caracterizar los tramos en los niveles I, II y III.

Tabla 3.3 Porcentaje de la varianza total explicada por los factores ambientales medidos en cada tramo.

Tabla 3.4 Análisis de Correlaciones de Spearman para la captura total y por especie para todas las variables.

Tabla 4.1 Densidad (CPUEN) de *O. mykiss* por cuenca, sitio y tipos de tramos (según clasificación de Rosgen 1996) para cada grupo ontogenético

Tabla 4.2 Densidad (CPUEN) de *S. trutta* por cuenca, sitio y tipos de tramos (según clasificación de Rosgen, 1996).

Tabla 4.3 Densidad (CPUEN) de *S. fontinalis* por cuenca, sitio y tipos de tramos (según clasificación de Rosgen, 1996).

Tabla 4.4 Resultados del análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis para ver diferencias entre cada tipo de tramo para cada especie y grupo ontogenético.



Tabla 4.5 Análisis de correlación de Spearman Rank para cada grupo ontogenético (0+ y ≥ 1) para las tres especies en relación a las variables de hábitat (nivel III).

Tabla 5.1 Caracterización de las subcuencas de drenaje estudiadas a lo largo del gradiente de depositación de cenizas.

Tabla 5.2 Datos ambientales pre (2007) y post erupción (2012-2013), valores porcentuales de la cantidad de ceniza (< 2 mm) en los fondos de los arroyos y parámetros de calidad de agua.

Tabla 5.3 Densidad total y de ejemplares 0+ (Nº de peces /100 m²) en los arroyos muestreados antes y 8, 19 y 30 meses después de la erupción.

Tabla 5.4 Diferencias porcentuales, resultados del test de Mann Whitney y respuesta global de cambio en las densidades de peces agrupadas por nivel de impacto en los arroyos en términos de ceniza caída.



PLANTILLA DE HÁBITAT Y ESTRUCTURA DE LOS ENSAMBLES DE PECES DE ARROYOS TRIBUTARIOS A LA CUENCA DEL RÍO LIMAY SUPERIOR, PATAGONIA ARGENTINA.

RESUMEN

Los sistemas fluviales han sido definidos como un mosaico dinámico espacial de elementos y procesos ecológicos dispuestos jerárquicamente. Estas jerarquías se definen dentro de un contexto de heterogeneidad ambiental, a través de un rango de escalas espaciales anidadas, donde modificaciones en las características de una escala, afectan la forma y función de escalas inferiores. A gran escala, patrones generales de clima y geología influyen sobre numerosas propiedades tales como; la hidrología, los nutrientes, los regímenes de temperatura, el agua superficial, el sustrato, la morfología y la formación de nuevos tipos de ambientes. A una escala menor, como la de tramo de un arroyo, variaciones climáticas a corto plazo y/o cambios en las características físico-químicas actúan más acotadamente tanto temporal como espacialmente. Independientemente de la escala la combinación de características morfológicas físicas, químicas y biológicas de un ambiente dado conforma lo que se conoce como plantilla de hábitat. La multiplicidad de estrategias presentes en la naturaleza surgió de las soluciones de compromiso en el proceso de adaptación a los hábitats. En la cuenca del río Limay Superior existe una gran diversidad en cuanto a tipo de tributarios y hábitats, en los cuales los peces pueden encontrar áreas de refugio, reproducción y cría a lo largo de un gradiente ambiental que ha estado históricamente bajo la influencia de disturbios.

De todas las especies introducidas en Patagonia, los salmónidos *Oncorhynchus mykiss*, *Salmo trutta* y *Salvelinus fontinalis*, colonizaron prácticamente todo ambiente al cual tuvieron acceso. Sin embargo, es poco lo que se sabe sobre el uso que hacen de los cuerpos de agua lóticos y su relación con las plantillas de hábitat y con las especies nativas en sistemas de arroyos. El presente trabajo tiene como objetivo principal *estudiar la relación que existe entre los ensambles de peces de arroyos y ríos tributarios a la cuenca Limay Superior y los distintos tipos de hábitat presentes en las subcuencas de los tributarios*, siendo objetivos particulares:

- 1: Establecer las características actuales que determinan la plantilla de hábitat de arroyos tributarios al Limay Superior.
- 2: Establecer la composición específica, características y parámetros poblacionales de los ensambles de peces en dichos arroyos.
- 3: Analizar la existencia de posibles relaciones entre “plantilla de hábitat” y los ensambles encontrados en los arroyos.
- 4: Evaluar el uso del hábitat por parte de distintos estadios ontogenéticos de las especies capturadas en los arroyos.
- 5: Establecer el grado de impacto sobre las características físico-químicas de la plantilla de hábitat de arroyos como consecuencia de la actividad volcánica.
- 6: Comparar los ensambles de arroyos muestreados previamente al evento volcánico con los ensambles post evento.

Para ello se caracterizaron ambientalmente mediante mapas, fotografías aéreas y satelitales 35 arroyos a escala de subcuenca y 42 segmentos a escala de tramo. Variables geomorfológicas de cuenca, vegetación, uso del suelo y variables climáticas fueron calculadas mediante SIG. Los tramos de arroyo fueron caracterizados a nivel



geomorfológico, de material del canal y de hábitat. Los espacios de trabajo fueron reducidos mediante un análisis de componentes principales. Para establecer las relaciones entre las variables de subcuena y/o tramo y las capturas totales, por especie y/o grupo ontogenético se realizaron análisis de correlación de Spearman-Rank. Se efectuaron análisis de cluster con las variables ambientales a nivel de subcuena y con las capturas a nivel subcuena y tramo. Para estudiar las diferencias entre los grupos generados se realizaron análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis. Para evaluar las relaciones entre las capturas y las variables ambientales en los distintos niveles propuestos se realizaron modelos de árboles de clasificación y regresión.

Los efectos de la erupción del volcán Puyehue-Cordon Caulle y los cambios abióticos y bióticos resultantes a través del tiempo, se analizaron comparando datos pre- erupción de siete arroyos a lo largo del gradiente de deposición de ceniza con datos de muestreos a 8, 19 y 30 meses post erupción. Posibles diferencias entre los datos ambientales pre y post erupción fueron evaluadas a través de análisis de Kruskal- Wallis. Los cambios en la comunidad bentónica fueron analizados a través de las variaciones en las densidades totales por fecha y sitio, del índice EPT y la densidad de Chironomidos. Las variaciones a lo largo del tiempo en los ensambles de peces se hicieron mediante un modelo Antes-Después, agrupando los arroyos según la cantidad de ceniza depositada en sus áreas de drenaje. Posibles relaciones entre las variables ambientales y las capturas se exploraron a través del análisis de correlación de Spearman-Rank.

El patrón general de las variables a escala de paisaje estuvo determinado por un gradiente ambiental y geomorfológico. Se observaron tres tipos de subcuencas; definidas por cambios en las precipitaciones, valores de IDVN, características de sus valles, tamaños de sus redes de drenaje y régimen hídrico. A escala de tramo la variación en los tipos de tramo estuvo relacionada con el tamaño de la subcuena y las características del valle que atraviesa. Subcuencas pequeñas, tuvieron una menor diversidad de tramos, mientras que subcuencas de mayor extensión, que atravesaron distintos tipos de valle tuvieron una mayor diversidad de tipos de tramo. La diversidad de tipos de hábitats dependió de la diversidad de tramos presentes en las mismas. Los tipos de tramo, no solo estuvieron definidos por las características geomorfológicas y/o por las características del fondo, sino también por características locales de hábitat.

En los tributarios muestreados se capturaron solo dos ejemplares de especies nativas; uno de *Hatcheria macraei* y otro de *Galaxias maculatus*. Mientras que los salmónidos *O. mykiss*, *S. trutta* y *S. fontinalis* estuvieron ampliamente distribuidas en las subcuencas. A escala de subcuena hubo una alta correlación entre la captura total de salmónidos y la variación Este-Oeste de las variables ambientales, con una mayor abundancia hacia los ambientes del Este del gradiente. La trucha arco iris presente en todas las subcuencas donde se capturaron peces dominó las capturas, salvo en algunas subcuencas del Este. En estas, la trucha marrón fue dominante en relación a factores como la temperatura media de verano y regímenes hídricos más estables, y a escala de tramo la productividad y temperatura del agua de verano más altas. Para la trucha arco iris regímenes hídricos más variables y temperaturas del agua de verano más bajas favorecieron su dominancia. Debido a su distribución más restringida los patrones de abundancia no fueron claros para la trucha de arroyo.



Los ensambles a nivel de tramo estuvieron determinados por la abundancia de las dos especies dominantes en las subcuencas (trucha arco iris y marrón). A nivel de subcuenca el ensamble estuvo determinado por las precipitaciones, la geomorfología y la presencia de mallines o lagos en las cabeceras y a escala de tramo, por el tipo de sustrato, el orden del tramo y la velocidad de corriente. La trucha arco iris dominó mayormente en los tramos; de orden bajo, menor ancho de canal activo y de menor profundidad. Mientras que la trucha marrón, fue abundante en tramos de la zona Este o cercanos a la desembocadura; con bajas cantidades de rodados, mayor sinuosidad, menores pendientes y valores altos de conductividad. Por el contrario las truchas de arroyo se asociaron a tramos de menor orden, mayor pendiente, sombreados y más rectos. La abundancia de las tres especies fue mayor en ambientes más productivos. Las diferencias en los patrones de presencia- ausencia, abundancia y uso diferencial del hábitat observadas para las tres especies en los arroyos, seguramente se hallen relacionadas con la performance, tolerancia ambiental y uso diferencial del hábitat por los distintos estadios de vida para cada especie.

En la región cordillerana de Patagonia la erupción volcánica del Puyehue-Cordón Caulle produjo cambios físicos a lo largo del gradiente de depositación de cenizas. En los arroyos más impactados hacia el Oeste (menos del 6 % de los arroyos de la cuenca), las consecuencias ambientales aún perduraban a 30 meses del evento debido a las condiciones particulares de las subcuencas. La recolonización de estos arroyos por parte de los salmónidos se produjo a lo largo de cinco años a partir del pool común de especies de la cuenca del Limay Superior.

Los resultados de este estudio sugieren que los planes de manejo y conservación para los arroyos deberían considerar factores a múltiples escalas (i.e. escala de cuenca y tramo) y que una escala por sí sola no es una herramienta lo suficientemente apropiada para ser utilizada. Un tramo de arroyo tiene un arreglo espacio-temporal de tipos de hábitat predecible dependiente de la cuenca, y las diferencias entre tramos son evidenciadas como diferencias en este patrón. Los hábitats dentro de los tramos no son homogéneos, existiendo cierto orden en su heterogeneidad. El presente trabajo mostró que los salmónidos ocuparon diferencialmente todas las subcuencas a las que tuvieron acceso, siendo sus densidades menores en los arroyos con regímenes hídricos menos estables. Sumado a esto es probable que la mayoría de las especies nativas no hayan usado este tipo de arroyos por su alto grado de inestabilidad. Por otra parte las interacciones bióticas entre las especies introducidas y de estas con las nativas parecen haber tenido un efecto marcado en las subcuencas con condiciones ambientales más estables.



HABITAT TEMPLATE AND STRUCTURE OF FISH ASSEMBLAGES OF TRIBUTARY STREAMS TO LIMAY'S RIVER SUPERIOR BASIN, PATAGONIA ARGENTINA.

ABSTRACT

River systems have been defined as spatially dynamic mosaic of ecological components and processes hierarchically arranged. These hierarchies are defined within a heterogeneous environmental context, through a series of nested spatial scales where changes at one scale affect form and function of smaller scales. At the higher scales, overall climate patterns and geology influence many of the properties of aquatic environments such as: hydrology, nutrients, temperature regimes, superficial waters, substrate, morphology and the formation of new types of environments. Meanwhile at a lower scale, such as the stream segment short-term variation on climate and/or changes on its physico-chemical characteristics act both, spatially and temporally, in a more restricted way. Irrespectively of scale, the combination of morphological, chemical and biological characteristics of an environment constitute the habitat template. The multiple strategies present in nature arose from the trade-offs of cost versus benefits in the process of adaptation to habitats. On the Limay river's superior basin, a great diversity of tributaries and associated habitats exist in relation to a West-East environmental gradient, resulting from topographic, climatic and vegetation differences as well as historical disturbances, where both native and exotic fishes may find cover, as well as reproductive and nursery areas

Of all species introduced into Patagonia the salmonids; *Oncorhynchus mykiss*, *Salmo trutta* and *Salvelinus fontinalis*, colonized almost all environments they had access to. However, little is known about their habitat use, their relation to habitat templates and to native species in Patagonian streams. The main goal of this thesis is to *study the relationships between fish assemblages and the different types of habitats in tributary streams of Limay's river superior subbasins*. Specific objectives are:

- 1: To establish current characteristics that determine habitat templates of streams tributaries to Limay's river superior basin.
- 2: To establish the specific composition, characteristics and population parameters of the fish assemblages found in the streams.
- 3: To analyze the existence of possible relationships between habitat templates and the fish assemblages found.
- 4: To evaluate stream habitat use by different ontogenetic stages of the species caught.
- 5: To establish the degree of impact upon physico-chemical characteristics of the stream habitat templates due to volcanic activity.
- 6: To compare pre-post eruption fish assemblages of streams.

Through maps aerial and satellite photographs 35 streams at the subbasin scale and 42 stream segments were characterized. Subbasin geomorphological variables, vegetation, land use and climatic variables were calculated using GIS. Stream segments were characterized at the geomorphological, channel material and habitat levels. Workspace was reduced through principal component analysis. Relationships between subbasin and/or segment scale variables and total, species-specific catches and/or ontogenetic groups were studied through Spearman-Rank's correlation analysis. Cluster analyses were done using



environmental variables at the subbasin scale and fish catches at the subbasin and stream segment scales. Differences between groups were studied through Kruskal-Wallis non-parametric test. To evaluate possible relationships between catches and environmental variables at the different proposed levels classification and regression trees were used.

The effects of the Puyehue-Cordon Caulle volcanic eruption and the ensuing abiotic and biotic changes throughout time were analyzed through comparison of pre eruption data of seven streams located along the volcanic ash deposition gradient with post eruption samples taken; 8, 19 and 30 months after the eruption. Possible differences between pre and post eruption environmental variables were analyzed with Kruskal-Wallis tests. Changes on the benthic community were analyzed through variations on macro invertebrate densities, EPT indexes and Chironomid densities. Variation of fish assemblages throughout time were evaluated using a Before-After model, grouping streams according to the amount of volcanic ash deposited on their drainage areas. Possible relationships between environmental variables and fish catches were explored through Spearman Rank's analysis.

The overall variable pattern at the landscape scale was determined by an environmental and geomorphological gradient. Three types of subbasins were defined according to variations in precipitations, DNVI values, stream valley characteristics, size of drainage networks and hydrological regime. At the stream segment scale variation on segment types on each subbasin, was related to its size and stream valley characteristics. Small subbasin, had lower diversity of segment types, whereas larger subbasins had higher diversity of segment types. On any given subbasin habitat type diversity was dependent on the diversity of stream segments. Stream segment were defined not only by geomorphological and/or substrate characteristics but also by local habitat characteristics. Only two specimens of native fish were caught on tributaries; one of *Hatcheria macraei* and another of *Galaxias maculatus*. The three salmonids; *O. mykiss*; *S. trutta* and *S. fontinalis* were the only other fish caught highly distributed on the subbasins. At the subbasins level there was a high correlation between overall salmonid catches and the West-East variation of the environmental variables, with higher abundances towards the East. Rainbow trout was found in all subbasins, dominating the catches, except for some subbasins in the East. In these, brown trout was dominant at the subbasin scale in relation to average summer temperatures and more stable hydrological regimes, and to productivity and higher summer water temperatures at the segment scale. More variable hydrological regimes and lower water summer temperatures favored rainbow trout dominance. Due to its more restricted distribution, abundance patterns were not clear for brook trout.

Fish stream assemblages, both at the subbasin and segment scales, were determined by the abundance of the two more dominant species and not by its specific composition. At the subbasin scale, assemblages were determined by precipitations, geomorphology and the presence of headwater wetlands or lakes. Whereas, at the stream segment scale they were determined by substrate type, segment order and water velocity. Rainbow trout was dominant mostly in the western low order stream segments, lower active channel and lower depth. Whereas, brown trout was abundant on eastern stream segments in proximity to their mouths; with low boulder numbers, higher sinuosity, lower slopes and high conductivity values. On the contrary, Brook trout's were associated with lower order stream segments, with higher slopes and shadow cover and lower sinuosity. Abundance of all three species was higher on



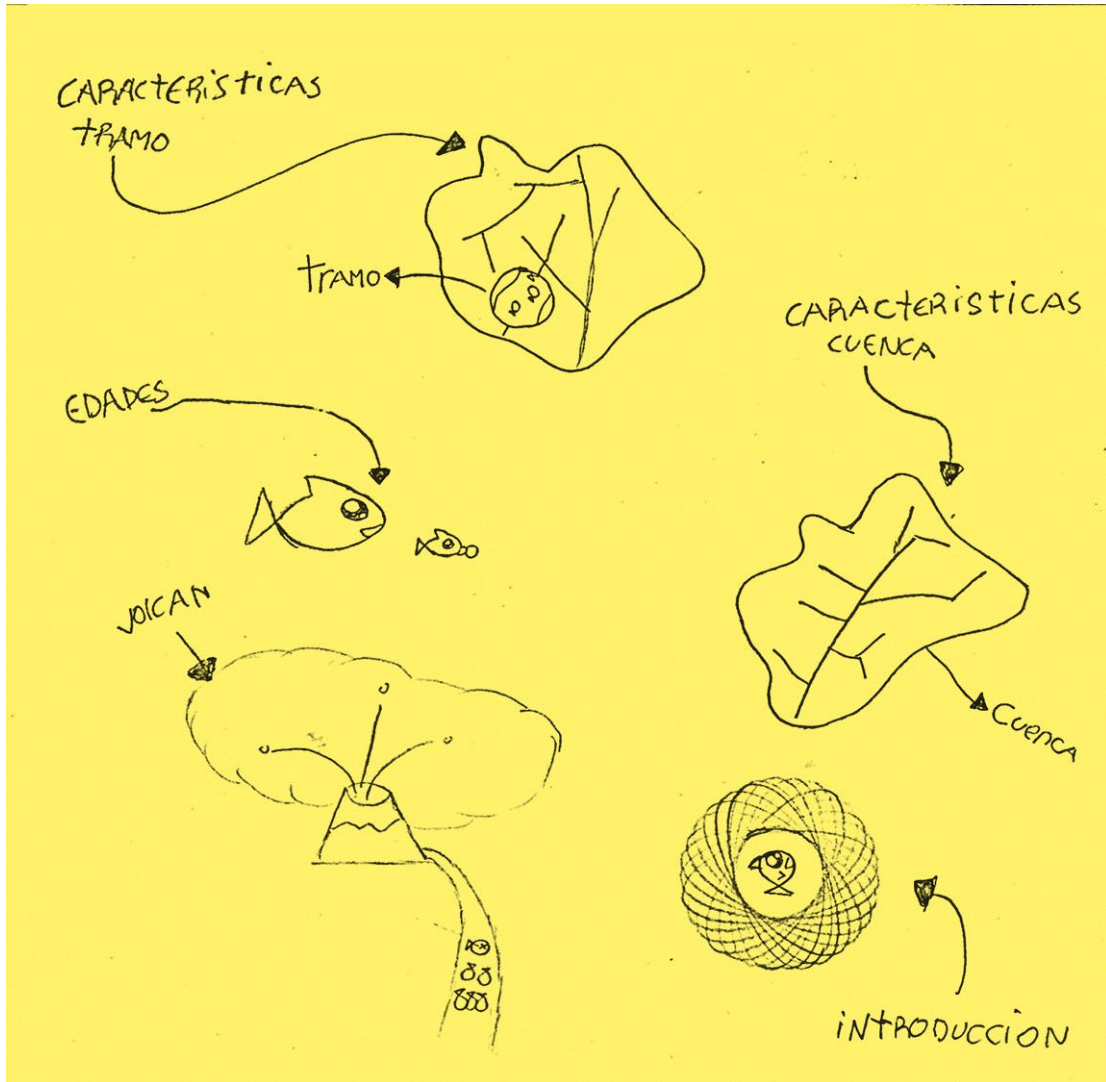
the more productive streams. Differences on presence-absence patterns and habitat use for all three species were probably related with differential performances, environmental tolerance and differential habitat use by the different life stages of each species.

On the Andean range of Patagonia the eruption of the Puyehue-Cordon Caulle produced physical changes of streams along a volcanic ash deposition gradient. Effects of the eruption were still evident in the most impacted streams (less than 6% of the streams in the basin) towards the West of the ash gradient 30 months after the event due to the characteristics of the subbasins. Fish recolonization of these streams took place from the common species pool of Limay's river superior basin in a five year period.

Results from this study suggest that stream conservation efforts should take into account factors at both the subbasin scale and the stream segment scale. A stream segment has a predictable spatio-temporal arrangement dependent of the subbasin, differences among segments are viewed as differences in the pattern. Habitats within stream segments are not homogeneous having a certain order in their heterogeneity. The present work showed that salmonids occupied all subbasins to which they had access, been their densities lower on the more hydrologically unstable subbasins. In addition to this , it is probable that most of the native species had never used this type of streams due to their high instability. On the other hand, biotic interactions between introduced species and between them and native the species seem to have had a marked effect on subbasins with more stable conditions.



CAPÍTULO 1



MARCO TEÓRICO

*-“Comienza por el principio y luego continúa hasta que llegues al final.
-Entonces para”.*

L. Carrol. Alicia en el país de las Maravillas.

1.1 Introducción General

En ambientes acuáticos el uso que los peces hacen de los hábitats disponibles dentro de un cuerpo de agua es el resultado tanto de sus requerimientos biológicos individuales, como de la interacción con las particularidades de cada ambiente a distintas escalas espaciales (Fausch et al. 1994, Jackson et al. 2001, Wang et al. 2003). A gran escala, patrones generales de clima y geología influyen sobre numerosas propiedades de los hábitats acuáticos, entre estos se encuentran, la hidrología, los nutrientes, los regímenes de temperatura, el agua superficial, el sustrato, la morfología y la formación de nuevos tipos de ambientes (Southwood 1977, Gorman y Karr 1978, Karr y Dudley 1981). Mientras que a una escala menor, variaciones climáticas a corto plazo y/o cambios en las características morfo- físico-químicas actúan más acotadamente tanto temporal como espacialmente (Naiman y Bilby 1998, Wang et al. 2003).

La combinación de características morfológicas físicas, químicas y biológicas de un ambiente dado conforma lo que se conoce como plantilla de hábitat (Southwood 1977). El modelo de plantillas de hábitat ha sido usado con éxito para estudiar y explicar patrones de variabilidad espacial y temporal en la estructura y estrategias de comunidades de algas, macroinvertebrados y peces en arroyos y ríos (Townsend et al. 1997, Biggs et al. 1998, Huryn et al. 2005, Townsend y Hildebrew 1994). De acuerdo a Southwood (1974) el hábitat es la plantilla contra la cual las presiones evolutivas moldean y estructuran las estrategias ecológicas de las especies. Es decir, que la multiplicidad de estrategias presentes en la



naturaleza surgió de las soluciones de compromiso en el proceso de adaptación a los hábitats. Un hábitat puede ser descrito a lo largo de tres ejes, el primero vinculado a su estabilidad, el segundo al nivel del recurso y su constancia y el tercero, diagonal a los otros dos, describe el impacto de las interacciones bióticas en la estructuración de comunidades y ensamblajes (Southwood 1977, 1988). El primer eje corresponde al tiempo en el que el hábitat es adecuado para el organismo representado la tasa a la cual se producen los cambios en las variables o factores de hábitat que afectan la historia de vida del organismo. El segundo eje, se halla relacionado con cuan favorable es el hábitat para la especie. De acuerdo a Korfiatis y Stamou (1999) las estrategias adaptativas de los organismos se desarrollan a lo largo de estos ejes en los cuales distintas variables ambientales toman significación y donde las interacciones bióticas son tanto más importantes cuanto mayor es la predictibilidad y adecuabilidad del ambiente (Southwood 1988). En este contexto las interacciones bióticas tales como la densidad poblacional actuarían como factores de selección secundarios bajo condiciones ambientales específicas (Grime 1977). En resumen, las plantillas de hábitat toman en consideración que los agentes causales de las estrategias adaptativas de los organismos sean características del ambiente físico, que a distintas escalas espaciales y temporales, determinan el estrés, disturbio, adecuabilidad y predictibilidad del ambiente. En términos de tiempo ecológico la plantilla de hábitat actuaría sobre potenciales organismos colonizadores como un filtro ambiental dejando fuera aquellos cuyas estrategias en términos de comportamiento, fisiología e historias de vida no son exitosas y por ende controlando la composición comunitaria (Poff y Ward 1990).



De acuerdo a Scarsbrook y Townsend (1993) la definición de los ejes de la plantilla de hábitat fácilmente cuantificable y los organismos relacionados a distintas escalas espacio-temporales, permite la ubicación objetiva de los hábitats dentro de la plantilla y el testeo de las características biológicas de los organismos asociados. La definición de estos ejes para sistemas de arroyos se ve facilitada al considerar a estos como unidades jerárquicamente organizadas dentro de un marco espacio temporal, como el propuesto por Frissell et al. (1986) donde los arroyos son vistos como sistemas anidados donde los sistemas de menor jerarquía se desarrollan bajo las restricciones impuestas por los niveles de mayor jerarquía. Esto ocasiona que las plantillas de hábitat y los atributos ecológicos asociados a las mismas puedan diferir a distintas escalas debido a los procesos biogeoclimáticos, que restringen la estructura de los ambientes lóticos e influyen la variabilidad físico-química y los patrones de alteración (i.e. frecuencia, magnitud y predictibilidad, Poff y Ward 1990). La caracterización de las plantillas de hábitat y las dinámicas ecológicas asociadas a distintas escalas a lo largo de gradientes naturales de cambio proveen un marco de referencia para predecir tanto los atributos biológicos de un sistema como la tasa de recuperación luego de un disturbio (Poff y Ward 1990).

El uso de plantillas de hábitat en arroyos se ha enfocado mayormente en relación a gradientes de intensidad de disturbios (Townsend y Scarsbrook 1997, Biggs et al. 1998, Huryn et al. 2005). De acuerdo a Resh et al. (1988) y Reice et al. (1990) los disturbios son un factor de importancia en la estructuración de comunidades de arroyos, definidos por Townsend (1989) como “cualquier evento que remueve organismos y libera espacio que puede ser colonizado por individuos de la misma o de diferente especie. Las plantillas de hábitat también pueden



reflejar el gradiente de variabilidad natural de factores ambientales físico-químicos que a distintas escalas espacio temporales a menudo constituyen o representan restricciones climáticas, geológicas y eco-geográficas para el establecimiento y persistencia de los organismos (Poff y Ward 1990). En este contexto, para deducir patrones generales del uso de hábitats por parte de la comunidad de peces de arroyos es posible utilizar el concepto de plantilla de hábitat. Esto requiere considerar las distintas escalas espaciales y temporales y las gradientes naturales de cambio en las variables físico- químicas, así como también los gradientes asociados a los disturbios naturales y antrópicos.

1.2 Escalas espaciales en arroyos

A escala de cuenca, ha sido establecida la importancia de considerar la cuenca de drenaje como unidad básica funcional del ecosistema acuático (Horton 1945, Bormann y Likens 1979). Ello se debe a que la dinámica de sus comunidades bióticas está altamente influenciada por las características geológicas, topográficas y climáticas de una región (Hynes 1970). Aspectos tales como el área de la subcuenca, la orientación y la elevación de los tributarios parecen tener efectos marcados sobre aspectos críticos del ciclo de vida de los peces (Gresswell et al. 1997). De esta manera, la disponibilidad de distintos tipos de hábitats y las capacidades biológicas de las especies, condicionan las posibles respuestas y el uso que hacen los peces del cuerpo de agua, caracterizando así los diferentes ecosistemas. Para entender el funcionamiento de un ecosistema es entonces de crucial importancia, determinar la distribución espacial y dispersión de los organismos, condicionadas por el conjunto de variables abióticas y bióticas del ambiente (Bakelaar et al. 2004).



La clasificación de sistemas lóticos se basa en una idea jerárquica de variables geológicas, climáticas, de hábitat y bióticas (Warren y Liss 1983). De esta manera, las características de una escala afectan la forma y función de las escalas inferiores. Así, a escala de cuenca (cientos de km en grandes ríos), variables como el área de la cuenca, la pendiente general del valle y aspectos geológicos, tienen efectos sobre rasgos a escala de tramo (decenas de km); tales como la morfología del canal y la geomorfología (Frissell et al. 1986, Geist y Dauble 1998, Geist 2000, Dollar et al. 2007). Así, estas variables de escalas espaciales superiores, determinan, en parte, los tipos de hábitat a escala local (metros de río) tales como; la profundidad, la velocidad de corriente y la composición del sustrato (Naiman y Bilby 1998). Por lo tanto, cada arroyo presenta un set de características que varían en respuesta a cambios en el clima, la geología y el régimen de disturbios, entre otros (Bisson et al. 2006), por lo que a través de la generación de sistemas de clasificación es posible ordenar las observaciones y toma de datos de campo, facilitando la interpretación de las formas y procesos analizados, e induciendo la formulación de leyes empíricas y teorías que expliquen las diferencias de la estructura de funcionamiento de los objetos clasificados (Frissell et al. 1986).

1.3 Gradientes Naturales

A escala de paisaje es de esperar que a lo largo de gradientes ambientales naturales se produzca un continuo en las variables relativas a los atributos biológicos. Sumado a esto, eventos de tipo catastrófico podrían producir modificaciones en los patrones a lo largo del gradiente. Dichos patrones serán mejor evidenciados cuanto más marcado sea el gradiente ambiental. En la Patagonia existe un marcado gradiente ambiental Oeste-Este que surgió a



partir, principalmente, del levantamiento de la cordillera de los Andes y las glaciaciones del cuaternario las cuales condicionaron y estructuraron las características de las cuencas de drenaje de la región (Ruzzante y Rabassa 2011). Dicho gradiente determinó un eje de variación natural de las características físico-químicas de dichas cuencas que en forma conjunta con la ocurrencia de disturbios naturales y/o antrópicos en la región, determinan sus plantillas de hábitat y por ende la estructura de las comunidades de la biota.

1.4 Procesos modeladores de la fauna íctica en Patagonia

Los disturbios pueden tener consecuencias evolutivas modificando las frecuencias genéticas de la población (Vrijenhoek et al. 1985), moldeando y limitando las estrategias de historia de vida tanto en el corto plazo (Boyce et al. 2006) como en las escalas de tiempo más largas (Ruzzante et al. 2008), y seleccionando morfologías y comportamientos particulares (Meffe 1984, Gelwick 1990, Lytle 1999). En Patagonia, los patrones actuales de diversidad genética y morfológica son el producto de procesos históricos que han limitado y moldeado la diversidad actual de organismos. Entre estos procesos la fragmentación de Gondwana, la apertura del Pasaje de Drake, el levantamiento de la cordillera de los Andes, las incursiones marinas y las glaciaciones (Moyle y Cech 1982, Nelson 1994, Menni 2004, Hubert y Renno 2006, Cione et al. 2007) han tenido consecuencias evolutivas en diversos taxa.

El levantamiento de los Andes y los ciclos glaciales cuaternarios han sido procesos importantes que influyeron en los patrones de diversidad de la fauna íctica en Patagonia y tuvieron importantes consecuencias en los patrones filogeográficos de las especies nativas (Ruzzante et al. 2008, 2011, Zemlak et al. 2008, 2010, Habit et al. 2015, Cussac et al. 2016). Los glaciares, en particular, eliminaron los lagos de cabecera y los tramos altos de la mayoría



de los sistemas de ríos de Patagonia y rediseñaron las cuencas hídricas de la región (Rabassa et al. 2011). Este proceso generó cambios en la distribución y abundancia de especies (Habit et al. 2010, 2012, Zemplak et al. 2010, 2011). Sumado a esto las fuerzas ecológicas actuales (i.e. ambiente físico y factores bióticos como la competencia y la predación) actúan y modifican patrones morfológicos y/o genéticos ocasionados por estos procesos históricos (Ruzzante et al. 2011).

Disturbios tales como las erupciones volcánicas y los incendios afectaron recurrentemente los ecosistemas dulceacuícolas Patagónicos (Veblen et al. 1999, Temporetti 2006, Vigliano et al. 2011, Misserendino et al. 2012, Lallement et al. 2016, Bubach et al. 2015, Serra et al. 2016), generando procesos de extirpación y recolonización de la biota a escala local. En este contexto, el patrón a largo plazo de heterogeneidad ambiental y disturbio natural puede ser considerado como constituyente de la plantilla de hábitat. Además, de los eventos descritos, actualmente es importante sumar los disturbios antrópicos como otros agentes modeladores de la fauna de agua dulce de la Patagonia.

1.4.1 Disturbios Ambientales

Los disturbios son componentes importantes vinculados a la dinámica de los procesos naturales (White y Pickett 1985) y tanto en ambientes acuáticos como terrestres, su ocurrencia puede alterar la disposición espacial y temporal de los organismos, y las comunidades y procesos ecológicos asociados (Sousa 1984, White y Pickett 1985). Diversos tipos de disturbios operan a diferentes escalas de tiempo y espacio, pudiendo influir sobre los ambientes y la biota con diferente intensidad. Por ejemplo, eventos como el fuego, las



tormentas, las erupciones volcánicas y las inundaciones extraordinarias pueden actuar como agentes de disturbio a gran escala, alterando el hábitat físico y modificando la diversidad espacial. El impacto que estos eventos tengan sobre un tramo particular de arroyo dependerá no solo de las características del tramo, sino de la localización de ese tramo dentro de la cuenca de drenaje (Montgomery y Buffington 1998).

Frissell et al. (1986) utilizaron la idea de una jerarquía estructural y funcional en los sistemas fluviales para construir una escala de sensibilidad a los disturbios y tiempos de recuperación (Figura 1.1). Así, diferencias en la morfología de canal y en los procesos físicos resultarían en respuestas potencialmente diferentes a cambios ambientales semejantes. Por ejemplo, tramos formados mayormente de roca madre, cascadas y macrohábitats ⁽¹⁾ de tipo escalón-pozón son más resilientes a mayores descargas o aportes de sedimentos debido a su alta resistencia natural a este tipo de condiciones. En este sentido, los tramos más apropiados para monitorear el efecto de disturbios ocurridos cuenca arriba son los situados en las zonas más cercanas a la desembocadura, por ser más sensibles a los incrementos en el aporte de sedimentos (Montgomery y Buffington 1998). En este contexto, los macrohábitat son más sensibles a los disturbios que las cuencas de drenaje. Es más, eventos locales que actúan a escala de microhábitat ⁽²⁾ no afectan generalmente las características de los sistemas a escalas superiores, mientras que disturbios a gran escala influyen directamente sobre las características a pequeña escala (Naiman y Bilby 1998).

⁽¹⁾ Entidades físicas distinguibles dentro del arroyo que permiten evaluar cambios en el hábitat a través de un tramo de arroyo (Naiman y Bilby 1998)

⁽²⁾ Puntos específicos de hábitat con características físicas cuantificables, como profundidad, velocidad de corriente, sustrato y cobertura.



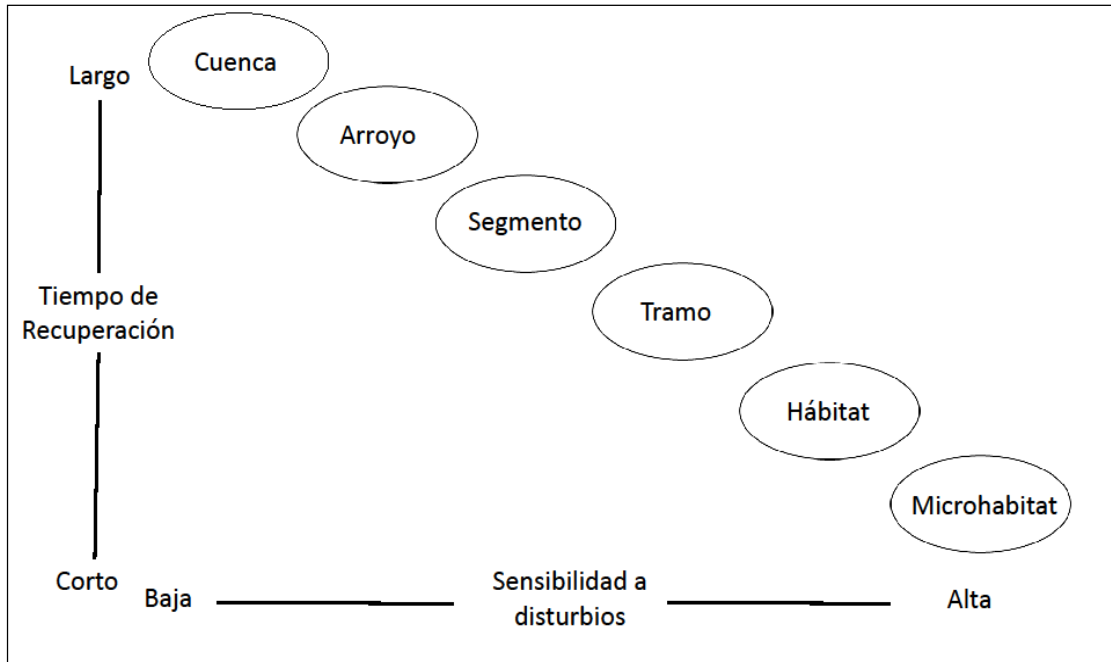


Figura 1 .1. Relación entre el tiempo de recuperación y la sensibilidad a los disturbios para distintas escalas espaciales (Modificado a partir de Naiman y Bilby 1998).

Cabe considerar además que los disturbios ambientales a distintas escalas espaciales se hallan correlacionados con escalas temporales. Así mientras unidades espaciales tales como el paisaje o las unidades zoogeográficas, por lo general, mantienen sus características en períodos de tiempo prolongados (10^5 a 10^6 años), al nivel de microhábitat la escala temporal abarca períodos breves (10^{-1} a 10^0 años) (Naiman y Bilby 1998). Es decir, que en términos de temporalidad, los disturbios pueden producirse desde escalas ecológicas (i.e. tiempos de respuesta de los individuos) a escalas de tiempo evolutivas (i.e. respuesta de las especies). Esto implica que las adaptaciones morfológicas y fisiológicas que condicionan los límites de distribución de los organismos, derivan de escalas de tiempo ecológicas, mientras que las interacciones entre especies responsables del ajuste fino del agrupamiento entre especies, derivan tanto de escalas de tiempo ecológicas como evolutivas (Petts y Callow



1996). Además, algunos tipos de disturbios naturales que abarcan grandes escalas espaciales, tales como las erupciones volcánicas, pueden generar cambios en el rango de escalas temporales ecológicas. La existencia de jerarquías en diversas escalas espacio-temporales implica que las unidades ambientales más grandes y estables impongan límites a las más pequeñas y variables (Petts y Callow 1996).

1.4.2 Introducción de especies como factor de disturbio

Luego de la pérdida de hábitat, la introducción de especies es el disturbio antrópico que se encuentra entre las principales actividades responsables de la pérdida de biodiversidad global (Allan y Flecker 1993, Ricciardi 2004, Clavero y García Berthou 2005, Gozlan et al. 2010, Hermoso et al. 2011). Gran parte de la literatura en esta área se ocupa de plantas, aves e insectos debido a su importancia económica e historias de introducción bien documentadas (Lonsdale 1999, Holway et al. 2002). Sin embargo, los cuerpos de agua dulce son considerados los hábitats con mayor historia de invasiones mediadas por el ser humano (Gozlan et al. 2010) siendo los peces, uno de los grupos de animales acuáticos más introducidos en el mundo (Gozlan 2008) con múltiples consecuencias tanto en sistemas marinos como de agua dulce (Helfman 2007). Los impactos de esta práctica han sido bien documentados aunque la falta de información específica previa a dichos procesos determina que muchas veces se carezca de evidencia concreta sobre los mecanismos mediante los cuales las especies introducidas logran auto-sostenerse en los nuevos ambientes (Moyle y Light 1996, Kolar y Lodge 2000, Macchi 2004, Macchi et al. 2007). Además, no todas las especies exóticas causan cambios ecológicos o daños económicos evidentes y por lo tanto pueden



pasar desapercibidas (Lodge et al. 1998). Entre las consecuencias de la introducción de especies se han registrado impactos adversos sobre la estructura comunitaria y el funcionamiento del ecosistema (Nesler y Bergersen 1991, Crowl et al. 1992, Lodge 1993), alteración de hábitats (Simon y Townsend 2003, McDowall 2003), introducción de enfermedades (Blanc 1997), degradación de las comunidades de peces nativos debido a la competencia y depredación (Lydeard Belk 1993, Marchetti 1999, Penczack 1999, McIntosh 2000, Gratwicke y Mariscal 2001, Hrabik et al. 2001 Volpe et al. 2001, Ribeiro y Leunda 2012), el empobrecimiento de las poblaciones (Krueger 1991, Blanco et al. 1998), el deterioro del ecosistema (Fukushima et al. 1999, Donald et al. 2001, McDowall 2003, Simon y Townsend 2003) y cambios en las formas de vida y antecedentes económicos relacionados con el uso de los recursos naturales (Ogutu Ohwayo y Hecky 1991, Witte et al. 1992).

El estudio de las variables y procesos que determinan el establecimiento de una especie en un nuevo ambiente constituye un tema relevante y de gran importancia aplicada, porque encierra las claves para comprender la invasividad de especies y la susceptibilidad a la invasión de ambientes particulares (Orians 1986). Este estudio puede realizarse a diferentes escalas, que según Arismendi et al. (2014) abarca distintas dimensiones: 1) la dimensión humana vinculada con la presión y gestión de propágulas, 2) la dimensión del invasor; que incluye su historia de vida, plasticidad y tolerancia ambiental y 3) la dimensión de las interacciones bióticas; que incluye la resistencia de la biota local, las interacciones entre invasores y la capacidad de carga de los ambientes. En relación a la dimensión humana varios autores reconocen que el número de individuos introducidos y el número de eventos de siembra son importantes para que una especie invasora se establezca con éxito en una nueva



región (Wonham et al. 2005, Colautti et al. 2006, Roman y Darling 2007). En relación a la dimensión del invasor, en peces particularmente, ha sido reconocido que un buen invasor tiene una alta tasa de reproducción, alta fecundidad y cortos intervalos de desove, variabilidad genética alta, plasticidad fenotípica, requerimientos ecológicos amplios, alta longevidad y corto tiempo generacional, tamaño de cuerpo mediano a grande, un rango nativo amplio y son abundantes en sus lugares de origen (Hayes y Barry 2008, Martin et al. 2009, Westley 2011, Sol et al. 2012). Por último, en relación a la dimensión de las interacciones bióticas ha sido mencionado que los ecosistemas más susceptibles a procesos de invasión son aquellos que: han sido modificados por el hombre a través de alteraciones de los cursos de agua, tienen habitat térmicos y químicos más bien estables, ensamblajes nativos con vacantes tróficas poco diversos y con cierto grado de aislamiento (Helfman 2007).

De las especies introducidas, los salmónidos nativos del Hemisferio Norte, son la familia de peces más ampliamente distribuidos por el hombre (Welcomme 1988) con fines que van desde deportivos, hasta para incrementar la diversidad de peces y en las últimas décadas para su cultivo. En particular, la trucha marrón (*Salmo trutta*), la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) y la trucha de arroyo (*Salvelinus fontinalis*) se encuentran entre las 12 especies más introducidas en más de 30 países (Welcomme 1992). Las dos primeras especies figuran entre las cien especies más invasoras del planeta (Lowe et al. 2004), y dentro de las ocho especies con mayor tasa de establecimiento de invasión en los países donde fueron introducidas (Ruesink 2005). El éxito de los salmónidos como peces invasores no sólo radica en su elevado valor estético, deportivo y comercial, sino también en el tipo de interacciones biológicas que establecen a lo largo de su ontogenia estas especies en las



comunidades invadidas (Schröder et al. 2009). Además, la amplia disponibilidad de nichos adecuados fuera de sus límites naturales (e.g. Hemisferio Sur) y la elevada plasticidad fenotípica que exhiben algunas especies en los ciclos de vida y el gran tamaño corporal que alcanzan favorecería su amplia dispersión (Dolloff et al. 1994, Nislow 2001).

1.4.3 Introducción de salmónidos en Patagonia

La provincia ictiogeográfica patagónica pertenece a la sub-región Austral de la Región Neotropical (López y Miquelarena 2005). Esta provincia se extiende desde el Río Colorado hasta Tierra del Fuego en Argentina y al sur de Puerto Montt, en Chile. Historicamente, las comunidades acuáticas patagónicas permanecieron protegidas y aisladas por su geografía, caracterizándose por un alto número de endemismos y una baja diversidad y abundancia de cada uno de los grupos funcionales comúnmente encontrados en agua dulce (i.e. productores, herbívoros y depredadores) (Queimaliños 1997, Balseiro y Modenutti 1998, Modenutti et al. 1998). Actualmente la fauna de peces nativos de agua dulce de esta región está conformada por tan sólo 22 especies (Pascual et al. 2007). El aumento demográfico, asociado a una mayor accesibilidad, llevó a las comunidades acuáticas en general, y a las de peces en particular, a experimentar una mayor influencia de la actividad del hombre.

A lo largo de los últimos 100 años, la introducción de salmónidos iniciada en 1904 para incrementar la diversidad de especies de la zona y dar mayor impulso a la pesca recreativa (Macchi 2004, Vigliano y Alonso 2007, Macchi et al. 2008) ha ido moldeando las comunidades de peces (Macchi et al. 1999, 2008). Esta actividad continúa actualmente en Patagonia en términos de acciones de resiembra, escapes de los establecimientos de cría de salmónidos existentes en la zona y la reciente entrada desde cuencas de vertiente pacífica de



especies cultivadas en Chile (Pascual et al. 2002, Vigliano y Darrigran 2002, Vigliano y Alonso 2007). Hoy en día los ensambles de peces en la región están dominados por especies introducidas, mayormente salmónidos (Pascual et al. 2002, 2007, Soto et al. 2006, Arismendi et al. 2009). De las 15 especies que fueron introducidas a principios de 1900 desde el Hemisferio Norte y Europa, o trasladadas desde afuera de la región Patagónica, 12 lograron establecer poblaciones auto sostenibles, dando un total de 34 especies en la ictiofauna patagónica actual (Pascual et al. 2007). A lo largo del tiempo, la abundancia y dominancia de las distintas especies de salmónidos se ha ido modificando según las políticas de manejo imperantes en cada período, los filtros ambientales, la historia evolutiva, las capacidades biológicas y de dispersión y las interacciones entre las especies introducidas (Macchi 2004, Macchi y Vigliano 2014).

Luego de las primeras introducciones y durante los primeros 30 años los salmónidos dominantes en la Patagonia Norte fueron la trucha de arroyo *Salvelinus fontinalis* (Mitchill 1814) y el salmón del atlántico, *Salmo salar* (Linnaeus 1758) (Macchi 2004). Sin embargo, a principios de la década de 1930, se introdujeron la trucha arco iris y la trucha marrón. La introducción en forma masiva y sostenida de estas dos especies ocasionó un cambio en la composición específica de los salmónidos, favoreciendo la dominancia de trucha arco iris (Macchi et al. 2008). Esta historia de introducciones dio como resultado la actual distribución de los salmónidos (Pascual et al. 2002, 2007) con tres especies ampliamente distribuidas: *Oncorhynchus mykiss*, *Salmo trutta* y *Salvelinus fontinalis*. Hoy en día, en Argentina, los salmónidos son el objeto de pesquerías recreativas de renombre mundial y una gran actividad turística, como así también de una incipiente explotación comercial (Pascual et al. 2002,



2007), constituyendo un importante motor económico para la región (Vigliano y Alonso 2000, 2007). Sin embargo, su gran dispersión en ambientes continentales de Patagonia ha motivado numerosas preguntas vinculadas con su impacto sobre la biota nativa y sobre qué factores promovieron su amplia dispersión.

En Patagonia no es posible asegurar, a escala regional, que las introducciones de salmónidos hayan extinguido a alguna de las especies nativas. Sin embargo, a escala local e incluso a escala de cuenca, los salmónidos podrían haber sido responsables de la desaparición de alguna especie nativa. Por ejemplo, *Aplochiton zebra* fue capturada en 1945 en el brazo Blest del lago Nahuel Huapi (Pozzi 1945), mientras que en la actualidad aún no se ha podido registrar su presencia en la cuenca (Cussac et al. 2004).

Si bien los tipos de relaciones ecológicas que existen en los cuerpos de agua sembrados y el alcance de los impactos debido a las interacciones salmónidos/nativos aún no son del todo claros (Pascual et al. 2002, 2007, Cussac et al. 2014), han sido registrados efectos negativos producidos por los salmónidos sobre especies nativas. Entre estos efectos se han podido constatar; una relación inversa entre la abundancia de galáxidos y salmónidos (Soto et al. 2006, Arismendi et al. 2009, Young et al. 2010), efectos a nivel de interacciones tróficas (Ferriz 1993-1994, Ferriz y Salas Aramburu 1994, Grosman 1993-1994, Ortubay et al. 1997, Ortubay y Cussac 2000, Macchi et al. 1999, 2007, Lattuca et al. 2008, Vigliano et al. 2009, Correa et al. 2012, Elgueta et al. 2013, Juncos et al. 2015, Ortiz Sandoval et al. 2015), en el uso del habitat (Vigliano et al. 2000, Macchi 2004, Aigo et al. 2008, Pennaluna et al. 2009, Vargas et al. 2010, Otturi 2014) y efectos sobre la tasa de crecimiento (Macchi 2004, Young et al. 2010). Comprender el papel ecológico de los salmónidos introducidos en cuerpos de



agua de la Patagonia y la identificación de sus interacciones con especies nativas han sido temas centrales para los investigadores locales en los últimos años sobre todo en sistemas de lagos (Macchi et al. 1999, 2007, Milano et al. 2002, Pascual et al. 2002, Lattuca et al. 2008, Vigliano et al. 2009, Juncos et al. 2011). Sin embargo, es poco lo que se conoce sobre estas relaciones en sistemas fluviales de Patagonia Norte (Lippolt 2004, Navonne 2006, Buria et al. 2007, Di Prinzio 2010, Albariño y Buria 2011, Fernandez Canepa 2012, Barriga et al. 2013, Geray et al. 2015).

1.5 Arroyos de la cuenca del río Limay Superior

Una de las cuencas de mayor importancia en Patagonia Norte, es la del río Limay Superior, que conformada por una serie de lagos encadenados y un sinnúmero de lagunas y arroyos, es una de las cabeceras de las cuencas de los ríos Limay y Negro. En esta cuenca, existe una gran diversidad en cuanto al tipo de tributarios y hábitats asociados, debido a la presencia de un gradiente ambiental de oeste a este, producto de diferencias topográficas, climáticas y de vegetación. Dependiendo de su localización en las cuencas (de cabecera o aguas abajo) los arroyos atraviesan numerosos y diversos paisajes responsables de las variaciones intrínsecas de cada uno, abarcando desde zonas de cabecera en sectores densamente forestados por bosques endémicos del género *Nothofagus*, hasta zonas de desembocadura en sectores de valles amplios y vegetación de estepa. Las cuencas de Patagonia poseen por lo general un régimen pluvio-nival, con dos períodos marcados de crecidas en el año: uno en otoño-invierno (lluvias) y otro en primavera (derretimiento de nieve). Estos arroyos poseen altos niveles de oxígeno, gran transparencia y bajas temperaturas y conductividades (Modenutti et al. 1998). Su composición química está



dominada por calcio, bicarbonato y sílice, con valores de pH circumneutrales a ligeramente ácidos y con concentraciones de nutrientes muy pobres (Pedrozo et al. 1993). En dichos tributarios, tanto peces nativos como exóticos pueden encontrar áreas de refugio, reproducción y cría. En este sentido, el reclutamiento de las poblaciones de peces de los lagos depende, mayormente, de las cohortes provenientes de los sitios de desove y cría de arroyos y ríos. La fuerza de las cohortes reclutadas al lago dependerá entonces, en gran medida, de la estructura y de los procesos que ocurran en el ámbito de las subcuencas de drenaje de arroyos y/o ríos vinculados a la cuenca del río Limay Superior.

Conocer los requerimientos de hábitat, los patrones de distribución y la productividad de las especies de peces que componen una comunidad es una herramienta importante para predecir los efectos del manejo de la tierra circundante (Kilgour y Barton 1999, Jowett y Richardson 2003, Williams et al. 2003). En Patagonia la estructura de la ictiofauna se ha visto influenciada por varios factores, entre ellos procesos geológicos (v.g. la separación de Gondwana, el surgimiento de los Andes y la actividad volcánica), climáticos (v.g. las glaciaciones y el cambio climático global), interacciones bióticas y actividades humanas (v.g. introducción y dispersión de especies, cambios en el paisaje, etc.) (Cussac et al. 2004, Pascual et al. 2007, Aigo et al. 2008, Di Prinzio et al. 2009, Alarcón et al. 2012, Bubach et al. 2015). Además, la cuenca del río Limay Superior ha experimentado una serie de disturbios mayores y de efecto inmediato sobre los hábitats circundantes debido a la actividad volcánica. La más reciente ocurrida en el año 2011 afectó de forma substancial a un cierto número de tributarios del lago por efecto de la deposición de ceniza sobre los hábitats disponibles en los arroyos así como sobre la biota de los mismos. Por otra parte no existe información para la zona que



permita comprender de forma integral las variaciones en el hábitat físico de esta gran cuenca, siendo además prácticamente nula la información que existe sobre la composición y preferencias de hábitat de las distintas especies de peces presentes en las cuencas de los arroyos tributarios.

1.6.1 Objetivo General

Si bien a partir de la década del 80 se produjo un aumento sustancial en la cantidad de estudios sobre peces de ambientes lénticos de Patagonia (López et al. 2003), son pocos los trabajos realizados sobre peces en ambientes lóticos. Tampoco existe información respecto a los tipos de hábitat disponibles para las especies de peces de la región. Sobre la base de lo expuesto se puede formular como hipótesis de trabajo que los cambios producidos en las características y la disponibilidad de hábitats de los arroyos influyen sobre la distribución y la abundancia de los peces. Por lo tanto, el presente trabajo tiene como objetivo principal estudiar la relación que existe entre los ensambles de peces de arroyos y ríos tributarios a la cuenca del río Limay Superior y los distintos tipos de hábitat.

1.6.2 Objetivos Específicos

- 1: Establecer las características actuales que determinan las plantillas de hábitat de arroyos tributarios a la cuenca del Limay Superior.
- 2: Establecer la composición específica, características y algunos parámetros poblacionales de los ensambles de peces hallados en dichos arroyos.
- 3: Analizar la existencia de relaciones entre las “plantillas de hábitat” de los arroyos y los ensambles encontrados en los mismos.



- 4: Evaluar el uso del hábitat por parte de distintos estadios ontogenéticos
- 5: Establecer el efecto de la deposición de cenizas volcánicas durante el evento eruptivo de 2011 sobre las características físicas y químicas de la plantilla de hábitat de arroyos tributarios al lago Nahuel Huapi.
- 6: Establecer el efecto de la deposición de cenizas volcánicas durante el evento eruptivo de 2011 sobre los ensambles de peces de arroyos tributarios a la cuenca del río Limay Superior.

1.7 Área de Estudio

La cuenca del río Limay Superior con una extensión de 6980 km² (que incluye al lago Nahuel Huapi, Gutierrez, Moreno, Correntoso, Espejo y Traful y sus emisarios) se halla localizada en las provincias de Río Negro y Neuquén en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Está formada por un gran número de sub-cuencas de distinto tamaño, complejidad y grado de conectividad. Dentro de estas, el lago Nahuel Huapi (40°55' S, 71°30' W) es el cuerpo de agua léntico de mayor tamaño en el norte de Patagonia (Figura 1.2), con un área de 529 km², un volumen de 87.449 hm³ y una profundidad máxima de 464 m (Cordini 1950, Quirós 1988). Está conformado por siete brazos con 357 km de línea de costa y una gran variedad de ambientes con características geológicas, climáticas, fisiográficas y demográficas distintivas.

La topografía circundante corresponde a un paisaje montañoso con dominancia de formas glaciarias que van desde los 500 a los 3555 m.s.n.m. El área se caracteriza por la presencia de rocas ígneas, sedimentarias y metamórficas, cuyo origen data de los periodos Cretácico, Terciario y Cuaternario (Cordini 1950). La zona es geológicamente activa y está caracterizada por numerosas fallas (González Bonorino 1973, Ramos y Cortés 1984),



movimientos orogénicos y volcanismo periódico (Gonzalez Ferran 1985). El lago presenta numerosos tributarios y drena sus aguas a través de un único efluente, el río Limay, con una cuenca de drenaje que abarca 4260 km². Se encuentra ubicado entre las provincias de Río Negro y Neuquén, dentro del Parque Nacional homónimo.

El Parque Nacional Nahuel Huapi, con una superficie de 760.000 ha se extiende desde la cordillera de los Andes en el Oeste hasta la estepa Patagónica en el Este. Esto determina que toda la zona presente un marcado gradiente climático longitudinal con una franja de unos 65 km de ancho donde las precipitaciones varían desde los 3000 mm anuales en el Oeste a los 600 mm anuales hacia el extremo Este del lago. El régimen pluvio nival de precipitaciones genera un incremento de caudales de las subcuencas tributarias durante la primavera (Paruelo et al. 1998). El clima es templado frío y sumado al gradiente de precipitaciones, por la naturaleza montañosa de la región, existe un gradiente de temperatura en altitud donde en los valles bajos la temperatura media anual es de 8 °C, y en los picos elevados (más de 2000 m.s.n.m) de 3°C. Este gradiente condiciona la presencia de la vegetación en la cuenca que resulta estructuralmente compleja, determinando un paisaje con bosques templados densos de *Nothofagus* spp. en el Oeste que se transforma en la estepa arbustiva patagónica gradualmente hacia el Este (Mermoz y Martín 1986). El ecotono entre ambos tipos de vegetación es un bosque de transición caracterizado por *Nothofagus* spp. y *Austrocedrus chilensis*, junto con vegetación de porte arbustivo (Mermoz y Martín 1986).



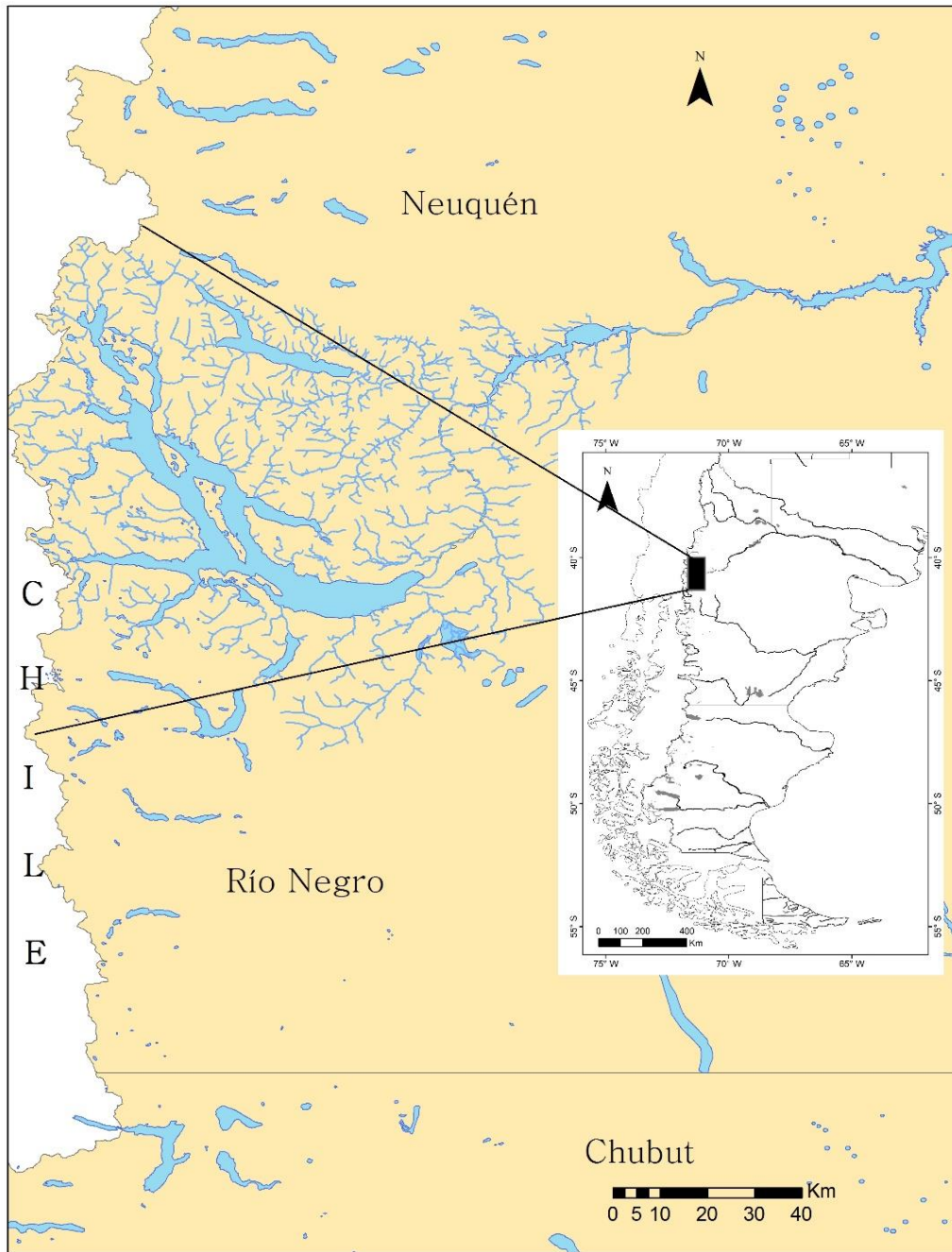


Figura.1.2. Localización de la zona de estudio, sistema de ríos y arroyos de la cuenca Limay Superior.



1.8. Estructura General de la Tesis

En el **capítulo 2** se caracterizaron las subcuencas de un conjunto de arroyos tributarios a la cuenca del río Limay superior en base a distintos tipos de datos disponibles en la región a escala de subcuenca (km de río). Para ello, se utilizaron herramientas informáticas de análisis como modelos de elevación digital, imágenes y fotografías satelitales y mapas de base proporcionados por Parques Nacionales. Toda esta información fue compilada y procesada en laboratorio a través de distintas herramientas tanto cartográficas como estadísticas. Se calcularon una serie de descriptores ambientales de 35 subcuencas que incluyeron variables morfológicas de cuenca, vegetación, uso del suelo y variables climáticas. Luego se clasificaron las subcuencas en base a las características ambientales relevantes y se determinó qué relación existe con los ensambles de peces presentes.

En el **capítulo 3** se redujo la escala de trabajo y se caracterizaron 42 tramos de arroyos en base a los dos primeros niveles de clasificación de Rosgen (1996) que incluyen variables geomorfológicas y de sustrato y se incluyó un tercer nivel de clasificación incorporando variables de hábitat medidas a campo relevantes para los peces. De esta manera, se definieron siete tipos de tramo y se evaluó si existía relación entre la captura de salmónidos y la caracterización de los tramos propuesta a través de diversos análisis estadísticos.

En el **capítulo 4** y considerando el uso diferencial del hábitat que realizan los salmónidos a lo largo de su ciclo de vida, se evaluó este uso del hábitat mediante la diferenciación de la captura en dos estadios ontogenéticos definidos en base a su capacidad migratoria. Esta relación se estudió evaluando si los dos grupos de edades hacían una



diferenciación entre los distintos tipos de tramos generados por la clasificación y si había alguna variable en particular que limitaba su abundancia en dichos tramos.

En el **capítulo 5** se evaluó, si los cambios en la plantilla de hábitat original producidos por un evento natural catastrófico, afectaron la composición de los ensambles de peces y el uso del hábitat a nivel de tramo. Los cambios y la recuperación se evaluaron durante 30 meses en siete arroyos seleccionados por su localización a lo largo del gradiente de daño. Para alcanzar este objetivo se muestrearon en varias oportunidades los arroyos seleccionados, se midieron variables ambientales y se realizaron pescas para comparar los parámetros con datos disponibles antes del evento.

Por último, en el **capítulo 6** se realiza una síntesis de los resultados más relevantes obtenidos en este trabajo y se plantean las hipótesis que surgieron de los análisis efectuados y preguntas disparadoras para futuros trabajos.



CAPÍTULO 2



CARACTERIZACIÓN DE CUENCAS Y ENSAMBLE DE PECES



*“Eventually, all things merge into one, and a river runs through it.
The river was cut by the world’s great flood
and runs over rocks from the basement of time.
It sings a song of wisdom and life far greater than man can hear”*
N. Maclean (1976)

2.1 Introducción

Entender la relación entre la distribución de las especies y las características ambientales a múltiples escalas espaciales es crítico para la conservación de las comunidades acuáticas (Matthews 1998, Gido et al 2006). A escala de cuenca y/o subcuenca, variables como la pendiente general del valle y aspectos geomorfológicos tienen efectos sobre rasgos a escala de secciones de río, tales como la morfología del canal y la vegetación riparia. Estas variables de escalas espaciales superiores determinan variables a escala local de hábitat como: la composición del sustrato, las dimensiones de los pozones y la disponibilidad de refugio, que a su vez se correlacionan fuertemente con la estructura y distribución de los ensambles de peces en una cuenca (Fischer y Paukert 2008, Rowe et al. 2009). Sin embargo, estas variables no son suficientes para explicar los patrones de distribución de algunas especies, por lo cual es conveniente contemplar procesos y variables a varias escalas.

En Patagonia, particularmente a escala de grandes cuencas, la distribución de las especies de peces ha estado influenciada principalmente por el levantamiento de los Andes y los ciclos glaciales cuaternarios (Capítulo 1). Después del retroceso de los glaciares durante el Pleistoceno, hace unos 10.000-20.000 años, la distribución de los peces dependió de su habilidad para colonizar nuevos cuerpos de agua (Cussac et al. 2004, Ruzzante et al. 2006). Entre los factores que han sido mencionados como limitantes, se encuentran la historia geológica (Cussac et al. 2004, Ruzzante et al. 2006), las características fisiológicas de las



especies, (Lodge 1993, Johnston et al. 2003), las interacciones ecológicas (Milano et al. 2002, 2006), los procesos invasivos (Macchi et al.1999, 2007), el impacto humano (Pascual et al. 2002, Ortubay et al. 2006), la filogeografía (Johnston et al. 2003, Zattara y Premoli 2004, Ruzzante et al. 2006), el clima y la temperatura (Cussac et al. 2009, Aigo 2010). Sin embargo, mientras que las interacciones bióticas y características físico-químicas a nivel de tramo de un río han sido identificadas como factores que influyen en la estructura de los ensambles de peces (Milano et al. 2006, Barriga et al. 2012), ningún estudio hasta la fecha ha caracterizado las subcuencas de los tributarios que desaguan en la cuenca del río Limay Superior. Tampoco se ha evaluado el poder explicativo o predictivo de los factores que influyen, a nivel de cuenca y/o subcuenca, sobre la distribución de las especies de peces.

2.1.1 Hipótesis y Predicciones

Hipótesis 1: La existencia de un importante gradiente climático y geográfico en toda la zona originará diferencias a nivel de subcuenca en los tipos de tributarios para la cuenca del río Limay Superior.

Predicción 1: Las subcuencas del Oeste del gradiente presentaran un comportamiento hidrológico diferente a las del Este; seran más inestables y tendrán mayores pendientes originando regímenes de caudales más variables.

Hipótesis 2: Las diferencias en los tipos de tributarios se verán reflejadas en la estructura y composición de los ensambles de peces.



Predicción 2: Las subcuencas del Oeste presentarán ensambles menos diversos y con menor abundancia de peces. Mientras que los del Este del gradiente presentarán ensambles más diversos, con mayores abundancias de peces y mayor presencia de nativas.

2.1.2 Objetivo general

Caracterizar subcuencas de arroyos tributarios a la cuenca del río Limay Superior y establecer su relación con la estructura de los ensambles de peces presentes en ellas.

2.1.3 Objetivos particulares

- 1) Caracterizar las subcuencas tributarias
- 2) Caracterizar los ensambles de peces en cada subcuenca estudiada
- 3) Explorar la asociación entre las variables ambientales de las subcuencas y los ensambles de peces a lo largo del gradiente ambiental.

2.2 Materiales y Métodos

2.2.1. Selección de subcuencas

La cuenca del río Limay Superior tiene una gran cantidad de arroyos y ríos tributarios. Para cumplir con los objetivos de esta tesis, se realizó una selección de 35 subcuencas representativas del gradiente ambiental que presenta la región. (Figura 2.1). En cada subcuenca se eligieron uno o más tramos de orden 2 o mayor (Bain y Stevenson 1999), dependiendo del tamaño, de los cambios fisiográficos registrados, la existencia de barreras naturales o antrópicas y la accesibilidad a cada tramo. De esta manera algunas cuencas fueron



recorridas casi en su totalidad, y en otras poco accesibles, se seleccionó solo un tramo representativo. La representatividad de los tramos fue confirmada por el análisis de imágenes satelitales. Además, como las características de los hábitats a lo largo de un arroyo cambian según un gradiente altitudinal, en las subcuencas de mayor tamaño (Ñirihaua, Ñireco, Chacabuco, Gutierrez y Machete) se realizaron muestreos no solo sobre el brazo principal sino también sobre algunos de sus afluentes (ver Capítulo 3). De esta manera se establecieron diferencias en los hábitats no solo latitudinalmente sino también altitudinalmente.





Figura 2.1. Subcuencas tributarias al Nahuel Huapi estudiadas a lo largo del gradiente ambiental O-E. 1-Pireco, 2-Acantuco, 3-Machete, 4-Gallardo, 5-Blest, 6-Bravo, 7-Blanco, 8-Patiruco, 9-Frey, 10-Millaqueo, 11-Coluco, 12-Neuquenco, 13-Uhueco, 14-Lluvuco, 15-Casa de Piedra, 16-Bonito, 17-Estacada, 18- Ragintuco, 19-Huemul, 20-Pedregoso, 21-Quintriquenco, 22-Castilla, 23- Jones, 24-Chacabuco, 25-Newbery, 26- Cascada, 27-Gutierrez, 28-Torrentegui, 29-Ñireco, 30-Challhuaco, 31-Tristeza, 32-Quebradas 33-del Medio, 34-Las Minas, 35-Ñirihuau.

2.2.2. Variables ambientales

Para caracterizar ambientalmente las subcuencas se consideraron cuatro grupos de variables: Morfología de cuencas, Uso del Suelo, Vegetación y Climáticas. Las variables



analizadas se seleccionaron siguiendo la bibliografía disponible (Jackson y Harvey 1989, Angermeier y Winston 1998, Oakes et al. 2005, Smith y Kraft 2005) y los conocimientos previos acumulados por el grupo (GEMaRI) a lo largo de más de 20 años de trabajo en la zona. Los cálculos se realizaron a partir de mapas de base existentes (IGM, INTA y Sistema de Información sobre Biodiversidad – Administración de Parques Nacionales), aerofotografías (Administración de Parques Nacionales), e imágenes satelitales disponibles. Para el cálculo de las variables de cuenca se utilizó un modelo de elevación digital con una resolución de 30 m.

Las variables registradas se definieron como se detalla a continuación:

Morfología de cuenca: Las variables de morfología de cuenca independientes (aquellas que no requieren de operaciones matemáticas) fueron calculadas con las herramientas disponibles en el programa Qgis (*versión 2.6*) y las variables dependientes (aquellas que requirieron alguna operación matemática) se calcularon mediante fórmulas específicas:

- *Red de Drenaje*: Σ de todos los tramos de arroyo con agua (km de río) que componen la cuenca.
- *Área de Drenaje*: Red de drenaje (km) / Área de la cuenca (km²). Esta tasa representa la cantidad de arroyo necesaria para drenar la cuenca. Valores altos de área de drenaje pueden indicar alta eficiencia del curso de agua para transportar elevadas cantidades de agua y sedimentos.
- *Coefficiente de Compacidad (Kc)*: es la relación entre el perímetro de la cuenca y el perímetro de un círculo de igual superficie : $Kc = P / 2\sqrt{A\pi} = 0,28 * P / \sqrt{A}$



Donde: P = perímetro de la cuenca (km) y A = al área de la cuenca (km²). El índice será mayor o igual a uno, de modo que cuanto más cercano a uno se encuentre, más se aproximará su forma a la del círculo, en cuyo caso la cuenca tendrá mayores posibilidades de producir crecientes con mayores picos (caudales). Por otra parte “k” es un número adimensional independiente de la extensión de las cuencas. Por contrapartida, cuando “k” se aleja más del valor de la unidad significa un mayor alargamiento en la forma de la cuenca.

- *Relieve*: diferencia de elevación entre el punto más alto y el más bajo de la cuenca (m). Controla el gradiente del arroyo e influye sobre los patrones y la cantidad de sedimentos que pueden ser transportados. Ha sido demostrado que la cantidad de sedimentos incrementa exponencialmente con el relieve.
- *Tasa de Relieve*: se calcula como el relieve/longitud del cauce principal (km). Permite estandarizar los cambios en la elevación sobre la distancia en cuencas de distinto tamaño.
- *Altura máxima (Zmax)*: es el punto más alto de toda la subcuenca (m).
- *Altura mínima (Zmin)*: es el punto más bajo de toda la subcuenca (m).
- *Altura media (Zmedia)*: es la altura media de toda la cuenca (m).

La información de variables de Uso del suelo y tipo de Vegetación se obtuvo a partir de las bases de Parques Nacionales disponibles para la región y se calculó el área de cada cuenca ocupada por cada tipo de uso del suelo y vegetación como (Mencionadas en Tablas I.1 e I.2 del Anexo 1):

$$\text{Superficie de cada categoría} / \text{superficie total de la subcuenca} * 100$$



Todos los cálculos se hicieron mediante el uso de herramientas cartográficas disponibles en el programa Q Gis –Brighton (*versión 2.6*).

Variables Climáticas: Se calcularon Precipitaciones anuales (mm), Temperatura promedio del aire de verano (°C) e Índice Diferencial de Vegetación Normalizado (IDVN). Este índice se calcula a partir de imágenes satelitales y es una medida de la presencia de vegetación verde en la superficie de la cuenca ya que es un buen estimador de la fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada por la vegetación (Monteith 1981), la productividad primaria (Paruelo et al. 1997), y una variable integradora del funcionamiento del ecosistema (Virginia y Wall 2001). Las variables que corresponden a esta categoría se calcularon en base a una interpolación realizada sobre el mapa de Barros et al. 1983 con la herramienta correspondiente de Q gis.

2.2.3 Ensamble de Peces

Se determinó la presencia-ausencia de individuos mediante técnicas de buceo en apnea y electropesca (Smith-Root mod. 12B) con un equipo operando en un rango de 500-1000 voltios (Figura 2.2). Los peces se capturaron mediante redes de mano, y se calculó la captura por unidad de esfuerzo en número (CPUEN) registrada durante los veranos de los años 2013 a 2015, para evitar así, la influencia de la depositación de ceniza ocasionada por el volcán. La densidad se expresó como CPUEN estimado como: número de peces capturados en un área de 100 m². El área mínima muestreada dependió del tamaño del tramo seleccionado. A cada pez capturado se le extrajeron escamas para determinar la estructura de edades de cada especie que compone el ensamble.





Figura 2.2. Captura de peces mediante pesca eléctrica en arroyo Acantuco.

2.2.4. Análisis Estadístico

Variables ambientales. De todas las variables calculadas se realizó una pre-selección mediante un análisis de componentes principales para reducir el espacio de trabajo (Anexo II). Con la selección de variables realizada, se efectuó un análisis de clúster para explorar los datos y agrupar casos o variables en función de sus similitudes medidas a través de la distancia existente entre ellos. En este estudio en particular, se utilizó la vinculación completa basada en la distancia euclídea al cuadrado para medir la diferencia entre clústers (Everitt 2007). Previo al análisis de cluster jerárquico para caracterizar las subcuencas, se



transformaron en variables de tipo categóricas (si-no) aquellas variables que presentaban originalmente muchos ceros.

Relación Abundancia de peces-Variables. Teniendo en cuenta la selección previa de las variables (mediante el ACP) y las capturas efectuadas en cada subcuenca, se realizaron análisis de correlaciones no paramétricas de Spearman-Rank, para cada una de las especies y se evaluó cual era la relación con cada una de las variables seleccionadas.

Relación Ensamble-Variables. Se realizó un análisis de cluster jerárquico utilizando como variable para formar los grupos el porcentaje de especies capturadas en cada subcuenca ($\text{Densidad de la Sp}_i \cdot 100 / \text{Densidad Total en la subcuenca}$). En este análisis las subcuencas más semejantes entre sí (en cuanto a presencia de especies y porcentaje) integran el mismo grupo. Luego se evaluaron las diferencias entre los grupos formados (clusters) a través de un análisis de comparación de medias no paramétrico de Kruskal -Wallis.

Árbol de Clasificación. Una vez formados los cluster según la proporción de especies de peces presentes en cada tributario, se realizó un análisis de árbol de clasificación y regresión (Breiman et al. 1984, Therneau y Atkinson 2011) para agrupar los arroyos de acuerdo a sus características ambientales y ensamble de peces. Para este análisis se incluyeron todas las variables ambientales de cuenca registradas. En el análisis de árbol de clasificación, la variable de respuesta fue la asignación de grupos, y las variables predictoras fueron los factores abióticos y bióticos. En el primer paso del proceso, el algoritmo divide el conjunto de arroyos en dos grupos de acuerdo a una pregunta que implica una de las variables explicativas (por ejemplo, "es la precipitación <2524 mm?"). La pregunta que define la partición se selecciona automáticamente entre todas las preguntas admisibles sobre la base



de una regla que maximiza una medida de la mejora causada por la nueva partición. En este capítulo, se utilizó la medida de Gini de mejora (Therneau y Atkinson 2011). Este proceso se repite para cada subgrupo hasta que todos los subgrupos alcanzan un tamaño mínimo. En cada paso resultante, el subgrupo es más homogéneo que en el paso anterior; es decir, hay menos diversidad en términos de número de grupos. El último paso del algoritmo del árbol selecciona un tamaño adecuado (poda) (Therneau y Atkinson 2011). El modelo resultante puede ser representado como un árbol binario cuyas hojas o nodos terminales corresponden a la partición de los datos. Todos los análisis se realizaron con el paquete de R 3.1.1. Se realizó el análisis de clasificación y el árbol de regresión utilizando rpart3.1-54 (Therneau y Atkinson 2011).

2.3. Resultados

2.3.1. Caracterización ambiental de las Cuencas

Del trabajo cartográfico con Q Gis y las distintas fuentes bibliográficas (Bain y Stevenson 1999, Naiman y Bilby 1998) se extrajeron y calcularon 42 variables (Anexo I, Figura I.1, I.2 y I.3) para cada subcuenca las cuales a través de un ACP fueron filtradas y descartadas para reducir el espacio de trabajo a 18 variables, dos de las cuales (Relieve y Area de drenaje) fueron descartadas debido su baja contribución a la formación de los ejes (Ver Anexo II) pertenecientes a cuatro categorías (Morfología de cuencas, Vegetación, Uso del suelo y Climáticas) (Tabla 2.1.). Si bien las variables Coihue y Desarrollo urbano no fueron significativas se incluyeron en la tabla 2.1 con fines informativos debido a su relevancia descriptiva para los tipos de subcuencas.



Con el espacio de las variables reducido se procedió a realizar un análisis de Cluster jerárquico para agrupar las 35 subcuencas en base a sus características ambientales. En este agrupamiento de subcuencas se distinguieron 3 grupos (Figura 2.3) localizados en tres franjas a lo largo del gradiente ambiental, cuyas características se resumen en la Tabla 2.1. El patrón general de cambio registrado en las variables a escala de paisaje en las 35 subcuencas estuvo determinado tanto por un gradiente morfológico, como por un gradiente ambiental dado principalmente por las precipitaciones. Se observaron tres tipos de subcuencas; el primer tipo ubicado hacia el extremo oeste del gradiente, presentó las mayores precipitaciones anuales y valores de NDVI. Este tipo además, presentó las menores tasas de relieve y las menores alturas máximas pero amplias redes de drenaje (Tabla 2.1). En las subcuencas de este tipo predominaron ambientes de bosque intransitable, con importante presencia de cumbres rocosas y vegetación de tipo Altoandina. En este grupo se ubican los arroyos: Acantuco, Pireco, Gallardo, Machete, Bravo y Blest.



Tabla 2.1. Valores promedio calculados para las variables significativas en el ACP para las cuencas incluidas en el análisis de cluster jerárquico. Entre paréntesis se muestran los valores máximos y mínimos para cada cluster formado. N= número de cuencas. Kc = Coeficiente de Compacidad. IDVN = Índice de vegetación normalizado.

Variables	Subcuencas		
	Oeste	Franja Central	Este
N	6	13	16
Morfología de cuenca			
Área de la cuenca (Km ²)	82,4 (12,5 - 193,8)	36,2 (5,4 - 64,8)	95,7 (12,5 - 723,8)
Red de Drenaje (Km)	35,4 (8,8 - 88,9)	17,9 (3,4 - 35,6)	37,8 (5,2 - 278,6)
Kc	1,5 (1,4 - 1,6)	1,4 (1,2 - 1,6)	1,7 (1,3 - 2,0)
Tasa de Relieve	100,5 (45,1 - 175,3)	156,3 (73,7 - 354,4)	109,5 (25,3 - 217,8)
Altura Máxima (m)	1909,3 (1797-1945)	2041,8 (1871-2206)	1986,1 (1426-2383)
Uso del suelo			
Bosque Intransitable (%)	68,2 (63,4 - 77,3)	64,5 (43,9 - 80,8)	44,1 (0 - 78,0)
Bosque Transitable (%)	0	3,6 (0 - 36,2)	16,5 (0 - 47,0)
Cumbre Rocosa (%)	25,8 (17,3 - 32,0)	31,2 (10,7 - 54,1)	9,3 (0 - 47,1)
Mallines (%)	1,3 (0 - 3,82)	0	4,1 (0 - 19,8)
Desarrollo urbano (%)	0	0	0,1 (0 - 1,6)
Vegetación			
Coihue (%)	17,5 (0 - 27,7)	18,0 (0,05 - 46,1)	0,4 (0 - 6,1)
Lenga (%)	44,5 (30,3-62,5)	42,6 (21,1 - 72,2)	25,16 (0 - 55,4)
Estepa (%)	0	0	30,2 (0 - 100)
Humedal (%)	0	0	1,5 (0 - 11,2)
Altoandina (%)	25,6 (0 - 36,0)	31,5 (-5,5 - 45,7)	24,7 (0 - 85,2)
Climáticas			
Temperatura (°C)	12,0 (10,5 - 13,5)	9,5 (4,9 - 16,8)	12,2 (2,4 - 24,0)
IDVN	0,2 (0,1 - 0,3)	0,2 (0,04 - 0,3)	0,02 (-0,09 - 0,1)
Precipitaciones (mm)	2882,2 (2698-3114)	2305,9 (1979-2627)	1518,1 (1138-1927)

Nota: A pesar de que las variables Desarrollo urbano y Coihue no fueron significativas en el ACP fueron incluidas en la tabla a modo informativo.

Un segundo tipo de subcuencas se localizó en una franja central (Figura 2.3) donde las precipitaciones y los valores de NDVI fueron intermedios y el promedio de temperaturas de verano fue el menor. Estas subcuencas se caracterizaron por tener áreas y redes de drenaje pequeñas, grandes tasas de relieve y valles con las mayores alturas, predominando además los bosques intransitables, la vegetación Altoandina y las cumbres rocosas. Entre ellos están



los arroyos: Blanco, Bonito, Casa de Piedra, Coluco, Estacada, Frey, Huemul, Lluvuco, Millaqueo, Neuquenco, Patiruco, Ragintuco y Uhueco.

El último tipo de subcuencas ubicadas en la franja este del gradiente presentó las menores precipitaciones y valores de NDVI y temperaturas promedio de verano más altas. Este tipo de subcuencas presentó las áreas y redes de drenaje promedio más grandes y más variables. En cuanto a la vegetación se caracterizaron por tener mayor presencia de zona de estepa y bosque de tipo transitable. A lo largo de sus valles son importantes los mallines. Este fue el único grupo donde se registraron zonas urbanas dentro del área de drenaje de algunas de las subcuencas. Dentro de este grupo se encuentran los arroyos: Gutierrez, Cascada, Castilla, Chacabuco, Challhuaco, de la Quebrada, del Medio, Las Minas y Manzano-Jones, Newbery, Pedregoso, Quintriquenco, Torrontegui, Ñireco, Tristeza y Ñirihuau.



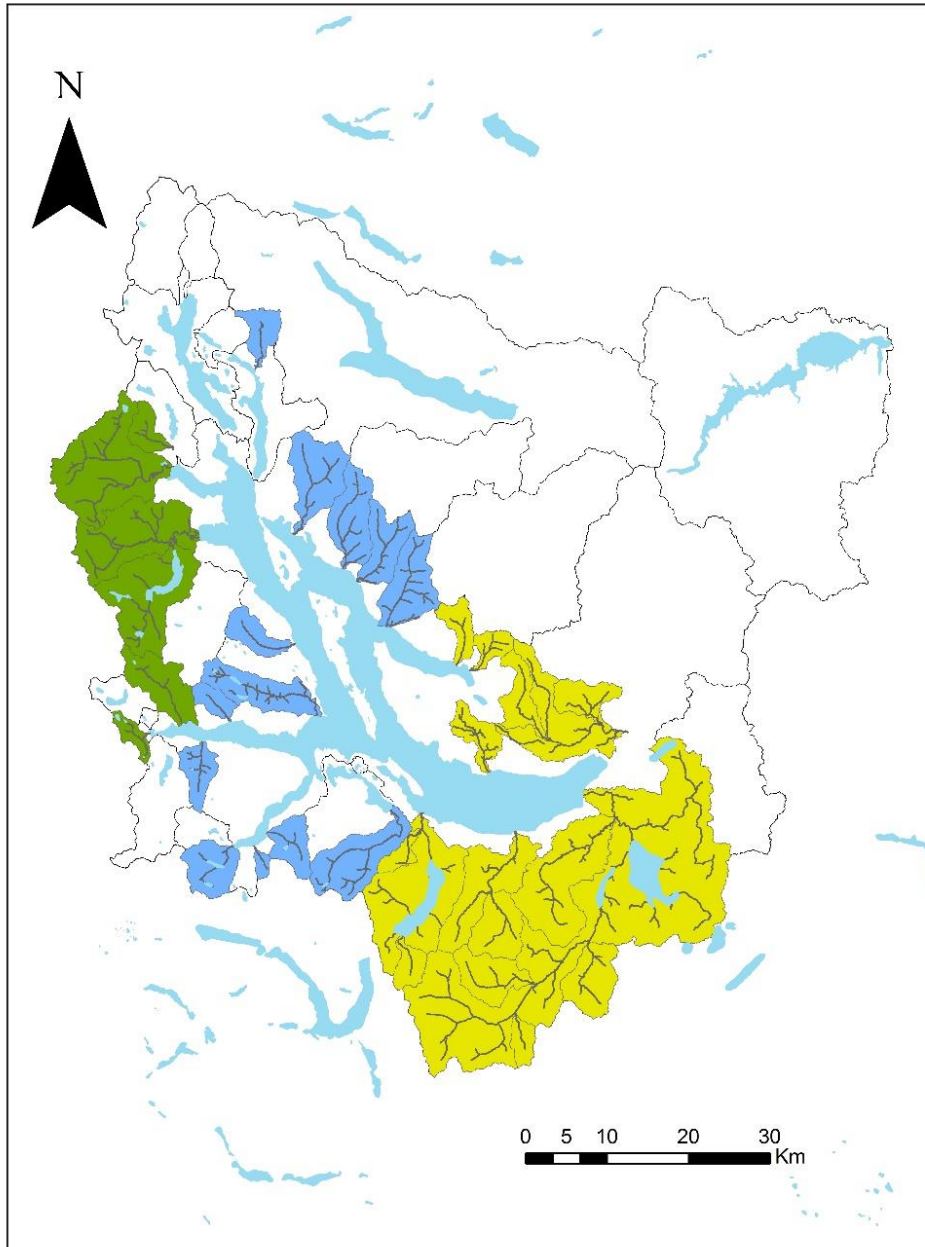


Figura 2.3. Grupos de arroyos formados en base a las características ambientales luego del análisis de Cluster jerárquico. Verde: arroyos del oeste, Celeste: arroyos de la franja centro, Amarillo: arroyos de la este.



2.3.2 Ensamble de peces

En un total de 46 tramos pertenecientes a 35 subcuencas se capturaron un total de 4.533 individuos, representados por cinco especies, distribuidas en tres familias; Salmonidae, Galaxidae y Trichomycteridae. De estas tres familias, sólo las últimas dos (con un individuo cada una) correspondieron a especies nativas; un ejemplar de *Hatcheria macraei* (bagre del torrente) capturado en el río Ñirihuau y uno de *Galaxias maculatus* (puyen chico), capturado en el arroyo Frey. La familia más numerosa en los arroyos estudiados fue la Salmonidae con tres especies ampliamente distribuidas en las subcuencas de la zona (Figura 2.4). La especie más cosmopolita fue la trucha arco iris que se encontró en todas las subcuencas donde se capturaron peces. Esta especie además, dominó en abundancia las capturas en casi todas las subcuencas, salvo en los arroyos Chacabuco, Castilla, Gallardo, Gutierrez y Machete, donde los ensambles estuvieron dominados por la trucha marrón (Tabla 2.2). Esta especie (segunda en orden de importancia en las capturas), se encontró en el 67,74% de las subcuencas y por último, con una distribución más restringida la trucha de arroyo en el 48,39% de las subcuencas con peces. (Figura 2.4). La caracterización y estructura de los ensambles de peces se analizó sólo para los salmónidos que fueron las tres especies más abundantes. En este sentido, los ensambles estuvieron compuestos por individuos de una especie (trucha arco iris, n=6), dos especies (trucha marrón y trucha arco iris, n=10; trucha de arroyo y trucha arco iris, n=4) o las tres especies juntas (n=10). En las subcuencas donde hubo dos especies nunca la combinación fue trucha marrón y trucha de arroyo. Las capturas estuvieron dominadas mayormente por juveniles de entre 0 a 3 años de edad en todos los sitios, capturándose además ejemplares adultos de 4, 5 y hasta 8 años sólo



en algunas subcuencas. En las subcuencas Newbery, Blanco, Bravo y Uhueco con importantes barreras físicas (grandes saltos de agua o sin conectividad con el resto de la subcuenca) no se capturaron peces.



Tabla 2.2. Densidad relativa de salmónidos (CPUEN: número de peces / 100m²) en las 31 subcuencas de la cuenca del río Limay superior. Solo se consideran las cuencas donde hubo captura de peces.

Subcuenca	Número de tramos muestreados	Latitud	Longitud	CPUEN			Total
				<i>O. mykiss</i>	<i>S. trutta</i>	<i>S. fontinalis</i>	
Pireco	1	-40,7283365	-71,883447	0,76	0,69	-	1,45
Acantuco	2	-40,6870432	-71,8259462	1,63	0,40	0,04	2,07
Subcuenca Machete							
Machete	1	-40,837265	-71,8331876	4,01	4,48	0,24	8,73
Gallardo	1	-40,8700759	-71,8211752	1,75	5,50	-	7,25
Blest	3	-41,0243555	-71,8452124	9,50	1,60	0,32	11,43
Patiruco	1	-41,0651909	-71,7490861	12,13	-	2,55	14,69
Frey	2	-41,1711721	-71,7299522	1,76	1,63	0,26	3,78
Millaqueo	2	-40,9742568	-71,6598227	11,01	-	0,35	11,36
Coluco	1	-40,9123437	-71,6687729	3,93	2,02	0,12	6,07
Neuquenco	1	-40,5767528	-71,6595039	5,16	1,54	0,09	6,78
Llucuco	2	-41,145673	-71,611091	1,34	0,11	-	1,45
Casa de Piedra	2	-41,1604288	-71,5157383	11,27	-	0,17	11,44
Bonito	2	-40,7356713	-71,5787519	14,88	0,56	0,28	15,73
Estacada	1	-40,7829627	-71,5257495	1,88	-	-	1,88
Ragintuco	1	-40,8125503	-71,4787445	1,10	-	-	1,10
Huemul	2	-40,8569227	-71,4418746	7,00	-	-	7,00
Pedregoso	2	-40,9034006	-71,3690179	1,45	-	-	1,45
Quintriquenco	2	-40,9247984	-71,3205718	8,19	-	-	8,19
Castilla	3	-41,022637	-71,3417586	10,01	36,48	7,72	54,21
Subcuenca Chacabuco							
Jones-Manzano	2	-40,9812028	-71,2790299	17,00	9,46	-	26,46
Chacabuco	3	-40,9954146	-71,2287048	3,91	13,78	-	17,69
Subcuenca Gutiérrez							
Cascada	2	-41,1560917	-71,4530239	39,70	-	-	39,70
Gutiérrez	3	-41,2066666	-71,4325938	1,05	7,64	-	8,69
Torrontegui	2	-41,2788083	-71,4389803	22,61	1,19	0,59	24,39



Tabla 2.2. Continuación.

Subcuenca	Número de tramos muestreados	Latitud	Longitud	CPUEN			
				<i>O. mykiss</i>	<i>S. trutta</i>	<i>S. fontinalis</i>	Total
Subcuenca Ñireco							
Ñireco	3	-41,207829	-71,32154	18,80	0,09	-	18,89
Challhuaco	2	-41,236576	-71,309093	42,43	-	2,86	45,29
Subcuenca Ñirihuau							
Tristeza	2	-41,289408	-71,320881	20,56	0,32	0,32	21,19
Quebradas	1	-41,361647	-71,271492	50,00	2,14	0,43	52,56
del Medio	2	-41,180827	-71,212875	20,56	5,76	-	26,32
Las Minas	2	-41,292829	-71,170317	18,86	0,64	-	19,50
Ñirihuau	4	-41,225253	-71,186250	8,92	0,54	-	9,47

Nota: Latitud y Longitud expresadas como grados y décimas de grado



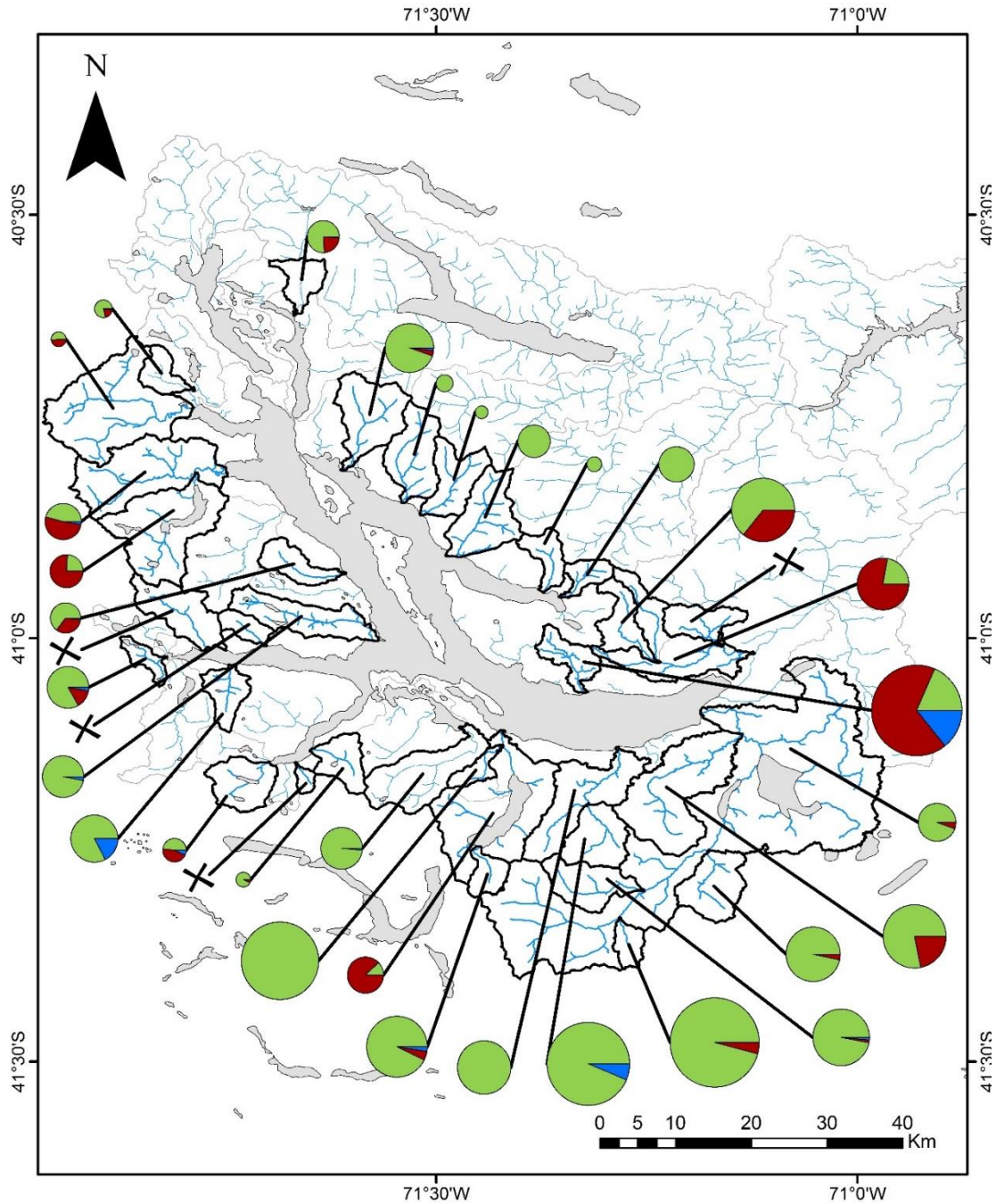


Figura 2.4. Proporción de Especies de Salmonidae capturadas en las subcuencas muestreadas. El tamaño del gráfico de torta es proporcional a la densidad total de peces capturados para esa subcuenca. Verde: Trucha arco iris, Rojo: Trucha marrón, Azul: Trucha de arroyo. Las flechas con cruces indican las subcuencas sin peces.



2.3.3 Relación entre captura y ambiente

Relación Abundancia de peces-VARIABLES. Al efectuar las correlaciones no paramétricas de Spearman Rank se observó que la captura total en los arroyos presentó un gradiente creciente de abundancia de oeste a este ($R=0,56$; $p= 0.001$) y Norte-Sur ($R=-0,629$; $p=0,0001$) en la cuenca del río Limay Superior (Tabla 2.3), vinculado con la disponibilidad de ambientes pertenecientes a zonas de estepa, con bajas precipitaciones, pocas zonas de bosques, humedales y afloramientos rocosos (Tabla 2.3). Las mayores abundancias se encontraron en arroyos pertenecientes al mismo grupo ambiental (subcuencas de la zona este; Castilla, Ñirihuau, Ñireco y Chacabuco). Al evaluar la abundancia por especie para la trucha arco iris se observó el mismo patrón que para la captura total (mayores capturas en las subcuencas ubicadas hacia el este y hacia el sur). La abundancia de trucha marrón estuvo más vinculada con relieves bajos, presencia de mallines, altas temperaturas y ambientes más bien de estepa (Tabla 2.3). Para la trucha de arroyo, con densidades bajas en todas las subcuencas, no se encontraron correlaciones significativas con ninguna variable ambiental.



Tabla 2.3. Correlaciones significativas (Spearman Rank) para la captura total y por especie en relación a las variables de cuenca (n=31). En la tabla solo se incluyen aquellas correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0,005$). Z. Max.= altura máxima de la cuenca. IDVN = Índice de vegetación normalizado.

Variables	R- Spearman	Estadístico	P- valores
CPUEN Salmónidos			
Latitud	-0,63	-4,36	0,0001
Longitud	0,56	3,64	0,0010
Afloramiento Rocoso	0,45	2,70	0,0115
Bosque Transitable	0,47	2,90	0,0070
Cumbre rocosa	-0,63	-4,34	0,0002
Bosque Coihue	-0,66	-4,76	0,0001
NDVI	-0,45	-2,68	0,0121
Precipitaciones	-0,59	-3,92	0,0005
Estepa	0,49	3,01	0,0054
CPUEN <i>O. mykiss</i>			
Latitud	-0,61	-4,19	0,0002
Longitud	0,49	3,06	0,0047
Afloramiento Rocoso	0,45	2,69	0,0116
Cumbre rocosa	-0,44	-2,64	0,0133
Bosque Coihue	-0,56	-3,63	0,0011
Precipitaciones	-0,48	-2,94	0,0064
CPUEN <i>S. trutta</i>			
Relieve	-0,42	-2,47	0,0198
Z max.	-0,40	-2,40	0,0238
Cumbre rocosa	-0,45	-2,70	0,0115
Mallin	0,63	4,41	0,0001
Estepa	0,37	2,32	0,0274
Humedal	0,40	2,35	0,0256
Alto andino	-0,48	-2,93	0,0065
Temperatura-del aire	0,47	2,83	0,0083

Relación Ensamble-Variables. Luego de realizar el análisis de agrupamiento de arroyos (Análisis Cluster) según el grado de similitud entre las capturas de peces se obtuvieron cuatro clusters que parecieron no seguir ningún patrón de distribución geográfica clara (Figura 2.5). Los cuatro grupos formados estuvieron conformados por las tres especies de salmónidos y su formación estuvo determinada por la presencia de las especies más abundantes (Figura 2.6). En los dos primeros grupos dominó ampliamente la trucha arco iris, pero en el segundo (n=18), en proporción, la captura de trucha marrón fue mucho más baja que en el primero (menor a 7,4 %), mientras que en el grupo 1 (n=4) la captura de trucha



marrón siempre fue mayor al 14%. En el tercer grupo (n=4), el ensamble estuvo definido por la abundancia de trucha marrón, que fue mayor al 60% de la captura total. El cuarto (n=5) estuvo definido por abundancias semejantes de trucha arco iris y marrón. En todos los grupos formados la trucha de arroyo estuvo pobremente representada, teniendo capturas menores a 20 individuos/100m² y proporciones que no superaron el 17,39% (arroyo Patiruco). Cuando se compararon las capturas por unidad de esfuerzo para cada cluster formado y para cada especie se vieron diferencias significativas sólo para la trucha marrón entre los cluster 2 y 3 (K-W; H=20,38; n=31; p=0.001) y 2 y 4 (K-W; H=20,38; n=31; p=0.023).



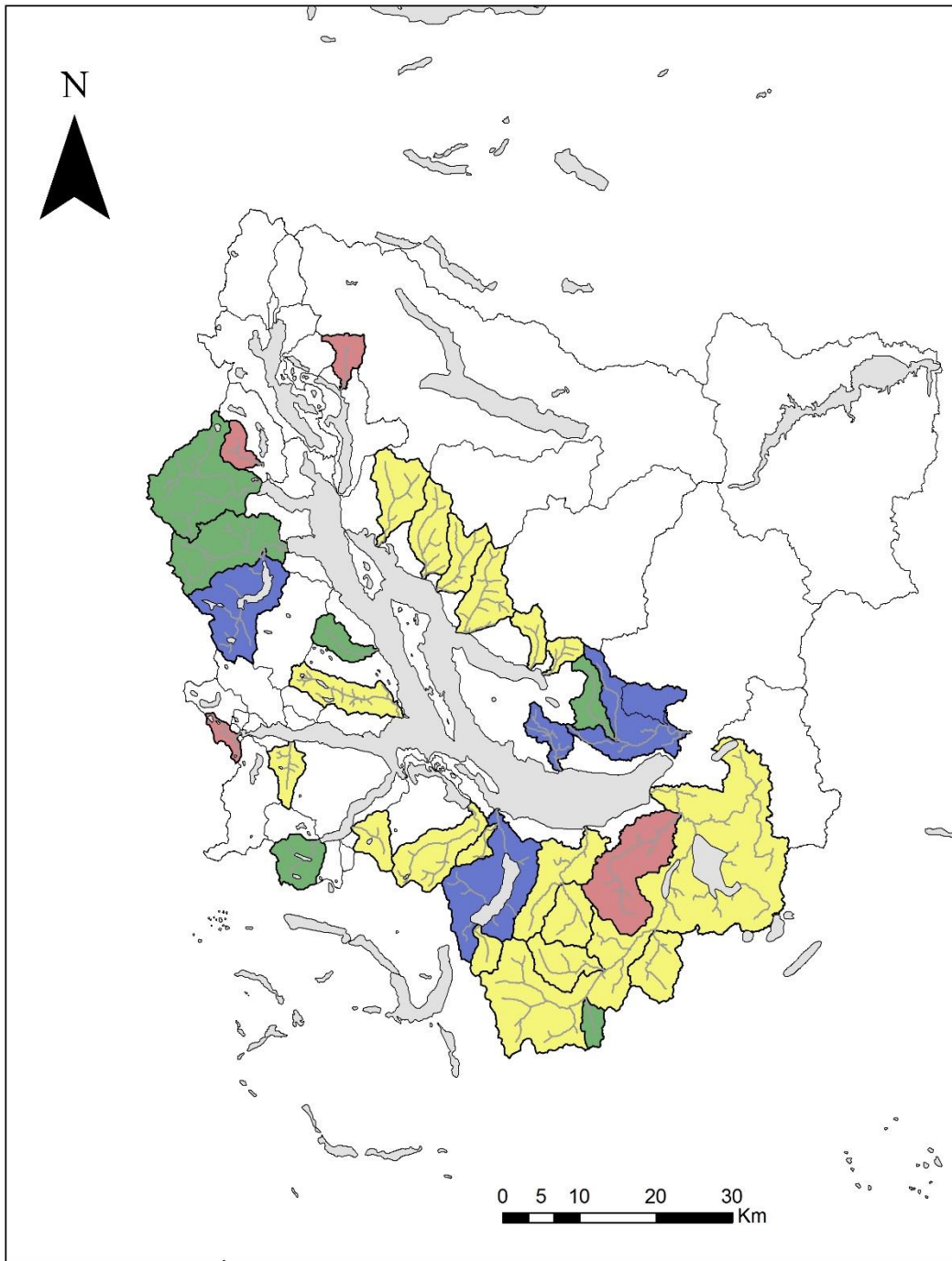


Figura 2.5. Subcuencas estudiadas según los cuatro grupos formados por el análisis de cluster jerárquico realizado con el porcentaje de peces capturados. Los distintos colores indican los cuatro tipos de ensambles formados: verde=grupo 1, amarillo=grupo2, azul=grupo 3, rosa=grupo 4.



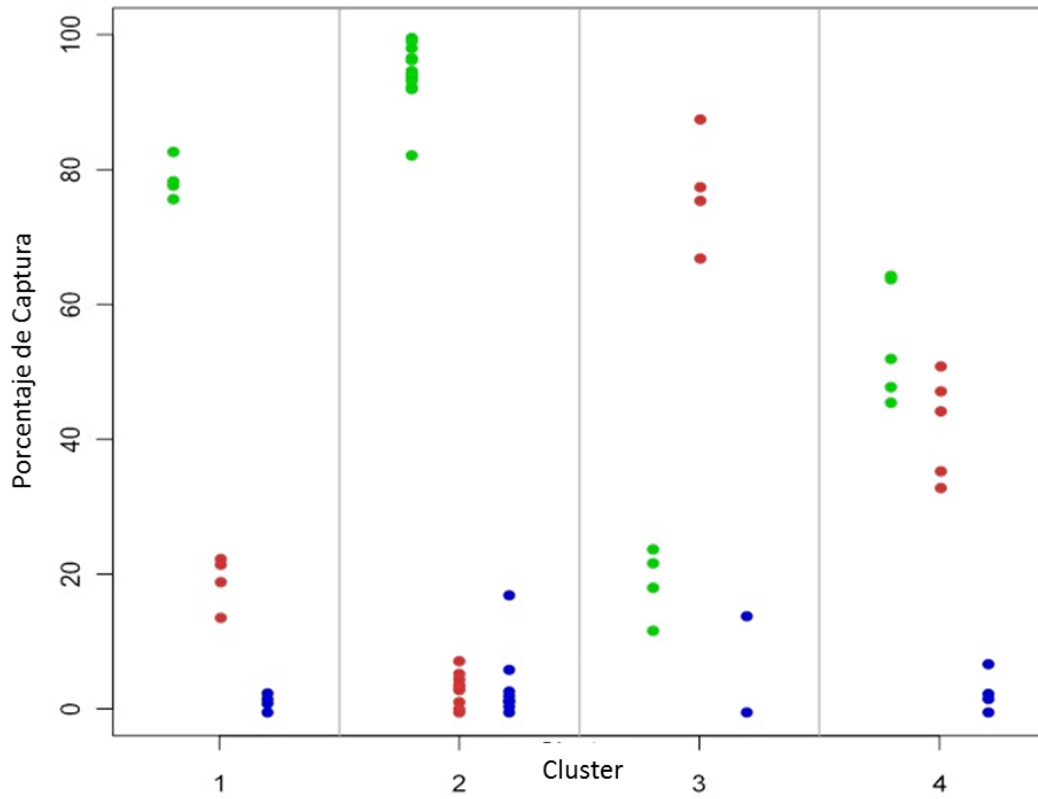


Figura 2.6. Composición de los cluster formados según el porcentaje de captura de las tres especies de salmónidos en 31 subcuencas del río Limay Superior. Verde: trucha arco iris, Rojo: trucha marrón, Azul: trucha de arroyo. Grupo 1 n=4; grupo 2: n=18; grupo 3: n=4; grupo 4: n=5.

Árbol de clasificación. El análisis de árbol de clasificación fue utilizado para identificar las principales características ambientales asociadas a los cluster de cuencas definidos por la captura de peces (Figura 2.7). Se incluyeron en el análisis 21 variables ambientales, de las cuales solo 6, se relacionaron con los grupos de cuencas definidos por la captura: precipitaciones (mm), altura media (m), relieve de la cuenca (medido como la diferencia entre el punto más alto y el más bajo), forma de la cuenca (medida a través del kc), red de drenaje y presencia de mallines dentro de la cuenca. La primera separación estuvo



basada en las precipitaciones, ubicándose la mayor cantidad de subcuencas en la zona de precipitaciones menores a 2524 mm. Las subcuencas del cluster 2 se ubicaron todas en el mismo nodo terminal (T1) donde las variables de elevación media fueron altas, pero los gradientes de relieve no fueron tan marcados (relieve <1542). Los clusters 1 y 3 aparecieron en cuencas de mayor heterogeneidad ambiental por lo que se ubicaron en distintos nodos dentro del árbol de regresión (T3 y T6). El cluster 4, por otro lado, se ubicó casi completamente en el mismo nodo (T8) respondiendo a sitios con altas precipitaciones y gradientes de relieve marcados.

Dado que el resultado del árbol de clasificación probablemente haya tenido que ver con la gran cantidad de subcuencas pertenecientes al cluster 2 en relación a la conformación de los otros clusters, se realizó un segundo árbol de clasificación considerando únicamente los clusters 1, 3 y 4 (Figura 2.8). De este nuevo análisis, se pudo observar que la captura en estas subcuencas estaría influenciada por el área, la presencia de vegetación (medida a través del NDVI) y la elevación mínima de la subcuenca. El cluster 3 quedó en este análisis ubicado en un nodo puro, conformado por subcuencas con grandes áreas, poca cobertura vegetal y cuencas más bajas. Mientras que en el cluster 4 (de origen puro), con subcuencas grandes y mucha cobertura de vegetación, no todos sus miembros quedaron en ese mismo nodo terminal. El arroyo Manzano se ubicó con el arroyo del Medio dentro de un mismo nodo terminal (T2) por presentar los dos, áreas grandes, poca vegetación y relieves bajos (Figura 2.8).



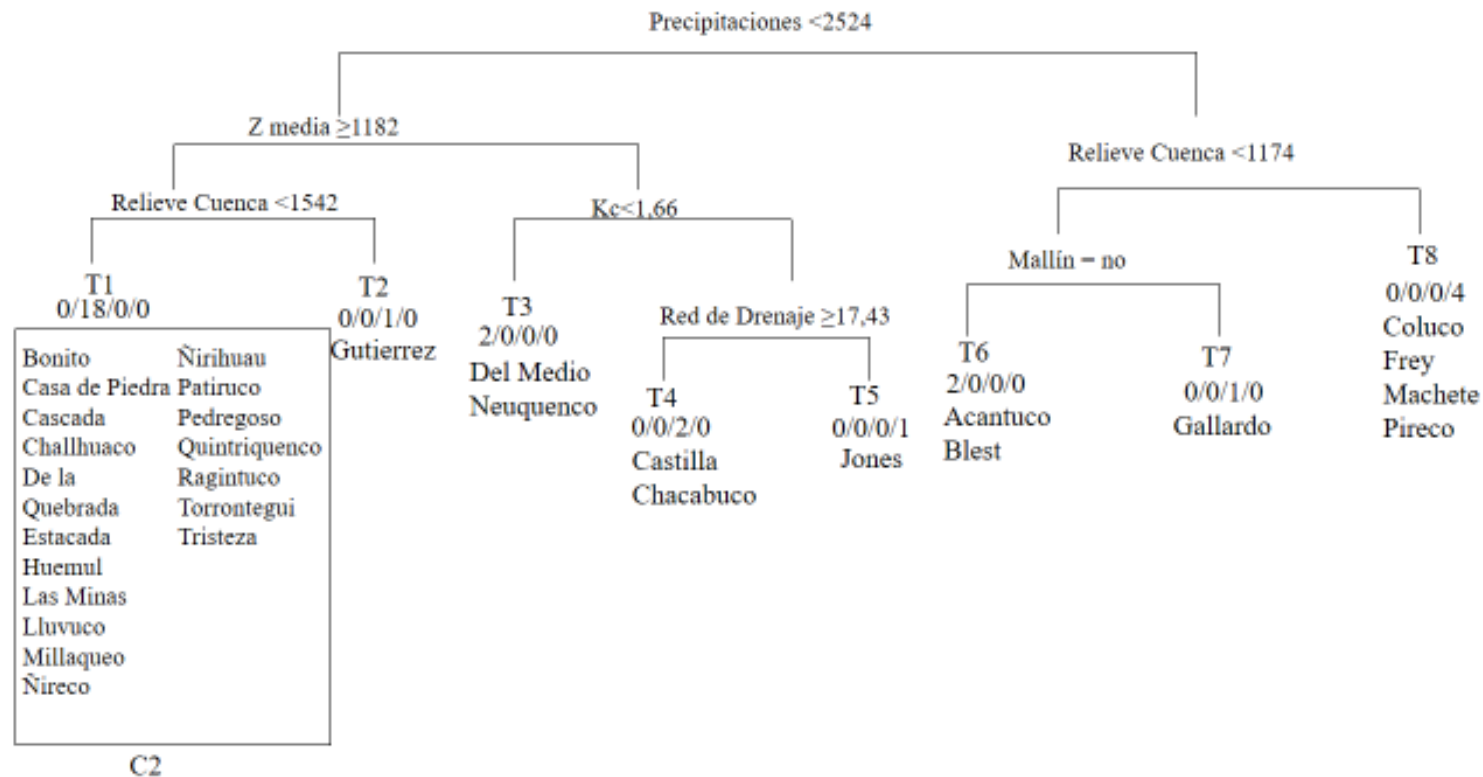


Figura 2.7. Modelo de árbol de clasificación con los factores de cuenca que determinan la comunidad de peces. C2 indica el cluster al que pertenecen las subcuencas recuadradas.



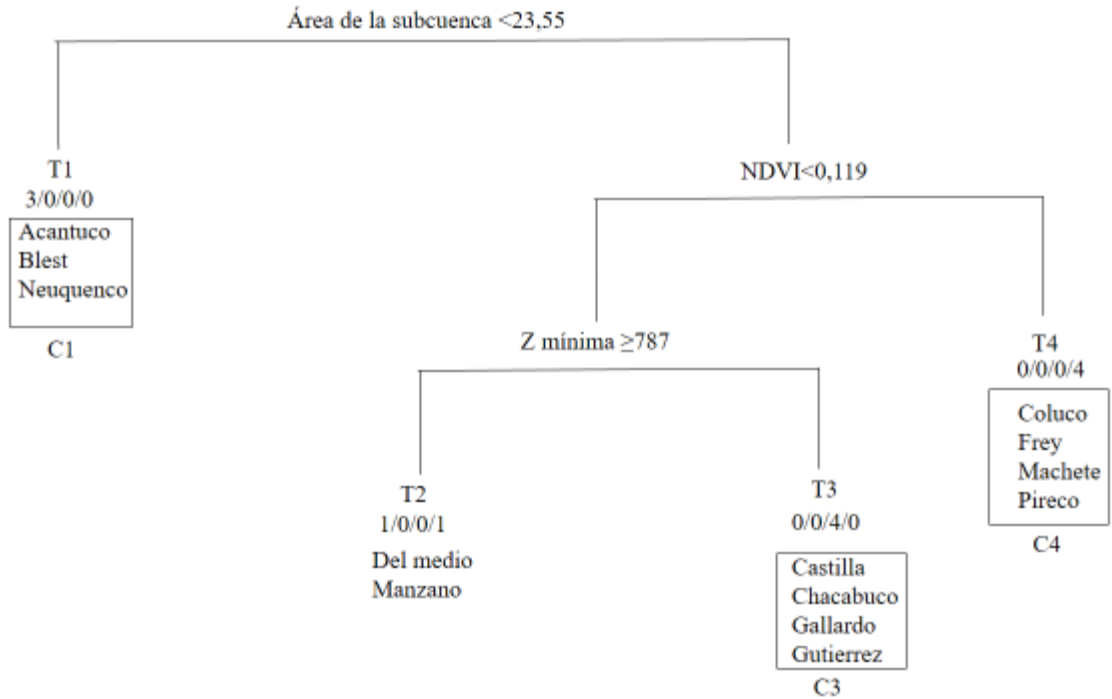


Figura 2.8. Árbol de clasificación excluyendo subcuencas del clúster 2. Los números entre barras indican la cantidad de subcuencas presentes en el nodo terminal y a que cluster pertenecen. C1, C3 y C4 indican los cluster a los que pertenecen.



2.4 Discusión

En la cuenca del río Limay Superior se identificaron tres grupos de subcuencas cuyas diferencias respondieron principalmente a la geomorfología y al gradiente climático de la región. Desde el punto de vista geomorfológico, las subcuencas del centro estuvieron representadas por valles altos y áreas y redes de drenaje pequeñas, por lo que las tasas de relieve en estos sitios fueron altas. La mayoría de ellas probablemente estén caracterizadas por regímenes hídricos de tipo torrenciales, presentando procesos de erosión y sedimentación importantes y caudales altamente variables a lo largo del año, como ha sido sugerido para el arroyo Casa de Piedra ubicado en este grupo de subcuencas (García 2016). Por otro lado, las subcuencas del Oeste y del Este no difirieron notoriamente entre ellas en cuanto a la geomorfología. En general, sus redes de drenaje fueron amplias y sus tasas de relieve fueron comparativamente más bajas que las del centro, originando probablemente regímenes hídricos más estables a lo largo del año. Sumado a esto, la mayoría de estas subcuencas se encontraron reguladas por la presencia de lagos y/o mallines dentro de sus áreas de drenaje los cuales contribuyen a la estabilidad ambiental (Rosgen 1996). Las mayores diferencias entre estos dos grupos de arroyos, estuvieron dadas por el gradiente de precipitaciones. Las subcuencas del Oeste tuvieron precipitaciones medias anuales mucho más altas que las del este, favoreciendo una mayor presencia de zonas boscosas a lo largo de toda su extensión. En cambio, en el este debido a la gran extensión de sus áreas de drenaje, los cambios en la composición específica de la vegetación respondieron a variaciones climáticas altitudinales (Ñirihuau, Ñireco, Chacabuco). En estas, existieron grandes superficies de bosque de lenga en sus cabeceras, mientras que las zonas medias y bajas de los valles estuvieron ocupadas por vegetación de transición y estepa. Por último, las subcuencas de la zona centro, presentaron valores



intermedios de precipitaciones por lo que la composición de la vegetación evidenció una combinación de bosque abierto y altoandino.

Si bien la cuenca del río Limay Superior presenta un pool de especies de peces nativas e introducidas, esto no se vio reflejado en los ensambles de los arroyos tributarios que desaguan en ella. Para toda la cuenca han sido mencionadas diez especies de peces (Alonso et al. 1997); cuatro introducidas y seis nativas, con dominancia de la familia Salmonidae (Juncos et al. 2015). Sin embargo, en los arroyos tributarios los ensambles fueron menos diversos y estuvieron conformados casi exclusivamente por salmónidos. La escasa aparición de nativas fue llamativa considerando que la presencia de estas es frecuente en ríos y arroyos de la Patagonia (Pascual et al. 2002, Navone 2006, Barriga et al. 2012, Cussac et al. 2016). Sólo se registró un ejemplar de *Hatcheria macraei* (río Ñirihuau) y uno de *Galaxias maculatus* (arroyo Frey).

La información de requerimientos de habitat de arroyos para las especies nativas es incompleta. *Galaxias maculatus* prefiere, en arroyos, hábitats con velocidades de corriente de entre 0,1 y 0,7 m/s, temperaturas de alrededor de 20°C, cobertura riparia vegetal abundante y camas de vegetación sumergida con parches de aguas libres para alimentarse, banquizas con reborde y pH de alrededor de 9,5. Los fondos de sustrato finos, grava y/o rodados desnudos son considerados un mal hábitat, siendo raramente usados como cobertura por la especie (Richardson y Taylor 2002). Estas condiciones se hallan presentes en varios tramos de las subcuencas estudiadas por lo que habría sido de esperar que existieran poblaciones de esta especie en algunos de los arroyos. Poblaciones de *G. maculatus* se han encontrado en el río Caleufu, en el Pichi Leufu y en el Limay (Barriga et al. 2007, Navone 2006, GEMaRI datos sin publicar). Barriga et al. (2007) encontraron individuos adultos sexualmente maduros en pozones del río Caleufu y postulan que estos



ambientes son propicios para el desove, cuyas puestas derivarían aguas abajo hacia el embalse Piedra del Águila retornando hacia el río como juveniles. Un hecho semejante podría darse en alguna de las subcuencas de esta tesis en zonas cercanas a su desembocadura, de hecho hemos encontrado algunos ejemplares de esta especie en las desembocaduras de los arroyos Castilla y Huemul (datos no publicados). Si las condiciones fueran favorables, eventualmente algunos individuos podrían realizar migraciones aguas arriba como se vio en el caso del arroyo Frey.

Hatcheria macraei es una especie reofilica y fototactica negativa (Menni 2004) que vive en aguas frias y bien oxigenadas y su ciclo de vida transcurre integramente en cuerpos de agua lóticos (Barriga y Battini 2009). Para la especie ha sido demostrada una preferencia de hábitat asociada con el tipo de sustrato y la velocidad del agua vinculada con el tamaño. Los juveniles (menores a 20 mm de largo total) prefieren pozones pequeños poco profundos con sustrato de arena o pequeñas piedras. Mientras que los adultos se encuentran en microhabitats con velocidades de corriente alta y sustratos con espacios intersticiales abundantes evitando los sustratos finos (Arratia y Menu Marque 1981, Barriga y Battini 2009, Barriga et al. 2013). Considerando las preferencias de habitat mencionadas es llamativo que halla sido capturado sólo un ejemplar en la parte baja de la subcuenca del río Ñirihuau. La baja densidad de esta especie para este río ya ha sido registrada en estudios exploratorios (Barriga com.pers).

Percichtys trucha habita tanto ambientes lénticos como lóticos (Liotta 2006). Juveniles de esta especie han sido registrados en las zonas bajas de ríos y arroyos, entre ellos: el arroyo Pichi Leufu, río Caleufu, Cuyín Manzano, Limay chico y en el río Limay, en las zonas ecotonales entre el río y el embalse (Barriga et al. 2013, Navone 2006, GEMaRI datos propios). En ríos y arroyos sus estadios juveniles están asociados a bajas



velocidades de corriente, zonas deposicionales con limo y macrófitas que proveen refugio (Barriga et al. 2013). Se podría pensar que debido a la poca disponibilidad de habitat como los preferidos por la perca en los ambientes lóticos y la ausencia de esta especie en las capturas en los arroyos, los habitat mas usados por la especie en la zona Oeste de esta cuenca serían los sistemas de lagos. Esto se halla corroborado por las capturas asociadas a los lagos Espejo grande, Espejo chico, Trafal y Correntoso (Juncos et al. 2011, Rechencq et al. 2016, Fernandez et al. Datos no publicados).

Las especies de la familia Diplomistidae viven en lagos y ríos en zonas con sustratos rugosos, alta turbulencia, niveles de oxígeno alto y bajas temperaturas. En ríos, los adultos viven en zonas profundas mientras que los juveniles lo hacen en zonas someras y de menor corriente cercanas a las orillas (Link y Habit 2015). Su presencia en cuerpos de agua de bajo orden es rara (Muñoz Ramirez et al. 2014). En particular *Diplomystes viedmensis* ha sido reportado en numerosos ríos y lagos de la cuenca del Río Negro (Liotta 2006). Esta especie es de ocurrencia común en el lago Nahuel Huapí y ha sido citada para el Río Limay (Bello 2002, Juncos et al. 2015), sin embargo en las cuencas estudiadas con el tipo de hábitat requerido por la especie (i.e. Ñireco y Ñirihuau) no ha sido capturada.

Odontesthes hatcheri ha sido capturado en lagos, ríos y estuarios (Liotta 2006). En ríos los juveniles viven en zonas poco profundas con velocidades de corriente bajas (1 m/s) (Link y Habit 2015). Poco después de la introducción de los salmónidos, juveniles y adultos de la especie eran frecuentemente capturados en algunos de los arroyos estudiados (i.e. Gutierrez, Ñirihuau y del Medio) (Archivos Oficiales MAGPRA Piscicultura Nahuel Huapi. Informes y correspondencia 1908-1933 y 1934-1970), lo que indicaría la presencia de hábitats favorables al menos para estos ambientes. Sin embargo, no se registro actualmente su presencia.



Galaxias platei ha sido encontrado mayormente en lagos de la Patagonia (Liotta 2006, Link y Habit 2015). En los ríos grandes los juveniles viven en zonas cercanas a las desembocaduras asociados a velocidades de corriente de alrededor de 0,08m/s y los adultos de 0,12 m/s, sobre sustratos diversos (Link y Habit 2015). La presencia de esta especie en los lagos de la cuenca superior del Río Limay es importante (Vigliano et al. 1999, 2008, et al. 2011, 2014, Juncos et al. 2015) sin que haya sido registrada en las subcuencas estudiadas, lo que podría indicar la falta de ambientes adecuados para la especie.

La ausencia generalizada de especies nativas y baja numerosidad en las subcuencas estudiadas podría deberse tanto a factores biogeográficos y ambientales (Di Prinzio 2010), como a la presencia de salmónidos. Según lo expuesto anteriormente es esperable que varias de las especies nativas descritas hayan utilizado estos ambientes en algún momento, sobre todo en los arroyos del este de orden más elevado, por lo que se puede suponer que la introducción de salmónidos originó algún tipo de interacción negativa. En relación a esto, es muy difícil saber si han sido las especies exóticas las que ocasionaron desplazamientos o extinciones locales en los ambientes estudiados debido a la falta de información que se tiene sobre la composición de los ensambles de peces de arroyos antes del inicio de las introducciones en 1904. La interacción entre salmónidos y nativos ha sido estudiada con énfasis en diferentes partes del mundo y se sabe que han tenido un impacto ecológico significativo (ver Korsu et al. 2008). La competencia por el espacio, el alimento y la depredación han sido propuestas como las causas de la disminución de las poblaciones de Galáxidos en arroyos de Australia, Nueva Zelanda y Chile (McDowall 1990, Glova Sagar y Naslund 1992, McIntosh et al. 1992). En la Patagonia Argentina, la introducción de salmónidos ha tenido un impacto variable sobre



las poblaciones de peces nativos en los lagos, ríos y arroyos andinos (Pascual et al. 2002, 2007, Pennaluna et al. 2009, Cussac et al. 2016). Varios autores han propuesto que existen procesos de segregación entre especies nativas y exóticas en cuanto a la composición de la dieta, a los sitios de reproducción y al uso del hábitat en general (Vigliano et al. 2000, Macchi 2004, Aigo et al. 2008, Pascual et al. 2007, Juncos et al. 2015). En la actualidad existe evidencia de impactos negativos sobre la abundancia y distribución de las especies nativas a lo largo de la Patagonia (Gonzalez Regalado 1945, Milano et al. 2002, Macchi et al. 1999, 2008).

La dominancia de salmónidos fue observable en todas las subcuencas en las que se capturaron peces. De las tres especies presentes, *O. mykiss* fue la más abundante y presentó mayor distribución. En segundo lugar, se encontró la trucha marrón (dominando las capturas sólo en algunos arroyos) y por último la trucha de arroyo, que estuvo en general pobremente representada. Un patrón de abundancia semejante ya fue registrado previamente para el lago Nahuel Huapi, el Moreno y el Gutierrez (Juncos et al. 2011) y ha sido mencionado tanto para el sur de Chile (Soto et al. 2006) como en otros estudios del noroeste patagónico (del Valle y Nuñez 1991, Espinós y Blasetti 1999, Navone 2006). La mayoría de los individuos capturados fueron juveniles de entre 0 y 3 años de edad, coincidiendo con otros registros en la zona (Lippolt 2004, Navone 2006, Buria et al. 2007) y reforzando la idea de que los salmónidos utilizan preferencialmente los arroyos y ríos de la región como sitios de desove y cría (Wegrzyn y Ortubay 1991, Juarez 2012). Sin embargo, en algunos arroyos del Este se capturaron individuos de entre 6 y 8 años de edad de truchas marrones y arco iris, algunos de ellos residentes (Juarez com.pers.) que habitan allí por ser posiblemente ambientes más estables y productivos (Lallement et al. 2014).



En función de los patrones diferenciales de abundancia registrados cabe preguntarse si es posible que estas diferencias para las especies de salmónidos se deban a los diferentes ritmos de siembra a lo largo de los años de introducciones. En relación a esto, Colautti (2005) encontró que las especies de salmónidos que se establecieron en el estado de Nevada fueron significativamente introducidas más veces y en mayor número que aquellas que no lo hicieron. Si este fuera el caso para la región, tanto el número de peces sembrados como el número de siembras realizadas en la cuenca del río Limay, deberían haber influido en los resultados finales de la expansión de las distintas especies. Sin embargo, la trucha marrón que fue muy poco sembrada tanto históricamente (un orden de magnitud menor que la trucha arco iris y la de arroyo) como en la actualidad (poco o nada sembrada según los registros de las provincias de Río Negro y Neuquén (Dirección de Pesca Continental Subsecretaría de Pesca y Acuicultura Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca 2011), se encuentra segunda en orden de importancia en los ensambles de la cuenca, presentando una amplia distribución y en la mayoría de los ríos y en varios lagos tiene poblaciones numerosas (Pascual et al. 2002, Juncos 2012).

Hasta la década del 50' *S. fontinalis* dominaba los ensambles de todos los cuerpos de agua de la cuenca del Limay Superior y tenía una amplia distribución E-O y N-S en la cuenca del Río Negro (Macchi 2004). A partir de los primeros años de esta década, y 20 años después de la introducción de las truchas marrón y arco iris, la abundancia y el rango de distribución de la trucha de arroyo se vieron drásticamente reducidos a pesar de que se continuaba con el mismo ritmo de siembra (Macchi 2004, Macchi et al. 2007). Por lo tanto, si el ritmo de siembra no es la causa de estas diferencias podría pensarse que las variaciones en las abundancias de las especies en la cuenca se deban a procesos de



interacción biótica negativa, así como a la preadaptación ambiental actuando de forma simultánea (Magoulik y Wilzbach 1998).

Numerosos trabajos indican que la simpatria inducida por la introducción de una o más de estas especies produce patrones particulares de distribución a nivel de cuenca y de arroyo (Larson y Moore 1985, Fausch 1988, 1989, Bozeck y Hubert 1992, Flebbe 1994, Magoulik y Wilzbach 1998, Dunham et al. 1999, Korsu et al. 2008). En términos generales, la simpatria de estas tres especies en arroyos lleva a que se superpongan en los distintos hábitats. Sin embargo, la trucha de arroyo tiende a ser más abundante en tramos superiores de la cuenca, la arco iris en tramos medios y la marrón en tramos inferiores (Larson y Moore 1985, Fausch 1988, 1989, Bozeck y Hubert 1992, Flebbe 1994, Magoulik y Wilzbach 1998, Dunham et al. 1999, Korsu et al. 2008). Un patrón semejante en la distribución de los tres salmónidos ha sido observado en las cuencas del Manso y Limay Superior donde la trucha de arroyo fue importante en los lagos de cabecera, la marrón en los lagos de zonas bajas de la cuenca y la trucha arco iris superpuso su distribución con las dos especies (Fernandez datos sin publicar). A nivel de subcuenca en esta tesis se observó que en los arroyos donde las poblaciones de trucha de arroyo fueron importantes (Castilla y Challhuaco) esta especie ocupó las cabeceras, mientras que las otras dos especies fueron más abundantes en las zonas medias y bajas.

Las características propias de la cuenca de drenaje imponen condiciones al establecimiento y mantenimiento de las poblaciones de cada una de las especies de salmónidos (Huges et al. 2006). En la cuenca del Limay Superior, estas características están relacionadas con el clima de la región, la geomorfología local y la estabilidad de los arroyos de cría, operando además, de manera importante en la distribución actual de cada una de las especies. Independientemente del tamaño de las subcuencas, hubo una alta



correlación entre la captura total de salmónidos y la variación Oeste –Este de las variables ambientales (variación longitudinal), significando una mayor abundancia de las tres especies hacia los ambientes del este (subcuencas con menores precipitaciones, NDVI, mayores temperaturas de verano y superficies de bosque transitable). La trucha arco íris que fue capturada en todos los ambientes con peces, siguió el mismo patrón de abundancia que la captura total. Mientras que, la trucha marrón presentó una distribución más restringida debido a una mayor influencia de variables topográficas, observándose menores abundancias o ausencia de esta especie en subcuencas más altas y con mayores tasas de relieve. Más limitada aún, se vio la distribución de la trucha de arroyo cuyas poblaciones fueron más abundantes en las subcuencas del este. Es posible que este patrón de abundancias esté fuertemente influenciado por las variables de hábitat a escala de tramo, dado que se ha sugerido que hábitats más productivos y más estables sostienen mayores abundancias de peces (Stanfield et al. 2006).

Según Townsend y Hildred (1994) las condiciones abióticas actúan como filtros que remueven potenciales colonizadores favoreciendo los taxa con características de historias de vida adaptadas para ese filtro, es decir, que el éxito de una especie invasora podría deberse a la similitud ambiental de los sitios invadidos con aquellos donde evolucionó (Fausch 2008). En este sentido, Moyle y Light (1996) propusieron que las invasiones pueden ser más robustas a escala regional y argumentaron que parte de ese éxito, podría estar dado por la capacidad de adaptarse a los regímenes hidrológicos de las cuencas invadidas. En la costa oeste de Norteamérica, la trucha arco íris evolucionó en ambientes con flujo hídrico abundante en invierno y bajo en verano (Fausch 2008). Mientras que la trucha marrón, en las poblaciones del norte de Europa vive en tramos bajos de subcuencas donde los flujos de agua son más estables todo el año (Korsu et al.



2009). Por otra parte, la trucha de arroyo evolucionó en ambientes donde los flujos de agua son bajos en el invierno y la primavera (Fausch 2008, Korsu et al. 2009). El régimen hídrico bimodal de precipitaciones anuales presente en la mayoría de los arroyos de la cuenca del Limay Superior (Albariño et al. 2009, Diaz Villanueva et al. 2010) ocasiona caudales altamente variables durante la mayor parte del año y bajos en verano. En este tipo de arroyo, como ha sido evidenciado por los resultados de este capítulo viven poblaciones importantes de trucha arco iris. Sin embargo, existen en la zona arroyos regulados por la presencia de mallines o lagos en sus cabeceras, cuyos regímenes hídricos no presentan variaciones anuales tan marcadas en su caudal (Sosnovsky et al. 2014). En estos ambientes la trucha marrón tiene poblaciones más abundantes.

La distribución actual de la trucha de arroyo, sin embargo, es más difícil de interpretar. Es posible que para esta especie estén actuando una combinación de factores a distintas escalas. Por un lado, a escala de cuenca las precipitaciones afectan el régimen hídrico y de sedimentación, y por el otro a escala de hábitat, las interacciones bióticas con otras especies de salmónidos probablemente la hayan desplazado de las zonas menos favorables para la especie (Macchi 2004). Los cuatro tipos de ensambles estuvieron determinados por la abundancia de las dos especies dominantes en las subcuencas (trucha arco iris y marrón) y no por la composición específica. Así, la conformación de los ensambles reflejó la distribución de cada especie en particular por lo que a escala de cuenca, las características del ensamble estuvieron determinadas por la capacidad de cada especie para adaptarse a las condiciones ambientales.

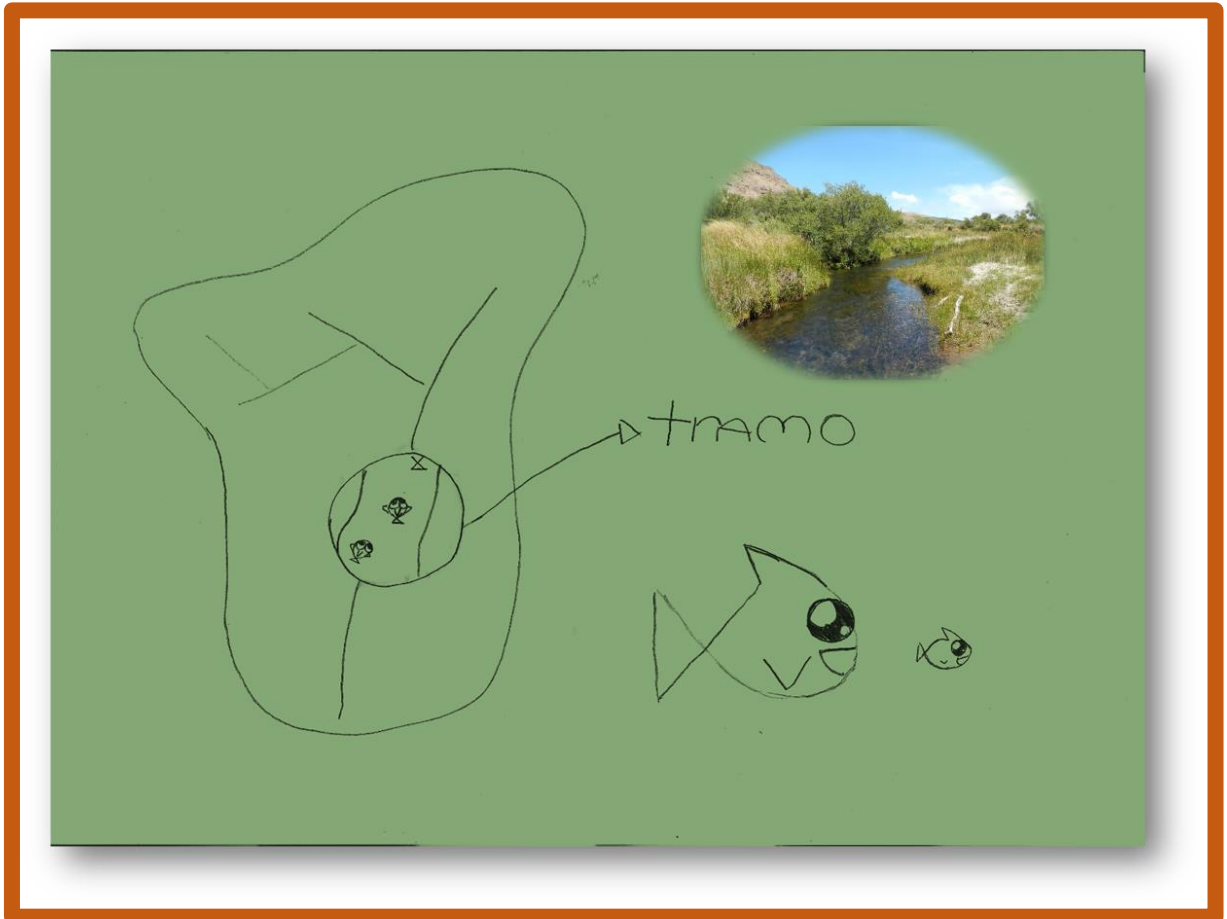
Las variables de cuenca seleccionadas no son por sí solas las que están explicando la distribución de las especies de salmónidos en la cuenca, pero en definitiva sirven para predecir cambios en patrones a menor escala que serán probablemente los que luego van



a estar afectando las abundancias locales (Stanfield et al. 2006). En el siguiente capítulo se reduce la escala de trabajo con el fin de evaluar cuáles de las variables a nivel de tramo están influyendo en la abundancia de las distintas especies.



CAPÍTULO 3



CARACTERIZACIÓN DE TRAMOS Y ENSAMBLES DE PECES



“Classification should be considered only one part of a much larger scientific puzzle that also incorporates observation, laws, hypothesis, theories, and models”.

C. Goodwin (1999)

3.1 Introducción

Los sistemas fluviales han sido definidos como un mosaico dinámico espacial de elementos y procesos ecológicos dispuestos jerárquicamente (Ward et al. 2002). Estas jerarquías se definen dentro de un contexto de heterogeneidad ambiental, a través de un rango de escalas espaciales anidadas (Frissel et al. 1986, Townsend 1996), donde modificaciones en las características de una escala, afectan la forma y función de escalas inferiores (Geist y Dauble 1998). De esta manera, características físicas del hábitat tales como la hidrología, la composición de los sedimentos del lecho, y el transporte de materiales, determinarán en última instancia las características y la estructura de la biota fluvial tanto a nivel de individuo como poblacional (Poff 1997, Marsh Matthews y Matthews 2000, Dollar et al. 2007), forzando a las poblaciones de las distintas especies a distribuirse según la existencia de condiciones físicas y bióticas adecuadas para su supervivencia.

Un marco geomorfológico de clasificación de arroyos sugiere que el ambiente a escala local, está influenciado por el paisaje circundante (Schumm 1977, Montgomery y Buffington 1998). Este enfoque es particularmente importante en cuencas de gran extensión como la cuenca Limay Superior donde son numerosos los factores que pueden alterar las características físicas estructurales y las comunidades residentes.

3.1.1 Hipótesis y Predicciones

Hipótesis 1: La existencia de un gradiente climático-geomorfológico ocasionará diferencias en las variables ambientales medidas a escala de tramo.



Predicción 1: Los arroyos del Oeste presentarán tramos definidos por mayores variaciones en el régimen hídrico, mayor sombreado del lecho por vegetación ribereña y menor temperatura del agua respecto de los arroyos del Este.

Hipótesis 2: Las plantillas de hábitat a escala de tramo determinarán la composición, abundancia específica y estructura del ensamble de peces para cada tramo.

Predicción 2: Considerando la presencia del gradiente ambiental y la mayor densidad de peces (capítulo 2), los arroyos del Este tendrán plantillas de hábitat a nivel de tramo con condiciones más favorables que los arroyos del Oeste y por ende, ensambles más diversos y mayores abundancias.

3.1.2 Objetivo General

En este capítulo se presenta información sobre la caracterización del hábitat en varios tramos de arroyos tributarios a la cuenca del Limay Superior y se evalúa su relación con la composición de la biota.

3.1.3 Objetivos particulares

1. Caracterizar ambientalmente arroyos tributarios de la cuenca del Limay Superior
2. Establecer la composición específica y abundancia para los ensambles de peces hallados en dichos arroyos.
3. Analizar la existencia de posibles relaciones entre “plantilla de hábitat” de los arroyos y los ensambles encontrados en los mismos

3.2 Materiales y Métodos

3.2.1 Diseño de Muestreo

Los datos se recolectaron en 42 tramos de arroyos pertenecientes a 25 subcuencas tributarias a la cuenca del Limay Superior (Figura 3.1) en los veranos de los años 2013 a 2015. Un tramo se definió como una sección de arroyo al menos 20 veces más larga que su ancho promedio (Flosi y Reynolds 1994) que mantiene sus características



morfológicas, de flujo, físico-químicas y biológicas medianamente homogéneas. La localización y número de tramos muestreados por arroyo estuvo determinada por el patrón de forma de canales, el área abarcada y la accesibilidad, lo que determinó que los arroyos con mayor área, tengan un mayor número de tramos muestreados. Así, los tramos fueron seleccionados en base a características particulares de cada arroyo como cambios en el relieve o vegetación ribereña, uniones de tributarios y presencia de lagunas o cascadas. En cada tramo, se obtuvieron una serie de variables que fueron medidas en gabinete y/o *in situ* (dependiendo de la variable) y utilizadas luego para caracterizar el ambiente (Tabla 3.1).



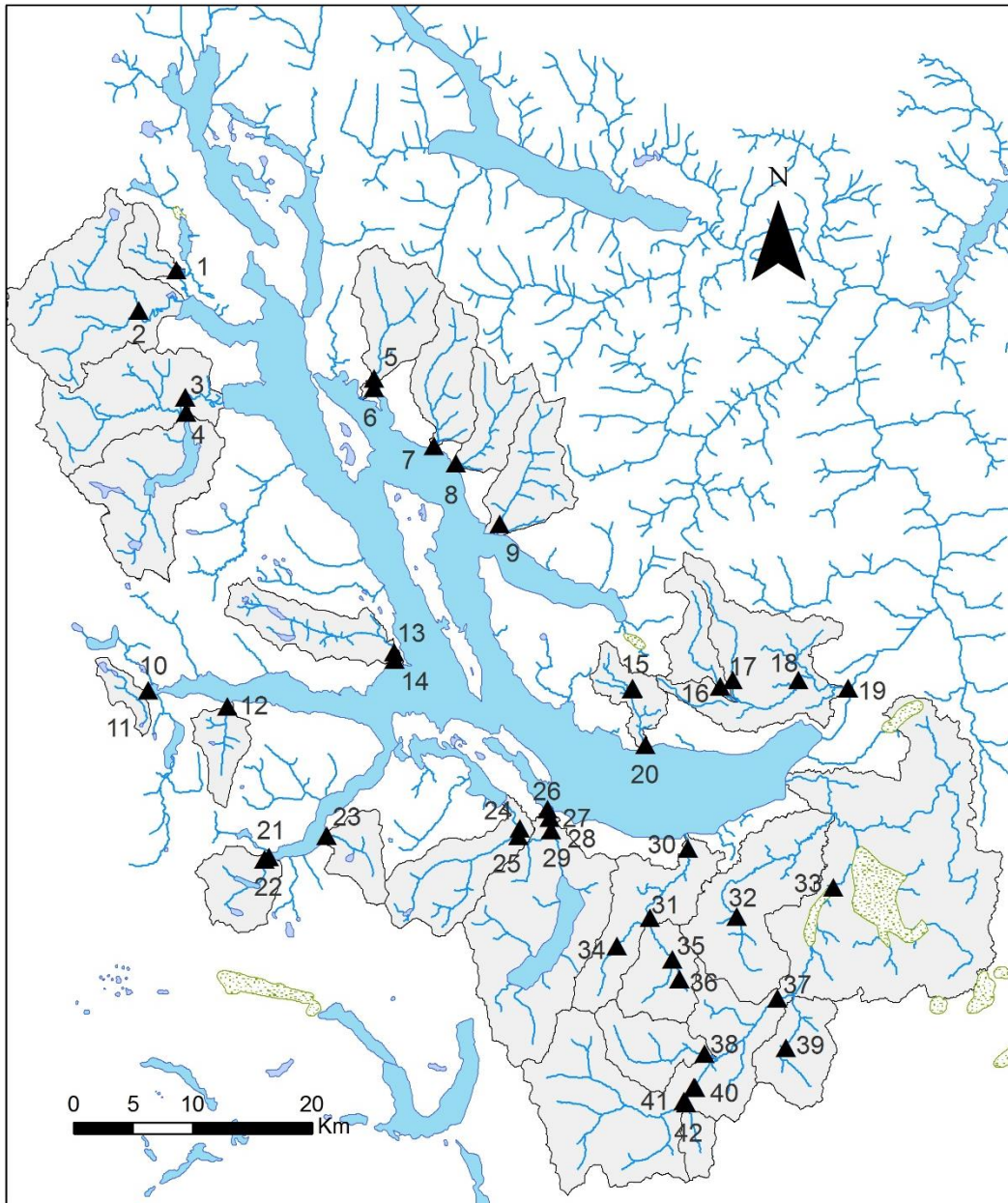


Figura 3.1. Localización de los 42 tramos de arroyo caracterizados. 1-Acantuco, 2-Pireco, 3-Machete, 4-Gallardo, 5-Bonito toma, 6-Bonito trampa, 7-Estacada, 8-Ragintuco, 9-Huemul, 10-Blest abajo, 11-Blest arriba, 12-Patiruco, 13-Millaqueo abajo, 14-Millaqueo arriba, 15-Castilla arriba, 16-Jones, 17-Chacabuco superior, 18-Chacabuco arriba, 19-Chacabuco desembocadura, 20-Castilla abajo, 21-Frey arriba, 22-Frey abajo, 23-Llucuco, 24-Casa de Piedra abajo, 25-Casa de Piedra arriba, 26-Gutierrez Virgen, 27-Gutierrez Municipalidad, 28-Gutierrez usina, 29-Gutierrez 1, 30-Ñireco urbano, 31-Ñireco arriba, 32-del Medio, 33-Ñirihuau aeropuerto, 34-Ñireco alto, 35-Challhuaco abajo, 36-Challhuaco arriba, 37-Ñirihuau vado, 38-Tristeza (Ñirihuau), 39-Las Minas, 40-Ñirihuau arriba 1°, 41-Ñirihuau arriba 2°, 42- Quebradas.



3.2.2 Clasificación de Tramos

La mayoría de los esquemas de clasificación de arroyos se basan en las características del hábitat físico y se fundamentan en la percepción de las unidades dentro de los arroyos. Entre los sistemas de clasificación de canales fluviales divulgados en las últimas décadas, se destaca la propuesta por el hidrólogo norteamericano David L. Rosgen, cuyo sistema de clasificación está basado en observaciones realizadas en centenas de ríos de varios tamaños, distribuidos en diferentes regiones climáticas de América del Norte y Nueva Zelanda. Las observaciones de campo de Rosgen comenzaron en 1973 y después de una década de estudios divulgó un texto preliminar de la clasificación (Rosgen 1985) basada en la morfología del valle y del canal que incluye cuatro niveles de detalle: caracterización morfológica básica (nivel I), descripción morfológica (nivel II), levantamiento de las condiciones de estabilidad del río (nivel III) y verificación (nivel IV).

Para los fines de esta tesis, se trabajó con la modificación sobre la clasificación de la técnica de Rosgen (1994) propuesta por Arend (1999), que incluyó solamente los dos primeros niveles de clasificación jerárquica, dada su aplicabilidad, practicidad y utilización por las agencias pesqueras. En el nivel I de clasificación son diferenciados ocho tipos de canales identificados con letras de la A a la G (para detalle ver Anexo III y IV, Tabla III.1). Este nivel implica la aplicación secuencial de tres parámetros: relación de excavación (RE), relación ancho/profundidad e índice de sinuosidad, e identifica tipos de arroyos a través de la integración de las formas del relieve y las características del valle con los patrones de forma y dimensión. Las características registradas para cada tipo de arroyo se resumen en la tabla 3.1. En el nivel II de clasificación, se identifican tipos de tramos dentro de cada tipo de arroyo a través de mediciones a campo, identificando



tramos anidados dentro de alguna de las categorías propuestas a través de mediciones de pendiente y tipo de material presente en el sustrato. El sustrato recibe un número de identificación en base al tamaño predominante que lo conforma: 1=roca madre, 2=rodado, 3=guijarro, 4=grava, 5=arena 6=limo/arcilla. La nomenclatura alfanumérica de clasificación en esta etapa es escrita de la siguiente manera: A5, G4, B2, etc. Además se incluyó a la caracterización un tercer nivel de clasificación incorporando aspectos de calidad de hábitat tales como; variables de calidad de agua, características de la vegetación ribereña, erosión de la ribera, señales de sedimentación, caudal, velocidad de corriente, presencia de restos de madera sobre el lecho, uso antrópico y abundancia de macroinvertebrados. El conjunto de variables medidas y/o calculadas para cada tramo se resumen en la Tabla 3.1 y Figuras 3.2, 3.3, 3.4 y 3.5.



Tabla 3.1. Variables calculadas y/o medidas en cada tramo muestreado.

Categoría de la variable	Variable
<i>Variables Geomorfológicas</i>	Distancia al lago (Km)
	Longitud del Cauce Principal (Km)
	Largo de valle (km)
	Ancho mojado (m)
	Profundidad de canal activo (cm)
	Ancho Canal activo (m)
	Profundidad Canal inundable 50 (cm)
	Ancho canal inundable (m)
	Relación de excavación (anchos inundable/activo)
	Relación ancho de canal activo- profundidad
	Pendiente (%)
	Índice de Sinuosidad
<i>Variables de hábitat</i>	Proporción de Pozones (%)
	Limo/arcilla (%)
	Arena (%)
	Grava (2-64mm) (%)
	Guijarros (64-256mm) (%)
	Rodados (>256mm) (%)
	Roca Madre (%)
<i>Otras</i>	Orden del tramo
	Tipo de Bosque ribereño (según especie dominante)
	Restos de Madera (número de piezas)
	Uso del suelo
<i>Variables hidrológicas</i>	Velocidad de Corriente (m/s)
	Caudal (m ³ /s)
<i>Variables de Calidad de Agua</i>	Turbidez (NTU)
	Temperatura (°C)
	Conductividad (μS/cm)
	pH
	Sólidos Totales Disueltos (mg/l)
	Salinidad (ppt)



3.2.2.1. Descripción de Variables Geomorfológicas

De las siguientes variables, la distancia al lago, la longitud del cauce principal, el largo del valle y el índice de sinuosidad fueron calculadas en gabinete con la herramienta de google earth.

Distancia al lago: medida desde la parte más alta del tramo muestreado hasta la desembocadura del cauce.

Longitud del cauce principal: largo del canal principal medido siguiendo el recorrido del arroyo desde la naciente hasta la desembocadura.

Largo del Valle: longitud total del valle medida desde el punto más alto de la cuenca hasta el punto más bajo (que coincide con la desembocadura).

Índice de Sinuosidad del Canal (S): este parámetro está definido por el cociente entre el largo del arroyo y el largo del valle.

Ancho Canal Activo: está definido como aquel que ocupa totalmente el canal fluvial antes de inundar la planicie de inundación (Leopold et al. 1964). Se mide como la distancia en metros de margen a margen del *canal activo* (Figura 3.2). En el campo, esta variable se estimó a partir de cambios en la vegetación, pendiente o marcas de agua altas. El intervalo de recurrencia de este caudal es generalmente estimado en 1,5 a 2 años. .

Ancho Inundable 50 (I₅₀): se obtiene duplicando el valor de profundidad del canal activo (pmp), cuando el cauce se desborda hacia la planicie de inundación. La profundidad del canal activo se mide trazando una línea vertical desde la parte más profunda del tramo hasta la superficie del canal activo.

Para estimar los valores de ancho de canal activo (pmp), ancho inundable 50 y profundidad del canal activo se realizaron según las características del tramo entre 2-3 mediciones a campo. Para tipificar el tramo se promediaron los valores medidos.



Nivel I y II de clasificación:

Número de Canales: los ríos con un único canal pertenecen a los tipos A, B, C, E, F y G, mientras que los ríos multicanales corresponden a los tipos D y DA.

Relación de Excavación (RE): este parámetro está definido por la relación entre el ancho del canal inundable cada 50 años de recurrencia (I_{50}) y el ancho del canal activo (L_{mp}). (Figura 3.2). El nivel inundable 50 es obtenido duplicando el valor de profundidad del canal activo (P_{mp}). En la sección del río bajo estudio, se levanta un perfil transversal donde es identificado el nivel de desborde (canal activo). Rosgen (1996) considera la relación de excavación baja cuando $RE > 2,2$ y fuerte cuando $RE < 1,4$.

Relación Ancho/Profundidad (L_{mp}/P_{mp}): este parámetro establece una relación entre el ancho del canal activo y su profundidad. Esta relación es un buen predictor del estado más probable de la estabilidad de un arroyo (Rosgen 1996). Los dos parámetros son medidos en perfiles transversales teniendo como referencia el nivel del canal activo (Figura 3.2). Esta medida se tomó siempre en correderas.





Figura 3.2. Variables morfológicas de tramo medidas en los arroyos. Tramo de Chacabuco arriba.



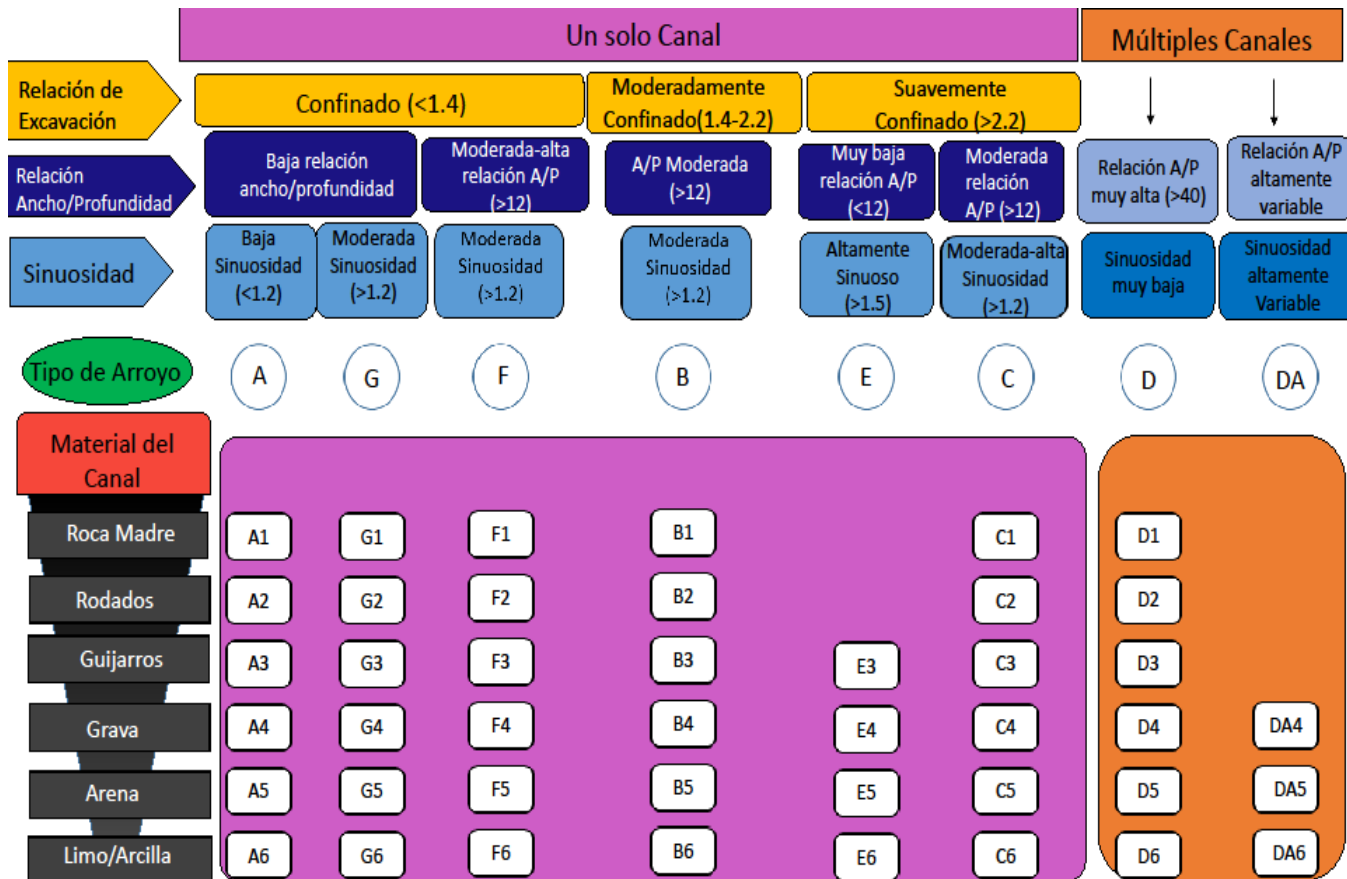


Figura 3.3. Tipos morfológicos de ríos en los niveles I y II de su clasificación. (Modificado de Rosgen 1996).

3.2.2.2. Variables de hábitat (nivel III propuesto en esta tesis)

Las variables de hábitat propuestas han sido seleccionadas en función de la importancia otorgada a las mismas en términos de estructuración de hábitats para los peces (Naiman y Bilby 1998, Bain y Stevenson 1999) y medidas en el momento de la caracterización. Algunas variables geomorfológicas calculadas fueron incluidas dentro de este nivel.

Sustrato: Se realizó una estimación visual del porcentaje, relativo al área total, de material que componía el sustrato en cada tramo relevado.



Restos de Madera: Se realizó un conteo de piezas de madera de gran tamaño (más de un metro de longitud y más de 15 cm de diámetro) que estuviesen localizadas dentro del agua en cada tramo muestreado utilizando una cinta de diámetro (Figura 3.3).

Erosión: Se calculó en forma visual en cada tramo el porcentaje lineal de la distancia en ambas márgenes sujeta a erosión hasta la altura del canal activo ocasionado por arrastre, transporte y depositación de sedimentos.

Reborde: se calculó visualmente el porcentaje de socavamiento o reborde generado por el agua en cada margen de tramo muestreado. A diferencia de la variable erosión, esta variable permite calcular visualmente espacios que podrían ser potencialmente utilizados por los peces como refugio.

Uso de Suelo: se evaluó visualmente el tipo de uso del suelo en los márgenes de cada tramo muestreado; presencia de ganado, senderos, casas, caminos, restos de basura determinando cuatro categorías urbano, periurbano, bosque natural, ganadería.

Vegetación Ribereña: Se determinó el tipo de vegetación dominante en el estrato arbóreo en ambas márgenes de los tramos muestreados (bosque de nothofagus, matorral, sauce y pastizal).

Sombra: Se calculó el porcentaje de sombra del dosel arbóreo proyectada sobre el lecho de cada tramo caracterizado utilizando un densiómetro.

Macroinvertebrados: Para caracterizar biológicamente los ambientes estudiados y estimar la disponibilidad de alimento para los peces, se estimó la biomasa de bentos (calculada como g húmedos de macroinvertebrados/100m²) de cada tramo estudiado. Se tomaron cinco muestras de bentos a lo largo de una transecta perpendicular al flujo del arroyo. Se utilizó una red surber de 30 x 30 cm de superficie y 200 µm de apertura de malla (Figuras 3.6 A-C). Las muestras fueron preservadas en alcohol etílico al 80 % y los macroinvertebrados fueron luego separados en el laboratorio bajo una lupa binocular



(10x). Los especímenes fueron identificados a nivel de familia, pero para los fines de esta tesis se utilizó la información hasta nivel de orden (ver Capítulo 4).

Calidad de Agua: en cada tramo caracterizado se registraron; temperatura (°C), conductividad ajustada por la temperatura ($\mu\text{S}/\text{cm}$), sólidos totales disueltos (TDS, mg/l) y pH con una sonda multiparamétrica PCSTestr 35, marca Oakton y la turbidez (Unidades Nefelométricas=NTU) con un nefelómetro TB1 Velp científica.



Figura 3.4. Relevamiento de restos de madera sobre un tramo muestreado en el arroyo Castilla.



Figura 3.5 Relevamiento de datos geomorfológicos de tramo en arroyo el Castilla.





Figura 3.6. Recolección de macroinvertebrados para la cuantificación de la producción de alimento por tramo. A- Tipo de corredera sobre la que se tomaron muestras de bentos. B- ejemplar de larva del Orden Ephemeroptera. C-Red Surber utilizada para tomar las muestras de macroinvertebrados

3.2.2.3. Muestreo de Peces

Los muestreos de peces fueron realizados durante los meses de verano de 2013, 2014 y 2015 utilizando la metodología de pesca descrita en el capítulo 2. A los fines de este capítulo se calcularon la captura por unidad de esfuerzo en número (CPUEN), por especie y total. La densidad (expresada como el CPUEN) se estimó como número de peces capturados en un área de 100 m². A cada pez capturado se le extrajeron escamas, que se utilizaron junto con el largo estándar, para determinar la estructura de edades general de cada especie que componía el ensamble. Se consideraron mayores a un año los individuos de más de 60 mm de largo estándar. La pertenencia a cada grupo etéreo fue corroborado a través de la lectura de escamas.E





3.2.3. Análisis Estadísticos

Variables Ambientales de Tramo. Además de clasificar los tramos dentro de alguno de los tipos propuestos por Rosgen (niveles I y II) se calcularon las variables de hábitat y calidad de agua promedio para cada tipo de tramo (nivel III propuesto) y se evaluó mediante análisis no paramétricos de Kruskal Wallis si había diferencias significativas entre los distintos tipos de tramo.

Relación Abundancia peces-Variables. Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para reducir el número de variables para los análisis y se efectuó un análisis de correlaciones no paramétricas de Spearman -Rank para ver la relación entre las variables ambientales con la captura total y por especie.

Relación Ensamble-Variables. Se realizó un análisis de cluster jerárquico utilizando como variable para formar los grupos, el porcentaje de captura de cada especie en relación a la captura total en cada tipo de tramo, donde los tramos más semejantes entre sí integraron el mismo grupo. En forma posterior, se evaluó la relación entre la captura (medida como densidad por especie en 100m²) y los clúster formados a través de un análisis de comparación de medias no paramétrico de Kruskal -Wallis.

Árbol de Clasificación. Una vez formados los cluster según el porcentaje de especies de peces presentes en cada tramo, se realizó un análisis de árbol de clasificación y regresión (Breiman et al. 1984, Therneau y Atkinson 2011) para agrupar los tramos de acuerdo a sus características ambientales y ensamble de peces. Para este análisis, se incluyeron todas las variables ambientales de tramo registradas. Se utilizó la vinculación completa basada en la distancia euclídea para medir el grado de disimilitud intercluster (Everitt 2007), ubicando cada tramo en alguno de los grupos. En el análisis de árbol de clasificación, la variable de respuesta fue la asignación de grupos, y las variables



predictoras fueron los factores abióticos y bióticos. La metodología para este análisis fue descrita en el capítulo 2.

3. 3 Resultados

3.3.1 Caracterización Ambiental

Fueron caracterizados 42 tramos de arroyos tributarios a la cuenca Limay Superior, clasificándose en su mayoría, dentro de alguna de las seis categorías con un solo canal propuestas por Rosgen (1996), salvo los arroyos Ñirihuau aeropuerto y Huemul que correspondieron a la categoría D por ser tramos con más de un canal. En la tabla 3.2 se resumen los promedios de las variables calculadas para cada tipo de tramo que fueron utilizadas en el primer nivel de clasificación. Un tramo representativo para cada uno de los siete tipos propuestos en la zona se muestra en las figuras 3.7 de a) a g).



Tabla 3.2 Promedio y desvío estándar de las variables utilizadas para caracterizar los tramos en los niveles I, II y III (propuesto). RE = Relación de excavación; lpm/pmp = relación ancho- profundidad, S (km), ancho canal activo (m), Long. del cauce (km), Largo del valle (km), A. mojado (m), Profundidad 50 (m), Ancho inundable (m), Pendiente (%). Material del canal (%), Temperatura (°C), Turbidez (unidades nefelometricas), Conductividad (µS/cm), STD (mg/l), Salinidad (ppt), Erosión (%), Reborde (%), Prop. de Pozones (%), Macroinvertebrados (n°ind. /100m²), Madera (n° de piezas/tramo), Sombra (%).

			Tipo de Tramo						
Tipo de Variable	Nivel de Clasificación	Variable de tramo	A	B	C	D	E	F	G
Geomorfológicas	Nivel I	RE	1,3 ± 0,2	1,7 ± 0,3	9,5 ± 4,7	11,8 ± 3,6	2,4 ± 0,1	1,0 ± 0,3	1,1 ± 0,1
	Nivel I	Índice de sinuosidad	1,1 ± 0,06	1,2 ± 0,07	1,2 ± 0,09	1,2 ± 0,04	1,6 ± 0,07	1,3 ± 0,27	1,2 ± 0,09
	Nivel I	lpm/pmp	9,8 ± 1,9	29,3 ± 7,4	16,5 ± 7,6	45,5 ± 4,3	6,0 ± 6,2	34,9 ± 11,8	7,4 ± 2,7
		Orden	1,9 ± 0,57	3 ± 0,71	2,61 ± 0,51	3	2 ± 1,41	2,5 ± 0,55	2,33 ± 1,53
		Ancho canal activo	13,1 ± 3,5	44,8 ± 24,6	11,8 ± 6,5	69,7 ± 4,0	6,6 ± 2,3	32,0 ± 14,9	8,5 ± 5,7
		Long. Del cauce	9,2 ± 4,6	23,9 ± 20,0	23,4 ± 20,2	28,0 ± 26,1	20,9 ± 6,8	19,9 ± 4,9	11,0 ± 2,0
		Largo del Valle	8,2 ± 3,7	19,7 ± 16,9	19,3 ± 17,1	23,8 ± 21,5	16,1 ± 8,0	15,01 ± 2,7	8,9 ± 0,9
		A mojado	8,3 ± 4,5	14,4 ± 4,1	7,4 ± 4,8	6,3 ± 3,4	3,1 ± 0,1	8,8 ± 4,5	4,4 ± 2,5
		Profundidad 50	2,6 ± 0,7	2,9 ± 1,0	1,9 ± 0,9	3,1 ± 0,1	1,5 ± 0,1	1,9 ± 1,0	2,1 ± 0,6
		Ancho inundable	16,6 ± 5,1	79,4 ± 47,7	104,5 ± 77,1	833,3 ± 288,7	16,2 ± 5,9	29,1 ± 15,9	8,7±5,5
		Pendiente	0,08±0,02	0,03±0,03	0,02±0,01	0,03±0,02	0	0,02±0,01	0,03±0,02
Material del canal (sustrato)	Nivel II	Limo	0,4 ± 1,2	2,4 ± 4,3	12,0 ± 24,2	0	10,0 ± 14,1	0	1,7 ± 3,0
		Arena	14,8 ± 21,0	36,0 ± 18,2	18,7 ± 21,6	8,7 ± 10,0	30,0 ± 28,3	30,4 ± 35,9	29,0 ± 24,5
		Guijarro	33,4 ± 25,2	23,8 ± 20,7	29,5 ± 20,4	15,0 ± 5,0	5,0 ± 7,1	31,7 ± 26,6	28,3 ± 20,2
		Grava	10,6 ± 8,1	8,8 ± 10,4	18,3 ± 17,6	29,7 ± 39,4	55,0 ± 7,1	7,2 ± 4,0	21,3 ± 17,6
		Rodados	35,9 ± 29,5	26,0 ± 23,0	21,6 ± 24,2	33,3 ± 27,5	0	27,8 ± 34,0	18,8 ± 12,5
		Roca Madre	9,6 ± 28,3	3,0 ± 6,7	0	13,3 ± 23,1	0	4,6 ± 11,2	1,0 ± 1,7



Tabla 3.2. Continuación.

Tipo de Variable	Nivel de Clasificación	Variable de tramo	Tipo de Tramo						
			A	B	C	D	E	F	G
Hidrológicas	Nivel III	Caudal	515,0±326,6	1733,1±1140,5	902,6±996,6	1158,8±1463,5	155,9±179,4	1244,2±940,4	399,1±241,9
		Velocidad	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,2	0,3 ± 0,2	0,5 ± 0,2	0,3 ± 0,2	0,3 ± 0,2	0,4 ± 0,1
Calidad de agua		NTU	0,7 ± 0,8	0,6±0,5	0,5±0,5	0,9±1,1	0,7±0,3	0,2±0,2	1,0±0,6
		Temperatura	11,7±3,4	10,4±2,2	13,0±4,0	9,2±1,6	13,4±0,1	10,6±3,3	8,3±3,7
		Conductividad	52,4±36,0	59,8±12,7	104,7±59,4	65,8±4,1	115,6±32,2	57,3±34,4	84,3±24,5
		pH	7,7±0,3	7,9±0,1	8,0±0,4	7,5±0,4	7,7±0,1	8,1±0,5	8,1±0,1
		STD	37,3±25,6	42,5±9,0	74,4±42,4	46,6±2,9	82,3±22,8	40,8±24,4	60.0±17,7
		Salinidad	27,1±15,7	30,2±5,8	52,1±29,5	31,6±0,2	57,7±15,2	28,8±15,3	38,9±11,1
Hábitat		Prop. de pozones	7,8±14,2	5,5±10,2	4,3±5,9	3,2±3,9	16,5±5,2	7,8±17,2	19,2±7,0
		Erosión	12,3±15,2	10,4±22,2	3,2±7,2	25,3±31,1	0,0	9,7±19,9	2,0±2,0
		Reborde	36,0±37,4	4,4±8,8	7.0±15,8	2,4±3,8	37,5±46,0	13,2±18,9	0,7±1,2
		Sombra	68,4±22,8	20,4±39,1	29,2±36,8	1,8±2,9	5,0±7,1	41,7±19,2	73,3±11,6
		Madera	6,4±6,0	8,2±8,6	1,8±3,4	3,8±4,7	1,0±1,4	5,8±6,7	7,3±2,1
		Macroinvertebrados	218,2±231,3	71,1±44,9	1139,3±2198,8	116,9±190,9	80,5	257,9±99,1	727,3±541,1
	Distancia al lago	7,5±14,5	7,5±7,1	17,2±18,7	11,9±17,9	12,6±9,3	14,5±17,5	6,7±9,6	



Figura 3.7 Imágenes de tramos representativos muestreados y clasificados según la metodología propuesta por Rosgen a)-Arroyo Estacada, tramo tipo A, b) arroyo Bonito, tramo tipo B, c) arroyo Las Minas, tramo tipo C, d) Arroyo Huemul, tramo tipo D, e) arroyo Machete, tramo tipo E, f) arroyo Gallardo, tramo tipo F, g) arroyo Castilla, tramo tipo G.









La localización de los tipos de tramo caracterizados se muestra en la figura 3. 8. Los tramos de tipo A (n=10) se ubicaron mayormente en la región Oeste de la cuenca del Limay Superior, salvo para los arroyos Ñireco y Ñirihuau que presentaron tramos de tipo A únicamente en la parte más alta de sus cuencas. Estos tramos, presentaron sustratos de gran tamaño a medio o dominados por roca madre (A1, A2 y A3; Figura 3.3). Según el primer nivel de la clasificación de Rosgen, estos tramos tienen perfiles de tipo escalonado con seguidillas de pozones y correderas. Los tramos tipo B (n=5), estuvieron poco representados en general en la cuenca con pendientes menores al 4% hallándose dominados por correderas con una configuración frecuente de rápidos y pozones laterales (Rosgen 1996). El tipo de sustrato predominante en estos tramos fue guijarro y grava (B3 y B4; Figura 3.3). Los tramos tipo C (n=14), E (n=2) y F (n=6), estuvieron ubicados en su mayoría en la parte Este del



gradiente climático y fueron de los más numerosos, tienen canales con gradientes más suaves (pendientes menores al 2%) y se caracterizan por tener una secuencia de correderas y pozones. En estos tres tipos de tramo predominan los sustratos con materiales finos como los guijarros y la grava (Figura 3.3). Tramos de tipo G (n=3), fueron poco frecuentes, presentando correderas y pozones secuenciales con instancias de formas planas (Rosgen 1996). Los sustratos de estos tramos fueron dominados por rodados y guijarros (G2 y G3; Figura 3.3).



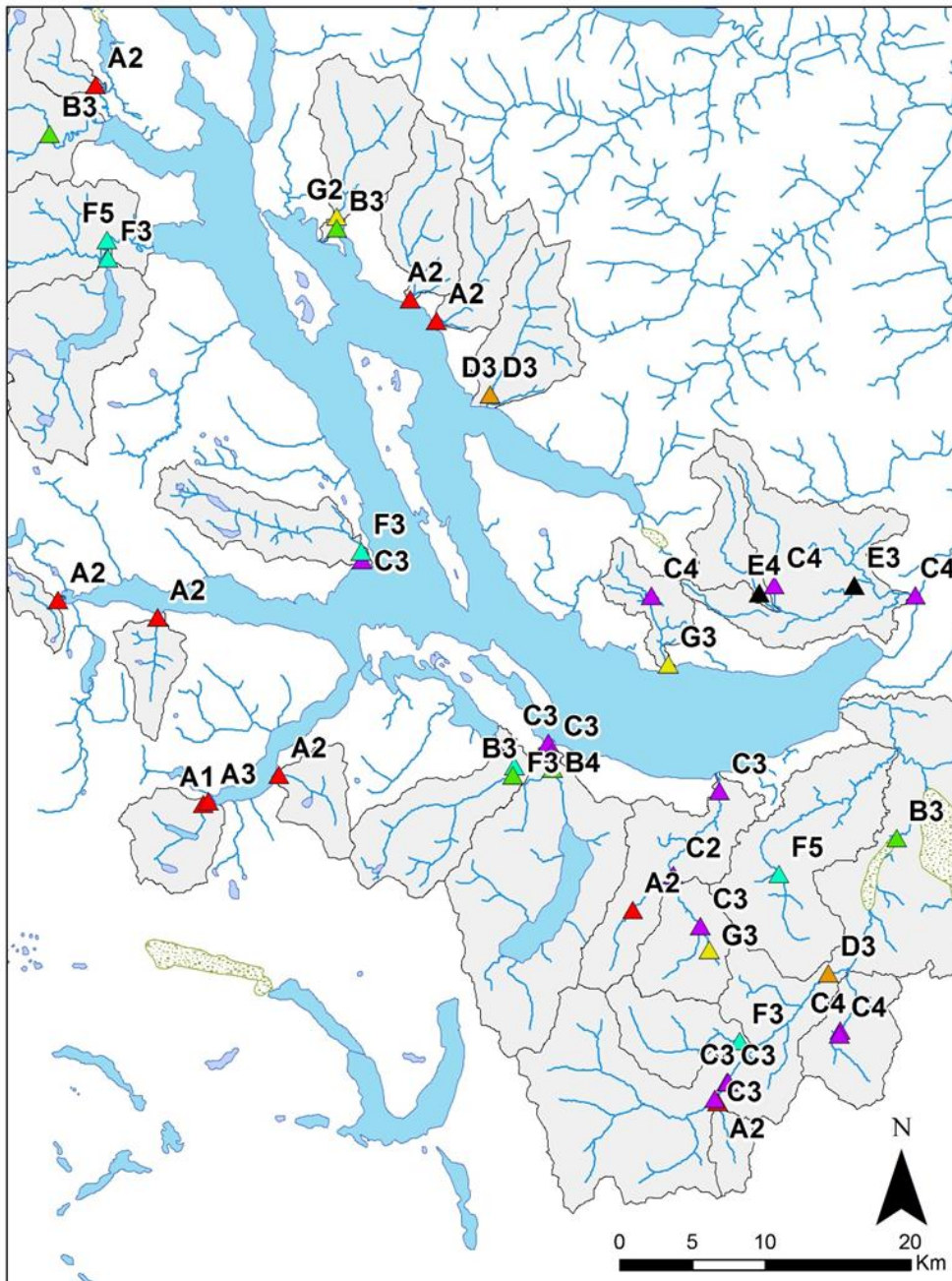


Figura 3.8. Localización de los tipos de tramo caracterizados mediante la técnica de Rosgen (nivele I y II). La codificación de los tipos de tramo se muestra en la Figura 3.3.

Para profundizar sobre los aspectos de hábitat relevantes para el ordenamiento de los tramos se realizó un ACP que explicó un 77,61 % de la varianza, el cual puso en evidencia



que además de las variables geomorfológicas y de sustrato propuestas por Rosgen, hay otras variables de hábitat importantes (Figura 3.9). El primer factor estuvo definido por el porcentaje de sombra, la longitud del cauce principal y la pendiente (Factor 1: 25,27%). El segundo factor estuvo definido por variables de calidad de hábitat como la conductividad y la abundancia de macroinvertebrados (Factor 2: 21,07%; Tabla 3.3 y Figura 3.9).

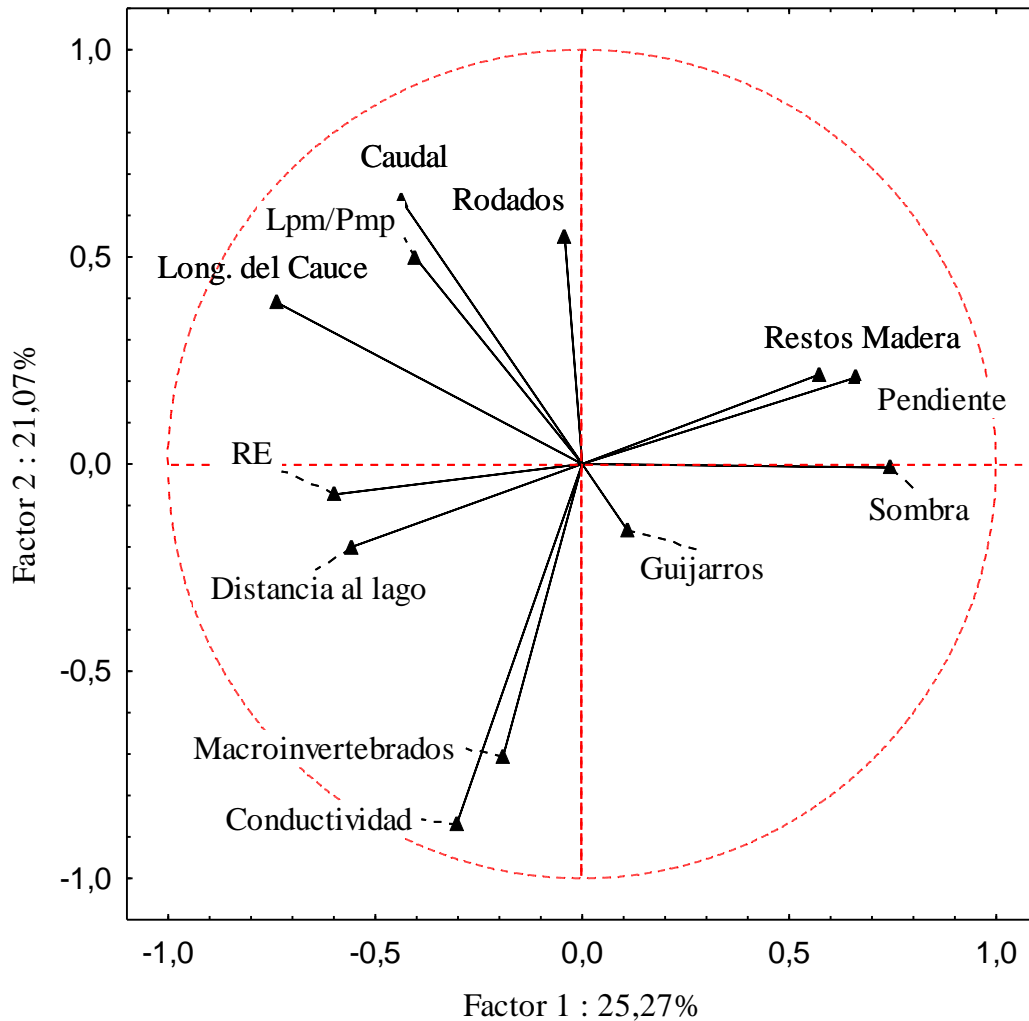


Figura 3.9. Análisis de Componentes principales para las variables significativas a nivel de tramo. Lpm/Pmp = relación ancho/profundidad, RE = relación de excavación, Guijarros (% en el sustrato), Rodados (% en el sustrato), Sombra (% sobre el cauce).



Tabla 3.3. Porcentaje de la varianza total explicada por los factores ambientales medidos en cada tramo.

	Autovalores	% Varianza Total	Autovalores Acumulados	% de la Varianza Explicada
1	3,03	25,27	3,03	25,27
2	2,53	21,07	5,56	46,34
3	1,51	12,63	7,07	58,97
4	1,23	10,30	8,31	69,27
5	1,00	8,34	9,31	77,62

De las variables seleccionadas por el ACP solo las geomorfológicas presentaron diferencias significativas entre los distintos tipos de tramo. Los tramos de tipo A tuvieron pendientes significativamente más pronunciadas que el resto (K-W: $H=24,67$, $N=42$, $p = 0,0004$; Figura 3.10a). Además, los tramos de tipo A, B, E, F y G presentaron bajas relaciones de ancho inundable/ancho activo a diferencia de los tramos C y D que presentaron valles inundables muy amplios con lo cual el cociente RE fue mucho más alto (K-W: $H=36,18$, $N=42$, $p < 0,0001$, Figura 3.10b). Por último se encontraron diferencias significativas para la relación ancho/profundidad del canal activo (K-W: $H=35,31$, $N=42$, $p < 0,0001$, Figura 3.10c). Estas diferencias estuvieron dadas entre los tramos A, B, D y F, y a su vez entre los tramos D-E y G y F-G. La conductividad (K-W: $H=13,26$, $N=42$, $p=0,05$) y la biomasa de macroinvertebrados (K-W: $H=12,69$, $N=38$, $p=0,05$) no variaron entre los diferentes tipos de tramo.



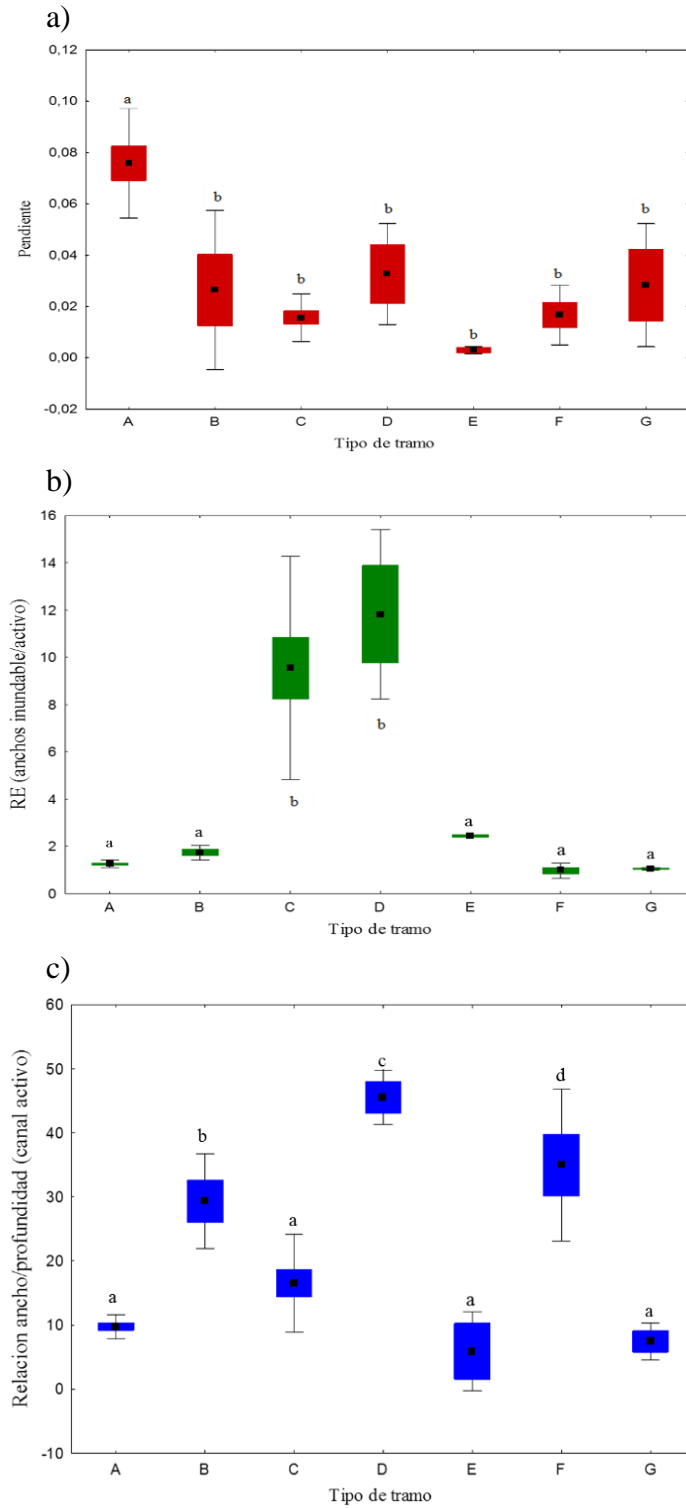


Figura 3.10. Relaciones entre el tipo de tramo con la pendiente (a); el ancho/profundidad del canal activo (b) y la RE (ancho inundable/canal activo) (c).



3.3.2 Caracterización de la Captura

Relación entre la captura por especie y total con las variables de tramo. El número de especies capturadas no dependió del tipo de tramo considerado. La densidad total de Salmónidos fue significativamente mayor en los tramos definidos como tipo G, (K-W: $H=13,85$, $N=42$, $p=0,03$) siendo más o menos semejante en los otros tipos de tramo (Figura 3.11). La densidad de cada una de las especies considerada individualmente no difirió entre los distintos tipos de tramo (*O. mykiss*: K-W: $H=6,64$, $N=42$, $p=0,35$; *S. trutta*, K-W: $N=42$, $H=5,75$, $p=0,45$; *S. fontinalis* K-W: $H=11,93$, $N=42$, $p=0,06$).

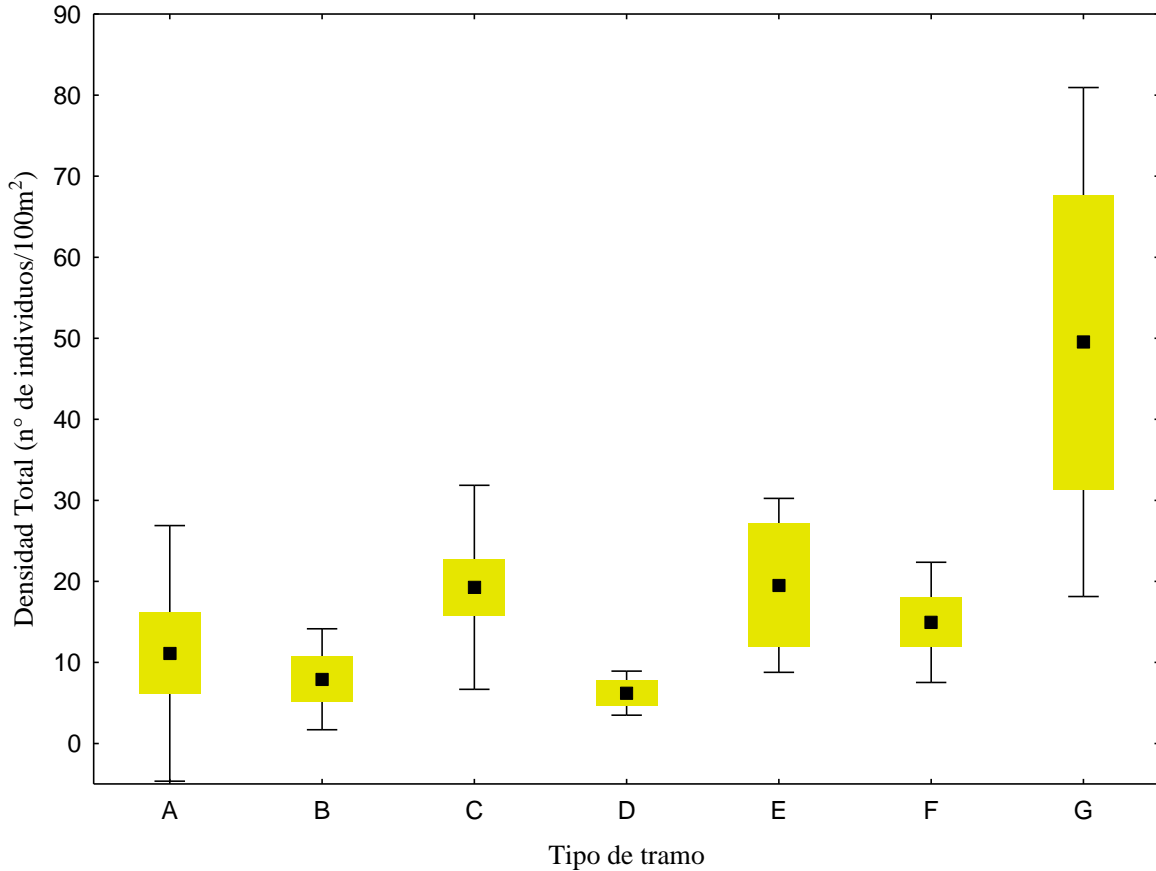


Figura 3.11. Densidad total de Salmónidos según el tipo de tramo de Rosgen. Media: 90 % y desviación estándar.



El análisis de correlaciones mostró que la captura total de Salmónidos aumentó con la biomasa de macroinvertebrados, la conductividad, el sustrato limoso y la distancia al lago (Tabla 3.4) y disminuyó al aumentar la velocidad de corriente y el caudal, el ancho de canal activo, mojado e inundable, la profundidad 50, el orden del tramo y la erosión (Tabla 3.4). Por otro lado, con el incremento de la distancia al lago, la conductividad y la biomasa de macroinvertebrados aumentaron la captura de trucha arco iris y disminuyó con el incremento del orden del tramo, el ancho de canal activo, mojado e inundable, la profundidad cada 50 años, y el caudal. La captura de trucha marrón aumentó con la temperatura, la conductividad y la biomasa de macroinvertebrados y disminuyó con el aumento de la pendiente y la cantidad de rodados en el sustrato (Tabla 3.4). La captura de trucha de arroyo se vio favorecida por el incremento de la sombra, mientras que aumentos en el número de orden del tramo, el ancho inundable y el largo del valle disminuyeron la abundancia de esta especie (Tabla 3.4).



Tabla 3.4. Análisis de Correlaciones de Spearman para la captura total y por especie para todas las variables. En la tabla se muestran solo las correlaciones estadísticamente significativas.

	Variable medida	Spearman – R	t(N-2)	p-valor
Densidad Total	Ancho C. Activo	-0,58	-4,48	0,0001
	Profundidad 50	-0,66	-5,50	0,0001
	Sinuosidad	0,33	2,21	0,03
	Ancho Inundable	-0,3	-2,01	0,05
	Distancia al lago	0,3	2,00	0,05
	Ancho mojado	-0,7	-6,28	0,0001
	Orden del tramo	-0,34	-2,29	0,03
	Limo	0,35	2,35	0,02
	Erosión	-0,35	-2,36	0,02
	Velocidad	-0,31	-2,06	0,04
	Caudal	-0,65	-5,31	0,0001
	Conductividad	0,64	5,27	0,0001
	Macroinvertebrados	0,53	3,78	0,0001
Densidad <i>O.mykiss</i>	Orden del tramo	-0,39	-2,69	0,01
	Ancho C. Activo	-0,41	-2,87	0,01
	Profundidad 50	-0,57	-4,38	0,0001
	Ancho inundable	-0,3	-1,99	0,05
	Distancia al lago	0,42	2,94	0,0001
	Ancho mojado	-0,55	-4,13	0,0001
	Caudal	-0,49	-3,48	0,0001
	Conductividad	0,43	2,99	0,0001
	Macroinvertebrados	0,36	2,33	0,02
Densidad <i>S.trutta</i>	Pendiente	-0,53	-4,01	0,0001
	Rodados	-0,7	-6,20	0,0001
	Temperatura	0,43	3,03	0,0001
	Conductividad	0,32	2,11	0,04
	Macroinvertebrados	0,32	2,06	0,05
Densidad <i>S. fontinalis</i>	Orden del tramo	-0,31	-2,07	0,04
	Ancho inundable	-0,4	-2,78	0,01
	RE	-0,39	-2,68	0,01
	Largo del valle	-0,32	-2,15	0,04
	Sombra	0,441	3,10	0,0001



Relación del ensamble con las variables de tramo. Si bien el número de especies por tramo no varió entre los distintos tipos de tramo (K-W: $n=42$, $H=7,45$; $p=0,28$), el análisis de cluster realizado por tipo de tramo, generó cuatro tipos de ensambles (Figura 3.12). Estos estuvieron determinados por la proporción de cada especie dentro de los mismos. En los cuatro grupos las especies más abundantes, trucha arco iris y trucha marrón, fueron las que definieron el cluster. En el primero donde se encontraron la mayor parte de los tramos muestreados ($n=27$), dominó ampliamente la trucha arco iris, mientras que las otras dos especies se mantuvieron en porcentajes menores al 30%. Si bien en el segundo ($n=7$) y tercer ($n=1$) cluster la especie más dominante fue la trucha marrón, con valores mayores al 50 % de la captura, el tercer cluster estuvo representado por un solo tramo perteneciente al Castilla Medio siendo el único con una proporción de trucha de arroyo superior al 20% de la captura. Por último, el cuarto cluster ($n=6$), presentó valores semejantes de trucha arco iris y marrón (mayores al 35%) y valores bajos de trucha de arroyo.



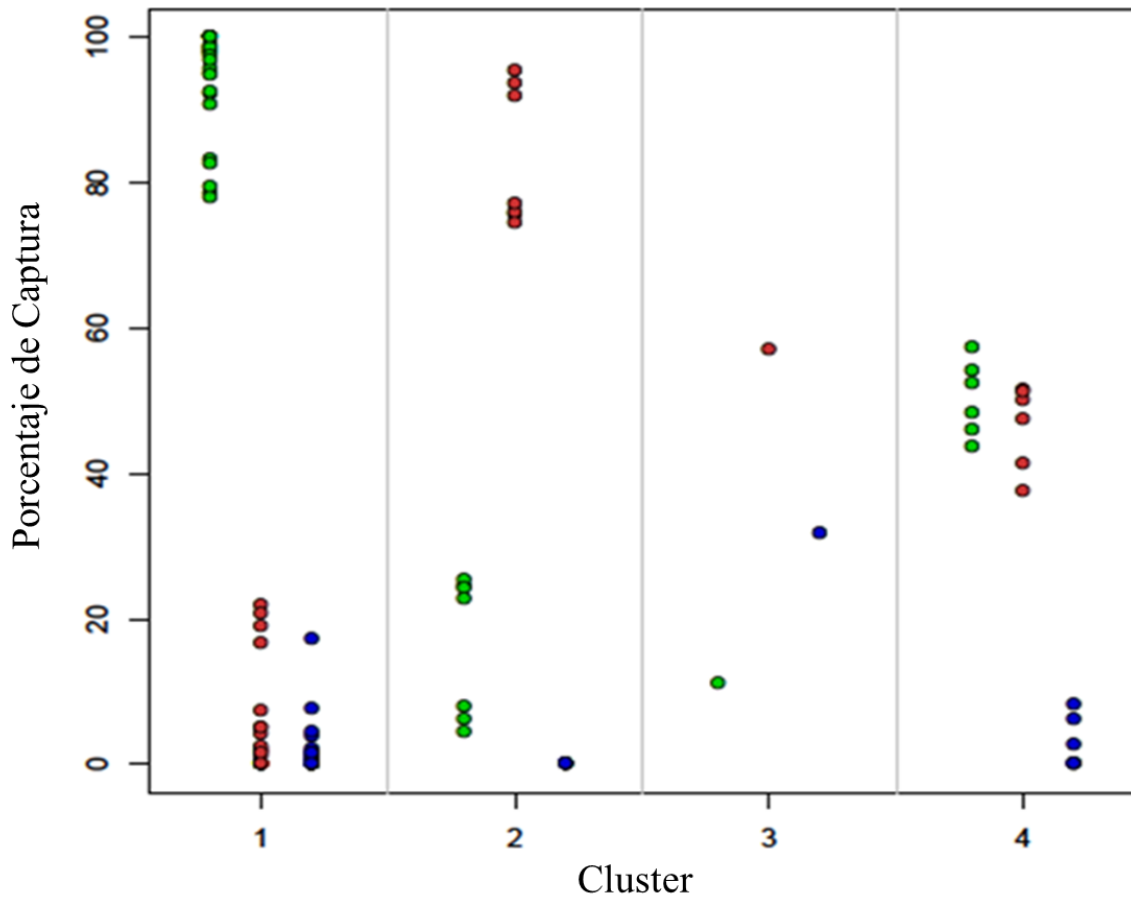


Figura. 3.12. Grupos de ensambles definidos por el análisis de cluster para el porcentaje de captura por especie. Puntos verdes: captura de trucha arco iris. Puntos rojos: captura de trucha marrón. Puntos azules: captura de trucha de arroyo.

La densidad por especie mostró que para la trucha arco iris las capturas fueron significativamente mayores en el primer cluster en relación al segundo (KW: N=42, p=0,006). La densidad de trucha marrón fue significativamente mayor en el segundo cluster en relación al primero y al cuarto (K-W: N=42, p<0,001).

El modelo de árbol de clasificación de la figura 3.13 muestra las principales características a nivel de tramo asociadas con los cluster definidos por la captura de Salmónidos. La primera separación estuvo dada a nivel de tramo por la proporción de rodados



en el sustrato, presentando todos los tramos de los nodos terminales T1, T2, T3 y T4 grandes cantidades de rodados ($\geq 1\%$) en sus lechos. Los tramos de los nodos terminales T5, T6 y T7, con sustratos más bien finos fueron luego separados por la velocidad de corriente, que separó al nodo T5 (con mayores velocidades de corriente) de los T6 y T7. Por último los nodos T6 y T7 presentaron diferencias en cuanto al ancho del canal activo ($T6 < T7$). Es importante destacar que el nodo T6 incluyó un miembro del cluster 1 (arroyo Jones) por presentar sustrato de pequeño tamaño en relación con los miembros de ese cluster en general. Los tramos con sustratos de mayor tamaño, fueron separados en principio por el orden del tramo. La mayoría de ellos fue de orden bajo y con escasa cantidad de guijarros en el lecho (nodo terminal T1), salvo el Castilla abajo y el Ñirihuau Aeropuerto, que se ubicaron en el nodo terminal T2 por ser de mayor orden. Los nodos terminales T3 y T4, con más de 46,88% de guijarros en el lecho, fueron luego separados por el ancho de canal activo, ubicándose los tramos Frey abajo y Pireco en un nodo aparte por ser más anchos (nodo terminal T4).



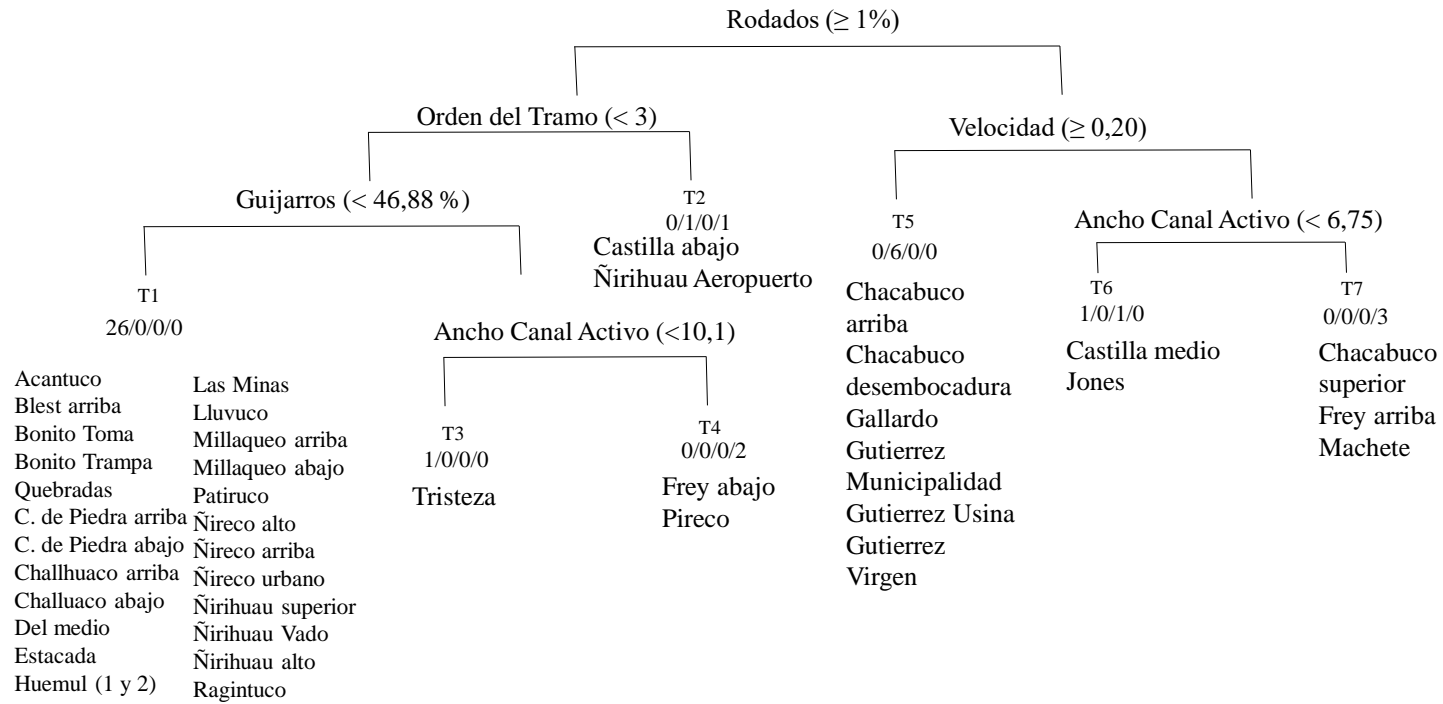


Figura 3.13. Análisis de Árbol de regresión para los cluster de captura en el total de tramos muestreados en relación con las variables. Debajo del nodo terminal, los números entre barras, indican la cantidad de tramos del cluster presentes en la rama



3.4 Discusión

La caracterización ambiental de los arroyos tributarios a la cuenca del Limay Superior permitió identificar distintos tipos de tramos dentro de arroyos que comparten características físicas similares. El primer nivel de clasificación de tramos utilizado en este capítulo, permitió caracterizar 42 tramos de 25 arroyos tributarios a la cuenca del Limay Superior. En una primera instancia y de forma general, fueron caracterizados según las formas del relieve y la morfología del valle fluvial (nivel I). Con un poco más de detalle, el nivel II permitió ajustar la descripción morfológica de cada tipo de tramo a través de la recolección de datos *in situ* de pendiente y material del sustrato. Tramos de tipo A, B, G y F (Figura 3.7) tuvieron valles más estrechos y confinados, localizados mayormente hacia el Oeste de la cuenca o en las partes más altas de las subcuencas (ver Capítulo 2). Resultados semejantes fueron encontrados por Gaenzle (2002) en otros arroyos de montaña del hemisferio Norte. En estos tramos, el lecho de los arroyos está constituido por grandes bloques de origen coluvial, que determinan la formación de cascadas. Aguas abajo el tamaño medio de estos bloques disminuye y la corriente forma “escalones” donde se reconoce una alternancia de pozas y pequeños saltos que afectan a toda la sección transversal, la cual todavía es de poco ancho. Según disminuye la pendiente longitudinal, aguas abajo, se forman tramos de rápidos continuos, con gravas y cantos rodados, desapareciendo las represas organizadas por piedras de mayor tamaño que formaban los escalones aguas arriba. Este cambio en el tipo de fondo y en las condiciones del valle origina tramos de tipo; C, D y E (Figura 3.7). Estos son de valles más amplios, no confinados, con menos pendiente y sinuosos, incluso con más de un canal (tramos D, Figura 3.7), hallándose mayormente ubicados hacia la zona Este de la cuenca o en zonas bajas de las subcuencas (cercanas a la desembocadura). En estos tramos,



disminuye el tamaño del sustrato a gravas con una alternancia de rápidos y remansos, variando transversalmente las condiciones hidráulicas de las dos orillas.

En cuanto a las variables que definen el nivel II de clasificación no hubo diferencias significativas entre los distintos tipos de tramos caracterizados, lo cual es extraño considerando que no todos los tramos presentaron el mismo tipo de fondo. Sin embargo, la variación registrada en el sustrato siguió el patrón longitudinal esperado según la bibliografía básica; sustratos de mayor tamaño en los tramos altos de las cuencas y más pequeños hacia las zonas cercanas a la desembocadura (Vannote et al. 1980, Naiman y Bilby 1998). En relación a esta variación, se observó que en arroyos con poca pendiente y sustratos más finos, como los del Este del gradiente, la heterogeneidad del hábitat se halla disminuida porque las correderas-pozones se hacen más homogéneos al rellenarse con arena. La cuenca que mejor reflejó esta variación ambiental fue la del Ñirihuau, que por su gran extensión tiene variaciones locales en su geología y litología, que influyen sobre las características locales del hábitat.

Los arroyos son usualmente clasificados a uno de tres niveles: clasificación completa del arroyo, clasificación de un tramo particular dentro del arroyo o clasificación del macrohábitat dentro del tramo. En este capítulo, hasta el nivel II de clasificación utilizado solo se tenía información acerca de los patrones existentes, la dimensión, perfil y material del sustrato. La incorporación de algunas variables a escala de macrohábitat⁽¹⁾ y mesohábitat⁽³⁾ permitió mejorar la caracterización de los tramos y establecer algunas generalidades comparables en cuanto a la calidad del hábitat para las comunidades biológicas. Variables como la conductividad del agua y los macroinvertebrados presentaron altas correlaciones entre sí. Si bien no estuvieron asociadas a ningún tipo de tramo en particular, fueron



levemente mayores en tramos de tipo C y G, encontrándose estos tramos mayormente en cuencas del Este o cercanas a la desembocadura en cuenca del Oeste. Resultados semejantes han sido registrados por Zucker (1993), donde la densidad de macroinvertebrados fue mayor en tramos de ríos no confinados de Oregón. En estos sectores, se cree que factores como mayores zonas de intercambio hiporreico y mayor retención de materia orgánica contribuyen a un incremento en la diversidad potencial (Reeves et al. 1998) que se refleja en el número de órdenes de macroinvertebrados presentes. Por el contrario, en los tramos de tipo A con mayores pendientes, más estrechos y sombreados, los valores de conductividad y de biomasa de macroinvertebrados fueron bajos. Considerando que estos tipos de tramo presentan gran variabilidad ambiental a lo largo del año (Rosgen 1996) era esperable que tuviesen una menor productividad de bentos. Esto es consistente con lo expresado por Gaenzle (2002) quien consideró a este tipo de tramo como poco o nada productivos.

La composición y estructura de las comunidades bióticas en ambientes acuáticos varía con las características a nivel de tramo. Particularmente el número, tipo de especies de peces y su abundancia relativa en un tramo están determinados en gran medida por las características que definen el hábitat (Orth 1983), como por ejemplo: características estructurales, sustrato, velocidad de corriente, y cantidad y tipo de pozones (Angermeier 1987). El incremento en la complejidad resultante de la combinación de estos factores crea un mayor arreglo de microhabitats. Gregory et al. (1989) dividieron tramos de arroyos en confinados o no confinados observándose variaciones en la composición de salmónidos entre estos dos tipos de tramos. En este trabajo todos los tipos de tramo presentaron peces y las variables geomorfológicas medidas para caracterizarlos (niveles I y II) no influyeron sobre el número de especies capturadas (1, 2 o 3 especies), ni tampoco sobre la captura relativa de



cada especie de salmónido. Sin embargo, los tramos de tipo G registraron una mayor captura total presentando ensambles con diferentes combinaciones de las tres especies de salmónidos. Estos tramos se encontraron en zonas boscosas y registraron valores altos de restos de madera sobre el lecho y biomasa de macroinvertebrados (nivel III de clasificación), poca pendiente y una relación de excavación muy baja. Gaenzle (2002) señaló que tramos de tipo C con sustratos finos (C₆ por ejemplo) son los más productivos por presentar mayor heterogeneidad de hábitat. En la cuenca del Limay Superior los tramos tipo C presentaron una menor heterogeneidad de hábitat que los G y es posible que por eso fueran los segundos en importancia en cuanto a captura total de peces. Ambos tipos de tramo presentan morfologías de fondo de tipo corredera-pozón (Rosgen 1996, Fukushima 2001), que pueden en general, albergar especies con diferentes requerimientos ambientales (Gaenzle 2002).

En cuanto a la captura total de especies se registraron dos efectos actuando sobre ella. Por un lado aquellos que tienen que ver con las características de los tramos (niveles I y II de clasificación) y por el otro, los que están determinados por el gradiente climático (nivel III). Estos dos tipos de efectos, en última instancia, parecen actuar de forma complementaria en la determinación de las abundancias locales de peces. En relación a los dos primeros niveles de clasificación, la asociación positiva entre la captura total de peces y los tipos de tramo, estuvo originada en parte por los requerimientos específicos que tiene cada especie en particular. La trucha arco iris fue abundante en tramos de bajo orden, angostos, poco profundos y de poco caudal. Por otro lado, la trucha marrón disminuyó su abundancia en tramos con pendientes marcadas y gran cantidad de rodados. Si bien el patrón para la trucha de arroyo no fue claro (por su baja captura), esta especie fue más abundante en arroyos más cortos (menor largo de valle), de bajo orden, bajas relaciones de excavación y menor ancho



inundable. En relación a las variables locales de hábitat (nivel III) las densidades de trucha arco iris y marrón fueron altas en ambientes más productivos (mayor biomasa de macroinvertebrados), con la diferencia de que la captura de trucha marrón respondió positivamente ante aumentos en la temperatura del agua y la trucha arco iris ante la disminución del caudal. Por su parte, la trucha de arroyo mostró densidades más importantes en ambientes más sombreados. Al comparar estos resultados con la amplia bibliografía que existe en relación al uso del hábitat por parte de estas tres especies de salmónidos en sus lugares de origen o fuera de su rango original (McIntosh et al. 1992, Townsend 1996, Johnsson et al. 2000, McIntosh 2000, Petty et al. 2005, Ohms et al. 2014, entre otros), se puede apreciar un abanico de posibles respuestas a la variabilidad ambiental dado por la gran plasticidad fenotípica que presentan (Nislow 2001, Valiente et al. 2007, Valiente et al. 2010, Kendall et al. 2015), donde los ciclos hidrológicos influyen fuertemente sobre todo durante los primeros estadíos de vida (Fausch 2008) influyendo en su distribución variables a diversas escalas (Marchetti et al. 2004, Creque et al. 2005, Stanfield et al. 2006, Pascual et al. 2009, Davis y Wagner 2016).

La variabilidad de los ensambles de peces está dada por una función de varios factores que interactúan incluyendo la región geoclimática, el régimen hidrológico, el tipo de canal, la composición específica, la regulación biótica versus abiótica y la historia de disturbios en relación a su frecuencia y magnitud (Schlosser 1985, Grossman et al. 1998). Dado que un ensamble responde de diversas formas a estos factores, la cuantificación de su variabilidad puede darse bajo condiciones diversas. En la cuenca del Limay Superior, los ensambles estuvieron conformados por una, dos o tres especies y estuvieron determinados principalmente por la proporción de cada especie dentro del ensamble. De las variables



registradas las geomorfológicas fueron en mayor medida las que determinaron la composición del ensamble. Si bien no hubo diferencias significativas para los sustratos presentes en los distintos tipos de tramo (todos los tramos presentaron uno o varios tipos de sustrato combinados), esta variable fue la que mejor explicó las diferencias en la composición de los ensambles por sitio; la trucha arco iris dominó los ensambles de sitios con sustratos de mayor tamaño, mientras que en los sitios con sustratos de menor tamaño hubo una dominancia de la trucha marrón o una co-dominancia marrón-arco iris. Esta relación no solo se evidenció cuando se observó el ensamble (árbol de regresión Figura 3.13), sino también, cuando se observó la abundancia de cada especie en relación a las variables de tramo.

Dado que los sistemas de arroyos están típicamente caracterizados por el hábitat y la biota observada a escala de tramo, y los ensambles de especies locales están fuertemente influenciados por la calidad y la complejidad del hábitat, este marco geomorfológico de clasificación mostró como los ambientes de los arroyos a escala local están influenciados por el paisaje circundante. Como ya ha sido observado, en este y otros trabajos, la morfología de canal a nivel de tramo está influenciada por la pendiente del valle y el confinamiento, el material del fondo, la sombra dada por la vegetación riparia, el aporte desde zonas más altas de agua, sedimentos y madera (Montgomery y Mc Donald 2002). Así los resultados de este capítulo contribuyen a la comprensión de las asociaciones naturales entre las comunidades de peces y las características físicas del ambiente, que pueden ser útiles para evaluar los efectos de los cambios en estos sistemas. A partir de los resultados obtenidos en este capítulo y resaltando la importancia que tienen las variables a escala local y de cuenca en la caracterización de un río, en el próximo capítulo de esta tesis se planteó analizar la



importancia de dichas variables sobre el uso del hábitat que realizan los salmónidos nacidos en el año y los mayores a un año.

(3) Mesohábitat: son secciones medianas definidas por las características hidráulicas de los ríos (pozas, correderas, rápidos, etc).



CAPÍTULO 4



USO DEL HÁBITAT ASOCIADO A CAMBIOS ONTOGENÉTICOS



4.1 Introducción

Los requerimientos de hábitat de los peces varían en función a sus historias de vida. Las variaciones en sus patrones espaciales de distribución y uso de hábitats se ven condicionados por cambios ontogenéticos en la dieta, la búsqueda del alimento, posición trófica y jerárquica y reproducción a lo largo de los distintos estadios de vida (Werner y Hal 1976, Werner y Gilliam 1984, Persson y Greenberg 1990). En este sentido, la estructura de las comunidades de peces puede presentar variaciones temporales, las que suelen estar determinadas por diferentes fenómenos tales como los ciclos hidrológicos, cambios de temperatura del agua y migraciones de componentes de la comunidad, entre otros (Bonetto et al. 1971, Watson y Balon 1984, Winemiller 1989). Dichos factores operan a nivel de comunidad a través de la suma de sus efectos sobre distintos parámetros poblacionales (i.e: condición, crecimiento y supervivencia del conjunto de los individuos) (Biscayart et al. 2001).

Los salmónidos pueden adoptar diferentes historias de vida; incluyendo la posibilidad de mostrar hábitos residentes, por los que una población puede pasar toda su vida en un arroyo, o ser migradores; por los que abandonan los ambientes lóticos donde nacieron para desarrollarse hasta la maduración sexual en ambientes más productivos (Thorpe 1990, 1994, Wegrzyn y Ortubay 1991, Utrilla y Lobón Cerviá 1999, Halvorsen y Svenning 2000). Considerando que el hábitat físico de un arroyo se presenta como un mosaico de tipos de hábitat que varían a lo largo de la cuenca y que estos se encuentran heterogéneamente distribuidos, conocer el uso del hábitat que hacen las especies de peces en sus distintos estadios de vida, es fundamental para entender su ecología en sistemas naturales y para establecer medidas de manejo.



Los peces del año (0+) nacidos en un arroyo crecen y permanecen asociados a los sitios de reproducción debido a su baja movilidad (Ohlund et al. 2008), hasta que alcanzan una talla que les permite moverse entre distintos hábitats. La adquisición de esta capacidad posibilita un uso diferencial del ambiente entre los 0+ y el resto.

4.1.1 Hipótesis y Predicción

Hipótesis: Debido a que los requerimientos de las especies de peces varían a lo largo de su desarrollo existirá un uso diferencial del hábitat en relación al estadio ontogenético de los peces en el ensamble.

Predicción: La abundancia de individuos 0+ y 1+ será diferente en los distintos tipos de tramo caracterizados y estará asociada a alguna de las variables ambientales medidas en el tramo.

4.1.2 Objetivo

El objetivo de este capítulo es evaluar si existe un uso diferencial del hábitat por parte de los ejemplares nacidos en el año y aquellos mayores de un año en arroyos tributarios a la cuenca del Limay en relación a las características de tramo.

4.2. Materiales y Métodos

Variables de hábitat. Para cuantificar el uso del hábitat por parte de los distintos estadios ontogenéticos considerados en la zona de estudio se utilizaron los tramos caracterizados en el capítulo anterior. Además de las variables identificadas en los niveles I y II de Rosgen para definir tramos, se seleccionaron algunas de las variables del nivel III, por considerarse de importancia para las especies de peces en la bibliografía consultada (Raleigh et al. 1984, 1986 a-b). Estas variables fueron: la temperatura del agua de verano, los restos de madera, la sombra, la velocidad de corriente, la conductividad y la biomasa de macroinvertebrados. Debido a que la distribución de una especie de salmónido puede estar



influenciada por la presencia de otras especies (Gatz et al. 1987), se incluyó además, como una variable de hábitat, la captura de peces de otra especie.

Análisis de la captura. En este capítulo se dividió la captura en dos grupos ontogenéticos y se evaluó la abundancia por especie de cada grupo en los distintos tipos de tramos caracterizados en el capítulo 3. Para cuantificar el uso del hábitat por especie y estadio ontogenético se determinó la captura por unidad de esfuerzo en número en cada sitio donde se realizó pesca eléctrica (CPUEN) para cada rango de edades. La metodología de captura utilizada fue la misma que se describió en el capítulo 2. La captura total de peces se dividió en dos grupos; los juveniles nacidos ese año nombrados como 0+ (individuos de hasta 60 mm de LSt) y los ≥ 1 año (individuos de más de 60 mm de LSt). Se consideró que valores altos de CPUEN indicaban un mayor uso del hábitat. Las dos especies nativas capturadas en los tramos no fueron incluidas debido a que su captura fue considerada casual por ser muy baja.

Análisis de Datos. El uso del hábitat se evaluó de dos formas. Por un lado se analizó si el uso del hábitat variaba para cada grupo en relación a cada tipo de tramo de Rosgen (niveles I y II) a través de un análisis no paramétrico de Kruskal -Wallis. Por otro lado, las variables del nivel III se evaluaron con la captura por grupo a través de análisis de correlaciones de Spearman Rank.

4.3 Resultados

La trucha arco iris (dominante en la mayoría de los ensambles) estuvo presente en casi todos los tipos de tramo, salvo en el tramo caracterizado como E3 en el arroyo Chacabuco, que no tuvo representantes de ninguno de los dos grupos ontogenéticos (Tabla 4.1). En términos de las CPUEN expresadas como porcentaje (Figuras 4.1 y 4.2), los



individuos 0+ de trucha arco iris presentaron capturas mayores al 50% en casi todos los tipos de tramo estudiados, mientras que los mayores a un año, se encontraron en porcentajes mayores al 50% solo en los tramos definidos como C4. Individuos reproductores de esta especie fueron ocasionalmente capturados en algunos de los arroyos estudiados no encontrándose peces adultos residentes (Juarez, com. Per.).



Figura 4.1. Individuo de *O. mykiss* 0+ en el arroyo Las Minas (Tipo de tramo C4).



Tabla 4.1. Densidad (CPUEN=n°ind/100m²) de *O. mykiss* por cuenca, sitio y tipos de tramos (según clasificación de Rosgen 1996) para cada grupo ontogenético. 0+ peces nacidos ese año, ≥ 1 peces de más de un año.

Cuenca	Sitio	Tipo de tramo		CPUEN		Total
		Nivel I	Nivel II	0+	≥1	
Acantuco		A	A2	0,44	0,26	0,70
Blest		A	A2	8,99	4,89	13,88
Frey	Arriba	A	A2	1,29	0,52	1,81
	Abajo	A	A3	1,45	0,26	1,71
Estacada		A	A2	0,80	1,08	1,88
LLuvuco		A	A2	0,75	0,59	0,34
Patiruco		A	A2	8,62	3,51	12,13
Ragintuco		A	A2	1,07	0,27	1,33
Ñireco	Alto	A	A2	9,40	11,82	21,23
Ñirihuau	Quebrada	A	A2	23,93	26,07	50,00
Pireco		B	B3	0,52	0,24	0,76
Bonito	Trampa	B	B3	15,11	1,68	16,79
C. Piedra	Arriba	B	B3	9,38	1,25	10,63
Ñirihuau	Aeropuerto	B	B3	1,40	0,72	2,13
Gutiérrez	V. Nieves	B	B4	0,31	0	0,31
Millaqueo	Arriba	C	C2	11,22	2,24	13,47
	Abajo	C	C3	7,84	0,71	8,55
Gutiérrez	Usina	C	C3	0,31	0	0,31
	Municipalidad	C	C3	2,78	0,30	3,07
Ñireco	Arriba	C	C2	8,03	8,94	16,97
	Urbano	C	C3	8,15	10,05	18,21
Challhuaco	Abajo	C	C3	7,14	8,93	16,07
Ñirihuau	Alto	C	C3	1,11	2,01	3,13
	Superior	C	C3	9,72	5,08	14,8
	Las Minas	C	C4	28,94	8,79	37,73
Castilla	Arriba	C	C4	1,54	3,85	5,40
Chacabuco	Abajo	C	C4	6,79	4,64	11,43
	Superior	C	C4	0,83	11,67	12,50
Huemul		D	D3	3,04	1,61	4,65
Ñirihuau	Vado	D	D3	3,70	0,71	4,42
Chacabuco	Jones	E	E4	20,65	0,86	21,51
	Arriba	E	E3	0	0	0
C. Piedra	Abajo	F	F3	6,87	5,06	11,92
Machete	Machete	F	F5	3,42	0,59	4,01
	Gallardo	F	F3	1,50	0,25	1,75
Ñirihuau	Tristeza	F	F3	6,01	14,55	20,56
	Del Medio	F	F5	10,28	10,28	20,56
Bonito	Toma	G	G2	11,70	1,30	12,98
Castilla	Abajo	G	G3	9,30	5,32	14,62
Challhuaco	Arriba	G	G3	40,12	28,66	68,78



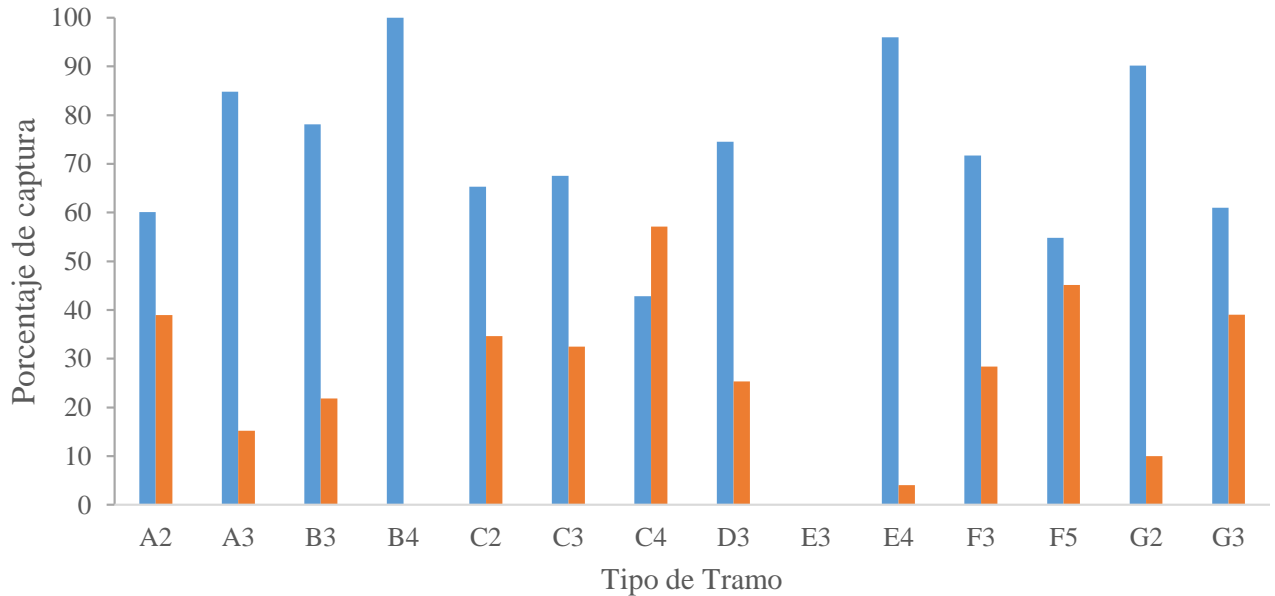


Figura 4.2. Porcentaje de individuos capturados para los dos estadios ontogenéticos de *O. mykiss*. Barras celestes individuos 0+, barras naranjas individuos >1.

La trucha marrón, segunda en orden de importancia en las capturas, tuvo representantes de al menos uno de los dos grupos etarios en todos los tipos de tramo, con la excepción de C2 (Tabla 4.2). Sin embargo, la proporción de cada grupo varió en los distintos tipos de tramo; aquellos con mayor proporción de individuos 0+ en el ensamble fueron los A3, B4 y G2, mientras que los ≥ 1 (Figura 4.3) estuvieron mejor representados en las capturas de los tramos A2, C3, E3 y E4 (Figura 4.4). Individuos reproductores de trucha marrón fueron poco frecuentes en las capturas. En los arroyos las Minas, del Medio, Castilla y Chacabuco fueron capturados algunos peces mayores de 3 años que eran aparentemente residentes (Juarez com. Per.) (Figura 4.3).



Tabla 4.2. Densidad (CPUEN= n° ind/100m²) de *S. trutta* por cuenca, sitio y tipos de tramos (según clasificación de Rosgen 1996).

Cuenca	Sitio	Tipo de tramo		CPUEN		Total
		Nivel I	Nivel II	0+	≥1	
Acantuco		A	A2	0,22	0,31	0,53
Blest		A	A2	0	0,13	0,13
Frey	Arriba	A	A2	0,52	1,55	2,07
	Abajo	A	A3	1,05	0,13	1,18
Estacada		A	A2	0	0	0
LLuvuco		A	A2	0,05	0,05	0,10
Patiruco		A	A2	0	0	0
Ragintuco		A	A2	0	0	0
Ñireco	Alto	A	A2	0	0	0
Ñirihuau	Quebrada	A	A2	0	2,14	2,14
Pireco		B	B3	0,55	0,14	0,69
Bonito	Trampa	B	B3	0	0,37	0,37
C. Piedra	Arriba	B	B3	0	0	0
Ñirihuau	Aeropuerto	B	B3	1,19	0,34	1,53
Gutiérrez	V. Nieves	B	B4	6,56	0,94	7,50
Millaqueo	Arriba	C	C2	0	0	0
	Abajo	C	C3	0	0	0
Gutiérrez	Usina	C	C3	4,65	2,02	6,67
	Municipalidad	C	C3	7,53	2,87	10,40
Ñireco	Arriba	C	C2	0	0	0
	Urbano	C	C3	0	0,27	0,27
Challhuaco	Abajo	C	C3	0	0	0
Ñirihuau	Alto	C	C3	0	0,63	0,63
	Superior	C	C3	0	0,22	0,22
	Las Minas	C	C4	0,73	0,73	1,47
Castilla	Arriba	C	C4	2,32	25,47	27,79
Chacabuco	Abajo	C	C4	23,57	22,14	45,71
	Superior	C	C4	5,00	8,33	13,30
Huemul		D	D3	0	0	0
Ñirihuau	Vado	D	D3	0,05	0,19	0,24
Chacabuco	Jones	E	E4	1,58	3,64	5,22
	Arriba	E	E3	0	5,59	5,59
C. Piedra	Abajo	F	F3	0	0	0
Machete	Machete	F	F5	4,25	0,24	4,48
	Gallardo	F	F3	4,13	1,38	5,50
Ñirihuau	Tristeza	F	F3	0	0,32	0,32
	Del Medio	F	F5	0,82	4,93	5,76
Bonito	Toma	G	G2	0,55	0,19	0,74
Castilla	Abajo	G	G3	9,97	35,22	45,18
Challhuaco	Arriba	G	G3	0	0	0





Figura 4.3. Individuo adulto de *S.trutta* residente en el arroyo Castilla abajo (Tramo G3).

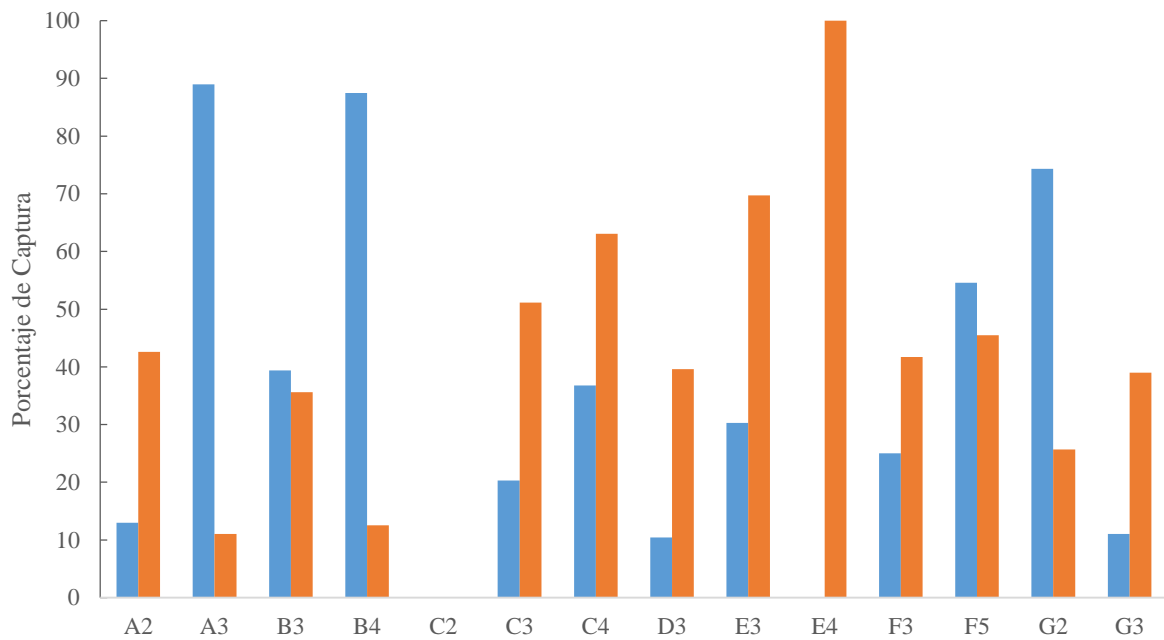


Figura 4.4. Porcentaje de individuos capturados para los dos estadios ontogenéticos de *S.trutta*. Barras celestes individuos 0+, barras naranjas individuos >1



La trucha de arroyo, presentó baja captura en general y estuvo ausente en los tramos de tipo B4, D3, E3 y E4 (Tabla 4.3). Los individuos 0+ estuvieron mejor representados en tramos de tipo A3, C2 y F5 mientras que los ≥ 1 en tramos tipo F3 y G2 (Figura 4.5 y Tabla 4.3).



Tabla 4.3. Densidad (CPUEN= n° ind/100m²) de *S. fontinalis* por cuenca, sitio y tipos de tramos (según clasificación de Rosgen 1996).

Cuenca	Sitio	Tipo de tramo		CPUEN		Total
		Nivel I	Nivel II	0+	≥1	
Acantuco		A	A2	0,22	0	0,22
Blest		A	A2	0	0,13	0,13
Frey	Arriba	A	A2	0	0,25	0,25
	Abajo	A	A3	0,26	0	0,26
Estacada		A	A2	0	0	0
LLuvuco		A	A2	0	0	0
Patiruco		A	A2	1,60	0,96	2,55
Ragintuco		A	A2	0	0	0
Ñireco	Alto	A	A2	0	0	0
Ñirihuau	Quebrada	A	A2	0	0,43	0,43
Pireco		B	B3	0	0	0
Bonito	Trampa	B	B3	0	0	0
C. Piedra	Arriba	B	B3	0,16	0	0,16
Ñirihuau	Aeropuerto	B	B3	0	0	0
Gutiérrez	V. Nieves	B	B4	0	0	0
Millaqueo	Arriba	C	C2	0,61	0	0,61
	Abajo	C	C3	0,09	0	0,09
Gutiérrez	Usina	C	C3	0	0	0
	Municipalidad	C	C3	0	0	0
Ñireco	Arriba	C	C2	0	0	0
	Urbano	C	C3	0	0	0
Challhuaco	Abajo	C	C3	0	0	0
Ñirihuau	Alto	C	C3	0	0	0
	Superior	C	C3	0	0	0
	Las Minas	C	C4	0	0	0
Castilla	Arriba	C	C4	8,49	6,95	15,44
Chacabuco	Abajo	C	C4	0	0	0
	Superior	C	C4	0	0	0
Huemul		D	D3	0	0	0
Ñirihuau	Vado	D	D3	0	0	0
Chacabuco	Jones	E	E4	0	0	0
	Arriba	E	E3	0	0	0
C. Piedra	Abajo	F	F3	0	0,18	0,18
Machete	Machete	F	F5	0,24	0	0,24
	Gallardo	F	F3	0	0	0
Ñirihuau	Tristeza	F	F3	0	0,32	0,32
	Del Medio	F	F5	0	0	0
Bonito	Toma	G	G2	0,19	0,37	0,56
Castilla	Abajo	G	G3	0	0	0
Challhuaco	Arriba	G	G3	0,44	5,29	5,73



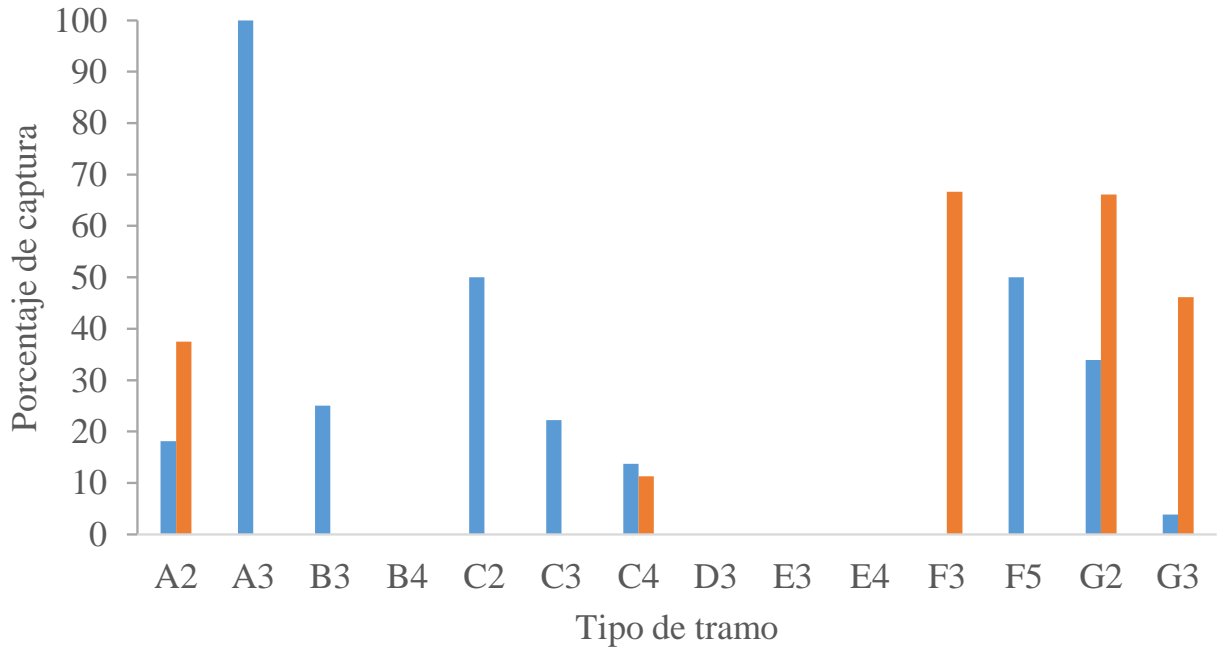


Figura 4.5. Porcentaje de individuos capturados para los dos estadios ontogenéticos de *S. fontinalis*. Barras celestes individuos 0+, barras naranjas individuos ≥ 1

Ninguno de los dos grupos considerados para las tres especies de salmónidos seleccionó un tipo de tramo en particular (Tabla 4.4). Sin embargo, los distintos grupos de las diferentes especies mostraron preferencias por ciertas variables de hábitat del nivel III. Se encontró una asociación positiva entre la captura de individuos 0+ de trucha arco iris y la proporción de pozones, mientras que para este mismo grupo la abundancia disminuyó ante incrementos en la temperatura del agua (Tabla 4.5). Las densidades de los peces ≥ 1 aumentaron con la distancia al lago, la conductividad y la densidad de macroinvertebrados (Tabla 4.5a). Los individuos 0+ de trucha marrón fueron más abundantes en tramos con mayor temperatura, y los ≥ 1 lo fueron no solo en tramos de mayor temperatura, sino también en tramos con mayor conductividad y biomasa de bentos (Tabla 4.5 b). Las truchas de arroyo ≥ 1 solo tuvieron correlación positiva con la conductividad (Tabla 4.5 c).



Para las tres especies las altas densidades de los individuos 0+ coincidieron con altas densidades de individuos ≥ 1 (Tabla 4.5). Además, altas densidades de individuos ≥ 1 de trucha de arroyo correlacionaron positivamente con altas densidades de trucha arco iris del mismo grupo. Por último, las densidades de *S.trutta* 0+ fueron menores en tramos con altas densidades de *O.mykiss* de los dos grupos (Tabla 4.5a).

Tabla 4.4. Resultados del análisis no paramétrico de Kruskal Wallis para ver diferencias por tipo de tramo para cada especie y grupo ontogenético.

Especie	0+			≥ 1		
	H	n	p-valor	H	n	p-valor
<i>O. mykiss</i>	10	33	0,39	9,16	33	0,52
<i>S. trutta</i>	8,57	22	0,38	8,05	22	0,43
<i>S. fontinalis</i>	10,74	40	0,63	14	40	0,31



Tabla 4.5. Análisis de correlación de Spearman Rank para cada grupo ontogenético (0+ y ≥ 1) para las tres especies en relación a las variables de hábitat (nivel III). Solo se muestran las correlaciones significativas ($p < 0,05$).

a)

	n	Spearman R	t(N-2)	p-valor
<i>O. mykiss</i> 0+				
Densidad de ≥ 1	40	0,68	5,66	0,0001
Proporción pozones	40	0,33	2,13	0,039
Temperatura	40	-0,37	-2,45	0,02
<i>S. trutta</i> 0+				
	40	-0,43	-2,92	0,006
<i>O. mykiss</i> ≥ 1				
Distancia al lago	40	0,38	2,54	0,015
Conductividad	40	0,50	3,56	0,001
Macroinvertebrados	36	0,57	4,04	0,0001
<i>S. trutta</i> 0+	40	-0,40	-2,66	0,011

b)

	n	Spearman R	t(N-2)	p-valor
<i>S. trutta</i> 0+				
Densidad de ≥ 1	40	0,68	5,84	0,0001
Temperatura	40	0,42	2,85	0,006
<i>O. mykiss</i> 0+	40	-0,43	-2,92	0,006
<i>O. mykiss</i> ≥ 1	40	-0,40	-2,66	0,011
<i>S. trutta</i> ≥ 1				
Temperatura	40	0,37	2,46	0,02
Conductividad	40	0,43	2,92	0,005
Macroinvertebrados	36	0,34	2,08	0,04

c)

	n	Spearman R	t(N-2)	p-valor
<i>S. fontinalis</i> 0+				
Densidad de ≥ 1	40	0,35	2,33	0,02
<i>S. fontinalis</i> ≥ 1				
Conductividad	15	0,58	2,53	0,03
<i>O. mykiss</i> ≥ 1	40	0,35	2,31	0,03



4.4 Discusión

Las tres especies de salmónidos tienen una forma particular de relacionarse con el ambiente y presentan adaptaciones fisiológicas que les permiten ocupar diferentes tipos de hábitat a lo largo de su vida. En este capítulo, no se encontró una selección de un tipo de tramo de Rosgen en particular por parte de ninguno de los dos grupos ontogenéticos (0+ y ≥ 1). Esto significó que para las tres especies la captura de los dos grupos no se vio afectada significativamente por las variables geomorfológicas que definen los tipos de tramo en los niveles I y II. Esta falta de preferencia fue más evidente para la trucha arco iris y la marrón que se encontraron presentes en casi todos o todos los tipos de tramo a los que tuvieron acceso. Al igual que en el capítulo 3, la escala de tramo parece no tener suficiente resolución como para describir la estructura del hábitat de los grupos considerados, dado que exhiben preferencias de hábitat a una escala menor que la del tipo de tramo analizado. En este sentido, una escala menor sería la de microhábitat, que es generalmente descripta a través del uso de variables medidas en lugares puntuales. Entre estas variables se encuentran la temperatura, profundidad del tramo, productividad y velocidad de corriente, entre otras (e.g. Moyle y Baltz 1985, Grossman y Freeman 1987, Bozek y Rahel 1991).

En esta tesis el nivel III de clasificación propuesto en el capítulo 3, ajustó la escala de trabajo, y a este nivel, si se vieron variaciones en el uso de hábitat para los grupos diferenciados por especie. De las variables consideradas en el nivel III, la temperatura fue un factor muy importante en la dominancia de dos de las especies en la comunidad. En las capturas la influencia de este factor quedó evidenciada en las correlaciones antagónicas entre esta variable y las abundancias de las dos especies más numerosas. Solo las truchas arco iris 0+ presentaron capturas importantes en ambientes con temperaturas más bajas, mientras que



para las truchas marrones ambos grupos, tuvieron capturas altas a mayores temperaturas. La temperatura del agua influye sobre el metabolismo, comportamiento, y mortalidad de peces (Mihursky y Kennedy 1967). Particularmente, los salmónidos son peces de agua fría con requerimientos de temperatura bien definidos durante la cría. Durante la incubación esta variable afecta la tasa a la cual los embriones y alevinos se desarrollan y la supervivencia de los peces jóvenes. En general, mientras más altas son las temperaturas (dentro de un rango aceptable), más rápida es la tasa de desarrollo y más corto el periodo de incubación, el tiempo de emergencia y el periodo de residencia en un arroyo (Jobling 1995). En general, la temperatura del agua en verano registrada en todos los tramos no excedió los rangos de preferencia y de crecimiento óptimo para ninguna de las tres especies (Raleigh et al. 1984). A pesar de esto, la temperatura pareció ser un factor clave en la distribución de los salmónidos en los arroyos, permitiéndoles una segregación tanto local como regional (Capítulo 2). Resultados semejantes en relación a la temperatura han sido citados por Quiroga (2014) para juveniles de trucha arco iris en las partes altas del río Santa Cruz.

Si sólo la temperatura fuese el factor determinante de la abundancia de las especies estudiadas la trucha marrón dominaría en todos los tramos del Este (donde las temperaturas tienden a ser mayores). Sin embargo, la trucha arco iris también fue numerosa en tramos del Este, e incluso dominó en algunos cuerpos de agua. Por lo tanto, como se vio en los capítulos anteriores, además del hábitat térmico, otros factores están actuando sobre los dos grupos ontogenéticos. Entre estos factores, la heterogeneidad del hábitat y la existencia de parches debido a la variación en la composición y arreglo de los sustratos disponibles han sido mencionados como determinantes de la distribución de los peces (Petty y Grossman 1996, Dixon y Vokoun 2009). Estos hábitats más heterogéneos ubicados, en general, a mayores



distancias del lago presentaron una mayor estructuración ambiental definida a través de la cantidad de restos de madera, cobertura vegetal (sombra) y proporción de pozones entre otros (Capítulo 3). En particular, como se vio para los individuos 0+ de trucha arco iris, los pozones podrían servir de refugio a peces de menor tamaño, amortiguar las variaciones del caudal durante el año y minimizar el riesgo por depredación (Werner y Hall 1988).

Los salmónidos son depredadores visuales que seleccionan sus presas en base al tamaño, abundancia y color (Ware 1972, Wankowski y Thorpe 1979, Nislow et al. 1998), presentando cambios tróficos a lo largo de su existencia (Scott y Crossman 1974, Macchi et al. 1999, Juncos et al. 2015). En los arroyos del Este se ha observado mayor biomasa y diversidad de organismos del macrozoobentos, destacándose en ellos la presencia de distintas especies de decápodos (*Aeglas* sp. y *Samastacus* sp.) (Lallement et al. 2014). Es posible que esta mayor biomasa y diversidad de bentos facilite que las truchas marrones y arco íris mayores a un año permanezcan más tiempo en estos arroyos. Esto quedó evidenciado en las altas correlaciones entre individuos mayores a un año de ambas especies y la abundancia de bentos (Tabla 4.5).

La baja numerosidad en las capturas de *S. fontinalis* hace difícil la interpretación de los resultados. Sin embargo, la captura de individuos ≥ 1 de esta especie aumentó en tramos con mayor conductividad al igual que los otros dos salmónidos. Si bien este parámetro puede incrementar la eficiencia del equipo de pesca eléctrica (Gatz et al. 1987), es sabido que valores altos de conductividad son buenos indicadores de productividad en los arroyos de la cuenca (Mauad 2013). Por lo que es posible inferir que las mayores capturas se deban a una mayor productividad del cuerpo de agua y no a un error de muestreo. En conclusión, los tramos más productivos favorecen la permanencia de individuos ≥ 1 de las tres especies de



salmónidos. Pero a pesar de ello los resultados parecen indicar que existen al menos dos estrategias diferentes: 1) la de la trucha arco iris, que parece migrar tempranamente al lago (i.e. la captura de 0+ fue abundante en todos los tipos de tramos); 2) la de la trucha marrón y posiblemente de arroyo, que en condiciones más favorables tienden a permanecer más tiempo en el arroyo.

Las relaciones interespecificas parecieron jugar un rol importante en ambos grupos de edades para las truchas arco iris y marrón. En este trabajo, se encontró una relación negativa entre la abundancia de las truchas marrones 0+ y la abundancia de las truchas arco iris de ambos grupos. Estas diferencias podrían deberse a la existencia de una segregación de tipo interactiva, donde una especie es dominante y excluye a las subordinadas de los hábitats preferidos (Nilson 1967, Reeves et al. 1998). En este sentido, se sabe que para los salmónidos existe una relación jerárquica donde los individuos más grandes excluyen a los más chicos de los mejores hábitats (Gatz et al. 1987) y particularmente, que la trucha marrón es más agresiva que las otras dos especies (Mills 1971). Por lo tanto, si este fuera el caso, serían esperables correlaciones negativas también entre los individuos ≥ 1 de trucha marrón y los de trucha arco iris. Sin embargo, estas correlaciones no se vieron, posiblemente porque exista una segregación de tipo selectiva (Nilson 1967). Las tres especies de salmónidos estudiadas utilizan de forma similar los ambientes de desove y cría (Cucherrousset et al. 2008), por lo tanto, las diferencias entre las variables de hábitat a menor escala, podrían ser las que estén determinando la composición actual de la comunidad de peces de los arroyos tributarios en la cuenca del Limay Superior.

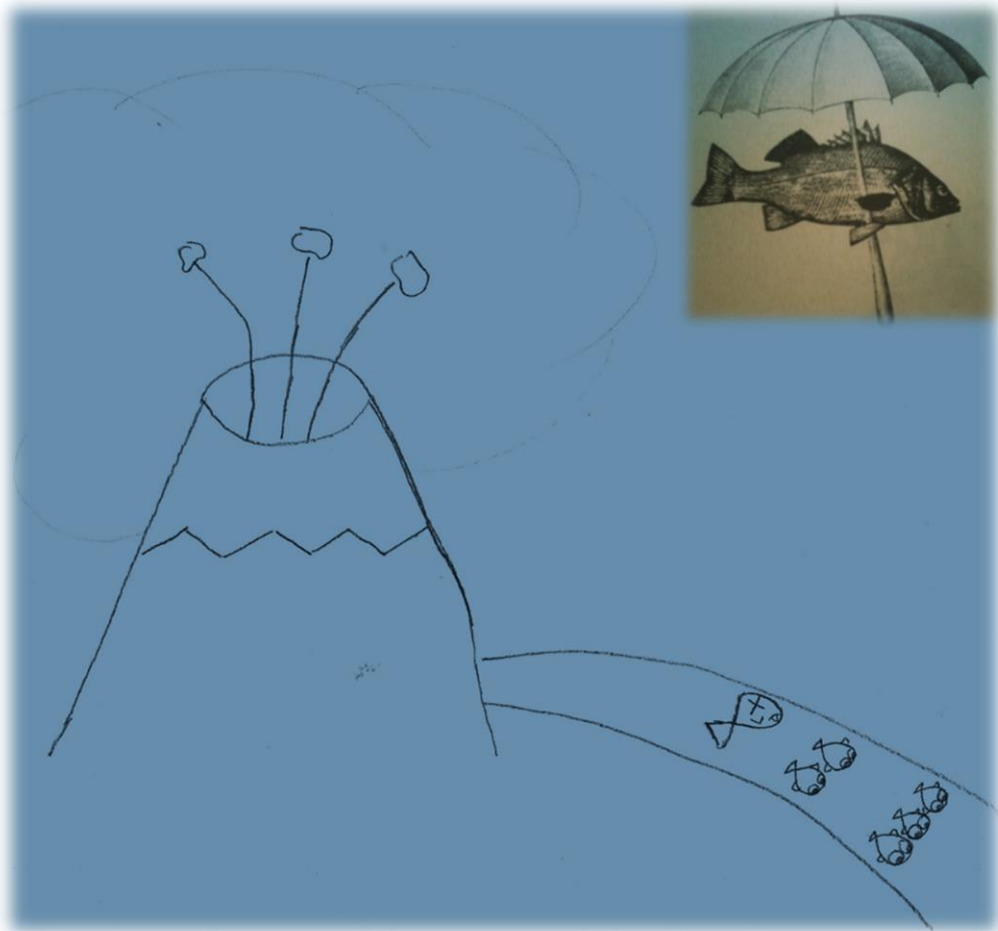
Hasta acá se estableció que existe una fuerte relación entre las características de las cuencas, los tipos de tramo y la calidad del hábitat debido a la jerarquía que presentan los



sistemas lóticos. En relación a esta jerarquía espacial y ambiental las especies modifican el uso que hacen de ellos y por ende la conformación de los ensambles también es variable. Sin embargo, la ocurrencia de disturbios naturales en las cuencas tales como; las inundaciones, sequías extremas, incendios forestales o erupciones volcánicas pueden producir eventos de mortalidad masiva que alteren a las comunidades en estos sistemas. En este sentido, en el capítulo 5 se estudiará el efecto producido por una erupción volcánica sobre las variables a nivel de hábitat y como estos afectan a las comunidades biológicas.



CAPÍTULO 5



**MODIFICACIONES A NIVEL DE TRAMO;
ERUPCIÓN DEL COMPLEJO PUYEHUE
CORDÓN CAULLE**

Alicia miró alrededor suyo con gran sorpresa,-Pero ¿cómo? ¡Sí parece que hemos estado bajo este árbol todo el tiempo! ¡Todo está igual que antes!-¡Pues claro que sí! -convino la Reina-. Y, ¿cómo si no?
-Bueno, lo que es en mi país -aclaró Alicia, jadeando aún bastante, cuando se corre tan rápido como lo hemos estado haciendo y durante algún tiempo, se suele llegar a alguna otra parte... -¡Un país bastante lento! -replicó la Reina-. Lo que es aquí, como ves, hace falta correr todo cuanto una pueda para permanecer en el mismo sitio. Si se quiere llegar a otra parte hay que correr por lo menos dos veces más rápido.
L. Carrol (1865), Alicia en el país de las Maravillas.

5.1 Introducción

Los disturbios son componentes importantes en la dinámica de los procesos ambientales (White y Pickett 1985). Su ocurrencia puede alterar la disponibilidad de sustrato, estructurar las comunidades y alterar la heterogeneidad espacial y temporal de los organismos, comunidades y poblaciones (Sousa 1984, White y Pickett 1985). Eventos como incendios, tormentas, erupciones volcánicas, inundaciones, sequías y huracanes pueden actuar como agentes físicos de disturbio y modificar la diversidad espacial del paisaje. Dentro de estos eventos, las erupciones volcánicas tienen numerosos efectos a distintas escalas espaciales (Annen y Wagner 2003, Martin et al. 2009) y temporales dependiendo de la composición del material eyectado, tamaño, duración del periodo de sedimentación e intensidad del fenómeno. Mientras que los flujos piroclásticos pueden cubrir cientos de km² (Annen y Wagner 2003), las fracciones más livianas, como las cenizas, pueden ser dispersadas a miles de Km² y permanecer suspendidas en el aire durante mucho tiempo (Martin et al. 2009, Ruggieri et al. 2012).

Si bien estos eventos han sido poco estudiados debido a su baja ocurrencia, al poco poder predictivo que hay sobre ellos, a la dificultad de replicarlos y a la escasa posibilidad de realizar monitoreos a largo plazo, se sabe que cada hábitat impactado proporciona una amplia variedad de condiciones ambientales y con ello un abanico de posibles respuestas por parte de los organismos afectados (Death et al. 2003). Estas respuestas parecen estar



vinculadas con las historias de vida, los mecanismos de recolonización y las estrategias de dispersión de los mismos (Dale et al. 2005, Marske et al. 2007, Miserendino et al. 2012). En ambientes terrestres se han visto interrupciones en las interacciones biológicas (Chaneton et al. 2014, Morales et al. 2014), en la disponibilidad de refugios a partir de los cuales recolonizar ambientes (del Moral y Eckert 2005) y cambios en las abundancias de distintos grupos de organismos (Edwards et al. 1986, Ghermandi y Gonzales 2014, Pirk 2014, Ruggiero y Werenkraut 2014). Por otro lado, en ambientes acuáticos se han descrito en peces efectos a nivel de comportamiento (Whitmann et al. 1982), sobre el estado fisiológico (Newcomb y Flagg 1983, Redding et al. 1987) y daños en tejidos (PROEVO 2012). Vinculados a estos fenómenos se han registrado, además, cambios en el hábitat (Dorava y Milner 1999), disponibilidad de alimento (Collier 2002) y refugio (Naiman y Bilby 1998). La inestabilidad ambiental que sigue a eventos de esta naturaleza se relaciona fuertemente con un incremento en los procesos de sedimentación, movimientos de suelo, cambios en la turbidez y modificación de los canales que alteran patrones de drenaje y flujo de agua (Jowett y Duncan 1990, Fausch y Bramblett 1991, Dorava y Milner 1999, Bisson et al. 2005).

La región sur de los Andes (36°- 44° S 72° W) tiene aproximadamente unos 50 volcanes activos que han sido desde los comienzos geológicos, responsables de la estructuración de las comunidades en la región (Ruzzante y Rabassa 2011). Efectos tanto sobre ambientes acuáticos como terrestres han sido históricamente reportados para varias zonas, entre ellas Caviahue y Copahue, cuyas inusuales condiciones ambientales han brindado la oportunidad de estudiar el efecto de estos eventos a varias escalas (Geller et al. 2006, Pedrozo et al. 2008, Varekamp et al. 2009). Por otro lado, las erupciones de los volcanes Hudson (1991) y Chaiten (2008) dieron lugar a una serie de trabajos complementarios sobre los efectos de este tipo de disturbio. Inbar et al. (1995)



describieron las características físicas y químicas de la ceniza eyectada por el volcán Hudson y sus efectos en los alrededores. Las consecuencias geológicas, físico químicas y ambientales de la erupción del Chaitén fueron estudiadas por Romero (2011), Durant et al. (2012) y Pallister et al. (2010) respectivamente. Efectos de esta erupción sobre los macroinvertebrados también fueron reportados en los trabajos de Miserendino et al. (2012) y Brand y Miserendino (2014).

El 4 de junio de 2011 el Complejo Volcánico Puyehue – Cordón Caulle, localizado en Chile ($40^{\circ} 32'$ Latitud Sur y $72^{\circ} 7'$ Longitud Oeste), experimentó una erupción de fisura permaneciendo activa hasta julio de 2012, eyectando durante el primer día 950 millones de toneladas de ceniza hacia la atmósfera y depositando aproximadamente unas 65 toneladas por hectárea de material volcánico. La nube de ceniza de unos 14 km de altura dispersó material de granulometría decreciente al aumentar la distancia desde el cráter. Debido a la predominancia de vientos del cuadrante Oeste, la fracción más liviana fue arrastrada por el viento y 24 millones de hectáreas de la Patagonia Argentina fueron cubiertas por ceniza de forma diferencial, localizándose hacia el Oeste los mayores depósitos (en cantidad y granulometría), afectando tanto a las comunidades terrestres (Buteler et al. 2011, Masciocchi et al. 2013) como a las acuáticas (Lallement et al. 2014, 2016, Modenutti et al. 2013, Wolinski et al. 2013). En este contexto, la mayoría de los trabajos han estado focalizados sobre las modificaciones en ambientes terrestres de estepa (Buteler et al. 2011, Elizalde 2014, Morales et al. 2014, Pirk 2014), habiéndose registrado efectos a nivel de población (Cabezas Cartes et al. 2014), comunidad (Chaneton et al. 2014) y de trama trófica (Martinez et al. 2013). En ambientes acuáticos, los estudios sobre la erupción del Puyehue se limitan a cambios en las comunidades del zooplancton (Wolinski et al. 2013, Balseiro et al. 2014), los nutrientes (Modenutti et al. 2013) y el bentos (Lallement et al. 2014).



Varios autores han señalado la importancia potencial que pueden haber tenido los procesos geomorfológicos, el cambio climático, la introducción de especies y los impactos antrópicos en la estructuración de ensamblajes de peces patagónicos (Pascual et al. 2007, Aigo et al. 2008, Ruzzante et al. 2011, Cussac et al. 2016). De hecho en los capítulos anteriores, se vio que la existencia de una jerarquía en la organización espacial de las variables ambientales que influyen sobre la distribución y abundancia de las comunidades biológicas, hace compleja la interpretación de los procesos y sus efectos sobre las mismas. Sin embargo, ningún trabajo hasta la fecha ha evaluado el rol de las erupciones volcánicas en la estructuración de los ensamblajes de peces.

5.1.1 Hipótesis y Predicciones

Hipótesis 1: El grado de alteración del ensamblaje de peces dependerá de la variación en las características del hábitat relacionadas con la magnitud del evento volcánico y la distancia al punto de emisión de ceniza.

Predicción 1: Los arroyos más alterados ambientalmente (más cercanos al punto de emisión) presentarán diferencias tanto en la abundancia como en la estructura de los ensamblajes de peces.

Hipótesis 2: La aparición de fenómenos de recuperación de los ensamblajes de peces en un arroyo particular hacia la condición previa al evento volcánico dependerá del retorno de las variables ambientales hacia la condición inicial.

Predicción 2: La recuperación será más lenta y menos evidente en los arroyos más afectados por el volcán.

5.1.2. Objetivo general

Analizar las modificaciones del hábitat para establecer como los ensamblajes de peces responden luego de una erupción volcánica, tanto en relación con la cercanía al volcán como a través del tiempo.



5.1.3. Objetivos específicos:

- Establecer el grado de impacto sobre las características ambientales y físico-químicas de una serie de arroyos localizados a lo largo del gradiente ambiental de depositación de ceniza.
- Comparar los ensambles de peces de los arroyos muestreados previamente al evento volcánico con los ensambles post evento.

5.2. Materiales y Métodos

5.2.1. Área de Estudio

El complejo volcánico Puyehue Cordón-Caulle se encuentra localizado en el vecino país de Chile, en una región donde al menos 10 volcanes han mostrado en los últimos años algún tipo de actividad (Vigliano et al. 2011) afectando las cuencas hidrográficas bajo su área de influencia (Villarosa et al. 2006). En el último siglo este complejo volcánico registró erupciones durante los años: 1914, 1919, 1921–1922, 1929, 1934, 1960, 1990 (Lara et al. 2006) y 2011 (Gaitán et al. 2011). La lluvia de ceniza de este último evento eruptivo afectó la cuenca del río Limay. Debido al efecto de sombra que tiene la cordillera de los Andes sobre la región, al gran tamaño de la cuenca de drenaje (6980 km²) y a la predominancia de los vientos del Oeste la mayor parte de las subcuencas que drenan al Nahuel Huapi fueron poco afectadas por la acumulación de ceniza. Sin embargo, el sector Norte de la cuenca mostró un gradiente de depositación donde un pequeño número de arroyos (menos del 6%), ubicados hacia el Oeste fueron fuertemente afectados por una gruesa capa de ceniza que disminuyó hacia el Este (Figura 5.1).

5.2.2. Selección y Caracterización de arroyos

Con el objetivo de evaluar el impacto producido por la erupción y los cambios en las variables bióticas y abióticas a través del tiempo, se examinaron datos disponibles previos a la erupción de algunos arroyos de la zona y se compararon con datos de



muestreos post erupción. Se seleccionaron siete arroyos en función de su localización a lo largo del gradiente de depositación de ceniza (Figura 5.1). De estos arroyos, para el Acantuco, Estacada, Ragintuco, Casa de Piedra y Castilla los datos provenían de muestreos exploratorios realizados durante el verano de 2007. Los datos del arroyo Chacabuco fueron extraídos del trabajo de Lippolt (2004) y se incorporó el arroyo Huemul, para el cual no existían datos previos, con el fin de tener mejor representado el gradiente de depositación de ceniza. Los atributos de las cuencas y tramos utilizados para caracterizar los sitios fueron obtenidos mediante muestreos a campo o generados a partir de modelos de elevación digital de la NASA Shuttle Radar Topography Mission para topografía (SRTM) (Tabla 5.1).



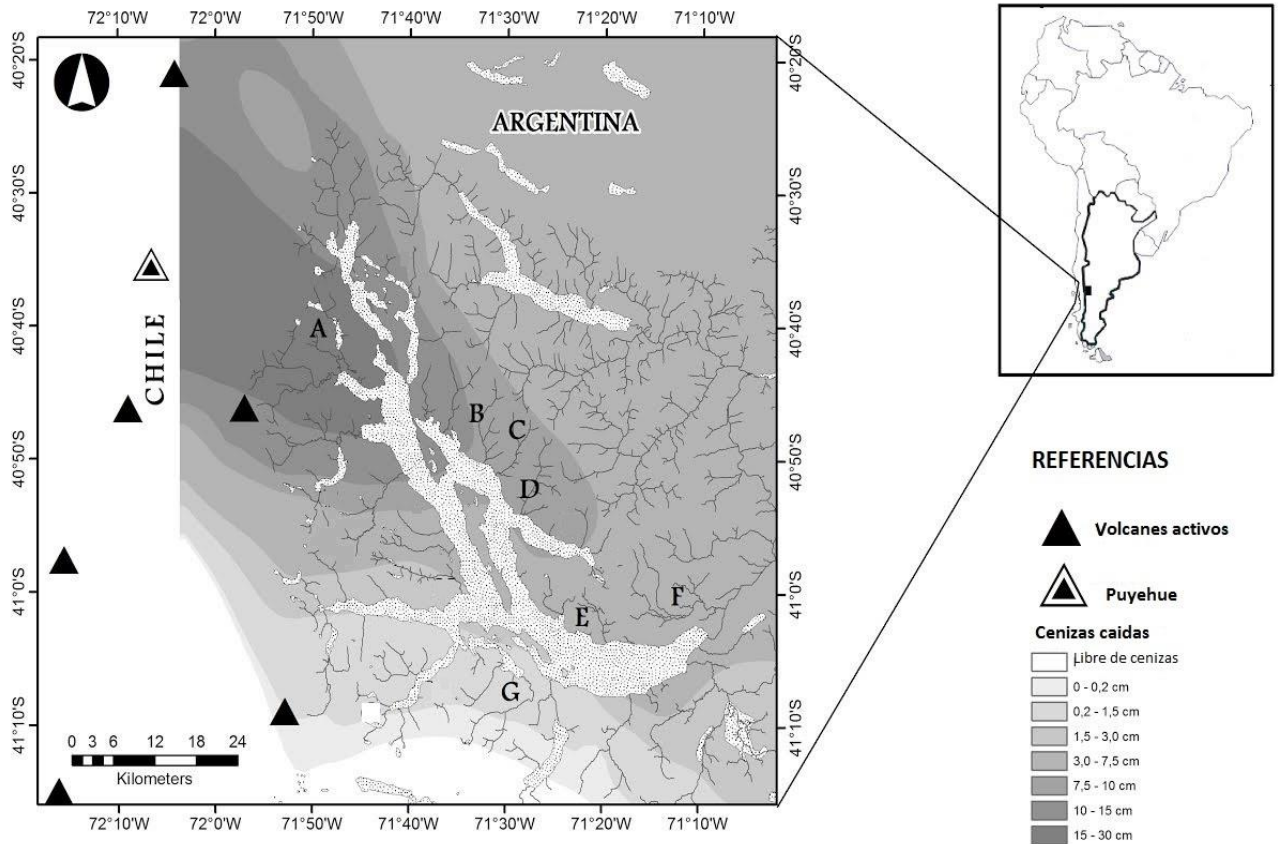


Figura 5.1. Distribución de los arroyos muestreados; A. Acantuco, B. Estacada, C. Ragintuco, D. Huemul, E. Castilla, F. Chacabuco y G. Casa de Piedra, y profundidad de la capa de ceniza depositada (cm) a lo largo del gradiente ambiental (Gaitán et al. 2011).



Tabla 5.1. Caracterización de las subcuencas de drenaje estudiadas a lo largo del gradiente de depositación de cenizas.

Arroyo	Acantuco	Estacada	Ragintuco	Huemul	Castilla	Chacabuco	Casa de Piedra
Distancia al Volcán (km)	30,00	56,16	58,94	64,02	83,82	95,43	79,98
Área de la Cuenca (km ²)	18,25	48,35	39,74	50,39	25,21	134,93	56,01
Pendiente del canal principal (%)	42	62	46	42	9	24	41
Orden de Arroyo	2	3	2	3	3	3	3
Velocidad de corriente (m/s)	0,250	0,332	0,405	0,345	0,14	0,22	0,21
Precipitación media anual (mm)	2733,68	1858,47	1995,03	1959	1572,76	1400	2058,93
Orientación de la Cuenca	O-E	N-S	N-S	N-S	N-S	O-E	S-O
Ceniza acumulada inicialmente (cm)	15-30	7,5-10	7,5-10	7,5-10	3,0-5,0	3,0-5,0	0,5-1,5



Los muestreos post erupción de variables abióticas y bióticas tuvieron lugar 8, 19 y 30 meses luego de la erupción, durante los meses de verano. Los tramos utilizados como segmentos respuesta (Montgomery y Buffington 1998) para los primeros cinco arroyos fueron los mismos que los utilizados en 2007, y para el Chacabuco los muestreados en 2004. Para seleccionar el tramo respuesta a muestrear en el arroyo Huemul se utilizó el mismo criterio que para los otros seis arroyos. En todos los casos, los tramos presentaban una sucesión de pozones y correderas con riberas estables y sin impacto de actividades antrópicas, tenían alrededor de 100 m de largo y estaban localizados al menos a 200 m de la desembocadura para evitar la influencia del lago.

Para cada fecha y sitio de muestreo se registraron; turbidez (Unidades Nefelométricas=NTU), temperatura (°C), conductividad ajustada por la T° ($\mu\text{S}/\text{cm}$), sólidos totales disueltos (TDS, mg/l) y pH. Estos datos fueron luego comparados con aquellos disponibles de fechas pre -erupción (2004 y 2007) para seis de los siete arroyos muestreados. Para cada tramo de arroyo, se estimó de forma visual, el porcentaje de ceniza depositada (< 2mm de diámetro) en una transecta de unos 2m de ancho perpendicular al flujo de arroyo.

5.2.3 Caracterización del Bentos

Los macroinvertebrados bentónicos han sido considerados, tanto en el corto como en el largo plazo, buenos indicadores de los cambios ambientales a escala local o de paisaje tanto en otras partes del mundo (Bonada et al. 2006, Minshall 1988) como en la región Andina (Mauad 2013). Si bien en esta región este grupo de organismos constituye el principal componente de la dieta de los peces (Macchi et al. 1999, Oscoz et al. 2005, Buria et al. 2007), son pocos los trabajos que la han estudiado (Buria et al. 2007, Mauad 2013). Particularmente, para los siete arroyos seleccionados no existían hasta la fecha datos sobre la comunidad bentónica previos a la erupción del volcán. Por consiguiente,

se estudió la variabilidad de los macroinvertebrados a través del tiempo (8, 19 y 30 meses post erupción) para estos arroyos a lo largo del gradiente de depositación de ceniza.

En cada tramo seleccionado se tomaron cinco muestras de bentos, a lo largo de transectas perpendiculares al flujo del arroyo, ubicadas sobre correderas, utilizando una red surber de 30x30 cm y 200 μm de tamaño de malla. Las muestras fueron preservadas en alcohol etílico al 80% y el material fue separado luego en laboratorio bajo un microscopio binocular (10x). Todos los especímenes fueron identificados a nivel de familia, excepto para las clases Hyrudinea y Oligochaeta.

5.2.4. Caracterización del ensamble de peces

Considerando que las condiciones ambientales pre y post evento fueron diferentes en los momentos en los que se efectuaron las capturas, se realizaron algunos ajustes. La caracterización de los ensambles de peces en los tributarios fue realizada comparando dos tipos de técnicas de conteo. Por un lado, se realizaron conteos mediante la técnica de snorkel en los cinco arroyos muestreados en 2007 y capturas con electropesca en el Chacabuco (en 2004). Los conteos con snorkel fueron realizados debido a la baja conductividad que registró el agua ese verano como para utilizar la pesca eléctrica. Sin embargo, luego de la erupción fueron registrados incrementos en la turbidez del agua debido al aporte de cenizas en suspensión que imposibilitaron el uso de esta técnica de conteo visual, por lo que se utilizó un equipo de pesca eléctrica (Pick-i Fish A400, CENITEC) ajustando el voltaje a los valores de conductividad. Con el objetivo de poder hacer comparables los valores de densidad de peces pre y post erupción, estimada como capturas por unidad de esfuerzo por 100 m^2 (CPUE) se ajustó una curva entre los datos de captura obtenidos mediante las dos técnicas durante 2007. Al no tener una distribución normal, los datos de captura se transformaron utilizando el \log_{10} . Así se obtuvo la ecuación del modelo como $y = 0.779 x + 0.027$ ($R^2 = 0.72$), siendo x las especies de peces



contadas mediante la técnica de snorkel para cada arroyo y reemplazadas en los datos de CPUE (y) (Figura 5.2).

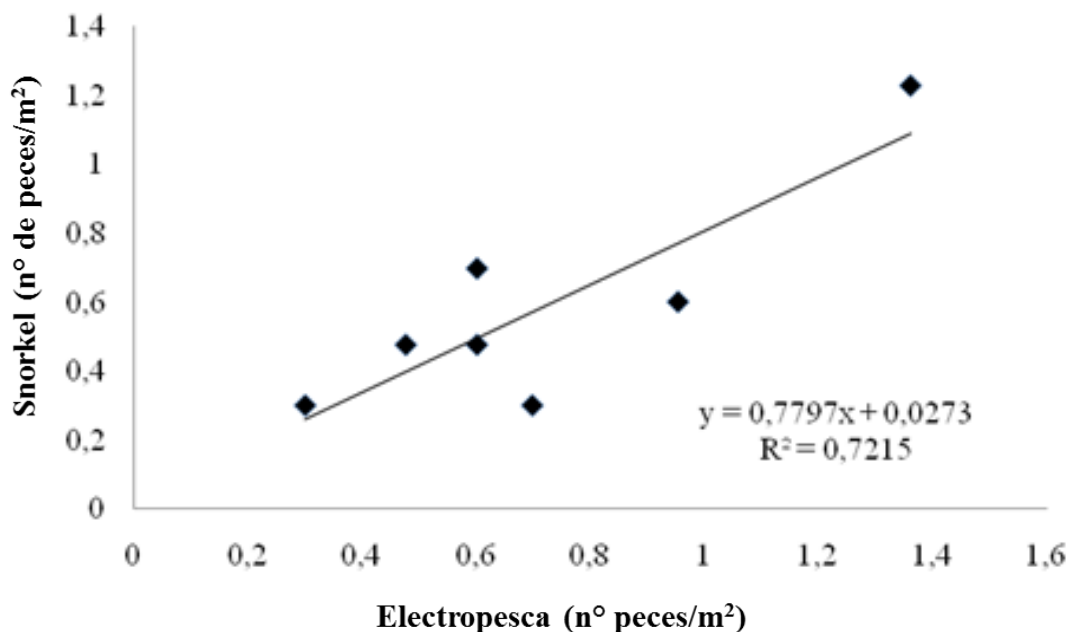


Figura 5.2. Curva de ajuste entre las dos técnicas de conteo. Total de peces capturados por electropesca (N° peces/m²) y conteo mediante snorkel (N° peces/m²) realizados en 7 arroyos durante el 2007.

Los peces post-erupción fueron capturados por medio de un equipo de electropesca seteados entre 500 y 1000 volts y colectados con redes de mano con la misma metodología que se utilizó en los otros capítulos. Se identificaron luego a nivel de especie, se pesaron y se midieron. Los datos pre-erupción del Chacabuco fueron extraídos de Lippolt (2004) e incluidos en el análisis. Para evaluar el impacto de la erupción en el reclutamiento de los 0+ (aquellos menores a 60 mm LSt), se identificaron y se contabilizaron aparte de la captura total.



5.2.5. Análisis de Datos

5.2.5.1. Caracterización ambiental

Los cambios ambientales en la zona riparia y las modificaciones de canal fueron evaluados visualmente a través de observaciones *in situ* y a través de imágenes satelitales disponibles en Google Earth para los años 2009-2014. Posibles diferencias entre los datos ambientales y de calidad de agua pre y post erupción fueron evaluadas a través un análisis no paramétrico de Kruskal- Wallis.

5.2.5.2. Comunidad Bentónica

Se registró la densidad total de organismos por fecha de muestreo y sitio, como así también la densidad de Chironómidos, por ser una familia asociada a ambientes con grandes cantidades de sedimentos y utilizada en la evaluación de daño ambiental (Fesl 2002, De Haas et al. 2006). Los miembros de los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera fueron contabilizados para calcular el índice EPT (n° de especímenes pertenecientes a alguno de estos tres órdenes / total de individuos de la muestra), por ser susceptibles a contaminantes ambientales (Carrera y Fierro 2001).

5.2.5.3. Ensamble de peces

La densidad total de peces y por especie fue estimada como captura por unidad de esfuerzo (CPUE) por 100 m². La comparación entre las densidades por fecha fue realizada mediante la utilización de un modelo Antes-Después siguiendo la metodología de Wiens y Parker (1995) y Murphy et al. (1997). Para el análisis de densidad se agruparon los arroyos según la cantidad de ceniza depositada en sus áreas de drenaje dentro de dos categorías de impacto: alta (Acantuco, Estacada y Ragintuco) y baja (Castilla, Casa de Piedra y Chacabuco). Para comparar los cambios en las densidades se excluyeron de las capturas a los individuos 0+ dado que este estadio no había sido incluido en los conteos de capturas pre evento. Luego se utilizó la transformación log, añadiendo una constante



de 0,167 a todas las densidades estimadas para evitar calcular el logaritmo de cero (Mosteller y Tukey 1977). Para cada especie se calculó el cambio en la densidad ocurrido en cada arroyo para cada fecha de muestreo en relación a los datos de base pre -erupción como:

$$\Delta_{im} = \ln \text{densidad (post- erupción)} - \ln \text{densidad (pre -erupción)}, \text{ donde } i = \text{especies y } m \\ = \text{meses desde la erupción.}$$

Para cada especie y nivel de ceniza depositada se realizó un test de Mann- Whitney para evaluar si había diferencias significativas en el cambio sufrido en las densidades entre las fechas pre y post erupción (i.e. 8, 19 y 30 meses desde la erupción). Se consideró que la abundancia total había cambiado (disminuido-incrementado) en cada grupo de arroyos si el cambio promedio en la densidad fue significativamente menor o mayor a cero. Se consideró un nivel de significancia (α) de 0.1 y 0.05.

Variaciones en el reclutamiento a través de las fechas de muestreo se analizaron sobre la base de las capturas de los 0+ (Número de 0+ por 100 m²). Posibles relaciones entre las variables ambientales (STD, Conductividad, Temperatura, Turbidez, pH y cantidad de ceniza) y las capturas (totales, por especie y de juveniles) se exploraron a través de un análisis de correlación de Spearman-Rank.

5.3. Resultados

5.3.1 Caracterización ambiental

En términos generales todos los arroyos fueron caracterizados como de aguas rápidas, saturadas de oxígeno, levemente alcalinas y frías, con baja conductividad y altos valores de turbidez (Tabla 5.2). Los arroyos ubicados en el extremo más Oeste del gradiente climático tendieron a tener mayores flujos de sedimento, fondos con alta proporción de rodados y roca madre y bajos valores de sólidos totales disueltos (STD). Los arroyos localizados hacia el Este del gradiente tuvieron menores velocidades de agua



y altas proporciones de materiales de menor tamaño en sus fondos como guijarros, gravas y arena, como así también valores altos de STD.



Tabla 5.2. Datos ambientales pre (2007) y post erupción (2012-2013), valores porcentuales de la cantidad de ceniza (< 2 mm) en los fondos de los arroyos y parámetros de calidad de agua. STD: Sólidos Totales Disueltos, Turbidez (NTU: unidades nefelométricas). SD: Sin datos, Pre; pre-erupción, 8, 19 y 30 meses después de la erupción.

Arroyo	Ceniza (%)				Conductividad (µS/cm)				pH				STD (mg/l)				Turbidez (NTU)			
	Pre	8	19	30	Pre	8	19	30	Pre	8	19	30	Pre	8	19	30	Pre	8	19	30
Acantuco	8	96	90	60	44,4	74,9	65,7	39,4	7,63	8,35	7,83	7,78	31,9	53,3	41,5	28,0	SD	99,5	4,1	5,1
Estacada	13	60	10	10	46,9	46,4	61,7	55,7	7,37	8,20	8,13	7,87	30,0	23,5	43,2	39,3	SD	44,8	1,1	0,9
Ragintuco	8	60	15	5	*45,3	54,2	56,4	47,7	*7,50	7,94	8,13	7,93	20,0	40,4	40,0	23,8	SD	34,4	2,4	2,4
Huemul	ND	40	39	2	*55,1	60,6	60,5	63,1	*6,85	8,40	7,99	7,75	ND	30,5	43,0	44,9	SD	4,5	2,7	1,3
Castilla	5	10	1	1	75,9	87,8	92,6	89,3	7,52	8,45	8,40	8,04	53,4	62,3	65,8	63,3	SD	1,2	0,7	1,5
Chacabuco	1	1	1	1	+90,5	125,8	135,5	126,2	6,90	8,21	7,85	7,88	65,8	90,8	96,8	82,3	SD	3,4	2,5	0,4
Casa de Piedra	2	10	5	2	*51,3	64,0	53,3	27,3	7,69	8,10	8,06	7,8	30,0	45,4	38,0	19,5	SD	0,6	0,2	0,1
Promedio	6	39,6	23,0	11,6	58,5	73,4	75,1	64,1	7,5	8,2	8,1	7,9	38,5	49,4	52,6	43,0	0,01-2°	26,9	1,9	1,7

* Pedroso et al. 1993

+ Lippolt 2004

° Range of values taken from 7 streams in the area not affected by the volcanic eruption



Según el mapa de depositación de ceniza de Gaitán et al. 2011, la erupción del Puyehue provocó una caída y acumulación diferencial de ceniza sobre la cuenca del río Limay (Figura 5.1). Estas diferencias fueron evidentes tanto en el volumen de material depositado como en el tamaño de partícula caída. De los siete arroyos estudiados, el arroyo Acantuco, fue el más cercano al centro de emisión de cenizas (30 km al Este), teniendo además su eje principal de flujo en dirección noroeste-sureste, lo que coincidió con el eje de caída de ceniza. Sumado a esto, la cuenca presenta una forma de embudo con lo cual los sedimentos se acumulan en la parte más alta y son arrastrados aguas abajo hacia la desembocadura. Esta fue la cuenca que mostró los mayores daños ocasionados por la gran depositación de ceniza (15-30 cm), entre ellos obstrucción y modificación del canal por transporte de sedimentos, arena y madera ocasionados por procesos erosivos de tipo lahares. El incremento de estos eventos de transporte de material llevó a la modificación del canal principal y la apertura de otros nuevos a través del bosque circundante (Figura 5.3a). Como resultado, 19 meses después de la erupción, se observaron grandes extensiones del área ribereña de bosque anegado y con vegetación muerta (Figura 5.3 b y 5.4). Las cuencas Estacada, Ragintuco y Huemul (7,5-10 cm de ceniza depositada) con una orientación predominantemente Norte-Sur y perpendiculares al eje principal del gradiente de depositación de cenizas, tuvieron un nivel de impacto medio (Figura 5.1). Las primeras dos cuencas, tienen perfiles longitudinales más escalonados en sus tramos cercanos a la desembocadura (tipo A de Rosgen), mientras que la última tiene un perfil más cóncavo (tipo D de Rosgen) en la unión con el Nahuel Huapi. En general estas tres cuencas no mostraron grandes modificaciones de canal, sin embargo, se observaron eventos de transporte y resuspensión de ceniza durante el periodo de estudio. Los arroyos Castilla (tramo tipo G de Rosgen) y Chacabuco (tramo tipo C de Rosgen) (1,5- 3,0 cm de ceniza depositada) con poca pendiente y cuyas cuencas



están orientadas, de Norte a Sur y de Oeste a Este, respectivamente no experimentaron modificaciones de canal. Lo mismo ocurrió con el arroyo Casa de Piedra (tramo tipo F de Rosgen) en el extremo Este del gradiente (0,2-1,5 cm de ceniza depositada) con la mayor parte de su cuenca con una orientación Suroeste a Noreste.

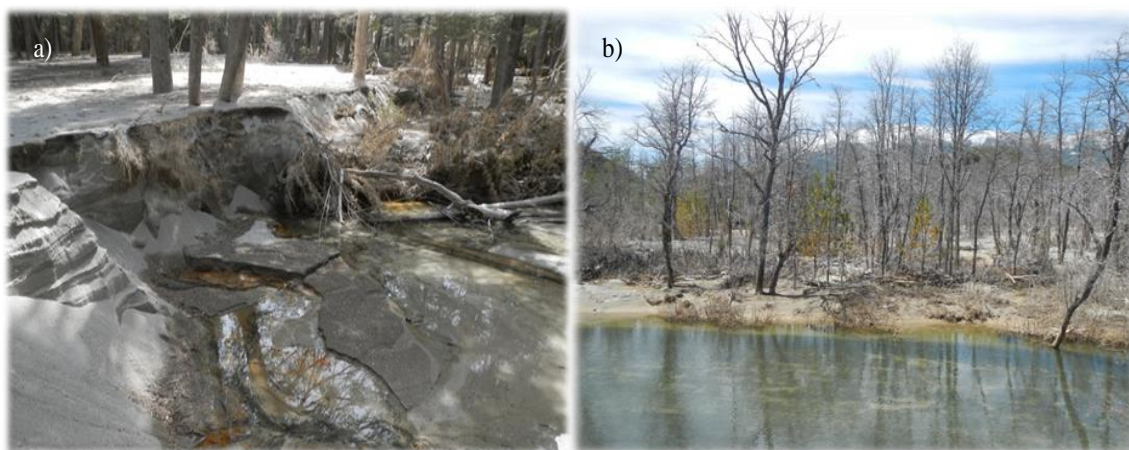


Figura 5. 3. a. Desactivación del canal principal en el arroyo Acantuco debido a la gran cantidad de ceniza depositada, Octubre 2011. **b.** Vegetación riparia muerta en la zona de la desembocadura del arroyo Acantuco a los 30 meses de la erupción del volcán.

Ocho meses después de la erupción, los valores de pH fueron significativamente más altos que aquellos registrados en fechas pre-erupción (KW; $n=21$, $X^2=19,33$; $p<0,0001$). Los valores de conductividad y STD aunque subieron un poco después de la erupción, no difirieron significativamente (Tabla 5.2). A pesar de que no existían datos de turbidez para antes de la erupción, esta variable pareció ser la más sensible, con valores de NTU que decrecieron marcadamente a lo largo del gradiente (O-E) y a través del tiempo (desde los 8 a los 19 meses). Para los 30 meses, todos los valores de turbidez se aproximaron a los valores normales registrados para arroyos no afectados de la zona (0,01-2 NTU). La cantidad de ceniza depositada sobre el sustrato (partículas < 2 mm) varió a lo largo del tiempo (Tabla 5.2). En general, todas las variables disminuyeron sus valores a lo largo del período de estudio. El arroyo Acantuco, que presentó grandes modificaciones de canal, retuvo grandes cantidades de ceniza sobre su lecho, conservando



un 96 % de su fondo con arena, incluso 30 meses después de la erupción. Ocho meses después, los canales de los arroyos Ragintuco, Estacada y Huemul tuvieron acumulaciones de ceniza que llegaban al 60-40% decreciendo luego a valores menores al 5%. En los arroyos Castilla, Chacabuco y Casa de Piedra no se produjeron grandes acumulaciones de ceniza y los valores en el sustrato no excedieron el 10%. Procesos de resuspensión, transporte y resedimentación fueron observados durante todo el periodo de estudio, principalmente en los arroyos del Oeste.



Figura 5.4.Alteraciones en el cauce principal y zona riparia del Acantuco. Enero 2012 (a) (8 meses después de la erupción) se muestra la acumulación de ceniza y anegamiento en una porción de la subcuenca y Enero 2013(b) (19 meses después de la erupción) Con rojo se delimitan las zonas con vegetación muerta por anegamiento.

5.3.2. Caracterización del Bentos

Se recolectaron un total de 1518 especímenes pertenecientes a 31 taxa de macroinvertebrados. Las muestras de Chacabuco y Casa de Piedra pertenecientes a los ocho meses fueron descartadas debido a problemas de conservación. Las densidades por arroyo y fecha variaron ampliamente (Figura 5.5), registrándose en todos los sitios las



densidades más altas en las muestras de la primera fecha de muestreo (8 meses) decreciendo en las fechas subsiguientes.

La densidad de Chironomidos fue excesivamente alta 8 meses después de la erupción del volcán en aquellos arroyos más cercanos, con valores altos de turbidez y ceniza sobre el sustrato, variando entre 33 y 100% de la densidad total de macroinvertebrados. Estas densidades disminuyeron rápidamente en las fechas posteriores, especialmente en los arroyos más alejados del volcán (Castilla, Chacabuco y Casa de Piedra, Figura 5.5 B). En arroyos cercanos al volcán, el índice EPT fue inicialmente bajo, incrementando en fechas posteriores (Figura 5.5 C). El arroyo Castilla pareció no haber sido afectado por la erupción, mostrando altos valores de densidad total de macroinvertebrados e índice EPT, como así también bajos valores de densidad de la familia Chironomidae (Figura 5.5). En estos arroyos ubicados más hacia el este, los valores de densidad total de macroinvertebrados y los valores de EPT estuvieron vinculados con altos valores de conductividad y STD (Figura 5.5).



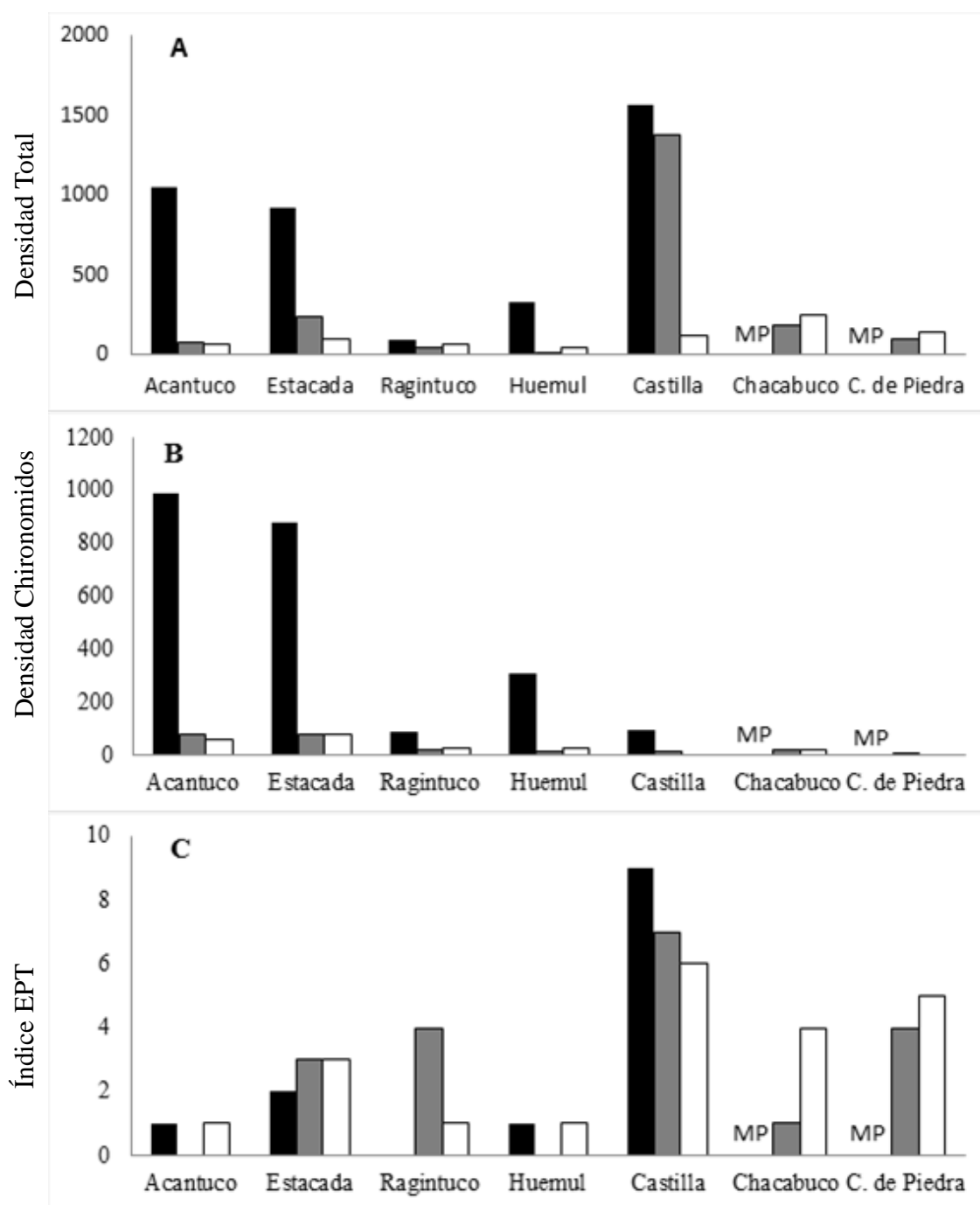


Figura 5.5. Densidad de macroinvertebrados (n° individuos/ m²). A) Densidad Total, B) Densidad de Chironomidos C) Índice EPT; 8 (barras negras), 19 (barras grises) and 30 (barras blancas) meses después de la erupción. MP: Muestra perdida.

5.3.3. Caracterización del Ensamble de Peces

El análisis de datos pre y post erupción (Tabla 5.3) mostró que las tres especies de salmónidos estuvieron presentes en los arroyos muestreados. Coherentemente con lo mencionado en el capítulo 2 no se encontraron especies de peces nativos en ninguno de



los sitios ni fechas de muestreo. Los muestreos de base evidenciaron que existió una variación entre la captura de las distintas cuencas. En estos siete arroyos particularmente, los ensambles estuvieron compuestos por uno, dos o tres especies. La densidad total por arroyo pre-erupción mostró dos patrones distintivos; los tres arroyos ubicados más hacia el Oeste tuvieron densidades menores que los ubicados hacia el este (Figura 5.6). La especie más ampliamente distribuida fue la trucha arco iris, que dominó en todos los arroyos excepto el Chacabuco y el Castilla, donde la trucha marrón fue la especie más abundante. La trucha marrón fue la segunda especie en orden de importancia, siendo la trucha de arroyo la menos abundante.



Tabla 5.3. Densidad total y de ejemplares 0+ (N° de peces /100 m²) en los arroyos muestreados antes y 8, 19 y 30 meses después de la erupción. O.m= trucha arcoíris, S.t.= trucha marrón, S.f.=trucha de arroyo, DN = Datos no disponibles.

	Pre/Post	Densidad Total			Densidad 0+		
		O.m	S.t	S.f	O.m	S.t	S.f
Acantuco	Pre	4.14	2.48	0,29	DN	DN	DN
	8	0,3	0,15	0	0	0	0
	19	5,2	0,52	0,43	2,43	0,09	0
	30	2,29	0,53	0,04	0,49	0,22	0
Estacada	Pre	1,82	0,21	0,07	DN	DN	DN
	8	0,36	0	0	0	0	0
	19	4,32	0	1,32	3,18	0	0
	30	2,95	0	0	0,34	0	0
Ragintuco	Pre	9,53	0	0	DN	DN	DN
	8	0,15	0	0	0,15	0	0
	19	0,53	0	0	0,27	0	0
	30	1,69	0	0	0,12	0	0
Castilla	Pre	3,87	17,17	0,17	DN	DN	DN
	8	15,67	3,38	0	10,45	2	0
	19	41,91	16,91	0	30,88	6,62	0
	30	14,62	45,18	0	9,3	10,63	0
Chacabuco	Pre	0,62	6	0	DN	DN	DN
	8	14,02	26,52	0	7,95	11,36	0
	19	7,82	23,15	0	2,28	8,15	0
	30	13,33	53,33	0	7,92	27,5	0
Casa de Piedra	Pre	12,1	0	0,63	DN	DN	DN
	8	5,05	0	0,07	3,94	0	0
	19	17,71	0	0,76	9,87	0	0,25
	30	10,31	0	1,09	3,75	0	0,16
Huemul	Pre	DN	DN	DN	DN	DN	DN
	8	0,27	0	0	0	0	0
	19	2,46	0	0	1,68	0	0
	30	7,12	0	0	4,15	0	0

Los cambios ambientales causados por la erupción tuvieron un fuerte impacto en los ensambles de peces afectando tanto la composición como la densidad (Tabla 5.3, Figura 5.6). Los tres arroyos fuertemente impactados del Oeste mostraron una disminución abrupta en la densidad total a los 8 meses de la erupción y ausencia de individuos 0+ en dos de ellos. De estos tres solo el Acantuco y la Estacada mostraron



signos de incrementos en la densidad a los 19 y 30 meses. El arroyo Ragintuco permaneció por debajo de la densidad registrada antes de la erupción (Figura 5.6). Por el contrario, los arroyos menos impactados no siguieron la misma tendencia. Castilla mostro una disminución en la densidad de la trucha marrón luego de los 8 meses, con densidades que incrementaron hacia los meses 19 y 30, observandose lo opuesto para la trucha arco íris. Para todas las fechas, el arroyo Chacabuco mostró densidades altas de trucha marrón y arco íris comparadas con las de fechas previas a la erupción. Casa de Piedra mostró un leve decrecimiento en las densidades volviendo a los valores pre-erupción. A pesar de que no existían datos pre-erupción para el arroyo Huemul, localizado en una zona intermedia entre los arroyos más y menos afectados, se observaron densidades iniciales bajas que fueron incrementando gradualmente a medida que el tiempo pasaba (Tabla 5.3) consistentemente con los procesos de recuperación del ambiente.

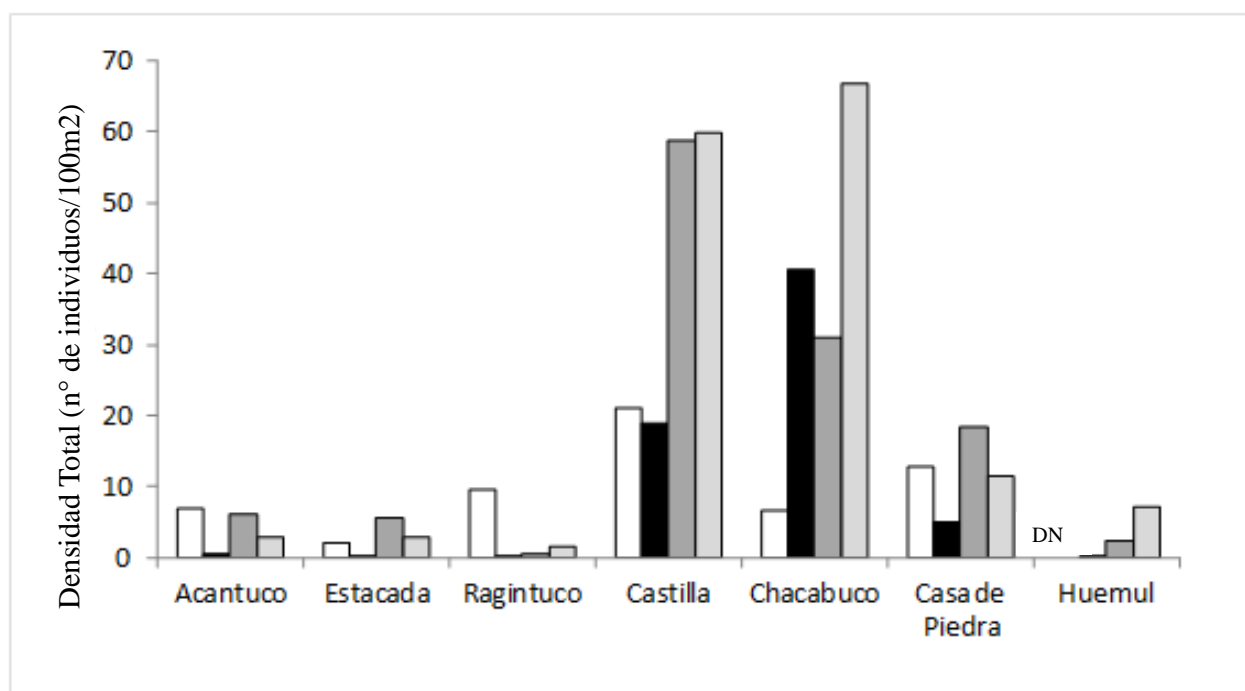


Figura 5.6. Densidad total de peces pre (barras blancas) y post erupción en los siete arroyos a los 8 meses: (barras negras), 19 meses (barras gris oscuro), 30 meses: (barras gris claro). DN. Datos no disponibles.

Luego de la erupción, la trucha arco iris siguió siendo la especie más abundante, con la excepción del Castilla y el Chacabuco, que para los 30 meses tuvieron ensambles



dominados por trucha marrón. El porcentaje de variación de la densidad de peces por especie, entre periodos en los arroyos más impactados (Acantuco, Estacada y Ragintuco), mostró una disminución en la respuesta global de los valores (Tabla 5.4). En los arroyos más impactados, la trucha arco iris pareció haberse recuperado para los 19 meses. El decrecimiento en la respuesta total de la trucha marrón fue significativo para todos los periodos. Los valores de cambio global para la trucha de arroyo fueron altamente variables. En contraste, arroyos con bajo nivel de impacto no mostraron cambios significativos en las densidades (Tabla 5.4).



Tabla 5.4. Diferencias porcentuales, resultados del test de Mann Whitney y respuesta global de cambio en las densidades de peces agrupadas por nivel de impacto en los arroyos en términos de ceniza caída; alto (n=3) y bajo (n=3). El signo negativo o positivo en la diferencia indica que la densidad fue baja o alta durante una fecha pos erupción particular. Nivel de significación utilizado en el test de Mann Whitney: * ≤ 0.1 ; ** ≤ 0.05 .

Arroyos con alto nivel de impacto					
Especies	Densidad	Cambio porcentual			Respuesta Global
	Pre -erupción	Post 8	Post 19	Post 30	
<i>Onchorrhynchus mykiis</i>	5,16	-92,09**	-72,97	-51,46	Disminución
<i>Salmo trutta</i>	0,90	-62,43*	-53,60*	-56,94*	Disminución
<i>Salvelinus fontinalis</i>	0,12	-36,38*	101,62*	-31,66*	Disminución

Arroyos con bajo nivel de impacto					
Especies	Densidad	Cambio porcentual			Respuesta Global
	Pre- erupción	Post 8	Post 19	Post 30	
<i>Onchorrhynchus mykiis</i>	5,53	3,26	135,90	74,15	Sin cambio
<i>Salmo trutta</i>	7,67	-39,47	14,05	103,61	Sin cambio
<i>Salvelinus fontinalis</i>	0,06	-47,18	-25,06	-11,97	Sin cambio

Las capturas totales de salmónidos y trucha arco iris decrecieron marcadamente en relación a la cantidad de ceniza en el fondo del arroyo (densidad total de salmónidos, N=21, R=-0,49, P= 0,025; densidad de trucha arco iris: Spearman, N=21, R= -0,48, P= 0,029) (Figura 5.7 A y B). La trucha marrón y de arroyo siguieron el mismo patrón a pesar del hecho de que no se observaron correlaciones significativas (Figura 5.7). Además se vio que las densidades totales de salmónidos y trucha marrón incrementaron en relación con la conductividad (densidad total de salmónidos: Spearman, N=21, R=0,74, P= 0,0001; densidad de trucha marrón: Spearman, N=21, R=0,77, P= 0,0001; Figura 5.7).



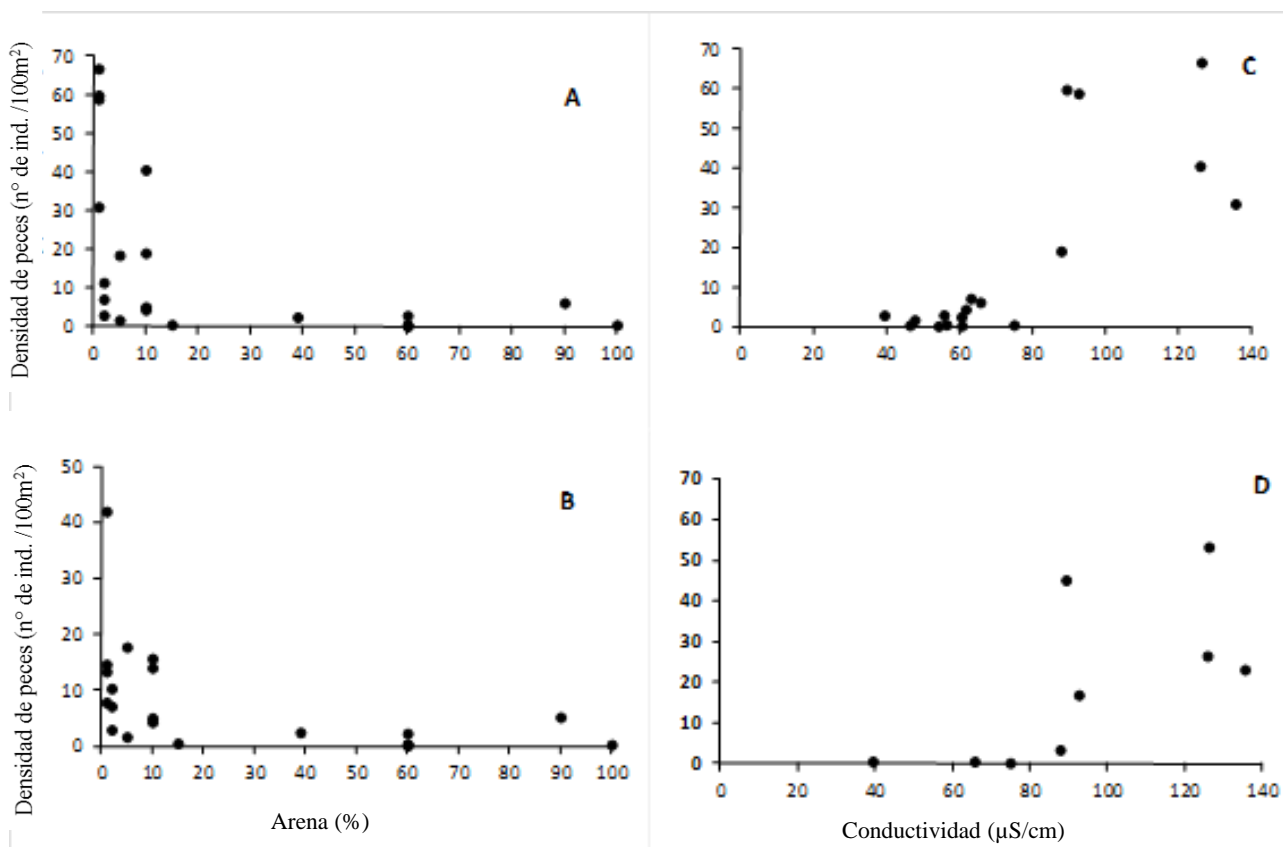


Figura 5.7. Densidad total de peces (n° peces/100m²) pos erupción (A) y densidad de trucha arco iris (B) según la cantidad de arena (%). Densidad total (C) y de trucha marrón (D) (n° peces/100m²) según valores de conductividad (µS/cm).

El análisis de los datos de reclutamiento pos erupción (0+) mostró que las capturas de estos ejemplares disminuyó en relación con la cantidad de ceniza depositada. En los tres arroyos más cercanos al volcán (Acantuco, Estacada y Huemul), no se capturaron 0+ para ninguna de las tres especies luego de 19 meses de la erupción (Figura 5.8, Tabla 5.3). Los arroyos Ragintuco, Castilla, Chacabuco y Casa de Piedra presentaron individuos 0+ en todas las fechas de muestreo. De estos arroyos, el Ragintuco, el más cercano de los cuatro al volcán, mostró bajos valores de densidad de 0+. Los arroyos Castilla, Chacabuco y Casa de Piedra tuvieron altos valores de 0+ en sus capturas, variando entre fechas sin un patrón discernible. No se observaron reclutas de trucha marrón en la captura del Acantuco 8 meses después de la erupción, pero si en las fechas posteriores. En los arroyos Estacada, Ragintuco, Huemul y Casa de Piedra, no se observaron individuos 0+ de trucha



marrón, mientras que en Castilla y Chacabuco este grupo se capturó en todas las fechas (Figura 5.8). Los ejemplares 0+ de trucha de arroyo no se capturaron para ninguna fecha ni sitio salvo para el Casa de Piedra, donde aparecieron en las dos últimas fechas de muestreo (Tabla 5.3).



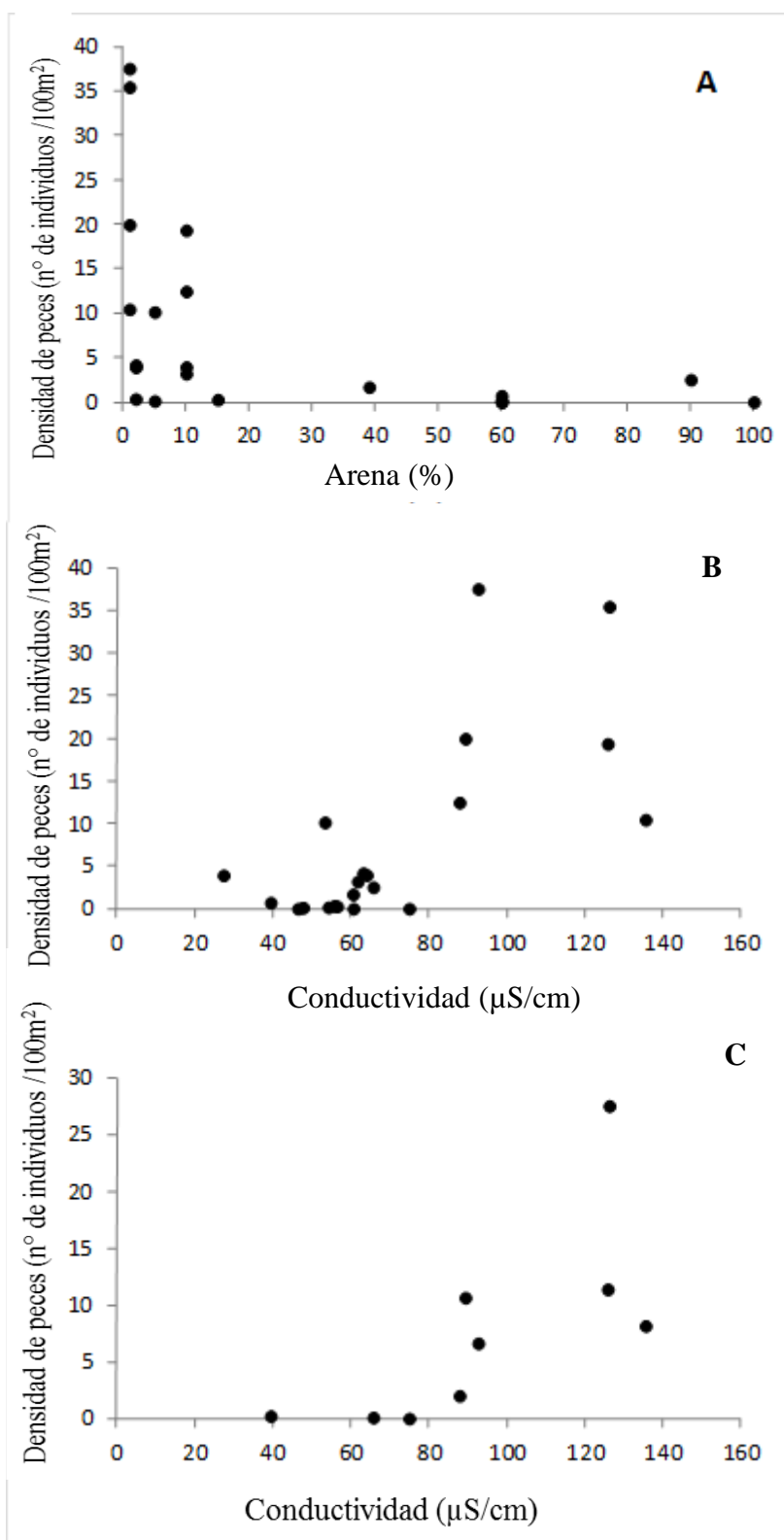


Figura 5.8. Densidad total de individuos 0+ post erupción (A) (nº peces/100m²) según la cantidad de arena (%). Densidad total de 0+ (B) y 0+ de trucha marrón (C) (nº peces/100m²) según valores de conductividad (µS/cm).



5.4 Discusión

La erupción del complejo volcánico Puyehue Cordón –Caulle del 4 de junio de 2011 modificó las características de las cuencas y los hábitats por acumulación de ceniza. Las diferencias en el nivel de impacto entre cuencas estuvo relacionada con la distancia al volcán, la cantidad y la granulometría de la ceniza caída (Gaitán et al. 2011, Wilson et al. 2012). Sumado a esto las características propias de cada cuenca como la forma, la orientación y el relieve, parecieron influenciar los patrones locales de acumulación de ceniza. La caída masiva de material disminuyó la calidad del hábitat físico en términos de cambios en la morfología de canal, vegetación riparia, sustrato y disponibilidad de hábitat, tanto para los macroinvertebrados como para los peces. Como resultado la pérdida de la calidad del hábitat y de la base de alimentación para los peces fue la responsable de la disminución en las densidades registradas.

Debido a la proximidad al centro de emisión así como a la geomorfología y orientación general de la cuenca, el arroyo Acantuco acumuló grandes cantidades de ceniza volcánica sobre el tramo muestreado causando extensas modificaciones en el canal. En sitios con valores intermedios y bajos de ceniza, los cambios fueron reducidos o despreciables, no solo por la menor cantidad de ceniza caída a esa distancia, sino también por la morfología de las cuencas.

La removilización de los sedimentos depositados, la emisión prolongada de cenizas (6 meses), los vientos del Oeste y la escorrentía superficial río abajo pueden haber prolongado la inestabilidad en el arroyo. Esto estuvo reflejado por la variación en los parámetros físico-químicos registrados en las fechas de muestreo (Tabla 5.2). Efectos retardados como los descritos en este capítulo han sido reportados para otros eventos volcánicos en esta región (Martin et al. 2009, Miserendino et al. 2012, Brand y Miserendino 2014) y en otras partes del mundo (Dorava y Milner 1999). Perturbaciones



prolongadas pueden tener consecuencias tanto en la geomorfología del arroyo y los procesos ecológicos, como en la disponibilidad y calidad del hábitat, que terminarán modificando la composición y estructura trófica de la comunidad.

La disminución en el transporte de partículas de ceniza provenientes de los procesos de sedimentación, el cese de las emisiones volcánicas, y el lavaje del canal resultaron en una disminución de los valores de turbidez en las fechas posteriores a la erupción. En arroyos de montaña, los procesos de sedimentación y removilización de material son fenómenos usuales y no están vinculados necesariamente a eventos volcánicos, sino que son desencadenados en ocasiones por fuertes lluvias y/o eventos de deshielo. Los efectos detrimentales de estos fenómenos sobre la biota dependen tanto de la duración del disturbio como del transporte natural de las partículas (Shaw y Richardson 2001, Ramezani et al. 2014). Los arroyos que fueron más impactados por la erupción difirieron de las condiciones pre -erupción. Sin embargo, 30 meses después del evento las densidades de las poblaciones de peces fueron similares a las previas, sugiriendo que los disturbios crearon un cambio en las condiciones de equilibrio preexistentes recuperándose hacia las densidades previas en la medida en que las condiciones mejoraron.

La remoción de los factores de impacto puede llevar a un sistema hacia su estado original o a encontrar uno nuevo, traduciéndose en cambios en las abundancias y diversidad biótica (del Moral 1981, Brand y Miserendino 2014, Elizalde 2014). La falta de datos de bentos para fechas pre -erupción no permitió determinar si la comunidad de las presas base retornó a su composición o densidad original. Sin embargo, contrario a lo que era de esperarse las densidades totales más altas se encontraron en los arroyos más afectados por el volcán en las primeras fechas de muestreo. Estos patrones de densidad fueron enteramente atribuibles a la anómala dominancia de los Chironomidos, grupo que



ha sido vinculado con ambientes de mala calidad y con elevada sedimentación (Carrera y Fierro 2001, Edwards y Sugg 2005).

Aunque los chironomidos están típicamente ausentes de las capas de tefra en los eventos volcánicos alrededor del mundo (Araneda et al 2007), fueron los taxa dominantes en las fases de recuperación en lagos y arroyos afectados por la erupción del monte Santa Helena (Anderson y Wisseman 1987, Edwards y Suggs 2005). Araneda et al. (2007) encontraron un patrón similar de dominancia post erupción para un lago Chileno. Por lo tanto, aunque la depositación de ceniza puede obliterar los espacios ocupados por este grupo de macroinvertebrados que vive usualmente inmerso en los sedimentos del fondo, no parece haber sido el caso. Este grupo se recuperó rápidamente luego de que se acumuló todo el material que estaba siendo movilizado tal vez debido a la menor competencia con otros taxa de macroinvertebrados, la escasez de depredadores o como ha sugerido Masferro et al. (2005) por tomar ventaja de la materia orgánica atrapada en los nuevos sedimentos. Por consiguiente, es probable que a los ocho meses de la erupción, los Chironomidos encontraran condiciones favorables en los sedimentos acumulados y proliferaran en los arroyos con la mayor cantidad de arena sobre sus fondos. En la medida en que los fondos fueron lavados y la arena fue eliminada del arroyo este orden de macroinvertebrados fue reemplazado por otros taxa asociados con mejores condiciones ambientales.

Los miembros de los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (EPT) son considerados generalmente como susceptibles a los sedimentos (Harrison et al. 2007). Incrementos en las densidades de EPT indican generalmente mejoras en las condiciones ambientales. En este capítulo la recolonización observada a través de los valores del índice EPT pudo deberse a aportes de tramos aledaños menos afectados o a poblaciones cercanas como ha sido reportado para otras erupciones (Hawkins y Sedell 1990). La



recuperación secuencial de los taxa de macroinvertebrados y sus abundancias podría mejorar la recolonización potencial por parte de las especies de peces que dependen de estos como fuente de alimento (capítulo 4). Según lo observado, las altas densidades de macroinvertebrados y valores de EPT junto con los valores de abundancia de Chironomidos para los arroyos del extremo este del gradiente indican que la ceniza caída no tuvo efectos marcados en la fauna bentónica.

Los ensambles de peces de los arroyos pre y post erupción estuvieron conformados solo por salmónidos. La ausencia de peces nativos en estos arroyos concuerda con los datos registrados en capítulos anteriores. La estructura de los ensambles de salmónidos luego del evento vario en términos de composición y abundancia total (Tabla 5.3). La respuesta de la densidad de los peces puede separarse en dos grupos: (1) hacia el este arroyos poco impactados con incrementos en las densidades en algunos de ellos y (2) hacia el Oeste, arroyos altamente impactados que experimentaron una disminución marcada en las densidades a los 8 meses de la erupción incrementando en fechas posteriores.

La numerosidad de peces en las capturas totales luego de la erupción, podría adjudicarse a la eficiencia del equipo de electropesca cuando los valores de conductividad son más altos debido al gran contenido de hierro en la ceniza (Reynolds 1996). Sin embargo, en algunos de los arroyos del Oeste las capturas incrementaron o no variaron ampliamente a través del tiempo a pesar de las disminuciones en la conductividad. Los arroyos del Este, menos impactados, donde la ceniza fue menor y la conductividad es generalmente más alta que en los arroyos del Oeste (como se vio en el capítulo 2), mostraron incrementos notables en la densidad a través del tiempo (e.g. Castilla y Chacabuco). Tales incrementos no pueden ser atribuidos *sensu stricto* a procesos de recuperación en estos sitios, porque no existe evidencia de que la erupción haya afectado



la disponibilidad del hábitat, los ensambles de peces o la base de su alimento. Además la presencia continua en las capturas de ejemplares 0+ 8 meses después de la erupción, indica que el reclutamiento no fue afectado. En cambio, incrementos en las densidades podrían reflejar un incremento en la producción del arroyo debido al ingreso de cenizas ricas en nutrientes (ver Capítulo 4). Si esto fuera así, altos niveles de ingreso de nutrientes de las erupciones podrían resultar beneficiosos para los peces más allá del incremento diferencial de los impactos dependiendo del arreglo espacial de los arroyos según el evento eruptivo. Tal fue el caso de la erupción del Monte Santa Elena ocurrida en 1980 y donde para 1983 ya se podía observar el inicio de una recuperación de las poblaciones de arroyos que alcanzó picos de abundancia por encima de los registros pre-erupción para 1987, retornando a valores históricos hacia el año 2000 (Bisson et al. 2005). Sin embargo, no es posible asegurar que halla sido este el caso para los arroyos de la cuenca ya que el tiempo transcurrido fue demasiado breve como para ver incrementos mensurables en la producción y que estos se reflejen en la cadena trófica. Efectos beneficiosos para los peces fueron registrados para *O. mykiss* luego de la erupción del Santa Helena. Sin embargo, parece más probable que se deba a procesos naturales en estos sistemas y a los aportes de materia orgánica alóctona que contribuyen a mejorar la base de alimentación para los inmigrantes y reclutas.

En los arroyos del Oeste más impactados, la gran cantidad de ceniza depositada en los fondos probablemente mató una gran proporción de peces por acción mecánica, como fue revelado por la falta de capturas y las inspecciones visuales cuatro meses después de la erupción. Además, individuos sobrevivientes podrían estar sujetos a estrés debidos a abrasión de las branquias (Newcomb y Flagg 1983), cambios comportamentales (Whitman et al. 1982) y vision limitada con lo que se reduce el éxito de predación (Shaw y Richardson 2011).



Debido a la extensión temporal que alcanzó la emisión de material (Junio a Noviembre de 2011) y que cada especie tiene una historia de vida particular, es esperable que haya efectos diferentes en relación al éxito de desove y la supervivencia de distintos estadios del ciclo de vida. En el Norte de Patagonia, los juveniles de salmónidos permanecen de 1 a 3 años en los arroyos donde eclosionaron (Juarez com. pers.). Para cada especie, el éxito de desove en los arroyos estudiados luego de la erupción volcánica estuvo probablemente relacionado con los tiempos de desove de cada una. La trucha marrón en la región migra dentro de los arroyos para desovar a mediados de mayo (Rechencq 2003); la trucha de arroyo migra entre mayo y junio (Baez 2007), mientras que la trucha arco iris desova de junio a diciembre (nuestros datos). Por lo tanto, es altamente probable que en la mayoría de los arroyos afectados, la depositación inicial de ceniza (4 de junio de 2011) haya destruido todas las ovas y embriones en desarrollo de las especies con desoves invernales. Esto podría ocurrir debido a una ruptura química y física de los espacios intersticiales en los lechos de desove por enterramiento (Sternecker y Geist 2010). Incluso en los arroyos menos impactados, las crías de ambas, marrón y de arroyo, pueden haber emergido exitosamente de las cenizas del fondo y sobrevivido en aguas cargadas de ceniza (Sternecker y Geist 2010). Por el contrario, debido al periodo de desove de la trucha arco iris, es probable que muchos individuos de esta especie no hubiesen desovado en el momento de la erupción. Por lo tanto, esta especie podría haber evitado los arroyos afectados como hábitats de desove, migrando principalmente dentro de cuencas que no exhibieran grandes impactos ambientales (75% de las subcuencas de la zona). Asumiendo que el desove fue posible, la supervivencia y cría de juveniles puede haber sido impactada por reducciones en la biomasa del bentos debido a la acumulación de cenizas sobre el fondo. Sin embargo, esto puede no haber sido relevante si se considera que los ejemplares desovantes del pool de especies del lago fue poco afectado pudiendo



repoblar los arroyos una vez recuperados. Muestreos realizados antes y después de la erupción del volcán en el lago Nahuel Huapi no mostraron cambios ni para las nativas ni para las exóticas en cuanto a la composición de los ensambles ni en la abundancia relativa de las distintas especies.

El incremento en abundancia y número de especies capturadas a los 19 meses de la erupción indican un cambio hacia condiciones ambientales más apropiadas para las tres especies de peces favoreciendo la recolonización de los arroyos. Dado que se analizó la variación en los tramos de arroyos respuesta no se puede asegurar el origen de los peces en esa recolonización. Debido a la extensión física de la depositación de ceniza en los arroyos cercanos al centro de emisión, parece poco probable que refugios locales hayan sido la principal fuente de individuos para la recolonización. Es más probable que el lago Nahuel Huapi, considerando que la zona presenta una alta conectividad debido a la red de lagos y tributarios, sea la fuente principal de individuos para los procesos de recolonización de arroyos disturbados. Dentro de este sistema, la trucha arco iris es la más abundante y ampliamente dispersada. La trucha marrón es la segunda especie más común, sobre todo en los arroyos del Este, mientras que la trucha de arroyo es más común en el sector Oeste de la gran cuenca (capítulos 2 y 3). Consistentemente con lo descrito en los capítulos previos, los patrones existentes en la densidad de peces por si solos hacen más probable que la trucha arco iris sea la primera especie en recolonizar los arroyos afectados, seguida por la trucha marrón y luego la de arroyo.

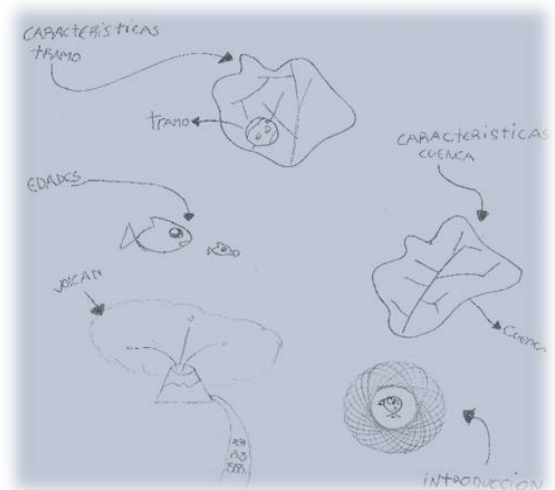
La plasticidad propia de cada una de las especies podría explicar los patrones de recolonización observados. En este sentido, la trucha arco iris, la especie de salmónido más ampliamente distribuida en el mundo es considerada bastante plástica (Fausch 2008, Halverson 2010). Por consiguiente, no es sorprendente que esta especie sea la que colonice rápidamente los arroyos más afectados. Sumado a esto la zona de distribución



ancestral de la trucha arco iris (Nielsen et al. 1997) presenta ríos y arroyos morfológicamente parecidos a los de la cuenca Superior del río Limay, hallándose al igual que estos, sujetos a actividad volcánica periódica. En este sentido, es lógico pensar que la trucha arco iris hubiese desarrollado una mayor plasticidad con respecto a los cambios inducidos por la actividad volcánica que las truchas marrones o las de arroyo que no proceden de áreas similares. En relación a cambios específicos inducidos por la erupción se podría considerar que las especies con gran tolerancia a las condiciones con mayor turbidez y sedimentos en suspensión podrían tener una ventaja sobre aquellas que viven en rangos más estrechos. Según Rowe et al. (2003) los juveniles de trucha arco iris pueden alimentarse normalmente a niveles de turbidez altos cercanos a los 160 NTU, mientras que la trucha marrón y la de arroyo ven alterados sus patrones de alimentación con altos valores de turbidez (Raleigh 1982, Stuart Smith et al. 2004). La variación en el número de peces y de especies presentes en diferentes sitios a lo largo del periodo de estudio, podría para cada sitio, ser el resultado de la conjugación a través del tiempo de cambios a nivel de hábitat en términos de disponibilidad de refugio y alimento, presión de propágulas, plasticidad de especies e interacciones especie específicas.



CAPÍTULO 6



CONSIDERACIONES FINALES

El concepto de plantilla de hábitat en su forma más simple ha sido planteado como una hipótesis nula por la cual habría una relación directa entre las características o estrategias de los organismos y las variables abióticas de los hábitats ocupados (Townsend 1994). Lo expuesto en esta tesis deja en claro que ese no es el caso para la cuenca superior del Río Limay, ya que el uso y selección de hábitats por parte de las especies, no se halla ligado tan sólo a filtros ambientales y a la interacción de estos con las capacidades fisiológicas y conductuales de los organismos a lo largo de su ontogenia. Sino que además, depende de relaciones bióticas complejas producto de la estructura comunitaria, las relaciones de competencia y en el caso de las especies introducidas, de las historias de dichas introducciones. Por otra parte, la plantilla de hábitat en si misma no es estática, y su capacidad potencial para sostener poblaciones y/o comunidades de organismos puede variar tanto espacial como temporalmente. Esto es así ya que la misma puede ser modificada por los propios organismos (Janzen 1970, Levin 1974, Southwood 1977, 1988,) y/o hallarse sujeta además a otros procesos de cambio natural y/o inducidos por la actividad antrópica.

Los filtros ambientales actúan a distintas escalas (i.e. hábitat, tipo de tramo, subcuenca, cuenca, eco región⁹) permitiendo o no el establecimiento de ejemplares de una especie (Jackson et al. 2001). Estos filtros que determinan la composición y estructura de los ensambles de peces en arroyos (Poff 1997, Jackson et al. 2001) surgen a partir de procesos jerárquicos de tipo mecanicista donde cada filtro en particular puede ser influenciado por factores de escalas superiores. La cuenca del río Limay Superior, al igual que la mayoría de las cuencas de vertiente atlántica de la Patagonia, se ubica a lo largo de un marcado gradiente geomorfológico y climático que se desarrolla en una extensión de pocos kilómetros. En este sentido, las distintas subcuencas que conforman la gran cuenca



reflejan esas variaciones a nivel de paisaje. Los paisajes del Oeste presentaron mayor predominancia de zonas de bosque cerrado debido a las mayores precipitaciones, mientras que los cuerpos de agua ubicados hacia la zona centro-este atravesaron valles más amplios de bosques menos densos, dando lugar hacia el Este, a una estepa de tipo arbustiva. En el capítulo 2 de esta tesis, se han podido identificar tres grupos de subcuencas cuyas diferencias respondieron principalmente a este gradiente a nivel de paisaje. Independientemente de estos tres tipos de subcuencas se observaron dos regímenes hídricos distintos; por un lado subcuencas con regímenes de tipo torrenciales, con procesos de erosión y sedimentación importantes y caudales altamente variables a lo largo del año. Por otro lado, subcuencas con regímenes más estables debido a sus bajas tasas de relieve y a la presencia de mallines o cuerpos de agua lénticos en sus cabeceras.

En esta tesis, se vio una estructuración longitudinal (Oeste-Este) del paisaje en tres tipos de subcuencas, la variación en los tipos de tramo *sensu* Rosgen (1996) en cada una estuvo relacionada con el tamaño y las características del valle que atraviesa (Capítulo 3). Así, subcuencas pequeñas, tuvieron una menor diversidad de tramos, mientras que las de mayor extensión, que atravesaron distintos tipos de valle, tuvieron una mayor diversidad (e.g. el arroyo Ñirihuau). La diversidad de tipos de hábitats potenciales disponibles para una especie en cualquiera de las subcuencas dependió de la diversidad de tramos presentes en las mismas. Sin embargo, los tipos de tramo, no solo estuvieron definidos por las características geomorfológicas (nivel I) y/o por las del fondo (nivel II), sino también por características locales de hábitat (nivel III). La colonización de los hábitats disponibles en un arroyo dependió entonces no solo de procesos a escala regional sino también del tipo de subcuenca, tramos disponibles y condiciones locales de hábitat (filtros ambientales).



La probabilidad de que una especie de pez determinada colonice con éxito una subcuenca o tramo dependerá, en primera instancia, de barreras físicas que interrumpen la conectividad del sistema (Townsend y Crowl 1991, Adams et al. 2000, Adams et al. 2001). La ausencia de peces en determinadas subcuencas (Capítulo 2, Figura 2.4) o tramos resaltó la importancia de la conectividad como filtro. En los arroyos del Oeste la interrupción en la conectividad estuvo dada por la presencia de cascadas que actuaron como barrera en la misma desembocadura de los arroyos como se observó en los arroyos Blanco, Bravo y Uhueco (Figura IV.1 en Anexo IV). En los arroyos del Este operaron dos tipos de barreras que afectaron la conectividad. La primera vinculada con la interrupción de la continuidad de los tributarios, que impide temporalmente el flujo en forma total o parcial, como se vio en los arroyos Newbery y Del Medio respectivamente (Capítulo 2). La segunda barrera consistió en la existencia de cascadas en la parte alta de las subcuencas como en el arroyo Chaluaco.

La cuenca del río Limay Superior presenta un pool de especies de peces nativas e introducidas, el cual no se vio reflejado en los ensambles de los arroyos tributarios, caracterizados por la presencia casi exclusiva de salmónidos (Capítulos 2 y 3). La falta de especies nativas podría deberse a dos motivos, por un lado a restricciones ambientales históricas que impidieron su establecimiento y permanencia (i. e. tasas de relieve altas y caudales muy variables). Por otro lado en arroyos donde las condiciones de hábitat son favorables, procesos de interacción negativa con los salmónidos habrían condicionado su presencia. Un patrón semejante se ha observado en otras cuencas de la Patagonia Argentina (Di Prinzio 2009) y Chilena (Soto et al. 2006), pudiendo haberse originado por este tipo de procesos.

La presencia casi exclusiva de salmónidos en los arroyos muestra que esta familia de peces ha podido aprovechar eficientemente la oferta de ambientes superando la



mayoría de los filtros ambientales en las distintas escalas espaciales. Sin embargo, las diferencias en los patrones de presencia-ausencia y abundancia observadas para las tres especies en los arroyos, seguramente se hallen relacionadas con la performance y tolerancia ambiental vinculada a la historia evolutiva de cada una de ellas. Para la trucha marrón, a escala de cuenca factores como la temperatura ambiental y regímenes hídricos más estables, y a escala de tramo, la productividad y temperatura del agua de verano más altas, son factores que determinaron su dominancia. Mientras que para la trucha arco iris regímenes hídricos más variables y temperaturas del agua de verano más bajas favorecieron su dominancia en los ensambles (Capítulos 2, 3 y 4). La influencia de estas variables en la distribución de estas dos especies también fue registrada por Jowett y Duncan (1990) en arroyos de Nueva Zelanda. Para la trucha de arroyo, los patrones de distribución y abundancia no fueron claros debido a su baja captura. Esto se debió a una distribución más restringida asociada posiblemente con requerimientos ambientales más acotados como son los caudales estables a lo largo del año y temperaturas de agua bajas. Estas condiciones están presentes en sectores de arroyo bajo la influencia de mallines donde esta especie presentó abundancias mayores (Datos no publicados). Este patrón es coincidente con lo encontrado en otros ambientes de la cuenca del Limay Superior donde existen poblaciones abundantes de trucha de arroyo (Macchi et al. 1999, Vigliano et al. 2009).

Además de su historia evolutiva las diferencias en el uso del hábitat pueden estar vinculadas con características particulares de los procesos de colonización de los salmónidos en la región, la interacción entre ellos y las diferencias en sus ciclos de vida (Capítulo 4). La trucha de arroyo fue de los tres salmónidos, la primera especie introducida siendo dominante en todos los ambientes de la cuenca hasta la década del 50'. Sin embargo, las poblaciones de truchas arco iris y marrón sembradas a partir de la década



del 30', lograron establecerse restringiendo la distribución y abundancia de la trucha de arroyo (Macchi 2004). Esta evidencia del reemplazo en la distribución histórica, sugiere que *S. fontinalis* al momento de su introducción no tuvo que enfrentar filtros ambientales estrictos. Sin embargo, con la introducción de los otros dos salmónidos se produjeron interacciones antagónicas entre las especies que detreminaron la distribución actual de los salmónidos. La existencia de desplazamiento por competencia entre estas tres especies de salmónidos ha sido ampliamente documentada en varias partes del mundo (ver Korsu et al. 2009).

En relación a los ciclos de vida, las diferencias en la época de reproducción de las tres especies podrían jugar un papel importante en la composición y estructura de los ensambles de salmónidos en los arroyos. Las truchas de arroyo y marrón en la región, desovan desde principios de otoño hasta mediados de invierno, mientras que la trucha arco iris lo hace a partir de mediados de invierno hasta finales de la primavera. Los cambios en los regímenes de precipitación afectan la probabilidad de acceso que tienen la trucha marrón y la de arroyo, especialmente en ambientes de caudales variables si las lluvias de otoño se atrasan. Esto sería un factor de control sobre el éxito de la remonta para el desove de cada especie. Así, la trucha marrón tendría mayor posibilidad de remontas de desove exitosas en subcuencas con caudales más estables, lo que se ve reflejado en los resultados de los capítulos 2, 3 y 4, donde esta especie fue más abundante en arroyos con lagos y mallines en sus cabeceras (arroyos Frey, Machete, Gutiérrez, Castilla y Chacabuco).

Aunque no fue estudiado en profundidad en esta tesis, el tiempo de residencia en los arroyos podría ser otro factor estructurador de los ensambles en estos cuerpos de agua. Para las tres especies se ha encontrado que las abundancias aumentan con la biomasa de los macroinvertebrados (Capítulos 3 y 4). Esto posibilitó en el caso de las poblaciones de



trucha marrón mayores tiempos de residencia de esta especie en los tramos más productivos. Por el contrario, la trucha arco iris en estos arroyos, también mostró abundancias altas, pero presentó una estrategia diferente por la cual sus tiempos de residencia fueron más bajos independientemente del tipo de tramo (Capítulo 4). La trucha de arroyo, a pesar de su baja captura, pareció seguir un patrón semejante al de la trucha marrón.

Dada la disparidad de las escalas de tiempo existente en la jerarquía de los hábitats, eventos que cambian su potencialidad a pequeñas escalas pueden no afectar la capacidad potencial de los sistemas a escalas mayores. Sin embargo, cualquier evento que cambia la plantilla de hábitat en sistemas a gran escala, puede cambiar la capacidad de todos los sistemas a escalas menores (Benda et al. 2004). En la región cordillerana de Patagonia se producen en forma recurrente eventos catastróficos a pequeña, mediana y gran escala. Eventos tales como incendios forestales, deslizamientos de tierras, lluvias torrenciales y sus consiguientes crecidas, sequías y erupciones volcánicas producen cambios bruscos que alteran de forma marcada las áreas afectadas. Mientras que los sistemas de corredera-pozón en un arroyo pueden permanecer intactos si las zonas riparias están protegidas, las capacidades potenciales de los macrohábitat a escala de cuenca pueden cambiar ante leves modificaciones en el régimen de transporte hidrológico de sedimentos de la cuenca. Tales cambios pueden tener efectos drásticos en la biota en periodos cortos de tiempo. Esto es lo que se vio en este trabajo en los arroyos más cercanos al punto de emisión en relación a la erupción del sistema Puyehue-Cordón Caulle, donde la pérdida de diversidad de hábitats por la acumulación de arena volcánica, llevo a una desaparición de la base alimentaria y de los peces.

El restablecimiento de las condiciones de hábitat luego de un disturbio de tipo catastrófico depende de: la escala geográfica a la que se produzca, la magnitud del evento,



su naturaleza, duración, y las características particulares del área afectada (White y Pickett 1985). Así a pesar de todo, si los tramos y los sistemas de corredera-pozón permanecen intactos, la capacidad biológica de la comunidad para recuperarse a través de la recolonización puede ser preservada por periodos de años o décadas. En el caso particular de la erupción del Puyehue-Cordón Caulle el reemplazo de taxa de macroinvertebrados observado a través del tiempo, especialmente en los arroyos más afectados, parece indicar un impacto inicial grande en la comunidad del bentos y un reemplazo gradual en la medida en que los arroyos retornaron a condiciones previas. Mientras que en los arroyos menos afectados, al Este del gradiente, los cambios no fueron drásticos y las variaciones registradas probablemente tuvieron que ver con dinámicas propias de esas subcuencas. Dado que la organización del hábitat y colonización, juegan roles importantes en el desarrollo de las comunidades (Wevers y Warren 1986), el restablecimiento de comunidades biológicas similares a las pre-disturbio pueden darse sólo si el pool de especies disponibles para la recolonización no fue alterado (Gore 1982).

Este fue el primer estudio efectuado en la región en el que se realizó una caracterización (biótica y abiótica) a varias escalas de trabajo para numerosos arroyos tributarios a la cuenca superior del río Limay. Para esta cuenca existen dos imperativos contrapuestos de manejo. Uno vinculado a los objetivos y mandatos de conservación de la biota nativa del Parque Nacional Nahuel Huapi y otro, vinculado al desarrollo económico en relación al turismo de pesca recreacional (Macchi y Vigliano 2014). Mientras que en términos generales los beneficios económicos asociados al desarrollo de algunas pesquerías recreacionales y de la acuicultura de salmónidos de Patagonia han sido estudiados (Vigliano y Alonso 2007, Vigliano y Grosman 1996, Pascual et al. 2009) no existen para la región estimaciones en términos de costos asociados a la pérdida de biodiversidad.



Desde el punto de vista de la conservación y en concordancia con lo manifestado por Pascual et al. (2009) el retorno de la cuenca a las condiciones previas a las introducciones es imposible dada la amplia distribución y dominancia de los salmónidos. Esta situación hace difícil la definición de estrategias de conservación para la cuenca en general. Por lo tanto una posible estrategia sería focalizar los esfuerzos de conservación en ambientes particulares por ejemplo aquellos carentes de salmónidos. La existencia de barreras que impiden la colonización por parte de los salmónidos de tramos de cabecera ha demostrado conducir a comunidades bentónicas diferentes (Buria 2007, Albariño y Buria 2010). En esta tesis se ha encontrado que subcuencas enteras están desprovistas de peces por la existencia de barreras. La imposibilidad de acceso por parte de los salmónidos permitiría la existencia de ensamblajes de biota similares a los originales. Por lo tanto un primer objetivo de conservación debería ser localizar todas aquellas subcuencas y/o tramos donde no existan poblaciones de salmónidos, desarrollando acciones de manejo acordes con las características particulares de cada una. En algunos casos se podrían evaluar estrategias que tengan en cuenta tanto aproximaciones de conservación como de manejo del recurso pesquero. Por ejemplo dado que en esta tesis se ha encontrado que los arroyos del Oeste tienen menor densidad de salmónidos que los arroyos del Este, una estrategia posible sería determinar cuál será el efecto de exclusiones diferenciales sobre la biota de los arroyos, así como también el efecto de dicha medida sobre el pool general de salmónidos. Si el stock pesquero dependiera de unas pocas cuencas se podrían concentrar los esfuerzos de manejo sobre ellas.

Sumado a este complejo panorama el gran desarrollo urbano dentro de la cuenca tiene consecuencias sobre ambos imperativos de manejo. Cuatro de los arroyos estudiados en esta tesis pueden considerarse como cuerpos de agua urbanos donde las estrategias de conservación y/o manejo de la pesca requieren de aproximaciones particulares



relacionadas con el uso que se hace de ellos y los impactos antrópicos asociados. Para estos casos las plantillas de hábitat podrían usarse como punto de partida para evaluar el grado de disturbio, predecir cambios y analizar posibles medidas de remediación.

Los programas de monitoreo y esfuerzos de muestreo requieren una selección de sitios representativa. Sólo luego de llegar a tener una idea de los rangos de tipos de hábitat en un sistema de arroyos o cuenca, y como estos hábitats varían en tiempo y espacio, es posible seleccionar un conjunto de sitios que sean significativamente representativos. Patrones a microescala están determinados por patrones geomórficos a macroescala, y a su vez cada unidad se encuentra dentro de un contexto de cuenca como un todo. Así, las comunidades de los arroyos pueden ser vistas como sistemas organizados dentro de esta plantilla de hábitat jerárquica. La caracterización de los hábitats presentes en los arroyos y su clasificación brinda una visión sistemática de las variaciones ambientales entre sistemas de arroyos. Tener una visión jerárquica de la organización de estos sistemas, permite enfocar el abordaje del estudio de diversas problemáticas potenciales a través de sets pequeños de variables a cada nivel para determinar el comportamiento dentro de un marco espacio-temporal relevante.

Sin embargo, los resultados de este estudio, sugieren que los esfuerzos de conservación y manejo para los arroyos deben considerar no sólo factores a escala de cuenca sino también a escala de tramo y que una escala por sí sola no es una herramienta lo suficientemente apropiada. Desde el punto de vista de lo presentado en esta tesis, un tramo de arroyo tiene un arreglo espacio-temporal de tipos de hábitat predecible dependiente de la cuenca, y las diferencias entre tramos son evidenciadas como diferencias en este patrón. Los hábitats dentro de los tramos no son homogéneos, existiendo cierto orden en su heterogeneidad. Esta perspectiva de la organización de los hábitats en los arroyos, junto con una clasificación biogeoclimática (Lotspeich y Platts



1982, Warren y Liss 1983), puede brindar un entendimiento mucho mayor de los patrones ecológicos en los arroyos, y un marco más amplio para el manejo de los ecosistemas. Por último lo observado en este trabajo es concordante con lo manifestado por Southwood (1977) en cuanto a que “es importante que no se visualice el hábitat como una plantilla causal rígida” ya que los filtros ambientales son sólo uno de los factores de selección que actúan sobre los organismos permitiendo que estos colonicen y perduren en hábitats determinados. En este sentido el presente trabajo mostró que en arroyos con condiciones hídricas menos estables la presencia y abundancia de especies está regulada por las condiciones ambientales, mientras que en ambientes más estables, las interacciones bióticas son las que regulan las poblaciones.



7. BIBLIOGRAFÍA

- Adams S.B, Frissell C.A y Rieman B.E. 2001. Geography of Invasion in Mountain Streams: Consequences of Headwater Lake Fish Introductions. *Ecosystems*, 4: 296–307.
- Adams S.B, Frissell C.A y Rieman B.E. 2002. Movements of Nonnative Brook Trout in Relation to Stream Channel Slope. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129:623–638
- Aigo J, Cussac V, Peris S, Ortubay S, Gómez S, López H, Gross M, Barriga J y Battini M. 2008. Distribution of introduced and native fish in Patagonia (Argentina): patterns and changes in fish assemblages. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18:387-408.
- Aigo J. 2010. Interacción entre peces nativos y salmónidos en Patagonia: su vulnerabilidad al cambio climático. Tesis Doctoral. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina. 179 pp.
- Alarcón P.A.E, Macchi P.J, Trejo A y Alonso M.F. 2012. Diet of the Neotropical Cormorant (*Phalacrocorax brasilianus*) in a Patagonian freshwater environment invaded by exotic fish. *Waterbirds*, 35:149-153.
- Albariño R.J, Díaz Villanueva V y Buria L. 2009. Leaf litter dynamics in a forested small Andean catchment, Northern Patagonia, Argentina. *Ecological Advances on Chilean Temperate Rainforests*. Academia Press, Bélgica, 183-211.
- Albariño R.J y Buria L.M. 2010. Altered mayfly distribution due to strong interactions with alien rainbow trout in Andean streams of Patagonia. *Limnologia* 41 (3): 220–227.



- Albariño R.J y Buria L.M. 2011 Altered mayfly distribution due to strong interactions with alien rainbow trout in Andean streams of Patagonia. *Limnologica*, 41: 220–227.
- Allan J.D y Flecker A.S. 1993. Biodiversity conservation in running waters. *BioSciences*, 43: 32-43.
- Alonso M.F, Vigliano P.H, Macchi P.J, Milano D, Denegri M.A y Lippolt G.E. 1997. Extensive Fish Surveys from Lakes of Atlantic and Pacific Basins on the Andean Region of Northern Patagonia. VII Conferencia Internacional sobre Conservación y Gestión de Lagos, San Martín de los Andes, Neuquén, Argentina.
- Anderson N.H y Wisseman R.W. 1987. Recovery of the Trichoptera fauna near Mt St. Helens five years after the 1980 eruption. p. 367–73. En: Bournaud, M., Tached, H. (Eds.), Proceedings of the 5th International Symposium on Trichoptera. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht/Boston/Lancaster.
- Angermeier P.L. 1987. Spatiotemporal variation in habitat selection by fishes in small Illinois streams. Pp: 52-60 En: Matthews and Heins (Eds.). Community and Evolutionary Ecology of North American Stream Fishes. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Angermeier P.L y Winston M.R. 1998. Local vs. regional influences on local diversity in stream fish communities of Virginia. *Ecology*, 79:911-927.
- Annen C y Wagner J.J. 2003. The impact of volcanic eruptions during the 1990s. *Natural Hazards*, 4: 169–175.
- Araneda A, Cruces F, Torres L, Bertrand S, Fagel N, Treutler H.C y Urrutia R. 2007. Changes of sub-fossil chironomid assemblages associated with volcanic sediment deposition in an Andean lake (38°S), Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80 (2): 141–156.



- Archivos oficiales del Ministerio de Agricultura y Ganadería de la República Argentina.
Piscicultura Nahuel Huapi. 1908-1933. Informes y correspondencia.
- Archivos oficiales del Ministerio de Agricultura y Ganadería de la República Argentina.
Piscicultura Bariloche. 1934-1970. Informes y correspondencia.
- Archivos Oficiales MAGPRA Piscicultura Nahuel Huapi. Informes y correspondencia
1908-1933 y 1934-1970
- Arend K.K. 1999. Classification of Streams and Reaches. Pp: 57-74. En M.B Bain y N.J. Stevenson (Eds). Aquatic habitat assessment: common methods. American Fishery Society, Bethesda, Maryland. 216 pp.
- Arismendi I, Soto D, Penaluna B, Jara C, Leal C, León-Muñoz J. 2009. Aquaculture, non-native salmonid invasions, and associated declines of native fishes in lakes of the northern Chilean Patagonia. *Freshwater Biology*, 54:1135-1147
- Arismendi I, Penaluna B, Dunham J.B, García de Leaniz C, Soto D, Fleming I, Gomez-Uchida D, Gajardo G, Vargas P.V, León-Muñoz J. 2014. Differential invasion success of salmonids in southern Chile: patterns and hypotheses. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24:919-941.
- Arratia G y Menu Marque S. 1981. Revision of the freshwater catfishes of the genus *Hatcheria* (*Siluriformes, Trichomycteridae*) With commentaries on ecology and biogeography *Zoologischer Anzeiger*, 207: 88-101.
- Báez V.H. 2007. Cultivo intensivo de juveniles de trucha de arroyo *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) a partir de ejemplares silvestres en la Patagonia Norte. Tesis de Maestria. Escuela para graduados Alberto Soriano. Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de Buenos Aires. 79 pp.
- Bain M.B y Stevenson N.J. 1999. Aquatic Habitat Assessment: Common Methods, American Fisheries Society Bethesda, MD, 216 pp.



- Bakelaar C.N, Brunette P, Cooley P.M, Doka S.E, Millard E.S, Minns C.K, Morrison H.A. 2004. Geographic information systems applications in lake fisheries. Pp 113-152. En: Fisher W.L., Rahel F.J., (Eds). *Geographic Information Systems in Fisheries*. Bethesda, Maryland: American Fishery Society. 275 pp.
- Balseiro E y Modenutti B.E. 1998. Pelagic communities and ecosystem processes in Andean Patagonian lakes. *Ecología Austral*, 8:183-189.
- Balseiro E, Souza M.S, Serra Olabuenaga I, Wolinski L, Bastidas Navarro M, Laspoumaderes C y Modenutti B. 2014. Effect of the Puyehue-Cordon Caulle volcanic complex eruption on crustacean zooplankton of Andean lakes. *Ecología Austral*, 24:75-82.
- Barriga J.P, Battini, M.A y Cussac V.E. 2007. Annual dynamics variation of landlocked *Galaxias maculatus* (Jenyns 1842) population in a river of Northern Patagonia: occurrence of juvenile upstream migration. *Journal of Applied Ichthyology*, 23:128-135.
- Barriga J.P y Battini M.A. 2009. Ecological significances of ontogenetic shifts in the stream-dwelling catfish, *Hatcheria macraei* (Siluriformes, Trichomycteridae), in a Patagonian river. *Ecology of Freshwater Fish*, 18: 395–405.
- Barriga J.P, Battini M.A, García-Asorey M, Carrea C, Macchi P.J y Cussac V.E. 2012. Intraspecific variation in diet, growth, and morphology of landlocked *Galaxias maculatus* during its larval period: the role of food availability and predation risk. *Hydrobiologia*, 679 (1):27-41.
- Barriga J.P, Espinós N.A, Chiarello-Sosa J.M y Battini M.A. 2013. The importance of substrate size and interstitial space in the microhabitat selection by the stream-dwelling catfish *Hatcheria macraei* (Actinopterygii, Trichomycteridae). *Hydrobiologia*, 705, 191–206.



- Barros V.R, Cordon V.H, Moyano C.L, Mendez R.J, Forquera J.C y Pizzio O. 1983. Cartas de precipitación de la zona oeste de las Provincias de Rio Negro y Neuquén: Primera contribución. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Buenos Aires, Argentina.
- Bello M.E. 2002. Los peces autóctonos de la Patagonia Argentina. Distribución Natural. Cuadernos Universitarios. Universidad Nacional del Comahue. CRUB. N°43. 52pp.
- Benda L.E.E, Poff N.L, Miller D, Dunne T, Reeves G, Pess G y Pollock M. 2004. The network dynamics hypothesis: how channel networks structure riverine habitats. *BioScience*, 54(5): 413-427.
- Biggs B.J.F, Kilroy C y Mulcock C.M. 1998. New Zealand stream monitoring and assessment kit. Stream monitoring manual. Version 1. NIWA Technical Report 40. 150 p.
- Biscayart C, Pasquale C.D y Bello M.T. 2001. La programación dinámica en la migración de salmónidos. I Reunión Binacional de Ecología-XX Reunión Argentina de Ecología-X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile., San Carlos de Bariloche-Argentina.
- Bisson P A, Crisafulli C.M, Franssen B.R., Lucas R.E. y Hawkins C.P. 2005. Responses of Fish to the 1980 Eruption of Mount St. Helens Pp:163-181. En: Responses of Fish to the 1980 Eruption of Mount St. Helens. Editors: Virginia H. Dale, Frederick J. Swanson, Charles M. Crisafulli. Springer New York. 342 pp
- Bisson P.A, Buffington J.M y Montgomery D.R. 2006. Valley segments, stream reaches and channel units. En: Hauer FR, Lamberti GA (Eds) Methods in stream ecology. Academic, Amsterdam, pp 23–49.



- Blanc G. 1997. L'introduction des Agents Pathogènes dans les Ecosystèmes Aquatiques: Aspects Théoriques et Réalités. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 344-345: 192-202.
- Blanco G, Cagigas E, Vázquez E y Sánchez J.A. 1998. Genetics impact of the introduced domesticated strain of Brown trout, *Salmo trutta*, on native Spanish populations. En: Stocking and introduction of fish. Ed: Cowx, I. G. Oxford: Fishing News Books: 371-379.
- Bonada N, Prat N, Resh V.H y Statzner B. 2006. Developments in aquatic insect biomonitoring: a comparative analysis of recent approaches. *Annual Review of Entomology*, 51: 495–523.
- Bonetto A, Pignalberi A.C, Yuan E.C. y Oliveros O. 1971. Informaciones complementarias sobre migraciones de peces en la Cuenca del Plata. *Physis*, 30: 505- 520
- Bormann F.H y Likens G.E. 1979. Pattern and Process of a Forested System. Springer-Verlag, New York. 253 pp.
- Boyce M.S, Haridas, C.V y Lee C.T. 2006. Demography in an increasingly variable world. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 141-148.
- Bozek M.A y F.J Rahel. 1991. Assessing habitat requirements of young Colorado River cutthroat trout by use of macrohabitat and microhabitat analysis. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120: 571-581.
- Bozek M.A y Hubert W.A. 1992. Segregation of resident trout in streams as predicted by three habitat dimensions. *Canadian Journal of Zoology*, 70: 886–890



- Brand C y Miserendino M.L. 2014. Biological traits and community patterns of Trichoptera at two Patagonian headwater streams affected by volcanic ash deposition. *Zoological Studies*, 53: 72.
- Breiman L, Friedman J.H, Olshen R.A y Stone C.J. 1984. Classification and regression trees. Wadsworth International Group.
- Bubach D.F, Macchi P.J y Pérez Catán S. 2015. Influence of volcanic activity and anthropic impact in the trace element contents of fishes from the North Patagonia in a global context. *Environmental Monitoring Assessment*, 187:710
- Buria L.M, Albariño R.J, Díaz Villanueva V, Modenutti B.E y Balseiro E.G. 2007. Impact of exotic rainbow trout on the benthic macroinvertebrate community from Andean-Patagonian headwater streams. *Archiv für Hydrobiologie*, 168: 145–154.
- Buteler M, Stadler T, Lopez Garcia G, Lassa M.S, Trombotto Liaudat D, D'Adamo P y Fernandez-Arhex V. 2011. Propiedades insecticidas de la ceniza del complejo volcánico Puyehue–Cordón Caulle y su posible impacto ambiental. *Revista de La Sociedad Entomológica Argentina*, 70: 149–156.
- Cabezas Cartes F, Kubisch E.L, Ibarzüengoytía N.R. 2014. Consequences of volcanic ash deposition on the locomotor performance of the *Phymaturus spectabilis* lizard from Patagonia, Argentina. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 321, 164–172.
- Carrera C y Fierro K. 2001. Manual de monitoreo. Los macroinvertebrados acuáticos Como indicadores de la calidad del Agua. Editorial Eco Ciencia, Quito, Ecuador.67 pp.
- Chaneton E.J, Mazía N, Garibaldi L.A, Chajj J y Kitzberger T. 2014. Impact of volcanic ash deposition on foliar productivity and insect herbivory in northern Patagonia deciduous forests. *Ecología Austral*, 24, 51–63.



- Cione L.A y Báez A.M. 2007. Peces continentales y anfibios cenozoicos de Argentina: los últimos cincuenta años. *Ameghiniana*, (11): 195-220.
- Clavero M. y Garcia –Berthou E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in ecology and evolution*, 20 (3): 110-110
- Colautti R.I. 2005. Are characteristics of introduced salmonids fishes biased by propagule pressure?. *Canadian Journal of Fish Aquatic Science*, 62: 950-959.
- Colautti R.I, Grigorovich I.A y MacIsaac H.J. 2006. Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions*, 8: 1023-1037.
- Collier K.J. 2002. Effects of flood regulation and sediment flushing on instream habitat and benthic invertebrates in a New Zealand river influenced by a volcanic eruption. *River Research and Applications*, 18: 213–226.
- Cordini R. 1950. Algunas características limnológicas del lago Nahuel Huapi. Monitoreo de la Calidad del Agua del lago Nahuel Huapi. CRUB-DPA. Tomo 9:113-127.
- Correa C, Bravo A.P y Hendry A.P. 2012. Reciprocal trophic niche shifts in native and invasive fish: salmonids and galaxiids in Patagonian lakes. *Freshwater Biology* 57:1769-1781.
- Creque S.M, Rutherford, E.S y Zorn T.G. 2005. Use of GIS derived landscape-scale habitat features to explain spatial patterns of fish density in Michigan rivers. *North American Journal of Fisheries Management*, 25: 1411–1425.
- Crowl T.A., Townsend C.R y McIntosh A.R. 1992. The impact of introduced brown and rainbow trout on native fish: the case of Australasia. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2:217-241.



- Cucherousset J, Aymes J.C, Poulet N, Santoul F y Ceréghino R. 2008. Do native brown trout and non-native brook trout interact reproductively?. *Naturwissenschaften* *Chaften*, 95: 647-654.
- Cussac V.E, Ortubay S, Iglesias G, Milano D, Lattuca M.E, Barriga J.P, Battini M, Gross M. 2004. The distribution of South America galaxiid fishes: the role of biological traits and post-glacial history. *Journal of Biogeography*, 31: 103–121.
- Cussac V.E, Fernández D.A, Gómez S.E y López H.L. 2009. Fishes of southern South America: a story driven by temperature. *Fish Physiology and Biochemistry*, 35:29–42.
- Cussac V, Becker L, Aigo J, Conte-Grand C, Blasetti G, Cordero P, Crichigno S y Nabaes D. 2014. Abundance of native fishes, wild-introduced salmonids and escaped farmed rainbow trout in a Patagonian reservoir. *Lakes and Reservoirs: Research and Management*, 19: 1–12.
- Cussac V.E, Habit E, Ciancio J, Battini M.A, Riva Rossi C, Barriga J.P, Baigún C y Crichigno S. 2016. Freshwater fishes of Patagonia: conservation and fisheries. *Journal of Fish Biology*: doi:10.1111/jfb.13008.
- Dale V.H, Swanson F.J y Crisafulli C.M. 2005. Disturbance, survival, and succession: understanding ecological responses to the 1980 eruption of Mount St. Helens. p. 3-11. En: VH Dale; FJ Swanson, CM Crisafulli (Eds). *Ecological responses to the 1980 eruption of Mount St. Helens*. New York, NY: Springer.
- Davis L.A y Wagner T. 2016. Scale-Dependent Seasonal Pool Habitat Use by Sympatric Wild Brook Trout and Brown Trout Populations, *Transactions of the American Fisheries Society*, 145:4, 888-902



- De Haas E.M, Wagner C, Koelmans A.A, Kraak M.H.S, Admiraal W. 2006. Habitat selection by chironomid larvae: fast growth requires fast food. *Journal of Animal Ecology*, 75: 148–155.
- Death R.G, Baillie B.R y Fransen P. 2003. Effect of *Pinus radiata* logging on stream invertebrate communities in Hawke's Bay, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine Freshwater Research*, 37:507–20.
- Del Moral R. 1981. Life returns to Mount St. Helens. *Natural History*, 90: 36–49.
- Del Moral R y Grishin Y. 1999. Volcanic disturbances and ecosystem recovery 16: 137–. En: LR Walker (Ed.). *Ecosystems of Disturbed Ground, Ecosystems of the World*. Elsevier Publishers. 160 Pp.
- Del Moral R y Eckert A.J. 2005. Colonization of volcanic deserts from productive patches. *American Journal of Botany*, 92:27-36.
- Del Valle A.E y Nuñez P. 1991. Evaluación subacuática de los pozones del río Chimehuin. Potencial de pesca deportiva de salmónidos. CEAN – JICA Informe técnico n°3. 50pp.
- Di Prinzio C.Y, R.J Casaux y M.L Miserendino. 2009. Effects of land-use on fish assemblages in Patagonian low order streams. *Annales de Limnologie*, 45: 267–77.
- Di prinzio C.Y. 2010. Los efectos del uso de la tierra sobre las comunidades de peces en ambientes lóticos del oeste de Chubut, Patagonia. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad de La Plata. Tesis Doctoral. 384pp.
- Díaz Villanueva V, Buria L, Albariño R. 2010. Primary consumers and resources: anual variation in two contrasting reaches of a Patagonian mountain stream. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 46: 21-28.



- Dirección de Pesca Continental Subsecretaría de Pesca y Acuicultura Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. 2011. Informe Nacional sobre el repoblamiento de cuerpos de agua continentales. 51pp
- Dixon C.J y Vokoun J.C. 2009. Burbot resource selection in small streams near the southern extent of the species range. *Journal of Freshwater Ecology*, 18: 234–246.
- Dollar E, James C, Rogers K y Thoms M. 2007. A framework for interdisciplinary understanding of rivers as ecosystems. *Geomorphology*, 89(1):147-162.
- Dollof C.A, Flebbe P.A y J.E. Thorpe. 1994. Salmonid Flexibility: Response to environmental extremes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 123:606-612.
- Donald D.B, Vinerbrooke R.D, Anderson R.S, Syrgiannis J y Graham M.D. 2001. Recovery of zooplankton assemblages in mountain lakes from the effects of introduced sport fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 1822-1830.
- Dorava J.M y Milner A.M. 1999. Effects of recent volcanic eruptions on aquatic habitat in the Drift River, Alaska implications at other Cook Inlet region volcanoes. *Environmental Management*, 23: 217–230.
- Dunham J.B y Rieman B.E. 1999. Metapopulation structure of bull trout: influences physical, biotic, and geometrical landscape characteristics. *Ecological Applications*, 9:642–655.
- Durant A.J, Villarosa G, Rose W.I, Delmelle P, Prata A.J, Viramonte J.G. 2012. Longrange volcanic ash transport and fallout during the 2008 eruption of Chaitén volcano, Chile. *Physics and Chemistry Earth Parts A/B/C*, 45-46: 50–64.
- Edwards J.S, Crawford R, Sugg P.M y Peterson M.A. 1986. Arthropod recolonization in the blast zone of Mount St. Helens. pp. 329-333. En: SAC. Keller (Ed.). Mount St.



- Helens: Five years later. Eastern Washington State University Press, Cheney, Washington.
- Edwards J.S y Sugg P.M. 2005. Arthropods as pioneers in the regeneration of life on the pyroclastic-flow deposits of mount St. Helens. En: Dale VH, Swanson FJ, Crisafulli CM, (Ed.). Ecological Responses to the 1980 Eruption of Mount St. Helens. New York, NY: Springer. 27 pp.
- Elgueta A, Gonzalez J, Ruzzante D.E, Walde S.J y Habit E. 2013. Trophic interference by *Salmotrutta* on *Aplochiton zebra* and *Aplochiton taeniatus* in southern Patagonian lakes. *Journal of Fish Biology* 82:430–443.
- Elizalde L. 2014. Volcanism and arthropods: a review. *Ecología Austral*, 24: 3–16.
- Espinós A.C y Blasetti G. 1999. Aspectos de la biología de la trucha marrón (*Salmo trutta*) y la trucha arco iris (*Onchorhynchus mykiss*) del rio Limay medio en relación con las fluctuaciones de caudales. CEAN – JICA Informe técnico n° 22. 53 pp
- Everitt B. 2007. An R and S-PLUS companion to multivariate analysis. 2nd ed. Springer.
- Fausch K.D. 1988. Tests of competition between native and introduced salmonids in streams: What have we learned? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 2238-1246.
- Fausch K.D. 1989. Do gradient and temperature affect distributions of, and interactions between, brook charr (*Salvelinus fontinalis*) and other resident salmonids in streams? *Physiology and Ecology Japan Special Volume*, 1:303–322
- Fausch K.D y Bramblett R.G. 1991. Disturbance and fish communities in intermittent tributaries of a western Great Plains river. *Copeia*: 659–674.
- Fausch K.D, Nakano S y Ishigaki K. 1994. Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island, Japan: considering multiple factors across scales. *Oecologia*, 100:1–12.



- Fausch K.D. 2008. A paradox of trout invasions in North America. *Biological Invasions*, 10 (5): 685–701.
- Fernandez Canepa G. Solapamiento dietario entre el pato de los torrentes (*Merganetta armata armata*) y los salmónidos en el Parque Nacional Nahuel Huapi en verano. Universidad Nacional del Comahue. Tesis de Licenciatura. 121p.
- Ferriz R.A y Salas Aramburu W. 1994. Relaciones tróficas de los peces de un embalse patagónico, Provincia del Neuquén, Argentina. *Bioikos*, 8:7-19.
- Ferriz R.A. 1993/1994. Algunos aspectos de la dieta de cuatro especies ícticas del río Limay (Argentina). *Revista de Ictiología*, 2/3:1-7.
- Fesl C. 2002. Biodiversity and resources use of larval chironomids in relation to environmental factors in a large river. *Freshwater Biology*, 47: 1065– 1087.
- Fischer J.R y Paukert C.P. 2008. Habitat relationships with fish assemblages in minimally disturbed Great Plains regions. *Ecology of Freshwater Fish*, 17: 597–609.
- Flebbe P.A. 1994. A Regional View of the Margin: Salmonid Abundance and Distribution in the Southern Appalachian Mountains of North Carolina and Virginia. *Transaction of the American Fishery Society*.123:657-667
- Flosi G y Reynolds F.L. 1994. California salmonid stream habitat restoration manual. California department of fish and game, technical report, Sacramento.50pp.
- Frissell C.A, Liss W.J, Warren C.E. y Hurley M.D. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*, 10(2):199-214.
- Fukushima M, Takamura N, Sun L, Nakagawa M, Matsushige K y Xies P. 1999. Changes in the plankton community following introduction of filterfeeding planktivorous fish. *Freshwater Biology* 42: 719-735.



- Fukushima M. 2001. Salmonid habitat-geomorphology relationships in low-gradient streams. *Ecology*, 82: 1238- 1246.
- Gaenzle E. 2002 Relationships between Stream Geomorphology and Fish Community Structure and Diversity in Maine. Electronic Theses and Dissertations for the Degree of Master of Science. 395pp.
- Gaitán J.J, Ayesa J.A, Umaña F, Raffo F y Bran D.B. 2011. Cartografía del área afectada por la ceniza del volcán puyehue en Río Negro y Neuquén. Informe PROEVO.
- García D. 2016. Caracterización de la materia orgánica alóctona y la dinámica de su ingreso en un lago profundo norpatagónico a través de arroyos tributarios. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue. 215pp.
- Gatz Jr, A.J, Sale M.J y Loar J.M. 1987. Habitat shifts in rainbow trout: competitive influences of brown trout. *Oecologia*, 74: 7–19.
- Geist D.R y Dauble D.D. 1998. Redd site selection and spawning habitat use by fall chinook salmon: the importance of geomorphic features in large rivers. *Environmental Management*, 22(5):655-669.
- Geist D.R. 2000. Hyporheic discharge of river water into fall chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) spawning areas in the Hanford Reach, Columbia River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(8):1647-1656.
- Geller W, Baffico G, Diaz M.V, Friese K, Koschorreck M, Kringel R, Pedrozo F, Schimmele M y Wendt-Potthoff Kand Woelfl S. 2006. The acidic waters of Rio Agrio and Lago Caviahue at Volcan Copahue, Argentina. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 29: 1583–1586.
- Gelwick F.P. 1990. Longitudinal and temporal comparisons of 189ifl and pool fish assemblages in a northeastern Oklahoma Ozark stream. *Copeia*, 1990:1072–1082.



- Geray D, Albariño R y Milano D. 2015. Experimental assessment of predation by native and exotic fish on stream invertebrates in Northern Patagonia. *Limnologica*, 51: 24 - 31
- Ghermandi L y Gonzalez S. 2014. Observaciones tempranas de la deposición de ceniza por la erupción volcánica del Cordón Caulle y sus consecuencias sobre la vegetación de la estepa del NO de la Patagonia. *Ecología Austral*, 22:144-149.
- Gido K.B, Falke J.A, Oakes R.M y Hase K.J. 2006. Fish habitat relations across spatial scales in prairie streams. *American Fisheries Society Symposium*, 48:265–285.
- Glova G.J, Sagar P.M y Naslund I. 1992. Interaction for food and space between populations of *Galaxias vulgaris* Stokell and juvenile *Salmo trutta* L. in a New Zealand stream. *Journal of Fish Biology*, 41: 909-925.
- González Regalado T. 1945. Peces de los Parques Nacionales Nahuel Huapi, Lanín y Los Alerces. *Anales del Museo de la Patagonia*. 1: 121-138.
- González Bonorino F. 1973. Geología del área entre San Carlos de Bariloche y Llao Llao. Fundación Bariloche, Departamento Recursos Naturales y Energéticos, San Carlos de Bariloche.16: 1-53.
- Gonzalez Ferran O. 1985. Regiones de mayor riesgo volcánico de América del Sur. En Geisecke Geisecke, A. (Ed) Simposio sobre el peligro y riesgo sísmico y volcánico en América del Sur, CERESiS 14: 421-432
- Gore J.A. 1982. Benthic invertebrate colonization: source distance effects on community composition. *Hydrobiologia*, 94:183-193.
- Gorman O.T y Karr J.R. 1978. Habitat structure and stream fish communities. *Ecology* 59:507-515.
- Gozlan R.E. 2008. Introduction of non-native freshwater fish: is it all bad? *Fish and Fisheries*, 9:106–115.



- Gozlan R.E, Britton J.R., Cowx I.G y Copp G.H. 2010. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, 76:751–786.
- Gratwicke B y Marshal B.E. 2001. The relationship between the exotic predators *Micropterus salmoides* and *Serranochromis robustus* and native steam fishes in Zimbabwe. *Journal of Fish Biology*, 58: 68-75.
- Gregory S.V, Lamberti G.A y Moore K.M. S.. 1989. Influence of valley floor landforms on stream ecosystems. Pp. 3-9. En: D. L. Abell, (Ed.), Proceedings of the California Riparian Systems Conference: Protection, management, and restoration for the 1990's. September 22-24, 1988, Davis, CA. General Technical Report PSW-110, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Berkeley, CA: USDA Forest Service.
- Gresswell R.E, Liss W.J, Larson G.L y Bartlein P.J. 1997. Influence of basin-scale physical variables on life history characteristics of cutthroat trout in Yellowstone Lake. *North American Journal of Fisheries Management*, 17:1046-1064.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111:1169-1194.
- Grossman G.D y Freeman M.C. 1987. Microhabitat use in a stream fish assemblage. *Journal of Zoology*, 212: 151–176.
- Grosman F.M. 1993-1994. Interacciones tróficas entre trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*), pejerrey patagónico (*Patagonina hatcheri*) y percas (*Percichthys trucha*) en un ambiente patagónico. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 24/25:15-25.



- Grossman G, Ratajczak Jr R, Crawford M y Freeman M. 1998. Effects of environmental variation and interspecific interactions on assemblage structure and microhabitat use by stream fishes. *Ecological Monographs*, 68:395-420.
- Habit E, Piedra P, Ruzzante D, Walde S, Belk M, Cussac V, Gonzalez J y Colin N. 2010. Changes in the distribution of native fishes in response to introduced species and other anthropogenic effects. *Global Ecology and Biogeography*, 19:697–710.
- Habit E, Gonzalez J, Ruzzante D y Walde S. 2012. Native and introduced fish species richness in Chilean Patagonian lakes: Inferences on invasion mechanisms using salmonid-free lakes. *Diversity and Distributions*, 18:1153–1165.
- Habit E, González J, Ortiz-Sandoval J, Elgueta A y Sobenes C. 2015. Efectos de la invasión de salmónidos en ríos y lagos de Chile. *Ecosistemas*, 24(1): 43-51.
- Halverson A. 2010. An Entirely Synthetic Fish How Rainbow Trout Beguiled America and Overran the World. Yale University Press. 288 pp.
- Halvorsen M y Svenning M.A. 2000. Growth of Atlantic salmon parr in fluvial and lacustrine habitats. *Journal of Fish Biology*, 57: 145-160.
- Harrison E.T, Norris R.H y Wilkinson S.N. 2007. The impact of fine sediment accumulation on benthic macroinvertebrates: implications for river management. Proceedings of the 5th Australian Stream Management Conference, pp. 139–144.
- Hawkins C.P y Sedell J.R. 1990. The role of refugia in the recolonization of streams devastated by the 1980 eruption of Mount St. Helens. *Northwest Science*. 64, 271–274.
- Hayes K.R y Barry S.C. 2008. Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological Invasions* 10: 483–506.
- Helfman G.S. 2007. Fish conservation. Island Press, Covelo, CA.336p.



- Hermoso V, Clavero M, Blanco-Garrido F y Prenda J. 2011. Invasive species and habitat degradation in Iberian streams: an analysis of their role in freshwater fish diversity loss. *Ecological Applications*, 21:175-188.
- Holway D.A, Lach L.S, Suarez A, Tsutsui N, y Case T.J. 2002. The causes and consequences of ant invasions. Annual Review of Ecology. *Evolution and Systematics*, 33:181–233.
- Horton R.E. 1945. Erosional development of streams and their drainage basins: hydrophysical approach to quantitative geomorphology. *Bulletin of the Geological Society of America*, 56:275-370.
- Hrabik H.T, Carey M.P y Webster M.S. 2001. Interactions between young-of-the- year exotic rainbow smelt and native yellow perch in a northern temperate lake. *Transactions of the American Fisheries Society*, 130: 130-568.
- Hubert N y Renno J.F. 2006. Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 1-22.
- Huges R.M, Wang L y Seelbach.P.W (Eds.).2006. Landscape influences on stream habitat and biological assemblages. American Fisheries Society, Symposium 48. Bethesda, Maryland. 667pp.
- Huryñ A. D, Slavik K. A., Lowe R.L, Parker S. M., Anderson D. S y Peterson B. J. 2005. Landscape heterogeneity and the biodiversity of Arctic stream communities: A habitat template analysis. *Canadian Journal of Fish Aquatic Science*, 62: 1905 – 1919.
- Hynes H.B.N. 1970. The ecology of running water. Liverpool University Press, Liverpool. 200 pp.
- Inbar M, Ostera H.A, Parica C.A, Remesal M.B y Salani F.M. 1995. Environmental assessment of 1991 Hudson volcano eruption ashfall effects on southern Patagonia region, Argentina. *Environmental Geology*, 25 (2): 119–125.



- Jackson D.A y Harvey H.H. 1989. Biogeographic associations in fish assemblages: local vs. regional process. *Ecology*, 70: 1472-1 484.
- Jackson D.A, Peres-Neto P.R y Olden J.D. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities-the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 157-170.
- Janzen D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104: 501-528.
- Jobling M. 1995. Environmental Biology of Fishes. London: Chapman & Hall. 455pp.
- Johnsson J.I, Carlsson M y Sundström L. F. 2000. Habitat preference increases territorial defence in brown trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 48:373–377.
- Johnston I.A, Manthri S, Alderson R, Smart A, Campbell P, Nickell D, Robertson B, Paxton C.G.M y Burt M.L. 2003. Freshwater environment affects growth rate and muscle fibre recruitment in seawater stages of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Experimental Biology*, 206: 1337-1351.
- Jowett I.G y Duncan M.J. 1990. Flow variability in New Zealand rivers and its relationship to in-stream habitat and biota. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 24: 305–317.
- Jowett I.G y Richardson J. 2003. Fish communities in New Zealand rivers and their relationship to environmental variables. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 37: 347-366.
- Juárez S.M, Lallement M.E, Rechencq M, Alonso M y Vigliano P.H. 2014. Ser salmónido en tierras foráneas: Un análisis exploratorio de la ictiofauna exótica en arroyos de la cuenca del lago Nahuel Huapi. 6to Congreso Argentino de Limnología.



- Juncos R, Milano D, Macchi P.J, Alonso M.F y Vigliano P.H. 2011. Response of rainbow trout to different food web structures in Northern Patagonia: implications for growth, bioenergetics, and invasiveness. *Transactions of the American Fisheries Society*, 140: 415–428.
- Juncos R. 2012. Relaciones tróficas entre salmónidos y peces nativos del lago Nahuel Huapi: una aproximación desde la bioenergética. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue. 222pp.
- Juncos R, Milano D, Macchi P.J y Vigliano P.H. 2015. Niche segregation facilitates coexistence between native and introduced fishes in a deep Patagonian lake. *Hydrobiologia*, 747: 53–67.
- Karr J.R y Dudley D.R. 1981. Ecological perspectives on water quality goals. *Environmental Management*, 5:55-68.
- Kendall N.W, McMillan J.R, Sloat M.R, Buehrens T.W, Quinn T.P, Pess G.R, Kuzishchin K.V., McClure M.M. y Zabel R.W. 2015. Anadromy and residency in steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): a review of the processes and patterns. *Canadian Journal of Fish Aquatic Science*. 72: 319–342.
- Kilgour B y Barton D. 1999. Associations between stream fish and benthos across environmental gradients in southern Ontario, Canada. *Freshwater Biology*, 41: 553-566
- Kolar C y Lodge D. 2000. Freshwater Nonindigenous Species: Interactions with other Global Changes Washington D.C Island Press. 3-30 pp.
- Korfiatis K.J y Stamou G.P. 1999. Habitat Templates and the Changing Worldview of Ecology. *Biology and Physiology*, 14: 375-393.
- Korsu K, Huusko A y Muotka T. 2008. Ecology of alien species with special reference to stream salmonids. *Boreal Environment Research*, 13: 43-52



- Korsu K, Huusko A y Muotka T. 2009. Invasion of North European streams by brook trout: hostile takeover or pre-adapted habitat niche segregation?. *Biological Invasions*, 12 (5): 1363-1375.
- Krueger C.C y May B. 1991. Ecological and genetic effects of salmonid introduction in North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 66-77.
- Lallement M.E, Juárez S.M, Macchi P.J, Vigliano P.H. 2014. Puyehue Cordón–Caulle: post-eruption analysis of changes in stream benthic fauna of Patagonia. *Ecología Austral*, 24: 64–74.
- Lallement M.E, Macchi P.J, Vigliano P.H, Juarez S.M, Rechencq M, Baker M, Bouwes N, Crowl T. 2016. Rising from the ashes: Changes in salmonid fish assemblages after 30 months of the Puyehue–Cordon Caulle volcanic eruption. *Science of The Total Environment*, 541:1041–1051.
- Lara L.E, Moreno H, Naranjo J.A, Matthews S y Pérez de Arce C. 2006. Magmatic evolution of the Puyehue–Cordón Caulle Volcanic Complex (40° S), Southern Andean Volcanic Zone: from shield to unusual rhyolitic fissure volcanism. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 157 (4): 343–366.
- Larson G.L y Moore S.E. 1985. Encroachment of exotic rainbow trout into stram population of native brook trout in the Southern Appalachian Mountains. *Transaction of the American Fisheries Society*, 114: 195-203.
- Lattuca M.E, Battini M.A y Macchi P.J. 2008. Trophic interactions among natvies and introduced fishes in a northern Patagonia oligotrophic lake. *Journal of Fish Biology*, 72:1306-1320.
- Leopold L.B, Wolman M.G y Miller J.P. 1964. *Fluvial Process in Geomorphology*, San Francisco.522 pp.



- Levin S.A. 1974. Dispersion and Population Interactions *The American Naturalist*, 108 (960): 207-228.
- Link O y Habit E. 2015. Requirements and boundary conditions for fish passes of non-sport fish species based on Chilean experiences. *Review and Environmental Science and Biotechnology*, 14:9–21
- Liotta J .2006. Distribución geográfica de los peces de aguas continentales de la República Argentina. La Plata, Argentina, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.701pp.
- Lippolt G.E. 2004. Dinámica de las poblaciones de salmónidos en arroyos tributarios del Río Limay. Tesis de Grado. Universidad Nacional de Buenos Aires. 96 pp.
- Lodge D.M. 1993. Biological Invasions: Lessons for Ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 8:133-137.
- Lodge D.M, Stein R.A, Brown K.M, Covich A.P, Brönmark C, Garvey J.E. y Klosiewsky S.P. 1998. Predicting impact of freshwater exotic species on native biodiversity: Challenges in spatial scaling. *Australian Journal of Ecology*, 23:53-67.
- Lonsdale W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80: 1522–1536.
- Lopez H.L, Menni R.C, Battistoni P.A y Cuello M.V. 2003. Bibliografía de los peces de agua dulce de la Argentina. Suplemento 1996-2002. Serie Técnica-Didáctica n° 6, 2003, ProBiota, La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Lopez H.L y Miquelarena A.M. 2005. Biogeografía de los peces continentales de la Argentina. En: Regionalización Biogeográfica en Iberoamerica y Tópicos Afines. 509-550. Primeras jornadas biogeográficas de la red Iberoamericana de biogeografía y entomología sistemática. Buenos Aires.



- Lotspeich F.B y Platts W.S. 1982. An integrated landaquatic classification system. *North American Journal of Fisheries Management*, 2:138-149.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S y Poorter M.D. 2004. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species: a Selection from the Global Invasive Species Database. Auckland: Invasive Species Specialist Group, World Conservation Union.
- Lydeard C.H y Belk M.C. 1993. Management of indigenous fish species impacted by introduced mosquitofish an experimental approach. *The Southwestern Naturalist*, 38: 370-373.
- Lytle D.A. 1999. Use of Rainfall Cues by *Abedus herberti* (Hemiptera: Belostomatidae): A Mechanism for Avoiding Flash Floods David A. *Journal of Insect Behavior*, 12: 1.
- Macchi P.J, Cussac V.E., Alonso M.F y Denegri M.A 1999. Predation relationships between introduced salmonids and the native fish fauna in lakes and reservoirs in northern Patagonia. *Ecology of Freshwater Fish*, 8: 227–236.
- Macchi P.J. 2004. Respuestas poblacionales de *Galaxias maculatus* a la depredación por parte de *Percichthys trucha* y los salmónidos introducidos en la Patagonia. Tesis Doctoral. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina. 174 pp
- Macchi P.J, Pascual M.A y Vigliano P.H. 2007. Differential piscivory of the native *Percichthys trucha* and exotic salmonids upon the native forage fish *Galaxias maculatus* in Patagonian Andean lakes. *Limnologica*, 37:76-87
- Macchi P.J, Vigliano P.H, Pascual M. A, Alonso M. F, Denegri M.A, Milano. D, García Asorey M y Lippolt G. 2008. Historical Policy Goals for Fish Management in Northern Continental Patagonia Argentina: A Structuring Force of Actual Fish Assemblages? *American Fisheries Society Symposium*, 49:331-348.



- Macchi P.J y Vigliano P.H. 2014. Salmonid introduction in Patagonia: the ghost of past, present and future management. *Ecología Austral*, 24(1): 162-172.
- Magoulick D.D y Witzbach M.A. 1998. Effect of temperature and macrohabitat on interspecific aggression, foraging success, and growth of brook trout and rainbow trout pairs in laboratory streams. *Transactions of the American Fisheries Society* 127: 708-717.
- Marchetti M.P. 1999. An experimental study of competition between the native Sacramento perch (*Archoplites interruptus*) and introduced bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Biological Invasions*, 1:55-65.
- Marchetti M.P, Light T, Moyle P.B et al. 2004. Fish invasions in california watersheds: testing hypotheses using landscape patterns. *Ecological Applications*, 14:1507–1525.
- Marsh Matthews E y Matthews W.J. 2000. Spatial variation in relative abundance of a widespread, numerically dominant fish species and its effect on fish assemblage structure. *Oecologia*, 125: 283–292
- Marske K.A, Ivie M.A y Hilton G.M. 2007. Effects of volcanic ash on the forest canopy insects of Montserrat, West Indies. *Environmental Entomology*, 36:817–25.
- Martin P.H, Canham C.D y Marks P.L. 2009. Why forests appear resistant to exotic plant invasions: intentional introductions, stand dynamics, and the role of shade tolerance. *Frontiers in Ecological Environment*, 7:142–149.
- Martin R.S, Watt S.F.L, Pyle D.M, Mather T.A, Matthews N.E, Georg R.B, et al., 2009. Environmental effects of ashfall in Argentina from the 2008 Chaitén volcanic eruption. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 184: 462–472.
- Martínez A.S, Masciocchi M, Villacide J.M, Huerta G, Daneri L, Bruchhausen A, Rozas G y Corley J.C. 2013. Ashes in the air: the effects of volcanic ash emissions on



- plant pollinator relationships and possible consequences for apiculture. *Apidologie*, 44: 268–277.
- Masciocchi M, Pereira A.J, Lantschner M.Y y Corley J.C. 2013. Of volcanoes and insects: the impact of the Puyehue–Cordon Caulle ash-fall on populations of invasive social wasps, *Vesputa* spp. *Ecological Research*, 28: 199–205.
- Massaferro J, Ribeiro-Guevara S, Rizzo A, Arribére M. 2005. Short-term environmental changes in Lake Morenito (41° S, 71° W, Patagonia, Argentina) from the analysis of sub-fossil chironomids. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15: 23–30.
- Matthews W.J. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. 2nd ed. Chapman & Hall, Norwell, Massachusetts. 756 pp.
- Mauad M. 2013. Comparación y aplicabilidad de índices bióticos para evaluar calidad de aguas en ambientes lóticos del Parque Nacional Nahuel Huapi. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo UNLP. 148pp.
- McDowall R.M. 1990. When galaxiid and salmonid fishes meet, a family reunion in New Zealand. *Journal of Fish Biology*, 37: 35-43.
- McDowall R.M. 2003. Impacts of introduced salmonids on native galaxiids in New Zealand upland streams: a new look at an old problem. *Transactions of the American Fisheries Society*, 132: 229-238.
- McIntosh A.R, Townsend C.R y Crowl T.A. 1992. Competition for space between introduced brown trout (*Salmo trutta* L.) and a native galaxiid (*Galaxias vulgaris* Stokell) in New Zealand stream. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 13: 285-294.



- McIntosh A.R. 2000. Habitat- and size-related variations in exotic trout impacts on native galaxiid fishes in New Zealand streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57:2140-2151.
- Meffe G.K. 1984. Effects of Abiotic Disturbance on Coexistence of Predator-Prey Fish Species. *Ecology*, 65:1525–1534
- Menni R.C. 2004. Peces y ambientes en la Argentina continental. Buenos Aires, Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales 316 pp
- Mermoz M y Martín C. 1986. Mapa de vegetación del Parque y la Reserva Nacional Nahuel Huapi. Secretaría de Ciencia y Técnica de la Nación, Delegación Regional Patagonia. 24 pp.
- Mihursky J.A y Kennedy V.S. 1967. Water temperature criteria to protect aquatic life. En: E.L Cooper, ed Special Publ 4, *Transaction of the American Fisheries Society*, 96 (1) Supplement.
- Milano D, Cussac V.E, Macchi P.J, Ruzzante D.E, Alonso M.F, Vigliano P.H y Denegri M.A. 2002. Predator associated morphology in Galaxias platei in Patagonian lakes. *Journal of Fish Biology*, 61:138-156.
- Milano D, Ruzzante D.E, Cussac V.E, Macchi P.J, Ferriz R.A, Barriga J.P, Aigo J.C, Lattuca M.E y Walde S.J. 2006. Latitudinal and ecological correlates of morphological variation in Galaxias platei (Pisces, Galaxiidae) in Patagonia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 87:69-82.
- Mills D. 1971. Salmon and trout: A resource, its ecology, conservation and management. St. Martin´s Press, N. York. 351 pp.
- Minshall G.W. 1988. Stream ecosystem theory: a global perspective. *Journal of the North American Benthological Society*, 7: 263–288.



- Miserendino M.L, Archangelsky M, Brand C y Epele L.B. 2012. Environmental changes and macroinvertebrate responses in Patagonian streams (Argentina) to ashfall from the Chaitén Volcano (May 2008). *Science of the Total Environment*, 424: 202–212.
- Modenutti B.E, Balseiro E.G, Queimaliños C.P, Añon Suárez D.A, Diéguez M.C y Albariño R.J. 1998. Structure and dynamic of food webs in Andean lakes. *Lakes and Reservoirs: Research and Management*, 3:179-186
- Modenutti B.E, Balseiro E.G, Elser J, Bastidas Navarro M, Cuassolo F. et al. 2013. Effect of volcanic eruption on nutrients, light, and phytoplankton in oligotrophic lakes. *Limnology and Oceanography*, 58:1165–1175.
- Montgomery D.R y Buffington J.M. 1998. Channel processes, classification, and response. Pp: 13–42 En: Naiman R.J y Bilby R.E (Eds.) *River Ecology and Management: Lessons from the Pacific Coastal Ecoregion*. Springer-Verlag, New York, NY
- Montgomery D.R y MacDonald L.H. 2002. Diagnostic approach to stream channel assessment and monitoring. *Journal of the American Water Resources Association*, 38:1–16.
- Morales C, Saez A, Arbetman M, Cavallero L, Aizen M. 2014. Detrimental effects of volcanic ash deposition on bee fauna and plant–pollinator interactions. *Ecología Austral*, 24: 42–50.
- Mosteller F y Tukey J.W. 1977. *Data Analysis and Regression: A Second Course in Statistics*. Addison-Wesley, Reading, MA.
- Moyle P.B y Cech Jr. J.J. 1982. *Fishes: an introduction to ichthyology*. New Jersey, Prentice Hall, 593 pp.



- Moyle P.B y Baltz D.M. 1985. Microhabitat Use by an Assemblage of California Stream Fishes: Developing Criteria for Instream Flow Determinations. *Transactions of the American Fisheries Society*, 114:695-704.
- Moyle P.B y Light T. 1996. Biological invasions of freshwater: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation*, 78:149-161.
- Murphy S.M, Day R.H, Wiens J.A y Parker K.R. 1997. Effects of the Exxon Valdez oil spill on birds: comparisons of pre- and post-spill surveys in Prince William Sound. *The Condor*, 99: 299–313.
- Naiman R.J y Bilby R.E. 1998. River ecology and management in the Pacific coastal ecoregion. Pp: 1–10. En: Naiman, R.J., Bilby, R.E. (Eds.), *River Ecology and Management: Lessons from the Pacific Coastal Ecoregion*. Springer-Verlag, New York.
- Navone G. 2006. Distribución del hábitat de la ictiofauna en el río Pichi Leufu. Tesis para optar al grado de licenciado en ciencias biológicas. Universidad del Comahue. Bariloche. 118 pp.
- Nelson J.S. 1994. *Fishes of the world*, 3rd ed. New York, John Wiley and Sons. 614 p
- Nesler T.P y Bergersen E.P. 1991. Mysids in fisheries: hard lessons from headlong introductions. *American Fisheries Society Symposium* 9, Bethesda, Maryland.
- Newcomb T.W y Flagg T.A. 1983. Some effects of Mt. St. Helens volcanic ash on juvenile salmon smolts. *Marine Fisheries Review*, 45: 8–12.
- Nielsen J. L, Fountain M.C y Wright J. M. 1997. Biogeographic analysis of Pacific trout (*Oncorhynchus mykiss*) in California and Mexico based on mitochondrial DNA and nuclear microsatellites. Pp: 22-74. En: *Molecular Systematics of Fishes*,. London; New York: Academic Press.



- Nilsson N.A. 1967. Interactive segregation between fish species. Pp. 295-313. En: Gerking SD (Ed). The biological basis of freshwater fish production. Wiley, New York.
- Nislow K.H, Folt C y Seandel M. 1998. Food and foraging behaviour in relation to microhabitat use and survival of age-0 Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 116-127.
- Nislow K.H. 2001. International symposium on the implications of salmonid growth variation. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10:521-527.
- Oakes R.M., Gido K.B, Falke J.A, Olden J.D y Brock B.L. 2005. Modelling of stream fishes in the Great Plains, USA. *Ecology of Freshwater Fish*, 14:1-14.
- Ogutu Ohwayo R y Hecky R.E. 1991. Fish introductions in Africa and some of their implications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 8- 12.
- Öhlund G, Nordwall F, Degerman E y Eriksson T. 2008. Life history and large-scale habitat use of brown trout (*Salmo trutta*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) – implications for species replacement patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 65: 633–644.
- Ohms H.A, Sloat M.R, Reeves G.H, Jordan C.E y Dunham J.B. 2014. Influence of sex, migration distance, and latitude on life history expression in steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 71: 70–80.
- Orians G.H. 1986. Site characteristics favoring invasions. Pp: 133–148. En: H.A. Mooney y J. A. Drake, (Eds.). Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Orth D.J. 1983. Aquatic habitat measurements. Pp. 61–84. En: L.A. Nielsen & D.L. Johnson Fisheries Techniques (Eds). American Fisheries Society, Bethesda.



- Ortiz Sandoval J.J, Gorski K, Gonzalez-Díaz A y Habit E. 2015. Trophic scaling of *Percichthys trucha* (Percichthyidae) in monospecific and multispecific lakes in western Patagonia. *Limnologica*, 53: 50–59.
- Ortubay S, Gómez S y Cussac V.E. 1997. Lethal temperatures of a Neotropical fish relict in Patagonia, the scale-less characinid *Gymnocharacinus bergi* Steindachner, 1903. *Environmental Biology of Fish*, 49:341-350.
- Ortubay S, Cussac V, Battini M, Barriga J.P, Aigo J.C, Alonso M.F, Macchi P.J, Reissig M, Yoshioka J y Fox S. 2006. Is the decline of birds and amphibians in a steppe lake of northern Patagonia a consequence of limnological changes following fish introduction? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16: 93-105.
- Ortubay S.G y Cussac V. 2000. Threatened fishes of the world: *Gymnocharacinus bergi* Steindachner, 1903 (Characidae). *Environmental Biology of Fish*, 58:144-144.
- Oscoz J.M, Leunda P.M, Campos F, Escala M.C, García-Fresca C, Miranda R. 2005. Spring diet composition of Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) in the Urederra River (Spain). *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 41: 27–34.
- Otturi M.G. 2014. Efecto de la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) sobre el uso de microhábitat y la actividad diaria de la perca criolla (*Percichthys trucha*). Universidad Nacional del Comahue. Tesis de Licenciatura. 67p.
- Pallister J.S, Major J.J, Pierson T.C, Hoblitt R.P, Lowenstern J.B, Eichelberger J.C, Lara L, Moreno H, Munoz J, Castro J.M, Iroume A, Andreoli A, Jones J, Swanson F y Crisafulli C. 2010. Interdisciplinary studies of eruption at Chaitén volcano, Chile. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 91 (42): 381–382.



- Paruelo J.M, Epstein H.E, Lauenroth W.K, Burke I.C. 1997. ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology*, 78, 953–958
- Paruelo J.M, Beltrán A, Jobbágy E, Sala O.E y Golluscio R. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral*, 8: 85–102.
- Pascual M, Macchi P, Urbanski J, Marcos F, Riva Rossi C, Novara M y Dell’Arciprete P. 2002. Evaluating potential effects of exotic freshwater fish from incomplete species presence–absence data. *Biological Invasions*, 4:101-113.
- Pascual M.A, Cussac V, Dyer B, Soto D, Vigliano P.H, Ortubay S, Macchi P.J. 2007. Freshwater fishes of Patagonia in the 21st century after a hundred years of human settlement, species introductions, and environmental change. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10 (2): 212–227.
- Pascual M.A, Lancelotti J, Ernst-Elizalde B, Ciancio J.E, Aedo Marchant E y García Asorey M. 2009. Scale, connectivity, and incentives in the introduction and management of non-native species: the case of exotic salmonids of Patagonia. *Frontiers in Ecology and Environment*, 7: 533–540.
- Pedrozo F, Chillrud S., Temporetti P y Diaz M. 1993. Chemical composition and nutrient limitation in rivers and lakes of northern Patagonian Andes (35.5°-42°S; 71°W) (Rep. Argentina). *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 25: 207–214.
- Pedrozo F, Temporetti P, Beamud G y Diaz M. 2008. Volcanic nutrient inputs and trophic state of Lake Caviahue, Patagonia, Argentina. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 178: 205–212.



- Penaluna B, Arismendi I y Soto D. 2009. Evidence of Interactive Segregation between Introduced Trout and Native Fishes in Northern Patagonian Rivers, Chile. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138:839-845.
- Penczack T. 1999. Impact of introduced brown trout on native fish communities in the Pilica River catchment (Poland). *Environmental Biology of Fishes*, 54: 237-252.
- Persson L y Greenberg L.A. 1990. Optimal foraging and habitat shift in perch, *Perca fluviatilis*, in a resource gradient. *Ecology*, 71: 1699–1713.
- Petts G y Callow P. 1996. River biota. Diversity and dynamics selected extracts from the rivers handbook. Blackwell Science, Oxford. 257 pp.
- Petty J. T y Grossman G.D. 1996. Patch selection by mottled sculpin (Pisces: Cottidae) in a southern Appalachian stream. *Freshwater Biology*, 35:261-276.
- Petty J.T, Lamothe P y Mazik P.M. 2005. Spatial and seasonal dynamics of brook trout populations inhabiting a central Appalachian watershed. *Transaction of the American Fishery Society*, 134: 572-587.
- Pirk G. 2014. Did ash fall from Puyehue–Cordón Caulle volcanic complex affect ant abundance and richness in the Patagonian steppe? *Ecología Austral*, 24: 23–30.
- Poff N y Ward J.W. 1990. Physical Habitat Template of Lotic Systems: Recovery in the Context of Historical Pattern of Spatiotemporal Heterogeneity. *Environmental Management*, 14 (5): 629-645.
- Poff N.L. 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 391-409.
- Pozzi A.J. 1945. Sistemática y distribución de los peces de agua dulce de la República Argentina. *Gaea Buenos Aires*, 7: 239–292.



- PROEVO. 2012. Evaluación de los efectos de la erupción del volcán Puyehue Cordón Caulle sobre los ensambles de peces de arroyos del Norte de Patagonia. Informe final de proyectos de investigación. UNRN. 8pp.
- Queimaliños C.P. 1997. Some physical and biological factors affecting a spring/summer phytoplankton dynamic in a shallow, temperate lake of south Andes (Argentina). *International Review of Hydrobiology*, 82:147-160.
- Quiroga P. 2014. Efecto del hábitat en el establecimiento de salmónidos anádromos en ríos de la Patagonia Austral. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue. 131pp
- Quirós R. 1988. Relationships between air temperature, depth, nutrients and chlorophyll in 103 Argentinian lakes. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 23:647-658.
- Rabassa J, Coronato A y Martínez O. 2011. Late Cenozoic Glaciations in Patagonia and Tierra del Fuego: an updated review. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103: 316– 335.
- Raleigh R.F. 1982. Habitat suitability index models: Brook trout. U.S. Dept. Int., FishWildl. Servo FWS/OBS-82/10.24. 42 pp.
- Raleigh R.F, Hickman T, Solomon R.C.H y Nelson P.C. 1984. Habitat suitability information: Rainbow Trout. Biological Report 82/10.60. Fish and Wildlife Service.
- Raleigh R.F, Zuckerman L.D y Nelson P.C. 1986a. Habitat suitability index models and instream flow suitability curves: Brown Trout. Biological Report, 82 (10.124). Fish and Wildlife Service.



- Raleigh R.F, Miller W. y P. Nelson. 1986b. Habitat suitability index models and instream flow suitability curves: Chinook Salmon. Biological Report, 82 (10 122). Fish and Wildlife Service.
- Ramezani J, Rennebeck L, Closs G.P y Matthaei C.D. 2014. Effects of Fine Sediment Addition and Removal on Stream Invertebrates and Fish: A Reach-Scale Experiment. *Freshwater Biology*, 59 (12): 2584-2604.
- Ramos V.A y Cortés J.M. 1984. Estructura e interpretación tectónica. Pp: 317-346. En: Ramos, V.A. (Ed.) Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Río Negro, 9º Congreso Geológico Argentino, Relatorio, Buenos Aires.
- Rechencq M. 2003. Análisis de capturas de pesca recreacional en el rio limay mediante el empleo de pescadores voluntarios. Tesis de Licenciatura. CRUB, UNCO. 155 pp.
- Rechencq M, Vigliano P, Lippolt G, Alonso M, Macchi P, Alvear P, Hougham V, Denegri M.A, Blasetti G, Juncos R, Fernandez M.V, Lallement M.E y Juarez S. 2016 Modeling and management options for Salmonid sport fisheries: a case study from Patagonia, Argentina. *Fisheries Management and Ecology*. DOI: 10.1111/fme.12208
- Redding J.M, Schreck C.B y Everest F.H. 1987. Physiological effects on coho salmon and steelhead of exposure to suspended solids. *Transactions of the American Fisheries Society*, 116: 737–744.
- Reeves G.H, Bisson P.A y Dambacher J.M. 1998. Fish communities. Pp: 200-234. En: Naiman R.J. y R.E Bilby, (Eds.). River ecology and management: lessons from the Pacific coastal ecoregion. New York: Springer-Verlag.
- Reice S.R, Wissmar R.C y Naiman R.J. The influence of spatial and temporal heterogeneity and the background disturbance regime on the recovery of lotic ecosystems. *Environmental Management*, 14: 647.



- Resh V.H, Brown A.V, Covich A.P, Gurtz M.E, Li H.W, Minshall G.W, Reice S.R, Sheldon A.L, Wallace J.B y Wissmar R. 1988 The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 7, 433-455
- Reynolds J.B. 1996. Electrofishing. Pp. 221–253. En: Murphy, B.R., Willis, D.W. (Eds.), *Fisheries Techniques*, 2nd ed. American Fisheries Society, Bethesda Maryland.
- Ribeiro F y Leunda P.M. 2012. Non-native fish impacts on Mediterranean freshwater ecosystems: current knowledge and research needs. *Fisheries Management and Ecology*, 19:142-156.
- Ricciardi A. 2004. Assessing species invasions as a cause of extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, 19:619.
- Richardson J y Taylor M.J. 2002. A guide to restoring inanga habitat. NIWA Science and Technologic series n° 50. Wellington, New Zeland.31pp
- Roman J y Darling J.A. 2007. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends in Ecological and Evolution*, 22:454–464.
- Romero J.E. 2011. The Evolution of the 2008–2011 Eruptive Cycle at Chaiten Volcano, 42°83' S, Southern Chile. *Pyroclastic Flow, Journal of Geology*, 1: 1–10.
- Rosgen D.L. 1985. A stream classification system, Riparian Ecosystems and Their Management: Reconciling Conflicting Uses. Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station RM-120, Fort Collins, CO, pp. 91–95
- Rosgen D.L. 1994. A classification of natural rivers. *Catena* 22:169–199.
- Rosgen D. 1996. Applied river morphology. Wildland Hydrology Books, Pagosa Springs, Colorado.
- Rowe D.C, Pierce C.L y Wilton T.F. 2009. Fish assemblage relationships with physical habitat in wadeable Iowa streams. *North American Journal of Fisheries Management*, 29: 1314–1332.



- Rowe D.K, Dean T.L, Williams E y Smith J.P. 2003. Effects of turbidity on the ability of juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, to feed on limnetic and benthic prey in laboratory tanks. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 37 (1): 45–52.
- Ruesink J.L. 2005. Global analysis of factors affecting the outcome of freshwater fish introductions. *Conservation Biology*, 19: 1883–1893.
- Ruggieri F, Fernandez-Turiel J.L, Saavedra J, Gimeno D, Polanco E, Amigo A y Caselli A. 2012. Contribution of volcanic ashes to the regional geochemical balance: the 2008 eruption of Chaitén volcano, Southern Chile. *Science of the Total Environment*, 425: 75–88.
- Ruggiero A y Werenkraut V. 2014. Legacy patterns in the abundance of epigaeic mountain beetles after the eruption of the Puyehue-Cordón Caulle volcanic complex (NW Patagonia, Argentina). *Ecología Austral*, 24:31-41
- Ruzzante D.E, Walde S.J, Cussac V.E, Dalebout M.L, Seibert J, Ortubay S y Habit E .2006. Phylogeography of the Percichthyidae (Pisces) in Patagonia: roles of orogeny, glaciation, and volcanism. *Molecular Ecology*, 15:2949–2968.
- Ruzzante D.E, Walde S.J, Gosse J.C, Cussac V.E, Habit E, Zemplak T.S y Adams E.D.M. 2008. Climate control on ancestral population dynamics: insight from Patagonian fish phylogeography. *Molecular Ecology*, 17: 2234–2244.
- Ruzzante D.E y Rabassa J. 2011. Paleogeography and Paleoclimatology of Patagonia: effects on biodiversity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103: 221–228.
- Schlosser I.J. 1985. Flow regime, juvenile abundance, and the assemblage structure of stream fishes. *Ecology*, 66:1484–90



- Schröder A, Nilsson K.A, Persson L, Van Kooten T y Reichstein B. 2009. Invasion success depends on invader body size in a sizestructured mixed predation-competition community. *Journal of Animal Ecology*, 78:1152-1162.
- Schumm S.A. 1977. The fluvial system, vol 338. Wiley New York, 338pp.
- Scott W.B y Crossman E.J. 1973. Freshwater Fishes of Canada. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa, 966 pp.
- Serra M.N, García, M.L, Maidana N, Villarosa G, Lami A y Massaferró J. 2016. Little Ice Age to present paleoenvironmental reconstruction based on multiproxy analyses from Nahuel Huapi Lake (Patagonia, Argentina). *Ameghiniana*, 53: 58–73.
- Shaw E.A y Richardson J.S. 2001. Direct and indirect effects of sediment pulse duration on stream invertebrate assemblages and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) growth and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 2213–2221.
- Simon K.S y Townsend C.R. 2003. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology*, 48: 982-994.
- Smith T.A y Kraft C.E. 2005. Stream fish assemblages in relation to landscape position and local habitat variables. *Transactions of the American Fisheries Society*, 134:430-440.
- Sol D, Maspons J, Vall-llosera M, Bartomeus I, García-Peña G.E, Piñol J. y Freckleton R.P. 2012. Unraveling the life history of successful invaders. *Science*, 337:580–583.
- Sosnovsky A, Rechencq M y Vigliano P.H. 2014. Transporte de nutrientes en dos arroyos andinos: desde las montañas hacia los lagos. *Biología Acuática*, 29:345.



- Soto D, Arismendi I, González J, Sanzana J, Jara F, Jara C, Guzmán E y Lara A. 2006. Sur de Chile, país de truchas y salmones: patrones de invasión y amenazas para las especies nativas. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79: 97-117.
- Sousa W.P. 1984. The role of disturbance in Natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 15: 353-391.
- Southwood T.R.E May R.M, Hassell M.P y Conway G.R. 1974. Ecological strategies and population parameters. *The American Naturalist*, 108, 791-804.
- Southwood T.R.E. 1977. Habitat, the template for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, 46: 337–365.
- Southwood T.R.E. 1988. Tactics strategies and templets. *Oikos*. 52(1) 3-18.
- Stanfield L.W, Gibson S.F y Borwick J.A. 2006. Using a Landscape Approach to Identify the Distribution and Density Patterns of Salmonids in Lake Ontario Tributaries. *American Fisheries Society Symposium*, 48:601–621.
- Sternecker K y Geist J. 2010. The effects of stream substratum composition on the emergence of salmonid fry. *Ecology of Freshwater Fish*, 1: 537–544.
- Stuart-Smith R.D, Richardson A.M.M y White R.W.G. 2004. Increasing turbidity significantly alters the diet of brown trout: a multi-year longitudinal study. *Journal of Fish Biology*, 65: 376–388.
- Temporetti P. F. 2006. Efecto a largo plazo de los incendios forestales en la calidad del agua de dos arroyos en la sub-región Andino-Patagónica, Argentina. *Ecología Austral*, 16: 157-166.
- Therneau T.M y Atkinson E.J. 2011. R port Brian Ripley, rpart: Recursive Partitioning. R package version. Pp. 1-50.
- Thorpe J.E. 1990. Variation in life- history strategy in salmonids. *Polskie Archiwum Hydrobiologie*, 37:3-12.



- Thorpe J.E. 1994. Salmonid Flexibility: Responses to Environmental Extremes. En: Dolloff A.C. y P.A. Flebbe, (Eds). Strategies for Survival: Salmonids in Marginal Habitats. *American Fisheries Society*, 123: 603-612.
- Townsend C.R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 8: 36-50.
- Townsend C y Crowl T. 1991. Fragmented Population Structure in a Native New Zealand Fish: An Effect of Introduced Brown Trout?. *Oikos*, 61(3): 347-354.
- Townsend C.R. y Hildebrew A.H. 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, 31: 265-275
- Townsend C.R y Scarsbrook M.R. 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography*, 42(5), 1997, 938-949.
- Townsend C.R, Dolédec S y Scarsbrook M.R. 1997. Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: a test of habitat templet theory. *Freshwater Biology*, 37:367-387.
- Townsend C.R. 1996. Invasion biology and ecological impacts of brown trout *Salmo trutta* in New Zealand. *Biological Conservation*, 78: 13-22.
- Utrilla C.G y Lobón- Cerviá J. 1999. Life-history patterns in a southern population of Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 55: 68-63.
- Valiente A.G, Juanes F, Nuñez P y Garcia-Vazquez E. 2007. Is genetic variability so important? Non-native salmonids in South America. *Journal of Fish Biology*, 71: 136–147
- Valiente A G, Juanes F, Nuñez P y Garcia-Vazquez E. 2010. Brown trout (*Salmo trutta*) invasiveness: plasticity in life-history is more important than genetic variability. *Biological Invasions*, 12:451–462



- Vannote R.L, Minshall G.W, Cummins K.W, Sedell J.R y Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130–137
- Varekamp J.C, Ouimette A.P, Herman S.W, Flynn K.S, Bermudez A y Delpino D. 2009. Naturally acid waters from Copahue volcano, Argentina. *Applied Geochemistry*, 24: 208–220.
- Vargas PV, Arismendi I, Lara G, Millar J y Peredo S .2010. Evidencia de solapamiento de micro-habitat entre juveniles del salmón introducido *Oncorhynchus tshawytscha* y el pez nativo *Trichomycterus areolatus* en el río Allipen, Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 45:285–292
- Veblen T.T, Kitzberger T, Villalba R y Donnegan J. 1999. Fire history in northern Patagonia: the roles of humans and climatic variation. *Ecology Monograph*. 69: 47-67.
- Vigliano P.H, Macchi P.J, Denegri M.A, Alonso M.F, Milano D, Lippolt G y Padilla G. 1999. Un diseño modificado y procedimiento de calado de redes agalleras para estudios cuali-cuantitativos de peces por estratos de profundidad en lagos Araucanos. *Natura Neotropicalis* 30:1–11.
- Vigliano P.H. y Alonso M.F. 2000. Potencial económico de la pesca recreacional en la Argentina: una forma de pesca artesanal poco conocida y su posible impacto en economías regionales de países no desarrollados. *Gayana Zoológica*, 64:109-114
- Vigliano P.H y Darrigran G. 2002. Argentina's Freshwater Systems, Aliens In Wonderland. Pp: 25-44. En: Proceedings of the 11th International Conference on Aquatic Invasive Species. 25-28 February 2002, Alexandria, VA. The Professional Edge, Pembroke, ON.



- Vigliano P.H y Alonso M.F. 2007. Salmonid introductions in Patagonia: a mixed blessing. En: Bert T.M. (ed.). Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities. Kluwer Academic Publications. Nordstadt. The Netherlands pp. 315-331.
- Vigliano P.H, Alonso M.F, Macchi P.J, Denegri M.A, García Asorey M, Lippolt G.E y Alvear P. 2008. Gill net and hydroacustics fish resource evaluation of an ultraoligotrophic lake in Northern Patagonia, Argentina. Pp. 1745-1768. En: J. L. Nielsen, J. J. Dodson, K. Friedland, T. R. Hamon, J. Musick y E. Verspoor (Eds.) Reconciling fisheries with conservation: proceedings of the Fourth World Fisheries Congress. American Fisheries Society, Symposium 49, Bethesda, Maryland.
- Vigliano P.H, Beauchamp D.A, Milano D, Macchi P.J, Alonso M.F, García Asorey M, Denegri M.A, Ciancio J.E, Lippolt G, Rechencq M y Barriga J.P. 2009. Quantifying predation on galaxiids and other native organisms by introduced rainbow trout in an ultraoligotrophic lake in northern Patagonia, Argentina: a bioenergetics modeling approach. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138:1405–1419.
- Vigliano P.H, Jones A, Judd A, Planas H y Lippolt G. 2011. Bottom gas seeps at Lake Nahuel Huapi, Patagonia. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 68 (4): 481–490.
- Villarosa G, Outes V, Hajduk A, Crivelli Montero E, Sellés D, Fernandez M y Crivelli E. 2006. Explosive volcanism during the Holocene in the upper Limay river basin: the effects of ashfall on human society, Northern Patagonia, Argentina. *Quaternary International*, 158: 44–57.
- Virginia R.A y Wall D.H. 2001. Principles of Ecosystem function. Pp. 345- 352. En: Levin, S.A. (Ed.) Encyclopedia of Biodiversity. Academic Press, San Diego, USA.



- Volpe J.P, Anholt B.R y Glicknan B.W. 2001. Competition among juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss*): relevance to invasion potential in British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 197-207.
- Vrijenhoek R.C, Douglas M.E y Meffe G.K. 1985. Conservation genetics of endangered fish populations in Arizona. *Science* 119:400- 402.
- Wang L.J, Lyons J, Rasmussen P, Seelbach P, Simon T, Wiley M, Kanehl P, Baker E, Niemela S y Stewart P.M. 2003. Watershed, reach, and riparian influences on stream fish assemblages in the Northern Lakes and Forest ecoregion, U.S.A. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60:491–505.
- Wankowski J.W.J y Thorpe J.E. 1979. Spatial distribution and feeding in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., juveniles. *Journal of Fish Biology*; 14:239-249.
- Ward J, Tockner K, Arscott D y Claret C. 2002. Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*, 47(4):517-539.
- Ware D.M. 1972. Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*): the influence of hunger, prey density and prey size. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 29: 1193-1201.
- Warren C.E y Liss W.J. 1983. Systems classification and modeling of watersheds and streams. Unpublished report, Department of Fisheries and Wildlife, Oregon State University, Corvallis, Oregon. 193 pp.
- Watson D.J y Balon E.K. 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology*, 25: 371-384.
- Wegrzyn D y Ortubay S. 1991. Nuestros salmónidos. Dirección de Pesca, Ministerio de Recursos Naturales, Provincia de Río Negro. 120 pp.



- Welcomme R.L. 1988. International introductions of inland aquatic species. FAO Fisheries Technical Paper N° 294. 318 pp.
- Welcomme R.L. 1992. A history of international introductions of inland aquatic species. ICES Marine Science Symposium, 194: 3–14.
- Werner E.E y Hall D.J. 1976. Niche shifts in sunfishes: experimental evidence and significance. *Science*, 191: 404-06.
- Werner E.E. y Gilliam J.F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 393–425.
- Werner E.E y Hall D.J. 1988. Ontogenetic habitat shifts in bluegill: the foraging rate predation risk trade-off. *Ecology*, 69:1352-1366.
- Westley P.A.H. 2011. What invasive species reveal about the rate and form of contemporary phenotypic change in nature. *American Naturalist*, 177:496–509
- Wevers M.J y Warren C.E. 1986. A perspective on stream community organization, structure, and development. *Archives of Hydrobiology*, 108:213-233.
- White P.S y Pickett S.T.A. 1985. Pp. 3–13. En: STA, P, White P.S. (Eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.
- Whitman R.P, Quinn T.P y Brannon E.L. 1982. Influence of suspended volcanic ash on homing behavior of adult Chinook salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 111: 63–69.
- Wiens J.A y Parker K.R. 1995. Analyzing the effects of accidental environmental impacts: approaches and assumptions. *Ecological Applications*, 6: 828–841.
- Williams L, Taylor C, Warren M.J y Clingenpeel A. 2003. Environmental variability, historical contingency, and the structure of regional fish and macroinvertebrate faunas 40 in Ouachita Mountain stream systems. *Environmental Biology of fish*, 67: 203-216.



- Wilson T, Stewart C, Bickerton H, Baxter P, Outes V, Villarosa G y Rovere E. 2012. The health and environmental impacts of the June 2011 Puyehue–Cordón Caulle volcanic complex eruption. GNS Science Report.
- Winemiller K.O. 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. *Environmental Biology of Fishes*, 26: 177-199.
- Witte F, Goldschmidt T, Goudswaard P, Ligetvoet C.W, Van Oijen M.P.J y Wanink J.H. 1992. Species extinctions and concomitant ecological changes in lake Victoria. *Netherlands Journal of Zoology*, 42: 214-232
- Wolinski L, Laspoumaderes C, Bastidas Navarro M, Modenutti B y Balseiro E. 2013. The susceptibility of cladocerans in North Andean Patagonian lakes to volcanic ashes. *Freshwater Biology*, 58: 1878–1888.
- Wonham M.J, Lewis M.A y MacIsaac H.J. 2005. Minimizing invasion risk by reducing propagule pressure: a model for ballast water exchange. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3: 73–478.
- Young K.A, Dunham J.B, Stephenson J.F, Terreau A, Thailly A.F, Gajardo G y García de Leaniz C. 2010. A trial of two trouts: comparing the impacts of Rainbow and Brown Trout on a native galaxiid. *Animal Conservation*, 13:399–410
- Zattara E.E y Premoli A.C. 2004. Genetic structuring in Andean landlocked population of *Galaxias maculatus*: effects of biogeographic history. *Journal of Biogeography*, 31: 1–10.
- Zemlak T.S, Habit E.M, Walde S.J, Battini M.A, Adams E y Ruzzante D.E. 2008. Across the southern Andes on fin, glacial refugia, drainage reversals and a secondary contact zone revealed by the phylogeographic signal of *Galaxias platei* in Patagonia. *Molecular Ecology*, 17:5049-5061.



Zemlak T.S, Habit E.M, Walde S.J, Carrea C y Ruzzante D.E. 2010. Surviving historical Patagonian landscapes and climate, molecular insights from *Galaxias maculatus*. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 67.

Zemlak T, Walde S, Habit E y Ruzzante D. 2011. Climate induced changes to the ancestral population size of two Patagonian galaxiids: the influence of glacial cycling. *Molecular Ecology*, 20:5280-5294

Zucker S.J. 1993. Influence of channel constraint on primary production, periphyton biomass and macroinvertebrate biomass in streams of the Oregon Coast range. Master thesis. Oregon State University. Corvallis, Oregon, USA.



Anexo I

Tabla I.1. Uso de suelos en las sub cuencas de los arroyos de las cuencas del lago Nahuel Huapi y río Limay. Datos expresados en %.

Subcuenca	Afloramiento rocoso	Ripio rodado	Bosque intransitable	Bosque transitable	Cumbre rocosa	Espejo de agua	Mallin	Urbano	Plantación	Desmonte
Acantuco	0,00	0,66	70,76	0,00	28,56	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Blanco	0,00	0,00	43,92	0,00	54,10	1,98	0,00	0,00	0,00	0,00
Blest	0,00	0,00	77,32	0,00	17,29	5,35	0,00	0,00	0,00	0,00
Bonito	0,00	0,00	73,58	0,00	26,42	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Bravo	0,00	0,00	68,04	0,00	31,95	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00
Casa de Piedra	0,00	0,00	58,11	10,50	30,75	0,64	0,00	0,00	0,00	0,00
Cascada	0,00	0,00	54,93	20,67	24,37	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Castilla	0,00	0,00	52,79	47,02	0,00	0,00	0,209	0,00	0,00	0,00
Chacabuco	19,55	7,40	33,13	22,48	0,00	0,00	17,45	0,00	0,00	0,00
Challhuaco	20,04	0,00	54,40	21,40	4,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Coluco	0,00	0,00	60,19	0,00	39,50	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00
De la Quebrada	39,39	0,00	59,59	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
Del Medio	0,00	64,63	0,00	25,64	1,91	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
Estacada	0,00	0,00	67,66	0,00	32,33	0,00	7,82	0,10	0,00	0,00
Frey	0,00	0,00	74,71	0,00	21,06	4,23	0,00	0,00	0,00	0,00
Gallardo	0,00	0,00	63,91	0,00	26,78	8,61	0,704	0,00	0,00	0,00
Gutiérrez	0,00	0,00	60,22	10,85	17,55	11,31	0,00	0,00	0,00	0,00
Huemul	0,00	0,00	64,29	0,00	35,72	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Las Minas	53,93	0,00	17,67	28,10	0,00	0,00	0,31	0,00	0,00	0,00
LLuvuco	0,00	0,00	71,01	0,00	27,95	1,04	0,00	0,00	0,00	0,00
Machete	0,00	0,00	63,42	0,00	28,57	4,78	3,23	0,00	0,00	0,00
Manzano-Jones	7,37	0,00	77,96	4,13	0,00	0,00	10,55	0,00	0,00	0,00
Millaqueo	0,00	0,00	63,32	0,00	36,67	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
Neuquenco	0,00	0,00	53,04	36,24	10,73	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00



Tabla I.1: Continuación

Subcuenta	Afloramiento rocoso	Ripio rodado	Bosque intransitable	Bosque transitable	Cumbre rocosa	Espejo de agua	Mallin	Urbano	Plantación	Desmante
Newbery	60,25	0,54	0,00	19,38	0,00	0,00	19,84	0,00	0,00	0,00
Ñireco	11,90	0,00	37,37	38,55	8,73	0,04	0,00	1,58	0,80	1,02
Ñirihuau	41,89	15,72	18,99	9,30	3,60	0,01	8,94	0,02	0,41	0,00
Patiruco	0,00	0,00	80,76	0,00	18,38	0,87	0,00	0,00	0,00	0,00
Pedregoso	0,00	0,00	45,62	7,32	47,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Pireco	0,00	2,38	65,65	0,00	21,35	0,96	3,83	0,00	0,00	0,00
Quintriqueuco	23;17	0,00	68,78	5,04	3,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Ragintuco	0,00	0,00	57,67	0,00	42,34	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Torrontegui	0,00	0,00	61,19	0,00	38,27	0,55	0,00	0,00	0,00	0,00
Tristeza	32,36	0,00	63,47	4,19	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Uhueco	0,00	0,00	70,47	0,00	29,16	0,42	0,00	0,00	0,00	0,00



Tabla I.2. Estratos de vegetación (datos expresados en %) y variables climáticas en las sub cuencas de los arroyos de las cuencas del lago Nahuel Huapi y río Limay.

Subcuenta	Alerce	Ciprés cordillera	Coihue	Lenga	Ñire	Estepa	Humedal	Alto andino	Temp. media verano (F)	IDVN	Precipitación media (mm ³)
Acantuco	0,00	0,00	27,56	43,02	0,80	0,00	0,00	28,62	53,94	0,22	2698,29
Blanco	0,00	0,00	13,71	40,63	0,00	0,00	0,00	45,66	48,98	0,11	2386,56
Blest	11,28	0,00	14,08	62,48	0,00	0,00	0,00	0,00	56,30	0,26	3113,83
Bonito	0,00	0,00	20,38	38,10	12,96	0,00	0,00	28,56	50,77	0,22	2001,43
Bravo	32,83	0,00	0,00	30,31	0,00	0,00	0,00	35,96	53,59	0,12	2775,10
Casa de Piedra	0,00	0,00	0,05	35,86	23,37	0,00	0,00	37,17	41,99	0,07	2324,05
Cascada	0,00	0,00	0,00	17,56	47,57	0,00	0,00	20,43	61,77	0,07	1926,90
Castilla	0,00	16,11	0,00	8,85	43,59	31,37	0,00	0,00	75,16	0,11	1439,01
Chacabuco	0,00	0,00	0,00	13,35	0,00	71,03	11,17	4,45	65,27	-0,02	1196,57
Challhuaco	0,00	0,00	0,00	51,83	16,75	0,00	0,00	31,43	45,33	0,06	1834,49
Coluco	0,00	0,00	21,11	38,93	0,00	0,00	0,00	39,72	51,98	0,13	2541,63
De la Quebrada	0,00	0,00	0,00	48,36	6,08	0,00	0,00	45,56	36,31	0,04	1526,00
Del Medio	0,00	0,00	0,00	7,07	15,00	72,01	4,52	1,41	68,12	-0,05	1248,79
Estacada	0,00	0,00	22,85	41,70	0,00	0,00	0,00	35,45	48,62	0,18	1978,71
Frey	0,00	0,00	24,76	53,79	0,00	0,00	0,00	15,63	49,46	0,20	2626,64
Gallardo	0,00	0,00	17,70	45,91	0,00	0,00	0,00	27,51	50,81	0,10	2962,76
Gutiérrez	0,00	10;41	6,07	25,99	18,51	0,00	0,00	20,90	52,12	0,03	1741,80
Huemul	0,00	0,00	26,21	29,63	3,68	0,00	0,00	40,49	44,65	0,12	2112,66
Las Minas	0,00	0,00	0,00	6,58	0,00	93,42	0,00	0,00	62,07	-0,04	1382,30
LLuvuco	0,00	0,00	2,98	51,82	0,00	0,00	0,00	44,21	40,86	0,04	2507,22
Machete	0,00	0,00	19,26	43,64	0,00	0,00	0,00	32,51	52,89	0,13	2942,88
Manzano-Jones	0,00	0,00	0,00	41,52	0,00	49,49	2,33	6,69	62,25	0,10	1426,93
Millaqueo	0,00	0,00	16,13	30,13	15,88	0,00	0,00	35,83	52,01	0,13	2310,23
Neuquenco	0,00	0,00	46,17	21,10	27,21	0,00	0,00	5,52	62,26	0,30	2302,93



Tabla I.2. Continuación

Subcuenta	Alerce	Ciprés cordillera	Coihue	Lenga	Ñire	Estepa	Humedal	Alto andino	Temp. media verano (F)	IDVN	Precipitación media (mm)
Newbery	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	70,76	-0,09	1137,50
Ñireco	0,00	0,00	0,00	30,10	20,46	5,34	0,00	26,90	51,12	0,01	1657,58
Ñirihuau	0,00	0,00	0,00	16,92	3,96	60,04	5,48	13,08	56,12	-0,04	1203,16
Patiruco	0,00	0,00	23,82	58,37	0,00	0,00	0,00	17,81	56,32	0,17	2165,42
Pedregoso	0,00	5,36	0,00	2,19	7,26	0,00	0,00	85,24	39,16	0,00	1796,36
Pireco	0,00	0,00	26,24	41,35	2,66	0,00	0,00	28,80	54,22	0,19	2800,08
Quintriqueuco	0,00	5,57	0,00	55,37	0,00	0,00	0,00	39,06	43,96	0,12	1576,86
Ragintuco	0,00	0,00	14,40	41,51	6,91	0,00	0,00	37,18	46,61	0,15	2132,30
Torrontegui	0,00	6,18	0,00	39,38	6,81	0,00	0,00	47,17	36,65	0,03	1462,27
Tristeza	0,00	0,00	0,00	37,54	9,01	0,48	0,00	52,97	38,22	-0,01	1733,11
Uhueco	0,00	0,00	1,84	72,24	0,00	0,00	0,00	25,92	43,35	0,15	2586,98



Tabla I.3. Variables de sub cuenca utilizadas en esta tesis de los 31 arroyos de la cuenca del lago Nahuel Huapi y Limay. Z = altura.

Subcuenca	Latitud	Longitud	Área (Km ²)	Perimetro (Km)	Longitud Cauce (Km)	Red de Drenaje (Km)	Area Drenaje (Km ²)	Forma	Kc	Tasa Relieve	Relieve	Elevación (m.s.n.m)	Z media (m.s.n.m)	Zmax (m.s.n.m)	Zmin (m.s.n.m)
Acantuco	-40,6870	-71,8259	18,76	21,67	6,64	8,80	0,47	0,0106	1,40	175,34	1165,00	1351,50	1286,18	1934,00	769,00
Blanco	-40,9863	-71,7269	14,52	17,75	4,72	4,72	0,32	0,0146	1,30	263,11	1241,00	1393,00	1410,95	2014,00	773,00
Blest	-41,0244	-71,8452	12,5	20,48	6,80	10,39	0,83	0,0180	1,62	151,63	1031,00	1281,50	1227,72	1797,00	766,00
Bonito	-40,7357	-71,5788	56,72	39,23	13,24	22,74	0,40	0,0023	1,46	86,65	1147,00	1342,50	1384,99	1916,00	769,00
Bravo	-40,9687	-71,8035	46,91	38,84	10,38	12,61	0,27	0,0025	1,59	109,08	1132,00	1333,00	1263,73	1901,00	769,00
Casa de Piedra	-41,1604	-71,5157	64,78	44,05	19,77	34,13	0,53	0,0013	1,53	73,70	1457,00	1477,50	1473,44	2206,00	749,00
Cascada	-41,1561	-71,4530	12,53	20,42	7,67	7,67	0,61	0,0104	1,62	176,58	1355,00	1487,50	1256,49	2149,00	794,00
Castilla	-41,0226	-71,3418	25,76	31	10,27	21,49	0,83	0,0079	1,71	63,67	654,00	1099,00	925,18	1426,00	772,00
Chacabuco	-40,9954	-71,2287	134,94	70,89	25,73	68,23	0,51	0,0008	1,71	46,20	1189,00	1359,00	1054,93	1954,00	765,00
Challhuaco	-41,2366	-71,3091	41,62	28,95	9,56	12,92	0,31	0,0034	1,26	134,85	1289,00	1779,50	1450,07	2228,00	939,00
Coluco	-40,9123	-71,6688	25,15	25,93	9,26	9,26	0,37	0,0043	1,45	127,71	1182,00	1362,00	1438,06	1953,00	771,00
De la Quebrada	-41,3616	-71,2715	14,31	18,53	5,22	5,22	0,36	0,0134	1,37	185,57	969,00	2000,50	1635,22	2103,00	1134,00
Del Medio	-41,1808	-71,2129	108,07	60,25	24,52	35,20	0,33	0,0005	1,62	38,14	935,00	1217,00	979,40	1727,00	792,00
Estacada	-40,7830	-71,5257	49,06	35,55	13,87	27,06	0,55	0,0029	1,42	86,87	1205,00	1373,50	1447,21	1976,00	771,00
Frey	-41,1712	-71,7300	36,59	26,23	7,49	9,84	0,27	0,0048	1,21	185,76	1391,00	1465,50	1363,49	2159,00	768,00
Gallardo	-40,8701	-71,8212	97,32	52,24	17,38	32,01	0,33	0,0011	1,48	66,76	1160,00	1362,00	1273,73	1942,00	782,00
Gutierrez	-41,2067	-71,4326	160,17	63,17	28,73	60,57	0,38	0,0005	1,40	56,18	1614,00	1576,00	1261,34	2383,00	769,00
Huemul	-40,8569	-71,4419	54,14	36,52	12,80	34,12	0,63	0,0038	1,39	107,09	1371,00	1446,50	1416,06	2140,00	769,00
Las Minas	-41,2928	-71,1703	44,4	31,58	10,59	15,21	0,34	0,0031	1,33	53,14	563,00	1322,50	1190,42	1503,00	940,00
LLuvuco	-41,1457	-71,6111	27,19	24,98	6,40	9,01	0,33	0,0081	1,34	216,94	1389,00	1497,00	1537,49	2190,00	801,00
Machete	-40,8373	-71,8332	193,67	72,96	26,40	88,88	0,46	0,0007	1,47	45,07	1190,00	1350,00	1279,72	1945,00	755,00
Manzano-Jones	-40,9812	-71,2790	30,49	37,4	13,10	13,38	0,44	0,0026	1,90	79,23	1038,00	1336,00	1174,19	1892,00	854,00
Millaqueo	-40,9743	-71,6598	52	42,31	16,96	35,64	0,69	0,0024	1,64	73,81	1252,00	1392,00	1353,28	2018,00	766,00
Neuquenco	-40,5768	-71,6595	21,94	26,31	6,96	7,42	0,34	0,0070	1,57	156,24	1088,00	1323,00	1128,61	1871,00	783,00



Tabla I.3. Continuación

Subcuenca	Latitud	Longitud	Área (Km ²)	Perimetro (Km)	Longitud Cauce (Km)	Red de Drenaje (Km)	Area Drenaje (Km ²)	Forma	Kc	Tasa Relieve	Relieve	Elevaciòn (m.s.n.m)	Z media (m.s.n.m)	Zmax (m.s.n.m)	Zmin (m.s.n.m)
Newbery	-40,9801	-71,1867	27,83	29,27	6,56	12,97	0,47	0,0108	1,55	100,62	660,00	1183,50	1066,44	1454,00	794,00
Ñireco	-41,2078	-71,3215	113,16	62,83	19,74	37,55	0,33	0,0009	1,65	73,69	1455,00	1500,50	1292,83	2228,00	773,00
Ñirihuau	-41,2253	-71,1863	723,8	193,38	58,07	278,58	0,38	0,0001	2,01	25,30	1469,00	1499,50	1191,72	2234,00	765,00
Patiruco	-41,0652	-71,7491	24,43	24,84	6,53	13,00	0,53	0,0125	1,41	187,55	1224,00	1392,50	1271,24	2001,00	777,00
Pedregoso	-40,9034	-71,3690	20,53	25,35	7,22	8,52	0,41	0,0080	1,57	195,93	1415,00	1478,50	1567,94	2186,00	771,00
Pireco	-40,7283	-71,8834	125,48	61,19	21,53	59,93	0,48	0,0010	1,53	54,94	1183,00	1345,50	1258,26	1937,00	754,00
Quintriqueuco	-40,9248	-71,3206	15,26	20,8	5,47	5,48	0,36	0,0120	1,49	209,61	1147,00	1358,00	1526,57	1932,00	785,00
Ragintuco	-40,8126	-71,4787	38,76	34,24	11,62	22,04	0,57	0,0042	1,54	112,25	1304,00	1423,00	1460,31	2075,00	771,00
Torrontegui	-41,2788	-71,4390	17,47	20,03	6,16	6,16	0,35	0,0093	1,34	217,84	1342,00	1980,00	1622,19	2145,00	803,00
Tristeza	-41,2894	-71,3209	41,29	32,45	12,16	15,88	0,38	0,0026	1,41	95,75	1164,00	1899,50	1648,61	2234,00	1070,00
Uhueco	-41,1671	-71,6557	5,44	10,82	3,42	3,42	0,63	0,0537	1,30	354,38	1212,00	1427,00	1530,51	2024,00	812,00



ANEXO II

Análisis de Componentes principales para la selección de variables de Cuenca (Capítulo 2).

Figura II.1. Proyección de las variables en el plano de los factores 1 y 2.

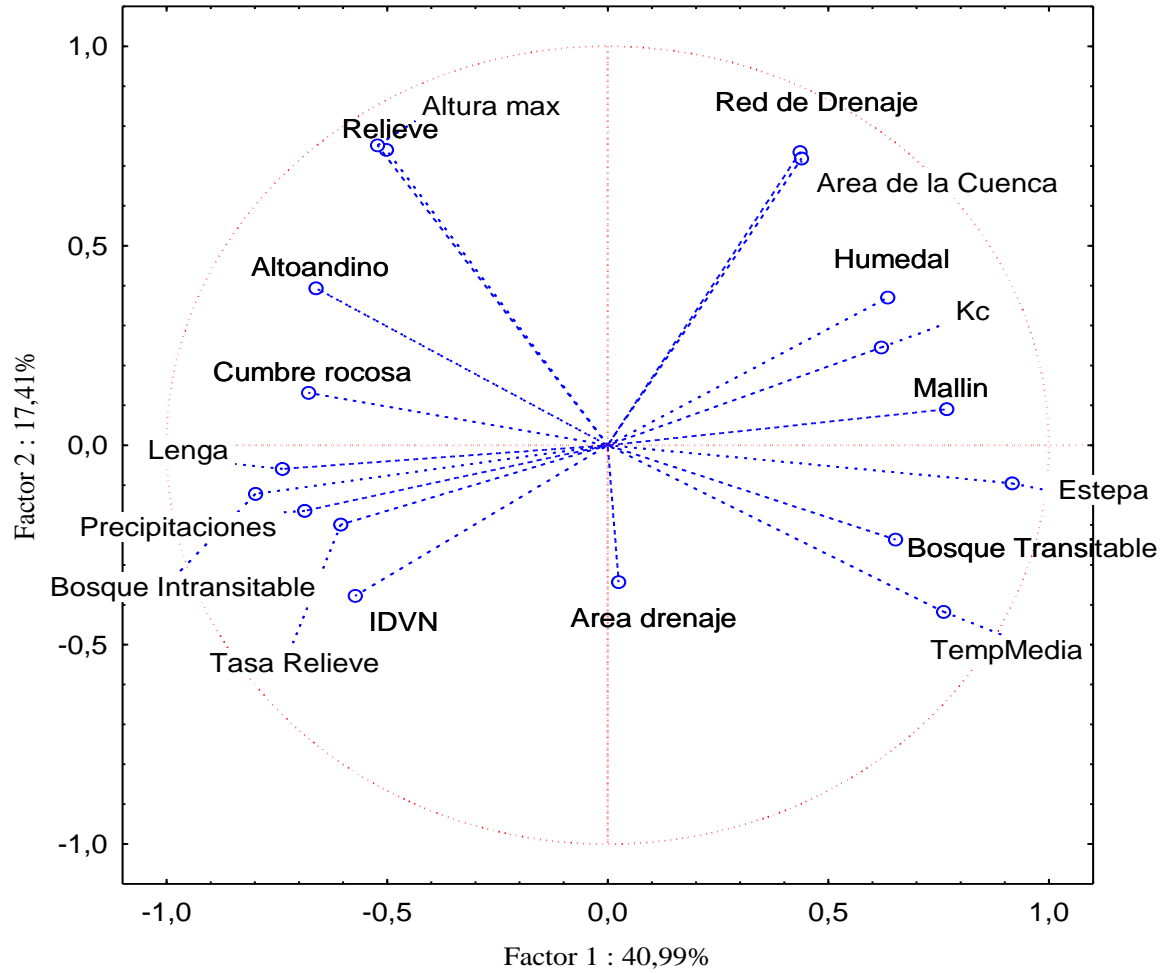


Tabla II. 1. Autovalores y varianza acumulada y explicada para las variables seleccionadas.

Número de autovalor	Autovalores	% Total	Varianza acumulada	% de la Varianza explicada
1	7,377685	40,98714	7,37768	40,9871
2	3,133410	17,40783	10,51109	58,3950
3	2,045093	11,36163	12,55619	69,7566
4	1,115700	6,19833	13,67189	75,9549
5	0,959674	5,33152	14,63156	81,2865
6	0,868706	4,82614	15,50027	86,1126
7	0,632827	3,51570	16,13309	89,6283
8	0,562682	3,12601	16,69578	92,7543
9	0,392315	2,17953	17,08809	94,9338
10	0,269078	1,49488	17,35717	96,4287
11	0,218788	1,21549	17,57596	97,6442
12	0,148772	0,82651	17,72473	98,4707
13	0,109192	0,60662	17,83392	99,0773
14	0,073645	0,40914	17,90756	99,4865
15	0,053396	0,29665	17,96096	99,7831
16	0,020978	0,11655	17,98194	99,8997
17	0,016816	0,09342	17,99875	99,9931
18	0,001245	0,00692	18,00000	100,0000

Tabla II. 2. Factores de coordenadas de los casos (arroyos).

	Factor 1	Factor 2	Factor 3
Acantuco	-1,87667	-1,11972	-0,83803
Blanco	-2,37220	-0,04018	1,39551
Blest	-1,30001	-2,56634	-3,41808
Bonito	-1,12114	-0,48405	-0,68606
Bravo	-1,07301	-0,23908	-0,25597
Casa de Piedra	-1,21643	1,26032	-0,12665
Cascada	0,14599	-0,34784	-0,13043
Castilla	4,05668	-3,92234	-1,37866
Chacabuco	5,94811	1,41200	-0,43033
Challhuaco	-0,94182	0,39892	1,53236
Coluco	-1,57942	-0,27174	0,06505
De la Quebrada	-1,19087	0,03571	1,93132
Del Medio	5,64473	-0,33763	1,33133
Estacada	-1,37645	-0,21846	-0,65177
Frey	-2,50939	-0,15777	-0,06638
Gallardo	-1,07293	0,07805	-0,70630
Gutierrez	-0,24301	2,23349	0,22525
Huemul	-1,64261	0,64384	-0,25974
Las Minas	4,46297	-2,68326	2,27503
LLuvuco	-2,71001	0,80872	1,10652
Machete	-0,61730	0,79379	-1,67864
Manzano- Jones	2,46716	-0,70809	-1,21008
Millaqueo	-0,83600	0,09786	-1,37895
Neuquenco	0,58873	-1,98689	-0,75575
Newbery	6,43288	-2,44078	2,00570
Ñireco	1,11636	1,42343	0,92218
Ñirihuau	5,72239	6,64877	-2,52434
Patiruco	-1,64501	-1,02143	-0,98148
Pedregoso	-1,56982	1,87582	2,53738
Pireco	-0,58459	0,06511	-1,79964
Quintriqueuco	-1,23861	-0,43761	0,86533
Ragintuco	-1,57750	0,30885	-0,55960
Torrontegui	-2,15211	0,99532	2,11508
Tristeza	-0,92690	1,07056	1,73884
Uhueco	-3,21217	-1,16737	-0,21000

Tabla II. 3. Factor de coordenadas de las variables

	Factor 1	Factor 2	Factor 3
AreaKm2	0,436080	0,735071	-0,356383
Red de drenaje	0,439222	0,718874	-0,414926
Area de drenaje	0,024726	-0,343360	-0,544142
Kc	0,620062	0,245378	-0,472336
TasaRelieve	-0,604954	-0,199289	0,285713
Relieve	-0,502279	0,740589	-0,093063
Altura max	-0,522060	0,751789	0,092493
Bosque intransitable	-0,798819	-0,121543	-0,383695
Bosque transitable	0,652214	-0,236585	0,161779
Cumbre rocosa	-0,678660	0,131656	-0,046805
Mallin	0,768534	0,090634	-0,012951
Lenga	-0,737289	-0,059188	-0,258494
Estepa	0,916743	-0,095853	0,160616
Humedal	0,634586	0,370069	-0,144302
Altoandino	-0,661560	0,393943	0,400131
Temperatura	0,761381	-0,417537	-0,332395
IDVN	-0,572415	-0,377427	-0,602556
Precipitaciones	-0,687213	-0,164030	-0,452796

Tabla II. 4. Contribución de las variables a la formación de los factores

	Factor 1	Factor 2	Factor 3
AreaKm2	0,025776	0,172441	0,062104
Red de drenaje	0,026149	0,164925	0,084184
Area de drenaje	0,000083	0,037625	0,144781
Kc	0,052113	0,019216	0,109091
TasaRelieve	0,049605	0,012675	0,039916
Relieve	0,034196	0,175040	0,004235
Altura max	0,036942	0,180374	0,004183
Bosque intransitable	0,086492	0,004715	0,071988
Bosque transitable	0,057658	0,017863	0,012798
Cumbre rocosa	0,062429	0,005532	0,001071
Mallin	0,080058	0,002622	0,000082
Lenga	0,073681	0,001118	0,032673
Estepa	0,113914	0,002932	0,012614
Humedal	0,054584	0,043707	0,010182
Altoandino	0,059322	0,049528	0,078287
Temperatura	0,078575	0,055638	0,054025
IDVN	0,044412	0,045462	0,177534
Precipitaciones	0,064012	0,008587	0,100252

ANEXO III

Tabla III.1. Nivel I de Clasificación- Caracterización Geomorfológica. Descripción general de los tipos de tramo y criterios utilizados para la clasificación (Modificado de Rosgen 1996).

Tipo de Arroyo	Descripción General	Tasa de Confinamiento	Tasa ancho/profundidad	Sinuosidad	Pendiente	Relieve/Suelos/Características
A	Arroyos pronunciados, confinados y en cascada. Alto transporte de escombros asociado con suelos deposicionales. Muy estables si la roca madre o los rodados dominan en canal.	<1.4	<12	1.0-1.2	0.40-0.10	Relieves altos. Formas erosionales, deposicionales y de roca. Arroyos confinados con cascadas. Frecuentemente espaciados, con pozos profundos asociados a morfologías de escalones/pozones.
B	Moderadamente confinados, de gradiente moderado, con dominio de correderas, con pozones espaciados e infrecuentes. Perfiles y vistas de plano muy estables. Orillas estables.	1.4-2.2	>12	>1.2	0.2-0.039	Relieve moderado, coluvial, y/o estructural. Tasas moderadas de confinamiento y a/p. Valles angostos de pendientes suaves. Predominan los rápidos con pozones.
C	Bajo gradiente, meandrosos, barras de arena, correderas/pozones, canales aluviales con planicies de inundación bien amplias y definidas.	>2.2	>12	>1.2	<0.02	Valles amplios con terrazas, asociados con planicies de inundación, suelos aluviales. Canales suavemente confinados con meandros bien definidos. Morfología del sustrato con seguidillas de corredera/pozón.
D	Canales trenzados con barras longitudinales y transversales. Canales muy amplios con orillas erosionables.	n/a	>40	n/a	<0.04	Valles amplios con aluviones profundos. Características glaciales y deposicionales. Ajuste lateral activo, abundante aporte de sedimentos. Características del fondo de convergencia/divergencia, procesos agradacionales, alta carga de

						materiales del fondo y erosión de orillas.
DA	Anastomosados (canales múltiples) angostos y profundos, con planicies de inundación y humedales extensos y bien vegetados. Relieves suaves con sinuosidad y tasas de a/p altamente variables.	>2.2	Altamente variable	Altamente variable	<0.005	Valles amplios de bajos gradientes, con suelos finos aluviales y/o lacustres. Control geológico anastomosado (canales múltiples), creando fina deposición zonas vegetadas lateralmente estables con planicies de inundación amplias. Baja carga de materiales del fondo, alto lavado de sedimentos.
E	Bajo gradiente, arroyos meandrosos, con correderas/pozones con baja tasa a/p y poca deposición. Muy eficientes y estables. Meandros con alta proporción de ancho.	>2.2	<12	>1.5	<0.02	Valles/praderas amplios. Materiales aluviales con planicies de inundación. Altamente sinuosos con orillas estables, bien vegetadas. Morfología de corredera/pozón con tasas muy bajas de ancho/profundidad.
F	Meandros confinados en canales con correderas y pozones, en bajos gradientes con alta tasa a/p.	<1.4	>12	>1.2	<0.02	Arraigados en materiales altamente degradados. Gradientes suaves, con tasas altas de a/p. Meandrosos, lateralmente inestables con altas tasas de erosión de orillas. Morfología de corredera/pozón.
G	Arroyos confinados en barrancos y tasas A/P en gradientes moderados.	<1.4	<12	>1.2	0.02-0.039	Barrancas, morfologías de escalon/pozón con pendientes w/moderadas y tasas a/p bajas. Valles angostos, o profundamente marcados en materiales aluviales o coluviales. Inestables con tasas altas de erosión de orillas.

ANEXO IV

Figura IV. 1. Imágenes de los tramos muestreados para la caracterización ambiental.

ACANTUCO



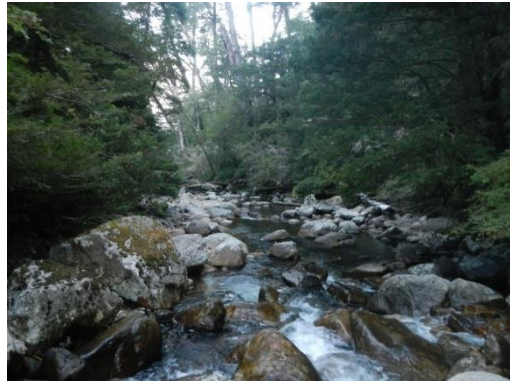
BLANCO



BLEST



PATIRUCO



BONITO TOMA



BONITO TRAMPA



ESTACADA



RAGINTUCO



HUEMUL



LLUVUCO



FREY ARRIBA



FREY ABAJO



PIRECO



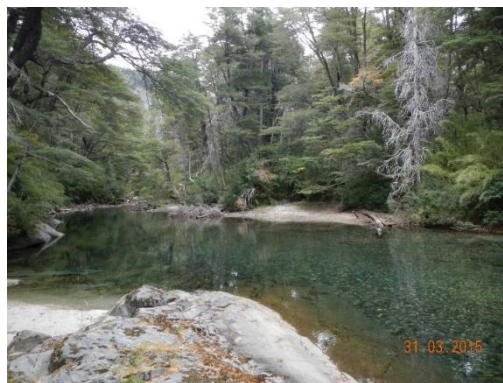
TRISTEZA



MILLAQUEO



GALLARDO



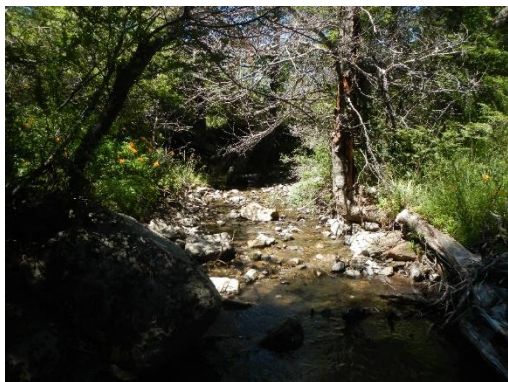
MACHETE



CHALLHUACO ABAJO



CHALLUAHCO ARRIBA



CASA DE PIEDRA ABAJO



CASA DE PIEDRA ARRIBA



LAS MINAS



LAS MINAS; (derrame de petróleo)



DEL MEDIO



QUEBRADAS



ÑIRIHUAU SUPERIOR



ÑIRIHUAU ALTO



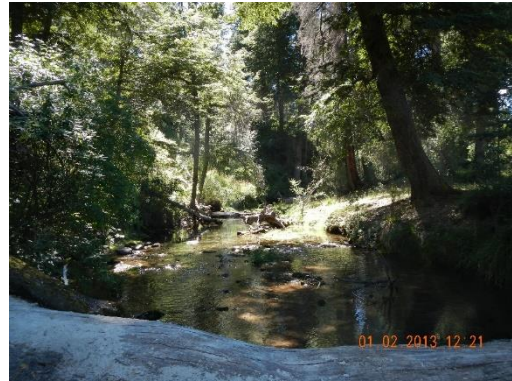
ÑIRIHUAU AEROPUERTO



ÑIRIHUAU VADO



CASTILLA ABAJO



CASTILLA ARRIBA



CASTILLA MALLIN



CHACABUCO ARRIBA



CHACABUCO DESEMBOCADURA



JONES



CHACABUCO SUPERIOR-MANZANO



GUTIERREZ VIRGEN



GUTIERREZ GENDARMES



GUTIERREZ MUNICIPALIDAD



ÑIRECO ALTO



ÑIRECO ARRIBA



“Todo el viaje había sido una clara danza entre el orden y el caos, aceptando cada instancia con sus beneficios y regalos, aprendiendo a danzar ambos ritmos, entendiendo que en realidad son uno solo, que es todo al mismo tiempo, que es la forma y la pérdida de forma al mismo tiempo”.

L. González

AGRADECIMIENTOS

Fueron cinco años de mucho trabajo personal y grupal. Perdí seres queridos, me perdí a mi misma y me volví a encontrar. Por eso me gustaría decirle GRACIAS a todos los que formaron parte de los últimos cinco años de mi vida:

Al GEMaRI: por el apoyo constante, la compañía, el sostén y la buena predisposición. Siempre me dieron buenos consejos y supieron acompañarme en distintos momentos del trabajo en estos cinco años... a todos los que lo forman o formaron parte del grupo durante mi paso por ahí, y a todas las familias gemarienses que fueron (y son) un sostén cotidiano en la actividad científica.

A mis directores; que confiaron en mí (a veces más que yo misma), me mostraron caminos alternativos cuando creí que estaba todo mal y me animaron a seguir mi intuición... Pablo; porque con tus muchas palabras intentaste que viera la luz en tiempos de visibilidad reducida (literal, después de la erupción del Puyehue), Patricio; porque con tu particular forma de ver el mundo intentaste que vea el “paisaje completo y no solo mi tramo de río”. Al equipo de apoyo y traslado en campo; Pepe, Mauricio y Pablito Alvear porque sin ustedes los muestreos serían una porquería, moriríamos ahogados, de frío o de inanición. A Maga y Amalius por la cartografía tan bonita... ídolas!

A la Dra. Nora Baccalá, en un principio de la tesis y a la Dra. Gilda Garibotti; porque con paciencia me recibió en su oficina numerosas veces para desenmarañar tablas kilométricas y ordenar análisis estadísticos... y me dijo: “basta Mailén ya está”.

A Micaela Monti por los dibujos de las portadas y a Maga Rechencq por la ayuda gráfica!

A la Universidad Nacional del Comahue; libre y gratuita, que me vio crecer como profesional y me brindó siempre innumerables espacios para volcar lo aprendido.

A la Agencia de Ciencia y Técnica y al CONICET-INIBIOMA por el financiamiento de este trabajo en las distintas etapas de este doctorado.

A los doctores Miguel Pascual, Victor Cussac y Ricardo Albariño por sus múltiples sugerencias y comentarios que mejoraron ampliamente este manuscrito.

A los amigos de diversos ámbitos... por todos los soles y lunas donde nos encontramos:

- A mis amigas de la vida que son más familia que amigas, que estuvieron acompañándome siempre... Andi, Aylu, Romi, Noe, Marian (y familias!).

-
- A mis grandes amigas de carrera por las risas infinitas: Pepen, Glo, Ani, Agus, Lau C, Laurita.
 - A los amigos que aparecieron tan oportunamente hacia el final de mi locura; Martín y Nano...que los quiero tanto que ya pasaron a ser mi familia.
 - Sol, Lucía, Ana Clara (gracias por la ayuda final!), Ana Pedra, fue genial que estuvieran solo a un par de escalones!...
 - A los amigos queridos que están lejos geográficamente pero se encargan de hacerme sentir que están cerca; Fernandita, Rodri, Pocha, Ximenita, Malco...los extraño!!

Por último a mi familia, mis padres y mi hermana, quienes toleraron mis ausencias generosamente y me enseñaron a mirar el vaso siempre lleno, casi rebalsado!...Los amo tanto!

...Gracias infinitas!